

刘陈玮, 陈素梅, 郑 丽. 园艺作物挥发物合成及其生物学功能研究进展[J]. 江苏农业学报, 2019, 35(6): 1506-1512.
doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2019.06.033

园艺作物挥发物合成及其生物学功能研究进展

刘陈玮¹, 陈素梅², 郑 丽³

(1. 云南农业大学园林园艺学院, 云南 昆明 650201; 2. 南京农业大学园艺学院, 江苏 南京 210095; 3. 苏州大学金螳螂建筑学院, 江苏 苏州 215123)

摘要: 植物挥发物作为其重要的次生代谢物, 主要包括绿叶挥发物、萜类挥发物和苯环类化合物, 对调节植物-植食性昆虫-天敌间的三级营养关系具有重要意义。研究其合成调控机理, 对探索其在植物防御以及生长发育上的应用具有重要的指导意义。园艺作物挥发物是影响其品质、功能性及病虫害绿色防控的重要成分。为此, 本文对园艺植物挥发物的种类、合成途径以及调控机制方面进行了综述, 并阐述了其生物学方面的功能及其应用前景。

关键词: 挥发物; 合成调控; 生物学功能

中图分类号: F307.13 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2019)06-1506-07

Research progress on the synthesis and biological function of horticultural crops volatiles

LIU Chen-wei¹, CHEN Su-mei², ZHENG Li³

(1. College of Horticulture and Landscape, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China; 2. College of Horticulture, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; 3. Gold Mantis School of Architecture, Soochow University, Suzhou 215123, China)

Abstract: Plant volatiles as important secondary metabolites of plants, mainly include green leaf volatiles, terpenoids and benzene ring compounds, which play an important role in regulating the tertiary nutritional relationship among plant, herbivorous insects and predators. Dissecting mechanism of synthesis and regulation of plant volatiles has important guiding significance for exploring its application to plant defense, growth and development. Volatiles in horticultural crops were important components which affect the quality, biological function and environmental friendly pest and pathogen control. Here, the types, synthesis pathways and regulatory mechanisms of volatiles were reviewed, and its biological function and application prospects are stated as well.

Key words: volatile; synthesis and regulation; biological functions

收稿日期: 2019-02-20

基金项目: 苏州大学-苏州园科建筑与城市环境协同创新中心园艺健康实验室科研启动基金项目(P113800618); 苏州大学引进人才科研启动基金项目(Q413800217); 江苏省重点研发计划项目(BE2017318); 国家自然科学基金项目(31672192); 江苏省农业科技自主创新基金项目[CX(18)2020]

作者简介: 刘陈玮(1993-), 男, 江苏南通人, 硕士, 研究方向为园林植物资源开发与利用。(E-mail) 1398986368@qq.com

通讯作者: 郑 丽, (E-mail) 1723364725@qq.com

植物挥发性有机物(Volatile organic compounds, VOCs)是通过植物体内的次生代谢途径合成的低沸点、易挥发的小分子化合物。由原苏联的植物生理学家 Toknh 博士在 1930 年首次提出, 这种物质曾被称为芬多精(Phytoncidere)、植物杀菌素、植物精气或植物挥发性有机物。植物挥发物的产生、释放以及传递, 促进了信息的交流, 保证了植物的生存和繁衍。近几十年来, 随着生物技术的迅速发展, 人们对植物挥发物的研究取得重大进展。植物挥发物的种

类及其合成和调控机制已基本了解,对其作为信号物质与周围生境交流的原理进行了研究,为挥发物进一步开发和利用奠定了基础。

随着社会进步,人们对绿色生态建设日益重视。园艺作物在日常生活中的应用越来越广泛,城市园林绿化及室内绿化得到重视,同时大量园艺作物不仅用于观赏,其保健功能也被人们开发利用,精油、香薰、花果茶以及芳香植物的绿化应用等越来越普遍,挥发物是影响花卉功能性的重要成分。此外,挥发物成分的研究对于研发园艺作物病虫害绿色防控技术,确保绿色安全生产,调节生态平衡,改善人们的生存环境和身心健康具有重要意义。

1 植物挥发物的种类及其合成

在高等植物中,挥发物是植物次生代谢物质,分子量一般在 100 至 200 之间,主要包括绿叶挥发物、萜类挥发物、苯环类化合物及其他一些微量挥发物。其合成主要有 3 大途径:脂氧合酶(*LOX*)途径、类异戊二烯途径以及莽草酸途径。

1.1 绿叶挥发物

绿叶挥发物(*GLVs*)包括 C6 的醛、醇及其酯。*GLVs* 通常是由亚麻酸(*ALA*)和亚油酸(*LA*)经过脂氧合酶(*LOX*)途径形成。植物中的 *LOX* 包括 2 种类型:9-*LOXs* 被称为 1 类 *LOX*,位于质体外;13-*LOXs* 被称为 2 类 *LOX*,带有质体转运肽。*LOX* 催化 *LA* 和 *ALA* 碳骨架中碳数 9 和 13 的氧化,然后通过脂氧合酶途径的下游酶将含氧中间体转化成生物活性化合物。脂氧合酶作用下合成的氢过氧化物,在氢过氧化物裂解酶(*HPL*)作用下裂解形成不稳定的半缩醛,半缩醛自发分解产生挥发性的醛,醛通过 NAD-依赖型脱氢酶(*ADH*)转化为更稳定的醇类。在营养植物组织中,特别是叶中合成的这些饱和、不饱和的 C6/C9 醛、醇和酯都是挥发性的,统称为 *GLVs*。目前研究较多的茉莉酸甲酯,也是脂肪酸代谢的产物,其代谢途径的关键酶是丙二烯氧化物环化酶(*AOC*)和茉莉酸羧甲基转运酶(*JMT*)^[1]。

1.2 萜类挥发物

挥发性萜类化合物是众多挥发物成分中数量和种类最多的次生代谢产物,主要包括单萜、倍半萜及其衍生物。萜类化合物是由异戊二烯(C5)为基本单元组成的,根据 C5 单元的数量,可分为异戊二烯(C5)、单萜(C10)、倍半萜(C15)、二萜(C20)以及

三萜(C30)等^[2]。

萜类化合物衍生自 2 种常见的 C5 前体:异戊烯二磷酸(*IPP*)以及二甲基烯丙基二磷酸(*DMAPP*)。在植物中,2 个独立的途径——甲羟戊酸(*MVA*)途径和甲基赤藓糖醇磷酸酯(*MEP*)途径合成异戊二烯单元。*MVA* 途径产生挥发性倍半萜(C15),而 *MEP* 途径产生挥发性单萜(C5)、单萜(C10)和二萜(C20)的前体。

IPP 和 *DMAPP* 都是异戊烯转移酶的底物,可缩合产生香叶基二磷酸(*GPP*)、法尼基二磷酸(*FPP*)和香叶基香叶基二磷酸(*GGPP*),再由相应的合成酶催化形成挥发性萜类化合物^[3]。

1.3 其他挥发物

其他的一些挥发物在植物挥发物中含量较少,或者不普遍存在。目前主要研究莽草酸途径生成的苯丙烷类和苯环型化合物。对植物中苯丙酸类/苯环型化合物生物合成的研究起步较晚,大约在 20 世纪 90 年代末^[4]。磷酸烯醇式丙酮酸(*PEP*)和磷酸赤藓糖(*E4P*)经莽草酸途径产生分支酸,再转换成苯丙氨酸(*Phe*),在苯丙氨酸解氨酶(*PAL*)的催化下形成反式肉桂酸(*t-CA*),最终形成苯甲酸及其他各种苯丙酸类/苯环型化合物^[5]。其中有许多具有生理和生态功能的化合物,如吲哚、水杨酸和水杨酸甲酯。其他还有一些氨基酸衍生物,生物碱及硫化物等的研究较少。

2 挥发物的生物学功能

在长期进化过程中,植物挥发物在植物与其他生物的交流中扮演着重要角色。挥发物中带有信号分子可以帮助植物吸引传粉昆虫,以延续后代和扩大种群。在受到植食性昆虫侵害时,可以直接趋避植食性昆虫或吸引其天敌来达到间接防御的目的。植物挥发物还具有化感作用,可以通过影响周围植株的生长发育以及防御反应,从而调节群体密度和种群结构。人们发现部分园艺作物不仅对病虫害及周围植物具有一定的作用,在对人体方面也存在一些积极作用。

2.1 植物挥发物对昆虫的影响

植物挥发物在传粉昆虫和植食性昆虫的寄主选择中发挥着重要作用。昆虫的传粉效率对植物种子的产量及质量都有较大的影响,因此有效吸引高效率的传粉昆虫在生产和研究上具有重要意义。陈友

铃等^[6]的嗅觉仪试验结果表明,爱玉子(*Ficus auke-otsang*)的雌、雄花序挥发物可吸引更多的传粉榕小蜂。查兆兵等^[7]对多叶斑叶兰(*Goodyera foliosa*)花的挥发性成分以及昆虫传粉行为的研究发现,3-辛醇是吸引传粉者中华蜜蜂的最有效的挥发性成分。Zito等^[8]在行为试验中评估生理活性化合物的吸引力时,发现吡啶是唯一对家蝇有吸引力的化合物。挥发性萜类化合物在调节植物和环境因子的关系中具有重要作用。许多单萜和倍半萜化合物可以吸引昆虫传粉,或者吸引天敌前来捕食以达到间接防御的目的。如单萜成分芳樟醇等影响果实的香味;棉酚、燕麦素、除虫菊酯等化合物是重要的植保素,可以减少病菌和昆虫的侵害^[9]。

在受到植食性害虫伤害时,挥发物可以对其产生驱避或吸引作用。为防止植食性昆虫的进一步危害,某些植物会散发特定挥发物来驱避害虫。乔海莉等^[10]通过风洞试验发现,虫害诱导的气味物质可高效驱避黄野螟雌虫。黄花蒿(*Artemisia annua*)在遭受蚜虫取食后可以通过提高(E)- β -法尼烯和蒿酮的释放来抵御蚜虫的侵害^[11]。植物作为昆虫生存和繁殖的重要场所,某些挥发物也会对昆虫产生吸引作用,如挥发物中的聚集信息素或性信息素成分,利于昆虫定位和寻找食物及配偶。大花六道木(*Abelia grandiflora*)释放的 β -蒎烯和苯乙醛对稻虱缨小蜂具有明显的吸引作用^[12]。小菜蛾雌虫利用十字花科植物挥发物寻找产卵场所,雄虫则利用性信息素来寻找配偶^[13]。山楂幼果、海棠幼果、杏幼果和幼果期杏叶片的挥发物成分反-2-己烯醇对桃小食心虫(*Carpocapsa niponensis* Wals.)有明显的引诱作用^[14]。

害虫为害的植株还可以通过释放的挥发物吸引天敌来抑制害虫的数量。其中吸引天敌的主要成分有单萜或倍半萜,如芳樟醇、 α -蒎烯、月桂烯、(E)- β -法尼烯、 β -没药烯,以及绿叶气味、MeJA、酚类化合物、吡啶等^[15]。受日本龟蜡蚧危害的柿树,体内释放出的挥发性物质对天敌红点唇瓢虫有明显的招引作用^[16]。高密度瓜蚜危害的黄瓜和搅瓜植株会释放大量的萜类挥发物,帮助多异瓢虫定位猎物^[17]。桃蚜取食的番茄叶片挥发物不仅可以抑制烟粉虱的定殖,也可以吸引蚜虫和烟粉虱的天敌前来捕食^[18]。

2.2 植物挥发物对周围植物的影响

1983年,Baldwin和Schultz在糖槭幼苗中首次

发现植物挥发物诱导植物间交流的现象。在随后的研究中,发现萜烯类物质和绿叶挥发物是植物间交流的主要信号分子^[19-20]。直到2000年,Arimura等^[21]在利马豆的试验中,发现遭受虫害后的植株可以导致周围健康植株中抗性基因的表达,植物挥发物诱导植物间交流的现象才得到认可,并引发了大量的研究,相关机理研究已取得一些突破。

植物挥发物可诱导邻近同种植株的防御反应,受到损伤的植株可以提高周围同种健康植株的防御能力。Heil等^[22]发现甲虫侵害的利马豆会释放VOCs信号分子,诱导相邻植株分泌引诱天敌的花外蜜,从而实现间接防御。茶尺蠖幼虫为害的茶苗释放的植物挥发物(HIPVs)显著提高邻近茶苗相关防御基因*CsiLOX1*和*CsiACS1*的表达水平以及重要防御物质多酚氧化酶(PPO)的水平^[23]。外源GLVs、MeJA处理或害虫危害的枣树及其邻近植株中蛋白酶抑制剂(PI)、PPO和LOX活性快速增加,表明损伤信号激活了邻近枣树的防御反应,促使其启动十八烷信号途径^[24]。

植物挥发物信号可在不同种植物之间传递,从而影响植物的萌发、生长以及防御反应。巨尾桉叶片挥发物可以抑制辣椒、西红柿种子萌发和幼苗生长^[25]。受损伤的三齿蒿(*Artemisia tridentata*)释放出的挥发物可以诱导烟草(*Nicotiana attenuate*)多酚氧化酶(PPO)活性的增加,减少植食性昆虫的伤害^[26]。烟草天蛾(*Manduca sexta*)幼虫侵害的蒿属植物(*Artemisia tridentata*)所释放的挥发物,能够诱导邻近的野生烟草的胰蛋白酶抑制剂(TPI)的积累,从而防御害虫的取食^[27]。

2.3 植物挥发物抑菌活性

植物不同部位对不同细菌和真菌存在一定的抑制性或毒性。杭白菊挥发油中共鉴定出56种化合物,主要成分为单萜类和倍半萜类化合物。其中 α -姜黄素是最丰富的挥发性成分(12.55%)。挥发油对大肠杆菌、金黄色葡萄球菌、肠炎沙门氏菌、铜绿假单胞菌和枯草芽孢杆菌5个菌株均具有良好的抗菌活性,对铜绿假单胞菌的抑制作用最强^[28]。采用水蒸馏法提取*Alchornea cordifolia*和*Canthium subcordatum*的果实精油,分别鉴定出38和46种化合物,*Alchornea cordifolia*精油对金黄色葡萄球菌有较强的体外抗菌活性[最低抑菌质量浓度(MIC)=78 $\mu\text{g/ml}$],对黑曲霉有一定的抗真菌活性(MIC=156

$\mu\text{g/ml}$)。 *Canthium subcordatum* 精油对蜡样芽孢杆菌和金黄色葡萄球菌有抗菌活性 ($MIC = 156 \mu\text{g/ml}$), 对黑曲霉有显著的抗真菌活性 ($MIC = 39 \mu\text{g/ml}$)^[29]。 *Prangos peucedanifolia* FENZL. 叶和花的挥发物对红色毛癣菌、变形链球菌、化脓性链球菌和金黄色葡萄球菌具有中等的抗性^[30]。青蒿种子的挥发油对大肠杆菌和粪肠球菌有很强的抑制作用^[31]。0.3 ml (10 mg/ml) 丁香花蕾挥发油对 3 种细菌(大肠杆菌、金黄色葡萄球菌和伤寒沙门氏菌)和 4 种真菌(枯萎病菌、黑曲霉、青霉和木霉)均有较强的抑制作用^[32]。

2.4 植物挥发物对人体健康的影响

人类对植物挥发物的使用历史悠久。在古埃及,人们提取植物精油来充当防腐剂、消毒剂以及止痛剂。古希腊还产生了按摩方式的芳香治疗。中世纪欧洲瘟疫大爆发时芳香植物甚至起到了拯救人类的作用。在中国,殷商时期的人们就使用艾草、菖蒲来驱疫避秽,这一做法被当做端午节习俗传承至今。周朝时人们就有佩戴香囊、沐浴兰汤的习俗。东汉的张仲景在《伤寒论》中提及桂枝的使用方法达 17 种。晋代在永福寺和永乐寺建造桃花庵,利用桃花香来治病^[33]。明代李时珍在《本草纲目》的芳香篇中提及多种对风湿、伤寒、头痛、瘟疫等具有疗效的芳香植物^[34]。

作为绿色、无污染的天然杀菌剂,植物挥发物受到人们的青睐。Viljoen 等对南非药用香草植物精油进行抑菌试验,发现 1,8-桉叶油、樟脑可以杀死白色念珠菌,并抑制葡萄状球菌等细菌和真菌的繁殖^[35]。Delaquis 等报道芫荽精油能够显著抑制细菌、酵母菌生长^[36]。紫茉莉分泌出的气体只需 5 s 即可杀死白喉、结核菌、痢疾杆菌^[37]。对散尾葵和波士顿蕨挥发性有机物单体 α -蒎烯、桉树脑、苧烯、 β -蒎烯、奥昔菊环和罗勒烯的抑菌研究表明,除奥昔菊环对 2 种菌无抑制作用外,其余 5 种对供试的 10 种微生物均具有抑制作用,且 α -蒎烯抑菌作用最强^[38]。挥发物成分甚至可以协助治疗人类的一些疾病。蒋继宏等对 5 种树的挥发油进行了抑菌试验,发现龙柏、香樟挥发油对金黄色葡萄球菌和大肠杆菌的抑菌效果最强^[39]。Vijayaram 等发现桉树和印度楝树的甲醇提取物对大肠杆菌、绿脓杆菌、化脓性球菌、金黄色葡萄球菌以及肺炎克雷伯菌均有一定的抑制作用,其植物挥发物中的类固醇、酚类化

合物和黄酮类化合物含量相对较高^[40]。野菊(*Chrysanthemum indicum*)的挥发物可以降低受试者的收缩压和心率,减少大脑活动,实现精神和身体放松^[41]。

植物挥发性有机物通过人体皮肤、黏膜吸收后产生适度刺激作用,从而调节人体神经系统,加强新陈代谢,改善循环系统机能,提高人体免疫力。Ilmberger 等研究发现,茉莉精油、薄荷精油、1,8-桉叶油以及依兰精油可影响人的注意力,茉莉精油可以缓解紧张,薄荷精油、1,8-桉叶油可使人振奋^[42]。柠檬油、雪松醇、龙脑和 1,8-桉叶油能够降低心率^[43]。水仙花^[44]、薰衣草^[45]、茉莉花和麝香百合^[46]的芳香气味,均可使人的血压降低。金荷仙通过闻香实验发现梅花、桂花香气可以一定程度降低人体皮肤肌电值、心率、收缩压、舒张压,同时桂花香气可暂时提高人的注意力、记忆力和想象力^[47]。

3 挥发物合成调控

3.1 合成酶

萜类合成酶(TPS)参与挥发物代谢的研究目前已经相当深入,有关各类挥发物合成酶的发掘和表达调控机制研究论文已大量发表。TPS 处在萜类物质合成途径的下游,催化不同萜类化合物的合成。香雪兰花中芳樟醇的释放节律与花瓣、雌蕊和雄蕊中 *FhTPS1* 的表达同步,而花萼和花托中芳樟醇的释放与 *FhTPS4* 的表达趋势一致。*FhTPS2* 的表达与香雪兰 RedRiver[®] 中 α -萜品醇的释放呈现正相关, *FhTPS6* 在红色花 RedRiver[®] 和白色花 Ambiance 中均以相对高的水平表达,在 RedRiver[®] 中其表达与顺式-辛烯和反式-西梅烯的释放相吻合^[48]。2 个蜡梅品种 H29、SW001 中表达量差异显著的倍半萜合酶基因 *CpTPS5*、单萜合成酶基因 *CpTPS16* 转入烟草中,转基因烟草中倍半萜物质石竹烯含量明显增加,单萜物质芳樟醇和柠檬烯挥发量与野生型、空载对照植株相比也显著提高^[49]。姜花(*Hedychium coronarium*)^[50]和葡萄(*Vitis vinifera*)^[51]中也鉴定出萜类合成酶基因。

3.2 转录因子

在转录水平上,目前发现的与萜类物质合成相关的转录因子主要包括 AP2/ERF 类、WRKY 类、bHLH 类、bZIP 类、锌指类^[52]及 MYB 转录因子^[53]等。沉默留兰香 *MsYABBY5* 表达导致萜烯含量增

加,过表达该基因则降低萜烯水平^[54]。miR156-SPLs 能够调控拟南芥中 β -石竹烯合酶基因 *TPS21* 的表达,从而调控倍半萜的生物合成^[50]。黄花蒿 (*Artemisia annua*) 的 *AaERF1* 和 *AaERF2* 均能直接调控紫穗槐 4, 11-二烯合酶编码基因 (*ADS*) 和 *CYP71AV1* 的水平,从而促进倍半萜烯青蒿素的生物合成^[55]。滁菊 WRKY 家族 15 个成员中 *CmWRKY2*、*CmWRKY8* 和 *CmWRKY9* 在花朵香气挥发量最大的前一时表达量最高,*CmWRKY7* 在花朵香气挥发量最大时表达量最高^[11]。青蒿 *AaTAR1*、*AaORA*、*AabZIP1*、*AaWRKY1*、*AabHLH1*、*AaMYC2*、*AaHDI*、*AaGSW* 这些转录因子可通过结合青蒿素生物合成途径基因的启动子 *AaADS*、*AaCYP71AV1*、*AaDBR2* 和 *AaALDH1* 等,导致青蒿中青蒿素含量的增加^[56]。MYB 转录因子 *PAP1* 转基因玫瑰的苯丙素衍生的颜色和香味化合物的水平增加,释放出的萜类化合物的量也比正常植株高 6.5 倍^[54]。

3.3 外源激素

除了内部调控机制外,施用外源激素也可有效促进挥发物的释放。黄瓜叶片在茉莉酸甲酯 MeJA 处理后 0.1~1.0 h 大量释放绿叶挥发物和甲醇,处理后 15~25 h 大量释放单萜和倍半萜,并且最高排放率和总排放量随着 MeJA 浓度的增加而增加^[57]。1 mmol/L 茉莉酸处理的甘蓝挥发物中鉴定出 53 种化合物,其中 (*Z*)-3-己烯-1-基乙酸酯、香桉烯、柠檬烯、1,8-桉树脑、 β -月桂烯和 α -侧柏烯含量最高^[58]。随着水杨酸甲酯 MeSA 处理浓度和时间的增加,茶树 (*Camellia sinensis*) 中对天敌具有吸引作用的互利素含量会逐步增加,而 48 h 之后对挥发物的诱导效果逐渐降低^[59]。

4 展望

4.1 园艺植物挥发物在病虫害绿色防控中的应用

随着生态文明建设的推进,绿色农业和绿色产品备受推崇,绿色防控技术也在全国范围内得到推广。绿色防控是通过一些环境友好型技术措施,降低化学农药的使用量,有效减少病虫害的发生和侵害。目前主要是采用天敌、微生物、抗生素、性信息素、植物源农药以及一些物理防治方法,这些方法并不完全有效解决病虫害的侵袭,必要时还需要少量农药的配合。挥发物作为植物本身的次生代谢物,除了可以直接毒杀和驱避昆虫,还可以吸引天敌前

来捕食,同时目前还发现对部分病害具有抑制作用。挥发物是在植株受到昆虫取食和机械伤害后才会释放出来,对抑制病虫害的发生具有延迟效应,因此通过生物技术提高其正常挥发物的释放量是一项值得研究的绿色防控手段。如茉莉酸甲酯以及水杨酸甲酯作为虫害诱导的重要挥发物,其外源施用也可以调节挥发物的释放,可将其开发为新型植物源制剂。

4.2 园艺植物挥发物在园艺疗法中的应用

园艺疗法为一种调节人生理和心理状态的保健和休闲方式。随着人们对健康以及生活品质要求的提升,园艺疗法的研究也迅速发展。目前园艺疗法的应用大多是在室外,通过植物以及园艺活动刺激人体的五感,从而产生一些积极的作用。一些芳香药用植物被广泛应用于嗅觉刺激,其挥发物对人体健康以及心理的影响也得到了初步研究。这类挥发物的具体成分以及作用值得深入研究和开发,这对园林环境合理配置植物也具有一定的指导意义。

4.3 园艺植物挥发物合成调控机制的研究

萜类挥发物的合成途径以及相关酶的研究已经很细致,但单一挥发物合成的转录调控因子还鲜见报道,尤其是调控多种挥发物成分的主要调控因子还需要研究。目前挥发物的研究主要集中在花和叶片,对其他部位挥发物的合成调控研究还较少。对茎、叶、根等部位挥发物的研究更能体现其在整个植物生长过程中的作用。

参考文献:

- [1] 谷晓策. 基于改造茉莉酸甲酯生物合成途径的丹参次生代谢工程新策略[D]. 上海:第二军医大学, 2011.
- [2] 陈晓亚, 于宗霞, 洪高洁, 等. 植物倍半萜生物合成调控[C]//中国植物学会. 中国植物学会第十五届会员代表大会暨八十周年学术年会论文集. 北京:中国植物学会, 2013.
- [3] DUDAREVA N, KLEMPHEN A, MUHLEMANN J K, et al. Biosynthesis, function and metabolic engineering of plant volatile organic compounds[J]. *New Phytologist*, 2013, 198(1): 16.
- [4] 李莹莹. 萜烯类与苯丙酸类花香挥发物的生物合成与调节[J]. *生物技术*, 2012, 22(2): 86-91.
- [5] SCHUURINK R C, HARING M A, CLARK D G. Regulation of volatile benzenoid biosynthesis in petunia flowers[J]. *Trends in Plant Science*, 2006, 11(1): 20-25.
- [6] 陈友铃, 吴文珊. 爱玉子花序挥发物成分以及对其传粉小蜂的吸引作用[J]. *生态学报*, 2010, 30(8): 2212-2219.
- [7] 查兆兵, 唐静, 梁跃龙, 等. 多叶斑叶兰繁育系统与传粉生物学研究[J]. *热带亚热带植物学报*, 2016, 24(3): 333-341.
- [8] ZITO P, DÖTTERL S, SAJEVA M. Floral volatiles in a sapromy-

- iophilous plant and their importance in attracting house fly pollinators[J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2015, 41(4):340.
- [9] 王凌健,方欣,杨长青,等.植物萜类次生代谢及其调控[J]. *中国科学(生命科学)*, 2013, 43(12):1030-1046.
- [10] 乔海莉,陆鹏飞,陈君,等.虫害诱导的白木香挥发物对黄野螟及其天敌的驱避和引诱作用[C]//中国植物保护学会植物化感作用专业委员会.中国第七届植物化感作用学术研讨会论文摘要集.昆明:中国植物保护学会植物化感作用专业委员会, 2015.
- [11] 孙海楠.菊花及近缘种属植物挥发性次生代谢物的鉴定及合成机制初步研究[D].南京:南京农业大学, 2015.
- [12] 余航.大花六道木对稻虱缨小蜂的引诱作用[D].杭州:浙江大学, 2016.
- [13] 田厚军,陈艺欣,魏辉,等.小菜蛾成虫对十字花科9种植物挥发性物质的触角电生理反应[J]. *福建农业学报*, 2011, 26(4):591-595.
- [14] 宫田睿.桃小食心虫寄主选择性研究[D].杨凌:西北农林科技大学, 2012.
- [15] DEGENHARDT J, GERSHENZON J, BALDWIN I T, et al. Attracting friends to feast on foes: engineering terpene emission to make crop plants more attractive to herbivore enemies[J]. *Current Opinion in Biotechnology*, 2003, 14(2):169.
- [16] 杨新根,谢映平,薛皎亮,等.柿树被日本龟蜡蚧危害后挥发物的变化及其对红点唇瓢虫的引诱作用[J]. *应用与环境生物学报*, 2006, 12(2):215-219.
- [17] 李艳艳,周晓榕,庞保平,等.多异瓢虫对瓜蚜为害后植物挥发物的行为反应及挥发物成分分析[J]. *昆虫学报*, 2013, 56(2):153-160.
- [18] TAN X L, LIU T X. Aphid-induced plant volatiles affect the attractiveness of tomato plants to *Bemisia tabaci* and associated natural enemies[J]. *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, 2014, 151(3):259-269.
- [19] FARMER E E, RYAN C A. Interplant communication: airborne methyl jasmonate induces synthesis of proteinase inhibitors in plant leaves[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1990, 87(19):7713.
- [20] BATE N J, ROTHSTEIN S J. C6-volatiles derived from the lipoxygenase pathway induce a subset of defense-related genes[J]. *Plant Journal*, 1998, 16(5):561-569.
- [21] ARIMURA G, OZAWA R, SHIMODA T, et al. Herbivory-induced volatiles elicit defence genes in lima bean leaves[J]. *Nature*, 2000, 406(6795):512-515.
- [22] HEIL M, BUENO J C S. Within-plant signaling by volatiles leads to induction and priming of an indirect plant defense in nature[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, 104(13):5467-5472.
- [23] 雷舒,李喜旺,孙晓玲,等.茶尺蠖为害提高邻近茶苗对茶尺蠖幼虫的防御能力[J]. *茶叶科学*, 2016, 36(6):587-593.
- [24] 范艳玲,杨晓婷,李新岗,等.损伤挥发物信号在枣树间的传递及其作用研究[J]. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2015, 43(2):134-141.
- [25] TANG F, CHEN Y, DIANPENG L I, et al. Allelopathic effects of volatiles from *Eucalyptus grandis* × *E. urophylla*'s leaves on seed germination and seedling growth of three kinds of plants[J]. *Medicinal Plant*, 2014, 5(10):33-36.
- [26] KARBAN R, MARON J, FELTON G W, et al. Herbivore damage to sagebrush induces resistance in wild tobacco: evidence for eavesdropping between plants[J]. *Oikos*, 2003, 100(2):325-332.
- [27] KESSLER A, HALITSCHKE R, DIEZEL C, et al. Priming of plant defense responses in nature by airborne signaling between *Artemisia tridentata*, and *Nicotiana attenuata*[J]. *Oecologia*, 2006, 148(2):280-292.
- [28] KUANG C L, LV D, SHEN G H, et al. Chemical composition and antimicrobial activities of volatile oil extracted from *Chrysanthemum morifolium* Ramat[J]. *Journal of Food Science and Technology*, 2018, 55(7):2786-2794.
- [29] ESSIEN E, NEWBY J, WALKER T, et al. Characterization and antimicrobial activity of volatile constituents from fresh fruits of *alchornea cordifolia* and *canthium subcordatum*[J]. *Medicines*, 2016, 3(1):1.
- [30] BRUSOTTI G, IBRAHIM M F, DENTAMARO A, et al. Chemical composition and antimicrobial activity of the volatile fractions from leaves and flowers of the wild Iraqi Kurdish plant *Prangos peucedanifolia* FENZL[J]. *Chemistry & Biodiversity*, 2013, 10(2):274-280.
- [31] HABIBI Z, GHANIAN S, GHASEMI S, et al. Chemical composition and antibacterial activity of the volatile oil from seeds of *Artemisia annua* L. from Iran[J]. *Natural Product Research*, 2013, 27(2):198-200.
- [32] EL-MESALLAMY A D, MOHAMED E G, ELAZIM M M A, et al. Antioxidant, antimicrobial activities and volatile constituents of clove flower buds oil[J]. *Journal of Essential Oil Bearing Plants*, 2012, 15(6):8.
- [33] 陈雨,刘博琪,王彩云.芳香疗法的起源与发展及其在园林中的应用[C]//中国园艺学会观赏园艺专业委员会,国家花卉工程技术研究中心.中国观赏园艺研究进展.北京:中国林业出版社, 2016.
- [34] 佚名.现代本草纲目[M].北京:中国医药科技出版社, 2001:2360-2362.
- [35] VILJOEN A, VAN V S, ERNST E, et al. *Osmitopsis asteriscoides* (asteraceae)-the antimicrobial activity and essential oil composition of a cape-dutch remedy[J]. *Journal of Ethnopharmacology*, 2003, 88(3):137-143.
- [36] DELAQUIS P J, STANICH K, GIRARD B, et al. Antimicrobial activity of individual and mixed fractions of dill, cilantro, coriander and eucalyptus essential oils[J]. *International Journal of Food Microbiology*, 2002, 74(1/2):101.
- [37] 陈学年.香花有益于健康[J]. *西南园艺*, 2002, 30(4):59-59.
- [38] 焦念新.散尾葵和波士顿蕨次生代谢物质及抑菌作用研究

- [D].哈尔滨:东北林业大学,2010.
- [39] 蒋继宏,李晓储,陈凤美,等. 芳香型植物挥发油抑菌活性的研究[J].江苏林业科技,2004,31(3):6-7.
- [40] VIJAYARAM S, KANNAN S, SARAVANAN K M, et al. Preliminary phytochemical screening, Antibacterial potential and GC-MS analysis of two medicinal plant extracts[J]. Pakistan Journal of Pharmaceutical Sciences, 2016, 29(3):819-822.
- [41] DA-SOM K, YOUNG-MIN G, JINJU C, et al. Effect of volatile organic chemicals in chrysanthemum indicum linné on blood pressure and electroencephalogram [J]. Molecules, 2018, 23(8):2063.
- [42] IIMBERGER J, HEUBERGER E, MAHRHOFER C, et al. The influence of essential oils on human attention. I: alertness[J]. Chemical Senses, 2001, 26(3):239.
- [43] 蒋冬月,李永红. 植物挥发性有机物的研究进展[J].黑龙江农业科学,2011(11):143-149.
- [44] 卢起,彭爱铭,刘双信,等. 中国水仙花香对人体血压心率和呼吸频率的影响[J].安徽农业科学,2010,38(26):14329-14330.
- [45] 高翔,姚雷. 特定芳香植物组合对降压保健功能的初步研究[J].中国园林,2011,27(4):37-38.
- [46] 陈华,余芝佳,吴晓鑫,等. 芳香植物香气对人体舒适感的影响研究[J].肇庆学院学报,2016,37(2):64-67.
- [47] 金荷仙. 梅、桂花文化与花香之物质基础及其对人体健康的影响[D].北京:北京林业大学,2003.
- [48] GAO F, LIU B, LI M, et al. Identification and characterization of terpene synthase genes accounting for the volatile terpene emissions in flowers of *freesia hybrida*[J]. Journal of Experimental Botany, 2018, 69(18):4249-4265.
- [49] 冯楠. 蜡梅花香挥发物测定及2个萜烯合酶基因功能初步研究[D].武汉:华中农业大学,2017.
- [50] YU Z X, WANG L J, ZHAO B, et al. Progressive regulation of sesquiterpene biosynthesis in *arabidopsis* and *patchouli* (*Pogostemon cablin*) by the miR156-Targeted SPL transcription factors[J]. Molecular Plant, 2015, 8(1):98-110.
- [51] LÜCKER J, BOWEN P, BOHLMANN J. *Vitis vinifera* terpenoid cyclases: functional identification of two sesquiterpene synthase cDNAs encoding (+)-valencene synthase and (-)-germacrene D synthase and expression of mono- and sesquiterpene synthases in grapevine flowers and berries [J]. Phytochemistry, 2004, 65:2649-2659.
- [52] 赵恒伟,葛锋,孙颖,等. 植物萜类物质生物合成的相关转录因子及其应用前景[J].中草药,2012(12):2512-2519.
- [53] ZVI M M B, SHKLARMAN E, MASCI T, et al. PAP1 transcription factor enhances production of phenylpropanoid and terpenoid scent compounds in rose flowers [J]. New Phytologist, 2012,195(2):335.
- [54] WANG Q, REDDY V A, PANICKER D, et al. Metabolic engineering of terpene biosynthesis in plants using a trichome specific transcription factor *MsYABBY5* from spearmint (*Mentha spicata*) [J]. Plant Biotechnology Journal, 2016,14(7):1619.
- [55] YU Z X, LI J X, YANG C Q, et al. The Jasmonate-responsive AP2/ERF transcription factors AaERF1 and AaERF2 positively regulate artemisinin biosynthesis in *Artemisia annua* L.[J]. Molecular Plant, 2012,5(2):353-365.
- [56] SHEN Q, ZHANG L, LIAO Z, et al. The genome of *Artemisia annua*, provides insight into the evolution of asteraceae family and artemisinin biosynthesis [J]. Molecular Plant, 2018, 11(6):776-788.
- [57] JIANG Y, YE J, LI S, et al. Methyl jasmonate-induced emission of biogenic volatiles is biphasic in cucumber; a high-resolution analysis of dose dependence[J]. Journal of Experimental Botany, 2017,68(16):4679-4694.
- [58] BRUINSMA M, POSTHUMUS M A, MUMM R, et al. Jasmonic acid-induced volatiles of *Brassica oleracea* attract parasitoids; effects of time and dose, and comparison with induction by herbivores [J]. Journal of Experimental Botany, 2009, 60(9):2575-2587.
- [59] 苗进. 外源 MeSA 诱导茶树防御假眼小绿叶蝉机理的研究[D].北京:中国农业科学院,2008.

(责任编辑:张震林)