

# 优异抗源欧洲山芥的研究与利用进展

刘同金, 张晓辉, 李锡香\*, 沈 镡, 王海平, 邱 杨, 宋江萍

(中国农业科学院蔬菜花卉研究所, 农业部园艺作物生物学与种质创制重点实验室, 北京 100081)

**摘 要:** 欧洲山芥 (*Barbarea vulgaris* R. Br.) 是一种能合成皂苷的二年生十字花科植物, 被认为是研究皂苷生物合成、植物与昆虫协同进化的理想模式植物。综述了欧洲山芥形态及生物学特性、起源演化、抗虫相关次生代谢、营养条件及环境对抗虫性的影响、作为“诱杀作物”的优越性、抗虫基因定位等研究进展, 并对存在的问题和发展方向进行了讨论, 以期充分利用该优异种质资源进行十字花科作物抗病抗虫遗传育种研究和进行重要流行病虫害的综合防治提供参考。

**关键词:** 欧洲山芥; 硫甙; 皂苷; 小菜蛾; 诱杀作物; 白锈病

**中图分类号:** S 637.2

**文献标志码:** A

**文章编号:** 0513-353X (2015) 09-1719-13

## Advances on Research and Utilization of Elite Resistant Resource – *Barbarea vulgaris*

LIU Tong-jin, ZHANG Xiao-hui, LI Xi-xiang\*, SHEN Di, WANG Hai-ping, QIU Yang, and SONG Jiang-ping

(Institute of Vegetables and Flowers, Chinese Academy of Agriculture Sciences, Key Laboratory of Biology and Genetic Improvement of Horticultural Crops, Ministry of Agriculture, Beijing 100081, China)

**Abstract:** *Barbarea vulgaris* is a biennial crucifer which can synthesize and accumulate saponins. It is an ideal model species for studying saponin biosynthesis, insect resistance and plant-insect co-evolution. In this paper, the research advances on *B. vulgaris* about the morphological and biological characteristics, evolution, insect-resistant related secondary metabolisms, effects of nutrition and environment on its insect resistance, the advantages as dead-end trap crops, gene mapping of insect-resistance genes were presented. The existing problems and the research orientation in the future were discussed. This review will provide the valuable information for the effective use of this wild species in pest management and genetic improvement of cruciferous crops.

**Key words:** *Barbarea vulgaris*; glucosinolate; saponin; diamondback moth; dead-end trap crops; white blister rust

欧洲山芥 (*Barbarea vulgaris* R. Br.) 是一种起源于地中海地区的二年生十字花科野菜 (Macdonald & Cavers, 1991), 植株内存在有益人体健康的植物化学成分, 可作为蔬菜和药膳, 具有抗坏血病、治疗咳嗽及利尿之功效 (Senatore et al., 2000; Nielsen et al., 2010), 也极具作为油料作物的潜能

**收稿日期:** 2015-04-21; **修回日期:** 2015-08-21

**基金项目:** “十二五”农村领域国家科技计划课题 (2013BAD01B04-2); 中国农业科学院创新工程项目 (CAAS-ASTIP-2013-IVFCAAS); 农业部“948”项目 [2011-G1 (4)-2]; 农业部园艺作物生物学与种质创制重点实验室项目

\* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: lixx0612@163.com)

(Andersson et al., 1999), 广泛分布于亚欧大陆和北美, 中国新疆北部也有分布(中国科学院中国植物志编辑委员会, 2010)。欧洲山芥能合成抗真菌及虫害的次生代谢物质皂苷(Augustin et al., 2012), 高抗由植物卵菌亚纲真菌引起的白条锈病(van Mølken et al., 2014a, 2014b)和小菜蛾(Shinoda et al., 2002)、跳甲(Nielsen, 1997a, 1997b)、甘蓝夜蛾(van Leur et al., 2008a, 2008b)等十字花科寡食性害虫, 早已被用作“诱杀作物”进行害虫的防治(Badenes-Perez et al., 2004, 2005, 2010, 2011, 2013, 2014b)。近年来研究者在欧洲山芥抗虫物质的分离鉴定方面进行大量研究, 并开始了优异基因的定位与挖掘(Kuzina et al., 2009, 2011; Augustin et al., 2012)。在中国其相关研究及应用严重滞后, 吕建华(2004)初步研究了欧洲山芥对小菜蛾的诱杀效应, 魏小春(2012)、魏小春等(2012a, 2012b)、Wei等(2013)进行了欧洲山芥对小菜蛾抗性的遗传分析, 通过对小菜蛾胁迫下欧洲山芥的转录组测序, 预测并克隆了部分次生代谢相关的基因, 但尚未有功能验证的报道。

本文综述了对欧洲山芥的研究与利用进展, 以期引起相关研究者对这一优异种质资源的关注, 并为其进一步研究与利用提供有价值的信息和参考。

## 1 欧洲山芥两种不同的生态类型

欧洲山芥( $2n = 2x = 16$ )在进化过程中产生了两种不同的生态型(图1): 叶表面被毛的P型和叶表面光滑的G型(Ørgaard & Linde-Laursen, 2007, 2008; Augustin et al., 2012; Hauser et al., 2012; Wei et al., 2013), 它们合成不同类型的皂苷(Kuzina et al., 2009)、硫甙(Agerbirk et al., 2003a)和黄酮(Dalby-Brown et al., 2011; Augustin et al., 2012), 两种生态型间存在一定程度的生殖障碍(Toneatto et al., 2010)。扫描电镜观察发现, G型叶片上表皮气孔数显著少于P型, 但两者的下表皮气孔数差异不明显; G型欧洲山芥气孔附近有较多的雪花状及棒状的蜡质, 而P型则很少

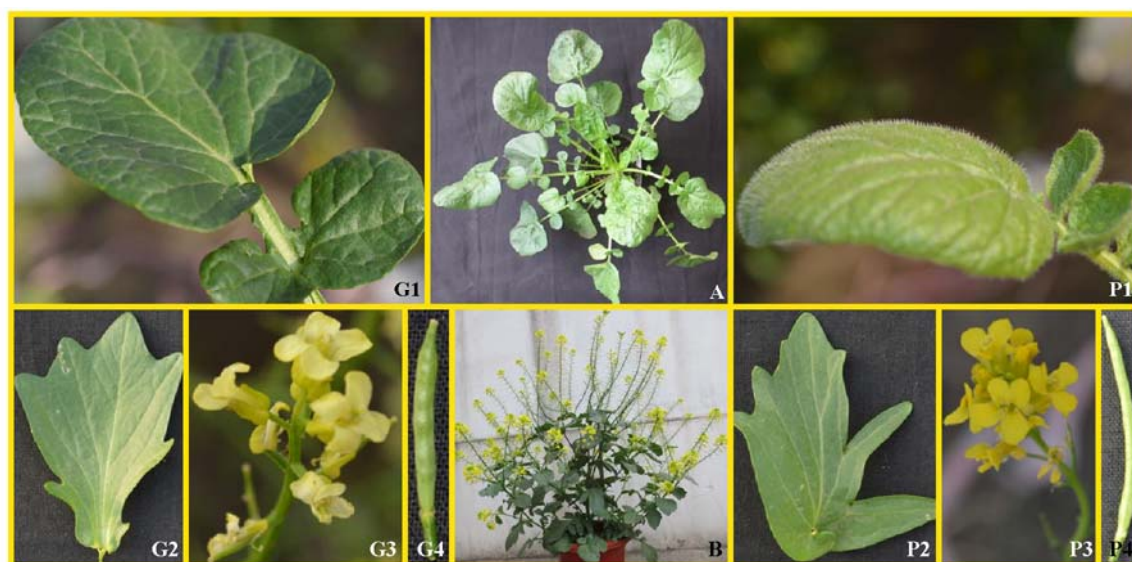


图1 G型(G1~G4)和P型(P1~P4)欧洲山芥的形态差异

G1、P1: 基生叶; G2、P2: 茎生叶; G3、P3: 花; G4、P4: 角果; A、B: G型欧洲山芥营养生长和生殖生长期植株。

Fig. 1 Morphological comparison of G-type (G1 - G4) and P-type (P1 - P4) *B. vulgaris*

G1 and P1: Basal leaf; G2 and P2: Stem leaf; G3 and P3: Flower; G4 and P4: Silique;

A and B: G-type *B. vulgaris* during vegetative and reproductive growth period.

(魏小春, 2012)。G 型欧洲山芥抗跳甲 (*Phyllotreta nemorum*)、小菜蛾 (*Plutella xylostella*) 等十字花科寡食性害虫 (Nielsen, 1997a, 1997b; Renwick, 2002), 但易感白锈病 (van Mølken et al., 2014a); 而 P 型则感十字花科寡食性害虫 (Nielsen, 1997a, 1997b; Renwick, 2002), 却高抗白锈病 (van Mølken et al., 2014a)。田间网室产卵试验发现, 小菜蛾在 G 型欧洲山芥上的产卵数比在 P 型的产卵数高 40%; 室内饲虫试验表明, 取食 G 型欧洲山芥叶片的小菜蛾幼虫停止生长甚至死亡, 而取食 P 型欧洲山芥的其质量显著增加 (魏小春, 2012)。研究者发现, 一种携带一个常染色体显性抗性基因 (*R* 基因) 的跳甲可在 G 型欧洲山芥上正常存活, 而其它种类仅在 P 型欧洲山芥种群中被发现 (de Jong et al., 2000), 因此欧洲山芥被认为是研究植食昆虫与植物协同进化机制和皂苷生物合成的理想模式植物 (Toneatto et al., 2010; Augustin et al., 2012; Vermeer et al., 2012)。

Christensen 等 (2014) 对中欧至乌拉尔山脉地域范围内的 26 个欧洲山芥自然种群分析发现, P 型欧洲山芥在俄罗斯、波罗的海及芬诺斯坎底亚的部分地区有分布, 但在中欧地区没有发现; 与此相反, G 型主要分布于芬兰及其以西的地域。由此推测这两种类型的欧洲山芥是在冰川时代由于地理隔离, 各自进化适应当地的生态条件而形成的 (Hauser et al., 2012; Christensen et al., 2014), 但这一推测需要进一步的试验验证。

## 2 欧洲山芥抗虫相关次生代谢物质的研究

陆生植物为适应食草动物的胁迫进化出一系列的防御机制, 包括合成生物碱、萜类、黄酮和皂苷等次生代谢物质 (Onkokesung et al., 2014)。植物抗性的强弱在很大程度上取决于次生代谢物质的种类和含量 (van Leur et al., 2006)。欧洲山芥植株的颜色和形状不是引诱小菜蛾的主要因子 (吕建华, 2004), 而植株挥发物在这一过程中发挥主要作用 (Badenes-Perez et al., 2004; 吕建华, 2004)。用黑芥子硫苷酸钾处理 G 型欧洲山芥不能增加小菜蛾幼虫的取食, 但用黑芥子硫苷酸钾处理非寄主植物莴苣可诱使小菜蛾的取食; 在甘蓝叶片上喷施 G 型欧洲山芥叶片的甲醇粗提物可显著减少小菜蛾对甘蓝叶片的取食, 证明欧洲山芥植株体内存在抑制小菜蛾等害虫取食的成分 (Serizawa et al., 2001)。

植物对昆虫的防御反应和昆虫对植物防御物质的适应是协同进化的。因此, 研究植物抗虫机制同时需了解昆虫的解毒机制 (胡慧芬 等, 2006)。*R* 基因在跳甲种群中非常稀有, 但在以 G 型欧洲山芥为寄主的跳甲种群中却常见 (Nielsen, 1997a, 1999; de Jong & Nielsen, 1999; de Jong et al., 2000)。单显性的 *R* 基因能够使跳甲适应 G 型欧洲山芥的抗性, Agerbirk 等 (2001a) 推测只有一种生化因子 (之后的研究发现是皂苷) 在 G 型欧洲山芥中起主要抗虫作用。尽管跳甲适应 G 型欧洲山芥的遗传机制已经明确, 但对欧洲山芥的抗虫机制仍知之甚少 (Kuzina et al., 2009), 目前研究主要集中于 G 型和 P 型欧洲山芥种类和含量有差异的硫甙、黄酮和皂苷 3 类次生代谢物质。

### 2.1 硫甙

硫甙普遍存在于十字花科作物中 (Hopkins et al., 2009), 至少有 120 种已确定结构 (Mithen, 2001)。经长期的协同进化, 十字花科寡食性昆虫对硫甙产生了生化适应性, 成为寡食性昆虫的寄主定位信号 (Serizawa et al., 2001; Hopkins et al., 2009)。欧洲山芥嫩叶硫甙含量高于老叶, 小菜蛾在嫩叶上的产卵量是老叶的 3.7 倍 (Badenes-Perez et al., 2014a)。植株受损后, 黑芥子酶 (葡萄糖硫苷酶) 将硫甙水解生成异硫氰酸酯、硫氰酸酯、腈及恶唑烷 - 2 - 硫酮等有毒物质 (Brown et al., 2003), 其中异硫氰酸酯的毒性最大, 它甚至影响十字花科寡食性害虫的生长和成活率 (Agrawal & Kurashige, 2003); 腈类和硫氰酸酯对昆虫的毒害较小 (Lambrix et al., 2001); 恶唑烷 - 2 - 硫酮对

昆虫的影响尚不清楚 (Wittstock et al., 2003)。

不同类型欧洲山芥所含硫甙种类不同, 甚至同一类型的不同个体间也有差异。得益于现代仪器分析技术的发展, 利用高效液相色谱结合核磁共振和串联质谱技术大大提高了硫甙检测的精度和准确性 (Agerbirk et al., 2001a, 2001b)。Agerbirk 等 (2001a, 2001b) 发现 G 型欧洲山芥叶片中主要硫甙种类为 S-2-羟基-2-苯乙基硫甙, 也含有微量的吲哚-3-亚甲基硫甙、R-2-羟基-2-苯乙基硫甙、2-苯乙基硫甙和 4-甲氧基吲哚-3-亚甲基硫甙; 而 P 型主要含有 R-2-羟基-2-苯乙基硫甙, 也含微量的吲哚-3-亚甲基硫甙、2-苯乙基硫甙、S-2-羟基-2-苯乙基硫甙、4-甲氧基吲哚-3-亚甲基硫甙和 R-2-羟基-2-(4-羟苯基)乙烷基硫甙, 但这些硫甙种类和含量的差异与抗虫性的差异并不显著相关。van Leur 等 (2006) 还发现 G 型欧洲山芥群体内部存在形态上难以区分的两种不同的化学型: BAR 型和 NAS 型, 它们体内所含的主要硫甙种类分别为 S-2-羟基-2-苯乙基硫甙和 2-苯乙基硫甙, 这两种类型的硫甙仅有一个羟基官能团的差异, 这一差异由单基因控制, 编码前者的等位基因为显性, 后者为隐性 (van Leur et al., 2006)。对德国、比利时、法国和瑞士的 12 份欧洲山芥自然群体分析发现均为 BAR 型, 而 15 份荷兰种群中 8 份欧洲山芥其 NAS 型比例为 2%~22% (van Leur et al., 2006)。

硫甙合成途径在模式植物拟南芥等十字花科作物中的研究已很深入, 主要包括氨基酸侧链延长; 硫甙核心骨架形成和侧链修饰 3 个步骤, 在此不再赘述。S-2-羟基-2-苯乙基硫甙和 2-苯乙基硫甙的水解产物分别为 S-5-苯基-1,3-恶唑烷-2-硫酮和 2-苯乙基异硫氰酸酯 (van Leur et al., 2008a), 这 2 种水解产物对昆虫的抗性差异很大, 因此两种硫甙的微小差异却产生了完全不同的生物功能。尽管 BAR 型欧洲山芥硫甙总量是 NAS 型的 2 倍, 但小菜蛾在 NAS 型欧洲山芥上的产卵量是 BAR 型的 2.2 倍 (Badenes-Perez et al., 2014b), 似乎硫甙种类在吸引小菜蛾产卵时比总量作用更大。广食性害虫甘蓝夜蛾 (*Mamestra brassicae* L.) 偏好于 NAS 型山芥 (van Leur et al., 2008b), 而十字花科专食性的甘蓝地种蝇 (*Delia radicum* L.) 更偏好 BAR 型 (van Leur et al., 2008a), 菜青虫 (*Pieris rapae* L.) 在 2 种化学型间却没有表现出偏好性 (van Leur et al., 2008b), 这可能是在进化过程中 2 种化学型在同一群体中共同得以保存的原因 (van Leur, 2008)。

欧洲山芥地下部硫甙含量显著高于地上部 (魏小春, 2012), 与 van Dam 等 (2009) 综述的 29 种植物的研究结果一致。G 型和 P 型欧洲山芥根部 2-苯乙基硫甙含量分别达 48.4 和 41.26  $\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$ , 而在叶片中的含量分别仅为 0.11 和 0.26  $\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$ , 可能是由于其水解产物 2-苯乙基异硫氰酸酯毒性大, 且挥发性低和高疏水性而不易在土壤中流失, 能更好地防御土壤真菌和线虫 (van Dam et al., 2009)。结球甘蓝地上部硫甙含量受环境影响波动较大, 而不同时期和生长环境下根部硫甙含量相对稳定, 可能是为应对更频繁的地下生物和非生物的胁迫, 而地上部的生物胁迫呈季节性变化, 因此地上部诱导型的防御机制对植物更为经济 (Kabouw et al., 2009)。魏小春 (2012) 也发现欧洲山芥叶片总硫甙含量变化与自然界小菜蛾的产卵和危害期变化一致, 但对其与根部不同时期和生长环境中的变化情况尚未见有研究报道。

有研究者用叶片在有机溶剂中浸泡数秒钟的方法提取蜡质表层或蜡质中的代谢物质, 得出了硫甙存在于蜡质表层或蜡质层中吸引十字花科寡食性害虫产卵的结论 (Städler & Roessingh, 1991)。直到 2005 年, Reifenhath 等 (2005) 利用机械分离法证明甘蓝型油菜和豆瓣菜 2 种十字花科作物叶表蜡质中不含硫甙, 并在光照和黑暗条件下测定生长叶片的浸提液成分证实叶内组织中的硫甙通过开放的气孔进入浸提液。Badenes-Perez 等 (2011) 用同样的方法分析了 3 种山芥属植物 (包括欧洲山芥) 和甘蓝型油菜、豆瓣菜共 5 种十字花科作物叶表蜡质组成, 仅在 3 种山芥属植物叶表蜡质中

检测到硫甙的存在, 因而欧洲山芥对十字花科寡食性害虫有较强的吸引力; 而远轴叶面硫甙含量高于近轴叶面, 但小菜蛾在远、近轴叶面的产卵量无显著差异 (Badenes-Perez et al., 2011), 说明硫甙不是影响其产卵偏好的唯一次生代谢物质 (Marazzi & Städler, 2004; Renwick et al., 2006; Badenes-Perez et al., 2011)。其它十字花科作物叶表蜡质中是否存在硫甙需要进一步的研究。

## 2.2 黄酮

黄酮类物质在植物生长发育 (如色素形成、种皮和花粉管的发育)、抵抗生物胁迫 (如抗病虫害) 和非生物胁迫 (如抗紫外线) 过程中起重要作用, 而且具有有益人类健康的药理作用, 其在拟南芥、金鱼草和矮牵牛等模式植物体内的生物合成途径已研究的比较清晰 (Onkokesung et al., 2014)。Senatore 等 (2000) 以研究欧洲山芥的药用和营养作用为目的, 在意大利南部采集的欧洲山芥叶片中鉴定出了 7 种黄酮苷类物质。已有研究证明蒜芥 (*Alliaria petiolata*) 中对菜粉蝶起拒食作用的物质是黄酮 (Renwick et al., 2001), 且其含量有季节性波动 (Haribal & Renwick, 2001)。Dalby-Brown 等 (2011) 为了研究欧洲山芥抗虫性的季节变化与次生代谢物质种类和含量的关系, 在 G 型欧洲山芥中分离出了 4 种黄酮, 另有 19 种物质推测为黄酮类。分离的 2 种四糖基黄酮仅在 G 型山芥中存在, 然而它们在欧洲山芥中的含量随季节变化不大; 19 种推定的黄酮类物质中有 3 种含量的变化趋势与山芥抗虫性的季节变化趋势一致, 当时被认为是潜在的抗虫物质 (Dalby-Brown et al., 2011)。但后来的研究发现, 含有 G 型欧洲山芥黄酮物质的提取液对小菜蛾没有明显的拒食作用, 而皂苷却作用明显, 且皂苷含量的季节性变化与欧洲山芥抗虫能力的季节性变化一致 (Shinoda et al., 2002; Agerbirk et al., 2003a, 2003b), 因此之后的研究更多的集中于皂苷, 但研究者也同时指出不能忽视黄酮苷类物质的作用, 有研究发现黄酮苷可与其他次生代谢物质协同作用 (Simmonds, 2003; Dalby-Brown et al., 2011)。

## 2.3 皂苷

皂苷是一类参与植物抵抗真菌及害虫的次生代谢物质 (Dowd et al., 2011)。它是由 1 个疏水性的三萜糖苷配基 (皂角苷配基) 连接 1 个或多个亲水性的糖基组成的双亲分子, 这种特性使其能够嵌入到冷血动物生物膜系统与膜甾醇形成复合物, 从而破坏脂双层导致膜损伤, 使细胞死亡 (Augustin et al., 2011)。

皂苷合成是甾醇初生合成途径上进化出的一条次生代谢途径, 在进化上晚于硫甙 (Badenes-Perez et al., 2014a)。目前的研究认为, 前体物质 2,3 - 氧化角鲨烯在氧化鲨烯环化酶 (OSCs) 家族的  $\beta$  - 香树脂合成酶 ( $\beta$  - As) 的催化下形成  $\beta$  - 香树脂醇, 之后由细胞色素 P450 催化添加重要的功能基团, 最后在糖基转移酶 (UGT) 作用下添加糖基生成皂苷 (Augustin et al., 2012)。

欧洲山芥是一种能够合成皂苷的十字花科作物 (Augustin et al., 2012)。Shinoda 等 (2002) 在欧洲山芥中鉴定出了第 1 个抗虫皂苷——纤维二糖基常春藤皂苷元, 对 3 龄小菜蛾幼虫具有明显的拒食活性。随后, Agerbirk 等 (2003a) 利用核磁共振分离鉴定了另一种皂苷——纤维二糖基齐墩果酸, 并证实欧洲山芥对小菜蛾抗性的季节性变化与其含量成正相关。2009 年, Kuzina 等 (2009) 通过代谢组学手段研究由 G 型和 P 型欧洲山芥为亲本杂交获得的 F<sub>2</sub> 群体的抗虫性与代谢物的关系, 发现了 2 种新的抗虫皂苷, 即纤维二糖基棉根皂苷和纤维二糖基 - 4 - 表常春藤皂苷。Kuzina 等 (2011) 又利用该 F<sub>2</sub> 群体构建了包含 100 个 AFLP 标记和 31 个 SSR 标记的遗传连锁图谱, 定位了与皂苷、硫甙、有无叶毛和抗跳甲 (*Phyllotreta nemorum*) 等相关的数量性状位点, 其中包括与 4 种皂苷合成有关的 9 个 QTL 和与抗性相关的 2 个 QTL, 且抗跳甲的 2 个 QTL 和与抗性相关的 4 种

皂苷的 QTL 共定位, P 型欧洲山芥虽含有其他种类的皂苷, 但缺乏这 4 类, 因此造成了抗虫性的显著差异 (Kuzina et al., 2009, 2011)。根据以上研究结果, Kuzina 等 (2011) 推测欧洲山芥抗虫的双基因模型:  $F_2$  群体中显性纯合 (AABB) 单株与 G 型亲本表现为极抗虫, 而隐性纯合 (aabb) 个体与 P 型亲本极感虫, 双杂合子 (AaBb) 单株抗性居中; 第 4 连锁群上 B 基因的效应大于第 1 连锁群上的 A 基因。这是目前关于欧洲山芥唯一的一张遗传图谱, 对探索欧洲山芥抗虫机理具有重要的指导意义。但是, 由于该图谱主要为 AFLP 标记且标记数量少, 标记区间大, 仍无法确定候选基因。

目前欧洲山芥抗虫研究的一个热点就是解析在各种生物逆境下 4 种皂苷合成相关基因的作用。魏小春 (2012) 以不接种小菜蛾 G 型欧洲山芥作对照, 接种后 1、4、8、12、24 及 48 h 取样转录组测序发现, 小菜蛾取食后皂苷合成途径中 *beta-AS* 及 *HMGR* 基因上调表达, 并通过 RACE 方法克隆了 *beta-AS* 基因。抗虫皂苷的皂角苷配基和糖苷配基均无抗性, 说明皂角苷配基的糖基化对欧洲山芥抗虫性至关重要 (Nielsen et al., 2010), 因此糖基转移酶可能是造成 G 型和 P 型山芥抗虫差异的原因 (Augustin et al., 2012)。Augustin 等 (2012) 克隆了 5 个 UGT73C 亚家族基因, 其中 UGT73C10 (P 型) 和 UGT73C11 (G 型) 体外催化齐墩果酸和常春藤皂角苷配基 3-O 单糖基化, 后者糖基化产物对跳甲的拒食活性远强于前者。由于 G 型和 P 型欧洲山芥中的糖基转移酶具有相同的催化活性, 因此推断皂苷合成的上游步骤, 即由 OSCs 催化的环化或细胞色素 P450 催化的骨架修饰决定了它们的抗虫差异。欧洲山芥的种子和子叶中不含皂苷, 皂苷合成某些关键基因可能是在真叶出现后开始表达 (Badenes-Perez et al., 2014a)。

### 3 营养及环境对欧洲山芥抗虫性的影响

不同物种间、相同物种的不同群体间及个体间所产生的次生代谢物质是不同的 (van Leur et al., 2006), 控制次生代谢物质生物合成、转运和降解的机制主要由基因型决定 (Cipollini et al., 2003), 但也受个体发育 (Boege & Marquis, 2005)、其它生物诱导 (Dicke et al., 2003) 和季节变化的影响 (Agerbirk et al., 2001a), 欧洲山芥 G 型和 P 型抗虫性差异及 G 型抗性的强弱是由基因型和环境共同作用的结果。

硫甙是吸引小菜蛾等十字花科作物害虫产卵的寄主定位信号 (Agerbirk et al., 2003a; Badenes-Perez et al., 2013), 欧洲山芥不同营养水平植株中硫甙含量存在差异。不同氮肥水平对 P 型欧洲山芥叶片中硫甙含量无显著影响, 而高氮处理显著增加了根中硫甙的含量; 高氮水平显著降低了 G 型欧洲山芥叶和根中总硫甙含量 (魏小春 等, 2012a)。硫是硫甙及参与皂苷生物合成相关酶 (如乙酰辅酶 A) 的组成成分 (Cheng et al., 2007), 增施硫显著提高了 G 型欧洲山芥硫甙的含量, 但对皂苷含量无显著影响, 小菜蛾在 G 型欧洲山芥上的产卵率较不施硫肥提高了 144%, 增加了其作为“诱杀作物”的效能 (Badenes-Perez et al., 2010)。P 型欧洲山芥全年均表现为感虫, 而 G 型欧洲山芥的抗虫性随季节变化而发生改变。春季光照充足、温度超过 15 ~ 20 °C 时 G 型欧洲山芥开始产生化学抗性, 但 10 月开始抗性又逐渐消失 (Nielsen, 1997b; Agerbirk et al., 2001a)。魏小春 (2012) 发现 G 型欧洲山芥的总硫甙含量在 6—9 月显著高于 5 月和 11 月, P 型的变化趋势与之有所不同, 以 7 月含量最低, 其它各月差异不显著, 并指出 G 型欧洲山芥的硫甙含量的季节变化与自然界小菜蛾的产卵和危害盛期一致。欧洲山芥植株中总硫甙含量秋季显著高于春夏季, G 型欧洲山芥在春、夏季对跳甲幼虫具有很高的抗性, 而在秋季逐渐失去抗性, 但抗性水平与硫甙含量无相关性 (Nielsen, 1997b; Agerbirk et al., 2001a)。离体鉴定对小菜蛾抗性也发现, 生长在温室或夏季

采集的 G 型欧洲山芥莲座期植株对二龄小菜蛾具有强致死性, 而深秋季节伴随着抗虫皂苷含量的降低抗性减弱 (Agerbirk et al., 2003a)。

## 4 欧洲山芥抗白锈病研究进展

白锈菌科 (Albuginaceae) 真菌是能够侵染被子植物发生白锈病的一类专性寄生菌, 是十字花科作物普遍存在的一种病害, 严重影响产品器官的产量和品质 (Choi et al., 2011)。Choi 等 (2011) 分析了分别于 1925 年 (美国)、1943 年 (爱尔兰) 和 1992 年 (德国) 采集于欧洲山芥的白锈菌, 与感染其他植物的白锈菌做了系统发生关系分析, 虽然欧洲山芥上的白锈菌来源地不同且取样时间相隔 67 年, 但它们的 *cox2* mtDNA 和 ITS rDNA 序列完全一致, 在进化树上被聚在单独的一枝。据此推测, 侵染欧洲山芥的白锈菌是一个单独的种, 并与欧洲山芥一起经历了长时间的协同进化 (Choi et al., 2011), van Mølken 等 (2014a) 的研究结果证实了这一推测。侵染欧洲山芥的白锈菌具有寄主专一性, 尚未发现其能侵染栽培十字花科作物 (Choi et al., 2011)。但是, 当接种白锈菌于抗虫性显著差异的 G 型和 P 型欧洲山芥时, 两者在抗病性上也显示出了显著的差异, 所不同的是感虫的 P 型却高抗白锈病, 而抗虫的 G 型却高感白锈病 (van Mølken et al., 2014a, 2014b), 可能由于二者所含硫甙种类不同导致它们抗病性的差异 (Christensen et al., 2014)。

## 5 欧洲山芥的利用研究

很早之前研究者就尝试利用欧洲山芥优异基因改良栽培十字花科作物, 但均未获得成功。1994 年 Fahleson 等 (1994) 利用欧洲山芥和甘蓝型油菜进行种间体细胞杂交获得了杂种组培苗, 但由于种间杂交的不亲和性没能在温室条件下长成成熟植株。目前欧洲山芥主要用作“诱杀作物”进行十字花科作物害虫防治。

在化学杀虫剂大规模使用之前, 诱虫作物被广泛用于农业害虫的防治 (Talekar & Shelton, 1993)。近年来, 随着虫害的加剧和害虫抗药性的增强 (Furlong et al., 2013)、环境问题的日益突出和对食品安全问题的广泛关注, 种植诱虫作物进行害虫的综合防治再次引起重视 (Shelton & Badenes-Perez, 2006)。生产中可将诱虫作物与主栽作物间套作或种植在主栽作物田四周, 也可两者结合使用 (Hokkanen, 1991), 通过影响昆虫的产卵及取食行为达到保护主栽作物的目的。然而当虫口密度高时就会产生“溢出效应” (Luther et al., 1996), 解决办法是利用既对害虫成虫产卵具有强大的引诱力, 又对虫卵或幼虫有强致死效应的植物作为“诱杀作物” (吕建华, 2004)。研究发现, 欧洲山芥作为“诱杀作物”具有极大的优越性, G 型欧洲山芥与其它十字花科作物间套作种植, 小菜蛾更倾向于在欧洲山芥上产卵, 是在花椰菜上的 24 ~ 26 倍; 与甘蓝同时供小菜蛾选择产卵时, 雌蛾几乎只在欧洲山芥上产卵, 但其幼虫却不能在 G 型欧洲山芥上存活 (Idris & Grafius, 1996; Badenes-Perez et al., 2004; Lu et al., 2004; Shelton & Nault, 2004)。

欧洲山芥真叶同时有高含量的硫甙和抗虫皂苷, 是其作为“诱杀作物”的两个先决条件, 既对害虫具有很大的吸引力又对其有强烈的致死作用 (Badenes-Perez et al., 2011, 2013, 2014a)。Badenes-Perez 等 (2013, 2014b) 研究发现, 小菜蛾偏爱在欧洲山芥上产卵, 但皂苷含量高使得幼虫无法存活。甘蓝田间种植欧洲山芥显著降低了甘蓝植株上的小菜蛾幼虫数量, 虫卵数和虫口密度随着欧洲山芥植株种植量的增加而减少 (Badenes-Perez et al., 2005)。除小菜蛾外, 欧洲山芥还可



作为跳甲 *Phyllotreta nemorum* (Agerbirk et al., 2001a)、白粉蝶 *Pieris napi oleracea* (Harris) (Renwick, 2002) 和甘蓝夜蛾 *Mamestra brassicae* (van Leur et al., 2008b) 的“诱杀作物”。但欧洲山芥可诱杀害虫的种类有限 (Badenes-Perez et al., 2005), 菜青虫 *Pieris rapae* (L.) 和小地老虎 *Agrotis ipsilon* Hufnagel (Busching & Turpin, 1977) 可在 G 型欧洲山芥上生长化蛹 (Badenes-Perez et al., 2005), 也不能在甘蓝田中作为粉纹夜蛾 *Trichoplusia ni* (Hübner)、盐泽枝灯蛾 *Estigmene acrea* (Drury) (Badenes-Perez et al., 2005) 的“诱杀作物”。油菜花露尾甲 *Meligethes aeneus* 产卵于花蕾 (Williams & Free, 1978), 且在欧洲山芥上产卵很少 (Börjesdotter, 2000), 因此不能诱杀该害虫。

利用欧洲山芥作为“诱杀作物”, 根部高含量的硫甙还可进行土壤“生物熏蒸”, 减轻土传病虫害 (van Dam et al., 2009), 应用前景广阔。

## 6 研究展望

病虫害是制约十字花科作物生产的主要障碍之一, 受到世界各国的普遍重视。目前关于对十字花科作物害虫 (如小菜蛾、跳甲) 的药剂控制和抗虫性鉴定方法研究较多, 而抗虫育种研究进展缓慢, 其主要原因是抗虫种质资源缺乏且鉴定出的抗性材料多由隐性基因控制并呈数量遗传 (王欣, 2007; 陆鹏 等, 2011), 难以直接应用于抗虫育种。因此, 亟待发现新的抗虫资源和抗虫基因。表型和抗性显著差异的两种生态型欧洲山芥引起了研究者的极大兴趣, 已在形态及生物学特性、起源及演化、抗虫相关次生代谢物质、营养条件及环境对抗虫性的影响、作为“诱杀作物”、抗虫基因定位等方面开展了研究, 并取得了重要进展。但欧洲山芥作为一种野生植物资源, 长期以来未被足够重视, 与其他作物相比研究很不深入。综述前人对欧洲山芥的研究与利用进展, 作者认为今后至少要在以下几方面进一步深入研究:

(1) 虽然通过传统杂交方法利用欧洲山芥优异基因改良栽培十字花科作物的尝试因种间杂交的不亲和性至今均未获得成功, 但现代生物学技术的发展使研究者可利用转基因技术快速获得转基因植株。欧洲山芥蕴含的优异基因在十字花科作物的遗传改良方面的应用具有广阔的前景。一方面, 二代测序技术的飞速发展快速准确的基因定位提供了有力工具。据悉, 哥本哈根大学研究人员已完成了欧洲山芥全基因组测序并即将公布, 这将极大方便该物种的研究。利用基因组重测序、QTL-seq 或简化基因组测序 (RAD-seq) 技术将更加快速、准确地定位其抗病、抗虫及次生代谢相关的抗性基因。另一方面, 许多园艺作物已有比较成熟的遗传转化体系, 一旦欧洲山芥的优异基因被确定, 育种家便可通过转基因方法在短时间获得具有这些优异性状的园艺植物新品种。现阶段, 利用欧洲山芥作为“诱杀作物”与栽培十字花科作物间套作, 进行十字花科寡食性害虫的防治和利用硫甙的“生物熏蒸”功能防治土传病虫害, 对减少农药使用, 提高食品安全, 缓解日益突出的环境问题具有重要意义。但是, 适宜中国生态环境和露地及保护地栽培条件的主栽作物与欧洲山芥间作、套作模式尚未建立, 筛选合适的间作、套作时期、确定合理的种植密度以实现单位面积土地效益最大化, 是欧洲山芥在中国推广利用需要解决的问题。

(2) 继续加强欧洲山芥种质资源的收集与评价。由于之前对野生资源重视不足, 中国对欧洲山芥种质资源的收集、引种和保存工作起步较晚, 通过中国农业科学院蔬菜花卉研究所种质资源课题组近几年的努力, 已收集到 33 份欧洲山芥种质资源, 多数高抗小菜蛾, 为今后研究提供了材料。然而, 这些欧洲山芥的地理分布有限, 仍需继续进行种质资源的搜集。近年发现对白锈病具有抗性, 改变了 G 型抗 P 型感的传统观念, 欧洲山芥中还有许多尚未被发现的优异性状, 需要更深入的鉴定



评价。

(3) 在十字花科作物中, 目前仅发现欧洲山芥等几种山芥属植物硫甙可分泌到叶表蜡质中, 这也可能是欧洲山芥与其他十字花科作物相比更吸引小菜蛾、跳甲等寡食性害虫的原因(Badenes-Perez et al., 2011)。但极性分子硫甙穿透叶表角质层的机制尚不明确, 水孔及气孔在这一运输过程中的作用需要进一步试验验证。

(4) G 型和 P 型欧洲山芥地上部主要硫甙成分分别为 S - 2 - 羟基 - 2 - 苯乙基硫甙和 R - 2 - 羟基 - 2 - 苯乙基硫甙, 这两种同分异构体通过同一前体——2 - 苯乙基硫甙的一步羟基化反应形成。催化 2 - 苯乙基硫甙生成 S 或 R - 2 - 羟基 - 2 - 苯乙基硫甙的基因需要挖掘验证。

两种类型欧洲山芥黄酮类物质结构和功能研究还不深入, 不同分子结构的黄酮需进一步分离鉴定, 差异黄酮在两种不同类型欧洲山芥中的生物学功能尚不明确, 需继续试验验证。

## References

- Agerbirk N, Olsen C E, Bibby B M, Frandsen H O, Brown L D, Nielsen J K, Renwick J A A. 2003a. A saponin correlated with variable resistance of *Barbarea vulgaris* to the diamondback moth *Plutella xylostella*. *Journal of Chemical Ecology*, 29 (6): 1417 - 1433.
- Agerbirk N, Olsen C E, Nielsen J K. 2001a. Seasonal variation in leaf glucosinolates and insect resistance in two types of *Barbarea vulgaris* ssp. *arcuata*. *Phytochemistry*, 58 (1): 91 - 100.
- Agerbirk N, Ørgaard M, Nielsen J K. 2003b. Glucosinolates, flea beetle resistance, and leaf pubescence as taxonomic characters in the genus *Barbarea* (Brassicaceae). *Phytochemistry*, 63 (1): 69 - 80.
- Agerbirk N, Petersen B L, Olsen C E, Halkier B A, Nielsen J K. 2001b. 1,4-Dimethoxyglucobrassicin in *Barbarea* and 4-hydroxyglucobrassicin in *Arabidopsis* and *Brassica*. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 49: 1502 - 1507.
- Agrawal A A, Kurashige N S. 2003. A role for isothiocyanates in plant resistance against the specialist herbivore *Pieris rapae*. *Journal of Chemical Ecology*, 29: 1403 - 1415.
- Andersson A A, Merker A, Nilsson P, Sørensen H, Åman P. 1999. Chemical composition of the potential new oilseed crops *Barbarea vulgaris*, *Barbarea verna* and *Lepidium campestre*. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 79 (2): 179 - 186.
- Augustin J M, Drok S, Shinoda T, Sanmiya K, Nielsen J K, Khakimov B, Olsen C E, Hansen E H, Kuzina U V, Ekstrom C T, Hauser T, Bak S. 2012. UDP-Glycosyltransferases from the UGT73C subfamily in *Barbarea vulgaris* catalyze saponin 3-O-Glucosylation in saponin-mediated insect resistance. *Plant Physiology*, 160 (4): 1881 - 1895.
- Augustin J M, Kuzina V, Andersen S B, Bak S. 2011. Molecular activities, biosynthesis and evolution of triterpenoid saponins. *Phytochemistry*, 72 (6): 435 - 457.
- Badenes-Perez F R, Gershenzon J, Heckel D G. 2014a. Insect attraction versus plant defense: young leaves high in glucosinolates stimulate oviposition by a specialist herbivore despite poor larval survival due to high saponin content. *PLoS ONE*, 9 (4): e95766. doi: 10.1371/journal.pone.0095766.
- Badenes-Perez F R, Reichelt M, Gershenzon J, Heckel D G. 2011. Phylloplane location of glucosinolates in *Barbarea* spp. (Brassicaceae) and misleading assessment of host suitability by a specialist herbivore. *New Phytologist*, 189 (2): 549 - 556.
- Badenes-Perez F R, Reichelt M, Gershenzon J, Heckel D G. 2014b. Using plant chemistry and insect preference to study the potential of *Barbarea* (Brassicaceae) as a dead-end trap crop for diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae). *Phytochemistry*, 98: 137 - 144.
- Badenes-Perez F R, Reichelt M, Gershenzon J, Heckel D G. 2013. Interaction of glucosinolate content of *Arabidopsis thaliana* mutant lines and feeding and oviposition by generalist and specialist lepidopterans. *Phytochemistry*, 86: 36 - 43.
- Badenes-Perez F R, Reichelt M, Heckel D G. 2010. Can sulfur fertilisation improve the effectiveness of trap crops for diamondback moth, *Plutella xylostella* (L.) (Lepidoptera: Plutellidae)? *Pest Management Science*, 66 (8): 832 - 838.
- Badenes-Perez F R, Shelton A M, Nault B A. 2004. Evaluating trap crops for diamondback moth, *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae). *Journal of Economic Entomology*, 97 (4): 1365 - 1372.

- Badenes-Perez F R, Shelton A M, Nault B A. 2005. Using yellow rocket as a trap crop for diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae). Journal of Economic Entomology, 98 (3): 884 – 890.
- Boege K, Marquis R J. 2005. Facing herbivory as you grow up: The ontogeny of resistance in plants. Trends in Ecology & Evolution, 20 (8): 441 – 448.
- BöRjesdotter D. 2000. *Barbarea verna* and *Barbarea vulgaris* as host plants for the pollen beetle (*Meligethes aeneus*). The Journal of Agricultural Science, 134 (2): 213 – 220.
- Brown P D, Tokuhiya J G, Reichelt M, Gershenzon J. 2003. Variation of glucosinolate accumulation among different organs and developmental stages of *Arabidopsis thaliana*. Phytochemistry, 62 (3): 471 – 481.
- Busching M, Turpin F. 1977. Survival and development of black cutworm (*Agrotis ipsilon*) larvae on various species of crop plants and weeds. Environmental Entomology, 6 (1): 63 – 65.
- Cheng A X, Lou Y G, Mao Y B, Lu S, Wang L J, Chen X Y. 2007. Plant terpenoids: Biosynthesis and ecological functions. Journal of Integrative Plant Biology, 49 (2): 179 – 186.
- Choi Y J, Shin H D, Ploch S, Thines M. 2011. Three new phylogenetic lineages are the closest relatives of the widespread species *Albugo candida*. Fungal Biology, 115 (7): 598 – 607.
- Christensen S, Heimes C, Agerbirk N, Kuzina V, Olsen C E, Hauser T P. 2014. Different geographical distributions of two chemotypes of *Barbarea vulgaris* that differ in resistance to insects and a pathogen. Journal of Chemical Ecology, 40 (5): 1 – 11.
- Cipollini D F, Busch J W, Stowe K A, Simms E L, Bergelson J. 2003. Genetic variation and relationships of constitutive and herbivore-induced glucosinolates, trypsin inhibitors, and herbivore resistance in *Brassica rapa*. Journal of Chemical Ecology, 29 (2): 285 – 302.
- Dalby-Brown L, Olsen L C E, Nielsen J K, Agerbirk N. 2011. Polymorphism for novel tetraglycosylated flavonols in an eco-model crucifer, *Barbarea vulgaris*. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 59 (13): 6947 – 6956.
- de Jong P W, Frandsen H O, Rasmussen L, Nielsen J K. 2000. Genetics of resistance against defences of the host plant *Barbarea vulgaris* in a Danish flea beetle population. Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences, 267 (1453): 1663 – 1670.
- de Jong P W, Nielsen J K. 1999. Polymorphism in a flea beetle for the ability to use an atypical host plant. Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences, 266 (1414): 103 – 111.
- Dicke M, van Poecke R M, de Boer J G. 2003. Inducible indirect defence of plants: From mechanisms to ecological functions. Basic and Applied Ecology, 4 (1): 27 – 42.
- Dowd P F, Berhow M A, Johnson E T. 2011. Differential activity of multiple saponins against omnivorous insects with varying feeding preferences. Journal of Chemical Ecology, 37: 443 – 449.
- Fahleson J, Eriksson I, Glimelius K. 1994. Intertribal somatic hybrids between *Brassica napus* and *Barbarea vulgaris*-production of in vitro plantlets. Plant Cell Reports, 13 (7): 411 – 416.
- Flora of China Editorial Committee, Chinese Academy of Sciences. 2010. Flora of China. Beijing: Science Press. (in Chinese)
- 中国科学院中国植物志编辑委员会. 2010. 中国植物志. 北京: 科学出版社.
- Furlong M J, Wright D J, Dosdall L M. 2013. Diamondback moth ecology and management: Problems, progress, and prospects. Annual Review of Entomology, 58 (1): 517 – 541.
- Haribal M, Renwick J A A. 2001. Seasonal and population variation in flavonoid and alliarinoside content of *Alliaria petiolata*. Journal of Chemical Ecology, 27 (8): 1585 – 1594.
- Hauser T P, Toneatto F, Nielsen J K. 2012. Genetic and geographic structure of an insect resistant and a susceptible type of *Barbarea vulgaris* in Western Europe. Evolutionary Ecology, 26 (3): 611 – 624.
- Hokkanen H M. 1991. Trap cropping in pest management. Annual Review of Entomology, 36 (1): 119 – 138.
- Hopkins R J, van Dam N M, van Loon J J A. 2009. Role of glucosinolates in insect-plant relationships and multitrophic interactions. Annual Review of Entomology, 54: 57 – 83.
- Hu Hui-fen, Fang Xiao-ping, Xiao Chun. 2006. Advances on chemical defense of *Brassica* crops against *Lepidoptera* insects. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 28 (3): 368 – 374. (in Chinese)
- 胡慧芬, 方小平, 肖春. 2006. 芸薹属植物抗鳞翅目昆虫的研究进展. 中国油料作物学报, 28 (3): 368 – 374.

- Idris A B, Grafius E. 1996. Effects of wild and cultivated host plants on oviposition, survival, and development of diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae) and its parasitoid *Diadegma insulare* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Environmental Entomology*, 25 (4): 825 – 833.
- Kabouw P, Biere A, Van der Putten W H, van Dam N M. 2009. Intra-specific differences in root and shoot glucosinolate profiles among white cabbage (*Brassica oleracea* var. *capitata*) cultivars. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 58 (1): 411 – 417.
- Kuzina V, Ekstrom C T, Andersen S B, Nielsen J K, Olsen C E, Bak S. 2009. Identification of defense compounds in *Barbarea vulgaris* against the herbivore *Phyllotreta nemorum* by an ecometabolomic approach. *Plant Physiology*, 151 (4): 1977 – 1990.
- Kuzina V, Nielsen J K, Augustin J M, Torp A M, Bak S, Andersen S B. 2011. *Barbarea vulgaris* linkage map and quantitative trait loci for saponins, glucosinolates, hairiness and resistance to the herbivore *Phyllotreta nemorum*. *Phytochemistry*, 72 (2-3): 188 – 198.
- Lambrix V, Reichelt M, Mitchell-Olds T, Kliebenstein D J, Gershenzon J. 2001. The *Arabidopsis* epithiospecifier protein promotes the hydrolysis of glucosinolates to nitriles and influences *Trichoplusia ni* herbivory. *Plant Cell*, 13: 2793 – 2807.
- Lü Jian-hua. 2004. Studies of a wild crucifer *Barbarea vulgaris* G-type as a dead-end trap crop for the diamondback moth [Ph. D. Dissertation]. Hangzhou: Zhejiang University. (in Chinese)
- 吕建华. 2004. 欧洲山芥对小菜蛾的诱杀效应及其机理 [博士论文]. 杭州: 浙江大学.
- Lu J H, Liu S S, Shelton A M. 2004. Laboratory evaluations of a wild crucifer *Barbarea vulgaris* as a management tool for the diamondback moth *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae). *Bulletin of Entomological Research*, 94 (6): 509 – 516.
- Lu Peng, Li Xi-xiang, Wu Qing-jun, Qiu Yang, Xu Bao-yun, Wang Hai-ping, Song Jiang-ping, Wang Shao-wei. 2011. Inheritance of the resistance of elite germplasm to diamondback moth (*Plutella xylostella* L.) in non-heading Chinese cabbage. *Journal of Plant Genetic Resources*, 12 (1): 71 – 74. (in Chinese)
- 陆 鹏, 李锡香, 吴青君, 邱 杨, 徐宝云, 王海平, 宋江萍, 王少伟. 2011. 不结球白菜优异种质对小菜蛾抗性的遗传分析. *植物遗传资源学报*, 12 (1): 71 – 74.
- Luther G C, Valenzuela H R, Defrank J. 1996. Impact of cruciferous trap crops on lepidopteran pests of cabbage in Hawaii. *Environmental Entomology*, 25 (1): 39 – 47.
- Macdonald M A, Cavers P B. 1991. The biology of canadian weeds 97. *Barbarea vulgaris* R. Br. *Canadian Journal of Plant Science*, 71 (1): 149 – 166.
- Marazzi C, Städler E. 2004. *Arabidopsis thaliana* leaf-surface extracts are detected by the cabbage root fly (*Delia radicum*) and stimulate oviposition. *Physiological Entomology*, 29 (2): 192 – 198.
- Mithen R. 2001. Glucosinolates: biochemistry, genetics and biological activity. *Plant Growth Regulation*, 34: 91 – 103.
- Nielsen J K. 1997a. Genetics of the ability of *Phyllotreta nemorum* larvae to survive in an atypical host plant, *Barbarea vulgaris* ssp. *arcuata*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 82 (1): 37 – 44.
- Nielsen J K. 1997b. Variation in defences of the plant *Barbarea vulgaris* and in counteradaptations by the flea beetle *Phyllotreta nemorum*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 82 (1): 25 – 35.
- Nielsen J K. 1999. Specificity of a Y-linked gene in the flea beetle *Phyllotreta nemorum* for defences in *Barbarea vulgaris*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 91 (2): 359 – 368.
- Nielsen N J, Nielsen J, Staerk D. 2010. New resistance-correlated saponins from the insect-resistant crucifer *Barbarea vulgaris*. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 58 (9): 5509 – 5514.
- Onkokesung N, Reichelt M, van Doorn A, Schuurink R C, van Loon J J, Dicke M. 2014. Modulation of flavonoid metabolites in *Arabidopsis thaliana* through overexpression of the *MYB75* transcription factor: Role of kaempferol-3, 7-dirhamnoside in resistance to the specialist insect herbivore *Pieris brassicae*. *Journal of Experimental Botany*, 65: 2203 – 2217.
- Ørgaard M, Linde-Laursen I. 2007. Cytogenetics of Danish species of *Barbarea* (Brassicaceae): Chromocentres, chromosomes and rDNA sites. *Hereditas*, 144 (4): 159 – 170.
- Ørgaard M, Linde-Laursen I. 2008. Meiotic analysis of Danish species of *Barbarea* (Brassicaceae) using FISH: Chromosome numbers and rDNA sites. *Hereditas*, 145 (5): 215 – 219.
- Reifenrath K, Riederer M, Müller C. 2005. Leaf surface wax layers of Brassicaceae lack feeding stimulants for *Phaedon cochleariae*. *Entomologia*

- Experimentalis et Applicata, 115 (1): 41 – 50.
- Renwick J A A. 2002. The chemical world of crucivores: Lures, treats and traps. Entomologia Experimentalis et Applicata, 104 (1): 35 – 42.
- Renwick J A A, Haribal M, Gouinguen S, Stdlar E. 2006. Isothiocyanates stimulating oviposition by the diamondback moth, *Plutella xylostella*. Journal of Chemical Ecology, 32 (4): 755 – 766.
- Renwick J A A, Zhang W, Haribal M, Attygalle A B, Lopez K D. 2001. Dual chemical barriers protect a plant against different larval stages of an insect. Journal of Chemical Ecology, 27 (8): 1575 – 1583.
- Senatore F, D'Agostin M, Dini I. 2000. Flavonoid glycosides of *Barbarea vulgaris* L. (Brassicaceae). Journal of Agricultural and Food Chemistry, 48 (7): 2659 – 2662.
- Serizawa H, Shinoda T, Kawai A. 2001. Occurrence of a feeding deterrent in *Barbarea vulgaris* (Brassicales: Brassicaceae), a crucifer unacceptable to the diamondback moth, *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae). Applied Entomology and Zoology, 36 (4): 465 – 470.
- Shelton A M, Badenes-Perez E. 2006. Concepts and applications of trap cropping in pest management. Annual Review of Entomology, 51: 285 – 308.
- Shelton A M, Nault B A. 2004. Dead-end trap cropping: A technique to improve management of the diamondback moth, *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae). Crop Protection, 23 (6): 497 – 503.
- Shinoda T, Nagao T, Nakayama M, Serizawa H, Koshioka M, Okabe H, Kawai A. 2002. Identification of a triterpenoid saponin from a crucifer, *Barbarea vulgaris*, as a feeding deterrent to the diamondback moth, *Plutella xylostella*. Journal of Chemical Ecology, 28: 587 – 599.
- Simmonds M S J. 2003. Flavonoid-insect interactions: Recent advances in our knowledge. Phytochemistry, 64: 21 – 30.
- Städler E, Roessingh P. 1991. Perception of surface chemicals by feeding and ovipositing insects // Szentesi A, Jermy T ed. Proceedings of the 7th International Symposium on Insect-Plant Relationships: Symposia Biologica Hungarica. Budapest: Akademiai Kiado: 71 – 86.
- Talekar N, Shelton A. 1993. Biology, ecology, and management of the diamondback moth. Annual Review of Entomology, 38: 275 – 301.
- Toneatto F, Nielsen J K, Orgaard M, Hauser T P. 2010. Genetic and sexual separation between insect resistant and susceptible *Barbarea vulgaris* plants in Denmark. Molecular Ecology, 19 (16): 3456 – 3465.
- van Dam N M, Tytgat T O, Kirkegaard J A. 2009. Root and shoot glucosinolates: A comparison of their diversity, function and interactions in natural and managed ecosystems. Phytochemistry Reviews, 8 (1): 171 – 186.
- van Leur H. 2008. Interactions of *Barbarea vulgaris* glucosinolate phenotypes with above-and belowground invertebrate communities and their consequences for plant fitness. Genetics, chemistry and ecology of a qualitative glucosinolate polymorphism in *Barbarea vulgaris* [Ph. D. Dissertation]. Netherlands: Wageningen University.
- van Leur H, Raaijmakers C E, van Dam N M. 2006. A heritable glucosinolate polymorphism within natural populations of *Barbarea vulgaris*. Phytochemistry, 67 (12): 1214 – 1223.
- van Leur H, Raaijmakers C E, van Dam N M. 2008a. Reciprocal interactions between the cabbage root fly (*Delia radicum*) and two glucosinolate phenotypes of *Barbarea vulgaris*. Entomologia Experimentalis et Applicata, 128 (2): 312 – 322.
- van Leur H, Vet L E M, Van Der Putten W H, van Dam N M. 2008b. *Barbarea vulgaris* glucosinolate phenotypes differentially affect performance and preference of two different species of lepidopteran herbivores. Journal of Chemical Ecology, 34 (2): 121 – 131.
- van Mølken T, Heimes C, Hauser T P, Sundelin T. 2014a. Phylogeny of an *Albugo* sp. infecting *Barbarea vulgaris* in Denmark and its frequency of symptom development in natural populations of two evolutionary divergent plant types. Fungal Biology, 118: 340 – 347.
- van Mølken T, Kuzina V, Munk K R, Olsen C E, Sundelin T, van Dam N M, Hauser T P. 2014b. Consequences of combined herbivore feeding and pathogen infection for fitness of *Barbarea vulgaris* plants. Oecologia, 175: 589 – 600.
- Vermeer K, Verbaarschot P, De Jong P W. 2012. Changes in frequencies of genes that enable *Phyllotreta nemorum* to utilize its host plant, *Barbarea vulgaris*, vary in magnitude and direction, as much within as between seasons. Entomologia Experimentalis et Applicata, 144 (1): 37 – 44.
- Wang Xin. 2007. Studies on the evaluation methods and the mechanism of resistance of Chinese cabbage (*Brassica campestris* L.) to diamondback moth (*Plutella xylostella*) [M.D. Dissertation]. Beijing: Chinese Academy of Agriculture Sciences. (in Chinese)
- 王 欣. 2007. 白菜对小菜蛾抗性的评价方法及抗虫机理研究[硕士论文]. 北京: 中国农业科学院.

- Wei Xiao-chun. 2012. Cloning and analysis of the resistance-related genes based on study of the molecular mechanism found the resistance of *Barbarea vulgaris* to *Plutella xylostella* [Ph.D. Dissertation]. Beijing: Chinese Academy of Agriculture Sciences. (in Chinese)
- 魏小春. 2012. 欧洲山芥抗小菜蛾的分子机理研究及相关基因克隆与分析 [博士论文]. 北京: 中国农业科学院.
- Wei X C, Zhang X H, Shen D, Wang H P, Wu Q J, Lu P, Qiu Y, Song J P, Zhang Y J, Li X X. 2013. Transcriptome analysis of *Barbarea vulgaris* infested with diamondback moth (*Plutella xylostella*) larvae. PLoS ONE, 8 (5): e64481. doi: 10.1371/journal.pone.0064481.
- Wei Xiao-chun, Li Xi-xiang, Shen Di, Wang Hai-ping, Qiu Yang, Zhang Xiao-hui, Song Jiang-ping. 2012a. Effect of nitrogen level on the nutritional quality of winter cress (*Barbarea vulgaris* R. Br.). Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 27 (Supplement): 288 - 291. (in Chinese)
- 魏小春, 李锡香, 沈 镒, 王海平, 邱 杨, 张晓辉, 宋江萍. 2012a. 不同氮肥水平对欧洲山芥营养品质的影响. 华北农学报 (增刊): 288 - 291.
- Wei Xiao-chun, Zhang Xiao-hui, Wu Qing-jun, Wang Hai-ping, Shen Di, Qiu Yang, Song Jiang-ping, Li Xi-xiang. 2012b. Cloning, characterization and real-time RT-PCR analysis of a key gene *beta-Amyrin synthase* for saponin biosynthesis in *Barbarea vulgaris*. Acta Horticulturae Sinica, 39 (5): 923 - 930. (in Chinese)
- 魏小春, 张晓辉, 吴青君, 王海平, 沈 镒, 邱 杨, 宋江萍, 李锡香. 2012b. 欧洲山芥皂苷合成关键酶基因 *Bv-beta-AS* 克隆及表达分析. 园艺学报, 39 (5): 923 - 930.
- Williams I H, Free J. 1978. The feeding and mating behaviour of pollen beetles (*Meligethes aeneus* Fab.) and seed weevils (*Ceutorhynchus assimilis* Payk.) on oilseed rape (*Brassica napus* L.). Journal of Agricultural Science, 91: 453 - 459.
- Wittstock U, Kliebenstein D J, Lambrix V, Reichelt M, Gershenzon J. 2003. Glucosinolate hydrolysis and its impact on generalist and specialist insect herbivores // Romeo J T ed. Recent Advances in Phytochemistry: Integrative Phytochemistry: From Ethnobotany to Molecular Ecology. Oxford: Pergamon Press: 101 - 125.

## 征 订

## 欢迎订阅《园艺学报》

《园艺学报》是中国园艺学会和中国农业科学院蔬菜花卉研究所主办的学术期刊, 创刊于 1962 年, 刊载有关果树、蔬菜、观赏植物、茶及药用植物等方面的学术论文、研究报告、专题文献综述、问题与讨论、新技术新品种以及园艺研究动态与信息, 适合园艺科研人员、大专院校师生及农业技术推广部门专业技术人员阅读参考。

《园艺学报》是中文核心期刊, 中国科技核心期刊; 被英国《CAB 文摘数据库》、美国 CA 化学文摘、日本 CBST 科学技术文献速报、俄罗斯 AJ 文摘杂志、CSCD 中国科学引文数据库等多家数据库收录。《园艺学报》荣获“第三届国家期刊奖”及“新中国 60 年有影响力的期刊”、“中国国际影响力优秀学术期刊”、“百种中国杰出学术期刊”、“中国权威学术期刊”、“中国精品科技期刊”等称号。

《中国学术期刊影响因子年报》2014 年公布的《园艺学报》复合总被引频次为 9 720, 复合影响因子为 1.417; 期刊总被引频次为 4 424, 期刊影响因子为 0.940。

《中国科技期刊引证报告》2014 年公布的《园艺学报》扩展总被引频次为 5 959, 扩展影响因子为 1.153; 核心总被引频次为 4 282, 核心影响因子为 0.949; 在中国科技核心期刊综合评价总分排名中居第 14 位。

《园艺学报》为月刊, 每月 25 日出版。每期定价 40 元, 全年 480 元。国内外公开发行, 全国各地邮局办理订阅, 国内邮发代号 82 - 471, 国外发行由中国国际图书贸易总公司承办, 代号 M448。漏订者可直接寄款至编辑部订购。编辑部地址: 北京市海淀区中关村南大街 12 号中国农业科学院蔬菜花卉研究所《园艺学报》编辑部。

邮政编码: 100081; 电话: (010) 82109523. E-mail: yuanyixuebao@126.com。网址: http: // www. ahs. ac. cn。