

网络出版时间:2015-01-05 08:59 DOI:10.13207/j.cnki.jnwafu.2015.02.017
网络出版地址:http://www.cnki.net/kcms/detail/61.1390.S.20150105.0859.017.html

损伤挥发物信号在枣树间的传递及其作用研究

范艳玲^{1,2}, 杨晓婷¹, 李新岗¹, 高文海¹

(1 西北农林科技大学 林学院, 陕西省林业综合重点实验室, 陕西 杨凌 712100;

2 甘肃省定西市临洮农业学校, 甘肃 临洮 730500)

[摘要] 【目的】损伤挥发物信号能够诱导植物增强对害虫防御的反应, 探究 3 种损伤挥发物信号(绿叶挥发物 GLVs、茉莉酸甲酯诱导挥发物 MeJA-VOCs 和虫害植物挥发物 HIPVs) 是否对邻近枣树具有激发作用。【方法】在田间条件下, 研究 3 种损伤挥发物信号(GLVs、MeJA-VOCs 和 HIPVs) 对枣树蛋白酶抑制剂(PI)、多酚氧化酶(PPO)和脂氧合酶(LOX)活性的影响, 并用 GC-MS 分析健康枣树、剪叶枣树和虫害枣树挥发物的差异。【结果】3 种损伤信号处理均可显著提高(同株)邻近枝或邻近株 PI、PPO 和 LOX 活性, 表明损伤信号激起了临近枣树的防御反应, 启动了枣树的十八烷信号途径。GLVs 处理枣树的防御反应可持续 48 h, 而 MeJA-VOCs 和 HIPVs 处理可持续 5 d 以上。对枣树挥发物的研究发现, 剪叶损伤和虫害枣树挥发物组分和含量明显增加, 其中枞油烯、乙酸-4-己烯醇酯和 3,6,6-三甲基双环[3,1,1]庚-2-烯是枣树损伤后的特异组分, 乙酸-4-己烯醇酯是虫害枣树的特异挥发物。【结论】枣树能够识别邻近枣树通过空中传递的损伤信号, 提高枣树自身的防御水平。

[关键词] 损伤挥发物; 枣树; 信号传递; 防御反应; 激发作用; 枣镰翅小卷蛾

[中图分类号] S433.1

[文献标志码] A

[文章编号] 1671-9387(2015)02-0134-08

Transmission and effect of wound signals on defensive response of jujubes

FAN Yan-ling^{1,2}, YANG Xiao-ting¹, LI Xin-gang¹, GAO Wen-hai¹

(1 College of Forestry, Key Laboratory of Comprehensive Forestry of Shaanxi Province, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 2 Lintao Agricultural School of Dingxi Municipality Gansu Province, Lintao, Gansu 730500, China)

Abstract: 【Objective】Airborne wound signals could induce plants for enhanced defense against future insect attack, but evidence is sparse in China. The subject of this study was to examine the priming effects of wound signals (GLVs, MeJA-VOCs and HIPVs) on neighboring jujube plants. 【Method】Under field conditions, we studied the effects of three damage volatile signals (GLVs, MeJA-VOCs and HIPVs) on jujube protease inhibitor (PI), polyphenol oxidase (PPO) and lipoxygenase (LOX). We also analyzed the differences in volatile organic compounds released by healthy jujube, wound jujube and insect infected jujube using GC-MS. 【Result】PI, PPO and LOX activities of adjacent shoots or neighboring plants were significantly enhanced by treatments with these three wound volatiles, indicating that wound signals primed defensive response of neighboring plants or shoots, and activated the octadecanoid signaling pathway. Defense response could last 48 hours in GLVs treated plants, and over 5 days in MeJA-VOCs and HIPVs treated plants. Types and contents volatile components were both remarkably improved in wound-plant and in-

[收稿日期] 2013-09-22

[基金项目] 国家“十二五”科技支撑计划项目(2013BAD20B03); 农业部公益性行业专项(201103024)

[作者简介] 范艳玲(1983-), 女, 河南开封人, 硕士, 主要从事植物资源利用与保护研究。E-mail: y15210202@163.com

[通信作者] 李新岗(1963-), 男, 陕西富平人, 教授, 博士生导师, 主要从事诱导植物防御和红枣产业技术研究。

E-mail: xingangle@nwsuaf.edu.cn

sect infected plant. D-Sylvestrene, acetate 4-Hexen-1-ol and 3,6,6-Trimethyl-bicyclo[3,1,1]hept-2-ene were particular constituents after the plants were wounded while acetate 4-Hexen-1-ol was a specific volatile compound in insect infected plants. 【Conclusion】 Jujube could recognize wound signals released by insect infected plants through airborne transmission and improve their defense levels.

Key words: wound signals; jujube (*Zizyphus jujuba* Mill.); signal transmission; defensive response; priming; jujube armyworm (*Ancylis sativa* Liu)

植物能够“偷听”(eavesdropping)到邻近虫害植物的“报警”信号(signal cascade),激活自身的防御^[1-3]。也就是说,虫害植物挥发物(herbivore-induced plant volatiles, HIPVs),即损伤信号(wound signal)不仅能起到间接防御的作用^[4],也可激活和增强临近植物的防御水平^[2,5-7]。Ton等^[7]发现,暴露于虫害玉米(*Zea mays*)挥发物下并不能直接激活玉米的防御基因,但可以激起这些基因在随后的虫害中更加强烈或更早地被诱导,从而降低甜菜夜蛾(*Spodoptera exigua*)幼虫的危害及其发育,增加对害虫寄生蜂(*Cotesia marginiventris*)的吸引。Kessler等^[1]也证实,损伤北美艾蒿(*Artemisia tridentata*)可引起临近烟草(*Nicotiana attenuata*)相关防御基因的转录和表达,但并没有发现直接防御物质(如尼古丁和蛋白酶抑制剂)的增加;但当烟草天蛾(*Manduca sexta*)幼虫在激活的植株上取食时,蛋白酶抑制剂快速增加,这种防御反应降低了天蛾幼虫的危害、增加了小幼虫的死亡率。上述研究表明,对临近虫害植物挥发物(信号)的反应,使植物提高了自身的适合度(fitness)。损伤信号是植物受害的暗示,植物利用这些信号唤起自身的防御而获益^[8]。

茉莉酸(JA)或茉莉酸甲酯(MeJA)是虫害植物的信号物质,由亚麻酸(linolenic acid, LA)经十八烷(octadecanoids)信号途径而来。在质体中,亚麻酸先经脂氧合酶(LOX)形成13-过氧化氢亚麻酸(13-HPLA),再经氧化丙二烯合酶/环化酶形成十二氧合植物二酸(12-oxophytodienoic acid, 12-OPDA); 12-OPDA转移到过氧化物酶体中,最终形成JA^[9]。另外,脂氧合酶途径可形成绿叶挥发物(GLVs),即13-HPLA经过氧化氢酶(HPL)、乙醇脱氢酶等形成3-己烯醛(Z-3-6: AL)、3-己烯醇(Z-3-6: OL)、乙酸-3-己烯酯(Z-3-6: AC)及其衍生物^[6,10]。对枣树挥发物的研究发现,不同发育阶段枣树挥发物不同,幼叶期枣树挥发物有23种,枣镰翅小卷蛾(*Ancylis sativa* Liu)虫害挥发物21种,机械损伤挥发物25种,主要为萜类挥发物和绿叶挥发物,其中乙酸-4-己烯醇酯是虫害后新增含量最多的挥发物^[11]。

HIPVs或GLVs作为虫害后植物间通讯的信号物质(损伤信号)发挥着重要作用。用不同浓度的损伤信号处理植物,可以诱导健康植物防御相关基因的表达和挥发物的释放。然而,这些反应与实际虫害或JA诱导相比要弱一些^[2,12]。Turling等^[8]认为,虫害挥发物信号可以被同种植物或其他种植物所利用,强烈的信号能立即激活植物的防御,而低浓度的信号分子只能唤起植物的防御。范艳玲等^[13]研究发现,枣镰翅小卷蛾(又名枣粘虫)虫害挥发物可以引起临近枣树的直接防御。本研究继续以枣树(*Zizyphus jujuba* Mill.)和枣镰翅小卷蛾为试验系统,研究3种损伤信号(GLVs、茉莉酸甲酯诱导挥发物MeJA-VOCs和HIPVs)对邻近枣树直接防御的作用,即测试蛋白酶抑制剂(PI)和多酚氧化酶(PPO)的变化,研究脂氧合酶(LOX)的动态(因为LOX是十八烷信号途径和脂氧合酶途径共同前体的催化酶),探讨损伤信号的传递及其对邻近枣树的作用。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验地设在西北农林科技大学清涧红枣试验站(37°07'N, 110°07'E),该试验站位于陕西省清涧县牛家湾村,距县城2 km,海拔900 m,年平均降水量500 mm,年平均温度9.6℃。

1.2 试验材料

1.2.1 植物材料与虫源 供试枣树选用2年生木枣嫁接苗,株高60 cm,株行距均为50 cm×1 m。供试枣镰翅小卷蛾3龄幼虫采自清涧县马家河枣园,带回试验站用鲜枣叶饲养,接虫前饥饿24 h。

1.2.2 仪器与试剂 主要仪器有UV-1700型紫外分光光度计;冷冻离心机(Sigma公司);Trace DSQ气相色谱-质谱联用仪(GC-MS)(Thermo-Finnigan公司);固相微萃取(Solid Phase Micro Extraction, SPME)(Supleco公司),萃取头选用100 μm聚二甲基硅氧烷(PDMS);QC-1 B型气体采样仪(北京市劳动保护科学研究所);硅胶管(北京市房山区黎明橡胶制品厂);微波炉专用塑料袋(40 cm×50 cm)

等。

主要试剂有二氯甲烷(色谱纯,美国 TEDIA 公司);95%茉莉酸甲酯、 α -胰蛋白酶和亚麻酸(Sigma 公司)。

1.3 试验处理与样品采集

1.3.1 损伤信号传递 本试验设同株不同二次枝间通气和不通气、异株二次枝间通气和对照二次枝共 4 个处理。

(1)同株不同二次枝间通气处理。2009-05 枣树展叶期(下同),用微波炉专用塑料袋将晋枣植株的第 4 个二次枝(自植株顶部算起,下同)与其上部邻近的第 3 个二次枝(即邻近枝)套上,用硅胶管相连(如图 1 所示)。将 10 头饥饿 24 h 的 3 龄枣镰翅小

卷蛾幼虫接到第 4 个二次枝(即虫害枝)上取食,用气体采样仪将虫害枝挥发物抽到邻近枝,气体流速 100 mL/min,通气 3 d 后,将幼虫取下,清理虫粪,接着采集虫害枝及邻近枝叶片,采后迅速放入液氮罐中,然后转入 -80°C 冰箱中保存,用于酶活性测定。

(2)同株不同二次枝间不通气处理。与(1)不同之处在于二次枝间不用硅胶管连接,单独用气泵抽气,以免枝间气体交换。

(3)异株二次枝间通气处理。与(1)不同之处是邻近枝为邻近植株的第 3 个二次枝。

(4)对照二次枝。二次枝不接虫,也不与其他二次枝通气连接。

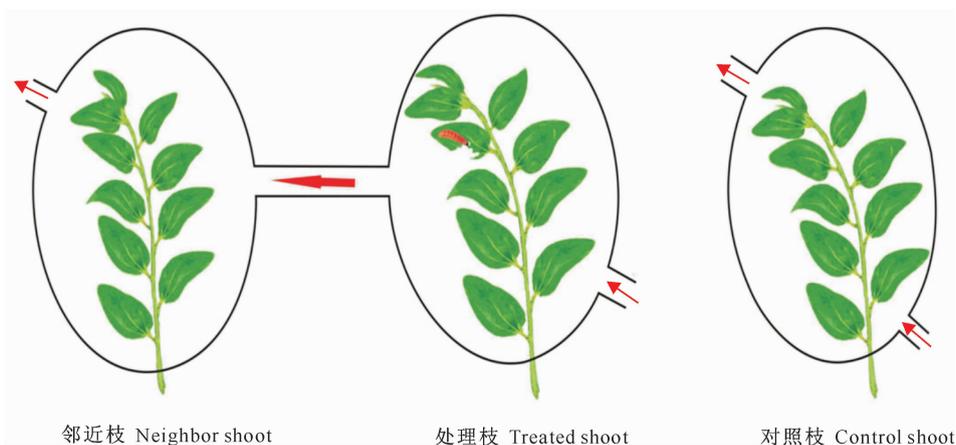


图 1 处理枣树(处理枝)损伤信号与邻近枣树(邻近枝)通气连接模式图

Fig. 1 Schematic of wound signal transmission between treated and neighboring shoots (plants)

1.3.2 损伤挥发物激起枣树防御反应的研究 该试验设 GLVs、MeJA-VOCs 和 HIPVs 3 种处理,防御酶(PI、PPO 和 LOX)活性测定参考范艳玲等^[13]的方法。

(1)GLVs 处理。GLVs 处理参照 Engelberth 等^[6]的方法。选生长一致的 2 年生木枣 16 株,平均分为 8 组,每组 2 株,用塑料袋套住每组的其中一株,取 2 g 剪碎的木枣幼叶置于袋内进行 GLVs 处理(GLVs 处理株)。为保持试验条件的一致性,每组的另一株也用塑料袋套住作为对照株,分别在处理 0, 1, 2, 4, 8, 12, 24 和 48 h 后,采集枣吊顶部叶片约 0.2 g,迅速放入液氮中,然后置于 -80°C 超低温冰箱中保存,用于酶活性测定。

(2)MeJA-VOCs 处理。该试验采用暴露法处理^[7,13]。选生长一致的 2 年生木枣 18 株,分为 6 组,每组 3 株,分别设 MeJA 处理株、邻近株和对照株,间距 2 m 以上。暴露法处理为:MeJA 处理株用塑料袋整株套住,内放 1 棕色小瓶,瓶内装浸有 Me-

JA 200 μL 和体积分数 95%乙醇 2 mL 的脱脂棉,处理 24 h 后,移走棕色小瓶,用硅胶管将 MeJA 处理株与邻近株连接,用气泵将 MeJA 处理株气体抽到邻近株上,气体流速 100 mL/min,分别在诱导 0, 1, 2, 3, 4 和 5 d 后,采集 MeJA 处理株、邻近株和对照株叶片。采样处理同上。

(3)HIPVs 处理。试验方法同 MeJA 处理。区别在于 MeJA 处理株改为虫害株,用 10 头 3 龄枣镰翅小卷蛾幼虫取食 24 h,然后移出幼虫。

1.4 枣树挥发物的采集与分析

1.4.1 挥发物的采集 在枣树展叶期,随机选取长势一致的健康枣树 3 株,用塑料袋罩住,一株作为对照,一株用 2 g 剪碎枣树叶片处理 24 h,另一株则让枣镰翅小卷蛾 3 龄幼虫取食 24 h,之后每株选取 3 个处理枣吊,放入 150 mL 的三角瓶内,用固相微萃取头吸附 1 h,接着用 GC-MS 进行分析。

1.4.2 GC-MS 分析 进样口温度 250°C ,起始温度 40°C ,停留 2.5 min 后以 $8^{\circ}\text{C}/\text{min}$ 升到 250°C 。

色谱柱为 SE-54 毛细管柱 (30 m×0.25 mm ID, 膜厚 0.25 μm), 载气为氦气, 纯度 >99.999%, 流速 1 mL/min, 分流比 50:1。质谱条件: EI 离子流, 电离能 70 eV。各成分通过与谱库 (NIST 2002 版) 标准化化合物的质谱图核对并分析后进行定性, 根据峰面积归一化法进行定量。

1.5 数据处理

所有样品测试均重复 3 次, 所得数据用 SAS/Win(v8) 软件进行数理统计分析, 用单因素方差分析法 (ANOVA) 分析处理间的差异显著性, 用 SigmaPlot 10.0 绘图。

2 结果与分析

2.1 枣树损伤信号的传递途径

图 2 显示, 被枣镰翅小卷蛾幼虫取食后, 不论是

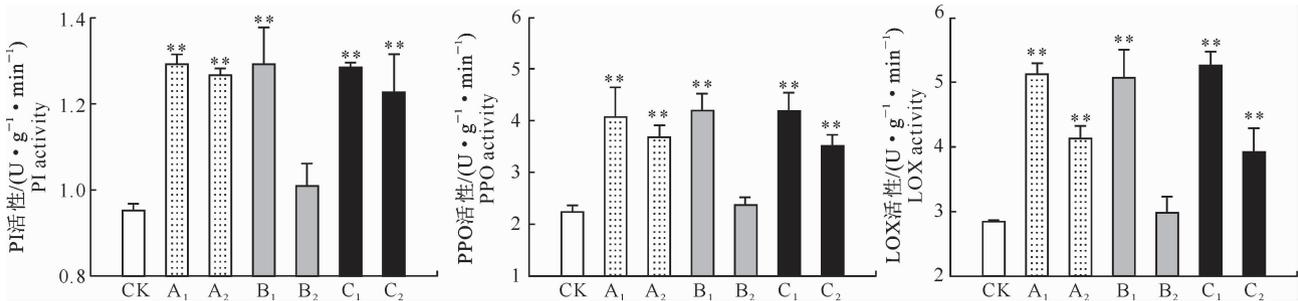


图 2 虫害挥发物处理对邻近枝 PI、PPO 和 LOX 活性的影响

CK. 对照枝; A. 同株通气枝; B. 同株不通气枝; C. 异株通气枝; A₁、B₁ 和 C₁. 虫害枝; A₂、B₂ 和 C₂. 邻近枝;

** 表示处理枝和邻近枝与对照枝差异极显著 ($P < 0.01$)

Fig. 2 Effects of HIPVs on PI, PPO and LOX activities in neighboring jujube

CK. Control shoot; A. Intra-plant shoot with air-change; B. Intra-plant shoot without air-change; C. Inter-plant shoot with air-change;

A₁, B₁ and C₁. Infested shoot; A₂, B₂ and C₂. Neighboring shoot; ** means significant difference

between treated or neighboring and control shoots at $P = 0.01$ level

2.2 不同损伤信号对枣树防御反应的作用

2.2.1 GLVs 图 3 显示, GLVs 处理 2 年生枣树后, 其 PI、PPO 和 LOX 3 种酶活性均显著增加。GLVs 处理 1, 2, 8, 12 和 24 h 时, PI 活性均与 CK 差异显著 ($P < 0.05$), 且处理 2 和 24 h 时差异达到极显著水平 ($P < 0.01$)。GLVs 处理枣树后, PPO 活性迅速增加, 在处理 2 h 时达到最高 (为 CK 的 72.52%), 4 h 后开始下降, 但仍与 CK 差异极显著; 在处理 24 h 时又出现一个微弱高峰, 随后迅速下降。LOX 活性变化趋势与 PI 基本一致, 但变化幅度较 PI 更剧烈。上述结果表明, GLVs 显著激发了邻近枣树的防御反应。从 LOX 的活性变化来看, 与诱导防御一致, 其也启动了枣树的十八烷信号途径 [6, 15]。

2.2.2 MeJA-VOCs 由图 4 可以看出, MeJA 处

同株还是异株枣树, 与虫害二次枝通气的邻近枝 (A₂ 和 C₂) 的 PI、PPO 和 LOX 3 种酶活性均显著高于不通气的邻近枝 (B₂), 且 3 种酶活性均与对照二次枝 (CK) 差异极显著 ($P < 0.01$)。同一植株内, 与虫害枝未通气的邻近枝 (B₂) 3 种酶活性略高于对照枝, 与 CK 差异不显著; 与虫害枝通气的邻近枝 (A₂) 3 种酶活性高于对照株, 差异极显著 ($P < 0.01$)。这表明被枣镰翅小卷蛾幼虫取食后, 虫害枣树挥发物 (损伤信号) 在空中具有传递性, 可引起邻近枝叶片防御酶活性显著增加, 启动了茉莉酸信号途径 (LOX 活性显著增加)。而株内通气的邻近枝 (A₂) 3 种酶活性要高于异株通气的邻近枝 (C₂), 并且株内不通气的邻近枝 (B₂) 3 种酶活性也高于对照株, 推测株内系统诱导 [10] 或维管束系统在这种损伤信号传递中也有作用 [14]。

理 24 h 后, 处理株与邻近株连续通气 5 d, 邻近株 PI、PPO 和 LOX 3 种酶活性较 CK 显著增加, 但低于 MeJA 处理株。邻近株 PI 活性在处理第 1 天就显著增加, 第 3 天达到最高点 (1.348 U/(g·min)), 与 CK 差异极显著 ($P < 0.01$); 随后开始下降, 第 5 天已接近对照株水平。邻近株 PPO 活性则在处理第 2 天达到峰值 (2.152 U/(g·min)), 随后开始下降, 第 5 天仍明显高于对照株。邻近株 LOX 的变化趋势与 PI 相近, 也是在处理第 3 天达到峰值 (7.728 U/(g·min)), 与 CK 差异极显著 ($P < 0.01$)。上述结果表明, MeJA 处理后, 处理枣树释放的挥发物作为损伤信号可通过空气传递到邻近枣树, 激发邻近枣树的防御反应, 启动枣树的十八烷信号途径, 并且这种防御反应可持续 5 d 以上。与 MeJA 处理枣树相比, 邻近枣树防御反

应的强度相对较低,持续时间也较短。

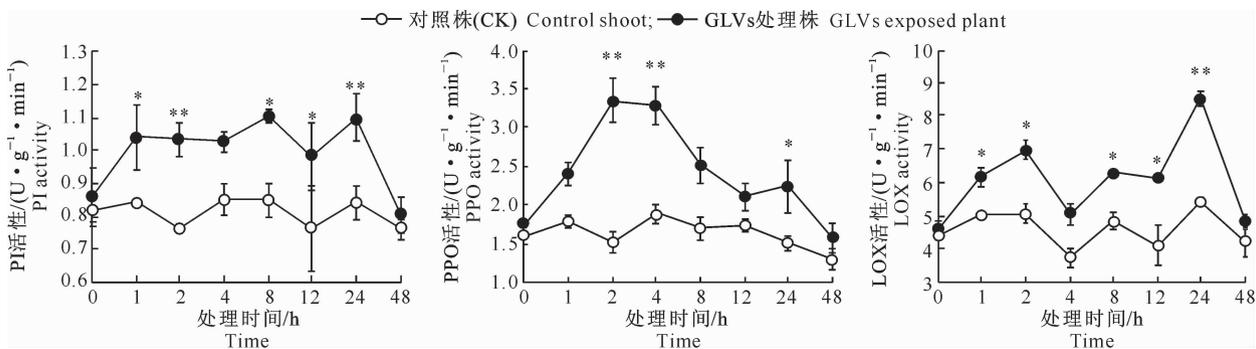


图 3 GLVs 处理对邻近枣树 PI、PPO 和 LOX 活性的影响

* 或 ** 分别表示在 $P=0.05$ 或 $P=0.01$ 水平上与对照株差异显著或极显著。图 4~5 同

Fig. 3 Effects of GLVs on PI, PPO and LOX activities in neighboring jujube

* and ** represent significant difference compared with control at $P=0.05$ level and $P=0.01$ level, respectively. The same Fig. 4-5

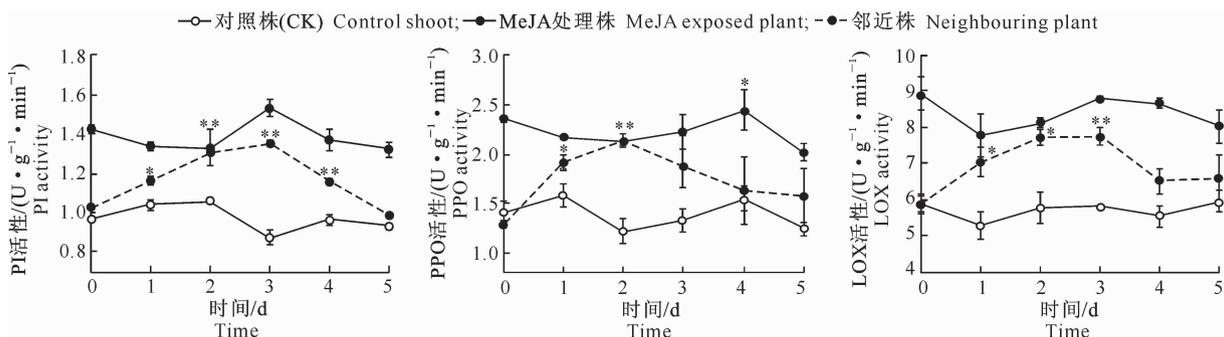


图 4 MeJA-VOCs 处理对邻近枣树 PI、PPO 和 LOX 活性的影响

Fig. 4 Effects of MeJA-VOCs on PI, PPO and LOX activities in neighboring jujube

2.2.3 HIPVs 由图 5 可以看出,枣镰翅小卷蛾取食 24 h 后,虫害株和邻近株连续通气 5 d,邻近株 PI、PPO 和 LOX 3 种酶活性均较 CK 显著增加,但低于虫害株。邻近株在处理 1~3 d PI 活性不断增加,随后开始下降,且在处理第 2 天与 CK 差异极显著($P<0.01$),第 3 天差异显著($P<0.05$)。邻近株 PPO 活性在处理 5 d 内基本保持在一个较高水平,变化趋势较平缓,第 1,3,4,5 天 PPO 活性与 CK 差异显著($P<0.05$)或极显著($P<0.01$)。邻近株

的 LOX 活性在处理 1~2 d 显著增加,与 CK 差异极显著($P<0.01$),且第 2 天 LOX 活性超过了虫害株,第 3 天 LOX 活性急剧下降,第 5 天基本接近对照株水平。这表明 HIPVs 作为损伤信号通过空气传递到邻近枣树,激发了邻近枣树的防御 (PI 和 PPO) 反应,从而启动十八烷信号途径 (LOX),且这种防御反应可持续 5 d 以上。与虫害枣树相比,邻近枣树防御反应的强度相对较低,持续时间也较短。

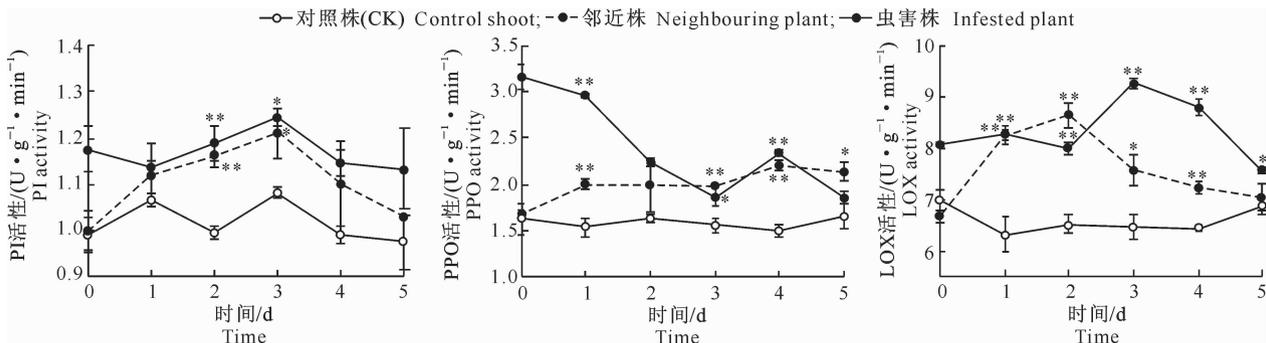


图 5 HIPVs 处理对邻近枣树 PI、PPO 和 LOX 活性的影响

Fig. 5 Effects of HIPVs on PI, PPO and LOX activities in neighboring jujube

2.3 枣树损伤挥发物(信号)成分的比较

由图 6 可以看出,健康枣树挥发物组分及含量与剪叶损伤处理和枣镰翅小卷蛾虫害枣树显著不同。剪叶损伤后, α -水芹烯、桉树醇、(Z)-3-己烯醇、 α -法呢烯、桉油烯、3,6,6-三甲基双环[3,1,1]庚-2-烯和(Z)-丁酸-3-己烯酯含量升高,茨烯、 α -蒎烯和(Z)-罗勒烯含量降低;而虫害后,茨烯、 α -水芹烯、桉

树醇、(Z)-3-己烯醇、(Z)-丁酸-3-己烯酯的含量明显升高,(Z)-罗勒烯、 α -法呢烯、甲氧基苯基肟和水杨酸甲酯含量降低。其中桉油烯、乙酸-4-己烯醇酯和3,6,6-三甲基双环[3,1,1]庚-2-烯是枣树受到损伤后新释放的化合物,而乙酸-4-己烯醇酯是虫害或损伤枣树新释放的特异挥发物,与 Yang 等^[11]的研究结果基本一致。

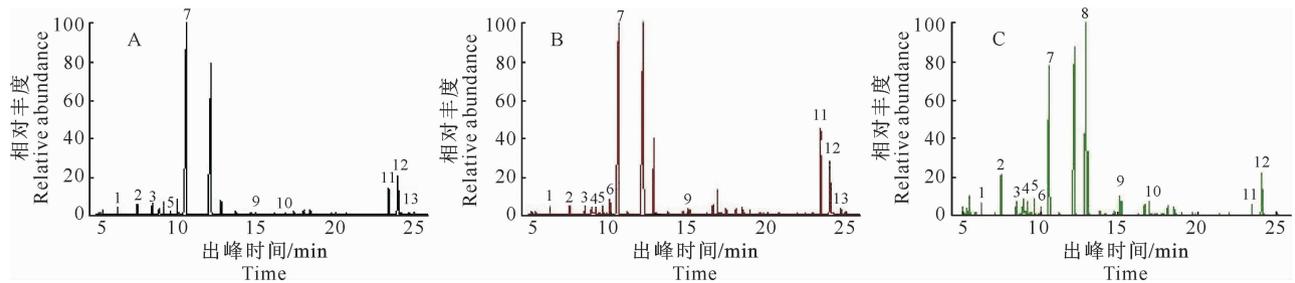


图 6 健康枣树、剪叶损伤和枣镰翅小卷蛾虫害枣树释放的挥发物组分

A. 健康株;B. 剪叶损伤株;C. 虫害株。1. 茨烯;2. α -水芹烯;3. α -蒎烯;4. 桉油烯;5. 桉树醇;
6. 3,6,6-三甲基双环[3,1,1]庚-2-烯;7. (Z)-罗勒烯;8. 乙酸-4-己烯醇酯;9. (Z)-3-己烯醇;10. (Z)-丁酸-3-己烯酯;
11. α -法呢烯;12. 甲氧基苯基肟;13. 水杨酸甲酯;没有标出的化合物峰均为色谱柱组分

Fig. 6 Volatile compounds from undamaged, artificial damaged and jujube infested by larvae *Ancylis sativa*

A. Undamaged plant;B. Mechanical damaged plant;C. Infested plant. 1. Camphene;2. α -Phellandrene;3. α -Pinene;
4. D-Sylvestrene;5. Eucalyptol;6. 3,6,6-Trimethyl-bicyclo [3,1,1] hept-2-ene;7. (Z)-Ocimene;8. 4-Hexen-1-ol, acetate;
9. (Z)-3-Hexen-1-ol;10. (Z)-Butanoic acid,3-hexenyl ester;11. α -Farnesene;12. Methoxy-phenyl-Oxime;13. Methyl salicylate;
Compound peaks that unmarked are column components

3 讨论

本研究结果表明,GLVs、MeJA 处理或虫害后,处理枣树及其邻近株 PI、PPO 和 LOX 活性快速增加。在田间自然条件下,枣镰翅小卷蛾取食 3 d 并通气,3 d 后虫害枣树和(通气)邻近枣树 3 种酶活性都显著增加,其防御可持续 5 d 以上^[12];本试验中,MeJA 和虫害处理 24 h 后,移开处理,使处理株和邻近株保持通气,处理株和邻近株 PI、PPO 和 LOX 3 种酶活性也均显著增加,其防御(PI 和 PPO)作用可持续 5 d 以上;3 种损伤信号显著增加了临近枣树 LOX 的活性,表明启动了枣树的十八烷信号途径^[6,15]。这些结果也表明,GLVs、MeJA 处理或虫害后,枣树释放的特异性挥发物(即损伤信号),可被邻近枣树所“感知”,并作出相应的防御反应。说明这些损伤信号是通过空气这一介质在植株间传递的,这与该领域其他研究结果一致^[16-18]。通气条件下,虫害挥发物显著提高了邻近株或邻近枝 PI、PPO 和 LOX 3 种酶活性,同株二次枝 3 种酶活性略高于异株二次枝;而不通气条件下,同株二次枝 3 种酶活性略高于对照枝,这说明虫害后除了空气传递

损伤信号外,不排除系统诱导或维管系统的信号传导^[14,19-22]。

诱导防御(induced defense)可以使植物避免没有害虫时的防御投入,但植物也可能面对害虫攻击时因需要时间调动防御而使植物受害。为了补偿这一缺陷,有些植物对特异性的环境信号采用激发性防御(即激发作用 priming)对策,因为这种信息预示了植物面临虫害的危险^[8]。本研究结果显示,3 种损伤信号都显著诱导了枣树的直接防御,启动了枣树的十八烷信号途径。但虫害玉米挥发物不能直接激活玉米的防御基因、增加玉米的防御水平^[6-7],而北美艾灌损伤挥发物(GLVs)只能引起临近烟草相关防御基因表达,但不能诱导直接防御物质(如尼古丁和蛋白酶抑制剂)的增加^[1],这与本研究结果不同。对木本植物杨树(*Populus deltoides* × *nigra*)、利马豆(*Phaseolus linatus*)等的研究发现,虫害植物挥发物(HIPVs)可诱导临近树或枝叶的间接或直接防御物质,提高临近植物的防御水平^[17-18,23],这与本研究结果一致。

植物间损伤信号的传递,可能经过信号释放、空中传递、植物接收和识别 4 个步骤,但具体机理并不

清楚^[2]。而损伤信号则主要包括 HIPVs 中的萜类挥发物,如(E)- β -罗勒烯和(E)-4,8-二甲基-1,3,7-十碳三烯(DMNT)^[12];6 碳的 GLVs,如(Z)-3-己烯醛、(Z)-3-己烯醇、乙酸-(Z)-3-己烯酯、(E)-2-己烯醛,或异丁烯醛等^[6,8,15,18,24]。本研究结果显示,剪叶损伤枣树挥发物增加了枞油烯、乙酸-4-己烯醇酯和 3,6,6-三甲基双环[3,1,1]庚-2-烯,而乙酸-4-己烯醇酯是虫害或损伤枣树的特异挥发物^[11]。所以, GLVs、MeJA 或 HIPVs 处理后,枞油烯、3-己烯醇、3,6,6-三甲基双环[3,1,1]庚-2-烯和乙酸-4-己烯醇酯可能是枣树重要的损伤信号,但这些信号化合物的具体作用还需要进一步研究。

GLVs 处理后,枣树体内 PI、PPO、LOX 3 种酶活性变化剧烈,尤其是 PPO 和 LOX,但持续时间相对较短(约 2 d)。而用 MeJA 处理或虫害后,邻近株 3 种酶活性变化较大,防御反应持续 5 d 以上,明显长于 GLVs 处理株。这说明枣树防御反应的强度和持续时间与损伤信号的种类和浓度有关,这与其他学者的研究结果一致^[1,8],但不同枣树损伤挥发物的具体作用还有待进一步研究。GLVs、MeJA-VOCs 或 HIPVs 处理后,邻近枣树防御水平的增加,是否也可引诱枣镰翅小卷蛾寄生蜂(间接防御作用);当受植食性昆虫危害后,已经被损伤信号激发了防御反应的枣树,能否再次提高防御水平,从而影响害虫的正常生长发育(直接防御作用)^[7],这些工作都需要进一步研究和探讨。

[参考文献]

- [1] Kessler A, Halitschke R, Diezek C, et al. Priming of plant defense responses in nature by airborne signaling between *Artemisia tridentata* and *Nicotiana attenuata* [J]. *Oecologia*, 2006, 148:280-292.
- [2] Baldwin I T, Halitschke R, Paschold A, et al. Volatile signaling in plant-plant interactions: "Talking Trees" in the genomics era [J]. *Science*, 2006, 311:812-815.
- [3] Rodriguea-Saona C R, Rodriguea-Saona L E, Frost C J. Herbivore-induced volatiles in the perennial shrub *vaccinium corymbosum*, and their role in inter-shoot signaling [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2009, 35:163-175.
- [4] Turlings T C J, Tumlinson J H, Lewis W J. Exploitation of herbivore-induced plant odors by host-seeking parasitic wasps [J]. *Science*, 1990, 250:1251-1253.
- [5] Kessler A, Baldwin I T. Defensive function of herbivory-induced plant volatile emission in nature [J]. *Science*, 2001, 291:2141-2144.
- [6] Engelberth J, Alborn H T, Schmelz E A, et al. Airborne signals prime plants against insect herbivore attack [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, 101:1721-1725.
- [7] Ton J, D'Alessandro M, Jourdie V, et al. Priming by airborne signals boosts direct and indirect resistance in maize [J]. *The Plant Journal*, 2007, 49:16-26.
- [8] Turling T C J, Ton J. Exploiting scents of distress: The prospect of manipulating herbivore-induced plant odors to enhance the control of agricultural pests [J]. *Current Opinion Plant Biol*, 2006, 9:421-427.
- [9] Arimura G I, Matsui K, Takabayashi J. Chemical and molecular ecology of herbivore-induced plant volatiles: Proximate factors and their ultimate functions [J]. *Plant Cell Physiol*, 2009, 50(5):911-923.
- [10] 李新岗,刘惠霞,黄建. 虫害诱导植物防御的分子机理研究 [J]. *应用生态学报*, 2008, 19(4):893-900.
Li X G, Liu H X, Huang J. Molecular mechanisms of insect pests-induced plant defense [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2008, 19(4):893-900. (in Chinese)
- [11] Yang L J, Li X G, Liu H. Herbivore-induced plant volatiles in the leaves of *Muzao jujube* from China [J]. *Chemistry of Natural Compounds*, 2011, 47(5):820-822.
- [12] Arimura G, Ozawa R, Shimoda T. Herbivory-induced volatiles elicit defence genes in lima bean leaves [J]. *Nature*, 2000, 406:512-515.
- [13] 范艳玲,李新岗,韩颖,等. 虫害挥发物对邻近枣树直接防御反应的激发作用 [J]. *西北农林科技大学学报:自然科学版*, 2010, 38(5):106-110.
Fan Y L, Li X G, Han Y, et al. Direct defense responses of healthy jujube primed by herbivore-induced plant volatiles [J]. *Journal of Northwest A&F University: Nat Sci Ed*, 2010, 38(5):106-110. (in Chinese)
- [14] Orians C M. Herbivores, vascular pathways and systemic induction: Facts and artifacts [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2005, 31:2231-2242.
- [15] Engelberth J, Seidl-Adams I, Schultz J C, et al. Insect elicitors and exposure to green leafy volatiles differentially upregulate major octadecanoids and transcripts of 12-oxophytodienoic acid reductases in *Zea mays* [J]. *Mol Plant Microbe Interact*, 2007, 20:707-716.
- [16] Karban R, Shiojiri K, Huntzinger M, et al. Damage-induced resistance in sagebrush: Volatiles are key to intra- and inter-plant communication [J]. *Ecology*, 2006, 87:922-930.
- [17] Heil M, Silva Bueno J C. Within-plant signaling by volatiles leads to induction and priming of an indirect plant defense in nature [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, 104:5467-5472.
- [18] Frost C J, Appel H M, Carlson J E, et al. Within-plant signaling via volatiles overcomes vascular constraints on systemic signalling and primes responses against herbivores [J]. *Ecology Letters*, 2007, 10:490-498.
- [19] Davis J M, Gordon M P, Smit B A. Assimilate movement dictates remote sites of wound-induced gene expression in poplar

- leaves [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1991, 88: 2393-2396.
- [20] Shulaev V, Leon J, Raskin I. Is salicylic acid a translocated signal of systemic acquired resistance in tobacco [J]. The Plant Cell, 1995, 7: 1691-1701.
- [21] Schittko U, Baldwin I T. Constraints to herbivore-induced systemic responses; Bidirectional signaling along orthostichies in *Nicotiana attenuata* [J]. Journal of Chemical Ecology, 2003, 29: 763-770.
- [22] Rhodes J D, Thain J F, Wildon D C. Evidence for physically distinct systemic signaling pathways in the wounded tomato plant [J]. Annals of Botany, 1999, 84: 109-116.
- [23] Baldwin I T, Schultz J C. Rapid changes in tree leaf chemistry induced by damage: Evidence for communication between plants [J]. Science, 1983, 221: 277-279.
- [24] Frost C J, Mescher M C, Carlson J E, et al. Plant defense priming against herbivores: Getting ready for a different battle [J]. Plant Physiology, 2008, 146: 818-824.

(上接第 133 页)

- [17] 刘柯楠,杨启良,郭浩,等. 基于不同滴灌方式的苹果幼树根系生长的三维可视化模拟 [J]. 中国生态农业学报, 2013, 21(6): 744-751.
- Liu K N, Yang Q L, Guo H, et al. Modeling and visualization of three-dimensional young apple tree root growth under different modes of drip irrigation [J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2013, 21(6): 744-751. (in Chinese)
- [18] 祁有玲,张富仓,李开峰. 水分亏缺和施氮对冬小麦生长及氮素吸收的影响 [J]. 应用生态学报, 2009, 20(10): 2399-2405.
- Qi Y L, Zhang F C, Li K F. Effects of water deficit and nitrogen fertilization on winter wheat growth and nitrogen uptake [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2009, 20(10): 2399-2405. (in Chinese)
- [19] 罗新兰,李天来,仇家奇,等. 北方日光温室长季节番茄茎节生长模拟模型 [J]. 农业工程学报, 2009, 25(8): 174-179.
- Luo X L, Li T L, Qiu J Q, et al. Simulation model of stem node growth of tomato in long season cultivation in northern solar greenhouse [J]. Transactions of the CSAE, 2009, 25(8): 174-179. (in Chinese)
- [20] 董乔雪,王一鸣,杨丽丽,等. 番茄三维形态结构的参数提取及模拟 [J]. 农业工程学报, 2010, 26(S2): 38-42.
- Dong Q X, Wang Y M, Yang L L, et al. Parameter identification of tomato 3D architectural model and simulation [J]. Transactions of the CSAE, 2010, 26(S2): 38-42. (in Chinese)
- [21] 王芸芸,温维亮,郭新宇,等. 烟草地上部植株三维重构与可视化 [J]. 中国农业科学, 2013, 46(1): 37-44.
- Wang Y Y, Wen W L, Guo X Y, et al. Research on three-dimensional reconstruction and visualization of above-ground tobacco plant [J]. Scientia Agricultural Sinica, 2013, 46(1): 37-44. (in Chinese)