植物抗虫相关转录因子的研究进展及在绿色防控中的应用前景

张少宾[1] 张 骐[1] 李傲伽[1] 李 慧[1] 褚昭茹[2] 白玉娥[1*]

（1. 内蒙古农业大学林学院，呼和浩特 010010；2. 山东京东快星供应链科技有限公司，德州 251100）

摘要：昆虫为害是影响农林作物产量和品质的重要生物胁迫之一。长期依赖化学农药进行虫害防治不仅容易导致害虫抗药性增强，还可能带来生态环境风险。因此，挖掘植物自身的抗虫潜力并发展绿色防控策略已成为当前植物保护与作物改良研究的重要方向。近年来研究表明，转录因子在植物感知昆虫为害信号并调控防御反应过程中发挥着关键作用，是连接信号感知与下游防御基因表达的重要调控节点。该文在概述植物−昆虫互作及相关信号转导过程的基础上，系统总结WRKY转录因子、MYB转录因子、碱性螺旋−环−螺旋（basic helix-loop-helix，bHLH）转录因子、APETALA2/乙烯响应因子（APETALA2/ethylene-responsive factor，AP2/ERF）、NAM/ATAF/CUC（NAC）转录因子、C2H2型锌指蛋白（C2H2-type zinc finger protein，C2H2）和CCCH型锌指蛋白（CCCH-type zinc finger protein，CCCH）等主要抗虫相关转录因子家族的结构特征及功能分工。重点归纳其在调控茉莉酸、水杨酸和乙烯等激素信号通路，以及苯丙烷、萜类等次生代谢途径和细胞壁加固、表皮毛形成等结构防御中的作用机制；综述转录因子参与植物抗虫调控网络的研究进展，探讨其在抗虫分子育种和绿色防控中的潜在应用价值；并对当前植物抗虫转录因子研究中存在的关键科学问题及未来发展方向进行展望，以期为培育高效、稳定的抗虫作物和构建可持续虫害防控体系提供理论参考。

关键词：转录因子；植物抗虫性；激素信号；次生代谢；分子育种；绿色防控

Research progress on plant transcription factors related to herbivore resistance and their application prospects in green pest management

Zhang Shaobin[1] Zhang Qi[1] Li Aogao[1] Li Hui[1] Chu Zhaoru[2] Bai Yu'e[1*]

（1. College of Forestry, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot 010010, Inner Mongolia Autonomous Region, China; 2. Shandong JD Kuaixing Supply Chain Technology Co., Ltd., Dezhou 251100, Shandong Province, China）

Abstract: Insect infestation is one of the major biotic stresses affecting the yield and quality of agricultural and forestry crops. Long-term reliance on chemical pesticides for pest control not only promotes the development of insecticide resistance in pests but also poses risks to the ecological environment. Therefore, exploring the endogenous insect-resistance potential of plants and developing green control strategies have become important directions in current plant protection and crop improvement research. Recent studies have shown that transcription factors play crucial roles in plant perception of insect attack signals and regulation of defense responses, serving as key regulatory nodes linking signal perception with downstream defense gene expression. Based on an overview of plant−insect interactions and their underlying signal transduction pathways, this review systematically summarizes the structural

基金项目：国家科技重大专项（2018ZX08020002-005-005）

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

收稿日期：2025-11-15

features and functional specialization of major transcription factor families associated with herbivore resistance. These families include WRKY, MYB, basic helix-loop-helix (bHLH), APETALA2/ethylene-responsive factors, NAM/ATAF/CUC (NAC), C2H2-type zinc finger (C2H2), and CCCH-type zinc finger (CCCH) proteins. Particular emphasis is placed on their regulatory mechanisms in jasmonic acid, salicylic acid, and ethylene signaling pathways, as well as in secondary metabolic pathways such as phenylpropanoid and terpenoid biosynthesis, and in structural defenses including cell wall reinforcement and trichome formation. This review further summarizes recent advances in transcription factor-mediated regulatory networks involved in plant insect resistance, discusses their potential applications in molecular breeding for herbivore resistance and green pest control, and highlights key scientific questions and future research directions in this field. This review aims to provide a theoretical reference for breeding efficient and stable herbivore−resistant crops and establishing sustainable pest management systems.

Key words: transcription factors; herbivore resistance; phytohormone signaling; secondary metabolism; molecular breeding; green pest management

植食性昆虫为害是影响农林作物产量和品质的重要生物胁迫之一。大量研究表明，粮食作物、经济林木和园艺作物在生长过程中普遍受到咀嚼式和刺吸式害虫为害，轻则导致减产和品质下降，严重时甚至造成大面积经济损失（Howe & Jander，2008；War et al.，2012）。长期以来，化学农药一直是防治虫害的主要手段，但其高频和大剂量使用不仅加速了害虫抗药性的产生，还可能引发次生害虫暴发，并带来环境污染和农产品农药残留等问题（Pimentel，2005）。因此，在保障作物产量与生态安全的前提下，构建高效、环境友好且可持续的虫害综合治理体系，已成为植物保护领域的重要研究方向。

相较于单纯依赖外源农药进行害虫防控，充分挖掘植物自身抗虫遗传资源，解析其内在防御机制，并通过遗传改良与品种选育培育抗虫材料，是实现害虫绿色防控和农业可持续发展的重要途径。作为固着生物，植物在长期进化过程中形成了由结构防御和诱导型防御共同构成的多层次防御体系，包括角质层加厚、表皮毛形成以及细胞壁加固等结构性屏障，以及由激素信号网络调控的一系列诱导型防御反应（Mithöfer & Boland，2012）。植食性昆虫取食可诱导植物产生一系列防御反应，包括早期信号激活、激素调控及防御物质积累等过程（徐丽萍等，2018）。当植物遭受昆虫取食或机械损伤刺激时，可迅速诱导茉莉酸（jasmonic acid，JA）、水杨酸（salicylic acid，SA）和乙烯（ethylene，ET）等信号分子的积累，并伴随 Ca^{2+} 信号变化和活性氧（reactive oxygen species，ROS）暴发，从而激活大量防御相关基因的表达（Wasternack & Hause，2013）。这些信号进一步促进单宁、黄酮和萜类等多种次生代谢物的合成，并在一定程度上调节碳氮资源分配，从而实现植物生长与防御之间的动态平衡。

在上述调控网络中，转录因子处于信号传导与防御基因表达之间的关键节点。研究表明，多种转录因子家族参与植物对昆虫胁迫的防御调控，WRKY转录因子（WRKY transcription factor，WRKY）、MYB转录因子（MYB transcription factor，MYB）、碱性螺旋–环–螺旋（basic helix-loop-helix，bHLH）转录因子、APETALA2/乙烯响应因子（APETALA2/ethylene-responsive factor，AP2/ERF）、NAM/ATAF/CUC（NAC）转录因子以及C2H2型锌指蛋白（C2H2-type zinc finger protein，C2H2）等家族在调控激素信号转导、苯丙烷和萜类等次生代谢途径以及细胞壁重构等方面发挥着重要作用（Schweizer et al.，2013；Erb & Reymond，2019）。这些转录因子不仅能够增强植物对昆虫的直接防御，还可通过调节挥发性有机物（volatile organic compound，VOC）的释放吸引捕食性天敌，从而参与植物的间接防御反应（Howe & Jander，2008；许桐等，2023）。随着模式植物及主要农作物和林木基因组测序的完成以及多组学技术的发展，越来越多与抗虫相关的转录因子被鉴定和功能被验证，为解析植物抗虫分子机制和开展分子设计育种提供了重要的基因资源。尽管近年来植物抗虫转录因子的研究取得了显著进展，但仍存在一些亟待解决的问题，如不同作物与害虫之间的防御调控网络具有明显差异，一些关键转录因子在增强抗虫性的同时可能对植物生长和产量产生影响。此外，目前许多研究仍集中于单个基因或单一信号通路，对转录因子调控网络整体机制的认识仍然有限。同时，转录因子介导的抗虫性在复杂田

间环境中的稳定性以及其与农艺性状之间的协同优化还有待进一步研究。基于此，本文在概述植物–昆虫互作及相关信号通路的基础上，系统总结主要抗虫转录因子家族的结构特征与功能分工，重点归纳其在调控激素信号、次生代谢及结构防御中的研究进展，并探讨其在抗虫分子育种和绿色防控中的潜在应用价值。

1 抗虫相关的主要转录因子家族

近年来，随着基因组学与转录组学研究的深入，人们逐渐认识到植物对昆虫为害的防御反应本质上是一种复杂的转录重编程过程，该过程通常由多类转录因子协同调控完成（Wu & Baldwin，2010）。这些信号通过激活特定转录因子家族调控防御相关基因表达以及次生代谢物的合成，从而构建多层次的植物抗虫防御体系（Pieterse et al.，2012）。

大量研究表明，WRKY、MYB、bHLH、AP2/ERF、NAC等转录因子家族参与植物对植食性昆虫胁迫的防御调控，并通过激素信号整合、防御基因表达及次生代谢调控等方式影响植物抗虫性（Erb & Reymond，2019）。其中，bHLH类转录因子MYC2/MYC3/MYC4是JA信号途径中的核心调控因子，可启动大规模防御基因表达；WRKY与AP2/ERF家族转录因子则常作为信号放大与整合节点参与调控；MYB转录因子则主要通过调控苯丙烷类代谢及结构防御来发挥作用；NAC家族则参与激素信号整合与防御相关基因表达调控（Olsen et al.，2005；Puranik et al.，2012）。这些转录因子通过构建复杂的调控网络共同调节植物对昆虫胁迫的识别、信号传递以及防御代谢反应。

1.1 WRKY转录因子家族

WRKY转录因子以高度保守的WRKYGQK基序和C2H2/C2HC型锌指结构为典型特征，是植物胁迫响应研究中较为深入的转录调控因子（Eulgem et al.，2000）。昆虫取食或机械损伤可诱导多种植物中WRKY转录因子的表达变化，使其通过整合JA和SA等激素信号调控苯丙烷代谢、木质素合成等防御相关途径，参与植物抗虫防御反应（Rushton et al.，2010）。

在模式植物拟南芥 *Arabidopsis thaliana* 中，*AtWRKY33*编码的WRKY转录因子能够结合多个防御相关基因启动子区域，并参与植物胁迫响应网络调控（Birkenbihl et al.，2017）。在水稻 *Oryza sativa* 中，OsWRKY70参与JA与SA信号平衡调控，并影响植物防御资源分配及昆虫互作响应（Li et al.，2015）。转录因子OsWRKY71在Bph15介导的水稻抗褐飞虱过程中起关键作用，并通过调控*OsSTPS2*、*OsEXO70J1*和*RGA2*等防御基因参与抗虫机制（Li et al.，2023）。此外，部分WRKY转录因子还能够调控苯丙烷代谢和木质素合成等过程，增强植物组织结构强度，从而提高植物抗虫能力（Jiang & Yu，2015）。总体来看WRKY转录因子通过协调激素信号与防御代谢途径，在植物抗虫反应中发挥重要的转录调控作用。

1.2 MYB转录因子家族

MYB转录因子是植物中成员数量较多的一类转录因子，其中R2R3-MYB亚家族在植物次生代谢调控和防御反应中发挥着重要作用（Dubos et al.，2010）。在昆虫胁迫响应中，MYB转录因子可通过调控苯丙烷代谢途径相关基因表达，影响黄酮类和酚类化合物积累（Stracke et al.，2001）。

在野生烟草 *Nicotiana attenuata* 中，*NaMYB8*编码的R2R3-MYB转录因子能够调控苯丙烷–多胺偶联物的合成，包括咖啡酰腐胺、二咖啡酰亚精胺等防御相关代谢物，这些物质可降低昆虫幼虫的取食适口性并抑制其生长发育（Kaur et al.，2010）。在拟南芥中，*AtMYB75/PAP1*编码的MYB转录因子可调控花青素合成途径，改变叶片中次生代谢物组成，为植物防御相关代谢调控提供基础（Borevitz et al.，2000）。水稻*MYB22*凭借乙烯响应抑制基序（ethylene-responsive element，EAR）与TOPLESS（TPL）和组蛋白去乙酰化酶1（histone deacetylase 1，HDAC1）形成转录抑制复合物，直接结合类黄酮3′-羟化酶（flavonoid 3′-hydroxylase，F3′H）启动子并抑制其表达，进而正向调控水稻对褐飞虱的抗性，阐明了一种新的水稻抗虫分子调控机制（Sun et al.，2023）。总体来看，MYB转录因子主要通过协调防御代谢物合成与结构防御形成，在植物抗虫反应中发挥重要的代谢调控作用。

1.3 bHLH转录因子家族

bHLH转录因子在植物胁迫响应中发挥着重要作用，其中MYC2、MYC3和MYC4是JA信号通路中的核心调控因子（Dombrecht et al.，2007）。在正常生长条件下，茉莉酸ZIM结构域（jasmonate ZIM-domain，JAZ）蛋白可与MYC类转录因子结合，并抑制其转录激活功能；当植物受到昆虫取食或机械损伤刺激时，茉莉酸–异亮氨酸（jasmonoyl-L-isoleucine，JA-Ile）在细胞内迅速积累，并促进JAZ

蛋白通过冠状毒素不敏感蛋白1（coronatine insensitive 1，COI1）介导的泛素化途径发生降解，从而释放MYC类转录因子，激活下游防御相关基因的表达（Chini et al.，2007）。

研究表明，*MYC2*编码的bHLH转录因子能够直接调控多种防御相关基因的表达，包括蛋白酶抑制剂、生物碱合成以及次生代谢相关基因，从而增强植物对咀嚼式害虫的抗性（Lorenzo et al.，2004）。此外，MYC2还可通过调控苯丙烷类代谢和挥发性有机化合物的合成，影响昆虫取食行为及植物间信息传递（Fernández-Calvo et al.，2011）。总体来看，bHLH转录因子，尤其是MYC类转录因子，是JA信号介导的植物抗虫防御反应中的重要调控节点，在防御基因表达、次生代谢调控和昆虫取食响应中发挥核心作用。

1.4　AP2/ERF转录因子家族

AP2/ERF转录因子家族以保守的AP2 DNA结合结构域为典型特征，能够识别GCC-box、脱水响应元件（dehydration-responsive element，DRE）等顺式作用元件，在植物胁迫响应和防御基因表达调控中发挥着重要作用（Licausi et al.，2013）。在JA和ET信号通路中，AP2/ERF家族中的ERF亚家族成员常作为信号整合因子，参与植物对昆虫取食和病原侵染的防御反应。

在拟南芥中，ERF1和ORA59等AP2/ERF成员参与JA和ET信号介导的防御反应调控，并通过调节下游防御基因，如植物防御素1.2（plant defensin 1.2，PDF1.2）的表达，影响植物胁迫响应（Lorenzo et al.，2003）。此外，部分AP2/ERF转录因子还能够调控防御相关挥发性有机化合物的合成，影响植物间信息交流以及天敌昆虫的招引过程（Pré et al.，2008）。总体来看，AP2/ERF转录因子主要通过整合JA与ET信号，并调控防御基因表达和挥发性有机化合物合成，在植物抗虫防御反应中发挥重要调控作用。

1.5　NAC转录因子家族

NAC转录因子是植物特有的一类大型转录因子家族，其名称来源于无顶端分生组织（no apical meristem，NAM）、拟南芥转录激活因子（*Arabidopsis* transcription activation factor，ATAF）和杯状子叶（cup-shaped cotyledon，CUC）三类蛋白。NAC转录因子通常含有保守的N端NAC结构域和相对多变的C端转录调控区，其中N端结构域主要参与DNA结合和蛋白互作，C端区域则与转录激活或抑制功能有关。近年来研究表明，NAC转录因子可通过调控防御相关基因表达，并整合多种激素信号参与植物逆境响应（Olsen et al.，2005）。

在拟南芥中，*ANAC019*和*ANAC055*编码的NAC转录因子可被JA信号诱导表达，并参与调控防御相关基因的表达（Bu et al.，2008）。NAC转录因子可通过调节气孔运动、细胞死亡及防御相关基因表达参与植物逆境响应过程（Puranik et al.，2012）。此外，部分NAC转录因子可参与激素信号调控，并在植物逆境响应过程中发挥重要作用（He et al.，2005）。总体来看，NAC转录因子是植物防御网络中的重要调控因子，可通过激素信号整合和防御基因表达调控共同影响植物抗逆性。

1.6　C2H2/CCCH锌指蛋白家族

C2H2和CCCH型锌指蛋白（CCCH-type zinc finger protein，CCCH）是植物中数量较多且功能多样的转录调控因子。二者均含有由半胱氨酸（cysteine，Cys）和组氨酸（histidine，His）残基组成的锌指结构域，可通过结合锌离子维持特定空间构象并参与核酸或蛋白互作。其中，部分C2H2主要作为DNA结合蛋白参与转录调控，而部分CCCH则可结合RNA，参与mRNA稳定性、剪接或降解等转录后调控过程（Englbrecht et al.，2004）。

研究表明，多种C2H2/CCCH能够响应植物激素和逆境信号，并参与相关调控过程（Wang et al.，2008）。例如，在马铃薯中，*ZFP2*编码的C2H2可在昆虫取食后被诱导表达，并参与防御相关基因的表达调控（Lawrence et al.，2014）。在杨树中，多种CCCH基因在经茉莉酸甲酯（methyl jasmonate，MeJA）处理后表达上调，表明其可能参与JA相关胁迫响应（Chai et al.，2012）。总体来看，C2H2/CCCH可通过转录调控和转录后调控两种方式参与植物抗虫防御网络，是植物抗虫转录调控体系中值得关注的重要因子。

2　转录因子介导的植物抗虫分子机制

昆虫为害诱导的植物防御反应通常始于植物细胞对损伤信号和昆虫取食相关分子信号的识别。例如，昆虫取食造成的组织损伤可释放损伤相关分子模式，并迅速诱导细胞内Ca^{2+}脉冲、ROS暴发以及丝裂原活化蛋白激酶（mitogen-activated protein kinase，MAPK）级联反应等早期信号事件。不同取食方式的植食性昆虫通常诱导不同的激素响应模式。一般而言，咀嚼式害虫取食更易激活JA和ET信号，而部

分刺吸式害虫或昆虫唾液分泌物则可能诱导SA相关信号变化。此外，生长素、赤霉素（gibberellin，GA）、ABA和细胞分裂素等植物激素也可通过与JA、SA和ET信号发生交互作用，参与植物生长与防御之间的资源分配和平衡调控（Wu & Baldwin，2010）。

在激素信号调控框架下，WRKY、MYB、bHLH、AP2/ERF、NAC以及C2H2/CCCH等多类转录因子共同构成复杂的抗虫调控网络。一方面，这些转录因子可识别特定激素响应元件，并通过与其他调控蛋白互作整合不同激素信号输入；另一方面，它们可调控苯丙烷、黄酮、萜类和硫代葡萄糖苷等抗虫次生代谢途径，同时影响木质素沉积、表皮毛形成和叶片厚度等结构防御特征，进而共同决定植物直接防御和间接防御的强度。直接防御主要表现为毒杀、拒食或降低昆虫营养利用率，间接防御则主要表现为释放挥发性有机化合物以吸引天敌昆虫（Howe & Jander，2008）。

随着转录组、代谢组、蛋白组和单细胞组学等技术在植物–昆虫互作研究中的应用，植物抗虫防御调控已逐渐从单基因功能研究拓展到网络水平解析。共表达分析通常是指基于不同样品或处理条件下基因表达变化的一致性，推测基因之间潜在协同调控关系的方法。加权基因共表达网络分析（weighted gene co-expression network analysis，WGCNA）则可进一步将表达模式相似的基因划分为不同共表达模块，并结合代谢物积累、激素变化和抗虫表型来筛选关键调控因子（Liu et al.，2016）。已有研究表明，位于共表达模块核心位置或不同模块交汇处的枢纽转录因子，往往能够同时关联多个防御途径，因此可作为兼顾抗虫性、产量和绿色防控策略优化的重要候选靶标。

2.1 激素信号网络与转录因子协同调控

植食性昆虫诱导的植物防御反应通常以激素信号网络为核心。已有研究发现，*OsmiR319*负调控水稻对褐飞虱*Nilaparvata lugens*的抗性，其靶基因*OsPCF5*可通过与OsMYB22、OsMYB30等MYB蛋白互作，正向调控褐飞虱抗性，并可能通过苯丙烷合成通路来发挥作用（Sun et al.，2024）。这些激素信号通过受体蛋白、抑制因子和转录因子等调控组分，将外界昆虫取食信号转化为防御相关基因的表达变化。SA信号主要通过非表达病程相关基因1（non-expressor of pathogenesis-related gene 1，NPR1）与TGACG基序结合因子（TGACG motif-binding factor，TGA）共同调控病程相关蛋白（pathogenesis-related protein，PR）基因表达，并参与系统获得性抗性的建立；ET信号则主要依赖乙烯不敏感蛋白3（ethylene insensitive 3，EIN3）/EIN3类蛋白（EIN3-like，EIL）和AP2/ERF转录因子调控多种胁迫响应基因（Pieterse et al.，2009）。

不同激素信号之间并不是相互独立发挥作用，而是存在复杂的协同或拮抗关系。其中，JA与SA信号之间的相互作用尤为典型，这种信号串扰被认为是植物在多重生物胁迫条件下协调防御投入和生长消耗的重要调控方式（Pieterse et al.，2009）。例如，在水稻与褐飞虱互作体系中，抗性相关基因的表达变化涉及激素信号调控及多个防御调控因子的协同作用，表明植物抗虫性并非由单一信号通路决定（Hu et al.，2016）。

近年来研究表明，昆虫诱导的激素信号不仅能够调节防御相关基因表达，还可能通过影响染色质开放程度和表观遗传修饰状态，改变特定基因区域的转录活性，从而形成以转录因子为核心的多层级防御调控网络。这类由激素信号、转录因子和下游防御基因共同构成的调控网络，为解析植物抗虫分子机制、筛选关键抗虫调控因子以及开展绿色防控相关分子育种提供了重要理论依据。

2.2 转录因子调控的次生代谢与结构防御

在昆虫取食压力下，植物通常通过代谢重编程和组织结构重塑增强抗虫能力。其中，苯丙烷–黄酮代谢途径、萜类和硫代葡萄糖苷类防御代谢物，以及细胞壁加固、木质素沉积和表皮毛形成等结构防御，是植物抗虫反应的重要输出环节（Li et al.，2016）。WRKY、MYB、bHLH和AP2/ERF等多类转录因子可直接或间接调控苯丙氨酸解氨酶（phenylalanine ammonia-lyase，PAL）、肉桂酸-4-羟化酶、4-香豆酸辅酶A连接酶、查尔酮合酶、黄酮醇合酶和萜烯合酶等关键酶基因的表达，从而影响防御代谢途径在不同组织和不同胁迫阶段的激活强度（Li et al.，2016；Ma & Constabel，2019）。

*OsMYB30*编码的MYB转录因子可通过调控PAL和肉桂醇脱氢酶等木质素生物合成相关基因，促进木质素沉积并提高植株组织机械强度，从而降低害虫取食适口性（Li et al.，2016）。除MYB转录因子外，WRKY、bHLH和AP2/ERF等转录因子也可参与调控萜类、黄酮类及其他抗虫代谢物的合成，使植物在毒杀、拒食和抑制昆虫生长发育等方面形成较为综合的化学防御能力（Li et al.，2016；Ma &

Constabel，2019）。褐飞虱侵染水稻时，JA信号通过MYC2直接激活GA2ox3/7以降解GA活性、抑制生长，从而在不影响抗虫性的前提下实现防御优先的资源分配，阐明了JA与GA协同调控水稻抗褐飞虱的分子机制（Jin et al.，2023）。

在结构防御调控方面，部分转录因子可通过影响细胞壁重构、木质素积累和表皮结构发育，提高植物组织的物理屏障作用。例如，bHLH、同源异型结构域-亮氨酸拉链（homeodomain-leucine zipper，HD-ZIP）转录因子以及GLABROUS（GL）相关调控因子参与调控表皮毛形成和密度变化，从而改变昆虫取食、附着和产卵的微环境；在十字花科植物中，由GL1/GL3与WD40蛋白TTG1形成的调控复合体能够调节叶片表皮毛发育，而叶毛密度变化与多种害虫的定殖能力密切相关（Serna & Martin，2006）。此外，WRKY和NAC等转录因子还可通过调控木质素合成和细胞壁重构相关基因，增强植物组织强度，从而增强植物组织结构防御能力（Zhao & Dixon，2011）。

总体来看，转录因子通过协调防御代谢物合成和结构防御形成，在化学防御与物理防御两个层面共同塑造植物抗虫性。该类调控机制不仅有助于解释植物对不同取食类型害虫的差异化防御反应，也为抗虫分子育种和绿色防控材料培育提供了重要理论基础（Zhao & Dixon，2011）。

2.3　多组学解析下的关键调控模块与网络特征

随着高通量测序和精细代谢检测技术的发展，转录组、代谢组、蛋白组以及挥发组等多组学联合分析逐渐成为解析植物抗虫调控网络的重要手段。与单一组学分析相比，多组学整合能够同时获得基因表达、代谢物积累和抗虫表型等多层次信息，并通过相关性分析、共表达分析和网络构建等方法筛选与防御反应密切相关的关键调控因子（Liu et al.，2016）。其中，共表达分析基于不同处理、不同时间点或不同遗传背景下基因表达变化的一致性推测基因之间潜在协同关系的方法；若某些转录因子与防御代谢物合成相关基因或抗虫表型指标呈稳定相关关系，则可进一步推测其可能参与相应防御途径的调控。

在植物-昆虫互作研究中，多组学分析已揭示激素信号、转录因子和防御代谢物之间的紧密联系。以水稻-二化螟*Chilo suppressalis*互作体系为例，昆虫取食可引起JA及相关氧脂素水平变化，并伴随苯丙烷类和芳香族代谢物的动态积累；进一步分析发现，部分WRKY、MYB和AP2/ERF转录因子的表达变化与这些防御代谢物的积累具有相关性，表明其可能与激素信号-转录因子-代谢物调控网络相关（Liu et al.，2016）。多组学策略还可用于比较构成型抗性与诱导型抗性的差异。在杨树*Populus* spp.等林木植物中，不同取食方式昆虫诱导的转录-代谢响应也存在差异。一般而言，刺吸式害虫更易诱导SA相关响应，而咀嚼式害虫通常与JA/ET信号及萜类代谢变化关系更为密切。WGCNA可将表达模式相似的基因划分为共表达模块，并从中筛选与抗虫表型或防御代谢物显著相关的枢纽基因；位于相关共表达模块核心位置的WRKY、MYB、AP2/ERF以及C2H2/CCCH等转录因子，通常被认为是植物抗虫网络中的关键候选调控因子（Liu et al.，2016）。

此外，在玉米*Zea mays*-亚洲玉米螟*Ostrinia furnacalis*、甘蔗*Saccharum officinarum*-草地贪夜蛾*Spodoptera frugiperda*等互作体系中，多组学网络分析也筛选出多种与JA、SA、黄酮及苯并噁嗪类代谢物密切相关的候选调控基因，其中包括一些尚未完成系统功能验证的新型转录因子（Schuman & Baldwin，2016；Tzin et al.，2017）。总体来看，多组学与网络生物学方法有助于从整体水平解析植物抗虫防御中激素信号-转录因子-防御代谢物-抗虫表型之间的关联关系，并通过共表达模块筛选关键调控因子，为解析植物抗虫调控网络和开展抗虫分子育种提供重要技术支撑。

3　转录因子在绿色防控与分子育种中的应用前景

在有害生物综合治理（integrated pest management，IPM）体系中，充分利用作物与林木自身抗虫性、减少化学农药依赖，是实现农业和林业可持续发展的重要途径。抗虫品种不仅能够降低农药使用频率和生产成本，还可解决农药残留、害虫抗药性增强及生态系统扰动等问题，因此被认为是IPM体系中较为经济、稳定和基础的防控措施之一（Kogan，1998；Smith & Clement，2012；Stout，2013）。生物压力严重威胁全球粮食安全，植物受病虫害胁迫时会合成积累植物次级代谢物提升耐逆性，而转录因子调控该代谢物生成，微小RNA又可在转录后层面精细调控这类应激相关转录因子的差异表达（Kajla et al.，2023）。传统抗虫育种多依赖表型选择、抗性种质筛选或少数主效抗性基因的利用，但植物抗虫性

往往受多条激素信号通路、防御代谢途径和结构防御过程共同调控。转录因子位于防御调控网络的重要节点，能够整合昆虫取食诱导的信号输入，并调节下游防御相关基因表达，因此逐渐成为抗虫分子育种和绿色防控材料创制的重要候选靶标。

近年来研究表明，WRKY、MYB、bHLH、AP2/ERF、NAC以及C2H2/CCCH型锌指蛋白等转录因子家族广泛参与植物对昆虫取食的防御反应。与单一毒蛋白或单一抗性基因相比，转录因子通常具有“一因多效”的调控特点，能够同时影响多个防御分支。因此，合理利用关键转录因子调控植物抗虫网络，有望在提高抗虫性的同时兼顾生长和产量，是抗虫分子设计育种的重要方向之一。

在作物遗传改良实践中，多基因聚合和性状叠加策略已被用于提高抗性稳定性。例如，在水稻中导入多个抗虫或抗病基因，可拓宽抗性谱并延缓害虫种群对单一抗性基因的适应，从而提高田间抗性稳定性（Ye et al.，2001）。在这一背景下，转录因子由于处于信号调控网络上游，能够协调多条防御途径，在作物抗虫性状综合改良中具有潜在优势。

功能验证研究也为转录因子在抗虫分子育种中的应用提供了依据。例如，野生大豆*Glycine soja*中*GsMYB15*编码R2R3-MYB转录因子，在拟南芥中过表达该基因后，可增强植株对棉铃虫*Helicoverpa armigera*的抗性，表现为叶片受害程度减轻，并伴随多条防御相关基因表达上调（Shen et al.，2012）。在水稻中，*OsWRKY53*参与JA信号介导的昆虫诱导防御反应（Hu et al.，2016）。这些研究表明，通过调控关键转录因子的表达，有可能增强植物抗虫能力，并在一定程度上降低单一抗性基因应用中可能出现的抗性不稳定或适应性代价问题。

在技术应用层面，组织特异型启动子、诱导型启动子、基因编辑和分子标记辅助选择等技术为转录因子的精准利用提供了工具。由于转录因子通常调控多个下游基因，若其在全株或整个生育期持续高表达，可能造成生长受限、发育异常或产量下降。因此，未来在利用抗虫相关转录因子时，应重点关注表达强度、表达部位和诱导时机的精细调控。例如，可通过昆虫取食诱导型启动子或组织特异型启动子，使防御相关转录因子在受到害虫为害时或特定组织中发挥作用，而在正常生长条件下维持较低表达水平，从而减少对植物生长发育的负面影响。此外，基因编辑技术可用于改造转录因子编码区、启动子区域或其靶基因调控元件，为优化抗虫性与生长发育之间的平衡提供新的技术路径。

总体来看，转录因子在绿色防控和抗虫分子育种中具有重要应用潜力。未来应在明确关键转录因子功能及其下游靶基因网络的基础上，结合多组学分析、基因编辑、标记辅助选择和田间抗性评价，系统评估其在不同遗传背景和生态环境中的稳定性。通过对转录因子表达模式和调控网络的精准优化，培育兼具高产、稳产和抗虫性的作物与林木新品种，为减少化学农药使用和构建可持续虫害防控体系提供重要支撑。

4 展望

植物抗虫相关转录因子是连接激素信号、代谢通路与表型塑造的关键枢纽，在构建高效、安全的绿色防控体系中具有不可替代的作用。现有研究已在WRKY、MYB、bHLH、AP2/ERF、NAC、C2H2/CCCH等家族中鉴定出一批核心调控因子，并在作物和林木中获得了具有应用潜力的抗虫材料。然而，不同作物–害虫组合间的网络特异性、抗性与生长平衡的精细调控以及田间长期稳定性评价仍是瓶颈。未来应依托多组学与网络生物学系统挖掘枢纽转录因子，结合基因编辑和分子设计育种，实现激素–转录因子–代谢物模块的定向优化，并与生态调控技术协同集成，为培育高产、稳产、广谱抗虫的新型品种提供更坚实的理论和技术支撑。

参 考 文 献（References）

Birkenbihl RP, Kracher B, Somssich IE, 2017. Induced genome-wide binding of WRKY transcription factors in plants[J]. The Plant Cell, 29(1): 20–45

Borevitz JO, Xia Y, Blount J, Dixon RA, Lamb C, 2000. Activation tagging identifies a conserved MYB regulator of phenylpropanoid biosynthesis[J]. The Plant Cell, 12(12): 2383–2393

Bu Q, Jiang H, Li CB, Zhai Q, Zhang J, Wu X, Sun J, Xie Q, Li C. 2008. Role of the *Arabidopsis* NAC transcription factors ANAC019 and ANAC055 in regulating the jasmonic acid signaling pathway[J]. The Plant Cell, 20(12): 3379–3392

Chai GH, Hu RB, Zhang DY, Qi G, Zuo R, Cao YP, Chen P, Kong YZ, Zhou GK, 2012. Comprehensive analysis of CCCH zinc finger family in poplar (*Populus trichocarpa*)[J]. BMC Genomics, 13: 253

Chini A, Fonseca S, Fernández G, Adie B, Chico JM, Lorenzo O, García-Casado G, López-Vidriero I, Lozano FM, Ponce MR, et al., 2007. The JAZ family of repressors is the missing link in jasmonate signalling[J]. Nature, 448(7154): 666–671

Dodds PN, Rathjen JP, 2010. Plant immunity: towards an integrated view of plant-pathogen interactions[J]. Nature Reviews Genetics, 11(8): 539–548

Dombrecht B, Xue GP, Sprague SJ, Kirkegaard JA, Ross JJ, Reid JB, Fitt GP, Sewelam N, Schenk PM, Manners JM, et al., 2007. MYC_2 differentially modulates diverse jasmonate-dependent functions in *Arabidopsis*[J]. The Plant Cell, 19(7): 2225–2245

Dubos C, Stracke R, Grotewold E, Weisshaar B, Martin C, Lepiniec L, 2010. MYB transcription factors in *Arabidopsis*[J]. Trends in Plant Science, 15(10): 573–581

Englbrecht CC, Schoof H, Böhm S, 2004. Conservation, diversification and expansion of C_2H_2 zinc finger proteins in the *Arabidopsis thaliana* genome[J]. BMC Genomics, 5(1): 39

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

Eulgem T, Rushton PJ, Robatzek S, Somssich IE, 2000. The WRKY superfamily of plant transcription factors[J]. Trends in Plant Science, 5(5): 199–206

Fernández-Calvo P, Chini A, Fernández-Barbero G, Chico JM, Giménez-Ibáñez S, Geerinck J, Eeckhout D, Schweizer F, Godoy M, Franco-Zorrilla JM, et al., 2011. The *Arabidopsis* bHLH transcription factors MYC3 and MYC4 are targets of JAZ repressors and act additively with MYC2 in the activation of jasmonate responses[J]. The Plant Cell, 23(2): 701–715

He XJ, Mu RL, Cao WH, Zhang ZG, Zhang JS, Chen SY, 2005. AtNAC2, a transcription factor downstream of ethylene and auxin signaling pathways, is involved in salt stress response and lateral root development[J]. The Plant Journal, 44(6): 903–916

Howe GA, Jander G, 2008. Plant immunity to insect herbivores[J]. Annual Review of Plant Biology, 59: 41–66

Hu J, Zhou J, Peng X, Xu H, Liu C, Du B, Yuan H, Zhu L, He G, 2016. The *BPH6* gene confers resistance to brown planthopper in rice[J]. Nature Genetics, 48(3): 297–302

Hu LF, Ye M, Li R, Lou YG, 2016. OsWRKY53, a versatile switch in regulating herbivore-induced defense responses in rice[J]. Plant Signaling & Behavior, 11(4): e1169357

Jiang YJ, Yu DQ, 2015. WRKY transcription factors: links between phytohormones and plant processes[J]. Science China Life Sciences, 58(5): 501–502

Jin GC, Qi JF, Zu HY, Liu ST, Gershenzon J, Lou YG, Baldwin IT, Li R, 2023. Jasmonate-mediated gibberellin catabolism constrains growth during herbivore attack in rice[J]. The Plant Cell, 35(10): 3828–3844

Kajla M, Roy A, Singh IK, Singh A, 2023. Regulation of the regulators: transcription factors controlling biosynthesis of plant secondary metabolites during biotic stresses and their regulation by miRNAs[J]. Frontiers in Plant Science, 14: 1126567

Kaur H, Heinzel N, Schöttner M, Baldwin IT, Gális I, 2010. R2R3-NaMYB8 regulates the accumulation of phenylpropanoid-polyamine conjugates, which are essential for local and systemic defense against insect herbivores in *Nicotiana attenuata*[J]. Plant Physiology, 152(3): 1731–1747

Kazan K, Manners JM, 2013. MYC_2: the master in action[J]. Molecular Plant, 6(3): 686–703

Kogan M, 1998. Integrated pest management: historical perspectives and contemporary developments[J]. Annual Review of Entomology, 43: 243–270

Lawrence SD, Novak NG, Jones RW, Farrar RR, Blackburn MB, 2014. Herbivory responsive C_2H_2 zinc finger transcription factor protein StZFP2 from potato[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 80: 226–233

Li R, Zhang J, Li JC, Zhou GX, Wang Q, Bian WB, Erb M, Lou YG, 2015. Prioritizing plant defence over growth through WRKY regulation facilitates infestation by non-target herbivores[J]. eLife, 4: e04805

Li W, Wang K, Chern M, Liu Y, Zhu Z, Liu J, Zhu X, Yin J, Ran L, Xiong J, et al., 2016. Sclerenchyma-associated transcription factors regulate lignin biosynthesis and insect resistance in rice[J]. Plant Biotechnology Journal, 14(2): 556–568

Li XZ, Zhang J, Shangguan XX, Yin JJ, Zhu LL, Hu J, Du B, Lv WT, 2023. Knockout of *OsWRKY71* impairs *Bph15*-mediated resistance against brown planthopper in rice[J]. Frontiers in Plant Science, 14: 1260526

Licausi F, Ohme-Takagi M, Perata P, 2013. AP2/ERF transcription factors: mediators of stress responses[J]. The Plant Cell, 25(8): 2673–2684

Liu QS, Wang XY, Tzin V, Romeis J, Peng YF, Li YH, 2016. Combined transcriptome and metabolome analyses to understand the dynamic responses of rice plants to attack by the rice stem borer *Chilo suppressalis* (Lepidoptera: Crambidae)[J]. BMC Plant Biology, 16(1): 259

Lorenzo O, Chico JM, Sánchez-Serrano JJ, Solano R, 2004. JASMONATE-INSENSITIVE1 encodes a MYC transcription factor essential to discriminate between different jasmonate-regulated defense responses in *Arabidopsis*[J]. The Plant Cell, 16(7): 1938–1950

Lorenzo O, Piqueras R, Sánchez-Serrano JJ, Solano R, 2003. ETHYLENE RESPONSE FACTOR1 integrates signals from ethylene and jasmonate pathways in plant defense[J]. The Plant Cell, 15(1): 165–178

Ma DW, Constabel CP, 2019. MYB repressors as regulators of phenylpropanoid metabolism in plants[J]. Trends in Plant Science, 24(3): 275–289

Maffei ME, Mithöfer A, Boland W, 2007. Before gene expression: early events in plant-insect interaction[J]. Trends in Plant Science, 12(7): 310–316

Mithöfer A, Boland W, 2012. Plant defense against herbivores: chemical aspects[J]. Annual Review of Plant Biology, 63: 431–450

Olsen AN, Ernst HA, Leggio LL, Skriver K, 2005. NAC transcription factors: structurally distinct, functionally diverse[J]. Trends in Plant Science, 10(2): 79–87

Pieterse CM, Van der Does D, Zamioudis C, Leon-Reyes A, Van Wees SC, 2012. Hormonal modulation of plant immunity[J]. Annual Review of Cell and Developmental Biology, 28: 489–521

Pieterse CMJ, Leon-Reyes A, Van der Ent S, Van Wees SCM, 2009. Networking by small-molecule hormones in plant immunity[J]. Nature Chemical Biology, 5(5): 308–316

Pimentel D, 2005. Environmental and economic costs of the application of pesticides primarily in the United States[J]. Environment, Development and Sustainability, 7(2): 229–252

Pré M, Atallah M, Champion A, De Vos M, Pieterse CM, Memelink J, 2008. The AP2/ERF domain transcription factor ORA59 integrates jasmonic acid and ethylene signals in plant defense[J]. Plant Physiology, 147(3): 1347–1357

Puranik S, Sahu PP, Srivastava PS, Prasad M, 2012. NAC proteins: regulation and role in stress tolerance[J]. Trends in Plant Science, 17(6): 369–381

Rushton PJ, Somssich IE, Ringler P, Shen QJ, 2010. WRKY transcription factors[J]. Trends in Plant Science, 15(5): 247–258

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

Schweizer F, Fernández-Calvo P, Zander M, Diez-Diaz M, Fonseca S, Glauser G, Lewsey MG, Ecker JR, Solano R, Reymond P, 2013. *Arabidopsis* basic helix-loop-helix transcription factors MYC2, MYC3, and MYC4 regulate glucosinolate biosynthesis, insect performance, and feeding behavior[J]. The Plant Cell, 25(8): 3117–3132

Serna L, Martin C, 2006. Trichomes: different regulatory networks lead to convergent structures[J]. Trends in Plant Science, 11(6): 274–280

Shen H, He X, Poovaiah CR, Wuddineh WA, Ma J, Mann DGJ, Wang H, Jackson L, Tang Y, Stewart CN Jr., et al., 2012. Functional characterization of the soybean MYB transcription factor GsMYB15 in stress tolerance and insect resistance[J]. Plant Physiology, 159(4): 1769–1784

Smith CM, Clement SL, 2012. Molecular bases of plant resistance to arthropods[J]. Annual Review of Entomology, 57: 309–328

Stout MJ, 2013. Reevaluating the conceptual framework for applied research on host-plant resistance[J]. Insect Science, 20(3): 263–272

Stracke R, Werber M, Weisshaar B, 2001. The R2R3-MYB gene family in *Arabidopsis thaliana*[J]. Current Opinion in Plant Biology, 4(5): 447–456

Sun B, Shen YJ, Chen S, Shi ZY, Li HC, Miao XX, 2023. A novel transcriptional repressor complex MYB22-TOPLESS-HDAC1 promotes rice resistance to brown planthopper by repressing *F3'H* expression[J]. New Phytologist, 239(2): 720–738

Sun B, Shen YJ, Zhu L, Yang XF, Liu X, Li DY, Zhu ML, Miao XX, Shi ZY, 2024. OsmiR319-OsPCF5 modulate resistance to brown planthopper in rice through association with MYB proteins[J]. BMC Biology, 22(1): 68

Tzin V, Hojo Y, Strickler SR, Bartsch LJ, Archer CM, Ahern KR, Zhou S, Christensen SA, Galis I, Mueller LA, et al., 2017. Rapid defense responses in maize leaves induced by *Spodoptera exigua* caterpillar feeding[J]. Journal of Experimental Botany, 68(16): 4709–4723

Wang D, Guo YH, Wu CG, Yang GD, Li YY, Zheng CC, 2008. Genome-wide analysis of CCCH zinc finger family in *Arabidopsis* and rice[J]. BMC Genomics, 9(1): 44

War AR, Paulraj MG, Ahmad T, Buhroo AA, Hussain B, Ignacimuthu S, Sharma HC, 2012. Mechanisms of plant defense against insect herbivores[J]. Plant Signaling & Behavior, 7(10): 1306–1320

Wasternack C, Hause B, 2013. Jasmonates: biosynthesis, perception, signal transduction and action in plant stress response[J]. Annals of Botany, 111(6): 1021–1058

Wu JQ, Baldwin IT, 2010. New insights into plant responses to the attack from insect herbivores[J]. Annual Review of Genetics, 44: 1–24

Xu LP, Li H, Lou YG, 2018. Research progress on early signaling events in plant–herbivore interactions[J]. 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[J]. 植物保护学报, 45(5): 928–936]

Xu T, He M, Li H, Lu PF, Qiao HL, 2023. Principal components of volatiles from five host plants and electrophysiological and behavioral responses of citrus longhorned beetle *Anoplophora chinensis*[J]. Journal of Plant Protection, 50(5): 1297–1309 (in Chinese) [许桐, 贺密, 李涵, 陆鹏飞, 乔海莉, 2023. 五种寄主植物挥发物的主要成分及华星天牛对其电生理和行为反应[J]. 植物保护学报, 50(5): 1297–1309]

Ye GY, Yao HW, Shu QY, Cheng XY, Hu C, Xia YW, Gao MW, Altosaar I, 2001. High levels of stable resistance in transgenic rice with a gene pyramiding strategy[J]. Theoretical and Applied Genetics, 102: 718–724

Zhao Q, Dixon RA, 2011. Transcriptional networks for lignin biosynthesis: more complex than we thought?[J]. Trends in Plant Science, 16(4): 227–233

（责任编辑：王 璇）