

植物蛋白酶抑制素抗虫作用的研究进展*

王琛柱 钦俊德

(中国科学院动物研究所 北京 100080)

植物自身为抵抗昆虫等的为害,在长期进化过程中形成了复杂的化学防御体系,其中起主导作用的是一些植物化学物质。这些化合物能影响昆虫(或其它有机体)的生长、行为和群体生物学,因而又称为它感素(allelochemicals)^[1~3]。大多数它感素为植物的利己素,可以单一或协同对害虫起作用,构成植物的抗虫性。根据植物对昆虫取食的反应,可将植物的化学防御概括为两类:一类是组成型防御^[4],即抗虫物质不依赖于昆虫的取食而存在于植物组织中;另一类是诱导型防御^[5~9],即植物仅当昆虫取食时才大量合成抗虫物质。诱导型抗虫物质当然亦可以组成型存在于植物组织,但由于它能为虫害所诱导产生,因而倍受研究者的重视。植物蛋白酶抑制素就属于这一类。

1 蛋白酶抑制素的分类和性质

表1 已知的植物蛋白酶抑制素类型^[12]

类别	植物蛋白酶抑制素
丝氨酸类	大豆胰蛋白酶抑制素(Kunitz抑制素)族 Bowman-Birk抑制素族 大麦胰蛋白酶抑制素族 马铃薯抑制素I族 马铃薯抑制素II族 豌豆抑制素族 Ragi 1-2/玉米双功能抑制素族
金属类	羧肽酶A、B抑制素族
半胱氨酸类	半胱氨酸蛋白酶抑制素族
天门冬氨酸类	天门冬氨酸蛋白酶抑制素族

蛋白酶抑制素是一类分子量较小的多肽或蛋白质。它们能与蛋白酶的活性部位或变构部位结合抑制酶的催化活性^[3]。已报道的天然植物蛋白酶抑制素根据其作用于酶的活性基团,可分为四类^[10]:(1)丝氨酸类;(2)半胱氨酸类;(3)天门冬氨酸类;(4)金属类。就目前所知,蛋白酶抑制素在植物中分布相当广,含有蛋白酶抑制素的粮食作物就达90余种^[11],如小麦、玉米、大麦、燕麦、豆类等中均有存在。表1列出了已知的植物蛋白酶抑制素类型^[12]。

大多数已知的抑制素抑制丝氨酸蛋白酶类,因此丝氨酸蛋白酶抑制素的研究较为深入广泛,大豆的两种抑制素,Kunitz抑制素和Bowman-Birk抑制素在结构和功能上具有代表性。

Kunitz抑制素:分子量20 000,由181个氨基酸组成,分子内有两个二硫键。它抑制

* 国家自然科学基金资助项目

1995-04-28收稿,1996-01-20收修改稿

胰蛋白酶的活性, Arg-63和 Ile-64是它的活性部位, 以 Arg-63的羧基碳与胰蛋白酶活性中心的丝氨酸之羟基结合。酶与蛋白酶抑制素所形成复合物在 pH 3.0以下的酸性条件下完全解离^[13]。

Bowman-Birk 抑制素: 分子量8 000, 由71个氨基酸组成, 分子内有7个二硫键, 故其结构稳定, 对热、酸和碱的耐受性强。分子中的两个活性部位都位于由9个氨基酸组成的小环中, 一个是 Lys-16和 Ser-17, 另一个是 Leu-43和 Ser-44。前者抑制胰蛋白酶, 后者抑制胰凝乳蛋白酶。两个部位的活性基团前后有十分相似的氨基酸顺序。不仅如此, 其它许多豆类种子中也存在这种双头抑制素, 它们的活性部位顺序都很相似。由此看来, 编码它们的基因可能是由一个原始的基因倍增而来。活性部位的 Ser 残基都不变, 另一个基因决定其专一性, 若为 Lys 或 Arg 时, 抑制胰蛋白酶; 若为 Leu 或 Phe, 则抑制胰凝乳蛋白酶; 若为 Ala, 抑制弹性蛋白酶^[14]。

2 蛋白酶抑制素的抗虫作用

已知的植物蛋白酶抑制素绝大多数属丝氨酸类, 而丝氨酸蛋白酶在昆虫体内普遍存在, 在昆虫消化过程中起重要作用^[15], 所以蛋白酶抑制素抗虫作用研究多以丝氨酸蛋白酶抑制素为研究对象。

早在1947年, Mickel 等观察到某些昆虫的幼虫取食大豆产品后不能正常生长发育^[16]。Lipke 等发现杂拟谷盗 *Tribolium confusum* 在大豆粉中不能正常存活, 从大豆粉中分离的蛋白质组分可在离体条件下抑制昆虫消化酶对蛋白质的水解作用^[17]。Applebaum 等证明大豆胰蛋白酶抑制素、Bowman-Birk 抑制素和利马豆胰蛋白酶抑制素可抑制黄粉虫 *Tenebrio molitor* 的蛋白酶活性^[18]。植物蛋白酶抑制素抗虫作用的直接证据来自利用人工饲料对蛋白酶抑制素的生物测定, 如 Steffens 等在欧洲玉米螟 *Ostrinia nubilalis* 幼虫人工饲料中加入2%~5%的大豆胰蛋白酶抑制素, 发现明显抑制幼虫生长并推迟化蛹, 但同样水平的玉米胰蛋白酶抑制素却没有这种效果^[19]。

植物蛋白酶抑制素的抗虫作用还表现在植物的创伤诱导反应。Green 等发现机械损伤或昆虫为害马铃薯和蕃茄叶可诱导合成马铃薯和蕃茄蛋白酶抑制素 I 和 II, 不仅在受伤的叶片, 而且在整个植株中合成^[20]。Broadway 等也发现蕃茄植株受伤后, 抑制素 I 和 II 迅速积累, 可达200 $\mu\text{g/g}$ 鲜叶组织, 严重抑制甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* 和美洲棉铃虫 *Helicoverpa zea* 幼虫的生长^[21]。Edwards 等也发现受伤的蕃茄植株上甜菜夜蛾幼虫不仅生长受到抑制, 而且改变了原取食的习性^[22]。

近年来, 蛋白酶抑制素在植物抗虫基因工程中得到应用并且进展喜人。Hilder 等最早将豇豆胰蛋白酶抑制素 (cowpea trypsin inhibitor, CpTI) 克隆, 用于植物抗虫基因工程^[23]。CpTI 是大约80个氨基酸的多肽, 属于 Bowman-Birk 抑制素族。CpTI 蛋白的 DNA 编码序列是由种子 cDNA 文库筛选出来的。将该序列接上 CaMV35S 启动子和 nos 终止子, 放入农杆菌中。将这一结构转入烟草, 部分转基因植株叶片中 CpTI 含量可达总蛋白的1%, 用烟芽夜蛾 *Heliothis virescens* 初龄幼虫侵害转基因烟草, 仅发现有少量损害, 而对照植株却被蚕食的仅剩主干。继 Hilder 等的研究之后, Johnson 等将马铃薯和蕃茄抑制

素Ⅱ和蕃茄抑制素Ⅰ分别转入烟草^[24]，用烟草天蛾 *Manduca sexta* 为试虫的生测结果表明：抑制素Ⅱ表达量等于或大于50 $\mu\text{g/g}$ 组织的转基因植株叶片，可严重抑制幼虫的生长，表达量达100 $\mu\text{g/g}$ 组织的叶片可使部分幼虫死亡；抑制素Ⅰ表达量为100 $\mu\text{g/g}$ 组织的叶片对幼虫没有影响。这些研究表明，蛋白酶抑制素抗虫基因工程可改进植物的抗虫性，但针对特定的植物和害虫，选择蛋白酶抑制素的种类十分重要。

影响蛋白酶抑制素抗虫效果的因素归纳起来可有以下几方面：首先是蛋白酶抑制素的种类特异性，长期的进化过程使植物与昆虫形成了彼此的适应，造成不同的植物蛋白酶抑制素对昆虫的作用及强度有明显的差异。四纹豆象 *Callosobruchus maculatus* 饲以含1%或5%的大豆胰蛋白酶抑制素的饲料，对生长发育影响不大，而在含5%的马铃薯蛋白酶抑制素的饲料上饲养则是致命的^[25]；欧洲玉米螟饲以含2%~5%大豆胰蛋白酶抑制素的饲料，生长发育明显受阻，而在2%~5%玉米蛋白酶抑制素的饲料上时，生长发育不受影响^[19]。其次是蛋白酶抑制素在植物体内的浓度，浓度越大，其抗虫性越强。Gatehouse等对豇豆5 000个品种进行抗四纹豆象筛选时发现其中的某些抗虫品种胰蛋白酶抑制素含量高其它品种的1倍^[26]。将这种抑制素分离出，以0.8%的浓度掺入人工饲料饲喂，昆虫全部死亡，而以0.1%的浓度掺入，有80%的幼虫存活并化蛹。大豆胰蛋白酶抑制素对棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 幼虫生长的抑制作用随抑制素浓度的增高而加强，但浓度高于0.84%后抑制强度的变化减小^[27]。第三是植物体内的某些化学成分，它们可以与抑制素结合并使其失去抑制酶的活性。蕃茄体内除有蛋白酶抑制素外，还存在丰富的酚类化合物，它们也是蕃茄的抗虫因素。当叶组织损伤时叶细胞内的多元酚氧化酶与液泡中的酚类底物发生接触并将酚类物质氧化为醌类物质，醌类物质能与蛋白酶抑制素结合并使其失活，另外酚类的氧化也能抑制果胶酶的活性，而这类酶又是产生蛋白酶抑制素诱导因子所必需的^[28]。由此看来，转移蛋白酶抑制素基因宜选择酚类物质含量低的植物或组织。

3 蛋白酶抑制素在植物中的创伤诱导机制

植物蛋白酶抑制素的创伤诱导反应引起了昆虫学家、植物学家和分子生物学家极大的研究兴趣，以华盛顿州立大学生化所 Ryan 和他的同事们所做的研究最为突出。他们在发现马铃薯和蕃茄被马铃薯甲虫 *Leptinotarsa decemlineata* (Say) 为害后可诱导植物体内蛋白酶抑制素大量合成和积累的事实后，分离并鉴定了马铃薯和蕃茄的两种蛋白酶抑制素即抑制素Ⅰ和Ⅱ^[29,30]，接着研究了植物体内的这种诱导性生理防御反应。当植物受伤后，蛋白酶抑制素迅速积累，显然在伤口释放了一种信号，称做蛋白酶抑制素诱导因子 (Proteinase inhibitor inducing factor, PIIF)，激活了蛋白酶抑制素基因的表达^[7]。研究发现，这种因子是受伤后1~2h 传出伤叶，并分布于整个植株，但主要在植株顶部^[31]。受伤1~6h 内，叶细胞产生新的合成抑制素Ⅰ和Ⅱ的 mRNA 和蛋白质，其 mRNA 可在抑制蛋白探测到前2h 就能测得，在受伤后8h 达最高水平，对严重的创伤反应，两种抑制蛋白的 mRNA 分别可达0.5%和0.15%，然后在10h 后降低^[32]。翻译合成的抑制蛋白贮存于细胞中央液泡内，半衰期很长^[33,34]。由此说明，植物在严重受伤时，其体内蛋白酶抑制素之

所以能达到很高的水平是因为：(1) 植物将近利用1%的 mRNA 在较短的时间内大量合成；(2) 合成后存在稳定，与胞质隔离。

为了探明这种诱导机制，Ryan 等又花了几年的时间分离、鉴定并生测了 PIIF。他们用刀片将蕃茄小苗割伤，从受伤叶的叶柄处得到粗提物，最后分析结果证明粗提物内作为 PIIF 的活性成分是分子量在5 000~10 000之间的细胞壁果胶胶质片段，基本组成是碳水化合物，其内含有高比例的半乳糖醛酸^[35]。那么果胶质片段是仅在受伤组织及其周围起活化作用(局部反应)，还是要运输于整个植株来诱导整个系统的活化？Baydown 和 Fry 将 α -1, 4-寡聚半乳糖醛酸(α -1, 4-oligogalacturonides)用同位素标记，加于蕃茄植株伤口，发现该物质在植株体内的移动性很差^[36]。因此，果胶质片段主要激活创伤组织周围的蛋白酶抑制素基因，而不能直接传导于植株起诱导作用。最近的研究发现行使系统传递功能的物质是一种被称为“systemin”的多肽，由18个氨基酸组成，可经韧皮部运输于蕃茄整个植株，由它刺激产生茉莉酸(jasmonic acid)，再由茉莉酸激活蛋白酶抑制素基因的表^[37,38]。

根据上述结果，可将蛋白酶抑制素创伤诱导机制作如下概括：当昆虫取食或机械损伤植物时，势必破坏了植物组织的细胞；细胞壁的果胶碎片被水解酶(polygalacturonase)分解为寡聚的半乳糖醛酸片段，由此激活伤口周围组织的蛋白酶抑制素基因；与此同时内源产生的“systemin”运输于整个植株激活远离伤口组织的蛋白酶抑制素基因；局部和系统活化的结果，导致新的抑制素 mRNA 被转录，并以 mRNA 为模板合成抑制素原体，原体经修饰成为蛋白酶抑制素，贮存于叶细胞的中央液泡内，在叶内迅速积累起来阻止昆虫的进一步侵害。

4 植物蛋白酶抑制素对昆虫的作用机制

植食性的昆虫和哺乳动物吸收食物中的蛋白质均须将蛋白质分解为可利用的小肽或氨基酸。蛋白酶在其中起催化作用。植物蛋白酶抑制素可与蛋白酶结合并使其失活或降低活性，以此来解释蛋白酶抑制素对昆虫的抗营养效应并不困难。不过这类蛋白的作用机制远非如此简单。昆虫摄食胰蛋白酶抑制素后，胰蛋白酶的活性并未降低，反而有增高趋势^[21]。到目前蛋白酶抑制素的抗虫作用机制还不完全清楚。

胰蛋白酶抑制素对哺乳动物的抗代谢作用机理研究较早，研究也较为深入。在动物体内活性态的胰蛋白酶对胰脏的功能有调节作用^[39]，它能降解一种“监控肽(monitor peptide)”^[40,41]。这种监控肽被分泌进入肠道后可调控循环多肽激素——缩胆囊肽(cholecystokinin, CCK)的释放。CCK 从肠道进入血液可控制胰脏分泌、胆囊收缩、肠道蠕动和食欲等过程^[42]。食物中的抑制素与胰蛋白酶和其它消化酶发生作用，影响了上述一系列过程，导致胰腺处于慢性的超分泌状态，食欲减小，直至饥饿死亡。抑制素对动物蛋白酶的专一性和亲中性，决定其有害作用的强弱。

类似于 CCK 的激素在昆虫体内的存在与作用尚不清楚。因此，蛋白酶抑制素对昆虫的作用是否与对哺乳动物的相同尚不能肯定，但昆虫体内蛋白酶的生化特性以及对抑制素的反应与哺乳动物的相比有很多共性。Broadway 等在研究大豆胰蛋白酶抑制素和马

铃薯抑制素对鳞翅目两种昆虫 *H. zea* 和 *S. exigna* 消化生理的影响时发现, 两种抑制素在离体条件下均可抑制相应蛋白酶的活性, 但在活体条件下, 昆虫中肠内蛋白质的消化过程并未受到抑制, 而胰蛋白酶的活性显著增高, 很象哺乳动物中胰腺的超分泌行为。他们认为蛋白酶抑制素对昆虫的有害作用可能是由于抑制素诱导过量合成消化酶所造成的营养和能量损失而引起的^[21]。王琛柱等的研究表明, 棉铃虫短期取食大豆胰蛋白酶抑制素后, 中肠弱碱性类胰蛋白酶活力显著增高, 在4.2%浓度下比对照高出21%, 但中肠强碱性类胰蛋白酶、类胰凝乳蛋白酶和总蛋白酶活力则显著降低, 生长发育受到明显抑制。因此, 蛋白酶抑制素引起个别蛋白酶过量产生是昆虫的一种反应, 其所造成的营养和能量损失可能仅是有害作用的一个方面。蛋白酶抑制素对昆虫抗营养效应的原因可能仍在于对多种蛋白酶的抑制作用, 导致各种蛋白酶间的协调性破坏, 昆虫消化过程受阻^[27]。总之, 昆虫消化生理的调控机制和蛋白酶抑制素在其中所起的作用尚待进一步研究, 这对充分挖掘蛋白酶抑制素在植物抗虫性中的应用潜力是十分必要的。

5 结语

植物蛋白酶抑制素为植物抗虫性研究增添了新的内容, 它可通过传统的育种方法和遗传工程提高植物的抗虫性水平, 但有关的创伤诱导机制和对昆虫的作用机理, 特别是定量预测和实际效应等方面亟须进一步研究。除丝氨酸蛋白酶抑制素外, 其它类型的蛋白酶抑制素尚待开发利用。近年来, 半胱氨酸类胰蛋白酶抑制素陆续在马铃薯、豇豆、水稻等作物中发现^[43~45], 这类抑制素可能在一些以半胱氨酸蛋白酶为主要消化酶的鞘翅目昆虫的防治中发挥作用。

从害虫综合治理的角度看, 单一地用一种防御因子保护作物, 控制多种害虫是不现实的。尽管蛋白酶抑制素的研究已展示出在害虫防治上的应用潜力, 但也同样需要与其它抗虫因子和防治措施协调应用, 才能最终达到控制害虫的目的。因此, 加强蛋白酶抑制素与其它抗虫因子和防治措施的协调性研究仍是值得重视的问题。

参 考 文 献

- Whittaker R H. The biochemical ecology of higher plants. In: Sondheimer E, Simeone J B eds. Chemical Ecology. New York: Academic Press, 1970, 43~70
- Kogan M. Natural chemicals in plant resistance to insects. Iowa State J. Res., 1986, **60**: 501~527
- 钦俊德. 昆虫与植物的关系——论昆虫与植物的相互作用及其演化. 北京: 科学出版社, 1987
- Mckey D. The distribution of secondary compounds within plants. In: Rosenthal G A, Janzen D H eds. Herbivores: Their Interaction with Secondary Plant Metabolites. New York: Academic Press, 1979, 55~133
- Baldwin I T. Short-term damage-induced increase in tobacco alkaloids protect plants. Oecologia 1989, **75**: 367~370
- Darvill A G, Albersheim P. Phytoalexins and their elicitors—a defense against infection in plants. Annu. Rev. Plant Physiol., 1984, **35**: 243~275
- Ryan C A. Oligosaccharide as recognition signals for the expression of defensive genes in plant. Biochemistry, 1988, **27**: 8 879~8 883
- Hart S V, Kogan M, Paxton J D. Effect of soybean phytoalexins on the herbivorous insects mexican bean beetle and

- soybean looper. *J. Chem. Ecol.*, 1983, **9**: 657~672
- 9 Rossiter M, Schultz J C, Baldwin I T. Relationships among defoliators red oak phenolics, and gypsy moth growth and reproduction. *Ecology*, 1988, **69**: 267~277
- 10 Reich E, Rifkin D B, Shaw E. *Proteinases and Biological Control*. New York: Cold Spring Harbor, 1975
- 11 Leiner I E, Kakade M L. Protease inhibitors. In: Leiner I E ed. *Toxic Constituents of Plant Foodstuffs*. 1980, 7~71
- 12 Garcia-Olmedo F, Salcedo G, San-Chez-Monge R *et al.* Plant proteinaceous inhibitors of proteinases and α -amylases. *Oxf. Surv. Plant Mol. Cell Biol.*, 1987, **4**: 275~334
- 13 Koide T, Tsunasawa S, Ikenaka T. Studies on soybean trypsin inhibitors. *Eur. J. Biochem.*, 1973, **32**: 408~416
- 14 Odani S, Ikenaka T. Studies on soybean trypsin inhibitors VII. Disulfide bridges in soybean Bowman-Birk proteinase inhibitor. *J. Biochem.*, 1973, **74**: 697~715
- 15 Applebaum S W. Biochemistry of digestion. In: Kerkut G A, Gilbert L I eds. *Comprehensive Insect Physiology Biochemistry and Pharmacology*. Oxford: Pergamon Press, 1985, **4**: 279~310
- 16 Mickel C E, Standish J. *Mich. Agric. Exp. Stan. Tech. Bull.*, 1947, 178
- 17 Lipke H, Fraenkel G S, Leiner I. Effect of soybean inhibitors on growth of *Tribolium confusum*. *A. Food Chem.* 1954, **2**: 410~414
- 18 Applebaum S W, Birk Y, Harpaz I *et al.* *Comp. Biochem. Physiol.*, 1964, **11**: 85~103
- 19 Steffens R, Fox F R, Kassel B. Effect of trypsin inhibitors on growth and metamorphosis of corn borer larvae *Ostrinia nubilalis*. *J. Agric. Food Chem.*, 1978, **26**: 170~175
- 20 Green T R, Ryan C A. Wound-induced proteinase inhibitors in plant leaves: A possible defense mechanism against insects. *Science*, 1972, **175**: 776~777
- 21 Broadway R M, Duffey S S. Plant proteinase inhibitors: Mechanism of action and effect on the growth and digestive physiology of larval *Heliothis zea* and *Spodoptera exigua*. *J. Insect Physiol.*, 1986, **32**: 827~833
- 22 Edwards P J, Wratten S D, Cox H. Wound-induced changes in the acceptability of tomato to larvae of *Spodoptera litoralis*: A laboratory bioassay. *Ecol. Entomol.*, 1985, **10**: 155~158
- 23 Hilder V A, Gatehouse A M R, Sheerman S E *et al.* A novel mechanism of insect resistance engineered into tobacco. *Nature*, 1987, **330**: 160~163
- 24 Johnson R, Narvvaez J, An G, Ryan C A. Expression of proteinase inhibitors I and II in transgenic tobacco plants: Effects on natural defense against *Manduca sexta* larvae. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1989, **86**: 9 871~9 875
- 25 Janzen D H, Juster B, Bell E A. Toxicity of secondary compounds to the seed-eating larvae of the bruchid beetle *Callosobruchus maculatus*. *Phytochemistry*, 1977, **16**: 223~227
- 26 Gatehouse A, Gatehouse J, Dobie P *et al.* Biochemical basis of insect resistance in *Vigna unguiculata*. *J. Sci. Food Agric.*, 1979, **30**: 948~958
- 27 王琛柱, 项秀芬, 张书芳, 钦俊德. 大豆胰蛋白酶抑制剂对棉铃虫幼虫消化生理和生长发育的影响. *昆虫学报*, 1995, **38** (3): 272~277
- 28 Felton G W, Broadway R M, Duffey S S. Inactivation of protease inhibitor activity by plant-derived quinones: Complications for host-plant resistance against noctuid herbivores. *J. Insect Physiol.*, 1989, **35**: 981~990
- 29 Ryan C A. Chymotrypsin inhibitor I from potatoes: Reactivity with mammalian, plant, bacterial, and fungal proteinases. *Biochemistry*, 1966, **5**: 1 592~1 596
- 30 Bryant J, Green T R, Gurusadaiah T *et al.* Proteinase inhibitor I from potatoes: Isolation and characterization of its promoter components. *Biochemistry*, 1976, **15**: 3 418~3 824
- 31 Nelson C E, Walker-Simmons M, Makus P *et al.* Regulation of synthesis and accumulation of proteinase inhibitors in leaves of wounded tomato plants. In: Hedin P ed. *Plant Resistance to Insects*. Washington D. C.: American Chemical Society Press, 1983, 108~122
- 32 Graham J S, Hall G, Pearce G *et al.* Regulation of synthesis of proteinase inhibitor I and II mRNAs in leaves of

- wounded tomato plants. *Planta*, 1986, **169**: 399~405
- 33 Walker-Simmons M, Ryan C A. Immunological identification of proteinase inhibitors I and II in isolated tomato leaf vacuoles. *Plant Physiol.*, 1977, **60**: 61~63
- 34 Gustafson G, Ryan C A. The specificity of protein turnover in tomato leaves; the accumulation of proteinase inhibitors, induced with the wound hormone PIIF. *J. Biol. Chem.*, 1976, **251**: 7 004~7 010
- 35 Bishop P, Pearce G, Bryant J E, Ryan C A. Isolation and characterization of the proteinase inhibitor inducing factor from tomato leaves; identity and activity of poly- and oligogalacturonide fragments. *J. Biol. Chem.*, 1984, **259**: 13 172~13 177
- 36 Baydoun E A H, Fry S. *Planta*, 1985, **165**: 269
- 37 Pearce G, Strydom D, Johnson S *et al.* A polypeptide from tomato leaves induces wound-inducible proteinase inhibitor proteins. *Science*, 1991, **253**: 895~898
- 38 Farmer E E, Ryan C A. Octadecanoid precursors of jasmonic acid activate the synthesis of wound-inducible proteinase inhibitors. *Plant Cell*, 1992, **4**: 129~134
- 39 Schneeman B O, Chaing I, Smith L B. Effect of dietary amino acids, casein, and soybean trypsin inhibitor on pancreatic secretion in rats. *J. Nutr.*, 1992, **107**: 281~288
- 40 Iwai K, Fukuoka S, Fushiki T *et al.* Purification and sequencing of a trypsin-sensitive cholecystokinin-releasing peptide from rat pancreatic juice. *J. Biol. Chem.*, 1987, **262**: 8 956~8 959
- 41 Iwai K, Fushi T, Fukuoka S. Pancreatic enzyme secretion mediated by novel peptide; Monitors peptide hypothesis. *Pancreas*, 1988, **3**: 720~728
- 42 McLaughlin C L, Peikin S R, Baile C A. Food intake response to modulation of secretion of cholecystokinin in Zucker rats. *Am. J. Physiol.*, 1983, **244**: 676~685
- 43 Zimacheva A B, Levleva E V, Mosolov V V. Isolation and characterization of inhibitors of cysteine proteinases from potato tubers. *Biokhimiya*, 1984, **49**: 1 153~1 158
- 44 Barrett A J. The cystatins; a new class of peptidase inhibitors. *TIBS*, 1987, **12**: 193~196
- 45 Abe K, Emori Y, Kondo H *et al.* Molecular cloning of a cysteine proteinase inhibitor of rice (*oryzacystatin*). *J. Biol. Chem.*, 1987, **262**: 16 793~16 797

PROTEASE INHIBITORS IN PLANTS CONTRIBUTING TO RESISTANCE TO INSECTS: AN OVERVIEW

Wang Chenzhu Qin Junde

(*Institute of Zoology, Academia Sinica Beijing 100080*)

Abstract Plant protease inhibitors are considered to be protective agents in plants against herbivorous insects. It was shown that damage to the leaves of certain plant species by insect feeding induced the synthesis of protease inhibitors. Plants can now be genetically manipulated with protease inhibitor genes to express the inhibitor proteins in relatively high level resistant to insect pests. Studies on interactions of protease inhibitors with insect digestive enzymes may further elucidate the physiological role in natural plant defense and the potential usefulness in resistant crop breeding against insect pests of agriculture.

Key Words protease inhibitor, wound-induced response, mode of action, plant resistance to insects