植物与植食性昆虫相互作用的分子机制*

刘志源[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 在长期的协同进化中,植物建立起应对昆虫取食为害的精密而又复杂的防御机制,植物转录组调控中防御应答基因的表达及防御物质的合成因不同的昆虫取食方式而异。一般来说,咀嚼式口器昆虫取食时造成大面积组织伤害,可诱导植物产生伤害反应;而刺吸式口器昆虫因其特殊的口针取食,诱导植物激活病原体相关的防御途径。不同的防御途径激活不同的识别机制和信号途径。本文从信号识别和转导上综述了不同食性的昆虫取食植物时所引发的防御反应,分析了昆虫-植物相互作用关系的分子机制。

关键词 防御途径,植食性昆虫,转录组,分子调控,防御应答机制

Interactions between molecular plant defense mechanisms and herbivorous insects

LIU Zhi-Yuan[1,2**] SUN Yu-Cheng[2] 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 Plants have developed complex and accurate defense mechanisms in the course of their long term co-evolution with herbivorous insects. These typically involve the expression of specific defensive genes and subsequent production of defensive substances that deter different insect feeding guilds. Generally, chewing insects cause more extensive tissue damage and activate wound-signaling pathways whereas phloem-sucking insects induce pathogen-defense response pathways. These different defensive responses require distinct recognition mechanisms and signaling pathways. We here briefly analyze the defensive responses of plants to different insect feeding guilds.

Key words defense signaling pathway, herbivorous insect, transcriptome, molecular regulation, defense responses mechanism

植物在与昆虫长期的协同进化中形成了一系列有效的防御机制,具体可将其分为组成型防御(constitutive defenses)和诱导型防御(induced defenses)。前者指的是植物固有的,防止昆虫或病菌入侵的一些物理和化学屏障,包括叶片绒毛、蜡质、细胞壁组成等,组成型防御属基础防御而不够灵活,其对植食性昆虫的防御具有很大的局限性(Paiva,2000);因此相对来说,诱导型防御被认为在植物的自我保护中起着更为重要的作用(Maleck and Dietrich,1999)。

植物的诱导型防御机制启动后将引发一系列的信号转导、基因的表达及防御物质的生成。由于昆虫的食性和种类的不同,植物所形成的防御途径也不尽相同。其中,咀嚼式昆虫取食时引起大量的植物组织的损伤,可极大地改变植物应对机械损伤时的伤害反应途径,涉及多种伤害信号途径的相关基因的表达(Rojo *et al.*, 1999; Reymond *et al.*,2000; Ryan,2000);而刺吸式昆虫

* 资助项目:福建省教育厅科技项目(JA11066)。

** E-mail: liuzhi19883304@ sina. com

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

收稿日期:2012-02-29,接受日期:2012-05-20

利用口针取食所造成的物理伤害较小,其与植物的相互作用也更加持久,其引起的反应机制与植物的应对病原体入侵的防御反应相近(Stotz *et al.*, 1999;Walling,2000)。但无论何种防御反应,都要消耗植物大量的能量与物质,因此植物对机体的自我保护有着严格的分子调控机制。

近年来有关植物的防御反应在细胞水平的研究已取得了许多进展,而对植物是如何识别昆虫取食机制的了解还非常有限。但随着分子生物学技术的发展与广泛应用,尤其是应用基因芯片(microarray)技术对实验植物的野生型和突变体进行比较研究(Felton,2005),使人们能更多地从分子水平上理解虫害诱导植物所产生的防御反应。本文从分子机制的角度,对昆虫危害所诱导的植物防御反应中涉及的识别机制、信号通路和基因表达等近年来的研究成果进行系统综述。

1　植物对昆虫取食的信号识别及传递

植食性昆虫的取食尤其是咀嚼式昆虫的取食都必然造成植物组织的物理损伤,因此植物中的某些应答基因如与细胞修补相关的基因在植物受昆虫危害和机械损伤时同时表现为表达上调。不过机械损伤并不是植物识别昆虫取食的唯一途径。近年来多项实验应用基因芯片技术对多种植物(如拟南芥、烟草、云杉)在分别受到植食性昆虫取食和普通的机械损伤后基因的表达模式进行了比较(Reymond *et al.*,2004;Voelckel *et al.*,2004;De Vos *et al.*,2005;Ralph *et al.*,2006),结果显示虽然这两种情况诱导的表达模式有相当的重叠,但植物对于昆虫的取食及昆虫在危害点的口腔分泌物存在特异的转录表达途径。随后的一些研究也发现,咀嚼式昆虫在取食时存在将口腔里的物质反刍回植物组织而诱导植物产生防御反应的现象(Felton and Tumlinson, 2008; Mithöfer and Boland,2008)。因此普遍的观点认为,植物可以通过识别昆虫口腔产生的分泌物中的某些组分来引导接下来的防御反应。这一观点很快就被证实。

第 1 个被鉴定的激发子(elicitor)是从甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* 口腔中分离出来的 N-17-羟基亚麻酰基-L-谷氨酰胺(volicitin)(Alborn *et al.*, 1997),这是一种存在于鳞翅目昆虫幼虫唾液中的脂肪酸-氨基酸轭合物(FACs)(Halitschke *et al.*, 2001;Alborn *et al.*,2003)。它由 2 个主要的功能团组成,其中亚麻酸部分来自植物,谷氨酰胺部分来自昆虫,最后在昆虫的口腔中合成完整的 Volicitin。Truitt 等(2004)的研究显示,在玉米的细胞质膜上可能存在可与脂肪酸-氨基酸轭合物 FAC 发生选择性结合的受体,该种结合引起植物体内基因表达的改变,从而促成下游烟碱和蛋白酶抑制因子的合成(Halitschke *et al.*, 2003; Giri *et al.*, 2006)。随后更多的昆虫激发子相继被发现与鉴定,如落叶粘虫 *Spodoptera frugiperda* 取食豇豆(*Vigna unguiculata*)会产生一种多肽链 inceptins,它是由寄主植物的叶绿体 ATP 合成酶经昆虫幼虫的中肠部分消化水解后而成,被幼虫反刍至植物组织上后可引起植物体内与防御途径相关的物质茉莉酸和水杨酸的合成增加(Schmelz *et al.*, 2006, 2007);此外,从蚱蜢 *Shistocerca americana* 口腔中分离得到的硫酸化脂肪酸 caeliferins 也被认为是植物识别虫害的效应物(Schmelz *et al.*,2007)。但不同的激发子所引起的反应不同,而且即使对同一种激发子,不同植物所产生的防御应答也有不同(Howe and Jander, 2008),因此植物的防御反应可能是对昆虫取食时所造成的机械损伤和产生的口腔分泌物进行综合识别的结果。

相对于咀嚼式昆虫,存在于刺吸式昆虫如蚜虫、粉虱体内的激发子还未见确切的报道。Miles (1999)认为蚜虫唾液中的氧化酶及果胶酶可能在植物对其取食的识别起着重要作用;Madhusudhan 和 Miles(1998)研究显示蚜虫刺吸时在口针附近容易产生活性氧和寡聚糖类。这些分子可能是使植物产生伤害反应和病原体防御反应的有效刺激因子(Howe *et al.*,1996),但这一观点还有待进一步的验证。也有研究发现某些寄主植物中存在抗性基因(*R* 基因)介导的基因对基因系统(gene-for-gene interaction)参与了对韧皮部取食昆虫的识别(Smith and Boyko,2007),该系统原本存在于植物的病原体防御途径中用于决定病原体毒性并启动相对应的防御基因(Walling,2000)。其中,Mi-1.2 是最先从野生土豆(*Lycopersicon peruvianum*)中被克隆出来的 *R* 基因,属于编码含有核苷酸结合区和富含亮氨酸重复区(nucleotide-binding sites-leucine-rich repeat, NBS-LRR)结构域蛋白质的抗病基因家族(Rossi *et al.*, 1998; Martin *et al.*,

2003)，对土豆蚜 *Macrosiphum euphorbiae* 和 3 种根瘤类线虫存在抗性，其编码的蛋白质可以参与对蚜虫发出识别，但存在于蚜虫内的无毒蛋白还未得到鉴定(Martin *et al.*，2003)。其他的一些 *R* 基因随后也被克隆与鉴定，如从甜瓜(*Cucumis melo*)中发现的 *Vat* 基因同样编码 NBS-LRR 蛋白，参与植物对棉蚜 *Aphis gossypii* 的防御。但至今这种基因对基因的特定模式还只在几种蚜虫与其寄主植物的相互作用中发现。

目前对植物识别昆虫取食后信号如何传至细胞内并引发相应的防御途径了解还不够清楚，但钙离子被认为在其中起到了第二信使的作用。昆虫取食后可引起植物细胞器中 Ca^{2+} 大量地流入细胞质，从而激活钙调蛋白并触发下游的蛋白质磷酸化及相应基因的转录(Maffei *et al.*，2006)，最近多种与免疫激活相关的 Ca^{2+} 结合转录因子已经被分离鉴定(Moore *et al.*，2011)。如 Arimura 等(2000)用 Ca^{2+} 离子螯合剂处理后的棉豆(*Phaseolus lunatus*)在防御蛛螨 *Tetranychus urticae* 时多种防御基因的表达受到阻碍，可见 Ca^{2+} 通路在植物防御中起着重要作用。

2 植物诱导抗性途径的激活

植物识别昆虫的取食信号以后，会通过多种信号途径来启动相应的防御反应，其中水杨酸途径和茉莉酸途径是目前研究最多、也最为了解的信号转导途径。水杨酸(salicylic acid，SA)又名邻羟基苯甲酸，其在植物内的生物合成主要是经过莽草酸途径来完成的。植物组织内 SA 的积累可使植物启动系统获得性抗性(systemic acquired resistance，SAR)和病程相关蛋白(pathogenesis-related protein，PR)基因的表达。而 SA 合成途径发生突变的突变体植株不能积累 SA，因此不能启动 SAR，在受到病原菌侵染时不能激活 *PR* 基因(Wildermuth *et al.*，2001；Nawrath *et al.*，2002)。由此可见 SA 是植物防御中的重要信号物。SAR 途径中存在一个 npr1 调控蛋白，研究发现拟南芥 *npr1* 突变体可以正常积累 SA 却无法启动 SAR 和 *PR* 基因的表达(Delaney *et al.*，1995；Shah *et al.*，1997)，表明 *npr1* 基因的表达是植物防御中存在于 SA 信号途径下游的一个重要节点。

茉莉酸(jasmonicacid，JA)是普遍存在于植物体内的一种植物激素，参与植物多种代谢过程(Gols *et al.*，1999)。其生物合成途径起始于亚麻酸及一些中间代谢产物(Vick and Zimmerman，1983)。茉莉酸本身对昆虫无毒，但它是昆虫取食引起植物组织损伤时最关键的防御信号分子，其介导的 JA 信号途径可诱导多种防御基因和防御相关蛋白(如多酚氧化酶 PPO、蛋白酶抑制剂 PI 等)的表达(Cheong and Choi，2003；Bruce *et al.*，2003)，而植物的 *CORONATINE INSENSITIVE 1*(COⅡ)基因缺陷突变体几乎损失所有 JA 信号途径并表现对大批的植食昆虫高度敏感(Li *et al.*，2004；Chen *et al.*，2005)。

植物在应对不同的胁迫时会激活不同的防御基因，产生不同的防御途径。以往的观点一般认为 JA 途径是植物应对病原菌和咀嚼式昆虫时所必需涉及的防御途径，而 SA 途径只在专一性地应付对植物病原菌的防御(Glazebrook，2005)。但随后的研究发现，水杨酸在应对昆虫取食时也存在一定作用。蚜虫的吸食可以导致拟南芥中与水杨酸途径相关的基因表达的上调，但这一现象并不会对蚜虫的生长与繁殖有直接的影响，因此水杨酸途径在植物对昆虫防御中的功能还需要进一步的研究(De Vos *et al.*，2005；Park *et al.*，2006)。

除了上述两种途径外，植物同样还存在其他防御反应途径。Glazebrook (2001)对拟南芥的各种突变体进行基因表达分析以后，共定义了 4 种部分重叠却又明显不同的防御反应途径。Ralph 等(2006)利用基因组学技术对云杉(*Picea sitchensis*)受到多种虫害后的基因表达进行测定后发现，差异基因富集的路径除 SA 和 JA 信号途径外还有其他诸如十八烷酸和乙烯等信号途径。显然，随着分子技术的发展，更多的植物对昆虫的防御途径将会得到揭示。

3 咀嚼式口器昆虫诱导的防御反应

咀嚼式口器昆虫的取食造成植物组织的大量损伤，其引起的植物相关基因表达的改变及相应防御物质的积累类似于植物的损伤反应。植物损伤反应的启动主要依赖于 JA 介导的信号途径，伴随着植物 JA 途径相关基因如 *LOX*、*PAL* 的上调(Walling，2000)。植物体内茉莉酸水平的上升积极地促进下游相应防御基因的表达与防御蛋白的合成，包括多种蛋白抑制因子(proteinase inhibitor，PI)、氧化酶和氨基酸降解酶等次生代谢物，从而

对昆虫的取食和生长发育产生拮抗作用(Pechan *et al.*, 2000)。如 *pin* 基因编码的丝氨酸蛋白酶抑制因子可通过对昆虫中肠中蛋白酶的阻断来干扰昆虫的生长和发育(Kombrink and Somssich, 1997)。此外,昆虫口腔分泌物可以直接引起植物损伤组织中壳聚(chitosan)和寡聚半乳糖醛酸(oligogalacturonides,OGAs),这些分子都是植物体内另一种不依赖于 JA 信号途径的十八碳酸途径(octadecanoid pathway)的有效激发子,十八碳酸途径是也植物防御咀嚼式昆虫取食的重要途径之一(Taki *et al.*,2005),其分子机制目前还不是很清楚。

尽管咀嚼式昆虫的取食和单纯的机械损伤同样能引起植物的损伤反应,但是两者的防御过程还是很大区别。如相对于机械损伤,咀嚼式昆虫的取食往往能引起植物体内更多的 JA 的积累和损伤应答基因的转录与表达(Baldwin *et al.*, 1997),而且昆虫取食可引起某些在普通的机械损伤反应中没有的基因表达及次生物质的产生(Korth *et al.*,1997)。可见,相对于普通的机械损伤,植物应对咀嚼式昆虫取食的防御机制更加繁杂。

4　刺吸式口器昆虫诱导的防御反应

刺吸式昆虫如蚜虫的取食往往引起植物的病原体防御反应,这可能是因为蚜虫口针刺入植物组织的方式与某些菌丝的入侵相似,或者蚜虫取食与真菌生长过程中产生了一些相似的水解酶类,导致植物将昆虫的取食误认成病原菌的入侵(Fidantsef *et al.*,1999;Walling,2000)。植物的病原菌防御反应可极大地激活 SA 信号转导途径。Zhu-Salzman 等(2004)通过 cDNA 微阵列技术对麦二叉蚜-高粱系统中多种基因的表达进行了测定,发现蚜虫取食可引起 SA 途径相关基因及其调节的 *PR* 基因的表达,JA 调节的基因表达则比较微弱。多种蚜虫都可以激活植物体内 SA 途径和 *PR* 基因的表达,但是 PR 蛋白对蚜虫是否存在抗性作用还不明确;同样,SA 抗性途径的激活对蚜虫的抵抗作用也不明显(Moran and Thompson, 2001)。除 SA 途径和 *PR* 基因外,蚜虫的取食还可诱导植物多种基因表达的改变,这些基因主要编码氧化作用、细胞维护、光合作用及一些未知功能的蛋白(Botha *et al.*,2006)。

与 SA 途径不同,JA 途径调节的基因如 *PI* 基因的表达对蚜虫的抗性效果明显,蚜虫的取食会引起 JA 途径相关基因的表达,但相对比较微弱,这可能是因为刺吸式昆虫口针在穿刺时会或多或少地对植物细胞造成破坏(Kaloshian and Walling, 2005),刺吸时引起的机械损伤要比蚜虫小很多的烟粉虱 *Bemisia tabaci* 并不激活植物 JA 途径相关基因的表达(Zarate *et al.*,2007),更多的证据表明蚜虫的取食积极地抑制 JA 防御途径(Thompson and Goggin,2006)。这可能是因为高水平的 SA 对 JA 途径存在拮抗作用(Doares *et al.*, 1995)。

5　昆虫特异性与多信号途径的诱导防御反应

通过对南瓜的 3 种防御基因 *Wfi1*、*SLW1*、*SLW3* 的研究证明:在植物对昆虫危害的防御中,某些防御基因只对某些特定昆虫甚至特定阶段昆虫的取食产生响应。粉虱诱导基因 *Wfi1* 基因只对粉虱幼虫吸食产生反应,而蚜虫或粉虱成虫的取食并不能引起 *Wfi1* 基因的表达;而 *SLW1* 、*SLW3* 基因的触发范围更小,只对银叶粉虱幼虫的危害产生响应,同科的其他昆虫如甘薯粉虱的取食也对其无效(Walling,2000)。可见即使同一昆虫的成虫和幼虫取食时产生的刺激信号也存在差异。

Wfi1 基因编码 NADPH 氧化酶的一个膜结合亚基并参与植物被病原菌感染时活性氧分子的生成(Bolwell and Wojtaszek,1997)。研究显示茉莉酸和乙烯的处理可增加植物体内 *Wfi1* RNAs 水平(Ryan,2000),这说明 *Wfi1* 的表达受到 JA/ET 信号途径的调控,而与之不同的是,*SLW3* 基因的表达不受任何已知的防御信号的影响(van de Ven *et al.*, 2000),植物在防御银叶粉虱时可能存在新的识别机制和防御途径,未来在这一方面还需更深的研究。

6　展望

植物与昆虫的相互作用机制极其复杂,不同食性的昆虫引发不同的防御反应,激活不同的信号途径,不同的基因表达,不同的防御物质的合成。以往的研究多集中在植物和咀嚼式昆虫相互作用上,而对其它食性的昆虫研究相对较少。咀嚼式昆虫口腔中多种有效的激发子已经被分离和鉴定,而我们仍然对存在于蚜虫等昆虫中的激发

子知之甚少。受到蚜虫等昆虫的危害时植物更倾向于激活无效的 SA 途径而抑制更加有效的 JA 途径，这一效应使得某些蚜虫寻找寄主时反而更乐意选择受害植物取食（Prado and Tjallingii，1997），是蚜虫的刺吸被植物误认成病原菌的入侵，还是植物存在其他的识别机制和信号途径，尚待进一步的研究。

目前很多研究利用高通量测序技术对昆虫取食引起植物的基因表达的改变进行宏观的测定，发现植物的防御反应涉及的基因多而杂。如 Zhu-Salzman 等（2005）测定显示超过 80 条高粱基因在麦二叉蚜的取食下表达发生改变，而 Reymond 等（2000）用同样的方法研究显示有 150 条拟南芥基因在毛虫的取食下发生上调或下调，其中很多基因在防御中的作用已经得到阐述，但大多数的功能与作用还是未知，还需更进一步的观察与研究。显然，随着分子生物学技术的发展，植物与植食性昆虫相互作用的研究也不断深入，如开始应用基因敲除技术对植物的单个基因进行敲除以评估该基因在昆虫防御中的作用与功能，从而更好地理解植物与植食性昆虫之间的作用机制。

参考文献（References）

Alborn HT，Brennan MM，Tumlinson JH，2003. Differential activity and degradation of plant volatile elicitors in regurgitant of tobacco hornworm（*Manduca sexta*）larvae. *J. Chem. Ecol.*，29（6）：1357—1372.

Alborn HT，Turlings TCJ，Jones TH，Stenhagen G，Loughrin JH，Tumlinson JH，1997. An elicitor of plant volatiles from beet armyworm oral secretion. *Science*，276（5314）：945—949.

Arimura GI，Ozawa R，Shimoda T，Nishioka T，Boland W，Takabayashi J，2000. Herbivory-induced volatiles elicit defence genes in lima bean leaves. *Nature*，406（6795）：512—515.

Baldwin IT，Zhang ZP，Diab N，Ohnmeiss TE，McCloud ES，Lynds GY，Schmelz EA，1997. Quantification，correlations and manipulations of wound-induced changes in jasmonic acid and nicotine in *Nicotiana sylvestris*. *Planta*，201（4）：397—404.

Bolwell GP，Wojtaszek P，1997. Mechanisms for the generation of reactive oxygen species in plant defence—a broad perspective. *Physiol. Mol. Biol. Plants*，51（6）：347—366.

Botha AM，Lacock L，van Niekerk C，Matsioloko M，du Preez F，Loots S，Venter E，Kunert K，Cullis C，2006. Is photosynthetic transcriptional regulation in *Triticum aestivum* 'TugelaDN' a contributing factor for tolerance to *Diuraphis noxia*（Homoptera：Aphididae）? *Plant Cell Rep.*，25（1）：41—54.

Bruce TJA，Martin JL，Pickett 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 Manag. Sci.*，59（9）：1031—1036.

Chen H，Wilkerson CG，Kuchar JA，Phinney BS，Howe GA，2005. Jasmonate-inducible plant enzymes degrade essential amino acids in the herbivore midgut. *PNAS*，102（52）：19237—19242.

Cheong JJ，Choi YD，2003. Methyl jasmonate as a vital substance in plants. *Trends Genet.*，19（7）：409—413.

De Vos M，Van Oosten VR，Van Poecke RMP，Van Pelt JA，Pozo MJ，Mueller MJ，Buchala AJ，Mtraux JP，Van Loon L，Dicke M，2005. Signal signature and transcriptome changes of *Arabidopsis* during pathogen and insect attack. *Mol. Plant-Microbe Interact.*，18（9）：923—937.

Delaney T，Friedrich L，Ryals J，1995. *Arabidopsis* signal transduction mutant defective in chemically and biologically induced disease resistance. *PNAS*，92（14）：6602.

Doares SH，Narvaez-Vasquez J，Conconi A，Ryan CA，1995. Salicylic acid inhibits synthesis of proteinase inhibitors in tomato leaves induced by systemin and jasmonic acid. *Plant Physiol.*，108（4）：1741—1746.

Felton GW，2005. Indigestion is a plant's best defense. *PNAS*，102（52）：18771—18772.

Felton GW，Tumlinson JH，2008. Plant-insect dialogs：complex interactions at the plant-insect interface. *Curr. Opin. Plant Biol.*，11（4）：457—463.

Fidantsef A，Stout M，Thaler J，Duffey S，Bostock R，1999. Signal interactions in pathogen and insect attack：expression of lipoxygenase，proteinase inhibitor II，and pathogenesis-related protein P4 in the tomato，*Lycopersicon esculentum*. *Physiol. Mol. Biol. Plants*，54（3/4）：97—114.

Giri AP，Wünsche H，Mitra S，Zavala JA，Muck A，Svatoš A，Baldwin IT，2006. Molecular interactions between the specialist herbivore *Manduca sexta*（Lepidoptera，Sphingidae）and its natural host *Nicotiana attenuata*. VII. changes in the plant's proteome. *Plant Physiol.*，142（4）：1621—1641.

Glazebrook J，2001. Genes controlling expression of defense responses in *Arabidopsis*—2001 status. *Curr. Opin. Plant*

Biol., 4(4):301—308.

Glazebrook J, 2005. Contrasting mechanisms of defense against biotrophic and necrotrophic pathogens. *Annu. Rev. Phytopathol.*, 43:205—227.

Gols R, Posthumus M, Dicke M, 1999. Jasmonic acid induces the production of gerbera volatiles that attract the biological control agent *Phytoseiulus persimilis*. *Entomol. Exp. Appl.*, 93(1):77—86.

Halitschke R, Gase K, Hui D, Schmidt DD, Baldwin IT, 2003. Molecular interactions between the specialist herbivore *Manduca sexta* (Lepidoptera, Sphingidae) and its natural host nicotiana attenuata. VI. microarray analysis reveals that most herbivore-specific transcriptional changes are mediated by fatty acid-amino acid conjugates. *Plant Physiol.*, 131(4):1894—1902.

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 Physiol.*, 125(2):711—717.

Howe GA, Jander G, 2008. Plant immunity to insect herbivores. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 59:41—66.

Howe GA, Lightner J, Browse J, Ryan CA, 1996. An octadecanoid pathway mutant (JL5) of tomato is compromised in signaling for defense against insect attack. *The Plant Cell Online*, 8(11):2067—2077.

Kaloshian I, Walling LL, 2005. Hemipterans as plant pathogens. *Annu. Rev. Phytopathol.*, 43:491—521.

Kombrink E, Somssich I, 1997. Pathogenesis-related proteins and plant defense. The Mycota, A Comprehensive Treatise on Fungi as Experimental Systems for Basic and Applied Research. K. Esser and PA Lemke. Springer-Verlag, Berlin. 107—128.

Korth K, Dixon L, Richard A, 1997. Differential transcript accumulation near wound sites in response to insect or mechanical damage. *Plant Physiol. Biochem.*, 114:26.

Li L, Zhao Y, McCaig BC, Wingerd BA, Wang J, Whalon ME, Pichersky E, Howe GA, 2004. The tomato homolog of CORONATINE-INSENSITIVE1 is required for the maternal control of seed maturation, jasmonate-signaled defense responses, and glandular trichome development. *The Plant Cell Online*, 16(1):126—143.

Madhusudhan VV, Miles PW, 1998. Mobility of salivary components as a possible reason for differences in the responses of alfalfa to the spotted alfalfa aphid and pea aphid. *Entomol. Exp. Appl.*, 86(1):25—39.

Maffei ME, Mithöfer A, Arimura GI, Uchtenhagen H, Bossi S, Bertea CM, Cucuzza LS, Novero M, Volpe V, Quadro S, Boland W, 2006. Effects of feeding *Spodoptera littoralis* on lima bean leaves. III. membrane depolarization and involvement of hydrogen peroxide. *Plant Physiol.*, 140(3):1022—1035.

Maleck K, Dietrich RA, 1999. Defense on multiple fronts: how do plants cope with diverse enemies? *Trends in Plant Science*, 4(6):215—219.

Martin GB, Bogdanove AJ, Sessa G, 2003. Understanding the functions of plant disease resistance proteins. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 54(1):23—61.

Miles PW, 1999. Aphid saliva. *Biological Reviews*, 74(1):41—85.

Mithöfer A, Boland W, 2008. Recognition of herbivory-associated molecular patterns. *Plant Physiol.*, 146(3):825—831.

Moore JW, Loake GJ, Spoel SH, 2011. Transcription dynamics in plant immunity. *The Plant Cell Online*, 23(8):2809—2820.

Moran PJ, Thompson GA, 2001. Molecular responses to aphid feeding in *Arabidopsis* in relation to plant defense pathways. *Plant Physiol.*, 125(2):1074—1085.

Nawrath C, Heck S, Parinthawong N, Metraux JP, 2002. EDS5, an essential component of salicylic acid-dependent signaling for disease resistance in *Arabidopsis*, is a member of the MATE transporter family. *The Plant Cell Online*, 14(1):275—286.

Paiva NL, 2000. An introduction to the biosynthesis of chemicals used in plant-microbe communication. *J. Plant Growth Regul.*, 19(2):131—143.

Park SJ, Huang Y, Ayoubi P, 2006. Identification of expression profiles of sorghum genes in response to greenbug phloem-feeding using cDNA subtraction and microarray analysis. *Planta*, 223(5):932—947.

Pechan T, Ye L, Chang Y, Mitra A, Lin L, Davis FM, Williams WP, Luthe DS, 2000. A unique 33-kD cysteine proteinase accumulates in response to larval feeding in maize genotypes resistant to fall armyworm and other Lepidoptera. *The Plant Cell Online*, 12(7):1031—1040.

Prado E, Tjallingii WF, 1997. Effects of previous plant infestation on sieve element acceptance by two aphids. *Entomol. Exp. Appl.*, 82(2):189—200.

Ralph SG, Yueh H, Friedmann M, Aeschliman D, Zeznik JA, Nelson CC, Butterfield YSN, Kirkpatrick R, Liu J, Jones SJM, Marra MA, Douglas CJ, Ritland K, Bohlmann

J, 2006. Conifer defence against insects: microarray gene expression profiling of Sitka spruce (*Picea sitchensis*) induced by mechanical wounding or feeding by spruce budworms (*Choristoneura occidentalis*) or white pine weevils (*Pissodes strobi*) reveals large-scale changes of the host transcriptome. *Plant Cell Environ.*, 29(8): 1545—1570.

Reymond P, Bodenhausen N, Van Poecke RMP, Krishnamurthy V, Dicke M, Farmer EE, 2004. A conserved transcript pattern in response to a specialist and a generalist herbivore. *The Plant Cell Online*, 16(11): 3132—3147.

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 Online*, 12(5): 707—720.

Rojo E, León J, Sánchez-Serrano JJ, 1999. Cross-talk between wound signalling pathways determines local versus systemic gene expression in *Arabidopsis thaliana*. *The Plant Journal*, 20(2): 135—142.

Rossi M, Goggin FL, Milligan SB, Kaloshian I, Ullman DE, Williamson VM, 1998. The nematode resistance gene Mi of tomato confers resistance against the potato aphid. *PNAS*, 95(17): 9750—9754.

Ryan CA, 2000. The systemin signaling pathway: differential activation of plant defensive genes. *Biochim. Biophys. Acta*, 1477(1/2): 112—121.

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 PEA, 2007. Cowpea chloroplastic ATP synthase is the source of multiple plant defense elicitors during insect herbivory. *Plant Physiol.*, 144(2): 793—805.

Shah J, Tsui F, Klessig DF, 1997. Characterization of a s alicylic a cid-i nsensitive mutant (sai1) of *Arabidopsis* thaliana, identified in a selective screen utilizing the SA-inducible expression of the tms2 gene. *Mol. Plant-Microbe Interact.*, 10(1): 69—78.

Smith CM, Boyko EV, 2007. The molecular bases of plant resistance and defense responses to aphid feeding: current status. *Entomol. Exp. Appl.*, 122(1): 1—16.

Stotz HU, Kroymann J, Mitchell-Olds T, 1999. Plant-insect interactions. *Curr. Opin. Plant Biol.*, 2(4): 268—272.

Taki N, Sasaki-Sekimoto Y, Obayashi T, Kikuta A, Kobayashi K, Ainai T, Yagi K, Sakurai N, Suzuki H, Masuda T, 2005. 12-Oxo-phytodienoic acid triggers expression of a distinct set of genes and plays a role in wound-induced gene expression in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.*, 139(3): 1268—1283.

Thompson GA, Goggin FL, 2006. Transcriptomics and functional genomics of plant defence induction by phloem-feeding insects. *J. Exp. Bot.*, 57(4): 755.

Truitt CL, Wei HX, Par PW, 2004. A plasma membrane protein from Zea mays binds with the herbivore elicitor volicitin. *The Plant Cell Online*, 16(2): 523—532.

van de Ven WTG, LeVesque CS, Perring TM, Walling LL, 2000. Local and systemic changes in squash gene expression in response to silverleaf whitefly feeding. *The Plant Cell Online*, 12(8): 1409—1424.

Vick BA, Zimmerman DC, 1983. The biosynthesis of jasmonic acid: a physiological role for plant lipoxygenase. *Biochem. Biophys. Res. Commun.*, 111(2): 470—477.

Voelckel C, Weisser WW, Baldwin IT, 2004. An analysis of plant-aphid interactions by different microarray hybridization strategies. *Mol. Ecol.*, 13(10): 3187—3195.

Walling LL, 2000. The myriad plant responses to herbivores. *J. Plant Growth Regul.*, 19(2): 195—216.

Wildermuth MC, Dewdney J, Wu G, Ausubel FM, 2001. Isochorismate synthase is required to synthesize salicylic acid for plant defence. *Nature*, 414(6863): 562—565.

Zarate SI, Kempema LA, Walling LL, 2007. Silverleaf whitefly induces salicylic acid defenses and suppresses effectual jasmonic acid defenses. *Plant Physiol.*, 143(2): 866—875.

Zhu-Salzman K, Bi JL, Liu TX, 2005. Molecular strategies of plant defense and insect counter-defense. *Insect Sci.*, 12(1): 3—15.

Zhu-Salzman K, Salzman RA, Ahn JE, Koiwa H, 2004. Transcriptional regulation of sorghum defense determinants against a phloem-feeding aphid. *Plant Physiol.*, 134(1): 420—431.