

外源化合物诱导后小麦对麦长管蚜和粘虫的抗虫性研究

尹 姣*, 陈巨莲*, 曹雅忠**, 李克斌, 胡 毅, 孙京瑞

(中国农业科学院植物保护研究所, 植物病虫害生物学国家重点实验室, 北京 100094)

摘要: 喷施外源化合物和昆虫取食均可诱导小麦的防御反应, 如挥发物组成发生改变、某些次生物质含量增加或减少, 进而影响昆虫和天敌的行为反应。本实验中小麦苗经茉莉酸或几丁质喷施诱导, 可显著提高小麦中丁布的含量, 但茉莉酸甲酯的诱导作用不明显。喷施茉莉酸及麦长管蚜或粘虫取食诱导小麦, 会导致小麦挥发物的种类及含量与对照相比有显著不同, 3种处理间小麦的挥发物也存在显著差异。用经茉莉酸处理的麦苗饲养麦长管蚜和粘虫, 可显著抑制二者的生长发育速度, 使体重减轻, 并导致麦长管蚜繁殖力下降。经茉莉酸处理的麦苗的挥发物对粘虫寄生蜂有吸引作用, 表明茉莉酸在诱导小麦产生直接抗虫性的同时, 还能诱导其释放吸引天敌的挥发性化合物从而产生间接抗性。

关键词: 小麦; 茉莉酸; 麦长管蚜; 粘虫; 诱导抗性; 挥发物; 丁布

中图分类号: Q968 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296(2005)05-0718-07

Wheat resistance induced by exogenous chemicals to the wheat aphid, *Sitobion avenae* (F.) and the oriental armyworm, *Mythimna separata* (Walker)

YIN Jiao*, CHEN Ju-Lian*, CAO Ya-Zhong**, LI Ke-Bin, HU Yi, SUN Jing-Rui (State Key Laboratory for Biology of Plant Diseases and Insect Pests, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100094, China)

Abstract: Application of exogenous chemicals and feeding of insect pests can induce wheat to produce various defense responses, such as changing in the composition of volatiles and contents of other secondary metabolites, which in turn will affect the behavior of phytophagous insects and their natural enemies. The concentration of DIMBOA (2,4-dihydroxy-7-methoxy-1,4(2H)-benzoxazin-3-one) increased in wheat seedlings after jasmonic acid (JA) or chitin solution was sprayed, but no change of DIMBOA concentration was found in the wheat treated with methyl jasmonate. Application of JA and feeding on the wheat by the wheat aphid, *Sitobion avenae* (F.) and the oriental armyworm, *Mythimna separata* (Walker) could induce the change of volatile profiles in wheat seedlings. The volatiles emitted from JA-applied plants could attract the parasitoid, *Microplitis tuberculifer* Wesmael, one of the natural enemies of the oriental armyworm. Furthermore, when they were feeding on the wheat sprayed with JA, the development and weight of the wheat aphids and oriental armyworms were restrained significantly, and the fecundity of the wheat aphids decreased significantly. The results indicated that application of JA in wheat seedlings can induce wheat to produce both direct defenses and indirect defenses by emitting specific blends of volatiles that attract natural enemies.

Key words: Wheat; jasmonic acid; *Sitobion avenae*; *Mythimna separata*; induced resistance; volatiles; DIMBOA

植物的诱导抗虫性是指植物在遭受植食性昆虫攻击或预先利用物理的、化学的以及生物的方法处理植物后表现出来的一种抗虫特性(娄永根和程家

安, 1997)。植物对外界刺激有两方面的化学防御反应, 即直接防御和间接防御, 直接防御是指植物产生对昆虫有毒或抑制昆虫取食的次生代谢物质; 间接

基金项目: 国家十五攻关课题(2004BA509B01, 2004BA509B03); 粮食丰产科技工程(2004BA520A15)

作者简介: 尹姣, 女, 1976年生, 助理研究员, 主要从事昆虫化学生态学方面的研究, E-mail: jyin@ippcaas.cn

* 同等贡献 Authors who made equal contributions to this paper

** 通讯作者 Author for correspondence, E-mail: yazhongcao@sina.com.cn

收稿日期 Received: 2004-12-10; 接受日期 Accepted: 2005-08-22

防御即植物产生并释放挥发性次生代谢物质作为植物、植食性昆虫和天敌三者间化学通讯,通过对一些挥发性次生物质加以调节,如产生昆虫行为干扰物质(Kessler and Baldwin, 2001)或对天敌具有引诱作用的挥发物(Meiners and Hilker, 2000)来控制害虫,从而达到防御植食性昆虫的目的。其中外源的化学诱抗剂茉莉酸(Jasmonic acid, JA)及其甲酯(MeJA)是目前研究的热点。JA以亚麻酸为前体物,经脂氧合酶(LOX)催化加氧,产生脂肪酸氢过氧化物,再经氢过氧化物环化酶作用转变为十八碳的环脂脂肪酸即12-oxo-PDA,然后再经还原作用以及多次 β -氧化,最后形成JA(谷丽萍和周阮宝,1997)。已有的研究得知,JA可诱导与生物逆境作用相关的生物碱、抗毒素、蛋白酶抑制剂以及逆境蛋白的合成(Farmer and Ryan, 1990, 1992; Andressen, 1992; Sembdner and Parthier, 1993; Baldwin *et al.*, 1997; Dam *et al.*, 2000; Pohlson and Baldwin, 2001)。亦有大量研究表明JA能诱导植物释放挥发物产生间接抗虫作用(Walling, 2000; Dicke and Bruin, 2001; Farmer, 2001; Preston *et al.*, 2001; 桂连友等, 2004a, b; 吕要斌和刘树生, 2004)。另外,昆虫取食对植物抗虫性的诱导作用国内已有一些研究综述(张瑛和严福顺, 1998; 娄永根和程家安, 1997, 2000; 宗娜等, 2003; 刘兴平等, 2004)。

麦长管蚜 *Sitobion avenae* (F.) 是大多数麦区的优势麦蚜种类,粘虫 *Mythimna separata* (Walker) 也是小麦的一种重要害虫。目前在生产上并没有抗粘虫的小麦品种,抗麦蚜的品种也应用甚少,一直以化学防治为主,不仅环境污染严重,而且大量杀伤天敌,增加害虫抗药性。因此,寻找高效且无污染的控制措施或天然药剂成为目前的迫切需求。虽然茉莉酸诱导植物抗虫性方面已有相关报道(Farmer and Ryan, 1990, 1992; Andressen, 1992; Sembdner and Parthier, 1993; Baldwin *et al.*, 1997; Dicke *et al.*, 1999; Dam *et al.*, 2000; Falco *et al.*, 2001; 刘勇等, 2001a; Pohlson and Baldwin, 2001; Slesak *et al.*, 2001; 桂连友等, 2004a),但是,目前国内外在茉莉酸对小麦的诱导抗虫性方面仅进行了较为初步的研究(Slesak *et al.*, 2001; 刘勇等, 2001a),关于茉莉酸处理、不同害虫取食后小麦的防御反应是否存在差异等,尚缺乏研究。丁布作为小麦提取液中氧膦酸化合物的主要成分,具有显著的抗虫活性(Klun *et al.*, 1967; Campos *et al.*, 1989; 阎凤鸣等, 1996; 刘保川等, 2002)。明确外源诱导剂处理后小麦体内丁布含

量的变化,比较茉莉酸处理、不同取食方式的昆虫为害小麦后植物挥发物之间的差异及其对害虫和天敌的影响,可为深入探讨植物外源诱导增强植株体内系统防御能力,解析茉莉酸以及其他化合物诱导寄主植物对害虫或病原菌产生系统抗性的机理奠定基础。为此,我们在应用茉莉酸诱导小麦对一些重要病虫抗性研究的基础上(另文发表),开展了上述相应的研究工作。

1 材料和方法

1.1 虫源及试材小麦

虫源为室内饲养的取食为害方式不同的麦长管蚜和粘虫,选择体形大小、发育一致的幼虫作为实验用虫。麦长管蚜饲养条件为 $18 \pm 1^\circ\text{C}$, L12:D12, RH 70% ~ 80%;粘虫饲养条件为 $23 \pm 1^\circ\text{C}$, L16:D8, RH 70% ~ 80%。

以管侧沟茧蜂 *Microplitis tuberculifer* Wesmael 作为粘虫主要寄生蜂的实验用蜂。虫源来自河北省农科院植保所饲养的实验种群,室内饲养条件为 $24 \pm 1^\circ\text{C}$, L16:D8, RH 70% ~ 80%;取羽化 24 h 内的雌雄蜂供试。

选择感蚜品种“郑州 5389”和抗蚜品种“中 4 无芒”为小麦试材,在 $18 \sim 23^\circ\text{C}$ 的温室自然光照条件下盆栽,出苗至 2 叶期时分别进行相应实验。

1.2 不同试剂诱导后小麦中丁布含量的测定

茉莉酸、茉莉酸甲酯和几丁质均购自美国的 Sigma 公司。使用前先用极少量的丙酮溶解,然后兑入蒸馏水,配成 $5 \mu\text{mol} \cdot \text{mL}^{-1}$ 的溶液待用。选取郑州 5389 在 2 叶期时分别喷施茉莉酸、茉莉酸甲酯和几丁质,喷施量各为 $0.5 \mu\text{mol}/\text{株}$,对照喷蒸馏水。喷苗 24 和 48 h 后各处理均齐根剪下 4 株幼苗,4 株幼苗为一处理,各处理重复 3 次;称重后放在保鲜袋中,置于 -20°C 冰箱中备用。

丁布鉴定和含量的测定参考刘保川等(2002)的方法。取上述各处理小麦幼苗,加入 0.5 mL 的蒸馏水,匀浆,重复 3 次,室温下静置 15 min,用 $0.1 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ H}_3\text{PO}_4$ 调节 pH 至 3.0, $13\ 000 \text{ r} \cdot \text{min}^{-1}$ 离心 10 min,取上清液,用等体积的乙醚萃取 3 次,彻底蒸干乙醚后溶于重蒸甲醇中, 4°C 冰箱中储存以备 HPLC 测定。其分析条件如下:

仪器:惠普 HP-1100 高效液相色谱仪;

色谱柱:Sapharisorb C18 柱,规格为 $4.6 \text{ mm} \times 250 \text{ mm}$ (大连物理化学研究所生产);

流动相: A 为重蒸甲醇, B 为 0.5 mL H_3PO_4 用重蒸水定容至 1 L; 洗脱梯度为: 0~7.2 min A 液 25%, B 液 75%; 7.2~8 min, A 液 45%, B 液 55%; 8~15 min, A 液 25%, B 液 75%;

检测波长: 262 nm, 流速: $q_v = 1.2$ mL/min。

1.3 不同方式诱导小麦后挥发物的测定

盆栽 郑州 5389, 每盆 100 株, 在麦苗 2 叶期分别喷施茉莉酸(方法同上)、接蚜虫(每株接成蚜 2 头)和粘虫(每株接初孵幼虫 2 头)取食, 并设对照(未做任何处理), 处理 24 h 后收集小麦植株挥发物。各处理挥发物的提取方法参照刘勇(2001b)的有关提取方法略加改进。小麦 2 叶期时连同花盆(苗上带虫)一起置于密闭的容器中, 以 Tenax GR(5 g)为吸附剂, 抽气吸附 24 h(12 h 后更换一次麦苗), 气流量 $1 L \cdot min^{-1}$; 重蒸正己烷 5~6 mL 洗脱, 浓缩为 4 mL, 分析前置于 $-20^\circ C$ 冰箱保存。GC-MS 分析条件: 气谱 HP6890 联用 HP5973 质谱仪, HP6890 工作站, 毛细管柱 HP-5(30 m \times 0.25 mm), 进样口温度 $200^\circ C$, 无分流进样, GC-MS 接口温度 $280^\circ C$, 注射温度 $50^\circ C$, $5^\circ C \cdot min^{-1}$ 至 $200^\circ C$, $200^\circ C$ 保持 2 min, 电离能 70 eV, 载气为 99.999% 氦气, 流量 $1.0 mL \cdot min^{-1}$, 流速 $36 cm \cdot sec^{-1}$, 进样量 $2 \mu L$ 。

1.4 茉莉酸诱导后对麦蚜和粘虫选择性及生长发育的影响

选取 郑州 5389 和中 4 无芒 2 叶期麦苗, 将小麦的两片叶子(一片是未处理的, 另一片为喷施 JA 24 h 后的叶片)放在铺有湿滤纸的培养皿两侧, 在培养皿的中央放 20 头无翅的处女蚜或 16 头 3 龄粘虫, 15 min、30 min、60 min、120 min 后检查每片叶子上的蚜虫或粘虫数量, 共设 9 组重复。

盆栽 郑州 5389, 每盆 10 株, 喷施茉莉酸 1 h 后分别接粘虫和麦蚜, 各接 9 盆, 其中粘虫每盆接 5 头, 蚜虫每盆接 50 头, 每盆为一重复。12 天后检查粘虫和麦蚜的数量并称其体重(粘虫称单头和每盆总虫体重, 麦蚜仅称每盆总虫体重)。

1.5 茉莉酸诱导后对粘虫寄生蜂行为的影响

羽化 24 h 内的管侧沟茧蜂为实验用蜂, 小麦品种和叶片处理方法同 1.4 节。每头蜂观察 30 min, 观测并记录寄生蜂对目标味源的搜寻次数和降落其上后的停留时间。

1.6 统计分析

各项数据采用 SPSS 统计分析进行方差分析, 用 Duncan 氏多重比较和 t 检验进行处理间的差异显著性检验。

2 结果与分析

2.1 不同试剂诱导后小麦中丁布含量的变化

利用三种不同诱导剂处理小麦后丁布含量如图 1 所示。喷施诱导 24 h 和 48 h, 茉莉酸和几丁质均能够显著提高麦苗中的丁布含量($P < 0.05$), 但茉莉酸和几丁质处理的丁布含量无显著差异, 可见, 茉莉酸和几丁质对小麦中丁布的诱导作用相近。比较两处理 24 h 和 48 h 后的测定结果, 48 h 比 24 h 的丁布含量均有所提高但未达到显著差异, 说明茉莉酸和几丁质对小麦中丁布的诱导效果可以持续 48 h 以上。而小麦喷施茉莉酸甲酯后麦苗中丁布含量与对照无显著差异。

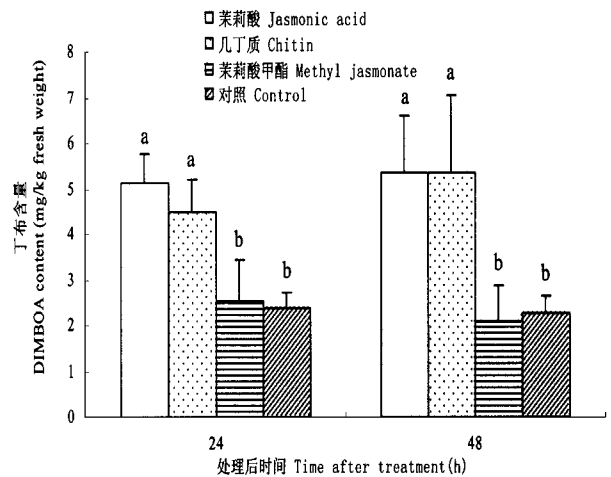


图 1 三种诱导剂诱导后小麦苗中的丁布含量

Fig. 1 The concentration of DIMBOA in wheat seedlings treated with jasmonic acid, methyl jasmonate or chitin 图中不同字母的为 Duncan 氏多重比较差异显著 ($P < 0.05$).

The different letters in the figure represent significant difference by Duncan's multiple range test ($P < 0.05$).

2.2 不同处理的小麦挥发物组成相

从实验结果可以看出, 茉莉酸处理后小麦的挥发物组分与对照有明显的不同, 增加了 7 种组分, 分别为反-3-己烯-1-醇, 3-萜烯, 6-甲基-5-庚烯-2-酮, 6-甲基-5-庚烯-2-醇, 茉莉酮, 苧烯, 1, 3-辛二烯(图 2: A, D)。有蚜株小麦的挥发物组分也发生了改变, 增加了 5 种组分, 即 1-己醇、反-3-己烯-1-醇、6-甲基-5-庚烯-2-酮、2-十三烷酮和 1, 6-辛二烯-3-醇(图 2: B, D), 其与茉莉酸诱导后挥发物组分的改变亦不完全相同, 仅反-3-己烯-1-醇和 6-甲基-5-庚烯-2-酮为其共同增加的组分(图 2: A, B), 说明麦蚜取食和茉莉酸处理对小麦的诱导机理存在差异。粘虫取食对小麦挥发物组分的影响更为突出, 新增化合物 11 种,

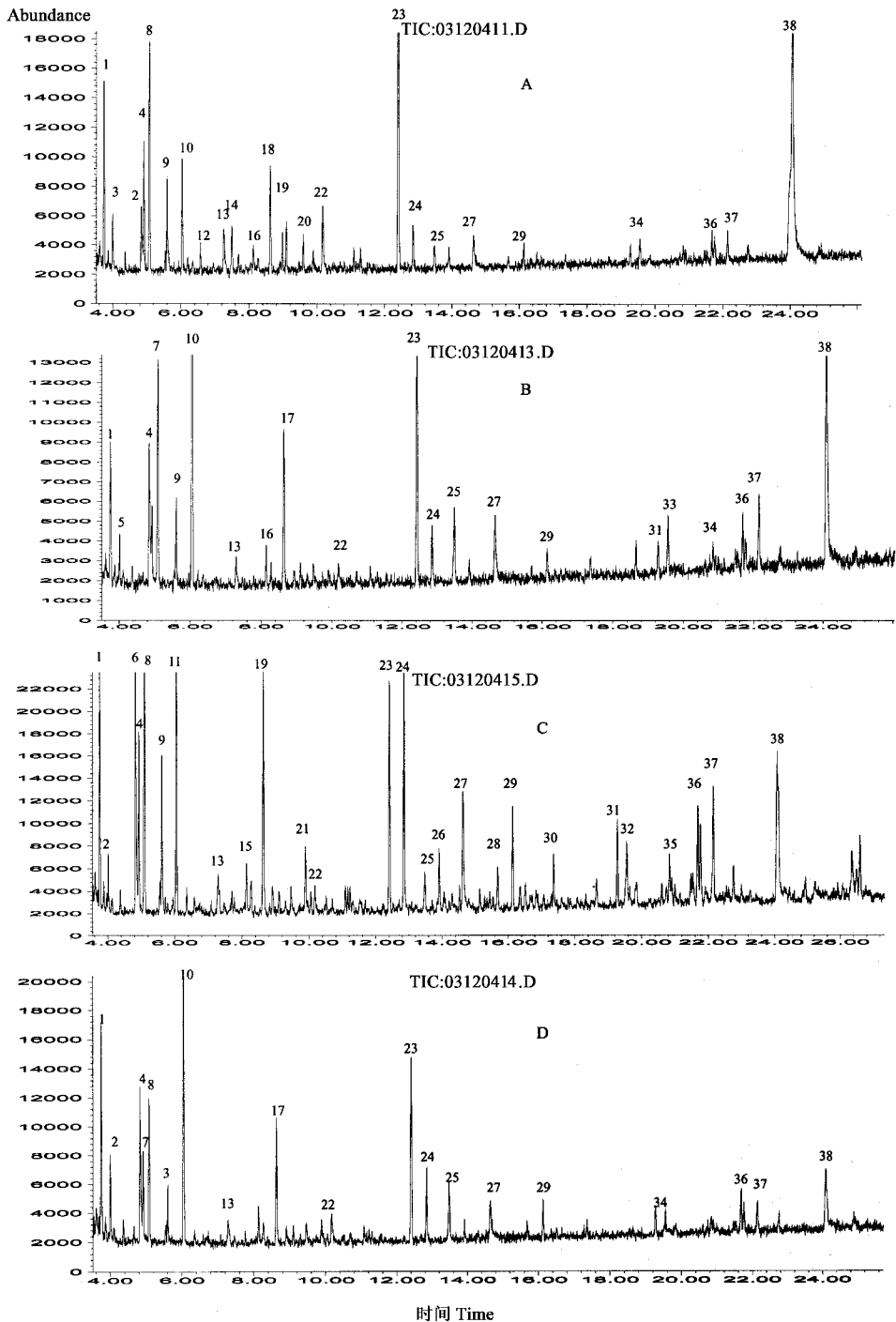


图 2 不同处理的小麦挥发物组成相

Fig. 2 Volatile profiling emitting from wheat with different treatments

A: 茉莉酸处理 Treated with JA; B: 麦蚜取食 Infested by *S. avenae*; C: 粘虫取食 Infested by *M. separata*; D: 未处理小麦 Untreated. 1. 己醛 Hexanal; 2. 辛醛 Octanal; 3. 壬醛 Nonanal; 4. 反-2-己烯醛 *E*-2-hexenal; 5. 1-己醇 Hexanol; 6. 2-丁酮 2-Butanone; 7. 反-2-己烯-1-醇 *E*-2-hexen-1-ol; 8. 顺-3-己烯-1-醇 *Z*-3-hexen-1-ol; 9. 反-3-己烯-1-醇 *E*-3-hexen-1-ol; 10. 反-2-己烯乙酯 *E*-2-hexenyl acetate; 11. 顺-2-己烯乙酯 *Z*-2-hexenyl acetate; 12. 3-萜烯 3-Carene; 13. 二甲苯 *p*-Xylene; 14. 6-甲基-5-庚烯-2-醇 6-methyl-5-hepten-2-ol; 15. 顺-2-己烯醛 *Z*-2-hexenal; 16. 6-甲基-5-庚烯-2-酮 6-methyl-5-hepten-2-one; 17. 癸醛 Decanal; 18. 茉莉酮 Jasnone; 19. 柠檬烯 Limonene; 20. 1,3-辛二烯 1,3-Octadiene; 21. α -蒎烯 α -Pinene; 22. 2-萜酮 Camphor; 23. 苯甲醛 Benzaldehyde; 24. 里哪醇 Linalool; 25. 萘 Naphthalene; 26. α -石竹烯 α -Caryophyllene; 27. 十三烷 Tridecane; 28. 吲哚 Indole; 29. 十四烷 Tetradeceane; 30. 3-反-4,8-二甲基-1,3,7-壬三烯 3*E*-4,8-Dimethyl-1,3,7-nonatriene; 31. 2-十三烷酮 2-tridecanone; 32. 1-戊烯-3-醇 1-Pentene-3-ol; 33. 1,6-辛二烯-3-醇 1,6-Octadien-3-ol; 34. 2,4,6-辛三烯-1-醇 2,4,6-Octatrien-1-ol; 35. 1-戊烯-3-酰乙酯 1-Pentene-3-ol acetate; 36. 十六烷 Hexadecane; 37. 十八烷 Octadecane; 38. 水杨酸甲酯 Methyl salicylate.

即 2-丁酮、反-3-己烯-1-醇, 顺-2-己烯醛, 苧烯, α -蒎烯, α -石竹烯, 吡啶, 3 反-4, 8-二甲基-1, 3, 7-壬三烯, 2-十三烷酮, 1-戊烯-3-醇, 1-戊烯-3-酰乙酯(图 2: C, D)。其中与茉莉酸诱导增加的同组分仅两个, 分别为反-3-己烯-1-醇和苧烯(图 2: A, C); 与麦蚜诱导增加相同的亦为两个, 即反-3-己烯-1-醇和 2-十三烷酮(图 2: B, C)。

2.3 茉莉酸处理小麦后对粘虫和麦蚜的影响

表 1 茉莉酸处理小麦对麦蚜和粘虫取食嗜好性的影响

Table 1 Feeding selection of the wheat aphid and the oriental armyworm to wheat sprayed with JA

处理时间 Time after treatment (min)	观测对象 Observed pest	郑州 5389 Zhengzhou 5389		中 4 无芒 Zhong 4 wumang	
		JA 处理叶上出现害虫 的概率 Percent of pest on leaves with JA (%)	对照叶上出现害虫的 概率 Percent of pest on leaves of CK (%)	JA 处理叶上出现害虫的 概率 Percent of pest on leaves with JA (%)	对照叶上出现害虫的 概率 Percent of pest on leaves of CK (%)
15	粘虫 Oriental armyworm	30.56 ± 15.45	31.94 ± 8.53	42.36 ± 11.59	44.44 ± 12.28
	麦蚜 Wheat aphid	21.11 ± 8.58	20.0 ± 10.31	26.67 ± 13.23	23.89 ± 11.93
30	粘虫 Oriental armyworm	29.86 ± 14.58	31.25 ± 8.27	42.36 ± 15.56	45.14 ± 12.41
	麦蚜 Wheat aphid	19.44 ± 14.88	20.56 ± 8.08	30.00 ± 13.69	24.44 ± 11.84
60	粘虫 Oriental armyworm	25.69 ± 12.67	34.03 ± 9.94	41.67 ± 12.88	43.06 ± 9.08
	麦蚜 Wheat aphid	24.44 ± 13.09	20.56 ± 9.82	26.67 ± 11.18	29.44 ± 11.30
120	粘虫 Oriental armyworm	25.69 ± 14.47	34.03 ± 9.94	45.14 ± 11.17	48.61 ± 14.91
	麦蚜 Wheat aphid	21.11 ± 10.24	22.78 ± 8.70	23.33 ± 11.99	30.00 ± 11.18

表中数据是平均值 ± 标准误; 下同。t 检验显示处理与对照间无显著差异($P > 0.05$)。The data in the table are mean ± SE; the same below. There was no significant difference ($P < 0.05$) between treatment and CK by t test.

2.3.2 对粘虫和麦蚜生长发育或繁殖的影响: 表 2 结果表明, 茉莉酸处理的麦苗不仅对刺吸取食的麦蚜产生明显的诱导抗性, 而且对咀嚼取食的粘虫的生长发育也产生严重影响。与对照相比, 取食茉莉酸处理麦苗的麦蚜生长发育进度减缓、体重减轻、

2.3.1 对粘虫和麦蚜选择性的影响: 从茉莉酸处理小麦后对粘虫和麦蚜取食选择性的影响结果(表 1)可以看出, 粘虫选择茉莉酸处理麦叶的数量和比率在处理的不同时段均少于对照(且在两个小麦品种上表现一致); 麦蚜在“中 4 无芒”小麦品种上也表现出相同趋势(在郑州 5389 品种上存在一定差异); 但经 t 测验统计学检验, 经 JA 处理与对照之间未达到显著差异。

死亡率明显增加以及种群增长倍数下降; 取食茉莉酸处理麦苗的粘虫也表现出生长发育减慢、体重明显下降的结果(因粘虫世代历期较长, 未能观测对其生殖力的影响)。

表 2 茉莉酸处理小麦 12 天后对麦蚜和粘虫生长发育及繁殖的影响

Table 2 Effects of JA-treated wheat on development and fecundity of the wheat aphid and the oriental armyworm 12 d after treatment

处理 Treatment	粘虫 Oriental armyworm			蚜虫 Wheat aphid		
	存活虫数(盆) Number of larvae survived (per pot)	单盆总虫重 Weight of larvae per pot (mg)	单头虫重 Weight of single larva (mg)	存活虫数(头) Number of aphids survived	种群增长倍数 Population trend index	单盆总虫重 Weight of aphids per pot (mg)
JA	1.8 ± 1.4	4.73 ± 6.25	1.70 ± 1.81	129.3 ± 51.8	1.29 ± 0.52	19.13 ± 7.72
CK	2.3 ± 1.3	11.03 ± 8.31	4.30 ± 1.27	324.5 ± 45.0	3.25 ± 0.45	51.10 ± 3.15
P 值 P Value	0.25	0.01**	0.004**	0.001***	0.001***	0.002**

“**”表示进行 t 检验的处理与对照间在 0.01 水平上差异极显著, “***”表示处理与对照间在 0.001 水平上差异极显著。“**”和“***” indicate significant differences at $P < 0.01$ level and $P < 0.001$ level between JA treatment and CK by t test, respectively.

2.4 茉莉酸诱导后对粘虫寄生蜂行为的影响

实验结果(表 3)表明, 茉莉酸处理小麦除诱导直接的抗虫性, 还对粘虫的寄生性天敌管侧沟茧蜂具有显著的吸引作用, 在两个小麦品种上均能显著延长停留时间; 在寄生蜂搜寻次数方面, 处理和对照间虽有差异但未达到显著水平。

表 3 茉莉酸处理小麦后对粘虫寄生蜂管侧沟茧蜂的影响

Table 3 Response of *Microplitis tuberculifer*

Wesmael to wheat sprayed with JA

小麦品种 Varieties of wheat	处理 Treatment	寄生蜂搜寻次数 Mean searching times	寄生蜂停留时间 Mean settling time (min)
郑州 5389	JA	2.5 ± 2.71	20.77 ± 11.07 *
Zhengzhou 5389	CK	1.8 ± 3.04	8.27 ± 10.69
中 4 无芒	JA	2.31 ± 1.99	19.96 ± 9.95 *
Zhong 4 wumang	CK	1.67 ± 1.86	8.29 ± 9.69

“*”表示进行 t 测验的处理与对照间在 0.05 水平上显著差异。“*” indicates significant difference ($P < 0.05$) between JA treatment and CK by t test.

3 讨论

国内外的研究已经证实茉莉酸作为十八碳烷信号传导途径的中心组分与植物的诱导防御相关(桂连友等, 2004)。本项研究显示, 取食茉莉酸处理后麦苗的麦长管蚜和粘虫的发育速度明显延缓, 其体重和存活率明显降低(表 2); 表明茉莉酸处理小麦对两种害虫可诱导产生直接抗性。已有研究证实, 小麦苗中丁布含量与小麦对麦长管蚜的抗性呈正相关(刘保川等, 2002); 丁布也可以影响咀嚼取食昆虫的发育, 如欧洲玉米螟 *Ostrinia nubilalis*、亚洲玉米螟 *Ostrinia furnacalis* (Klun *et al.*, 1967; Campos *et al.*, 1989; 阎凤鸣等, 1996)。本研究的测试结果, 茉莉酸处理后麦苗的丁布含量显著提高(图 1), 这说明茉莉酸处理小麦产生抗虫物质是诱导直接抗性的重要原因。另外, 茉莉酸诱导还会对小麦挥发物成分产生较大影响(图 2)。经茉莉酸处理后的小麦与对照相比增加的两种成分(6-methyl-5-hepten-2-one 和 6-methyl-5-hepten-2-ol)已经被证实对麦长管蚜的寄生蜂燕麦蚜茧蜂 *Aphidius picipes* 有强烈的吸引作用(刘勇等, 2001b)。在本研究中茉莉酸处理后的小麦与对照相比, 对粘虫的主要寄生蜂管侧沟茧蜂具有显著的吸引作用。其结果表明, 茉莉酸在诱导小麦产生直接抗性的同时, 还能诱导其释放吸引天敌的挥发性化合物产生间接抗性, 以此来达到减少害虫危害的目的。

前人和本实验已证实无论是外源诱导剂(如茉莉酸)诱导还是昆虫取食都能够启动植物的防御体系, 诱导植物产生系统抗性(娄永根和程家安, 1997, 2000; 宗娜等, 2003; 桂连友等, 2004a)。本项研究表明, 外源诱导剂和不同取食方式昆虫诱导小麦产生的抗性作用存在明显差异, 尤其是在诱导释放的挥发物方面: 茉莉酸诱导和麦长管蚜、粘虫取食诱导获得的挥发物之间既存在一些相似之处, 但同时亦存在显著的差异。其中, 茉莉酸和麦蚜取食均诱导小麦释放对麦蚜寄生蜂有强烈吸引作用的 6-甲基-5-庚烯-2-酮, 同时, 两者均可大量提高水杨酸甲酯的含量; 而水杨酸甲酯可显著减少蚜虫对植株的定殖(Pettersson *et al.*, 1994)。另一方面, 茉莉酸诱导和麦蚜取食的挥发性化合物与对照相比缺少了对麦蚜具有吸引作用的反-2-己烯-1-醇(Quiroz and Niemeyer, 1998); 麦蚜取食诱导获得的 2-十三烷酮对麦蚜本身有显著的抑制作用(Quiroz *et al.*,

1997)。粘虫取食诱导获得的挥发物组分与茉莉酸和麦蚜处理以及对照之间相比新增 8 种化合物, 如 α -蒎烯、3 反-4, 8-二甲基-1, 3, 7-壬三烯、 α -石竹烯、吡啶、1-戊烯-3-乙酰酯等, 这些化合物可显著吸引粘虫的寄生性天敌粘虫绒茧蜂 *Cotesia kariyai* Watanabe (Takabayashi *et al.*, 1995)。由此可以推测, 茉莉酸和不同取食方式害虫诱导植物抵御虫害启动的防御系统并非仅是十八碳烷信号传递途径, 可能存在更为复杂、多种的信号传递途径和抗性诱导机理; 而不同取食方式的害虫取食同一种作物时, 作物对害虫的抗性反应也存在一定差异。因此, 解析植物对不同类型诱导的抗虫性的反应差异、作用机理及分子机制将是深入研究的重点问题。

参考文献 (References)

- Andressen I, 1992. The search for the proteinase inhibitor inducing factor PIF. *Plant Mol. Biol.*, 19: 193–204.
- Baldwin IT, Zhang ZP, Diab N, Ohmshies TE, McCloud ES, Lynds GY, Schmelz EA, 1997. Quantification, correlations and manipulations of wound-induced changes in jasmonic acid and nicotine in *Nicotiana sylvestris*. *Planta*, 201: 397–404.
- Campos F, Atkinson J, Arnason JT, Philogene BJR, Morand P, Werstiuk NH, Timmins G, 1989. Toxicokinetics of 2, 4-dihydroxy-7-methoxy-1, 4-benzoxazin-3-one (DIMBOA) in the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* (Hübner). *J. Chem. Ecol.*, 15(7): 1 989–2 001.
- Dam NM, Hadwich K, Baldwin IT, 2000. Induced response in *Nicotiana attenuata* affect behavior and growth of the specialist herbivore *Manduca sexta*. *Oecologia*, 122: 371–379.
- Dicke M, Bruin J, 2001. Chemical information transfer between plants: back to the future. *Biochemical Systematics and Ecology*, 29: 981–994.
- Dicke M, Gols R, Ludeking D, Posthumus MA, 1999. Jasmonic acid and herbivory differentially induce carnivore-attracting plant volatiles in lima bean plants. *J. Chem. Ecol.*, 25(8): 1 907–1 922.
- Falco MC, Marbach PA, Pompermayer P, Lopes FC, Marcio CF, 2001. Mechanisms of sugarcane response to herbivory. *Gen. Mol. Biol.*, 24 (1-4): 113–122.
- Farmer EE, Ryan CA, 1990. Interplant communication: Airborne methyl jasmonate induces synthesis of proteinase inhibitors in plant leaves. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 87: 7 713–7 716.
- Farmer EE, Ryan CA, 1992. Octadecanoid precursors of jasmonic acid activate the synthesis of wound-inducible proteinase inhibitors. *The Plant Cell*, 4: 129–134.
- Farmer EE, 2001. Surface-to-air signals. *Nature*, 411: 854–856.
- Gu LP, Zhou RB, 1997. Advanced on the study of the role of jasmonates in plants. *Chin. Bull. Bot.*, 14(1): 31–35. [谷丽萍, 周阮宝, 1997. 茉莉酸类在植物体内作用研究进展. 植物学通报, 14(1): 31–35]
- Gui LY, Liu SS, Chen ZM, 2004a. Plant resistance to insects induced by application of exogenous jasmonic acid and methyl jasmonate. *Acta*

- Entomol. Sin.*, 47(4): 507 – 514. [桂连友, 刘树生, 陈宗懋, 2004a. 外源茉莉酸和茉莉酸甲酯诱导植物抗虫作用及其机理. 昆虫学报, 47(4): 507 – 514]
- Gui LY, Chen ZM, Liu SS, 2004b. Effect of exogenous methyl jasmonate induced tea volatiles on host-selection behavior of insects. *J. Tea Sci.*, 24(3): 166 – 171. [桂连友, 陈宗懋, 刘树生, 2004b. 外源茉莉酸甲酯诱导茶树挥发物对昆虫寄生选择行为的影响. 茶叶科学, 24(3): 166 – 171]
- Kessler A, Baldwin IT, 2001. Defensive function of herbivore-induced plant volatile emissions in nature. *Science*, 291: 2 141 – 2 144.
- Klum JA, Tipton CL, Brindley TA, 1967. 2, 4-dihydroxy-7-methoxy-1, 4-benzoxazin-3-one (DIMBOA), an active agent in the resistance of maize to the European corn borer. *J. Econ. Entomol.*, 60(6): 1 529 – 1 533.
- Liu BC, Chen JL, Ni HX, Sun JR, 2002. Isolation, purification and structural identification of Dimboa and its resistance to English grain aphid, *Stiobion avenae* (F.). *Chin. J. Appl. Environ. Biol.*, 8(1): 71 – 74. [刘保川, 陈巨莲, 倪汉祥, 孙京瑞, 2002. 丁布的分 离、纯化和结构鉴定及其对麦长管蚜生长、发育的影响. 应用与 环境生物学报, 8(1): 71 – 74]
- Liu XP, Ge F, Chen CP, Wang GH, Li ZY, 2004. Progress in induced resistance of pines. *Scientia Silvae Sinica*, 39(5): 119 – 128. [刘兴 平, 戈峰, 陈春平, 王国红, 李镇宇, 2004. 我国松树诱导抗虫性 研究进展. 林业科学, 39(5): 119 – 128]
- Liu Y, Chen JL, Ni HX, Hu C, 2001a. Effects of wheat seedlings induced by jasmonic acid on feeding behavior of wheat aphids. *Acta Phytopy. Sin.*, 28(4): 325 – 330. [刘勇, 陈巨莲, 倪汉祥, 胡萃, 2001a. 茉莉酸诱导小麦幼苗对麦蚜取食行为的影响. 植物保护学报, 28(4): 325 – 330]
- Liu Y, Hu C, Ni HX, Sun JR, 2001b. Effects of volatiles from different trophic level on foraging behavior of *Aphidius avenae*. *Chin. J. Appl. Ecol.*, 12(4): 581 – 584. [刘勇, 胡萃, 倪汉祥, 孙京瑞, 2001 b. 不同营养层次挥发物对燕麦蚜茧蜂寄主搜寻行为的影响. 应用生 态学报, 12(4): 581 – 584]
- Lou YG, Cheng JA, 1997. Induced plant resistance to phytophagous insects. *Acta Entomol. Sin.*, 40(3): 320 – 331. [娄永根, 程家安, 1997. 植物 的诱导抗虫性. 昆虫学报, 40(3): 320 – 331]
- Lou YG, Cheng JA, 2000. Herbivore-induced plant volatiles: primary characteristics, ecological function and its release mechanism. *Acta Ecol. Sin.*, 20(6): 1 097 – 1 106. [娄永根, 程家安, 2000. 虫害 诱导的植物挥发物: 基本特性、生态学功能及释放机制. 生态 学报, 20(6): 1 097 – 1 106]
- Lu YB, Liu SS, 2004. Effects of plant responses induced by exogenous jasmonic acid on host-selection behavior of *Cotesia plutellae* (Hymenoptera: Braconidae). *Acta Entomol. Sin.*, 47(2): 206 – 212. [吕要斌, 刘树生, 2004. 外源茉莉酸诱导植物反应对菜蛾 绒茧蜂寄生选择行为的影响. 昆虫学报, 47(2): 206 – 212]
- Meiners T, Hilker M, 2000. Induction of plant synomones by oviposition of a phytophagous insect. *J. Chem. Ecol.*, 26(1): 221 – 232.
- Pettersson J, Pickett J, Pye B, Quiroz A, Smart LE, Wadhams LJ, Woodcock CM, 1994. Winter host component reduces colonization by bird-cherry-oat aphid, *Rhopalosiphum padi* (L.) (Homoptera, Aphididae), and other aphids in cereal fields. *J. Chem. Ecol.*, 20(10): 2 565 – 3 574.
- Pohlson E, Baldwin IT, 2001. Artificial diets “capture” the dynamics of jasmonate-induced defenses in plants. *Entomol. Exp. Appl.*, 100: 127 – 130.
- Preston CA, Laue G, Baldwin IT, 2001. Methyl jasmonate is blowing in the wind but can it act as a plant-plant airborne signal? *Biochemical Systematics and Ecology*, 29: 1 007 – 1 023.
- Quiroz A, Niemeyer HM, 1998. Olfactometer-assessed responses of aphid *Rhopalosiphum padi* to wheat and oat volatiles. *J. Chem. Ecol.*, 24(1): 113 – 124.
- Quiroz A, Pettersson J, Pickett J, Wadhams LJ, Niemeyer HM, 1997. Semiochemicals mediating spacing behavior of bird cherry-oat aphid, *Rhopalosiphum padi* feeding on cereals. *J. Chem. Ecol.*, 23(11): 2 599 – 2 607.
- Sembdner G, Parthier B, 1993. The biochemistry and the physiological and molecular actions of jasmonates. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 44: 569 – 589.
- Slesak E, Slesak M, Gabrys B, 2001. Effect of methyl jasmonate on hydroxamic acid content, protease activity, and bird cherry-oat aphid *Rhopalosiphum padi* (L.) probing behavior. *J. Chem. Ecol.*, 27(12): 2 529 – 2 543.
- Takabayashi J, Takahashi S, Dicke M, Posthumus MA, 1995. Developmental stage of herbivore *Pseudaletia separata* affects production of herbivore-induced synomone by corn plants. *J. Chem. Ecol.*, 21(3): 273 – 287.
- Walling LL, 2000. The myriad plant responses to herbivores. *J. Plant Growth Regulation*, 19: 195 – 216.
- Yan FM, Li SG, Xu CR, Lin CS, 1996. Antifeedant property of DIMBOA and its effect on growth and development of the Asian corn borer, *Ostrinia furnacalis* (Guenée). *Acta Universitatis Pekinensis*, 32(2): 254-260. [阎凤鸣, 李松岗, 许崇任, 林昌善, 1996. 丁布对亚洲玉 米螟的拒食作用及生长发育的影响. 北京大学学报, 32(2): 254 – 260]
- Zhang Y, Yan FS, 1998. Herbivore-induced plant volatiles and its action in resistance to pest. *Acta Entomol. Sin.*, 41(2): 204 – 213. [张瑛, 严福顺, 1998. 虫害诱导的植物挥发性次生物质及其在植物防 御中的作用. 昆虫学报, 41(2): 204 – 213]
- Zong N, Yan YH, Wang CZ, 2003. Plant proteinase inhibitor: induction and adaptation in insects. *Acta Entomol. Sin.*, 46(4): 533 – 539. [宗娜, 阎云花, 王琛柱, 2003. 昆虫对植物蛋白酶抑制素的诱导 及适应机制. 昆虫学报, 46(4): 533 – 539]