

茉莉酸甲酯喷施和光肩星天牛 (*Anoplophora glabripennis* (Motschulsky)) 咬食后五角枫释放的挥发物

张风娟¹, 金幼菊^{2,*}

(1 河北科技师范学院 昌黎 066600 ; 2 北京林业大学生物学院 北京 100083)

摘要 茉莉酸甲酯喷施和光肩星天牛 (*Anoplophora glabripennis* (Motschulsky)) 咬食后五角枫 (*Acer mono* Maxim.) 植株均诱导产生了乙酸丁酯、2-壬醇、乙酸己酯、3-甲基-2-丁醇、1-辛烯、里那醇、3-萜烯、1-丁醇、(Z)-2-己烯醛 9 种正常植株中没有检测到的挥发物。两种处理均诱导或促进了萜烯类、醇类和醛类挥发物的大量释放,且乙酸-3-己烯酯、乙酸乙酯、己醇、反-2-己烯醇、乙基己醇、1-辛烯、石竹烯、法尼烯等挥发物的时序变化趋势也非常相似。因而推测光肩星天牛咬食五角枫后在植物体内诱导产生了茉莉酸信号传导途径。

关键词 茉莉酸甲酯 ; 光肩星天牛 ; 五角枫 ; 挥发物

文章编号 : 1000-0933 (2007) 07-2990-07 中图分类号 : Q948 文献标识码 : A

Comparison of volatiles from *Anoplophora glabripennis* (Motsch.) and methyl jasmonate (MeJA)-applied *Acer mono* Maxim to identify wound signal transduction pathways

ZHANG Feng-Juan¹, JIN You-Ju^{2,*}

1 Department of Life Science, Hebei Normal University of Science & Technology, Hebei Changli 066600, China

2 College of Plant Sciences, Beijing Forest University, Beijing 100083, China

Acta Ecologica Sinica 2007, 27 (7): 2990 ~ 2996.

Abstract : Given that the behaviors of *Anoplophora glabripennis* (Motsch.) and methyl jasmonate (MeJA)-applied *Acer mono* Maxim were similar in their damage of *Acer mono* Maxim we asked whether the volatiles from the plants after two treatments would be similar. To find out, compounds in the profiles of volatiles from the species were identified and quantified by GC-MS equipped with a CP-4020 TCT device; and nine volatiles that were not found in the undamaged plant (acetic acid butyl ester, ethyl acetate, 2-Nonanol, hexanol, trans-2-hexenol, ethylhexanol, 1-Octene, caryophyllene and farnesene) were induced. Terpenes, aldehydes and alcohols were also induced or their relative concentrations increased. The results of the effect of the two treatments on the temporal variation of the volatiles showed some compounds such as 3-hexenyl acetate, acetic acid butyl ester, 1-hexanol, (Z)-3-hexenol, ocimene and farnesene were similar too. We concluded that jasmonic acid (JA) was involved in the signal transduction of the defense pathway induced by the feeding damage of *Anoplophora glabripennis*.

基金项目 国家科技攻关资助项目 (2001BA509B0903) ; 国家 863 资助项目 (2003AA249070) ; 河北省教育厅资助项目 (2006426)

收稿日期 2006-12-08 ; 修订日期 2007-04-27

作者简介 张风娟 (1969 ~) 女, 河北唐山人, 博士, 主要从事化学生态学研究. E-mail: fengjuanzhang@126.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: youjulin@163.com

Foundation item : The project was financially supported by the key Programm of the Plan of National Science and Technology Study, China (No. 2001BA509B0903) ; the Programm of 863, China (No. 2003AA249070) ; Hebei Province Ministry of Education (No. 2006426)

Received date 2006-12-08 ; **Accepted date** 2007-04-27

Biography ZHANG Feng-Juan, Ph. D., Associate professor, mainly engaged in chemical ecology. E-mail: fengjuanzhang@126.com

Key Words : methyl jasmonate ; *Anoplophora glabripennis* (Motsch.) ; *Acer mono* Maxim. , volatile

昆虫取食植物体后,植株内可诱导产生挥发物,或诱导产生一些对昆虫有毒的物质或者一些避免昆虫取食的代谢物质,或者激活蛋白抑制剂或多酚氧化酶等降低植物营养活性的酶,从而达到防御的目的。目前越来越多的证据表明一些化学合成途径参与了植物体内的防御体系。如昆虫取食植物叶子后可激活植物体内的硬脂酸/脂氧酶(LOX)合成途径,并导致植物体内茉莉酸(JA, Jasmonic acid)等物质的积累和己醛、乙酸己酯等挥发物的大量释放^[1,2]。外施茉莉酸或茉莉酸甲酯后植物体内可诱导释放大量的挥发物^[3-5]。Dicke^[6]将蜘蛛螨(*Tetranychus urticae*)危害后的利马豆植株释放的挥发物与茉莉酸处理后植株释放的挥发物进行了比较研究,发现二者诱导产生的挥发物有相同之处,从而证明茉莉酸信号传导途径参与了虫害后的防御体系。张风娟的实验结果表明光肩星天牛(*Anoplophora glabripennis* (Motschulsky))咬食后和茉莉酸甲酯喷施后的五角枫(*Acer mono* Maxim.)植株对光肩星天牛的嗅觉行为的影响具有一定的相似性^①,那么喷施茉莉酸甲酯和光肩星天牛咬食后的五角枫植株释放的挥发物的变化有何异同?虫害后的五角枫植株体内是否诱导了茉莉酸信号传导途径?

本实验以五角枫为实验材料,测定了光肩星天牛咬食后和茉莉酸甲酯喷施后的五角枫植株挥发物的变化,试图探讨光肩星天牛咬食后茉莉酸信号传导途径是否参与了五角枫植株的防御体系。

1 材料与方法

1.1 实验材料

选择长势相同没有任何损伤的2年生盆栽五角枫植株作为实验材料,光肩星天牛成虫由廊坊森保站提供。茉莉酸甲酯为Sigma公司的产品。实验中先将茉莉酸甲酯溶于乙醇中,然后加蒸馏水配制成1μmol/mL的溶液供试。以乙醇+蒸馏水作为对照液。

1.2 实验方法

1.2.1 实验处理

(1)茉莉酸甲酯处理植株 向健康植株上分两次均匀喷施茉莉酸甲酯溶液150 ml。待叶子干后进行挥发物的采集,将第一次采集的时间定为茉莉酸甲酯喷施后1 h,以此类推,分别在喷施前(计为0 h)、喷施后1、3、6、9、24、48、72 h进行挥发物的采集。

(2)虫害植株 于第1天20:00用铁丝网把光肩星天牛和植株套在一起,使光肩星天牛取食12 h,第2天8:00取下昆虫,9:00开始取样并以此作为取食损伤后1 h,以此类推,分别在取食损伤前和天牛取食损伤后1、3、6、9、12、24、48、72 h进行挥发物的采集。

(3)对照植株 以没有任何处理的健康植株为对照。与茉莉酸处理植株进行比较实验时,对照喷施与茉莉酸浓度相对应的对照液;与虫害植株进行比较实验时,对照不进行任何处理。

1.2.2 植物挥发物的采集及分析鉴定

选取叶子健康并无缺损的枝条,并用Reynolds微波炉袋(44.3 cm×55.8cm,此袋在高温和高光强下挥发物释放量很低)套上^[7]。在短时间内把袋内的空气抽出,然后把经过活性炭和GDX-101(60~80目)双重过滤的压缩空气冲入袋内。30 min后开始采样,袋内的气体被装有吸附剂Tenax-GR(200mg,60~80目)的石英玻璃管(L=16 cm,φ=3.2 mm)所吸附。采样时间为40 min,流速是100 ml/min。每种材料重复3次。用TCT-GC-MS(Trace 2000 Voyager, Finnigan, ThermoQuest)对挥发物进行定性和定量分析。此仪器配有CP-4010型热脱附装置(Chrompack, The Netherlands),分流/不分流进样器和毛细柱,载气(氦气)压力是6 KPa。电子轰击源(70eV)全程扫描,扫描速度0.4 s,扫描范围m/z 10~400。热脱附装置内的吸附剂Tenax-GR吸附的挥发物在250℃被解吸,10 min后被冷凝在-120℃的冷阱中;然后迅速加热冷阱(在1 min内升到260

① 光肩星天牛对槭树挥发物的响应及虫害后的信号物质,北京林业大学博士研究生学位论文,2006,6

℃) ,使挥发物快速进入 GC ,进行 GC-MS 分析。GC-MS 程序升温条件如下 :初始温度 40 ℃ 保持 3 min ,以 6 ℃/min 的速度升到 270 ℃ 并保持 5 min ,全程共需 46 min。通过 Xcalibur1.2 版本应用软件检索 NIST 98 谱图库和 GC 保留指数兼顾的方法对挥发物进行定性。挥发物的定量采用峰面积归一法表示各成分的相对百分含量。

2 结果

2.1 茉莉酸甲酯喷施和光肩星天牛咬食五角枫后植物体内诱导产生的挥发物的种类

表 1 为五角枫植株被光肩星天牛咬食后和茉莉酸甲酯喷施后诱导产生的挥发物种类。由表 1 可知五角枫植株被光肩星天牛咬食后植物体内诱导产生了乙酸丁酯、2-壬醇、乙酸己酯、3-甲基-2-丁醇等 17 种化合物 ;五角枫植株喷施茉莉酸甲酯后在植物体内诱导产生了乙酸丁酯、2-壬醇、辛酸甲酯、乙酸己酯等 12 种化合物。其中两种处理后在植物体内诱导产生的化合物中相同的组分有乙酸丁酯、2-壬醇、乙酸己酯、3-甲基-2-丁醇、1-辛烯、里那醇、3-萜烯、1-丁醇、(Z)-2-己烯醛 9 种。

表 1 不同处理后五角枫植株诱导产生的挥发物的种类
Table 1 The volatiles induced from *Acer mono* under different treatments

RT Min	化合物 Compounds	茉莉酸甲酯喷施 Applied methyl jasmonate		光肩星天牛咬食 Damaged by <i>Anoplophora glabripennis</i>	
		时间 Time (h)	最大相对含量 The largest relative content	时间 Time (h)	最大相对含量 The largest relative content
9.27	1-丁醇 Butanol	1	0.12 ± 0.01	1	0.23 ± 0.02
9.70	1,5-己二烯醇	6	0.04 ± 0.01	9	3.95 ± 0.68
	1,5-Hexadien-3-ol				
10.04	戊醛 Pentanal	1	0.08 ± 0.02	1	0.07 ± 0.02
10.88	5-壬-壬酮			9	0.43 ± 0.04
10.9	5-Nonanone oxime	1	0.06 ± 0.01	9	0.19 ± 0.02
	2-甲基丁腈			9	0.19 ± 0.02
11.37	2-methyl-Butanenitrile	6	0.04 ± 0.01	6	0.16 ± 0.07
12.04	戊腈 pentanenitrile				
	3-甲基-2-丁醇	1	0.28 ± 0.04	3	0.04 ± 0.01
13.28	2-Butanol β-methyl-				
	1-辛烯 1-Octene	1	0.08 ± 0.02	1	0.08 ± 0.01
13.46	cis-2-己烯醛	1	0.06 ± 0.01	1	0.07 ± 0.01
14.08	cis-2-Hexenal	1	0.28 ± 0.04	1	0.05 ± 0.04
	乙酸丁酯				
16.35	Acetic acid butyl ester	1	0.28 ± 0.04	1	0.05 ± 0.04
16.81	trans-2-辛烯醇	3	0.19 ± 0.04	3	0.04 ± 0.01
	trans-2-Octen-1-ol				
16.85	2-壬醇 2-Nonanol	3	0.19 ± 0.04	1	0.05 ± 0.01
20.78	吡啶 Pyridine	6	0.04 ± 0.01		
20.80	乙酸己酯 3-Hexyl acetate	1	0.13 ± 0.02	1	0.04 ± 0.01
	3-甲基-2-(5H)-呋喃酮	1	0.13 ± 0.01	1	0.25 ± 0.01
21.09	3-methyl-2-(5H)-Furanone				
	3-萜烯 3-Carene	1	0.09 ± 0.02	1	0.25 ± 0.01
23.71	里那醇 Linalool	3	0.10 ± 0.03	1	0.18 ± 0.02
24.85	辛酸甲酯	1	0.68 ± 0.12	6	0.06 ± 0.01
	Octanoic acid , methyl ester				
25.40	cis-壬烯醛 cis-2-Nonenal			6	0.06 ± 0.01
30.91	长叶烯 Longipiene			3	0.05 ± 0.03

2.2 茉莉酸甲酯喷施和光肩星天牛咬食后五角枫植株体内挥发物的时序变化规律

2.2.1 不同处理后各类挥发物的时序变化

茉莉酸甲酯喷施后和光肩星天牛咬食后五角枫植株释放的各类化合物的时序变化见图 1。由图 1 可知两种处理对酯类、萜烯类、醇类、醛类和含氮化合物的影响非常相似。两种处理后酯类挥发物的释放量呈现先下降后上升的变化趋势,即两种处理首先抑制了酯类挥发物的释放,随着时间的延长,这种抑制作用逐渐减弱,即酯类挥发物的释放量又逐渐增加。不同之处在于茉莉酸甲酯喷施处理较光肩星天牛咬食对酯类挥发物的释放量的影响较大,且其释放量到达最低谷的时间滞后于天牛咬食的影响。两种处理后萜烯类、醇类和醛类挥发物均大量释放,且萜烯类和醛类挥发物的相对含量变化具有波动性,处理后二者首先呈增加的趋势,分别于处理后 6 h 和 9 h 达到最大值,然后随即下降,之后分别于处理后 24 h 和 48 h 达到又一高峰,但二者又有不同之处,即茉莉酸甲酯处理对萜烯类化合物和醛类挥发物影响较大,光肩星天牛咬食对醇类挥发物影响大。

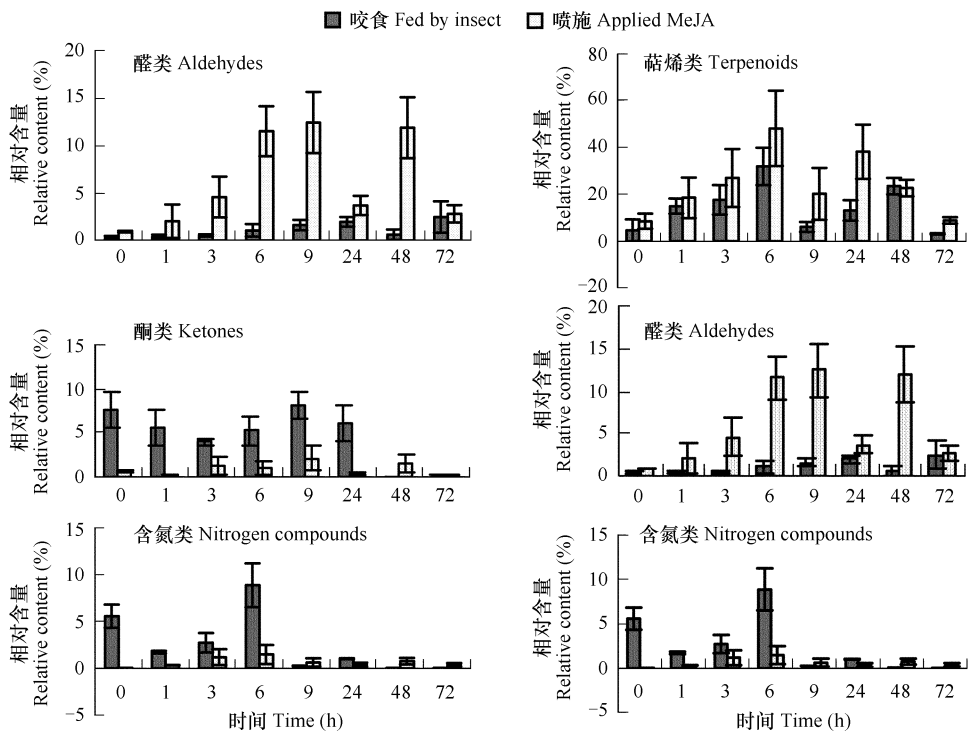


图 1 不种处理后五角枫植株各类挥发物的时序变化
Fig. 1 Changes of the kinds of volatiles from *Acer mono* with time under different treatments

2.2.2 不同处理后几种主要挥发物的时序变化

图 2 显示了不同处理后几种挥发物的时序变化。挥发物成分分析表明乙酸乙酯 (Ethyl acetate) 和乙酸-3-己烯酯 (3-Hexenyl acetate) 是两种处理后五角枫植株释放的酯类化合物的主要成分,总体而言两种处理抑制了乙酸乙酯的释放量,但促进了乙酸-3-己烯酯的释放,二者的综合作用致使酯类化和物呈现先下降后上升的变化趋势。

茉莉酸甲酯喷施和光肩星天牛咬食两种处理对一些醇类化合物的时序变化趋势影响很相似,两种处理后绿叶气体己醇 (Hexanol)、(E)-2-己烯醇 (E-2-Hexenol) 的释放量随着处理时间的延长均呈现逐渐增加的趋势,并于处理后 72 h 达到最大值,但天牛咬食后这两种醇类化合物的变化幅度远远大于茉莉酸甲酯处理对它们的影响。即两种处理后 1 h 乙基己醇 (Ethylhexanol) 的释放量首先呈增加的趋势,之后具有一定的波动性,于处理后 48 h 分别达到最大值。

两种处理后五角枫植株释放的萜烯类挥发物主要有法呢烯、石竹烯和 1-辛烯。二者均诱导法呢烯

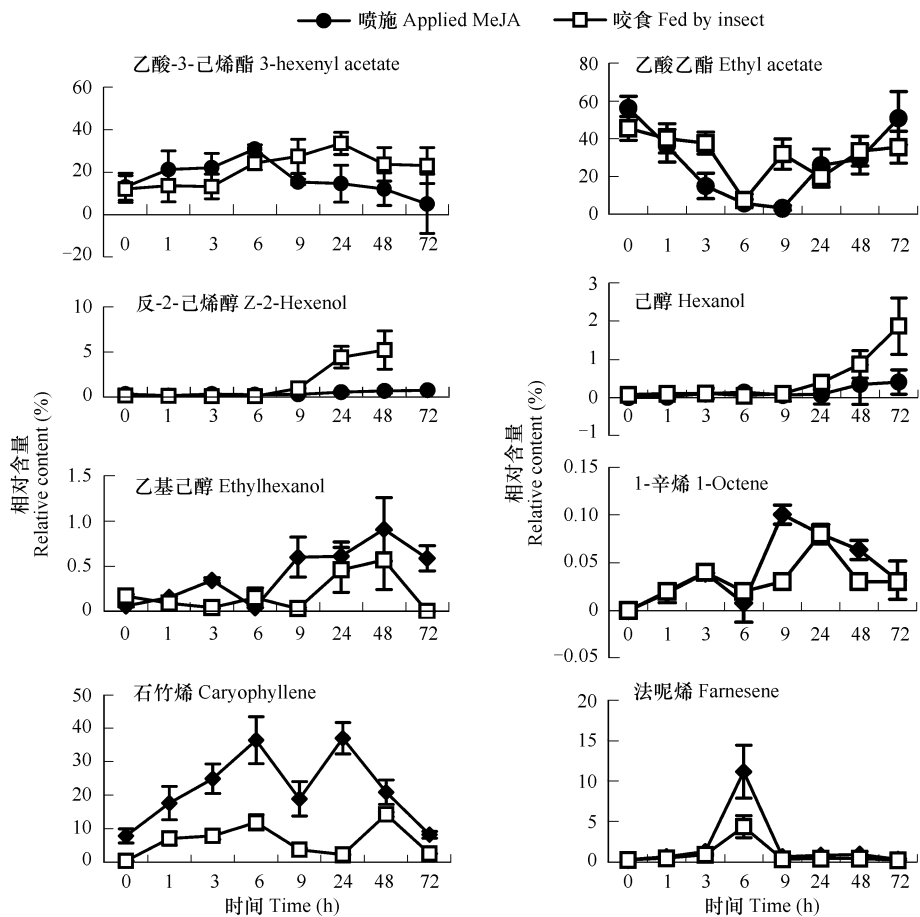


图2 不同处理后五角枫植株挥发物的时序变化

Fig. 2 Changes of the volatiles from *Acer mono* with time under different treatments

(Farnesene)的大量释放,并于处理后6h达到最大值;石竹烯(Caryophyllene)的释放量也都增加,并呈波浪起伏;1-辛烯的变化趋势均为上升—下降—上升—下降。两种处理均诱导产生了里哪醇(Linalool),天牛咬食后1h里哪醇被释放出来,咬食后6h消失,茉莉酸甲酯喷施后3h里哪醇被诱导产生,喷施后48h消失。由此可见茉莉酸甲酯喷施和光肩星天牛咬食对萜烯类化合物的影响有很多相似之处。

3 讨论

一些研究表明植物体外施茉莉酸或茉莉酸甲酯后诱导产生的挥发物种类与虫害后诱导产生的挥发物种类是相似的^[8~10]。本实验研究表明外施茉莉酸甲酯和光肩星天牛咬食植物体后五角枫植株诱导产生的挥发物是相似的,不仅体现在其产生的化合物种类的相似性,即二者均诱导产生了乙酸丁酯、2-壬醇、乙酸己酯、3-甲基-2-丁醇、1-辛烯、里那醇、3-萜烯、己醛和2-己烯醛9种化合物,而且体现在这些化合物的时序变化规律的相似性:首先,两种处理后五角枫植株挥发物总量的变化趋势相似,短时间内呈下降后再上升的变化趋势;其次,酯类、萜烯类、醇类、醛类等化合物的变化趋势相似;第三,两种处理后一些挥发物的时序变化趋势相似,特别是乙酸-3-己烯酯、1-己醇、反-2-己烯醇、石竹烯、法尼烯等挥发物的时序变化规律很相似。

植物体内的挥发物是由不同的生物合成途径合成的,如类异戊二烯途径、脂肪酸/脂氧酶途径和莽草酸/色氨酸途径。植物类异戊二烯的生物合成至少有丙酮酸/3-磷酸甘油酸和甲羟戊酸途径两条途径。研究认为甾醇类、倍半萜化合物、单萜和二萜等化合物是通过丙酮酸/3-磷酸甘油酸和甲羟戊酸途径合成的。由实验结果可知外施茉莉酸甲酯后引起石竹烯等倍半萜化合物的释放量的明显变化,因外施茉莉酸甲酯后五角枫植株体内激活了甲羟戊酸途径,在植株体内诱导产生了石竹烯等倍半萜化合物,同时也激活了丙酮酸/3-磷酸甘油

酸途径,诱导产生了里那醇、法尼烯等化合物,这与虫害后的结果是相同的。目前关于萜烯类物质的合成,特别是诱导产生的萜烯类物质方面的研究主要集中在裸子植物上,如挪威杉(Norway spruce)。研究表明挪威杉外施茉莉酸甲酯后在其正在发育的木质部中形成创伤性树脂道,该树脂道可分泌树脂,其成分比较复杂,包括诱导产生的法呢烯等倍半萜类化合物,这些倍半萜类化合物可与植物体内的其他物质结合,防止植物体内部的进一步氧化^[11~14]。实验结果表明五角枫植株喷施茉莉酸甲酯后植物挥发的萜烯类含量增加了,这与Martin等^[15]的实验结果是一致的。研究表明萜类对植食性昆虫具有拒食作用,也可吸引植食性昆虫的天敌或者拟寄生物,因此两种处理后诱导产生的大量萜烯类化合物增强了植物的防御机制。

酯氧酶途径(LOX pathway)有两个分支,一个是开始于导致C₆醛、醇、酯等绿叶气体产生的氢过氧化酶(HPL),另一个是开始于导致茉莉酸和茉莉酮产生的氢过氧化物环化酶(HPC)。有证据表明,脂氧酶参与调控ABA、JA等一些抗性信号分子的产生与释放^[16]。本实验表明外施茉莉酸甲酯和光肩星天牛咬食五角枫均抑制了酯类挥发物的释放,促进了醛类化合物的释放;且两种处理后均诱导植株产生了己醛,并导致反-2-己烯醇的大量释放,这与酯氧酶库的活性的改变分不开。昆虫咬食后释放的醛类对真菌、细菌和昆虫的毒性很强^[17]。莽草酸途径为色氨酸以及其他芳香族挥发物(水杨酸甲酯、苯乙腈)的合成提供了底物^[18,19]。本次实验首次发现外施茉莉酸甲酯诱导五角枫植株产生了吡啶,但在咬食后的植株上没有检测到;而在天牛咬食后的植株诱导产生了5-肟-壬酮、2,3-二甲基丁二腈、戊腈3种含氮化合物,肟类化合物主要为氨基酸的代谢衍生物,而腈类是氰糖苷水解的产物^[20]。这些物质对于增强植物的抗性起着重要作用^[21,22]。

本实验研究表明外施茉莉酸甲酯和光肩星天牛咬食植物体后五角枫植株诱导产生的挥发物有一定的相似性,茉莉酸甲酯可作为五角枫挥发物释放的激活因子,激活了植物体内的多条合成途径,诱导产生了一些新的挥发物,并导致原有的一些挥发物的大量释放,这与光肩星天牛咬食后对植物造成的化学刺激是较相似的,说明光肩星天牛咬食后植物体内诱导产生了茉莉酸信号传导途径。实验结果也表明茉莉酸甲酯喷施和光肩星天牛咬食后所引起的挥发物的变化也有不同之处,其原因主要为:一是光肩星天牛咬食植株后,昆虫取食对寄主植物造成的影响首先是机械损伤,其次为昆虫口腔分泌物对植物的化学刺激作用;二是虫害后的植物体内可能存在其它的信号传导途径,这些复杂的信号传导途径的综合作用致使挥发物的种类和含量发生改变。

茉莉酸甲酯诱导产生的挥发物具有直接防御的作用,可趋避^[23,24]或毒害^[25]昆虫或病菌的进一步侵害。此外,茉莉酸类物质处理后的植株可引诱更多的昆虫的天敌,从而达到间接防御的目的^[26,27]。因此,茉莉酸类物质可应用于森林害虫的生物防治,并在提高森林害虫的生物防治上具有很大的潜能。

References :

[1] Farmer E E , Ryan C A. Interplant communication : airborne methyl jasmonate induces synthesis of proteinase inhibitors in plant leaves. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. ,1990 87 7713 — 7716.

[2] Constabel C P , Ryan C A. A survey of wound-and methyl jasmonate-induced leaf polyphenol oxidase in crop plants. Phytochemistry ,1998 47 507 — 511.

[3] Strassner J , Schaller F , Frick UB , Howe GA , et al. Characterization and cDNA-microarray expression analysis of 12-oxophytodienoate reductases reveals differential roles for octadecanoid biosynthesis in the local versus the systemic wound response. Plant J. ,2002 32 585 — 601.

[4] Michiho Ito , Ken-ichiro Okimoto , Toru Tagura , et al. Induction of sesquiterpenoid production by methyl jasmonate in *Aquilaria sinensis* cell suspension culture. J. Essent. Oil Res. ,2005 ,17 175 — 180.

[5] Cesar Poodriguez-saona , Steven J Crafts-brandner , Paul W Paré , Thomas J Henneberry. Exogenous methyl jasmonate induces volatile emission in cotton plants. J. Chem. Ecol. ,2001 ,27 (4) :679 — 695.

[6] Li JQ , Fan H , Jin Y J , et al. Emission mechanism of volatile compounds from ashleaf maple feeding-damaged by *Anoplophora glabripennis* (Motsh.). Journal of Beijing Forestry University ,2002 ,24 (5 6) :170 — 174.

[7] Zhang F J , Jin Y J , Chen H J , et al. The selectivity mechanism of *Anoplophora glabripennis* on four different species of maples. Acta Ecologica Sinica 2006 ,26 :870 — 877.

[8] Dicke M , Gols R , Ludeking D , Posthumus M A. Jasmonic acid and herb ivory differentially induce carnivore-attracting plant volatiles in Lima bean plants. J. Chem. Ecol. ,1999 25 1907 — 1922.

[9] Gols R ,Posthumus M A ,Dicke M. Jasmonic acid induces the production of gerbera volatiles that attract the biological control agent *Phytoseiulus persimilis*. *Entomol. Exp. Appl.* ,1999 93 77 — 86.

[10] Thaler J S ,Farag M A ,Pare P W ,Dicke M. Jasmonate-deficient plants have reduced direct and indirect defenses against herbivores. *Ecol. Lett.* , 2002 5 764 — 774.

[11] Hoffmann T ,Odum J R ,Bowman F ,Collins D ,Klockow D ,Flagan R C ,Seinfeld J H. Formation of organic aerosols from the oxidation of biogenic hydrocarbons. *J. Atmos Chem.* ,1997 26 189 — 212

[12] Bonn B ,Moortgat G K. Sesquiterpene ozonolysis :origin of atmospheric new particle formation from biogenic hydrocarbons. *Geophys Res Lett* , 2003 ,30 :1585

[13] Delfine S ,Csiky O ,Seufert G ,Loreto F. Fumigation with exogenous monoterpenes of a non-isoprenoid-emitting oak (*Quercus suber*) :monoterpene acquisition ,translocation ,and effect on the photosynthetic properties at high temperature. *New Phytol* 2000 146 27 — 36

[14] Loreto F ,Pinelli P ,Manes F ,Kollist H . Impact of ozone on monoterpene emissions and evidence for an isoprene-like antioxidant action of monoterpenes emitted by *Quercus ilex* leaves. *Tree Physiol.* 2004 24 361 — 367.

[15] Martin D M ,Gershenzon J ,Bohlmann J. Induction of volatile terpene biosynthesis and diurnal emission by methyl jasmonate in foliage of Norway spruce. *Plant Physiol.* ,2003 132 ,1586 — 1599.

[16] Wu J S ,Zhong K. Jasmonates growth regulator biosynthesis signal transduction development defense. *Chinese Bulletin of Botany* 2002 19 (2) :164 — 170.

[17] Farmer E E ,Ryan C A. Octadenoic precursors of jasmonic acid activate the synthesis of wounded-inducible proteinase inhibitors. *Plant Cell* ,1992 , 4 :129 — 134.

[18] Loughrin J H ,Manukian A ,Heath ,Tumlinson J H. Volatile compounds induced by herbivore act as aggregation kairomones for the Japanese beetle (*Popillia japonica* Newman). *J. Chem. Ecol.* ,1995 ,21 :1457 — 1467.

[19] Takabayashi J ,Dicke M ,Posthumus M A. Volatile herbivore induced terpenoids in plant-mite interactions :Variation caused by biotic and abiotic factors. *J. Chem. Ecol.* ,1994 20 (2) 373 — 386.

[20] Glendening R M ,Poulton J E. Partil. purification and charaterization of a 3'-phosphoadenosine 5'-phosphosulfate : desulfoglucosylate sulfotransferase from cress (*Lepidium salivum*). *Plant Physiol.* ,1990 94 811 — 818.

[21] Hruska A. Cyanogenic glucosides as defense compounds :a review of the evidence. *J. Chem. Ecol.* ,1988 ,14 2213 — 2217.

[22] Ellis Hoffland ,Dicke M ,Van T W ,Dijkman H ,Van Beusichen M L. Nitrogen availability and defense of tomato against two-spotted spider mite. *J. Chem. Ecol.* ,2000 ,26 (12) :2697 — 2711.

[23] De Moraes C M ,Mescheer M C ,Tumlinson J H. Caterpillar-induced nocturnal plant volatiles repel nonspecific females. *Nature* ,2001 410 577 — 580.

[24] Kessler A ,Baldwin I T. Defensive function of herbivore-induced plant volatile emissions in nature. *Science* ,2001 291 365 — 371.

[25] Vancanneyt G ,Sanz C ,Farmaki T ,Paneque M ,Ortego F ,Castanera P ,Sanchez-Serrano J J. Hydroperoxide lyase depletion in transgenic potato plants leads to an increase in aphid performance. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 2001 98 8139 — 8144.

[26] Dicke M ,Gols R ,Ludeking D ,Posthumus M A. Jasmonic acid and herbivore differentially induce carnivore-attracting plant volatiles in Lima bean plants. *J. Chem. Ecol.* ,1999 ,25 :1907 — 1922

[27] Barbara Miller ,Lufiani L ,Madilao ,*et al.* Insect-induced conifer defense. White pine weevil and methyl jasmonate induced traumatic resinosis ,de novo formed volatile emission ,and accumulation of terpenoid synthase and putative octadecanoid pathway transcripts in Sitka Spruce. *Plant* ,2005 , 137 369 — 382.

参考文献：

[6] 李继泉 樊惠 金幼菊 等. 光肩星天牛取食后复叶挥发物的释放机制. *北京林业大学学报* 2002 24 (5-6) :170 ~ 174.

[16] 吴劲松 种康. 茉莉酸类作用的分子生物学研究. *植物学通报* 2002 19 (2) :164 ~ 170.