

专题介绍 Special Topics

植物挥发性物质与植物抗病防御反应

何培青^{1,2} 柳春燕³ 郝林华^{1,2} 陈靠山^{2,4,*} 李光友²¹中国海洋大学海洋生命学院, 青岛 266003; ²国家海洋局第一海洋研究所, 青岛 266061; ³山东省农业科学院, 济南 250100; ⁴山东大学生命科学学院, 济南 250100

Volatile Organic Compounds and Plant Defence Against Pathogenic Disease

HE Pei-Qing^{1,2}, LIU Chun-Yan³, HAO Lin-Hua^{1,2}, CHEN Kao-Shan^{2,4,*}, LI Guang-You²¹College of Marine Life Sciences, Ocean University of China, Qingdao 266003; ²The First Institute of Oceanography, State Oceanic Administration, Qingdao 266061; ³Shandong Academy of Agricultural Sciences, Jinan 250100; ⁴College of Life Sciences, Shandong University, Jinan 250100

提要 植物挥发性物质的许多组分具有抗菌活性, 这可能是其抵御植物病原菌侵染的化学防卫因素; 其中一些组分为防卫基因表达的高效调节子, 是病原菌侵染植物过程中, 植株自身或相邻植株间传递信息的信号分子。该文就植物挥发性物质的主要类群、生理作用、病原菌侵染和其他因子诱导对其影响及其在植物抗病防御反应中的作用作了介绍。

关键词 植物挥发性物质; 抗菌活性; 信号分子; 抗病防御反应

与动物主动躲避取食不同, 植物对病虫害的防御机制主要是化学因素。植物挥发性物质通常在调节植物间, 植物与微生物、昆虫、动物间, 具有一定的生态功能。昆虫取食、机械损伤、化学因子、病原菌侵染均能造成某些挥发性组分的大量释放^[1~3]。它们可能是一种直接阻止昆虫取食和病原扩展的化学防御因子, 也可能作为报警信号(warning signal)参与植物通讯, 或作为捕食者的引导信号(guiding cue), 还可以作为植食性昆虫或病原菌的拒食素(deterrent)^[4]。

近些年来, 植物挥发性物质在生态学和植食性昆虫研究中受到广泛关注^[5~7]。尽管有研究认为这类物质与植物抗病性相关, 但资料比较零碎。本文结合我们自己的工作结果, 对植物挥发性物质在植物抗病防御反应中的作用作一简单综述。

1 植物挥发性物质的主要类群

植物挥发性物质(volatile organic compounds, VOCs)包括: 碳氢化合物(如烃、萜烯)及其含氧化合物(如醇、醛、酮、酸、酯、内酯、醚、酚等)。大致分为脂肪酸衍生物、芳香族化合物、单萜和倍半萜类, 也包含一些含氮(吡啶)及含硫(大蒜素)的化合物。

脂肪酸衍生物包括烷烃和烯烃及其氧化产物。一些植物的芳香及品位就是来源于简单脂肪酸, 以及由氨基酸和类异戊二烯形成的脂肪酸衍生物。

一些植物能用醇、酯甚至是烷烃作为性引诱剂、报警物质等。当植物组织受到病原菌侵染或其他因子胁迫时, 还会通过脂氧合酶(LOX)代谢途径, 催化亚油酸和亚麻酸, 或直接氧化膜脂, 产生并积累脂肪酸氢过氧化物, 进一步代谢成为挥发醛、茉莉酮酸甲酯等, 作为植物抵御病原菌侵染的防卫因子及信号分子。

芳香族化合物包括酚、醚、醛等。一些芳香族化合物含有一个苯丙烷类(C₆-C₉)单元, 与苯丙氨酸和酪氨酸代谢相关, 如肉桂酸侧链还原形成的水杨酸甲酯、松柏醇、丁子香酚、大茴香脑、甲基胡椒酚等。

挥发性萜类物质包括单萜和倍半萜。含有碳和氢; 或者碳、氢和氧, 无芳香性。可以分为烃类、醇类、醛类、酮类、内酯和氧化物。无环或为环状化合物, 无环萜类的碳链是分支的。

有些种类的植物含有一种主要的挥发性组分, 如罗勒(*Ocimum basilicum*)中的甲基胡椒酚占挥发性物质总含量的75%, 而其它组分的含量则不占优势; 有的植物各组分含量大体相当, 如甘

收稿 2004-03-01 修定 2004-11-03

资助 国家“863”项目(2002AA244031)。

* 通讯作者(E-mail: ksc313@126.com, Tel: 0532-8967419)。

牛至(*Origanum majorana*)的每一种组分占挥发性物质总含量的0.1%~10%。有些挥发性组分尽管含量甚微,但却在一定程度上会影响到植物的气味、香味、甚至是生理活性。

2 植物挥发性物质对植物病原菌的抑制活性

植物挥发性物质的许多组分具有抗菌活性,在抵御病原菌侵入和扩展的防卫策略中有潜在的生理功能。许多挥发性物质分布于植物组织的腺体中,当病原菌侵染植物致使其组织受到损害时,会导致腺体破裂,挥发性物质释放。因此认为这些物质的抗菌活性,在一定程度上参与植物的抗病防御反应。组分复杂的挥发性物质更难使病原菌产生抗性。番茄(*Lycopersicon esculentum*)叶中总挥发性物质对链格孢(*Alternaria alternata*)及灰葡萄孢(*Botrytis cinerea*)的抑制作用高于单一组分,如C₆-C₉烯醛、2-萜烯及柠檬烯的活性^[2]。牛膝草(*Hyssopus officinalis*)挥发性物质的主要组分,如含氧单萜、L-冰片乙酸、异松蒎醇和蒎烯酮均可抑制燕麦核腔菌(*Pyrenophora avenae*)等病原菌。

其中含有蒎烯酮的混合组分可完全抑制病原菌的生长^[8](表1)。

2.1 脂肪酸衍生物 主要为氧合脂类(phyto-oxylipins),也是叶片、水果、花朵香味的组分之一。Croft等^[18]报道,菜豆(*Phaseolus vulgaris*)受假单胞菌(*Pseudomonas syringae*)侵染时,启动脂氧合酶代谢途径,产生C₆挥发性物质。其中发生超敏反应的植株所产生的这类物质含量最多,(E)-2-己烯醛和(Z)-3-己烯醇的含量分别为易感植株的17和16倍。低浓度的(E)-2-己烯醛即可抑制病原菌的生长。Vaughn和Gardner^[19]发现,(E)-2-己烯醛、(E)-2-壬烯醛、(Z)-3-壬烯醛和(E)-4-羟基-2-壬烯醛对大豆病原真菌刺盘孢(*Colletotrichum truncatum*)、立枯丝核菌(*Rhizoctonia solani*)和齐整小核菌(*Sclerotium rolfsii*)的生长有抑制作用。Wright等^[20]报道玉米(*Zea mays*)挥发性组分中的正癸醛、己烯醛和辛烯醛对曲霉病菌(*Aspergillus parasiticus*)有抑制作用,这些物质还可抑制曲霉病菌合成黄曲霉毒素。

表1 具有抑制植物病原菌的挥发性物质或挥发组分的植物

植物	植物病原菌	参考文献
番茄(<i>Lycopersicon esculentum</i>)	链格孢(<i>Alternaria alternata</i>)、灰葡萄孢(<i>Botrytis cinerea</i>)	2
牛膝草(<i>Hyssopus officinalis</i>)	燕麦核腔菌(<i>Pyrenophora avenae</i>)、稻瘟霉(<i>Pyricularia oryzae</i>)、葡萄孢盘菌(<i>Botrytis fabae</i>)、单孢锈菌属(<i>Uromyces viciae-fabae</i>)	8
火炬松(<i>Pinus taeda</i>)	长喙霉属(<i>Ceratocystis minor</i> , <i>Ceratocystis mycangial</i>)	9
鼠尾草(<i>Salvia officinalis</i>)	灰葡萄孢(<i>Botrytis cinerea</i>)、枯斑多毛孢(<i>Pestalotia funerea</i>)	10
柑(<i>Citrus sinensis</i>)	柑桔绿霉病菌(<i>Penicillium digitatum</i>)、柑桔青霉病菌(<i>Penicillium italicum</i>)	11
苦柑(<i>Citrus aurantium</i>)	柑桔绿霉病菌(<i>Penicillium digitatum</i>)、柑桔青霉病菌(<i>Penicillium italicum</i>)	11
中国柑橘(<i>Citrus deliciosa</i>)	柑桔绿霉病菌(<i>Penicillium digitatum</i>)、柑桔青霉病菌(<i>Penicillium italicum</i>)	11
柚子(<i>Citrus paradisi</i>)	柑桔绿霉病菌(<i>Penicillium digitatum</i>)、柑桔青霉病菌(<i>Penicillium italicum</i>)	11
枳橙(<i>Citrus sinensis</i> × <i>Poncirus trifoliata</i>)	柑桔绿霉病菌(<i>Penicillium digitatum</i>)、柑桔青霉病菌(<i>Penicillium italicum</i>)	11
柠檬(<i>Citrus limon</i>)	柑桔绿霉病菌(<i>Penicillium digitatum</i>)、柑桔青霉病菌(<i>Penicillium italicum</i>)	11
香茅(<i>Cymbopogon martini</i> var. <i>motia</i>)	串珠链孢(<i>Fusarium moniliforme</i>)	12
柠檬桉(<i>Eucalyptus citriodora</i>)	串珠链孢(<i>Fusarium moniliforme</i>)	12
柴桂(<i>Cinnomomum tamala</i>)	串珠链孢(<i>Fusarium moniliforme</i>)	12
胡椒薄荷(<i>Mentha piperita</i>)	串珠链孢(<i>Fusarium moniliforme</i>)	12
万寿菊属植物(<i>Tagetes minuta</i> , <i>Tagetes filifolia</i>)	白腐小核菌(<i>Sclerotium cepivorum</i>)、可可刺盘孢(<i>Colletotrichum coccodes</i>)、交链孢霉(<i>Alternaria solani</i>)	13
海岸红杉(<i>Sequoia sempervirens</i>)	拟茎点霉(<i>Phomopsis occulta</i>)、盘色串孢属(<i>Seiridium juniperi</i>)、隐孢壳属(<i>Cryptosporia abietina</i>)、束梗孢霉属(<i>Meria parkeri</i>)	14
牛至(<i>Origanum syriacum</i>)	黑曲霉(<i>Aspergillus niger</i>)、尖链孢(<i>Fusarium oxysporum</i>)、青霉病菌(<i>Penicillium specie</i>)	15
藿香蓟(<i>Ageratum conyzoides</i>)	柑桔青霉病菌(<i>Penicillium italicum</i>)	16
旋复花属植物(<i>Inula viscosa</i>)	麦根腐长蠕孢(<i>Helminthosporium sativum</i>)、尖链孢(<i>Fusarium oxysporum</i> f. sp. <i>lycopersici</i>)	17

2.2 芳香族化合物 主要为一些简单的芳香族化合物, 通常是决定植物特征气味、挥发性物质的主要品质和质量特征的化合物。Wilson等^[21]报道, 苯甲醛、苯甲酸乙酯、苯甲醇、水杨酸甲酯和苯乙酸甲酯对链核盘菌(*Monilinia fructicola*)和灰葡萄孢(*Botrytis cinerea*)的孢子萌发及菌丝生长有抑制作用。Voda等^[22]测定的结果表明, 有22种挥发性芳香族化合物对木材腐烂真菌栓菌(*Trametes versicolor*)和粉孢革菌(*Coniophora puteana*)有抑制作用。这些化合物包括: 酚类, 苯酚、*o*-甲酚、*m*-甲酚、*p*-甲酚、麝香草酚、香芹酚、木焦油醇、丁子香酚、(*E*)-和(*Z*)-异丁子香酚、松柏醛、对苯二酚、香草醛、乙基香草醛、愈创木酚、水杨酸甲酯; 苯酚醚, (*E*)-茴香脑、甲基胡椒酚、甲基丁子香酚、*p*-甲氧基苯丙酮; 醛, 苯甲醛、枯茗醛、茴香醛。

Caccioni和Guizzardi^[23]报道一些植物挥发性物质对水果和蔬菜储藏期间的病原菌有抑制和灭活作用。这些挥发性物质中, 芳香族化合物有: (*E*)-茴香脑、*p*-茴香醛、香芹酚; 萜类化合物有: 香芹酮、1,8-桉树脑、柠檬油精、香叶烯、 α -水芹烯和 α -蒎烯。病原菌包括灰葡萄孢(*Botrytis cinerea*)、核果链核盘菌(*Monilinia laxa*)、梨形毛霉(*Mucor piriformis*)、柑桔绿霉病菌(*Penicillium digitatum*)、柑桔青霉病菌(*Penicillium italicum*)、扩展青霉(*Penicillium expansum*)和黑根霉(*Rhizopus stolonifer*)。其中, 香芹酚的杀菌效果最强。

Boonchird和Flegel^[24]、Mahmoud^[25]认为芳香族化合物对病原真菌之所以抑制, 主要是抑制活性中心部分所含有的-SH基团真菌酶, 这些化合物的分子构象易与其中酶的活性中心结合^[26]。挥发性物质的抗菌作用还与其水溶性和亲脂性有关, 这些特性可使其更容易穿透真菌菌丝的几丁质细胞壁^[27]。

2.3 单萜及倍半萜类化合物 萜类化合物在自然界分布广泛, 几乎每一种植物都含有这类物质。其中, 单萜约占松树、云杉、冷杉及松类亲源植物油性树脂的一半。这些挥发性单萜多为植物抵御病原菌侵染的保护因子^[9, 28]。鼠尾草(*Salvia officinalis*)挥发性物质的主要组分含氧单萜—— α -和 β -侧柏酮、1,8-桉树脑、樟脑可抑制菊花(*Chrysanthemum morifolium*)病原菌灰葡萄孢(*Botrytis cinerea*)^[10]。柑橘类植物挥发性物质对病

原真菌的抑制效应与单萜及倍半萜含量正相关^[11]。

2.4 含硫化合物 Olivier等^[29]报道, 黑芥菜(*Brassica nigra*)和印度芥菜(*Brassica juncea*)在受到马铃薯病原菌长蠕孢(*Helminthosporium solani*)和大丽花轮枝孢(*Verticillium dahliae*)侵染后, 会释放出烯丙基-异硫氰酸酯(AITC), 这是烯丙基-芥子油苷(芥子苷)经酶水解后形成的挥发性抗菌物质。黑芥菜(*Brassica nigra*)可产生2-苯乙基-异硫氰酸酯(ITC), 印度芥菜(*Brassica juncea*)则还产生2-苯乙基-ITC、苯甲基-ITC和3-丁烯基-ITC等挥发性抗菌物质。分布于芥属及其亲缘植物中的芥子油苷含有硫代葡萄糖及氨基酸侧链, 为抗病防卫因子。植物受到病原菌侵染后, 硫醇转甲基酶(TMT)催化芥子油苷的水解产物甲基化形成挥发性的硫化物, 参与对病原菌的抗性^[30]。芸苔(*Brassica rapa*)幼苗接种病原真菌芸苔链格孢(*Alternaria brassicae*)后, 会释放3-烯丁基和4-戊烯基异硫氰化物, 同时产生二甲基二硫化物、二甲基三硫化物、4-含氧异佛尔酮及一些倍半萜烯类化合物^[31]。

有机硫化蒜氨酸是分布于葱属植物的一种抗菌物质, 其在分解酶的作用下形成的挥发性蒜素对细菌和真菌可产生毒性。许多植物含有生氰糖苷, 这些糖苷本身并不具有抗菌活性, 但在植物受到病原菌侵染后, 水解为 α -羟氰, α -羟氰经羟氰裂解酶作用后释放出氢氰酸, 从而对病原菌产生毒性。

2.5 内酯 茉莉(*Arabian jasmine*)多含有内酯类挥发性物质, 其分子量较大, 很难通过水蒸气蒸馏的方式获得。 δ -十内酯、 γ -己内酯、 γ -十内酯、 γ -辛内酯和 γ -戊内酯可以抑制链核盘菌(*Monilinia fructicola*)和灰葡萄孢(*Botrytis cinerea*)孢子萌发及菌丝生长^[12]。

3 植物挥发性物质作为信号分子参与抗病防御反应

植物挥发性物质的抗菌组分可能是其直接抵御植物病原菌侵染的化学防卫因素; 一些组分则是植株自身或相邻植株间传递信息的信号分子。

3.1 脂肪酸衍生物 植物氧合脂类, 如(*E*)-2-己烯醛作为抗菌因子已受到广泛关注, 而它的其他生理功能却一直没有得到深入研究。据最近报道, (*E*)-2-己烯醛可以诱导受到人工损伤的棉铃合成倍半萜植保素及香豆素植保素^[32], 还诱导柠檬(*Citrus limon*)脂氧合酶(R1emLOX)基因、氢过氧

化物裂解酶(R1emHPL)基因和丙二烯氧化环化酶(AOS)基因的表达。(Z)-3-己烯醇和(E)-2-己烯醇则仅能提高AOS基因的表达。(E)-2-己烯醇可延迟致病菌链格孢(*Alternaria alternata*)侵染叶片时的坏死斑形成,这可能是由于其启动了LOX途径的AOS基因,产生脂肪酸氧化衍生物,如茉莉酮酸甲酯,进一步激活抗菌防卫因子基因表达的原故^[33]。

(E)-2-己烯醛具有 α , β -不饱和羰基基团,其分子的亲电特性可能是其能够诱导植物防卫反应的主要原因,甚至在抵御植物病害中起关键性的作用。这种亲电体通过细胞损伤直接或间接地强烈激活基因,也可能导致寄主细胞的死亡^[34]。由于(E)-2-己烯醛同时具有抗菌作用,因此它还会吸附于健康叶上进一步提高植物对病原菌的抗性。

3.2 茉莉酮酸甲酯(MeJA) MeJA为LOX代谢途径中产生的重要的生物调节因子,其调节功能包括:化学信号、诱导特异性mRNAs转录、茉莉酮酸酯诱导蛋白(JIP),如蛋白酶抑制剂的产生等;还可以调控生长和促进衰老。

Kozlowski等^[35]报道,MeJA可以诱导冷杉(*Picea abies*)幼苗对终极腐霉(*Pythium ultimum*)的抗性,这种抗性并不是由于MeJA的真菌毒性,而是因为其可诱导宿主体中游离水杨酸的积累和几丁质酶活力的提高。MeJA作为空气传播信号还可以促进旱芹(*Apium graveolens*)叶中挥发性抗菌因子呋喃香豆素,尤其是花椒毒素及羟基佛手柑内酯的大量合成。MeJA在旱芹叶中的生理功能表明,它作为植物接受受损植物或芳香植物传递的信号物质,可以成为植物建立化学防卫策略的标志产物^[36]。近来有人已证实,转茉莉酸羧甲基转移酶(JMT)的植物所产生的MeJA含量高于野生型的,并组成型地表达编码抗菌肽的诱导型防卫基因,同时提高植物对病原真菌的抗性^[37]。因此,将其应用于植物转基因的防卫策略中,对提高植物抗病性具有极大的潜力。

3.3 水杨酸甲酯(MeSA) 许多植物的挥发性物质含有MeSA,它在植物体内由信号分子水杨酸(SA)合成并转化为SA后,局部和系统诱导植物的抗性。烟草接种烟草花叶病毒(TMV)后,大量产生并释放MeSA。MeSA作为气体信号分子也能诱导相邻植物对TMV的抗性;它还诱导相邻植物或受侵染植株的健康组织中防卫基因的表达^[38]。

烟草中的Xanthine(基因型NN)受TMV或假

单孢菌(*Pseudomonas syringae* pv. *phaseolicola*)侵染后,SA和MeSA含量均增加,未接种病原菌的上部叶片也积累MeSA。不能积累SA的*NahG*转基因植株接种TMV后不能积累SA和MeSA;即使在以MeSA处理后也不能提高植物对TMV的抗性。MeSA积累的空间和时间动力学分析推断,植物组织内的MeSA与气态MeSA一样,也是病原菌诱导防卫反应中的信号分子^[39]。

4 病原菌及其他因子对植物挥发性物质的诱导

4.1 病原菌对植物挥发性物质的诱导效应 Hashem和Sahab^[40]采用水蒸气蒸馏提取的挥发性物质时发现,当胡椒薄荷(*Mentha piperita*)和欧芹(*Petroselinum crispum*)受到病原菌尾孢菌(*Cercospora petroselini*)侵染后,它们的挥发性物质总含量降低。以低浓度的 Cu^{2+} ($\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$)喷施受侵染的胡椒薄荷和欧芹,可减轻病害并促进挥发性物质含量增加;还可促进未受侵染植物的挥发性物质含量提高。 Cu^{2+} 的反复施用或 Cu^{2+} 处理浓度高的植物中,挥发性物质含量大大降低^[40, 41]。

De Lacy等^[42]将晚疫病菌(*Phytophthora infestans*)和深蓝镰孢菌(*Fusarium coeruleum*)接种马铃薯块茎后,从所收集的挥发性物质中检测到几种马铃薯-病原菌的特异组分。正丁醇、3-甲基正丁醇、十一碳烷及马鞭草酮仅在侵染晚疫病菌的马铃薯块茎中微量检测到;而2-戊基呋喃和胡椒烯仅在侵染深蓝镰孢菌的马铃薯块茎中检测到。据此认为,可根据这些数据建立一个早期预告系统,以确定马铃薯在储藏期间发生何种病害。

Huang等^[43]检测烟草接种不同假单孢菌菌株所释放的挥发性物质时观察到,烟草接种非致病菌后,可释放(E)- β 罗勒烯、芳樟醇、MeSA、呋喃和丁香烯等;接种突变菌株后,释放的挥发性物质组分与此相似,仅含量少,其中MeSA的含量甚微;接种致病菌后所释放的挥发性物质则不同,其中包括MeSA和两种尚未鉴定的倍半萜。接种不同菌株后,烟草挥发性物质最大释放量的时间也有差异,各菌株对水杨酸的诱导效应也不同。由此推断各菌株诱导烟草挥发性物质的机制可能不同。

4.2 其他因子对植物挥发性物质的诱导效应 病原菌侵染可促进植物氧合脂类的产生与积累。创伤、机械损伤、水分胁迫、温度(热和冷)造成的损伤、臭氧、紫外照射等均可以激活脂氧合酶代

谢途径, 促进这类物质的产生。UV-B 可提高罗勒 (*Ocimum basilicum*) 中挥发性物质的量, 尤其是苯丙烷类 (如丁子香酚、甲基丁子香酚) 和萜类 (芳樟醇、1,8-桉树脑和 (*E*)- β 罗勒烯)^[44]。茉莉酸及其结构类似物可诱导金甲豆 (*Phaseolus lunatus*)^[45]、水稻^[3] 中的挥发性物质。蛋氨酸、壳寡糖均可促进水稻挥发性物质的释放^[3]。我们的研究结果也表明, 几种生物及非生物因子都可提高番茄叶中挥发性物质的含量。

5 结语

植物挥发性物质的收集方法、检测手段和生物活性检测体系的建立, 是研究这些物质的产生与病原关系的前提。挥发性物质的提取技术包括溶剂提取、水蒸气蒸馏提取、吸附提取等。随着分析手段的提高, 可以采用的方法有固相萃取、固相微萃取 (SPME) 和超临界流体萃取 (SFE) 等。这些方法得到的样品可直接进样分析, 避免由于样品粉碎而破坏挥发性物质的组成。SPME 提取挥发性物质耗时短, 吸附量的检测极限可低达 10^{-12} g, Supelco 公司已将其商品化, 并已广泛使用。通常采用气相色谱-质谱联用 (GC/MS) 技术鉴定植物挥发性物质, 也有用双柱保留指数定性及气相色谱-红外光谱联用 (GC/IR) 或气相色谱-傅立叶转换红外光谱联用 (GC/FTIR)、薄层色谱与光谱分析法 (TLC/SP) 等辅助方法的, 这些技术可提高成分鉴定的可靠性。

植物挥发性物质是复杂的混合物, 植物抵御病原菌的策略为多种组分协同作用, 这对指导研究和开发多靶位植物病害生物防治剂具有指导意义。不同基因型和化学型的植物, 同一植物在不同发育时期以及环境因子, 都会影响植物挥发性物质的组成和含量^[46, 47], 这种差异与植物病害发生的关系值得进一步研究。植物挥发性物质组分中有一些具有直接的抗菌活性, 其中某些组分可以受外界因子影响而大量释放; 一些则具有潜在的抗菌活性, 它们在不同的植物中可能是不一样的。由于植物挥发性物质具有直接的抗菌活性, 因此可以根据检测挥发性物质的变化来建立诱导子的筛选模式, 以寻找新的、高效的、作用时间长的或者具有专一性的诱导子, 这在生产中有重要意义。今后, 还应进一步研究那些从头合成的特异组分的合成途径, 寻找合成关键酶的基因, 并研究其表达与调控, 从而进一步阐明挥发性物

质在植物抗病防御反应中的作用。在实际应用中, 还可利用挥发性物质在植物间的互感作用来指导农业生产以减少杀菌剂的使用。

参考文献

- 1 De Moraes CM, Lewis WJP, Paré W et al. Herbivore-infested plants selectively attract parasitoids. *Nature*, 1998, 393:570~573
- 2 Hamilton-Kemp TR, McCracken CT, Loughrin JH et al. Effects of some natural volatile compounds on the pathogenic fungi *Alternaria alternata* and *Botrytis cinerea*. *J Chem Ecol*, 1992, 18(7):1083~1086
- 3 Obara N, Hasegawa M, Kodama O. Induced volatiles in elicitor-treated and rice blast fungus-inoculated rice leaves. *Biosci Biotechnol Biochem*, 2002, 66(12):2549~2559
- 4 Farmer EE. Surface-to-air signals. *Nature*, 2001, 411(6839):854~856
- 5 平立岩, 沈应柏. 植物创伤诱导的挥发物及其信号功能. *植物生理学通讯*, 2001, 37(2):166~172
- 6 郑浩, 杨长举, 华红霞等. 与昆虫有关的植物挥发性次生物质的研究方法. *昆虫知识*, 2002, 39(1):9~13
- 7 孔垂华, 徐涛, 胡飞等. 环境胁迫下植物的化感作用及其诱导机制. *生态学报*, 2000, 20(5):849~854
- 8 Letessier MP, Svoboda KP, Walters DR. Antifungal activity of the essential oil of hyssop (*Hyssopus officinalis*). *J Phytopathol*, 2001, 149(11~12):673~678
- 9 Bridges JR. Effects of terpenoid compounds on growth of symbiotic fungi associated with the southern pine beetle. *Phytopathology*, 1987, 77(1):83~85
- 10 Carta C, Moretti MDL, Peana AT. Activity of the oil of *Salvia officinalis* L. against *Botrytis cinerea*. *Ital J Essent Oil Res*, 1996, 8(4):399~404
- 11 Caccioni DRL, Guizzardi M, Biondi DM et al. Relationship between volatile components of citrus fruit essential oils and antimicrobial action on *Penicillium digitatum* and *Penicillium italicum*. *Int J Food Microbiol*, 1998, 43(1/2):73~79
- 12 Baruah P, Sharma RK, Singh RS et al. Fungicidal activity of some naturally occurring essential oils against *Fusarium moniliforme*. *J Essent Oil Res*, 1996, 8(4):411~412
- 13 Zygadlo JA, Guzman CA, Grosso NR. Antifungal properties of the leaf oils of *Tagetes minuta* L. and *T. filifolia* Lag. *J Essent Oil Res*, 1994, 6(6):617~621
- 14 Espinosa-Garcia FJ, Langeheim JH. Effect of some leaf essential oil phenotypes in coastal redwood on the growth of several fungi with endophytic stages. *Biochem Syst Ecol*, 1991, 19(8):629~642
- 15 Daouk RK, Dagher SM, Sattout EJ. Antifungal activity of the essential oil of *Origanum syriacum* L. *J Food Protect*, 1995, 58(10):1147~1149
- 16 Dixit SN, Chandra H, Tiwari R et al. Development of a botanical fungicide against blue mould of mandarins. *J Stored Prod Res*, 1995, 31(2):165~172
- 17 Qasem JR, Al-Abed AS, Abu-Blan HA. Antifungal activity of clammy inula (*Inula viscosa*) on *Helminthosporium sativum* and *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici*. *Phytopathol*

- Mediterra, 1995, 34(1):7~14
- 18 Croft KPC, Juttner F, Slusarenko AJ. Volatile products of the lipoxygenase pathway evolved from *Phaseolus vulgaris* L. leaves inoculated with *Pseudomonas syringae* pv. *phaseolicola*. Plant Physiol, 1993, 101:13~24
- 19 Vaughn SF, Gardner HW. Lipoxygenase-derived aldehydes inhibit fungi pathogenic on soybean. J Chem Ecol, 1993, 19(10): 2337~2345
- 20 Wright MS, Greene-McDowelle DM, Zeringue HJ et al. Effects of volatile aldehydes from *Aspergillus*-resistant varieties of corn on *Aspergillus parasiticus* growth and aflatoxin biosynthesis. Toxicon, 2000, 38(9):1215~1223
- 21 Wilson CL, Franklin JD, Otto BE. Fruit volatiles inhibitory to *Monilinia fructicola* and *Botrytis cinerea*. Plant Disease, 1987, 71(4): 316~319
- 22 Voda K, Boh B, Vrtacnik M et al. Effect of the antifungal activity of oxygenated aromatic essential oil compounds on the white-rot *Trametes versicolor* and the brown-rot *Coniophora puteana*. Int Biodeterior Biodegra, 2003, 51: 51~59
- 23 Caccioni DRL, Guizzardi M. Inhibition of germination and growth of fruit and vegetable postharvest pathogenic fungi by essential oil components. J Essent Oil Res, 1994, 6(2): 173~179
- 24 Boonchird C, Flegel TW. *In vitro* antifungal activity of eugenol and vanillin against *Candida albicans* and *Cryptococcus neoformans*. Can J Microbiol, 1982, 28:1235~1241
- 25 Mahmoud ALE. Antifungal action and antiaflatoxinogenic properties of some essential oil constituents. Lett Appl Microbiol, 1994, 19:110~113
- 26 Celimene CC, Micales JA, Ferge L et al. Efficacy of pinosylvins against white-rot and brown-rot fungi. Holzforschung, 1999, 53:491~497
- 27 Knobloch K, Pauli A, Iberl B et al. Antibacterial and antifungal properties of essential oil components. J Essent Oil Res, 1989, 1: 119~128
- 28 Gijzen M, Lewinsohn E, Savage TJ et al. Conifer monoterpene: biochemistry and bark beetle chemical ecology. ACS Sympos Ser, 1993, 525:8~22
- 29 Oliver C, Vaughn SF, Mizubuti ESG et al. Variation in allyl isothiocyanate production within *Brassica* species and correlation with fungicidal activity. J Chem Ecol, 1999, 25(12):2687~2701
- 30 Attieh J, Djiana R, Koonjul P et al. Cloning and functional expression of two plant thiol methyltransferases: a new class of enzymes involved in the biosynthesis of sulfur volatiles. Plant Mol Biol, 2002, 50(3):511~521
- 31 Doughty KJ, Blight MM, Bock CH et al. Release of alkenylisothiocyanates and other volatiles from *Brassica rapa* seedlings during infection by *Alternaria brassicae*. Phytochemistry, 1996, 43(2):371~374
- 32 Zeringue HJ. Effect of C₆-C₁₀ alkenals and alkanals on eliciting a defence responsible in the developing cotton boll. Phytochemistry, 1992, 31:2305~2308
- 33 Gomi K, Yamasaki Y, Yamamoto H et al. Characterization of a hydroperoxide lyase gene and effect of C₆-volatiles on expression of genes of the oxylipin metabolism in *Citrus*. J Plant Physiol, 2003, 160(10):1219~1231
- 34 Vollenweider S, Weber H, Stolz S et al. Fatty acid ketodienes and fatty acid ketotrienes: Michael addition acceptors that accumulate in wounded and diseased *Arabidopsis* leaves. Plant J, 2000, 24(4):467~476
- 35 Kozłowski G, Buchala A, Metraux JP. Methyl jasmonate protects Norway spruce [*Picea abies* L. Karst] seedlings against *Pythium ultimum* Trow. Physiol Mol Plant Pathol, 1999, 55(1):53~58
- 36 Miksch M, Boland W. Airborne methyl jasmonate stimulates the biosynthesis of furanocoumarins in the leaves of celery plants. Experientia, 1996, 52(7):739~743
- 37 Seo HS. Jasmonic acid carboxyl methyltransferase: a key enzyme for jasmonate-regulated plant responses. Proc Natl Acad Sci USA, 2001, 98:4788~4793
- 38 Shulaev V, Silverman P, Raskin I. Airborne signalling by methyl salicylate in plant pathogen resistance. Nature, 1997, 385(6618):718~721
- 39 Seskar M, Shulaev V, Raskin I. Endogenous methyl salicylate in pathogen inoculated tobacco plants. Plant Physiol, 1998, 116(1):387~392
- 40 Hashem FAEI-M, Sahab AF. Chemical response of parsley and mentha herbs to certain stress agents. Food Chem, 1999, 65: 29~33
- 41 Zeid AHSA. Stress metabolites from *Corchorus olitorius* L. leaves in response to certain stress agents. Food Chem, 2002, 76: 187~195
- 42 De Lacy Costello BPJ, Evans P, Ewen RJ et al. Chromatography-mass spectrometry analyses of volatile organic compounds from potato tubers inoculated with *Phytophthora infestans* or *Fusarium coeruleum*. Plant Pathol, 2001, 50(4): 489~496
- 43 Huang J, Cardoza YJ, Schmelz EA et al. Differential volatile emissions and salicylic acid levels from tobacco plants in response to different strains of *Pseudomonas syringae*. Planta, 2003, 217(5):767~775
- 44 Johnsona CB, Kirby J, Naxakisa G et al. Substantial UV-B mediated induction of essential oils in sweet basil (*Ocimum basilicum* L.). Phytochemistry, 1999, 51:507~510
- 45 Koch T, Krumm T, Jung V et al. Differential induction of plant volatile biosynthesis in the lima bean by early and late intermediates of the octadecanoid-signaling pathway. Plant Physiol, 1999, 121:153~162
- 46 Collins JE, Lepp NW, Svoboda KP et al. Changes in the volatile oil from *Monarda citriodora* var. *citriodora* due to ontogeny. Chromatogr Anal, 1994, 34:5~7
- 47 Galambosi B, Svoboda KP, Hampson JB et al. Agronomical and phytochemical investigation of *Pycnanthemum* spp. in Finland. Agr Sci Finland, 1999, 2:293~301