

外用不同浓度茉莉酸甲酯诱导的茶树挥发物的种类和时序变化*

孙晓玲^{1,2**} 董文霞³ 蔡晓明^{1,2} 桂连友⁴ 陈宗懋^{1,2**}

(1. 中国农业科学院茶叶研究所, 杭州 310008; 2. 农业部茶树生物学与资源利用重点实验室, 杭州 310008;
3. 云南农业大学, 昆明 650201; 4. 长江大学, 荆州 434023)

摘 要 【目的】明确 MeJA 对茶树挥发物的诱导作用。【方法】采用顶空活体取样法对不同浓度 MeJA 处理后的茶苗挥发物进行抽提, 并利用 GC-MS 对挥发物进行鉴定。【结果】不同剂量 MeJA 显著地影响茶树挥发物的种类组成和释放量, 50 μ L MeJA 处理可显著诱导茶树释放香叶烯、蒎品油烯、罗勒烯等 10 种单萜类化合物, 法呢烯、橙花叔醇和红没药烯等 7 种倍半萜类化合物, 苯甲醇、苯乙腈和吲哚等 5 种氨基酸衍生物, 以及 3 种未知化合物; 而 100 μ L MeJA 处理仅能诱导茶树释放 7 种化合物。不同挥发物对 MeJA 处理的响应时间不同, 但其释放量都具有昼高夜低的趋势。并且, 释放量的大小明显受到光照强度的影响。【结论】外用 MeJA 喷雾处理可诱导茶树挥发物的产生和释放。

关键词 外用, 茉莉酸甲酯, 诱导, 茶树, 挥发物, 时序变化

Variation in tea-plant volatiles induced by exogenous application of different concentrations of methyl jasmonate

SUN Xiao-Ling^{1,2**} DONG Wen-Xia³ CAI Xiao-Ming^{1,2}
GUI Lian-You⁴ CHEN Zong-Mao^{1,2**}

(1. Institute of Tea Research, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Hangzhou 310008, China;
2. Key Laboratory of Tea Biology and Resources Utilization, Ministry of Agriculture, Hangzhou 310008, China;
3. Yunnan Agricultural University, Kunming, 650201 China; 4. Yangtze University, Jingzhou 434023, China)

Abstract [Objectives] To clarify the effect of exogenous application of methyl jasmonate on the emission of volatile chemicals from *Camellia sinensis*. **[Methods]** The headspace sampling method was used to extract volatiles from tea plants *in vivo* that had been treated with different concentrations of methyl jasmonate. A gas chromatograph mass spectrometer (GS-MS) system was then used to identify the volatiles extracted from the tea plants. **[Results]** The results show that the composition and quantity of tea volatiles was affected by the concentration of methyl jasmonate applied to plants. Plants treated with 50 μ L of methyl jasmonate emitted 10 monoterpenoids, including myrcene, terpinolene, ocimene etc; 7 sesquiterpenoids, including farnesene, nerolidol, bisabolene etc; 5 amino acid derivatives, including benzyl alcohol, phenylacetonitrile, and indole; and 3 unknown compounds. However, treatment with 100 μ L of methyl jasmonate only induced the emission of 7 volatiles. Different volatiles were emitted at different times following methyl jasmonate treatment. However, emissions of all volatiles tended to be higher during the day than at night. Moreover, the quantity of volatiles emitted was affected by the intensity of illumination. **[Conclusion]** Exogenous application of methyl jasmonate can induce the production and emission of tea plant volatiles.

Key words exogenous, methyl jasmonate, induce, camelia senesis, volatile, timing variation

* 资助项目 Supported projects :公益性行业(农业)科研专项经费(201403030);国家自然科学基金项目资助(30771449, 31272053);浙江省科技厅公益技术研究农业项目资助(2015C32081)

**通讯作者 Corresponding author, E-mail: xlsun1974@163.com; zmchen@mail.tricaas.com

收稿日期 Received: 2016-04-19, 接受日期 Accepted: 2016-04-30

茉莉酸甲酯 (Methyl jasmonate, MeJA) 是茉莉酸 (JA) 的众多代谢产物之一, 其基本结构是一个环戊烷酮, 具有一定挥发性, 不仅是一种可在植物个体内和个体间传递的重要化学信号物质 (Preston *et al.*, 2001), 也是调节植物生长发育的重要物质之一 (Martínez-Esplá *et al.*, 2014; Liao *et al.*, 2015)。而且, 还可以作为性信息素信号在植食性昆虫种内传递 (Petty *et al.*, 1977; Nishida *et al.*, 1982; Baker *et al.*, 1991)。大量研究结果表明, 外用 MeJA 处理可迅速诱发葡萄 *Vitis vinifera* L.、棉花 *Gossypium hirsutum*、烟草 *Nicotiana attenuata*、黄叶柳 *Iva frutescens* 以及杨树 (*Populus L.*) 等多种被子植物茉莉酸 (JA) 分子含量的积累, 从而启动既包括直接防御又包括间接防御在内的一系列植物防御应答反应 (Farmer and Ryan, 1990; Rodríguez-Saona *et al.*, 2001; Steppuhn *et al.*, 2004; Hampel *et al.*, 2005; Degenhardt and Lincoln, 2006; Birkett *et al.*, 2015)。例如, 外用 MeJA 处理可诱导烟草、茶树 *Camellia sinensis* 等诸多植物胰蛋白酶抑制剂、多酚氧化酶、烟碱等重要抗虫物质的生化活性和基因表达量的显著提高, 继而影响植食性昆虫的生长发育 (Zavala *et al.*, 2004; 孙晓玲等, 2011; Sun *et al.*, 2013), 也可诱导棉花、山桦树 *Betula pubescens* ssp. *czerepanovii* 等释放萜烯类和脂肪酸衍生物, 用以吸引天敌前来捕食 (Rodríguez-Saona *et al.*, 2001; 冯宏祖等, 2012; Mäntylä *et al.*, 2014)。最新的研究结果表明, 在播种前利用茉莉酸甲酯处理番茄种子可以显著提高植株对番茄枯萎病菌 *F. oxysporum* f.sp. *lycopersici* 的抗性 (Król *et al.*, 2015)。业已证明, 外用 MeJA 是提高植物防御反应最常使用且有效的措施之一。

茶树 *Camellia sinensis* (L.) O. Ktze 是多年生常绿木本经济作物, 多生长在暖温带和亚热带地区, 能够引起经济损失的害虫不下 80 种, 常年害虫发生严重。当前, 茶树害虫的防治尚以化学农药为主。大量化学农药的频繁使用, 造成环境污染、农药残留、茶园害虫种群演替, 以及次期性害虫大发生等各种问题。随着消费者对食品安

全意识的逐渐提高, 利用植物诱导抗虫性防治害虫已逐渐成为茶树植保工作者的研究热点 (Xin *et al.*, 2015)。桂连友等 (2004) 的研究结果表明, MeJA 处理后的茶树对茶尺蠖幼虫寄生蜂的引诱作用显著高于对照, 并且田间使用可以增加处理区茶尺蠖幼虫的寄生率。然而, 遗憾的是 MeJA 诱导茶树释放的挥发物种类, 以及时间动态变化迄今尚未得到系统研究。鉴于此, 本研究采用顶空活体取样法抽提对照和 MeJA 处理不同时间后的茶树挥发物, 并利用 GC-MS 结合化学标准品进行结构鉴定, 采用相对面积法计算不同时间点的释放量, 以期解释 MeJA 诱导茶树间接防御反应的现象提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 供试茶苗

品种为龙井 43' 无性系, 2 年生扦插苗, 于 (26 ± 2) °C 温室中培养, 光照 12L: 12D, 相对湿度 60%~70%, 每 4 个月根部施有机肥 1 次。选用长势健康、无病虫害茶苗为实验材料。

1.2 茶苗处理

试验前用自来水仔细冲洗茶苗的正、反面叶片, 并用潮湿的脱脂棉擦拭干净, 进一步确保茶苗完全无病虫害后移放入 (26 ± 2) °C 气候室, 放置于挥发物收集装置内, 3 d 后用于实验。50 μ L 或 100 μ L MeJA 溶于 1 mL 无水乙醇中, 加 50 mmol/L (pH 8.0) Na_2HPO_4 缓冲液稀释至 20 mL, 均匀喷于 1 株茶苗上 (50 μ L 或 100 μ L MeJA/株), 每个浓度处理茶苗 4 盆, 全部处理于上午 8:00 结束, 喷施 MeJA 后的茶苗在通风橱内放置 1 h。分别于 MeJA 处理后 2、4、8、14、24、28、32、38、48、52、56、62 和 72 h 取样。对照茶苗 (4 盆) 喷等量的 Na_2HPO_4 缓冲液, 取样时间同 MeJA 处理茶苗。

1.3 挥发物的收集与鉴定

实验在气候室中进行, 光照和黑暗周期比 12L: 12D, 光照时间从 06:00 至 18:00。整个实验过程中, 室内温度控制为 (26 ± 2) °C。采用顶空

活体取样法对挥发物进行收集, 吸附剂为 Super Q (Alltech, Deerfield, IL, USA), 进出气体的比例为每分钟 1.36/1.04 L, 具体方法详见 Sun 等 (2010)。样品用 500 μL 色谱纯二氯甲烷洗脱, 然后加入 0.05 μg 癸酸乙酯 (Decanoic acid ethyl ester) 作为内标。采用气相色谱质谱联用仪 GCMS-QP2101 (岛津公司, 日本) 鉴定挥发物的成分。无分流进样, 进样量为 1 μL 。色谱柱为 DB-5 (60 m $\times$ 0.25 mm $\times$ 0.25 μm) 石英毛细管柱。柱温起始温度为 45 $^{\circ}\text{C}$, 保持 2 min; 然后 5 $^{\circ}\text{C}/\text{min}$ 升至 210 $^{\circ}\text{C}$, 再 25 $^{\circ}\text{C}/\text{min}$ 升至 260 $^{\circ}\text{C}$, 保持 10 min。载气为氮气, 流速 1 mL/min。质谱采用 EI 电离方式, 70 eV 轰击电压, 扫描频率 2 次/s, 检测器温度为 250 $^{\circ}\text{C}$ 。采用质谱库检索、比对化学标准品的保留时间或根据文献比对相关化合物在 DB-5 色谱柱上的考瓦斯指数进行定性分析, 用内标法进行定量分析。

1.4 数据分析

数据在 Win7 操作系统下采用 Statistica 软件进行分析。不同浓度 MeJA 诱导的同一种挥发物释放量、不同浓度 MeJA 处理诱导的挥发物释放总量的差异分析通过 *t*-test 进行比较。对 50 μL MeJA 诱导茶树挥发物在不同时间点的释放量之间的差异利用单因素方差分析法, 采用 Duncan's 新复极差法对均值进行多重比较。

2 结果与分析

2.1 不同浓度 MeJA 处理 28 h 诱导的茶树挥发物

研究结果表明, 50 μL MeJA 处理可显著诱导茶树释放 25 种挥发物, 已鉴定到化学结构的有 22 种。其中, 包括香叶烯、萜品油烯、罗勒烯等 10 种单萜类化合物, 法呢烯、橙花叔醇和红没药烯等 7 种倍半萜类化合物, 以及苯甲醇、苯乙腈和吲哚等 5 种氨基酸衍生物。100 μL MeJA 处理仅能显著诱导处理苗释放 7 种挥发物, 释放种类显著少于 50 μL MeJA 处理苗, 且 (*E*, *E*)- α -法呢烯的释放量显著低于 50 μL MeJA 处理苗。50 μL MeJA 诱导茶树释放挥发物的总

量是 100 μL 处理苗的 32.33 倍, 但是二者之间不具显著差异。此外, 所检测的 25 种挥发物均没有在未喷施 MeJA 处理的茶树中检出。结果详见图 1 和表 1。

2.2 MeJA 处理诱导挥发物的释放动态

图 2~图 6 为 50 μL MeJA 处理茶树后不同类别挥发物和单株茶苗释放挥发物总量的时间动态变化。从图 2~图 6 中可以看出, 不同挥发物对 MeJA 处理的响应时间不同。MeJA 喷施后 2 h 即可采集到的化合物有 (反, 反)- α -法呢烯 (22)、 β -红没药烯 (23) 和 4,8,12-三甲基-1,3,7,11-十三碳四烯 (4,8,12-trimethyltrideca-1,3,7,11-tetraene, TMTT) (25); 喷施后 4 h 又可采集到的化合物有 (反)- β -罗勒烯 (9)、芳樟醇 (11)、反-4,8-二甲基-1,3,7-壬三烯 ((*E*)-4,8-dimethyl-1,3,7-nonatriene) DMNT 和苯基乙醇 (12+13)、吲哚 (17) 和 (反)-橙花叔醇 (24); 喷施后 8 h 又可采集到的化合物有 β -香叶烯 (5)、苯甲醇 (8) 和 γ -萜品油烯 (10); 喷施后 14 h 又可采集到的化合物有 (顺)- β -罗勒烯 (7) 和 1,3,8-p-雪松烯 (14); 喷施后 24 h 又可采集到的化合物有 α -蒎烯 (4)、对伞花烃 (6)、苯乙腈 (15)、(反)-芳樟醇氧化物 (吡喃) (16)、(反)-石竹烯 (19)、(反)- β -法呢烯 (20)、(顺, 反)- α -法呢烯 (21) 和 3 种未知化合物 (1~3); 而 1-硝基-2-苯基乙烷 (18) 在 MeJA 喷施 28 h 后才能采集到。除了化合物 (反, 反)- α -法呢烯 (22) 和 β -红没药烯 (23) 外, 其余化合物均在处理后 28 h 的释放量显著高于其他取样时间点, 并且具有昼高夜低的趋势。处理后单株茶苗挥发物的释放总量结果显示 (图 6), 挥发物的释放总量在 MeJA 处理 24 h 后具有明显的时间节律, 挥发物在 08:00 开始升高, 至 13:00 达到最大释放量, 然后开始下降, 至 23:00 挥发物的释放量最低, 释放量的大小明显受到光照强度的影响。

3 讨论

茶尺蠖 *Ectropis oblique hypulina* Wehrli、茶小绿叶蝉 *Empoasca vitis* Gothe 和茶丽纹象甲

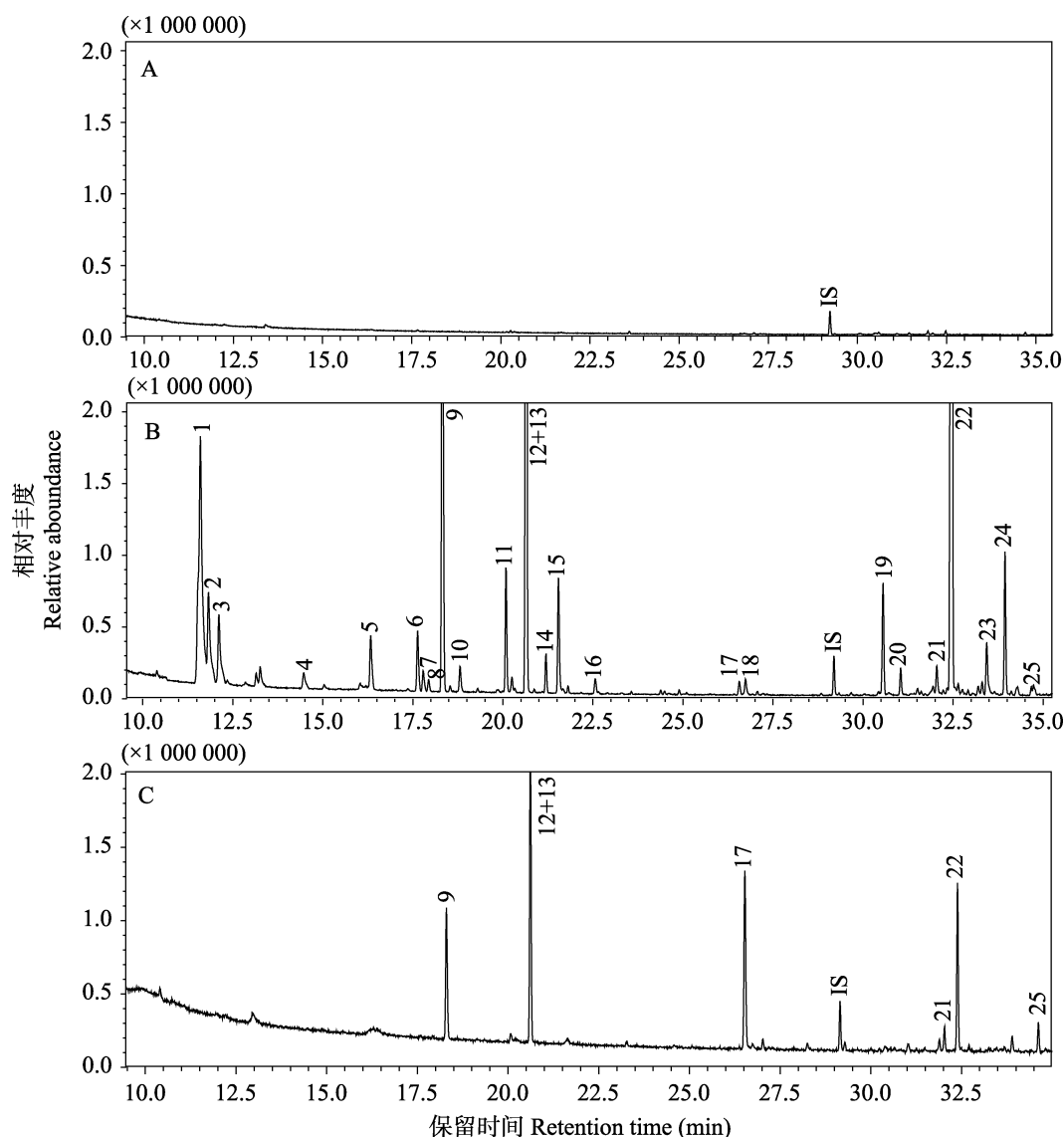


图 1 不同浓度 MeJA 处理 28 h 诱导茶树释放的的简明气象色谱图

Fig. 1 Typical chromatograms of volatile compounds emitted from control tea plant and different concentration MeJA treated tea plants

A. 对照；B. 50 μL MeJA 处理苗；C. 100 μL MeJA 处理苗。

色谱峰上的数字为各化合物，同表 1，图 2~图 5 同。

A. Control tea plant; B. 50 μL MeJA treated tea plant; C. 100 μL MeJA treated tea plant. Number on the peak refers to the serial number of each compound corresponding to the number in Table 1. The same as Fig. 2-Fig. 5.

Mylocerinus aurolineatus Voss 等害虫为害茶树以后，可诱导茶树释放大量的挥发性有机化合物，这些化合物既包括萜烯类化合物，也包括氨基酸和脂肪酸衍生物 (Sun *et al.*, 2010, 2014; Cai *et al.*, 2014)。Hare (2007) 的研究结果表明，MeJA 处理诱导 *Datura wrightii* 释放的挥发物组成相与马铃薯甲虫 *Lema daturaphila* 为害所诱导的相似，但是 MeJA 对顺-3-己烯醇和罗勒烯等 4 种物

质的诱导强度显著低于害虫为害。本研究的结果显示，50 μL MeJA 处理可显著诱导茶树释放 10 种单萜类化合物、7 种倍半萜类化合物、5 种氨基酸衍生物，以及 3 种未知化合物。除 α -蒎烯以外，其余化合物均能被害虫取食所诱导。但是，在 MeJA 诱导的挥发物中却没有发现顺-3-己烯醇、顺-3-己烯醛、顺-3-己烯醋酸酯等可被害虫为害或机械损伤诱导的脂肪酸绿叶挥发物。究其

表 1 不同浓度 MeJA 处理 28 h 诱导茶树释放的挥发物
Table 1 Volatile compounds from tea plants in response to exogenous methyl jasmonate (MeJA) in different concentrations 28 h after treatment

序号 No	化合物名称 Name of the compound	保留时间 Retention time (min)	相对释放量 (%) Relative release amounts (%)		
			平均值±标准误 Mean ± SE		
			健康苗 Control tea plant	50 μ L MeJA 处理苗 50 μ L MeJA treated tea plant	100 μ L MeJA 处理苗 100 μ L MeJA treated tea plant
1	?-1	11.60	ND	46.01±30.28	ND
2	?-2	11.83	ND	14.63±10.48	ND
3	?-3	12.11	ND	6.89±4.45	ND
4	α -pinene ^a	14.47	ND	1.57±0.73	ND
5	β -myrcene ^a	16.33	ND	4.31±2.11	ND
6	Para-cymene ^a	17.63	ND	3.56±1.44	ND
7	(<i>z</i>)- β -ocimene ^a	17.79	ND	1.49±0.67	ND
8	Benzyl alcohol ^a	17.94	ND	0.56±0.34	ND
9	(<i>E</i>)- β -ocimene ^a	18.32	ND	35.00±18.51	1.33±0.88
10	γ -terpinene ^a	18.81	ND	1.35±0.58	ND
11	Linalool ^a	20.09	ND	9.20±6.41	ND
12+13	DMNT+phenylethylalcohol ^a	20.64	ND	75.35±50.57	3.81±1.54
14	1,3,8-p-menthatriene ^a	21.20	ND	1.88±1.21	ND
15	Benzyl nitrile ^a	21.54	ND	15.24±10.35	ND
16	(<i>E</i>)-linalool oxide (pyranoid) ^a	22.56	ND	1.03±0.64	ND
17	Indole ^a	26.56	ND	1.71±1.36	2.38±1.10
18	Phenyl ethane(1-nitro-2-) ^b	26.74	ND	1.14±0.82	ND
19	(<i>E</i>)-caryophyllene ^a	30.56	ND	12.53±9.12	ND
20	(<i>E</i>)- β -farnesene ^a	31.04	ND	1.30±0.79	ND
21	(<i>Z,E</i>)- α -farnesene ^c	32.05	ND	1.67±1.09	0.22±0.12
22	(<i>E,E</i>)- α -farnesene ^a	32.46	ND	76.15±24.94	1.75±0.91*
23	β -bisabolene ^a	33.43	ND	0.91±0.13	ND
24	(<i>E</i>)-nerolidol ^a	33.94	ND	6.21±4.10	ND
25	TMTT ^a	34.667	ND	0.40±0.21	0.41±0.09
全种类相对释放量 Relative release amounts of total species				303.25±140.41	10.9±3.95

?表示未知; a, 物质鉴定是通过比对标准品的质谱图与保留时间; b, 物质鉴定是通过比对标准品的质谱图与考瓦斯指数 (Adams, 2004); c, 物质鉴定是通过比对质谱图; ND, 未检出; 表中数据为平均数 ± 标准误; *表示不同 MeJA 浓度处理之间物质的释放量存在显著性差异 ($P < 0.05$, *t*-test)。

? : Unknown; a: As determined by fragmentation pattern (mass spectrometry) and retention time of authentic standards; b: As determined by fragmentation pattern (mass spectrometry) and Kovats indices (Adams, 2004); c: As determined by fragmentation pattern (mass spectrometry) from the library of NIST. ND: Not detected. Data are mean ± SE; * indicates significant difference at 0.05 level between tea plants treated by MeJA in different concentrations by *t*-test.

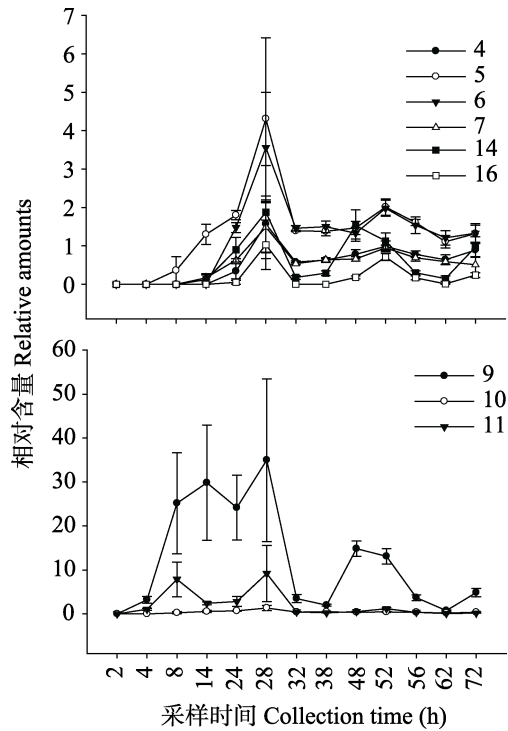


图2 9种单萜类化合物的释放动态

Fig. 2 Emission dynamics of 9 monoterpenoids

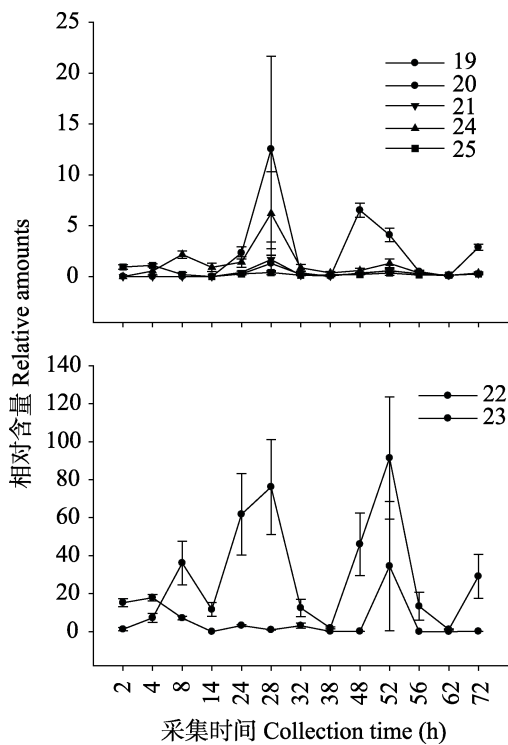
数据为平均值 $\pm$ 标准误。下图同。Data came from mean $\pm$ SE. The same below.

图3 7种倍半萜类化合物的释放动态

Fig. 3 Emission dynamics of 7 sesquiterpenoids

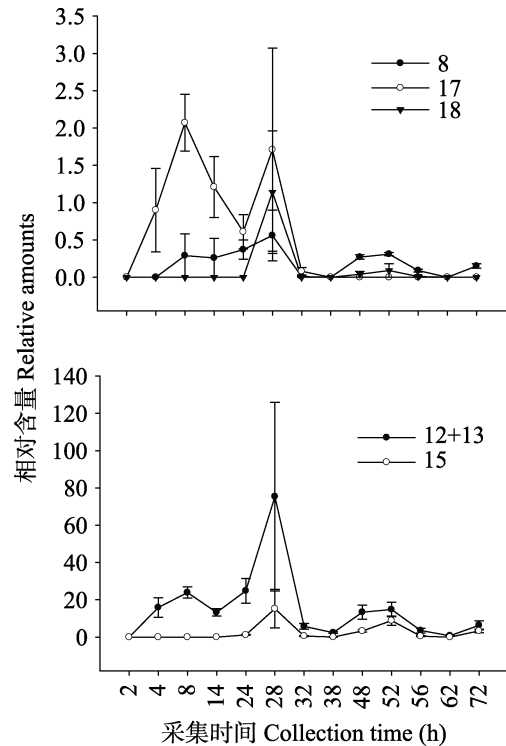


图4 5种氨基酸衍生物的释放动态

Fig. 4 Emission dynamics of 5 amino acid derivatives

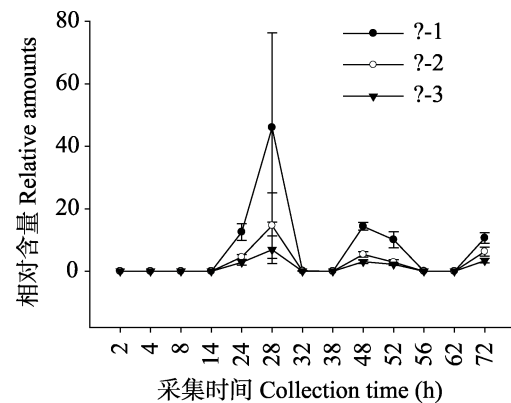


图5 3种未知化合物的释放动态

Fig. 5 Emission dynamics of 3 unknown chemicals

原因,绿叶挥发物是储存在植物叶片中的一类物质,当受到外界胁迫造成叶片机械损伤时即可迅速释放,然而喷施 MeJA 未对叶片造成损伤,故在挥发物中未能检测到此类物质。这一现象也说明 MeJA 可诱导茶树产生与害虫为害相似的挥发物组成相,但是却存在一定区别。100 μ L MeJA 处理仅能诱导茶树释放 7 种化合物,挥发物的释放种类和释放总量均显著少于 50 μ L MeJA 处理苗,这一现象说明 MeJA 的喷施剂量显著影响茶树挥发物的种类组成和释放量,但是 MeJA 诱导

茶树挥发物的浓度阈值还有待进一步研究。

挥发物的合成受植物体内多种生物合成途径调控。例如,法呢烯和橙花叔醇等倍半萜类化合物的合成受甲羟戊酸途径调控、香叶烯和罗勒烯等单萜类化合物的合成受异戊烯焦磷酸途径调控、吲哚和苯乙腈等氨基酸衍生物的合成受莽草酸途径控制等等(Paré and Tumlinson, 1996)。我们的研究结果显示 MeJA 处理可以诱导茶树释放单萜类、倍半萜类和氨基酸衍生物,由此可推测喷施 MeJA 至少可激活茶树体内上

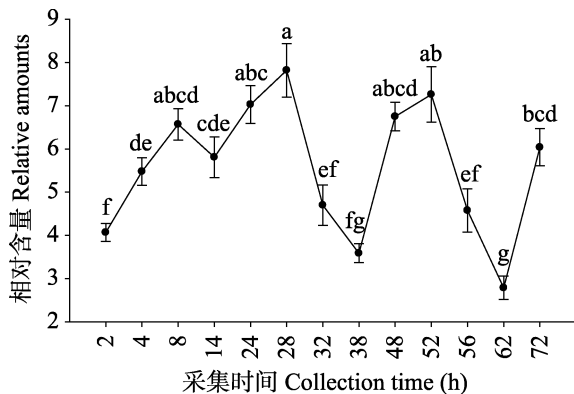


图 6 处理苗挥发物总释放量的时间动态

Fig. 6 Emission dynamics of total volatiles from treated tea plant

数据为平均值±标准误,字母相同表示同一物质在不同时间点差异不显著($P > 0.05$, Duncan's 新复极差法)。

Data are mean±SE, the same letters between different collection time indicate no significant difference at 0.05 level by Duncan's multiple range test.

述 3 条可调控挥发物生成的生物合成途径。相似研究结果在其他植物中也有报道,例如,MeJA 喷施可上调德国洋甘菊 *Matricaria recutita* 编码(反)- β -法呢烯基因的表达,并显著上调(反)- β -法呢烯的释放(Su *et al.*, 2015); MeJA 处理可诱导激活棉花 Deltapine 5415 脂氧合酶和莽草酸等 5 条挥发物合成途径,并释放法呢烯、DMNT、和 TMTT 等挥发物,但是不能诱导石竹烯和蒎烯等存储萜烯类化合物(Rodriguez-Saona, 2001)。

越来越多的研究结果揭示 MeJA 具有重要诱抗功能,能诱导植物积累一系列具有抗虫功能的次生代谢物(Rodriguez-Saona *et al.*, 2001; Degenhardt and Lincoln, 2006; Birkett *et al.*, 2015)。我们

前期的研究结果表明,MeJA 可提高茶树中具有抗虫功能的多酚氧化酶的活性水平,对茶尺蠖幼虫的生长发育具有负调控功能(孙晓玲等, 2011; Yang *et al.*, 2013),并且,田间喷施 MeJA 可以增加处理区寄生蜂对茶尺蠖幼虫的寄生率(桂连友等, 2004)。本研究的结果表明,MeJA 诱导茶树释放的挥发物具有昼高夜低的节律,而害虫天敌的活跃时间也与挥发物的节律变化相一致,进一步说明其诱导出的 25 种挥发物可能对天敌的引诱具有重要作用。这些现象说明 MeJA 可诱导茶树的直接和间接防御反应,有可能作为茶树的诱导抗虫剂在茶树害虫的无公害治理中应用。

参考文献 (References)

- Adams RT, 2004. Identification of Essential Oil Components by Gas Chromatography/Quadrupole Mass Spectroscopy. USA: Allured Publishing Corporation. 87.
- Baker TC, Nishida R, Roelofs WL, 1991. Close-range attraction of female oriental fruit moths to herbal scent of male hairpencils. *Science*, 214 (4527): 1359–1361.
- Birkett MA, Campbell, CAM, Chamberlain K, Guerrieri E, Hick AJ, Martin JL, Matthes M, Napier JA, Pettersson J, Pickett JA, Poppy GM, Pow EM, Chen Z, Chen X, Yan HW, Li WW, Li Y, Cai R, Xiang Y, 2015. The lipoxygenase gene family in poplar: Identification, classification, and expression in response to MeJA treatment. *PLoS ONE*, 10(4): e0125526.
- Cai XM, Sun XL, Dong WX, Wang GC, Chen ZM, 2014. Herbivore species, infestation time, and herbivore density affect induced volatiles in tea plants. *Chemoecology*, 24(1): 1–14.
- Degenhardt DC, Lincoln DE, 2006. Volatile emissions from an odorous plant in response to herbivory and methyl jasmonate exposure. *J. Chem. Ecol.*, 32(4): 725–743.
- Farmer EE, Ryan CA, 1990. Interplant communication: airborne methyl jasmonate induces synthesis of proteinase inhibitors in plant leaves. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 87(19): 7713–7716.
- Feng HZ, Yao YS, Wang L, 2012. Effects of exogenous methyl jasmonate and insect injury-induced cotton plants on selection behaviors of *Aphis gossypii* and its natural enemies. *Chinese Journal of Ecology*, 31(10): 2555–2560. [冯宏祖, 姚永生, 王兰. 茉莉酸甲酯和虫害诱导棉花对棉蚜及其天敌选择行为的影响. 生态学报, 31(10): 2555–2560.]
- Gui LY, Chen ZM, Liu SS, 2004. Effect of exogenous methyl jasmonate-induced tea volatiles on host-selection behavior of insects. *Journal of Tea Science*, 24(3): 166–171. [桂连友, 陈宗

- 懋, 刘树生. 2004. 外源茉莉酸甲酯诱导茶树挥发物对昆虫寄生选择行为的影响. 茶叶科学, 24(3): 166–171.]
- Hampel D, Mosandl A, Wust M, 2005. Induction of de novo volatile terpene biosynthesis via cytosolic and plastidial pathways by methyl jasmonate in foliage of *Vitis vinifera* L. *J. Agric. Food Chem.*, 53(7): 2652–2657.
- Hare JD, 2007. Variation in herbivore and methyl jasmonate-induced volatiles among genetic lines of *Datura wrightii*. *J. Chem. Ecol.*, 33(11): 2028–2043.
- Król P, Igielski R, Pollmann S, Kępczyńska E, 2015. Priming of seeds with methyl jasmonate induced resistance to hemi-biotroph *Fusarium oxysporum* f.sp. *lycopersici* in tomato via 12-oxo-phytodienoic acid, salicylic acid, and flavonol accumulation. *J. Plant Physiol.*, 179: 122–132.
- Liao YC, Xu YH, Zhang Z, Wei JH, 2015. Molecular cloning and sequence analysis of lipoxygenase (AsLOX1) gene in *Aquilaria sinensis* (Lour.) Gilg and its expression responding to MeJA and crush wounding treatment. *Plant Gene*, 2 (323): 10–16.
- Mäntylä E, Blande JD, Klemola T, 2014. Does application of methyl jasmonate to birch mimic herbivory and attract insectivorous birds in nature? *Arthropod-Plant Interactions*, 8 (2): 143–153.
- Martínez-Esplá A, Zapata PJ, Castillo S, Guillén F, Martínez-Romero D, Valero D, Serrano M, 2014. Preharvest application of methyl jasmonate (MeJA) in two plumcultivars. 1. Improvement of fruit growth and quality attributes at harvest. *Postharvest Biol. Tec.*, 98(3): 98–105.
- Nishida R, Baker TC, Roelofs WL, 1982. Hairpencil pheromone components of male oriental fruit moths, *Grapholitha molesta*. *J. Chem. Ecol.*, 8 (6): 947–959.
- Paré PW, Tumlinson JH, 1996. Plant volatile signals in response to herbivore feeding. *Fla. Entomol.*, 79 (2): 93–103.
- Petty RL, Boppré M, Schneider D, Meinwald J, 1977. Identification and localization of volatile hairpencil components in male *Amauris ochlea* butterflies (Danaidae). *Experientia*, 33 (10): 1324–1326.
- Preston CA, Laue G, Baldwin IT, 2001. Methyl jasmonate is blowing in the wind, but can it act as a plant–plant airborne signal? *Biochem. Syst. Ecol.*, 29 (10): 1007–1023.
- Pye BJ, Smart LE, Wadhams GH, Wadhams LJ, Woodcock CM, 2000. New roles for cis-jasmone as an insect semiochemical and in plant defense. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 97: 9329–9334.
- Rodriguez-Saona C, Crafts-Brander SJ, Pare PW, Henneberry TJ, 2001. Exogenous methyl jasmonate induces volatile emissions in cotton plants. *J. Chem. Ecol.*, 27 (4): 679–695.
- Steppuhn A, Gase K, Krock B, Halitschke R, Baldwin IT, 2004. Nicotine's defensive function in nature. *PLoS Biol.*, 2 (8): E217
- Sun XL, Wang GC, Cai XM, Jin S, Gao Y, Chen ZM, 2010. The tea weevil, *Myloccerinus aurolineatus*, is attracted to volatiles induced by conspecifics. *J. Chem. Ecol.*, 36 (4): 388–395.
- Su SS, Liu XY, Pan GF, Hou XJ, Zhang HM, Yuan Y, 2015. In vitro characterization of a (E)- β -farnesene synthase from *Matricaria recutita* L. and its up-regulation by methyl jasmonate. *Gene*, 571 (1): 58–64.
- Sun XL, Cai XY, Ma CL, Wang GC, Chen ZM, 2011. Kinetics of polyphenol oxidase activity in tea leaves induced by exogenous application of MeJA and mechanical damage. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 31(9): 1805–1810. [孙晓玲, 蔡晓明, 马春雷, 王国昌, 陈宗懋. 2011. 茉莉酸甲酯和机械损伤对茶树叶片多酚氧化酶时序表达的影响. 西北植物学报, 31(9): 1805–1810.]
- Yang ZW, Duan XN, Jin S, Chen ZM, Ren BZ, Sun XL, 2013. Regurgitant derived from the tea geometrid *Ectropis obliqua* suppresses wound-induced polyphenol oxidases activity in tea plants. *J. Chem. Ecol.*, 39 (6): 744–751.
- Xin ZJ, Li XW, Li JC, Chen ZM, Sun XL, 2015. Application of chemical elicitor (Z)-3-hexenol enhances direct and indirect plant defenses against tea geometrid *Ectropis obliqua*. *BioControl*, 61(1): 1–12.
- Zavala JA, Patankar AG, Gase K, Hui D, Baldwin IT, 2004. Manipulation of endogenous trypsin proteinase inhibitor production in *Nicotiana attenuata* demonstrates their function as antiherbivore defenses. *Plant Physiol.*, 134 (3): 1181–1190.