

植食性昆虫对植物的反防御机制

彭 露^{1,2}, 严 盈¹, 刘万学¹, 万方浩^{1,*}, 王进军²

(1. 中国农业科学院植物保护研究所, 植物病虫害生物学国家重点实验室, 北京 100081;

2. 西南大学植物保护学院, 重庆市昆虫学及害虫控制工程重点实验室, 重庆 400716)

摘要: 本文综述了植食性昆虫对植物的反防御机制。一方面, 植食性昆虫可通过其快速进化的寄主选择适应性, 改变取食策略, 调节生长发育的节律, 以及规避自然天敌等抑制、逃避或改变植物的防御, 即行为防御机制; 另一方面, 植食性昆虫可适应植物蛋白酶抑制剂、逃避植物防御伤信号、解毒植物次生物质, 以及抑制植物阻塞反应来对植物防御进行反防御, 即生理和生化防御机制。其中, 昆虫抑制植物伤信号, 防止植物阻塞反应是反防御机制的研究热点。昆虫反防御的研究有助于提高对昆虫-植物间协同进化关系的认识, 并为害虫治理和抗虫植物的培育提供新的思路。

关键词: 植食性昆虫; 防御; 反防御; 适应; 协同进化; 害虫有效治理; 伤信号; 阻塞反应

中图分类号: Q966 **文献标识码:** A **文章编号:** 0454-6296(2010)05-0572-09

Counter-defense mechanisms of phytophagous insects towards plant defense

PENG Lu^{1,2}, YAN Ying¹, LIU Wan-Xue¹, WAN Fang-Hao^{1,*}, WANG Jin-Jun² (1. State Key Laboratory for Biology of Plant Diseases and Insect Pests, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China; 2. Key Laboratory of Entomology and Pest Control Engineering, College of Plant Protection, Southwest University, Chongqing 400716, China)

Abstract: This review focuses on the mechanisms of phytophagous insect counter-defense on plants. On one hand, insects can inhibit, escape and alter plant defense by behavior defense mechanisms, including changing feeding strategies, regulating growth rhythm and avoiding natural enemies. On the other hand, insects may confront plant defense through physiological and biochemical mechanisms, including adapting plant protease inhibitors, avoiding plant wound signals, detoxification, and inhibiting plugging reaction. At present, the hotspots are the mechanism of depression of plant wound signals and inhibition of plugging reaction. The researches on insect counter-defense will improve the understanding of the insect-plant co-evolution relationship, and provide new ideas for pest management and the cultivation of resistant plants.

Key words: Phytophagous insects; defense; counter-defense; adaptation; coevolution; effective pest management; wound signal; plugging reaction

在植食性昆虫与植物漫长的协同进化过程中, 植物形成了多种多样的防御机制来抵抗昆虫的危害。这些防御机制可归纳为两类: 组成型防御和诱导型防御(陈明顺等, 2009)。不管是组成型防御还是诱导型防御都有其物理和化学上的作用。物理防御主要包括对昆虫行为和生物学有负面影响的植物形态、组织和生长特性, 例如叶片表面绒毛(常金华等, 2004)、叶片厚度、植物表皮和枝干结构等都对昆虫取食行为具有显著影响。化学防御则是指植物生理生化特性的改变对昆虫的负作用, 包括:

伤信号的产生, 如植物激素(phytohormone)、系统素(systemin)、寡糖素(oligosaccharin)、茉莉酸(jasmonic acid, JA)、乙烯(ethylene, ETH)、脱落酸(abscisic acid, ABA)以及水杨酸(salicylic acid, SA)等(Keyan *et al.*, 2005); 营养成分的变化, 如限制食物供给、降低食物营养价值等(陈明顺等, 2009); 防御蛋白的产生, 如蛋白酶抑制剂、氨基酸脱氨酶等(Ahn *et al.*, 2007); 植物次生物质的产生, 如酚类化合物、含氮化合物、萜类化合物等(秦秋菊和高希武, 2005)。这些防御机制阻碍了植

基金项目: 国家重点基础研究发展计划项目(2009CB119200); “十一五”国家科技支撑计划课题(2006BAD08A17); 农业公益性行业科研专项(200803005)

作者简介: 彭露, 女, 1984年8月生, 重庆市北碚区人, 硕士研究生, 研究方向为外来生物入侵, E-mail: pl526520@163.com

* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: wanfh@mail.caas.net.cn

收稿日期 Received: 2009-12-24; 接受日期 Accepted: 2010-03-29

食性昆虫的生长发育及其种群建立。

面对植物的防御体系, 植食性昆虫在选择压力的作用下演化出多种反防御机制以维持种群发展, 并随植食性昆虫种类和生长环境的不同而变化。除了在同种昆虫不同个体间的协同作用中出现外, 植食性昆虫的反防御还出现在不同种昆虫之间的交互作用中 (Kessler *et al.*, 2004; Bruinsma and Dicke, 2008), 包括行为防御 (Bernays *et al.*, 1998)、生理防御与生物化学防御机制等 (Jongsma *et al.*, 1995; Zhu-Salzman *et al.*, 2005)。农业有害昆虫快速有效的反防御机制的形成促使其自身数量逐步上升, 危害程度日趋加大, 给农、林、牧业经济带来巨大损害。剖析植食性昆虫反防御机制的行为、分子及遗传基础, 不仅有利于基础生物学研究, 而且对基于生物技术的有害植食性昆虫治理也有极其重要的意义。

1 植食性昆虫反防御的行为和生长发育适应机制

植物能够利用其物理结构、分泌物及挥发性物质等抵御昆虫的危害。相应地, 植食性昆虫也可通过其快速进化的寄主选择适应性, 改变取食策略, 调节生长发育的节律, 以及规避自然天敌等抑制、逃避或改变植物的防御。

1.1 寄主选择行为适应

叶面化合物和叶面的物理结构是植食性昆虫到达寄主植物后遇到的首要障碍 (朱麟和古德祥, 2000; 陈明顺等, 2009)。叶面化合物的形成与植物内部的代谢活动及其化学组成有关, 可提供有关植物内部组成的部分信息, 是决定昆虫是否接受其寄主植物的第一步。昆虫可利用“试咬”、叶面探测及漫游等搜寻、检测行为逃避危害, 如: 蝶类在产卵前利用雌虫腹部在叶面敲打试探产生的所谓“击鼓反应” (Feeny *et al.*, 1983); 褐飞虱 *Nilaparvata lugens* 在水稻抗性品种上口针的穿刺频率高于在易感性品种上的频率 (Denno and Roderick, 1990)。植物体表面的物理结构不仅能直接影响植食性昆虫对寄主植物的选择, 还能帮助昆虫取食与定殖 (Neal and Bentz, 1999), 如植物腺毛可为昆虫提供产卵、发育与取食的庇护所。更有趣的是, 烟粉虱 *Bemisia tabaci* 与植物腺毛接触 (如碰撞、蜕皮、产卵) 能诱导其背部刚毛产生有利的遗传变异 (Guershon and Gerling, 2006), 这一行为可

帮助其适应寄主。此外, 针对植物叶片腺毛的分泌物, 植食性昆虫可以依靠表皮结构形成物理障碍以减弱危害, 以烟粉虱为例, 其若虫表皮上的蜡粒子可帮助其逃避毒素, 它还可以借助植物腺毛分泌物以阻止天敌的捕食 (Walling, 2008)。除了上述对植物的直接防御, 植食性昆虫还能利用同种或异种间的相互作用选择寄主, 如: 甜菜蚜 *Aphis fabae* 更易于接受已经遭受同种伤害的小麦作为寄主植物 (Prado and Tjallingii, 2007), 原因是蚜虫的预先危害刺激了植物韧皮部成分的改变, 使其有利于自身吸收营养; 甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* 喜欢将卵产在马铃薯长管蚜 *Macrosiphum euphorbiae* 危害过的番茄植株上, 其幼虫在蚜虫滋生过的叶片上的取食量大于在健康植株叶片上的取食量 (Rodriguez-Saona *et al.*, 2005)。昆虫对寄主变化的快速响应有助于其对植物诱导型抗性的反防御, 扩大寄主范围。

1.2 取食行为适应

取食策略是植食性昆虫抵御植物防御和自然天敌的重要方式 (Bernays, 1998; Schoonhoven *et al.*, 2005)。其中, 聚集取食行为可弥补植食性昆虫自身的寄主适应性缺陷, 提高自我保护能力, 促进对植物防御反应的适应 (Fitzgerald, 1993)。桉树叶甲 *Chrysophtharta argicola* 幼虫取食桉树 *Eucalyptus nitens* 老叶时, 群体越大, 死亡率越低 (Nahrung *et al.*, 2001)。这很可能是由于桉树老叶叶质坚硬, 营养缺乏, 不利于叶甲幼虫取食, 所以通过聚集取食来克服不利条件。此外, 聚集取食还能帮助昆虫利用个体间的作用进行体温调节, 满足自身生长发育的需要, 而独居的幼虫只能依靠外界温度调节 (Bryant *et al.*, 2000)。选择性取食是植食性昆虫逃避抗性物质的另一种有效策略, 植食性昆虫倾向于在嫩叶、卷叶和叶背取食, 在规避植物毒素的同时, 维持了其氮素的获得量 (Sagers, 1992)。刺吸式昆虫烟粉虱、蚜虫等凭借其韧皮部取食的特性, 避开与储藏在液泡和细胞非原质体内的抗性物质接触, 加强对自身的保护 (Kempema *et al.*, 2007)。口腔分泌物在植食性昆虫的取食行为防御中也发挥着重要作用, 昆虫一方面可通过口腔分泌物判断自身对植物的嗜好性, 同时还可减弱寄主植物的抗性识别能力, 从而帮助自身进一步的取食 (Walling, 2008)。豌豆修尾蚜 *Megoura crassicauda* 的胶状唾液 (gell saliva, GS) 能与植物体内的一种黄酮苷作用, 以判断该部位是否适合进一步分泌 GS 和刺吸消化, 从而调控其取食行为 (Takamura *et*

al., 2006)。但在植食性昆虫的口腔分泌物中, 还有哪些组分指导了昆虫取食, 昆虫利用了植物体内的哪些物质帮助其自身识别寄主等问题, 都有待进一步的研究和考证。

1.3 个体生长和发育适应

植食性昆虫个体生长和发育的适应性变化促进了其对寄主植物的反防御, 包括高的繁殖能力和短暂的生活周期。蚜虫的胚胎发育开始于离开母体之前, 大大缩短了世代历期, 减少了与植物抗性物质接触的机会(Goggin, 2007)。快速发育可帮助植食性昆虫避开和适应寄主抗性物质, 但有时刻意减缓发育速率也可能帮助害虫逃避防御物质。四纹豆象 *Callosobruchus maculatus* 可通过减缓幼虫发育的速度, 避开植物大豆半胱氨酸蛋白酶抑制剂的影响, 第4龄后才恢复正常取食和发育(Zhu-Salzman et al., 2003)。由此可见, 植食性昆虫在面对植物防御反应时, 有目的地调节自身发育的规律才能更好地抵御植物的防御。

2 植食性昆虫反防御的生理生化机制

植食性昆虫与植物种类繁多, 不难想象与不同的昆虫-植物相联系的特殊反防卫机制的复杂性和多样性, 如对植物蛋白酶抑制剂的适应机制, 对植物防御伤信号的抑制机制, 对植物次生物质的解毒机制, 以及对植物阻塞反应的响应机制。

2.1 对植物蛋白酶抑制剂的适应机制

植物常利用其种子或组织包含的蛋白酶抑制剂和其他可以降低昆虫伤害的蛋白酶抑制植食性昆虫取食, 而昆虫则能利用其消化蛋白酶来适应防御蛋白的抑制, 这些消化蛋白酶包括丝氨酸类、半胱氨酸类、天门冬氨酸和金属蛋白酶等4大类。昆虫消化蛋白酶的多样性和可塑性直到最近几年才引起科学家们的兴趣。昆虫消化系统不仅仅只是植物防御物质的被动靶标, 相反它们能够主动适应这些挑战(Zhu-Salzman et al., 2005)。

植食性昆虫能够通过调节体内和唾液中消化酶的组成、数量和质量, 克服植物自身存在的或是诱导产生的制约昆虫生长发育的蛋白酶抑制剂(Cloutier et al., 2000), 如组织蛋白酶半胱氨酸消化酶。埃及斜纹夜蛾 *Spodoptera littoralis* 能依靠组织蛋白酶半胱氨酸消化酶的过量表达适应植物蛋白酶抑制剂的防御(De Leo et al., 1998)。四纹豆象在受到大豆半胱氨酸抑制素影响时, 也能通过超量表

达敏感的L型组织蛋白酶半胱氨酸消化酶(CmCPs), 来提高他们的蛋白质水解能力(Zhu-Salzman et al., 2003)。但不同的消化酶亚族在昆虫适应蛋白酶抑制剂中的作用并不相同, 在适应大豆半胱氨酸抑制剂的四纹豆象肠内, 组织蛋白酶半胱氨酸消化酶的B亚组转录体(*CmCPB*)表达量是受抑制昆虫的116.3倍, 而A亚组转录体(*CmCPA*)则仅为2.5倍(Ahn et al., 2004)。随后的研究表明, 大豆半胱氨酸抑制素能激活B型组织蛋白酶半胱氨酸消化酶基因(*CmCatB*)的表达, 并且CmCatB可能是对大豆半胱氨酸抑制剂的特异性表达酶(Moon et al., 2004; Ahn et al., 2007)。

植食性昆虫还能产生对蛋白酶抑制剂不敏感的消化酶。马铃薯甲虫 *Leptinotarsa decemlineata* 在取食被转入特殊的半胱氨酸蛋白酶抑制剂(oryzacystatin I, OCI)基因的马铃薯K52品系后, 能迅速对其做出反应, 在幼虫和成虫体内产生对蛋白酶抑制剂不敏感的H型组织蛋白酶(Cloutier et al., 2000)。此外, 植食性昆虫还能将无法利用的蛋白酶片段水解成简单的缩氨酸或氨基酸, 促进血淋巴的吸收, 从而减少防御蛋白对昆虫的消化和营养摄取的影响(Zhu-Salzman et al., 2005)。当然, 植食性昆虫并不只含有组织蛋白酶半胱氨酸消化酶, Giri等(1998)证实, 巴西豆象 *Zabrotes subfasciatus* 能降解普通大豆中的淀粉蛋白酶抑制剂, 使昆虫免受抑制剂的影响。总之, 只有进一步理解了不同的昆虫消化酶系统-植物蛋白抑制酶系统间的复杂的防卫-反防卫机制, 才能对害虫治理提供切实的帮助。

2.2 对植物防御信号的抑制机制

2.2.1 直接抑制机制: 植物防御反应受到许多信号传导途径的控制, 各条信号传导途径在植物的抗虫效应中发挥了不同程度的作用(Koornneef and Pieterse, 2008)。唾液作为植食性昆虫与植物两级关系的桥梁, 一方面是诱导植物防御伤信号最关键的引发子(Bede et al., 2006), 另一方面又可直接抑制植物伤信号而帮助自身取食(Will et al., 2007)。

双翅目黑森瘿蚊 *Mayetiola destructor* 在发育早期会在唾液中分泌多种蛋白, 而此阶段恰恰是决定黑森瘿蚊能否在植物上存活的关键阶段, 由此可见黑森瘿蚊正是利用了唾液中丰富的蛋白组分来应对植物的抗性反应(Chen et al., 2004; 殷海娣等, 2006)。将甜菜夜蛾幼虫唾液腺消除, 消除唾液腺

的幼虫取食野生型拟南芥 *Arabidopsis thaliana* 与具有唾液腺的幼虫对照相比, 二者体内 SA 的水平基本相似, 但对照的 JA 水平为消除唾液腺幼虫的 4 倍左右 (Weech *et al.*, 2008), JA 正是植物最重要的防御伤信号之一。植食性昆虫唾液组分的研究解释了唾液中多种物质参与反防御的机制。Musser 等 (2002) 在烟草天蛾 *Manduca sexta* 幼虫唾液中发现, 葡萄糖氧化酶 (glucose oxidase, GOX) 的表达量与该幼虫的存活率正相关。进一步的实验证实, 用 GOX 处理烟草叶片后, 植物 JA 的产生受到抑制 (Delphia *et al.*, 2006)。GOX 还能够抑制大豆脂氧合酶 (lipoxygenase) 的活力, 而植物脂氧合酶是 JA 合成的关键酶, 被认为是诱导大豆对美洲棉铃虫 *Helicoverpa zea* 抗性的引发子, 另外也有推测认为 GOX 的反防御机制也存在于其他植食性昆虫中 (Bi *et al.*, 1997)。Urbanska 和 Leszczynski (1997) 在蚜虫唾液中发现 1,4-葡萄糖苷酶, 分析它可能有助于植物韧皮部汁液的流动并与降解酚类物质和干扰伤信号有关。Miles (1998) 认为蚜虫唾液中的果胶酶可以代替植物本身的果胶酶与植物体内的果胶底物作用, 而这种作用实际上产生的是无意义的伤信号或直接使这种伤信号断裂成没有功能的小分子, 从而抑制了植物的防御反应。

2.2.2 间接抑制机制: 植物不同信号传导途径间的横向互作并不总能促进植物对特定挑战采取有效的防御, 研究证实, 利用其信号传导途径间的负效应也是植食性昆虫进行反防御的一个重要机制 (Koornneef and Pieterse, 2008)。

调节 SA 信号能抑制植物 JA 的生物合成, 干扰 JA 相关基因的表达 (Spoel *et al.*, 2003), SA 表达水平的增加能够减弱植物对昆虫的抗性 (Felton and Eichenseer, 1999; Cipollini *et al.*, 2004)。B 型烟粉虱取食拟南芥后, 拟南芥局部和系统的 SA 水平均增加, 而 JA 诱发的信号途径减弱 (Zarate *et al.*, 2007)。由此推断, SA 水平的增加导致 JA 受到抑制可能是 B 型烟粉虱对拟南芥造成严重危害的原因之一。高粱基因表达谱分析结果显示, 高粱蚜取食可激活高粱产生无效的 SA 信号, 抑制 JA 信号途径, 延缓其对高粱蚜生长发育的侵害 (Zhu-Salzman *et al.*, 2004)。

昆虫取食诱导 ETH 过量表达而抑制 JA 表达的现象已在许多植物中发现 (Zhu-Salzman *et al.*, 1998)。烟草天蛾取食导致 *Nicotiana attenuate* 体内 ETH 的量增加从而减少了 JA 诱导的体内烟碱的生

物合成 (Kahl *et al.*, 2000), 抑制了植物防御次生代谢物的产生。另外, ETH 可增加抗性植物的敏感性。ETH 增加了拟南芥突变体 (*ein2*) 对灰霉菌 *Botrytis cinerea* (Thomma *et al.*, 1999) 和胡萝卜软腐欧文氏菌胡萝卜亚种 *Erwinia carotovora* subsp. *carotovora* (Norman-Setterblad *et al.*, 2000) 的敏感性。利用 ETH 预处理野生型哥伦比亚拟南芥 (*Col*)-0 和 *hls1-1* 突变体后, 其对埃及斜纹夜蛾的敏感性增强 (Stotz *et al.*, 2000)。因此, 找出植物防御信号分子间的交叉点和平衡点, 充分利用信号分子间的正向互作对植物防御进行调节, 从而有利于抵御昆虫的危害。

2.3 解毒机制

植食性昆虫与高等植物的长期协同进化过程中, 植物产生了许多毒性次生物质, 如生物碱、萜类和酚类化合物等, 以保护其免受虫害。但大多昆虫仍能以有毒的植物为食, 是因为其体内和唾液进化出了能分解代谢有毒物质的酶体系。

2.3.1 体内酶系解毒机制: 昆虫在适应不同寄主植物时, 通过体内解毒酶系活性的变化, 实现了对寄主植物的适应 (安志兰等, 2008)。昆虫体内的解毒酶包括氧化酶与水解酶两大类, 其中细胞色素氧化酶 P450s 在植物防御物质的代谢过程中的作用已得到充分证明 (Frank and Fogleman, 1992), 如烟草天蛾 P450 对植物烟碱的代谢 (冷欣夫和邱星辉, 2001), 果蝇 *Drosophila mettleri* P450 对仙人掌毒素生物碱的代谢 (Fogelman *et al.*, 1997) 等。在昆虫 P450 酶系与寄主适应性关系的研究中, 对 CYP6 家族的研究最为深入。织叶蛾 *Depressaria pastinacella* 细胞色素 P450 单氧酶 CYP6AB3v1 对伞状花科植物体内的王草素 (一种对大多数生物具有高毒性的呋喃香豆素) 具有专有的代谢能力 (Mao *et al.*, 2007)。但不同的 CYP6 变异体对植物毒素的代谢能力差异明显, 从欧洲防风草螟虫体内克隆表达出的另一个等位基因变异体产物 CYP6AB3v2 对王草素的代谢速率为 CYP6AB3v1 的 5 倍左右, 即使在 P450 还原酶的水平较低时, CYP6AB3v2 仍能表现出明显的优势 (Mao *et al.*, 2007)。P450 单氧酶还可以帮助大多数香芹黑凤蝶 *Papilio polyxenes* 昆虫代谢另一类呋喃香豆素-花椒毒素 (Bull *et al.*, 1986), 花椒毒素的诱导可使 P450 代谢活性增大为对照的 5 倍 (Cohen *et al.*, 1989)。美洲棉铃虫体内 P450 的过量表达, 也能够帮助其适应花椒毒素 (Li *et al.*, 2004)。

除了 P450 解毒酶外, 其他酶系的可诱导性及其作用类型与底物的多样性, 也为昆虫防御其周围环境中的不可知毒物提供了主要的代谢机制。Brattsten 等(1977)首先发现在饲料中含有 (+)- α -蒎烯、黑芥子硫苷酸钾、反-2-己醛时, 可以诱导南方灰翅夜蛾 *Spodoptera eridania* 中肠多功能氧化酶 (MFO) 活性的增加。大斑蝶 *Danaus plexippus* 利用该酶解毒马利筋强心苷, 从而使其能专一性地取食该植物; 舞毒蛾 *Lymantria dispar* 利用该酶对核桃酮解毒, 这些都说明了该酶在昆虫适应次生性物质中的作用(沈佐锐, 2009)。B 型烟粉虱取食不同植物时, 体内乙酰胆碱酯酶和谷胱甘肽-S-转移酶表现出明显差异, 这是由于 B 型烟粉虱取食不同的寄主植物后, 受植物组织中代谢物质特别是次生代谢物质的影响或是受植物组织营养状况的影响不同, B 型烟粉虱依靠不同强度的解毒酶活性来实现对寄主植物的适应(安志兰等, 2008)。碱性磷酸酶 (ALP) 参与了对 Bt 毒剂的阻滞作用, ALP 作为 Bt 毒剂 Cry1Ac 的阻滞蛋白分别在烟草天蛾 (McNall and Adang, 2003) 和烟芽夜蛾 *Heliothis virescens* (Jurat-Fuentes and Adang, 2004) 肠道内被发现, 在昆虫对 Bt 毒剂抗性产生中起着重要的作用。Chen 等(2005)进一步确定 m-ALP 主要存在于烟草天蛾幼虫的前肠及中肠微绒毛底部, 对 Cry1Ac 的阻滞作用较强。

2.3.2 唾液酶解毒机制: 植食性昆虫唾液作为最初接触植物毒素的物质, 可以有效地帮助其逃避、降解以及预适应植物毒素 (Brattsten *et al.*, 1986), 昆虫唾液蛋白酶很可能也是其解毒机制的引发子。烟碱是植物抵抗昆虫为害的重要化合物, 对美洲棉铃虫的研究发现, 消除唾液腺的幼虫取食植物后植物体内烟碱的含量为具有唾液腺的幼虫取食时的 1.5 倍左右, 唾液中的 GOX 导致了这一现象 (Musser *et al.*, 2006)。甜菜夜蛾取食紫花苜蓿 *Medicago sativa* 和蒺藜头苜蓿 *M. truncatula* 时, 能抑制其皂角苷、萜烯等挥发物的合成酶 *Mthmg1*, *Mtdxs1* 和 *Mtdxr1* 基因的转录水平, 机械损伤实验证实该虫唾液中的 GOX 和 H_2O_2 可能是导致转录水平降低的引发子 (Bede *et al.*, 2006)。菜青虫 *Pieris rapae* 和大菜粉蝶 *Pieris brassicae* 唾液中含有的特殊腈蛋白 (nitrile special protein, NSP), 在取食植物的过程中, 形成低毒性的腈 (Wittstock and Halkier, 2002), 以取代高毒性的芥子油的形成 (Agrawal and Kurashige, 2003), 从而避免芥子油

中毒 (Wittstock *et al.*, 2004)。以上的研究证实植食性昆虫唾液在其解毒反防御机制中起着重要的作用。更有趣的是, 植食性昆虫的唾液组分会随着昆虫种类和寄主植物的改变而改变, 这表明植食性昆虫的唾液解毒机制可能受多因素的影响, 需要将寄主植物-昆虫-环境三者结合才能充分解释其反防御机制。

2.3.3 其他解毒机制: 植食性昆虫还能依靠寄生物、共生真菌以及它所携带的病毒离子帮助其适应植物毒素。被寄蝇寄生的灯蛾毛虫 *Grammia incorrupta* 在取食添加植物毒素咯里西啶生物碱的食物时, 存活率与取食未添加该物质的食物时相比增加了 17%, 同时, 寄蝇的寄生数量明显下降; 而未被寄蝇寄生的灯蛾则恰好相反, 存活率减少了 16% (Singer *et al.*, 2009)。由此推测, 寄生物可能降低了咯里西啶生物碱的毒性, 另外, 昆虫可能将有毒物质转化为对寄生物的抗性。除了寄生物外, 虫生真菌在昆虫种群中也广泛存在, 并对昆虫解毒酶的活性具有显著的影响 (Serebrov *et al.*, 2006)。虫生真菌球孢白僵菌 *Beauveria bassiana* 的孢子和它的次生代谢物能够增加麦扁盾蝽 *Eurygaster integriceps* 血淋巴中酯酶和谷胱甘肽 S-转移酶的活力, 提高昆虫对化学农药和植物次生有毒物质的代谢能力 (Zibae *et al.*, 2009)。这一现象说明昆虫能够利用真菌的代谢或是寄主组织退化的产物来响应自身的中毒反应 (Serebrov *et al.*, 2006)。此外, 植食性昆虫与媒介病毒协同进化也能提高昆虫的解毒能力。例如带 TMV 病毒的温室白粉虱 *Trialeurodes vaporariorum* 比无病毒的白粉虱更能诱导植物致病相关蛋白的强烈表达, 但致病相关毒蛋白的高度积累并没有对白粉虱的繁殖产生负面影响, 相反, 在高表达毒蛋白的植物上白粉虱卵和若虫多于对照 (McKenzie *et al.*, 2002), 这暗示昆虫-病毒之间的协同作用进一步地加剧了昆虫对植物的危害。

2.4 对植物阻塞反应的反防御机制

植物的阻塞防御主要针对刺吸式昆虫的为害。当刺吸式昆虫口针穿刺时, 植物筛管分子会立即响应, 形成一种胼胝质来封住筛管孔 (Knoblauch and van Bel, 1998), 从而阻止营养物质流向植食者, 而这种筛管阻塞反应是由筛管内腔的钙离子浓度调控的, 但刺吸式昆虫的口针渗透与取食几乎没有受到筛管阻塞的影响。Knoblauch 和 van Bel (1998) 用玻璃毛细管模拟昆虫取食实验证实了刺吸式昆虫可能利用唾液组分响应和抑制了植物的阻塞反应。

对多数刺吸式害虫而言, 它们取食时会由唾液腺产生和分泌的胶状唾液可以填充口针穿刺取食时造成的细胞壁缝隙, 虽并不直接修补破裂的细胞膜, 却可以形成一个兼容的生化组织平面来代替细胞膜 (Will and van Bel, 2006), 而非原质体胼胝质的沉积还会加强这一修补能力 (Kempema *et al.*, 2007; Saheed *et al.*, 2007)。因此, 胶状唾液可能阻碍了 Ca^{2+} 通过伤口向筛管内腔流动, 从而抑制筛管阻塞反应。巢蚜 *Megoura viciae* 胶状唾液中的蛋白还可作用于植物中的一种收缩蛋白启动子以阻断植物中的钙离子信号, 从而抑制阻塞反应 (Will *et al.*, 2007)。而水状唾液作为刺吸式昆虫口腔分泌物的重要部分无疑也参与了对植物阻塞反应的抑制 (Will and van Bel, 2006)。Miles 和 Oertli (1993) 提出的“氧化还原假说”认为刺吸式昆虫唾液中的多酚氧化酶干扰了植物体内正常的氧化还原反应的平衡, 其通过抑制植物酚类物质形成的交联反应来阻止筛管的阻塞, 从而调控食物来源向更有利于昆虫的方向发展。随后的研究证实了蚜虫水状唾液中的过氧化物酶参与抑制了植物的阻塞反应 (Miles, 1999)。Walling (2008) 发现蚜虫水状唾液中包含 Ca^{2+} 的绑定蛋白, 可以防止独立的 Ca^{2+} 结构改变, 破坏可能阻塞蚜虫食物管道的蛋白质沉积, 并推断这一类蛋白也存在于其他刺吸式昆虫唾液中, 但对绑定蛋白的进一步确定, 还有待继续研究和考证。

3 小结与展望

在昆虫与植物的协同进化过程中, 研究的重点向来侧重于对植物防御反应的研究, 对于昆虫反防御机制的研究还处于相对初级的阶段。植物采取多种防御措施抵御昆虫的危害, 但昆虫仍然是植物最大的消耗者, 已知的近一百万种昆虫中有 45% 能够取食植物 (Schoonhoven *et al.*, 2005), 估计的数目甚至会更大 (Stork, 2007)。是否所有的植食性昆虫都能对付一种或多种植物防御反应, 是否昆虫能够逃避某些特殊的植物防御反应, 都值得我们关注。昆虫在面对植物的防御机制时, 一方面它能利用取食策略和生长发育过程对植物的防御进行抵抗; 另一方面它又能利用自身的生理生化及分子特点降解植物产生的有毒物质, 抑制植物防御基因的表达, 以至对植物产生反防御。不同的昆虫可能采取不同的措施来适应植物的防御反应, 即使是同一种昆虫在面对不同的寄主植物时, 其反防御策略也

可能发生改变。这无疑是昆虫与植物协同进化过程中, 昆虫能够长期发展的一个有效的、积极的适应方式。所以, 我们必须全面了解植物-昆虫-诱导抗性三者间的关系, 才能有针对性地破坏昆虫的反防御机制, 达到控制害虫的目的。

转基因抗虫植物的培育是近年抗虫研究中的一大热点, 尽管带有消化酶抑制剂的转基因植物会对害虫产生不利影响, 但在商品化农作物中却未被广泛采用。原因之一是有大量的高效杀虫剂可供使用 (例如 Bt 毒素); 其二便是植食性昆虫能通过保持不同消化酶的活性以适应消化酶抑制剂防御机制, 并且当敏感的消化酶被抑制时, 昆虫可以通过过量表达对消化酶抑制剂不敏感的酶来适应抑制剂对昆虫的防御。所以, 我们认为, 只有深入了解昆虫对植物防御蛋白酶抑制剂的反防御机制, 并有针对性地对其进行抑制, 才能促进转基因植物在商品化农作物中的应用。

近年来, 对昆虫反防御机制的认识愈加深入, 有针对性地降低其在危害中的作用, 越来越受到关注。一方面, 可通过鉴定植物中抑制植食性昆虫反防御物质活性的次生物质, 分离或人工合成具有昆虫拒食功能的生物源农药; 另一方面, 鉴定出植物中的何种引发子或是哪些引发子的协同作用参与了抑制昆虫对植物的反防御, 且在此基础上进行干预。随着基因工程技术的迅速发展, 植食性昆虫的防治策略可以更多地扩展到分子水平 (Leshkowitz *et al.*, 2006; Will and van Bel, 2008), 即重点研究植食性昆虫反防御物质对植物防御基因的抑制、调控机理, 包括昆虫消化蛋白基因的表达在适应植物蛋白酶抑制剂中的作用、唾液成分在基因水平上对植物的各种防御信号传导途径的影响, 以及利用 RNA 干扰技术, 通过对参与反防御的基因的沉默, 鉴定出帮助植食性昆虫成功取食的关键因子 (Ghanim *et al.*, 2007), 并以此为依据通过基因工程手段分离植物防御基因并导入寄主细胞实现功能表达, 形成高效且环境友好的农药, 或通过植物转基因的方法加强其诱导防御反应, 从而达到对目标害虫的防治。

参考文献 (References)

- Agrawal AA, Kurashige NS, 2003. A role for isothiocyanates in plant resistance against the specialist herbivore *Pieris rapae*. *Journal of Chemical Ecology*, 29: 1 403–1 415.
- Ahn JE, Lovingshimer MR, Salzman RA, Presnail JK, Lu AL, Koiwa H, Zhu-Salzman K, 2007. Cowpea bruchid *Callosobruchus*

- maculatus counteracts dietary protease inhibitors through modulating the properties of major digestive enzymes. *Insect Molecular Biology*, 16: 295–304.
- Ahn JE, Salzman RA, Braunagel SC, Koiwa H, Zhu-Salzman K, 2004. Functional roles of specific bruchid protease isoforms in adaptation to a soybean protease inhibitor. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 13: 649–657.
- An ZL, Chu D, Guo DF, Fan ZX, Tao YL, Liu GX, Zhang YJ, 2008. Effects of host plant on activities of some detoxification enzymes in *Bemisia tabaci* biotype B. *Acta Ecologica Sinica*, 4(28): 1 536–1 543. [安志兰, 褚栋, 郭笃发, 范仲学, 陶云荔, 刘国霞, 张友军, 2008. 寄主植物对 B 型烟粉虱 (*Bemisia tabaci*) 几种主要解毒酶活性的影响. *生态学报*, 4(28): 1 536–1 543]
- Bede JC, Musser RO, Felton GW, Korth KL, 2006. Caterpillar herbivory and salivary enzymes decrease transcript levels of *Medicago truncatula* genes encoding early enzymes in terpenoid biosynthesis. *Plant Molecular Biology*, 60: 519–531.
- Bernays EA, 1998. Evolution of feeding behavior in insect herbivores: Success seen as different ways to eat without being eaten. *Bioscience*, 48: 35–44.
- Bi JL, Murphy JB, Felton GW, 1997. Antinutritive and oxidative components as mechanisms of induced resistance in cotton to *Helicoverpa zea*. *Journal of Chemical Ecology*, 23: 97–117.
- Brattsten LB, Holyoke CW, Leeper JR, Raffa KF, 1986. Insecticide resistance: Challenge to pest management and basic research. *Science*, 231: 1 255–1 260.
- Brattsten LB, Wilkinson CF, Eisner T, 1977. Herbivore-plant interactions: Mixed function oxidases and secondary plant substances. *Science*, 196: 1 341–1 352.
- Bruinsma M, Dicke M, 2008. Herbivore-induced indirect defence: From induction mechanisms to community ecology. In: Schaller A ed. *Induced Plant Resistance to Herbivory*. Springer Publishers, Berlin. 31–60.
- Bryant SR, Thomas CD, Bale JS, 2000. Thermal ecology of gregarious and solitary nettle-feeding nymphalid butterfly larvae. *Oecologia*, 122: 1–10.
- Bull DL, Ivie GW, Beier RC, Pryor NW, 1986. *In vitro* metabolism of a linear furanocoumarin (8-methoxypsoralen, xanthotoxin) by mixed-function oxidases of larvae of black swallowtail butterfly and fall armyworm. *Journal of Chemical Ecology*, 12: 885–892.
- Chang JH, Zhang L, Xia XY, Li RG, Luo YW, Liu GQ, 2004. Aphid resistant characteristics and the relations with physical characteristics of sorghum. *Journal of Agricultural University of Hebei*, 27(2): 5–7. [常金华, 张丽, 夏雪岩, 李荣改, 罗耀武, 刘国庆, 2004. 不同基因型高粱植株的物理性状与抗蚜性的关系. *河北农业大学学报*, 27(2): 5–7]
- Chen J, Brown MR, Hua G, Adang MJ, 2005. Comparison of the localization of *Bacillus thuringiensis* Cry1A δ -endotoxins and their binding proteins in larval midgut of tobacco hornworm, *Manduca sexta*. *Cell and Tissue Research*, 321: 123–129.
- Chen MS, Fellers JP, Stuart JJ, Reese JC, Liu X, 2004. A group of related cDNAs encoding secreted proteins from hessian fly [*Mayetiola destructor* (Say)] salivary glands. *Insect Molecular Biology*, 13(1): 101–108.
- Chen MS, Wu JX, Zhang GH, 2009. Inducible direct plant defense against insect herbivore. *Chinese Bulletin of Entomology*, 46(2): 175–186. [陈明顺, 仵均祥, 张国辉, 2009. 植物诱导性直接防御. *昆虫知识*, 46(2): 175–186]
- Cipollini D, Enricht S, Traw MB, Bergelson J, 2004. Salicylic acid inhibits jasmonic acid-induced resistance of *Arabidopsis thaliana* to *Spodoptera exigua*. *Molecular Ecology*, 13: 1 643–1 653.
- Cloutier C, Jean C, Fournier M, Yelle S, Michaud D, 2000. Adult Colorado potato beetles, *Leptinotarsa decemlineata* compensate for nutritional stress on oryzacystatin I-transgenic potato plants by hypertrophic behavior and over-production of insensitive proteases. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 44: 69–81.
- Cohen MB, Berenbaum MR, Schuler MA, 1989. Induction of cytochrome P450-mediated detoxification of xanthotoxin in the black swallowtail. *Journal of Chemical Ecology*, 15: 2 347–2 355.
- De Leo F, Bonade-Bottino MA, Ceci LR, Gallerani R, Jouanin L, 1998. Opposite effects on *Spodoptera littoralis* larvae of high expression level of a trypsin proteinase inhibitor in transgenic plants. *Plant Physiology*, 118: 997–1 004.
- Delphia CM, Mescher MC, Felton GW, De Moraes CM, 2006. The role of insect-derived cues in eliciting indirect plant defenses in tobacco, *Nicotiana tabacum*. *Plant Signal Behavior*, 1(5): 243–250.
- Denno RF, Roderick GK, 1990. Population biology of planthoppers. *Ann. Rev. Entomol.*, 35: 489–520.
- Feeny PP, Rosenberry L, Carter M, 1983. Chemical aspects of oviposition behavior in butterflies. In: Ahmad S ed. *Herbivorous Insects: Host-seeking Behavior and Mechanisms*. Academic Press, New York. 27–75.
- Felton GW, Eichenseer H, 1999. Herbivore saliva and its effects on plant defense against herbivores and pathogens. In: Agrawal AA, Tuzun S, Bent E eds. *Induced Plant Defenses Against Pathogens and Herbivores*. APS Press, Minnesota, USA. 19–36.
- Fitzgerald TD, 1993. Sociality in caterpillars. In: Stamp NE, Casey TM eds. *Caterpillars: Ecological and Evolutionary Constraints on Foraging*. Chapman and Hall, New York. 327–402.
- Fogleman JC, Danielson PB, Macintyre RJ, 1997. The molecular basis of adaptation *Drosophila*: the role of cytochrome P450s. *Evolutionary Biology*, 30: 15–77.
- Frank MR, Fogleman JC, 1992. Involvement of cytochrome P450 in host-plant utilization by Sonoran Desert *Drosophila*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 89: 11 998–12 002.
- Ghanim M, Kontsedalov S, Czosnek H, 2007. Tissue-specific gene silencing by RNA interference in the whitefly *Bemisia tabaci* (Gennadius). *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 37: 732–738.
- Giri AP, Harsulkar MA, Deshpande VV, Sainani MN, Gupta VS, Ranjekar PK, 1998. Chickpea defensive proteinase inhibitors can be inactivated by podborer gut proteinases. *Plant Physiology*, 116: 393–401.

- Goggin FL, 2007. Plant-aphid interactions: Molecular and ecological perspectives. *Current Opinion in Plant Biology*, 10: 399–408.
- Guershon M, Gerling D, 2006. Effects of plant and prey characteristics on the predatory behavior of *Delphastus catalinae*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 121: 15–21.
- Jongsma MA, Bakker PL, Peters J, Bosch D, Stiekema WJ, 1995. Adaptation of *Spodoptera exigua* larvae to plant proteinase inhibitors by induction of gut proteinase activity insensitive to inhibition. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 92: 8 041–8 045.
- Jurat-Fuentes JL, Adang MJ, 2004. Characterization of a Cry1Ac-receptor alkaline phosphatase in susceptible and resistant *Heliothis virescens* larvae. *European Journal of Biochemistry*, 271: 3 127–3 135.
- Kahl J, Siemens DH, Aerts RJ, Gabler R, Kuhnemann F, Preston CA, Baldwin IT, 2000. Herbivore-induced ethylene suppresses a direct defense but not a putative indirect defense against an adapted herbivore. *Planta*, 210: 336–342.
- Kempema LA, Cui X, 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: 849–865.
- Kessler A, Halitschke R, Baldwin IT, 2004. Silencing the jasmonate cascade: Induced plant defenses and insect populations. *Science*, 305: 665–668.
- Keyan ZS, Bi JL, Liu TX, 2005. Molecular strategies of plant defense and insect counter-defense. *Insect Science*, 12: 3–15.
- Knoblauch M, van Bel AJE, 1998. Sieve tubes in action. *Plant Cell*, 10: 35–50.
- Koornneef A, Pieterse CMJ, 2008. Cross talk in defense signaling. *Plant Physiology*, 146: 839–844.
- Leng XF, Qiu XH, 2001. Cytochrome P450: Structure, Functions and Application. Science Press, Beijing. 252 pp. [冷欣夫, 邱星辉, 2001. 细胞色素 P450 酶系的结构、功能与应用前景. 北京: 科学出版社. 252 页]
- Leshkowitz D, Gazit S, Reuveni E, Ghanim M, Czosnek H, McKenzie C, Shatters RL, Brown JK, 2006. Whitefly (*Bemisia tabaci*) genome project: Analysis of sequenced clones from egg, instar, and adult (viruliferous and non-viruliferous) cDNA libraries. *BMC Genomics*, 7: 79.
- Li XC, Baudry J, Berenbaum MR, Schuler MA, 2004. Structural and functional divergence of insect CYP6B proteins: From specialist to generalist cytochrome P450. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101: 2 939–2 944.
- Mao J, Burt AJ, Rmnpeth AL, Simmonds J, Cass L, Hubbard K, Miller S, Altosaar I, Arnason JT, 2007. Diverted secondary metabolism and improved resistance to European corn borer (*Ostrinia nubilalis*) in maize (*Zea mays* L.) transformed with wheat oxalate oxidase. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 55(7): 2 582–2 589.
- McKenzie CL, Shatters RG, Doostdar H, Lee SD, Inbar M, Mayer RT, 2002. Effect of geminivirus infection and *Bemisia* infestation on accumulation of pathogenesis-related proteins in tomato. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 49: 203–214.
- McNall RJ, Adang MJ, 2003. Identification of novel *Bacillus thuringiensis* Cry1Ac binding proteins in *Manduca sexta* midgut through proteomic analysis. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 33: 999–1 010.
- Miles PW, 1998. Aphid salivary functions: the physiology of deception. In: Nieto Nafria JM, Dixon AFG eds. Aphids in Natural and Managed Ecosystems. Universidad de León (Secretariado de publicaciones), León, Spain. 255–263.
- Miles PW, 1999. Aphid saliva. *Biological Reviews*, 74: 41–85.
- Miles PW, Oertli JJ, 1993. The significance of antioxidants in the aphid-plant interaction: the redox hypothesis. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 67: 285–273.
- Moon J, Salzman RA, Ahn JE, Koiwa H, Zhu-Salzman K, 2004. Transcriptional regulation in cowpea bruchid guts during adaptation to a plant defense protease inhibitor. *Insect Molecular Biology*, 13: 283–291.
- Musser RO, Farmer E, Peiffer M, William SA, Felton GW, 2006. Ablation of caterpillar labial salivary glands: Technique for determining the role of saliva in insect-plant interactions. *Journal of Chemical Ecology*, 32: 981–992.
- Musser RO, Hum-Musser SM, Eichenseer H, Peiffer M, Ervin G, Murphy JB, Felton GW, 2002. Herbivory: Caterpillar saliva beats plant defense – A new weapon emerges in the evolutionary arms race between plants and herbivores. *Nature*, 416: 599–600.
- Nahrung HF, Dunstan PK, Allen GR, 2001. Larval gregariousness and neonate establishment of the eucalypt feeding beetle *Chrysophtharta argicola* (Chapuis) (Coleoptera: Chrysomelidae: Paropsini). *Oikos*, 94: 358–364.
- Neal JW, Bentz JA, 1999. Evidence for the stage inducing phenotypic plasticity in pupae of the polyphagous whiteflies *Trialeurodes vaporariorum* and *Bemisia argentifolii* (Homoptera: Aleyrodidae) and the raison d'être. *Annals of the Entomological Society of America*, 92: 774–787.
- Norman-Setterblad C, Vidal S, Palva ET, 2000. Interacting signal pathways control defense gene expression in *Arabidopsis* in response to cell wall-degrading enzymes from *Erwinia carotovora*. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 13: 430–438.
- Prado E, Tjallingii WF, 2007. Behavioral evidence for local reduction of aphid-induced resistance. *Insect Science*, 7: 48.
- Qin QJ, Gao XW, 2005. Plant defense responses induced by insect herbivory. *Acta Entomologica Sinica*, 48(1): 125–134. [秦秋菊, 高希武, 2005. 昆虫取食诱导的植物防御反应. 昆虫学报, 48(1): 125–134.]
- Rodriguez-Saona C, Chalmers JA, Raj S, Thaler JS, 2005. Induced plant responses to multiple damagers: Differential effects on an herbivore and its parasitoid. *Oecologia*, 143: 566–577.
- Sagers CL, 1992. Manipulation of host plant quality: Herbivores keep leaves in the dark. *Functional Ecology*, 6: 741–743.
- Saheed SA, Larsson KAE, Del PG, Botha CEJ, Jonsson LMV, Bradley G, 2007. Wound callose synthesis in response to Russian wheat aphid and bird cherry-oat aphid feeding on barley cv Clipper. *South*

- African Journal of Botany*, 73: 310.
- Schoonhoven LM, van Loon JJA, Dicke M, 2005. *Insect-Plant Biology*. 2nd ed. Oxford University Press, Oxford.
- Serebrov VV, Gerber ON, Malyarchuk AA, Martemyanov VV, Alekseev AA, Glupov VV, 2006. Effect of entomopathogenic fungi on detoxification enzyme activity in greater wax moth *Galleria mellonella* L. (Lepidoptera, Pyralidae) and role of detoxification enzymes in development of insect resistance to entomopathogenic fungi. *Biology Bulletin*, 33: 581–586.
- Shen ZR, 2009. *Insect Ecology and Ecological Principles of IPM*. China Agriculture University Press, Beijing. 529 pp. [沈佐锐, 昆虫生态学及害虫防治的生态学原理. 北京: 中国农业大学出版社. 529 页]
- Singer MS, Mace KC, Bernays EA, 2009. Self-medication as adaptive plasticity: Increased ingestion of plant toxins by parasitized caterpillars. *PLoS ONE*, 4(3): e4796.
- Spoel SH, Koomeef A, Claessens SM, Korzelijs JP, Van Pelt JA, Mueller MJ, Buchala AJ, Metraux JP, Brown R, Kazan K, Van Loon LC, Dong X, Pieterse CM, 2003. NPR1 modulates cross-talk between salicylate- and jasmonate-dependent defense pathways through a novel function in the cytosol. *Plant Cell*, 15: 760–770.
- Stork NE, 2007. Biodiversity: World of insects. *Nature*, 448: 657–658.
- Stotz HU, Pittendrigh BR, Kroymann J, Weniger K, Fritsche J, Bauke A, Mitchell-Olds T, 2000. Induced plant defense responses against chewing insects. Ethylene signaling reduces resistance of *Arabidopsis* against Egyptian cotton worm but not diamondback moth. *Plant Physiology*, 124: 1007–1018.
- Takemura M, Kuwahara Y, Nishida R, 2006. Feeding responses of an oligophagous bean aphid, *Megoura crassicauda*, to primary and secondary substances in *Vicia angustifolia*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 121: 51–57.
- Thomma BP, Eggermont K, Tierens KF, Broekaert WF, 1999. Requirement of functional *ethylene-insensitive 2* gene for efficient resistance of *Arabidopsis* to infection by *Botrytis cinerea*. *Plant Physiology*, 121: 1093–1102.
- Urbanska A, Leszczynski B, 1997. Enzymatic adaptations of cereal aphids to plant glycosides. Communication of Plant with the Environment (Abstract). Phytochemical Society of North American and Phytochemical Society of Europe, 20-3, Noordwijkerhout, the Netherlands. 25.
- Walling LL, 2008. Avoiding effective defenses: Strategies employed by phloem-feeding insects. *Plant Physiology*, 146: 859–866.
- Weech MH, Chapleau ML, Pan L, Ide C, Bede JC, 2008. Caterpillar saliva interferes with induced *Arabidopsis thaliana* defence responses via the systemic acquired resistance pathway. *Journal of Experimental Botany*, 59(9): 2437–2448.
- Will T, Tjallingii WF, Thonnessen A, van Bel AJE, 2007. Molecular sabotage of plant defense by aphid saliva. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104: 10536–10541.
- Will T, van Bel AJE, 2006. Physical and chemical interactions between aphids and plants. *Journal of Experimental Botany*, 57(4): 729–737.
- Will T, van Bel AJE, 2008. Induction as well as suppression: How aphid saliva may exert opposite effects on plant defense. *Plant Signaling and Behavior*, 3(6): 427–430.
- Wittstock U, Agerbirk N, Stauber EJ, Olsen CE, Hippler M, Mitchell-Olds T, Gershenzon J, Vogel H, 2004. Successful herbivore attack due to metabolic diversion of a plant chemical defense. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101: 4859–4864.
- Wittstock U, Halkier BA, 2002. Glucosinolate research in the *Arabidopsis* era. *Trends Plant Sci.*, 7: 263–270.
- Yin HD, Huang CH, Xue K, Wang RJ, Yan FM, 2006. Roles of insect salivary components in insect-plant interactions. *Acta Entomologica Sinica*, 49(5): 843–849. [殷海娣, 黄翠虹, 薛堃, 王戎疆, 闫凤鸣, 2006. 昆虫唾液成分在昆虫与植物关系中的作用. 昆虫学报, 49(5): 843–849]
- Zarate SI, Kempema LA, Walling LL, 2007. Silverleaf whitefly induces salicylic acid defenses and suppresses effectual jasmonic acid defenses. *Plant Physiology*, 143: 866–875.
- Zhu L, Gu XD, 2000. The adaptive strategies of insects to plant alleochemicals. *Chinese Journal of Ecology*, 19(3): 36–45. [朱麟, 古德祥, 2000. 昆虫对植物次生性物质的适应策略. 生态学杂志, 19(3): 36–45]
- Zhu-Salzman K, Bi JL, Liu TX, 2005. Molecular strategies of plant defense and insect counter-defense. *Insect Science*, 12: 3–15.
- Zhu-Salzman K, Koiwa H, Salzman RA, Shade RE, Ahn JE, 2003. Cowpea bruchid *Callosobruchus maculatus* uses a three-component strategy to overcome a plant defensive cysteine protease inhibitor. *Insect Molecular Biology*, 12: 135–145.
- Zhu-Salzman K, Salzman RA, Ahn JE, Koiwa H, 2004. Transcriptional regulation of sorghum defense determinants against a phloem-feeding aphid. *Plant Physiology*, 134: 420–431.
- Zhu-Salzman K, Salzman RA, Koiwa H, Murdock LL, Bressan RA, Hasegawa PM, 1998. Ethylene negatively regulates local expression of plant defense lectin genes. *Physiologia Plantarum*, 104: 365–372.
- Zibae A, Bandani AR, Tork M, 2009. Effect of the entomopathogenic fungus, *Beauveria bassiana*, and its secondary metabolite on detoxifying enzyme activities and acetylcholinesterase (AChE) of the Sunn pest, *Eurygaster integriceps* (Heteroptera: Scutellaridae). *Biocontrol Science and Technology*, 19(5): 485–498.

(责任编辑: 赵利辉)