

绿叶挥发物顺式-3-己烯醇诱导的植物防御反应

李舒雯[#], 郭洙鹃[#], 焦春阳, 沈应柏^{*}

北京林业大学生物科学与技术学院, 北京100083

[#]并列第一作者

^{*}通信作者(ybshen@bjfu.edu.cn)

摘要: 绿叶挥发物(green leaf volatile, GLV)是植物在受到机械损伤、病原菌侵染、植食性昆虫取食等胁迫时产生的气态小分子物质, 在植物防御反应中发挥重要的作用。顺式-3-己烯醇(*cis*-3-hexen-1-ol)作为主要的植物挥发性信号分子, 以气态形式在植株间长距离扩散, 介导植物产生直接或间接防御反应。本文系统地阐述了顺式-3-己烯醇生物合成的途径以及在植物防御反应过程中所触发的钙信号、茉莉酸(JA)信号、乙烯(ET)信号, 为进一步研究顺式-3-己烯醇诱导防御的机制提供参考, 也有助于人们理解生态群落中植物个体间的相互关系。

关键词: 顺式-3-己烯醇; 防御反应; 钙信号; 茉莉酸; 乙烯

Plant defense reaction induced by green leaf volatile *cis*-3-hexen-1-ol

LI Shuwen[#], GUO Zhujuan[#], JIAO Chunyang, SHEN Yingbai^{*}

College of Biological Sciences and Technology, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

[#]Co-first authors

^{*}Corresponding author (ybshen@bjfu.edu.cn)

Abstract: Green leaf volatiles (GLVs) are a group of well-characterized small gaseous molecule volatiles which are emitted by plants upon stress of mechanical injury, pathogen infection, and consumption by herbivorous insects. GLVs play a significant role in plant defense. As a major plant volatile signaling molecule, *cis*-3-hexen-1-ol can diffuse over long distances from plant to plant in gaseous form to mediate direct or indirect plant defense reactions. This article systematically expounded the *cis*-3-hexen-1-ol biosynthesis pathway and the calcium signal, jasmonic acid (JA) signal, and ethylene (ET) signal triggered in the process of plant defense response of *cis*-3-hexen-1-ol, which provides a reference for further research on the mechanism of *cis*-3-hexen-1-ol-induced defense, and also helps people to understand the relationship between individual plants in ecological communities.

Key words: *cis*-3-hexen-1-ol; defense reaction; calcium signal; jasmonic acid; ethylene

绿叶挥发物(green leaf volatile, GLV)是植物在受到植食性昆虫取食后释放出来的六碳挥发物, 可以诱导植物内部防御信号的传递, 还可以向邻近植物发出警报, 有助于介导植物的系统防御反应。因此, GLV既可以作为植物应对食草性动物取食的快速响应防御物质, 也可以作为一种预警的化学信号诱导植物与植物之间的通信, 从而实现对

食草动物取食行为的控制(董杉杉等2016; Arimura等2001)。

顺式-3-己烯醇(*cis*-3-hexen-1-ol)作为极具潜力的GLV在植物抵抗胁迫中发挥重要的作用(Engelberth等2013; Farag等2005; Arimura等2001)。本文

收稿 2020-11-11 修定 2021-04-19

综述了顺式-3-己烯醇的结构、合成途径及其作为信号分子在植物防御反应中的作用, 为后续的研究提供参考。

1 顺式-3-己烯醇的合成途径和结构

1.1 顺式-3-己烯醇的合成途径

当植物叶片受到损伤时, 叶绿体质膜上半乳糖脂类经过磷脂酶A (phospholipase A, PLA)的催化作用会释放出含有18个碳原子的游离不饱和脂肪酸—— α -亚麻酸(α -linolenic acid, ALA)和亚油酸(linoleic acid, LA)。如图1所示, 这两种游离不饱和脂肪酸经过叶绿体中脂氧合酶(lipoxygenase, LOX)的氧化和氢过氧化物裂解酶(hydroperoxide lyase, HPL)的裂解作用, 迅速合成GLV并大量释放出来。LOX催化 α -亚麻酸和亚油酸在13位碳原子上加两个氧原子, 分别生成亚麻酸氢过氧化物(α -linolenic acid 13-hydroperoxy, 13-HPOTE)和亚油酸氢过氧化物(α -linoleic acid 13-hydroperoxy, 13-HPODE)。

在HPL的特异催化下, 13-HPOTE裂解为顺式-3-己烯醛(*cis*-3-hexenal), 而13-HPODE裂解为六个碳原子的正己醛(*n*-hexanal) (Scala等2013)。烟酰胺腺嘌呤二核苷酸磷酸(nicotinamide adenine dinucleotide phosphate, NADPH)作为内源性还原剂可将顺式-3-己烯醛还原为顺式-3-己烯醇, 乙酰辅酶A:顺式-3-己烯醇乙酰转移酶(acetyl-CoA:*cis*-3-hexen-1-ol acetyltransferase, CHAT)进一步将顺式-3-己烯醇转化为顺式-3-己烯酯(*cis*-3-hexenyl acetate) (Matsui等2012)。在一些植物中, 顺式-3-己烯醛会自发或者经过(3*Z*):(2*E*)-己二醛异构酶[(3*Z*):(2*E*)-enal isomerase, HI]的催化作用形成反式-2-己烯醛(*trans*-2-hexenal), 然后被乙醇脱氢酶(alcohol dehydrogenase, ADH)转化为反式-2-己烯醇(*trans*-2-hexenol) (Scala等2013; Matsui 2006)。部分反式-2-己烯醛由于其具有的 α,β -不饱和羰基基团而具有亲电性, 与谷胱甘肽反应生成谷胱甘肽的共轭物(Davoine等2006)。植物依靠还原等价物和乙酰辅酶A的生物合成反应代

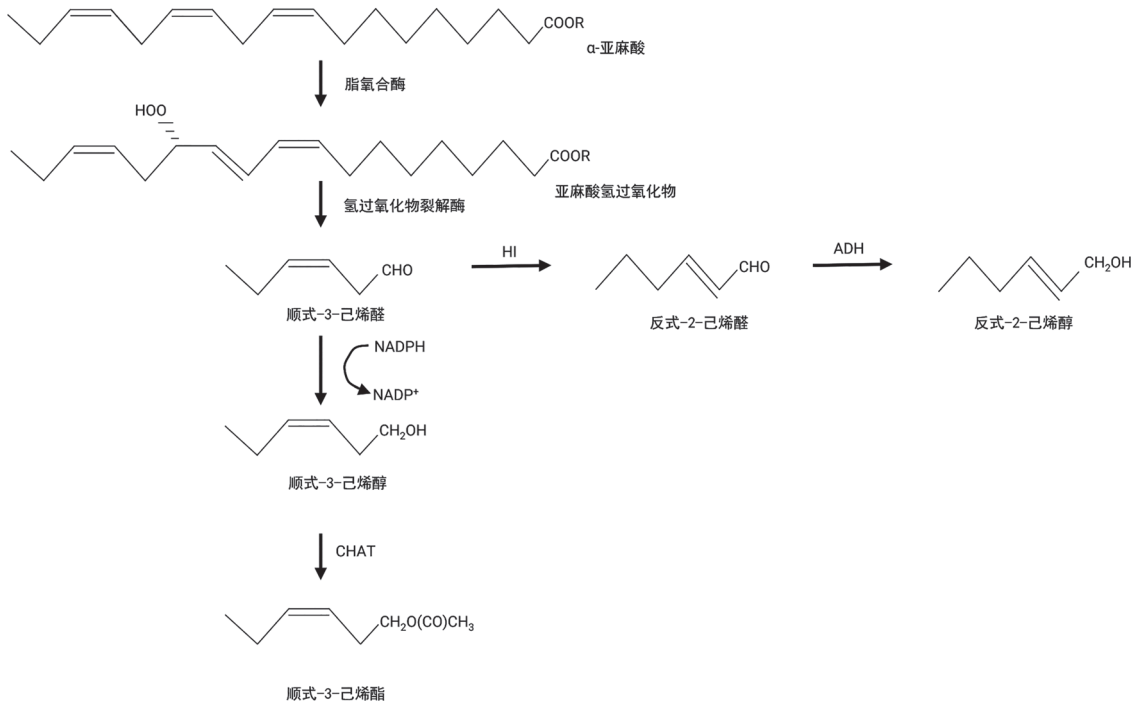


图1 顺式-3-己烯醇的合成途径

Fig. 1 Synthesis route of *cis*-3-hexen-1-ol

ADH: 乙醇脱氢酶; CHAT: 乙酰辅酶A:顺式-3-己烯醇乙酰转移酶; NADPH: 烟酰胺腺嘌呤二核苷酸磷酸; HI: (3*Z*):(2*E*)-己二醛异构酶; 直线箭头表示物质转化的方向。

价是巨大的,因此,将顺式-3-己烯醛转化为顺式-3-己烯醇再转化为顺式-3-己烯酯在一定程度上抑制了植物的生长发育。

1.2 顺式-3-己烯醇的结构与防御反应的关系

部分GLV含有活性亲电基团 α,β -不饱和羰基,双键增加了羰基的亲电性(Alm ras等2003)。许多醛类如反式-2-己烯醛具有抗菌性并直接参与植物防御反应。但也有相关研究指出,部分GLV物质如顺式-3-己烯醇并无此亲电基团,但同样可以作为信号物质诱导植物产生防御反应,由此可见 α,β -不饱和羰基并不是诱导植物产生防御反应的唯一功能基团(Engelberth等2004)。Farang等(2005)研究发现玉米(*Zea mays* L.)暴露在顺式-3-己烯醇中诱导挥发性有机化合物(volatile organic compound, VOC)的排放量大约是正己醇(*n*-hexanol)的8倍,这与含有6个碳原子的醇类中双键的存在有密切的关系。除此之外,六碳链的长度会影响GLV的功能。尽管顺式-3-庚醇(*cis*-3-heptanol)含有触发VOC排放的双键,但六碳链的长度变化可分别使该醇失去活性。因此顺式-3-己烯醇的活性不仅与其特有的双键有关,也与其六碳链的长度密切相关。除此之外,是否存在其他诱导植物防御反应的功能基团或特殊结构有待进一步深入探究。

1.3 顺式-3-己烯醇的预警防御功能

“防御准备状态”是指植物受到某些生物或者非生物胁迫之后进入的防御警备状态。当再次受到植食性昆虫取食时,植物会产生更加快速和强烈的防御反应(Mauch-Mani等2017)。暴露于微量GLV中的拟南芥[*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.]也会产生顺式-3-己烯醇等信号物质,使植物处于“防御准备状态”(Ozawa等2013)。Engelberth等(2004)证明了顺式-3-己烯醛、顺式-3-己烯醇和顺式-3-己烯酯不仅能刺激玉米体内茉莉酸(jasmonic acid, JA)的生物合成和VOC的释放,而且能使玉米植株对随后的植食性昆虫的攻击做出更加强烈的防御反应,表明玉米植株可以识别受害植株释放的气体信号并使自身时刻处于防御准备状态,当面临植食性昆虫取食威胁时会立刻启动防御反应以减小危害。

顺式-3-己烯醇还可诱导直接防御反应。番茄

(*Lycopersicon esculentum* Mill.)植株吸收了邻近同种植物在草食动物攻击下释放到空气中的顺式-3-己烯醇之后,可将其加工转化为顺式-3-己烯毒昔(*cis*-3-hexenylvicinioside, HexVic),抑制斜纹夜蛾(*Spodoptera litura*)的生长和存活率(Sugimoto等2014)。Farang等(2005)采用化学标记和生物测定实验证实外源顺式-3-己烯醇可以被吸收并转化为活性较低的乙酰化形式,为内源六碳化合物遵循相同的衍生化途径开辟了可能,表明顺式-3-己烯醇可以作为一种信号分子引发防御反应,并能在植物中迅速转化。综上所述,气态挥发物顺式-3-己烯醇作为一种预警防御物质具有介导植物直接和间接防御的作用。

2 顺式-3-己烯醇与植物防御反应

2.1 顺式-3-己烯醇诱导其他GLV的释放

当玉米植株受到斜纹夜蛾取食时,会引起挥发性混合物VOC的释放,主要包括顺式-3-己烯醛、反式-2-己烯醛和顺式-3-己烯醇等。而完整的玉米植株暴露在顺式-3-己烯醇中同样可以诱导VOC的释放。研究发现,用顺式-3-己烯醇处理玉米植株24 h, 500 nmol·L⁻¹处理组VOC总排放量比50 nmol·L⁻¹处理组VOC总排放量增加3倍左右,但50 nmol·L⁻¹浓度被认为更接近植物群落中的实际水平(Farang等2005)。顺式-3-己烯醇也可提高茶尺蠖(*Ectropis obliqua*)对茶树[*Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze]中气态挥发物的诱导,其诱导植物释放的VOC总量是茶尺蠖单独处理的1.67倍(Xin等2016)。其中,顺式-3-己烯醇所诱导的气态挥发物的释放与LOX活性的提高密切相关。研究发现,顺式-3-己烯醇处理玉米植株1.5 h后可诱导*ZmLOX*转录水平短暂升高。此外,在顺式-3-己烯醇处理2~8 h后,斜纹夜蛾损伤提高了LOX活性,导致顺式-3-己烯酯释放,并且在48 h内还会有第二次释放(Farang等2005)。这是由于顺式-3-己烯醇可以激活LOX的活性,生成的氢过氧化物可以被HPL催化形成含有6个碳原子挥发物的底物(Kim等2002)。戈林刚(2018)发现顺式-3-己烯醇处理过的茶树被取食时,GLV生物合成途径中的关键酶基因*CsiADH*和*CsiADLH*表达水平成倍提高。这些结果进一步说明顺式-3-己烯醇

可通过诱导6个碳原子挥发物的底物合成实现植物直接和间接的抗虫能力。除此之外,顺式-3-己烯醇还可以作为一种混合物成分启动防御过程。玉米植株同时暴露于顺式-3-己烯醇和乙烯(ethylene, ET)的混合物时, VOC排放量增加了2.5倍,而单独的乙烯处理并不能诱导挥发性气体的释放(Ruther和Kleier 2005)。

相对于直接防御反应来说,食草动物所诱导的挥发物吸引天敌的间接防御是节约型的。玉米植株暴露于顺式-3-己烯醇时,编码GLV和蛋白酶抑制剂(protease inhibitor, PI)合成基因*ZmPI*的转录水平均升高,但实际上只增加了GLV的产生(Farag等2005)。一个合理的解释是挥发性气体的释放是由顺式-3-己烯醇所诱导的,而PI防御是被启动的,因为PI的产生需要较高的成本(Zavala等2004)。

2.2 顺式-3-己烯醇与植物防御的早期信号事件

Zebelo等(2012)首次发现,植物对GLV的识别是通过质膜电位和胞内Ca²⁺通量的变化来实现的,因此,早期信号事件可能介导了植食性昆虫所诱导的植物之间对防御信号的感知过程(张庆花等2019;季亚溪等2018)。植物在防御反应过程中胞质Ca²⁺浓度的变化会触发下游信号途径。最近的研究发现,钙调素(calmodulin, CaM)通过感知损伤引发的Ca²⁺通量增加,并诱导JAV1磷酸化解联JAV1-JAZ8-WRKY51复合物以解除茉莉酸生物合成基因的抑制作用,实现茉莉酸相关的防御反应过程(Yan等2018)。植物所特有的钙感受器CDPK3 (calcium-dependent protein kinase)和CDPK13可通过磷酸化转录因子HSFB2A调控防御基因*AtPDF1.2*的表达(Kanchiswamy等2010)。在玉米中,顺式-3-己烯醇可诱导与钙信号转导相关的基因*ZmCAM*和*ZmCDPK*以及编码促分裂原活化蛋白激酶(mitogen-activated protein kinase, MAPK)的*ZmMAPK6*显著上调(Engelberth等2013)。我们的研究结果也证实顺式-3-己烯醇通过激活钙信号途径诱导植物进入预警状态。我们采用非损伤微测技术对拟南芥叶肉细胞中Ca²⁺和H⁺分别进行检测,发现顺式-3-己烯醇可诱导拟南芥叶肉细胞Ca²⁺外排和H⁺内流,这说明Ca²⁺和H⁺作为早期信号介导了顺式-3-己烯醇引起的拟南芥防御信号的感知过程(数据未发表)。

2.3 顺式-3-己烯醇与茉莉酸信号途径的关系

当植物受到机械损伤或者植食性昆虫取食时,由创伤信号触发的防御反应可以导致植物体在几分钟内合成茉莉酸,进而引发局部防御反应。有研究发现,玉米植株暴露于顺式-3-己烯醇30 min后,与对照相比茉莉酸的产量显著增加(Engelberth等2004)。为了验证茉莉酸在顺式-3-己烯醇诱导预警状态下的植物中发挥作用, Xin等(2014)采用茉莉酸的抑制剂水杨基氧脲酸(salicylhydroxamic acid, SHAM)来处理植物,并对茶树中*CsiLOX1*和*CsiAOS1*两个基因表达水平进行检测,发现SHAM可以阻碍茉莉酸的生物合成途径。这充分说明了顺式-3-己烯醇会通过诱导植株中茉莉酸的合成,激发茉莉酸相关的防御反应。

相关报道表明顺式-3-己烯醇确实可以诱导植物茉莉酸合成途径相关基因的表达,并最终导致茉莉酸的积累。茶脂氧合酶基因*CsiLOX1*已被证实参与茉莉酸的生物合成(Liu和Han 2010)。茶树被顺式-3-己烯醇处理1~8 h后, *CsiLOX1*转录水平与茉莉酸同时升高,并在2 h达到峰值(Xin等2016),与外源施加顺式-3-己烯醇在1.5 h导致玉米*ZmLOX*转录水平瞬时增加的研究结果一致(Farag等2005)。顺式-3-己烯醇同样提升*AtLOX2*的转录水平,而这种诱导作用可能位于COI1的转录控制下游(Kishimoto等2005)。拟南芥中的*AtMYC2*在协调茉莉酸信号转导通路中起到激活或抑制的作用(Dombrecht等2007)。Engelberth等(2013)通过分析14 nmol·L⁻¹顺式-3-己烯醇对玉米防御基因表达的影响,发现拟南芥中转录因子*AtMYC2*的同源基因*ZmMYC7*在60 min时表现出最大的转录量积累,而编码丙二烯氧化合酶(alladiene oxidation synthase, AOS)、丙二烯氧化环化酶(alladiene oxidizing cyclase, AOC)的基因表达水平在60~120 min之间趋于稳定。除此之外,暴露于高浓度的顺式-3-己烯醇中,抑制因子*ZmJAZ*的转录水平平均表现出不同程度的上调。综上所述,顺式-3-己烯醇可以通过激活茉莉酸生物合成通路相关基因,进一步促进茉莉酸的生物合成,实现防御相关的生理生化反应。

2.4 顺式-3-己烯醇与乙烯信号途径的关系

乙烯在GLV诱导的植物-植物信号通路中发挥

重要作用, 可以与顺式-3-己烯醇协同诱导释放挥发性有机化合物, 但单独使用不具有诱导性(Ruther和Kleier 2005)。Xin等(2016)发现茶尺蠖取食茶树2 h后乙烯水平达到对照组的1.81倍, 而顺式-3-己烯醇和茶尺蠖共同处理诱导茶树释放乙烯的水平是茶尺蠖单独处理的1.78倍, 说明顺式-3-己烯醇提高了茶尺蠖诱导茶树产出乙烯的能力。除此之外, 顺式-3-己烯醇也可同时激活茉莉酸以及乙烯合成途径, 但在抗虫防御过程中茉莉酸可能起主导作用。

顺式-3-己烯醇作为一种化学诱导剂触发草食动物介导乙烯防御途径激活茶树的直接防御和间接防御(Xin等2016)。转录组数据结果显示, 顺式-3-己烯醇可以激活编码乙烯途径的关键合成酶的基因*CsiACS*, 表明其参与诱导了乙烯防御信号途径相关基因的表达, 实现乙烯短时间内显著升高, 以达到直接防御的目的(戈林刚2018)。研究证明转录因子ERF1是整合乙烯和茉莉酸信号途径的关键元素(Lorenzo等2003)。而顺式-3-己烯醇诱导茉莉酸和乙烯协同防御作用的机理有待更多的研究。

植物类受体激酶(receptor-like kinase, RLK)是一类重要的蛋白激酶, 也是茶树处于预警状态防御信号转导中的关键物质。转录组相关数据显示, 顺式-3-己烯醇可以诱导19条与蛋白激酶相关基因的上调表达(戈林刚2018)。Dombrowski和Martin(2018)发现顺式-3-己烯醇、反式-2-己烯醇和顺式-3-己烯醇可以激活黑麦草(*Lolium perenne* L.)中的丝裂原活化蛋白激酶(mitogen protein kinase, MPK)。MPK参与的级联信号反应调控WRKY转录因子, 进而影响茉莉酸和乙烯信号途径, 最终提高植物的抗虫性(Wu和Baldwin 2010)。WRKY家族调控植物应对病原体、植食性昆虫和非生物胁迫时引发的防御反应, 例如*NaWRKY3*和*NaWRKY6*在昆虫持续攻击中在维持较高的茉莉酸水平方面发挥了重要作用(Skibbe等2008)。戈林刚(2018)发现顺式-3-己烯醇诱导茶树防御反应初始阶段有12个差异表达的转录因子, 因此可以推测胁迫所诱导的MAPK级联反应可能进一步激活WRKY转录因子, 并诱导茉莉酸和乙烯的快速积累, 产生直接防御。

3 结语与展望

综上所述, 顺式-3-己烯醇作为一种化学激发子在植物防御反应中发挥重要的作用。当植食性昆虫取食经过顺式-3-己烯醇预处理的植物时, 植物细胞膜表面的RLK和Ca²⁺首先会感知刺激信号, 并快速激活MAPK级联反应和WRKY转录因子, 进而激活茉莉酸与乙烯防御信号网络的转导途径, 促进下游防御基因表达和防御物质积累, 最终触发植株的直接防御反应(戈林刚2018)。

虽然已有一些研究报道顺式-3-己烯醇在诱导植物防御反应方面的作用, 加深了人们对顺式-3-己烯醇诱导防御反应机理的认识, 但依然存在许多需要解决的问题, 例如: 顺式-3-己烯醇如何诱导CaM、CDPK, 激活MAPK、WRKY等转录因子? 是否存在某些特异性的结合位点与磷酸化激活方式? 此外, 如何触发下游茉莉酸信号与合成的具体机制以及茉莉酸与乙烯信号途径的交叉点仍不清楚。对这些问题的深入探讨, 将有助于揭示顺式-3-己烯醇诱导防御反应的机理, 也可作为顺式-3-己烯醇用于植物病虫害防治提供理论参考。

参考文献(References)

- Alm ras E, Stolz S, Vollenweider S, et al (2003). Reactive electrophile species activate defense gene expression in *Arabidopsis*. *Plant J*, 34 (2): 205–216
- Arimura GI, Ozawa R, Horiuchi JI, et al (2001). Plant–plant interactions mediated by volatiles emitted from plants infested by spider mites. *Biochem Syst Ecol*, 29: 1049–1061
- Davoine C, Falletti O, Douki T, et al (2006). Adducts of oxylipin electrophiles to glutathione reflect a 13 specificity of the downstream lipoxygenase pathway in the tobacco hypersensitive response. *Plant Physiol*, 140 (4): 1484–1493
- Dombrecht B, Xue GP, Sprague SJ, et al (2007). MYC2 differentially modulates diverse jasmonate-dependent functions in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 19 (7): 2225–2245
- Dombrowski JE, Martin RC (2018). Activation of MAP kinases by green leaf volatiles in grasses. *BMC Res Notes*, 11: 79
- Dong SS, Zhang T, Yan SL, et al (2016). Defense response to *Plutella xylostella* in *Arabidopsis thaliana* induced by 1-penten-3-one. *Plant Physiol J*, 52 (5): 715–722 (in Chinese with English abstract) [董杉杉, 张婷, 闫素丽等 (2016). 1-戊烯-3-酮诱导拟南芥对小菜蛾的防御反应. *植物生理学报*, 52 (5): 715–722]

- Engelberth J, Alborn HT, Schmelz EA, et al (2004). Airborne signals prime plants against insect herbivore attack. *Proc Natl Acad Sci USA*, 101 (6): 1781–1785
- Engelberth J, Contreras CF, Dalvi C, et al (2013). Early transcriptome analyses of *Z*-3-hexenol-treated *Zea mays* revealed distinct transcriptional networks and anti-herbivore defense potential of green leaf volatiles. *PLOS One*, 8 (10): e77465
- Farag MA, Fokar M, Abd H, et al (2005). (*Z*)-3-Hexenol induces defense genes and downstream metabolites in maize. *Planta*, 220 (6): 900–909
- Ge LG (2018). Molecular mechanism of (*Z*)-3-hexenol-induced defense induced in tea plant against *Ectropis obliqua* Prout. (dissertation). Taian: Shandong Agricultural University, 17–37 (in Chinese with English abstract) [戈林刚(2018). 顺-3-己烯醇诱导茶树对茶尺蠖抗性的分子机制(学位论文). 泰安: 山东农业大学, 17–37]
- Ji YX, Xu LY, Jiao CY, et al (2018). Role of NADPH oxidase in early signal events induced by 1-penten-3-one in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiol J*, 54 (7): 1213–1222 (in Chinese with English abstract) [季亚溪, 许玲玉, 焦春阳等(2018). NADPH氧化酶在1-戊烯-3-酮诱导的拟南芥早期信号事件中的作用. *植物生理学报*, 54 (7): 1213–1222]
- Kanchiswamy CN, Takahashi H, Quadro S, et al (2010). Regulation of *Arabidopsis* defense responses against *Spodoptera littoralis* by CPK-mediated calcium signaling. *BMC Plant Biol*, 10: 97
- Kim ES, Kim H, Park RD, et al (2002). Dual positional specificity of wound-responsive lipoxygenase from maize plants. *J Plant Physiol*, 159: 1263–1265
- Kishimoto K, Matsui K, Ozawa R, et al (2005). Volatile C6-aldehydes and allo-ocimene activate defense genes and induce resistance against *Botrytis cinerea* in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol*, 46 (7): 1093–1102
- Liu S, Han B (2010). Differential expression pattern of an acidic 9/13-lipoxygenase in flower opening and senescence and in leaf response to phloem feeders in the tea plant. *BMC Plant Biol*, 10: 228
- Lorenzo O, Piqueras R, Sánchez-Serrano JJ, et al (2003). ETHYLENE RESPONSE FACTOR1 integrates signals from ethylene and jasmonate pathways in plant defense. *Plant Cell*, 15 (1): 165–178
- Matsui K (2006). Green leaf volatiles: hydroperoxide lyase pathway of oxylipin metabolism. *Curr Opin Plant Biol*, 9 (3): 274–280
- Matsui K, Sugimoto K, Mano JI, et al (2012). Differential metabolisms of green leaf volatiles in injured and intact parts of a wounded leaf meet distinct ecophysiological requirements. *PLOS One*, 7 (4): e36433
- Mauch-Mani B, Baccelli I, Luna E, et al (2017). Defense priming: an adaptive part of induced resistance. *Annu Rev Plant Biol*, 68: 485–512
- Ozawa R, Shiojiri K, Matsui K, et al (2013). Intermittent exposure to traces of green leaf volatiles triggers the production of (*Z*)-3-hexen-1-yl acetate and (*Z*)-3-hexen-1-ol in exposed plants. *Plant Signal Behav*, 8 (11): e27013
- Ruther J, Kleier S (2005). Plant–plant signaling: ethylene synergizes volatile emission in *Zea mays* induced by exposure to (*Z*)-3-hexen-1-ol. *J Chem Ecol*, 31: 2217–2222
- Scala A, Allmann S, Mirabella R, et al (2013). Green leaf volatiles: a plant’s multifunctional weapon against herbivores and pathogens. *Int J Mol Sci*, 14 (9): 17781–17811
- Skibbe M, Qu N, Galis I, et al (2008). Induced plant defenses in the natural environment: *Nicotiana attenuata* WRKY3 and WRKY6 coordinate responses to herbivory. *Plant Cell*, 20 (7): 1984–2000
- Sugimoto K, Matsui K, Iijima Y, et al (2014). Intake and transformation to a glycoside of (*Z*)-3-hexenol from infested neighbors reveals a mode of plant odor reception and defense. *Proc Natl Acad Sci USA*, 111 (19): 7144–7149
- Wu J, Baldwin IT (2010). New insights into plant responses to the attack from insect herbivores. *Annu Rev Genet*, 44: 1–24
- Xin Z, Li X, Li J, et al (2016). Application of chemical elicitor (*Z*)-3-hexenol enhances direct and indirect plant defenses against tea geometrid *Ectropis obliqua*. *BioControl*, 61: 1–12
- Xin Z, Zhang Z, Chen Z, et al (2014). Salicylhydroxamic acid (SHAM) negatively mediates tea herbivore-induced direct and indirect defense against the tea geometrid *Ectropis obliqua*. *J Plant Res*, 127 (4): 565–572
- Yan C, Fan M, Yang M, et al (2018). Injury activates Ca²⁺/calmodulin-dependent phosphorylation of JAV1-JAZ8-WRKY51 complex for jasmonate biosynthesis. *Mol Cell*, 70 (1): 136–149
- Zavala JA, Patankar AG, Gase K, et al (2004). Constitutive and inducible trypsin proteinase inhibitor production incurs large fitness costs in *Nicotiana attenuata*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 101: 1607–1612
- Zebelo SA, Matsui K, Ozawa R, et al (2012). Plasma membrane potential depolarization and cytosolic calcium flux are early events involved in tomato (*Solanum lycopersicon*) plant-to-plant communication. *Plant Sci*, 196: 93–100
- Zhang QH, Chen YY, Zhang HL, et al (2019). The role of 1-penten-3-one in plant defense responses. *Plant Physiol J*, 55 (3): 225–231 (in Chinese with English abstract) [张庆花, 陈迎迎, 张海龙等(2019). 1-戊烯-3-酮在植物防御反应中的作用. *植物生理学报*, 55 (3): 225–231]