



反式-2-己烯醛在植物防御反应中的作用

王姝瑶[†], 郝鑫[†], 曲悦, 陈迎迎, 沈应柏^{*}

北京林业大学, 北京 100083

摘要 反式-2-己烯醛是绿色植物释放的一种小分子挥发性物质, 在调节植物生长发育和抵抗各种环境胁迫中发挥重要作用。已有研究表明, 反式-2-己烯醛可抑制植物根系生长, 具有较高的抑菌和抗虫活性, 也可以作为植物间的“信使”来传递防御信号。该文系统综述了反式-2-己烯醛的生物合成、代谢途径及其在生物胁迫防御反应中的重要作用, 提出了研究中存在的问题及未来的研究方向和建议, 以期深入揭示反式-2-己烯醛的作用机理提供参考。

关键词 绿叶挥发物, 植物防御反应, 反式-2-己烯醛

王姝瑶, 郝鑫, 曲悦, 陈迎迎, 沈应柏 (2021). 反式-2-己烯醛在植物防御反应中的作用. 植物学报 56, 232–240.

在复杂多变的生态环境中, 植物进化出一系列防御反应机制。防御反应指植物对昆虫和病原菌侵袭表现出的一系列特异性内部代谢变化和外部结构改变以提高自身生存能力的应变过程, 包括外界刺激识别、刺激信号转导、防御基因表达调控、生物活性物的合成积累和防御效应实现等生物过程(张庆花等, 2019)。植物防御反应由复杂的信号调节网络组成, 包括生长素(indole-3-acetic acid, IAA)、茉莉酸(jasmonic acid, JA)、水杨酸(salicylic acid, SA)和绿叶挥发物(green leaf volatiles, GLVs)等防御信号系统。其中, 绿叶挥发物是植物在遭受昆虫取食、病原菌侵染以及机械损伤等生物和非生物胁迫时释放出的一种六碳小分子挥发性物质, 包含醛类、醇类和酯类化合物。健康植物释放的GLVs很少, 当受到侵害时, 立即合成并大量释放GLVs。植物不仅从受损伤部位释放GLVs, 还可以从未损伤的部位释放GLVs (Hatanaka et al., 1993; Röse et al., 1996; Arimura et al., 2002; Matsui et al., 2006; Scala et al., 2013a)。大部分GLVs具有抑菌和抗虫活性, 是植物进行防御反应的基础物质。反式-2-己烯醛(*trans*-2-hexenal)属于GLVs的一种, 不仅影响植物根尖生长素的转运和分配, 而且对细菌、真菌类病原菌也具有很强的抑制作用。

此外, 在植物抵御昆虫取食过程中, 反式-2-己烯醛迅速合成并作为特殊的“报警信号”诱导植物自身或邻近植株的防御基因表达和抗虫次生代谢物质积累。例如, 诱导JA的合成及转运, 启动防御反应(Kishimoto et al., 2005, 2006; Hirao et al., 2012; Scala et al., 2013a; Mirabella et al., 2015)。反式-2-己烯醛作为具有较强活性的绿叶挥发物, 在植物防御反应中扮演重要角色。

1 反式-2-己烯醛的结构与化学性质

反式-2-己烯醛又称青叶醛, 分子式为 $C_6H_{10}O$, 为无色油状液体, 不溶于水, 溶于乙醇和甲醇等有机溶剂, 具有绿叶清香和淡淡的水果香气, 可用于调配苹果(*Malus pumila*)和草莓(*Fragaria × ananassa*)等食用香精。水果中天然存在反式-2-己烯醛, 在苹果汁中含量可达 $72.26 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$, 香蕉(*Musa nana*)中反式-2-己烯醛的含量达 $305.09 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ (Dittberner et al., 1997)。与其它绿叶挥发物不同, 反式-2-己烯醛含有 α, β -不饱和羰基, α, β -不饱和羰基是亲电反应物质(reactive electrophile species, RES), 其不饱和的羰基基团能够与蛋白质中普遍含有的亲电基团(如巯基或氨基)发生迈克尔加成反应(Michael Addition)形成

收稿日期: 2020-07-22; 接受日期: 2021-01-22

基金项目: 国家自然科学基金(No.31270655)

[†] 共同第一作者

^{*} 通讯作者。E-mail: ybshen@bjfu.edu.cn

加合物,可在多种胁迫环境下诱导活性氧(reactive oxygen species, ROS)产生并激活下游的防御反应(Alm  ras et al., 2003; Farmer and Davoine, 2007; Farmer and Mueller, 2013)。研究发现,采用反式-2-己烯醛处理过的植株与顺式-3-己烯醛(*cis*-3-hexenal)处理过的植株相比产生的植物抗毒素(camelexin)更多,推测与 α,β -不饱和羰基有关(Kishimoto et al., 2006)。

2 反式-2-己烯醛的生物合成

目前,国内外对反式-2-己烯醛的研究较少,早期研究主要集中在合成途径方面。日本汉口大学的Hatanaka从茶树(*Thea sinensis*)叶片中提取到亚麻酸,进一步研究证实亚麻酸经过脂氧合酶(lipoxygenase, LOX)加氧反应形成顺式-3-己烯醛,顺式-3-己烯醛异构化为反式-2-己烯醛,二者在乙醇脱氢酶(alcohol dehydrogenase, ADH)的作用下分别形成反式-2-己烯醇(*trans*-2-hexenol)和顺式-3-己烯醇(*cis*-3-hexenol),这是早期对于C₆挥发物合成途径较为系统的报道(Hatanaka and Harada, 1973)。近期研究发现,当植物遭受非生物或生物胁迫时,细胞膜上的半乳糖脂(galactolipid)在磷脂酶(phospholipases)的作用下裂解,产生游离的十八碳化合物亚油酸(linoleic acid, LA)和 α -亚麻酸(α -linolenic acid, ALA) (Auria et al., 2007; 孙海峰等, 2013), LA和ALA在LOX的作用下发生加氧反应,分别生成亚油酸氢过氧化物(13(S)-hydroperoxy 9Z, 11E-octadecatrienoic, 13-HPODE)和亚麻酸氢过氧化物(13(S)-hydroperoxy 9Z, 11E, 15Z-octadecatrienoic acid, 13-HPOTE) (Scala et al., 2013b), 13-HPODE经JA合成途径的氢过氧化物裂解酶(hydroperoxide lyase, HPL)裂解后合成正己醛(*n*-hexanal)和愈伤素(9Z-traumatin) (Scala et al., 2013b), 正己醛再由ADH还原生成正己醇(*n*-hexanol), 最终在醇酰基转移酶(alcohol acyltransferase, AAT)的乙酰化作用下生成乙酸己酯(*n*-hexenyl acetate)等(Mirabella et al., 2008; Scala et al., 2013b)。13-HPOTE在HPL的作用下裂解为顺式-3-己烯醛和十二-氧代-9-顺式-十二烯酸(12-oxo-(9Z)-dodecenoic acid)。12-oxo-(9Z)-dodecenoic acid合成愈伤素(Scala et al., 2013b), 而顺式-3-己烯醛极不稳定,在3E:2Z异构体互变酶(isomerase)的异构化作用下极

易生成反式-2-己烯醛,也可以异构化为反式-3-己烯醛(Mirabella et al., 2008; 孙海峰等, 2013; Scala et al., 2013)。反式-2-己烯醛、反式-3-己烯醛和顺式-3-己烯醛在ADH的脱氢作用下分别形成反式-2-己烯醇、反式-3-己烯醇(*trans*-3-hexenol)和顺式-3-己烯醇,最终反式-2-己烯醇和顺式-3-己烯醇由AAT催化形成反式-2-己烯酯(*trans*-2-hexenyl acetate)和顺式-3-己烯酯(*cis*-3-hexenyl acetate) (图1)。目前,有关反式-2-己烯醛降解途径的报道较少,主要倾向于2种观点。其一是外源反式-2-己烯醛被植物迅速吸收后,转化为相应的酯(Yan and Wang, 2006)。Farag等(2005)推测这一过程在醛类绿叶挥发物的失活过程中起重要作用。众所周知,与谷胱甘肽(GSH)结合是常见的活性分子灭活机制,第二种观点认为,外源反式-2-己烯醛可与GSH偶联,形成1-hexanol-3-GSH形式的反式-2-己烯醛GSH加合物(Davoine et al., 2006)。

3 影响反式-2-己烯醛释放的因素

反式-2-己烯醛的释放受多种因素影响。研究发现,机械损伤(Matsui et al., 2000)、高温(Loreto et al., 2006)以及外源茉莉酸甲酯(MeJA) (Kuzma and Fall, 1993)和寡聚糖(chitosan oligosaccharide) (Zhang and Chen, 2009)处理均可诱导植物产生大量的C₆挥发物,反式-2-己烯醛是其中最主要的成分之一。此外,光照、水分、湿度、营养及CO₂浓度等非生物因素也会影响反式-2-己烯醛的释放量(Kuzma and Fall, 1993; 左照江等, 2009; Scala et al., 2017)。郭慧媛等(2014)模拟酸雨对毛竹(*Phyllostachys pubescens*)叶片进行处理,发现反式-2-己烯醛的释放量显著增加。生物因素(如病原菌侵染、昆虫取食和发育程度)亦影响反式-2-己烯醛的释放(Hatanaka et al., 1976; Gardini et al., 2010)。棉花(*Gossypium hirsutum*)和利马豆(*Phaseolus lunatus*)等植株的下部叶片被昆虫取食后,植株上部未被取食的完整叶片会迅速合成并释放反式-2-己烯醛等C₆挥发物(R  se et al., 1996; Arimura et al., 2002)。Matsui等(2000)将被昆虫取食的植物组织匀浆处理后,检测到组织中的半乳糖脂含量大幅降低,确定C₆挥发物由组织内游离的脂肪酸合成,表明反式-2-己烯醛可被虫害诱导合成和释放。此外, Arimura等(2002)还证实昼夜交替和季节变化

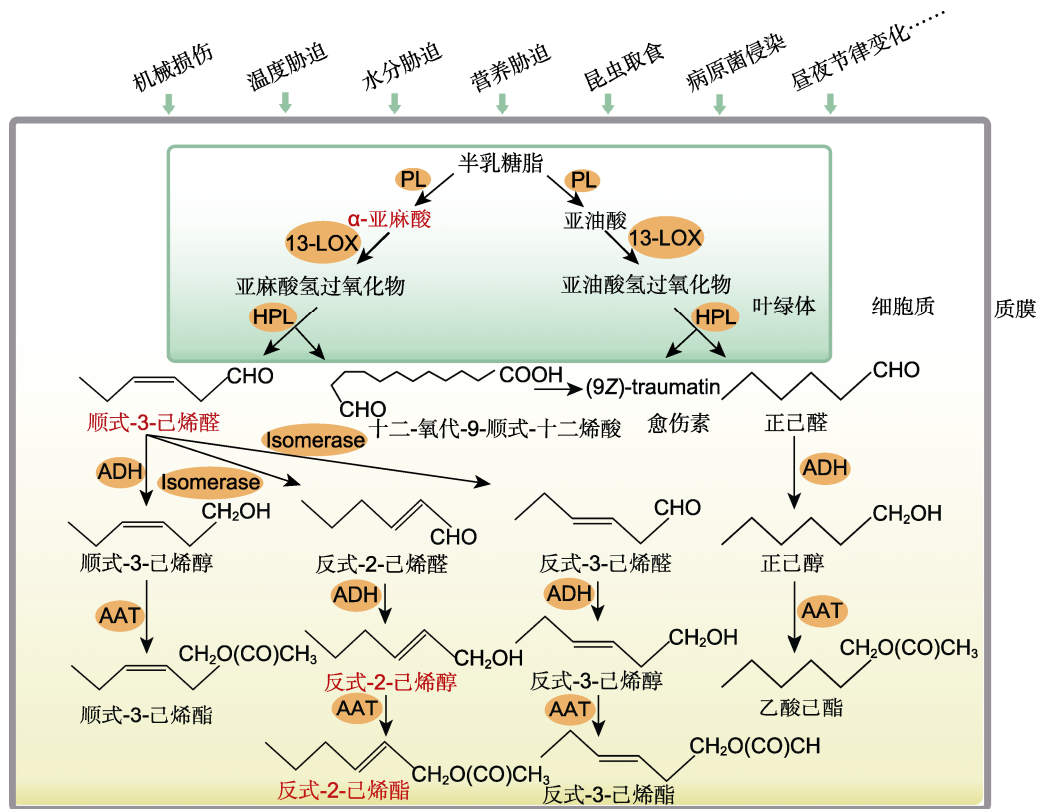


图1 绿叶挥发物(GLVs)的合成途径(改自Scala et al., 2013b)

关键组分用红色字体表示。PL: 磷脂酶; 13-LOX: 脂氧合酶; HPL: 氢过氧化物裂解酶; ADH: 乙醇脱氢酶; AAT: 醇酰基转移酶; Isomerase: 3E:2Z异构体互变酶

Figure 1 Green leaf volatiles (GLVs) synthetic pathway (modified from Scala et al., 2013b)

The key components are in red letters. PL: Phospholipases; 13-LOX: Lipoxigenase; HPL: Hydroperoxide lyase; ADH: Alcohol dehydrogenase; AAT: Alcohol acyltransferase; Isomerase: 3E:2Z isomerase

同样影响 C₆ 挥发物的释放。另外,有研究显示,植物的发育阶段也会影响醛类挥发物的释放。例如,蚕豆(*Vicia faba*)叶片发育程度影响反式-2-己烯醛等 C₆ 挥发性物质的释放量(Zhuang et al., 1992; Kuzma and Fall, 1993; 程乐, 2017)。反式-2-己烯醛作为重要的植物防御反应物质,能够在多种生物和非生物因子诱导下被迅速合成并释放,这一特殊的“报警信号”可进一步诱导植物自身或邻近植株防御基因的表达,响应环境压力,并且其作用发挥也受环境等因素的影响,因此对其合成释放以及代谢机制仍需深入探究。

4 反式-2-己烯醛在植物中的生理作用

4.1 反式-2-己烯醛对植物根系生长的影响

植物吸收水分和养分依赖于根系,根系对植物地上部

的生长发育和抗逆性等诸多方面具有重要作用。研究表明,反式-2-己烯醛通过抑制植物根系生长发育而影响植物根的形态建成,这可能与它具有 α,β -不饱和羰基结构有关(Bate and Rothstein, 1998; Mirabella et al., 2008)。用 $0.3 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 反式-2-己烯醛熏蒸处理植株后,拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)初生根的生长明显受抑制,表明低浓度反式-2-己烯醛抑制根系生长,这一作用与 MeJA 相似(Bate and Rothstein, 1998)。Mirabella等(2008)发现反式-2-己烯醛对根系生长的影响具有浓度效应,浓度越高对根系生长的抑制作用越明显。用外源反式-2-己烯醛熏蒸处理野生型拟南芥和突变体 *her1* (*hexenal-response-1*; 编码 γ -氨基丁酸(γ -aminobutyric acid, GABA)转氨酶) 24 小时,继续培养3天后,发现野生型拟南芥根系生长被显著抑制,而对突变体植株根系生长的抑制作用较

弱, 且在高浓度外源反式-2-己烯醛处理条件下也是如此。随后研究发现, GABA与反式-2-己烯醛抑制根系生长这一生理过程有关, 用外源反式-2-己烯醛熏蒸野生型和突变体*her1*幼苗均可诱导GABA的积累, 但突变体*her1*植株中GABA积累的水平更高, 外源施加GABA可以增强*her1*幼苗对反式-2-己烯醛抑制根系生长的抵抗能力(Mirabella et al., 2008)。由此推测, *her1*幼苗中积累的高水平GABA可能是植株根系不受反式-2-己烯醛抑制的主要原因。此外, Mirabella等(2015)还发现*wrky40/wrky6*双突变体根伸长不受反式-2-己烯醛抑制, 他们用 $0.1\text{--}0.3\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 反式-2-己烯醛熏蒸处理野生型拟南芥和双突变体幼苗24小时, 继续培养3天后测量根长, 显示其根伸长不受抑制, 这说明*AtWRKY40*和*AtWRKY6*作为关键基因参与反式-2-己烯醛对根生长的抑制过程, 且作用于反式-2-己烯醛的下游。

IAA是植物体内最重要的激素之一, 其合成和转运影响植物的生长发育和形态建成, 质外体环境pH的稳定对植物根的生长也较为重要。张婷等(2016)利用非损伤微测技术(NMT)实时监测了外源反式-2-己烯醛处理后拟南芥根尖IAA和 H^+ 的转运过程, 发现IAA的转运方向及流速在根尖不同功能区存在较大差异。正常情况下, 根尖分生区及过渡区的IAA会外流, 用反式-2-己烯醛熏蒸处理会显著抑制其外流趋势, 使IAA的整体流速降低, 且从过渡区向伸长区的转运过程被抑制。为进一步解释该现象, 研究还测定了IAA转运相关基因的表达情况, 发现外源反式-2-己烯醛熏蒸处理后, IAA转运基因(*PIN1*、*PIN2*和*PIN3*)的表达量明显低于对照组, *PIN4*的表达量则上调, 而IAA内向转运体基因*AUX1*的转录水平并未改变。此外, 外源反式-2-己烯醛熏蒸处理还导致IAA受体基因*TIR1*下调表达, 由此表明反式-2-己烯醛能在转录水平上降低根部对IAA的极性转运和感知过程(张婷等, 2016)。反式-2-己烯醛增强植物防御反应的同时表现出减缓生长的现象, 其中可能的原因是植物在积累防御反应物质的同时会相应减少用于生长发育的物质积累(Coley et al., 1985; 张婷等, 2016)。外源反式-2-己烯醛熏蒸处理可以抑制拟南芥根尖分生区与过渡区的 H^+ 内流。一般情况下, 植物根尖各个部位 H^+ 流速存在较大差异, 距根尖 $100\text{--}700\text{ }\mu\text{m}$ 处的 H^+ 呈现整体内流的趋势, 且在 $300\text{ }\mu\text{m}$ 过渡区内流速达最大值,

而反式-2-己烯醛处理可显著降低这2个区域的平均 H^+ 流速(未发表数据)。细胞内pH环境的稳定对植物根系正常生长至关重要, 已知布雷菲德菌素A (Brefeldin A, BFA)处理能显著抑制拟南芥根尖过渡区的生长素运输(Shen et al., 2008), 同时, BFA处理抑制了根尖分生区与过渡区的 H^+ 内流, 这一现象与外源反式-2-己烯醛处理结果一致(未发表数据)。由此推测, 根尖分生区与过渡区的 H^+ 转运可能与生长素的极性运输密切相关, 外源反式-2-己烯醛处理改变了植物根系质外体环境的pH值, 这种变化直接影响植物根系的生长发育。

上述研究表明, 反式-2-己烯醛可以对植物根尖生长起到明显调节作用。与GABA的相互作用表明其可能参与线粒体氧化还原过程。参与IAA转运说明反式-2-己烯醛作用于植物激素信号网络, 调节植物的生长发育, 但截至目前, 还未见反式-2-己烯醛与生长素直接相互作用从而调节植物生长的报道, 因此反式-2-己烯醛影响植物根生长的具体信号途径尚不明确, 还需深入研究。此外, 反式-2-己烯醛是否与脱落酸(abscisic acid, ABA)和细胞分裂素(cytokinin, CTK)等植物激素互作从而影响植物生长发育也需进一步研究。

4.2 反式-2-己烯醛诱导的植物抗菌反应

已有研究表明, 几乎所有挥发性物质都具有抑菌活性, 反式-2-己烯醛作为天然挥发物也具有显著抗菌性能, 较低浓度就能抑制革兰氏阴性、阳性菌和部分真菌的生物活性(Gardini et al., 1997; Bisignano et al., 2001)。研究发现, 反式-2-己烯醛可作为无公害的植物源生物活性物质, 取代紫外线辐射和超声波等物理灭菌法对水果进行灭菌。扩展青霉(*Penicillium expansum*)是引起苹果和猕猴桃(*Actinidia chinensis*)等水果腐烂的主要霉菌之一。Neri等(2006)研究表明, 外源反式-2-己烯醛处理可使扩展青霉菌对梨(*Pyrus* spp.)和苹果的感染能力明显下降; 同样, 感染青霉菌的猕猴桃经反式-2-己烯醛处理后扩展青霉菌萌发分生孢子的真菌膜遭到破坏, 菌丝出现皱缩和干瘪等现象, 其孢子的繁殖和扩展青霉菌素的产生与积累受到抑制(段腾飞等, 2019)。另有研究表明, 外源反式-2-己烯醛可使柑橘酸腐病菌(*Geotrichum citri-aurantii*)的菌丝体形态改变, 出现凹陷、干瘪以及不规则

扭曲等情况,采用卡尔科弗卢尔荧光增白剂(Calcofluor White Stain: GFW)染色后出现酸腐病菌菌丝体蓝色荧光均匀减弱,表明反式-2-己烯醛可以破坏酸腐病菌细胞壁的完整性(杨艳琴, 2019)。上述研究表明,反式-2-己烯醛通过破坏菌体细胞结构抑制其生长和繁殖,使植物避免病原菌的侵染。在与病原菌的长期协同进化过程中,植物可快速合成并释放反式-2-己烯醛以诱导防御反应,明显提高了生存机会。

用外源反式-2-己烯醛处理采摘后的草莓果实可以显著降低霉菌的感染程度(Wakai et al., 2019)。外源反式-2-己烯醛处理后,植物防御反应相关的脂氧合酶、苯丙氨酸转氨酶(phenylalanine ammonia-lyase, PAL)、过氧化物酶(peroxidase oxidase, POD)及多酚氧化酶(polyphenol oxidase, PPO)等的活性显著增强,并诱导酚类化合物和黄酮类化合物积累,从而增强抗病能力(Gomi et al., 2003; 苗建强, 2013; Guo et al., 2015)。用外源反式-2-己烯醛处理灰霉菌感染的番茄(*Solanum lycopersicum*)幼苗后,植株体内JA和乙烯(ethylene, ET)通路基因LOX、ETR3和ETR4等的表达量显著增高,推测反式-2-己烯醛可能通过介导JA/ET通路来响应病原菌侵染(Guo et al., 2015)。Zeringue和McCormick (1990)以及Kishimoto等(2000)也认为,反式-2-己烯醛能够诱导JA信号通路LOX基因的表达,诱导防御反应。Zeringue等(1990)研究证实,经过反式-2-己烯醛处理的棉花对黄曲霉毒素产生很强的拮抗作用,并提出LOX途径可能参与该反应。Kishimoto等(2000)证实反式-2-己烯醛处理后拟南芥中LOX2的表达量上调。LOX是JA合成过程中的关键酶,JA在植物生长发育、成熟衰老以及逆境胁迫应答过程中起重要的调节作用。上述结果表明,反式-2-己烯醛可以诱导防御相关基因的表达,积累防御相关物质从而增强抗病能力。

反式-2-己烯醛增强抗菌性并非广谱性适用于全部菌株。Scala等(2013b)用不产生GLVs的突变体

(coronatine, COR), COR的作用类似于JA的活性形式茉莉酸-异亮氨酸共轭物(JA-Ile),在DC3000感染拟南芥后,COR与SA发生类似于JA与SA的拮抗作用,导致SA含量降低,对DC3000的抑制能力减弱(Scala et al., 2013b)。Liu等(2019)也提出DC3000可以通过JA拮抗SA介导的植物防御反应来提高其感染能力,反式-2-己烯醛可诱导JA的合成,因此外源反式-2-己烯醛处理DC3000后反而解除其对生长的抑制。

综上所述,反式-2-己烯醛作为天然杀菌剂,推测其较高的抑菌能力与其具有较强的亲电活性相关,可以通过破坏致病菌细胞结构、诱导防御基因表达、激活激素信号调节网络以及增强植物防御反应相关酶活性等方式对抗病原菌,从而增强植物的抗菌能力。反式-2-己烯醛因其在植物体内诱导直接和间接防御反应的能力而备受关注,在生物胁迫过程中形成复杂的调控网络,但其影响抗病的具体机制以及参与这些反应的完整信号通路报道较少。

4.3 反式-2-己烯醛诱导的植物抗虫反应

在自然界中,食草性昆虫对植物的伤害普遍存在。为了抵抗昆虫的袭击,植物能释放1 000多种挥发性物质(volatile organic compounds, VOCs),其中大多数是醛类和短链醇类(Noordeemeer et al., 2001; Fürstenberg-Hägg et al., 2013)。反式-2-己烯醛作为抵御昆虫取食的防御物质,影响植食性昆虫的取食、交配和产卵等行为,这种防御机制被称为植物的抗生性(苗建强等, 2012; Chen et al., 2015; Cheng et al., 2017)。当植食性昆虫取食植株后,挥发性物质不仅在植物体自身传递信号,引起体内JA和SA等防御途径基因表达,还可以作为一种植物间的“信使”,将害虫的天敌吸引过来,或者传递信号帮助其它植株间接抵御昆虫的侵袭(Arimura et al., 2001)。例如,当植食性昆虫取食棉花植株下部叶片后,上部并未被取食的完整叶片会立即释放更多的反式-2-己烯醛;西双版纳茶园的主要害虫茶尺蠖(*Ectropis oblique*)取食茶梢后其口腔反分泌物和茶树释放的醛类挥发性物质能够吸引茶尺蠖的天敌寄生蜂,其中反式-2-己烯醛的释放量可达平时的6.72倍;穆丹(2011)鉴定了假眼小绿叶蝉(*Empoasca vitis*)取食茶梢后茶树释放挥发物的成分,其中反式-2-己烯醛含量最高,用反式-2-

成较单一的人工生态系统有害生物绿色防控方面具有重要的潜在应用价值。反式-2-己烯醛作为天然抑菌剂,可在植物生产、运输和储存过程中发挥作用。反式-2-己烯醛是天然杀虫剂,可在植物害虫防治方面作为无公害农药使用。对反式-2-己烯醛在植物生长发育和抗逆性方面作用机理的探讨证明,反式-2-己烯醛可与IAA、JA和SA信号系统互作,发挥生理效应。上述研究结果积累了大量科学数据,推动了对反式-2-己烯醛的研究。目前,仍有许多问题有待深入探索:反式-2-己烯醛除了对植物地下部分生长具有抑制作用外,对地上部分生长发育有何影响;反式-2-己烯醛影响植物根伸长的具体信号途径尚不明确;反式-2-己烯醛在诱导植物防御反应中是否具有独立的信号通路,在植物抗病、抗虫防御反应中的分子机理还报道较少;反式-2-己烯醛如何与IAA、JA和SA等激素信号网络互作,调节植物生长发育和抗逆性的机理仍需全面深入研究。对于这些问题的深入研究将进一步揭示反式-2-己烯醛在调节植物生长发育和抗逆性中的作用机理,为反式-2-己烯醛的实际应用提供科学依据。

参考文献

- 陈澄宇 (2014). 苯并噻唑和反式-2-己烯醛对不同虫态韭菜迟眼蕈蚊的生物活性. 硕士论文. 山东农业大学. pp. 1–52.
- 程乐 (2017). 反式-2-己烯醛对松材线虫生长、繁殖和行为的的影响. 硕士论文. 泰安: 山东农业大学. pp. 1–52.
- 段腾飞, 李昭, 岳田利, 夏秋霞, 孟江洪 (2019). 反式-2-己烯醛对猕猴桃贮藏过程扩展青霉生长的抑制作用. 农业工程学报 35, 293–301.
- 郭慧媛, 马元丹, 王丹, 左照江, 高岩, 张汝民, 王玉魁 (2014). 模拟酸雨对毛竹叶片抗氧化酶活性及释放绿叶挥发物的影响. 植物生态学报 38, 896–903.
- 李素霞 (2014). 反式-2-己烯醛对南方根结线虫的作用方式及应用技术研究. 硕士论文. 泰安: 山东农业大学. pp. 1–46.
- 苗建强 (2013). 反式-2-己烯醛诱导黄瓜抗灰霉病活性初步研究. 硕士论文. 泰安: 山东农业大学. pp. 1–44.
- 苗建强, 王猛, 李秀环, 杨法辉, 刘峰 (2012). 五种挥发性化合物对土传病原真菌及线虫的生物活性. 植物保护学报 39, 561–566.
- 穆丹 (2011). 茶树挥发性信息素调控假眼小绿叶蝉及叶蝉三棒缨小蜂行为的功效. 博士论文. 北京: 中国农业大学. pp. 1–83.
- 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, 268–275.
- 许宁, 陈宗懋, 游小清 (1999). 引诱茶尺蠖天敌寄生蜂的茶树挥发物的分离与鉴定. 昆虫学报 42, 126–131.
- 杨艳琴 (2019). 两种脂肪醛及其结构类似物对柑橘酸腐病菌的抑制及构效分析. 硕士论文. 湘潭: 湘潭大学. pp. 1–37.
- 张庆花, 陈迎迎, 张海龙, 沈应柏 (2019). 1-戊烯-3-酮在植物防御反应中的作用. 植物生理学报 55, 225–231.
- 张婷, 闫素丽, 董杉杉, 焦春阳, 张笑, 沈应柏 (2016). 反式-2-己烯醛抑制拟南芥根尖生长素极性运输. 植物生理学报 52, 209–215.
- 左照江, 张汝民, 高岩 (2009). 植物间挥发物信号的研究进展. 植物学报 44, 245–252.
- Alm  ras E, Stolz S, Vollenweider S, Reymond P, M  ne-Saffran   L, Farmer EE (2003). Reactive electrophile species activate defense gene expression in *Arabidopsis*. *Plant J* 34, 205–216.
- Arimura GI, Ozawa R, Horiuchi JI, Nishioka T, Takabayashi J (2001). Plant-plant interactions mediated by volatiles emitted from plants infested by spider mites. *Biochem Syst Ecol* 29, 1049–1061.
- Arimura GI, Ozawa R, Nishioka T, Boland W, Koch T, K  hnemann F, Takabayashi J (2002). Herbivore-induced volatiles induce the emission of ethylene in neighboring lima bean plants. *Plant J* 29, 87–89.
- Bate NJ, Rothstein SJ (1998). C₆-volatiles derived from the lipoxygenase pathway induce a subset of defense-related genes. *Plant J* 16, 561–569.
- Bisignano G, Lagan   MG, Trombetta D, Arena S, Nostro A, Uccella N, Mazzanti G, Saija A (2001). *In vitro* antibacterial activity of some aliphatic aldehydes from *Olea europaea* L. *FEMS Microbiol Lett* 198, 9–13.
- Chen CY, Mu W, Zhao YH, Li H, Zhang P, Wang QH, Liu F (2015). Biological activity of *trans*-2-hexenal against *Bradysia odoriphaga* (Diptera: Sciaridae) at different developmental stages. *J Insect Sci* 15, iev075.
- Cheng L, Xu SY, Xu CM, Lu HB, Zhang ZQ, Zhang DX, Mu W, Liu F (2017). Effects of *trans*-2-hexenal on reproduction, growth and behaviour and efficacy against the pine wood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus*. *Pest Manag Sci* 73, 888–895.
- Coley PD, Bryant JP, Chapin III FS (1985). Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230, 895–899.
- Davoine C, Falletti O, Douki T, Iacazio G, Ennar N, Mon-

- tillet JL, Triantaphylidès C (2006). Adducts of oxylipin electrophiles to glutathione reflect a 13 specificity of the downstream lipoxygenase pathway in the tobacco hypersensitive response. *Plant Physiol* **140**, 1484–1493.
- Dittberner U, Schmetzer B, Gölzer P, Eisenbrand G, Zankl H (1997). Genotoxic effects of 2-*trans*-hexenal in human buccal mucosa cells *in vivo*. *Mutat Res* **390**, 161–165.
- Dürr P, Schobinger U, Zellweger M (1981). Aroma von apfelmaische bei deren verflüssigung durch pektinasen und zellulasen. *Lebensm Wiss Technol* **14**, 268–272.
- Farag MA, Fokar M, Abd H, Zhang HM, Allen RD, Paré PW (2005). (Z)-3-hexenol induces defense genes and downstream metabolites in maize. *Planta* **220**, 900–909.
- Farmer EE, Dovoine C (2007). Reactive electrophile species. *Curr Opin Plant Biol* **10**, 380–386.
- Farmer EE, Mueller MJ (2013). ROS-mediated lipid peroxidation and RES-activated signaling. *Annu Rev Plant Biol* **64**, 429–450.
- Fürstenberg-Hägg J, Zagrobelny M, Bak S (2013). Plant defense against insect herbivores. *Int J Mol Sci* **14**, 10242–10297.
- Gardini F, Lanciotti R, Caccioni DRL, Guerzoni ME (1997). Antifungal activity of hexenal as dependent on its vapor pressure. *J Agric Food Chem* **45**, 4297–4302.
- Gardini F, Lanciotti R, Guerzoni ME (2010). Effect of *trans*-2-hexenal on the growth of *Aspergillus flavus* in relation to its concentration, temperature and water activity. *Lett Appl Microbiol* **33**, 50–55.
- 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*. *J Plant Physiol* **160**, 1219–1231.
- Guo MR, Feng JZ, Zhang PY, Jia LY, Chen KS (2015). Postharvest treatment with *trans*-2-hexenal induced resistance against *Botrytis cinerea* in tomato fruit. *Australas Plant Pathol* **44**, 121–128.
- Hatanaka A (1993). The biogenesis of green odour by green leaves. *Phytochemistry* **34**, 1201–1218.
- Hatanaka A, Harada T (1973). Formation of *cis*-3-hexenal, *trans*-2-hexenal and *cis*-3-hexenol in macerated *Thea sinensis* leaves. *Phytochemistry* **12**, 2341–2346.
- Hatanaka A, Kajiwarra T, Sekiya J (1976). Seasonal variations in *trans*-2-hexenal and linolenic acid in homogenates of *Thea sinensis* leaves. *Phytochemistry* **15**, 1889–1891.
- Hatanaka A, Kajiwarra T, Sekiya J (1987). Biosynthetic pathway for C₆-aldehydes formation from linolenic acid in green leaves. *Chem Phys Lipids* **44**, 341–361.
- Hirao T, Okazawa A, Harada K, Kobayashi A, Muranaka T, Hirata K (2012). Green leaf volatiles enhance methyl jasmonate response in *Arabidopsis*. *J Biosci Bioeng* **114**, 540–545.
- 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). ETR1-, JAR1- and PAD2-dependent signaling pathways are involved in C₆-aldehyde-induced defense responses of *Arabidopsis*. *Plant Sci* **171**, 415–423.
- Kuzma J, Fall R (1993). Leaf Isoprene emission rate is dependent on leaf development and the level of isoprene synthase. *Plant Physiol* **101**, 435–440.
- Liu YY, Du MM, Deng L, Shen JF, Fang MM, Chen Q, Lu YH, Wang QM, Li CY, Zhai QZ (2019). MYC2 regulates the termination of jasmonate signaling via an autoregulatory negative feedback loop. *Plant Cell* **31**, 106–127.
- Loreto F, Barta C, Brillì F, Noguest I (2006). On the induction of volatile organic compound emissions by plants as consequence of wounding or fluctuations of light and temperature. *Plant Cell Environ* **29**, 1820–1828.
- Lu HB, Xu SY, Zhang WJ, Xu CM, Li BX, Zhang DX, Mu W, Liu F (2017). Nematicidal activity of *trans*-2-hexenal against Southern Root-Knot Nematode (*Meloidogyne incognita*) on tomato plants. *J Agric Food Chem* **65**, 544–550.
- Matsui K (2006). Green leaf volatiles: hydroperoxide lyase pathway of oxylipin metabolism. *Curr Opin Plant Biol* **9**, 274–280.
- Matsui K, Kurishita S, Hisamitsu A, Kajiwarra T (2000). A lipid-hydrolysing activity involved in hexenal formation. *Biochem Soc Trans* **28**, 857–860.
- Mirabella R, Rauwerda H, Allmann S, Scala A, Spyropoulou EA, de Vries M, Boersma MR, Breit TM, Haring MA, Schuurink RC (2015). WRKY40 and WRKY6 act downstream of the green leaf volatile *E*-2-hexenal in *Arabidopsis*. *Plant J* **83**, 1082–1096.
- Mirabella R, Rauwerda H, Struys EA, Jakobs C, Triantaphylidès C, Haring MA, Schuurink RC (2008). The *Arabidopsis her1* mutant implicates GABA in *E*-2-hexenal responsiveness. *Plant J* **53**, 197–213.
- Neri F, Mari M, Menniti AM, Brigati S, Bertolini P (2006). Control of *Penicillium expansum* in pears and apples by *trans*-2-hexenal vapours. *Postharvest Biol Technol* **41**,

- 101–108.
- Noordermeer MA, Veldink GA, Vliegthart JFG (2001). Fatty acid hydroperoxide lyase: a plant cytochrome P450 enzyme involved in wound healing and pest resistance. *ChemBioChem* 2, 494–504.
- Röse USR, 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.
- Scala A, Allmann S, Mirabella R, Haring MA, Schuurink RC (2013a). Green leaf volatiles: a plant's multifunctional weapon against herbivores and pathogens. *Int J Mol Sci* 14, 17781–17811.
- Scala A, Mirabella R, Goedhart J, de Vries M, Haring MA, Schuurink RC (2017). Forward genetic screens identify a role for the mitochondrial HER2 in *E*-2-hexenal responsiveness. *Plant Mol Biol* 95, 399–409.
- Scala A, Mirabella R, Mugo C, Matsui K, Haring MA, Schuurink RC (2013b). *E*-2-hexenal promotes susceptibility to *Pseudomonas syringae* by activating jasmonic acid pathways in *Arabidopsis*. *Front Plant Sci* 4, 74.
- Shen H, Hou NY, Schlicht M, Wan YL, Mancuso S, Baluska F (2008). Aluminium toxicity targets PIN2 in *Arabidopsis* root apices: effects on PIN2 endocytosis, vesicular recycling, and polar auxin transport. *Chin Sci Bull* 53, 2480–2487.
- Wakai J, Kusama S, Nakajima K, Kawai S, Okumura Y, Shiojiri K (2019). Effects of *trans*-2-hexenal and *cis*-3-hexenal on post-harvest strawberry. *Sci Rep* 9, 10112.
- Yan ZG, Wang CZ (2006). Wound-induced green leaf volatiles cause the release of acetylated derivatives and a terpenoid in maize. *Phytochemistry* 67, 34–42.
- Zeringue HJ Jr, McCormick SP (1990). Aflatoxin production in cultures of *Aspergillus flavus* incubated in atmospheres containing selected cotton leaf-derived volatiles. *Toxicon* 28, 445–448.
- Zhang PY, Chen KS (2009). Age-dependent variations of volatile emissions and inhibitory activity toward *Botrytis cinerea* and *Fusarium oxysporum* in tomato leaves treated with chitosan oligosaccharide. *J Plant Biol* 52, 332–339.
- Zhuang H, Hamilton-Kemp TR, Andersen RA, Hildebrand DF (1992). Developmental change in C₆-aldehyde formation by soybean leaves. *Plant Physiol* 100, 80–87.

The Role of *Trans*-2-hexenal in Plant Defense Responses

Shuyao Wang[†], Xin Hao[†], Yue Qu, Yingying Chen, Yingbai Shen^{*}

Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

Abstract As a small molecule volatile compound released by green plants, *trans*-2-hexenal plays a vital role in regulating plant growth and resistance to various environmental stresses. Studies have shown that *trans*-2-hexenal exhibits obvious inhibition on growth of plant root, and defense against bacterial infection and herbivorous feeding. Furthermore, it also displays a 'messenger' role in transmitting defense signals among plants. This paper reviewed *trans*-2-hexenal biosynthesis, metabolism pathway and its important role in defense response to biotic stress, also discussed the current problems in this research field and suggestions for future research, which would be helpful to illustrate defense or growth mechanism in plant response to *trans*-2-hexenal.

Key words green leaf volatiles, plant defense response, *trans*-2-hexenal

Wang SY, Hao X, Qu Y, Chen YY, Shen YB (2021). The role of *trans*-2-hexenal in plant defense responses. *Chin Bull Bot* 56, 232–240.

[†] These authors contributed equally to this paper

^{*} Author for correspondence. E-mail: ybshen@bjfu.edu.cn