

吕 敏, 苏建坤, 白和盛, 等. 桃蚜取食和机械损伤对番茄和辣椒 *PAL*、*LOX* 和 *PPO* 活性的诱导作用[J]. 江苏农业学报, 2016, 32(6): 1273-1279.

doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2016.06.013

## 桃蚜取食和机械损伤对番茄和辣椒 *PAL*、*LOX* 和 *PPO* 活性的诱导作用

吕 敏, 苏建坤, 白和盛, 刘怀阿  
(江苏里下河地区农业科学研究所, 江苏 扬州 225007)

**摘要:** 为了明确昆虫取食诱导的受害寄主植物与邻近异种健康植物间的化学通讯作用, 以番茄和辣椒 2 种寄主植物为对象, 通过测定虫害及机械损伤处理植株及邻近对照异种健康植株的苯丙氨酸解氨酶(*PAL*)、脂氧合酶(*LOX*)和多酚氧化酶(*PPO*)的活性, 研究了桃蚜取食和机械损伤诱导的 2 种寄主植物间与防御相关的化学通讯作用。结果表明, 桃蚜取食和机械损伤不仅能诱导番茄和辣椒 *PAL* 活性增加, 还能诱导邻近异种健康植株 *PAL* 活性增加; 桃蚜取食和机械损伤能诱导受害植株的 *LOX* 和 *PPO* 的活性增加, 但邻近异种健康植株的 *LOX* 和 *PPO* 活性没有变化。因此, *PAL*、*LOX* 和 *PPO* 在桃蚜取食和机械损伤诱导的辣椒和番茄的防御反应中起作用, 而 *PAL* 在桃蚜取食和机械损伤诱导的番茄-辣椒间的通讯中起作用。

**关键词:** 番茄; 辣椒; 苯丙氨酸解氨酶; 脂氧合酶; 多酚氧化酶

**中图分类号:** S476 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2016)06-1273-07

## The activities of *PAL*, *LOX* and *PPO* in tomato and pepper plants induced by aphid herbivory and mechanical damage

LÜ Min, SU Jian-kun, BAI He-sheng, LIU Huai-a

(Institute of Agricultural Sciences of the Lixiahe District in Jiangsu Province, Yangzhou 225007, China)

**Abstract:** In order to clarify plant communication induced by herbivory, green peach aphid-tomato-pepper and green peach aphid-pepper-tomato as interaction system were chosen to detect the activities of phenylalanine ammonia-lyase (*PAL*), lipoxygenase (*LOX*) and polyphenol oxidase (*PPO*) in tomato and pepper under different treatments including aphid-feeding pepper (tomato), mechanical damage pepper (tomato) and its neighboring healthy seedlings tomato (pepper). The results showed that the activities of *PAL* were greatly induced in not only mechanical wounding and herbivory seedlings but also their neighboring healthy seedlings. The activities of *LOX* and *PPO* were increased in mechanical wounding and herbivory tomato and pepper seedlings, while the activities of *LOX* and *PPO* were not induced in the receiver seedlings. These results suggested that *PAL*, *LOX* and *PPO* played a role in pepper and tomato

defense responses induced by green peach aphid feeding and mechanical damage, while *PAL* played an important role in the communication between tomato and pepper induced by green peach aphid feeding and mechanical damage.

**Key words:** tomato; pepper; *PAL*; *LOX*; *PPO*

收稿日期: 2016-03-21

基金项目: 江苏省农业科技自主创新基金项目[ CX(12)5068 ]

作者简介: 吕 敏(1981-), 女, 山西晋中人, 博士, 助理研究员, 主要从事昆虫毒理学研究。(Tel) 0514-87637450; (E-mail) lvmin8889@126.com

通讯作者: 刘怀阿, (E-mail) yzlha08@sohu.com

在长期的进化过程中,对植食性昆虫的取食为害,植物形成了两个方面的化学防御反应。一方面是直接防御反应,即产生对昆虫有毒或抑制取食的次生代谢物质;另一方面是间接防御,即产生并且释放挥发性次生代谢物质吸引害虫天敌,从而减少植食性昆虫的危害。苯丙氨酸解氨酶(*PAL*)和脂氧合酶(*LOX*)是昆虫取食诱导的植物防御反应中的关键酶。已经证实各种胁迫因子包括机械损伤、昆虫取食和病原菌侵染都能诱导植物 *PAL* 和 *LOX* 基因的表达。蚜虫侵染大麦和棉花后,*PAL* 活性升高<sup>[1]</sup>。利马豆(*Phaseolus lunatus*)被螨(*Tetranychus urticae*)袭击取食为害后,*LOX* 及其他 5 种防卫基因的 mRNA 表达量增加,且 *LOX* 活性增加;当用此被取食为害侵染的植株所产生的化合物处理未受侵袭的利马豆叶片时,同样能增加 *LOX* 活性及其基因 mRNA 水平<sup>[2]</sup>。多酚氧化酶(*PPO*)参与植物的直接防御反应。咖啡潜夜蛾(*Leucoptera coffeella*)取食黑升麻(*Cimicifuga racemosa*)后绿原酸含量和多酚氧化酶活性显著增加<sup>[3]</sup>。

昆虫取食不仅能引起受害植物自身抗虫性增加,还能引起邻近植物抗虫性增加,这被称为植物间的通讯作用。植物间的通讯首先是由 David Rhoades 在 1983 年提出来的,他提出受害植物和邻近植物间借助挥发物的通讯能引起邻近植物抗性水平的增加。后来很多试验结果证实植物间交流的存在<sup>[4-8]</sup>。严格控制条件的试验结果表明植物间是通过气味物质交流的。番茄暴露于富含  $\beta$ -ocimene 的转基因番茄挥发性物质中能导致对蚜虫的适应性降低,且吸引更多的天敌阿尔蚜茧蜂(*Aphidius ervi* A. ervi)<sup>[9]</sup>。Qin 等<sup>[10]</sup>研究发现棉蚜取食和机械损伤诱导棉花植株及其邻近健康植株的 *PAL* 和 *LOX* 活性显著增加。目前的研究多集中于同种植物间的通讯作用,而对异种植物间的研究较少。Karban 等的田间试验结果证明了山艾和烟草间存在通讯<sup>[11]</sup>。山艾受害后,不仅自身的抗性增加,而且邻近植株的抗性也会增加<sup>[12]</sup>。

番茄和辣椒是重要的蔬菜作物。桃蚜是蔬菜上重要的害虫,在中国分布广泛,影响蔬菜产量。目前还没有关于辣椒-番茄通讯作用的报道。本研究以桃蚜取食的番茄-辣椒、桃蚜取食的辣椒-番茄为研究体系,测定不同处理辣椒和番茄的

苯丙氨酸解氨酶(*PAL*)、脂氧合酶(*LOX*)和多酚氧化酶(*PPO*)的活性,以期明确植物间的通讯作用机制,为桃蚜综合治理提供理论依据和技术支持。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料

辣椒和番茄品种分别为苏椒 5 号和精选 L-402。种子浸泡催芽后,播种于塑料杯中的营养土中,温度 26 ~ 28 ℃,相对湿度 60% ~ 80%,14 d 后幼苗用于试验。桃蚜饲养温度为 25 ~ 35 ℃,相对湿度 60% ~ 80%,自然光周期。

### 1.2 试验处理

以番茄幼苗作为受害植物,辣椒苗作为信号物质接受植物。选取长势一致的番茄和辣椒苗,在 3 个容积为 5 L 的干燥器内,分别放置对照番茄和辣椒苗,机械损伤番茄苗(叶片针刺 50 孔,孔径 2 mm)和无损伤辣椒苗,蚜虫取食(每株 100 头)番茄苗和无蚜虫取食辣椒苗,共 3 组处理,每组重复 3 次,每个处理 6 株番茄苗、6 株辣椒苗。分别在处理开始后 24 h、48 h 和 72 h 测定番茄和辣椒植株的苯丙氨酸解氨酶、脂氧合酶和多酚氧化酶活性。蚜虫取食的苗罩尼龙网,并在无蚜虫取食苗的塑料杯外壁贴双面胶,确保蚜虫在试验中不会爬到信号物质接收植株取食。

以辣椒幼苗作为受害植物,番茄苗作为信号物质接受植物。选取长势一致的番茄和辣椒苗,在 3 个容积为 5 L 的干燥器内,分别放置对照辣椒和番茄苗,机械损伤辣椒苗(叶片针刺 50 孔,孔径 2 mm)和无损伤番茄苗,蚜虫取食(每株 100 头)辣椒苗和无蚜虫取食番茄苗,共 3 组处理,每组重复 3 次,每个处理 6 株番茄苗、6 株辣椒苗。分别在处理开始后 24 h、48 h 和 72 h 测定番茄和辣椒植株的苯丙氨酸解氨酶、脂氧合酶和多酚氧化酶活性。

### 1.3 酶活性测定方法

1.3.1 苯丙氨酸解氨酶 番茄和辣椒苗剪去根部后在液氮中研磨,1 g 幼苗加入 0.1 g 聚乙烯吡咯烷酮以及 4 ml 硼酸缓冲液(pH 8.8,含 20 mmol/L  $\beta$ -巯基乙醇,1 mmol/L 苯甲基磺酰氟),4 ℃、12 000 g 离心 20 min,得到粗酶液。酶活性测定参考 Dubery 等的方法<sup>[13]</sup>,30 ℃水浴锅里反应 1

h,加入 1 ml 6 mol/L HCl 终止反应,加入等体积的甲苯萃取,涡旋,10 000 *g* 离心 10 min。以甲苯为对照,用紫外分光光度计在 290 nm 处测定吸光值。产物的摩尔消光系数为 20 000 (mol/L)<sup>-1</sup>cm<sup>-1</sup>,比活性用 pKat/(ml·mg) 表示。

1.3.2 脂氧合酶 番茄和辣椒苗剪去根部后洗净在液氮中研磨,1 g 幼苗加入 0.1 g 聚乙烯吡咯烷酮和 3 ml 0.1 mol/L 磷酸缓冲液 (pH 7.0, 含 0.1% Triton,用于番茄苗)或 0.1 mol/L 磷酸缓冲液 (pH 7.8,用于辣椒苗),4 ℃、12 000 *g* 离心 20 min,上清液用于活性测定。番茄脂氧合酶测定反应体系 (3 ml):磷酸缓冲液 (pH 6.0) 2.920 ml,底物 20 μl,酶液 60 μl。辣椒脂氧合酶测定反应体系 (3 ml):甘氨酸-盐酸缓冲液 (pH 3.5) 2.930 ml,底物 20 μl,酶液 50 μl。底物的配制和活性测定参考 Axelord 等的方法<sup>[14]</sup>。30 ℃ 下于 234 nm 波长处,用时间驱动程序自动监测 1 min 内 *OD*<sub>234</sub> 变化。产物的消光系数为 25 000 (mol/L)<sup>-1</sup>cm<sup>-1</sup>,以 1 min 生成 1 μmol 共轭二烯产物为 1 个活性单位。

1.3.3 多酚氧化酶 番茄和辣椒苗剪去根部后洗净在液氮中研磨,1 g 幼苗加入 0.1 g 聚乙烯吡咯烷酮和 4 ml 0.1 mol/L 磷酸缓冲液 (pH 7.0,番茄苗)或 0.1 mol/L 磷酸缓冲液 (pH 7.8,辣椒苗),4 ℃、12 000 *g* 离心 20 min,上清液用于酶活性测定。番茄的酶活性测定反应体系为:磷酸缓冲液 (pH 6.5) 2 000 μl,底物 0.1 mol/L 邻苯二酚 500 μl,酶液 500 μl;辣椒的反应体系为:反应缓冲液 (pH 5.5) 2 400 μl,底物 0.1 mol/L 邻苯二酚 200 μl,酶液 400 μl。于 420 nm 波长处,用时间驱动程序自动监测 2 min 内的 *OD*<sub>420</sub> 变化。以 1 min *OD*<sub>420</sub> 增加 0.01 为 1 个活性单位。

1.3.4 蛋白质含量测定 参照 Bradford 的考马斯亮蓝 G-250 方法<sup>[15]</sup>。以牛血清白蛋白为标准蛋白质制作标准曲线。

#### 1.4 数据处理

不同处理之间的数据比较使用 Duncan's 多重比较法,统计分析软件为 SPSS 11.5。

## 2 结果与分析

### 2.1 桃蚜取食和机械损伤对辣椒和番茄 PAL 活性的诱导

与对照相比,桃蚜取食和机械损伤辣椒及邻近

番茄 PAL 活性均显著增加 ( $P<0.05$ ) (表 1、表 2)。桃蚜取食和机械损伤诱导的辣椒 PAL 活性在处理 72 h 达到最高,分别是对照的 1.83 和 1.37 倍;而其邻近的无桃蚜取食和机械损伤番茄的 PAL 活性在 48 h 达到最高,分别为对照的 2.16 和 1.39 倍。桃蚜取食和机械损伤番茄及其邻近辣椒 PAL 活性都显著高于对照 ( $P<0.05$ ) (表 3、表 4)。桃蚜取食诱导的番茄 PAL 活性最大值出现在处理 48 h,而其邻近辣椒的 PAL 活性最大值出现在处理 72 h。由表 1~表 4 还可以看出,桃蚜取食对辣椒和番茄 PAL 活性的诱导作用大于机械损伤的诱导作用。说明 PAL 在桃蚜取食和机械损伤诱导的辣椒与番茄之间的通讯中起作用。

表 1 桃蚜取食和机械损伤诱导辣椒 PAL 的活性

Table 1 Induction of pepper PAL activity by mechanical wounding and green peach aphid herbivory

处理	PAL 活性 [pKat/(ml·mg)]		
	24 h	48 h	72 h
对照	4.35±0.27a	4.45±0.13a	4.87±0.10a
机械损伤	5.90±0.24b	5.85±0.33b	6.67±0.11b
桃蚜取食	6.92±0.09c	7.57±0.15c	8.94±0.21c

同列中不同小写字母表示不同处理间差异显著 ( $P<0.05$ )。

表 2 桃蚜取食和机械损伤辣椒诱导邻近番茄 PAL 的活性

Table 2 Induction of PAL activity of neighboring tomato seedlings by wound and green peach aphid-infested pepper

处理	PAL 活性 [pKat/(ml·mg)]		
	24 h	48 h	72 h
对照	22.35±0.55a	23.08±0.13a	18.89±0.65a
邻近机械损伤辣椒的番茄	28.53±1.33b	32.09±1.23b	25.34±0.54b
邻近桃蚜取食辣椒的番茄	31.47±0.73c	49.85±5.04c	23.99±2.49b

同列中不同小写字母表示不同处理间差异显著 ( $P<0.05$ )。

表 3 桃蚜取食和机械损伤诱导番茄 PAL 的活性

Table 3 Induction of tomato PAL activity by mechanical wounding and green peach aphid herbivory

处理	PAL 活性 [pKat/(ml·mg)]		
	24 h	48 h	72 h
对照	18.63±0.47a	19.40±1.78a	19.84±0.71a
机械损伤	27.24±1.03b	30.79±1.67b	29.41±0.25b
桃蚜取食	32.99±1.62c	40.76±0.92c	37.14±2.05c

同列中不同小写字母表示不同处理间差异显著 ( $P<0.05$ )。

表 4 桃蚜取食和机械损伤番茄诱导邻近辣椒 *PAL* 的活性Table 4 Induction of *PAL* activity of neighboring pepper seedlings by wound and green peach aphid-infested tomato

处理	<i>PAL</i> 活性[ pKat/( ml · mg ) ]		
	24 h	48 h	72 h
对照	3.87±0.21a	3.98±0.12a	3.76±0.35a
邻近机械损伤番茄的辣椒	4.95±0.68b	5.90±0.16b	5.08±0.14b
邻近桃蚜取食番茄的辣椒	6.35±0.91c	7.45±0.18c	10.78±1.33c

同列中不同小写字母表示不同处理间差异显著 ( $P<0.05$ )。

## 2.2 桃蚜取食和机械损伤对辣椒和番茄 *LOX* 和 *PPO* 活性的诱导

表 5 和表 6 显示,桃蚜取食和机械损伤诱导辣椒和番茄 *LOX* 活性升高,且与对照相比差异显著 ( $P<0.05$ )。在处理 24 h、48 h、72 h,机械损伤诱导的辣椒 *LOX* 活性分别为对照的 1.07、1.15 和 1.25 倍;桃蚜取食诱导的辣椒 *LOX* 活性分别为对照的 1.08、1.37、1.35 倍。机械损伤和桃蚜取食诱导的番茄 *LOX* 活性分别在 48 h、72 h 达到最大,分别为对照的 1.43 和 1.65 倍。表 7 和表 8 显示,桃蚜取食和机械损伤辣椒苗的邻近番茄及桃蚜取食和机械损伤番茄苗的邻近辣椒 *LOX* 活性与对照相比没有显著变化。说明桃蚜取食和机械损伤能诱导辣椒和番茄 *LOX* 酶活性升高,但不能诱导其邻近植物的 *LOX* 酶活性升高。

表 5 桃蚜取食和机械损伤诱导辣椒 *LOX* 的活性Table 5 Induction of pepper *LOX* activity by mechanical wounding and green peach aphid herbivory

处理	<i>LOX</i> 活性[ mmol/( mg · min ) ]		
	24 h	48 h	72 h
对照	11.63 ± 0.19a	11.95 ± 0.30a	11.18 ± 0.23a
机械损伤	12.49 ± 0.33ab	13.77 ± 0.40b	13.96 ± 0.46b
桃蚜取食	12.60 ± 0.26b	16.37 ± 0.49c	15.06 ± 0.32b

同列中不同小写字母表示不同处理间差异显著 ( $P<0.05$ )。

表 6 桃蚜取食和机械损伤诱导番茄 *LOX* 的活性Table 6 Induction of tomato *LOX* activity by mechanical wounding and green peach aphid herbivory

处理	<i>LOX</i> 活性[ mmol/( mg · min ) ]		
	24 h	48 h	72 h
对照	39.43 ± 2.02a	39.35 ± 0.97a	39.45 ± 1.74a
机械损伤	43.33 ± 2.25ab	56.14 ± 4.63b	51.84 ± 2.88b
桃蚜取食	47.03 ± 0.77b	62.44 ± 2.50b	65.07 ± 4.42c

同列中不同小写字母表示不同处理间差异显著 ( $P<0.05$ )。

表 7 桃蚜取食和机械损伤辣椒诱导邻近番茄 *LOX* 的活性Table 7 Induction of *LOX* activity of neighboring tomato seedlings by wound and green peach aphid-infested pepper

处理	<i>LOX</i> 活性[ mmol/( mg · min ) ]		
	24 h	48 h	72 h
对照	40.03±0.32a	39.15±0.39a	39.33±0.61a
邻近机械损伤辣椒的番茄	39.30±1.73a	39.10±1.17a	39.29±1.22a
邻近桃蚜取食辣椒的番茄	40.06±0.30a	40.00±0.84a	39.39±1.20a

同列中不同小写字母表示不同处理间差异显著 ( $P<0.05$ )。

表 8 桃蚜取食和机械损伤番茄诱导邻近辣椒 *LOX* 的活性Table 8 Induction of *LOX* activity of neighboring pepper seedlings by wound and green peach aphid-infested tomato

处理	<i>LOX</i> 活性[ mmol/( mg · min ) ]		
	24 h	48 h	72 h
对照	11.27±0.50a	12.13±0.82a	11.26±0.70a
邻近机械损伤番茄的辣椒	11.48±0.58a	12.08±0.86a	11.55±1.13a
邻近桃蚜取食番茄的辣椒	10.67±0.86a	12.16±1.13a	11.20±0.84a

同列中不同小写字母表示不同处理间差异显著 ( $P<0.05$ )。

桃蚜取食和机械损伤辣椒和番茄 *PPO* 活性都显著高于对照 ( $P<0.05$ ),且都在 72 h 达到最大值(表 9、表 10)。桃蚜取食诱导的辣椒和番茄 *PPO* 活性高于机械损伤诱导的活性。但是桃蚜取食和机械损伤辣椒苗的邻近番茄及桃蚜取食和机械损伤番茄的邻近辣椒 *PPO* 活性与对照相比没有显著变化(表 11、表 12)。

表 9 桃蚜取食和机械损伤诱导辣椒 *PPO* 的活性Table 9 Induction of pepper *PPO* activity by mechanical wounding and green peach aphid herbivory

处理	<i>PPO</i> 活性( U/g )		
	24 h	48 h	72 h
对照	1.00 ± 0.03a	0.96 ± 0.06a	0.97 ± 0.09a
机械损伤	1.30 ± 0.04b	1.52 ± 0.08b	1.74 ± 0.12b
桃蚜取食	1.49 ± 0.08c	1.87 ± 0.09c	1.93 ± 0.12b

同列中不同小写字母表示不同处理间差异显著 ( $P<0.05$ )。

表 10 桃蚜取食和机械损伤诱导番茄 *PPO* 的活性Table 10 Induction of tomato *PPO* activity by mechanical wounding and green peach aphid herbivory

处理	<i>PPO</i> 活性( U/g )		
	24 h	48 h	72 h
对照	0.16 ± 0.02a	0.17 ± 0.97a	0.15 ± 0.02a
机械损伤	0.24 ± 0.01b	0.29 ± 0.01b	0.26 ± 0.01b
桃蚜取食	0.29 ± 0.01b	0.34 ± 0.01c	0.32 ± 0.01b

同列中不同小写字母表示不同处理间差异显著 ( $P<0.05$ )。



表 11 桃蚜取食和机械损伤辣椒诱导邻近番茄 PPO 的活性

Table 11 1 Induction of PPO activity of neighboring tomato seedlings by wound and green peach aphid-infested pepper

处理	PPO 活性(U/g)		
	24 h	48 h	72 h
对照	0.18±0.02a	0.18±0.02a	0.18±0.01a
邻近机械损伤辣椒的番茄	0.19±0.01a	0.21±0.01a	0.18±0.01a
邻近桃蚜取食辣椒的番茄	0.18±0.02a	0.19±0.02a	0.17±0.02a

同列中不同小写字母表示不同处理间差异显著( $P<0.05$ )。

表 12 桃蚜取食番茄和机械损伤诱导邻近辣椒 PPO 的活性

Table 12 2 Induction of PPO activity of neighboring pepper seedlings by wound and green peach aphid-infested tomato

处理	PPO 活性(U/g)		
	24 h	48 h	72 h
对照接收	0.83±0.05a	0.85±0.01a	0.86±0.02a
邻近机械损伤番茄的辣椒	0.91±0.03a	0.84±0.03a	0.89±0.02a
邻近桃蚜取食番茄的辣椒	0.83±0.02a	0.89±0.02a	0.83±0.02a

同列中不同小写字母表示不同处理间差异显著( $P<0.05$ )。

### 3 讨论

PAL 是苯丙烷类化合物代谢途径中的关键酶,一切含苯丙烷骨架的物质都由该代谢途径直接或间接生成。这些产物在植物生长发育过程中起重要作用。PAL 还控制水杨酸的合成途径,水杨酸是植物中一种重要的信号物质。LOX 是脂氧合途径的关键酶。脂氧合途径的产物茉莉酸是植物间通讯的信号物质。绿叶挥发物是脂氧合途径的产物。植物受伤后释放的一些绿叶挥发物对植食性昆虫具有直接杀伤作用<sup>[16-17]</sup>。Tang 等研究发现昆虫取食和机械损伤能诱导杨树 PAL 基因表达量的增加<sup>[18]</sup>。Felton 等证明了鳞翅目幼虫取食能诱导番茄、大豆和棉花的 LOX 活性增加<sup>[19]</sup>。Qin 等研究发现,棉蚜取食和机械损伤诱导棉花 PAL 和 LOX 活性升高<sup>[10]</sup>。本研究中番茄和辣椒被桃蚜取食或受到机械伤害后,自身的 PAL 和 LOX 活性增加。这与 Qin 等<sup>[10]</sup>的结果一致。说明苯丙烷途径和脂氧合途径参与了机械损伤和昆虫取食诱导的番茄和辣椒的防御反应。PPO 也与植物防御反应相关。Constable 等<sup>[20]</sup>和 Stout 等<sup>[21]</sup>研究发现鳞翅目幼虫取食能诱导作物 PPO 的活性。PPO 在植物体内催化酚类物质氧化。Constable 等发现机械损伤和昆虫取食都能诱导 PPO 活

性增加,不仅受害叶片的 PPO 活性增加而且同一植株上未受害部分的 PPO 活性也被诱导<sup>[22]</sup>。本试验结果表明桃蚜取食和机械损伤诱导辣椒和番茄 PPO 活性显著增加,但是桃蚜取食对防御反应酶活性的诱导作用比机械损伤强,这是由于昆虫取食和机械损伤的诱导机制不同。许多昆虫取食后还能在伤口部位引入特异性激发子,例如甜菜夜蛾(*Spodoptera exigua*)口腔分泌物中的脂肪酸-氨基酸衍合物(FACs)<sup>[23]</sup>。另外,机械损伤与昆虫取食损伤的不同还表现在时间上,接收桃蚜取食损伤信号物质的辣椒 PAL 活性在 72 h 时最大,而接收机械损伤信号物质的辣椒 PAL 活性在 48 h 时最大。

昆虫取食和机械损伤不仅诱导受害植物产生防御反应,还能诱导邻近健康植物的抗虫性增加。虽然一些学者对植物间的这种通讯作用存在争议<sup>[24-25]</sup>,但是越来越多的研究结果证明了植物间通讯作用的存在。同种植物间存在通讯作用的典型植物是利马豆和黑桉木。暴露于二斑叶螨取食诱导利马豆释放的挥发物中的健康利马豆对捕食性螨的吸引力增加,使二斑叶螨的繁殖力下降<sup>[5,26]</sup>。Tscharnke 等的田间和室内试验结果都证明了生长在叶甲取食黑桉木附近的黑桉木蛋白酶抑制剂 PI 活性增加,抗虫性增加<sup>[27]</sup>。异种植物间的通讯作用也有试验结果证明。暴露于二斑叶螨取食利马豆释放的挥发性气体中的黄瓜对捕食性螨的吸引力增强<sup>[28]</sup>。Karban 等发现,受伤艾草灌丛附近的烟草 PPO 活性升高,受蝗虫和烟草天蛾取食的程度减小<sup>[29]</sup>。Qin 等发现棉蚜取食和机械损伤还能引起邻近健康棉花的 PAL 和 LOX 活性增加<sup>[10]</sup>。吕敏的研究结果表明暴露于棉蚜取食和机械损伤诱导的棉花挥发物中健康玉米 PAL 和 LOX 活性增加<sup>[30]</sup>。本研究结果表明暴露于桃蚜取食和机械损伤诱导挥发物中健康辣椒和番茄的 PAL 活性显著增加,而 LOX 和 PPO 的活性没有增加。说明苯丙氨酸解氨酶在桃蚜取食和机械损伤诱导的辣椒-番茄及番茄-辣椒通讯作用中起作用。而桃蚜-辣椒-番茄间以及桃蚜-番茄-辣椒间的通讯作用不能诱导邻近健康植株脂氧合酶和多酚氧化酶的活性增加。

昆虫取食诱导的挥发性化合物能影响邻近植物的防御策略<sup>[4,31]</sup>。许多研究结果表明,诱导抗性的关键化合物中,除了茉莉酸甲酯,萜类化合物和 C6 绿叶挥发物也能激活依赖于茉莉酸的植物防御反

应<sup>[32-37]</sup>。本研究结果证明,桃蚜取食辣椒(或番茄)可以诱导产生挥发性信号物质,且这种信号物质能被邻近健康的异种植株感受并启动 *PAL* 相关的防御反应。但桃蚜取食诱导的挥发性化合物的成分和含量以及引起植株间通讯的信号物质还需要进一步的分析和鉴定。

## 参考文献:

- [1] CHAMAN M E, COPAJA S V, ARGANDONA V H. Relationships between salicylic acid content, phenylalanine ammonia-lyase (*PAL*) activity, and resistance of barley to aphid infestation[J]. *J Agric Food Chem*, 2003, 51:2227-2231.
- [2] ARIMURA G, OZAWA R, HORIUCHI J, et al. Plant-plant interactions mediated by volatiles emitted from plants infested by spider mites[J]. *Biochem System Ecol*, 2001, 29: 1049-1061.
- [3] RAMIRO A D, GUERREIRO-FILHO O, MAZZAFERA P. Phenolcontents, oxidase activities, and the resistance of coffee to the leaf miner *Leucoptera coffeella* [J]. *J Chem Ecol*, 2006, 32: 1977-1988.
- [4] BALDWIN I T, SCHULTZ J C. Rapid changes in tree leaf chemistry induced by damage: evidence for communication between plants[J]. *Science*, 1983, 221: 277-279.
- [5] BRUIN J, DICKE M, SABELIS M W. Plants are better protected against spider-mites after exposure to volatiles from infested conspecifics[J]. *Experientia*, 1992, 48: 525-529.
- [6] KARBAN R, SHIOJIRI K, HUNTZINGER M, et al. Damage induced resistance in sagebrush: volatiles are key to intra and interplant communication[J]. *Ecology*, 2006, 87: 922-930.
- [7] HIMANEN S J, BLANDE J D, KLEMOLA T, et al. Birch (*Betula* spp.) leaves adsorb and re-release volatiles specific to neighboring plants—a mechanism for associational herbivore resistance? [J]. *New Phytol*, 2010, 186: 722-732.
- [8] MARTIN H. Herbivore-induced plant volatiles: targets, perception and unanswered questions[J]. *New Phytol*, 2014, 204: 297-306.
- [9] CASCONI P, LODICE L, MAFFEI M E, et al. Tobacco overexpressing  $\beta$ -ocimene induces direct and indirect responses against aphids in receiver tomato plants[J]. *J Plant Physiol*, 2015, 173: 28-32.
- [10] QIN Q J, SHI X Y, LIANG P, et al. Induction of phenylalanine ammonia-lyase and lipoxygenase by artificial damaged and aphid infestation in cotton seedlings[J]. *Prog Nat Sci*, 2005, 15: 419-423.
- [11] KARBAN R. Communication between sagebrush and wild tobacco in the field[J]. *Biochem Syst Ecol*, 2001, 29: 995-1005.
- [12] KARBAN R, Huntzinger M, McCall A C. The specificity of eavesdropping on sagebrush by other plants[J]. *Ecology*, 2004, 85: 1846-1852.
- [13] DUBERY I A, SMIT F. Phenylalanine ammonia-lyase from cotton (*Gossypium hirsutum*) hypocotyls: properties of the enzyme induced by a *Verticillium dahliae* phytotoxin[J]. *Biochem Biophys Acta*, 1994, 1207: 24-30.
- [14] AXELROD B, CHEESBROUGH T M, LAAKSO S. Lipoxygenase from soybeans[J]. *Methods Enzymol*, 1981, 71:441-451.
- [15] BRADFORD M M. A rapid and sensitive method for the quantification of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein dye binding[J]. *Anal Biochem*, 1976, 72 :248-254.
- [16] FARMER E E. Surface-to-air signal [J]. *Nature*, 2001, 411: 854-856.
- [17] TURLINGS T C J, BENREY B. Effects of plant metabolites on the behavior and development of parasitic wasps [J]. *Ecoscience*, 1998, 5:321-333.
- [18] TANG F, ZHAO W L, GAO X W. Communication between plants: induced resistance in poplar seedlings following herbivore infestation, mechanical wounding, and volatile treatment of the neighbors[J]. *Entomol Exp Appl*, 2013, 149:110-117.
- [19] FELTON G W, SUMMERS C B, MUELLER A J. Oxidative response in soybean foliage to herbivory by bean leaf beetle and three cornered alfalfa hopper[J]. *J Chem Ecol*, 1994, 20: 639-650.
- [20] CONSTABLE C P, BERGEY D R, RYAN C A. Polyphenol oxidase as a component of the inducible defense response in tomato against herbivores[J]. *Rec Adv Photochem*, 1996, 30: 231-252.
- [21] STOUT M J, BROVONT R A, DUFFEY S S. Effect of nitrogen availability on expression of constitutive and inducible chemical defenses in tomato, *Lycopersicon esculentum* [J]. *J Chem Ecol*, 1998, 24: 945-963.
- [22] CONSTABLE C P, YIP L, PATTON J J, et al. Polyphenoloxidase from hybrid poplar cloning and expression in response to wounding and herbivory[J]. *Plant Physio*, 2000, 122(1):285-295.
- [23] TURLINGS T C J, ALBORN H T, LOUGHRIN J H, et al. Volicitin, an elicitor of maize volatiles in oral secretion of *Spodoptera exigua*: Isolation and bioactivity[J]. *J Chem Ecol*, 2000, 26: 189-202.
- [24] MYERS J H, WILLIAMS K S. Dose tent caterpillar attack reduce food quality of red alder foliage? [J]. *Oecologia*, 1984, 62: 456-457.
- [25] PRESTON C A, LEWANDOWSKI C, ENYEDI A J, et al. Tobacco mosaic virus inoculation inhibits wound induced jasmonic acid-mediated response within but not between plants [J]. *Planta*, 1999, 209: 87-95.
- [26] DICKE M. Evolution of induced indirect defence of plants[M]//RALPH T, DREW H C. The ecology and evolution of inducible defenses. New Jersey: Princeton University Press, 1990:62-88.
- [27] TSCHARNTKE T, THIESSEN S, DOLCH R, et al. Herbivory, induced resistance, and interplant signal transfer in *Alnus glutinosa* [J]. *Biochem System Ecol*, 2001, 29: 1025-1047.
- [28] OUDEJANS A M C, BRUIN J. Dose spider-mite damage induce information transfer between plants of different species? [J]. *Med*

- Fac Landbouww Univ Gent, 1995, 59: 733-739.
- [29] KARBAN R, BALDWIN I T, BAXTER K J, et al. Communication between plants: induced resistance in wild tobacco plants following clipping of neighboring sagebrush [J]. *Oecologia*, 2000, 25: 66-71.
- [30] 吕 敏. 植物次生物质诱导棉蚜 GSTs 及害虫取食对棉花、小麦和玉米 *PAL* 和 *LOX* 的诱导作用[D]. 北京:中国农业大学, 2011.
- [31] RHOADES D F. Plant Resistance to Insects [M]. Washington DC: American Chemical Society Publication, 1983.
- [32] ARIMURA G, TASHIRO K, KUHARA S, et al. Gene responses in bean leaves induced by herbivory and by herbivore-induced volatiles[J]. *Biochem Biophys Res Commun*, 2000, 277:305-310.
- [33] ARIMURA G, OZAWA R, SHIMODA T, et al. Herbivory-induced volatiles induce the emission of ethylene in neighboring lima bean plants[J]. *Plant J*, 2002, 29:87-98.
- [34] BATE N J, ROTHSTEIN S J. C<sub>6</sub>-volatiles derived from the lipoxygenase pathway induce a subset of defense-related genes[J]. *Plant J*, 1998, 16:561-569.
- [35] FARAG M A, PARE P W. C<sub>6</sub>-Green leaf volatiles trigger local and systemic VOC emissions in tomato [J]. *Phytochemistry*, 2002, 61: 545-554.
- [36] RUTHER J, KLEIER S. Plant-plant signaling: ethylene synergizes volatile emission in *Zea mays* induced by exposure to (Z)-3-hexen-1-ol[J]. *J Chem Ecol*, 2005, 31: 2217-2222.
- [37] YAN Z G, WANG C Z. Wound-induced green leaf volatiles cause the release of acetylated derivatives and a terpenoid in maize[J]. *Phytochemistry*, 2006, 67: 34-42.

(责任编辑:张震林)