



基于转录组和代谢组探究植物应答干旱和植食性昆虫的研究进展

冯 振, 郑春燕, 薄玉琨, 李烨华, 朱 峰

Advances in transcriptomics- and metabolomics-based exploration of plant responses to drought and herbivorous insects

FENG Zhen, ZHENG Chunyan, BO Yukun, LI Yehua, and ZHU Feng

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.12357/cjea.20230297>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

生态系统服务权衡最新研究进展

Progress of research regarding the trade-offs of ecosystem services

中国生态农业学报(中英文). 2020, 28(10): 1509–1522

基于WOFOST作物模型的玉米区域干旱影响评估技术

Evaluation of regional drought disaster to maize using WOFOST crop growth model

中国生态农业学报(中英文). 2017, 25(3): 451–459

东北旱作区农业生态系统协同发展与权衡分析

Synergies and trade-offs of agro-ecosystem in dry-farming areas in Northeast China

中国生态农业学报(中英文). 2018, 26(6): 892–902

大气CO₂浓度升高和干旱互作对谷子光合及抗旱生理特性的影响

Interactive effect of elevated CO₂ concentration and drought on photosynthetic and physiological indexes of foxtail millet

中国生态农业学报(中英文). 2021, 29(3): 500–508

干旱与Cd双重胁迫对土壤-小麦-蚜虫系统Cd转移规律影响的研究

Cadmium transfer in the ecosystem of soil-wheat-aphid under dual stress of cadmium and drought

中国生态农业学报(中英文). 2019, 27(11): 1656–1662

山东省干旱时空分布特征及其与ENSO的相关性

Spatio-temporal distribution characteristics of drought in Shandong Province and its relationship with ENSO

中国生态农业学报(中英文). 2018, 26(8): 1236–1248



关注微信公众号, 获得更多资讯信息

DOI: 10.12357/cjea.20230297

冯振, 郑春燕, 薄玉琨, 李烨华, 朱峰. 基于转录组和代谢组探究植物应答干旱和植食性昆虫的研究进展[J]. 中国生态农业学报(中英文), 2024, 32(3): 369–379

FENG Z, ZHENG C Y, BO Y K, LI Y H, ZHU F. Advances in transcriptomics- and metabolomics-based exploration of plant responses to drought and herbivorous insects[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2024, 32(3): 369–379

基于转录组和代谢组探究植物应答干旱和植食性昆虫的研究进展*

冯振^{1,2}, 郑春燕¹, 薄玉琨¹, 李烨华³, 朱峰^{1**}

(1. 河北省土壤生态学重点实验室/中国科学院农业水资源重点实验室/中国科学院遗传与发育生物学研究所农业资源研究中心 石家庄 050022; 2. 中国科学院大学 北京 100049; 3. 江苏省农业科学院 南京 210014)

摘要: 胁迫是制约植物生长发育的重要环境因素, 植物应对不同胁迫的反应是复杂多样的。在面临生物胁迫和非生物胁迫时, 植物主要通过重新分配调整一系列的转录调控网络以及代谢网络来维持平衡, 以致在转录及代谢水平上都会发生变化。随着组学技术的发展, 转录组学和代谢组学作为新兴学科被广泛应用于植物抗逆相关研究中, 进而从转录和代谢水平上揭示植物响应逆境胁迫的机制。植物生长过程中面临的多种胁迫, 其中干旱和虫害尤为严重, 给我国农业生产造成巨大损失。本文针对植物在干旱、植食性昆虫以及双重胁迫下的转录和代谢调控机制相关研究进行了综述, 发现在干旱胁迫下植物通过调控合成脱落酸、脯氨酸以及光合作用中间体相关基因表达及其代谢物合成来抵御胁迫, 在植食性昆虫胁迫下植物通过调控茉莉酸、水杨酸以及黄酮类等物质相关基因的表达及其代谢物合成进行响应, 在双重胁迫下植物通过调控激素相互作用以及一些次生代谢物的产生来影响干旱胁迫下植物的抗虫性。通过探讨植物在逆境胁迫下转录和代谢差异及其关键调控因子的变化, 可以为培育耐受逆境胁迫的品种, 提高农作物产量提供理论依据和参考。

关键词: 干旱; 植食性昆虫; 植物激素; 次级代谢物; 生长权衡

中图分类号: Q943; Q945

Advances in transcriptomics- and metabolomics-based exploration of plant responses to drought and herbivorous insects*

FENG Zhen^{1,2}, ZHENG Chunyan¹, BO Yukun¹, LI Yehua³, ZHU Feng^{1**}

(1. Hebei Key Laboratory of Soil Ecology / Key Laboratory of Agricultural Water Resources, Chinese Academy of Sciences / Center for Agricultural Resources Research, Institute of Genetics and Developmental Biology, Chinese Academy of Sciences, Shijiazhuang 050022, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 3. Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Nanjing 210014, China)

* 国家重点研发计划青年科学家项目(2021YFD1900200)、国家重点研发计划项目(2022YFF1302801, 2022YFD1900301)、中国科学院战略性先导科技专项(XDA26040103)、张家口市重点研发计划“揭榜挂帅”技术攻关类项目(2022J001)和中国科学院“百人计划”资助

** 通信作者: 朱峰, 主要从事植物介导地上地下互作机制研究。E-mail: zhufeng@sjziam.ac.cn

冯振, 主要从事植物介导地上地下互作机制研究。E-mail: fengzhen20@mails.ucas.ac.cn

收稿日期: 2023-05-27 接受日期: 2023-11-09

* This study was supported by the Young Scientists Project of National Key Research and Development Program of China (2021YFD1900200), the National Key Research and Development Program of China (2022YFF1302801, 2022YFD1900301), the Strategic Priority Research Program of Chinese Academy of Sciences (XDA26040103), the Special Key Grant Project of Technology Research and Development of Zhangjiakou City (“Take-and-Lead” Program) (2022J001) and the “100 Talents Project” of Chinese Academy of Sciences.

** Corresponding author, E-mail: zhufeng@sjziam.ac.cn

Received May 27, 2023; accepted Nov. 9, 2023

Abstract: Stress is an important environmental factor that restricts plant growth and development. Plant responses and adaptations to different stresses are complex and diverse. Under biotic and abiotic stresses, plants maintain homeostasis mainly by reallocating and adjusting a series of transcriptional regulatory networks and metabolic networks, resulting in changes at both the transcriptional and metabolic levels. With the development of omics techniques, transcriptomics, and metabolomics are widely used as emerging disciplines for studying plant adaptations to various stresses, which can aid in elucidating the molecular mechanisms of plant responses to stress at the transcriptional and metabolic levels. Among the various stresses that plants face, drought, and insect pests are particularly severe, causing significant losses in agricultural production. In this review, we summarize the transcriptional and metabolic regulatory mechanisms of plants under single drought stress, insect herbivory stress, or dual drought and insect herbivory stresses. Plants respond to drought stress by regulating the expression of genes related to the synthesis of abscisic acid, proline, photosynthetic intermediates, and their metabolites. Moreover, plants respond to phytophagous insect attacks by regulating the expression of genes participating in the synthesis of jasmonic acid, salicylic acid, flavonoids, and their metabolites. Under dual stresses, plants regulate hormone interactions and the production of secondary metabolites to reinforce resistance against herbivory under drought stress. Exploring transcriptional and metabolic differences and their key regulatory factors in plant adaptations to adverse stress can provide a theoretical basis and reference for breeding varieties tolerant to adverse stress and with improved crop yields.

Keywords: Drought; Phytophagous insects; Phytohormone; Secondary metabolites; Growth-defense trade-offs

近年来,多种复杂环境的不断变化使植物生长面临严峻挑战,制约着全球范围内的农业发展。环境中不利于植物生长,导致植物体内生理结构遭到破坏、功能改变甚至丧失的因素被称为胁迫^[1]。植物在生长过程中面临的胁迫包括生物胁迫(植食性昆虫取食、病原体侵染等)与非生物胁迫(干旱、高低温、盐碱等)^[2]。研究植物应答逆境胁迫的响应及其内在机制,可以为培育逆境耐受品种提供理论指导。近年来因生物入侵以及不合理利用资源等因素的影响,虫害逐渐成为草原上发生频次最高、危害最为严重的生物灾害之一,严重影响到我国农牧业的发展^[3]。干旱是一种世界性的农业灾害,世界上大约1/3的陆地面积都处于干旱和半干旱,而其他大多数陆地地区也经常发生周期性干旱^[4],干旱灾害造成的经济损失占全部气象灾害造成的经济损失的半数以上。

在逆境胁迫下,植物必须根据所处的环境对体内基因的表达以及代谢物的水平做出相应的调整,以适应这种不利环境。植物通过改变基因的表达模式造成蛋白质定性和定量的变化,进而影响到体内代谢和防御途径的调节。目前,转录组和代谢组已经被广泛应用到植物的抗逆基因以及代谢物的挖掘中。转录组揭示了暴露于各种环境胁迫下植物基因的表达水平的变化^[5]。代谢组可以定性和定量分析生物体、组织或者细胞在一定时间内的所有小分子代谢^[6]。转录组和代谢组为植物适应环境胁迫提供了完整的信息,这些信息可以用来改善一些经济作物的适应性,更加快速地推进植物育种,从而有利于培育具有更强抗性的新一代作物。因此,加强植物响应生物与非生物胁迫的机制研究以及抗逆基因与代谢物的挖掘,对提升作物环境适应性和提高作物

产量具有重要意义。

1 植物对干旱的响应

干旱胁迫对植物的伤害直接体现在植物的形态上,形成不可逆的损伤,而形态上的损伤往往滞后于植物体内生理生化反应的变化。当受到干旱胁迫时,植物细胞通过G蛋白偶联受体、蛋白激酶类受体等感知并接收信号,产生细胞内第二信使如Ca²⁺、活性氧(ROS)以及磷酸盐等来调控蛋白激酶的活性,然后调控下游蛋白磷酸化并激活一系列转录因子进而调控相关基因的表达,最终促进体内相关代谢物的产生,提高植物在干旱环境下的适应性^[7-8]。干旱信号通过ROS在植物中进行传导,然而ROS的产生和去除之间的不平衡会导致植物在干旱胁迫下的氧化应激,过多的ROS会使植物核酸、蛋白质以及脂质遭到破坏,从而改变膜的固有特性,最终导致细胞死亡^[9]。植物激素是植物响应环境胁迫的重要调节因子,其中脱落酸(ABA)被认为是植物适应干旱的关键激素,ABA相关基因的激活会促进植物叶片气孔闭合,从而减少水分流失^[10]。干旱胁迫还会影响植物的能量代谢,对植物的呼吸作用和光合作用造成消极影响,导致植物生长减缓和产量降低。

ROS是植物代谢过程中产生的,高浓度的ROS对细胞有害,为了维持细胞的稳定性,植物体会产生一些抗氧化剂来及时清除多余的ROS^[11]。干旱胁迫下,大豆(*Glycine max*)幼苗中的差异基因和代谢物主要涉及苯丙烷类以及类黄酮和木质素合成,其体内编码黄酮3-羟化酶(F3H)以及类黄酮糖基转移酶的基因显著上调。黄酮类化合物的酚羟基和甲氧基的官能团赋予了黄酮及其同源物很强的抗氧化活

性^[12],可以帮助植物去除体内多余的 ROS^[13]。干旱胁迫下的大麦 (*Hordeum vulgare*) 也积累了大量的类黄酮物质,比如奈酚、儿茶素和染料木黄酮,帮助大麦抵御干旱胁迫^[14]。由于干旱条件下 ROS 的累积会破坏植物叶片细胞膜渗透性并显著降低叶片含水量,进而影响植物体内的渗透调节,所以植物通过调控渗透保护剂的生物合成来维持体内的水分变化,例如碳水化合物和脯氨酸(Pro)。Pro 作为植物体内一种重要的渗透调节物,主要与保护植物体内生物大分子和渗透调节相关^[15]。Δ1-吡咯啉-5-羧酸合成酶(P5CS)是 Pro 生物合成中的限速酶^[16-17]。干旱条件下紫花苜蓿 (*Medicago sativa*) 通过上调编码 Pro 合成关键酶(P5CS)基因并同时抑制编码脯氨酸降解酶(脯氨酸脱氢酶)基因来控制 Pro 的产生和积累,紫花苜蓿在叶和根中积累 Pro、葡萄糖以及一些水溶性小分子来响应干旱^[18]。干旱胁迫下的油菜 (*Brassica napus*) 叶片中的差异基因主要作用于渗透应激、氧化应激和碳水化合物的合成,在干旱后,棉子糖和 Pro 含量都显著增加,同时,研究发现合成 Pro 前体的

关键基因 P5C 显著上调^[19]。植物通过提高黄酮类物质以及 Pro 的生物合成清除过多的 ROS 来保护细胞膜系统,调节细胞内外的渗透势来维持细胞正常的吸水能力进而缓解干旱对植株的伤害。

ABA 是一种重要的促进信号转导的有机物和抑制性生长激素,可调节植物的生长发育以响应干旱胁迫。干旱前后的白刺花 (*Sophora davidii*) 叶片中的差异基因主要作用于 ABA 信号传导、苯丙氨酸代谢和类胡萝卜素生物合成,从而导致 ABA 以及苯丙氨酸含量上调^[20]。在 ABA 信号通路中,参与合成 ABA 的 9-顺式-环氧类胡萝卜素双加氧酶(NCED)的基因在干旱下显著上调,NCED 是 ABA 合成的主要限速因子,其表达通常是在植物处于不利的条件下上调以用来加速 ABA 的合成^[21]。ABA 的传导过程首先被包含 Pyrabactin (PYR)、蛋白磷酸酶 2C (PP2C) 和蔗糖非发酵-1-相关蛋白激酶 2 (SnRK2) 的受体复合物所感知。相关研究发现,植物体内编码 ABA 受体的 PYR 家族基因和 PP2C 的基因在干旱胁迫下调,表明 PP2C 负调节 ABA 信号转导^[22](图 1)。

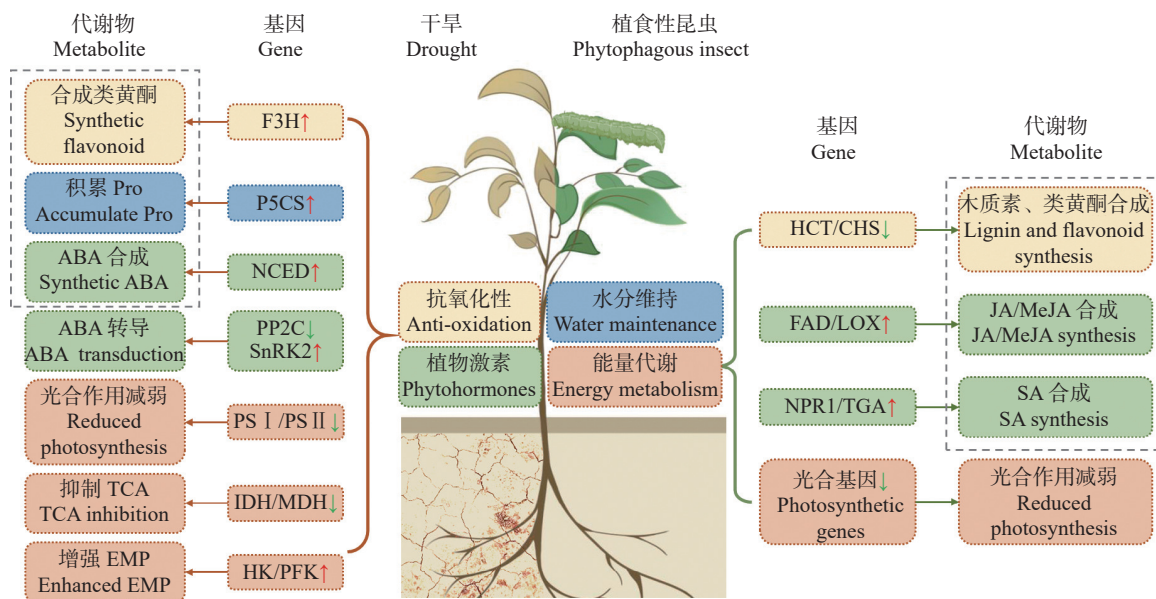


图 1 植物对干旱和植食性昆虫的响应模型

Fig. 1 Model of plant responses to drought and phytophagous insect

F3H 为黄酮 3-羟化酶基因, P5CS 为吡咯啉-5-羧酸合成酶基因, NCED 为 9-顺式-环氧类胡萝卜素双加氧酶基因, PP2C 为蛋白磷酸酶 2C 基因, SnRK2 为蔗糖非发酵-1-相关蛋白激酶 2 基因, PS I 为捕光复合体 I, PS II 为捕光复合体 II, IDH 为异柠檬酸脱氢酶基因, MDH 为苹果酸脱氢酶基因, HK 为己糖激酶基因, PFK 为 6-磷酸果糖激酶基因, HCT 为羟肉桂酰基转移酶基因, CHS 为查尔酮合酶基因, FAD 为脂肪酰去饱和酶基因, LOX 为脂氧合酶基因, NPR1 为病程相关基因非表达子, TGA 为 TGACG 模体结合的转录因子; Pro 为脯氨酸, ABA 为脱落酸, TCA 为三羧酸循环, EMP 为糖酵解, JA 为茉莉酸, MeJA 为茉莉酸甲酯, SA 为水杨酸; 向上箭头代表表达量上调, 向下箭头代表表达量下调。F3H is flavanone 3-hydroxylase gene, P5CS is pyrroline-5-carboxylate synthase gene, NCED is 9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase gene, PP2C is protein phosphatase 2C gene, SnRK2 is sucrose non-fermentable-1-associated protein kinase 2 gene, PS I is light trapping complex I, PS II is light trapping complex II, IDH is isocitrate dehydrogenase gene, MDH is malate dehydrogenase gene, HK is hexokinase gene, PFK is 6-phosphofructokinase gene, HCT is hydroxycinnamoyl transferase gene, CHS is chalcone synthase gene, FAD is fatty acid desaturase gene, LOX is lipoxygenase gene, NPR1 is nonexpressor of pathogenesis-related genes 1, and TGA is TGACG-binding factors; Pro is proline, ABA is abscisic acid, TCA is tricarboxylic acid cycle, EMP is glycolysis, JA is jasmonic acid, MeJA is methyl jasmonate, SA is salicylic acid. Upward arrows represent up-regulated expression, downward arrows represent down-regulated expression.

除此之外, 芝麻 (*Linum usitatissimum*) 在干旱处理后, 其叶片中编码 NCED 的基因以及参与 ABA 依赖途径的应答元件结合因子 (ABF) 和脱水响应元件结合蛋白 2 (DREB2s) 显著上调, 当 ABF 被磷酸化以后可以结合 ABA 响应的顺式作用元件, 进而激活下游抗旱基因的表达^[23]。因此, ABA 在植物干旱胁迫响应中发挥着重要作用, 通过大幅度增加植物体内 ABA 含量, 促使植物发生生理生化反应以适应干旱环境。

干旱胁迫会影响植物的能量代谢, 通过对稷 (*Panicum miliaceum*) 进行干旱处理分析发现, 其叶片中差异基因富集在淀粉和蔗糖代谢以及丙酮酸代谢, 差异代谢物主要与柠檬酸循环、氧化磷酸化和乙醛酸代谢相关^[24]。己糖激酶 (HK) 和 6-磷酸果糖激酶 (PFK) 是糖酵解的限速酶, 其含量在干旱下出现显著上调, 而作为三羧酸 (TCA) 的关键酶的异柠檬酸脱氢酶 (IDH) 和苹果酸脱氢酶 (MDH) 下调表达, 表明稷在干旱胁迫下糖酵解增强, TCA 受到抑制。同样, 在受到干旱胁迫的芝麻叶片中也发现 TCA 循环中间体 (柠檬酸、苹果酸和延胡索酸等) 含量显著减少, 说明 TCA 循环过程受到了抑制^[23]。玉米 (*Zea mays*) 在干旱胁迫下产生大量的花青素, 花青素的积累可以维持叶片更高的抗氧化水平, 并在玉米光捕获和能量利用之间提供较好的平衡^[25]。在高粱 (*Sorghum bicolor*) 中, 许多关于叶绿素生物合成的基因显著下调进而导致光反应和碳固定减弱, 其中捕光复合体 I 和 II 的多肽亚基的基因表达下调, 导致光合产物的减少^[26]。蔗糖作为植物中能量转导的关键分子和细胞代谢调节剂, 在植物抗旱中发挥着重要作用, 淀粉和蔗糖的代谢可以通过编码淀粉降解酶的基因使淀粉酶水解淀粉转化为葡萄糖、麦芽糖和其他低聚糖, 从而使叶片在干旱胁迫下维持较高膨压和含水量。

由此可见, 植物应对干旱胁迫是一个复杂的过程, 主要是通过上调编码类黄酮合成相关基因来增加植物体内类黄酮物质的含量, 进而降低干旱引起的过多的 ROS 造成的损伤; 通过上调 P5CS 等相关基因的表达提高 Pro 的含量, 以此调节细胞渗透平衡; 通过增加 ABA 含量来调节气孔的关闭减少水分蒸发; 降低光合作用以及增加淀粉和蔗糖分解代谢等来帮助植物抵御干旱。

2 植物对植食性昆虫的响应

植物对植食性昆虫的防御一般分为组成性防御和诱导性防御^[27]。组成性防御是指植物在被植食性

昆虫取食前就存在的、能够阻碍昆虫取食的物理和化学因子, 如植物表面的蜡质、腺体和刺等形成机械屏障来阻止植食性昆虫的取食, 以及体内的化学因子 (如多酚、芥子油苷等) 来影响植食性昆虫的取食和生长发育。诱导性防御是植物在被植食性昆虫攻击后激活的一种防御机制, 植物通过产生有毒的次生化合物来杀死昆虫, 或产生防御性蛋白来降低植食性昆虫取食植物后的消化能力, 或者改变自身的营养状况从而减轻植食性昆虫对植物的伤害^[28]。在物质基础上, 两种防御机制具有一致性, 都涉及到植物的形态、营养质量以及次级代谢物的改变。许多研究表明, 虽然机械损伤和昆虫取食都会导致植物组织损伤, 但植物仍旧可以区分昆虫取食和机械损伤, 从而迅速部署相关的防御化合物。植物诱导性防御部分是由对来自昆虫激发子的直接感知引发的, 然而目前已知的与昆虫取食相关的激发子很少, 脂肪酸-氨基酸缀合物 (FAC) 是目前已知的研究最多的一类激发子。玉米和烟草 (*Nicotiana attenuata*) 通过直接感知昆虫口腔分泌物 (oral secretion, OS) 中存在的 FAC 来响应昆虫的攻击^[29-31]。除了 FAC 之外, 昆虫 OS 中还发现了其他几种类型的激发子, 例如 Inception 来源于叶绿体 ATP 合酶 γ 亚基的蛋白水解产物, 通过诱导挥发性苯丙烷和蛋白酶抑制剂防御来介导植物对食草动物的感知。草地贪夜蛾 (*Spodoptera frugiperda*) 取食豇豆 (*Vigna unguiculata*) 后, 诱导豇豆叶片中叶绿体 ATP 合酶 γ 亚基蛋白并产生 Inception, 随后激活了豇豆体内乙烯 (ethylene, ET)、茉莉酸 (jasmonic acid, JA) 和水杨酸 (salicylic acid, SA) 等防御通路, 进而启动植物对昆虫的响应^[32]; 蚜虫取食玉米幼苗后释放的 Caeliferins 可以诱导玉米幼苗中挥发性萜烯的产生, 从而引起植物的直接防御^[33]。 β -糖苷酶 (β -glucosidase) 是在大菜粉蝶 (*Pieris brassicae*) 口腔中鉴定出的一种植物挥发物诱导因子, 能够诱导结球甘蓝 (*Brassica oleracea*) 释放出吸引寄生虫的挥发物, 从而起到保护自身的作用^[34]。植物的防御反应可能是对植食性昆虫取食所造成的机械损伤和产生的 OS 进行综合识别的结果。植物防御植食性昆虫的攻击是一个动态的、多维的过程, 首先触发信号转导途径, 这些信号转导途径主要包括膜电位去极化、钙信号传导、ROS 产生和蛋白质磷酸化; 其次在动态的防御过程中, 植物激素信号网络将感知早期信号事件与转录重组以及诱导防御联合起来, 经过信号处理后, 植物产生特殊的形态结构和次生代谢物, 对植食性昆虫具有抗营养趋避作用

或毒性作用^[35]。

ROS 是植物胁迫应答反应的重要部分, 也参与植食性昆虫诱导的植物防御应答。在植物被植食性昆虫取食后, 特别是韧皮部被取食的情况下, ROS 代谢系统会被激活。拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) 被银叶粉虱 (*Bemisia argentifolii* Bellows & Perring) 取食后, 其体内参与编码氧化应激反应相关蛋白的基因显著上调^[36]。同样, 当蚜虫 (*Aphidoidea*) 取食拟南芥后, 拟南芥叶片中有关氧化应激反应的基因显著上调^[37]。褐飞虱 (*Nilaparvata lugens*) 取食水稻 (*Oryza sativa*) 后, 叶片中有关木质素和类黄酮生物合成相关的基因显著上调, 如编码羟肉桂酰基转移酶 (HCT)、4-香豆酸辅酶 A 连接酶 (4CL)、查尔酮合酶 (CHS) 和花青素还原酶 (ANR) 等的基因, 水稻被取食后通过上调 HCT 等相关基因进而增加木质素的合成, 木质素的增加导致细胞壁的加厚进而助于抵抗植食性昆虫的取食^[38]。植物通过上调类黄酮生物合成途径中 CHS 等基因的表达增加黄酮类化合物 (如查尔酮和花青素) 的生成来去除植物体内的多余 ROS, 并且抑制植食性昆虫的生长发育。茶树 (*Camellia sinensis*) 被茶尺蠖 (*Ectropis obliqua hypulina*) 取食后的叶片中的差异基因主要富集在苯丙烷类、萜类生物合成和氨基酸代谢相关途径, 差异代谢物主要有表儿茶素、儿茶素和花青素^[39]。然而当茶树被茶小绿叶蝉 (*Empoasca pirisuga*) 取食后也明显增加了茶叶中苯丙烷和类黄酮途径中代谢物的产生, 而且关于编码苯丙烷和类黄酮生物合成有关的关键代谢酶苯丙氨酸解氨酶 (PAL)、4CL、黄烷酮 3-羟化酶 (F3H) 和黄酮醇合酶 (FLS) 的基因显著上调^[40]。植物通过增加抗氧化防御相关代谢物来减轻植食性昆虫取食所带来的氧化损伤。

茉莉素包括 JA 及其环戊烷酮类衍生物, 是一类调控植物抗虫反应的重要植物激素^[41]。当茶树被茶尺蠖取食后, 参与 JA 合成的基因如 ω -3 脂肪酸去饱和酶基因 (*FAD7A-1*)、亚油酸 13S-脂氧合酶 2-1 基因 (*LOX2*) 以及茉莉酸-甲基转移酶基因 (*JMT*) 的表达量显著上调^[39]。JA 在茉莉酸羧基转甲基酶的作用下生成茉莉酸甲酯 (methyl jasmonate, MeJA), 其中 MeJA 诱导植物产生的挥发性有机化合物可以引诱寄生性天敌^[42]。研究发现, 绿盲蝽 (*Apolygus lucorum*) 取食棉花 (*Gossypium*) 后, 与编码 JA 生物合成的相关基因显著上调、JA 和茉莉酸-异亮氨酸 (JA-Ile) 的含量显著增加 (图 1)。JA 可诱导植物产生相关的生物碱、总酚、蛋白酶抑制剂 (PI) 和多酚氧化酶等植

物次生物质, 进而影响昆虫的生长发育^[43]。植物对植食性昆虫的防御主要是通过 JA 途径, 但取食韧皮部汁液的刺吸式口器昆虫也可以激活 SA 途径^[44]。二化螟虫 (*Chilo suppressalis*) 取食水稻后的差异基因主要富集在 SA 和苯丙烷的生物合成途径, 部分编码 SA 的关键基因都显著上调, 包括 *NPRI*、*TGA* 和 *PR-1*^[45]。同样, 在被蚜虫取食后的拟南芥中也发现 SA 的含量显著升高, 并且绝大多数 SA 相关基因都显著上调^[46]。SA 可以抑制过氧化氢酶的活性, 使得植物体内的过氧化氢 (H_2O_2) 含量升高, 高含量的 H_2O_2 会对昆虫肠道造成损害, 影响昆虫的消化以及吸收^[47]。水杨酸甲酯 (methyl salicylate, MeSA) 是水杨酸的一种衍生物, 可以趋避某些害虫, 引诱天敌, 进而保护植物免受昆虫的取食。拟南芥受菜青虫 (*Pieris rapae*) 取食后, 释放 MeSA 吸引绒茧蜂 (*Cotesia rubecula*), 从而减少菜青虫的取食, 起到保护自身的作用^[48]。

植食性昆虫取食会影响植物体内的能量代谢, 当受到植食性昆虫取食时, 植物会下调参与生长和光合作用相关基因的表达, 以及优先分配碳氮资源生产防御化合物^[49]。光合作用的降低是植物对植食性昆虫取食的常见响应, 光合作用在植物与植食性昆虫的相互作用中起到关键作用, 因为它是新陈代谢的主要驱动力, 而且是光、碳和氮信号通路之间所固有的^[50]。当植物受到植食性昆虫攻击后, 光合作用降低, 而植物需要能量和碳来产生防御相关的代谢物质, 许多植物通过促进储能物质的分解代谢来应对这种损伤。拟南芥被蚜虫取食后, 其体内与光合作用有关的基因显著下调^[46], 光合作用的下调可以保护植物免受氧化损伤。此外, 光合作用的降低也会释放资源, 尤其是富含氮的化合物, 其中氨基酸是氮的主要来源, 许多植物的防御性化合物都来源于氨基酸前体, 如一些次生代谢物和硫代葡萄糖苷。当苜蓿被蓟马 (*Thysanoptera: Thripidae*) 取食后, 苜蓿植株体内 23 种氨基酸及其衍生物发生了显著变化, 部分上调的氨基酸及其衍生物主要涉及有毒氨基酸或含硫氨基酸, 如苯乙酰谷氨酰胺、半胱氨酸、高半胱氨酸和 N-乙酰甘氨酸^[51]。玫瑰 (*Rosa* spp.) 被月季长管蚜 (*Macrosiphum rosirvorum*) 取食后, 体内硫代葡萄糖苷生物合成途径的 15 种代谢物表现出不同的水平, 其中丙酮酸、3-甲基-2-氧代丁酸和异丙基苹果酸等物质含量增加^[52]。此外, 研究发现拟南芥通过 *CCA1* 相关基因过表达来提高硫代葡萄糖苷的含量进而增强对桃蚜 (*Myzus persicae*) 的抗性^[53]。鳞翅目幼虫的生长发育受到寄主植物硫代葡萄糖苷含

量的影响,然而硫代葡萄糖苷含量又受到植物激素 JA 的调控^[54],因此植物响应植食性昆虫取食是一个复杂的多方面调控的机制。

由此可见,植物响应植食性昆虫取食的途径主要包括:通过上调黄酮类合成基因来产生更多的类黄酮去清除植食性昆虫取食带来的氧化性损伤,上调 JA 以及 SA 合成的基因来增加 JA 和 SA 的含量,降低光合作用以及增加防御型化合物的产生等来抵御植食性昆虫的取食。

3 植物对干旱和植食性昆虫的响应

在室内条件下,研究者已经对植物在单独的生物或者非生物胁迫下的响应进行了广泛研究,然而在田间条件下,植物可能会暴露在多种胁迫环境中,植物对这些胁迫的综合反应是未知的。在多种多样的胁迫环境中,干旱和植食性昆虫取食是造成其减产的两种重要环境因素^[55]。近年来,研究主要集中在植物对单一胁迫反应,然而对多重胁迫的反应必然会导致更复杂的情况,当植物必须面临多种胁迫时,它们似乎会以特定的方式做出响应,并且无法根据植物对单个胁迫的响应来预测^[56]。相关研究发现,植物在响应多重胁迫时有一些明显的防御基因同时参与其中,植物在应对多重胁迫时,会进行体内的转录重构,并表现出一种独特的转录反应,与单一胁迫下的响应不尽相同^[57-58]。根据植物的生长状况以及胁迫的强度,植物可以表现出不同程度的敏感性,但是目前尚不清楚面临两种胁迫应激是拮抗、协同还是相加。值得注意的是,非生物胁迫可能会对生物胁迫的抗性产生影响,导致植物的抗性发生改变^[59]。两种胁迫因素的结合会对植物产生负面加和效应;另一方面,胁迫的组合也可能导致植物的拮抗反应^[60-61]。植物对干旱和食草动物在内的几种胁迫的反应是通过引发部分重叠的生化途径而发生的,因此暴露于一个胁迫因素下可能会促使植物对另一个胁迫因素做出响应^[62]。

在考虑非生物和生物胁迫相互作用时,非生物胁迫通常会严重损害植物生长,如何有效地分配有限资源增加非生物胁迫耐受性或保护有价值的组织免受食草动物的危害,对植物而言是一个很大的难题。植物在暴露于非生物和生物胁迫后,特定的离子通道被激活,ROS 以及植物激素如 ABA、SA、JA 和 ET 积累,遗传机制的重组导致植物进行充分的防御反应并提高植物的耐受性,以尽量减少胁迫造成的生物损害。植物主要通过协同或拮抗作用调

节其对生物和非生物胁迫的响应,这称为信号串扰^[63]。此外,ROS 的产生已经被认为是生物和非生物胁迫反应之间共享的关键过程^[64],植物对胁迫组合耐受性的关键途径之一是抗氧化防御机制,较高的抗氧化能力或较低的 ROS 积累与植物对组合胁迫的耐受性有关^[2]。植物应对生物和非生物胁迫的调节机制虽然不同,但是具有相同的重叠基因的表达。相关研究表明 ROS 是触发下游胁迫反应的常见信号,ROS 清除剂被认为可以在各种胁迫条件下减轻 ROS 的细胞毒性作用。在非生物和生物胁迫条件下,植物诱导了大量编码 ROS 清除酶的基因^[65-66],ROS 可能是介导非生物和生物胁迫响应网络之间交叉耐受性的中心过程,并且是植物局部和系统信号通路中重要的次级信使,通过与植物激素的相互作用触发对生物和非生物胁迫的适应反应。

由于植食性昆虫取食和干旱激活的激素途径部分重叠,当这些胁迫同时发生时,将会导致植物体内出现大量的串扰,可能会改变植物防御的分子网络,从而影响植物对胁迫的响应。植物对干旱和植食性昆虫的反应涉及 ABA、JA 以及 SA 途径,干旱胁迫会引发 ABA 的积累,ABA 会诱发气孔闭合并减少蒸腾作用以提高用水效率。ABA 信号通路与其他植物激素如 JA、SA 以及细胞分裂素发生串扰,这种串扰可以改变植物与植食性昆虫相互作用的方式^[67],ABA 信号通路的激活可以调节干旱胁迫下的防御性植物激素 SA 和 JA (图 2)。蒺藜苜蓿 (*Medicago truncatula*) 在干旱胁迫下 SA 信号通路基因表达以及 SA 含量显著降低,从而降低了其抗虫性,之后在 ABA 不敏感的突变株中发现干旱并未对 SA 通路有影响^[68]。在 ABA 缺陷突变体的拟南芥中发现,ABA 信号通路的缺乏增加了拟南芥对桃蚜的抗性,并降低了桃蚜的种群密度^[69]。ABA 可以增强 JA 的生物合成和信号转导,从而提高植物的抗虫性^[70]。ABA 水平的升高对 JA 信号转导的协同作用,可最大限度地保护干旱胁迫后植物叶片免受食草动物的危害。ABA 参与诱导全身组织中的 JA 依赖性防御信号的转导过程,其通过调节食草动物反应基因,例如营养储藏蛋白 (VSPs)、脂氧合酶 (LOXS) 和硫代葡萄糖苷生物合成基因等来诱导植物对植食性昆虫的抗性^[71]。SA 和 JA 之间存在着相互拮抗的作用,JA 通路的激活抑制了 SA 的产生,JA 受体 COI1 和 MYC 转录因子的缺失导致 SA 水平的增加,从而增强植物对丁香假单胞菌 (*Pseudomonas syringae*) 的抗性^[72]。当拟南芥被银叶粉虱

(*Bemisia tabaci* type B) 取食后, 叶片中 SA 相关防御基因显著增加, 然而 JA 相关基因却受到了抑制^[73]。植物在响应胁迫时通常是多个激素信号路径间相

互作用, 其中 ABA 对 JA 存在促进作用, 对 SA 则产生了拮抗作用, 通过不同激素之间的信号串扰来影响干旱胁迫下植物的抗虫性。

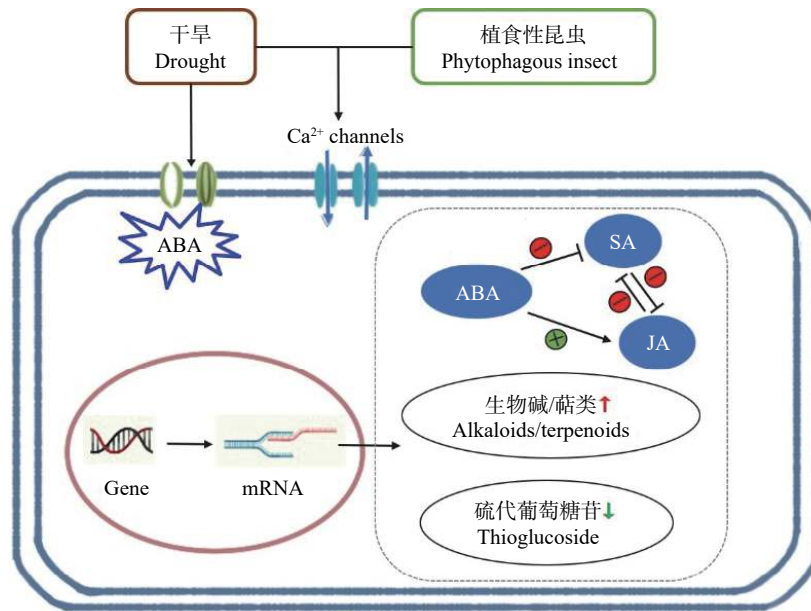


图2 植物对干旱和植食性昆虫双重胁迫的响应模型

Fig. 2 Model of plant responses to dual stresses of drought and phytophagous insects

ABA 为脱落酸, SA 为水杨酸, JA 为茉莉酸。向上箭头代表含量升高, 向下箭头代表含量降低。加号代表促进作用, 减号代表拮抗作用。ABA is abscisic acid, SA is salicylic acid, JA is jasmonic acid. Upward arrow represents elevated level, downward arrow represents decreased level. Plus sign represents facilitation, minus sign represents antagonism.

水分有效性差异会改变植物代谢物的组成水平及其对食草动物的诱导防御反应^[74]。植物可以通过减小气孔孔径来避免过多的水分流失, 但减小气孔孔径会抑制光合作用并导致碳饥饿。干旱引起的碳饥饿可能导致初级代谢物重新分配到次级代谢物中, 进而改变植物的营养、适口性以及对抗食性昆虫的抗性。马铃薯 (*Solanum tuberosum*) 在干旱胁迫下叶片含水量降低, 进而降低适口性来减少蚜虫的取食^[75]。当植物处于干旱胁迫时, 部分食草动物诱导的反应达到了更高的水平, 例如单萜类以及 PI 的合成, 从而抑制昆虫肠道消化酶的增加, 导致昆虫生长减缓^[76]。此外, 一些防御性代谢物的生物合成也会因干旱而增加, 如生物碱和萜类, 可能会加强 PI 的效果, 挥发性萜类化合物的排放受到气孔的调节, 因此干旱引起的气孔闭合限制了它们的释放和植物非挥发性萜烯和萜烯化合物的增加 (图 2)。干旱胁迫导致植物中与细胞壁和碳水化合物以及次级代谢相关的转录反应增强, 其中纤维素和木质素等细胞壁成分的增加降低了植物的适口性。然而, 海灰翅夜蛾 (*Spodoptera littoralis*) 更喜欢取食干旱胁迫下的葱芥 (*Alliaria petiolata*), 因为葱芥体内硫代葡萄糖苷和异牡荆

素吡喃糖水平随干旱胁迫而降低, 使得其适口性增加^[77]。干旱引起拟南芥中大量氨基酸的积累, 增强其韧皮部汁液的品质, 从而降低对蚜虫的抗性^[78]。在发生干旱和植食性昆虫胁迫期间, 植物表现出复杂的响应, 导致植物对植食性昆虫的抗性发生改变。

4 结论与展望

植物在面临外界胁迫时会通过调控相关抗逆基因以及代谢物进行防御。在面临干旱胁迫时, 植物会调控类黄酮和脯氨酸等物质的产生来清除体内过多的 ROS, 调控 PP2C、NCED、SnRK2 等相关基因来产生 ABA, 抑制三羧酸循环和光合作用来抵御干旱; 当面临植食性昆虫胁迫时, 植物会调控相关基因产生苯丙烷与木质素等黄酮类物质来改变其适口性, 调控 *FAD7A-1*、*NPRI* 和 *TGA* 相关基因来产生 SA 和 JA, 降低光合、释放含氮化合物来抵御植食性昆虫胁迫; 植物在遭受到干旱和植食性昆虫双重胁迫时, 其体内的 ABA、SA 和 JA 会产生复杂的相互作用从而影响到植物的抗虫性, 干旱胁迫后植物会产生一些生物碱和萜类以提高其抗虫性, 或者产生一些氨基酸增强植物适口性进而降低其抗虫性。基于

当前研究,本文针对应用转录组学和代谢组学深入挖掘植物响应非生物和生物胁迫机制,提出以下展望:

1) 干旱与植食性昆虫双重胁迫对植物的影响是复杂的,植物对这种胁迫组合的影响可能取决于所涉及的植物和植食性昆虫的种类、发育阶段以及每种胁迫的强度和持续时间。因此,需要在植物特定的生长阶段精确施加胁迫,以更好地解析多重胁迫效应。尽管在植物的某个阶段,遭受到干旱和植食性昆虫取食,但是这两者胁迫是连续的,而不是同时发生的。研究表明很难做到同时施加干旱和植食性昆虫取食这两种胁迫,在以后的研究中可使用 ABA 模拟干旱和 OS 来模拟植食性昆虫取食,同样外源性 JA 或者 SA 可用于植食性昆虫取食相关的一些防御反应,进而准确地探讨植物对同时发生的组合胁迫的响应^[79]。

2) 植物对生物和非生物胁迫组合的响应是复杂的,涉及各种信号通路的相互作用,解析植物个体响应多重胁迫的前提是阐明植物对个体胁迫的生理和分子机制。本文解析了植物对干旱胁迫、植食性昆虫胁迫以及双重胁迫的响应机制以及各种信号之间的相互作用,考虑到全球环境极端条件变化的加剧,未来应在干旱胁迫以及植食性昆虫胁迫的基础上去探究更多的胁迫组合对植物的影响,进一步研究解决多因素胁迫组合对植物生长过程和产量的影响。由于大规模测序、代谢组学、机器学习软件和 CRISPR-Cas 技术的发展,基因表达和代谢途径的调控研究也大大增加,能够更好地了解植物应对各种胁迫组合所涉及的生理、代谢以及信号机制,以及不同胁迫之间的相互作用以及信号串扰,为挖掘出具有多重抗性的基因和代谢物提供了便利。利用分子遗传技术对作物进行基因改良,挖掘某些基因参与的分子调控网络,并寻找其上下游调控通路,明确基因的分子调控机制,或者利用化学方法合成相关抗逆代谢物并对作物进行外源添加,从而提高作物的抗逆能力。

3) 植物的生长资源是有限的,必须在生长和抵御胁迫之间取得平衡,因此,不仅仅要开发能够在极端胁迫中存活的作物,还应该加强对逆境耐受性强的作物的研究。拟南芥的 C24 基因型表现出 SA 诱导的防御性组成,对丁香假单胞菌具有高水平的抗性,但是与具有组成性 SA 反应的突变株不同,C24 不会存在产量损失,而且它还具有更高的水分利用效率^[80]。这一发现表明,有可能在不影响产量的情况

下通过提高光合作用效率,改变气孔调节,平衡有效地利用养分和水,培育出具有耐受胁迫的植物,进而缓解全球粮食危机。

4) 植物在抵御逆境胁迫时不仅能够调动自身抗性系统,而且可调节植物微生物群落以进行共同响应,因此还应当进一步结合微生物组学,揭示与抗逆相关的有益微生物。如根际促植物生长细菌 (plant growth-promoting rhizobacteria, PGPR) 可以通过改变植物体内激素的平衡,激活或者抑制相关通路,促进植物生长以及诱导植物产生抗性。通过增强根际的植物-微生物相互作用增加水肥利用效率,对植物和微生物进行全基因组学分析以及微生物组学分析,进而对抗逆性关键微生物进行挖掘,以这些微生物为有效成分制备新型微生物菌剂或构建抗逆微生物群落,激发有益菌群,增强植物抗逆能力。

未来应该从整体上研究生物系统对逆境变化做出的响应,加深对植物应答逆境胁迫机制的了解。可以将不同组学技术整合到一起,不断完善组学数据,挖掘更多的抗逆基因、代谢物以及微生物,进而全面揭示植物对多胁迫的抗逆本质,促进生态学科的发展,为培育优质种质资源提供支撑。

参考文献 References

- [1] ZHU J K. Abiotic stress signaling and responses in plants[J]. *Cell*, 2016, 167(2): 313–324
- [2] SUZUKI N, RIVERO R M, SHULAEV V, et al. Abiotic and biotic stress combinations[J]. *The New Phytologist*, 2014, 203(1): 32–43
- [3] YANG B, ZHAO Y, GUO Z F. Research progress and prospect of alfalfa resistance to pathogens and pests[J]. *Plants*, 2022, 11(15): 2008
- [4] 孙艺杰, 刘宪锋, 任志远, 等. 1960—2016年黄土高原干旱和热浪时空变化特征[J]. *地理科学进展*, 2020, 39(4): 591–601
SUN Y J, LIU X F, REN Z Y, et al. Spatiotemporal changes of droughts and heatwaves on the Loess Plateau during 1960–2016[J]. *Progress in Geography*, 2020, 39(4): 591–601
- [5] WANG X J, LI N, LI W, et al. Advances in transcriptomics in the response to stress in plants[J]. *Global Medical Genetics*, 2020, 7(2): 30–34
- [6] OBATA T, FERNIE A R. The use of metabolomics to dissect plant responses to abiotic stresses[J]. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 2012, 69(19): 3225–3243
- [7] 王丽, 刘洋, 李德全. 植物干旱胁迫信号转导及其调控机制研究进展[J]. *生物技术通报*, 2012(10): 1–7
WANG L, LIU Y, LI D Q. Drought stress signal transduction and regulation mechanism in plants[J]. *Biotechnology Bulletin*, 2012(10): 1–7
- [8] PARIDA A K, PANDA A, RANGANI J. Metabolomics-guided

- elucidation of abiotic stress tolerance mechanisms in plants[M]// AHMAD P, AHANGER M A, SINGH V P, et al. Plant Metabolites and Regulation under Environmental Stress. Amsterdam: Elsevier, 2018: 89–131
- [9] SHARMA P, JHA A B, DUBEY R S, et al. Reactive oxygen species, oxidative damage, and antioxidative defense mechanism in plants under stressful conditions[J]. *Journal of Botany*, 2012, 2012: 1–26
- [10] ALI M, GUL A, HASAN H, et al. LEA proteins and drought stress in wheat[M]//GUL A. Climate Change and Food Security with Emphasis on Wheat. Amsterdam: Elsevier, 2020: 193–205
- [11] NAHAR S, VEMIREDDY L R, SAHOO L, et al. Antioxidant protection mechanisms reveal significant response in drought-induced oxidative stress in some traditional rice of Assam, India[J]. *Rice Science*, 2018, 25(4): 185–196
- [12] ZHAO B, ZHANG S L, YANG W Q, et al. Multi-omic dissection of the drought resistance traits of soybean Landrace LX[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2021, 44(5): 1379–1398
- [13] FOYER C H, NOCTOR G. Redox homeostasis and antioxidant signaling: a metabolic interface between stress perception and physiological responses[J]. *The Plant Cell*, 2005, 17(7): 1866–1875
- [14] HONG Y, NI S J, ZHANG G P. Transcriptome and metabolome analysis reveals regulatory networks and key genes controlling barley malting quality in responses to drought stress[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2020, 152: 1–11
- [15] HASANUZZAMAN M, ALAM M M, RAHMAN A, et al. Exogenous proline and glycine betaine mediated upregulation of antioxidant defense and glyoxalase systems provides better protection against salt-induced oxidative stress in two rice (*Oryza sativa* L.) varieties[J]. *BioMed Research International*, 2014, 2014: 757219
- [16] 董晨, 胡会刚, 决登伟, 等. 玉米 $\Delta 1$ -吡咯啉-5-羧酸合成酶基因家族生物信息学分析[J]. *玉米科学*, 2016, 24(2): 40–46
- DONG C, HU H G, JUE D W, et al. Bioinformatics analysis of delta-1-pyrroline-5-carboxylate synthase gene family in maize[J]. *Journal of Maize Sciences*, 2016, 24(2): 40–46
- [17] YANG Z Y, ZHAO X C, SHANG W N, et al. Pyrroline-5-carboxylate synthase senses cellular stress and modulates metabolism by regulating mitochondrial respiration[J]. *Cell Death & Differentiation*, 2021, 28(1): 303–319
- [18] KANG Y, HAN Y H, TORRES-JEREZ I, et al. System responses to long-term drought and re-watering of two contrasting alfalfa varieties[J]. *The Plant Journal*, 2011, 68(5): 871–889
- [19] D'ORIA A, JING L, ARKOUN M, et al. Transcriptomic, metabolomic and ionic analyses reveal early modulation of leaf mineral content in *Brassica napus* under mild or severe drought[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23(2): 781
- [20] ZHAO X, HUANG L J, SUN X F, et al. Transcriptomic and metabolomic analyses reveal key metabolites, pathways and candidate genes in *Sophora davidii* (Franch.) Skeels seedlings under drought stress[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 785702
- [21] PEDROSA A M, CIDADE L C, MARTINS C P S, et al. Effect of overexpression of citrus 9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase 3 (CsNCED3) on the physiological response to drought stress in transgenic tobacco[J]. *Genetics and Molecular Research*, 2017, 16(1): gmr1619292. <http://dx.doi.org/10.4238/gmr16019292>
- [22] NAKASHIMA K, YAMAGUCHI-SHINOZAKI K. ABA signaling in stress-response and seed development[J]. *Plant Cell Reports*, 2013, 32(7): 959–970
- [23] YADAV B, KAUR V, NARAYAN O P, et al. Integrated omics approaches for flax improvement under abiotic and biotic stress: current status and future prospects[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 931275
- [24] CAO X N, HU Y L, SONG J, et al. Transcriptome sequencing and metabolome analysis reveals the molecular mechanism of drought stress in millet[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23(18): 10792
- [25] ZI X J, ZHOU S Y, WU B Z. Alpha-linolenic acid mediates diverse drought responses in maize (*Zea mays* L.) at seedling and flowering stages[J]. *Molecules*, 2022, 27(3): 771
- [26] FRACASSO A, TRINDADE L M, AMADUCCI S. Drought stress tolerance strategies revealed by RNA-Seq in two sorghum genotypes with contrasting WUE[J]. *BMC Plant Biology*, 2016, 16(1): 115
- [27] ALJBORY Z, CHEN M S. Indirect plant defense against insect herbivores: a review[J]. *Insect Science*, 2018, 25(1): 2–23
- [28] FÜRSTENBERG-HÄGG J, ZAGROBELNY M, BAK S. Plant defense against insect herbivores[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2013, 14(5): 10242–10297
- [29] TURLINGS T C, TUMLINSON J H, LEWIS W J. Exploitation of herbivore-induced plant odors by host-seeking parasitic wasps[J]. *Science*, 1990, 250(4985): 1251–1253
- [30] KESSLER A, BALDWIN I T. Defensive function of herbivore-induced plant volatile emissions in nature[J]. *Science*, 2001, 291(5511): 2141–2144
- [31] ALBORN H T, TURLINGS T C J, JONES T H, et al. An elicitor of plant volatiles from beet armyworm oral secretion[J]. *Science*, 1997, 276(5314): 945–949
- [32] SCHMELZ E A, CARROLL M J, LECLERE S, et al. Fragments of ATP synthase mediate plant perception of insect attack[J]. *PNAS*, 2006, 103(23): 8894–8899
- [33] ALBORN H T, HANSEN T V, JONES T H, et al. Disulfoxy fatty acids from the American bird grasshopper *Schistocerca americana*, elicitors of plant volatiles[J]. *PNAS*, 2007, 104(32): 12976–12981
- [34] MATTIACCI L, DICKE M, POSTHUMUS M A. Beta-Glucosidase: an elicitor of herbivore-induced plant odor that attracts host-searching parasitic wasps[J]. *PNAS*, 1995, 92(6): 2036–2040
- [35] WAR A R, PAULRAJ M G, AHMAD T, et al. Mechanisms of plant defense against insect herbivores[J]. *Plant Signaling & Behavior*, 2012, 7(10): 1306–1320
- [36] KEMPENA L A, CUI X P, HOLZER F M, et al. *Arabidopsis* transcriptome changes in response to phloem-feeding silverleaf

- whitefly nymphs. Similarities and distinctions in responses to aphids[J]. *Plant Physiology*, 2007, 143(2): 849–865
- [37] COULDRIDGE C, NEWBURY H J, FORD-LLOYD B, et al. Exploring plant responses to aphid feeding using a full *Arabidopsis* microarray reveals a small number of genes with significantly altered expression[J]. *Bulletin of Entomological Research*, 2007, 97(5): 523–532
- [38] ZHANG Q, LI T Z, GAO M Y, et al. Transcriptome and metabolome profiling reveal the resistance mechanisms of rice against brown planthopper[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23(8): 4083
- [39] WANG W W, ZHENG C, HAO W J, et al. Transcriptome and metabolome analysis reveal candidate genes and biochemicals involved in tea geometrid defense in *Camellia sinensis*[J]. *PLoS One*, 2018, 13(8): e0201670
- [40] ZHAO X M, CHEN S, WANG S S, et al. Defensive responses of tea plants (*Camellia sinensis*) against tea green leafhopper attack: a multi-omics study[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 10: 1705
- [41] LORTZING T, STEPPUHN A. Jasmonate signalling in plants shapes plant-insect interaction ecology[J]. *Current Opinion in Insect Science*, 2016, 14: 32–39
- [42] YU X X, ZHANG W J, ZHANG Y, et al. The roles of methyl jasmonate to stress in plants[J]. *Functional Plant Biology: FPB*, 2019, 46(3): 197–212
- [43] CHEN H, SU H H, ZHANG S, et al. Transcriptomic and metabolomic responses in cotton plant to *Apolysus lucorum* infestation[J]. *Insects*, 2022, 13(4): 391
- [44] ERB M, MELDAU S, HOWE G A. Role of phytohormones in insect-specific plant reactions[J]. *Trends in Plant Science*, 2012, 17(5): 250–259
- [45] LIU Q S, WANG X Y, TZIN V, et al. Combined transcriptome and metabolome analyses to understand the dynamic responses of rice plants to attack by the rice stem borer *Chilo suppressalis* (Lepidoptera: Crambidae)[J]. *BMC Plant Biology*, 2016, 16(1): 259
- [46] APPEL H M, FESCEMYER H, EHLTING J, et al. Transcriptional responses of *Arabidopsis thaliana* to chewing and sucking insect herbivores[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2014, 5: 565
- [47] DURNER J, KLESSIG D F. Salicylic acid is a modulator of tobacco and mammalian catalases[J]. *Journal of Biological Chemistry*, 1996, 271(45): 28492–28501
- [48] VAN POECKE R M P, DICKE M. Induced parasitoid attraction by *Arabidopsis thaliana*: involvement of the octadecanoid and the salicylic acid pathway[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2002, 53(375): 1793–1799
- [49] HE Z H, WEBSTER S, HE S Y. Growth-defense trade-offs in plants[J]. *Current Biology: CB*, 2022, 32(12): R634–R639
- [50] KERCHEV P I, FENTON B, FOYER C H, et al. Plant responses to insect herbivory: interactions between photosynthesis, reactive oxygen species and hormonal signalling pathways[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2012, 35(2): 441–453
- [51] ZHANG Z Q, CHEN Q, TAN Y, et al. Combined transcriptome and metabolome analysis of alfalfa response to *Thrips* infection[J]. *Genes*, 2021, 12(12): 1967
- [52] GAO P H, ZHANG H, YAN H J, et al. Transcriptomic and metabolomic changes triggered by *Macrosiphum rosivorum* in rose (*Rosa longicuspis*)[J]. *BMC Genomics*, 2021, 22(1): 885
- [53] LEI J X, JAYAPRAKASHA G K, SINGH J, et al. CIRCADIAN CLOCK-ASSOCIATED1 controls resistance to aphids by altering indole glucosinolate production[J]. *Plant Physiology*, 2019, 181(3): 1344–1359
- [54] WASTERNAK C, STRNAD M. Jasmonates are signals in the biosynthesis of secondary metabolites — Pathways, transcription factors and applied aspects — A brief review[J]. *New Biotechnology*, 2019, 48: 1–11
- [55] FERNÁNDEZ DE BOBADILLA M, VITIELLO A, ERB M, et al. Plant defense strategies against attack by multiple herbivores[J]. *Trends in Plant Science*, 2022, 27(6): 528–535
- [56] ATKINSON N J, URWIN P E. The interaction of plant biotic and abiotic stresses: from genes to the field[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2012, 63(10): 3523–3543
- [57] RASMUSSEN S, BARAH P, SUAREZ-RODRIGUEZ M C, et al. Transcriptome responses to combinations of stresses in *Arabidopsis*[J]. *Plant Physiology*, 2013, 161(4): 1783–1794
- [58] RIZHSKY L, LIANG H J, SHUMAN J, et al. When defense pathways collide. The response of *Arabidopsis* to a combination of drought and heat stress[J]. *Plant Physiology*, 2004, 134(4): 1683–1696
- [59] MADGWICK J W, WEST J S, WHITE R P, et al. Impacts of climate change on wheat anthesis and fusarium ear blight in the UK[J]. *European Journal of Plant Pathology*, 2011, 130(1): 117–131
- [60] ANDERSON J P, BADRUZSAUFARI E, SCHENK P M, et al. Antagonistic interaction between abscisic acid and jasmonate-ethylene signaling pathways modulates defense gene expression and disease resistance in *Arabidopsis*[J]. *The Plant Cell*, 2004, 16(12): 3460–3479
- [61] ASSELBERGH B, DE VLEESSCHAUWER D, HÖFTE M. Global switches and fine-tuning-ABA modulates plant pathogen defense[J]. *Molecular Plant-Microbe Interactions: MPPI*, 2008, 21(6): 709–719
- [62] PRASCH C M, SONNEWALD U. Simultaneous application of heat, drought, and virus to *Arabidopsis* plants reveals significant shifts in signaling networks[J]. *Plant Physiology*, 2013, 162(4): 1849–1866
- [63] FUJITA M, FUJITA Y, NOUTOSHI Y, et al. Crosstalk between abiotic and biotic stress responses: a current view from the points of convergence in the stress signaling networks[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2006, 9(4): 436–442
- [64] APEL K, HIRT H. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2004, 55: 373–399
- [65] MITTLER R, VANDERAUWERA S, GOLLERY M, et al. Reactive oxygen gene network of plants[J]. *Trends in Plant Science*, 2004, 9(10): 490–498
- [66] SEKI M, NARUSAKA M, ISHIDA J, et al. Monitoring the

- expression profiles of 7000 *Arabidopsis* genes under drought, cold and high-salinity stresses using a full-length cDNA microarray[J]. *The Plant Journal*, 2002, 31(3): 279–292
- [67] VERMA V, RAVINDRAN P, KUMAR P P. Plant hormone-mediated regulation of stress responses[J]. *BMC Plant Biology*, 2016, 16: 86
- [68] GUO H J, SUN Y C, PENG X H, et al. Up-regulation of abscisic acid signaling pathway facilitates aphid xylem absorption and osmoregulation under drought stress[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2016, 67(3): 681–693
- [69] KERCHEV P I, KARPINSKA B, MORRIS J A, et al. Vitamin C and the abscisic acid-insensitive 4 transcription factor are important determinants of aphid resistance in *Arabidopsis*[J]. *Antioxidants & Redox Signaling*, 2013, 18(16): 2091–2105
- [70] LEÓN J, ROJO E, SÁNCHEZ-SERRANO J J. Wound signalling in plants[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2001, 52(354): 1–9
- [71] ABE H, URAO T, ITO T, et al. *Arabidopsis* AtMYC₂ (bHLH) and AtMYB2 (MYB) function as transcriptional activators in abscisic acid signaling[J]. *The Plant Cell*, 2003, 15(1): 63–78
- [72] SPOEL S H, DONG X N. Making sense of hormone crosstalk during plant immune responses[J]. *Cell Host & Microbe*, 2008, 3(6): 348–351
- [73] ZARATE S I, KEMPEMA L A, WALLING L L. Silverleaf whitefly induces salicylic acid defenses and suppresses effectual jasmonic acid defenses[J]. *Plant Physiology*, 2007, 143(2): 866–875
- [74] ZÜST T, AGRAWAL A A. Trade-offs between plant growth and defense against insect herbivory: an emerging mechanistic synthesis[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2017, 68: 513–534
- [75] BEETGE L, KRÜGER K. Drought and heat waves associated with climate change affect performance of the potato aphid *Macrosiphum euphorbiae*[J]. *Scientific Reports*, 2019, 9: 3645
- [76] NGUYEN D, D'AGOSTINO N, TYTGAT T O G, et al. Drought and flooding have distinct effects on herbivore-induced responses and resistance in *Solanum dulcamara*[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2016, 39(7): 1485–1499
- [77] GUTBRODT B, MODY K, DORN S J. Drought changes plant chemistry and causes contrasting responses in lepidopteran herbivores[J]. *Oikos*, 2011, 120(11): 1732–1740
- [78] MEWIS I, KHAN M A M, GLAWISCHNIG E, et al. Water stress and aphid feeding differentially influence metabolite composition in *Arabidopsis thaliana* (L.)[J]. *PLoS One*, 2012, 7(11): e48661
- [79] RAMEGOWDA V, SENTHIL-KUMAR M. The interactive effects of simultaneous biotic and abiotic stresses on plants: Mechanistic understanding from drought and pathogen combination[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2015, 176: 47–54
- [80] BECHTOLD U, LAWSON T, MEJIA-CARRANZA J, et al. Constitutive salicylic acid defenses do not compromise seed yield, drought tolerance and water productivity in the *Arabidopsis* accession C24[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2010, 33(11): 1959–1973