



叶螨适应寄主植物的分子机制*

孙勤哲^{1,2**} 牛金志^{1,2} 王进军^{1,2***}

(1. 西南大学植物保护学院, 重庆 400715; 2. 西南大学农业科学研究院, 重庆 400715)

摘要 叶螨作为一类重要的世界性农业害螨, 是典型的 r-对策生物, 在生产中极难防控, 易暴发成灾。由于叶螨个体小及迁移能力弱等生物学特性, 致使叶螨对寄主植物的选择性较弱而适应性较强, 如何尽快完成取食并抑制植物防御对叶螨的生存极为关键。叶螨以极小的口针刺吸植物表面的叶肉细胞获取营养物质, 并通过肠道特有的巨型游离消化细胞完成营养物质的消化。长期进化中, 叶螨形成了独特的取食及与寄主植物互作的策略。本文从叶螨取食不同寄主植物的种群适应性、解毒代谢和唾液效应子三个方面对该领域进行综述, 旨在为叶螨与寄主植物互作的研究提供参考。

关键词 二斑叶螨; 种群; 解毒代谢; 唾液效应子; 寄主适应

The molecular mechanism underlying the adaptation of spider mites to host plants

SUN Qin-Zhe^{1,2**} NIU Jin-Zhi^{1,2} WANG Jin-Jun^{1,2***}

(1. College of Plant Protection, Southwest University, Chongqing 400715, China;

2. Academy of Agricultural Sciences, Southwest University, Chongqing 400715, China)

Abstract Spider mites are globally important agricultural pests, and being a typical r-strategy species, are extremely difficult to control. Due to their small body size and weak dispersal ability, spider mites show weak host preferences and high adaptability to different host plants. Feeding efficiently while suppressing plant defenses is critical for spider mite survival. Spider mites mainly obtain nutrients by sucking mesophyll cells on the surface of plants with a tiny stylet, and digest the ingested materials through detached giant digestive cells in their gut; a unique strategy of feeding and interaction with host plants. This review summarizes three aspects of the spider-mite vs host-plant interaction; the population dynamics of spider mites feeding on different hosts, detoxification mechanisms and saliva effector protein. Hopefully this review will facilitate further research on the interaction between spider mites and host plants.

Key words *Tetranychus urticae*; population; detoxification; salivary protein; host adaptability

叶螨隶属节肢动物门 Arthropoda, 蛛形纲 Arachnida, 蜱螨亚纲 Acarina, 叶螨科 Tetranychidae 的植食性螨类, 在世界各地广泛分布且对农林作物造成了严重的危害。叶螨寄主广泛, 可取食包括果树、蔬菜、棉花和花卉等 3 808 种植物 (Migeon *et al.*, 2010)。由于叶螨个体小及迁移能力弱等生物学特性, 致使叶螨对寄主植

物的选择性较弱而适应性较强, 如何尽快完成取食并抑制植物防御对叶螨的生存极为关键。相较于昆虫, 叶螨以更小的口针刺吸植物表面的叶肉细胞, 并通过肠道特有的游离巨型消化细胞完成营养物质的消化, 在进化中形成了独特的取食及与寄主植物互作的策略 (Bensoussan *et al.*, 2016, 2018)。

*资助项目 Supported projects: National Key R&D Program of China (2019YFD1002100)

**第一作者 First author, E-mail: 715260126@qq.com

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: wangjinjun@swu.edu.cn

收稿日期 Received: 2021-12-23; 接受日期 Accepted: 2022-02-23

叶螨与寄主植物之间存在复杂的“军备竞赛”，即植物的防御与叶螨的反防御之间的关系（图 1）。一方面，植物通过感受叶螨为害过程产生的植食关联分子模式（Herbivore-associated molecular patterns, HAMPs），受相关受体识别，激活早期的信号元件，如钙流 Ca^{2+} 、活性氧（Reactive oxygen species）和 MAP 激酶（MAP kinases）等。这些信号元件通过“重编程”合成

植物激素、次级代谢物质和转录因子，调控植物系统性的毒素及防御蛋白合成等对抗叶螨取食。另一方面，叶螨通过对植物防御毒素的代谢和基于效应子（Effector）对植物防御的抑制以及行为上的适应来应对植物的防御。总体而言，目前的研究主要集中在叶螨与寄主植物互作中的种群适应性、解毒代谢和唾液效应子三个方面。

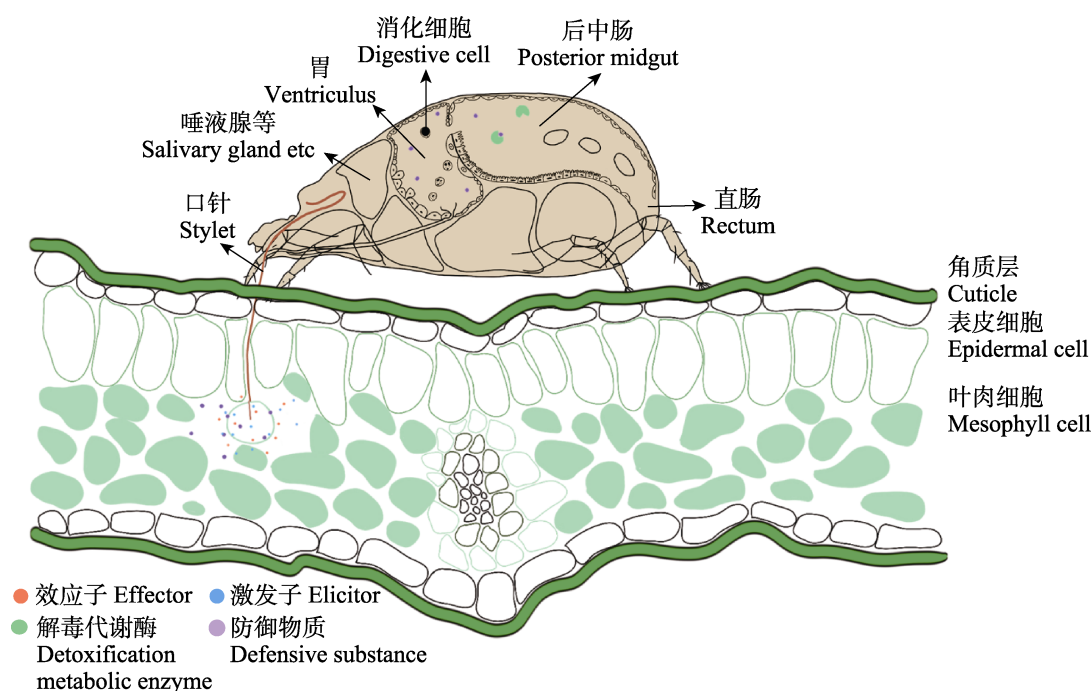


图 1 叶螨取食寄主植物示意图

Fig. 1 Diagram of spider mite feeding on host plant

1 植物对叶螨取食的防御

植物对叶螨的防御可大体分为组成性防御和诱导性防御（Santamaria *et al.*, 2018）。组成性防御为植物固有的物理和化学防御，如植物表面的蜡质、毛、刺、腺体及某些骨化组织等。研究发现覆盆子叶片绒毛密度的增加与二斑叶螨 *Tetranychus urticae* 的数量呈负相关，主要是由于绒毛密度的增加阻碍了螨的活动与产卵能力（Karley *et al.*, 2016）。诱导性防御为植物受到侵害时激活的防御机制，通过启动不同的级联反应信号途径，促进植物激素等的合成，如茉莉酸（Jasmonic acid, JA）、水杨酸（Salicylic acid,

SA）和乙烯（Ethylene, ET）。二斑叶螨 Santpoort-2 基因型在取食番茄后可显著诱导水杨酸与茉莉酸信号通路（Alba *et al.*, 2015）。植物的诱导性防御又分为直接防御与间接防御（Howe and Jander, 2008; Kant *et al.*, 2015）。植物的直接防御主要为重新分配受伤组织的营养、产生抑制叶螨消化的蛋白以及防御性的次生代谢物。植物间接防御可通过挥发性的代谢物释放，并吸引天敌（Kant *et al.*, 2015; Rioja *et al.*, 2017; Stahl *et al.*, 2018）。

据 Feeny（1976）提出的“显性理论”，植物为防御植食性动物而进化出防御性的化合物可分为两类：一类是有毒化合物，这类化合物即使

极少量也具有很强的毒性,产生这类化合物的植物称为显性植物;另一类是引起植食性动物消化不良的化合物,这些化合物的毒害作用与其浓度成正比,产生此类化合物的植物称为隐性植物。这些防御物质可分为酚类化合物、萜类化合物及含氮有机物等。如隐形植物玉米中的苯并恶唑啉酮类化合物和木薯等含氰植物中的生氰葡萄糖苷 (Glauser *et al.*, 2011; Martina *et al.*, 2015); 显性植物赤松产生的单萜和双萜以及芸香科植物产生的 β -蒎烯、白屈菜红碱、柠檬烯和柠檬醛等 (Duffey and Stout, 2010; 胡军华等, 2016)。当番茄受到叶螨侵害时,参与茉莉酸、类黄酮和萜类化合物的生物合成基因表达上调,在叶片中检测到挥发性萜类化合物等相关防御物质质量的增加 (Kant *et al.*, 2004; Martel *et al.*, 2015)。叶螨可以通过适应及调节植物防御和代谢植物产生的防御物质,使其成功在寄主植物上发育和繁殖 (Rioja *et al.*, 2017)。然而,不同植物产生的防御性次生代谢物质存在很大差异,对叶螨的种群适应性影响也不同。

2 叶螨在不同寄主植物上的适应能力

不同的寄主植物会对叶螨的生理、发育、繁殖及行为等方面产生不同程度的影响。一般而言,叶螨取食适宜的植物,存活率高、发育速度快及繁殖力强,反之则存活率低、发育缓慢和繁殖力低 (李莉和金道超, 2005; Marinosci *et al.*, 2015)。二斑叶螨的寄主植物多以草本植物 (多为一年生的隐性植物) 为主,柑桔全爪螨 *Panonychus citri* 的寄主植物以木本植物 (多为多年生的显性植物) 为主 (Migeon *et al.*, 2010), 2 种叶螨又均能以木本植物与草本植物为食,但这 2 种叶螨在不同类型的寄主植物上的种群适应性存在差异: 当以木本植物 (甜橙) 为寄主时,2 种叶螨的体型大但产卵量低; 相反,当以草本植物 (大豆) 为寄主时,其体型小但产卵量高 (杨群, 2018)。

寄主植物对叶螨的种群发生及形成影响较大。二斑叶螨在菜豆和桃树上繁殖力更强; 相反,

其在柑桔和夹竹桃上繁殖力会显著下降 (Fellous *et al.*, 2014)。长期生存在夹竹桃上的二斑叶螨,能在柑桔与番茄上繁殖生存; 长期取食柑桔的二斑叶螨可在番茄上生存,但不能在夹竹桃上生存; 长期取食番茄的二斑叶螨不能在夹竹桃与柑桔上生存 (Fellous *et al.*, 2014)。同样,李定旭等 (2005) 发现山楂叶螨 *Tetranychus viennensis* 在李树上的发育历期短、生殖力强和存活率高,其次,是在樱桃、杏树、苹果和桃树上。王少丽等 (2011) 在朱砂叶螨 *Tetranychus cinnabarinus* 对寄主的取食选择研究中发现,朱砂叶螨在喜食的寄主菜豆上,种群发展速度最快,其次是在茄子、番茄和黄瓜上,而在相对不喜食的寄主甜椒上,由卵发育到成螨的比例不足 50%。

综上所述,在不同的寄主植物上,叶螨的寄主适应性与种群适应性均具有明显的差异,根据“显性理论”,推测叶螨的种群适应性可能与寄主植物之间防御 (如防御性物质等) 存在一定的权衡关系,然而具体的机制仍待进一步研究。

3 叶螨对寄主植物防御物质的解毒代谢机制

寄主植物在受到叶螨侵害时,会产生大量的防御性化合物以抵抗叶螨的侵害。而叶螨在与寄主植物协同进化中,产生了对寄主植物防御物质的强大解毒代谢机制,使其能在不同类型寄主植物上形成长期持续的种群,这也是其寄主广泛的关键因素之一。叶螨通过解毒代谢酶的作用代谢植物毒素增加其对植物的耐受性,如细胞色素 P450 酶系 (Cytochrome P450, P450s)、羧酸/胆碱酯酶系 (Carboxyl/cholinesterases, CCEs) 和谷胱甘肽 S-转移酶系 (Glutathione S-transferases, GSTs) 和 ABC 转运蛋白 (ATP-binding cassette transporter) 均参与了叶螨取食植物的过程 (Dermauw *et al.*, 2018)。同时,在二斑叶螨的基因组中也发现有大量的平行转移基因参与了其解毒代谢过程,如 UDP 糖基转移酶 (UDP-glucosyltransferase, UGTs)、 β -氰丙氨酸合成酶 (β -cyanoalanine synthase, β -CAS) 和内环裂解双加氧酶 (Intradiol ring-cleavage

dioxygenases, ID-RCDs) 等, 在二斑叶螨适应特定寄主过程中起重要作用 (Wybouw *et al.*, 2014, 2016; Schlachter *et al.*, 2019; Snoeck *et al.*, 2019)。目前, 叶螨的解毒代谢机制研究主要集中在对杀螨剂代谢方面, 而对植物次生代谢物质的代谢研究较少。而围绕杀螨剂的解毒代谢研究, 为解析叶螨如何代谢植物的防御性次生代谢物质提供了很好的基础 (Van Leeuwen and Dermauw, 2016)。

3.1 二斑叶螨解毒代谢酶基因的扩张

研究表明与泛化种(能够以多个科寄主植物为食)相比, 特化种(仅可取食一个科的植物)的解毒代谢相关基因在基因组中有所收缩 (Dermauw *et al.*, 2018; Hardy *et al.*, 2018)。二斑叶螨基因组鉴定到 81 个细胞色素 P450 (CYP) 基因, CYP2 家族基因扩张明显, 其中 CYP392 家族对不同寄主的取食响应强烈 (Grbic *et al.*, 2011)。二斑叶螨基因组中共鉴定出胞质 GST 基因 31 个, 其中 Delta 家族和 Mu 家族的基因均有扩张 (Grbic *et al.*, 2011; Van Leeuwen and Dermauw, 2016)。二斑叶螨基因组中 CCE 基因超家族包含 71 个基因, 在神经发育类的根部进化出两个新的分支 (J' 和 J''), 可能是蜚蠊亚纲特有的分支, 分别有 34 个和 22 个 CCE 基因 (Grbic *et al.*, 2011), J' 与 J'' 分支基因具有催化三联体, 可对异源物质进行催化代谢。根据昆虫的 CCEs 研究进展及系统发育分析, 推测其功能可能与食物类型、解毒、激素和化学信息素相关 (Coulombe *et al.*, 2016)。随着更多的叶螨基因组与转录组数据的产生, 将为揭示不同食性叶螨的致害遗传基础、寄主适应性机制和种群成灾规律的研究提供新的契机 (Villarroel *et al.*, 2016)。丁天波 (2014) 建立了柑桔全爪螨全螨态转录组数据库, 筛选鉴定出 116 个 3 种主要解毒酶的 Unigene, 相对二斑叶螨的解毒代谢酶基因数量较少, 推测可能是柑桔全爪螨食谱窄的原因之一。

另外, 在二斑叶螨基因组中发现大量平行转移基因, 如已鉴定到 80 个 UDP-糖基转移酶 (UGTs) 和 17 个内环裂解双加氧酶 (ID-RCDs)

(Grbic *et al.*, 2011)。其中, 8 个 UGTs 可参与多种杀螨剂和植物次生代谢物质的结合及代谢; 3 个重组的 UGT 蛋白 (*tetur02g09850*、*tetur22g00270* 和 *tetur22g00440*) 可糖基化类黄酮类植物防御性次生代谢物, 说明 UGTs 在叶螨适应寄主植物过程中的潜在作用 (Snoeck *et al.*, 2019); ID-RCDs 可代谢植物防御性次生代谢物儿茶酚, 而二斑叶螨 ID-RCDs 数量的扩张可能与其泛化种的特性有关 (Schlachter *et al.*, 2019); 另外, 平行转移基因 β -氰基丙氨酸合成酶 (*tetur10g01570*) 可以将生氰植物产生的氰化物转化为 β -氰基丙氨酸, 有利于二斑叶螨适应该类植物 (Wybouw *et al.*, 2014)。

3.2 解毒代谢酶基因在叶螨适应寄主的分子响应

叶螨取食不同寄主植物时, 其转录水平的快速分子响应与其适应性密切相关 (Wybouw *et al.*, 2015)。二斑叶螨转移至新寄主 12 h 就会产生包括 P450s 与 CCEs 等较多基因的差异表达 (Dermauw *et al.*, 2013)。二斑叶螨从其自然寄主移至番茄上饲养 5 代后, 有 7% 的基因出现了差异表达, 这其中包含许多 P450 基因和 GST 基因。与特化种相比, 泛化种在转移到新寄主植物后, 其转录水平的响应变化更大 (Wybouw *et al.*, 2015; Schweizer *et al.*, 2017)。这表明, 叶螨取食同一寄主、不同寄主以及不同叶螨均可通过迅速调控转录水平的解毒代谢酶基因的表达, 而应对植物的防御。

然而, 解毒代谢酶基因在叶螨适应不同寄主过程中也存在较大差异。叶螨从豆科植物转移到茄科和十字花科植物后, 虽检测到了大量的解毒代谢相关基因的响应, 但其中在不同的寄主植物之间几乎没有共同差异表达的基因, 暗示叶螨适应不同寄主植物的解毒代谢物质存在较大差异 (Wybouw *et al.*, 2016)。另外, 二斑叶螨长期在番茄上饲养后, 多数基因的转录表达会随着适应番茄的过程而进化, 这种适应种群的转录调控变化, 也影响代际间的转录可塑性。当二斑叶螨的种群适应番茄后, 还对多种新寄主植物具有很强的适应性, 证明二斑叶螨解毒代谢的能力具有

很强的可塑性 (Snoeck *et al.*, 2018)。

4 唾液效应子在叶螨适应寄主植物中的作用

效应子是一类害虫在取食过程中主要通过唾液腺分泌至植物的因子。效应子可抑制植物的防御信号通路, 延缓或抑制植物防御, 保护和促进害虫的取食。叶螨取食过程分泌大量唾液蛋白, 主要是辅助取食消化过程。其中, 仅部分能够抑制植物防御, 这部分唾液蛋白有利于叶螨取食, 被称为效应子; 但有些唾液蛋白却反而被植物识别, 诱导植物的防御反应, 被称为植食关联分子模式 (Herbivore-associated molecular patterns, HAMPs), 或可称为激发子 (Elicitor)。研究表明, 叶螨在取食过程中可分泌唾液蛋白以调控植物的防御反应, 这是其快速适应寄主植物的关键, 但相关效应子的研究较少 (Jonckheere *et al.*, 2016, 2018; Villarroel *et al.*, 2016)。

叶螨唾液蛋白的发掘主要是利用人工饲料, 诱集叶螨分泌的唾液蛋白, 进行蛋白组测序。在二斑叶螨玉米、大豆和番茄的品系中收集的唾液蛋白中, 鉴定到 95 个唾液蛋白, 其中许多唾液蛋白基因功能未知 (Jonckheere *et al.*, 2016)。在番茄红螨 *Tetranychus evansi* 和截型叶螨 *Tetranychus truncatus* 的唾液蛋白组中分别鉴定了 136 和 177 个唾液蛋白, 其中有许多叶螨特异性的唾液蛋白, 这些蛋白质可能是叶螨操纵植物防御的关键 (Zhu *et al.*, 2018; Huang *et al.*, 2019)。在二斑叶螨唾液蛋白组中鉴定到一个家族蛋白 SHOT (Secreted host-responsive protein in Tetranychidae), 该家族基因受寄主植物的类型与取食时长诱导 (Jonckheere *et al.*, 2018)。另外, 在烟草中瞬时表达二斑叶螨唾液蛋白 Tu28 和 Tu84 可有效抑制二斑叶螨引起的 SA 防御, 并能促进其生殖, 表明这两个唾液蛋白可能是效应子, 但具体与植物互作的分子机制尚不清楚 (Villarroel *et al.*, 2016)。

5 展望

叶螨与昆虫的分类地位不同, 虽然有关昆虫

与寄主植物互作的研究成果可以借鉴, 但亦存在较大差异。如叶螨以更小的口针刺吸植物叶肉细胞内容物, 以肠道特有的巨型消化细胞完成营养物质消化; 且叶螨个体更小及迁移能力更弱, 致使叶螨对寄主的选择性较弱而适应性较强。因此, 充分了解叶螨适应寄主植物的复杂分子机制, 对认识叶螨独特的取食方式及精准防治具有十分重要的意义。

叶螨与昆虫一样能利用效应子来操纵植物的防御, 以获得最大的适合度。挖掘叶螨效应子, 解析其与寄主植物互作的分子机制, 对认识害螨的为害机制及植物对叶螨的防御具有重要的科学意义。同时, 叶螨的唾液蛋白种类与昆虫差异极大, 如通过叶螨唾液蛋白的初步鉴定, 发现多数的叶螨唾液蛋白尚无可靠同源序列 (Jonckheere *et al.*, 2016)。因此, 研究叶螨唾液蛋白可丰富作物害虫效应子库及作物防御的知识框架, 对于精准设计作物一体化抗虫具有重要的实践意义。

RNAi 作为一种极具控螨潜力的绿色防控技术 (Niu *et al.*, 2018), 目前在多个叶螨中被研究。解析叶螨适应寄主植物过程的响应基因 (如传统的解毒代谢基因、平行转移基因和唾液蛋白等), 可直接提供 RNAi 控螨的潜在靶向基因。如在烟粉虱中鉴定到一个从植物水平转移的酚醛葡萄糖苷丙二酰转移酶基因 *BtPMT1*, 使其借助植物的能力分解酚糖来保护自己, RNAi 靶向该基因具有很好的控虫效果 (Xia *et al.*, 2021)。目前, 叶螨中初步解析了主要的解毒代谢相关基因参与叶螨适应寄主植物的过程, 但不同酶之间的调控网络及对防御性次生代谢物质的代谢过程等还不明确。

参考文献 (References)

- Alba JM, Schimmel BC, Glas JJ, Ataide LM, Pappas ML, Villarroel CA, Schuurink RC, Sabelis MW, Kant MR, 2015. Spider mites suppress tomato defenses downstream of jasmonate and salicylate independently of hormonal crosstalk. *New Phytologist*, 205(2): 828–840.
- Bensoussan N, Santamaria ME, Zhurov V, Diaz I, Grbic M, Grbic V, 2016. Plant-herbivore interaction: Dissection of the cellular pattern of *Tetranychus urticae* feeding on the host plant.

- Frontiers in Plant Science*, 7: 1105.
- Bensoussan N, Zhurov V, Yamakawa S, O Neil CH, Suzuki T, Grbic M, Grbic V, 2018. The digestive system of the two-spotted spider mite, *Tetranychus urticae* Koch, in the context of the mite-plant interaction. *Frontiers in Plant Science*, 9: 1206.
- Coulombe RA, Wu K, Hoy MA, 2016. The glutathione-S-Transferase, cytochrome P450 and carboxyl/cholinesterase gene superfamilies in predatory mite *Metaseiulus occidentalis*. *PLoS ONE*, 11(7): e0160009.
- Dermauw W, Wybouw N, Rombauts S, Menten B, Vontas J, Grbic M, Clark RM, Feyereisen R, Van Leeuwen T, 2013. A link between host plant adaptation and pesticide resistance in the polyphagous spider mite *Tetranychus urticae*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110(2): E113–E122.
- Dermauw W, Pym A, Bass C, Van Leeuwen T, Feyereisen R, 2018. Does host plant adaptation lead to pesticide resistance in generalist herbivores? *Current Opinion in Insect Science*, 26: 25–33.
- Ding TB, 2014. Identification and transcription profile analysis of P450 and its relative genes in citrus red mite, *Panonychus citri* (McGregor) (Acari: Tetranychidae). Doctor dissertation. Chongqing: Southwest University. [丁天波, 2014. 柑桔全爪螨细胞色素 P450 及其相关基因的鉴定和表达模式研究. 博士学位论文. 重庆: 西南大学.]
- Duffey SS, Stout MJ, 2010. Antinutritive and toxic components of plant defense against insects. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 32(1): 3–37.
- Feeny P, 1976. Plant apparency and chemical defense. *Recent Advances in Phytochemistry*, 10: 1–40.
- Fellous S, Angot G, Orsucci M, Migeon A, Auger P, Olivieri I, Navajas M, 2014. Combining experimental evolution and field population assays to study the evolution of host range breadth. *Journal of Evolutionary Biology*, 27(5): 911–919.
- Glauser G, Marti G, Villard N, Doyen GA, Wolfender JL, Turlings TC, Erb M, 2011. Induction and detoxification of maize 1, 4-benzoxazin-3-ones by insect herbivores. *Plant Journal*, 68(5): 901–911.
- Grbic M, Van Leeuwen T, Clark RM, Rombauts S, Rouze P, Grbic V, Osborne EJ, Dermauw W, Ngoc PC, Ortego F, Hernandez-Crespo P, Diaz I, Martinez M, Navajas M, Sucena E, Magalhaes S, Nagy L, Pace RM, Djuranovic S, Smagghe G, Iga M, Christiaens O, Veenstra JA, Ewer J, Villalobos RM, Hutter JL, Hudson SD, Velez M, Yi SV, Zeng J, Pires-daSilva A, Roch F, Cazaux M, Navarro M, Zhurov V, Acevedo G, Bjelica A, Fawcett JA, Bonnet E, Martens C, Baele G, Wissler L, Sanchez-Rodriguez A, Tirry L, Blais C, Demeestere K, Henz SR, Gregory TR, Mathieu J, Verdon L, Farinelli L, Schmutz J, Lindquist E, Feyereisen R, Van de Peer Y, 2011. The genome of *Tetranychus urticae* reveals herbivorous pest adaptations. *Nature*, 479(7374): 487–492.
- Hardy NB, Peterson DA, Ross L, Rosenheim JA, 2018. Does a plant-eating insect's diet govern the evolution of insecticide resistance? Comparative tests of the pre-adaptation hypothesis. *Evolutionary Applications*, 11(5): 739–747.
- Howe GA, Jander G, 2008. Plant immunity to insect herbivores. *Annual Review of Plant Biology*, 59(1): 41–66.
- Hu JH, Peng FG, Wang J, Zhou N, Wang XL, Yao YS, 2016. Evaluation of the acaricidal activity of the main components of a citrus extract. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 53(1): 95–102. [胡军华, 彭凤格, 王娟, 周娜, 王雪莲, 姚廷山, 2016. 柑桔提取物中主要成分的杀螨活性评价. 应用昆虫学报, 53(1): 95–102.]
- Huang HJ, Cui JR, Chen L, Zhu YX, Hong XY, 2019. Identification of saliva proteins of the spider mite *Tetranychus evansi* by transcriptome and LC-MS/MS analyses. *Proteomics*, 19(4): e1800302.
- Jonckheere W, Dermauw W, Zhurov V, Wybouw N, Van den Bulcke J, Villarreal CA, Greenhalgh R, Grbic M, Schuurink RC, Tirry L, Baggerman G, Clark RM, Kant MR, Vanholme B, Menschaert G, Van Leeuwen T, 2016. The salivary protein repertoire of the polyphagous spider mite *Tetranychus urticae*: A quest for effectors. *Molecular and Cellular Proteomics*, 15(12): 3594–3613.
- Jonckheere W, Dermauw W, Khalighi M, Pavlidi N, Reubens W, Baggerman G, Tirry L, Menschaert G, Kant MR, Vanholme B, Van Leeuwen T, 2018. A gene family coding for salivary proteins (SHOT) of the polyphagous spider mite *Tetranychus urticae* exhibits fast host-dependent transcriptional plasticity. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 31(1): 112–124.
- Kant MR, Ament K, Sabelis MW, Haring MA, Schuurink RC, 2004. Differential timing of spider mite-induced direct and indirect defenses in tomato plants. *Plant Physiology*, 135(1): 483–495.
- Kant MR, Jonckheere W, Knecht B, Lemos F, Liu J, Schimmel BCJ, Villarreal CA, Ataide LMS, Dermauw W, Glas JJ, 2015. Mechanisms and ecological consequences of plant defence induction and suppression in herbivore communities. *Annual Review of Plant Biology*, 115(7): 1015–1051.
- Karley AJ, Mitchell C, Brookes C, McNicol J, O'Neill T, Roberts H, Graham J, Johnson SN, 2016. Exploiting physical defence traits for crop protection: Leaf trichomes of *Rubus idaeus* have deterrent effects on spider mites but not aphids. *Annals of Applied Biology*, 168(2): 159–172.
- Li DX, Hou YL, Shen ZR, 2005. Influence of host plant species on the development and reproduction of hawthorn spider mite *Tetranychus viennensis* Zacher. *Acta Entomologica Sinica*, 25(7): 1562–1568. [李定旭, 侯月利, 沈佐锐, 2005. 不同寄主植物对山楂叶螨生长发育和繁殖的影响. 生态学报, 25(7): 1562–1568.]

- Li L, Jin DC, 2005. Main factors on interrelationship between phytophagous mites and parasite plants. *Guizhou Agricultural Sciences*, 33(4): 95–97. [李莉, 金道超, 2005. 影响植食性螨类与寄主之间相互关系的主要因素. 贵州农业科学, 33(4): 95–97.]
- Marinosci C, Magalhaes S, Macke E, Navajas M, Carbonell D, Devaux C, Olivieri I, 2015. Effects of host plant on life-history traits in the polyphagous spider mite *Tetranychus urticae*. *Ecology and Evolution*, 5(15): 3151–3158.
- Martel C, Zhurov V, Navarro M, Martinez M, Cazaux M, Auger P, Migeon A, Santamaria ME, Wybouw N, Diaz I, 2015. Tomato whole genome transcriptional response to *Tetranychus urticae* identifies divergence of spider mite induced responses between tomato and arabidopsis. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 28(3): 343–361.
- Martina PM, Neilson EH, Motawia MS, Carl Erik O, Niels A, Gray CJ, Sabine F, Sebastian M, Daniele S, Kirsten JR, 2015. A recycling pathway for cyanogenic glycosides evidenced by the comparative metabolic profiling in three cyanogenic plant species. *Biochemical Journal*, 469(3): 375–389.
- Migeon A, Nougier E, Dorkeld F, 2010. Spider Mites Web: A comprehensive database for the Tetranychidae // Sabelis M, Bruin J (eds.). *Trends in Acarology: Proceedings of the 12th International Congress*. Dordrecht: Springer. 557–560.
- Niu JZ, Shen GM, Christiaens O, Smaghe G, He L, Wang JJ, 2018. Beyond insects: Current status and achievements of RNA interference in mite pests and future perspectives. *Pest Management Science*, 74: 2680–2687.
- Rioja C, Zhurov V, Bruinsma K, Grbic M, Grbic V, 2017. Plant-herbivore interactions: A case of an extreme generalist, the two-spotted spider mite *Tetranychus urticae*. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 30(12): 935–945.
- Santamaria ME, Arnaiz A, Gonzalez-Melendi P, Martinez M, Diaz I, 2018. Plant perception and short-term responses to phytophagous insects and mites. *International Journal of Molecular Sciences*, 19(5): 13–56.
- Schlachter CR, Daneshian L, Amaya J, Klapper V, Wybouw N, Borowski T, Van Leeuwen T, Grbic V, Grbic M, Makris TM, Chruszcz M, 2019. Structural and functional characterization of an intradiol ring-cleavage dioxygenase from the polyphagous spider mite herbivore *Tetranychus urticae* Koch. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 107: 19–30.
- Schweizer F, Heidel-Fischer H, Vogel H, Reymond P, 2017. Arabidopsis glucosinolates trigger a contrasting transcriptomic response in a generalist and a specialist herbivore. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 85: 2131.
- Snoeck S, Wybouw N, Van Leeuwen T, Dermauw W, 2018. Transcriptomic plasticity in the arthropod generalist *Tetranychus urticae* upon long-term acclimation to different host plants. *G3-Genes Genomes Genetics*, 12(8): 3865–3879.
- Snoeck S, Pavlidi N, Pipini D, Vontas J, Dermauw W, Van Leeuwen T, 2019. Substrate specificity and promiscuity of horizontally transferred UDP-glycosyltransferases in the generalist herbivore *Tetranychus urticae*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 109: 116–127.
- Stahl E, Hilfiker O, Reymond P, 2018. Plant-arthropod interactions: Who is the winner? *Plant Journal*, 93(4): 703–728.
- Van Leeuwen T, Dermauw W, 2016. The molecular evolution of xenobiotic metabolism and resistance in chelicerate mites. *Annual Review of Entomology*, 61: 475–498.
- Villarroel CA, Jonckheere W, Alba JM, Glas JJ, Dermauw W, Haring MA, Van Leeuwen T, Schuurink RC, Kant MR, 2016. Salivary proteins of spider mites suppress defenses in *Nicotiana benthamiana* and promote mite reproduction. *Plant Journal*, 86(2): 119–131.
- Wang SL, Zhang YJ, Xu BY, Wu QJ, 2011. Feeding preferences of carmine spider mite, *Tetranychus cinnabarinus*, on different host plants. *Journal of Environmental Entomology*, 33(3): 315–320. [王少丽, 张友军, 徐宝云, 吴青君, 2011. 朱砂叶螨对不同蔬菜寄主的取食选择性. 环境昆虫学报, 33(3): 315–320.]
- Wybouw N, Dermauw W, Tirry L, Stevens C, Grbic M, Feyerisen R, Van Leeuwen T, 2014. A gene horizontally transferred from bacteria protects arthropods from host plant cyanide poisoning. *eLife*, 3: e02365.
- Wybouw N, Zhurov V, Martel C, Bruinsma KA, Hendrickx F, Grbic V, Van Leeuwen T, 2015. Adaptation of a polyphagous herbivore to a novel host plant extensively shapes the transcriptome of herbivore and host. *Molecular Ecology*, 24(18): 4647–4663.
- Wybouw N, Pauchet Y, Heckel DG, Van Leeuwen T, 2016. Horizontal gene transfer contributes to the evolution of arthropod herbivory. *Genome Biology and Evolution*, 8(6): 1785–1801.
- Xia JX, Guo ZJ, Yang ZZ, Han HL, Wang SL, Xu HF, Yang X, Yang FS, Wu QJ, Xie W, Zhou XG, Dermauw W, Turlings TCJ, Zhang YJ, 2021. Whitefly hijacks a plant detoxification gene that neutralizes plant toxins. *Cell*, 184(7): 1693–1705.
- Yang Q, 2018. Population performance of *Tetranychus urticae* and *Panonychus citri* on soybean and sweet orange. Master dissertation. Chongqing: Southwest University. [杨群, 2018. 二斑叶螨与柑桔全爪螨取食大豆和甜橙的种群适应性研究. 硕士学位论文. 重庆: 西南大学.]
- Zhu YX, Song YL, Huang HJ, Zhao DS, Xia X, Yang K, Lu YJ, Hong XY, 2018. Comparative analyses of salivary proteins from the facultative symbiont-infected and uninfected *Tetranychus truncatus*. *Systematic and Applied Acarology*, 23(6): 1027–1042.