植物保护学报 Journal of Plant Protection，2024，51(6)：1259−1267　　DOI：10.13802/j.cnki.zwbhxb.2024.2024053

脱落酸信号途径在调控植物抗虫反应中的作用与机理

郭景然　娄永根*

（浙江大学农业与生物技术学院，昆虫科学研究所，水稻生物学国家重点实验室，
农业农村部作物病虫分子生物学重点实验室，杭州 310058）

摘要：脱落酸（abscisic acid，ABA）是一种具有倍半萜烯结构的植物激素，在调控植物种子萌发、细胞生长、叶片脱落以及抵御生物与非生物逆境等重要生理过程中发挥着重要作用。该文在介绍ABA生物合成、分解代谢与信号转导的基础上，重点概括ABA信号途径在调控植物对植食性昆虫物理和化学防御中的作用及其机理，并指出今后的研究方向，为进一步揭示ABA信号途径在调控植物抗虫性的作用和机理提供参考。

关键词：脱落酸；植物与植食性昆虫互作关系；物理防御；化学防御

Role of the abscisic acid-signaling pathway in plant defenses against insect herbivores and the underlying mechanisms

Guo Jingran　Lou Yonggen*

（Key Laboratory of Molecular Biology of Crop Pathogens and Insects, Ministry of Agriculture and Rural Affairs;
State Key Laboratory of Rice Biology, Institute of Insect Sciences, College of Agriculture and Biotechnology,
Zhejiang University, Hangzhou 310058, Zhejiang Province, China）

Abstract: Abscisic acid (ABA) is a plant hormone with sesquiterpene structure, which plays a vital role in regulating important physiological processes such as seed germination, cell growth, leaf shedding, and resistance to biotic and abiotic stresses. In this review, we summarize the recent advances in researches on the biosynthesis and catabolism of ABA and its signaling pathway. Moreover, we have reviewed the role of the ABA-signaling pathway in regulating physical and chemical defenses in plants against insect herbivores and the underlying mechanisms. In addition, we point out the future research directions in this area. We hope that this review will provide a basis for further revealing the role and mechanism of ABA signaling pathway in regulating plant resistance to insect herbivores.

Key words: abscisic acid; plant-herbivore relationship; physical defence; chemical defence

脱落酸（abscisic acid，ABA）是一种具有倍半萜烯结构的植物激素，广泛存在于植物中，是植物五大天然生长调节剂之一，参与调控植物的种子萌发、细胞生长、叶片脱落和抗逆境胁迫等重要生理过程（Karl，2015；Sah et al.，2016；Yang et al.，2022）。在逆境条件下，植物ABA含量及其响应基因的转录水平会显著上升，表现出抗生物及非生物胁迫的特征，所以ABA又被称为胁迫激素（Ye et al.，2012）。

在与植食性昆虫的长期互作中，植物进化出了一套完备的防御体系，即通过组成抗性和诱导抗性防御植食性昆虫的为害（Schuman & Baldwin，2016；Erb，2018；都慧和王晓伟，2022）。诱导抗性是植物抗性最重要的组成部分，当植物遭受植食性昆虫为害时，位于植物细胞膜表面的模式识别受体会识别植食性昆虫相关信号（Acevedo et al.，2015），从而启动早期信号事件，激活防御相关激素信号途径，提高

基金项目：国家重点研发计划（2021YFD1401100），农业农村部现代农业产业技术体系（CARS-01-41）

* 通信作者（Author for correspondence），E-mail：yglou@zju.edu.cn

收稿日期：2024-06-05

防御相关基因的转录水平和防御化合物的含量，最终增强植物抗虫性（Erb et al.，2012；徐丽萍等，2018；Erb & Reymond，2019）。植物中与防御相关的激素主要包括茉莉酸（jasmonic acid，JA）、水杨酸（salicylic acid，SA）和乙烯（ethylene，ET），其中JA信号途径被认为是调控植物诱导抗虫性的核心通路（Howe et al.，2018；刘晓丽和娄永根，2018）。然而，近年来的研究表明，ABA信号途径在调控植物对植食性昆虫的防御反应中也扮演着重要角色（丁旭等，2019；张月白等，2023），但迄今为止，关于ABA信号途径在调控植物防御反应中作用的综述性文献较少。为此，本文介绍了ABA的生物合成、代谢及其信号转导途径，并重点概括ABA信号途径在调控植物对植食性昆虫防御中的作用与机理，以期推动ABA信号途径在调控植物抗虫性方面的应用。

1 ABA的生物合成、分解代谢与信号转导

1.1 ABA生物合成

ABA生物合成途径分为直接合成途径和间接合成途径2种，直接合成途径指C_{15}前体—法呢基焦磷酸经环化和氧化直接形成同样含15个碳原子的ABA，真菌通常通过此途径合成ABA；间接合成途径则指先由甲羟戊酸聚合形成C_{40}前体—类胡萝卜素，再由类胡萝卜素裂解成C_{15}化合物，后者进一步反应得到ABA，高等植物主要通过此途径合成ABA（Inomata et al.，2004；万小荣和李玲，2004）。在高等植物中，首先由丙酮酸和3-磷酸甘油醛生成异戊烯基焦磷酸，后者通过甲羟戊酸途径和一系列反应得到C_{40}前体—β-胡萝卜素（Finkelstein，2013；李可心等，2023）。β-胡萝卜素在β-胡萝卜素羟化酶连续氧化的作用下生成玉米黄质，玉米黄质在玉米黄质环氧化酶作用下通过环氧化作用生成全反式紫黄质（Hieber et al.，2000）。全反式紫黄质既可以在新黄质合酶作用下生成全反式新黄质，进一步异构化得到9-顺式-新黄质（Neuman et al.，2014），也可以直接异构化得到9-顺式-紫黄质。9-顺式-新黄质与9-顺式-紫黄质经9-顺式-环氧类胡萝卜素双加氧酶（9-*cis*-epoxycarotenoid dioxygenase, NCED）催化裂解形成黄质醛；黄质醛释放进入细胞质，在脱氢酶作用下生成脱落醛（杨秋玲等，2011）；最后，脱落醛在氧化酶及钼辅因子催化下形成ABA（图1）。

1.2 ABA分解代谢

植物ABA降解途径主要包含羟基化失活和葡萄糖基共价结合2种途径。在羟基化失活途径中，羟化酶对ABA分子的C-7′、C-8′和C-9′ 3个位点端进行羟化，得到不同的代谢产物，其中最主要的一种是CYP707A羟化C-8′端形成菜豆酸（phaseic acid，PA）（Kushiro et al.，2004；Saito et al.，2004；甄梦缘等，2024），PA在菜豆酸还原酶催化下产生二氢菜豆酸，从而引起ABA的羟基化失活（Lozano-Juste & Cutler，2016）。共价结合途径则指ABA在葡萄糖基转移酶作用下形成无活性的ABA葡萄糖酯，该物质储存于液泡中，当受到环境胁迫时会被β-葡萄糖苷酶水解，从而释放ABA（Magwaza et al.，2019；甄梦缘等，2024）（图1）。

1.3 ABA信号转导

植物体内的抗pyrabactin蛋白1类似蛋白（pyrabactin resistance 1-like protein，PYL）是重要的ABA受体，它与蛋白质去磷酸化酶II型C（protein phosphatases type-2C，PP2C）、SNF1-相关蛋白激酶2（SNF1-related protein kinase 2，SnRK2）共同构成ABA通路三大核心信号元件（王彬等，2020）。当植物受到逆境胁迫时，体内ABA含量剧烈增加，ABA进入PYL蛋白的中心疏水袋，使PYL蛋白构象变化，为PP2C蛋白提供一个结合表面，而后与PP2C蛋白活性位点结合并抑制其活性，促使SnRK2蛋白释放，被释放的SnRK2蛋白通过自身的磷酸化而被激活，进一步调节下游转录因子和离子通道，最终激活ABA信号应答反应，触发生理反应（陈慧敏和郝格非，2021；Shi et al.，2021）。

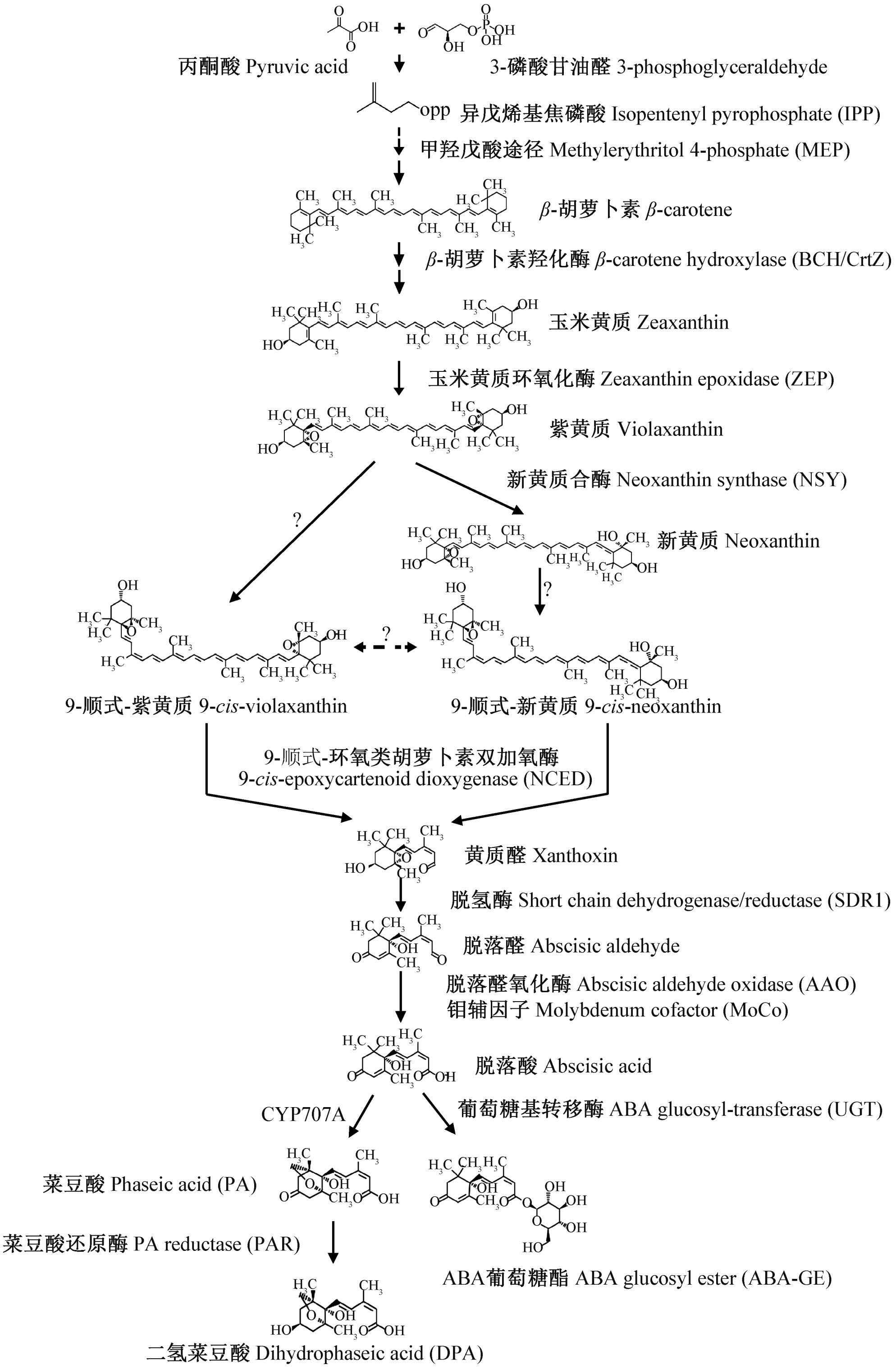
2 ABA信号途径在调控植物物理防御中的作用

植物可以通过叶片的表面角质层、蜡质、毛状体、刺和细胞壁修饰等多种物理手段抵御植食性昆虫的为害（Santamaria et al.，2020；Chávez-Arias et al.，2021；Xiang et al.，2023）。研究表明参与调控植物表皮蜡质层和胼胝质合成是ABA信号途径调控植物抗虫性的重要机理之一（Guo et al.，2020；Zhang et al.，2021；Liu et al.，2024）。

2.1 ABA参与调控植物表皮蜡质层合成

表皮蜡质层是一种疏水性细胞外生物聚合物，由极长链脂肪酸及其衍生物混合组成，影响植食性昆虫的附着、取食和产卵，构成植物的第1道物理防线（Eigenbrode & Jetter，2002；Fich et al.，2016；Lewandowska et al.，2020）。植物不同，其ABA信号途径对表皮蜡质层生物合成的调控作用与机理也不

同。如在拟南芥 *Arabidopsis thaliana* 中，外源ABA处理可诱导表皮蜡质合成重要基因 *AtMYB94* 及 *AtMYB96* 的表达，从而促进表皮蜡质的合成（Lee HG et al.，2016；Lee SB et al.，2016）；但在玉米 *Zea mays* 中，JA和ABA信号途径与蜡质的生物合成呈负相关，草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* 唾液处理后，ABA信号途径与蜡质生物合成的负相关性消失（Liu et al.，2024）。



？表示反应机制未知。？ indicates that the mechanism of this reaction step is unclear.

图1　高等植物中ABA生物合成和分解代谢途径

Fig. 1　ABA biosynthesis and catabolism pathways in higher plants

2.2 ABA参与调控胼胝质合成

胼胝质是一种主要成分为β-1,3-葡聚糖的植物细胞壁多糖，在细胞膜和细胞壁之间沉积，形成一道物理屏障，帮助植物抵御病原菌和植食性昆虫的侵害（Sanmartín et al.，2020；Wang et al.，2023）。ABA在胼胝质介导的植物对植食性昆虫的抗性中发挥着重要作用。

植食性昆虫为害后能激活植物体内ABA信号途径，促进胼胝质积累，从而增强植物的抗虫性。Guo et al.（2020）研究发现烟粉虱*Bemisia tabaci*为害后能激活番茄*Solanum lycopersicum*植株体内ABA信号途径相关基因表达水平，促进胼胝质沉积，进而提高抗虫性；水稻*Oryza sativa*体内E3泛素连接酶基因*OsJMJ715*通过激活ABA和JA信号途径促进胼胝质沉积，从而负调控水稻对褐飞虱*Nilaparvata lugens*、白背飞虱*Sogatella furcifera*的抗性（Zhang et al.，2021；张月白等，2023）。

同时，外源ABA处理能促进植物中胼胝质的沉积，增强植物对植食性昆虫的抗性。例如，Liu et al.（2017）研究发现，外源ABA能抑制水稻中β-1,3-葡聚糖酶活性，增强胼胝质合成酶活性，促进胼胝质在更大范围内沉积，进而增强植物物理防御能力，从而干扰褐飞虱取食韧皮部汁液，最终提高水稻的抗虫性；Guo et al.（2020）研究发现，外源ABA处理同样能增强番茄内胼胝质积累，从而强化非生物胁迫对烟粉虱的负面影响，进而提高番茄对烟粉虱的抗性；Ding et al.（2019）研究发现，ABA生物合成抑制剂氟利酮外源处理后TN1水稻中胼胝质沉积面积减少，进而增加了褐飞虱的取食时间。

3 ABA信号途径在调控植物化学防御中的作用

为了应对生物和非生物胁迫，植物已经进化出精细的次生化合物生物合成机制（Yuan & Grotewold，2020；Dong & Lin，2021）。一些次生化合物具有抗虫活性，可直接影响植食性昆虫取食、生长发育、存活和繁殖，或吸引植食性昆虫天敌等等，这是植物保护自身免受植食性昆虫为害的重要化学防御手段（Lou et al.，2014；Wasternack & Strnad，2019；Luo et al.，2023）。ABA能参与调控次生代谢化合物的合成，从而介导植物对植食性昆虫的化学防御。

3.1 ABA参与调控苯丙烷类化合物合成

苯丙烷途径是目前研究最广泛的次生代谢途径之一，该途径进化出多个分支，产生木质素、类黄酮、木脂素和苯丙酸酯等代谢产物，这些苯丙烷途径的代谢产物被统称为苯丙烷类化合物。它们含有1个与3-C丙烷侧链相连的苯基，而苯环上取代基的变化和丙烯基双键的位置不同导致形成多种具有生物活性的化合物（Dong & Lin，2021）。

苯丙烷类化合物的生物合成过程为苯丙氨酸在苯丙氨酸解氨酶（phenylalanine ammonia lysae，PAL）、肉桂酸-4-羟化酶和对-香豆酸: 辅酶A连接酶（4-coumarate: CoA ligase，4CL）催化下合成p-香豆酸，而后形成2条支路，一条支路是p-香豆酸在不用酶作用下合成绿原酸、咖啡酸、甘草酸、丹酚酸和菊苣酸等多种酚酸；另一条支路是p-香豆酸经催化生成香豆酰辅酶A，再经查尔酮合成酶（chalcone synthase，CHS）和查尔酮异构酶催化生成柚皮素，而后在不同转移酶作用下形成下游多个分支，合成樱花素和花青素等多种黄酮类化合物（Dong & Lin，2021）。Maysin（Casas et al.，2016）、schaftoside（Hao et al.，2018）、naringenin（Xu et al.，2021）和樱花素（Liu et al.，2023）等多种苯丙烷类化合物能增强植物对咀嚼式和刺吸式口器昆虫的抗性（Dong & Lin，2021；Hao et al.，2024）。ABA缺陷能抑制苯丙烷类化合物生物合成，进而降低突变体对病原物的抗性（Romero et al.，2019；Boncan et al.，2020；Lafuente & González-Candelas，2022）。

在抗虫方面，Dehghan et al.（2023）研究发现外源ABA处理后油菜*Brassica napus*中酚类化合物含量增加，进而抑制甘蓝蚜*Brevicoryne brassicae*的生长，与外源ABA处理组植株相比，甘蓝蚜更偏好取食野生型植株。ABA信号转导的正调节因子ABA-inducible BHLH-type transcription factor/ja-associated myc2-like1（JAM1）可以与髓细胞组织增生蛋白2（myelocytomatosis protein 2，MYC2）竞争结合MYC2的靶序列，进而抑制MYC2的功能，负调控JA信号途径。如在JAM1功能强化的植株中JA诱导的花青素积累减少，进而对甜菜夜蛾*Spodoptera exigua*的抗性减弱（Nakata et al.，2013）；而外源JA和ABA处理能促进酚类化合物的合成，增强番茄对温室白粉虱*Trialeurodes vaporariorum*的抗性（Esmaeily et al.，2021），以上2个研究说明ABA信号途径对次生代谢化合物合成的调控过程还涉及与其他激素信号途径的相互作用，背后蕴含着更复杂的机理。

外源ABA处理后，葡萄*Vitis vinifera*（Koyama et al.，2010）、草莓*Fragaria ananassa*（Mattus-Araya et al.，2022）和棉花 *Gossypium hirsutum*（Yang et al.，2023）等多种植物体内 *PAL*、*CHS*、*4CL* 和黄烷酮 3-羟化酶（flavanone 3-hydroxylase，F3H）等苯丙烷类化合物合成相关基因的表达水平上调，进而促进花青素及多种黄酮类物质等多种苯丙烷类化合物的合成与积累。Dai et al.（2019）研究发现，植物通过上调黄酮类化合物合成相关基因 *F3H* 的转录水平来提高黄酮类化合物的含量，进而增强对昆虫的抗性；花青素本身有抗虫作用，能通过抑制植食性昆虫生长等多种方式保护植物（Close & Beadle，2003；Tayal et al.，2020）。

3.2 ABA参与调控酚酰胺类化合物合成

酚酰胺类化合物是苯丙烷途径衍生的次级代谢化合物，由酚类化合物通过酰胺键与芳香族单胺或脂肪族多胺共价连接而成（Bassard et al.，2010；Roumani et al.，2021）。虫害后植物体内会大量积累多种酚酰胺类化合物，特别是腐胺和亚精胺衍生物，进而提高植物对植食性昆虫的抗性（Alamgir et al.，2016；Wang et al.，2020）。RNA 干扰烟草 *Nicotiana tabacum* 植株内植食性诱导子调节基因 1（herbivore elicitor-regulated 1，HER1）后，植株体内咖啡酰腐胺等酚酰胺类化合物的含量显著降低，进而对烟草天蛾 *Manduca sexta* 幼虫的抗性减弱，但外源 ABA 处理后 RNA 干扰植株中烟草天蛾幼虫口水诱导的防御性次生代谢化合物的合成与积累增加，进而对烟草天蛾幼虫的抗性恢复到与野生型相同的水平（Dinh et al.，2013）。

3.3 ABA参与调控芥子油苷类化合物的合成

芥子油苷，也被称为硫代葡萄糖苷，是一种含氮和硫的植物天然次生代谢产物，参与植物的抗病和抗虫过程，被称为“硫炸弹”（Miao et al.，2021）。Hillwig et al.（2016）研究发现，拟南芥 ABA 缺陷品系能促进 4-甲氧基吲哚-3-甲基硫代葡萄糖苷（4-methoxyindol-3-ylmethylglucosinolate，4MI3M）的合成与积累，因此，与拟南芥 ABA 缺陷品系相比，桃蚜 *Myzus persicae* 更偏好取食拟南芥野生型品系，表明 ABA 信号途径可以通过抑制 4MI3M 积累负调控植株对蚜虫的抗性。此外，外源 ABA 处理能增加油菜芥子油苷含量，进而抑制甘蓝蚜的生长（Dehghan et al.，2023）。

3.4 ABA参与调控胰蛋白酶抑制剂的合成

胰蛋白酶抑制剂是植物抵御植食性昆虫为害的最重要的一种次生代谢化合物，具有直接防御作用，能通过干扰昆虫的消化系统直接影响昆虫的行为和生长发育（Lu et al.，2011；Hu et al.，2015）。ABA 信号途径通过参与调控胰蛋白酶抑制剂的合成来介导植物防御。如 Orellana et al.（2010）研究发现，在番茄中过表达响应 ABA 信号的脱落酸反应元件结合蛋白 SLAREB1 后，蛋白酶抑制剂编码的基因表达上调。RNA 干扰烟草中 *HER1* 基因后，植株体内胰蛋白酶抑制剂活性降低，而外源 ABA 处理后胰蛋白酶抑制剂活性恢复到与正常植株相同的水平，从而植株对烟草天蛾幼虫的抗性也恢复到正常水平（Dinh et al.，2013）。

4 ABA信号途径在调控植食性昆虫种群适合度中的作用

ABA 信号途径通过参与调控植物的物理和化学防御来介导植物对植食性昆虫的抗性，表现为影响植食性昆虫的寄主选择性、生长发育、繁殖与取食。

4.1 ABA影响植食性昆虫的寄主选择性

ABA 信号途径对植食性昆虫的寄主选择性影响复杂。与外源 ABA 处理的植株相比，甘蓝蚜更偏好取食未经处理的油菜植株（Dehghan et al.，2023）；与拟南芥 ABA 缺陷品系 aba1-1 相比，桃蚜更偏好取食拟南芥野生型品系（Hillwig et al.，2016）；外源 ABA 处理后，水稻植株内 5-羟色胺增加，进而能吸引更多褐飞虱来取食（冯玲，2022）。以上研究表明，ABA 信号途径对刺吸式昆虫寄主选择性的影响无法简单地归纳为正相关或者负相关，而是要看处理或者转基因编辑后植株的具体性状是有利于昆虫生长还是不利于昆虫生长，显而易见，昆虫更偏向于选择前者。

4.2 ABA影响植食性昆虫的生长发育与繁殖

ABA 信号途径影响植食性昆虫的生长发育。如水稻 *OsJMJ715* 和 *OsLRR-RLK18* 基因通过调控 ABA 和 JA 信号途径来干扰飞虱卵的孵化（Zhang et al. 2021，张月白等，2023；唐璎瑛等，2024）；RNA 干扰烟草植株内 *HER1* 基因会促进烟草天蛾幼虫的生长，而外源 ABA 处理该植株后，该植株对烟草天蛾的抗性恢复（Dinh et al.，2013）。Dehghan et al.（2023）研究也发现，外源 ABA 处理后油菜上甘蓝蚜若虫的存活率显著降低，而 ABA 缺陷植株则能促进植食性昆虫的生长。例如，番茄 ABA 缺陷植株能显著提高甜菜夜蛾幼虫的相对生长速率（Thaler & Bostock，2004）；拟南芥 ABA 缺失突变体 *aba2-1* 能促进棉灰翅夜蛾 *Spodoptera littoralis* 幼虫的生长

（Bodenhausen & Reymond，2007）。此外，ABA对植食性昆虫也可能有直接毒害作用，如将一定浓度的ABA溶液注射到大蜡螟*Galleria mellonella*幼虫体内，幼虫体内血细胞数量减少，幼虫期和成虫羽化时间延长，化蛹率和羽化率降低，且出现剂量依赖性死亡（Er & Keskin，2016）。此外，ABA影响植食性昆虫的繁殖。如Dehghan et al.（2023）研究发现，外源ABA处理后油菜上甘蓝蚜雌成虫所产卵孵化的若虫数量显著降低，进而影响其繁殖。

4.3 ABA影响植食性昆虫的取食行为

ABA信号途径的激活会干扰植食性昆虫的取食。如在水稻中过表达ABA合成关键基因*OsNCED3*，会激活害虫体内*OsJAZ1*和*Osbph6*等应答基因的表达，进而减少褐飞虱在水稻韧皮部的取食时间，而RNA干扰该基因后，褐飞虱在水稻韧皮部的取食时间延长（Sun et al.，2022）；外源ABA处理后褐飞虱取食水稻的口针刺探次数与唾液分泌阶段持续时间显著增加，进而减少褐飞虱在韧皮部的取食时间（许有友，2016）；而ABA的生物合成抑制剂Fluridone处理则能促进褐飞虱对感虫水稻品系TN1的取食（Ding et al.，2019）。

5 展望

近年来，越来越多的研究表明ABA信号途径在调控植物抗虫性方面发挥着重要作用。ABA信号途径不仅可以通过调控植物表皮蜡质层的生物合成（Lewandowska et al.，2024；Liu et al.，2024）和胼胝质的沉积（Liu et al.，2017；Guo et al.，2020）影响植物的物理防御，而且可以通过影响植物体内众多次生化合物（防御化合物），如苯丙烷类化合物（Nakata et al.，2013；Esmaeily et al.，2021；Dehghan et al.，2023）、芥子油苷（Dehghan et al.，2023）、5-羟色胺（冯玲，2022）和酚酰胺类化合物（Dinh et al.，2013）等的生物合成，来影响植物的化学防御。ABA信号途径介导的这些物理和化学防御可以对咀嚼式口器昆虫和刺吸式口器昆虫的寄主选择性、取食、生长、发育和繁殖等产生影响。但迄今为止，对于ABA信号途径在调控植物防御反应中作用的认识大多还处于表型层次，关于ABA途径调控的这些表型（如次生化合物）在植物抗虫中的具体作用及其机理还有很多不清楚。因此，今后应进一步解析ABA途径调控的这些植物的物理与化学特性在抗虫中的作用与机理。此外，已有研究证实ABA与JA交互作用介导植物的抗虫反应（Nakata et al.，2013；Esmaeily et al.，2021；Li et al.，2022），但ABA与SA和ET等其他防御相关的激素在植物抗虫反应中的互作关系尚不清楚，有待进一步研究。

参 考 文 献（References）

Acevedo FE, Rivera-Vega LJ, Chung SH, Ray S, Felton GW. 2015. Cues from chewing insects: the intersection of DAMPs, HAMPs, MAMPs and effectors. Current Opinion in Plant Biology, 26: 80−86

Alamgir KM, Hojo Y, Christeller JT, Fukumoto K, Isshiki R, Shinya T, Baldwin IT, Galis I. 2016. Systematic analysis of rice (*Oryza sativa*) metabolic responses to herbivory. Plant, Cell & Environment, 39(2): 453−466

Bassard JE, Ullmann P, Bernier F, Werck-Reichhart D. 2010. Phenolamides: bridging polyamines to the phenolic metabolism. Phytochemistry, 71(16): 1808−1824

Bodenhausen N, Reymond P. 2007. Signaling pathways controlling induced resistance to insect herbivores in *Arabidopsis*. Molecular Plant-Microbe Interactions, 20(11): 1406−1420

Boncan DAT, Tsang SSK, Li CD, Lee IHT, Lam HM, Chan TF, Hui JHL. 2020. Terpenes and terpenoids in plants: interactions with environment and insects. International Journal of Molecular Sciences, 21(19): 7382

Casas MI, Falcone-Ferreyra ML, Jiang N, Mejía-Guerra MK, Rodríguez E, Wilson T, Engelmeier J, Casati P, Grotewold E. 2016. Identification and characterization of maize salmon silks genes involved in insecticidal maysin biosynthesis. Plant Cell, 28(6): 1297−1309

Chávez-Arias CC, Ligarreto-Moreno GA, Ramírez-Godoy A, Restrepo-Díaz H. 2021. Maize responses challenged by drought, elevated daytime temperature and arthropod herbivory stresses: a physiological, biochemical and molecular view. Frontiers in Plant Science, 12: 702841

Chen HM, Hao GF. 2021. Research progress in molecular design of abscisic acid receptor modulators. Journal of Plant Protection, 48(6): 1208−1216 (in Chinese) [陈慧敏, 郝格非. 2021. 脱落酸受体调控剂分子设计的研究进展. 植物保护学报, 48(6): 1208−1216]

Close DC, Beadle CL. 2003. The ecophysiology of foliar anthocyanin. Botanical Review, 69(2): 149−161

Dai ZY, Tan J, Zhou C, Yang XF, Yang F, Zhang SJ, Sun SC, Miao XX, Shi ZY. 2019. The OsmiR396-OsGRF8-OsF3H-flavonoid pathway mediates resistance to the brown planthopper in rice (*Oryza sativa*). Plant Biotechnology Journal, 17(8): 1657−1669

Dehghan A, Rounagh-Ardakani H, Mohammadzadeh A, Mohammadzadeh M, Mohammadzadeh M, Borzoui E. 2023. Induction of resistance, enzyme activity, and phytochemicals in canola plants treated with abscisic acid elevated based on nutrient availability: a case study on *Brevicoryne brassicae* L. (Hemiptera: Aphididae). Journal of Insect Science, 23(3): 17

Ding X, Huang X, Deng QY, Wu JC, Liu JL. 2019. Research progress of abscisic acid in plant resistance to pest. Journal of Environmental Entomology, 41(4): 808−813 (in Chinese) [丁旭, 黄茜, 邓沁宇, 吴进才, 刘井兰. 2019. 脱落酸在植物抗虫性中的作用研究进展. 环境昆虫学报, 41(4): 808−813]

Ding X, Huang X, Sun LT, Wu JC, Liu JL. 2019. Influence of abscisic acid-biosynthesis inhibitor fluridone on the feeding behavior and fecundity of *Nilaparvata lugens*. Insects, 10(2): 57

Dinh ST, Baldwin IT, Galis I. 2013. The herbivore elicitor-regulated 1 gene enhances abscisic acid levels and defenses against herbivores in *Nicotiana attenuata* plants. Plant Physiology, 162(4): 2106−2124

Dong NQ, Lin HX. 2021. Contribution of phenylpropanoid metabolism to plant development and plant-environment interactions. Journal of Integrative Plant Biology, 63(1): 180−209

Du H, Wang XW. 2022. Regulation of insect-plant interactions by herbivorous insect saliva. Journal of Plant Protection, 49(1): 184−197 (in Chinese) [都慧, 王晓伟. 2022. 植食性昆虫唾液调控昆虫-植物互作的研究进展. 植物保护学报, 49(1): 184−197]

Eigenbrode SD, Jetter R. 2002. Attachment to plant surface waxes by an insect predator. Integrative and Comparative Biology, 42(6): 1091−1099

Er A, Keskin M. 2016. Influence of abscisic acid on the biology and hemocytes of the model insect *Galleria mellonella* (Lepidoptera: Pyralidae). Annals of the Entomological Society of America, 109 (2): 244−251

Erb M. 2018. Plant defenses against herbivory: closing the fitness gap. Trends in Plant Science, 23(3): 187−194

Erb M, Meldau S, Howe GA. 2012. Role of phytohormones in insect-specific plant reactions. Trends in Plant Science, 17(5): 250−259

Erb M, Reymond P. 2019. Molecular interactions between plants and insect herbivores. Annual Review of Plant Biology, 70: 527−557

Esmaeily S, Samih MA, Izadi H. 2021. Induced resistance by jasmonic and abscisic acids and *Nesidiocoris tenuis* feeding on *Solanum lycopersicum* against *Trialeurodes vaporariorum*. International Journal of Pest Management, 67(1): 46−57

Feng L. 2022. Abscisic acid-mediated 5-hydroxytryptamine regulates rice resistance to brown planthopper (BPH), *Nilaparvata lugens* (Stål) (Hemiptera: Delphacidae). Master thesis. Yangzhou: Yangzhou University (in Chinese) [冯玲. 2022. 脱落酸介导5-羟色胺调控水稻对褐飞虱的抗性研究. 硕士学位论文. 扬州: 扬州大学]

Fich EA, Segerson NA, Rose JKC. 2016. The plant polyester cutin: biosynthesis, structure, and biological roles. Annual Review of Plant Biology, 67: 207−233

Finkelstein R. 2013. Abscisic acid synthesis and response. Arabidopsis Book, 11: e0166

Guo HG, Sun YC, Yan HY, Li CY, Ge F. 2020. O_3-induced priming defense associated with the abscisic acid signaling pathway enhances plant resistance to *Bemisia tabaci*. Frontiers in Plant Science, 11: 93

Hao PY, Feng YL, Zhou YS, Song XM, Li HL, Ma Y, Ye CL, Yu XP. 2018. Schaftoside interacts with NlCDK1 protein: a mechanism of rice resistance to brown planthopper, *Nilaparvata lugens*. Frontiers in Plant Science, 9: 710

Hao X, Wang SY, Fu Y, Liu YH, Shen HY, Jiang LB, McLamore ES, Shen YB. 2024. The WRKY46-MYC$_2$ module plays a critical role in E-2-hexenal-induced anti-herbivore responses by promoting flavonoid accumulation. Plant Communications, 5(2): 100734

Hieber AD, Bugos RC, Yamamoto HY. 2000. Plant lipocalins: violaxanthin de-epoxidase and zeaxanthin epoxidase. Biochimica et Biophysica Acta, 1482(1/2): 84−91

Hillwig MS, Chiozza M, Casteel CL, Lau ST, Hohenstein J, Hernández E, Jander G, MacIntosh GC. 2016. Abscisic acid deficiency increases defence responses against *Myzus persicae* in *Arabidopsis*. Molecular Plant Pathology, 17(2): 225−235

Howe GA, Major IT, Koo AJ. 2018. Modularity in jasmonate signaling for multistress resilience. Annual Review of Plant Biology, 69: 387−415

Hu LF, Ye M, Li R, Zhang TF, Zhou GX, Wang Q, Lu J, Lou YG. 2015. The rice transcription factor WRKY53 suppresses herbivore-induced defenses by acting as a negative feedback modulator of mitogen-activated protein kinase activity. Plant Physiology, 169(4): 2907−2921

Inomata M, Hirai N, Yoshida R, Ohigashi H. 2004. The biosynthetic pathway to abscisic acid via ionylideneethane in the fungus *Botrytis cinerea*. Phytochemistry, 65(19): 2667−2678

Karl D. 2015. The discovery of abscisic acid: a retrospect. Journal of Plant Growth Regulation, 34(4): 795−808

Koyama K, Sadamatsu K, Goto-Yamamoto N. 2010. Abscisic acid stimulated ripening and gene expression in berry skins of the Cabernet Sauvignon grape. Functional & Integrative Genomics, 10(3): 367−381

Kushiro T, Okamoto M, Nakabayashi K, Yamagishi K, Kitamura S, Asami T, Hirai N, Koshiba T, Kamiya Y, Nambara E. 2004. The *Arabidopsis* cytochrome P450 CYP707A encodes ABA 8′-hydroxylases: key enzymes in ABA catabolism. EMBO Journal, 23 (7): 1647−1656

Lafuente MT, González-Candelas L. 2022. The role of ABA in the interaction between citrus fruit and *Penicillium digitatum*. International Journal of Molecular Sciences, 23(24): 15796

Lee HG, Mas P, Seo PJ. 2016. MYB96 shapes the circadian gating of ABA signaling in *Arabidopsis*. Scientific Reports, 6: 17754

Lee SB, Kim HU, Suh MC. 2016. MYB94 and MYB96 additively activate cuticular wax biosynthesis in *Arabidopsis*. Plant & Cell Physiology, 57(11): 2300−2311

Lewandowska M, Keyl A, Feussner I. 2020. Wax biosynthesis in response to danger: its regulation upon abiotic and biotic stress. New Phytologist, 227(3): 698−713

Lewandowska M, Zienkiewicz K, Zienkiewicz A, Kelly A, König S, Feussner K, Kunst L, Feussner I. 2024. Wounding triggers wax biosynthesis in *Arabidopsis* leaves in an abscisic acid-dependent and jasmonoyl-isoleucine-dependent manner. Plant & Cell Physiology, 65(6): 928−938

Li JT, Chen L, Ding X, Fan WY, Liu JL. 2022. Transcriptome analysis reveals crosstalk between the abscisic acid and jasmonic acid signaling pathways in rice-mediated defense against *Nilaparvata lugens*. International Journal of Molecular Sciences, 23(11): 6319

Li KX, Wang Y, Yao MD, Xiao WH. 2023. Advances in abscisic acid biosynthesis. Chinese Journal of Biotechnology, 39(6): 2190−2203 (in Chinese) [李可心, 王颖, 姚明东, 肖文海. 2023. 脱落酸生物合成研究进展. 生物工程学报, 39(6): 2190−2203]

Liu J, Li L, Xiong ZL, Robert CAM, Li BZ, He S, Chen WJ, Bi JS, Zhai GQ, Guo SY, et al. 2024. Trade-offs between the accumulation of cuticular wax and jasmonic acid-mediated herbivory resistance in maize. Journal of Integrative Plant Biology, 66(1): 143−159

Liu JL, Du HT, Ding X, Zhou YD, Xie PF, Wu JC. 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 Management Science, 73 (12): 2559−2568

Liu MY, Hong GJ, Li HJ, Bing XL, Chen YM, Jing XF, Gershenzon J, Lou YG, Baldwin IT, Li R. 2023. Sakuranetin protects rice from brown planthopper attack by depleting its beneficial endosymbionts. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 120(23): e2305007120

Liu XL, Lou YG. 2018. Comparison of the defense responses in rice induced by brown planthopper *Nilaparvata lugens* (Stål) and white-backed planthopper *Sogatella furcifera* (Horváth). Journal of Plant Protection, 45(5): 971−978 (in Chinese) [刘晓丽, 娄永根. 2018. 褐飞虱与白背飞虱为害诱导水稻防御反应的比较. 植物保护学报, 45(5): 971−978]

Lou YG, Hu LF, Li JC. 2014. Herbivore-induced defenses in rice and their potential application in rice planthopper management// Heong KL, Cheng J, Escalada MM. 2015. Rice planthoppers. Dordrecht: Springer Netherlands, pp. 91-115

Lozano-Juste J, Cutler SR. 2016. Hormone signalling: ABA has a breakdown. Nature Plants, 2(9): 16137

Lu J, Ju HP, Zhou GX, Zhu CS, Erb M, Wang XP, Wang P, Lou YG. 2011. An EAR-motif-containing ERF transcription factor affects herbivore-induced signaling, defense and resistance in rice. Plant Journal, 68(4): 583−596

Luo C, Qiu JF, Zhang Y, Li MY, Liu P. 2023. Jasmonates coordinate secondary with primary metabolism. Metabolites, 13(9): 1008

Magwaza LS, Carmen Alamar M, Tesfay SZ, Mditshwa A, Opara UL, Terry LA. 2019. Investigating the involvement of ABA, ABA catabolites and cytokinins in the susceptibility of ‘Nules Clementine’ mandarin to rind breakdown disorder. Journal of the Science of Food and Agriculture, 99(8): 4142−4149

Mattus-Araya E, Guajardo J, Herrera R, Moya-León MA. 2022. ABA speeds up the progress of color in developing *F. chiloensis* fruit through the activation of *PAL*, *CHS* and *ANS*, key genes of the phenylpropanoid/flavonoid and anthocyanin pathways. International Journal of Molecular Sciences, 23(7): 3854

Miao HY, Zeng W, Wang JS, Zhang F, Sun B, Wang QM. 2021. Improvement of glucosinolates by metabolic engineering in *Brassica* crops. Abiotech, 2(3): 314−329

Nakata M, Mitsuda N, Herde M, Koo AJK, Moreno JE, Suzuki K, Howe GA, Ohme-Takagi M. 2013. A bHLH-type transcription factor, ABA-inducible BHLH-type transcription factor/ja-associated MYC$_2$-like 1, acts as a repressor to negatively regulate jasmonate signaling in *Arabidopsis*. Plant Cell, 25(5): 1641−1656

Neuman H, Galpaz N, Cunningham FX Jr., Zamir D, Hirschberg J. 2014. The tomato mutation nxd1 reveals a gene necessary for neoxanthin biosynthesis and demonstrates that violaxanthin is a sufficient precursor for abscisic acid biosynthesis. Plant Journal, 78(1): 80−93

Orellana S, Yañez M, Espinoza A, Verdugo I, González E, Ruiz-Lara S, Casaretto JA. 2010. The transcription factor SlAREB1 confers drought, salt stress tolerance and regulates biotic and abiotic stress-related genes in tomato. Plant, Cell & Environment, 33 (12): 2191−2208

Romero P, Lafuente MT, Rodrigo MJ. 2019. A sweet orange mutant impaired in carotenoid biosynthesis and reduced ABA levels results in altered molecular responses along peel ripening. Scientific Reports, 9(1): 9813

Roumani M, Besseau S, Gagneul D, Robin C, Larbat R. 2021. Phenolamides in plants: an update on their function, regulation, and origin of their biosynthetic enzymes. Journal of Experimental Botany, 72(7): 2334−2355

Sah SK, Reddy KR, Li JX. 2016. Abscisic acid and abiotic stress tolerance in crop plants. Frontiers in Plant Science, 7: 571

Saito S, Hirai N, Matsumoto C, Ohigashi H, Ohta D, Sakata K, Mizutani M. 2004. *Arabidopsis* CYP707As encode (+)-abscisic acid 8′-hydroxylase, a key enzyme in the oxidative catabolism of abscisic acid. Plant Physiology, 134(4): 1439−1449

Sanmartín N, Pastor V, Pastor-Fernández J, Flors V, Pozo MJ, Sánchez-Bel P. 2020. Role and mechanisms of callose priming in mycorrhiza-induced resistance. Journal of Experimental Botany, 71(9): 2769−2781

Santamaria ME, Arnaiz A, Rosa-Diaz I, González-Melendi P, Romero-Hernandez G, Ojeda-Martinez DA, Garcia A, Contreras E, Martinez M, Diaz I. 2020. Plant defenses against *Tetranychus urticae*: mind the gaps. Plants, 9(4): 464

Schuman MC, Baldwin IT. 2016. The layers of plant responses to insect herbivores. Annual Review of Entomology, 61: 373−394

Shi XX, Wu FX, Mei LC, Wang YL, Hao GF, Yang GF. 2021. Bioinformatics toolbox for exploring protein phosphorylation network. Briefings in Bioinformatics, 22(3): bbaa134

Sun LT, Li JT, Liu YY, Noman A, Chen L, Liu JL. 2022. Transcriptome profiling in rice reveals a positive role for *OsNCED3* in defense against the brown planthopper, *Nilaparvata lugens*. BMC Genomics, 23(1): 634

Tang YY, Kuai P, Qiu C, Lü J, Lou YG. 2024. Knocking out *OsLRR-RLK18* in rice enhances the resistance to brown planthopper *Nilaparvata lugens*. Journal of Plant Protection, 51(2): 383−393 (in Chinese) [唐璎瑛, 蒯鹏, 邱晨, 吕静, 娄永根. 2024. 敲除*OsLRR-RLK18*基因提高水稻对褐飞虱的抗性. 植物保护学报, 51(2): 383−393]

Tayal M, Somavat P, Rodriguez I, Thomas T, Christoffersen B, Kariyat R. 2020. Polyphenol-rich purple corn pericarp extract adversely impacts herbivore growth and development. Insects, 11(2): 98

Thaler JS, Bostock RM. 2004. Interactions between abscisic-acid-mediated responses and plant resistance to pathogens and insects. Ecology, 85(1): 48−58

Wan XR, Li L. 2004. Pathways and related enzymes of ABA biosynthesis in higher plants. Chinese Bulletin of Botany, 21(3): 352−359 (in Chinese) [万小荣, 李玲. 2004. 高等植物脱落酸生物合成途径及其酶调控. 植物学通报, 21(3): 352−359]

Wang B, Chen MD, Lin L, Ye XR, Zhu HS, Wen QF. 2020. Signal pathways and related transcription factors of drought stress in plants. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 40(10): 1792−1806 (in Chinese) [王彬, 陈敏氡, 林亮, 叶新如, 朱海生, 温庆放. 2020. 植物干旱胁迫的信号通路及相关转录因子研究进展. 西北植物学报, 40(10): 1792−1806]

Wang WW, Yu ZX, Meng JP, Zhou PY, Luo T, Zhang J, Wu J, Lou YG. 2020. Rice phenolamindes reduce the survival of female adults of the white-backed planthopper *Sogatella furcifera*. Scientific Reports, 10: 5778

Wang YZ, Ye YX, Lu JB, Wang X, Lu HB, Zhang ZL, Ye ZX, Lu YW, Sun ZT, Chen JP, et al. 2023. Horizontally transferred salivary protein promotes insect feeding by suppressing ferredoxin-mediated plant defenses. Molecular Biology and Evolution, 40 (10): msad221

Wasternack C, Strnad M. 2019. Jasmonates are signals in the biosynthesis of secondary metabolites: pathways, transcription factors and applied aspects, a brief review. New Biotechnology, 48: 1−11

Xiang X, Liu SH, Li HJ, Danso Ofori A, Yi XQ, Zheng AP. 2023. Defense strategies of rice in response to the attack of the herbivorous insect, *Chilo suppressalis*. International Journal of Molecular Sciences, 24(18): 14361

Xu J, Wang XJ, Zu HY, Zeng X, Baldwin IT, Lou YG, Li R. 2021. Molecular dissection of rice phytohormone signaling involved in resistance to a piercing-sucking herbivore. New Phytologist, 230 (4): 1639−1652

Xu LP, Li H, Lou YG. 2018. Research progress on early signaling events in plant-herbivore interactions. Journal of Plant Protection, 45(5): 928−936 (in Chinese) [徐丽萍, 李恒, 娄永根. 2018. 植物−植食性昆虫互作关系中早期信号事件研究进展. 植物保护学报, 45(5): 928−936]

Xu YY. 2016. The study on regulation of abscisic acid in rice callose and enzyme and functions in rice resistance to *Nilaparvata lugens* (Stål) (Hemiptera: Delphacidae). Master thesis. Yangzhou: Yangzhou University (in Chinese) [许有友. 2016. 脱落酸对水稻胼胝质及其酶的调节及在抗褐飞虱中的作用. 硕士学位论文. 扬州: 扬州大学]

Yang DY, Zhao FL, Zhu DL, Chen X, Kong XX, Wu YF, Chen M, Du JM, Qu LJ, Wu Z. 2022. Progressive chromatin silencing of ABA biosynthesis genes permits seed germination in *Arabidopsis*. Plant Cell, 34(8): 2871−2891

Yang QL, Ji J, Wang G, Guan CF. 2011. Regulation and biological effects of end-product abscisic acid of carotenoid biosynthetic pathway. Tianjin Agricultural Sciences, 17(5): 24−27 (in Chinese) [杨秋玲, 季静, 王罡, 关春峰. 2011. 类胡萝卜素合成途径终产物脱落酸的合成调控与生物学效应. 天津农业科学, 17 (5): 24−27]

Yang Y, Lai WJ, Long L, Gao W, Xu FC, Li P, Zhou SH, Ding YH, Hu HY. 2023. Comparative proteomic analysis identified proteins and the phenylpropanoid biosynthesis pathway involved in the response to ABA treatment in cotton fiber development. Scientific Reports, 13(1): 1488

Ye NH, Jia LG, Zhang JH. 2012. ABA signal in rice under stress conditions. Rice, 5(1): 1

Yuan L, Grotewold E. 2020. Plant specialized metabolism. Plant Science, 298: 110579

Zhang YB, Chen MT, Zhou SX, Lou YG, Lu J. 2021. Silencing an E3 ubiquitin ligase gene *OsJMJ715* enhances the resistance of rice to a piercing-sucking herbivore by activating ABA and JA signaling pathways. International Journal of Molecular Sciences, 22 (23): 13020

Zhang YB, Deng Y, Lou YG, Lü J. 2023. Influence of silencing *OsJMJ715* in rice on egg development of the white-back planthopper *Sogatella furcifera*. Journal of Plant Protection, 50(2): 557−558 (in Chinese) [张月白, 邓易, 娄永根, 吕静. 2023. 沉默水稻*OsJMJ715*基因对白背飞虱卵发育的影响. 植物保护学报, 50 (2): 557−558]

Zhen MY, Wang LZ, Sun C. 2024. Progress in abscisic acid and its regulation of biosynthesis of secondary metabolites in plants. Journal of Tianjin University of Traditional Chinese Medicine, 43(3): 259−267 (in Chinese) [甄梦缘, 王丽芝, 孙超. 2024. 脱落酸及其调控植物次生代谢产物生物合成的研究进展. 天津中医药大学学报, 43(3): 259−267]

（责任编辑：张俊芳）