

DOI: 10.5846/stxb201901240186

宋佳, 王骏, 叶茂. 茉莉酸甲酯诱导邻近番茄植株抗斜纹夜蛾的浓度和距离效应. 生态学报, 2020, 40(15): 5433-5440.

Song J, Wang J, Ye M. Concentration and distance effects of airborne methyl jasmonate on neighboring tomato plants' resistance against *Spodoptera litura*. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(15): 5433-5440.

茉莉酸甲酯诱导邻近番茄植株抗斜纹夜蛾的浓度和距离效应

宋 佳^{1,2}, 王 骏^{1,2}, 叶 茂^{1,2,*}

1 贵州大学昆虫研究所, 贵阳 550025

2 贵州山地农业病虫害重点实验室, 贵阳 550025

摘要:茉莉酸甲酯(Methyl jasmonate, MeJA)与植物间的防御通讯密切相关,其挥发性强,可以在空气中传播而诱导邻近植物产生防御反应,为探明 MeJA 诱导邻近植株抗虫性的浓度和距离效应,本研究在大棚(长 4 m×宽 1 m×高 1 m)进口处喷以不同浓度 MeJA,检测离气味源 60 cm、120 cm、180 cm、240 cm 和 300 cm 远的番茄植株叶片多酚氧化酶(Polyphenol oxidase, PPO)、过氧化物酶(Peroxidase, POD)和脂氧合酶(Lipoxygenase, LOX)的活性以及斜纹夜蛾幼虫取食不同处理番茄植株叶片后的体重增长率,研究结果表明 1 mmol/L 和 10 mmol/L MeJA 挥发物可以显著诱导增强邻近番茄植株叶片 PPO、POD 和 LOX 酶的活性,以离 10 mmol/L MeJA 气味源 60 cm 处植株叶片的酶活性最高,并随着距离的增加而呈降低的趋势;取食 60 cm 和 300 cm 对照组植株叶片的斜纹夜蛾幼虫其体重增长率没有显著差异,然而 1 mmol/L 和 10 mmol/L MeJA 处理下,取食 300 cm 处植株叶片的斜纹夜蛾幼虫其体重增长率显著高于取食 60 cm 处的,相同时间下以取食 10 mmol/L MeJA 处理组 60 cm 处植株叶片的幼虫体重增长率最低,以上研究结果表明 MeJA 对邻近番茄植株抗虫性的诱导有明显的浓度和距离效应。

关键词:茉莉酸甲酯挥发物;邻近植株抗虫性;浓度和距离效应

Concentration and distance effects of airborne methyl jasmonate on neighboring tomato plants' resistance against *Spodoptera litura*

SONG Jia^{1,2}, WANG Jun^{1,2}, YE Mao^{1,2,*}

1 Institute of Entomology, Guizhou University, Guiyang 550025, China

2 Guizhou Provincial Key Laboratory for Agricultural Pest Management of the Mountainous Regions, Guiyang 550025, China

Abstract: Methyl jasmonate (MeJA) is closely related to interplant communication. It can act as a volatile signal to travel through the atmosphere to induce plant defense. In order to explore the concentration and distance effects of MeJA volatile on neighboring plants' resistance against herbivore insects, we placed tomato plants at distance of 60 cm, 120 cm, 180 cm, 240 cm and 300 cm from the entrance, and then sprayed MeJA at the entrance of the greenhouse (length 4 m × width 1 m × height 1 m), activities of peroxidase (PPO), polyphenol oxidase (POD) and lipoxygenase (LOX) of leaves of tomato plants at different distance away from MeJA odour as well as *Spodoptera litura* larvae mass gain fed on plants at distance of 60 cm and 300 cm were tested. Our results showed that airborne MeJA volatilized from 1 mmol/L and 10 mmol/L MeJA could significantly induce PPO, POD and LOX activities in the leaves of tomato plants, and the induced effects were most prominent on tomato plants placed at the distance of 60 cm from 10 mmol/L MeJA volatile, but the inductive effects

基金项目:国家自然科学基金项目(31701801);贵州省科技计划项目(黔科合基础[2016]1043,黔科合 LH 字[2017]7276);贵州大学引进人才项目([2016]43)

收稿日期:2019-01-24; 修订日期:2020-01-13

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: Mao_Ye@yeah.net

decreased with the increasing distance. *S. litura* larvae fed on plants placed at distance of 300 cm from 1 mmol/L and 10 mmol/L MeJA volatile gained more mass than those fed on plants placed at distance of 60 cm, while mass of larvae fed on 10 mmol/L MeJA treated group were the least at the same feeding time. Collectively, these results indicate that volatile MeJA resulted in significant concentration and distance effects on tomato plants' resistance against *S. litura*.

Key Words: methyl jasmonate volatile; resistance of neighboring plants; concentration and distance effects

植物在与植食性昆虫协同进化的过程中逐渐形成了多种防御机制,植物一方面可以产生单宁、酚酸、生物碱和蛋白酶抑制剂等直接抑制昆虫的生长发育^[1],另一方面植物释放挥发性物质吸引捕食性天敌或寄生性天敌,从而对植食性昆虫进行间接防御^[2]。此外,已有很多研究证实植物间存在信息交流,植物在受到植食性昆虫的取食后所释放挥发性化合物,如4-异丁基苯乙酮、柠檬烯、月桂烯、罗勒烯、MeJA 和水杨酸甲酯等诱导激活邻近植株防御反应^[3-4],这种植物与植物之间通过挥发性化合物进行信息交流的过程称为“植物间通讯”^[5],目前已报道有 16 科 35 种植物可以进行化学通讯^[6]。在这些虫害诱导的挥发物中,MeJA 和水杨酸甲酯与植物间通讯密切相关,这两种化合物挥发性强,可通过植物的气孔进入植物体内,在细胞质中被酯酶水解为茉莉酸或水杨酸,从而诱导邻近植物产生诱导防御反应^[7-8]。Farmer 和 Ran^[9]发现,被修剪的山艾树可释放 MeJA 诱导邻近健康的番茄植株产生蛋白酶抑制剂抑制昆虫的取食,而 Karban 通过田间试验也证明山艾树受到损伤后会释放出大量 MeJA,诱导邻近未受伤的番茄和野生的烟草植株合成大量蛋白酶抑制剂和多酚氧化酶,而未受伤植株受昆虫的取食明显减少^[10]。植物释放的挥发物不仅可以诱导邻近植物的防御,同时会影响昆虫的行为^[11],促使昆虫转移到邻近其他未受危害的植株上取食^[12],即昆虫可以利用外部信号寻觅合适的取食环境或发现潜在的危险而逃离^[6,11,13],因而认为邻近受害植株不一定是“好邻居”^[14],如果植物受伤后释放的挥发物对邻近植株防御的诱导作用有浓度效应和距离的限制,那么对于固着生长的植物来说,通过释放挥发物来激活邻近植株的防御反应存在一定生态风险^[15]。

斜纹夜蛾(*Spodoptera litura* Fabricius)是一种世界性分布的广食性害虫,对农业生产造成极大的危害。番茄(*Lycopersicon esculentum*)是一种重要的蔬菜作物,并且番茄全基因组已经被测序,是研究植物与昆虫相互作用的经典模式植物。本实验以番茄和斜纹夜蛾为实验材料,研究植物间重要通讯信号物质 MeJA 诱导邻近番茄植株抗虫性的浓度和距离效应,实验结果对利用植物间通讯物质防治害虫有重要意义。

1 材料与方法

1.1 实验材料

(1)斜纹夜蛾:供试昆虫为人工饲料在实验室中饲养 10 代以上的敏感品系。温度(25±2)℃,相对湿度 60% RH,光周期 14 L:10 D。

(2)番茄:供试品种为合作 903 大红番茄,以营养钵单株培育于无虫网室,移栽 20 d 后,挑选生长发育整齐一致的健康番茄植株供试。生长期不施用任何农药。

(3)MeJA:(±)-methyl jasmonate 购自美国 Sigma-aldrich 公司,纯度为 98%。

1.2 实验处理

MeJA 用少量无水乙醇溶解后,再用蒸馏水配制成浓度分别为 1 mmol/L 和 10 mmol/L 的溶液(含 2%无水乙醇),以 2%的无水乙醇水溶液为对照。在不同狭长大棚(1 m × 1 m × 4 m)内按离气味源 60 cm、120 cm、180 cm、240 cm 和 300 cm 的距离摆放番茄植株,每个距离摆放 6 株番茄植株,作为 6 个重复。在大棚空气进口处分别喷雾不同浓度的 MeJA 和对照水溶液 60 mL 作为气味源,不同浓度的 MeJA 在不同大棚中进行。喷雾 MeJA 后立即封闭大棚处理 48 h 后,检测不同距离番茄植株叶片过氧化物酶(Peroxidase, POD),多酚氧化酶(Polyphenol oxidase, PPO)和脂氧合酶(Lipoxygenase, LOX)的酶活性,并检测斜纹夜蛾取食各处理番茄植

株叶片后的体重增长率。

1.3 实验方法

1.3.1 番茄植株抗虫酶活性的测定

(1) POD, PPO 酶活性检测方法

称取番茄叶片 0.1 g,液氮研磨成粉末,在液氮未挥发完前转入离心管,加入 1 mL 0.05 mol/L 磷酸缓冲液 (pH=7.2) (内含 5% 聚乙烯吡咯烷酮 PVPP),在涡旋振荡仪上涡旋振荡 10 s,低温冷冻离心机中 12000 r/min 离心 15 min,上清液为酶液,POD 活性测定采用愈创木酚法进行^[16],PPO 活性测定采用邻苯二酚法^[17],酶活性最终以每毫克蛋白所含有的酶活单位 (U min⁻¹ mg⁻¹ 蛋白质) 表示。

(2) LOX 检测方法

称取 0.1 g 叶片,液氮研磨成粉末,在液氮未挥发完前转入离心管,立即加入 1 mL 0.05 mol/L Tris-HCL 提取液,在涡旋振荡仪上涡旋振荡 10 s,低温冷冻离心机中 12000 r/min 离心 15 min,上清液为待测酶液,以亚油酸为底物测定 LOX 活性^[18],酶活性最终以每毫克蛋白所含有的酶活单位 (U min⁻¹ mg⁻¹ 蛋白质) 表示。

1.3.2 蛋白含量测定

蛋白含量测定采用 Bradford 方法^[19],使用牛血清蛋白作为标准蛋白。

1.3.3 检测斜纹夜蛾体重增长率

喷雾不同浓度 MeJA 后立即封闭大棚,诱导处理 48 h 后,挑选生长发育一致的 4 龄斜纹夜蛾幼虫,分别接到 60 cm 和 300 cm 处的番茄植株叶片上取食,每株番茄苗接 3 头幼虫,每个处理 10 株番茄,即每个处理共 30 个重复。取食 2 d、4 d 和 6 d 后用万分之一天平称量斜纹夜蛾的体重,计算体重增长率。

$$\text{体重增长率}(\%) = \frac{\text{第 } N \text{ 天体重} - \text{初始体重}}{\text{初始体重}} \times 100\%。$$

1.4 数据处理及统计方法

数据分析在 Statistica 中进行,用 Duncan 多重比较法分析 ($P < 0.05$) 处理间差异显著性。

2 结果与分析

2.1 MeJA 对邻近番茄植株叶片 PPO 酶活性的影响

离气味源不同距离的对照组番茄植株其叶片 PPO 活性没有显著差异,而 1 mmol/L 和 10 mmol/L MeJA 处理 48 h 后,离气味源不同距离的番茄植株叶片 PPO 活性呈现不同程度的变化 (图 1)。1 mmol/L MeJA 处理下,以离气味源 60 cm 处番茄植株叶片的酶活性最高,并随着距离的增加有逐渐减弱的趋势,其中 60 cm 和 120 cm 处的番茄植株其叶片 PPO 活性分别比相同距离的对照组高 84.60% 和 48.65%,10 mmol/L MeJA 处理下,以离气味源 240 cm 和 300 cm 处番茄植株叶片的酶活性最高,其中 180 cm、240 cm 和 300 cm 处的番茄植株其叶片 PPO 活性分别比相同距离的对照组高 69.06%,122.50% 和 110.61%。双因素方差分析结果表明,MeJA 处理浓度和距离间交互效应显著 ($P = 0.000363$),以 10 mmol/L MeJA 处理下离气味源 300 cm 处番茄植株叶片的 PPO 活性的诱导效应最强。

2.2 MeJA 对邻近番茄植株叶片 POD 活性的影响

对照组中不同距离番茄植株其叶片 POD 活性没有显著差异 (图 2)。1 mmol/L MeJA 处理下,60 cm、180 cm 和 240 cm 处的番茄植株其叶片 POD 活性分别比相同距离的对照组高 260.60%,120.16% 和 142.67%,而 120 cm 和 300 cm 番茄植株其叶片 POD 活性与对照组相比没有显著差异;10 mmol/L MeJA 处理下,60 cm、120 cm、180 cm 和 240 cm 处的番茄植株其叶片 POD 活性显著比对照组的高 309.76%,331.20%,146.72% 和 134.11%,而 300 cm 处番茄植株叶片 POD 活性与对照组相比没有显著差异。双因素方差分析结果表明,MeJA 处理浓度和距离的交互效应显著 ($P = 0.000266$),以 10 mmol/L MeJA 处理下离气味源 60 cm 处番茄植株叶片的 POD 活性最强,随着距离的增加而呈现逐渐减弱的趋势。

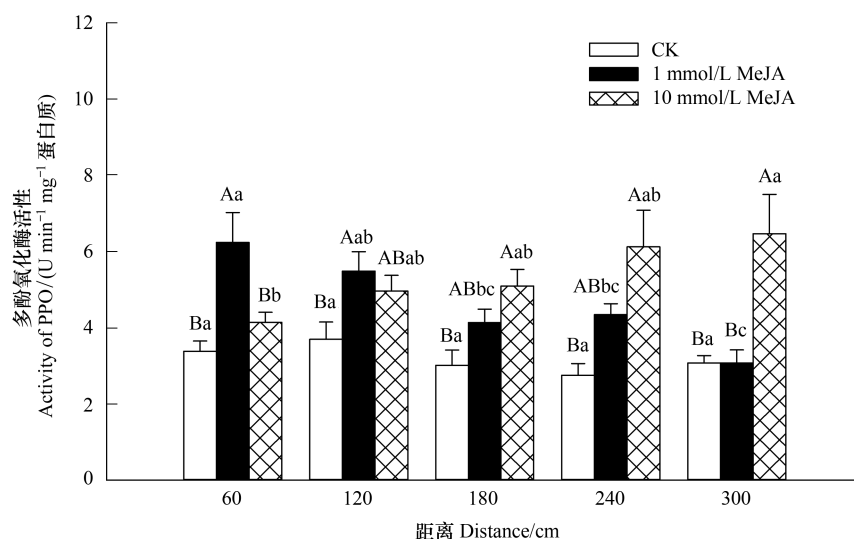


图1 MeJA 对邻近番茄植株叶片多酚氧化酶(Polyphenol oxidase, PPO)活性的影响

Fig.1 Effects of MeJA volatile on PPO activity of leaves of neighboring tomato plants

MeJA 为茉莉酸甲酯(Methyl jasmonate)。图中数据为平均值 $\pm$ 标准误;误差线上的大写字母表示相同距离下不同浓度 MeJA 处理的番茄植株间酶活性的差异显著性,小写字母表示相同浓度 MeJA 处理下离气味源不同距离的番茄植株间酶活性的差异显著性($P < 0.05$, Duncan 多重比较)

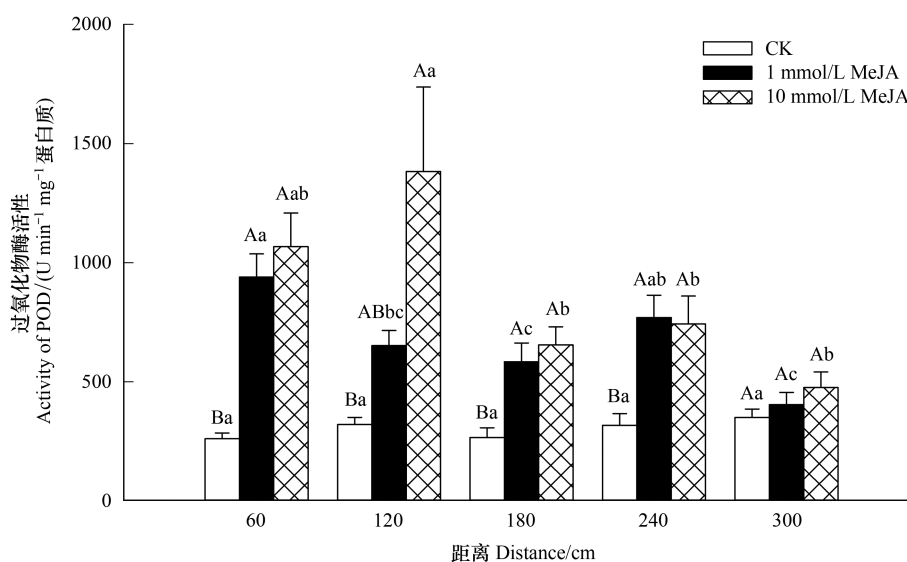


图2 MeJA 挥发物对邻近番茄植株叶片过氧化物酶(Peroxidase, POD)活性的影响

Fig.2 Effects of MeJA volatile on POD activity of leaves of neighboring tomato plants

2.3 MeJA 对邻近番茄植株叶片 LOX 酶活性的影响

对照组不同距离番茄植株间叶片 LOX 酶活性没有显著差异(图 3)。1 mmol/L MeJA 处理下,60 cm 和 180 cm 处的番茄植株其叶片 LOX 活性显著比相同距离的对照组的高 182.23%, 107.81%, 而 120 cm、240 cm 和 300 cm 番茄植株其叶片 LOX 活性与对照组相比没有显著差异;10 mmol/L MeJA 处理下,60 cm、120 cm 和 180 cm 的番茄植株其叶片 LOX 活性显著比对照组的高 431.73%, 133.41%, 115.18%, 而 240 cm 和 300 cm 处的番茄植株叶片 LOX 活性与对照组相比没有显著差异。双因素方差分析结果表明,MeJA 处理浓度和距离的交互效应显著($P = 0.0000$),以 10 mmol/L MeJA 处理下离气味源 60 cm 处番茄植株叶片的 LOX 活性最强,随

着距离的增加而呈现逐渐减弱的趋势。

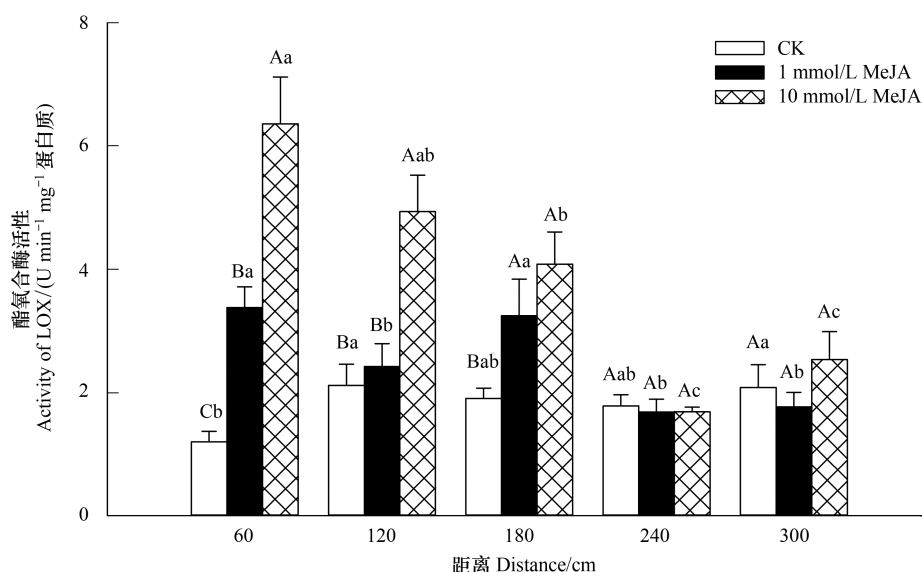


图3 MeJA 对邻近番茄植株叶片脂氧合酶 (Lipoxygenase, LOX) 活性的影响

Fig.3 Effects of MeJA volatile on LOX activity of neighboring tomato plants

2.4 MeJA 对邻近番茄植株抗斜纹夜蛾的影响

研究结果表明 1 mmol/L 和 10 mmol/L MeJA 挥发物都显著诱导提高了邻近番茄植株对斜纹夜蛾幼虫的抗性,其中取食 1 mmol/L MeJA 处理组 60 cm 处的番茄植株叶片的斜纹夜蛾幼虫,其取食 4 d 和 6 d 后的体重增长率显著比取食相同距离下对照组番茄植株叶片的低 58.62% 和 37.78%,比取食 300 cm 处的番茄植株叶片的斜纹夜蛾幼虫低 47.35% 和 23.67% (图 4);此外,取食 10 mmol/L MeJA 处理组 60 cm 处的番茄植株叶片的斜纹夜蛾幼虫,其取食 4 d 和 6 d 后的体重增长率显著比取食相同距离下对照组番茄植株的低 74.57% 和 54.91%,比取食 300 cm 处的番茄植株叶片的斜纹夜蛾幼虫低 16.46% 和 25.03%。双因素方差分析结果表明,相同取食时间下,MeJA 处理浓度和距离的交互效应显著 ($P=0.0000$),以 10 mmol/L MeJA 挥发物的诱导作用最强,且随着距离的增加,番茄植株的抗虫性明显降低。

3 讨论

生物间的化学通讯是一个普遍的自然现象,并一直受科学家们的关注^[5,10,20]。植物与授粉昆虫,植物与真菌,植物与害虫,植物与害虫的天敌之间都存在化学通讯^[21]。近年来,大量研究发现,植物在受到植食性昆虫的攻击后释放出的大量挥发性化合物,诱导增强邻近植株的抗虫性,在这些挥发性化合物中,MeJA 参与了植物间的信息交流,与植物间的防御通讯密切相关^[10,21-23]。本实验以喷雾 MeJA 模拟番茄植株间的通讯信号,研究其作为植物间通讯信号诱导邻近植株抗虫性的距离和浓度效应。

POD 是植物防御的关键酶之一,对维持植物体内自由基平衡具有重要作用,能利用过氧化氢氧化供氢体,并参与合成木质素,影响植物的感病或抗病^[24]。方海涛用 0.01 mmol/L、0.1 mmol/L 和 1.0 mmol/L 3 种浓度的 MeJA 处理均使蒙古扁桃叶片 POD 活性较对照增加,再用天幕毛虫 (*Malacosoma neustria testacea* Motsch) 取食诱导后的蒙古扁桃木叶片,均降低了对叶片的消化率、转化率和利用率^[25]。LOX 是一种非血红素铁蛋白,是植物抗胁迫响应的关键酶^[26]。LOX 基因的表达或 LOX 酶活性的高低都与植物的防御状态密切相关,LOX2 基因的高表达在油菜对菌核病抗性中起重要作用,参与了茉莉酸介导的菌核病抗性防御反应^[27]。

本实验研究结果表明喷雾 1 mmol/L 和 10 mmol/L MeJA 产生的挥发物可以显著诱导增强邻近番茄植株叶片 PPO, LOX 和 POD 的活性,以 10 mmol/L MeJA 处理组植株叶片防御酶 LOX 和 POD 酶的活性最高,

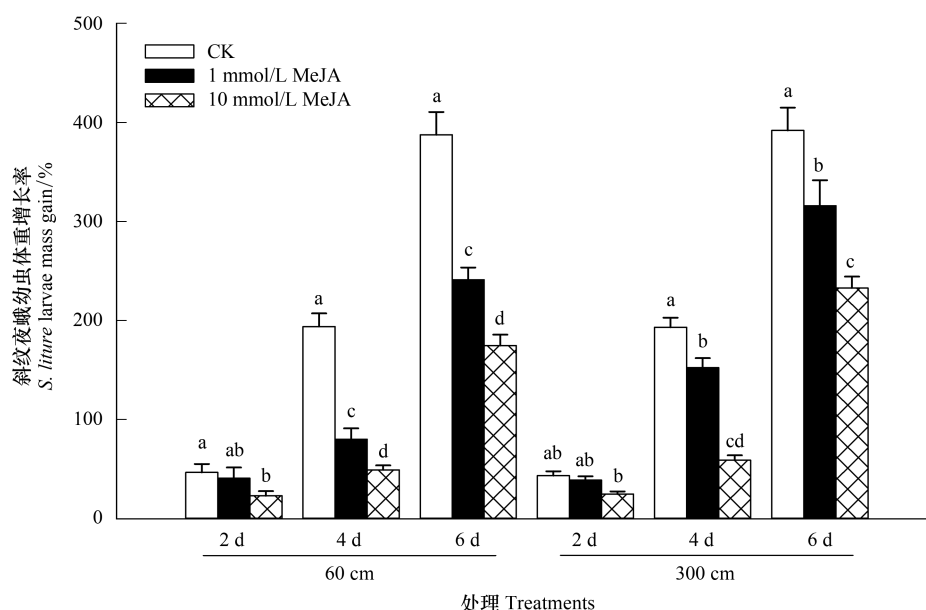


图4 斜纹夜蛾幼虫体重增长率变化

Fig.4 Changes of *S. litura* larvae mass gain

图中数据为平均值 $\pm$ 标准误;误差线上的字母表示相同时间下不同距离和处理间斜纹夜蛾幼虫体重增长率的差异显著性 ($P < 0.05$, Duncan 多重比较)

1 mmol/L MeJA 处理组植株叶片酶活性次之,并且随着距离的增加而呈现减弱的趋势,表明 MeJA 挥发物对邻近番茄植株的诱导抗性有明显的浓度效应和距离效应。PPO 是植物体内的一种抗营养酶类,能催化酚类化合物转化为醌,减少食草昆虫对植物营养的获取^[28],高浓度 MeJA 对 PPO 的活性有抑制作用^[29],本研究发现 1 mmol/L 和 10 mmol/L MeJA 均能诱导番茄叶片 PPO 活性,1 mmol/L MeJA 处理组植株叶片 PPO 酶的活性随着距离的增加而呈现减弱的趋势,而 10 mmol/L MeJA 处理下,PPO 酶的活性随着距离的增加而增强,也表明高浓度 MeJA 对 PPO 酶活性有抑制作用;斜纹夜蛾幼虫体重增长率实验结果表明斜纹夜蛾幼虫取食不同距离番茄叶片后,其体重增长率都显著低于对照组斜纹夜蛾,相同时间段下均以取食 10 mmol/L MeJA 处理的 60 cm 处番茄植株叶片的幼虫体重增长率最低,而取食对照组不同距离间番茄植株叶片的斜纹夜蛾幼虫,相同时间段下其体重增长率没有明显差异,这些结果说明 MeJA 挥发物对邻近植株抗虫性的诱导有距离效应,这种距离上的限制应该是由 MeJA 的浓度逐渐降低引起的。

植食性昆虫取食诱导的植物挥发物,如一些绿叶挥发物、萜类化合物等,除了可以吸引害虫的天敌外,还可以作为植物与植物间“交流”的信号物质,诱导相邻植物产生防御反应^[30]。例如,预先用顺式-3-己烯基乙酸酯 cis-3-hexenyl acetate (z3HAC) 熏蒸过的杂交杨树苗叶片再被舞毒蛾 (*Lymantria dispar*) 幼虫取食时,叶片中茉莉酸和亚麻酸含量更高。此外,z3HAC 使得一些调控茉莉酸防御信号的基因处于防御警备状态,一旦昆虫取食后这些基因迅速进行高表达^[31],这种通过某些生物或者非生物因子刺激警备后诱导植物产生更加快速和强烈的防御反应,即称为防御诱发或防御警备 (defense priming),是一种特殊的植物诱导防御策略^[32]。胡永建等研究发现虫害诱导马尾松邻枝的 MeJA 和萜烯类化合物含量升高^[33]。茉莉酸类物质浸种处理或直接喷施处理可以诱发植物防御,如研究发现预先用 MeJA 喷施处理的水稻植株,机械损伤时,水稻胰蛋白酶抑制剂合成基因 *OsBBPI* 和过氧化物酶基因 *OsPOX* 迅速表达,并发现 MeJA 通过调控 *OsBBPI* 启动子区组蛋白修饰来诱发水稻防御^[34]。此外,植物被激发诱导获得的抗性可能具有遗传特性^[35]。在拟南芥中,与未受激发诱导的植物相比,受到病原物侵染诱导的植物的后代其防御相关基因显著表达,植株抗性增强^[36]。本实验结果表明 MeJA 作为植株间的重要防御通讯信号,可以诱发增强邻近番茄植株抗虫酶活性,抑制斜纹

夜蛾的取食,并且这种诱导作用有显著的距离和浓度效应,随着距离的增加和 MeJA 浓度的降低而呈现减弱的趋势,然而,MeJA 诱发邻近不同距离间植株防御反应的时间效应及诱发的分子机制还有待深入研究。

参考文献 (References):

- [1] 马瑞, 董冬. 植物与昆虫互作机理研究概述. 生物学教学, 2018, 43(1): 65-67.
- [2] Aljbory Z, Chen M S. Indirect plant defense against insect herbivores: a review. *Insect Science*, 2018, 25(1): 2-23.
- [3] 彭金英, 黄勇平. 植食性昆虫诱导的挥发物及其在植物通讯中的作用. 植物生理学通讯, 2005, 41(5): 679-683.
- [4] Karban R, Shiojiri K, Huntzinger M, McCall A C. Damage-induced resistance in sagebrush: volatiles are key to intra- and interplant communication. *Ecology*, 2006, 87(4): 922-930.
- [5] Baldwin I T, Halitschke R, Paschold A, von Dahl C C, Preston C A. Volatile signaling in plant-plant interactions: "talking trees" in the genomics era. *Science*, 2006, 311(5762): 812-815.
- [6] Morrell K, Kessler A. Plant communication in a widespread goldenrod: keeping herbivores on the move. *Functional Ecology*, 2017, 31(5): 1049-1061.
- [7] Tamogami S, Rakwal R, Agrawal G K. Interplant communication: airborne methyl jasmonate is essentially converted into JA and JA-Ile activating jasmonate signaling pathway and VOCs emission. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2008, 376(4): 723-727.
- [8] Jang G, Shim J S, Jung C, Song J T, Lee H Y, Chung P J, Kim J K, Do Choi Y. Volatile methyl jasmonate is a transmissible form of jasmonate and its biosynthesis is involved in systemic jasmonate response in wounding. *Plant Biotechnology Reports*, 2014, 8(6): 409-419.
- [9] Farmer E E, Ryan C A. Interplant communication: airborne methyl jasmonate induces synthesis of proteinase inhibitors in plant leaves. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1990, 87(19): 7713-7716.
- [10] Karban R, Baldwin I T, Baxter K J, Laue G, Felton G W. Communication between plants: induced resistance in wild tobacco plants following clipping of neighboring sagebrush. *Oecologia*, 2000, 125(1): 66-71.
- [11] Karban R. Plant communication increases heterogeneity in plant phenotypes and herbivore movement. *Functional Ecology*, 2017, 31(5): 990-991.
- [12] Douma J C, Vermeulen P J, Poelman E H, Dicke M, Anten N P R. When does it pay off to prime for defense? A modeling analysis. *New Phytologist*, 2017, 216(3): 782-797.
- [13] Viswanathan D V, Mcnickle G, Thaler J S. Heterogeneity of plant phenotypes caused by herbivore-specific induced responses influences the spatial distribution of herbivores. *Ecological Entomology*, 2008, 33(1): 86-94.
- [14] Benevenuto R F, Hegland S J, Töpper J P, Rydgren K, Moe S R, Rodriguez-Saona C, Seldal T. Multiannual effects of induced plant defenses: Are defended plants good or bad neighbors? *Ecology and Evolution*, 2018, 8(17): 8940-8950.
- [15] Arimura G, Pearse I S. From the lab bench to the forest: ecology and defence mechanisms of volatile-mediate 'talking trees'. *Advances in Botanical Research*, 2017, 82: 3-17.
- [16] 袁庆华, 桂枝, 张文淑. 苜蓿抗感褐斑病品种内超氧化物歧化酶、过氧化物酶和多酚氧化酶活性的比较. 草业学报, 2002, 11(2): 100-104.
- [17] 吴文华, 潘瑞炽. 茉莉酸甲酯对水稻幼苗叶片中碳水化合物含量及苯丙氨酸解氨酶和多酚氧化酶活性的影响(简报). 植物生理学通讯, 1997, 33(3): 178-180.
- [18] 姚锋先, 曾晓春, 蒋海燕, 方加海, 吴晓玉. 水稻中以亚麻酸为底物的脂氧合酶活性测定. 江西农业大学学报, 2006, 28(2): 183-186.
- [19] Bradford M M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry*, 1976, 72(1/2): 248-254.
- [20] Li X C, Schuler M A, Berenbaum M R. Jasmonate and salicylate induce expression of herbivore cytochrome P450 genes. *Nature*, 2002, 419(6908): 712-715.
- [21] Park S W, Kaimoyo E, Kumar D, Mosher S, Klessig D F. Methyl salicylate is a critical mobile signal for plant systemic acquired resistance. *Science*, 2007, 318(5847): 113-116.
- [22] Havko N E, Major I T, Jewell J B, Attaran E, Browse J, Howe G A. Control of Carbon Assimilation and Partitioning by Jasmonate: An Accounting of Growth-Defense Tradeoffs. *Plants*, 2016, 5(1): 7.
- [23] Karban R. Communication between sagebrush and wild tobacco in the field. *Biochemical Systematics and Ecology*, 2001, 29(10): 995-1005.
- [24] 越慧芳, 段立清, 李海平, 张丽娜, 王晓丽, 张志林. 外源茉莉酸诱导的青杨叶片保护性酶活性变化及其对舞毒蛾幼虫生长发育的影响. 昆虫学报, 2013, 56(3): 270-275.
- [25] 方海涛. 蒙古扁桃对外源 MeJA 的诱导抗性反应及其对黄褐天幕毛虫的影响[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2013.
- [26] 梅伏生, 孟祥高, 赵显珍, 李骥, 廖展如, 杨光富. 脂氧合酶——植物抗胁迫响应的关键酶. 华中师范大学学报: 自然科学版, 2005, 39

- (3): 346-350, 354.
- [27] 任秋红, 黄军艳, 毛晗, 田保明, 刘胜毅. 甘蓝型油菜 *LOX2* 基因在 MeJA、BTH 和核盘菌诱导下的表达. 河南农业科学, 2010, (7): 22-25.
- [28] 王丽, 王万兴, 李小波, 索海翠, 安康, 罗焕明, 胡新喜, 秦玉芝, 崔霞, 熊兴耀. 植物中多酚氧化酶的研究进展//马铃薯产业与精准扶贫 2017. 毕节: 中国作物学会马铃薯专业委员会, 2017: 196-203.
- [29] 郭朦朦, 陈慧洁, 冯丽贞, 杨泽慧, 陆芝, 唐芬. 茉莉酸甲酯诱导桉树对焦枯病的抗性研究. 江西农业大学学报, 2018, 40(1): 103-108.
- [30] Menzel T R, Weldegergis B T, David A, Boland W, Gols R, van Loon J J A, Dicke M. Synergism in the effect of prior jasmonic acid application on herbivore-induced volatile emission by Lima bean plants: transcription of a monoterpene synthase gene and volatile emission. Journal of Experimental Botany, 2014, 65(17): 4821-4831.
- [31] Frost C J, Mescher M C, Dervinis C, Davis J M, Carlson J E, De Moraes C M. Priming defense genes and metabolites in hybrid poplar by the green leaf volatile *cis*-3-hexenyl acetate. New Phytologist, 2008, 180(3): 722-734.
- [32] Conrath U. Molecular aspects of defence priming. Trends in Plant Science, 2011, 16(10): 524-531.
- [33] 胡永建, 任琴, 李镇宇, 金幼菊, 陈华君. 虫害马尾松(*Pinus massoniana* Lamb) 邻枝针叶挥发物及其内源茉莉酸甲酯的快速变化. 生态学报, 2008, 28(11): 5331-5337.
- [34] Bertini L, Proietti S, Focaracci F, Sabatini B, Caruso C. Epigenetic control of defense genes following MeJA-induced priming in rice (*O. sativa*). Journal of Plant Physiology, 2018, 228: 166-177.
- [35] Kinoshita T, Seki M. Epigenetic memory for stress response and adaptation in plants. Plant and Cell Physiology, 2014, 55(11): 1859-1863.
- [36] Slaughter A, Daniel X, Flors V, Luna E, Hohn B, Mauch-Mani B. Descendants of primed Arabidopsis plants exhibit resistance to biotic stress. Plant Physiology, 2012, 158(2): 835-843.