

2 植食性昆虫唾液的成分、进化和功能

3 黄海剑¹，李俊敏，陈剑平，张传溪¹

4 (农产品质量安全全国重点实验室，宁波大学植物病毒学研究所，浙江宁波 315211)
5 2025-03-27; 2025-04-27

6 摘要

7 植食性昆虫与植物之间的相互作用是复杂的进化博弈，其中昆虫唾液在调控这一关
8 系中发挥核心作用。近年来，昆虫唾液的研究取得重要进展，鉴定出多种关键唾液蛋白、
9 小 RNA 及长链非编码 RNA，并揭示它们在植物防御调控中的分子机制。本文综述了昆
10 虫唾液的成分、进化及功能特性，重点介绍昆虫如何通过唾液成分影响植物防御反应。
11 最后，还展望了昆虫唾液研究的未来方向，包括唾液因子与植物信号通路的互作机制、
12 唾液基因的遗传变异对昆虫适应性的影响及其在害虫绿色防控中的应用，以期为深入理
13 解昆虫与植物的协同进化关系及开发新型抗虫策略提供理论支持。

15 **Composition, evolution, and functions of herbivorous insect saliva**

16 Hai-Jian Huang¹, Jun-Min Li, Jian-Ping Chen, Chuan-Xi Zhang¹

17 (State Key Laboratory of Agricultural Products Safety, Institute of Plant Virology, Ningbo
18 University, Ningbo 315211, Zhejiang Province, China)

19
20 The interaction between herbivorous insects and plants represents a complex
21 evolutionary arms race, in which insect saliva plays a central role in modulating plant
22 responses. In recent years, significant progress has been made in the study of insect saliva,
23 leading to the identification of key salivary proteins, small RNAs, and long non-coding RNAs,
24 as well as their molecular mechanisms in plant defense regulation. This review summarizes
25 the composition, evolution, and functional properties of insect saliva, with a particular focus
26 on how salivary components influence plant defense responses. Finally, we discuss future
27 research directions, including the interaction mechanisms between salivary effectors and plant
28 signaling pathways, the impact of genetic variation in salivary genes on insect adaptation, and
29 the potential applications of insect saliva research in sustainable pest management. This
30 review aims to provide a theoretical foundation for understanding the long-term
31 co-evolutionary relationships between insects and plants and for developing novel pest
32 control strategies.

基金项目：国家自然科学基金优秀青年基金（批准号：32422075），浙江省自然科学基金青年原创项目（批准号：LDQ24C140001）

1 通讯作者：黄海剑， huanghaijian@nbu.edu.cn；张传溪， chxzhang@zju.edu.cn

引言

在自然界中,植食性昆虫与植物之间的相互作用是一个复杂而精妙的进化博弈过程。昆虫通过取食植物获取营养,而植物则进化出多种防御策略来抵御昆虫的侵害 [1]。在这持续的“军备竞赛”中,昆虫唾液作为一种包含多种生物活性因子的复杂混合物,在调节昆虫和植物相互作用中扮演着核心角色。这种由唾液介导的昆虫与植物种间“对话”不仅影响着个体的生存和繁殖,还在更宏观的尺度上塑造了物种间的协同进化关系 [2, 3]。除直接取食造成的损伤外,部分植食性昆虫还能作为植物病原体的传播媒介,参与病毒和细菌的传播。在此过程中,昆虫唾液腺作为关键组织屏障,发挥着重要的调控作用。病原体在穿越唾液腺并随唾液分泌至植物体内的过程中,唾液不仅影响其从唾液腺释放的效率,还可能调控病原体的致病性及植物的抗性,从而对植物病害的发生与流行产生深远影响 [4]。深入研究植食性昆虫唾液的功能和进化,不仅有助于揭示昆虫与植物相互作用的分子机制,还为开发新型、可持续的害虫防控策略提供理论依据。

与植物病原菌的效应子研究相比,植食性昆虫唾液的研究起步晚,遗传操作手段相对匮乏,研究基础尚显薄弱 [5]。然而,近年来,随着分子生物学和组学技术的迅猛发展,对农作物造成重大危害的蚜虫、叶蝉、飞虱、粉虱等刺吸式口器昆虫 [6-11],以及夜蛾科、螟蛾科幼虫等咀嚼式口器昆虫的唾液成分已陆续被鉴定 [12-14]。在此基础上,国内外学者深入挖掘了多种关键唾液蛋白、小 RNA 和长链非编码 RNA,并揭示了它们在植物-昆虫相互作用中的功能和作用机制。本文综述了昆虫唾液的成分、进化和功能,重点探讨刺吸式口器昆虫唾液调控植物防御的分子机制,并指出未来研究的方向和挑战。

1. 昆虫唾液成分

昆虫因食性和取食方式的分化,进化出了不同类型的口器,其中以取食固体食物的咀嚼式口器和取食液体食物的刺吸式口器最为典型。咀嚼式口器由上唇、上颚、下颚、下唇与舌 5 部分组成,常见于植食性的直翅目、鞘翅目、膜翅目成虫以及鳞翅目幼虫等昆虫。植食性刺吸式口器昆虫的上颚和下颚特化为细长的口针;下唇延长成口针鞘;下颚口针嵌合形成食物道和唾液道,常见于半翅目等昆虫。

1.1 咀嚼式口器昆虫唾液成分

最早关于昆虫唾液的报道主要集中在咀嚼式口器昆虫,特别是对农作物造成危害的鳞翅目幼虫。Alborn 等 (1997) 在甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* 幼虫的口腔分泌物中鉴定到了一个能够调控植物挥发物的脂肪酸-氨基酸缀合物 (fatty acid-amino acid conjugate, FAC), 并将其命名为“挥发物诱导素”,从而激发了研究者更多地关注昆虫唾液与植物诱导抗性之间的联系 [15]。随后, Musser 等 (2002) 在美洲棉铃虫 *Helicoverpa zea* 中报道了首个昆虫唾液效应蛋白葡萄糖氧化酶 (glucose oxidase, GOX), 它能够通过抑制烟草中有毒尼古丁的合成来提高昆虫的适应能力 [16]。近年来,我国科学家也陆续报道了稻纵卷叶螟 *Cnaphalocrocis medinalis*、二化螟 *Chilo suppressalis*、棉铃虫 *Helicoverpa armigera*、草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* 等鳞翅目幼虫的唾液蛋白组,并揭示多个影响昆虫取食的关键唾液成分 [12-14, 17]。

按照功能划分,咀嚼式口器昆虫的唾液主要包括以下四类成分: 1) 消化酶类: 淀粉酶、蛋白酶、酯酶等消化酶普遍存在于鳞翅目昆虫的唾液中,表明唾液可能在口前消化中发挥作用,即通过体外分解食物中的大分子来提高消化效率 [17-19]。口前消化的概念在刺吸式口器昆虫中已被广泛认可,但在咀嚼式口器昆虫中的研究较少 [20]。尽管鳞翅目幼虫的唾液可能具有一定的消化功能,但其重要性可能不及刺吸式昆虫 [18]。2) 解毒酶类: 植物含有多种对植食性昆虫有毒的次生化合物,而唾液中的谷胱甘肽-S-转移酶 (glutathione-S-transferase, GST)、细胞色素 P450、UDP-糖基转移酶、 β -葡萄糖苷

79 酶等解毒酶可能帮助昆虫应对植物毒素或在取食过程中辅助解毒 [17, 21, 22]。3) 免疫
80 相关蛋白: 抗菌肽、 β -葡聚糖受体蛋白、类免疫球蛋白等普遍存在于很多鳞翅目幼虫
81 的唾液中, 如美洲棉铃虫 *H. zea* 唾液中的葡萄糖氧化酶和溶菌酶均具有抗菌活性, 且无
82 法释放唾液的幼虫取食含细菌食物会有更高的死亡率 [23, 24]。4) 宿主植物调控因子:
83 咀嚼式口器昆虫中既存在脂肪酸类、蛋白类、多肽类等激发植物防御的唾液激发子, 也
84 存在很多能够抑制植物防御的效应子 [3, 5]。脂肪酸-氨基酸缀合物、磷酸酯酶 C、 β -
85 葡萄糖苷酶等能够激活植物的免疫系统或促进植物释放特殊的挥发物来抑制昆虫持续
86 取食 [25, 26]; 而葡萄糖氧化酶、过氧化氢酶以及非消化酶类分泌蛋白 HARP1 等通过
87 避免昆虫被植物识别或抑制植物免疫系统来促进昆虫取食 [14, 16, 27]。值得一提的是,
88 唾液激发子和效应子并非绝对的, 如美洲棉铃虫分泌的葡萄糖氧化酶既能作为效应子抑
89 制植物防御, 又会被植物免疫系统识别 [16, 28]。

91 1.2 刺吸式口器昆虫唾液成分

92 大多数刺吸式口器昆虫在取食过程中分泌两种类型的唾液: 一种是胶状唾液, 它分
93 泌后凝结在口针周围形成唾液鞘, 并在昆虫取食结束后残留在植物组织中, 是最先被发
94 现的唾液类型; 另一种是水状唾液, 它在昆虫取食前和取食过程中持续分泌, 具有消化、
95 解毒以及抑制植物防御等多种功能 [29]。相比鳞翅目幼虫, 很多危害农作物的刺吸式口
96 器昆虫体型更小, 唾液成分的鉴定极具挑战。早期的研究主要通过化学反应、染色、酶
97 活测定等方法确定昆虫唾液中含有酚氧化酶、果胶酶、过氧化物酶、纤维素酶、葡萄糖
98 苷酶、碱性磷酸酯酶、蔗糖酶等成分 [30-32]。近年来, 组学技术的发展极大地推动了
99 刺吸式昆虫唾液的研究, 蚜虫、叶蝉、飞虱、粉虱等重要农业害虫的唾液蛋白成分相继
100 被鉴定 [6-11]。

101 目前昆虫唾液蛋白组的鉴定主要采取 2 种策略: 唾液腺提取物分析和口针分泌物分
102 析。前者通过测定昆虫唾液腺转录组或蛋白组, 并根据蛋白丰度、组织表达模式、是否
103 具有信号肽等信息预测唾液蛋白。该方法的主要优势在于样品不易受到氧化、降解等因
104 素的影响, 且能够检测到分子量低于 3-10 kDa 的蛋白/肽段 [33-35]。然而, 该方法也有
105 一定的局限性, 如从唾液腺提取物中鉴定到的蛋白质可能与实际功能性唾液蛋白质组存
106 在显著差异; 无法鉴定不含信号肽的唾液蛋白; 解剖完整的微小昆虫唾液腺对实验人员
107 技能要求高, 且通常需要解剖上百个唾液腺才能完成蛋白质组分析 [35-37]。口针分泌
108 物主要通过双层 parafilm 夹人工饲料的方法收集, 该方法能够检测昆虫取食过程中分泌
109 到体外的唾液蛋白, 包括那些通过非经典途径分泌的不含信号肽的唾液蛋白 [6, 34]。这
110 种方法也存在一些缺点, 如由于唾液收集需要 16-48 小时的长时间孵育, 蛋白质可能
111 在此期间发生降解; 实验过程较为繁琐, 通常需要收集成千上万头昆虫的唾液并通过超滤
112 浓缩, 以满足蛋白质分析的需求 [36, 38]。此外, 缺乏宿主植物的环境可能导致分泌到
113 人工饲料中的唾液成分与自然条件下分泌到植物中的唾液成分存在差异 [27, 39, 40]。从
114 现有的报道来看, 两种策略鉴定到的唾液蛋白差异很大 [41-44]。以柑橘木虱为例, 两
115 种方法鉴定的唾液蛋白重合率不到 10% [42]。未来唾液蛋白组分的研究需要结合两种方
116 法的优势, 并探索新的唾液收集技术, 以更全面地解析昆虫唾液蛋白的组成和功能。

117 不同昆虫唾液成分差别很大, 即使是同一个科的不同种, 它们的唾液相似度也很低
118 [45]。但是从功能上看, 刺吸式口器昆虫唾液蛋白成分与咀嚼式口器昆虫的并没有太大的
119 差异, 主要由消化酶、解毒酶、免疫相关蛋白以及宿主植物调控因子组成 [46, 47]。
120 有意思的是, 每种刺吸式口器昆虫的唾液中均存在大量的种/属/科特有的蛋白, 数量上
121 约占总唾液蛋白的 20%-30% [11]。已有研究表明, 这些物种特有唾液蛋白是昆虫与植物
122 在长期协同进化过程中产生的, 对于昆虫的取食和繁殖至关重要。例如, 早期鉴定的

C002 蛋白是蚜虫特有的，其表达抑制会显著降低蚜虫在植物上的存活能力，但对其在人工饲料中的存活影响较小 [48]。近年来，国内研究团队也鉴定并解析了多种飞虱科昆虫特有唾液蛋白的功能，如 NISHP、Salivary3、NIMLP 等参与唾液鞘的形成 [9, 49, 50]；而 LsSP1、BISP、NIS7 等则在调控植物防御反应中发挥重要作用 [51-53]。由于大部分物种特有唾液蛋白的功能无法通过同源基因比对的方法进行预测，我们目前对它们的起源、进化和功能仍知之甚少。

除蛋白类成分外，刺吸式口器昆虫唾液中还长链非编码 RNA (lncRNA)、微小 RNA (miRNA) 等核酸类成分。桃蚜 *Myzus persicae* 在取食过程中会分泌 lncRNA 进入植物，其中一类命名为 Ya 的 lncRNA 能够在植物中发生系统迁移 [54]。沉默 Ya 基因会导致桃蚜的后代数量显著下降；而在植物中过表达 Ya 基因则有利于桃蚜的繁殖。有意思的是，桃蚜 Ya 基因家族在基因组中以串联重复的形式排列在一起，且在蚜虫取食不同宿主植物时表现出共调控表达的特性 [54]。褐飞虱 *Nilaparvata lugens*、灰飞虱 *Laodelphax striatellus* 和烟粉虱 *Bemisia tabaci* 在取食的过程中则会分泌 miRNA 进入植物，唾液 miRNA 进入植物后通过调控植物基因的表达从而影响昆虫取食和病毒传播 [55-58]。有些唾液 miRNA 在不同昆虫间比较保守，如 miR29-b 在烟粉虱和蚜虫的唾液中共有分布 [55]，而 miR-7 只在褐飞虱中具有唾液腺特异高表达的特性，可能是褐飞虱与水稻长期协同进化产生的 [57]。

1.3 唾液成分的可塑性

昆虫唾液成分不仅在种类上呈现出高度复杂性，还表现出对环境变化的显著动态响应能力。近年来的研究表明，昆虫唾液的组成会受到多种外界与内在因素的调控，包括食物来源、农药胁迫、病毒感染状态、共生菌群构成乃至昆虫性别等。例如，多食性害虫粉蚜夜蛾 *Trichoplusia ni* 在取食不同植物时，其唾液蛋白的表达水平存在显著差异，尤其在摄食番茄过程中，该虫唾液中过氧化氢酶等抗氧化相关成分的含量显著上升，可能有助于缓解番茄植株产生的氧化胁迫 [27]。烟草适应型桃蚜在长期取食烟草的过程中，通过下调唾液中组织蛋白酶的表达，有效规避了烟草韧皮部的防御响应，从而顺利完成取食 [59]。类似地，褐飞虱在取食抗性水稻时唾液黏蛋白的分泌量增加，这可能有助于提高口针的润滑度并加快穿刺定位过程，从而增强其在宿主植物中的适应能力 [50]。此外，醚菊酯和氟啶虫酰胺等杀虫剂分别通过下调褐飞虱多种关键唾液蛋白基因的表达，进而抑制昆虫取食、蜜露排泄及卵巢发育 [60, 61]。

微生物因子（如病毒、细菌等）作为调控昆虫生态适应性的关键元素，也可通过影响昆虫唾液腺功能或唾液蛋白表达，间接调节昆虫与植物之间的互作关系。研究显示，番茄斑萎病毒 (Tomato spotted wilt virus, TSWV) 感染可显著改变西花蓟马 *Frankliniella occidentalis* 唾液腺的蛋白质组成，且该变化存在性别差异 [62]。此外，水稻矮缩病毒 (Rice dwarf virus, RDV) 和水稻瘤矮病毒 (Rice gall dwarf virus, RGDV) 分别通过诱导叶蝉唾液中卵黄原蛋白 NcVg 和羧酸酯酶 CarE10 的表达，有效抑制植物防御，从而提升取食能力与病毒传播效率 [63, 64]。相反，RGDV 会抑制叶蝉唾液中钙结合蛋白的分泌，促进病毒粒子通过唾液腺转运进入水稻韧皮部，增强病毒水平传播能力 [65]。钙结合蛋白水平的下降导致水稻细胞内 Ca^{2+} 浓度升高，引发大量胼胝质沉积和活性氧积累等强烈防御反应，从而迫使带毒昆虫提高唾液分泌频率与取食活动，进一步加强病毒的初始侵染和传播效率 [65]。值得注意的是，昆虫唾液中的共生细菌也在调节植物防御过程中扮演了重要角色。这些微生物不仅能够随唾液进入植物并直接参与昆虫与植物的互作 [66-68]，还可通过调控唾液成分间接影响昆虫行为。例如，共生细菌 *Enterobacter ludwigii* 可促进美洲棉铃虫唾液中葡萄糖氧化酶等防御抑制蛋白的分泌，从而帮助昆虫逃避免疫

识别与反应 [69]。类似机制也被发现于截形叶螨 *Tetranychus truncatus* 等节肢动物中，提示昆虫-微生物-植物三者之间存在复杂而多维的调控网络 [40]。

2. 昆虫唾液基因的进化

不同昆虫的唾液成分存在显著差异，研究唾液基因的起源和进化有助于揭示昆虫和植物间复杂的“军备竞赛”关系。复制-分化进化（duplication-divergence evolution）是昆虫唾液基因的重要来源。许多唾液基因属于多基因家族，这些家族的成员通过基因复制和功能分化产生了很多同源基因 [35, 44]。然而，尽管这些家族中有多个基因拷贝，但往往只有部分基因被预测为唾液基因。例如，Boulain et al. (2018) 的研究发现，富含半胱氨酸蛋白、血管紧张素转换酶和氨基肽酶等基因是豌豆蚜 *Acyrtosiphon pisum* 唾液的重要组成部分，这些基因家族在进化过程中经历了显著的扩张，但只有少数基因能够在唾液中被检测到 [70]。最近，我们在点蜂缘蝽 *Riptortus pedestris* 和始红蝽 *Pyrrhocoris apterus* 的唾液中发现了一个显著扩张的基因家族。在点蜂缘蝽中，这个基因家族的所有基因均分泌到植物中，但每个基因承担的功能不同；而在始红蝽中，这个基因家族中的部分基因已不再作为唾液基因发挥功能 [44]。此外，Zhou 等发现点蜂缘蝽的另一个唾液基因家族在操控植物免疫上具有双重功能：该基因家族有些成员能被植物识别而激活免疫，但该基因家族的另一一些成员则能够抑制唾液激发子诱导的免疫 [71]。这些现象可能标志着昆虫唾液存在两种不同的进化路径：基因复制后进化出了新功能，或者原本具有功能的唾液基因在进化过程中逐渐失去功能 [70, 72]。

水平基因转移（horizontal gene transfer）在物种的适应性进化中扮演了至关重要的角色。昆虫通过从细菌、病毒、真菌、植物等非亲缘关系的生物体中获取关键基因，从而绕过点突变和重组创造新基因的缓慢进程，快速提高适应性 [73, 74]。水平基因转移事件普遍存在于昆虫的基因组中。Li 等(2022)在 218 个昆虫基因组中共鉴定到 1410 个水平转移基因，这些基因参与昆虫的营养合成与吸收、生长发育、繁殖等过程 [75-81]。例如，烟粉虱通过获得植物来源的脂肪酸去饱和酶基因 *BtFAD2-9*，实现了多不饱和脂肪酸的自主合成，从而满足其生殖所需的关键营养 [80]。此外，烟粉虱体内的另一植物源水平转移基因——酚糖丙二酰基转移酶基因 *BtPMT1*，赋予其代谢番茄等寄主植物中广泛存在的次生代谢产物酚糖的能力，进而增强了其对宿主植物的适应性 [81]。昆虫唾液中的关键酶类，尤其是那些参与植物细胞壁降解和毒素解毒的酶，很多都是通过水平基因转移从微生物中获得的 [82]。例如，鞘翅目昆虫通过水平转移获得了编码纤维素酶、木聚糖酶、果胶甲酯酶和多聚半乳糖醛酸酶等植物细胞壁降解酶的基因，这些酶类能够帮助昆虫分解植物细胞壁中的复杂多糖，从而帮助昆虫获取植物细胞内的营养物质 [83-85]。类似地，豆荚盲蝽 *Lygus hesperus*、西花蓟马、烟粉虱等半翅目昆虫也在取食过程中分泌多聚半乳糖醛酸酶和葡聚糖酶，这些水平转移获取的水解酶通过软化植物组织促进昆虫口针穿刺和取食 [86, 87]。

除了通过解毒机制“中和”毒素的负面影响外，一些昆虫还能够利用水平转移获得的基因抑制植物防御物质的合成。例如，在烟粉虱等半翅目昆虫的唾液中发现了分支酸变位酶，该酶已在植物寄生线虫中被证实能够调控植物的莽草酸途径，从而避免芳香族毒素的产生 [11, 88]。植物的类甜蛋白基因（thaumatin-like protein, TLP）主要用于对抗病原真菌感染，但最近研究发现，该基因通过水平转移被温室白粉虱 *Trialeurodes vaporariorum* 获取后用于对抗昆虫病原真菌感染；而在烟粉虱中，该基因可以作为唾液效应子分泌到寄主植物中，抑制植物抗虫免疫防御 [89]。此外，Wang 等（2023）发现粉虱科祖先还从真菌中获得了新基因。该基因在甘蓝粉虱中发生了丢失，而在烟粉虱中经历两次复制变成 4 个同源基因，其中只有一个基因编码蛋白分泌到唾液中，通过破坏

植物防御相关的铁氧还蛋白的多聚化过程并促进其泛素化降解, 最终帮助烟粉虱克服植物防御 [90]。有趣的是, 这个基因在真菌中的同源基因并不具有调控植物铁氧还蛋白的功能, 推测其抑制植物防御的能力是昆虫与植物长期协同进化的结果 [90]。目前, 水平转移基因的鉴定主要依赖于氨基酸序列的相似度, 但由于唾液基因的快速进化, 许多原本具有同源关系的基因相似度很低甚至完全消失, 导致其起源难以判断 [82]。未来, 随着更多生物基因组的解析、蛋白结构的快速预测以及人工智能等方法的进步, 更多唾液基因的起源将被揭示。

唾液在昆虫与植物激烈的防御和反防御博弈中展现出极快的进化速率。Thorpe (2016) 等通过对不同蚜虫唾液蛋白的比较分析, 发现碳酸酐酶、类 Me10、MpC002 等 49 个对蚜虫取食至关重要的蛋白受到正选择 ($dN/dS > 1$), 且唾液蛋白中受正选择的比例显著高于其他非唾液蛋白 [91]。氨基酸串联重复序列在真核生物基因组中普遍存在, 自然选择通过调节重复序列的长度和数量, 驱动了这些序列的积累 [92]。Rao 等研究发现, 在褐飞虱的前 100 个高表达唾液蛋白中, 有 42 个含有氨基酸串联重复序列 [35]。这些重复序列可能通过增加唾液蛋白的多样性, 进而提高昆虫对宿主植物的适应性, 成为昆虫唾液快速进化的重要证据。类似的氨基酸串联重复序列也在蚜虫、烟粉虱、点蜂缘蝽等多种昆虫中被广泛报道, 表明其在昆虫唾液进化中的普遍性和重要性 [70]。此外, 唾液基因的进化速率可能与其在基因组上的位置密切相关。蚜虫唾液基因通常位于基因密度较低的区域, 这些区域可能具有较高的突变率, 从而为受正选择基因的快速进化提供了条件 [72]。

3. 昆虫唾液调控植物防御的机制

唾液在昆虫取食过程中发挥消化、解毒、润滑与辅助口针穿刺等功能, 并作为效应子或激发子影响植物防御。目前部分唾液基因的功能和作用机制得到了解析, 我们将重点介绍近年来昆虫唾液基因影响植物防御的研究进展, 包括唾液影响植物钙离子平衡, 影响活性氧 (reactive oxygen species, ROS) 迸发, 操纵植物激素信号途径等 (图 1)。

3.1 唾液影响植物钙离子平衡

钙离子是植物细胞中广泛存在的第二信使。当植物受到昆虫侵害时, 细胞内的钙离子浓度会迅速升高, 这种钙离子浓度的增加可能源于细胞内钙离子通过由昆虫口器造成的未完全封闭的伤口流入, 或者通过筛管质膜或内质网膜上的钙离子通道进入 [93]。钙离子的流入进一步触发了筛管中的电化学波传递, 导致远离伤口部位的钙离子浓度也升高 [94]。这种钙离子浓度的升高是植物防御反应的关键信号, 能够引发筛板的堵塞, 从而阻止昆虫进一步取食。研究表明, 飞虱的唾液蛋白 LsPDI1、NIMLP 等引起的植物细胞坏死、胼胝质沉积等防御反应均依赖植物的钙离子信号途径 [95, 96]。

刺吸式口器昆虫除了分泌胶状唾液堵塞口针穿刺造成的伤口外, 还会利用水状唾液中的钙离子结合蛋白螯合钙离子, 进而抑制植物的钙离子信号途径。Forisome 是豆科植物筛管中特有的蛋白质复合体。在正常情况下, 筛管中的钙离子浓度极低, Forisome 处于收缩状态, 不会堵塞筛板 [93]。然而, 当植物受到机械损伤或昆虫侵害时, 筛管中的钙离子浓度迅速升高, 触发 Forisome 的扩散, 使其从收缩状态转变为分散状态, 从而堵塞筛板, 阻止筛管液的流失 [93]。研究发现, 蚕豆修尾蚜 *Megoura viciae* 的一些唾液蛋白可能具备钙离子结合结构域, 能够通过降低钙离子浓度, 阻止筛管中 Forisome 蛋白的扩散和堵塞 [97]。随后, 通过蛋白质组学分析, 在蚜虫唾液中鉴定到钙调素、钙离子结合蛋白 (calcium binding protein, CBP) 等多种参与钙离子调节的效应蛋白 [34, 98]。此外, 蚜虫唾液中的 Armet 蛋白不仅能够结合钙离子, 还可能通过干扰内质网中的钙离子通道, 减少钙离子从内质网向细胞质的释放 [36, 99]。褐飞虱、烟粉虱、叶蝉等其他

刺吸式昆虫的唾液中也普遍存在调节钙离子的效应蛋白 [11, 45, 100]。然而, 不同昆虫的钙离子结合蛋白种类存在差异。例如, 褐飞虱唾液中存在大量具有钙离子结合结构域的类膜联蛋白 (annexin-like proteins, ALP), 这类蛋白仅在飞虱科昆虫的唾液中检测到, 这可能是昆虫与植物长期协同进化的结果 [45]。值得一提的是, 钙调素、钙网蛋白等也普遍存在于不依赖韧皮部汁液的咀嚼式口器昆虫的唾液 [12, 17], 表明对钙离子信号的调控是昆虫应对植物防御的一种保守策略。

3.2 唾液影响植物活性氧迸发

活性氧迸发是植物防御反应中的关键环节之一。活性氧的积累不仅可以直接杀伤入侵的昆虫或病原物, 还可以作为信号分子激活下游的防御反应, 如细胞壁强化、胼胝质沉积、次生代谢物的积累等 [101]。在植物细胞中, 叶绿体、线粒体、内质网、过氧化氢酶体、质膜和质外体等细胞器在正常或胁迫条件下均可产生活性氧。活性氧的迸发通常与钙离子信号通路密切相关。例如, 蚜虫取食时, 植物会通过钙离子通道的激活引发活性氧的积累, 进而触发防御反应 [102, 103]。

在长期的进化过程中, 昆虫也发展出多种唾液效应子, 直接或间接调控植物体内活性氧的含量。过氧化氢酶广泛存在于咀嚼式口器和刺吸式口器昆虫的唾液中。研究表明, 电光叶蝉 *Recilia dorsalis* 唾液中的过氧化氢酶能够通过分解植物中的 H_2O_2 , 抑制活性氧的积累, 从而削弱植物的防御反应 [104]。这种机制不仅帮助昆虫逃避植物的免疫反应, 还为病毒的传播提供了有利条件。具体而言, 唾液过氧化氢酶通过与植物伴侣蛋白 OsNCA1a 的相互作用增强了酶活性, 进而有效清除植物中的 H_2O_2 , 减少活性氧介导的细胞损伤 [104]。类似地, 烟粉虱和二化螟 *Chilo suppressalis* 能够通过唾液铁蛋白的铁氧化酶活性抑制 H_2O_2 的积累 [105, 106]。谷胱甘肽过氧化物酶是一类广泛存在于生物体内的抗氧化酶, 它通过将 H_2O_2 或有机过氧化物转化为水和相应的醇类, 从而保护细胞免受氧化应激的损害 [107]。马铃薯长管蚜 *Macrosiphm euphorbiae* 的唾液蛋白 Me23、麦长管蚜 *Sitobion avenae* 的唾液蛋白 SaE23 和绿盲蝽 *Apolygus lucorum* 的唾液蛋白 Al6 都具有谷胱甘肽过氧化物酶活性, 能够抑制病原体相关分子模式 (pathogen-associated molecular patterns, PAMP) 触发的活性氧迸发, 进而增强了植物对昆虫和病原微生物的易感性 [108-110]。除了直接分泌氧化还原酶降解活性氧, 昆虫唾液还能够提升宿主蛋白降解活性氧的能力。谷胱甘肽-S-转移酶能够催化还原型谷胱甘肽与各种亲电子外源物结合, 这种酶在蚜虫、飞虱等昆虫唾液中广泛存在 [111]。最近 Wang 等人 (2024) 发现, 黑尾叶蝉 *Nephotettix cincticeps* 取食一方面能够提高水稻谷胱甘肽 S-转移酶含量的积累, 另一方面其唾液中的卵黄原蛋白能够通过与水稻谷胱甘肽 S-转移酶的相互作用, 提高酶活性。此外, 烟粉虱的 BtE3、蚜虫的 Mp10、木虱的 DcE1 等很多唾液蛋白均能抑制植物活性氧迸发, 它们的作用机制尚不明确 [112-114]。

3.3 唾液影响植物激素信号

激素在调控植物生长发育以及响应生物与非生物胁迫过程中发挥着核心作用。在众多植物激素中, 茉莉酸 (jasmonic acid, JA) 和水杨酸 (salicylic acid, SA) 作为两类关键信号分子, 在植物抵御病原微生物侵染和昆虫取食等生物胁迫的防御机制研究中备受关注, 已成为植物抗病抗虫研究领域的重要研究对象 [115]。研究表明, SA 主要参与调控植物对活体和半活体病原菌的防御响应, 而 JA 则主要介导植物对死体营养病原菌和植食性害虫的防御反应。昆虫取食对植物激素水平的调控机制较为复杂, 这不仅是由于取食行为造成的机械损伤会释放损伤相关分子模式 (damage-associated molecular patterns, DAMPs), 更重要的是昆虫唾液中含有植食性昆虫相关模式分子 (herbivores-associated

molecular patterns, HAMPs)。例如, 点蜂缘蝽的 RPH1 蛋白、褐飞虱的 NIG14 蛋白等激发子均能够激活植物的 JA 信号通路, 从而调控植物的防御反应 [71, 116]。

为了顺利取食, 植食性昆虫会通过各种途径调控植物的激素信号。以咀嚼式口器昆虫棉铃虫为例, 它在取食过程中释放的效应子 HARP1 直接靶向植物茉莉酸途径的抑制因子 JAZ 蛋白, 削弱 JA 信号通路的传导 [14]; 同时, 另一种效应子 HAS1 通过与 bHLH 转录因子相互作用, 直接阻遏防御基因的转录激活 [117]。同样, 刺吸式口器昆虫的效应子也能够抑制植物的 JA 信号通路。例如, 电光叶蝉的唾液蛋白羧酸酯酶与水稻茉莉酸酰胺合成酶直接互作, 通过结合茉莉酸酰胺合成酶的活性位点影响其酶活, 并通过泛素蛋白酶体促进茉莉酸酰胺合成酶的降解, 从而阻断 JA 向茉莉酸甲酯(JA-Ile)的转化。此外, 烟粉虱的唾液效应子 BtTLP 能够靶向茉莉酸合成基因 12-氧代植物二烯酸还原酶, 导致其被泛素化降解, 从而抑制 JA 抗虫防御途径 [89]。烟粉虱、桃蚜等昆虫的唾液 miR29-b 通过抑制调节 JA 和 SA 关键基因 BAG 的表达操控植物防御 [55]。有趣的是, 最近的研究发现绿盲蝽通过调控激素途径提高种间竞争的能力。具体来说, 绿盲蝽分泌的 ASP1 蛋白靶向植物转录共抑制因子 TOPLESS, 阻止其形成转录抑制复合体, 从而增强 JA 介导的植物防御反应及棉花中主要抗虫物质棉酚的积累, 进而抑制棉铃虫取食棉花[118]。此外, 灰飞虱的唾液 miR-263a 能够靶向并促进水稻转录因子 GATA19 的剪接, 而 GATA19 的高表达能够激活 JA 信号通路, 从而抑制水稻条纹病毒(Rice stripe virus, RSV) 在水稻的积累[58]。

植物 JA 和 SA 信号途径多数情况下是相互拮抗。许多病原菌利用这一特性调控植物激素信号以促进其侵染 [119]。类似的, 豌豆蚜的唾液蛋白 Armet 通过抑制水杨酸羧基甲基转移酶 (salicylate carboxy methyltransferase, SAMT) 和促进水杨酸结合蛋白 (salicylic acid-binding protein 2, SABP2) 的表达, 显著增加了植物体内 SA 的积累, 从而抑制 JA 通路 [120]。烟粉虱的 Bt56、BtE3、BtRDP 等唾液蛋白也能够利用这一拮抗系统促进取食 [114, 121]。例如, Bt56 直接与烟草的转录因子 NTH202 互作, 诱导 SA 积累, 进而抑制 JA 介导的植物抗虫防御 [121]。SA 信号通路能够调控水稻对褐飞虱的直接和间接防御 [122]。在许多抗虫水稻品种中, 褐飞虱的取食能够显著诱导 SA 合成途径中限速酶基因的表达, 促进 SA 的积累, 进而增强水稻的抗虫能力 [123]。研究发现, 灰飞虱唾液蛋白 LsSP1 通过靶向植物外体半胱氨酸蛋白酶, 破坏半胱氨酸蛋白酶和水杨酸的信号放大回路, 最终抑制 SA 介导的抗虫防御 [51]。

目前, 还有许多昆虫唾液成分调控植物激素的研究报道。例如, 番茄潜叶蛾 *Phthorimaea absoluta* 唾液蛋白 REPAT38、荻草谷网蚜 *Sitobion miscanthi* 唾液蛋白 SmCSP4 和 Sm9723、禾谷缢管蚜 *Rhopalosiphum padi* 唾液蛋白 Rp1、褐飞虱唾液中的气味结合蛋白 (Odorant-binding proteins, OBPs) 等, 但这些基因影响植物激素通路的具体机制仍有待进一步解析[124-127]

3.5 唾液影响植物其他途径

除了调控上述信号通路外, 昆虫唾液还可通过多种机制影响植物生理过程。以飞虱科昆虫为例, 灰飞虱的唾液中含有 DNA 酶, 可高效降解昆虫口针刺穿植物细胞时释放的游离 DNA, 防止其作为损伤相关分子模式激活植物防御反应。此外, 灰飞虱的唾液蛋白 LsSP1 不仅能抑制半胱氨酸蛋白酶, 还可结合唾液激发子 LsMLP, 避免其被植物防御系统识别。研究还发现, 灰飞虱唾液中的碳酸酐酶能够与水稻类甜蛋白互作, 提高类甜蛋白的内切- β -1,3-葡聚糖酶活性, 从而抑制水稻胼胝质的沉积 [128]。植物细胞内的 pH 值受到严格调控, 以维持正常生理功能和代谢活动, 而昆虫取食会引发水稻细胞的快速酸化, 诱导胼胝质沉积和防御基因表达。褐飞虱、蚜虫、蓟马等昆虫的唾液中均

含有碳酸酐酶, 该酶可催化二氧化碳和水生成碳酸、质子及碳酸氢根, 从而调节细胞内 pH 值, 进而影响植物防御反应 [129-131]。此外, 褐飞虱的唾液和卵表面分泌液均含有 N114 蛋白, 该蛋白与水稻免疫负调控因子 14-3-3e (OsGF14e) 结构高度相似。在褐飞虱取食区域, 水稻 OsGF14e 的表达水平下降, 而褐飞虱的 N114 则随唾液和卵表面分泌液进入水稻组织, 补偿因昆虫取食导致的 OsGF14e 减少 [132]。昆虫与植物的互作是一个动态博弈过程。例如, 褐飞虱的唾液蛋白 BISP 可靶向水稻细胞质激酶 OsRLCK185, 干扰其激酶活性, 削弱水稻的基础防御。然而, 在携带抗褐飞虱基因 *Bph14* 的水稻品种中, BISP 会被 BPH14 特异识别并结合, 从而触发强烈的抗虫反应 [52]。在其他植食性昆虫中, 唾液效应子同样能够靶向植物关键的免疫因子。例如, 桃蚜的唾液蛋白 Mp1 可与寄主植物的液泡蛋白分选相关蛋白 VPS52 互作, 并促进其降解; Mp64 则通过与 SUMO E3 连接酶 SIZ1 互作, 促进 SIZ1 的积累 [133]。类似地, 烟粉虱的唾液蛋白 G4 可靶向植物感病因子 MIPDB141, 抑制活性氧迸发等防御反应; Bsp9 则通过干扰转录因子 WRKY33 及其在 MAPK 级联中的调控作用, 抑制植物免疫信号传导 [134]。

昆虫唾液对植物挥发物的调控一直是研究的热点。昆虫唾液中的多种酶类和效应物可以显著影响植物挥发物的释放, 从而改变植食性昆虫与天敌之间的相互作用。例如, 麦长管蚜的唾液酶果胶酶能够诱导小麦释放食菌甲诱醇和甲基庚烯酮, 进而吸引蚜虫的寄生蜂, 提高对蚜虫的寄生率 [135]。此外, 西花蓟马的取食可诱导烟草释放挥发物, 而当其与烟芽夜蛾 *Heliothis virescens* 共同取食时, 挥发物成分及比例发生变化, 从而影响了蓟马对寄主植物的选择 [136]。烟草天蛾 *Manduca sexta* 唾液中的 Z-3-醛异构酶能够催化 Z-3-己烯醛向 E-2-己烯醛的转化, 这一转化增强了植株对捕食性昆虫的吸引力, 使得捕食者更容易找到取食中的幼虫 [137]。另一方面, 一些昆虫唾液成分可抑制植物挥发物的释放, 从而降低天敌的感知能力。例如, 草地贪夜蛾的唾液中含有抑制植物防御信号的成分, 可通过减少黄酮类化合物的合成或降低脂肪酸-氨基酸缀合物的含量, 从而抑制植物产生挥发物吸引天敌 [138]。美洲棉铃虫唾液中的葡萄糖氧化酶能够诱导番茄和大豆气孔关闭, 减少防御性挥发物的释放, 削弱天敌对植食性昆虫的感知能力 [139]。此外, 家蚕 *Bombyx mori* 能够通过纺丝器分泌脂肪酸氢过氧化物脱水酶, 干扰绿叶挥发物的生物合成前体减少其释放 [140]。这些研究表明, 昆虫唾液在植物防御的激活与抑制之间形成了一种精妙的平衡, 这种动态调控机制不仅决定了昆虫的取食成功率, 也塑造了昆虫与植物长期协同进化的格局。

4. 小结与展望

昆虫唾液研究的深入开展, 极大地拓展了我们对植食性昆虫与植物互动机制的认知。未来, 该领域的研究将主要围绕昆虫唾液效应分子的功能解析、进化规律、生物防治应用及跨学科技术的融合展开。首先, 尽管已有多种唾液蛋白被鉴定, 但它们在昆虫取食过程中如何动态调控植物生理反应仍不完全清楚。未来的研究需要结合单细胞转录组学、空间蛋白质组学和冷冻电子显微镜等技术, 解析昆虫唾液在植物体内的作用靶点和信号传导过程。此外, 不同昆虫物种的唾液成分存在高度可变性, 某些效应蛋白表现出快速进化的特征, 这可能是昆虫长期适应不同寄主植物的结果 [59, 70, 72]。因此, 系统比较多昆虫物种的唾液蛋白组, 并结合进化基因组学分析, 将有助于揭示昆虫唾液效应蛋白的进化模式及其对昆虫取食行为的影响。与此同时, 昆虫不仅影响植物的生长和防御能力, 还可作为植物病原微生物的传播载体。例如, 一些昆虫唾液蛋白能够直接或间接地促进病毒或细菌在植物体内的传播, 这使得昆虫唾液在植物-昆虫-微生物多元互作中的作用更具复杂性 [141]。因此, 未来的研究应将昆虫唾液功能的解析从单一的植物-昆虫互作扩展到更广泛的生态系统层面, 以全面理解昆虫如何在农业生态系统中发挥作

用，并探索其在虫害防控中的潜在应用价值。

在农业应用方面，昆虫唾液的研究为害虫绿色防治提供了新思路。传统的化学农药防控策略不仅带来环境污染，还容易导致害虫产生抗药性，而基于昆虫唾液效应分子

的生物防治手段可能成为未来的重要替代方案 [142, 143]。例如，借助基因编辑技术改造植物靶基因，使其不再受昆虫唾液效应蛋白的调控，从而增强作物抗虫性。此外，通过蛋白质工程手段设计小分子或蛋白抑制剂，特异性干扰昆虫唾液效应蛋白的功能，也可能成为新的害虫防控策略。随着 CRISPR/Cas9 基因编辑、人工智能辅助蛋白功能预测、单细胞测序和空间蛋白质组学等技术的快速发展，昆虫唾液研究将进入更加精细的分子调控层面，为农业害虫防控提供更精准、更高效的解决方案。未来，通过跨学科合作，整合植物免疫学、分子生物学、生物信息学及生态学等领域的研究成果，有望建立系统化的害虫综合治理策略，从而提高全球农业的可持续性，保障粮食安全。

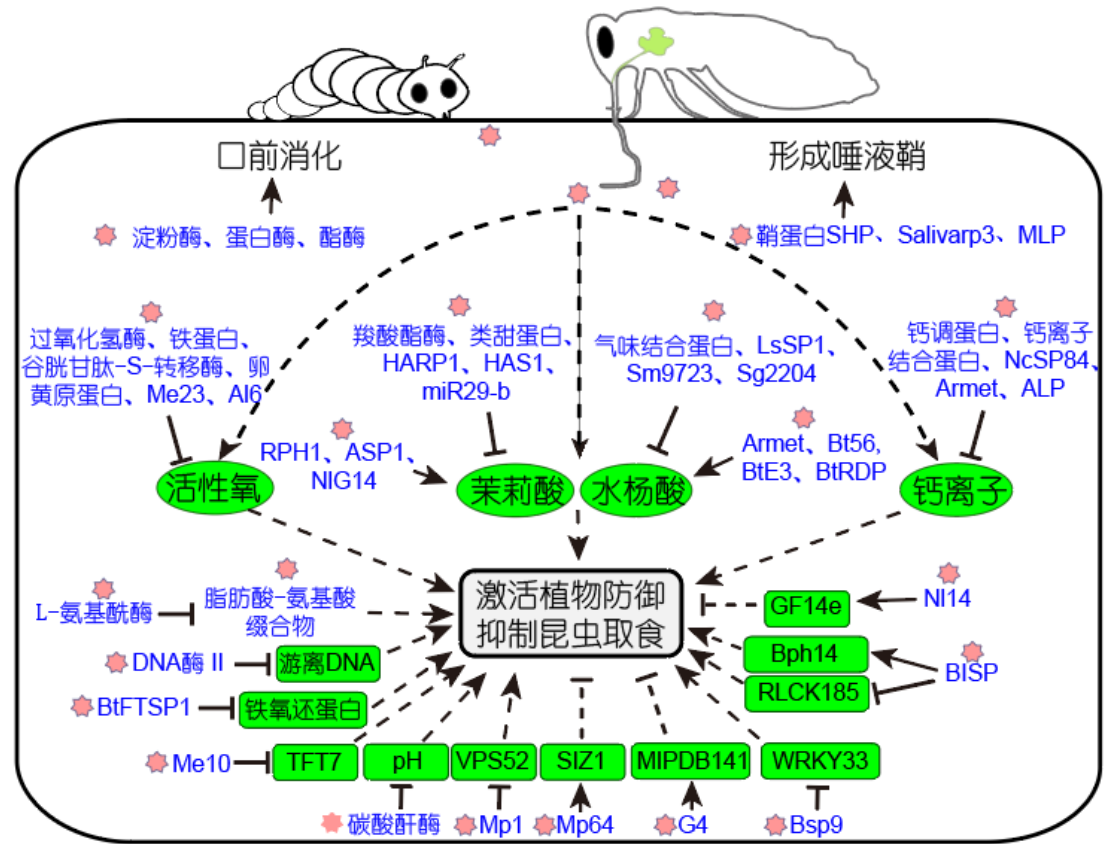


图 1 昆虫唾液效应子的功能和靶标。

植食性昆虫唾液除了帮助口前消化和形成唾液鞘以外，还可以影响植物防御，包括调控植物钙离子平衡，影响活性氧迸发，操纵植物激素信号途径等。

Figure 1. Functions and targets of insect salivary effectors.

In addition to facilitating extra-oral digestion and forming salivary sheaths, the saliva of herbivorous insects can interfere with plant defense responses by regulating calcium homeostasis, modulating reactive oxygen species bursts, and manipulating plant hormone signaling pathways.

参考文献

1. Yu HX, Ye WF, Sun MQ, et al. Three levels of defense and anti-defense responses between host plants and herbivorous insects. *Chin J Ecol.* 2015, 34(1):256-262.
2. Elzinga DA, Jander G. The role of protein effectors in plant-aphid interactions. *Curr Opin Plant Biol.* 2013, 16(4):451-456.
3. Chen CY, Mao YB. Research advances in plant-insect molecular interaction. *F1000Res.* 2020, 9:F1000 Faculty Rev-198.
4. Huang HJ, Li JM, Zhang CX, et al. Hemipteran-transmitted plant viruses: Research progress and control strategies. *Front Agr Sci Eng.* 2022, 9(1):98-109.
5. Dong YM, Zhang MQ, Shen H, et al. Research advances of salivary effectors and elicitors in herbivorous insects. *Acta Entomol Sin.* 2021, 64(8):982-997.
6. Harmel N, Létocart E, Cherqui A, et al. Identification of aphid salivary proteins: a proteomic investigation of *Myzus persicae*. *Insect Mol Biol.* 2008, 17(2):165-174.
7. Carolan JC, Caragea D, Reardon KT, et al. Predicted effector molecules in the salivary secretome of the pea aphid (*Acyrtosiphon pisum*): a dual transcriptomic/proteomic approach. *J Proteome Res.* 2011, 10(4):1505-1518.
8. Hattori M, Komatsu S, Noda H, et al. Proteome analysis of watery saliva secreted by green rice leafhopper, *Nephotettix cincticeps*. *PLoS One.* 2015, 10(4):e0123671.
9. Huang HJ, Liu CW, Huang XH, et al. Screening and functional analyses of *Nilaparvata lugens* salivary proteome. *J Proteome Res.* 2016, 15(6):1883-1896.
10. Liu X, Zhou H, Zhao J, et al. Identification of the secreted watery saliva proteins of the rice brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stal) by transcriptome and shotgun LC-MS/MS approach. *J Insect Physiol.* 2016, 89:60-69.
11. Huang HJ, Ye ZX, Lu G, et al. Identification of salivary proteins in the whitefly *Bemisia tabaci* by transcriptomic and LC-MS/MS analyses. *Insect Sci.* 2021, 28(5):1369-1381.
12. Zhang YX, Lin HT, Zou ZY, et al. Feeding preferences and salivary protein profiles of *Spodoptera frugiperda* on *Saccharum* species. *J Agric Food Chem.* 2025, 73(4):2352-2363.
13. Yu S, Gong L, Han YC, et al. Oral secretions from striped stem borer (*Chilo suppressalis*) induce defenses in rice. *Pest Manag Sci.* 2024, 80(12):6437-6449.
14. Chen CY, Liu YQ, Song WM, et al. An effector from cotton bollworm oral secretion impairs host plant defense signaling. *Proc Natl Acad Sci USA.* 2019, 116(28):14331-14338.
15. Alborn HT, Turlings TCJ, Jones TH, et al. An elicitor of plant volatiles from beet armyworm oral secretion. *Science.* 1997, 276(5314):945-949.
16. Musser RO, Hum-Musser SM, Eichenseer H, et al. Herbivory: caterpillar saliva beats plant defences. *Nature.* 2002, 416(6881):599-600.
17. Cui J, Yao X, Ni Z, et al. Identification of salivary proteins in the rice leaf folder *Cnaphalocrocis medinalis* by transcriptome and LC-MS/MS analyses. *Insect Biochem Mol Biol.* 2024, 174:104191.
18. Rivera-Vega LJ, Acevedo FE, Felton GW. Genomics of Lepidoptera saliva reveals function in herbivory. *Curr Opin Insect Sci.* 2017, 19:61-69.
19. Harpel D, Cullen DA, Ott SR, et al. Pollen feeding proteomics: Salivary proteins of the passion flower butterfly, *Heliconius melpomene*. *Insect Biochem Mol Biol.* 2015, 63:7-13.
20. Cohen AC. Extra-oral digestion in predaceous terrestrial Arthropoda. *Annu Rev Entomol.* 1995, 40(1):85-103.

21. Després L, David JP, Gallet C. The evolutionary ecology of insect resistance to plant chemicals. *Trends Ecol Evol.* 2007, 22(6):298-307.
22. Huber M, Roder T, Irmisch S, et al. A beta-glucosidase of an insect herbivore determines both toxicity and deterrence of a dandelion defense metabolite. *Elife.* 2021, 10:e68642.
23. Musser RO, Kwon HS, Williams SA, et al. Evidence that caterpillar labial saliva suppresses infectivity of potential bacterial pathogens. *Arch Insect Biochem Physiol.* 2005, 58(2):138-144.
24. Liu F, Cui L, Cox-Foster D, Felton GW. Characterization of a salivary lysozyme in larval *Helicoverpa zea*. *J Chem Ecol.* 2004, 30(12):2439-2457.
25. Acevedo FE, Peiffer M, Ray S, Meagher R, et al. Intraspecific differences in plant defense induction by fall armyworm strains. *New Phytol.* 2018, 218(1):310-321.
26. Ling X, Gu S, Tian C, et al. Differential levels of fatty acid-amino acid conjugates in the oral secretions of lepidopteran larvae account for the different profiles of volatiles. *Pest Manag Sci.* 2021, 77(9):3970-3979.
27. Rivera-Vega LJ, Stanley BA, Stanley A, Felton GW. Proteomic analysis of labial saliva of the generalist cabbage looper (*Trichoplusia ni*) and its role in interactions with host plants. *J Insect Physiol.* 2018, 107:97-103.
28. Tian D, Peiffer M, Shoemaker E, et al. Salivary glucose oxidase from caterpillars mediates the induction of rapid and delayed-induced defenses in the tomato plant. *PLoS One.* 2012, 7(4):e36168.
29. Miles PW. Aphid saliva. *Biol Rev.* 1999, 74(1):41-85.
30. Cherqui A, Tjallingii WF. Salivary proteins of aphids, a pilot study on identification, separation and immunolocalisation. *J Insect Physiol.* 2000, 46(8):1177-1186.
31. Yan Y, Liu WX, Wan FH. Roles of insect salivary components in insect-plant interactions. *Acta Entomol Sin.* 2008, 51(5):537-544.
32. Funk CJ. Alkaline phosphatase activity in whitefly salivary glands and saliva. *Arch Insect Biochem Physiol.* 2001, 46(4):165-174.
33. Ji R, Yu H, Fu Q, et al. Comparative transcriptome analysis of salivary glands of two populations of rice brown planthopper, *Nilaparvata lugens*, that differ in virulence. *PLoS One.* 2013, 8(11):e79612.
34. Carolan JC, Fitzroy CI, Ashton PD, et al. The secreted salivary proteome of the pea aphid *Acyrtosiphon pisum* characterised by mass spectrometry. *Proteomics.* 2009, 9(9):2457-2467.
35. Rao W, Zheng X, Liu B, et al. Secretome analysis and in planta expression of salivary proteins identify candidate effectors from the brown planthopper *Nilaparvata lugens*. *Mol Plant Microbe Interact.* 2019, 32(2):227-239.
36. van Bel AJ, Will T. Functional evaluation of proteins in watery and gel saliva of aphids. *Front Plant Sci.* 2016, 7:1840.
37. Wang XJ, Li Q, Ye ZX, et al. A pipeline contributes to efficient identification of salivary proteins in short-headed planthopper, *Epeurysa nawaii*. *Sci Rep.* 2024, 14(1):7276.
38. Miao YT, Deng Y, Jia HK, Liu YD, et al. Proteomic analysis of watery saliva secreted by white-backed planthopper, *Sogatella furcifera*. *PLoS One.* 2018, 13(5):e0193831.
39. Guo K, Wang W, Luo L, et al. Characterization of an aphid-specific, cysteine-rich protein enriched in salivary glands. *Biophys Chem.* 2014, 189:25-32.
40. Zhu YX, Song YL, Huang HJ, et al. Comparative analyses of salivary proteins from the facultative symbiont-infected and uninfected *Tetranychus truncatus*. *Syst Appl Acarol.* 2018, 23(6):1027-1042.

41. Yang Z, Ma L, Francis F, et al. Proteins identified from saliva and salivary glands of the Chinese gall aphid *Schlechtendalia chinensis*. *Proteomics*. 2018, 18(9):e1700378.
42. Wu ZZ, Qu MQ, Chen MS, et al. Proteomic and transcriptomic analyses of saliva and salivary glands from the Asian citrus psyllid, *Diaphorina citri*. *J Proteomics*. 2021, 238:104136.
43. Huang HJ, Yan XT, Wei ZY, et al. Identification of *Riptortus pedestris* salivary proteins and their roles in inducing plant defenses. *Biology*. 2021, 10(8):753.
44. Huang HJ, Li LL, Ye ZX, et al. Salivary proteins potentially derived from horizontal gene transfer are critical for salivary sheath formation and other feeding processes. *Commun Biol*. 2024, 7(1):257.
45. Huang HJ, Lu JB, Li Q, et al. Combined transcriptomic/proteomic analysis of salivary gland and secreted saliva in three planthopper species. *J Proteomics*. 2018, 172:25-35.
46. Du H, Wang XW. Regulation of insect-plant interactions by herbivorous insect saliva. *J Plant Prot*. 2022, 49(1):184-197.
47. Huang HJ, Zhang CX, Hong XY. How does saliva function in planthopper-host interactions? *Arch Insect Biochem Physiol*. 2019, 100(4):e21537.
48. Mutti NS, Louis J, Pappan LK, et al. A protein from the salivary glands of the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*, is essential in feeding on a host plant. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2008, 105(29):9965-9969.
49. Huang HJ, Liu CW, Cai YF, et al. A salivary sheath protein essential for the interaction of the brown planthopper with rice plants. *Insect Biochem Mol Biol*. 2015, 66:77-87.
50. Huang HJ, Liu CW, Xu HJ, et al. Mucin-like protein, a saliva component involved in brown planthopper virulence and host adaptation. *J Insect Physiol*. 2017, 98:223-230.
51. Huang HJ, Wang YZ, Li LL, et al. Planthopper salivary sheath protein LsSP1 contributes to manipulation of rice plant defenses. *Nat Commun*. 2023, 14(1):737.
52. Guo J, Wang H, Guan W, et al. A tripartite rheostat controls self-regulated host plant resistance to insects. *Nature*. 2023, 618(7966):799-807.
53. Gong G, Yuan LY, Li YF, et al. Salivary protein 7 of the brown planthopper functions as an effector for mediating tricin metabolism in rice plants. *Sci Rep*. 2022, 12(1):3205.
54. Chen Y, Singh A, Kaithakottil GG, et al. An aphid RNA transcript migrates systemically within plants and is a virulence factor. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2020, 117(23):12763-12771.
55. Han WH, Ji SX, Zhang FB, et al. A small RNA effector conserved in herbivore insects suppresses host plant defense by cross-kingdom gene silencing. *Mol Plant*. 2025, 18(3):437-456.
56. van Kleeff PJ, Galland M, Schuurink RC, et al. Small RNAs from *Bemisia tabaci* are transferred to *Solanum lycopersicum* phloem during feeding. *Front Plant Sci*. 2016, 7:1759.
57. Zhang ZL, Wang XJ, Lu JB, et al. Cross-kingdom RNA interference mediated by insect salivary microRNAs may suppress plant immunity. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2024, 121(16):e2318783121.
58. Zhao W, Lu H, Zhu J, et al. A double-agent microRNA regulates viral cross-kingdom infection in animals and plants. *EMBO J*. 2025, in press. doi:10.1038/s44318-025-00405-4.
59. Guo H, Zhang Y, Tong J, et al. An aphid-secreted salivary protease activates plant defense in phloem. *Curr Biol*. 2020, 30(24):4826-4836.
60. Gao H, Yuan X, Lin X, et al. Reducing expression of salivary protein genes by flonicamid partially contributed to its feeding inhibition of the brown planthopper on rice. *J Agric Food Chem*. 2023, 71(15):6032-6038.

61. Gao H, Yuan X, He T, et al. The down-regulation of salivary protein gene expression by etofenprox partially contributed to reducing the risk of increased fecundity in the brown planthopper. *Pestic Biochem Physiol.* 2024, 205:106118.
62. Rajarapu SP, Ben-Mahmoud S, Benoit JB, et al. Sex-biased proteomic response to tomato spotted wilt virus infection of the salivary glands of *Frankliniella occidentalis*, the western flower thrips. *Insect Biochem Mol Biol.* 2022, 149:103843.
63. Chi Y, Zhang H, Chen S, et al. Leafhopper salivary carboxylesterase suppresses JA-Ile synthesis to facilitate initial arbovirus transmission in rice phloem. *Plant Commun.* 2024, 5(9):100939.
64. Wang Y, Lu C, Guo S, et al. Leafhopper salivary vitellogenin mediates virus transmission to plant phloem. *Nat Commun.* 2024, 15(1):3.
65. Wu W, Yi G, Lv X, et al. A leafhopper saliva protein mediates horizontal transmission of viral pathogens from insect vectors into rice phloem. *Commun Biol.* 2022, 5(1):204.
66. Chung SH, Rosa C, Scully ED, et al. Herbivore exploits orally secreted bacteria to suppress plant defenses. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 2013, 110(39):15728-15733.
67. Chaudhary R, Atamian HS, Shen Z, et al. GroEL from the endosymbiont *Buchnera aphidicola* betrays the aphid by triggering plant defense. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 2014, 111(24):8919-8924.
68. Li Q, Fu Y, Liu X, et al. Activation of wheat defense response by buchnera aphidicola-derived small chaperone protein groes in wheat aphid saliva. *J Agric Food Chem.* 2022, 70(4):1058-1067.
69. Wang J, Peiffer M, Hoover K, et al. *Helicoverpa zea* gut-associated bacteria indirectly induce defenses in tomato by triggering a salivary elicitor. *New Phytol.* 2017, 214(3):1294-1306.
70. Boulain H, Legeai F, Guy E, et al. Fast evolution and lineage-specific gene family expansions of aphid salivary effectors driven by interactions with host-plants. *Genome Biol Evol.* 2018, 10(6):1554-1572.
71. Zhou J, Yin Z, Shen D, et al. A conserved protein family in mirid bug *Riptortus pedestris* plays dual roles in regulating plant immunity. *Plant Physiol.* 2024, 196(4):2812-2824.
72. Thorpe P, Escudero-Martinez CM, Cock PJA, et al. Shared transcriptional control and disparate gain and loss of aphid parasitism genes. *Genome Biol Evol.* 2018, 10(10):2716-2733.
73. Luo YL, Hu Y, Tian T, et al. Research progress on horizontal transfer genes in insects. *J Plant Prot.* 2024, in press. doi: 10.13802/j.cnki.zwbhxb.2025.2024833.
74. He YJ, Zhang CX, Chen JP, et al. Recent advances in understanding the diversity and functional roles of endogenous viral elements within the genomes of virus-transmitting vectors. *J Plant Prot.* 2024, 51(03):501-510.
75. Kirsch R, Okamura Y, Haeger W, et al. Metabolic novelty originating from horizontal gene transfer is essential for leaf beetle survival. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 2022, 119(40):e2205857119.
76. Dai X, Kiuchi T, Zhou Y, et al. Horizontal gene transfer and gene duplication of β -fructofuranosidase confer lepidopteran insects metabolic benefits. *Mol Biol Evol.* 2021, 38(7):2897-2914.
77. Yang Z, Guo Z, Gong C, et al. Two horizontally acquired bacterial genes steer the exceptionally efficient and flexible nitrogenous waste cycling in whiteflies. *Sci Adv.* 2024, 10(5):eadi3105.
78. Huang HJ, Li YY, Ye ZX, et al. Co-option of a non-retroviral endogenous viral element in planthoppers. *Nat Commun.* 2023, 14(1):7264.

79. Li Y, Liu Z, Liu C, et al. HGT is widespread in insects and contributes to male courtship in lepidopterans. *Cell*. 2022, 185(16):2975-2987.
80. Gong C, Guo Z, Hu Y, et al. A horizontally transferred plant fatty acid desaturase gene steers whitefly reproduction. *Adv Sci (Weinh)*. 2024, 11(10):e2306653.
81. Xia J, Guo Z, Yang Z, et al. Whitefly hijacks a plant detoxification gene that neutralizes plant toxins. *Cell*. 2021, 184(7):1693-1705.
82. Wybouw N, Pauchet Y, Heckel DG, et al. Horizontal gene transfer contributes to the evolution of arthropod herbivory. *Genome Biol Evol*. 2016, 8(6):1785-1801.
83. Pauchet Y, Kirsch R, Giraud S, et al. Identification and characterization of plant cell wall degrading enzymes from three glycoside hydrolase families in the cerambycid beetle *Apriona japonica*. *Insect Biochem Mol Biol*. 2014, 49:1-13.
84. Kirsch R, Gramzow L, Theißen G, et al. Horizontal gene transfer and functional diversification of plant cell wall degrading polygalacturonases: Key events in the evolution of herbivory in beetles. *Insect Biochem Mol Biol*. 2014, 52:33-50.
85. Pauchet Y, Heckel DG. The genome of the mustard leaf beetle encodes two active xylanases originally acquired from bacteria through horizontal gene transfer. *Proc Biol Sci*. 2013, 280(1763):20131021.
86. de la Paz Celorio-Mancera M, Allen ML, Powell AL, et al. Polygalacturonase causes lygus-like damage on plants: cloning and identification of western tarnished plant bug (*Lygus hesperus*) polygalacturonases secreted during feeding. *Arthropod Plant Interact*. 2008, 2(4):215-225.
87. Colinet D, Haon M, Drula E, et al. Functional Carbohydrate-active enzymes acquired by horizontal gene transfer from plants in the whitefly *Bemisia tabaci*. *Genome Biol Evol*. 2025, 17(2):evaf012.
88. Djamei A, Schipper K, Rabe F, et al. Metabolic priming by a secreted fungal effector. *Nature*. 2011, 478(7369):395-398.
89. Hu Y, Gong C, Yang Z, et al. Functional divergence of plant-derived thaumatin-like protein genes in two closely related whitefly species. *Adv Sci (Weinh)*. 2025, 12(16):e2502193.
90. Wang YZ, Ye YX, Lu JB, et al. Horizontally transferred salivary protein promotes insect feeding by suppressing ferredoxin-mediated plant defenses. *Mol Biol Evol*. 2023, 40(10):221.
91. Thorpe P, Cock PJ, Bos J. Comparative transcriptomics and proteomics of three different aphid species identifies core and diverse effector sets. *BMC Genomics*. 2016, 17:172.
92. Mularoni L, Ledda A, Toll-Riera M, et al. Natural selection drives the accumulation of amino acid tandem repeats in human proteins. *Genome Res*. 2010, 20(6):745-754.
93. Furch AC, van Bel AJ, Fricker MD, et al. Sieve element Ca^{2+} channels as relay stations between remote stimuli and sieve tube occlusion in *Vicia faba*. *Plant Cell*. 2009, 21(7):2118-2132.
94. van Bel AJ, Furch AC, Will T, et al. Spread the news: systemic dissemination and local impact of Ca^{2+} signals along the phloem pathway. *J Exp Bot*. 2014, 65(7):1761-1787.
95. Fu J, Shi Y, Wang L, et al. Planthopper-secreted salivary disulfide isomerase activates immune responses in plants. *Front Plant Sci*. 2021, 11:622513.
96. Shangguan X, Zhang J, Liu B, et al. A mucin-like protein of planthopper is required for feeding and induces immunity response in plants. *Plant Physiol*. 2018, 176(1):552-565.
97. Will T, Tjallingii WF, Thönnessen A, et al. Molecular sabotage of plant defense by aphid saliva. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2007, 104(25):10536-10541.
98. Ye W, Yu H, Jian Y, et al. A salivary EF-hand calcium-binding protein of the brown

planthopper *Nilaparvata lugens* functions as an effector for defense responses in rice. *Sci Rep.* 2017, 7:40498.

99. Wang W, Dai H, Zhang Y, et al. Armet is an effector protein mediating aphid-plant interactions. *FASEB J.* 2015, 29(5):2032-2045.

100. Hattori M, Nakamura M, Komatsu S, et al. Molecular cloning of a novel calcium-binding protein in the secreted saliva of the green rice leafhopper *Nephotettix cincticeps*. *Insect Biochem Mol Biol.* 2012, 42(1):1-9.

101. Mittler R, Vanderauwera S, Suzuki N, et al. ROS signaling: the new wave?. *Trends Plant Sci.* 2011, 16(6):300-309.

102. Maffei ME, Mithöfer A, Boland W. Insects feeding on plants: rapid signals and responses preceding the induction of phytochemical release. *Phytochemistry.* 2007, 68(22):2946-2959.

103. Feno S, Butera G, Vecellio Reane D, et al. Crosstalk between calcium and ROS in pathophysiological conditions. *Oxid Med Cell Longev.* 2019, 2019(1):9324018.

104. Zhang H, Chi Y, Chen S, et al. Scavenging H₂O₂ of plant host by saliva catalase of leafhopper vector benefits viral transmission. *New Phytol.* 2024, 243(6):2368-2384.

105. Yu S, Li S, Li J, et al. Ferritin from striped stem borer (*Chilo suppressalis*) oral secretion acts as an effector helping to maintain iron homeostasis and impair defenses in rice. *Plant Cell Environ.* 2025, 48(5):3735-3749.

106. Su Q, Peng Z, Tong H, et al. A salivary ferritin in the whitefly suppresses plant defenses and facilitates host exploitation. *J Exp Bot.* 2019, 70(12):3343-3355.

107. Margis R, Dunand C, Teixeira FK, et al. Glutathione peroxidase family-an evolutionary overview. *FEBS J.* 2008, 275(15):3959-3970.

108. Dong Y, Jing M, Shen D, et al. The mirid bug *Apolygus lucorum* deploys a glutathione peroxidase as a candidate effector to enhance plant susceptibility. *J Exp Bot.* 2020, 71(9):2701-2712.

109. Atamian HS, Chaudhary R, Cin VD, et al. In planta expression or delivery of potato aphid *Macrosiphum euphorbiae* effectors Me10 and Me23 enhances aphid fecundity. *Mol Plant Microbe Interact.* 2013, 26(1):67-74.

110. Shang Z, Yang J, Zhang R, et al. Functional analyses of the salivary protein SaE23 in *Sitobion avenae*. *Int J Biol Macromol.* 2025, 307(3):142068.

111. Kettles GJ, Kaloshian I. The potato aphid salivary effector Me47 is a glutathione-s-transferase involved in modifying plant responses to aphid infestation. *Front Plant Sci.* 2016, 7:1142.

112. Kuang Y, Shangguan C, Wang C, et al. Salivary effector DcE1 suppresses plant defense and facilitates the successful feeding of Asian citrus psyllid, *Diaphorina citri*. *Pest Manag Sci.* 2025, 81(4):1717-1726.

113. Drurey C, Mathers TC, Prince DC, et al. Chemosensory proteins in the CSP4 clade evolved as plant immunity suppressors before two suborders of plant-feeding hemipteran insect diverged. *Pest Manag Sci.* 2019, 77(1):378-388.

114. Peng Z, Su Q, Ren J, et al. A novel salivary effector, BtE3, is essential for whitefly performance on host plants. *J Exp Bot.* 2023, 74(6):2146-2159.

115. Zhao YL, Wang Y, Chen B, et al. Trans-kingdom interactions between viruses-plants-vector insects and viral disease epidemics. *Sci Sin Vitae.* 2024, 54(5):769-788.

116. Gao H, Zou J, Lin X, et al. *Nilaparvata lugens* salivary protein NLG14 triggers defense response in plants. *J Exp Bot.* 2022, 73(22):7477-7487.

117. Chen X, Liu YQ, Wu MN, et al. A highly accumulated secretory protein from cotton bollworm interacts with basic helix-loop-helix transcription factors to dampen plant defense. *New Phytol.* 2023, 237(1):265-278.
118. Mu YP, Chen DY, Liu YJ, et al. Mirids secrete a TOPLESS targeting protein to enhance JA-mediated defense and gossypol accumulation for antagonizing cotton bollworms on cotton plants. *Mol Plant.* 2024, 17(11):1687-1701.
119. Zhang M, Yang C, Liu J. Research advances of phytopathogen effectors. *Chin Sci Bull (Chin Ver).* 2023, 68(36):4895-4917.
120. Cui N, Lu H, Wang T, et al. Armet, an aphid effector protein, induces pathogen resistance in plants by promoting the accumulation of salicylic acid. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.* 2019, 374(1767):20180314.
121. Xu HX, Qian LX, Wang XW, et al. A salivary effector enables whitefly to feed on host plants by eliciting salicylic acid-signaling pathway. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 2019, 116(2):490-495.
122. Kuai P, Lou Y. Advances in molecular interactions between rice and insect herbivores. *Crop Health* 2024, 2(1):6.
123. He J, Liu Y, Yuan D, et al. An R2R3 MYB transcription factor confers brown planthopper resistance by regulating the phenylalanine ammonia-lyase pathway in rice. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 2020, 117(1):271-277.
124. Wang X, Luo X, Guo J, et al. An effector of *Phthorimaea absoluta* oral secretions inhibits host plant defense. *iScience.* 2024, 27(7):110154.
125. Zhang Y, Fu Y, Liu X, et al. SmCSP4 from aphid saliva stimulates salicylic acid-mediated defence responses in wheat by interacting with transcription factor TaWKRY76. *Plant Biotechnol J.* 2023, 21(11):2389-2407.
126. Liu H, Wang C, Qiu CL, et al. A salivary odorant-binding protein mediates *Nilaparvata lugens* feeding and host plant phytohormone suppression. *Int J Mol Sci.* 2021, 22(9):4988.
127. Zhang Y, Liu X, Fu Y, et al. Salivary effector Sm9723 of grain aphid *Sitobion miscanthi* suppresses plant defense and is essential for aphid survival on wheat. *Int J Mol Sci.* 2022, 23(13):6909.
128. Zhao J, Yang J, Meng X, et al. Plant arbovirus mobilizes a vector salivary protein to initiate plant infection. *BioRxiv.* 2023. Doi: 10.1101/2023.04.04.535507.
129. Jiang Y, Zhang XY, Li S, et al. Rapid intracellular acidification is a plant defense response countered by the brown planthopper. *Curr Biol.* 2024, 34(21):5017-5027.
130. Guo H, Zhang Y, Li B, et al. Salivary carbonic anhydrase II in winged aphid morph facilitates plant infection by viruses. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 2023, 120(14):e2222040120.
131. Tian S, Yang Y, Li D, et al. The role of salivary effector FoCA2 in modulating the interactions of the defense response of the kidney bean plant and the adaptability of *Frankliniella occidentalis* under dinotefuran exposure. *Pestic Biochem Physiol.* 2025, 209:106336.
132. Fu J, Li S, Li J, et al. An insect effector mimics its host immune regulator to undermine plant immunity. *Adv Sci.* 2025, 12(11):e2409186.
133. Liu S, Lenoir CJG, Amaro TMMM, et al. Virulence strategies of an insect herbivore and oomycete plant pathogen converge on host E3 SUMO ligase SIZ1. *New Phytol.* 2022, 235(4):1599-1614.
134. Wang N, Zhao P, Ma Y. A whitefly effector Bsp9 targets host immunity regulator WRKY33 to promote performance. *Phil Trans R Soc B Biol Sci.* 2019, 374:20180313.

135. Liu Y, Wang WL, Guo GX, et al. Volatile emission in wheat and parasitism by *Aphidius avenae* after exogenous application of salivary enzymes of *Sitobion avenae*. Entomol. Exp Appl. 2009, 130(3):215-221.
136. Delphia CM, Mescher MC, De Moraes CM. Induction of plant volatiles by herbivores with different feeding habits and the effects of induced defenses on host-plant selection by thrips. J Chem Ecol. 2007, 33(5):997-1012.
137. Lin YH, Silven JJM, Wybouw N, et al. A salivary GMC oxidoreductase of *Manduca sexta* re-arranges the green leaf volatile profile of its host plant. Nat Commun. 2023, 14(1):3666.
138. Shinde S, Kundu P, Louis J. Beyond bites: Differential role of fall armyworm oral secretions and saliva in modulating sorghum defenses. Mol Plant Microbe Interact. 2024, 37(3):232-238.
139. Lin PA, Chen Y, Chaverra-Rodriguez D, et al. Silencing the alarm: an insect salivary enzyme closes plant stomata and inhibits volatile release. New Phytol. 2021, 230(2):793-803.
140. Takai H, Ozawa R, Takabayashi J, et al. Silkworms suppress the release of green leaf volatiles by mulberry leaves with an enzyme from their spinnerets. Sci Rep. 2018, 8(1):11942.
141. Zhang HX, Chen Q, Wei TY. Research progress on insect utilizing salivary proteins to regulate plant defenses for promoting vector feeding and viral transmission. Chin Bull Life Sci. 2024. <https://link.cnki.net/urlid/31.1600>.
142. Bleau JR, Gaur N, Fu Y, et al. Unveiling the slippery secrets of saliva: Effector proteins of phloem-feeding insects. Mol Plant Microbe Interact. 2024, 37(3):211-219.
143. Yuan ZL, Ye WW, Hou YP, et al. Current situation and the development of green pesticides in China. Chin Bull Life Sci, 2023, 53(11):1643-1662.