

植物防御策略及其环境驱动机制*

王小菲 高文强 刘建锋** 倪妍妍 江泽平

(中国林业科学研究院林业研究所, 国家林业局林木培育重点实验室, 北京 100091)

摘要 植物与环境长期相互作用和生存竞争的过程中,为了抵抗不利环境,形成了一套完整的防御体系。植物一方面通过改变形态结构作为机械/物理防御策略,另一方面则在生理生化做出响应作为化学防御策略。在化学防御中,植物主要以次生代谢物及防御性酶等作为抵抗和响应病原菌、植食动物以及非生物环境胁迫的重要生化基础,而常以叶脉网络结构、茎/叶韧性、硬度及其纤维素、半纤维素和木质素含量等来增强机械防御能力。本文从机械防御和化学防御两个角度评述了植物的防御体系,并从生物侵害、气候因素和资源分配3个方面综合评述了植物防御策略及其环境作用机制。从植物防御角度出发,可以更深层次地理解和发掘植物与环境的内在联系并提供新的思路,为全面认识植物区域环境适应、抗虫种质资源选育以及科学营林等相关研究提供参考。

关键词 化学防御; 机械防御; 次生代谢物; 植食作用; 气候因子; 资源分配

中图分类号 Q948, S763 **文献标识码** A **文章编号** 1000-4890(2015)12-3542-10

Plant defensive strategies and environment-driven mechanisms. WANG Xiao-fei, GAO Wen-qiang, LIU Jian-feng**, NI Yan-yan, JIANG Ze-ping (*Key Laboratory of Tree Breeding and Cultivation of State Forestry Administration, Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China*). *Chinese Journal of Ecology*, 2015, **34**(12): 3542–3552.

Abstract: During the long-term interactions or survival competition with biotic and abiotic environments, plants have developed a set of defensive strategies to resist adverse conditions. Two major defensive strategies, physical defense and chemical defense, were usually defined to address this issue. The physical defense strategy is adopted by plants through changing the morphological structure, such as leaf vein network structure, stem and leaf toughness, hardness, cellulose, hemicellulose and lignin content, etc; while the chemical defense strategy refers to physiological and biochemical responses, such as some secondary metabolites and defensive enzymes which often serve as a critical biochemical basis for the resistance and response to pathogens, pests and the abiotic environmental stresses. In this paper, we firstly reviewed important traits of the two distinctively defensive strategies, and then analyzed their driven mechanisms from the perspectives of biological violations, climate factors, and resource allocation in plants. The paper would, to some extent, contribute to further understanding the internal relationship between plant's traits and environment, and also provide some references for plant's regional adaptation, selective breeding in insect-resistant germplasm resources, and forest management.

Key words: chemical defense; physical defense; secondary metabolite; herbivory; climatic factor; resource allocation.

植物与环境间的相互关系一直是生态学界研究的热点问题之一。植物在抵御外界的生物环境(如昆虫、病原菌或植食动物等)或非生物环境(如高

温、冷害、干旱、紫外线等气候环境)胁迫过程中,形成了多种防御机制,一方面通过改变形态结构作为机械防御策略,另一方面则在生理生化上做出响应作为化学防御策略。植物有别于动物,无法主动逃避各种环境压力,只能适应多变的环境来维持自身的生存竞争力。研究植物防御响应机理及其环境影

* 国家自然科学基金项目(41371075)和北京市科技计划项目(Z141100002314009)资助。

** 通讯作者 E-mail: Liujf@caf.ac.cn

收稿日期: 2015-5-26 接受日期: 2015-09-12

响机制对于理解植物资源分配策略,特别是防御、生长和繁殖三者间相互关系方面,具有重要的科学价值和实践意义。

长期以来,生态学家们对植物为抵抗植食动物和病原菌所形成的表型差异进行了许多研究,并提出若干假说以解释这些差异形成的潜在格局和机理,主要涉及气候(Pearse *et al.*, 2012)、资源有效性(Fine *et al.*, 2006; Endara *et al.*, 2011)和资源分配(Karban, 2011)等方面。这些假说认为植物防御的种间差异可按防御的投入成本/收益比来解释,而资源可用性、非生物胁迫和植食压力等均可导致这些差异的形成。如适应于资源贫瘠或环境胁迫的植物生长相对较慢,组织浓度较高,导致植食者的取食成本增大,从而相对增加了植物的防御投入(Coley *et al.*, 1985; Endara *et al.*, 2011)。同时,不同植食压力可能引发植物防御上的变化(Feeny, 1970, 1976)。因此,植食压力和非生物环境可能共同驱动植物防御体系的形成(Fine *et al.*, 2004)。本文将从机械防御和化学防御两个角度评述了植物的防御体系,并从生物侵害、气候因素和资源分配3个方面综合评述植物防御策略及其环境作用机制,以期为植物区域环境适应、提高林木抗虫以及科学营林等相关研究提供参考。

1 植物防御及其分类

植物防御,也叫植物抗性,是指植物抵御各种不利生存环境的能力,包括对不同病虫害、各种物理或化学刺激等的抵抗能力。它是植物进化过程中的一种可遗传性状(张蓬军, 2007)。在自然生态系统中,昆虫与植物以复杂关系共存,昆虫啃食植物,植物为抵御虫食提高自身防御能力,两者之间存在协同进化现象。

植物在长期的演化过程中,形成了多种多样的防御方式(图1)。根据植物对昆虫及环境胁迫的抵抗及适应,按表现时期的先后,可将植物的防御体系归纳为两类(孙绪良等, 2002):一类是组成型防御(constitutive defense),即防御性物质不依赖于环境胁迫(如植食作用)而存在,即受昆虫危害和其他胁迫前就存在的防御特性。组成型防御是植物受基因控制且在长期系统发育过程中形成的一种固有特性,但随着环境条件的差异其防御程度存在差异。另一类为诱导型防御(indusive defense),即当植物受到虫害或某种环境胁迫(例如高温、冷害等气候

变化,或是营养、水分变化,以及非自然干扰等)时,才大量合成的防御性化合物,而产生的防御反应(李会平等, 2001)。某种程度上,这些诱导防御产生的理化反应会较大程度地启动化学防御和物理防御,从而影响植食昆虫的正常生长发育或是环境耐受能力,这种诱导现象类似于免疫反应,并被认为是具有开-关效应(娄永根等, 1997)。有研究还发现,这些诱导出来的防御特性有时在第2代个体中还能够继续保持(Agrawal, 1999)。

根据植物对植食昆虫及外界环境胁迫的防御及抵抗方式,可分为化学防御(chemical defence)(Pass *et al.*, 1998; Moore *et al.*, 2004)和机械防御(mechanical defence)(Sanson *et al.*, 2001; Ibanez *et al.*, 2013)。化学防御是指植物通过生理生化调节而产生对昆虫取食等不利环境的抵抗作用,包括次生代谢产物、防御蛋白的产生以及一些营养成分的变化,这些物质的丰寡可以忌避或抑制昆虫取食进而杀死或延缓害虫生长发育等。其中,植物的次生代谢物常被认为在化学防御中起主导作用。机械防御也称物理防御,即通过改变形态结构抵抗不利环境的防御方式,如通过改变叶脉结构(Blonder *et al.*, 2011)、叶片厚度(张寰等, 2006)、叶片表面茸毛(常金华等, 2004)以及植物的表皮、枝干结构等来抵御外界环境胁迫。下文将从化学防御和机械防御角度做进一步阐述。

1.1 植物的化学防御

不同植物物种或个体的化学防御存在差异,很大程度上取决于植物组织中存在的各种次生代谢物的含量。次生代谢物曾一度被认为是植物代谢的废弃物。但随着次生代谢物研究的不断深入,人们开始重视次生代谢物的作用,认识到多数次生代谢物对植物具有保护功能。次生代谢物是植物在适应其

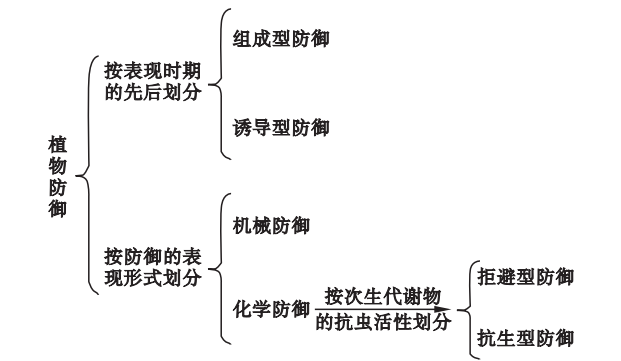


图1 植物防御分类
Fig.1 Classification of plant defense

生存环境中长期进化的结果,是对其他生物的生长发育、行为或生态处境具有影响的某些非营养性物质(Hay, 1996; Rosenthal *et al.*, 2012)。有研究发现,当遭受昆虫取食、病原菌侵染时,植物体内次生代谢物质,如单宁、类黄酮、总酚、萜烯、蛋白酶抑制剂等发生不同程度的增加(Feeny, 1970; Forkner *et al.*, 2004),而植物体内可溶性糖含量有降低的现象(尹淑艳等, 2002)。次生代谢物的增加可抑制幼虫的消化和发育,而水溶性糖含量的降低在一定程度上影响营养的摄取,这些多因素的综合效应,使植物对植食昆虫产生了防御作用(钦俊德等, 2001)。

次生代谢物的合成是植物化学防御的重要策略之一。植物次生代谢物质种类繁多,结构迥异,一般可分为三大类:酚类化合物、萜类化合物和含氮有机物(董新纯, 2006)。

酚类化合物(phenolics)中以单宁、黄酮类以及醌类最为常见。其中单宁是植物次生代谢物的重要成分之一,对于调节生态系统过程有着不可替代的作用,如影响食草动物的取食、分解作用以及营养循环。单宁的这些作用归因于它的生化特性,即单宁分子有许多的羟基团,能形成带有羰基功能团的氢键存在于蛋白质中(Hagerman *et al.*, 1981)。单宁的这种蛋白质沉淀能力抑制了蛋白质水解酶的活性,阻碍了氮矿化以及抑制草食动物的消化作用(Kraus *et al.*, 2003)。因此,单宁的这些阻滞作用调节了食草动物和营养循环的比率。植物组织中的黄酮类物质主要通过莽草酸-苯丙烷代谢途径形成(Yoshitama, 2000),具有抗氧化活性,可清除自由基。许多黄酮类成分可作为植保素,而且可转化形成单宁,在植物-环境互作中起重要作用,如抗病、防紫外辐射损伤等;同时还参与细胞壁的组成,起到支撑植物的作用(王玲平等, 2010)。目前对类黄酮功能及作用的研究也在逐步深入(阎秀峰, 2001; 杜丽娜等, 2005)。

萜类化合物(terpenoids)是由异戊二烯单元组成,是植物次生代谢物中的一类重要化合物。萜类化合物在自然界中种类较多,目前已知的化合物已超过2万种。植物萜类化合物主要用于防御虫害及其各种致病真菌的侵扰,是植物体内重要的防御物质(龚治等, 2010)。

含氮化合物(nitrogen-containing compound)则包括生物碱、非蛋白氨基酸、胺类、生氰苷等和芥子油苷等,主要从普通氨基酸合成,多具有防御作用

(孙立影等, 2009)。生物碱也是一大类次生代谢产物,约一千多种。大多通过芳香族的氨基酸(苯丙氨酸酪氨酸和色氨酸)和脂肪族氨基酸(鸟氨酸赖氨酸)代谢产生的生物碱,多具毒或带苦,也是植物体内重要的防御物质。

除了以上3大类外,植物还产生有机酸等次生物质,如茉莉酸(JA)、水杨酸(SA)、水杨酸甲酯(MeSA)、茉莉酸甲酯(MeJA)、苯腈噻唑(BTH)、茉莉酮、过氧化物酶(POX)、过氧化氢(H_2O_2)和乙烯等,可作为植物防御病虫害的信号分子,在植物信号传导功能上发挥着重要的作用。植物受到局部危害后,通过内源信号分子在植株间传递、诱导,激发植物的整体防御。

高等植物的次生代谢非常复杂,化学防御可按次生代谢物的抗虫活性分为拒避型和抗生型两种类型。拒避型防御是指植物通过形成引起昆虫忌避或抑制其取食的次生代谢物,使觅食昆虫避开或阻碍取食中的昆虫继续取食。抗生型防御是指植物叶片对植食昆虫等外界胁迫可产生负面影响,即虽然植物叶片为植食性昆虫提供了食物,但叶片的化学成分和形态均产生防御外界的抗生作用,如单宁、类黄酮、生物碱和有机酸等次生物质对植食昆虫具有抑制作用甚至具有毒性(Appel *et al.*, 1994; 钦俊德等, 2001)。

除了次生代谢物,化学防御物质还可包括油脂、灰分含量(Mason *et al.*, 2015),以及植物体内的保护性酶和蛋白酶抑制剂。保护性酶主要有多酚氧化酶(PPO)和苯丙氨酸转氨酶(PAL)(Tscharnkte *et al.*, 2001; Christopher *et al.*, 2004)等。多酚类生物合成的主要途径是苯丙烷代谢途径,其中苯丙氨酸转氨酶(PAL)、肉桂酸-4-羟化酶(C4H)、4-香豆酸-CoA联结酶(4CL)是苯丙烷代谢途径的3个关键酶(Singh *et al.*, 2009);蛋白酶抑制剂则主要有胰蛋白酶抑制剂(TI)和胰凝乳蛋白酶抑制剂(CI)(Ryan, 1990; 刘会香等, 2005)。

1.2 植物的机械防御

植物的机械防御主要表现在叶脉网络结构(李乐等, 2013)、叶片表面茸毛(常金华等, 2004)、叶片韧性(Pearse *et al.*, 2012)、叶片厚度(张寰等, 2006)、植物的树皮、种皮、枝干结构等形态结构以及植物纤维素、半纤维素和木质素含量上(Christopher *et al.*, 2004; Alvarez-Clare *et al.*, 2007)。Carmona等(2011)认为,植物对植食昆虫在结构上的防御

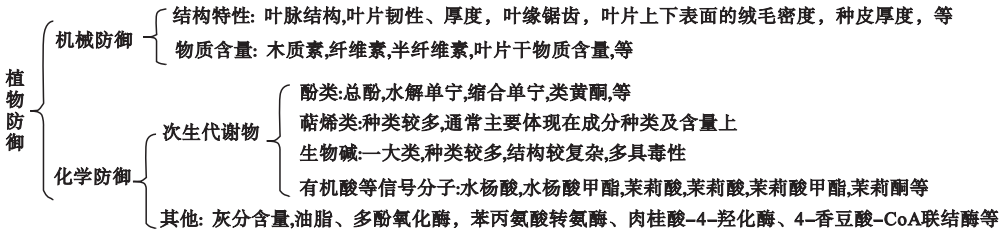


图 2 植物防御物质及其分类

Fig.2 Plant defense substances and their classification

或是物候上的避逆比植物的化学防御更为有效。

植物茎或是叶片的韧性(toughness)常被作为机械防御的主要指标之一。对植食昆虫而言,较强的植物韧性将使其耗费更多能量去咬断和啃食。有研究也发现植物茎、叶等器官的机械韧性与纤维素含量正相关(Choong, 1996)。因此,多数研究通过分析植物体内的纤维素、半纤维素含量来表征植物的机械防御能力。木质素(ligin)是一种填充在纤维素构架中的复杂酚类聚合物,可增强植物体的机械强度(Niklas, 1992),而且具有较强的抗真菌能力。当植物受到病原菌等侵染后,可诱导木质素合成,对受害部位起到局部木质化作用,从物理上隔离或阻止病原菌进一步扩散侵染,为植物提供了有效防护(Humphreys *et al.*, 2002)。

叶脉网络结构(leaf venation)是叶脉系统重要的形态结构,它表征了叶脉系统在叶片里的分布和排列样式(Blonder *et al.*, 2011; Sack *et al.*, 2013)。早期对于叶脉网络结构的研究主要集中在分类学意义上,近年来叶脉网络功能性状在植物防御功能上也受到越来越多的关注。李乐等(2013)对叶脉网络功能性状与叶脉系统功能进行了综合阐述,认为叶脉系统在应对植食侵害方面具有防御功能。叶脉密度越高,植食昆虫越难啃食叶片或是需要消耗更多能量咬断叶脉(Oleksyn *et al.*, 1998; Roth-nebelsick *et al.*, 2001; Sack *et al.*, 2008)。叶脉中网眼状空隙或闭合环状区域提高了叶片对虫食等的耐受性,可增加叶片抵御虫害的能力(Roth-nebelsick *et al.*, 2001; Sack *et al.*, 2008)。叶脉功能性状是环境因子与系统发育共同作用的结果,因此,理清叶脉网络功能性状与周围环境的适应关系将对未来开展分子-叶片-植物-生态系统等多尺度研究提供新的启示(孟婷婷等, 2007)。

2 植物防御的驱动机制

理论上,所有环境因子都会影响植物的生长发

育。不同环境作用,如辐射强度、干旱、营养状况、生物侵害、季节变化、机械损伤、植物种间竞争以及植物自身的资源分配等,都会对植物自身次生代谢物的合成和分布产生影响(Harborne, 2014)。虽然,植物体内次生代谢物根本上受遗传因素调控,但是在不同环境条件下,其含量与分布都存在明显差异(Solar *et al.*, 2006; Spitaler *et al.*, 2006)。

因此,我们将影响植物防御的主要因素,或者说驱动植物防御的主要因子,分为 3 类,即生物侵害(如虫害、病原菌侵染等)、气候因子(如高温、冷害、干旱、紫外线等)和植物对资源的分配(图 3)。三者不仅直接影响植物的防御,三者之间又可相互作用,相互影响。气象因子不仅能影响植物的生长发育,也可以影响昆虫的植食作用(Andrew *et al.*, 2005; Schemske *et al.*, 2009; Netherer *et al.*, 2010; Garibaldi *et al.*, 2011)。许多研究发现,在低纬度地区昆虫种类以及数量均明显高于高纬度地区,这与气候环境是密切相关的;而被认为较高级别的虫害和病原菌侵扰可使植物产生较高的防御能力(Coley *et al.*, 1985; Adams *et al.*, 2009; Schemske *et al.*, 2009; Moles *et al.*, 2011);而植物的营养成分对昆虫的关系主要体现在适口性,含有较高的含 N 营养物、淀粉等的植物叶片或种子会更受到昆虫的青睐(Amsler *et al.*, 2005; Salgado *et al.*, 2005; Erickson *et al.*, 2006; Peters *et al.*, 2009)。

2.1 生物侵害(昆虫等取食)驱动植物防御

昆虫作为动物界种类最多的类群,其中的 1/3 (大约 35 万种)是植食性昆虫,它们对植物施加的选择压力不容忽视。由于植物本身缺乏移动的能力,植物为抵抗昆虫等生物的危害,为适应各种生态胁迫,逐渐发展形成了复杂的防御体系,这可能是地球上现存植物在自然演化过程中,屡经害虫猖獗而没有灭绝的重要原因之一(赵爽等, 2007)。

植食作用不仅影响着植物的生长和发育,同时也影响植物竞争的结果和群落的组成。有研究发

表 1 植物防御分析指标及功能特性

Table 1 Plant defense analysis indicators and functional traits

编号	内容	功能特性	文献
1	叶脉结构	包括叶脉直径、叶脉韧性、叶脉密度、叶脉闭合度等,除了物质运输、机械支撑外,对防御虫害有显著作用;较高的叶脉密度、直径以及韧性可迫使昆虫耗费更多能量咬断叶脉,从物理特性上减少植食作用	Oleksyn <i>et al.</i> , 1998; Roth-Nebelsick <i>et al.</i> , 2001; Sack <i>et al.</i> , 2008; Brodribb <i>et al.</i> , 2010; Blonder <i>et al.</i> , 2011; 李乐等, 2013
2	叶片韧性	以叶脉韧性为主,功能同上	Schultz <i>et al.</i> , 1982; Pearse <i>et al.</i> , 2012; Mason <i>et al.</i> , 2015
3	叶片绒毛	防止昆虫啃食植物;防止蒸腾过快、光照过强	常金华等, 2004; Kitamura <i>et al.</i> , 2007
4	叶片厚度	跟气候的冷、热,以及水分有关,如仙人掌的叶退化成刺是适应干旱高温,减少水分散失的表现	Schultz <i>et al.</i> , 1982; 张寰等, 2006
5	种子大小、种皮厚度	机械防御的一种表现,响应环境胁迫	武高林等, 2006
6	纤维素、半纤维素、木质素	纤维素为大分子多糖,细胞壁主要成分;半纤维素包括木糖、阿伯糖、甘露糖和半乳糖等;木质素是一种复杂的酚类聚合物,填充在纤维素构架中用于增强植物体的机械强度,利于输导组织的水分运输和抵抗不良外界环境的侵袭	Christopher <i>et al.</i> , 2004; Alvarez-Clare <i>et al.</i> , 2007; Dumas <i>et al.</i> , 2008; 严善春等, 2008
7	叶片干物质含量	部分文献也作为典型机械防御的一个指标	Mason <i>et al.</i> , 2015
8	总酚	包括单宁、黄酮类以及醌类等,可有效地防止动物、微生物以及病毒等对植物的伤害;酚类物质总含量常作为化学防御首要指标	Schultz <i>et al.</i> , 1982; Fritz <i>et al.</i> , 2006; Adams <i>et al.</i> , 2009; Wright <i>et al.</i> , 2010; Pearse <i>et al.</i> , 2012
9	单宁	分为水解单宁和缩合单宁,其单宁分子具蛋白质沉淀能力,可抑制蛋白质水解酶活性,阻碍氮矿化以及抑制植食动物内脏的消化作用,从而影响食草动物的取食、分解作用以及营养循环;作为植物体内重要的化学防御物质	Feeny, 1970; Schultz <i>et al.</i> , 1982; Appel <i>et al.</i> , 1994; Forkner <i>et al.</i> , 2004; Adams <i>et al.</i> , 2009; Randriamanana <i>et al.</i> , 2014; Mason <i>et al.</i> , 2015
10	类黄酮	植保素,具有抗氧化活性,可清除自由基,对植物抗病、防紫外辐射损伤等有着显著作用	阎秀峰, 2001; 杜丽娜等, 2005; 王玲平等, 2010; Randriamanana <i>et al.</i> , 2014
11	萜烯类(vocs)	植物萜烯类化合物种类较多,通常研究主要体现在成分种类及含量上;多用于防御虫害及其各种致病真菌的侵扰,是植物体内重要的化学防御物质	姜永根等, 1997; 何培青等, 2005; 高海波等, 2007; 孙立影等, 2009; 龚治等, 2010; Maja <i>et al.</i> , 2015
12	生物碱	种类较多,结构较复杂,多具毒性	钦俊德等, 2001
13	水杨酸、水杨酸甲酯	植物防御相关的重要信号分子	Van Poecke <i>et al.</i> , 2003; Heiska <i>et al.</i> , 2007; 高海波等, 2007; Ruuhola <i>et al.</i> , 2011; Moreira <i>et al.</i> , 2014; Randriamanana <i>et al.</i> , 2014
14	茉莉酸、茉莉酸甲酯	同上	Miller <i>et al.</i> , 2005; 高海波等, 2007
15	灰分含量	部分文献也作为化学防御的一个指标	Mason <i>et al.</i> , 2015
16	油脂	同上	Mason <i>et al.</i> , 2015
17	酶(PPO, PAL, C4H, 4CL 等)	酚类化合物在 PPO 的作用下,将酚氧化为醌,对病原菌和一些昆虫具有较强的抗生性作用;PAL, C4H, 4CL 是植物酚类物质合成途径(苯丙烷代谢途径) 的三个关键酶	Tscharntke <i>et al.</i> , 2001; 何红卫等, 2005; 何培青等, 2005; Singh <i>et al.</i> , 2009

现,在低纬度的热带森林,每年约有 11% 的叶产量被虫食(Coley *et al.* , 1991)。在我国热带次生林中,唐建维等(1998) 发现,受虫食的林分叶片损失量超过总生物量的 20% 以上。Coley 等(1996) 甚至认

为,植物在热带森林中受虫害的损失接近于植物繁殖投入。然而,为了抵抗昆虫的啃食,植物也从形态、生理以及分子水平上形成了防御外界胁迫的生存策略(蔡志全等, 2002; War *et al.* , 2012)。

植食作用在陆地生态系统中普遍存在,许多科研人员通过研究大的环境梯度上(多集中在纬向上) 植物防御的变化趋势,来分析了植食作用与植物防御的关系。如有研究认为,在赤道附近地区植物防御性较强,并归因于生物的交互作用(如植食作用) 在热带地区比较激烈(Coley *et al.* , 1996; Schemske *et al.* , 2009)。单宁等化学防御物质含量的变化可能受控于植食作用变化(Adams *et al.* , 2009), 受植食动物危害的叶片通常具有较高的单宁含量(Feeny, 1970; Forkner *et al.* , 2004)。其次,许

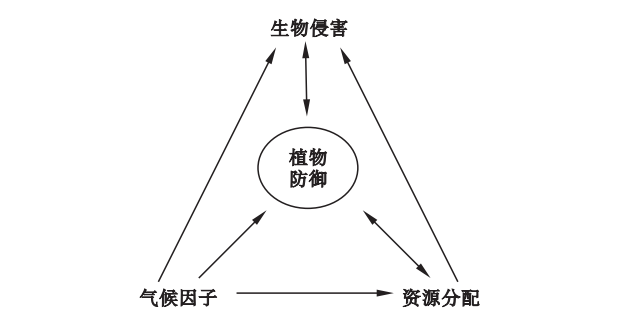


图 3 植物防御与驱动因子的关系

Fig.3 Relationship between the driving factors and defence in plant

多研究认为,热带地区比温带地区,以及温带较暖区域比较冷区域具有更强烈的植食作用以及更丰富的植食动物多样性(Coley *et al.*, 1991, 1996),这是由于较高的气温能促进植食动物的活动,从而导致热带植物对食草侵害有更强的化学防御作用。但是也存在相反的观点,如 Moles 等(2011)在综述了近年来纬度梯度上有关植物防御能力和植食作用的研究现状后发现,不同纬度植食作用的比较研究中仅有较少的文献表明在低纬度地区存在较高的植食作用;同时对于植物防御的比较研究中,仅有较少研究发现,在低纬度地区的植物含有较高的化学防御化合物。因而,为了更清楚地理解植物防御在地理空间上的变化,仍有必要进一步研究诱导植物防御的驱动因子。

另外,随着防御量化理论研究的不断深入,已有部分研究通过对叶片成分及其含量的变化与叶片被啃食程度之间的相关关系,来揭示植物的防御机制。有学者还发现植物在受到外界伤害后,邻近的健康植物能够感受到威胁来临,并通过表达抗性基因和产生防御物质来提高自身的防御能力,这种现象被称为“植物-植物相互交流”(张苏芳等, 2012)。然而,在长期的演化过程中,昆虫对植物化学防御也产生一定的适应性。植物通过间接防御来抵抗昆虫取食,如当受到植食昆虫侵害时,植物会释放出次生物质招引昆虫天敌(许冬等, 2009)。对于植物间接防御的研究也在逐渐深入,从直接生态作用“植物-植食性昆虫-天敌”3个营养级关系。挥发性次生代谢物作为互利素,为植食昆虫天敌提供了一种可靠的、精确的信号。目前已发现 20 多种植物在受到侵害之后,可明显地招引天敌过来(Alborn *et al.*, 2003; 秦秋菊等, 2005; 许冬等, 2009)。对昆虫来说,挥发物还可以暗示寄主的防御体系是否已启动、营养成分是否改变、天敌潜伏的可能性等等。植物和植食昆虫在长期相互作用过程中形成了复杂的防御体系,有待深入研究。

2.2 气候因子对植物防御的影响

植物所拥有的防御特性不仅是自身遗传的结果,也是植物对外界环境适应的结果(Agrawal, 2007)。在物种水平上的相关研究多强调遗传进化在植物和食草动物相互作用的重要性(Mitter *et al.*, 1991; Weiblen *et al.*, 2006),而在种群水平上则强调区域适应的重要地位(Fine *et al.*, 2004; Kursar *et*

al., 2009),意味着防御在环境中的快速进化有利于植物的生长。Pearse 等(2012)研究发现,随着纬度降低,植物的防御性越来越强,并认为可从植物的防御性跨宏观进化追踪非生物环境。

水热条件(包括温度、光照和水分)作为调节植物代谢水平的主要环境因子,时刻影响着植物的生长。在植物对干旱、低温及盐胁迫的耐受能力方面,次生代谢物也起到了重要的作用。如在干旱胁迫下,植物组织中次生代谢物的含量增加。虽然,目前还不清楚某些次生代谢物的形成机理,但根据其含量高低与干旱程度的相关性,可以推测这些次生代谢物与植物的抗旱性有关。其次,太阳辐射的强弱以及日照长短等会对植物次生代谢物有影响。有研究发现,植物中的酚类含量与光照强度呈正相关(董新纯, 2006)。曹建国等(2005)通过比较刺五加(*Eleutherococcus senticosus*)在 3 种生境(林内、林隙和林缘)下叶片总黄酮含量时发现,生长在林缘的植物其总黄酮含量最高,林隙植物次之,林内植物含量最低,据此认为光照可能影响了类黄酮的含量。

大气成分变化(如 CO₂ 和 O₃ 等)也可能影响植物体内酚类等次生代谢物浓度。Peltonen 等(2005)发现 CO₂ 和 O₃ 影响了欧洲桦(*Betula pendula*)叶片中 27 种酚类化合物含量。当 CO₂ 浓度增加,欧洲桦叶片中酚酸(phenolic acids)、杨梅酮苷(myricetin glycosides)、儿茶素派生物(catechin derivatives)以及可溶性的缩合单宁(soluble condensed tannins)的浓度增加;O₃ 胁迫则导致绿原酸(chlorogenic acid)、黄酮糖苷配基(flavone aglycons)含量增加。Kinney 等(1997)也发现,植物叶片单宁含量也随大气中 CO₂ 浓度增加而增加。

此外,紫外辐射对植物的影响也受到越来越多的关注。有研究发现,紫外胁迫可导致植物体内类黄酮代谢增加,认为类黄酮物质在植物体内起到“紫外吸收屏障”(UV-filter)的作用(董新纯, 2006)。这是因为类黄酮化合物对波长 300~400 nm 的紫外光下具有较强的吸收能力,可以作为体内滤光器保护叶绿体、各种细胞以及各种生物大分子免受紫外辐射的伤害(董新纯, 2006)。类黄酮物质主要存在于开花植物的近茎叶的表皮细胞、叶茸毛及叶蜡中,以保护植物光合组织等受损。辐射强度不同,植物体内类黄酮含量也产生差异,如高等植物中黄酮类化合物的含量随海拔的升高而升高,而且生长在北极和高山环境中的红叶植物对紫外光具有较

强的抵抗力(Schnitzler *et al.*, 1997; 李鹏等, 2001; 段传人等, 2003)。也有研究发现,除了类黄酮外,许多酚类化合物同样可作为紫外线的“防晒霜”(Close *et al.*, 2002; Sullivan, 2005)。因此,酚类化合物的含量同样受紫外辐射强弱的影响。植物还可通过物候调节对植食昆虫进行防御。如植物在植食昆虫胁迫下,植物生长的关键时期和植食昆虫的活跃期存在一定的时差,使植物在发芽初期避开了多数食叶昆虫的危害,从而降低了昆虫的侵害程度(Strauss-debenedetti *et al.*, 1996),因此,可以认为,在植物生长关键时期,叶片将部分养分转移而与昆虫取食高峰错开,可称作是一种物候防御(Kursar *et al.*, 1992)。这也是长期协同进化的一种表现。

2.3 资源分配对植物防御的影响

对于环境胁迫下植物防御物质形成和诱导机制,许多学者从资源分配角度提了不同假说,如碳素/营养平衡假说(carbon:nutrient balance hypothesis, CNBH)、生长分化平衡假说(the growth-differentiation balance hypothesis, GDBH)、最佳防御假说(optimal defense theory, ODT)、资源可用性假说(resource availability hypothesis, RAH)等。其中,碳素/营养平衡假说(Bryant *et al.*, 1983)认为,植物组织内以碳链为结构的次生产物,如萜类、酚类等物质,与植物体内的碳氮比呈正相关,而通过以氮为基础结构的次生产物,如生物碱,与植物体内的碳氮比呈负相关;这种假设的理由是植物营养对其自身生长的影响大于其对光合作用的影响,即植物受营养胁迫时,其生长减慢,而光合作用的变化不大,植物体就会积累较多的C和H元素,使得碳氮比增大,所以以碳为结构的次生产物,如酚类、萜烯类就会增多;相反,如果在遮荫条件下,光合作用就会减小,然而植物碳氮比随之减小,结果是酚类、萜烯类等次生物质会减少。生长分化平衡假说(Wareing *et al.*, 1981; Herms *et al.*, 1992)在很大程度上改进了碳素/营养平衡假说,认为在细胞水平上,植物的生长发育分为生长和分化2个过程,其中生长指的是细胞的分裂,分化则包括细胞的特化和成熟,而植物的次生代谢物是在植物的分化(即细胞特化和成熟)过程中形成的,所以该理论认为在资源充足时,植物以生长为主,而在资源受限时,植物以分化为主。因此,该理论认为外界的环境胁迫如营养受限、低温等,只要对植物生长所产生的影响超过了对光合作用的影响,植物体内的次生代谢物都会增多。最佳防御假

说(Berenbaum *et al.*, 1992)认为,当植物通过产生次生代谢物所获得的防御收益超过自身生长所获得的收益时,次生代谢物才会形成。提出该假设的理由是植物合成次生代谢物来抵御外界胁迫,是付出植物的生长成本为代价的,因此认为,环境胁迫下,植物生长较慢,由于次生代谢物的合成成本较低,同时如果植物对受损的补偿能力较差,次生代谢物的防御收益增加,植物便产生较多的次生代谢物。资源可用性假说(Coley *et al.*, 1985)解释了在植物受非生物胁迫下防御物质的形成,并考虑了植物对植食者的抵抗,认为在资源限制下进化的植物种作出了更大的防御投入来限制植食的发生。受自然选择影响,在恶劣环境下生长的植物生长速度较慢,而且产生较多的次生代谢物;但是在适宜自然条件下,植物则生长较快,而次生产物形成较少。该假说认为,当植物潜在生长速度降低时,植物的次生代谢物就会增加。

单宁等酚类化合物作为含碳(C)而不含氮(N)的次生代谢物,从资源分配的角度来看,如果植物的碳库比营养库高时,“多余”的含碳化合物会以碳为基础合成次生代谢物作为防御物质(Coley *et al.*, 1985),这属于生长资源不平衡时表型可塑性的一种,也是受遗传差异决定的一种防御方式(严善春等, 2008)。Ruuhola等(2011)和Heiska等(2007)研究发现欧洲山杨(*Populus tremula*),像其他杨柳科树种一样,以碳为基础骨架的高分子次生代谢化合物(特别是水杨酸)是对抗植食动物的一种防御化合物。基于资源分配最杰出的理论是蛋白质竞争模型(protein competition model, PCM)(Jones *et al.*, 1999)。它是从碳-营养平衡假说(CNBH)和生长分化平衡假说(GDBH)中推导出来的。蛋白质竞争模型提出蛋白质和酚类化合物产生前同时竞争一种普通的合成物质即苯丙氨酸(PHE)。在缺氮情况下,生长相关蛋白质的合成可能比酚类化合物减少得更多,因为生长相关蛋白质合成不仅需要苯丙氨酸,还需要其他含氮的氨基酸,而此时大部分苯丙氨酸被用于酚类化合物的合成。因此,在矿质营养较低的情况下,苯丙氨酸合成的酚类化合物途径优先于生长,因为生长速率降低的同时,减少了苯丙氨酸合成到生长相关蛋白质的可能性。相反,当矿质营养没有受限时,由于苯丙氨酸合成生长和光合相关蛋白质的速率增加,酚类物质的浓度会有所降低(Jones *et al.*, 1999)。Wright等(2010)认为,N限制将可能

降低参与生长相关蛋白的苯丙氨酸,导致酚类化合物含量增加;但 P 缺乏主要通过影响新细胞生成来干扰生长而非蛋白质合成,因而 P 缺乏可能对酚类化合物合成影响较小。一般认为,植物对外界胁迫进行主动防御需要付出更大的代价,首先会延缓有效资源的输入,而且防御被认为是一个耗能的过程,对植物自身的营养消耗较大,植物为了更多地投入生长与繁殖,不可能将大量的能量用于防御,而只有当需要防御时才投入较大能量,才是经济上可行的策略(Lambers *et al.*, 2003)。

3 结 语

植物与环境(包括生物和非生物环境)的关系一直是植物生态学研究的一个热点问题。然而,植物用什么样的防御策略来适应不同环境,或者说是植物如何调整自身防御策略来适应周围环境,这对于全球气候变化背景下植物适应性的理解和预测以及未来森林生态系统经营与管理具有重要的学术价值和实践意义。从化学防御角度,植物次生代谢物作为植物抗病、虫害以及非生物环境胁迫的重要生化基础,通过研究植物次生代谢产物与环境因子的关系,可以更深层次地发掘植物与环境的内在联系,并深入了解次生代谢物的防御机理,以及利用植物的资源分配对林木抗虫性的影响可使我们充分发掘更多的自然资源,为全面认识区域环境适应、提高林木抗虫性和科学营林,同时利用植物的次生性物质控制害虫,减少化学农药的使用等方面,具有十分重要的理论和现实意义。

然而,当前研究更多集中在化学防御的研究上,而对机械防御的相关研究较少。机械防御的提出对于认识植物与环境的相互关系,能使我们更全面了解和探索植物的防御机制。另外,区域环境及地理样带上的研究对植食作用和非生物环境形成植物防御进化跨大尺度提供了独特的方法和途径(Pearse *et al.*, 2012)。许多研究开始指向并解释不同的地理区域环境和气候驱动植物防御分配格局及其防御策略(Moles *et al.*, 2011; Woods *et al.*, 2012; Moreira *et al.*, 2014),如热带地区比温带地区存在较大的植食动物的多样性,而随着全球变暖,植食动物物种丰富度也发生极大的增加(Coley *et al.*, 1996; Schemske *et al.*, 2009; Carmona *et al.*, 2011)。因此,在热带地区较高的植食动物多样性是否转化为对植物的植食压力(Moles *et al.*, 2011),以及区域环境中经历较高

的植食压力的物种为最大化地适应环境是否也会投入较大防御(Pearse *et al.*, 2012)也是植物防御研究中的一个热点问题。我国幅员辽阔,且南北气候差异较大,植物资源丰富,这为国内开展相关研究提供了有利的资源和条件,然而目前国内在大尺度防御格局的研究很少,且尚未见到从防御角度来解释植物在不同区域环境的适应机制方面的研究,特别是对于植物在纬向上防御策略及其环境驱动机制缺乏系统的研究和探讨,这些都将是下一步研究的重点。

参考文献

- 蔡志全, 曹坤芳. 2002. 热带森林植物幼叶抗虫食防卫方式研究的现状及进展. 广西植物, **22**(5): 474–480.
- 曹建国, 赵则海, 王文杰, 等. 2005. 天然次生林三种不同生境刺五加丁香苷和总黄酮含量的研究. 植物研究, **25**(2): 204–209.
- 常金华, 张 丽, 夏雪岩, 等. 2004. 不同基因型高粱植株的物理性状与抗蚜性的关系. 河北农业大学学报, **27**(2): 5–7.
- 董新纯. 2006. UV-B 胁迫下苦荞类黄酮代谢及其防御机制研究(博士学位论文). 泰安: 山东农业大学.
- 杜丽娜, 张存莉, 朱 玮, 等. 2005. 植物次生代谢合成途径及生物学意义. 西北林学院学报, **20**(3): 150–155.
- 段传人, 王伯初, 徐世荣. 2003. 环境应力对植物次生代谢产物形成的作用. 重庆大学学报: 自然科学版, **26**(10): 67–71.
- 高海波, 沈应柏. 2007. 水杨酸甲酯、苯腈噻唑及茉莉酸甲酯对合作杨防御物质的影响. 西北林学院学报, **22**(6): 32–35.
- 龚 治, 李典漠, 张 真. 2010. 针叶树萜类合成酶研究进展. 林业科学, **46**(1): 123–130.
- 何红卫, 廖令洁, 肖文娟, 等. 2006. 茉莉酸甲酯对烟草幼苗抗病毒相关酶活性的影响. 暨南大学学报: 自然科学与医学版, **26**: 406–411.
- 何培青, 柳春燕, 郝林华, 等. 2005. 植物挥发性物质与植物抗病防御反应. 植物生理学通讯, **41**(1): 105–110.
- 李会平, 齐绍光. 2001. 林木抗虫机制研究进展. 河北林果研究, **16**(1): 91–96.
- 李 乐, 曾 辉, 郭大立. 2013. 叶脉网络功能性状及其生态学意义. 植物生态学报, **37**(7): 691–698.
- 李 鹏, 李祺福, 黄胤怡, 等. 2001. 抗 UV-B 辐射植物黄酮类化合物研究进展. 生态学杂志, **20**(6): 36–40.
- 刘会香, 张星耀. 2005. 植物蛋白酶抑制剂及其在林木抗虫基因工程中的应用. 林业科学, **41**(3): 148–157.
- 娄永根, 程家安. 1997. 植物的诱导抗虫性. 昆虫学报, **40**(3): 320–331.
- 孟婷婷, 倪 健, 王国宏. 2007. 植物功能性状与环境和生态系统功能. 植物生态学报, **31**(1): 150–165.
- 钦俊德, 王琛柱. 2001. 论昆虫与植物的相互作用和进化的关系. 昆虫学报, **44**(3): 360–365.
- 秦秋菊, 高希武. 2005. 昆虫取食诱导的植物防御反应. 昆虫

- 学报, **48**(1): 125–134.
- 孙立影, 于志晶, 李海云, 等. 2009. 植物次生代谢物研究进展. 吉林农业科学, **34**(4): 4–10.
- 孙绪良, 李波. 2002. 针叶小爪螨—寄主植物—芬兰钝绥螨相互关系的研究. I. 针叶小爪螨对寄主植物和芬兰钝绥螨对猎物的嗅觉反应. 林业科学, **38**(1): 76–81.
- 唐建维, 党承林. 1998. 西双版纳热带次生林生物量的初步研究. 植物生态学报, **22**(6): 489–498.
- 王玲平, 周生茂, 戴丹丽, 等. 2010. 植物酚类物质研究进展. 浙江农业学报, **22**(5): 696–701.
- 武高林, 杜国祯, 尚占环. 2006. 种子大小及其命运对植被更新贡献研究进展. 应用生态学报, **17**(10): 1969–1972.
- 许冬, 张永军, 陈洋, 等. 2009. 虫害诱导植物间接防御机制. 植物保护, **35**(1): 13–21.
- 严善春, 张健, 袁红娥. 2008. 资源分配对落叶松抗虫性的影响. 森林工程, **24**(2): 18–21.
- 阎秀峰. 2001. 植物次生代谢生态学. 植物生态学报, **25**(5): 639–640.
- 尹淑艳, 孙绪良. 2002. 针叶小爪螨—寄主植物—芬兰钝绥螨相互关系的研究. III. 寄主植物的化学组成与针叶小爪螨生长发育的关系. 林业科学, **38**(4): 105–110.
- 张骥, 王志刚, 黄大庄, 等. 2006. 柳树物理性状与光肩星天牛危害相关性分析. 河北农业大学学报, **28**(5): 75–79.
- 张蓬军. 2007. 植物对专性植食者的组成抗性和诱导抗性的平衡调节机制(博士学位论文). 杭州: 浙江大学.
- 张苏芳, 张真, 王鸿斌, 等. 2012. 植物防御的新发现: 植物-植物相互交流. 植物生态学报, **36**(10): 1120–1124.
- 赵爽, 王琦, 李艳红. 2007. 植物生理与分子生物学. 植物生理学通讯, **43**(2): 384–390.
- Lambers H, Chapin III FS, Pons TL (张国平等译). 2003. 植物生理生态学. 杭州: 浙江大学出版社.
- Adams JM, Rehill B, Zhang Y, *et al.* 2009. A test of the latitudinal defense hypothesis: Herbivory, tannins and total phenolics in four North American tree species. *Ecological Research*, **24**: 697–704.
- Agrawal AA. 1999. Induced responses to herbivory in wild radish: Effects on several herbivores and plant fitness. *Ecology*, **80**: 1713–1723.
- Agrawal AA. 2007. Macroevolution of plant defense strategies. *Trends in Ecology & Evolution*, **22**: 103–109.
- Alborn H, Brennan M, Tumlinson J. 2003. Differential activity and degradation of plant volatile elicitors in regurgitant of tobacco hornworm (*Manduca sexta*) larvae. *Journal of Chemical Ecology*, **29**: 1357–1372.
- Alvarez-Clare S, Kitajima K. 2007. Physical defence traits enhance seedling survival of neotropical tree species. *Functional Ecology*, **21**: 1044–1054.
- Amsler CD, Iken K, McClintock JB, *et al.* 2005. Comprehensive evaluation of the palatability and chemical defenses of subtidal macroalgae from the Antarctic Peninsula. *Marine Ecology Progress Series*, **294**: 141–159.
- Andrew NR, Hughes L. 2005. Herbivore damage along a latitudinal gradient: Relative impacts of different feeding guilds. *Oikos*, **108**: 176–182.
- Appel HM, Schultz JC. 1994. Oak tannins reduce effectiveness of *Thuricide* (*Bacillus thuringiensis*) in the gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae). *Journal of Economic Entomology*, **87**: 1736–1742.
- Berenbaum M, Rosenthal GA. 1992. *Herbivores: Their Interactions with Secondary Plant Metabolites*. San Diego: Academic Press.
- Blonder B, Violle C, Bentley LP, *et al.* 2011. Venation networks and the origin of the leaf economics spectrum. *Ecology Letters*, **14**: 91–100.
- Brodribb TJ, Feild TS, Sack L. 2010. Viewing leaf structure and evolution from a hydraulic perspective. *Functional Plant Biology*, **37**: 488–498.
- Bryant JP, Chapin III FS, Klein DR. 1983. Carbon/nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory. *Oikos*, **40**: 357–368.
- Carmona D, Lajeunesse MJ, Johnson MT. 2011. Plant traits that predict resistance to herbivores. *Functional Ecology*, **25**: 358–367.
- Choong MF. 1996. What makes a leaf tough and how this affects the pattern of *Castanopsis fissa* leaf consumption by caterpillars. *Functional Ecology*, **10**: 668–674.
- Christopher ME, Miranda M, Major IT, *et al.* 2004. Gene expression profiling of systemically wound-induced defenses in hybrid poplar. *Planta*, **219**: 936–947.
- Close DC, McArthur C. 2002. Rethinking the role of many plant phenolics—protection from photodamage not herbivores? *Oikos*, **99**: 166–172.
- Coley PD, Aide T. 1991. Comparison of herbivory and plant defenses in temperate and tropical broad-leaved forests// Price PW, Lewinsohn TM, Fernandez GW, eds. *Plant-animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions*. New York: Wiley InterScience: 25–49.
- Coley PD, Barone J. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **27**: 305–335.
- Coley PD, Bryant JP, Chapin III FS. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science*, **230**: 895–899.
- Dumas B, Bottin A, Gaulin E, *et al.* 2008. Cellulose-binding domains: Cellulose associated-defensive sensing partners? *Trends in Plant Science*, **13**: 160–164.
- Endara M, Coley PD. 2011. The resource availability hypothesis revisited: A meta-analysis. *Functional Ecology*, **25**: 389–398.
- Erickson AA, Paul VJ, Van Alstyne KL, *et al.* 2006. Palatability of macroalgae that use different types of chemical defenses. *Journal of Chemical Ecology*, **32**: 1883–1895.
- Feeny P. 1970. Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. *Ecology*, **51**: 565–581.
- Feeny P. 1976. Biochemical Interaction between Plants and

- Insects. New York: Plenum Press: 1–40.
- Fine PV, Mesones I, Coley PD. 2004. Herbivores promote habitat specialization by trees in Amazonian forests. *Science*, **305**: 663–665.
- Fine PV, Miller ZJ, Mesones I, *et al.* 2006. The growth-defense trade-off and habitat specialization by plants in Amazonian forests. *Ecology*, **87**: 150–162.
- Forkner RE, Marquis RJ, Lill JT. 2004. Feeny revisited: Condensed tannins as anti-herbivore defences in leaf-chewing herbivore communities of *Quercus*. *Ecological Entomology*, **29**: 174–187.
- Fritz C, Palacios-Rojas N, Feil R, *et al.* 2006. Regulation of secondary metabolism by the carbon-nitrogen status in tobacco: Nitrate inhibits large sectors of phenylpropanoid metabolism. *The Plant Journal*, **46**: 533–548.
- Garibaldi LA, Kitzberger T, Ruggiero A. 2011. Latitudinal decrease in folivory within *Nothofagus pumilio* forests: Dual effect of climate on insect density and leaf traits? *Global Ecology and Biogeography*, **20**: 609–619.
- Hagerman AE, Butler LG. 1981. The specificity of proanthocyanidin-protein interactions. *Journal of Biological Chemistry*, **256**: 4494–4497.
- Harborne JB. 2014. Introduction to Ecological Biochemistry. London: Academic Press.
- Hay ME. 1996. Marine chemical ecology: What's known and what's next? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **200**: 103–134.
- Heiska S, Tikkanen O, Rousi M, *et al.* 2007. Bark salicylates and condensed tannins reduce vole browsing amongst cultivated dark-leaved willows (*Salix myrsinifolia*). *Chemoecology*, **17**: 245–253.
- Herms DA, Mattson WJ. 1992. The dilemma of plants: To grow or defend. *Quarterly Review of Biology*, **67**: 283–335.
- Humphreys JM, Chapple C. 2002. Rewriting the lignin roadmap. *Current Opinion in Plant Biology*, **5**: 224–229.
- Ibanez S, Lavorel S, Puijalon S, *et al.* 2013. Herbivory mediated by coupling between biomechanical traits of plants and grasshoppers. *Functional Ecology*, **27**: 479–489.
- Jones CG, Hartley SE. 1999. A protein competition model of phenolic allocation. *Oikos*, **86**: 27–44.
- Karban R. 2011. The ecology and evolution of induced resistance against herbivores. *Functional Ecology*, **25**: 339–347.
- Kinney KK, Lindroth RL, Jung SM, *et al.* 1997. Effects of CO₂ and NO₃-availability on deciduous trees: Phytochemistry and insect performance. *Ecology*, **78**: 215–230.
- Kitamura M, Nakamura T, Hattori K, *et al.* 2007. Among-tree variation in leaf traits and herbivore attacks in a deciduous oak, *Quercus dentata*. *Scandinavian Journal of Forest Research*, **22**: 211–218.
- Kraus TE, Dahlgren RA, Zasoski RJ. 2003. Tannins in nutrient dynamics of forest ecosystems: A review. *Plant and Soil*, **256**: 41–66.
- Kursar TA, Coley PD. 1992. Delayed greening in tropical leaves: An antiherbivore defense? *Biotropica*, **6**: 256–262.
- Kursar TA, Dexter KG, Lokvam J, *et al.* 2009. The evolution of antiherbivore defenses and their contribution to species coexistence in the tropical tree genus *Inga*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **106**: 18073–18078.
- Maja MM, Kasurinen A, Holopainen T, *et al.* 2015. Volatile organic compounds emitted from silver birch of different provenances across a latitudinal gradient in Finland. *Tree Physiology*, **35**: 1–12.
- Mason CM, Donovan LA. 2015. Does investment in leaf defenses drive changes in leaf economic strategy? A focus on whole-plant ontogeny. *Oecologia*, **177**: 1053–1066.
- Miller B, Madilao LL, Ralph S, *et al.* 2005. Insect-induced conifer defense. White pine weevil and methyl jasmonate induce traumatic resinosis, de novo formed volatile emissions, and accumulation of terpenoid synthase and putative octadecanoid pathway transcripts in Sitka spruce. *Plant Physiology*, **137**: 369–382.
- Mitter C, Farrell B, Futuyma DJ. 1991. Phylogenetic studies of insect-plant interactions: Insights into the genesis of diversity. *Trends in Ecology & Evolution*, **6**: 290–293.
- Moles AT, Bonser SP, Poore AG, *et al.* 2011. Assessing the evidence for latitudinal gradients in plant defence and herbivory. *Functional Ecology*, **25**: 380–388.
- Moore BD, Wallis IR, Palá-paúl J, *et al.* 2004. Antiherbivore chemistry of Eucalyptus: Cues and deterrents for marsupial folivores. *Journal of Chemical Ecology*, **30**: 1743–1769.
- Moreira X, Mooney KA, Rasmann S, *et al.* 2014. Trade-offs between constitutive and induced defences drive geographical and climatic clines in pine chemical defences. *Ecology Letters*, **17**: 537–546.
- Netherer S, Schopf A. 2010. Potential effects of climate change on insect herbivores in European forests: General aspects and the pine processionary moth as specific example. *Forest Ecology and Management*, **259**: 831–838.
- Niklas KJ. 1992. Plant Biomechanics: An Engineering Approach to Plant Form and Function. Chicago: University of Chicago Press.
- Oleksyn J, Karolewski P, Giertych M, *et al.* 1998. Primary and secondary host plants differ in leaf-level photosynthetic response to herbivory: Evidence from *Alnus* and *Betula* grazed by the alder beetle, *Agelastica alni*. *New Phytologist*, **140**: 239–249.
- Pass DM, Foley WJ, Bowden B. 1998. Vertebrate herbivory on Eucalyptus: Identification of specific feeding deterrents for common ringtail possums (*Pseudocheirus peregrinus*) by bioassay-guided fractionation of *Eucalyptus ovata* foliage. *Journal of Chemical Ecology*, **24**: 1513–1527.
- Pearse IS, Hipp AL. 2012. Global patterns of leaf defenses in oak species. *Evolution*, **66**: 2272–2286.
- Peltonen PA, Vapaavuori E, Julkunen-tiitto R. 2005. Accumulation of phenolic compounds in birch leaves is changed by elevated carbon dioxide and ozone. *Global Change Biology*, **11**: 1305–1324.

- Peters KJ, Amsler CD, McClintock JB, *et al.* 2009. Palatability and chemical defenses of sponges from the western Antarctic Peninsula. *Marine Ecology Progress Series*, **385**: 77–85.
- Randriamanana TR, Nybakken L, Lavola A, *et al.* 2014. Sex-related differences in growth and carbon allocation to defence in *Populus tremula* as explained by current plant defence theories. *Tree Physiology*, **34**: 471–487.
- Rosenthal GA, Berenbaum MR. 2012. Herbivores: Their Interactions with Secondary Plant Metabolites: Ecological and Evolutionary Processes. Waltham: Academic Press.
- Roth-nielsick A, Uhl D, Mosbrugger V, *et al.* 2001. Evolution and function of leaf venation architecture: A review. *Annals of Botany*, **87**: 553–566.
- Ruuhola T, Leppänen T, Julkunen-tiitto R, *et al.* 2011. Boron fertilization enhances the induced defense of silver birch. *Journal of Chemical Ecology*, **37**: 460–471.
- Ryan CA. 1990. Protease inhibitors in plants: Genes for improving defenses against insects and pathogens. *Annual Review of Phytopathology*, **28**: 425–449.
- Sack L, Dietrich EM, Streeter CM, *et al.* 2008. Leaf palmate venation and vascular redundancy confer tolerance of hydraulic disruption. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **105**: 1567–1572.
- Sack L, Scoffoni C. 2013. Leaf venation: Structure, function, development, evolution, ecology and applications in the past, present and future. *New Phytologist*, **198**: 983–1000.
- Sanson G, Read J, Aranwela N, *et al.* 2001. Measurement of leaf biomechanical properties in studies of herbivory: Opportunities, problems and procedures. *Austral Ecology*, **26**: 535–546.
- Salgado CS, Pennings SC. 2005. Latitudinal variation in palatability of salt-marsh plants: Are differences constitutive? *Ecology*, **86**: 1571–1579.
- Schemske DW, Mittelbach GG, Cornell HV, *et al.* 2009. Is there a latitudinal gradient in the importance of biotic interactions? *Annual Review of Ecology and Systematics*, **40**: 245–269.
- Schnitzler J, Jungblut TP, Feicht C, *et al.* 1997. UV-B induction of flavonoid biosynthesis in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) seedlings. *Trees*, **11**: 162–168.
- Schultz JC, Baldwin IT. 1982. Oak leaf quality declines in response to defoliation by gypsy moth larvae. *Science*, **217**: 149–151.
- Singh K, Kumar S, Rani A, *et al.* 2009. Phenylalanine ammonia-lyase (PAL) and cinnamate 4-hydroxylase (C₄H) and catechins (flavan-3-ols) accumulation in tea. *Functional & Integrative Genomics*, **9**: 125–134.
- Solar A, Colarić M, Usenik V, *et al.* 2006. Seasonal variations of selected flavonoids, phenolic acids and quinones in annual shoots of common walnut (*Juglans regia* L.). *Plant Science*, **170**: 453–461.
- Spitaler R, Schlörhauser PD, Ellmerer EP, *et al.* 2006. Altitudinal variation of secondary metabolite profiles in flowering heads of *Arnica montana* cv. ARBO. *Phytochemistry*, **67**: 409–417.
- Strauss-debenedetti S, Bazzaz F, Mulkey SS, *et al.* 1996. Tropical Forest Plant Ecophysiology. New York: Springer: 168–182.
- Sullivan JH. 2005. Possible impacts of changes in UV-B radiation on North American trees and forests. *Environmental Pollution*, **137**: 380–389.
- Tscharntke T, Thiessen S, Dolch R, *et al.* 2001. Herbivory, induced resistance, and interplant signal transfer in *Alnus glutinosa*. *Biochemical Systematics and Ecology*, **29**: 1025–1047.
- van Poecke RMP, Dicke M. 2003. Signal transduction downstream of salicylic and jasmonic acid in herbivory-induced parasitoid attraction by *Arabidopsis* is independent of JAR1 and NPR1. *Plant, Cell & Environment*, **26**: 1541–1548.
- War AR, Paulraj MG, Ahmad T, *et al.* 2012. Mechanisms of plant defense against insect herbivores. *Plant Signaling & Behavior*, **7**: 1306–1320.
- Wareing PF, Phillips I. 1981. Growth and Differentiation in Plants. Toronto: Pergamon Press.
- Weiblen GD, Webb CO, Novotny V, *et al.* 2006. Phylogenetic dispersion of host use in a tropical insect herbivore community. *Ecology*, **87**: 62–75.
- Wright DM, Jordan GJ, Lee WG, *et al.* 2010. Do leaves of plants on phosphorus-impooverished soils contain high concentrations of phenolic defence compounds? *Functional Ecology*, **24**: 52–61.
- Woods EC, Hastings AP, Turley NE, *et al.* 2012. Adaptive geographical clines in the growth and defense of a native plant. *Ecological Monographs*, **82**: 149–168.
- Yoshitama K. 2000. Recent advances in secondary metabolism research: Regulation of biosynthesis and physiological functions of flavonoids and some phenolics. *Journal of Plant Research*, **113**: 285–285.

作者简介 王小菲,男,1987 生,博士研究生,主要从事植物生理、树木地理方向的研究。E-mail: daliwxf@163.com
责任编辑 张 敏