

# 植物的诱导抗性及其生化机理

曾任森, 苏贻娟, 叶茂, 谢丽君, 陈敏, 宋圆圆

(华南农业大学农学院, 广东广州510642)

**摘要:**综述了近年来植物诱导抗虫性和抗病性的最新研究发展,及相关的信号转导途径.虫害诱导的挥发性物质在调节植物-害虫-天敌三营养关系中具有重要的作用.诱导抗病的重要机制是产生植保素,与植物共生的菌根真菌也能诱导植物抗病并且累积植保素.对植物自身抗性机理的深入研究将为合理制定作物病虫害控制策略,培育广谱持久抗性的作物新品种奠定基础.利用植物自身抗性控制作物病虫害是最理想的选择.

**关键词:**植物诱导抗性;生化机理;挥发物;三营养关系;植保素;菌根

中图分类号:Q948

文献标识码:A

文章编号:1001-411X(2008)02-0001-06

## Plant Induced Defense and Biochemical Mechanisms

ZENG Ren-sen, SU Yi-juan, YE Mao, XIE Li-jun, CHEN Min, SONG Yuan-yuan

(College of Agriculture, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China)

**Abstract:** This paper reviewed new advances in plant induced disease and insect defense, and their involved signal transduction pathways. Herbivore-induced plant volatiles play a vital role in mediating tri-trophic interactions among host plants, herbivores and herbivore natural enemies. One of the most important mechanisms of induced disease defense is the induction of the production of phytoalexins. Mycorrhizas, the symbiotic relationships between fungi and plant roots, also induce plant disease defense and phytoalexin accumulation. In-depth research on plant induced defense mechanisms will lay a good foundation for establishing optimal strategies of disease and pest control and breeding new crop varieties with broad and sustainable resistance. An ideal approach to control pests and disease of crops is to use plant self-defense system.

**Key words:** plant induced defense; biochemical mechanism; volatile; tri-trophic interactions; phytoalexin; mycorrhiza

在农业可持续发展中最为突出的问题是大量施用杀虫剂和杀菌剂造成的环境污染、农药在食物链中残留、病虫形成抗性和危害日趋加重,使整个生态系统遭受破坏;耗费巨资开发的新农药品种大量使用后很快形成抗性.造成这种恶性循环的根本原因是缺乏对生物种群之间的相互关系及其机理的认识和利用,忽视农作物自身具有的抗性.

利用植物在长期进化过程中形成的自身抗性控

制农作物病虫害是人类孜孜以求的目标,也是减少农药使用的理想选择<sup>[1]</sup>.野生植物和栽培植物的一些品种对病虫具有高度抗性的事实表明,利用植物自身抗性控制农作物病虫害的策略是可行的<sup>[2]</sup>.抗性品种的选育和利用是病虫害控制的首选策略.然而,人们对农作物抗性的机制尤其是生化机制了解甚少,抗性品种对害虫天敌的影响知道得更少,致使一些抗性品种推广应用后很快散失抗性.

收稿日期:2007-12-08

作者简介:曾任森(1965—),男,教授,博士,E-mail:rszeng@scau.edu.cn

基金项目:国家973项目(2006CB100200);国家自然科学基金(30370246);广东省自然科学基金团队项目(E039254);广东省自然科学基金重点项目(04105977)

化学生态学是以研究生物之间化学联系为核心的一门新兴学科。化学联系是种间相互作用的物质基础,生物的次生代谢产物是生物之间建立化学联系的媒介<sup>[3]</sup>。植物不能运动,但却是地球上所有其他生物主要的能量来源(直接或间接的),这使植物成为所有植食性昆虫、动物以及病原菌攻击的主要对象。植物如何保护自己免受危害一直是引人入胜的科学问题。

植物产生数量最为庞大的次生代谢产物(又称信息化合物 semichemicals 或化感物质 allelochemicals),如酚酸、黄酮、萜类、硫代葡萄糖苷、生氰糖甙和生物碱等。至今发现植物界共产生 10 多万种次生代谢物质用以调节植物与其他生物种群之间的相互关系<sup>[4]</sup>。在 2001 年第 411 期英国 Nature 杂志上连续发表多篇论文报道植物次生代谢物质在抗病、抗虫中的重要作用<sup>[4-7]</sup>。传统的选育种使得植物中的天然产物越来越少,作物的抗病性比相应的野生种大大降低<sup>[4]</sup>。人类正在构件新的育种工程控制植物的代谢途径,使未来的新品种能产生更多的抗菌抗虫物质、植保素和病程相关蛋白等<sup>[7]</sup>。

植物的次生化合物在植食性昆虫寻找寄主的各个阶段都起关键性的作用。昆虫的天敌也在很大程度上依赖植物化学信号判断其食物所在的方向<sup>[8-10]</sup>。植物次生化合物可以抵御病菌的入侵,调节植物-植食性昆虫-天敌三营养关系<sup>[9-10]</sup>,进而可能影响整个生态系统的生物多样性。生物种群内部和种群之间的化学作用机制影响生物种群的食物、行为、生殖和进化,并进一步影响群落和生态系统的结构和演替。

近 20 年分子生物学理论与技术的快速发展为从分子水平上揭示植物自身防御系统的奥秘提供了可能。近 10 年来,在植物科学及相关学科专业顶级学术刊物 Plant Cell、Plant Journal、Plant Physiology、Planta 和 Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America(PNAS)上每年都刊载大量关于植物防御的分子机理的研究成果<sup>[2,8]</sup>。对植物生命过程的研究已经从分析单个基因在发育过程的遗传控制功能,进入到在生理生化、细胞生物学和分子遗传多层次研究不同基因及其互作的分子机制,对植物抗性机制的研究已完全进入全新的分子时代。利用分子遗传学、生物化学、细胞生物学、进化生物学,以及基因组学、转录组学、蛋白质组学和代谢组学等理论与技术来揭示生命过程分子机制已

成为热点<sup>[11]</sup>。目前,这些研究主要以双子叶模式植物拟南芥 *Arabidopsis thaliana* 为研究对象<sup>[12-13]</sup>。我国在水稻的基因组和生长发育的分子调控机理研究上非常活跃并取得了令世人瞩目的成果。今后,水稻等 主要作物抗性机理的研究会受到更多的关注<sup>[8]</sup>。

## 1 植物的诱导抗虫性

植物的诱导抗虫性是指植物在遭受植食性昆虫为害后,能产生各种诱导防卫反应,进而通过生理、生化及形态特征等多方面的变化而形成的抗虫特性。植物在遭受植食性昆虫袭击后,一方面产生一些对昆虫具有忌避、拒食或(和)毒杀作用的化学物质(如萜类物质、生物碱)或者产生一些阻碍昆虫对食物进行消化和利用的化学物质(如蛋白酶抑制剂),从而使植物本身对害虫产生直接防御;另一方面,一些植物在遭受植食性昆虫的进攻时,产生某些挥发性物质(如吲哚、萜烯等),引诱为害昆虫的天敌,从而达到间接防御植食性昆虫的目的<sup>[6,8-9]</sup>。虫害诱导的植物化学防御作用成为近年来化学生态学研究的焦点,并从虫害信号识别、信号传导途径、防御基因表达、代谢或生理变化、对植食者的影响以及对宿主植物的影响几个尺度和过程展开<sup>[1,9]</sup>。

生态学家的研究一方面从理论的高度探讨植物化学防御的生态成本与进化过程<sup>[13]</sup>,另一方面从应用的角度出发研究次生代谢物质对天敌与植食性昆虫行为的影响,有关的研究已在“植物-植食性昆虫”(直接防御)和“植物-植食性昆虫-天敌”(间接防御)2个不同的层次上展开,并且已在烟草、玉米、油菜、利马豆、黄瓜和番茄等 100 多种植物中得到了证实<sup>[6,8,14]</sup>。细胞与分子生物学家关注的是植物诱导抗性信号的识别、传导途径与防御基因的定位与表达。

目前对虫害诱导植物合成与释放化学防御物质的转录调控机制是什么等问题尚缺乏足够的认识,从而也限制了植物自身的化学防御作用在农林业生产上的有效利用。对植物诱导抗虫性及其信号转导的研究,一方面可在理论上探讨昆虫与植物协同进化的模式,为研究植物、植食者及天敌的复杂关系提供了全新的切入点;另一方面,为培育更全面的抗虫性品种、协调作物抗性与生物防治的联合作用、研制和利用新的植物保护剂、合理安排间作和套作等生产实践提供理论指导,进而补充和完善现行的害虫综合防治策略和方法<sup>[5,7]</sup>。

## 2 挥发物在植物诱导抗虫性中的作用

植物释放的挥发性物质在植物与昆虫相互作用中扮演了重要的角色<sup>[8-9]</sup>。光肩星天牛寄主植物所释放的挥发性物质在其寄主定向中起着关键作用,正常生长的复叶槭 *Acer negundo* 能够明显引诱光肩星天牛,但损伤后的植株在一定时间表现出驱避活性<sup>[15]</sup>。大葱 *Allium fistulosum* 释放的挥发性物质二丙基三硫醚 (dipropyl trisulphide) 和韭菜 *Allium tuberosum* 释放的二烯丙基二硫醚 (diallyl disulfide) 对寡食性的葱蚜 *Neotoxoptera formosana* 具有强烈的吸引作用<sup>[16]</sup>。辣椒属植物释放的挥发性物质对烟草甲虫 *Lasioderma serricorne* 具有吸引作用,可望利用植物释放的挥发物引诱烟草甲虫对其进行控制<sup>[17]</sup>。

植物受植食性昆虫危害后释放挥发物的种类和含量均发生显著变化。王鸿斌等<sup>[18]</sup> 研究发现,红脂大小蠹侵入油松的高峰期,在受害树木中 (S) - (+) - 3 - 萜烯比例显著降低,而 (+) - 柠檬烯、(R) - (-) -  $\alpha$  - 蒎烯则相对偏高,其他成分比例则相对变化不大。挥发物成分的变化可能是吸引红脂大小蠹在受害树木上聚集的原因。

植物在受到害虫为害时,会通过虫害诱导的植物挥发物 (herbivore-induced plant volatiles, HIPVs) 向害虫的天敌——捕食性动物发出“求救”信号,天敌闻到植物产生 HIPVs 后便前来捕食或寄生害虫,从而产生害虫诱导的植物间接防御,即通常所说的植物-害虫-天敌三营养关系<sup>[8,14,19]</sup>。遭受二斑叶螨 *Tetranychus urticae* 为害的利马豆 *Phaseolus lunatus* 叶片释放的挥发性物质能吸引捕食性天敌智利捕植螨 *Phytoseiulus persimilis*, 并且这种虫害诱导释放的挥发物具有系统性,即没有受到伤害的叶片也被诱导释放吸引天敌的挥发物<sup>[19]</sup>。进一步研究表明,遭受虫害较轻的利马豆叶片释放的 HIPVs 能吸引二斑叶螨<sup>[20]</sup>, 可能是因为轻微受害诱导的利马豆挥发物被二斑叶螨作为取食信号,而轻微受害时天敌尚未感受到挥发物信号。菜青虫 *Pieris rapae* 为害诱导拟南芥释放的月桂烯 (myrcene) 等挥发物能吸引天敌微红绒茧蜂 *Cotesia rubecula*<sup>[21]</sup>。菜青虫取食启动了茉莉酸和水杨酸信号转导途径,使萜烯合成基因 *AtTPS10*、绿叶性挥发物合成基因 *AtLOX2* 和 *AtHPL* 转录水平提高,从而诱导 HIPVs 产生。Kessler 等<sup>[22]</sup> 发现,无论在实验室还是在野外,当美国西南部大沙漠生长的一种野生烟草 *Nicotiana attenuata* 被烟草天蛾等3

种草食性昆虫取食时,会释放出顺式- $\alpha$ -香柠檬烯 (cis- $\alpha$ -bergamotene)、顺式-3-己烯-1-醇 (cis-3-hexen-1-ol) 和 芳樟醇 (linalool), 这些挥发物能显著增加天敌数量,使害虫的数量减少 90% 以上<sup>[22]</sup>。

虫害不仅诱导植物地上部产生挥发物,也能诱导植物地下部产生挥发物<sup>[23]</sup>。如草莓 *Fragaria ananassa* 根系被象鼻虫侵害后产生的挥发物能吸引昆虫病原线虫 *Heterorhabditis megidis*<sup>[23]</sup>, 并能显著降低象鼻虫为害。而健康草莓的根对此线虫没有吸引作用。Turlings 研究小组报道了玉米根系在受到玉米根叶甲 *Diabrotica virgifera virgifera* 袭击时释放的一种倍半萜 (E) -  $\beta$  - 石竹烯能强烈地吸引害虫的天敌——昆虫病原线虫<sup>[24]</sup>。田间试验发现,根系能够产生 (E) -  $\beta$  - 石竹烯的玉米品种吸引线虫的数量比不能产生这种挥发物的品种多 5 倍。在后者的土壤附近施用 (E) -  $\beta$  - 石竹烯,害虫出现的几率降低了一半<sup>[24]</sup>。

## 3 植物的诱导抗病性

植物体内固有的抗菌物质以及病菌侵染引起植物产生植保素 (phytoalexins) 是植物重要的抗病机制,也是植物能免受大多数病菌危害的重要原因和抗病化学基础<sup>[4,7,25]</sup>。植物受到病菌侵染后,会诱导体内次生代谢物发生变化,合成新的抗菌物质即植保素。水稻有黄酮类和二萜类 2 大类植保素。稻壳酮 A 和 B 是水稻中重要的植保素,抗稻瘟病的水稻突变体累积的植保素稻壳酮 A 是相应野生型水稻的 100 ~ 400 倍<sup>[26]</sup>。

植物诱导抗病的另一重要机制是产生病原相关蛋白 (pathogenesis-related proteins, PR 蛋白), 是植物防御反应 PR 基因被诱导表达的结果<sup>[27]</sup>。水稻有 9 种 PR 蛋白家族。PR 基因的诱导表达与植物信号转导途径的启动和抗病性有关<sup>[28]</sup>。

水稻 *OsPR1a* 和 *OsPR1b* 基因是诱导型的防御反应基因,信号分子 SA、JA、ET, 以及稻瘟病菌等都能诱导这 2 个基因的表达。水稻对稻瘟病菌的防御反应基因还有包括  $\beta$ -1,3-葡聚糖酶基因 (*OsPR2*)、几丁质酶基因 (*OsPR3*) 在内的系列病原相关蛋白基因,涉及植保素和木质素合成的关键酶基因,SA、JA、ET 和酚类化合物合成酶基因,转录因子调控基因 *Myb*、*NPR1* 基因, *OsNH1*, 蛋白酶抑制剂基因 (*OsBB-PI*), 以及一些功能未知的与防御反应有关的基因<sup>[29]</sup>。

## 4 菌根真菌诱导的植物抗病性

菌根(mycorrhiza)是土壤真菌与高等植物营养根系形成的一种互惠联合体. 目前发现陆地上大约90%的绿色植物都形成菌根<sup>[30]</sup>, 其中多数为丛枝内生菌根. 农业中关于丛枝菌根菌能增强植物抗病性的研究报道不断增多<sup>[31]</sup>. 全蚀病是麦类作物常见病害之一, 菌根菌能诱导大麦产生系统抗性<sup>[32]</sup>. 菌根菌侵染中关于宿主植物抗病性的可能机制包括: 菌根菌合成的抗生素对潜在病原菌有拮抗作用; 菌根菌对根部碳水化合物和其他化合物的利用使根部对病原菌的吸引力下降; 菌根的形成吸引了根际其他有益微生物; 菌根形态和细胞结构的改变, 根系皮层细胞加厚和几丁质酶活性改变; 以及菌根菌与病原菌在侵染部位有竞争作用等<sup>[30]</sup>.

近10年来从植物化学角度研究菌根菌诱导植物体内产生信息物质的变化也日趋活跃. 菌根真菌侵染宿主植物后还会诱导宿主体内次生代谢物质发生变化<sup>[33]</sup>, 诱导体内合成新的多酚类物质和植保素<sup>[34-35]</sup>. 小瘤苜蓿 *Medicago truncatula* 形成菌根后体内植保素苜蓿黄酮(medicarpin)含量增加; 蚕豆感染丛枝菌根真菌后能导致植保素蚕豆酮(weyrone)积累<sup>[34]</sup>. 因此, 菌根真菌诱导宿主体内产生有抑菌活性的信息物质可能是菌根诱导植物抗病的重要机制.

## 5 植物诱导抗性的信号转导途径

植物对病虫害的诱导抗性主要涉及茉莉酸(jasmonic acid, JA), 乙烯(ethene, ET)和水杨酸(salicylic acid, SA)3条信号转导途径<sup>[36-39]</sup>, 其中咀嚼式口器昆虫和营养坏死型病原菌启动茉莉酸、乙烯信号转导途径, 刺吸食口器昆虫和活营养型病原菌启动水杨酸信号转导途径, 也有例外<sup>[39]</sup>. 与上述3个信号转导途径相关的防御基因及其在植物虫害诱导防御中的作用已在双子叶模式植物如拟南芥、番茄和烟草等中得到了深入的研究<sup>[38-39]</sup>. 茉莉酸在植物防御中的作用主要是通过分析拟南芥防御信号转导途径突变体来加以验证的, 不能正常合成或感知茉莉酸的突变体, 与野生型植株相比, 更易受害虫袭击和感染病原菌<sup>[40]</sup>.

水稻作为单子叶的模式植物, 在信号转导途径关键合成酶基因的研究中, 也一直被关注<sup>[1]</sup>. 在水稻的诱导抗性反应中, 茉莉酸的信号转导途径被认

为在植物自我防御机制中起了最核心的作用<sup>[41]</sup>. 该信号转导途径是亚麻酸通过脂氧合酶(lipoxygenase, LOX)、丙二烯氧化合成酶(allelic oxide synthase, AOS)等一系列酶促反应, 最终生成植物体内重要的信号转导物质茉莉酸及其衍生物茉莉酸甲酯<sup>[36,41]</sup>. 水稻丙二烯氧化合成酶基因(*OsAOS*)是细胞色素氧化酶CYP74A亚家族成员, 是茉莉酸合成途径中不可缺少的基因, *OsAOS*在水稻中的超量表达能提高水稻对真菌病害的抗性, 同时使内源茉莉酸含量和病程相关蛋白基因表达增加<sup>[42]</sup>.

水杨酸信号转导途径在植物诱导抗病及系统获得性抗病过程中起关键作用<sup>[43]</sup>. 外源应用水杨酸可以诱导植物产生抗病性, 并诱导植物积累PR蛋白和抗性基因表达. 水杨酸的积累水平与抗性呈密切正相关. 水杨酸信号转导途径源自苯丙烷类代谢途径. 苯丙氨酸解氨酶(phenylalanine ammonia-lyase, PAL)是调节植物信号转导物质水杨酸以及防御物质酚类化合物合成的关键酶<sup>[44]</sup>. 肉桂酸-4-羟化酶(C4H)催化反式肉桂酸对位羟基化的1种细胞色素P450单加氧酶, 是合成木质素、类黄酮、酚酸等许多代谢物的苯丙烷途径中的关键酶之一<sup>[44]</sup>.

乙烯信号途径在虫害诱导的植物防御中扮演着重要的角色<sup>[45]</sup>. 虫害和植物防御的其他诱导因子如系统素、茉莉酸、寡聚糖以及害虫口腔分泌物 volicitin 均可以诱导乙烯的合成<sup>[46]</sup>. 茉莉酸可以诱导乙烯的合成, 但在乙烯合成抑制剂存在时, 茉莉酸不能诱导蛋白酶抑制剂基因的表达, 表明乙烯在虫害诱导植物防御作用的信号转导中可能处于茉莉酸的下游.

越来越多的证据表明, 水杨酸、茉莉酸和乙烯的信号转导途径存在互作(cross-talk)<sup>[47]</sup>. 多数研究发现, 水杨酸信号转导途径与茉莉酸途径之间存在相互抑制作用, 也有研究表明这2条信号转导途径在低浓度时有协同效应<sup>[37]</sup>.

## 6 结语

利用植物自身抗性控制作物病虫害是最理想的选择. 对植物抗性机制进行系统而深入的研究具有重要意义. 借助植物抗性物质和信号物质调节水稻、害虫和天敌之间关系, 充分发挥自然界食物网的作用, 减少杀虫剂的使用, 对植物害虫进行长期有效的控制. 阐明植物抗性机理后将为作物病虫害的控制管理提供全新的理论和技术; 为培育新型的具有全

面和持久抗性的作物品种提供理论指导.

#### 参考文献:

- [1] JWA N S, AGRAWAL G K, TAMOGAMI S, et al. Role of defense/stress-related marker genes, proteins and secondary metabolites in defining rice self-defense mechanisms [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2006, 44: 261-273.
- [2] CHISHOLM S T, COAKER G, DAY B, et al. Host-microbe interactions: Shaping the evolution of the plant immune response [J]. *Cell*, 2006, 124(4): 803-814.
- [3] 李绍文. 生态生物化学导论[M]. 北京: 北京大学出版社, 2001.
- [4] DIXON R A. Natural products and plant disease resistance [J]. *Nature*, 2001(411): 843-847.
- [5] DANGL J L, JONES J D G. Plant pathogens and integrated defence responses to infection [J]. *Nature*, 2001, 411: 826-833.
- [6] FARMER E E. Surface-to-air signals [J]. *Nature*, 2001, 411: 854-856.
- [7] STUIVER M H, CUSTERS J H H V. Engineering disease resistance in plants [J]. *Nature*, 2001, 411: 865-868.
- [8] SCHNEE C, KÖLLNER T G, HELD M, et al. The products of a single maize sesquiterpene synthase form a volatile defense signal that attracts natural enemies of maize herbivores [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2006, 103: 1129-1134.
- [9] SHIOJIRI K, KISHIMOTO K, OZAWA R, et al. Changing green leaf volatile biosynthesis in plants: An approach for improving plant resistance against both herbivores and pathogens [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2006, 103: 16672-16676.
- [10] SHIOJIRI K, OZAWA R, TAKABAYASHI J. Plant volatiles, rather than light, determine the nocturnal behavior of a caterpillar [J]. *Plos Biol*, 2006, 4(6): 164.
- [11] 种康, 瞿礼嘉, 杨维才, 等. 2005年中国植物科学若干领域的重要研究进展[J]. *植物学通报*, 2006, 23: 225-241.
- [12] DE VOS M, VAN ZAAANEN W, KOORNNEEF A, et al. Herbivore-induced resistance against microbial pathogens in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiol*, 2006, 142(1): 352-363.
- [13] VAN HULTEN M, PELSER M, VAN LOON LC, et al. Costs and benefits of priming for defense in *Arabidopsis* [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2006, 103(14): 5602-5607.
- [14] DE MORAES C M, MESCHER M C, TUMLINSON J H. Caterpillar-induced nocturnal plant volatiles repel conspecific females [J]. *Nature*, 2001, 410: 577-580.
- [15] 李继泉, 樊慧, 金幼菊. 光肩星天牛对损伤后复叶槭植株的行为反应[J]. *北京林业大学学报*, 2003, 25(5): 42-46.
- [16] HORI M. Onion aphid (*Neotoxoptera formosana*) attractants in the headspace of *Allium fistulosum* and *A. tuberosum* leaves [J]. *J Appl Entomol*, 2007, 131: 8-12.
- [17] MAHROOF R M, PHILLIPS T W. Orientation of the cigarette beetle, *Lasioderma serricorne* (F.) (Coleoptera: Anobiidae) to plant-derived volatiles [J]. *Insect Behav*, 2007, 20: 99-115.
- [18] 王鸿斌. 油松萜烯类挥发物释放规律与红脂大小蠹危害的关系[J]. *北京林大学学报*, 2005, 27(2): 75-80.
- [19] DICKE M, BAARLEN P V, WESSELS R, et al. Herbivory induces systemic production of plant volatiles that attract predators of the herbivore: Extraction of endogenous elicitor [J]. *J Chem Ecol*, 1993, 19(3): 581-599.
- [20] HORIUCHI J, ARIMURA G, OZAWA R, et al. A comparison of the responses of *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae) and *Phytoseiulus persimilis* (Acari: Phytoseiidae) to volatiles emitted from lima bean leaves with different levels of damage mediated by *T. urticae* or *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. *Appl Entomol Zool*, 2003, 38: 109-116.
- [21] VAN POECKE R M P, POSTHUMUS M A, DICKE M. Herbivore-induced volatile production by *Arabidopsis thaliana* leads to attraction of the parasitoid *Cotesia rubecula*: Chemical, behavioral, and gene-expression analysis [J]. *J Chem Ecol*, 2001, 27(10): 1911-1928.
- [22] KESSLER A, BALDWIN I T. Defensive function of herbivore-induced plant volatile emissions in nature [J]. *Science*, 2001, 292: 2141-2144.
- [23] BOFF M I C, ZOON F C, SMITS P H. Orientation of *Heterorhabditis megidis* to insect hosts and plant roots in a Y-tube and olfactometer [J]. *Entomol Exp Appl*, 2001, 98: 329-337.
- [24] RASMANN S, KOLLNER T G, DEGENHARDT J, et al. Recruitment of entomopathogenic nematodes by insect-damaged maize roots [J]. *Nature*, 2005, 434: 732-737.
- [25] SOBOLEV V S, GUO B Z, HOLBROOK C C, et al. Interrelationship of phytoalexin production and disease resistance in selected peanut genotypes [J]. *Agric Food Chem*, 2007, 55(6): 2195-2200.
- [26] TAKAHASHI A, KAWASAKI T, HENMI K, et al. Lesion mimic mutants of rice with alterations in early signaling events of defense [J]. *Plant Journal*, 1999, 17(5): 535-545.
- [27] VAN LOON L C, REP M, PIETERSE C M J. Significance of inducible defense-related proteins in infected

- plants[J]. *Annu Rev Phytopath*, 2006, 44: 135-162.
- [28] AGRAWAL G K, RAKWAL R, JWA N S, et al. Signaling molecules and blast pathogen attack activates rice Os-PR1a and OsPR1b genes; a model illustrating components participating during defense/stress response [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2001, 39: 1095-1103.
- [29] CHERN M S, FITZGERALD H A, CANLAS P E, et al. Overexpression of a rice NPR1 homolog leads to constitutive activation of defense response and hypersensitivity [J]. *Mol Plant-Microbe Interact*, 2005, 18: 511-520.
- [30] 刘润进, 李晓林. 丛枝菌根及其应用[M]. 北京: 科学出版社, 2000: 122-133.
- [31] ST-ARNAUD M, VUJANOVIC V. Effect of the arbuscular mycorrhizal symbiosis on plant diseases and pests [M] // HAMEL C, PLENCHETTE C. *Mycorrhizae in crop production: Applying knowledge*. Binghamton: Haworth Press, 2006.
- [32] KHAOSAADA T, GARCIA-GARRIDOB J M, STEINKELLNERA S, et al. Take-all disease is systemically reduced in roots of mycorrhizal barley plants [J]. *Soil Biol Biochem*, 2007, 39: 727-734.
- [33] MAIER W, SCHMIDT J, NIMTZ M, et al. Secondary products in mycorrhizal roots of tobacco and tomato [J]. *Phytochemistry*, 2000, 54: 473-479.
- [34] MORRANDI D. Occurrence of phytoalexins and phenolic compounds in endomycorrhizal interactions, their potential role in biological control [J]. *Plant Soil*, 1996, 185: 241-251.
- [35] STRACK D, FESTER T. Isoprenoid metabolism and plastid reorganization in arbuscular mycorrhizal roots [J]. *New Phytol*, 2006, 172: 22-34.
- [36] HATCHER P E, MOORE J, TAYLOR J E, et al. Phytohormones and plant-herbivore-pathogen interactions: integrating the molecular with the ecological [J]. *Ecology*, 2004, 85: 59-69.
- [37] MUR L A J, KENTON P, ATZORN R, et al. The outcomes of concentration-specific interactions between salicylate and jasmonate signaling include synergy, antagonism, and oxidative stress leading to cell death [J]. *Plant Physiol*, 2006, 140: 249-262.
- [38] TRUMAN W, BENNETT M H, KUBIGSTELTIG I, et al. Arabidopsis systemic immunity uses conserved defense signaling pathways and is mediated by jasmonates [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, 104(3): 1075-1080.
- [39] DE VOS M, VAN OOSTEN V R, VAN POECKE R M P, et al. Signal signature and transcriptome changes of Arabidopsis during pathogen and insect attack [J]. *Mol Plant Microbe Interact*, 2005, 18: 923-937.
- [40] ZARATE S I, KEMPEMA L A, WALLING L L. Silver-leaf whitefly induces salicylic acid defenses and suppresses effectual jasmonic acid defenses [J]. *Plant Physiol*, 2007, 143(2): 866-875.
- [41] HALITSCHKE R, BALDWIN I T. Jasmonates and related compounds in plant-insect interactions [J]. *Plant Growth Regul*, 2005, 23: 238-245.
- [42] MEI C, QI M, SHENG G, et al. Inducible overexpression of a rice allene oxide synthase gene increases the endogenous jasmonic acid level, PR gene expression, and host resistance to fungal infection [J]. *Mol Plant Microbe Interact*, 2006, 19(10): 1127-37.
- [43] DURRANT W E AND DONG X. Systemic acquired resistance [J]. *Annu Rev Phytopath*, 2004, 42: 185-209.
- [44] DIXON R A, ACHINE L, KOTA P, et al. The phenylpropanoid pathway and plant defense a genomic perspective [J]. *Physiol Mol Plant Path*, 2002, 3: 371-390.
- [45] 鲁玉杰, 王霞, 娄永根, 等. 乙烯信号转导途径在褐飞虱诱导的水稻挥发物释放中的作用 [J]. *科学通报*, 2006, 51: 2146-2153.
- [46] GUO H, ECKER J R. The ethylene signaling pathway: New insights [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2004, 7(1): 40-49.
- [47] GAZZARRINI S AND MCCOUT P. Cross-talk in plant hormone signalling: What *Arabidopsis* mutants are telling us [J]. *Ann Bot*, 2003, 91(6): 605-612.

【责任编辑 周志红】