

植物绿叶挥发物的生物胁迫防御功能研究进展

吴丽婷 程国亭 梁 燕*

(西北农林科技大学园艺学院, 陕西杨凌 712100)

摘 要: 植物在面临危险处境时具有自身防御功能, 用来防御的物质根据其性质可分为挥发性物质和非挥发性物质, 其中挥发性物质中的绿叶挥发物是近年来研究的热点。本文主要对植物挥发性次生代谢物中的绿叶挥发物的组成、合成途径, 对昆虫、真菌和细菌的抗性防御作用及其抗性防御机制进行了系统归纳, 以期对相关领域的研究提供参考。

关键词: 自身防御; 绿叶挥发物; 合成途径; 抗性防御机制; 综述

植物在生长发育过程中会受到各种不利自然环境的影响, 如低温、高温、盐碱等非生物胁迫, 同时也会受到昆虫、真菌、细菌以及病毒等生物胁迫, 直接影响植物的生长发育以及产量和品质, 甚至造成严重的经济损失。非生物胁迫可以通过环境的选择和改变得以缓解, 而应对生物胁迫主要通过挖掘抗病虫基因培育抗性品种, 喷施农药进行病虫害防治, 以及利用天敌进行生物防治等途径来实现。由于生物自身的协同进化作用致使抗性基因利用难度愈来愈大, 抗性基因的抗性作用也受到限制, 而农药的使用对环境、农产品以及人体的安全有直接影响, 因此植物自身防御能力的激发便成为了最安全有效的途径。

植物在自身进化过程中形成了许多抗性防御机制来应对外来生物和非生物的侵袭胁迫。这些胁迫首先诱导植物体内相关基因的表达, 激活相关防御代谢途径合成和释放防御物质完成防御过程, 这类防御物质属于次生代谢物质。根据其存在状态和性质可分为挥发性物质和非挥发性物质两大类。其

中, 非挥发性次生代谢产物如生物碱、萜类在植物直接防御应答中发挥作用, 而挥发性有机化合物不仅参与植物的直接防御过程, 在植物间接防御应答中亦发挥重要作用(孙海峰等, 2013)。绿叶挥发物(green leaf volatiles, GLVs)是植物挥发性防御化合物的重要组成部分, 其独特的特征特性和在防御应答中的作用是当前研究的热点。

本文在简述 GLVs 组成及合成途径的基础上, 系统论述了 GLVs 在植物防御、植物-植物相互作用、植物-昆虫相互作用和植物-病原微生物相互作用中的功能及其抗性防御机制。

1 绿叶挥发物合成途径

GLVs 广泛存在于植物体中, 是脂氧化代谢途径(oxygenolipin)的产物, 由 C18 和 C16 不饱和脂肪酸(其中包括亚麻酸或亚油酸)经脂质代谢途径中的脂氧合酶(lipoxygenase, LOX)和脂氢过氧化物裂解酶(hydroperoxide lyase, HPL)催化形成(陈书霞等, 2012)。正常状态下植物 GLVs 代谢水平处于平稳状态, 当植物受到生物胁迫或非生物胁迫时 GLVs 的释放量才会出现明显激增。LOX 和 HPL 是 GLVs 合成途径中的两个关键酶, 不饱和脂肪酸在 LOX 的作用下转变为过氧化氢物, 然后经 HPL 作用裂解为 C12 和 C6 组分。C18 前体先经 HPL 裂解产生(Z)-3-己烯醛((Z)-3-hexenal)或己醛(hexanal)(Hatanaka, 1993), 再

吴丽婷, 女, 硕士研究生, 专业方向: 蔬菜育种与生物技术, E-mail: wlt17831002414@163.com

*通信作者(Corresponding author): 梁燕, 女, 教授, 博士生导师, 专业方向: 番茄种质资源改良与育种, E-mail: Liangyan@nwsuaf.edu.cn

收稿日期: 2020-10-29; 接受日期: 2021-03-04

基金项目: “十三五”国家重点研发计划项目(2016YFD0101703), 陕西省重点研发计划项目(2019ZDLNY03-05)

通过醇脱氢酶、乙酰化作用和异构化作用等进一步加工产生 C6 残基化合物, HPL 作用下裂解产生的 C12 组分则被加工成为植物体内的内源激素, 如茉莉酸 (jasmonic acid, JA)、茉莉酸甲酯 (methyl-jasmonate, MeJA) 等, 这些物质统称为茉莉酸类物质 (jasmonates, JAs) (Hirao et al., 2012)。JAs 在植物的生长发育和自身防御中均具有重要作用 (林勇文, 2017)。

2 绿叶挥发物组成

GLVs 是由不饱和脂肪酸代谢形成的脂肪酸衍生物, 包括己醛 (n-hexanal)、正己醇 (n-hexanol)、反-2-己烯醛 (即叶醛) ((E)-2-hexenal)、反-2-己烯醇 ((E)-2-hexenol)、正-3-己烯醛 ((Z)-3-hexenal)、正-3-己烯醇 (即叶醇) ((Z)-3-hexenol)、反-3-己烯醛 ((E)-3-hexenal)、反-3-己烯醇 ((E)-3-hexenol)、正-3-己烯醇乙酸酯 ((Z)-3-hexenyl acetate) 等具有绿叶气味的一类挥发物, 这些物质以游离或与脂质结合的形式存在, 在植物受到胁迫时立即从受损组织局部释放。

3 绿叶挥发物抗性防御功能

植物自身防御包括直接防御和间接防御。直接防御包括植物特殊性状和产生直接防御物质, 例如刺、荆棘、毛状体, 化学代谢物和蛋白酶抑制剂等, 通过影响外来生物如植食性昆虫或致病菌的易感性和病原微生物的致病性, 达到自身防御的目的。间接防御包括植物自身产生的各种适应措施, 例如提供替代性食物源 (如花外蜜腺分泌花蜜)、在植食性昆虫侵害后释放植物挥发物来吸引植食性昆虫的天敌等。GLVs 是植物挥发性防御化合物中的一类物质, 在植物的直接防御和间接防御中都起着至关重要的作用。

3.1 对植食性昆虫的防御功能

GLVs 在健康的植物中并不释放或仅少量释放, 而当植物组织受损或遭受胁迫时, GLVs 在总挥发物中的相对含量迅速提高, 物质种类及数量均显著增加 (娄永根和程家安, 2000), 进行信号传递, 诱导内部防御反应; 还可以在植物之间进行传递, 使接收挥发性物质信号的植物能够更有效地应对后续攻击 (Engelberth et al., 2004; Baldwin

et al., 2006; Heil & Bueno, 2007; Frost et al., 2008; Jung et al., 2009; Conrath et al., 2020)。

GLVs 能够直接影响植食性昆虫的行为 (Vancanneyt et al., 2001; Shiojiri et al., 2006; Qi et al., 2011; Tong et al., 2012)。Vancanneyt 等 (2001) 对 *HPL* 基因进行反义介导, 使转基因马铃薯 (*Solanum tuberosum*) 叶片 C6 醛水平显著降低, 导致蚜虫在转基因植株上的繁殖能力远远高于野生型植株。同样, 在烟草 (*Nicotiana tabacum* L.) 中, 与对照植株相比, 沉默 *HPL* 基因的植株体内 (Z)-3-己烯醛水平降低, 对烟草天蛾 (*Manduca sexta*) 的敏感性降低, 易被烟草天蛾取食, 抗虫能力减弱 (Halitschke et al., 2004)。GLVs 还可以提高昆虫病原真菌的致病性和毒力, 使植食性昆虫死亡 (Lin et al., 2017)。

GLVs 可以充当化学信息素, 如植食性昆虫的驱虫剂, 昆虫天敌的生物引诱剂, 还可以诱导邻近植物的防御反应 (Pare & Tumlinson, 1999; Matsui, 2006)。这种间接防御机制为植食性昆虫的天敌提供了可靠、准确且易于鉴别的“线索”, 以识别出具有“猎物”的植物。受害植物产生的挥发物是植食性昆虫的天敌定位寄主的信号, 受害植物会根据取食者的不同物种、不同虫态、不同龄期, 甚至是不同的健康状态, 调整释放挥发物的成分、含量, 以此引诱相应的昆虫天敌 (Anderson et al., 1995)。

3.2 对病原菌的防御功能

GLVs 具有杀菌、抑菌作用 (梁海燕等, 2012)。Hammerbacher 等 (2019) 研究表明, LOX 氧化产生的 GLVs 种类及剂量的不同使其在抑制病原菌孢子萌发、生长及次级代谢等过程中的作用也不同。

GLVs 中的 C6 挥发物在提高植物抗性方面起着重要作用, 由 GLVs 诱导产生的植物免疫功能具有取代农用化学品作为天然植物防御的潜力。例如, (E)-2-己烯醛、(Z)-3-己烯醛可诱导灰霉病抗性基因的表达进行生物防御 (Kyutaro et al., 2005)。梁海燕等 (2012) 研究了常见的 7 种 GLVs ((E)-2-己烯醛、(Z)-3-己烯醇、(Z)-3-己烯醛、(E)-2-己烯-1-醇、(E)-2-己烯乙酸酯、(Z)-3-己烯乙酸酯、(Z)-3-己烯丁酸酯) 对黄曲霉菌 (*Aspergillus flavus*) 的抑制作用, 发现这 7

种 GLVs 均对黄曲霉菌菌丝生长和孢子萌发具有抑制作用,抑制作用最强的为(E)-2-己烯醛。此外, GLVs 已被用作抗真菌熏蒸剂,在植物采后处理上广泛使用(Ma & Johnson, 2021)。但是,挥发物与病原菌的相互作用是很复杂的,这些挥发物有时候也能起到促进病原菌感染的作用。例如,拟南芥产生的 GLVs 含量越高越容易受到番茄细菌性叶斑病菌(*Pseudomonas syringae* pv. *tomato* (DC3000))的感染(Scala et al., 2013)。因此,对植物挥发物与病原微生物相互作用关系的认识至关重要。

4 绿叶挥发物抗性防御机制

4.1 GLVs 诱导植物相关防御基因表达并生成防御蛋白

当受到损伤时,植物本身具有自我防御能力,通过一些“损伤信号”的传递来调节自身的防御机制,对外来伤害做出反应, GLVs 就是一种“损伤信号”,它的变化使植物及时做出反应,诱导相关防御基因表达并产生防御蛋白来抵御伤害。GLVs 不仅能在植物自身中传递,还能对临近植物产生预警信号,使临近植物处于防御敏感状态(高宇等, 2012)。研究表明, GLVs 释放信号后,马铃薯、大豆(*Glycine max* (L.) Merr.)、拟南芥(*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.)等植物体内的 LOX、AOS 等基因的表达量发生改变,同时能够改变临近健康植物中萜类物质的释放量,植物体中防御蛋白过氧化物酶、多酚氧化酶和苯丙氨酸解氨酶的含量也会明显增加(Bell & Mullet, 1993; Arimura et al., 2001; Gomi et al., 2003; Kyutaro et al., 2005; Frost et al., 2008)。针对病原微生物的侵染,(E)-2-己烯醛、(Z)-3-己烯-1-醇和(Z)-3-己烯醛可以诱导防御相关基因的表达和产生一些次级代谢产物,如抗真菌蛋白、植物抗毒素和花青素等;多种挥发物的诱导防御效果高于单个挥发物,但并不是单个挥发物防御效果的总和(Hu et al., 2009)。

4.2 GLVs 诱导植物产生与防御相关的 HIPVs

受到植食性昆虫的侵害后,被害植物会释放出大量的挥发性物质,这些物质被称为植食性昆虫诱导的植物挥发物(herbivore-induced plant volatiles, HIPVs),由于其在受害植株中的释放量明显高于健康植株,从而吸引植食性昆虫的天敌进行间接防

御(Yu et al., 2010)。

GLVs 能够诱导植物产生与防御相关的 HIPVs, HIPVs 包含不同种类的化合物,例如萜类化合物、绿叶挥发物、苯基丙烷类/苯类化合物以及芳香族化合物(Dicke et al., 2009)。这些 HIPVs 通过不同的生物合成途径在植物细胞的不同部位中合成,并受植物激素如茉莉酸、水杨酸和乙烯的调节(Menzel et al., 2014)。HIPVs 对植食性昆虫的天敌的吸引力取决于环境中不同营养水平的物种多样性。

4.3 GLVs 诱导花外蜜腺分泌蜜液

花外蜜腺(extrafloral nectary)是植物的一种间接防御结构,可以位于茎、叶柄、叶片或托叶上,也可以位于萼片的内外表面,不参与授粉(Heil, 2011),在植物病虫害生物防治中具有重要作用(Stenberg et al., 2015)。当植物受到胁迫后会立即释放大量 GLVs 以抵御伤害,防御方式之一便是能够诱导植物的花外蜜腺分泌蜜液,而植物花外蜜腺分泌的蜜液与 HIPVs 在引诱植食性昆虫的天敌上具有相似作用。引诱来的昆虫天敌在花外蜜腺附近聚集,以捕食植食性昆虫。因此花外蜜腺也被称作“防御蜜腺”(Kawano et al., 1999; Heil et al., 2008)。

4.4 GLVs 调控植食性昆虫的行为

植食性昆虫一般是在各自的寄主植物上进行捕食、交配、产卵等行为,其可根据 GLVs 的释放成分及含量来区分自己的寄主植物与非寄主植物。GLVs 可以影响蚜虫等植食性昆虫的取食行为,对植食性昆虫起到趋避作用(Hildebrand et al., 1993; Kasu et al., 1995);而且 GLVs 本身也具有一定的毒性,从而影响昆虫的繁殖行为(Vancanneyt et al., 2001)。因此,可以通过干扰植物本身 GLVs 的释放来干预植食性昆虫的捕食、交配及产卵等行为,亦可以通过调整 GLVs 的释放对植食性昆虫进行生物防治,如引诱寄生蜂,帮助寄生蜂快速准确地定位植食性昆虫进行捕杀。

4.5 GLVs 诱发 JA 相关防御途径

植物防御反应的发生,通常通过一种或多种常用的防御信号转导途径(SA-、JA-、乙烯介导)起作用。Engelberth 等(2004)发现暴露于 GLVs 中的玉米幼苗迅速积聚 JA 并排放少量挥发性有机化合物(volatile organic compounds, VOCs)。

JA 合成后可转化为多种衍生物, 包括茉莉酸甲酯 (MeJA) 等主要生物活性物质。JA 信号传导调节多种不同的生理过程, 通过诱导防御性代谢产物 (如蛋白水解酶) 或释放 VOCs (如 GLVs) 来进行植物防御, 是对机械伤害 (自然伤害、人为伤害和植食性昆虫取食伤害) 和病原微生物侵染防御反应的关键调节剂。研究发现, 使用 (Z)-3-己烯醛预处理的番茄植株可以诱发 JA 相关防御途径, 从而对烟粉虱起到一定的趋避作用, (Z)-3-己烯醛预处理同样可以诱发植物的水杨酸 (SA) 相关防御途径, 其作用可能是增强植物对番茄黄化曲叶病毒 (tomato yellow leaf curlvirus, TYLCV) 的抵抗能力 (Su et al., 2020; Yang et al., 2020)。

虽然在某些植物 (尤其是单子叶植物) 中 GLVs 会引起 JA 的积累, 但其他植物 (主要是双子叶植物) 却没有这种反应。因此, JA 似乎并不是 GLVs 启动防御机制的共同因素 (Gorman et al., 2020)。

4.6 GLVs 诱导植物气孔防御

研究发现, GLVs 中的酯类物质在植物对病原微生物的抗性防御中可调整气孔的开闭状态。经 (Z)-3-己基丙酸酯 (HP) 和 (Z)-3-己基丁酸酯 (HB) 处理后, 植物表现为气孔闭合, 病程相关基因 *PR* 被诱导表达, 可以增强植物对细菌的抵抗力 (López-Gresa et al., 2018)。气孔关闭率的升高可以降低植物对细菌感染的敏感性, HB 介导的气孔关闭在茄属、烟草属、拟南芥属、紫花苜蓿、玉米属和柑橘属的植物中均有效, 因此 HB 被称为具有潜在农业应用价值的天然气孔闭合化合物, 有助于植物的抗性防御。

5 展望

近年来, 研究者们对 GLVs 在植物防御生物胁迫和非生物胁迫过程中的作用都进行了大量的研究。受损植物立即释放大量的 GLVs, 不仅用于自身防御, 还可以作为邻近植物的“空中信使”, 使那些感知到这些不稳定信号的植物做好准备, 迎接即将到来的威胁。尽管这些化合物的直接保护活性被认为是低水平的, 但是其确实增强了面对侵害时植物的防御反应。GLVs 诱导的防御反应最初只在玉米中被发现, 但此后已被证实其他植物物种中不仅可以防御植食性昆虫和病原微生物等

生物胁迫, 还可以防御非生物胁迫 (Engelberth & Engelberth, 2020)。

GLVs 不仅在植物的抗性防御中起重要作用, 其独特的风味和香气也赋予了每种植物独特的气味, 被称为植物的“绿色票据” (Gigot et al., 2010), 近年来“绿色票据”产品的价值呈稳定增长的趋势。消费者对水果、蔬菜和加工食品的选择融合了对香气、颜色等特征的综合判断, 对天然香料香气的需求也因对健康和安全的关注而有所增加。因此, GLVs 将可能被广泛应用于食品和饮料行业 (Fukushige & Hildebrand, 2005)。

对 GLVs 的不断深入持续研究是未来趋势, 现今已经进入了一个理解“植物心理学”的时代, GLVs 在其中起着重要作用, 类似于人类中枢神经系统中的神经冲动。但是目前关于植物-昆虫、植物-病原微生物相互作用的认识仅限于少数植物种类, 并且对其驱动分子机制尚不完全清楚。今后需要全面了解这些信号传导机制的遗传和分子水平的信号通路, 运用生物技术手段, 使植物能够产生它们自己的“除虫剂”和“杀菌剂”, 运用 GLVs 生物制剂生产出来的农药和抗菌剂也将减少有毒喷雾剂的使用, 降低农业生产成本并保护生态环境。

然而, 随着研究的深入, 发现 GLVs 不仅具有直接毒性和作为信号物诱导自身及邻近植物进入防御状态的能力, 也可以对防御产生反作用, 个别挥发物可能同时具有这两个角色, 并在特定条件下相互转换。如果在对挥发物-植食性昆虫相互作用及挥发物-病原微生物相互作用缺乏了解的情况下, 利用挥发物进行抗性防御可能会导致相反的结果。以往关于 GLVs 对植食性昆虫的防御研究比较多, GLVs 与病原微生物的相互作用研究近来也受到广泛重视, 而不同 GLVs、不同作物以及不同病原微生物种类之间的相互作用关系以及作用机制研究才刚刚起步, 这也是今后深入研究的方向和目标。植物自身防御机制的开发和利用必将为植物病虫害绿色防控和生态环境保护做出重要贡献。

参考文献

- 陈书霞, 陈巧, 王聪颖, 郝丽宁, 房玉林. 2012. 绿叶挥发物代谢调控及分子机理研究进展. 中国农业科学, 45 (8): 1545-1557.
- 高宇, 孙晓玲, 金珊, 张正群, 边磊, 罗宗秀, 陈宗懋. 2012. 绿叶挥发物及其生态功能研究进展. 农学报, 2 (4): 11-23.

- 梁海燕, 王国昌, 郎剑锋, 原庆霞, 孙玉凤. 2012. 7种绿叶挥发物对黄曲霉的抑菌作用. 环境与健康杂志, 29 (1): 59-61.
- 林勇文. 2017. 萝卜蚜取食诱导拟南芥挥发性物质对蜡蚧轮枝菌的影响 (博士论文). 福州: 福建农林大学.
- 娄永根, 程家安. 2000. 虫害诱导的植物挥发物: 基本特性、生态学功能及释放机制. 生态学报, 20 (6): 1097-1106.
- 孙海峰, 李震宇, 武滨, 秦雪梅. 2013. 绿叶挥发物产生特征及其生态生理作用研究进展. 植物生态学报, 37 (3): 268-275.
- Anderson P, Hansson B S, Lofqvist J. 1995. Plant-odour-specific receptor neurones on the antennae of female and male *Spodoptera littoralis*. Physiological Entomology, 20 (3): 189-198.
- Arimura G, Ozawa R, Horiuchi J, Nishioka T, Takabayashi J. 2001. Plant-plant interactions mediated by volatiles emitted from plants infested by spider mites. Biochemical Systematics and Ecology, 29 (10): 1049-1061.
- Baldwin I T, Halitschke R, Paschold A, von Dahl C C, Preston C A. 2006. Volatile signaling in plant-plant interactions: "talking trees" in the genomics era. Science, 311 (5762): 812-815.
- Bell E, Mullet J E. 1993. Characterization of an *Arabidopsis* *lipoxygenase* gene responsive to methyl jasmonate and wounding. Plant Physiology, 103 (4): 1133-1137.
- Conrath U, Pieterse C M J, Mauch-Mani B. 2020. Priming in plant-pathogen interactions. Trends in Plant Science, 7 (5): 210-216.
- Dicke M, van Loon J J A, Soler R. 2009. Chemical complexity of volatiles from plants induced by multiple attack. Nature Chemical Biology, 5 (5): 317-324.
- Engelberth J, Alborn H T, Schmelz E A, Tumlinson J H. 2004. Airborne signals prime plants against insect herbivore attack. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 101 (6): 1781-1785.
- Engelberth J, Engelberth M J. 2020. Variability in the capacity to produce damage-induced aldehyde green leaf volatiles among different plant species provides novel insights into biosynthetic diversity. Plants, 9 (2): 213.
- Frost C J, Mescher M C, Dervinis C, Davis J M, Carlson J E, de Moraes C M. 2008. Priming defense genes and metabolites in hybrid poplar by the green leaf volatile cis-3-hexenyl acetate. New Phytologist, 180 (3): 722-734.
- Fukushige H, Hildebrand D F. 2005. Watermelon (*Citrullus lanatus*) hydroperoxide lyase greatly increases C6 aldehyde formation in transgenic leaves. Journal of Agricultural & Food Chemistry, 53 (6): 2046-2051.
- Gigot C, Ongena M, Fauconnier M L, Wathelet J P, Thonart P. 2010. The lipoxygenase metabolic pathway in plants: potential for industrial production of natural green leaf volatiles. Biotechnologie Agronomie Société et Environnement, 14 (3): 451-460.
- Gomi K, Yamasaki Y, Yamamoto H, Akimitsu K. 2003. Characterization of a hydroperoxide lyase gene and effect of C6-volatiles on expression of genes of the oxylipin metabolism in Citrus. Journal of Plant Physiology, 160 (10): 1219-1231.
- Gorman Z, Christensen S A, Yan Y, He Y, Borrego E, Kolomiets M V. 2020. Green leaf volatiles and jasmonic acid enhance susceptibility to anthracnose diseases caused by *Colletotrichum graminicola* in maize. Molecular Plant Pathology, 21 (5): 702-715.
- Halitschke R, Ziegler J, Keinänen M, Baldwin I T. 2004. Silencing of hydroperoxide lyase and allene oxide synthase reveals substrate and defense signaling crosstalk in *Nicotiana attenuate*. Plant Journal, 40 (1): 35-46.
- Hammerbacher A, Coutinho T A, Gershenzon J. 2019. Roles of plant volatiles in defence against microbial pathogens and microbial exploitation of volatiles. Plant, Cell & Environment, 42 (8): 2827-2843.
- Hatanaka A. 1993. The biogenesis of green odour by green leaves. Phytochemistry, 34 (5): 1201-1218.
- Heil M, Bueno J C S. 2007. Within-plant signaling by volatiles leads to induction and priming of an indirect plant defense in nature. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 104 (13): 5467-5472.
- Heil M, Lion U, Boland W. 2008. Defense-inducing volatiles: in search of the active motif. Journal of Chemical Ecology, 34 (5): 601-604.
- Heil M. 2011. Nectar: generation, regulation and ecological functions. Trends in Plant Science, 16 (4): 191-200.
- Hildebrand D F, Brown G C, Jackson D M, Hamilton-Kemp T R. 1993. Effects of some leaf-emitted volatile compounds on aphid population increase. Journal of Chemical Ecology, 19 (9): 1875-1887.
- Hirao T, Okazawa A, Harada K, Kobayashi A, Muranaka T, Hirata K. 2012. Green leaf volatiles enhance methyl jasmonate response in *Arabidopsis*. Journal of Bioence & Bioengineering, 114 (5): 540-545.
- Hu Z H, Zhang W, Shen Y B, Fu H J, Su X H, Zhang Z Y. 2009. Activities of lipoxygenase and phenylalanine ammonia lyase in poplar leaves induced by insect herbivory and volatiles. Northeast Forestry University, 20 (4): 372-376.
- Jung H W, Tschaplinski T J, Wang L, Glazebrook J, Greenberg J T. 2009. Priming in systemic plant immunity. Science, 324: 89-91.
- Kasu T, Brown G C, Hildebrand D F. 1995. Formation of lipoxygenase products in *Phaseolus vulgaris* L. leaves as a response to twospotted spider mite (Acari: Tetranychidae) feeding and their effect on spider mite populations. Journal of the Kansas Entomological Society, 68 (1): 27-34.
- Kawano S, Azuma H, Ito M, Suzuki K. 1999. Extrafloral nectaries and chemical signals of *Fallopia japonica* and *Fallopia sachalinensis* (Polygonaceae), and their roles as defense systems against insect

- herbivory. *Plant Species Biology*, 14 (2): 167–178.
- Kyutaro K, Kenji M, Rika O, Junji T. 2005. Volatile C6-aldehydes and Allo-ocimene activate defense genes and induce resistance against *Botrytis cinerea* in *Arabidopsis thaliana*. *Plant & Cell Physiology*, 46 (7): 1093–1102.
- Lin Y W, Qasim M, Hussain M, Akutse K S, Avery P B, Dash C K, Wang L D. 2017. The herbivore-induced plant volatiles methyl salicylate and menthol positively affect growth and pathogenicity of entomopathogenic fungi. *Scientific Reports*, 7: 40494.
- López-Gresa M P, Payá C, Ozáez M, Rodrigo I, Conejero V, Klee H, Bellés J M, Lisón P. 2018. A new role for green leaf volatile esters in tomato stomatal defense against *Pseudomonas syringae* pv. *tomato*. *Frontiers in Plant Science*, 9: 1855–1866.
- Ma W B, Johnson E T. 2021. Natural flavour (E, E)-2, 4-heptadienal as a potential fumigant for control of *Aspergillus flavus* in stored peanut seeds: finding new antifungal agents based on preservative sorbic acid. *Food Control*, 124 (5): 107938.
- Matsui K. 2006. Green leaf volatiles: hydroperoxide lyase pathway of oxylipin metabolism. *Current Opinion in Plant Biology*, 9 (3): 274–280.
- Menzel T R, Weldegergis B T, Anja D, Wilhelm B, Rieta G, van Loon J J A, Marcel D. 2014. Synergism in the effect of prior jasmonic acid application on herbivore-induced volatile emission by Lima bean plants: transcription of a monoterpene synthase gene and volatile emission. *Journal of Experimental Botany*, 65 (17): 4821–4831.
- Pare P W, Tumlinson J H. 1999. Plant volatiles as a defense against insect herbivores. *Plant Physiology*, 121 (2): 325–331.
- Qi J F, Zhou G X, Yang L J, Erb M, Lu Y H, Sun X L, Cheng J A, Lou Y G. 2011. The chloroplast-localized phospholipases D α 4 and α 5 regulate herbivore-induced direct and indirect defenses in rice. *Plant Physiology*, 157 (4): 1987–1999.
- Scala A, Mirabella R, Mugo C, Matsui K, Haring M A, Schuurink R C. 2013. E-2-hexenal promotes susceptibility to *Pseudomonas syringae* by activating jasmonic acid pathways in *Arabidopsis*. *Frontiers in Plant Science*, 4: 74.
- Shiojiri K, Kishimoto K, Ozawa R, Kugimiya S, Urashimo S, Arimura G, Horiuchi J, Nishioka T, Matsui K, Takabayashi J. 2006. Changing green leaf volatile biosynthesis in plants: an approach for improving plant resistance against both herbivores and pathogens. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103 (45): 16672–16676.
- Stenberg J A, Heil M, Åhman I, Björkman C. 2015. Optimizing crops for biocontrol of pests and disease. *Trends in Plant Science*, 20 (11): 698–712.
- Su Q, Yang F B, Zhang Q H, Tong H, Hu Y, Zhang X Y, Xie W, Wang S L, Wu Q J, Zhang Y J. 2020. Defence priming in tomato by the green leaf volatile (Z)-3-hexenol reduces whitefly transmission of a plant virus. *Plant, Cell & Environment*, 43 (11): 13885–13899.
- Tong X H, Qi J F, Zhu X D, Mao B Z, Zeng L J, Wang B H, Li Q, Zhou G X, Xu X J, Lou Y G, He Z H. 2012. The rice hydroperoxide lyase OshPL3 functions in defense responses by modulating the oxylipin pathway. *The Plant Journal*, 71 (5): 763–775.
- Vancanneyt G, Sanz C, Farmaki T, Paneque M, Ortego F, Castanera P, Sanchez-Serrano J J. 2001. Hydroperoxide lyase depletion in transgenic potato plants leads to an increase in aphid performance. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98 (14): 8139–8144.
- Yang F B, Zhang Q H, Yao Q X, Chen G, Tong H, Zhang J M, Li C R, Su Q, Zhang Y J. 2020. Direct and indirect plant defenses induced by (Z)-3-hexenol in tomato against whitefly attack. *Journal of Pest Science*, 93: 1243–1254.
- Yu H, Zhang Y, Wyckhuys K A, Wu K, Gao X, Guo Y. 2010. Electrophysiological and behavioral responses of *Microplitis mediator* (Hymenoptera: Braconidae) to caterpillar-induced volatiles from cotton. *Environmental Entomology*, 39 (2): 600–609.

Research Progress on Biological Stress Defensive Function of Plant Green Leaf Volatiles

WU Liting, CHENG Guoting, LIANG Yan*

(College of Horticulture, Northwest A & F University, Yangling 712100, Shaanxi, China)

Abstract: Plants have self-defense function when facing dangerous situation. The substances used for self-defense can be divided into volatile substances and non-volatile substances according to their natures. Green leaf volatiles in volatile substances have been the focus of research in recent years. This paper mainly summarized the composition and synthesis pathway of green leaf volatiles in plant volatile secondary metabolites, and systematically concluded resistance defense function and resistance defense mechanism of green leaf volatiles to insects, fungi and bacteria, so as to provide reference for research in related fields.

Keywords: self-defense; green leaf volatiles; synthetic pathway; resistance defense mechanism; review