

水稻与褐飞虱化学关系的研究进展

李毅, 张嘉娇, 杜波, 何光存, 李家儒*

武汉大学杂交水稻国家重点实验室, 武汉430072

摘要: 水稻(*Oryza sativa*)代谢物在水稻与褐飞虱(*Nilaparvata lugens*)相互作用中有非常重要的作用。初生代谢物和非挥发性的次生代谢物决定褐飞虱在水稻上的取食及存活, 并可能具有直接的抗虫效应; 而挥发性次生代谢物主要影响褐飞虱对寄主的定位及选择。本文以代谢物为媒介, 描述和分析了水稻与褐飞虱之间的化学关系, 旨在从化学物质方面找出二者之间的联系, 为进一步深入理解和阐明水稻应对褐飞虱危害而产生的防御机制提供新的思路。

关键词: 水稻; 褐飞虱; 代谢物; 防御反应

水稻(*Oryza sativa* L.)是世界上非常重要的粮食作物, 常常受到褐飞虱(*Nilaparvata lugens* Stål)危害。褐飞虱是一种典型的单食性刺吸式昆虫, 主要吸食水稻韧皮部汁液, 同时也会传播病毒到水稻植株中, 从而对稻株造成严重伤害(Zhang等2004)。水稻与褐飞虱的相互作用主要包括水稻初生和次生代谢物对褐飞虱的寄主选择、取食、产卵等的影响, 如水稻在受到褐飞虱危害后产生的挥发性次生代谢物影响褐飞虱对寄主的定位及选择, 产生的酚类、萜类等次生代谢物能作为化学防御以抵御褐飞虱的进一步危害。本文概述了褐飞虱取食前后水稻代谢物的变化, 分析了水稻代谢物对褐飞虱在宿主选择、产卵、取食和存活等方面的影响, 并阐述了在水稻以及褐飞虱代谢变化过程中的信号通路变化, 为研究水稻与褐飞虱之间的关系提供新的切入点, 以进一步补充和完善目前的褐飞虱防治策略和方法。

1 褐飞虱对水稻代谢的影响

褐飞虱与水稻之间的相互作用是很复杂的, 之前的很多研究主要关注褐飞虱侵害水稻后水稻在转录水平和蛋白水平的变化情况, 而代谢物层面的研究相对较少。利用代谢组学手段研究褐飞虱取食前后水稻代谢物的变化, 可以为水稻与褐飞虱相互作用提供一个新的理解思路。

1.1 褐飞虱侵害导致水稻初生代谢物的变化

植物初生代谢物主要包括氨基酸如丙氨酸(alanine, Ala)、天冬氨酸(aspartic acid, Asp)、谷氨酸(glutamic acid, Glu)等各种游离氨基酸, 葡萄糖、果糖等糖类, 有机酸(苹果酸、甘油酸等)以及核酸

等物质。通过代谢组学手段研究抗性水稻和感性水稻在褐飞虱取食过程中叶片和叶鞘中代谢物的变化, 结果表明, 感性水稻‘TN1’在褐飞虱处理后, 代谢谱的变化较为剧烈, 其中, 可溶性糖(蔗糖、葡萄糖、果糖), 苹果酸、甘油酸和琥珀酸以及Ala、缬氨酸(valine, Val)、异亮氨酸(isoleucine, Ile)、Glu、谷氨酰胺(glutamic acid, Gln)、天冬酰胺(L-asparagine, Asn)等游离氨基酸等的代谢物含量发生了显著变化, 胆碱、乙醇胺等的含量相比褐飞虱未取食的‘TN1’植株略有上升; 随着褐飞虱侵染时间的增加, 水稻代谢物中莽草酸和Ile显著升高, 此外还有甜菜碱的含量增加, 并伴随苹果酸、十六烷酸、 α -酮戊二酸水平降低, 延胡索酸以及胆碱含量的降低(Peng等2016; Liu等2010; Jayasimha等2015)。相反, 抗性水稻中的代谢物谱变化范围很小。

在褐飞虱侵害早期, 氨基酸的变化显著, 而这些代谢物与转氨过程以及 γ -氨基丁酸(γ -aminobutyric acid, GABA)旁路和糖异生代谢有关, 这些通路可能在应对褐飞虱等生物胁迫中有重要作用。在侵害中晚期, 一些氨基酸如亮氨酸(leucine, Leu)、苯丙氨酸(phenylalanine, Phe)、色氨酸(tryptophan, Trp)、Val等以及有机酸(乳酸)的浓度在抗性品种中显著增加。这些代谢物涉及到氨基酸代谢、次生代谢物合成以及糖异生通路; Trp和Phe在植物的生长发育过程中起着关键作用。此外, 这些代谢

收稿 2017-11-24 修定 2018-03-19

资助 国家自然科学基金(31230060)。

* 通讯作者(jrli@whu.edu.cn)。

物还是在防御虫害方面起作用的黄酮和酚类物质的前体, 如Trp可以作为吲哚黄酮以及葡萄糖异硫氰酸盐等杀虫物质的前体; Phe是水杨酸(salicylic acid, SA)的前体, 并且发现在褐飞虱取食的‘B5’水稻中其含量明显增加(Liu等2010); Uawisetwathana等(2015)的研究表明, 在抗性品种(‘IL7’和‘IL308’)中, 氨基酸代谢、莽草酸代谢以及糖异生代谢在早期发生的变化可能是由褐飞虱抗性基因引起的。此外, 在侵害晚期, 仅仅在抗性水稻‘IL308’中发生了利用嘌呤和嘧啶调节核酸补给通路以及甲羟戊酸和脂肪酸合成途径来应对褐飞虱危害, 可能是抗性品种中的萜烯合酶的响应造成的(Uawisetwathana等2015)。相反, 在感性品种中, 氨基酸代谢、糖异生以及氨基酸调节核酸合成通路发生了改变, 则可能是对胁迫诱导的感知。

由此可见, 褐飞虱能够引起水稻体内广泛的代谢网络如转氨作用、GABA旁路、柠檬酸循环、乙醛酸循环、磷酸戊糖途径、糖酵解和胆碱等初生代谢以及莽草酸酯调控的次生代谢等的变化; 相比于抗性水稻, 就涉及的代谢物种类和反应规模而言, 褐飞虱感性水稻植株对褐飞虱侵害显示出更为剧烈的反应; 另一方面, 褐飞虱抗性水稻在GABA旁路以及苯丙氨酸向次生代谢物的转化方面显示出更为强烈的反应(Peng等2016; Liu等2010; La Camera等2004)。感虫稻株中这种代谢水平的变化可能是由于缺乏抗性基因所致。这种变化表明初生代谢物在褐飞虱取食诱导的抗、感水稻品种的反应中起着关键作用。

1.2 褐飞虱侵害导致水稻次生代谢物的变化

植物次生代谢物主要包括酚类、萜类、含氮化合物等物质。借助非靶向代谢组学手段, Alamgir等(2016)研究水稻对咀嚼式昆虫灰翅夜蛾(*Spodoptera mauritia*)、稻弄蝶(*Parnara guttata*)和刺吸式昆虫褐飞虱的代谢响应。在受到虫害后, 大多数代谢物水平显著上调, 仅有少数表现为下调或者受抑制。从诸多上调的代谢物中筛选出两个苯胺类物质(phenolamides, PAs), 对香豆酰腐胺(*p-coumaroylputrescine*, CoP)和阿魏酰腐胺(*feruloylputrescine*, FP)。褐飞虱取食水稻后, 检测到CoP含量升高, 而FP则表现为显著上调。相比于PAs, 稻内酯A (momilactones A, MoA)和B (momilactones B, MoB)在

褐飞虱取食水稻时是受抑制的, 直到褐飞虱取食6d后, MoB才表现出显著差异(Alamgir等2016)。

植物激素茉莉酸(jasmonic acid, JA)、SA等在调节植物防御虫害的信号网络中有重要作用。许多分离出来的调节褐飞虱抗性的基因与水杨酸、茉莉酸以及乙烯(ethylene, ET)等信号通路或者其他代谢物有关。大量研究表明, SA可以介导稻对褐飞虱抗性。在褐飞虱侵害早期, 相比于感性水稻, 抗性水稻‘Rathu Heenati’(含有*Bph3*)和‘9311’背景的*Bph6*近等基因系(9311-*Bph6*-NIL)植株中的SA水平相对较高, 并且抗性水稻中SA的变化比感性水稻更迅速。然而, SA的一种无活性储存形式水杨酸-2-O-β-D-葡萄糖苷(salicylic acid 2-O-β-D-glucoside, SAG)并没有被褐飞虱取食诱导; 而有生物活性的JA储存形式JA-Ile含量在褐飞虱侵害后显著且持续增加。同时还发现, 在‘Nip’(Nipponbare)背景下的*Bph6*近等基因系(Nip-*Bph6*-NIL)植株中SA和JA以及玉米素(*cis*-zeatin, *cZ*)形式的细胞分裂素(cytokinin, CK)等含量显著高于‘Nip’(Nipponbare)以及*Bph6*-RNAi植株(Guo等2018); 同样, 在褐飞虱侵害后, 水杨酸通路中其他与SA合成相关的基因均表现为上调(Li等2017)。

褐飞虱取食还可以导致水稻挥发物组分及含量发生变化, 与未处理的水稻植株相比, 褐飞虱危害稻株中3-己烯醇、2-己烯醇、环己醇、2-庚酮等挥发性物质以及2-庚醇、芳樟醇、柠檬烯、罗勒烯、β-石竹烯、α-香柑油烯等萜烯类化合物; 4,8-二甲基-1,3,7-壬三烯以及正十八烷、正十九烷等几种烷烃的含量发生了明显变化(Xu等2002), 此外, 实验中发现褐飞虱若虫危害稻株与雌成虫危害稻株释放的挥发物之间没有明显的区别。通过对比分析发现, 不同褐飞虱抗性水稻品种中的化学组成是不完全相同的: 感性品种中含有1,2-苯二羟酸二丁基酯和双-(2-乙己基)肽酸, 抗性品种中则没有; 抗性品种含量丰富的6,10,14-三甲基-2-十五烷酮和二丁基酞酸酯, 在感虫品种中含量很低(杨朗等2009)。

酚类物质是植物体内一种重要的防御性物质, 在抗性水稻品种中酚类物质的含量显著高于感性水稻品种(Jayasimha等2015)。张振飞等研究了抗感水稻麦黄酮含量的差异: 抗性水稻品种‘Rathu

Heenati' 中麦黄酮的含量显著高于感性水稻品种 'TN1' (Zhang等2015)。综上所述, 抗、感水稻品种除了基本代谢物的基本组成不一样之外, 其差异亦表现在受到褐飞虱危害诱导产生的代谢物成分和含量上。从代谢角度出发, 褐飞虱侵染会造成褐飞虱抗、感水稻复杂的代谢物差异响应, 并且感性品种由褐飞虱侵染而引起的变化更广泛、更剧烈, 这对于研究褐飞虱寄主选择以及抗性水稻对褐飞虱的抗性机制有重要的意义。

2 水稻代谢物对褐飞虱的影响

作物的抗虫性本质上是植物对外界生物胁迫的防御问题, 而植物产生的代谢物在这个过程中起着重要作用。在禾本科作物水稻中, 不同品种的抗虫性差异与植株中次生代谢物的含量及组成有密切关系(赵颖等2004)。虽然褐飞虱的寄主搜寻和取食行为与寄主的抗性是密切相关的, 但是褐飞虱抗性和感性水稻植株中的初生代谢物和次生代谢物在这个过程中也起到了重要作用(Wang等2015)。我们认为不同抗性的水稻品种能够通过其产生的代谢物对褐飞虱的行为(如对寄主的选择和取食行为)产生影响: 如萜类和醛类、醇类等挥发性次生代谢物在褐飞虱的寄主选择方面发挥作用; 而非挥发性次生代谢物(植物毒素、激素等)以及初生代谢物(糖类、氨基酸及多糖等)则对褐飞虱的取食和存活产生作用。

2.1 水稻初生代谢物对褐飞虱的影响

水稻初生代谢物对褐飞虱的影响主要表现在抑制褐飞虱取食、影响褐飞虱正常的生长发育和繁殖上, 具体表现为褐飞虱在抗性水稻上取食量及蜜露量减少, 生长发育迟缓, 死亡率升高等。褐飞虱在选择寄主稻株后其取食过程包括: (1)寻找着陆位置; (2)分泌少量唾液; (3)刺探选择一个合适的取食位点; (4)插入口针; (5)持续分泌唾液; (6)吸食水稻韧皮部汁液; (7)排泄蜜露(Cheng等2013; Sōgawa 1982)。利用刺探电位技术(electrical penetration graphs, EPG)可以揭示寄主植物适应性以及取食行为的一些细节, 包含刺探频率、口针插入持续时间、韧皮部和木质部取食持续时间等一系列复杂过程。唾液分泌分为几个阶段: 细胞间的唾液鞘分泌、沿口针路径的细胞内唾液分泌、初

始韧皮部唾液分泌、韧皮部取食分泌; 唾液鞘由褐飞虱口针刺探过程中分泌的唾液凝固形成, 然后残留于植物组织中, 这为研究褐飞虱取食行为提供了可利用的证据(Cheng等2013; Wang等2008)。

水稻韧皮部汁液是褐飞虱主要的营养来源, 通过收集褐飞虱口针内的液体进行分析, 发现其主要成分为糖类, 还含有部分游离氨基酸[Asp、Glu、丝氨酸(serine, Ser)、Gln、苏氨酸(L-threonine, Thr)等]。不同水稻品种在褐飞虱危害后叶鞘可溶性总糖含量均下降, 并使可溶性糖转化为次生代谢物, 从而阻碍褐飞虱取食。此外, 如Asp、Glu、Ala等氨基酸, 琥珀酸、苹果酸等有机酸以及蔗糖等对褐飞虱刺吸行为有促进作用, 而羟基脯氨酸、赖氨酸以及酪胺、苯乙胺、麦芽碱等物质对其刺吸有抑制作用(Sōgawa 1971; Sakai和Sōgawa 1976)。褐飞虱口针的刺探和刺吸都需要有各自的刺激因子的激发才能完成, 水稻初生代谢产物Asn和次生代谢产物甾醇类物质与褐飞虱寻找寄主及取食行为有关联, 因为高水平的Asn和低水平的植物甾醇会吸引褐飞虱。与此相反, 水稻表皮蜡质的烃基和羰基的数目可以减少褐飞虱的停留和刺探(Wang等2008)。低水平的必需氨基酸也影响褐飞虱的韧皮部取食, 并且有可能是取食刺激因子(Zhang等2015)。

通过对取食抗、感水稻后褐飞虱的排泄物蜜露进行代谢谱分析发现, 相比于感性水稻'TN1', 生物型1褐飞虱在取食抗性水稻'YHY15'时, 蜜露中的三羧酸循环(tricarboxylic acid cycle, TCA)中间物(琥珀酸和苹果酸)以及尿素等物质的含量升高, 但是6种氨基酸 (Val、Leu、Ser、Thr、Pro和Gln)水平降低; 当生物型Y褐飞虱在'YHY15'上取食时, 相比于'TN1', 蜜露中的大多数氨基酸(Val、Leu、Gly、Ser、Thr、Pro、Phe、Asp、Glu和Typ)是减少的, 但尿素的含量也增加了。结果表明, 褐飞虱取食抗性品种'YHY15'时, 可能增强了其对氨基酸的吸收(Peng等2016)。对褐飞虱体内的代谢物进一步研究发现, 在取食抗性水稻NIL-Bph15 (以'TN1'为遗传背景)后, 褐飞虱幼虫体内的葡萄糖、大部分必需氨基酸(Val、Leu、Gly等)、脂肪酸(棕榈酸、硬脂酸、油酸等)和TCA循环中间物(α -酮戊二酸盐以及柠檬酸盐)的含量比

取食感性水稻后要低。随着取食时间的增加, 这些代谢物水平又开始恢复, 同时伴随着海藻糖、胆碱、柠檬酸盐以及核苷酸等水平的增加。海藻糖是昆虫的主要血糖, 为昆虫跳跃提供能量, 海藻糖是葡萄糖经由海藻糖-6-磷酸合酶(trehalose-6-phosphate synthase, TPS)催化合成的。取食抗性水稻后, 在所有的时间段内, 褐飞虱幼虫体内TPS基因的表达水平显著高于感性水稻(Liu等2017), 与取食抗性水稻时褐飞虱需要更多的海藻糖以及ATP作为能量来源支持其跳跃的生理需求相一致。同样地, 脂肪酸是昆虫的能量储存形式, 随着褐飞虱持续在抗性水稻上取食, 更高水平的脂肪酸以及脂肪酸合酶表达揭示了褐飞虱能够通过促进脂质的储存来适应不利的取食条件。

综上所述, 褐飞虱在取食抗、感水稻植株时有着显著的代谢差异, 在取食抗性水稻植株的早期阶段, 褐飞虱受到营养的抑制, 导致氨基酸、脂肪酸、葡萄糖和随后的能量代谢紊乱; 而在取食晚期阶段, 褐飞虱体内的代谢物水平逐渐恢复; 此外, 褐飞虱若虫需要增加跳跃频率选择其他合适刺吸位点, 并吸取更多的水稻韧皮部汁液以维持其营养和能量代谢。

2.2 水稻次生代谢物对褐飞虱的影响

2.2.1 植物毒素对褐飞虱的影响

在植物与昆虫协同进化的过程中, 昆虫进化出能够利用来自寄主植物的物理或化学线索来定位它们的寄主植物并取食和产卵的能力, 植物则相应进化出精细的防御系统去抵御植食性昆虫, 它们进化出物理阻碍, 如刺、表皮毛、角质层等; 此外, 很多植物体内的次生代谢物也是有力的化学武器(Wu和Baldwin 2010)。植物的结构特征如叶片表面的蜡质、刺或者表皮毛以及细胞壁厚度和木质化程度等形成了第一道物理防御, 而次生代谢物如芥子油苷、生氰糖苷、酚类物质和蛋白酶抑制剂(protease inhibitors, PIs)等具有毒性、驱避或抑制消化的作用(Mithofer和Boland 2012; Wu和Baldwin 2010; Zhang等2004), 会影响昆虫的生长发育以及抑制消化等, 在植物持续受害时形成了下一步的防御(War等2014)。植物的间接防御包括诱导产生的挥发性化合物, 如绿叶性气体, 吸引昆虫的寄生性天敌和捕食性天敌。

当褐飞虱取食携带抗性基因的水稻品种时, 花费较长时间进行刺探, 相对来说, 持续取食的时间则较短。此外, 褐飞虱口针在水稻维管束中的刺探深度同样受到水稻不同抗性等级的影响。抗虫植株上若虫的生长发育普遍受影响, 产卵被严重抑制, 并且存活率也比感虫植株上低很多(Wei等2009)。褐飞虱在抗性品种上的这种刺探行为还可能与存在于稻株韧皮部汁液中的非挥发性次生代谢物有关, 水稻中的非挥发性次生代谢物对品种抗性的影响可能比挥发性次生代谢物的影响更为重要(赵颖等2004)。对褐飞虱的抗性是由韧皮部相关特征决定的, 基于韧皮部的抗性可能与韧皮部化学物质有关, 诸如硅酸、草酸、反乌头酸、苯甲酸、SA以及甾醇类、芹菜素苷类、黄酮苷类、芳族氨基酸的脱羧产物(苯乙胺、酰胺、麦芽碱)等物质对褐飞虱的吸食行为有一定的抑制作用, 并且与水稻对褐飞虱的抗性相关联(Zhang等2015; Cheng等2013; 都健和丁锦华1988)。

在植物的次生代谢物中, 有几类作为植物毒素而起到直接防御作用的次生代谢物: 黄酮类和二萜类植物抗毒素。水稻麦黄酮是禾本科植物中一种重要的黄酮类代谢物, 并且是一种褐飞虱的刺吸抑制剂和口针刺探兴奋剂, 它能够帮助水稻等植物抵御害虫如褐飞虱的侵害。通过人工饲料并借助EPG研究褐飞虱在抗性水稻品种和感性水稻品种上的取食行为, 发现麦黄酮显著增加了褐飞虱无刺探和路径探索阶段的持续时间, 并且强烈抑制了褐飞虱韧皮部取食的过程, 当浓度增加到 $1 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, 完全抑制了褐飞虱在韧皮部的取食活动(Zhang等2015)。此外, 麦黄酮还能够显著影响褐飞虱幼虫的死亡率, 并且抑制成虫的产卵和取食行为, 水稻韧皮部汁液中的麦黄酮浓度与褐飞虱口针在韧皮部刺探的次数之间有着很强的正相关; 同时还发现, 麦黄酮浓度与水稻对褐飞虱的抗性水平也有着显著关联, 这表明水稻韧皮部的相关化学特性影响甚至决定了水稻对褐飞虱的抗性。

作为水稻化感物质, 稻内酯MoA和MoB除了能够用于对抗其他植物竞争者, 还能够帮助水稻抵御病原体的侵染。Alamgir等发现MoA和MoB仅仅在褐飞虱侵害时才会被诱导, 并且仅在褐飞虱处理6 d后MoB才表现为显著(Alamgir等2016);

其他化合物如PAs在水稻对逆境的防御过程中也起着重要作用,用含有CoP和FP的15%蔗糖溶液饲喂褐飞虱,与对照相比,褐飞虱的死亡率更高。相比于水稻体内的PAs水平,能够抑制褐飞虱取食的PAs浓度是比较高的,而CoP和FP的积累在褐飞虱取食时明显被促进,由此推测,CoP和FP的大量积累是由褐飞虱诱导产生的(Alamgir等2016)。阿魏酸是一种存在于水稻茎秆和根部的酚酸类物质,不仅是植物细胞壁的重要成分,还对许多昆虫具有毒性,因而可以帮助植物抵御昆虫。谷胱甘肽-S-转移酶(glutathione S-transferase, GST)和羧酸酯酶(carboxylesterase, CarE)是昆虫体内对外源毒性物质代谢的解毒酶。同样,用含有阿魏酸的蔗糖溶液饲喂褐飞虱,并检测GSTs和CarEs酶的活性,结果表明,褐飞虱体内的GSTs和CarEs活性被高浓度的阿魏酸诱导显著升高。此外,还发现GSTs和CarEs以及其他的解毒酶如过氧化氢酶和细胞色素P450也能够参与对有毒的外来化学成分的解毒过程(Yang等2017)。

褐飞虱在取食抗性水稻品种‘B5’时,其体内的CarEs基因表达显著上调,并且在抗性水稻上取食的褐飞虱体内检测出更多的CarEs分子,表明在抗性水稻中存在能够诱导CarEs基因表达的化学物质(Yang等2005)。NADH是呼吸链的第一个电子传递酶,它有助于ATP合成。一些来源于微生物和植物的次生代谢物如鱼藤酮和萘醌类物质,通过抑制NADH而作用于呼吸链的重要组分(Lümmen 1998)。褐飞虱取食‘B5’时,NADH基因表达水平上调,表明‘B5’植株中可能存在一些与鱼藤酮结构相似、功能相近的化合物,能够在一定程度上抑制褐飞虱的呼吸链,或者,一些来自于‘B5’的刺激物通过一系列信号转导诱导NADH基因表达。相反,在感性品种‘TN1’中尚未发现类似物质(Yang等2005)。

2.2.2 植物激素对褐飞虱的影响

虫害诱导产生了一系列的植物激素,例如JA、SA、脱落酸(abscisic acid, ABA)等。研究表明,植物激素及其相关代谢物不仅在植物生长发育方面起着重要作用,还能够帮助植物抵御生物和非生物胁迫。茉莉酸羧基转移酶(jasmonic acid carboxyl transferase, JMT)可能通过调节JA甲基化为茉莉

酸甲酯(methyl jasmonate, MeJA)从而与植物的防御和发育有关。在褐飞虱侵害时,水稻体内的JMT基因表达上调,在过表达株系中,虫害诱导的MeJA水平升高,而JA水平则降低。并且发现过表达株系对褐飞虱雌成虫更具吸引力,对褐飞虱若虫的抗性增强。用不同浓度的MeJA处理野生型植株和过表达株系对褐飞虱雌成虫都具有吸引力。从以上结果可以推测,MeJA本身对褐飞虱雌成虫具有吸引作用,而对褐飞虱若虫具有一定的毒性和趋避性(Qi等2016)。

水稻中水杨酸信号通路对病原菌的防御与褐飞虱抗性基因*Bph14*和*Bph29*对褐飞虱的抗性机制是相似的。褐飞虱取食激活了SA依赖的激素信号通路,并通过水杨酸信号通路抑制胼胝质降解,从而增强了对褐飞虱的抗性(Yang和Zhang 2016);最新的研究发现,*Bph6*是一种新型的抗虫基因,能够与SA、JA、CK等激素协同作用,调节水稻的抗虫性。对含有*Bph6*的抗性水稻9311-*Bph6*-NIL和感性水稻‘9311’植株用外源SA和MeJA处理,都增强了对褐飞虱的抗性,降低了褐飞虱的存活率,此外,还发现用CK处理也能够增强水稻对褐飞虱的抗性(Guo等2018)。

众所周知,ABA是重要的植物激素之一,不仅能够调节植物的胚胎发育、种子休眠和萌发等生理过程,也能够调节植物对生物胁迫的响应。研究发现,外源施用ABA能够通过促进水稻韧皮部胼胝质沉积抑制褐飞虱的取食,从而增强水稻对褐飞虱的抗性。胼胝质是一种由 β -1,3-葡聚糖酶和胼胝质合酶调控的植物细胞壁多糖,广泛存在于高等植物的韧皮部筛管等部位。当使用 $38 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的外源ABA处理水稻时,褐飞虱口针刺探阶段的频率显著升高,并且在使用19、38和 $76 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的外源ABA后,口针刺探的时间大大增加,但是口针在韧皮部摄取汁液的时间却缩短。随着ABA浓度的升高, β -1,3-葡聚糖酶活性显著降低,胼胝质合酶的活性则显著升高。结果表明,外源使用ABA能够抑制 β -1,3-葡聚糖酶,诱导胼胝质合酶活性增强,从而促进胼胝质沉积,这是阻止褐飞虱吸食韧皮部汁液的一种重要防御机制(Liu等2017; Jannoey等2015)。

挥发性植物激素ET在水稻抗性中也发挥着重

要作用,能够增强水稻对二化螟(*Chilo suppressalis*)的抗性,同时降低对褐飞虱的抗性,ET缺陷增强了褐飞虱诱导的挥发物的释放,增加了对褐飞虱的直接和间接抗性(Lu等2014)。研究表明,用低剂量的2,4-二氯苯氧乙酸(2,4-dichlorophenoxyacetic acid, 2,4-D)处理水稻植株能够诱导茉莉酸和乙烯信号通路的上游反应,导致胰蛋白酶抑制剂活性以及挥发物的产生显著增强,最终确定2,4-D可以作为水稻的一种防御激发子,并推导出了2,4-D作为防御激发子的机制:植物识别2,4-D,并迅速激活丝裂原活化蛋白激酶(mitogen-activated protein kinase, MAPK)级联反应或者WRKYs(Xin等2012)。MAPKs和WRKYs的激活增强了其他转录因子的转录水平,包括了其他的WRKY和防御信号合成相关基因,如*OsHI-LOX*、*OsAOS1*以及*OsACS2*,使JA和ET的浓度急剧升高,导致信号分配然后形成水稻防御反应。2,4-D与植物体内的吲哚乙酸作用类似,表明2,4-D通过结合植物体内的生长素受体,触发防御反应(Yuan等2008)。综上所述,ET和2,4-D都可以作为水稻防御反应的激发子。以上结果表明,植物激素SA、JA、CK、ET等在水稻对褐飞虱的防御作用中具有重要的调节作用。

2.2.3 挥发性次生代谢物对褐飞虱的影响

在植物与昆虫相互关系中,挥发性次生代谢物占据了重要地位,主要影响昆虫对寄主植物的定位及选择。植食性昆虫的寄主选择涉及到昆虫的视觉、嗅觉、味觉和触觉等多种感知方式,昆虫进化出高度敏感的特异性化学感受器去鉴别植物的次生代谢物质,并利用这些特异的化学物质作为寻找寄主的线索(Nishida 2014)。植物挥发性次生代谢物,即植物挥发物,在昆虫寄主定位过程中起着很重要的作用,无论是单食性还是杂食性昆虫,往往都是根据寄主植物物种特异性化合物或特定比例挥发物而获得的嗅觉信号来识别宿主植物的。多食性和寡食性昆虫主要通过植物挥发物中各组分的含量来识别寄主植物,单食性昆虫则主要通过植物挥发物的种类来识别寄主;昆虫的这种气体感知水平行为主要依赖于昆虫对植物挥发性化合物形成的完整认知(Bruce等2005; Bruce和Pickett 2011)。

化学感知在昆虫行为中起到重要作用,如寻找食物和伴侣。通过特定的化学感受机制,昆虫

可以感知来自周围环境中的化学信息,并对自身的行为作出相应的调节(He等2011)。嗅觉和味觉系统组成的化学感觉系统主要负责昆虫的寄主搜寻、选择和繁殖等。基因组水平的研究明确了褐飞虱化学感觉系统的基因组成:气味结合蛋白(odorant binding proteins, OBPs)、化学感受蛋白(chemosensory proteins, CSPs)、嗅觉受体(olfactory receptors, ORs)和味觉受体(gustatory receptors, GRs)(Xue等2014)。OBPs和CSPs是感知外界环境中化学物质的信号结合蛋白,能识别植物挥发物;化学受体,包括ORs和GRs,能够将化学信号转换为神经元活动。当气味通过褐飞虱触角表面微孔进入OR时,OBPs和CSPs与之结合,并协助其传递到嗅觉神经元或直接结合气味识别受体,从而触发神经系统的下游反应,通过中枢神经系统的处理,褐飞虱最终感知到气味化合物的信息,从而控制其特异的寄主选择行为(David等2015)。

植物在遭受植食性昆虫的危害后,常常会释放大量植物挥发物作为植物信息素来吸引植食性昆虫的天敌,以应对昆虫造成的损伤,从而实现间接防御。虫害诱导的植物挥发物可分为四大类:(1)萜类化合物,大多是单萜、倍半萜及其衍生物;(2)绿叶性气体,即植物挥发物中6个碳的醛、醇及其酯类;(3)含氮化合物,主要是腈类和脞类;(4)其他化合物,如醛、醇、酮、酯以及一些呋喃衍生物(姜永根和程家安2000)。其中,与水稻对褐飞虱抗性有关的主要是萜类化合物、含氮化合物以及一些其他的挥发性次生代谢物。

褐飞虱危害的水稻植株显示出对褐飞虱天敌——黑肩绿盲蝽(*Cyrtorrhinus livdipennis*)和稻虱缨小蜂(*Anagrus nilaparvatae*)的强烈吸引力(Xu等2002; Yuan等2008);已经鉴定的植物信息素包括萜烯类、吲哚以及水杨酸甲酯等化合物;还有研究发现,褐飞虱侵害会激活水稻初生和次生代谢产物的产生,比如莽草酸酯调节的类苯基丙烷的生物合成,可通过挥发物等含量的变化来调节水稻对褐飞虱的抗性。在褐飞虱取食后,水稻挥发物通过吸引褐飞虱的天敌如寄生蜂稻虱缨小蜂和其他褐飞虱捕食者来调控水稻对褐飞虱的防御;然而,关于褐飞虱是怎样诱导水稻挥发物的合成及这些化合物又如何影响褐飞虱的寄主选择行为仍知之甚少。

娄永根等比较了6个品种在JA处理后释放的挥发物成分,感性品种‘TN1’ ‘Bing97-59’ ‘Bing97-34’以及‘Xiushui63’等挥发物总量显著高于抗性品种,除了挥发物种类总数以外,还有较高含量的柠檬烯、芳樟醇、 β -石竹烯、香柑油烯、橙花叔醇、十七烷、(3*E*,7*E*)-4,8,12-trimethyl-1,3,7,11-tridecatetraene、(*E*)-4,8-dimethyl-1,3,7-nonatriene以及几种未知物;而抗性品种‘IR64’和‘IR26’释放的2-庚酮、2-庚醇含量居中,以及低水平的香柑油烯和十七烷(Lou等2006)。不管是抗虫还是感虫品种,高浓度的水稻挥发物对褐飞虱表现为驱避作用,这说明水稻植株体内均含有对褐飞虱有驱避作用的物质,其差异在于不同抗性品种中的该种或该类物质含量的不同。野生稻对褐飞虱等多种害虫具有极强的抗性,申建梅等(2010)从药用野生稻的挥发提取物中初步鉴定出近60种化合物,包括糠醛、邻苯二甲酸二异丁酯、4-乙烯基-2-甲氧苯酚、2,3-苯并二氢呋喃等;此外,还有己醛、糠醛、正庚醛、3-甲硫基丙醛、苯甲醛等醛类物质。通过四臂嗅觉反应测定,发现药用野生稻挥发油对褐飞虱的行为选择具有明显的干扰作用,对褐飞虱具有一定的驱避效果。

有研究者认为,水稻挥发物中的某些特异性成分或其化合物,以一定比例组成了水稻的化学指纹图谱,对褐飞虱等单食性昆虫来说可能起到识别寄主植物的作用(周强等2004);代谢指纹图谱是一种非靶向、高通量的方法,可以检测到大量的代谢物,以获得生物代谢组学的“快照”(snapshot),代谢指纹已被用于评估植食性昆虫对植物的影响(Riach等2015)。水稻释放的挥发性信息物质是由多种不同结构和不同浓度物质组成的复杂混和物,某些水稻组织提取物中鉴定出60多种化学物质,已被证实具有引诱褐飞虱定位作用的活性化合物共计有27种。检测到的已知化合物中部分为被证实具有引诱飞虱定位作用的活性化合物,如6,10,14-三甲基-2-十五烷酮、酞酸二丁酯、十六烷酸等(杨朗等2009)。这可能是因为这些挥发物为寄生蜂提供了寄主生境的特异信息,因此能够解释实验中所观察到的寄生蜂行为反应(Lou等2005a)。

水稻绿叶性气体以及害虫诱导的挥发物能够

影响褐飞虱的取食和产卵偏好;同时,氨基环丙烷羧酸(aminocyclopropane carboxylic acid, ACC)合酶基因*OsACS2*的反义表达,增加了褐飞虱诱导的挥发物的数量,包括了2-庚醇、2-庚酮和芳樟醇,这些挥发物对褐飞虱有驱避作用,而乙烯本身对于褐飞虱寄主定位是没有作用的。因此,乙烯信号通路通过增加水稻驱避挥发物的释放而对褐飞虱取食和产卵偏好产生了消极影响(Yang和Zhang 2016; Lu等2014)。

已有的虫害诱导的植物挥发物产生机制的研究,揭示了昆虫特异性激发子的作用。这些激发子能够激活植物中的多个信号通路。通过细胞间信号的交互作用,引起了广泛的防御相关基因的上调,最终导致了防御化学物质的积累或释放。在这些信号通路中,茉莉酸信号通路的研究最为透彻,研究表明茉莉酸在诱导植物防御害虫和病原菌方面起着重要作用,其中包括释放挥发物以吸引害虫天敌。用茉莉酸处理过的水稻植株产生的挥发物对稻虱缨小蜂具有很强的吸引力,这表明茉莉酸通路可能参与了水稻植株的防御反应,并且证明了卵寄生昆虫稻虱缨小蜂利用植物提供的挥发物线索来进行寄主定位(Lou等2005b)。*Bph14*基因抗性机理相关研究表明褐飞虱可以携带激发子到水稻体内并抑制水稻的防御反应,如MAPK级联反应,此类激发子应该存在于褐飞虱的口腔分泌物中并通过口针刺吸传递到水稻细胞中,然后被*Bph14*编码的水稻免疫受体NB-LRR蛋白识别出来,引起防御免疫反应(Cheng等2013)。昆虫口腔分泌物中存在激发子,其中最早被报道的且研究较透彻的是从大菜粉蝶(*Pieris brassicae*)幼虫唾液中分离得到的 β -葡萄糖苷酶,另一种是*N*-(17-羟基亚麻基)-L-谷氨酰胺,从甜菜夜蛾(*Spodoptera exigua*)幼虫唾液中分离鉴定出来(Zhang等2004)。同样,研究发现褐飞虱唾液中存在的蛋白质类物质很可能与水稻体内水杨酸信号转导途径、乙烯信号转导途径及其他信号转导途径的激活相关。

虫害除了能诱导植物产生代谢物来抵御以外,还会诱导植物产生防御蛋白,这些蛋白通常是一些酶类,如苯丙氨酸解氨酶(phenylalanine ammonia-lyase, PAL)、过氧化物酶(peroxidase, PO)、多酚氧化酶(polyphenol oxidase, PPO)、脂氧合酶(lipoxy-

genase, LOX)等(Howe和Jander 2008), 这些酶通常抑制昆虫的消化作用, 从而影响昆虫正常的生长发育。褐飞虱取食水稻植株后, PPO和PAL活性在抗性品种稻株内显著高于感虫品种, 但PO活性的变化趋势则相反(Alagar等2010); 并且, 较高表达的蛋白酶抑制剂也会抑制褐飞虱侵染。

3 总结与展望

水稻对褐飞虱的抗性涉及到多个方面的复杂机制, 本文主要从化学生态学和代谢组学角度综述和分析了水稻代谢物对褐飞虱寄主选择、取食、产卵等行为的影响。研究发现, 水稻对褐飞虱行为的影响主要取决于水稻代谢过程中产生的代谢物, 包括初生代谢物和次生代谢物, 而次生代谢物又包含萜烯类、醛类等挥发性物质和植物毒素等非挥发性物质。水稻挥发性物质决定了褐飞虱对寄主的初步选择, 而最终决定褐飞虱取食行为的是水稻的非挥发性物质, 这类物质影响着褐飞虱在稻株上刺探、取食、产卵、蜜露分泌等一系列取食行为。因此, 鉴定并注释出与褐飞虱寄主选择、取食等行为有关的化学物质是研究的关键。目前, 通过代谢组学技术已经鉴定到了水稻中上千种代谢物成分, 但能够精确定性的物质仅有几百种, 而这仅仅是水稻庞大代谢物系统中很小的一部分。只有尽可能多地鉴定出水稻中的代谢物, 才有可能通过对比抗、感稻株以及健康稻株和褐飞虱危害稻株代谢物的差别, 找出水稻次生物质与褐飞虱抗性之间的联系。此外, 野生稻作为一种对多种害虫具有抗性的珍贵植物资源, 应该加以利用。随着日趋完善和成熟的基因组测序技术, 以及近年来发展的代谢组学技术, 并通过代谢物结合全基因组关联分析(metabolome genome-wide association study, mGWAS), 有希望从新的角度去发现和挖掘更多的潜在的水稻抗逆基因。同时, 结合显微镜与EPG技术, 能帮助我们更精确地观察水稻代谢物对褐飞虱等昆虫取食行为的影响, 进而可以更直观地对研究成果进行验证。

水稻对褐飞虱抗性的信号通路的研究在近几年有了实质性的进展, 尤其是褐飞虱取食诱导触发了水稻的激素信号通路。然而, 依旧有很多问题亟待解决: 水稻怎样感知褐飞虱的取食和产卵,

JA、SA、ET等激素在水稻防御信号网络中如何相互作用, 水稻体内这些信号通路与代谢通路之间怎样协调互作, 又有哪些基因直接参与褐飞虱诱导水稻次生代谢物的产生和释放, 这些代谢物的生物合成怎样被调控, 都有待去深入研究(Wang等2015)。植物在受到昆虫损伤后的防御反应是一系列复杂因素综合作用的结果, 并不一定局限于激发子和许多其他昆虫相关分子, 有研究发现植物表面的微生物可能会改变植物的防御通路(Felton和Tumlinson 2008)。

因此, 对水稻与褐飞虱化学关系彻底、准确的理解需要考虑到植物生理学和化学生态学、代谢组学、遗传学以及分子生物学等方面的内容, 包括水稻产生的次生代谢物的化学组成和释放特点及其在协调水稻-褐飞虱-天敌三者关系中的作用, 这将为植物次生物质对害虫综合治理提供坚实的理论基础。

参考文献(References)

- Alagar M, Suresh S, Saravanakumar D, et al (2010). Feeding-induced changes in defence enzymes and PR proteins and their implications in host resistance to *Nilaparvata lugens*. *J Appl Entomol*, 134 (2): 123–131
- Alamgir KM, Hojo Y, Christeller JT, et al (2016). Systematic analysis of rice (*Oryza sativa*) metabolic responses to herbivory. *Plant Cell Environ*, 39 (2): 453–466
- Bruce TJA, Pickett JA (2011). Perception of plant volatile blends by herbivorous insects – finding the right mix. *Phytochemistry*, 72 (13): 1605–1611
- Bruce TJA, Wadhams LJ, Woodcock CM (2005). Insect host location: a volatile situation. *Trends Plant Sci*, 10 (6): 269–274
- Carrasco D, Larsson MC, Anderson P (2015). Insect host plant selection in complex environments. *Curr Opin Insect Sci*, 8: 1–7
- Cheng X, Zhu L, He G (2013). Towards understanding of molecular interactions between rice and the brown planthopper. *Mol Plant*, 6 (3): 621–634
- Du J, Ding J. Reviews on behavior and physiology of feeding in *Nilaparvata lugens*. *Insect Knowl*, 25 (3): 182–187 (in Chinese) [都健, 丁锦华(1988). 褐飞虱的取食行为和取食生理研究综述. *昆虫知识*, 25 (3): 182–187]
- Felton GW, Tumlinson JH (2008). Plant–insect dialogs: complex interactions at the plant–insect interface. *Curr Opin Plant Biol*, 11: 457–463
- Guo J, Xu C, Wu D, et al (2018). *Bph6* encodes an exocyst-localized protein and confers broad resistance to planthop-

- pers in rice. *Nat Genet*, 50 (2): 297–306
- He P, Zhang J, Liu NY, et al (2011). Distinct expression profiles and different functions of odorant binding proteins in *Nilaparvata lugens* Stål. *PLoS ONE*, 6 (12): e28921
- Howe GA, Jander G (2008). Plant immunity to insect herbivores. *Annu Rev Plant Biol*, 59: 41–66
- Jannoey P, Pongprasert W, Lumyong S, et al (2015). Comparative proteomic analysis of two rice cultivars (*Oryza sativa* L.) contrasting in Brown Planthopper (BPH) stress resistance. *Plant Omics*, 8 (2): 96–105
- Jayasimha GT, Nalini R, Chinniah C, et al (2015). Evaluation of biochemical constituents in healthy and brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stal.) (Hemiptera: Delphacidae) damaged rice plants. *Curr Biotica*, 9 (2): 129–136
- La Camera S, Gouzerh G, Dhondt S, et al (2004). Metabolic reprogramming in plant innate immunity: the contributions of phenylpropanoid and oxylipin pathways. *Immunol Rev*, 198: 267–284
- Li C, Luo C, Zhou Z, et al (2017). Gene expression and plant hormone levels in two contrasting rice genotypes responding to brown planthopper infestation. *BMC Plant Biol*, 17: 57
- Liu C, Du B, Hao F, et al (2017). Dynamic metabolic responses of brown planthoppers towards susceptible and resistant rice plants. *Plant Biotechnol J*, 15 (10): 1346–1357
- Liu J, Du H, Ding X, et al (2017). Mechanisms of callose deposition in rice regulated by exogenous abscisic acid and its involvement in rice resistance to *Nilaparvata lugens* Stål (Hemiptera: Delphacidae). *Pest Manag Sci*, 73 (12): 2559–2568
- Liu C, Hao F, Hu J, et al (2010). Revealing different systems responses to brown planthopper infestation for pest susceptible and resistant rice plants with the combined metabolomic and gene-expression analysis. *J Proteome Res*, 9 (12): 6774–6785
- Lou YG, Cheng JA (2000). Herbivore-induced plant volatiles: primary characteristics, ecological functions and its release mechanism. *Acta Ecol Sin*, 20 (6): 1097–1106 (in Chinese with English abstract) [娄永根, 程家安(2000). 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*, 20 (6): 1097–1106]
- Lou YG, Du MH, Turlings TCJ, et al (2005a). Exogenous application of jasmonic acid induces volatile emissions in rice and enhances parasitism of *Nilaparvata lugens* eggs by the parasitoid *Anagrus nilaparvatae*. *J Chem Ecol*, 31 (9): 1985–2002
- Lou Y, Hua X, Turlings TCJ, et al (2006). Differences in induced volatile emissions among rice varieties result in differential attraction and parasitism of *Nilaparvata lugens* eggs by the parasitoid *Anagrus nilaparvatae* in the field. *J Chem Ecol*, 32 (11): 2375–2387
- Lou YG, Ma B, Cheng J (2005b). Attraction of the parasitoid *Anagrus nilaparvatae* to rice volatiles induced by the rice brown planthopper *Nilaparvata lugens*. *J Chem Ecol*, 31 (10): 2357–2372
- Lu J, Li J, Ju H, et al (2014). Contrasting effects of ethylene biosynthesis on induced plant resistance against a chewing and a piercing-sucking herbivore in rice. *Mol Plant*, 7 (11): 1670–1682
- Lümmen P (1998). Complex I inhibitors as insecticides and acaricides. *Biochim Biophys Acta*, 1364 (2): 287–296
- Mithöfer A, Boland W (2012). Plant defense against herbivores: chemical aspects. *Annu Rev Plant Biol*, 63: 431–450
- Nishida R (2014). Chemical ecology of insect-plant interactions: ecological significance of plant secondary metabolites. *Biosci Biotech Bioch*, 78 (1): 1–13
- Peng L, Zhao Y, Wang H, et al (2016). Comparative metabolomics of the interaction between rice and the brown planthopper. *Metabolomics*, 12 (8): 132
- Qi J, Li J, Han X, et al (2016). Jasmonic acid carboxyl methyltransferase regulates development and herbivory-induced defense response in rice. *J Integr Plant Biol*, 58 (6): 564–576
- Riach AC, Perera MVL, Florance HV, et al (2015). Analysis of plant leaf metabolites reveals no common response to insect herbivory by *Pieris rapae* in three related host-plant species. *J Exp Bot*, 66 (9): 2547–2556
- Sakai T, Sōgawa K (1976). Effects of nutrient compounds on sucking response of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Homoptera: Delphacidae). *Appl Entomol Zool*, 11: 82–88
- Shen JM, Hu LM, Wan SQ, et al (2010). Repellent effect of volatile oil from *Oryza officinalis* on *Nilaparvata lugens* and chemical constituents. *Nat Prod Res Dev*, 22 (1): 63–67 (in Chinese with English abstract) [申建梅, 胡黎明, 万树青等(2010). 药用野生稻挥发油对褐飞虱的驱避作用与化学成分. *天然产物研究与开发*, 22 (1): 63–67]
- Sōgawa K (1971). Preliminary assay of antifeeding chemicals for the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål) (Hemiptera: Delphacidae). *Appl Entomol Zool*, 6 (4): 215–218
- Sōgawa K (1982). The rice brown planthopper: feeding physiology and host plant interactions. *Annu Rev Entomol*, 27 (1): 49–73
- Uawisetwathana U, Graham SF, Kamolsukyonyong W, et al (2015). Quantitative ¹H NMR metabolome profiling of Thai Jasmine rice (*Oryza sativa*) reveals primary metabolic response during brown planthopper infestation. *Metabolomics*, 11 (6): 1640–1655
- Wang X, Zhang M, Feng F, et al (2015). Differentially regulated genes in the salivary glands of brown planthopper after feeding in resistant versus susceptible rice varieties.

- Arch Insect Biochem, 89 (2): 69–86
- Wang Y, Tang M, Hao P, et al (2008). Penetration into rice tissues by brown planthopper and fine structure of the salivary sheaths. *Entomol Exp Appl*, 129 (3): 295–307
- War AR, Paulraj MG, Ahmad T, et al (2014). Mechanisms of plant defense against insect herbivores. *Plant Signal Behav*, 7 (10): 1306–1320
- Wei Z, Hu W, Lin Q, et al (2009). Understanding rice plant resistance to the brown planthopper (*Nilaparvata lugens*): a proteomic approach. *Proteomics*, 9 (10): 2798–2808
- Wu J, Baldwin IT (2010). New insights into plant responses to the attack from insect herbivores. *Annu Rev Genet*, 44: 1–24
- Xin Z, Yu Z, Erb M, et al (2012). The broad-leaf herbicide 2,4-dichlorophenoxyacetic acid turns rice into a living trap for a major insect pest and a parasitic wasp. *New Phytol*, 194 (2): 498–510
- Xu T, Zhou Q, Xia Q, et al (2002). Effects of herbivore-induced rice volatiles on the host selection behavior of brown planthopper, *Nilaparvata lugens*. *Chin Sci Bull*, 47 (16): 1355–1360
- Xue J, Zhou X, Zhang CX, et al (2014). Genomes of the rice pest brown planthopper and its endosymbionts reveal complex complementary contributions for host adaptation. *Genome Biol*, 15 (12): 521
- Yang L, Huang FK, Zeng L, et al (2009). The relationship between orientation and growth of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål) and rice secondary volatiles. *Acta Ecol Sin*, 29 (9): 5106–5114 (in Chinese with English abstract) [杨朗, 黄凤宽, 曾玲等(2009). 水稻挥发性次生物质对褐飞虱寄主定向及生长的影响. *生态学报*, 29 (9): 5106–5114]
- Yang J, Sun XQ, Yan SY, et al (2017). Interaction of ferulic acid with glutathione S-transferase and carboxylesterase genes in the brown planthopper, *Nilaparvata lugens*. *J Chem Ecol*, 43 (7): 693–702
- Yang Z, Zhang F, He Q, et al (2005). Molecular dynamics of detoxification and toxin-tolerance genes in brown planthopper (*Nilaparvata lugens* Stål., Homoptera: Delphacidae) feeding on resistant rice plants. *Arch Insect Biochem Phys*, 59: 59–66
- Yang L, Zhang W (2016). Genetic and biochemical mechanisms of rice resistance to planthopper. *Plant Cell Rep*, 35 (8): 1559–1572
- Yuan JS, Köllner TG, Wiggins G, et al (2008). Molecular and genomic basis of volatile-mediated indirect defense against insects in rice. *Plant J*, 55 (3): 491–503
- Zhang F, Zhu L, He G (2004). Differential gene expression in response to brown planthopper feeding in rice. *J Plant Physiol*, 161 (1): 53–62
- Zhang Z, Cui B, Zhang Y (2015). Electrical penetration graphs indicate that triclin is a key secondary metabolite of rice, inhibiting phloem feeding of brown planthopper, *Nilaparvata lugens*. *Entomol Exp Appl*, 156 (1): 14–27
- Zhao Y, Huang F, Tong X, et al (2004). Secondary compounds in rice varieties resistant to *Nilaparvata lugens*. *Chin J Appl Ecol*, 15 (11): 2161–2164 (in Chinese with English abstract) [赵颖, 黄凤宽, 童晓立等(2004). 水稻品种中抗褐飞虱抗原次生物质的分析. *应用生态学报*, 15 (11): 2161–2164]
- Zhao Y, Huang FK, Tong XL (2005). A comparative study of the HPLC fingerprint chromatograms of medical *Oryza officinalis* and *Oryza sativa* resistant to brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål). *Plant Prot*, 31 (5): 35–38 (in Chinese with English abstract) [赵颖, 黄凤宽, 童晓立 (2005). 药用野生稻与栽培稻抗褐飞虱HPLC指纹图谱的比较. *植物保护*, 31 (5): 35–38]
- Zhou Q, Xu T, Lou S (2004). Effects of rice volatile infochemicals on insects. *Chin J Appl Ecol*, 15 (2): 345–348 (in Chinese with English abstract) [周强, 徐涛, 骆世明 (2004). 水稻挥发性信息化合物对昆虫的作用. *应用生态学报*, 15 (2): 345–348]

Research progress of chemical interactions between rice and brown planthopper

LI Yi, ZHANG Jia-Jiao, DU Bo, HE Guang-Cun, LI Jia-Ru*

State Key Laboratory of Hybrid Rice, College of Life Sciences, Wuhan University, Wuhan 430072, China

Abstract: Rice (*Oryza sativa*) metabolites play a vital role in the interaction between rice and brown planthopper (*Nilaparvata lugens*). Primary metabolites and non-volatile secondary metabolites determine the feeding and survival of brown planthopper on rice and may have a direct effect on insect-resistance, while the volatile secondary metabolites mainly impact the location and selection of brown planthopper for the hosts. Thus, we here describe and analyze the chemical relationship between rice and brown planthopper from the perspective of metabolites. This article aims at uncovering the association of chemical substances between rice and brown planthopper and offering new ideas to further understanding the defense mechanism of rice to brown planthopper attack.

Key words: rice; brown planthopper; metabolites; resistance response

Received 2017-11-24 Accepted 2018-03-19

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (31230060).

*Corresponding author (jrli@whu.edu.cn).