



棉花次生代谢物质及其抗虫活性研究进展

王琦, 董合忠*

(山东棉花研究中心, 济南 250100)

摘要: 棉花可以通过乙酰—丙二酸途径、乙酰—甲羟戊酸途径和莽草酸途径合成一系列具有抗虫活性的次生代谢物质, 从而对害虫有不同程度的抗性。本文评述了棉花次生代谢物质的种类、抗虫活性、合成途径和影响因素, 提出了充分利用次生代谢物质防御棉花害虫侵害的策略。

关键词: 次生代谢; 代谢途径; 棉花; 抗虫活性

中图分类号: S435.622 **文献标志码:** A

文章编号: 1002-7807(2013)06-0557-07

Cotton Secondary Metabolites with Insecticidal Activity

WANG Qi, DONG He-zhong*

(Cotton Research Center, Shandong Academy of Agricultural Sciences, Jinan 250100, China)

Abstract: During the long process of evolution, plants have adapted to their environments through the biosynthesis of secondary metabolites (SM) using the acetate-malonate pathway, mevalonic acids pathway, or shikimic acid pathway, leading to resistance to different pests. As a major cash crop, cotton can produce many secondary metabolites with insecticidal activity, and show self-defense mechanisms under biotic stress conditions. These characteristics of cotton ensure reduced pest incidence and maintenance of ecological balance. This paper discusses the types of SMs, their synthesis, and insect resistance of cotton secondary metabolites in relation to their defense function. We propose possible pest-control strategies using secondary metabolites in cotton.

Key words: secondary metabolism; metabolism pathway; cotton; insecticidal activity

次生代谢 (Secondary metabolism) 是指生物合成生命非必需物质并储存次生代谢产物 (又称“天然产物”) 的过程。对植物来说, 次生代谢就是次级物质在植物体内合成和分解的化学过程。次生代谢物质特异地分布在植物的不同组织器官中, 它不是植物光合作用或者呼吸作用过程中所必须的基本代谢物^[1], 也不是植物正常生命活动所必需的物质。但是, 植物次生代谢产生的一些抗虫活性物质可以直接影响昆虫的食物营养与可消化性、昆虫取食定向性、栖息和产卵, 还间接影响其他特征。植物在长期进化过程中, 依靠次生代谢合成的抗虫活性物质, 从而具备了对害虫的不同程度的抗性, 达到控制害虫种群数量、交配行为和地理分布的效果, 从而减轻了虫害,

维持了生态平衡。植物次生代谢物质对细菌、病毒也有一定的防御作用^[2], 对植物自身生存和生殖能力也起到重要作用。植物次生代谢及其产物对虫害防治具有重要意义。本文结合已有的研究报告, 重点就棉花次生代谢物质的种类及其抗虫活性作简要评述。

1 棉花次生代谢物质的种类

棉花在特殊的细胞或组织里, 可以产生大量次生代谢物质, 并提供了多样的生物功能^[3]。有些次生代谢物质具有一定的毒性, 是不可利用的。并且, 次生代谢物质的合成, 使得光合作用偏离了理想产物的合成, 不再对代谢过程起作用。然而, 次生代谢物质具有重要的生态学作用^[4], 许多

收稿日期: 2013-08-30

作者简介: 王琦 (1984-), 女, 博士; * 通讯作者, donghz@saas.ac.cn

基金项目: 国家农业产业技术体系建设专项 (CARS-18-21)

次生代谢物质在抵抗害虫和环境胁迫时能起到重要作用,因而倍受抗逆研究领域的重视^[5]。

棉花等高等植物中次生代谢物质的种类较多,结构多样,但从其生物合成途径来看主要有酚类、类萜、含氮化合物和其他次生物质 4 类。酚类物质是植物的重要次生物质之一,是由芳香族环上的氢原子被羟基或功能衍生物取代后生成的化合物,以糖苷或糖脂状态积存于液胞中^[6]。棉花体内的有些次生代谢物质是重要的抗虫物质。其中对萜烯类化合物、黄酮类化合物和单宁类化合物的研究较为普遍,这些化合物对棉铃虫(*Helicoverpa armigera* Hü bner)、棉蚜(*Aphis gossypii* Glove)、绿盲蝽(*Lygocoris lucorum*)等多种害虫具有生化作用^[7-8];类黄酮类、杀实夜蛾素等也具有杀虫活性。这些次生代谢物质的含量因棉花品种而异,所起的抗虫效果也不尽相同。

萜烯类化合物是一类重要的抗虫物质。其中棉酚是一种倍半萜内酯,由棉花表皮下的色素腺生成,广泛分布于棉花根、茎、叶等组织中。其含量与棉株的生长周期有关,在棉花生殖生长期普遍高于营养生长期^[9]。萜烯类化合物的种类和分布还与棉花品种、棉株部位有关,通常花、蕾和种子中棉酚含量较高^[9]。萜烯类化合物通过甲羟戊酸途径合成,对多种棉田害虫具有驱避、拒食、胃毒和触杀等生理活性^[10];生产中多制作成饵料毒剂、取食阻碍剂和产卵阻碍剂,其中饵料毒剂应用广泛。萜烯类化合物与蛋白质作用形成复合物,进而降低害虫消化能力,或与消化酶作用而导致消化酶活性丧失。

黄酮类化合物广泛分布在包括棉花在内的各种植物中,是棉花植株中重要的抗病虫物质^[11],主要有棉皮素、槲皮素、芸香苷、儿茶素、异槲皮苷。陆地棉的黄酮类化合物以异槲皮苷和芸香苷为主,其中芸香苷对棉铃虫生长具有较强抑制作用^[12]。棉花植株中缩合单宁和黄酮类化合物对棉铃虫的近缘种美洲棉铃虫(*Helicoverpa zea* Boddie)和烟芽夜蛾(*Heliothis virescens*)有较强的毒性^[13]。

单宁是植物中起源很早的次生代谢物质成分,其分子结构上的羟基与蛋白分子中的羧基结合形成稳定的交叉链,所以能抑制消化酶的活

性,影响食物利用;同时也能与淀粉络合而影响昆虫对淀粉的分解。单宁由莽草酸途径合成,可以阻碍昆虫对棉花叶片中蛋白质的消化,以及对营养成分的吸收。

2 棉花次生代谢物质的抗虫活性

自 20 世纪 90 年代初,棉花次生代谢物质的研究多集中在棉酚对棉铃虫、棉蚜、绿盲蝽以及天敌昆虫消长的影响。棉酚不仅对棉铃虫有抗生作用,而且对棉子灰象(*Sympiezomias velatus*)生长也有作用^[14];当浓度为 0.1% 时刺激幼虫生长,浓度达到 0.5% 时抑制幼虫生长。同时,棉酚对天敌昆虫生长也有重要影响^[15]。

通过棉酚饲喂法发现,低浓度(0.016%)时,棉铃虫幼虫内脏里与氧化还原酶活性相关基因的转录水平明显改变,由此明确了棉酚的毒理效应作用靶点^[16]。棉铃虫的细胞色素 P450 基因 CYP6AE 14 受到不同浓度的棉酚抑制后,其在幼虫肠内表现出较高的表达量,并与幼虫的生长有显著联系^[17]。棉酚可以阻碍棉蚜取食,降低其生存力和繁殖力;而单宁含量与蚜虫抗性呈正相关^[18-19],对棉叶螨(*Tetranychus cinnabarinus*)有排斥性^[20]。Gao 等^[21]通过增加 CO₂ 浓度的方法,发现棉酚、缩合单宁的含量显著提高,但是氮含量明显降低,影响了棉蚜的生存能力。不同棉花品种叶片棉酚和单宁含量在不同时期存在差异,花铃期叶片棉酚和单宁含量与绿盲蝽抗性存在显著正相关^[22]。在 3 种不同棉酚含量(低棉酚 ZMS13、中等棉酚 HZ401、高棉酚 M9101)的棉花品系上,对烟粉虱隐存种 MEAM1 进行连续 2 代繁育调查,发现在低棉酚含量的棉花品种 ZMS13 上,1 代和 2 代烟粉虱(*Bemisia tabaci*)的未成熟发育时间明显延长,雌性烟粉虱的产卵能力和种群扩散率也是最高的,较其他 2 个高棉酚品系,烟粉虱 MEAM1 在棉花品系 ZMS13 上表现出较高的适应性^[23]。在大田试验中,缩合单宁、芸香苷、总萜烯类化合物和总杀实夜蛾素含量高的棉花品种可以在一定程度上减轻或抑制绿盲蝽的危害^[24]。此外,通过检测烟芽夜蛾(*Heliothis virescens*)幼虫体内棉酚和单宁的含量,可以评估 *Bt* 棉区旁边诱集作物上烟芽夜蛾幼虫的种群数量^[25]。

3 棉花次生代谢物质的合成途径

棉花次生代谢是在其初生代谢基础上派生出的一系列特殊的代谢过程,在棉花生长阶段起到重要作用,例如木质素是细胞次生壁的重要组成部分,而棉酚、槲皮素等次生代谢物质对昆虫

有一定防御性。根据生物合成的起始分子不同,棉花合成次生代谢物质的途径主要有3条(图1):乙酰—丙二酸途径,乙酰—甲羟戊酸途径和莽草酸途径^[6,10,26]。

3.1 乙酰—丙二酸途径

与其他锦葵科植物一样,棉花也产生环丙烯

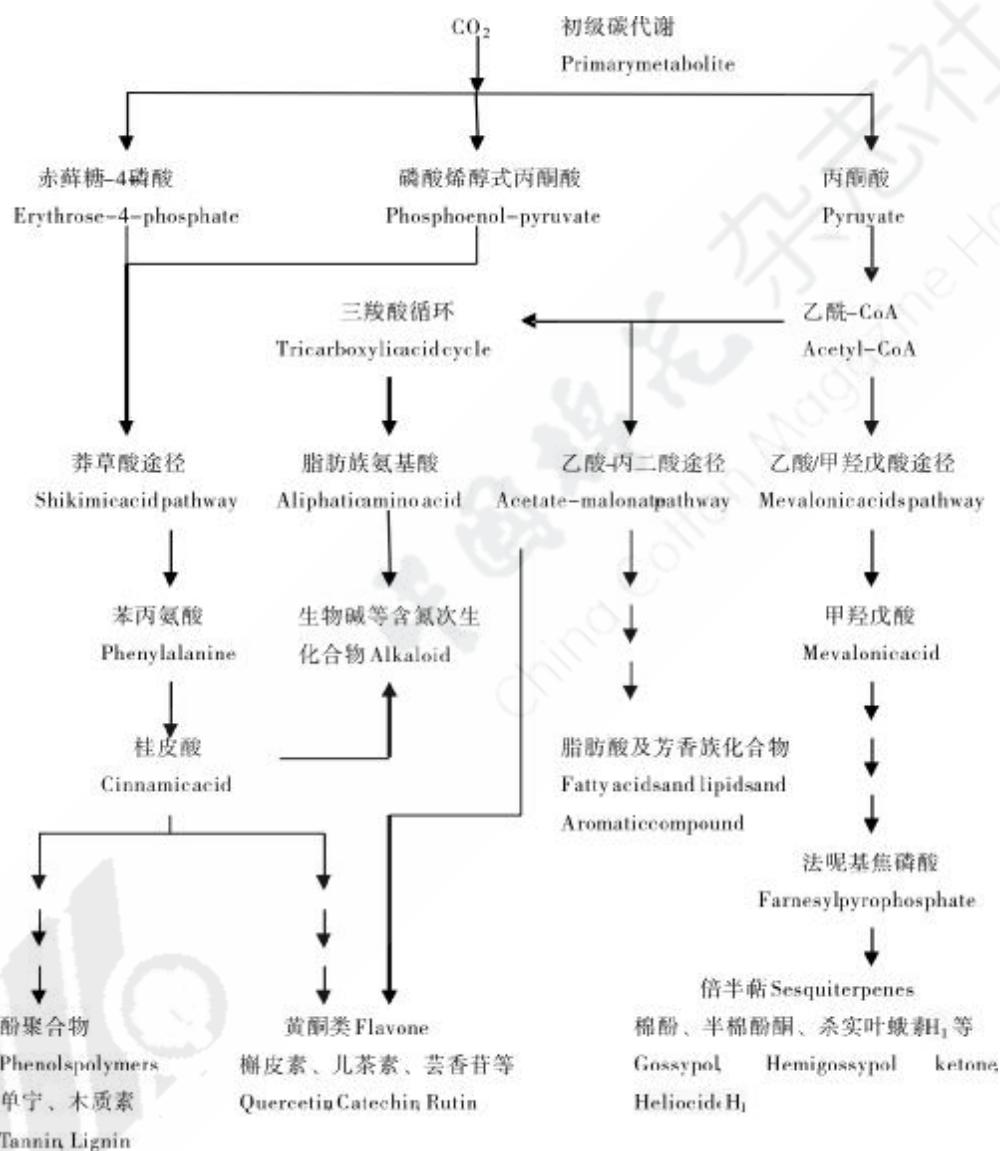


图1 棉花次生代谢途径

Fig. 1 Cotton secondary metabolic pathways

脂肪酸、锦葵酸以及苹果酸,其中环丙烯脂肪酸甲酯对昆虫具有毒害作用。这些天然饱和脂肪酸类均由乙酰—丙二酸途径生成,该途径主要生成脂肪酸类、聚酮类、酚类、醌类等化合物;而芳香族化合物最终合成聚交脂类,起到保护植物免受细菌和真菌侵染的作用。乙酰辅酶A、丙酰辅酶A、异丁酰辅酶A等作为起始底物,丙二酸单酰辅

酶A起到延伸碳链的作用^[3]。

棉花中常见的是18碳的锦葵酸和19碳的苹果酸,以及18碳的 α 酮醇、 γ 酮醇和12-oxo-PDA,多酮环合会生成各种醌类、聚酮类化合物;脂肪类次生代谢物质作为非营养物连接成脂类,构成了细胞膜重要组成部分,并为植株生长提供能量来源。

3.2 乙酰—甲羟戊酸途径

萜类化合物是一类由异戊二烯为结构单元组成的聚合物及其衍生物的统称,又称为类异戊二烯。萜类化合物的合成途径分为甲羟戊酸途径^[27-28]和丙酮酸/磷酸甘油醛途径^[29]。甲羟戊酸途径是以乙酰辅酶 A 为原料,生成甲戊二羟酸(MVA),在 ATP 作用下,经 MVA 这一前体,再进一步形成异戊烯基焦磷酸酯(IPP)及其双键异构体二甲基烯丙基焦磷酸酯(DMAPP),经过互相连接以及氧化、还原、脱羧、环合或重排等反应,最后缩合生成具有 C₅ 单位的倍半萜(C₁₅, n=3)、三萜(C₃₀, n=6)和甾体。合成萜类、甾醇等重要的天然化合物是棉花防御植食性昆虫的重要策略。倍半萜内酯是倍半萜中的一大类,棉酚作为一种倍半萜内酯在棉花的叶、花和其他部位的油腺中广泛存在,并对许多棉花害虫有毒杀作用。

3.3 莽草酸途径

莽草酸途径是棉株把碳水化合物合成具有 C₆-C₃ 骨架的苯丙素类、香豆素类、木质素和木质体类,莽草酸通过苯丙氨酸脱氨酶作用生成桂皮酸,桂皮酸与糖连接形成酯,或以奎尼酸,或以糖苷的形式存在于植株中。这一途径能提供合成蛋白质所需要的芳香族氨基酸:苯丙氨酸和酪氨酸,这 2 种芳香族氨基酸为苯丙烷类化合物生物合成的起始分子,且有些芳香族化合物是进一步合成酪氨酸、色氨酸等芳香酸类的前体。木质素和单宁也是经过莽草酸途径合成的次生代谢物。这一系列代谢过程被公认为苯丙烷类化合物代谢的中心途径。此外,丙二酸途径也可以产生苯丙烷类化合物,代谢产物对植物性真菌或细菌具有防御作用。

莽草酸途径与生物碱的生物合成也密切相关,莽草酸代谢过程中产生的氨基酸(L-色氨酸、L-酪氨酸、鸟氨酸)在一系列氧化还原酶的作用下,可生成单萜吲哚类、异喹啉类和烟碱等生物碱。类黄酮、苯醌和异黄酮等次生代谢物质则可以由多个合成支路产生^[10]。

4 影响次生代谢的因素

植物次生代谢物质含量的变化不仅与自身

遗传因素有密切关系,而且与其所处的生态环境、栽培措施等有很大的关系。一方面环境及其环境应力的改变会影响植物次生代谢物的合成与积累^[30],另一方面植物次生代谢与蛋白合成也会产生矛盾。

4.1 逆境胁迫影响次生代谢

干旱、雨涝、盐碱等逆境胁迫显著影响次生代谢,促进或抑制了次生物质的合成,使棉花组织内的次生物质含量发生变化,进而影响棉花的抗虫性。Demain 等^[31]对自然界中多种植物的代谢研究发现,次生代谢物质属于混合型,并且与微生物形成对抗关系。混合型的次生代谢物质处于高浓度时,能对植物起到更有效的保护^[32]。经过长期自然选择进化,次生代谢物质对环境表现出了一定的适应性特征^[33]。在逆境胁迫下,通常次生代谢物质合成会增加,并增加细胞结构的氧化性损伤^[34]。干旱胁迫通常会使植物体内的次生代谢物质浓度升高,如萜类、生物碱、有机酸等,而且干旱对次生化合物含量的影响通常与干旱胁迫的程度、发生时间的长短有关。短时间干旱胁迫,可使次生代谢物质成分的含量增加,但长时间胁迫,会得到相反的结果^[35]。盐胁迫和淹水等逆境胁迫也影响棉株体的次生代谢。据 Luo 等^[5]报道,盐处理(NaCl 5 mg·g⁻¹)棉花 7~12 d 后,棉花组织内的 Bt 蛋白和可溶性总蛋白含量明显降低,而次生代谢物质棉酚的含量却显著增加,棉酚含量增加弥补了 Bt 蛋白含量降低带来的不利影响,Bt 棉的抗虫性没有显著降低。

4.2 转 Bt 基因影响次生代谢

利用转基因生物技术,将外源基因 *Bt* (*Bacillus thuringiensis*) 导入棉株体内也会影响棉花的次生代谢。对转基因棉和非转基因棉次生代谢物质含量的比较研究发现,非转基因棉中棉所 12 的单宁和棉酚含量明显高于转 Bt 基因棉,并且棉叶螨在非转基因品种中棉所 12 上发生较轻,在 Bt 棉上发生较重^[36]。棉株碳代谢过程产生棉酚和单宁,而转基因棉则需要氮素合成 Bt 蛋白^[37],氮代谢的增强会直接影响碳代谢的效率,进而削弱棉株中缩合单宁的合成^[12];对转 Bt 棉 GK-12 的挥发性物质检测发现,组织中 α -蒎烯和 β -蒎烯的相对含量显著升高^[38];利用 HPLC 技术对转

Bt 棉 GK-22、SK103 和 ZK310 等品种次生代谢物质和营养物质的分析结果显示,单宁酸、棉酚、各种氨基酸、果糖、鼠李糖、海藻糖的含量与各自野生棉对照明显不同^[39],进一步说明了 *Bt* 基因的导入影响了碳、氮代谢平衡,进而影响了棉花组织内次生代谢物质含量,这可能也是 *Bt* 棉推广后次生害虫种群数量显著增长的一个重要原因^[40]。

4.3 栽培措施影响次生代谢

栽培管理与棉花次生代谢关系的研究还鲜有报道。不过,从现有对其他植物的研究来看,栽培措施一方面改变植物群体生长的环境条件,另一方面又对植株个体产生了特定的刺激,从而引起植物群体和个体次生代谢物含量的变化。例如,叶林栽培模式下,杜仲皮内京尼平甙酸、绿原酸、桃叶珊瑚甙的含量相对较高^[41]。而影响植株 C、N 代谢的栽培管理因素如浇水、施肥、植物生长调节剂等都可能影响次生代谢,改变次生物质的含量。康建宏等^[42]研究了不同施氮肥水平下,枸杞主要次生代谢产物甜菜碱、类胡萝卜素、黄酮的含量变化,发现适中的施氮量对枸杞类胡萝卜素、总黄酮等次生代谢物质的形成和积累有利。已有研究表明,植株生长与次生代谢有效成分积累间存在一定的平衡关系,过多的施用氮肥会导致黄酮等酚类次生代谢有效成分含量下降^[43]。从某种意义上说,植物次生代谢产物对作物套种竞争具有一定防御作用^[44],并且土壤施肥技术可以增加以 N 素为基础的次生代谢产物,进而降低了 C 素为基础的次生代谢水平^[45]。

5 问题与展望

棉花是病虫害发生最为严重的作物之一,虽然转基因棉的推广普及基本解决了棉铃虫的为害问题,但非靶标害虫的为害加重;棉蚜、绿盲蝽、棉叶螨等害虫在长江流域和黄河流域棉区已成为棉花生产的重要威胁。目前,棉花生产中主要依赖化学药剂对非靶标害虫进行防控,化学农药的大量使用不仅影响了棉田生物多样性,增强害虫抗药性,还对天敌昆虫、自然环境和人类健康带来了严重威胁。探索绿色、环保、高效的棉花病虫害防治新途径势在必行。

棉株体内可以产生大量次生代谢物质,大部分次生代谢物质是重要的抗虫物质,其中萜烯类化合物、黄酮类化合物、单宁类化合物等对棉铃虫、棉蚜、绿盲蝽等多种害虫具有杀虫活性。增强棉株体内次生物质代谢、提高棉花组织内次生抗虫活性物质的含量,是控制棉花病虫害发生十分有潜力的途径。为有效挖掘这一新途径在棉花病虫害控制方面的潜力和作用,作者认为应该加强以下 3 个方面的研究。

一是进一步研究明确次生代谢物质的抗虫活性和代谢途径。全面探讨生物碱、萜烯类、多酚类、奎宁及其混合物在植物生长过程中所起的作用。在基因组学和代谢组学的基础上,继续深入研究这些次生代谢物质的代谢途径及调控,将有助于棉花抗逆性的进一步提高。另外,在比较研究的基础上,按照一定比例对不同的棉花次生代谢物质进行调配,有助于获得稳定、高效的植物源杀虫剂。

二是进一步研究明确逆境对次生物质代谢及其抗虫性的影响。棉花次生代谢产物可以提高植物自身保护和生存竞争能力,并协调植物与环境的关系,其代谢水平与环境有更强的相关性和对应性。我国正在大力开发丰富的盐碱宜棉荒地资源植棉,研究明确次生代谢物质对棉花病虫害治理效果,以及盐碱干旱等因素对次生代谢物质代谢水平的影响及其机理,对控制盐碱地棉田非靶标害虫以及提高棉花产量、品质具有重要意义。

三是深入研究棉花次生代谢的调控技术和途径。已知棉花次生物质代谢受环境因素、栽培措施和转基因的强烈影响,这为有效调控棉花次生代谢提供了可能。因此,一方面要改革优化栽培措施,影响棉花次生代谢;另一方面,可以通过转化目的基因,更为有效地调控棉花次生代谢,提高棉花对害虫的抗性。

参考文献:

- [1] THEIS N, Lerdau M. The evolution of function in plant secondary metabolites [J]. *International Journal of Plant Science*, 2003(164):93-102.
- [2] SUMARIRA A, Rashida P, Sobia C, et al. Role of secondary

- metabolites biosynthesis in resistance to cotton leaf curl virus (CLCuV) disease[J]. African Journal of Biotechnology, 2011, 10 (79):18137-18141.
- [3] JACK R M, James M S. Cotton physiology [M]. Memphis, Tennessee, USA: The Cotton Foundation Publisher, 1986: 597-621.
- [4] 孔垂华. 21 世纪植物化学生态学前沿领域 [J]. 应用生态学报, 2002, 13(3): 349-353.
KONG Chui-hua. Frontier fields of plant chemical ecology in the 21st century[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2002, 13(3): 349-353.
- [5] LUO Zhen, Dong He-zhong, Kong Xiang-qiang, et al. Individual and combined effects of salinity and waterlogging on Cry1Ac expression and insecticidal efficacy of Bt cotton [J]. Crop Protection, 2008, 27(12): 1485-1490.
- [6] 徐正浩, 崔绍荣, 何勇, 等. 植物次生代谢物质和害虫防治 [J]. 植物保护, 2004, 30(4):8-11.
XU Zheng-hao, Cui Shao-rong, He Yong, et al. Plant secondary metabolites and their effects on insect management[J]. Plant protection, 2004, 30(4):8-11.
- [7] 陈巨莲, 倪汉祥, 孙京瑞. 主要次生物质对麦蚜的抗性阈值及交互作用[J]. 植物保护学报, 2002, 29(1): 7-12.
CHEN Ju-lian, Ni Han-xiang, Sun Jing-rui. The resistance threshold and interactions of several secondary metabolites to wheat aphids[J]. Acta Phytophylacica Sinica, 2002, 29(1): 7-12.
- [8] 张永军, 郭予元. 棉花缩合单宁和杀虫蛋白的交互关系 [J]. 棉花学报, 2000, 12(6):294-297.
ZHANG Yong-jun, Guo Yu-yuan. Interaction between condensed tannin and Bt crystal protein in cotton[J]. Cotton Science, 2000, 12(6): 294-297.
- [9] 张永军, 王武刚, 郭予元. 转 Bt 基因棉花抗虫萜烯类化合物时空动态的 HPLC 分析[J]. 应用与环境生物学报, 2001, 7(1): 37-40.
ZHANG Yong-jun, Wang Wu-gang, Guo Yu-yuan. Analysis of terpenoids and their spatio-temporal expression of cotton in Bt transgenic cotton by HPLC method [J]. Journal of Applied and Environment Biology, 2001, 7(1): 37-40.
- [10] 汤德良. 植物抗虫的次生代谢物质[J]. 世界农业, 1999, 3 (239): 32-33.
TANG De-liang. The secondary metabolism of plant insect resistant[J]. World Agriculture, 1999, 3(239): 32-33.
- [11] 武予清, 郭予元, 杨舰. 棉株中抗虫物质黄酮类化合物的高效液相色谱分析[J]. 植物保护, 2000, 26(5):1-3.
WU Yu-qing, Guo Yu-yuan, Yang Jian. Analysis of flavonoid substance in cotton plants for resistance to pests by HPLC [J]. Plant Protection, 2000, 26(5):1-3.
- [12] 武予清, 郭予元. 棉花单宁 - 黄酮类化合物对棉铃虫的抗性潜力[J]. 生态学报, 2001, 21(2):286-289.
WU Yu-qing, Guo Yu-yuan. Potential resistance of tannins-flavonoids in upland cotton against *Helicoverpa armigera* (Hübner)[J]. Acta Ecologica Sinica, 2001, 21(2):286-289.
- [13] HEDIN P A, Parrott W L, Jenkins J N. Relationship of glands, cotton square terpenoid aldehydes, and other allelochemicals to larval growth of *Heliothis virescens* (Lepidoptera, Noctuidae) [J]. Journal of Economic Entomology, 1992, 85(6): 359 - 364.
- [14] HEDIN P A, Jenkins J N, Parrott W L. Evaluation of flavonoids in *Gossypium arboreum* (L.) cotton as potential source of resistance to tobacco budworm [J]. Journal of Chemical Ecology, 1992, 18(2): 105-114.
- [15] 王琛柱. 棉酚和单宁酸对棉铃虫幼虫生长和消化生理的影响 [J]. 植物保护学报, 1997, 24(1): 13-18.
WANG Chen-zhu. Effects of gossypol and tannic acid on the growth and digestion physiology of cotton bollworm larvae[J]. Acta Phytophylacica Sinica, 1997, 24(1):13-18.
- [16] CELORIO-MANCERA M P, Seung-Joon A, Heiko V, et al. Transcriptional responses underlying the hormetic and detrimental effects of the plant secondary metabolite gossypol on the generalist herbivore *Helicoverpa armigera* [J]. BMC Genomics, 2011, 12: 575-591.
- [17] MAO Ying-bo, Cai Wen-jun, Wang Jia-wei, et al. Silencing a cotton bollworm P450 monooxygenase gene by plant-mediated RNAi impairs larval tolerance of gossypol [J]. Nature Biotechnology, 2007, 25(11): 1307-1313.
- [18] 刘旭明, 杨奇华. 棉花抗蚜的生理生化机制及其与棉蚜种群数量消长关系的研究 [J]. 植物保护学报, 1993, 20(1): 25-29.
LIU Xu-ming, Yang Qi-hua. The relationship between the physiological and biochemical mechanisms of aphid resistance of cotton and the population dynamics of cotton aphid [J]. Acta Phytophylacica Sinica, 1993, 20(1): 25-29.
- [19] 孟玲, 李保平, 王文全, 等. 新疆棉花栽培品种对棉蚜抗性及其机制的研究 [J]. 中国棉花, 1999, 26(2): 8-10.
MENG Ling, Li Bao-ping, Wang Wen-quan, et al. The research of Xinjiang cotton cultivars to cotton aphid resistance and mechanism[J]. China Cotton, 1999, 26(2): 8-10.
- [20] 武予清, 刘芹轩. 棉花叶片营养价值差异与抗蚜性 [J]. 棉花学报, 1995, 7(2):109-112.
WU Yu-qing, Liu Qin-xuan. Within-Leaf Differences in Nutritive Value and Resistance in Cotton to *Teranychus cinnabarinus* [J]. Cotton Science, 1995, 7(2): 109-112.
- [21] GAO Feng, Zhu San-rong, Sun Yu-cheng, et al. Interactive effects of elevated CO₂ and cotton cultivar on tri-trophic interaction of *Gossypium hirsutum*, *Aphis gossypii* and *Propylaea japonica* [J]. Environ Entomol, 2008, 37(1): 29-37.
- [22] 雒珺瑜, 崔金杰, 王春义, 等. 棉花叶片中棉酚和单宁含量与绿盲蚜抗性的关系 [J]. 棉花学报, 2012, 24(3):279-283.
LUO Jun-yu, Cui Jin-jie, Wang Chun-yi, et al. Relationship between contents of gossypol acetic acid (GAA) and tannin in cotton leaf and resistance to *Apolysus lucorum* Meyer-Dür [J]. Cotton Science, 2012, 24(3):279-283.
- [23] GUO Jian-ying, Wu Gang, Wan Fang-hao. Effects of high-gossypol cotton on the development and reproduction of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) MEAM1 cryptic species [J]. Journal of Economic Entomology, 2013, 106(3): 1379-1385.
- [24] 林凤敏, 吴敌, 陆宴辉, 等. 棉花主要抗虫次生物质与其对绿盲蚜抗性的关系 [J]. 植物保护学报, 2011, 38(3): 202-208.
LIN Feng-min, Wu Di, Lu Yan-hui, et al. The relationship be-

- tween the main secondary metabolites and the resistance of cotton to *Apolygus lucorum*[J]. Acta Phytophylacica Sinica, 2011, 38(3): 202-208.
- [25] ROBERT G O, Graham H, Mary M. Determining larval host plant use by a polyphagous lepidopteran through analysis of adult moths for plant secondary metabolites [J]. Journal of Chemical Ecology, 2007(33): 1131-1148.
- [26] TAIZ L, Zeiger E. Plant physiology[M]. 5th ed. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates Inc Publishers, 2006.
- [27] ROHMER M. The discovery of a mevalonate independent pathway for isoprenoid biosynthesis in bacteria, algae and higher plants[J]. Nature Product Reports, 1999,16(5):565-574.
- [28] GARDNER R G, Hampton R Y. A highly conserved signal controls degradation of 3-hydroxy-3-methylglutaryl-coenzyme A (HMG-CoA) reductase in eukaryotes[J]. Journal Biology Chemical, 1999, 274(44): 31671-31678.
- [29] ROHMER M, Knani M, Simonin P, et al. Isoprenoid biosynthesis in bacteria: a novel pathway for the early steps leading to isopentenyl diphosphate[J]. Biochemical Journal, 1993, 295(2): 517-524.
- [30] 段传人,王伯初,徐世荣. 环境应力对植物次生代谢产物形成的作用[J]. 重庆大学学报:自然科学版, 2003, 10(10): 67-72.
DUAN Chuan-ren, Wang Bo-chu, Xu Shi-rong. The effects of the environment stress on the plant secondary metabolite [J]. Journal of Chongqing University: Nature Science Edition, 2003, 10(10): 67- 72.
- [31] DEMAINE A L, Fang A. The natural functions of secondary metabolites[J]. Adv Biochem Eng Biotechnol, 2000, 69: 1-39.
- [32] CASTELLANOS I, Espinose-Garcia F J. Plant secondary metabolite diversity as a resistance trait against insects: a test with *Sitophilus granararius* (Coleopteran: Curculionidae) and secondary metabolites[J]. Biochemical Systematics and Ecology, 1997, 7(25): 591-602.
- [33] MICHEAL W. Evolution of secondary metabolites from an ecological and molecular phylogenetic perspective[J]. Phytochemistry, 2003, 64(1): 3-19.
- [34] BUCHANAN B B, Gruissem W, Jones R. Biochemistry and molecular biology of plants[M]. Maryland: Am Soc Plant Physiol, Rockville, MD, 2000: 610-628.
- [35] LIU Zhi-jun. Drought-induced *in vivo* synthesis of camptothecin in *Camptotheca acuminata* seedlings [J]. Physiologia Plantarum, 2000, 110(4): 483- 488.
- [36] 马 惠,赵 鸣,夏晓明,等. *Bt* 棉对棉叶螨发生的影响及与次生代谢物质的关系[J]. 棉花学报, 2012, 24(6): 481-488.
MA Hui, Zhao Ming, Xia Xiao-ming, et al. Effects of *Bt* transgenic cotton on occurrence of cotton spider mites in relation to the secondary metabolites in cotton[J]. Cotton Science, 2012, 24 (6): 481-488.
- [37] 杨长琴,徐立华,杨德银. 氮肥对抗虫棉蛋白表达的影响及其氮代谢机理的研究[J]. 棉花学报, 2005, 17(4):227-231.
YANG Chang-qin, Xu Li-hua, Yang De-yin. Effects of nitrogen fertilizer on the *Bt*-protein content in transgenic cotton and nitrogen metabolism mechanism[J]. Cotton Science, 2005, 17(4): 227-231.
- [38] 阎凤鸣,许崇任,Bengtsson M, et al. 转 *Bt* 基因棉挥发性气味的化学成分及其对棉铃虫的电生理活性[J]. 昆虫学报, 2002,45(4):425-429.
YAN Feng-ming, Xu Chong-ren, Bengtsson M, et al. Volatile compositions of transgenic *Bt* cotton and their electrophysiological effects on the cotton bollworm [J]. Acta Entomologica Sinica, 2002,45(4):425-429.
- [39] 陆宴辉,李 永,陈学新,等. 转基因棉棉株体内主要营养物质和次生物质含量分析[J].江苏农业学报,2005,21(2):92-97.
LU Yan-hui, Li Yong, Chen Xue-xin, et al. Analysis of major nutrient and secondary substance contents in transgenic cotton cultivars [J]. Jiangsu Journal of Agricultural Sciences, 2005,21 (2):92-97.
- [40] YU Hui-lin, Li Yun-he, Wu Kong-ming. Risk assessment and ecological effects of transgenic *Bacillus thuringiensis* crops on non-target organisms [J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2011, 53(7): 520-538.
- [41] 季志平,苏印泉. 栽培方式对杜仲皮次生代谢物含量的影响[J]. 西北植物学报, 2006, 26(9) : 1911-1915.
JI Zhi-ping, Su Yin-quan. Effect of planting modes on secondary metabolite contents in *Eucommia ulmoides* Barks [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2006, 26(9): 1911-1915.
- [42] 康建宏,吴宏亮,杨 涓,等. 不同施氮水平下枸杞主要次生代谢产物与多糖的关系研究[J].安徽农业科学,2008, 36(36): 16008- 16010.
KANG Jian-hong, Wu Hong-liang, Yang Juan, et al. Study on the relationship between the main secondary metabolites and polysaccharide in fruits of *Lycium barbarum* at different application amount of nitrogen[J]. Anhui Agriculture Science, 2008, 36(36): 16008-16010.
- [43] 苏文华,张光飞,周 鸿,等. 氮素对短葶飞蓬生长和次生代谢产物积累的影响[J].云南植物研究, 2010, 32(1): 41-46.
SU Wen-hua, Zhang Guang-fei, Zhou Hong, et al. Effects of nitrogen on the growth and accumulation of secondary metabolites of *Erigeron breviscapus* (Compositae) [J]. Acta Botanica Yunnanica, 2010, 32(1): 41-46.
- [44] MOHAMMAD Pessaraki. Handbook of plant and crop physiology[M]. 2th ed. Tucson, Arizona: Marcel Dekker Inc, Publishers, 2001:486-497.
- [45] WATERMAN S M. Extrinsic factors in influencing production of secondary metabolites in plants [M]// Bernays E A. Insect-plant interactions: Vol 1. Boca Raton, FL: CRC Press, 1989:107-134. ●