

植物和刺吸式口器昆虫的诱导防御 与反防御研究进展^{*}

刘 勇^{1,2**} 孙玉诚² 王国红^{1***}

(1. 福建师范大学生命科学学院 发育与神经生物学重点实验室 福州 350108;

2. 中国科学院动物研究所 农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室 北京 100101)

摘 要 刺吸式口器昆虫在长期的进化过程中形成特殊的口针结构,用于专门吸食植物韧皮部筛管细胞的汁液成分。以蚜虫为例,它们在取食过程中分泌的胶状唾液和水状唾液将有效的降低植物防御反应,其中水状唾液包含的大量酶类不仅可以帮助蚜虫穿刺植物韧皮部,刺探到筛管细胞,同时也是植物感受蚜虫为害的激发因子,诱导出植物防御反应和相关抗性基因的表达。一般来说,蚜虫通常诱导植物水杨酸(SA)防御途径,但也有证据表明茉莉酸/乙烯(JA/ET)途径也参与了蚜虫诱导植物的防御反应过程,而蚜虫会采取反防御策略避开并适应植物的诱导抗性,使植物 forisome 蛋白失活,进而持续的在取食位点吸食汁液。由此可见,刺吸式口器昆虫的唾液分泌物将在昆虫与寄主植物互作关系中发挥重要作用。

关键词 刺吸式口器昆虫,协同进化,蚜虫,唾液成分,诱导防御

The induced defense and anti-defense between host plant and phloem sucker insect

LIU Yong^{1,2**} SUN Yu-Cheng² WANG Guo-Hong^{1***}

(1. Key Laboratory of Developmental Biology and Neurobiology, College of Life Sciences,

Fujian Normal University, Fuzhou 350108, China; 2. State Key Laboratory of Integrated Management of

Pest and Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Science, Beijing 100101, China)

Abstract In the course of long term co-evolution with their host plants, phloem-sucking insects have evolved a special stylet that facilitates feeding on phloem sap. Using aphids as an example, we investigated the feeding mechanisms used by phloem-sucking insects. Aphids secrete both viscous and watery saliva to reduce the resistance of their host plants during the feeding process. The watery saliva contains a complex mixture of enzymes that not only make it easier for the aphid to penetrate the phloem but which also appear to trigger the plant's chemical defense mechanisms. Generally, aphids activate the plant's defenses via the salicylic acid signaling pathway. However, previous research demonstrates that the jasmonic acid and ethylene signaling pathways are also involved in plant defenses against aphids. Aphids have evolved a variety of adaptations to counter plant defenses. For example, aphid feeding activity renders plant forisome protein inactive, thereby allowing aphids to continue feeding on their host plants. Our observations suggest that components of the saliva of phloem-sucking insects are likely to play an important role in the interaction between herbivorous insects and their host-plants.

Key words piercing-sucking insects, co-evolution, aphid, salivary components, induced plant defense

植物和植食性昆虫协同进化已有数百万年。
植物除了依靠自身茎和叶片上的毛、刺等组成的

第一道物理屏障外,更主要依赖于一系列信号传
导,基因调控的化学防御,通过释放挥发物和分泌

* 资助项目:国家重点基础研究发展计划(2010CB126200)。

** E-mail: liuy6ly@yahoo.com.cn

*** 通讯作者, E-mail: guohongw@fjnu.edu.cn

收稿日期:2011-03-08,接受日期:2011-06-16

蛋白来防御植食性昆虫的取食危害。而植食性昆虫,则会主动适应植物建立起来的防御系统,例如对植物防御蛋白酶抑制剂(*proteinase inhibitors*, PI) 的适应。这种植物-植食性昆虫之间的化学“军备竞赛”使植物获得了防御昆虫的能力,产生了一系列防御植食性昆虫的基因(*Schoonhoven et al.*, 2005)。同时植物在适应昆虫危害过程中,也激活了昆虫自身的遗传变异(*Schittko et al.*, 2001),昆虫分化出不同类型的口器,取食不同类型的植物,在昆虫取食过程中也会激发出植物不同途径的诱导抗性通路。

植物在与昆虫长期抗争中,进化出一系列可精密调控的诱导抗性机制,根据昆虫口器和取食特征,植物可“识别”出不同类型的昆虫。其中咀嚼式口器昆虫与植物的相互作用关系研究最早,研究最多,例如烟草天蛾 *Manduca sexta* 幼虫唾液中的脂肪酸-氨基酸轭合物(*fatty acid - amino acid conjugates*, FACs(*Halitschke et al.*, 2001))、草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* 幼虫取食寄主植物时破坏的植物叶绿体 ATP 合成酶均可以诱导植物防御系统(*Schmelz et al.*, 2006, 2007)。由于咀嚼式口器昆虫对植物创伤较大,在取食植物时会产生特异性的昆虫激发子(*volicitin*) N-(17-羟基亚麻酰基)-L-谷氨酰胺 [N-17(17-hydroxylinolenoyl)-L-glutamine], 这种激发子可以诱导植物挥发性化合物的释放(*Turlings et al.*, 2000)。同时咀嚼式昆虫可以激发植物茉莉酸(*jasmonic*, JA) 防御途径,植物 JA 途径的诱导又会提高 *volicitin* 和植物浆膜蛋白的结合能力(*Truitt et al.*, 2004),并且诱导下游 PI、细胞色素 P450 基因等的表达。早期研究表明植物叶片在遭受虫害后会表达更多的 PI(*Green and Ryan*, 1972),而 PI 的多少则标志着植物抗性反应的强弱。

与此不同,刺吸式口器昆虫如蚜虫、粉虱、飞虱和叶蝉等,通过吸食植物韧皮部或木质部茎液,造成植物系统伤害。同时传播植物病毒造成植物组织坏死,从而危害着整个世界的农业系统。韧皮部是将光合产物以及有机酸等转运至花、果、茎及根部的输导组织,同时可以分泌和运输植物激素等分子信号(*Baker*, 2000)、RNAs(*Jorgensen*, 2002)、大分子物质如蛋白等,在伤反应、植物和昆虫之间的诱导防御和反防御过程中起着重要的作用(*Kehr*, 2006)。以桃蚜 *Myzus persicae* 为代表的

刺吸式口器昆虫,其主要危害十字花科植物,取食植物时将口针刺入植物组织表皮细胞和薄壁细胞间,插入筛管内,口针分泌出胶状唾液(*gel saliva*, GS) 和水状唾液(*watery saliva*, WS) 保护口针并且防止植物组织愈合,从而可以长时间不断地取食植物韧皮部汁液(*Tjallingii*, 2006)。由于刺吸式口器昆虫取食对植物的创伤较小,植物将采取完全不同于咀嚼式口器昆虫的防御手段响应刺吸式口器昆虫的危害。

本文总结了植物对刺吸式口器昆虫的诱导防御途径,包括防御信号分子的积累、传导途径以及下游相关防御基因的表达,同时,系统综述了刺吸式口器昆虫反防御措施和唾液主要成分在取食和抑制植物防御过程中的作用以及蚜虫的反防御措施。

1 刺吸式昆虫的取食特征

刺吸式口器昆虫具有特殊的口针结构,在取食植物韧皮部茎液的过程中需要克服植物的物理障碍和相关诱导防御系统。蚜虫在取食植物时,首先在叶片表面分泌出一滴胶状唾液,而后将口针刺通过细胞间隙刺透植物表皮,沿着纤维素次生细胞壁向植物筛管刺去(*Tjallingii*, 2006)。并且蚜虫口针的每一次刺探持续时间很短,只有 5~10 s(*Tjallingii and Hogen Esch*, 1993),只会造成植物筛管细胞轻微的伤害,甚至没有一点反应,而且在这一次次的刺探过程中,蚜虫不断分泌着唾液,保护口针探寻植物合适的取食位点(*Martin et al.*, 1997),一旦找到合适的取食位点,蚜虫则可以连续取食几个小时甚至几天(*Tjallingii*, 1995)。

蚜虫具有 2 个唾液腺,较大的是由神经系统控制含有 8 个分泌细胞的主唾液腺,另一个较小的是副唾液腺,2 个唾液腺分泌出唾液后会在唾液导管内聚集在一起,但 2 个唾液腺并没有因为主副腺体的区别而淡化副唾液腺的功能。例如 *Gray* 和 *Gildow*(2003) 综述报道蚜虫传播的病毒就是通过副唾液腺从血淋巴传到唾液导管最终传染给植物。刺吸式口器昆虫分泌的唾液包括 2 种类型,胶状唾液 GS 和水状唾液 WS,其中 GS 分泌出后很快形成口针鞘,润滑并保护口针,在定位取食植物过程中起到关键性作用(*Cohen et al.*, 1998); WS 中含有的各种酶类可以帮助口针穿刺植物细胞,

消化营养物质,并且可以防止植物茎液因口针的穿刺造成的营养物质浪费,刺吸式昆虫 WS 中的酶类在取食过程中连接着植物和昆虫之间的诱导防御和反防御(Miles, 1999)。

2 刺吸式口器昆虫唾液的主要酶类及作用

2.1 蚜虫唾液的主要酶类

自从 Miles(1965)曾利用 Parafilm 膜夹营养液的方法成功提取了麦二叉蚜 *Schizaphis graminum* 的唾液后,关于蚜虫唾液中蛋白酶的研究便没有停止过。Harmel 等(2008)利用蛋白组学技术鉴定并研究了桃蚜唾液分泌物蛋白的相关功能,发现桃蚜唾液中有葡萄糖脱氢酶(glucose dehydrogenase, GLD)、葡萄糖氧化酶(glucose oxidase, GOX)、NADH 脱氢酶(NADH dehydrogenase)、 α -糖苷酶(α -glucosidase)和 α -淀粉酶(α -amylase)。Carolan 等(2009)从豌豆蚜 *Acyrtosiphon pisum* 唾液中分离出 9 种蛋白,通过 EST 和基因组比对,确认了包括 2 种金属蛋白酶(M1、M2 metalloprotease)以及 GMC(glucose-methanol-choline)氧化还原酶在内的 4 种蛋白;另外 5 种未被描述的蛋白中,有一个富含丝氨酸、酪氨酸和半胱氨酸的由 1 161 个氨基酸组成的蛋白(ACYPI009881),并推测这个蛋白和豌豆蚜持续取食植物汁液的能力有关。郭光喜等(2006)同样利用 Parafilm 膜夹营养液的方法收集麦长管蚜 *Macrosiphum avenae* 3 龄若蚜唾液,并鉴定出果胶酶、多酚氧化酶和纤维素酶。

2.2 刺吸式口器昆虫唾液酶的作用

葡萄糖脱氢酶 GLD 在昆虫中的主要作用是免疫功能,在昆虫细胞受到抗原或是真菌感染时,GLD 便被激活从而起到免疫作用(Cox-Foster and Stehr, 1994)。葡萄糖氧化酶 GOX 最初在意蜂 *Apis mellifera* 咽下腺中分离出来(Ohashi *et al.*, 1999),主要作用是催化 D-葡萄糖生成 D-葡萄糖酸和过氧化氢,而过氧化氢可以抑制脂氧合酶 Lox 的活性,Lox 又是茉莉酸 JA 合成的重要限速酶(Sporn and Peters-Golden, 1998),所以 GOX 可以有效的抑制 JA 途径。蚜虫在危害植株时引起伤反应,反而会抑制相关防御基因的表达,至于其中的分子机制,还未研究清楚(Zhu-Salzman *et al.*, 2005),但是作者可以推断出葡萄糖氧化酶 GOX

在蚜虫抑制 JA 途径过程中起到了一定作用。NADH 脱氢酶主要参与线粒体合成 ATP 的过程。 α -糖苷酶和 α -淀粉酶主要作用是帮助刺吸式口器昆虫对食物进行体外消化,在刺吸式口器蚜类唾液中也发现了淀粉酶(Kazzazi *et al.*, 2005)。蚜虫中其他的一些重要酶类如在桃蚜中最早发现的果胶酶,不仅可以帮助蚜虫在植物韧皮部刺探时寻找合适的位点(Dreyer and Dampbell, 1987),也可以在刺穿韧皮部时降解细胞壁,但同时果胶酶降解的果胶片段,也可以诱导植物防御系统的表达(Merijn *et al.*, 2004)。另一种重要的酶多酚氧化酶,最早也是在蚜虫唾液中发现(Miles and Oertel, 1993),刺吸式口器昆虫在刺探植物韧皮部的过程中会造成取食位点多酚的生产,尤其是儿茶酚的积累,多酚氧化酶的作用则是降低多酚对蚜虫的毒害作用,催化多酚生产苯醌(o-quinones)(Miles, 1999)。Funk(2001)在 B 型烟粉虱 *Bemisia tabaci* type B 的主副唾液腺中发现了碱性磷酸酶,而碱性磷酸酶在酚虱中的作用却没有定论。

3 植物对蚜虫取食危害的识别机制

刺吸式口器昆虫因其特殊的取食方式,对植物韧皮部造成微小的伤口,持续不断的吸食汁液,这就造成了植物对刺吸式口器昆虫危害时特殊的识别机制,不同于识别特异性的咀嚼式口器昆虫激发子 volicitin。Thompson 和 Goggin(2006)通过对韧皮部取食昆虫(phloem-feeding insects)转录组和防御基因的功能分析,发现刺吸式口器昆虫取食植物时会引起韧皮部植物细胞壁的改变,降低植物光合作用,改变源-库比率以及植物次生代谢物的生成。植物启动一些相关抗性基因(resistance gene, R gene)来对抗刺吸式口器昆虫的危害,同时植物在受伤位点导致氧暴发反应(reactive oxygen species, ROS),导致取食点 PI 蛋白的积累和伤反应发生(Park *et al.*, 2005),并迅速产生抗菌相关物质例如病程相关蛋白(pathogenesis-related, PR)(Kaloshian, 2004)。植物启动抗性基因的表达和韧皮部被取食有直接的关系,说明韧皮部的封闭系统在遭受虫害后直接会导致 R 基因的表达。另外刺吸式口器唾液中的一些脂类、糖类及大量的如氧化酶、水解酶和磷酸酶类等同样是诱导植物产生抗性的相关激发子,

而且这些酶水解细胞壁的碎片也可以诱导植物的抗性反应 (Miles, 1999; Tjallingii, 2006)。

4 植物对蚜虫采取的防御机制

植物和昆虫在长期的协同进化中形成了多种防御机制,在健康状况下,植物以组成型防御为主,而当植物受到昆虫危害时又会形成诱导性防御,这种植物在不同环境和应对不同植食性昆虫演化的不同防御策略错综复杂(姜永根和程家安, 1997)。通常植物以水杨酸(SA)、茉莉酸(JA)和乙烯(EJ) 3 个信号物质介导植物防御反应途径,三者虽然介导不同的信号途径,但同时三者之间又表现出协同或拮抗作用(Winz and Baldwin, 2001)。

一般认为,蚜虫危害主要诱导 SA 途径,可是近年来的研究,JA 和 ET 通路的防御蛋白也参与了植物对昆虫的抗性反应。例如 Voelckel 等(2004)研究发现烟蚜在危害烟草时同样诱导了 JA 防御途径,麦二叉蚜取食小麦时也激活了 JA 相关基因的表达(Boyko *et al.*, 2006)。Zhou 等(2009)克隆了一个水稻茉莉酸途径 JA 合成过程中的关键酶基因 *OsHI-LOX*,其在水稻防御害虫过程中发挥重要作用。

4.1 刺吸式口器昆虫介导的 SA 防御机制

水杨酸 SA 和水杨酸甲酯(methyl salicylate, MeSA)是一种内源酚类物质,作为诱发植物产生过敏反应(hypersensitive reaction, HR)和系统获得性抗性(systemic acquired resistance, SAR)的关键信号分子之一,虽然其含量较低,但在植物的抗病过程中发挥着重要作用。SA 经莽草酸途径,由莽草酸生成苯丙氨酸,苯丙氨酸在苯丙氨酸转氨酶作用下生成反式肉桂酸,反式肉桂酸侧链经 β 氧化或邻羟基化转变形成 SA(李德红和潘瑞炽, 1995)。SA 在水杨酸羧基转甲基酶(salicylic acid carboxyl methyltransferase, SAMT)作用下生成水杨酸甲酯。MeSA 同样在植物诱导防御过程中参与调控植物抗病基因的表达(De Boer and Dicke, 2004)。刺吸式口器蚜虫在取食植物后,会诱导植物 SA 通路相关基因的上调,增加植物抗性,特别是病程相关蛋白基因的上调,而 JA 通路相关基因只有少数被激活(Reymond *et al.*, 2000; De Vos *et al.*, 2005; Park *et al.*, 2005)。Kempema 等

(2007)通过研究银叶粉虱危害拟南芥(*Arabidopsis*)后发现拟南芥 700 个基因上调,556 个基因下调。在使用拟南芥野生型和突变体 *pad4* 同时研究蚜虫和银叶粉虱后,发现二者虽都为刺吸式口器,但诱导的防御途径不同,银叶粉虱表现出病原菌防御的类似途径。Zhu-Salzman 等(2004)通过芯片技术分析高粱蚜和高粱互作,发现高粱在被高粱蚜取食后产生大量的水杨酸调控基因,而茉莉酸通路的基因只有少量被激活,因而可以认为,蚜虫在取食寄主植物诱导植物抗性反应途径和真菌具有一定的相似过程,植物误将韧皮部取食的昆虫认为是病原真菌(Walling, 2000)。

4.2 刺吸式口器昆虫介导的 JA/ET 防御途径

茉莉酸 JA 及茉莉酸甲酯(methyl jasmonate, MeJA)是一类脂肪酸的衍生物,JA 由亚麻酸(linolenic acid)在脂氧合酶(lipoxygenase, Lox)、丙二烯氧化合成酶(allene oxide synthase, AOS)和丙二烯氧化环化酶(allene oxide cyclase, AOC)作用下生成的 12-氧-植物二烯酸(12-OPDA),后者经 12-氧-植物二烯酸还原酶(OPR) 3 次氧化作用生成茉莉酸,而 JA 在茉莉酸羧基甲基转移酶(JMT)的作用下又可生成挥发性化合物 MeJA。JA 除了参与调节植物生长发育外,又作为启动创伤诱导、渗透胁迫等的重要内源信号分子,不仅使植物对昆虫的取食、病原体的侵染产生诱导防御,而且对紫外线辐射、臭氧等其它环境的胁迫也同样产生防御反应。乙烯(ethylene, ET)是植物体内的一种气态激素,与植物的生长发育过程中许多生理效应有关。ET 的合成是由 S-蛋氨酸(SAM)在 1-氨基环丙烷-1-羧酸合酶(1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid synthase, ACS)和 1-氨基环丙烷-1-羧酸氧化酶(1-aminocyclopropane-1-carboxylate, ACC)作用下生成 ET(Aihmura *et al.*, 2005)。

喷洒外源茉莉酸,可以显著增强马铃薯对马铃薯蚜虫的抗性(Cohen *et al.*, 1993),也可以诱导植物相邻未处理叶片的 PI 的基因表达(Farmer and Ryan, 1992)。Bruce 等(2003)在小麦上喷洒外源茉莉酸,显著降低了麦长管蚜的种群数量。

此外,研究表明 JA 和 ET 是诱发性系统抗性产生的关键信号分子,不仅能在被害叶诱导产生

抗性,在健康的叶片甚至是相邻未受害的植株也会诱导出抗性(Sotoz *et al.*, 2000)。

4.3 蚜虫诱导植物的防御途径

拟南芥被桃蚜取食后会激发与植物诱导直接防御有关的反应途径(Moran and Thompson, 2001)。Kaloshian(2004)认为蚜虫取食植物时同时激活了植株的茉莉酸和水杨酸防御通路,已有研究表明蚜虫诱导植物防御系统表达过程中不仅唾液分泌物作为信号物质,其内共生菌代谢产物也参与激活植物诱导防御系统的表达(Forslund *et al.*, 2000)。相比咀嚼式口器昆虫的幼虫直接取食植物叶片,刺吸式口器昆虫口针在吸食植物茎液时对植株造成较小的影响,从而诱导植物防御程度也相对较小(De Vos *et al.*, 2005)。赵丽艳(2006)研究麦长管蚜诱导小麦防御途径发现麦长管蚜既激活了JA介导了茉莉酸信号传导途径,同时也激活了SA水杨酸传导途径,激活了下游脂氧合酶Lox、苯丙氨酸解氨酶Pal和多酚氧化酶PPO等防御基因的表达。

5 蚜虫反防御策略

植物茎叶受伤后通常在流失一些液体后便可形成结疤防止伤口继续外流,Will等(2007)研究发现,豌豆韧皮部含有一类可以伸缩的蛋白(forisome),这类蛋白受 Ca^{2+} 浓度调节,当植物受到危害时,钙调蛋白调节细胞内的钙离子浓度从而调节forismoe蛋白,forisome在创伤口可以阻止汁液继续外流,这种类似于人体“血小板”功能的植物蛋白,保护着植物危害后形成结疤防止营养物质的流失。蚜虫在取食植物韧皮部过程中为何可以防止汁液凝固,这是因为植物韧皮部在遭受蚜虫口针刺探取食过程中,蚜虫口针分泌的唾液可以封闭刺探植物筛管细胞形成的伤口,防止 Ca^{2+} 进入筛管内,另外蚜虫口针唾液中的酶类同时作用于植物forisome蛋白,从而造成forisome维持原状,不能保护植物伤口,蚜虫便可以不断的取食植物汁液。

6 小结与展望

植物-植食性昆虫之间的协同进化关系,诱导和反诱导防御途径的研究,多年来一直是世界各国在研究昆虫学、化学生态学及昆虫分子生物

学的热点,咀嚼式口器和刺吸式口器昆虫有相当一部分是农业的重要害虫,直接取食农作物造成植物减产,另外刺吸式口器昆虫经常在取食植物过程中传播植物病毒,造成植物大面积的死亡,只有透彻研究植物-植食性昆虫之间的关系和作用方式,我们才能采取有效的方法和措施来控制害虫的危害和植物病毒的传播。其中咀嚼式口器昆虫和植物的关系研究的相对刺吸式口器昆虫和植物的关系比较透彻。咀嚼式口器昆虫和植物互作过程中,昆虫体内具有各种蛋白消化酶,几乎可以取食自然界中的所有植物,而植物通过产生各种毒素、次生物质及抗代谢类物质来破坏昆虫的消化系统。但在昆虫和植物长期的协同进化过程中,昆虫建立了自己的反防御途径来应对植物的破坏。另外植物蛋白酶抑制素能够抑制昆虫消化系统的酶,然而有的昆虫却能够表达超量的蛋白消化酶来适应蛋白酶抑制素(De Leo *et al.*, 1998),有的则可以产生对蛋白酶抑制素不敏感的蛋白酶类(Cloutier *et al.*, 2000; Zhu-Salzman *et al.*, 2003),这都是植物和昆虫之间协同进化的一个结果。

关于刺吸式口器昆虫的取食行为特征,以及唾液中酶活性的研究,我们已经知道了植物韧皮部forisome蛋白及刺吸式口器昆虫唾液酶活性的一些关系和作用方式(Klingler *et al.*, 2005),但是深入的分子调控背景和作用机制的研究还不够透彻,对于目前研究的真菌菌丝诱导植物防御SA途径和刺吸式口器昆虫口针诱导植物SA途径之间究竟有什么区别,植物是通过什么方式来分别菌丝和口针?这些都需要更深入的研究。可喜的是随着豌豆蚜转录组测序的完成,相信这也会加快刺吸式口器昆虫和植物互作关系的研究。

参考文献(References)

- Aihmura GI, Kost C, Boland W, 2005. Herbivore-induced, indirect plant defences. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1734(2): 91—111.
- Baker DA, 2000. Vascular transport of auxins and cytokinins in Ricinus. *Plant Growth Regulation*, 32: 157—160.
- Boyko EV, Smith CM, Thara VK, 2006. The molecular basis of plant gene expression during aphid invasion: wheat Pto and Pti like sequences are involved in interactions between wheat and Russian wheat aphid(Homoptera: Aphididae).

- J. Econ. Entomol.*, 99(4): 1430—1445.
- Bruce TJ, Martin JL, Picket JA, Pye BJ, Smart LE, Wadhams LJ, 2003. Cis-Jasmone treatment induces resistance in wheat plants against the grain aphid, *Sitobion avenae* (Fabricius) (Homoptera: Aphididae). *Pest Management Science*, 59(9): 1031—1036.
- Carolan JC, Fitzroy CJ, Ashton PD, Douglas AE, Wilkinson TL, 2009. The secreted salivary proteome of the pea aphid *Acyrtosiphon pisum* characterised by mass spectrometry. *Proteomics*, 9(9): 2457—2467.
- Cloutier C, Jean C, Fournier M, 2000. Adult Colorado potato beetles, *Leinotarsa decemlineata* compensate for nutritional stress on oryzacystatin I-transgenic potato plants by hypertrophic behavior and over-production of insensitive proteases. *Arch. Insect Biochem. Physiol.*, 44(2): 69—81.
- Cohen AC, 1998. Solid to liquid feeding: the insect(s) story on extra oral digestion in predaceous Arthropoda. *American Entomologist*, 44(2): 103—117.
- Cohen Y, Gisi U, Niderman T, 1993. Local and systemic protection against Phytophthora infestans induced in potato and tomato plants by jasmonic acid and jasmonic methyl ester. *Phytopathology*, 83(10): 1054—1062.
- Cox-Foster DL, Stehr JE, 1994. Induction and localization of FAD-glucose dehydrogenase (GLD) during encapsulation of abiotic implants in *Manduca sexta* larvae. *J. Insect Physiol.*, 40(3): 235—249.
- De Boer JG, Dicke M, 2004. The role of methyl salicylate in prey searching behaviour of the predatory mite *Phytoseiulus persimilis*. *J. Chem. Ecol.*, 30(2): 255—271.
- De Leo F, Bonade-Bottino MA, Ceci LR, 1998. Opposite effects on *Spodoptera littoralis* larvae of high expression level of a trypsin proteinase inhibitor in transgenic plants. *Plant Physiology*, 118(3): 997—1004.
- De Vos M, Van Oosten VR, Van Poecke RMP, 2005. Signal signature and transcriptome changes of Arabidopsis during pathogen and insect attack. *APS*, 18(9): 923—927.
- Dreyer DL, Campbell BC, 1987. Chemical basis of host-plant resistance to aphids. *Plant Cell Environ.*, 10(5): 353—361.
- Farmer EE, Ryan CA, 1992. Octadecanoid precursors of jasmonic acid activate the synthesis of wound-inducible proteinase inhibitors. *Plant Cell*, 4(2): 129—134.
- Forslund K, Pettersson J, Bryngelsson T, Jonsson L, 2000. Aphid infestation induces PR proteins differentially in barley susceptible or resistant to the birdcherry-oat aphid (*Rhopalosiphum padi*). *Physiologia Plantarum*, 110: 496—502.
- Funk CJ, 2001. Alkaline phosphatase activity in whitefly salivary glands and saliva. *Arch. Insect Biochem. Physiol.*, 46(4): 165—174.
- 郭光喜, 刘勇, 杨景娟, 马向真, 2006. 麦长管蚜唾液中几种酶的鉴定、活力测定与功能分析. *昆虫学报*, 49(5): 768—774.
- Gray S, Gildow FE, 2003. Luteovirus-aphid interaction. *Annu. Rev. Phytopathol.*, 41: 539—566.
- Green TR, Ryan CA, 1972. Wound inducible proteinase inhibitors in plant leaves: a possible defense mechanism against insects. *Science*, 175(4023): 776—777.
- Halitschke R, Schittko U, Pohnert G, Boland W, Baldwin IT, 2001. Molecular interactions between the specialist herbivore *Manduca sexta* (Lepidoptera, Sphingidae) and its natural host *Nicotiana attenuata*. III. Fatty acid-amino acid conjugates in herbivore oral secretions are necessary and sufficient for herbivore-specific plant responses. *Plant Physiology*, 125(2): 711—717.
- Harmel N, Létocart E, Cherqui A, Giordanengo P, Mazzucchelli G, Guillonnet F, De Pauw E, Haubruge E, Francis F, 2008. Identification of aphid salivary proteins: a proteomic investigation of *Myzus persicae*. *Insect Mol. Biol.*, 17(2): 165—174.
- Jorgensen RA, 2002. RNA traffics information systemically in plants. *PNAS*, 99(18): 11561—11563.
- Kaloshian I, 2004. Gene-for-gene disease resistance: bridging insect pest and pathogen defence. *J. Chem. Ecol.*, 30(12): 2419—2438.
- Kazzazi M, Bandani AR, Hosseinkhani S, 2005. Biochemical characterization of α -amylase of the Sunn pest *Eurygaster integriceps*. *Entomological Science*, 8(4): 371—377.
- Kehr J, 2006. Phloem sap proteins: their identities and potential roles in the interaction between plants and phloem-feeding insects. *J. Exp. Bot.*, 57(4): 765—774.
- Kempema LA, Cui XP, Holzer FM, Walling LL, 2007. Arabidopsis transcriptome changes in response to phloem feeding silverleaf whitefly nymphs. Similarities and distinctions in responses to aphids. *Plant Physiology*, 143(2): 849—865.
- Klingler J, Creasy R, Gao LL, Nair RM, Calix AS, Jacob HS, Edwards OR, Singh KB, 2005. Aphid resistance in *Medicago truncatula* involves antixenosis and phloem-specific, inducible antibiosis, and maps to a single locus flanked by NBS-LRR resistance gene analogs. *Plant Physiology*, 137(4): 1445—1455.
- 李德红, 潘瑞炽, 1995. 水杨酸在植物体内的作用. *植物*

- 生理学通讯, 31(2): 144—149.
- 娄永根, 程家安, 1997. 植物的诱导抗虫性. *昆虫学报*, 40(3): 320—331.
- Martin B, Collar JL, Tjallingii WF, Fereres A, 1997. Intracellular ingestion and salivation by aphids may cause acquisition and inoculation of non-persistently transmitted plant viruses. *J. Gen. Virol.*, 78(10): 2701—2705.
- Merijn RK, Kai A, Maurice WS, 2004. Differential timing of spider mite-induced direct and indirect defenses in tomato plants. *Plant Physiology*, 135(1): 483—495.
- Miles PW, 1965. Studies on the salivary physiology of plant bugs: the saliva of aphids. *J. Insect Physiol.*, 11(9): 1261—1268.
- Miles PW, 1999. Aphid saliva. *Biological Reviews*, 74(1): 41—85.
- Miles PW, Oertli JJ, 1993. The significance of antioxidants in the aphid-plant interaction: the redox hypothesis. *Entomol. Exp. Appl.*, 67(3): 275—283.
- Moran PJ, Thompson GA. 2001. Molecular responses to aphid feeding in *Arabidopsis* in relation to plant defence pathways. *Plant Physiology*, 125(2): 1074—1085.
- Ohashi K, Natori S, Kubo T, 1999. Expression of amylase and glucose oxidase in the hypopharyngeal gland with an age-dependent role change of the worker honeybee (*Apis mellifera* L.). *Eur. J. Biochem.*, 265(1): 127—133.
- Park SJ, Huang Y, Ayoubi P, 2005. Identification of expression profiles of sorghum genes in response to greenbug phloem-feeding using cDNA subtraction and microarray analysis. *Planta*, 223(5): 932—947.
- Reymond P, Weber H, Damond M, Farmer EE, 2000. Differential gene expression in response to mechanical wounding and insect feeding in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*, 12(5): 707—719.
- Schittko U, Hermsmeier D, Baldwin IT, 2001. Molecular interactions between the specialist herbivore *Manduca sexta* (Lepidoptera, Sphingidae) and its natural host *Nicotiana attenuata* II. Accumulation of plant mRNAs in response to insect-derived cues. *Plant Physiology*, 125(2): 701—710.
- Schmelz EA, Carroll MJ, LeClere S, Phipps SM, Meredith J, Chourey PS, Alborn HT, Teal PEA, 2006. Fragments of ATP synthase mediate plant perception of insect attack. *PNAS*, 103(23): 8894—8899.
- Schmelz EA, LeClere S, Carroll MJ, Alborn HT, Teal PAE, 2007. Cowpea chloroplastic ATP synthase is the source of multiple plant defense elicitors during insect herbivory. *Plant Physiology*, 144(2): 793—805.
- Schoonhoven LM, Van Loon JJA, Dicke M, 2005. *Insect Plant Biology*. Oxford University Press, Oxford. 278—300.
- Sotoz HU, Pitendrih BR, Kroymann J, 2000. Induced plant defense responses against chewing insect. Ethylene signaling reduces resistance of *Arabidopsis* against egyptian cotton worm but not diamondback moth. *Plant Physiology*, 124(3): 1007—1018.
- Sporn PH, Peters-Golden MJ, 1998. Hydrogen peroxide inhibits alveolar macrophage 5-lipoxygenase metabolism in association with depletion of ATP. *Biol. Chem.*, 263(29): 14776—14783.
- Thompson GA, Goggin FL, 2006. Transcriptomics and functional genomics of plant defence induction by phloem feeding insects. *J. Exp. Bot.*, 57(4): 755—766.
- Tjallingii WF, 1995. Electrical signal from the depth of the plant tissue: The electrical penetration graph (EPG) // Niemeyer HM (ed.). *Techniques in Plant-Insect Interactions and Biopesticides*. Proceedings. IFS Workshop, Santiago, Chile. 49—58.
- Tjallingii WF, 2006. Salivary secretions by aphids interacting with proteins of phloem wound responses. *J. Exp. Bot.*, 57(4): 739—745.
- Tjallingii WF, Hogen Esch TH, 1993. Fine structure of aphid stylet routes in plant tissues in correlation with EPG signals. *Physiological Entomology*, 18(3): 317—328.
- Truitt CL, Wei HX, Pare PW, 2004. A plasma membrane protein from *Zea mays* binds with the herbivore elicitor volicitin. *Plant Cell*, 16(2): 523—532.
- Turlings TCJ, Alborn HT, Loughrin JH, 2000. Volicitin, an elicitor of maize volatiles in oral secretion of *Spodoptera exigua*: Isolation and bioactivity. *J. Chem. Ecol.*, 26(1): 189—202.
- Voelckel C, Weisser WW, Baldwin IT, 2004. An analysis of plant-aphid interactions by different microarray hybridization strategies. *Molecular Ecology*, 13: 3187—3195.
- Walling LL, 2000. The myriad plant responses to herbivores. *J. Plant Growth Regul.*, 19(2): 195—216.
- Will T, Tjallingii WF, Thonnessen A, Van Bel AJE, 2007. Molecular sabotage of plant defense by aphid saliva. *PNAS*, 104(25): 10536—10541.
- Winz RA, Baldwin IT, 2001. Molecular Interactions between the specialist herbivore *Manduca sexta* (Lepidoptera, Sphingidae) and its natural host *Nicotiana attenuata*. IV. Insect-induced ethylene reduces jasmonate-induced nicotine accumulation by regulating putrescine N-methyltransferase transcripts. *Plant Physiology*, 125(4): 2189—2202.
- 赵丽艳, 2006. 麦长管蚜取食诱导小麦防御反应的生化及分子机制. 中国农业科学院. 硕士学位论文.