



Universiteit
Leiden
The Netherlands

Pyrrolizidine alkaloid variation in *Jacobaea* hybrids : influence on resistance against generalist and specialist insect herbivores

Cheng, D.

Citation

Cheng, D. (2012, April 18). *Pyrrolizidine alkaloid variation in *Jacobaea* hybrids : influence on resistance against generalist and specialist insect herbivores*. Retrieved from <https://hdl.handle.net/1887/18695>

Version: Not Applicable (or Unknown)

License: [Leiden University Non-exclusive license](#)

Downloaded from: <https://hdl.handle.net/1887/18695>

Note: To cite this publication please use the final published version (if applicable).

Cover Page



Universiteit Leiden



The handle <http://hdl.handle.net/1887/18695> holds various files of this Leiden University dissertation.

Author: Cheng, Dandan

Title: Pyrrolizidine alkaloid variation in *Jacobaea* hybrids : influence on resistance against generalist and specialist insect herbivores

Date: 2012-04-18

摘要

植物能产生大量的次生代谢物，如苷，皂甙，鞣质，生物碱，挥发油和有机酸等 (Fraenkel , 1959)。植物次生代谢物的总数估计超过 500,000 (Hadacek, 2002)。植物次生代谢物多样性的进化，也就是其多样性产生和存在的理由，是生物学中众多悬而未决的问题之一，很多理论和假说试图从不同的角度来做出解释(see Hadacek, 2002; Hadacek et al, 2011 and the references there in)。例如，下列 4 种假说是从次生代谢物在植物-植食性动物关系框架内来解释次生代谢物多样性的进化。

选择中性假说：Firn and Jones (2003) 提出“筛选假说”，认为大部分次生代谢物对植物来说没有特别的功能，不会对植物的适合度产生明显的益处或者坏处。但是，次生代谢物多样性的存在增大了植物产生有活性的化合物的可能性，因此被保留下来。

“军备竞赛”假说：这种假说认为次生代谢物多样性是植物和植食性动物之间军备竞赛的结果。在进化的过程中，新产生出来的次生代谢物对昆虫有更强的毒性，但是昆虫经过选择进化后可以适应这些次生代谢物，于是植物又产生新的次生代谢物。这样循环不止的过程最终产生了次生代谢物的高度多样性(Ehrlich and Raven, 1964)。按照这种假说的表述，结构相似的次生代谢物对植食性昆虫的作用可以是不一样的，进化上新出现的次生代谢物应该比早出现的次生代谢物具有更强的抗虫性 (Berenbaum and Feeny, 1981; Miller and Feeny, 1983)。然而，这样的趋势对于专食性昆虫来说并不明显。因为专食性昆虫很快地适应了在其特异性寄主中产生的新的毒性更强的次生代谢物 (Cornell and Hawkins, 2003)。

协同效应假说：次生代谢物对植食性动物的作用具有协同性，次生代谢物混合物比单独的次生代谢物作用更强，次生代谢物多样性对植物的适合度是有利的(Berenbaum et al, 1991; Dyer et al, 2003; Macel et al, 2005)。

差别效应假说：次生代谢物多样性是植物对来自多种不同植食性动物选择压力的反应。结构相似的次生代谢物对不同的植食性动物的抗性是不一样的。因此，多种次生代谢物的混合物可以抵抗多种植食性动物 (Mithen et al, 1995; Juenger and Bergelson, 1998; Juenger and Bergelson, 2000; Macel et al, 2005)。

吡咯里西啶生物碱(pyrrolizidine alkaloids , PA)是一类介导植物-植食性动物相互作用的代谢物, PA 帮助植物抵御动物的取食(Hartmann, 1999; Macel, 2011)。到目前为止，人们从 6000 多种植物中检测和鉴定到的 PA 有 400 多种(Chou & Fu, 2006)。这 6000 多种植物占了种子植物总数的 3%，分属于 13 个科(Smith & Culvenor, 1981)。超过 95% 含有 PA 的植物来自于菊科 (泽兰族和千里光族)、豆科 (野百合属)、紫草科和兰科 (羊耳蒜属) (Hartmann & Witte, 1995)。

对于 PA 多样性的进化，目前还没有满意的解释。用 PA 做体外实验证明结构不同的 PA 对

不同植食性昆虫的毒性是不一样的，而且不同的 PA 对某些昆虫的作用具有协同性(Macel et al, 2005)。在这篇论文里，我选择 *Jacobaea* (syn. *Senecio*) 植物中的 PA 作为研究对象来探讨昆虫是否是 PA 多样性进化的驱动因素。我研究的植物不是从自然种群中随机挑选的而是来自一个 *Jacobaea* 杂交 F2 家系。因为 F2 代是分离群体，相对来说，在次生代谢物表达和抗虫性方面的变异更大。作为研究系统的杂交家系来源与两个亲本 (*Jacobaea aquatica*, *Jacobaea vulgaris*) 之间的人工杂交。整个家系包括：2 个亲本、两个 F1 代、100 多个 F2 代个体。

除第 1 章的文献综述，最后一章的总结，本论文用 6 章((Chapter 2-6))报告了相关的实验结果。这 6 章可以分为两个部分：第一部分(Chapter 2-3)重点描述 PA 在所研究植物中的变异；第二部分(Chapter 4-6)描述植物中的 PA 与植物对 3 种不同昆虫的抗性。

第 2 章描述了 PA 测定、分析的结果。在所研究的杂种植物中，一共检测到 37 中 PA，这些 PA 可以分为 4 组：senecionine, jacobine, erucifoline 和 otosenine 组。与预想的一样，在杂种家系中，PA 的表达表现出超亲和独立分离的特征。PA 表达的另一个特征是：在上述 4 个组内，PA 的浓度表现出很高的相关性；而在组间，相关性很低。第 3 章描述的实验结果表明，jacobine-组的 PA 比其他组的 PA 有更多的自由基形式，而其他的 PA 主要以氮氧化物形式存在。而且这两种形式的比例不但跟 PA 相关，也跟植物的基因型相关。

第 3 章描述了 *Jacobaea vulgaris* 的专食性昆虫朱砂夜蛾(cinnabar moth, *Tyria jacobaeae*) 在 40 个 F2 代基因型植物上的产卵实验。实验结果表明，朱砂夜蛾在每个基因型植物上都有产卵，这说明受试植物中的 PA 对朱砂夜蛾没有产卵趋避性，朱砂夜蛾对所有 PA 都有较好的适应性。但是朱砂夜蛾对产卵寄主植物是有选择性的，植物中自由基形式的 jacobine 组 PA 浓度越高，植物叶片背面朱砂夜蛾的卵和卵块就越多。

第 5 章报告了杂交家系中的植物对普适性昆虫西花蓟马(western flower thrips, *Frankliniella occidentalis*)的抗虫性和其含有的 PA 之间的关系。实验结果表明西花蓟马对植物取食造成的伤害面积与植物所含有的 jacobine 组 PA (包括自由基和氮氧化物两种形式) 浓度成反比。第 6 章报告杂交家系中的植物对普适性昆虫三裂叶斑潜蝇(American serpentine leafminer, *Liriomyza trifolii*)的抗虫性和其含有的 PA 之间的关系。实验结果表明植物体中寄生的三裂叶斑潜蝇的蛹的数目与植物的 otosenine 组 PA 浓度成反比。第 5-6 章的结果表明 *Jacobaea* 杂交植物的抗虫性与 PA 相关，但不同的 PA 对不同的植食性动物的抗性是不一样的。

综合第 3-6 章的实验结果表明有多种 PA(37 中的 10 种)PA 与 *Jacobaea* 杂交植物的抗虫性相关，而且 PA 间的抗虫作用具有协同性。这与植物代谢物多样性中性选择假说不符，但支持了其他 3 种假说 (表 1)。本论文的实验也为普食性-专食性困境理论提供了支持 (Generalist-Specialist Dilemma, van der Meijden, 1996)。该理论认为，植物中质量型防御化学

物质 (如 PA) 对普食性昆虫有抗性却吸引专食性昆虫，所以普食性昆虫和专食性昆虫在植物次生代谢物进化中的作用是不一样的。

表 1 *Jacobaea* F2 杂种植物中吡咯里西啶生物碱浓度和 3 种植食性昆虫抗性关系。3 种受试昆虫分别为:朱砂夜蛾(*Tyria jacobaeae*)、西花蓟马(*Frankliniella occidentalis*)、三裂叶斑潜蝇 (*Liriomyza trifolii*)。表中数据来源为植物基因型的平均值。表中数字为 Pearson 相关性分析中的 r 值。

昆虫		朱砂夜蛾 (卵块数目, N=40)	西花蓟马 (取食损伤面积, N=98)	三裂叶斑潜蝇 (蛹数 目/植物个体大小, N=90)
PA 浓度	总 PA (自由基)	0.47 **	-0.32 **	-0.08 ^{ns}
	总 PA (氮氧化物)	0.13 ^{ns}	-0.28 **	-0.05 ^{ns}
	Senecionine 组 PA	-0.06 ^{ns}	-0.18 ^{ns}	-0.16 ^{ns}
	Jacobine 组 PA (自由基)	0.47 **	-0.30 **	0.09 ^{ns}
	Jacobine 组 PA (氮氧化物)	0.13 ^{ns}	-0.34 ***	0.08 ^{ns}
	Erucifoline 组 PA	-0.06 ^{ns}	-0.16 ^{ns}	0.24 *
	Otosenine 组 PA	0.19 ^{ns}	0.03 ^{ns}	-0.33 ***
假说	中性选择假说	-	-	-
	军备竞赛理论	+	+	+
	协同效应假说	+	-	?
	差别效应假说	+	+	+

显著性: ns; * P: 0.01-0.05; ** P: 0.001-0.01; *** P: < 0.001.

+, -: 实验结果支持/不支持某种假说; ?: 实验结果没有明显的证据支持/不支持某种假说。

