

王景顺,吴秋芳,路志芳. 植物次生代谢物与林木抗虫性研究进展[J]. 江苏农业科学,2015,43(8):4-7.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2015.08.002

植物次生代谢物与林木抗虫性研究进展

王景顺,吴秋芳,路志芳

(安阳工学院,河南安阳 455000)

摘要:植物次生代谢物是由植物次生代谢产生的非必需的小分子有机化合物。是植物对环境的一种适应,是在长期进化过程中植物与生物、非生物因素相互作用的结果。本研究对植物次生代谢物质的种类及代谢途径进行论述,介绍了植物次生代谢物质对林木害虫的诱集作用、驱避作用、拒食作用、毒杀作用、生长发育抑制作用、不育作用,以及影响植物次生代谢因素等方面的研究进展,并展望了植物次生物质在林木抗虫性方面的应用前景,以期为全面认识植物次生代谢物质产生途径和机制、促进林木害虫的可持续治理提供理论依据。

关键词:次生代谢;林木抗虫性;化学防御

中图分类号:Q946.8 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2015)08-0004-04

在生物体内,合成生物体必需的化合物如糖类、脂肪酸类、核酸类的代谢叫初生代谢(primary metabolism),利用某些初生代谢产物的原料,在一系列酶的催化作用下,形成一些特殊的化学物质的过程称为次生代谢(secondary metabolism)。植物次生代谢的概念最早于 1891 年由 Kossel 明确提出,是植物在长期演化过程中产生的,次生代谢不同于初生代谢,不是植物光合作用或者呼吸作用过程中所必需的,次生代谢产生的物质也不是植物正常生理反应所产生的,它是一类细胞生命活动或植物生长发育正常运行的非必需的小分子有机化合物,其产生和分布通常有种属、器官、组织以及生长发育时期的特异性^[1]。由于植物次生代谢物质来源广泛、结构复杂,在生态系统中起到重要作用,特别是在植物病虫害防治方面起到了重要作用,对植食性昆虫具有引诱、驱避、毒杀、拒食、不育等作用。近年来,植物次生代谢在林木抗虫性方面备受关注,植物次生代谢物质在林业害虫防治方面发挥了重要作用,加强对植物次生代谢物质研究对促进林木害虫可持续治理、改善生态环境、促进社会可持续发展具有重要意义。

1 植物次生代谢物质的种类及代谢途径

植物次生代谢物质虽然种类繁多,结构多样,但是从生物合成途径可将其分成酚类、类萜、生物碱类、其他次生物质 4 大类。在林木抗虫次生代谢物研究中,对酚类化合物、类萜化合物和生物碱类化合物的研究较为普遍,这些化合物对林木害虫具有重要的防御作用。目前,已知的次生物质种类已超过了 40 万种。酚类是芳香族环上的氢原子被羟基或功能衍生物取代后生成的化合物,以糖苷或糖脂状态积存于液泡中,广泛分布于植物体内,是植物的重要次生物质之一。高等植物芳香族化合物的合成途径主要有 2 条:一是莽草酸途径;二

是乙酸—丙二酸途径,用于合成黄烷衍生物的芳香族环 A。

类萜或称萜烯类化合物,是一类重要的抗虫物质,由异戊二烯为单元组成。萜烯类化合物是由乙酸 CoA 经甲羟戊酸和异戊二烯焦磷酸(IPP)转变而来,对多种害虫具有驱避、拒食、胃毒、触杀等生理活性;萜烯类化合物与蛋白质作用形成复合物,进而降低害虫消化能力,或与消化酶作用而导致消化酶活性丧失。

生物碱是自然界一大类含氮的碱性有机化合物,广泛存在于植物体内,大多数生物碱均有复杂的环状结构。生物碱主要由色氨酸、酪氨酸、苯丙氨酸、赖氨酸、精氨酸等前体物质不断地转化为高度特异性的生物碱代谢底物,是一大类具有防御功能的次生代谢物质,种类繁多,并且对昆虫具有毒杀、拒食、驱避、抑制生长发育、不育、抗虫、引诱等多种生物活性。目前,已发现对昆虫有驱避作用、含生物碱的植物就有 82 种^[2]。

2 植物次生代谢物质与林木的抗虫性

林木抗虫性是林木与害虫间的一种作用状态,是由遗传决定,以林木生物物理、生物化学因子为基础,对昆虫行为和生物化学产生负面影响,且可诱导和利用的防御体系。植物次生性物质对昆虫具有化学防御作用,对植食性昆虫具有引诱、驱避、毒杀、拒食、不育等作用。

2.1 诱集作用

植物产生的某些次生化合物对昆虫的取食或产卵具有诱集或刺激作用。李菁等研究报道,受害兴安落叶松(*Larix gmelinii*)枝叶释放出的以萜烯为主要成分的挥发性物质复配后对舞毒蛾(*Lymantria dispar*)成虫具有良好的引诱效果^[3];复叶槭(*Acer negundo*)对防护林光肩星天牛(*Anoplophora glabripennis*)成虫具有较强的诱集作用,自然情况下,诱集距离至少可达 240 m,在 100 m 范围内诱集率至少可达 66%^[4]。单萜类植物挥发物 α -蒎烯和月桂烯直接喷施落叶松苗对落叶松毛虫(*Dendrolimus superans*)雌成虫产卵有显著引诱作用^[5]。

2.2 驱避作用

植物含有的某些特殊次生代谢物质对昆虫具有驱避作

收稿日期:2015-02-11

基金项目:河南省教育厅自然科学研究重点项目(编号:13A210010)、安阳工院校基金(编号:YJJ2014006)。

作者简介:王景顺(1971—),男,河南安阳人,博士研究生,副教授,主要从事重大农林有害生物预警。E-mail:aywjs8@163.com。

用,能影响昆虫取食过程中对寄主的识别、定位并干扰昆虫在寄主上栖息、产卵。糖槭(*Acer saccharum*)的总酚含量低是天牛取食的首选对象,总酚含量高时,天牛不喜欢取食^[5]。单萜类植物挥发物茛烯直接喷施落叶松苗对落叶松毛虫雌成虫产卵有显著驱避作用^[6]。左彤彤等研究发现,不同品系杨树咖啡酸、肉桂酸、丁香酸对青杨脊虎天牛(*Xylotrechus rusticus*)的驱避效果明显^[7]。槐果碱、苦参碱、苦豆碱、总碱对柳蓝叶甲(*Plagioderma versicolora*)成虫产卵抑制率分别为 61.2%、61.3%、46.3%、53.2%^[8]。珍珠柴(*Salsola passerina*)的丙酮提取物和乙酸乙酯提取物,草乌、大黄、苦参、印楝素、博落回、苦楝、天南星、大戟、狼毒 9 种植物的乙醇提取物对美国白蛾成虫的产卵有明显的驱避作用^[9-10]。臭椿(*Ailanthus altissima*)、苦楝(*Melia azedarach*)、吴茱萸(*Evodia rutaecarpa*)、接骨木(*Sambucus williamsii*)、花椒(*Zanthoxylum bungeanum*)等含有的挥发性气味或有毒物质驱避和抵御了光肩星天牛和黄斑星天牛的入侵,但没有明显的强力保护其他树种的作用^[11]。秦锡祥等研究表明,抗光肩星天牛的杨树品种树皮浸提液抑制了光肩星天牛卵的孵化^[12-13],抗马尾松毛虫树种的针叶中的 β -蒎烯酸可使成虫不飞往产卵,同时使幼虫厌食^[14]。

2.3 拒食作用

植物产生的很多代谢次生物质能影响昆虫的取食和消化吸收,有关生物碱对林木昆虫的拒食作用研究较多,1934 年就有人报道,雷公藤根粉对苹果尺蛾等多种昆虫有强拒食活性。杨振德等研究表明,苦豆子生物碱总碱及其单体对柳蓝叶甲具有较强的拒食作用,且随着浓度的升高拒食作用增强^[8]。槐定碱和氧化苦参碱对马尾松毛虫的有较强的拒食活性^[15]。菊科千里光属植物中所含千里光生物碱对桃蚜有强拒食作用^[16]。智利产植物 *Heliotropium megalanthum* 地上茎叶中的生物碱以及芦竹碱、咖啡碱、茶碱等均对昆虫有拒食活性^[17]。苦草生物碱对分月扇舟蛾 3~5 龄幼虫均具很强的拒食活性^[18]。徐汉虹曾统计含生物碱的 508 种杀虫植物中有 153 种对昆虫有拒食作用^[19]。吴伟等研究发现壬酸对华山松木蠹象成虫有明显的拒食作用^[20]。Davidson 等研究 2 种藓类,卵叶青藓(*Brachythecium rutabulum*)和提灯藓(*Mnium hornum*)的酚类化合物组成,发现了枝内的 protocatechuic 和五倍子酸对刺蛾科昆虫有拒食作用^[21]。还有研究发现,抗马尾松毛虫树种的针叶中的 β -蒎烯酸可使幼虫拒食^[22]。

2.4 毒杀作用

植物次生代谢物质对昆虫具有毒杀作用,有些表现为触杀作用,有些表现为胃毒作用,有些兼具触杀和胃毒作用。草乌、苦楝果乙醇提取物和印楝素乙醇溶液对美国白蛾幼虫具有很高的触杀作用^[10]。鱼藤酮和虫菊·苦参碱、桉油精、氧苦·内酯植物源杀虫剂对舞毒蛾 3 龄幼虫均具有胃毒和触杀 2 种作用^[23]。喜树碱、三尖杉酯碱对马尾松毛虫卵还有一定的毒杀作用^[24]。

2.5 生长发育抑制作用

在昆虫取食植物次生代谢物质后,生长发育延缓、卵不能正常孵化,幼虫不能正常化蛹或化为畸形蛹,或虽可化蛹但不能羽化,或形成畸形成虫。苦楝果的乙酸乙酯提取物和乙醇提取物对美国白蛾幼虫均有生长抑制作用,在 5.00 mg/mL

浓度下处理 48 h,乙酸乙酯提取物对美国白蛾幼虫的生长抑制率达 83.55%,乙醇提取物的生长抑制率达 100%。草乌的乙酸乙酯提取物抑制率达到 83.55%,而草乌乙醇提取物对幼虫生长抑制率达到 100%^[10]。苦草生物碱总碱对分月扇舟蛾幼虫的生长和食物利用有明显的抑制作用^[25]。取食含有单宁酸、绿原酸的人工饲料的舞毒蛾幼虫不能完成正常的生长发育,幼虫瘦小,体质量分别比对照降低约 75.0%、67.2%,历期延长 2~4 倍,蜕皮受阻,至 4 龄时全部死亡,取食含丁香酸或水杨酸饲料的幼虫可幸存至蛹和成虫,雌性蛹质量比对照显著增加,但产卵量和卵受精率均显著降低^[26]。外源茉莉酸甲酯诱导使蒙古扁桃叶片内黄酮、单宁酸、木质素含量显著增加,取食茉莉酸甲酯处理的蒙古扁桃叶片的黄褐天幕毛虫,生长发育受到抑制、食物利用率降低、死亡率增高^[27]。

2.6 不育作用

植物还能产生抑制细胞分裂、促使细胞衰老和杀死生殖细胞的次生物质。喜树碱、三尖杉酯碱能导致马尾松毛虫不育^[28],长春花碱(vinblastine)、长春新碱(vincristine)、天芥菜碱(supinine)、单猪屎豆碱(monocroctaline)等对昆虫均有不同程度的不育作用^[24]。

3 影响植物次生代谢的因素

植物的次生代谢是植物在长期进化中与环境(生物的和非生物的)相互作用的结果,次生代谢产物在植物提高自身保护和生存竞争能力、协调与环境关系上充当着重要的角色,其产生和变化比初生代谢产物与环境有着更强的相关性和对应性^[29-34]。

3.1 害虫取食诱导影响次生代谢

林木被害虫取食后,产生应激的次生物质,使林木中某些防御性次生物质的水平在短时间内提高,毒害害虫或引诱害虫的天敌。锥栗对栗瘿蜂取食危害具有诱导抗性反应,单宁含量的变化对于防御栗瘿蜂有着明显的作用。4~5 月的前期受害阶段,单宁含量最先处于较高的水平,随着栗瘿蜂的取食危害,其含量逐渐下降;4~5 月幼虫取食阶段,叶片中总酚含量持续上升^[35]。白桦被咀嚼式昆虫与潜叶性昆虫危害后,包括单宁在内酚类物质的含量均有所升高,受害虫刺激产生的再生新叶比原来老叶的酚类化合物含量要高^[36]。

3.2 机械损伤诱导林木抗虫性

植物遭到机械损伤后,会释放出一系列挥发性物质,这些物质有的起到驱避害虫的直接防御作用,有的可作为间接防御物质用来招引害虫的天敌。植物受害后总酚含量增加,酚含量高低与某些植食性昆虫数量呈明显的负相关。油松受害后,针叶内单宁含量比对照增加 22.6%^[37-38],兴安落叶松受损后其叶内单宁含量呈显著增加的趋势^[39],北美云杉(*Picea sitchensis*)和多叶羽扇豆(*Lupinus polyphyllus*)在受到伤害后分别增加了创伤树脂和生物碱的含量^[40-41]。

3.3 逆境胁迫影响次生代谢

低温、干旱、光照不适、CO₂ 浓度升高、紫外辐射、环境污染等逆境胁迫显著影响次生代谢,促进或抑制了次生物质的合成,使林木组织内的次生物质含量发生变化,进而影响林木的抗虫性。林木经过长期的自然选择进化,次生代谢物质对环境表现出了一定的适应特征^[42]。在逆境胁迫下,通常次生

代谢物质合成会增加,并增加细胞结构的氧化性损伤^[43]。在干旱胁迫下,植物组织中次生代谢产物的浓度常常上升,包括氰苷及其他硫化物、萜类化合物、生物碱、单宁、有机酸等。而且干旱对次生化合物含量的影响通常与干旱胁迫的程度、发生时间的长短有关。短时间干旱胁迫可使次生代谢物质成分的含量增加,但长时间胁迫,可使次生代谢物质成分的含量降低。在受到中度干旱胁迫的针叶树中,低分子量萜类化合物的浓度升高,同时树脂酸和单萜的组成发生变化。橡胶受到严重干旱胁迫后橡胶浆汁的流速和产量均下降^[44]。干旱胁迫导致喜树(*Camptotheca acuminata*)叶片中喜树碱的含量增加^[45],光照度、光质、日照长短都对植物次生代谢有影响。林中植物上部阳生叶比下部阴生叶中酚类物质含量要高,非洲热带雨林植物中的酚含量与光照度呈正相关。在低光照大棚中生长的欧洲赤松(*Pinus sylvestris*)树脂油和单萜类物质含量也较低^[44]。遮光条件下 *Adenostyles alpina* 叶片中的生物碱和一种倍半萜(cacalol-trimer)的含量增加,而其他倍半萜的浓度降低^[46]。红光成分增加提高了高山红景天根中的红景天苷含量^[47],而蓝光成分增加则提高喜树叶片中的喜树碱含量^[48]。伴随着大气中 CO₂ 浓度的升高,落叶树叶片中单宁的浓度升高^[49],CO₂ 浓度倍增条件下,垂枝桦(*Betula pendula*)幼苗的类黄酮、原花青素的浓度^[50]和欧洲赤松体内 α -蒎烯的浓度^[51]均提高。中波紫外辐射(UV-B, 280~320 nm)诱导紫外吸收物质含量增加的现象出现在不同类型的植物中,如欧洲云杉(*Picea abies*)、垂枝桦等^[52-53],环境污染可导致植物次生代谢产物的组成和含量发生变化,在重金属及 SO₂ 污染下,受污染程度最重的毛枝桦(*Betula pubescens*)中低分子量酚的含量最高,总酚含量(单个酚化合物总和)比对照区的高 20%^[54]。也有研究表明,SO₂ 污染使垂枝桦和 *Betula resinifera* 的几种具有抗氧化和防御作用的酚类物质如杨梅苷、(+)-儿茶酚、3,4-二羟基丙酰和原花色素的量减少^[55]。

4 讨论

中国是森林病虫害发生最严重的国家之一,如松树的松材线虫、杨树的食叶性害虫、杨小舟蛾、分月扇舟蛾、杨扇舟蛾、各种金龟子、叶甲等,国槐的绣色粒肩天牛往往会造成林木的毁灭性危害。近年来,某些地区为了进行生态建设,大量引进了外来绿化树种,致使大量外来生物入侵(如杨树美国白蛾、女贞潜叶跳甲、重阳木棉斑蛾、合欢羞木虱等),使得林木新病虫害的种类不断增加,对林木构成了更大的威胁。目前,这些病虫害主要依赖化学药剂进行防控,化学农药的大量使用不仅影响了生物多样性,增强害虫抗药性,杀伤了害虫天敌,污染了生态环境,对人类健康也带来了严重威胁。因此,探索高效、绿色、可持续控制的林木病虫害防治新途径势在必行。

林木体内可以产生大量次生代谢物质,很多次生代谢物质是重要的抗虫物质,其中萜烯类化合物、黄酮类化合物、生物碱类化合物等对天牛、美国白蛾、杨树食叶性害虫等多种害虫具有杀虫活性。研究次生代谢物的杀虫活性,增强植物体内次生物质代谢、提高植物组织内次生抗虫活性物质的含量,是控制植物病虫害发生的有效途径。为了达到可持续控制植物病虫害的目的,笔者认为应该加强以下 4 个方面的研究:(1)继续研究不同林木种类次生代谢物的种类和抗虫活性。

林木种类多,种植环境复杂,深入研究不同植物种类产生的次生代谢物以及对不同害虫的抗虫活性,特别是对害虫的抗虫活性程度,将有助于获得稳定、高效的植物源杀虫剂。(2)进一步明确次生代谢物质的抗虫活性和代谢途径。在原有研究工作的基础上,全面探讨多酚类、萜烯类、生物碱、单宁等次生代谢物质在基因组学和代谢组学的基础上在植物生长过程中所起的作用、代谢途径及调控,将有助于进一步拓展植物抗性应用。(3)进一步研究明确逆境对次生物质代谢及其抗虫性的影响。植物次生代谢是植物长期适应环境的结果,其产物可以提高植物自身保护和生存竞争能力,深入研究环境胁迫对次生代谢物质代谢水平的影响及其机理,将有助于提高次生代谢物质防治林木害虫的效果。(4)通过转化目的基因,调控植物次生代谢的途径。利用转基因生物技术,将外源基因导入林木体内影响其次生代谢,从而抑制林木害虫的发生,为有效地调控植物的次生代谢提供了可能,将有助于提高植物对害虫的抗性。

参考文献:

- [1] 王琦,董合忠. 棉花次生代谢物质及其抗虫活性研究进展[J]. 棉花学报, 2013, 25(6): 557-563.
- [2] 赵博光. 双稠萜啉类生物碱分子结构与杀线活性间关系[J]. 林业科学, 1998, 34(5): 61-68.
- [3] 李菁,骆有庆,石娟,等. 利用植物源引诱剂监测与控制舞毒蛾[J]. 北京林业大学学报, 2011, 33(4): 85-90.
- [4] 温俊宝,骆有庆,岳金明,等. 复叶槭对防护林光肩星天牛诱集作用初报[J]. 森林病虫通讯, 1999(4): 17-20.
- [5] 林健,刘文波,孟昭军,等. 落叶松单萜类挥发物微胶囊缓释剂对落叶松毛虫寄生选择行为的影响[J]. 北京林业大学学报, 2014, 36(3): 42-47.
- [6] 周志军,王洪梅,郭树平. 柳树总酚含量与光肩星天牛危害的关系[J]. 中国林副特产, 2012(6): 15-17.
- [7] 左彤彤,迟德富,王牧原,等. 不同品系杨树酚酸类物质对青杨脊虎天牛的驱避作用[J]. 植物保护学报, 2008, 35(2): 160-164.
- [8] 杨振德,赵博光. 苦豆子生物碱对柳蓝叶甲产卵行为的影响[J]. 林业科学, 2013, 49(1): 152-160.
- [9] 杨曼,刘强. 珍珠柴提取物对美国白蛾的拒食和产卵忌避作用[J]. 徐州师范大学学报:自然科学版, 2012, 30(2): 60-64, 78.
- [10] 苏红霞. 植物提取物对美国白蛾产卵、取食和生长发育的影响[D]. 保定:河北农业大学, 2008.
- [11] 杨雪彦,周嘉熹,白耀宇,等. 两种星天牛成虫对树种的选择试验[J]. 陕西林业科技, 1996(4): 6-11.
- [12] 秦锡祥. 抗光肩星天牛杨树品种的研究[J]. 林业科学研究, 1993, 6(专刊): 42-45.
- [13] 周章义. 林业措施控制光肩星天牛灾害的研究[J]. 林业科学研究, 1993, 6(专刊): 109-113.
- [14] 马尾松抗松毛虫抗性研究组. 马尾松抗松毛虫植株的抗性机制研究[J]. 林业科学, 1990, 26(2): 133-141.
- [15] 赵博光. 六种植物提取物对马尾松毛虫的抑食作用及毒性[J]. 南京林业大学学报, 1994, 32(2): 73-78.
- [16] Reina M, Gonzalez-Coloma A, Gutierrez C, et al. Defensive chemistry of *Senecio miser*[J]. Journal of Natural Products, 2001, 64(1): 6-11.

- [17] Salem I M. Indole alkaloids from weed plants having aphicidal and deterency effects against *Rhopalosiphum maidis* Fitch (Aphididae) [J]. Mededelingen van de Faculteit Landbouwwetenschappen, Rijksuniversiteit Gent, 1991, 56(3): 1197 – 1201.
- [18] 杨振德, 朱麟, 赵博光, 等. 苦豆草生物碱对分月扇舟蛾的取食、生长和繁殖的抑制作用[J]. 林业科学, 2005, 41(4): 106 – 111.
- [19] 徐汉虹. 杀虫植物与植物性杀虫剂[M]. 北京: 中国农业出版社, 2001.
- [20] 吴伟, 代艳梅, 刘德波, 等. 5 种有机酸对华山松木蠹象的拒食作用[J]. 东北林业大学学报, 2009, 37(9): 99 – 101.
- [21] Davidson A J, Harboranne J B, Longton R E. Identification of hydroxycinnamic and phenolic acid in *Mnium hornum* and *Brachythecium rutabulum* and their possible role in the protection against herbivory[J]. Journ Hatt Bot Lab, 1989, 67: 415 – 421.
- [22] 马尾松抗松毛虫抗性研究组. 马尾松抗松毛虫植株的抗性机制研究[J]. 林业科学, 1990, 26(2): 133 – 141.
- [23] 丁吉同, 唐桦, 阿地力·沙塔尔, 等. 4 种植物源杀虫剂对亚洲型舞毒蛾幼虫的毒性与拒食作用[J]. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2013, 37(4): 80 – 84.
- [24] 周琳. 植物生物碱的杀虫作用及应用[J]. 河南林业科技, 2007, 27(1): 32 – 36.
- [25] 杨振德. 柳蓝叶甲和分月扇舟蛾的生物学特性及其对苦豆草生物碱的行为反应[D]. 南京: 南京林业大学, 2004.
- [26] 王晓丽, 王予彤, 段立清, 等. 四种植物酚类物质对舞毒蛾生长发育及繁殖的影响[J]. 昆虫学报, 2014, 57(7): 831 – 836.
- [27] 方海涛. 蒙古扁桃对外源 MeJA 的诱导抗性反应及其对黄褐天幕毛虫的影响[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2013.
- [28] 湖南省林业科学研究所. 应用植物碱防治马尾松毛虫的初步探讨[J]. 昆虫学报, 1978, 21(1): 108 – 112.
- [29] Shao H B, Chu L Y, Jaleel C A, et al. Understanding water deficit stress – induced changes in the basic metabolism of higher plants biotechnologically and sustainably improving agriculture and the eco – environment in arid regions of the globe[J]. Crit Rev Biotechnol, 2009, 29(2): 131 – 151.
- [30] Shao H B, Chu L Y, Lu Z H, et al. Primary antioxidant free radical scavenging and redox signaling pathways in higher plant cells[J]. International Journal of Biological Sciences, 2008, 4(1): 8 – 14.
- [31] Shao H B, Chu L Y, Jaleel C A, et al. Water – deficit stress – induced anatomical changes in higher plants[J]. Comptes Rendus Biologies, 2008, 331: 215 – 225.
- [32] Shao H B, Chu L Y, Shao M G. Calcium as a versatile plant signal transducer under soil water stress[J]. BioEssays, 2008, 30(7): 634 – 641.
- [33] 阎秀峰, 王洋, 李一蒙. 植物次生代谢及其与环境的关系[J]. 生态学报, 2007, 27(6): 2554 – 2562.
- [34] 张建锋, 张旭东, 周金星, 等. 世界盐碱地资源及其改良利用的基本措施[J]. 水土保持研究, 2005, 12(6): 32 – 34, 111.
- [35] 杨勇. 栗瘿蜂为害与锥栗次生物质动态变化规律的研究[D]. 福州: 福建农林大学, 2005.
- [36] Roland J, Myers J H. Improved insect performance from host – plant defoliation winter moth on oak and apple[J]. Ecological Entomology, 1987, 12(4): 409 – 414.
- [37] 王爱清. 枸杞对枸杞蚜为害的诱导反应初探[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2009.
- [38] 徐伟. 兴安落叶松诱导抗性研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2006.
- [39] 袁红娥, 严善春, 佟丽丽. 剪叶损伤与昆虫取食对兴安落叶松针叶中缩合单宁诱导作用的差异[J]. 生态学报, 2009, 29(3): 1415 – 1420.
- [40] Miller B, Madilao L L, Ralph S, et al. 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* [J]. Plant Physiology, 2005, 137(1): 369 – 382.
- [41] Wink M. Wounding – induced increase of quinolizidine alkaloid accumulation in lupin leaves[J]. Zeitsch Naturforsch, 1983, 38: 905 – 909.
- [42] Micheal W. Evolution of secondary metabolites from an ecological and molecular phylogenetic perspective[J]. Phytochemistry, 2003, 64(1): 3 – 19.
- [43] Buchan B, Gruissem W, Jones R. Biochemistry and molecular biology of plants[M]. Maryland: Am Soc Plant Physiol, 2000: 610 – 628.
- [44] Li J Q, Jin Y J. The effect of environmental factors on the allelochemicals of plants[J]. Hebei Journal of Forestry and Orchard Research, 1999, 14: 285 – 292.
- [45] Liu Z J. Drought – induced in vivo synthesis of camptothecin in *Camptotheca acuminata* seedlings [J]. Physiologia Plantarum, 2000, 110: 483 – 488.
- [46] Haegele B F, Rowell – Rahier R. Genetic and environmental – based variability in secondary metabolite leaf content of *Adenostyles alliariae* and *A. alpina* (Asteraceae). A test of the resource availability hypothesis[J]. Oikos, 1999, 85: 234 – 246.
- [47] Yan X F, Wang Y, Shang X H, et al. Effects of field light intensity and quality on biomass and salidroside content in roots of *Rhodiola sachalinensis* [J]. Acta Ecologica Sinica, 2004, 24: 674 – 679.
- [48] Dai S J, Wang Y, Yan X F, et al. effects of color films on growth and camptothecin content in leaves of camptotheca acuminata seedlings[J]. Acta Ecologica Sinica, 2004, 24: 869 – 875.
- [49] Kinney K K, Lindroth R L, Jung S M, et al. Effects of CO₂ and NO₃⁻ availability on deciduous trees: phytochemistry and insect performance[J]. Ecology, 1997, 78: 215 – 230.
- [50] Lavola A, Julkunen – Tiitto R. The effect of elevated carbon dioxide and fertilization on primary and secondary metabolites in birch, *Betula pendula* (Roth) [J]. Oecologia, 1994, 99: 315 – 321.
- [51] Heyworth C J, Iason R, Temperton V, et al. The effect of elevated CO₂ concentration and nutrient supply on carbon – based plant secondary metabolites in *Pinus sylvestris* [J]. Oecologia, 1998, 115: 344 – 350.
- [52] Yao Y A, Zu Y Q, Li Y. Ultraviolet B radiation and the secondary metabolism of phenol in plant [J]. Plant Physiology Communications, 2003, 39: 179 – 184.
- [53] 薛惠君, 岳明. UV – B 辐射增强对陆地植物次生代谢的影响[J]. 西北植物学报, 2004, 24(6): 1131 – 1137.
- [54] Lõpõnen J, Koricheva J, Haukioja E, et al. Low molecular mass phenolics in foliage of *Betula pubescens* Ehrh. in relation to aerial pollution[J]. Chemosphere, 1997, 34: 687 – 697.
- [55] Lavola A. Soluble carbohydrates and secondary phytochemicals in *Betula* as affected by SO₂ – pollution [J]. Water Air and Soil Pollution, 1998, 107: 25 – 34.