

特约综述 Invited Review

植物的防御性萜类挥发信号分子

吴燕, 郭蕴斐, 卢山*

南京大学生命科学学院, 南京210093

摘要: 植物生长发育过程中会合成大量萜类化合物, 其中多数具有挥发性。这些挥发性萜类成分除参与保护光合器官免受光合作用产生的热量灼伤之外, 还作为信号分子参与了大量的化学生态过程, 例如对昆虫和其他动物的吸引以利于花粉和种子的传播。另一方面, 自上世纪80年代以来, 逐渐有研究工作表明, 挥发性萜类化合物也可以作为信号介导植物对植食性昆虫的防御反应, 以及在植物-害虫-天敌的三级营养关系中发挥作用。同时, 研究工作还显示萜类化合物可以作为信号在同株植物的不同部位之间及邻近植物之间进行有效传递以促进对虫害的防御, 并证明了这些萜类分子在细胞和分子水平上的调控作用。这些工作为利用化学生态学手段对虫害进行有效控制提供了新的策略。文章仅就近年来对植物萜类挥发信号分子在合成、识别、传输及其作用等方面的研究进展做简要回顾。

关键词: 萜类; 挥发物; 防御; 信号

Plant Terpenoid Volatiles as Defensive Signals

WU Yan, GUO Yun-Fei, LU Shan*

School of Life Sciences, Nanjing University, Nanjing 210093, China

Abstract: Plants synthesize and emit a large amount of terpenoid constituents during their growth and development. Most terpenoids are volatile. Their emission functions not only in the protection of photosynthetic organelles against overheating, but also in the chemical ecological processes, e.g. the attraction of insects and other animals for the dispersal of seeds and pollens. However, from the 1980s, accumulative evidences showed that plants could use volatile terpenoids in their defensive responses against herbivore insects, and also use them to mediate tritrophic nutritional interactions among plants, herbivores and natural enemies. Other work also proved that volatile terpenoids could carry signals from attacked plant to other plants nearby. It has been deciphered step by step that volatile terpenoids could regulate plant activities at both cellular and molecular levels, and this provides a feasible strategy for effective pest control by chemical ecological methods. The progresses in the biosynthesis, transportation, recognition and functions of volatile terpenoids are summarized here.

Key words: terpenoids; volatiles; defense; signal

陆生植物多为固定生长, 对于周围环境胁迫缺少逃避机制, 因而通常利用大量的次生代谢过程对外界刺激作出响应。在各种次生代谢产物中, 萜类挥发物在植物与其他生物之间的信号交流中起着重要作用, 例如参与植物对花粉和果实传播者的吸引、介导植物与植食性昆虫及其天敌之间的三级营养关系等(Dudareva等2004)。自从Baldwin和Schultz (1983)发现植物释放的挥发性气体成分能够引发叶片化学成分变化以来, 对于植物萜类挥发成分在植物与植物之间以及植物自身不同部位之间的化学信号作用也逐渐得到证实并被广泛接受。近年来的研究表明植物在合成、释放与识别萜类挥发信号分子的各个步骤均有相应的内

在机制。这些机制使萜类挥发物成为一类特殊的化学信号分子参与植物的防御系统。本文就近年来的研究进展做简要回顾。

1 植物挥发性萜类成分的合成与释放

据估计, 植物合成超过23 000种萜类化合物, 是植物天然产物中数量最大的一群(Cheng等2007)。在这些萜类化合物中, 大多数的单萜、倍半萜和部分二萜及其衍生物都具有挥发性。在过

收稿 2011-12-30 修定 2012-03-20

资助 国家重点基础研究发展计划(2007CB108802)和国家自然科学基金(90817002和J1103512)。

* 通讯作者(E-mail: shanlu@nju.edu.cn; Tel: 025-83686217)。

去的20年里,大量的研究工作已经证明在高等植物中存在着两条萜类合成途径:在细胞质中以乙酰辅酶A为底物经甲羟戊酸(mevalonic acid, MVA)形成倍半萜和三萜的MVA途径和在叶绿体中以丙酮酸和3-磷酸甘油醛为底物经磷酸甲基赤藓糖(2-C-methylerythritol 4-phosphate, MEP)形成单萜、单萜和二萜的MEP途径。这两条代谢途径相对独立,但也存在着以MEP途径为主导的代谢中间产物交流(Laule等2003)。关于植物萜类代谢途径及其调控已经有较多的论述(张长波等2007)。

自从Facchini和Chappell (1992)从烟草(*Nicotiana tabacum*)中克隆了第一个萜类合酶基因,并证明其表达产物催化倍半萜表马兜铃烯(*epi-aristolochene*)的生物合成以来,目前对植物萜类合酶从基因克隆、酶活鉴定到功能分析的研究线路已经较为成熟。在对植物萜类挥发成分的分析中,单萜的蒎烯(pinene)、月桂烯(myrcene)、蛇麻烯(humulene)、罗勒烯(ocimene)和倍半萜中的石竹烯(caryophyllene),以及由倍半萜前体法尼基二磷酸(farnesyl diphosphate, FPP)经橙花叔醇(nerolidol)形成的4,8-二甲基-1,3,7-壬三烯(4,8-dimethylnona-1,3,7-triene, DMNT)和由二萜前体牻牛儿基牻牛儿基二磷酸(geranylgeranyl diphosphate, GGPP)形成的4,8,12-三甲基-1,3,7,11-十三碳四烯(4,8,12-trimethyltrideca-1,3,7,11-tetraene, TMTT)两种萜类同系物(homoterpene)都较为常见(图1)。在萜类合酶中,有些催化单一产物的形成,而另一些则催化合成多种产物。例如拟南芥的*AtTPS03*编码(*E*)- β -罗勒烯合酶,产物为94%的(*E*)- β -罗勒烯、4%的(*Z*)- β -罗勒烯和2%的月桂烯(Faldt等2003); Ro和Bohlmann (2006)从火炬松(*Pinus taeda*)中克隆的一个萜类合酶也可以催化海松二烯(levopimaradiene)、冷杉二烯(abietadiene)等多种二萜的化学合成;而Schnee等(2006)从玉米中克隆的萜类合酶TPS10可以控制9种不同的挥发性萜类物质,包括(*E*)- β -法尼烯、(*E*)- α -佛手柑油烯(bergamotene)等的合成。

研究表明,同一植物在不同条件下能够合成与释放不同组合的萜类挥发物,因而有理由相信这些萜类成分具有不同的生理功能。例如在巨冷杉(*Abies grandis*)中发现的单萜、倍半萜和二萜生物合成的诱导过程在时间上存在先后差异,表明

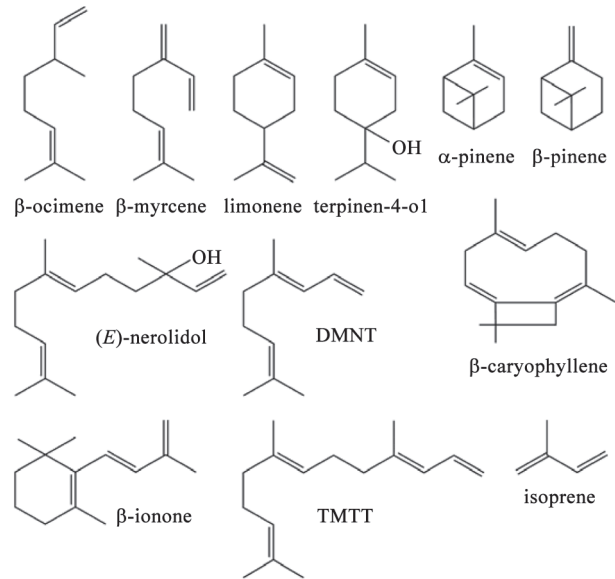


图1 部分常见的挥发性萜类化合物

Fig.1 Structures of common volatile terpenes

图中化合物为罗勒烯(ocimene)、月桂烯(myrcene)、柠檬烯(limonene)、萜烯醇(terpinen-4-ol)、蒎烯(pinene)、橙花叔醇(nerolidol)、4,8-二甲基-1,3,7-壬三烯(DMNT)、石竹烯(caryophyllene)、紫罗酮(ionone)、4,8,12-三甲基-1,3,7,11-十三碳四烯(TMTT)和异戊二烯(isoprene)。

植物在受到虫害侵扰后,依次合成与释放单萜、倍半萜、二萜,行使驱散、干扰生长繁殖和杀灭等不同功能(Trapp和Croteau 2001)。而在青蒿中克隆的芳樟醇(linalool)合酶(Jia等1999)、石竹烯合酶(Cai等2002)和蒎烯合酶(Lu等2002)则分别对机械损伤、病原微生物侵染和光周期进行响应,在基因表达水平上具有此消彼长的协调性。

当植物受到植食性昆虫危害后,所释放的挥发性化合物在质与量上均不同于正常健康植株。例如受二斑叶螨(*Tetranychus urticae*)危害的利马豆(*Phaseolus lunatus*)和黄瓜能够在橙花叔醇合酶的催化下合成正常植株没有的DMNT并控制其释放水平(Degenhardt和Gershenzon 2000)。闫锋等(2010)对水稻的研究表明, β -石竹烯是稻纵卷叶螟(*Cnaphlocrocis medinalis*)危害水稻后诱导产生的挥发组分中重要的倍半萜成分,并且芳樟醇、 α -可巴烯(copaene)、(+)-柏木脑(cedrol)等萜类化合物的释放在不同虫害中有显著差异。除了地上部分的花和叶片等组织释放萜类挥发成分之外,植物的根部也同样可以释放石竹烯等萜类化合物以吸

引侵害昆虫的天敌病原线虫,减轻对根系的危害(Rasmann等2005; Degenhardt等2008)。

在植物所释放的萜类挥发成分中,一部分来自其自身的贮存。萜类化合物的贮存通常需要特殊的细胞结构,例如树脂道(Trapp和Croteau 2001)、腺毛(McCaskill和Croteau 1999)等。当昆虫侵害造成细胞结构破坏时,这些贮存的产物可以迅速释放,形成对侵害的即时防御。对于一些可能具有毒害作用的萜类化合物,植物还可以通过糖基化形成其糖甙或者形成腺毛顶端的细胞外区室来避免自身伤害(Lange和Croteau 1999; Olsson等2009)。在拟南芥中没有贮存挥发性萜类成分的特化结构,芳樟醇可被进一步羟基化形成8-羟基-芳樟醇或者8-羟基-6,7-二氢芳樟醇(Aharoni等2006),成为一种钝化的储存形式。另一部分释放的萜类挥发物则来自于代谢过程的从头(*de novo*)合成,例如仙女扇(*Clarkia breweri*)花中的S-芳樟醇(Dudareva等1996)在表皮细胞合成与释放。具有贮存结构的植物也可以进行萜类挥发成分的从头合成与释放。

虽然植物萜类挥发成分的合成与释放受到侵害昆虫的诱导,但与其他代谢途径一样,其调控受到植物内源因素的交互作用。例如Loughrin等(1994)发现,甜菜叶蛾(*Spodoptera exigua*)取食棉花后诱导产生的萜类化合物(罗勒烯、蛇麻烯等)具有明显的昼夜释放节律,且在昆虫危害停止后这种节律仍然存在。其中原因包括两个方面,一方面是植物萜类化合物的合成与释放具有其自身的节律性。另一方面,虫害处理以及茉莉酸甲酯的处理等,都能够诱导或者促进植物萜类合酶的基因表达,从而使原本在较低表达水平波动的萜类合酶基因显示出强烈的节律性。利马豆在黑暗中受到侵害时只能释放少量 β -罗勒烯,而在次日拂晓才开始大量释放(Arimura等2008),但伴随萜类挥发成分同时释放的绿叶挥发物(green leaf volatiles, GLVs)则基本不受影响。说明MEP代谢途径可能也从底物水平控制着单萜的释放。

防御性挥发性萜类成分的释放通常具有系统性,即在局部受到虫害后全株植物都可以进行合成与释放并做出系统性反应,而不仅限于受害部位。例如玉米和棉花在受到虫害后,其同株的健

康叶片也能产生以萜类为主的挥发成分,而且研究表明这些成分是从头合成的(Turlings和Tumlinson 1992; Röse等1996; Paré和Tumlinson 1998)。有研究表明,茉莉酸途径是植物受到植食性昆虫侵害后的重要响应机制。茉莉酸不仅诱导植物产生次生代谢物质和挥发性化合物,还能诱导植物生理变化。例如Martin等(2002)发现,茉莉酸甲酯可以诱导云杉形成层附近的木质部细胞形成创伤树脂道(tramatic resin ducts, TDs),并在其中积累合成的萜类成分。这一结果与昆虫侵害后树脂在皮层轴向管道内积累的观察相一致。而未经茉莉酸处理的幼苗,轴向导管主要分布在形成层外面。由此表明,昆虫侵害可能不仅直接诱导了萜类化合物的合成,而且其诱导的茉莉酸信号促进了萜类化合物积累、运输机制的形成。

除茉莉酸信号系统自身外,与之相关的MAPK (mitogen-activated protein kinase)信号系统也参与了植物萜类挥发信号分子的合成与释放。当野生烟草(*Nicotiana attenuate*)中2个MAPK基因SIPK (SA-induced protein kinase)和WIPK (wound-induced protein kinase)受到下调时,松油醇(terpineol)和月桂烯等单萜和一些倍半萜在烟草天蛾(*Manduca sexta*)侵害后释放明显降低,表明其合成与释放受到SIPK和WIPK的调控。进一步的研究表明,参与单萜与倍半萜生物合成的脱氧磷酸木酮糖合酶(1-deoxy-D-xylulose synthase, DXS)和HMG-CoA还原酶(3-hydroxy-3-methyl-glutaryl-CoA reductase, HMGR)基因表达都有所下降(Meldau等2009)。

2 挥发性萜类信号分子的运输

作为挥发性气体信号,从释放者(emitter)向接受者(receiver)的有效传播是其作用的重要环节。植物通过萜类合酶所形成的碳氢骨架有时需要进一步的羟基化或者其他修饰过程来提高其挥发性。细胞色素P450单加氧酶是进行这些修饰的主要酶蛋白(Bouwmeester等1998) (图2)。例如植物在伤害后释放的DMNT,就是经P450作用由橙花叔醇转化而来(Degenhardt和Gershenzon 2000)。

植物合成的挥发性成分从树脂道、蜜腺、伤口、气孔等部位释放,并随后在温度、湿度、对流等诸多因素的影响下进行传播;根部所释放的挥发信号分子在很大程度上还受到地下水分的影

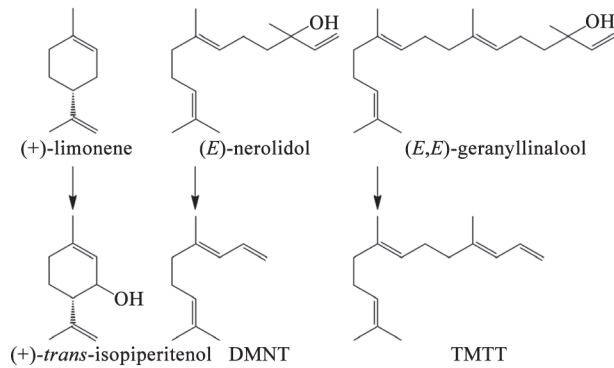


图2 部分由P450催化进行的萜类化合物修饰反应

Fig.2 The modification of terpene hydrocarbons by P450s

图中化合物为(+)-柠檬烯(limonene)、(+)-反式-异薄荷烯醇(isopiperitenol)、(E)-橙花叔醇(nerolidol)、(E,E)-牻牛儿基芳樟醇(geranylinalool)、4,8-二甲基-1,3,7-壬三烯(DMNT)和4,8,12-三甲基-1,3,7,11-十三碳四烯(TMTT)。

响。挥发信号分子传递的关键是释放的化学组分到达感受植株时能否维持足以引起应答反应的必须浓度(虽然对这一浓度的具体量化还很困难)(Baldwin等2006)。一般而言,小分子、挥发性强的化合物(如异戊二烯和一些单萜等)易于扩散,其浓度在传递过程中因发生横向扩散而很快降低,能够传送的距离较短;而分子量稍大、挥发性较低的倍半萜、带有羟基的萜类化合物等,则因为横向扩散较慢而得以在较长的传递线路上形成浓度较高的一缕(plume)。有研究表明,一些信号分子在运输过程中会被“加工”(如氧化)。这些加工过程一方面会使信号分子浓度降低,而另一些信号成分则可能被激活。此外, Dolch和Tschardtke (2000)在田间试验中发现受到机械损伤或昆虫取食后的欧洲桤木(*Alnus glutinosa*)不仅自身抗虫能力得到增强,而且临近同种植物的抗虫能力也得到增强。Karban等(2000)的研究也表明大田里不同植株间存在挥发信号通讯。植物在虫害诱导下利用挥发成分向周围发出警报,虽然提高了周围植物的生存能力,但是其自身一方面需要更多的营养和能量来进行防御,另一方面又耗费能量来释放萜类挥发物以传递信号,会加重代谢失衡(Hoballah等2004),从而将自身在竞争中置于相对弱势。尽管可以猜想信号接收者也会进行相应的基因表达并释放出更多的挥发物,但目前尚不清楚释放者能否从接收者的反馈中受益。

在同一植物上,当其某一部位受到损伤,产生的信号分子会将损伤信息通过维管组织传递到其他部位,并诱导相应基因表达,使整株植物形成系统性防御。但是这种信号传导受到植物维管系统的限制,例如在一些木本植物中导管和筛管的液体流向使信号分子难以达到较老的叶片,而且一些空间位置接近的枝条或者叶片之间可能存在着漫长的维管连接。以利马豆为材料的研究表明,利马豆受到损伤或者茉莉酸诱导后释放挥发物并合成与分泌花外蜜(extrafloral nectar, EFN),用于吸引天敌以形成间接防御。这些信号分子不仅诱导临近植物,而且对于同一株植物的其他未受损部位也具有诱导作用。当通过外加手段将受损部位所释放的挥发物不断移去,使之不能达到同一植株的其他部位时,EFN则不能够形成。这表明在同一植物不同部位之间存在着体外的信号传递途径。这一挥发性信号途径不依赖于维管和解剖结构,更为直接和迅速(Heil和Bueno 2007)。

3 萜类挥发信号分子的识别和作用

植物可以识别其自身其他部位或相邻植物所释放的化学信号分子。例如Runyon等(2006)的工作发现寄生植物菟丝子(*Cuscuta pentagona*)可以识别附近番茄所释放的萜类气味而成功定位;显示植物对气味的识别可以启动体内一系列的分子变化。早期的研究工作也显示,利马豆在受到二斑叶螨取食或者机械损伤后释放(E)- β -罗勒烯、DMNT和TMTT等萜类挥发成分。DMNT和TMTT都能够诱导 β -1,3-葡聚糖酶、几丁质酶、脂肪氧化酶、苯丙氨酸解氨酶和法尼基二磷酸合酶等参与防御的应答基因的表达,而 β -罗勒烯也诱导除脂肪氧化酶外的其他基因表达。在二斑叶螨侵害后,这些防御基因均增加表达,植物开始释放挥发性萜类信号分子,而临近植株的脂肪氧化酶基因表达提高,茉莉酸信号途径被诱导并引发其他防御基因的表达。用BAPTA(细胞外 Ca^{2+} 的螯合剂)或丝/苏氨酸蛋白质激酶的抑制剂星形孢菌素(staurosporine)可以抑制萜类挥发物诱导下利马豆防御基因的表达。说明这一信号途径与钙离子和蛋白质磷酸化相关(Arimura等2008)。Asai等(2009)的工作也表明多种不同的萜类成分对拟南芥叶片胞质中的 Ca^{2+} 浓度变化具有调控作用,且这一变化中没

有G蛋白偶联的受体(G-protein coupled receptor, GPCR)参与。

与病原体侵害相似, MAPK可能也参与了虫害后的信号级联放大(Kandath等2007)。近期的工作显示, MAPK家族的一些成员(包括MAPK、MAPKK、MAPKKK)是受到虫害诱导的(Kandath等2007; Wu等2007)。

近年来, Kishimoto等(2005, 2006)证明, 拟南芥在罗勒烯处理下能够提高一系列基因的表达水平, 并增强其对灰霉菌(*Botrytis cinerea*)的抗性。而Godard等(2007, 2008)的工作也显示拟南芥不仅自身可以释放(E)- β -罗勒烯和月桂烯, 而且通过十八烷酸(octadecanoid)和相关信号途径对其进行响应。他们使用一个在机械损伤、虫害和茉莉酸诱导下表达的*pinII*启动子(*potato proteinase inhibitor II*)来驱动*GUS*报告基因。研究表明单萜挥发物可以诱导基因表达, 但其作用浓度远低于茉莉酸甲酯。这一工作说明了单萜与茉莉酸甲酯的作用共性。在所有受调基因中有83个转录因子基因在至少一种处理下差异表达, 且其中多数转录因子对单萜的响应和对乙烯、茉莉酸甲酯或者ABA处理的响应不同, 表明单萜可能具有较为独特的调控作用。多个参与茉莉酸和茉莉酸甲酯合成步骤的酶, 如脂肪氧化酶、丙二烯氧化酶(allene oxide synthase, AOS)和氧代植二烯酸还原酶(oxophytodi-enoate reductase, OPR)的编码基因都受到上调, 一些JAZ蛋白的编码基因也被上调。而在十八烷酸的合成或信号转导突变体(*coil*或*aoc*)中, 植物对罗勒烯处理的响应消失, 显示十八烷酸途径在植物对萜类挥发信号分子应答中的关键作用。

4 萜类挥发信号分子对植物的意义

植物产生和释放的挥发成分对于植食性昆虫及其天敌的定向、取食、聚集、产卵等诸多行为都产生明显影响。相关的研究已经有较多的综述(杜家纬2001)。而对于周边植物而言, 挥发信号也具有重要意义。

用萜类挥发物或茉莉酸处理都可以诱导植物合成并释放防御性的挥发物。例如Mumm等(2003)发现松叶蜂(*Diprion pini*)产卵后的欧洲赤松(*Pinus sylvestris*)小枝释放的气体比模仿松叶蜂产卵进行机械损伤处理所释放的气体中 β -法尼烯含

量增加, 更吸引卵寄生蜂(*Chrysonotomyia ruforum*), 用茉莉酸处理的小枝对寄生蜂也有明显的吸引作用。Gols等(1999)、Kessler和Baldwin (2001)将茉莉酸处理和植食动物危害后植物所释放的挥发物进行比较, 90%的挥发物是两种处理都存在的, 已知能够吸引天敌的DMNT、(E)-罗勒烯和芳樟醇在两种处理叶片上均有发现。

研究表明, 植物可以通过挥发信号分子“偷听”(eavesdrop)周围植物受侵害的状况, 并调节自身的防御机制以预防可能的危害。当周围危害发生时, 其防御反应可能并不立即明显启动, 而是处于“触发”(priming)状态; 直到发生对自身的侵害才形成强烈的迅速反应(Engelberth等2004; Conrath等2006; Kessler等2006; Frost等2008a, b)。例如受损的蒿属植物(*Artemisia tridentata*)所释放的挥发物能够诱导附近的野生烟草的胰蛋白酶抑制剂(trypsin proteinase inhibitor, TPI)的积累, 但这一诱导仅仅在烟草天蛾(*Manduca sexta*)的幼虫开始侵害后才会启动。幼虫的侵害和预先的挥发物处理是诱导TPI积累的两个必要条件(Kessler等2006)。在玉米中也有类似的触发状态(Ton等2007)。这样的机制有助于节约植物的代谢成本。在一些木本多年生植物中, 触发状态可能持续几个生长周期。在生态上通常称为滞后诱导抗性(delayed induced resistance) (Haukioja等1985)。

5 结语

迄今为止, 对于萜类挥发信号分子的研究工作, 大部分还集中在植物与昆虫之间的相互作用、以及植物-昆虫-天敌之间的三级营养关系, 而对于植物与植物之间的信号传递则研究较少, 也还不清楚植物是否存在对于萜类挥发信号分子的识别受体。另一方面, 虽然调控萜类生物合成的一些转录因子逐渐得到鉴定, 但目前尚不了解其是否参与挥发信号分子的产生。例如棉花参与对棉铃虫防御机制的GaWRKY调控倍半萜杜松烯合酶的基因表达(Xu等2004), 但是棉花也还能释放其他挥发性倍半萜化合物如红没药醇(bisabolol)和 β -蛇麻烯来吸引寄生蜂(*Campoletis sonorensis*) (Elzen等1984)。目前尚不清楚WRKY或其他转录因子是否参与其合成或者释放的调控。

1987年Pyke等提出了在田间利用植物挥发性

信号分子的push-pull策略(Cook等2007), 随后这一策略被用于害虫综合治理。例如在肯尼亚对玉米螟(*Chilo partellus*)和玉米茎蛀褐夜蛾(*Busseola fusca*)的防治, 其中排斥害虫产卵和吸引天敌的植物释放大量的(*E*)-罗勒烯、 α -异松油烯(*terpinolene*)、 β -石竹烯、蛇麻烯、 α -雪松烯(*cedrene*)和DMNT (Khan等2008)。Push-pull策略的核心在于选取合适的间作植物, 这是一个替代农药使用的有力手段。

巧妙的实验设计、新的研究方法, 以及大量严格的对照实验, 将有助于人们准确解析植物挥发性气体信号分子的作用机制, 并将这一研究工作不断应用于可持续农业发展。

参考文献

- 杜家纬(2001). 植物-昆虫间的化学通讯及其行为控制. 植物生理学报, 27: 193~200
- 闫锋, 汪霞, 吕静, 庞保平, 姜永根(2010). 二化螟与稻纵卷蛾幼虫取食诱导的水稻挥发物比较. 昆虫知识, 47: 96~101
- 张长波, 孙红霞, 巩中军, 祝增荣(2007). 植物萜类化合物的天然合成途径及其相关合酶. 植物生理学通讯, 43: 779~786
- Aharoni A, Jongsma MA, Kim TY, Ri MB, Giri AP, Verstappen FWA, Schwab W, Bouwmeester HJ (2006). Metabolic engineering of terpenoid biosynthesis in plants. *Phytochem Rev*, 5: 49~58
- Arimura G, Köpke K, Kunert M, Volpe V, David A, Brand P, Dabrowska P, Maffei ME, Boland W (2008). Effects of feeding *Spodoptera littoralis* on lima bean leaves: IV. Diurnal and nocturnal damage differentially initiate plant volatile emission. *Plant Physiol*, 146: 965~973
- Asai N, Nishioka T, Takabayashi J, Furuichi T (2009). Plant volatiles regulate the activities of Ca^{2+} -permeable channels and promote cytoplasmic calcium transients in *Arabidopsis* leaf cells. *Plant Signal Behav*, 4: 294~300
- Baldwin IT, Halitschke R, Paschold A, von Dahl CC, Preston CA (2006). Volatile signaling in plant-plant interactions: "Talking trees" in the genomics era. *Science*, 311: 812~815
- Baldwin IT, Schultz JC (1983). Rapid changes in tree leaf chemistry induced by damage: evidence for communication between plants. *Science*, 221: 277~279
- Bouwmeester HJ, Gershenzon J, Konings MCJM, Croteau R (1998). Biosynthesis of the monoterpenes limonene and carvone in the fruit of caraway: I. Demonstration of enzyme activities and their changes with development. *Plant Physiol*, 117: 901~912
- Cai Y, Jia JW, Crock J, Lin ZX, Chen XY, Croteau R (2002). A cDNA clone for β -caryophyllene synthase from *Artemisia annua*. *Phytochemistry*, 61: 523~529
- Cheng AX, Lou YG, Mao YB, Lu S, Wang LJ, Chen XY (2007). Plant terpenoids: biosynthesis and ecological functions. *J Integr Plant Biol*, 49: 179~186
- Conrath U, Beckers GJ, Flors V, Garcia-Agustin P, Jakab G, Mauch F, Newman MA, Pieterse CM, Poinssot B, Pozo MJ et al (2006). Priming: getting ready for battle. *Mol Plant-Microbe Interact*, 19: 1062~1071
- Cook SM, Khan ZR, Pickett JA (2007). The use of push-pull strategies in integrated pest management. *Annu Rev Entomol*, 52: 375~400
- Degenhardt J, Gershenzon J (2000). Demonstration and characterization of (*E*)-nerolidol synthase from maize: a herbivore-inducible terpene synthase participating in (3*E*)-4,8-dimethyl-1,3,7-nonatriene biosynthesis. *Planta*, 210: 815~822
- Degenhardt J, Köllner TG, Held M, Lenk C, Hiltbold I, Turlings TCJ, Gershenzon J (2008). A maize (*E*)- β -caryophyllene synthase implicated in indirect defense responses against herbivores is not expressed in most American maize varieties. *Plant Cell*, 20: 482~494
- Dolch R, Tschardt T (2000). Defoliation of alders (*Alnus glutinosa*) affects herbivory by leaf beetles on undamaged neighbours. *Oecologia*, 125: 504~511
- Dudareva N, Cseke L, Blanc VM, Pichersky E (1996). Evolution of floral scent in *Clarkia*: novel patterns of *S*-linalool synthase gene expression in the *C. breweri* flower. *Plant Cell*, 8: 1137~1148
- Dudareva N, Pichersky E, Gershenzon J (2004). Biochemistry of plant volatiles. *Plant Physiol*, 135: 1893~1902
- Elzen GW, Williams HJ, Vinson SB (1984). Isolation and identification of cotton synomones mediating searching behavior by parasitoid *Campoletis sonorensis*. *J Chem Ecol*, 10: 1251~1264
- Engelberth J, Alborn HT, Schmelz EA, Tumlinson JH (2004). Airborne signals prime plants against insect herbivore attack. *Proc Natl Acad Sci USA*, 101: 1781~1785
- Facchini PJ, Chappell J (1992). Gene family for an elicitor-induced sesquiterpene cyclase in tobacco. *Proc Natl Acad Sci USA*, 89: 11088~11092
- Faldt J, Arimura G, Gershenzon J, Takabayashi J, Bohlmann J (2003). Functional identification of *AtTPS03* as (*E*)- β -ocimene synthase: a monoterpene synthase catalyzing jasmonate- and wound-induced volatile formation in *Arabidopsis thaliana*. *Planta*, 216: 745~751
- Frost CJ, Mescher MC, Carlson JE, De Moraes CM (2008a). Plant defense priming against herbivores: getting ready for a different battle. *Plant Physiol*, 146: 818~824
- Frost CJ, Mescher MC, Dervinis C, Davis JM, Carlson JE, De Moraes CM (2008b). Priming defense genes and metabolites in hybrid poplar by the green leaf volatile *cis*-3-hexenyl acetate. *New Phytol*, 180: 722~734
- Godard KA, Byun-McKay A, Levasseur C, Plant A, Seguin A, Bohlmann J (2007). Testing of a heterologous, wound- and insect-inducible promoter for functional genomics studies in conifer defense. *Plant Cell Rep*, 26: 2083~2090
- Godard KA, White R, Bohlmann J (2008). Monoterpene-induced molecular responses in *Arabidopsis thaliana*. *Phytochemistry*, 69: 1838~1849
- Gols R, Posthumus MA, Dicke M (1999). Jasmonic acid induces the production of gerbera volatiles that attract the biological control agent *Phytoseiulus persimilis*. *Entomol Exp Appl*, 93: 77~86

- Haukioja E, Suomela J, Neuvonen S (1985). Long-term inducible resistance in birch foliage: triggering cues and efficacy on a defoliator. *Oecologia*, 65: 363~369
- Heil M, Bueno JCS (2007). Within-plant signaling by volatiles leads to induction and priming of an indirect plant defense in nature. *Proc Natl Acad Sci USA*, 104: 5467~5472
- Hoballah ME, Köllner TG, Degenhardt J, Turlings TCJ (2004). Costs of induced volatile production in maize. *Oikos*, 105: 168~180
- Jia JW, Crock J, Lu S, Croteau R, Chen XY (1999). (3R)-Linalool synthase from *Artemisia annua* L.: cDNA isolation, characterization, and wound induction. *Arch Biochem Biophys*, 372: 143~149
- Kandath PK, Ranf S, Pancholi SS, Jayanty S, Walla MD, Miller W, Howe GA, Lincoln DE, Stratmann JW (2007). Tomato MAPKs LeMPK1, LeMPK2, and LeMPK3 function in the systemin-mediated defense response against herbivorous insects. *Proc Natl Acad Sci USA*, 104: 12205~12210
- Karban R, Baldwin IT, Baxter KJ, Laue G, Felton GW (2000). Communication between plants: induced resistance in wild tobacco plants following clipping of neighboring sagebrush. *Oecologia*, 125: 66~71
- Kessler A, Baldwin IT (2001). Defensive function of herbivore-induced plant volatile emissions in nature. *Science*, 291: 2141~2144
- Kessler A, Halitschke R, Diezel C, Baldwin IT (2006). Priming of plant defense responses in nature by airborne signaling between *Artemisia tridentata* and *Nicotiana attenuata*. *Oecologia*, 148: 280~292
- Khan ZR, James DG, Midega CAO, Pickett JA (2008). Chemical ecology and conservation biological control. *Biol Control*, 45: 210~224
- Kishimoto K, Matsui K, Ozawa R, Takabayashi J (2005). Volatile C6-aldehydes and *allo*-ocimene activate defense genes and induce resistance against *Botrytis cinerea* in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol*, 46: 1093~1102
- Kishimoto K, Matsui K, Ozawa R, Takabayashi J (2006). Analysis of defensive responses activated by volatile *allo*-ocimene treatment in *Arabidopsis thaliana*. *Phytochemistry*, 67: 1520~1529
- Lange BM, Croteau R (1999). Genetic engineering of essential oil production in mint. *Curr Opin Plant Biol*, 2: 139~144
- Laule O, Furrholz A, Chang HS, Zhu T, Wang X, Heifetz PB, Grüssler W, Lange M (2003). Crosstalk between cytosolic and plastidial pathways of isoprenoid biosynthesis in *Arabidopsis thaliana*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 100: 6866~6871
- Loughrin JH, Manukian A, Heath RR, Turlings TCJ, Tumlinson JH (1994). Diurnal cycle of emission of induced volatile terpenoids by herbivore-injured cotton plant. *Proc Natl Acad Sci USA*, 91: 11836~11840
- Lu S, Xu R, Jia JW, Pang J, Matsuda SPT, Chen XY (2002). Cloning and functional characterization of a β -pinene synthase from *Artemisia annua* that shows a circadian pattern of expression. *Plant Physiol*, 130: 477~486
- Martin D, Tholl D, Gershenzon J, Bohlmann J (2002). Methyl jasmonate induces traumatic resin ducts, terpenoid resin biosynthesis, and terpenoid accumulation in developing xylem of Norway spruce stems. *Plant Physiol*, 129: 1003~1018
- McCaskill D, Croteau R (1999). Strategies for bioengineering the development and metabolism of glandular tissues in plants. *Nat Biotechnol*, 17: 31~36
- Meldau S, Wu JQ, Baldwin IT (2009). Silencing two herbivory-activated MAP kinases, SIPK and WIPK, does not increase *Nicotiana attenuata*'s susceptibility to herbivores in the glasshouse and in nature. *New Phytol*, 181: 161~173
- Mumm R, Schrank K, Wegener R, Schulz S, Hilker M (2003). Chemical analysis of volatiles emitted by *Pinus sylvestris* after induction by insect oviposition. *J Chem Ecol*, 29: 1235~1252
- Olsson ME, Olofsson LM, Lindahl AL, Lundgren A, Brodelius M, Brodelius PE (2009). Localization of enzymes of artemisinin biosynthesis to the apical cells of glandular secretory trichomes of *Artemisia annua* L. *Phytochemistry*, 70: 1123~1128
- Paré PW, Tumlinson JH (1998). Cotton volatiles synthesized and released distal to the site of insect damage. *Phytochemistry*, 47: 521~526
- Rasmann S, Köllner TG, Degenhardt J, Hiltbold I, Toepfer S, Kuhlmann U, Gershenzon J, Turlings TCJ (2005). Recruitment of entomopathogenic nematodes by insect-damaged maize roots. *Nature*, 434: 732~737
- Ro DK, Bohlmann J (2006). Diterpene resin acid biosynthesis in loblolly pine (*Pinus taeda*): functional characterization of abietadiene/levopimaradiene synthase (*PtTPS-LAS*) cDNA and subcellular targeting of PtTPS-LAS and abietadienol/abietadienal oxidase (PtAO, CYP720B1). *Phytochemistry*, 67: 1572~1578
- Röse U, Manukian A, Heath RR, Tumlinson JH (1996). Volatile semiochemicals released from undamaged cotton leaves: a systemic response of living plants to caterpillar damage. *Plant Physiol*, 111: 487~495
- Runyon JB, Mescher MC, De Moraes CM (2006). Volatile chemical cues guide host location and host selection by parasitic plants. *Science*, 313: 1964~1967
- Schnee C, Köllner TG, Held M, Turlings TCJ, Gershenzon J, Degenhardt J (2006). The products of a single maize sesquiterpene synthase form a volatile defense signal that attracts natural enemies of maize herbivores. *Proc Natl Acad Sci USA*, 103: 1129~1134
- Ton J, D'Alessandro M, Jourdie V, Jakob G, Karlen D, Held M, Mauch-Mani B, Turlings TCJ (2007). Priming by airborne signals boosts direct and indirect resistance in maize. *Plant J*, 49: 16~26
- Trapp S, Croteau R (2001). Defensive resin biosynthesis in conifers. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 52: 689~724
- Turlings TCJ, Tumlinson JH (1992). Systemic release of chemical signals by herbivore-injured corn. *Proc Natl Acad Sci USA*, 89: 8399~8402
- Wu J, Hettenhausen C, Meldau S, Baldwin IT (2007). Herbivory rapidly activates MAPK signaling in attacked and unattacked leaf regions but not between leaves of *Nicotiana attenuata*. *Plant Cell*, 19: 1096~1122
- Xu YH, Wang JW, Wang S, Wang JY, Chen XY (2004). Characterization of GaWRKY1, a cotton transcription factor that regulates the sesquiterpene synthase sene (+)- δ -cadinene synthase-A. *Plant Physiol*, 135: 507~515