**附件3**

“新思路与新理论”部分范文

萜烯挥发物介导的植物防御反应研究进展[[1]](#footnote-1)\*

Recent Progress of Terpene-mediated Plant Defense against Herbivorous Insects

黄欣蒸1[[2]](#footnote-2)\*\* 井维霞1,2 寇俊凤1 张永军1[[3]](#footnote-3)\*\*\*

(1.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 100193；

2. 山东农业大学植物保护学院，山东泰安 271018)

关键词: 直接防御; 间接防御; 虫害诱导挥发物; 萜烯合成酶

植物受害虫为害时虽不能通过移动逃脱，但是在长期进化过程中，其为抵御害虫的取食为害逐渐形成了一套复杂有效的防御体系。根据防御性状形成时期，可以把植物防御分为组成型防御和诱导型防御。组成型防御是指植物在植食性昆虫取食前就已存在的物理和化学性状，而诱导型防御是由昆虫取食后诱导产生的抗虫性状（娄永根和程家安，1997）。按防御反应的作用方式可以把植物防御分为直接作用于害虫的直接防御反应和作用于天敌的间接防御反应。直接防御由对植食性昆虫起毒杀、趋避或抑制消化作用的化学物质和一些特殊的结构性状组成，而间接防御指增加天敌适合度的性状，包括向天敌提供生存场所和食物资源（即资源介导的间接防御）以及搜索定位信号（即信息介导的间接防御）（Kessler and Heil, 2011）。资源介导的间接防御，如一些植物分泌花外蜜露吸引蚂蚁、寄生蜂、瓢虫等天敌聚集在蜜腺附近守卫，以减少植食性昆虫的取食（Heil, 2008）。另一种重要的间接防御——信息介导的间接防御，指通过植物被昆虫取食后增强释放大量的挥发性化合物（虫害诱导挥发物）吸引寄生蜂和捕食者，以减轻受害程度（van Veen, 2015; Dicke, 2016; Kessler, 2016）。

近年来，植物挥发物在植物-害虫-天敌三级营养关系中的作用及调控机制，以及其应用潜力的发掘是昆虫化学生态调控的研究方向。植物挥发物的生态学功能主要表现在以下几个方面：（1）抵抗非生物逆境。尤其是萜烯类挥发物在植物光合作用和抗旱方面，以及植物应对全球气候变暖和CO2浓度增加等环境变化的过程中都发挥着重要作用（Loreto and Schnitzler, 2010; Kessler, 2016）。（2）作为植物内/间的信号分子。植物激素的甲基化结构，包括MeJA和MeSA，已被明确为植物内/间挥发性信号。美洲黑杨中，绿叶挥发物 (*Z*)-3-乙酸叶醇酯作为植物间信号启动相邻健康植物的防御信号途径和防御基因（Frost *et al.*, 2008）。而在玉米中，氨基酸代谢物吲哚能够使不相邻组织和相邻植株处于“警备”状态（Erb *et al.*, 2015）。（3）吸引传粉生物，主要为花香气味floral volatiles，其组分多为苯基/苯丙烷类化合物。花香气味通常具有物种特异性，以特异地吸引一类传粉生物。如，蛾类昆虫传粉的植物释放大量的苯环类挥发物（Dobson, 2006）; 蝙蝠传粉的花朵则主要释放含硫挥发物（Von Helversen *et al.*, 2000）。花香气味的释放与传粉生物活动习性密切相关，呈现明显的昼夜节律性（Kolosova *et al.*, 2001）。另外，已授粉花朵挥发物还能够趋避传粉生物并指引其搜寻和定位未授粉花朵（Schiestl and Ayasse, 2001）。（4）抵御病虫害，主要为营养器官挥发物vegetative volatiles，也被称为防御相关挥发物defense-related VOCs。叶和根被昆虫取食后，会释放大量的虫害诱导挥发物Herbivore induced plant volatiles（HIPVs）。这些HIPVs既能直接防御昆虫的为害，包括具有毒性，趋避害虫，阻碍取食，又能吸引捕食者和寄生蜂，从而间接地保护植物免受更严重的为害（即间接防御）（Heil, 2014）。

根据分子结构和生物合成途径不同, 虫害诱导挥发物HIPVs主要分为脂肪酸衍生物（绿叶气味）、苯类/苯丙烷类、萜类化合物三大类。其中，绿叶气味并不是昆虫取食特异诱导的挥发物, 机械损伤也能诱导绿叶气味的释放, 因此推测取食诱导植物绿叶性气味的释放, 可能与取食过程中对植物造成的机械损伤有关（娄永根和程家安，2000）。绿叶气味的非特异性释放在三级营养关系中的作用可能是与其它成分协同作用, 从而有助于天敌对寄主的搜寻。另外, 有研究表明绿叶气味在植物间相互作用中发挥着重要作用（Ruther and Furstenau, 2005）。而萜烯挥发物只在植食性昆虫取食后特异性诱导释放，模仿取食的连续机械损伤也不能诱导其释放（Mithöfer *et al.*, 2005）。因此研究人员推测萜烯挥发物在植物趋避害虫或吸引天敌的防御反应过程中发挥重要作用，近年来大量的研究也证明了这一观点（Gershenzon and Dudareva, 2007）。例如，田间试验利用人工合成的芳樟醇标准品模拟烟草天蛾危害烟草后的芳樟醇释放量，结果表明芳樟醇对烟草天蛾的产卵具有显著地趋避作用（Kessler and Baldwin, 2001）。沉默芳樟醇基因的水稻突变体植株上有更多的褐飞虱取食而且寄生性天敌稻虱缨小蜂的寄生率降低（Xiao *et al.*, 2012）。

萜烯挥发物由萜烯合成酶基因*TPS*催化生成。鉴于*TPS*基因在萜烯挥发物生物合成中的关键作用，及其在植物芳香气味和农作物害虫防治中广阔的应用前景，越来越多植物中的*TPS*被克隆并进行功能分析（Schiestl, 2015; Schnee *et al.*, 2006）。目前已有超过30种植物中的200多个萜烯挥发物合成酶基因被克隆鉴定（Bleeker *et al.*, 2011; Dudareva *et al.*, 2013）。植物中，萜烯合成酶TPS拥有共同的进化起源，裸子植物和被子植物TPS分为3大类（class I- III），7个亚家族（TPSa—TPSg），柯巴基焦磷酸合酶和内根-贝壳杉烯合成酶及其它二萜合成酶分别聚类为TPSc、TPSe 和TPSf亚家族（class I），被子植物倍半萜合成酶、被子植物环化单萜合成酶以及非环化的单萜合成酶分别聚类为TPSa、TPSb 和TPSg（class III），而裸子植物萜烯合成酶独成一支TPSd（class II）（Chen *et al.*, 2011; Hofberger *et al.*, 2015）。

近年来，测序和分子生物学技术的发展以及植物基因组测序的不断更新也为各种*TPS*家族基因的鉴定和功能分析提供了便利（Aubourg *et al.*, 2002）。目前拟南芥*Arabidopsis thaliana*（Aubourg *et al.*, 2002; Tholl and Lee 2011）、水稻*Oryza sativa*（Yuan *et al.*, 2008）、葡萄*Vitis vinifera*（Martin *et al.*, 2010）、番茄*Solanum lycopersicum* （Matsuba *et al.*, 2013）、江南卷柏*Selaginella moellendorffii*（Li *et al.*, 2012）、苹果*Malus domestica*（Nieuwenhuizen *et al.*, 2013）、杨树*Populus trichocarpa* （Irmisch *et al.*, 2014）和桉树*Eucalyptus* spp.（Kulheim *et al.*, 2015）等植物中*TPS*基因家族已被深入研究。也有研究对多个植物间*TPS*家族基因进行了比较分析，结果表明除小立碗藓*Physcomitrella patens*只有1个*TPS*基因外，其余物种*TPS*家族由20-150个基因组成。其中模式植物拟南芥中筛选到40个*TPS*基因，32个基因有酶活性，而欧洲葡萄中则是152:69（Chen *et al.*, 2011; Hofberger *et al.*, 2015）。

室内和田间条件下，昆虫对虫害诱导挥发物HIPVs、人工合成标准品及转基因植株的行为反应已被广泛研究。其中研究较为深入的活性萜烯挥发物有 (*E*)-*β*-石竹烯、(*E*)-*β*-法尼烯、(*E*)-*β*-罗勒烯、*β*-月桂烯、DMNT、TMTT和芳樟醇等。这些研究表明，通过基因工程对挥发物进行调控以改善栽培植物品种 (增强防御和提升对传粉生物的吸引力及果实品质)具有广阔的应用前景（Dudareva and Pichersky, 2008）。尤其是在农业系统中，使用人工合成天敌昆虫引诱剂和害虫趋避剂，利用诱集植物和驱避植物在田间建立“推-拉”防治策略，以及利用转基因技术调控HIPVs培育活性物质高释放量的作物品种，被广泛认为是一种补充和完善害虫综合治理的手段和措施。

参考文献：

娄永根 程家安. 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, 2000, 20(6): 1097-1106.

Aubourg S, Lecharny A, Bohlmann J. Genomic analysis of the terpenoid synthase (AtTPS) gene family of *Arabidopsis thaliana*. *Mol Genet Genomics* 2002, 267(6): 730-745.

Bleeker P, Spyropoulou E, Diergaarde P, et al., RNA-seq discovery, functional characterization, and comparison of sesquiterpene synthases from *Solanum lycopersicum* and *Solanum habrochaites* trichomes. *Plant Mol Biol* 2011, 77(4): 323-336.

1. \* 资助项目：国家自然科学基金项目（31701800，31772176，31471778，31672038，31621064）资助 [↑](#footnote-ref-1)
2. \*\* 第一作者：黄欣蒸，男，博士后，中国农业科学研究院植物保护研究所，从事植物挥发物介导的植物防御方向的研究，15600912958，huangxinzheng85@163. com [↑](#footnote-ref-2)
3. \*\*\* 通讯作者: 张永军，研究员，01062815929，yjzhang@ippcaas.cn [↑](#footnote-ref-3)