

昆虫唾液成分在昆虫与植物关系中的作用

殷海娣, 黄翠虹, 薛 堃, 王戎疆, 闫凤鸣*

(北京大学生命科学学院, 北京 100871)

摘要: 近年来, 人们对于植食性昆虫唾液的深入研究, 揭示出其在昆虫与植物的相互关系和协同进化中起到非常重要的作用。植食性昆虫唾液中含有的酶类和各种有机成分, 能诱导植物的一系列生化反应, 而且这些反应有很强的特异性, 与为害的昆虫种类甚至龄期有关。鳞翅目幼虫口腔分泌物(或反吐液)中含有的 β -葡萄糖苷酶、葡萄糖氧化酶等酶类和挥发物诱导素等有机成分, 已经证明可以诱导植物的反应; 刺吸式昆虫的取食也可以刺激植物产生反应, 但其唾液内的酶类, 如烟粉虱的碱性磷酸酶, 蚜虫的酚氧化酶、果胶酶和多聚半乳糖醛酸酶, 蜡类的寡聚半乳糖醛酸酶等是否发挥作用, 目前还没有直接的证据。寄主植物对昆虫的唾液成分也有很大的影响, 可能是昆虫对不同植物营养成分和毒性成分的适应方式。对昆虫唾液蛋白的分析表明, 具有同样类型口器、食物类型接近的昆虫, 唾液成分有更多的相似性。研究植食性昆虫的唾液成分, 对于阐明昆虫和植物的协同进化关系、昆虫生物型的形成机理、害虫的致害机理, 以及指导害虫防治等, 有着一定的理论和实际意义。

关键词: 昆虫与植物关系; 协同进化; 昆虫唾液成分; 反吐液; 植物诱导抗性; 寄主植物

中图分类号: Q965 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296(2006)05-0843-07

Roles of insect salivary components in insect-plant interactions

YIN Hai-Di, HUANG Cui-Hong, XUE Kun, WANG Rong-Jiang, YAN Feng-Ming* (College of Life Sciences, Peking University, Beijing 100871, China)

Abstract: Researches on herbivory insect saliva in recent years have revealed that insect salivary components play important roles in relationships and coevolution between insects and plants. A variety of enzymes and organic components in saliva of herbivory insects can induce series of biochemical responses in damaged plants which could be very specific to species or even to larval instars of the feeding insects. It has been demonstrated that enzymes, such as β -glucosidase, glucose oxidase, etc., and organic chemicals, such as volicitin, can trigger induced defense responses in plants. However, there have been no direct evidences that salivary components of piercing-sucking insects play roles in induced plant chemical defenses even though plants also responded to feeding by these insects. Salivary components of herbivory insects are variable with host plant species most likely due to biochemical or physiological adaptation of insects to nutrients and toxins in different plants. Insect protein analyses indicated that similar salivary components were found in insects with the same types of mouth parts and similar food resources. Researches in salivary components of herbivory insects may elucidate mechanisms in insect-plant coevolution, formation of insect biotypes, outbreaks and damage of insect pests, and may also have significance in guiding insect pest management.

Key words: Insect-plant interactions; coevolution; insect salivary components; regurgitant; plant induced resistance; host plants

昆虫在长期的进化过程中, 口器的分化和翅的出现是两个里程碑式的重要事件。其中口器的分化, 主要是为了利用不同的食物。昆虫为了有效获

得营养、对付食物中的有毒成分、以及开拓新的食物资源等, 伴随着外部内部形态的适应特征, 其生理生化功能必然要做相应的调整, 其中, 唾液成分也一定

基金项目: 国家自然科学基金项目(30571219)

作者简介: 殷海娣, 女, 1982年10月生, 硕博连读研究生, 研究方向为化学生态学, E-mail: go2explore@163.com

* 通讯作者 Author for correspondence, E-mail: fmyan@pku.edu.cn

收稿日期 Received: 2006-06-05; 接受日期 Accepted: 2006-07-31

是其进化适应的一个方面,必然在各个类群之间各不相同,甚至同种的不同种群间也有一定差异。

有关昆虫唾液腺及唾液成分的研究,多年来已经有许多文献报道。昆虫的唾腺是开口于口腔中的腺体,按照唾腺开口的位置分为上颌腺、下颌腺和下唇腺,以下唇腺最为普遍(雷朝亮和荣秀兰,2003)。由于蚊虫和蜚类与人类和畜牧生产的特殊关系,其唾液成分及其在与寄主关系中的作用方面的研究尤其深入。植食性昆虫唾液成分和功能的研究相对滞后,但是,Alborn 等(1997)从棉贪夜蛾 *Spodoptera littoralis* 幼虫口腔分泌物中分离出了能引发植物释放挥发性化学物质的信息物质,称为“挥发物诱导素”(volicitin),从而激发了人们研究昆虫唾液成分与植物诱导抗性之间关系的热情,对包括鳞翅目、同翅目昆虫在内的昆虫唾液成分进行了分离鉴定和诱导实验。随着生理学、生物化学和分子生物学技术日益渗入昆虫学研究之中,近年来人们对植食性昆虫唾液功能的认识,有了质的飞跃。本文主要就植食性昆虫的唾液成分在植物诱导反应中的作用,寄主植物对植食性昆虫唾液成分的影响等进行综述,以期通过介绍最近国内外的研究进展,为植物和昆虫的协同进化关系、昆虫生物型的形成机理、害虫有效治理等方面的研究,提供一些有价值的信息。

1 植食性昆虫唾液在植物诱导反应中的作用

昆虫取食植物后,植物会以形态、化学、物理等方式增强抗性反应(闫凤鸣,2003)。植物对昆虫的抗性反应和昆虫种类、龄期、取食方式、取食部位,以及对植物损伤的程度等有关。比较昆虫咬食和机械损伤后植物的反应,植物的挥发性化学物质在质和量上都有差异,说明昆虫的唾液成分在诱导植物的反应中起到非常重要的作用。不仅如此,唾液成分还可以抑制或抵消植物产生的抗性物质的作用。

1.1 鳞翅目幼虫

近年来,对鳞翅目幼虫的唾液研究相对比较多。由于昆虫唾液腺中唾液的成分与分泌出的成分有一定差异,而后者是与植物伤口相接触的部分,所以,人们多以口腔分泌物(oral secretion)进行研究。口腔分泌物又称反吐液(regurgitant),是唾液和肠道分泌物的混合液。

鳞翅目幼虫唾液中能引起植物特异性抗性反应的成分有两类:第一类是含有 18 碳不饱和脂肪酸

和 *L*-谷氨酰胺(或 *L*-谷氨酸)缀合物(fatty acid-amino conjugate, FAC),这类化合物包括有 3 种结构相似的亚麻酸氨基化合物(fatty acid amide, FAA):即挥发物诱导素[*N*-(17-hydroxylinolenoyl)-*L*-glutamine]、*N*-亚麻酸氨基-*L*-谷氨酰胺(*N*-linolenoyl-*L*-glutamine)和 *N*-亚麻酸氨基-*L*-谷氨酸(*N*-linolenoyl-*L*-glutamic acid)(Alborn *et al.*, 1997; Pohnert *et al.*, 1999; Halitschke *et al.*, 2001)。第二类是水解酶,包括 β -葡萄糖苷酶(β -glucosidase, Glc)(Mattiacci *et al.*, 1995)、葡萄糖氧化酶(glucose oxidase, GOX)(Eichenseer *et al.*, 1999)等。

虽然昆虫唾液中的 FAC 和各种酶如 Glc 或 GOX 对植物的防御反应都有诱导作用,但效果并不相同。Halitschke 等(2003)发现同样条件下,用 GOX 和 Glc 处理诱导的植物挥发性气体有较大差异。

1.1.1 FAC: FAC 是包括挥发物诱导素在内的一类物质。挥发物诱导素是第一个被分离纯化的对植物有诱导作用的物质。Alborn 等(1997)发现棉贪夜蛾幼虫口腔分泌物中的挥发物诱导素可以诱导玉米产生特异性挥发性气体。Frey 等(2000)的研究表明,将挥发物诱导素加到植物伤口会迅速诱导与合成挥发性气体吲哚有关的酶。Lawrence 和 Novak (2004)用挥发物诱导素处理玉米和贪夜蛾取食玉米,都会引起植物一些基因表达量增加,其中比较明显的是三个倍半萜烯环化酶增加,而机械损伤会使这些基因表达微量增加。Pare 等(1998)证明,合成挥发物诱导素的亚麻酸来自幼虫的食物,亚麻酸和谷氨酸的缀合作用发生在幼虫口腔内。烟草天蛾 *Manduca sexta* 合成 *N*-亚麻酸氨基-*L*-谷氨酰胺(合成挥发物诱导素的前体)的酶是一种位于嗦囊和前中肠的膜结合蛋白(Lait *et al.*, 2003)。Yoshinaga 等(2003)发现斜纹夜蛾 *Spodoptera litura* 幼虫可以选择性地获取 *L* 型谷氨酰胺,影响 FAC 组成,与食物中 *L* 型氨基酰胺的浓度无关。而玉米也只对与 *L* 型谷氨酰胺缀合的挥发物诱导素有应答,对 *D* 型没反应(Truitt *et al.*, 2004)。

把 FAC 加到剪断的幼苗茎杆上或是加到受伤的植物叶片组织上诱导产生的气体,与幼虫取食诱导产生的气体相似(Koch *et al.*, 1999)。Halitschke 等(2001)也证明烟草天蛾幼虫唾液中的 FAC 对烟草的诱导反应是必要和足够的。

FAC 的信号传递一直是人们关注的焦点。Truitt 等(2004)用同位素标记的方法发现 FAA 类物质不能从贪夜蛾幼虫取食部位运输到植物的其他部

位,可见该系统诱导反应过程中的信号分子不是 FAA 类物质。而 Maffei 等(2004)研究发现,在棉贪夜蛾取食青豆过程中,取食部位有强去极化,并扩散到全叶。利用转发光蛋白基因大豆细胞悬浮液研究谷氨酰胺对细胞内钙离子的作用时发现, *L* 或者 *D* 型谷氨酰胺都能使细胞内钙浓度发生变化,并且基本没有差别。这说明在诱导挥发性气体形成过程中存在受体配体识别过程,并且有除钙离子以外的更多第二信使参与。

1.1.2 β -葡糖苷酶:欧洲粉蝶 *Pieris brassicae* 唾液中的 β -葡糖苷酶是最早被发现能诱导植物抗性反应的唾液蛋白酶(Mattiacci *et al.*, 1995)。把杏仁 β -葡糖苷酶和有相当酶活性的欧洲粉蝶唾液分别涂在人工机械损伤的甘蓝伤口上,诱导植物产生相似的挥发性气体,对欧洲粉蝶天敌有相似的吸引效果,而与单纯的机械损伤效果很不相同。值得注意的是,当给予机械损伤,并在植物根部加杏仁 β -葡糖苷酶,也有同样吸引天敌的作用。

1.1.3 葡萄糖氧化酶:谷实夜蛾 *Helicoverpa zea* 的葡萄糖氧化酶(GOX)对植物也有诱导作用。Musser 等(2002)用灼伤泌丝器的方法,证明 GOX 位于谷实夜蛾幼虫的唇腺,并且可以抑制烟草在抗性防御反应中释放的烟碱。GOX 分布在下唇腺、上颚腺、中肠腔、血淋巴等部位,在下唇腺的酶活性最高,尤其当幼虫取食时活性增高,并且随幼虫的发育而变化(Eichenseer *et al.*, 1999)。

GOX 可以催化 *D*-葡萄糖生成 *D*-葡萄糖酸和 H_2O_2 , H_2O_2 可以起到抑制烟碱的作用。Zong 和 Wang(2004)研究证实,棉铃虫 *Helicoverpa armigera*、烟青虫 *H. assulta* 取食可以抑制烟草中烟碱的积累,并且证明了是昆虫反吐液中的葡萄糖氧化酶起作用;而斜纹夜蛾反吐液中不含葡萄糖氧化酶,其取食则不能阻止烟碱的积累。Peiffer 和 Felton(2005)实验证明,谷实夜蛾在棉花、烟草和番茄上取食时,分泌的 GOX 的量不同,而且 GOX 基本不会从幼虫的取食部位运输到植物的其他部分。有可能 GOX 并不从幼虫的取食位点扩散到植物的其他部位,而通过 H_2O_2 运输到其他部位,引起对植物抗性反应的系统性抑制。Musser 等(2005)还证明,谷实夜蛾唾液中的 GOX 有抵抗细菌 *Serratia marcescens* 和 *Pseudomonas aeruginosa* 的功能:切除幼虫唾腺,喂带菌和不带菌的饲料,可以发现前者的成活率比后者低很多。原因可能是 GOX 氧化葡萄糖生成的 H_2O_2 有杀菌功能。

1.2 刺吸式昆虫

这类昆虫对植物的取食部位有很大差异。大多数蚜虫、叶蝉、木虱和粉虱对植物的机械损伤很小,它们的口针穿过蜡层、表皮层和叶肉组织,在植物韧皮部或木质部取食,激活植物茉莉酸/乙烯的信号传导途径,而这些途径大多数也可以由细菌、真菌、病毒或其他病原体诱导。目前还没有直接的证据证明刺吸式昆虫的某一种唾液成分能诱导植物抗性反应。但已有研究表明蚜虫唾液中有多种酶,可能是潜在的诱导因子。

1.2.1 粉虱 - 碱性磷酸酶:对烟粉虱 *Bemisia tabaci* 的研究表明,2~4 龄 B 生物型烟粉虱取食南瓜叶会使南瓜产生银叶反应,而 A 型则不会。两者的 *SLW1* 和 *SLW2* 基因也出现差异性表达(van de Ven *et al.*, 2000)。由于 2~4 龄烟粉虱基本不运动,而且 A 型和 B 型烟粉虱对叶的机械损伤应该是一样的,所以银叶现象只可能是幼虫的消化液或者唾液诱导的反应。诱导物可能是幼虫体内合成的,也可能是幼虫体内的前体物质和植物体内物质反应生成,比如以上所述的挥发物诱导素;也可能是幼虫的内共生菌。那么究竟是烟粉虱唾液的什么成分有诱导作用呢?组织化学定位显示烟粉虱成虫的主副唾液腺和幼虫的 Y 形唾液管有碱性磷酸酶(Funk, 2001)。但碱性磷酸酶的最适 pH 约 10.4,而植物韧皮部 pH 接近中性,但碱性磷酸酶在中性条件下仍有一定活性。碱性磷酸酶是否能够引起植物银叶病或者诱导植物抗性,目前还没有定论。

1.2.2 蚜虫 - 酚氧化酶、果胶酶和多聚半乳糖醛酸酶:麦二叉蚜 *Schizaphis graminum* 常可以引起植物萎黄病甚至植物叶片坏死(Ryan *et al.*, 1990)。蚜虫刺探过程只有几分钟(Tjallingii and Esch, 1993),而每次连续取食可以持续数小时甚至数天(Tjallingii, 1995)。如果蚜虫对植物的机械损伤可以忽略不计,那么在诱导植物的反应中,起作用的是蚜虫的唾液。蚜虫唾腺分泌物一部分形成胶状唾液鞘,一部分是水状唾液。唾液成分与蚜虫种类和食物有关。Miles(1972)最早发现蚜虫唾液中含有酚氧化酶。蚜虫对植物进行刺探会引起取食部位积累多酚(特别是儿茶酚),而酚氧化酶可以减少多酚对蚜虫的有害作用,催化多酚物质生成苯醌(*o*-quinones)(Peng and Miles, 1988; Miles, 1999)。酚氧化酶也在幼虫表皮变黑过程中起作用。在多种蚜虫唾液中分别检测到了酚氧化酶活性(Urbanska *et al.*, 1998; Cherqui and Tjallingii, 2000)。麦二叉蚜

唾液中还有果胶酶和多聚半乳糖醛酸酶 (Ma *et al.*, 1990; Cherqui and Tjallingii, 2000)。当刺吸式昆虫口针在植物细胞间刺探的时候,果胶酶可以酶解果胶中间层 (McAllan and Adams, 1961; Campbell and Dreyer, 1990)。但利用透射电子显微镜观察表明,蚜虫口针多是沿着植物细胞次生壁刺探,而不是在中间层 (Tajallingii and Esch, 1993)。果胶酶有可能降解纤维素和半纤维素间的果胶。不过,蚜虫口针的刺探速度很快,可能果胶酶并没有在刺探过程中起作用。另一方面,果胶酶会导致生成果胶碎片,而这些碎片可能诱导植物的反应 (Ma *et al.*, 1998)。Urbanska 等 (1998) 实验证明,蚜虫唾液鞘中有过氧化物酶,而唾液鞘周围和水状唾液中则没有。

1.2.3 草盲蝽 - 寡聚半乳糖醛酸酶: 半翅目盲蝽科的草盲蝽 *Lygus hesperus* 取食植物,会造成植物叶产生斑点 (hopperburn), Ecale 和 Backus (1995) 的研究表明,可能是草盲蝽的机械损伤导致植物抗性反应,草盲蝽的唾液可以加大这种反应。草盲蝽唾液中的寡聚半乳糖醛酸酶能使棉花和紫花苜蓿的花朵不正常发育 (Shackel *et al.*, 2005)。提取草盲蝽唾液蛋白并分离得到具有寡聚半乳糖醛酸酶活性的部分,将其注射到植物幼花基部,会像草盲蝽取食植物幼花一样,阻碍花朵发育。

1.2.4 其他: 有的同翅目昆虫唾液中还含有氨基酸,可转化为吲哚乙酸的前体,导致受害植物过度生长形成虫瘿。关于虫瘿,有专门的参考书或综述 (钦俊德, 1987; Shorthouse and Ohfritsch, 1992; Higton and Maberly, 1994)。另外,实验证明共生菌对豌豆蚜 *Acyrtosiphon pisum* 抵御天敌有影响 (Oliva *et al.*, 2005),同一批蚜虫对天敌的抵抗程度取决于其体内的共生菌的种类;不同来源的蚜虫被同一种共生菌感染后对天敌的抵抗程度相同。可见共生菌在蚜虫-植物-天敌中发挥重要的作用。

2 寄主植物对昆虫唾液成分的影响

在植物和昆虫的协同进化过程中,昆虫在不断适应植物的抗性反应和不同的寄主植物,其唾液的变化是其适应的方式之一。昆虫唾液成分的变化表现在两个方面:一是随着昆虫的生长发育,各龄昆虫的唾液不尽相同;二是在不同的寄主植物上生活的同种昆虫,其唾液成分会发生一定程度的改变。这些唾液成分的变化,其实是昆虫为适应不同环境条件 (特别是食物) 而做的生化选择。

2.1 咀嚼式昆虫

咀嚼式口器昆虫中,鳞翅目不同种昆虫幼虫的唾液中 FAC 组成不同可能与昆虫适应不同的植物有关。寡食性烟草天蛾的 FAC 组成和广食性烟芽夜蛾和贪夜蛾的 FAC 组成不同。广食性烟芽夜蛾 *Heliothis virescens* 和贪夜蛾的 FAC 组成几乎完全相同,含有挥发物诱导素及其羟基类似物 (Halitshke *et al.*, 2003)。而寡食性烟草天蛾的 FAC 中诱导作用最强的是 *N*-亚麻酸氨基-*L*-谷氨酰胺和 *N*-亚麻酸氨基-*L*-谷氨酸 (*N*-linolenoyl-*L*-glutamate), 不含有挥发物诱导素及其羟基类似物 (Alborn *et al.*, 2003)。Voelckel 和 Baldwin (2004) 实验证明广食性烟芽夜蛾和贪夜蛾取食烟草,诱导烟草转录水平的改变较为一致,而与寡食性的烟草天蛾不同。Truitt 等 (2004) 则发现,玉米叶细胞质膜上有 FAC 受体,其结合活性与 *L*-谷氨酰胺和挥发物诱导素的羟基化程度有关。寡食性昆虫有可能通过改变唾液成分适应寄主:昆虫改变唾液中 FAC 的组成,植物体内能结合新的 FAC 的受体减少,从而沉默下游抗性反应。

2.2 刺吸式昆虫

Habibi 等 (2001) 的研究表明,蚕豆微叶蝉 *Empoasca fabae* 和西部马铃薯叶蝉 *Empoasca abrupta* 在营养液和在植物上饲养后,其唾液蛋白有很大差异;但肉食性昆虫斑腹刺益蝽 *Podisus maculiventris* 取食不同的昆虫后,其唾液蛋白变化不大。据此可推测昆虫唾液蛋白的变化可能与抵抗植物的防御反应有关。从分子水平上看,这也是可能的。Chen 等 (2004) 研究表明,双翅目黑森瘿蚊 *Mayetiola destructor* 唾液蛋白种类繁多,有相同分泌信号肽蛋白的基因属于同一基因家族,原位杂交表明这些基因位于染色体同一区域,是相似基因的多拷贝基因。这些蛋白的非编码区相当保守,而编码区变异多样。分泌蛋白在黑森瘿蚊发育早期表达比较多,而在后期、成蛹、成虫阶段则没有表达。黑森瘿蚊能否在植物上生存主要取决于黑森瘿蚊发育早期。因此,有可能黑森瘿蚊就是通过产生多样性的唾液蛋白,抵抗植物对其抗性反应。

3 结语和展望

昆虫唾液的研究,目前主要集中于吸血性昆虫。在植食性昆虫中,咀嚼式昆虫 (特别是鳞翅目幼虫) 的研究相对多一些,刺吸式昆虫的研究主要集中于蚜虫。不同种类昆虫,由于其寄主植物的不同,其唾

液成分有比较大的差异；即使是同一种昆虫，在不同的寄主植物上取食时，其唾液成分也会相应变化。我们可以对更多植食性昆虫唾液进行分析，以便对不同种类昆虫唾液成分进行横向比较。尤其对单食性、寡食性和多食性昆虫唾液成分的比较，能够使我们看到昆虫唾液组成的丰富多样性及其在昆虫进化适应中的重要作用。

昆虫的唾液成分是昆虫与植物相互关系中起联系作用的纽带，因为昆虫取食植物过程中，除咬食或刺探所造成的损伤外，唾液是昆虫对植物施加影响的主要因素，同时也是植物感知不同种类或不同龄期昆虫取食的重要途径。但目前对昆虫唾液的植物受体方面的研究还很少，因此还不清楚昆虫取食如何激活了植物的一系列反应过程。尽管对植物的诱导反应的分子生物学和化学生态学机理有了相当多的研究，但还缺少一个环节，那就是对昆虫唾液成分的植物受体研究。

植食性昆虫对植物的危害，除了消耗植物的组织或营养，还表现在取食过程中传播植物病原体。刺吸式昆虫的主要为害就表现在传播植物病毒上。获毒和传毒是在取食过程中随着食物进入体内和随着唾液进入植物而完成的。昆虫的唾液成分对于病毒在昆虫体内的存活以及传播有什么样的影响？为什么不同的刺吸式昆虫传播不同的病毒？这是否与唾液有关？这些都是未来可以研究的课题。

已有的研究表明，不同种的昆虫的唾液蛋白不同，而具有同类口器的昆虫其蛋白成分具有更多的相似性。那么昆虫唾液成分的变化是否可能成为昆虫的分类或者分型特征呢？昆虫蛋白成分在昆虫进化过程中起到怎样的作用呢？

昆虫唾液成分可以诱导植物的抗性反应，进一步的研究可以合成昆虫唾液成分类似物。这样，在害虫暴发之前就可以施用这些类似物，使植物产生抗性防御，不仅可以避免转基因植物安全性问题，也可以有效抑制由于大量使用杀虫剂所引起的昆虫抗药性。

机械损伤和昆虫取食玉米、大豆、棉花、黄瓜等所诱导产生的萜烯类物质很不相同(闫凤鸣 2003)，但值得注意的是，人工造成的机械损伤至少在两方面和昆虫取食造成的机械损伤不同：作用时间的不同和对植物的损伤程度不同。人们在昆虫唾液研究的时候，模拟机械损伤一般只是用刀片刮伤植物叶片(Turlings *et al.*, 1990; Schmelz *et al.*, 2001; Spittler *et al.*, 2001)，或用镊子压伤叶片(Reymond

et al., 2000) 或者用模轮(a pattern wheel)破坏叶片(Halitschke *et al.*, 2001)。但Mithofer等(2005)发明一种仪器模拟昆虫对植物叶片的持续损伤，结果表明在持续损伤条件下，植物也会产生和昆虫取食所诱导的相同的气体，只是量不同而已。这说明，普遍认为的机械损伤不能诱导由昆虫取食诱导的挥发性气体的观点是不全面的。Rose和Tumlinson(2005)用有6个针环绕，2 mm直径的“derma-pik”对棉花进行间断性刺探，刺探时间和贪夜蛾取食时间一致，结果表明随着时间推移，在“机械损伤”、“机械损伤+幼虫唾液”两种方法处理后，植物一些挥发性化合物释放量无明显区别。这说明，在诱导挥发性气体过程中至少有一部分是由于机械损伤引起的。因此，在研究昆虫唾液成分对植物的诱导作用时，人工机械损伤的方式需要改进，需尽量模拟昆虫的咬食方式和过程，这样才能确切区分机械损伤和昆虫唾液的诱导作用。

致谢 蒙中国科学院动物研究所王琛柱研究员惠赠研究论文并与作者就本文的问题进行探讨，在此特表谢意。感谢两位匿名审稿人对论文的修改提出的建议。

参 考 文 献 (References)

- Alborn HT, Turling TCJ, Jones TH, Stenhagen G, Loughrin JH, Tumlinson JH, 1997. An elicitor of plant volatiles from beet armyworm oral secretion. *Science*, 276: 945–949.
- Alborn HT, Brennan MM, Tumlinson JH, 2003. Differential activity and degradation of plant volatile elicitors in regurgitant of tobacco hornworm (*Manduca sexta*) larvae. *J. Chem. Ecol.*, 29(6): 1 357–1 372.
- Campbell BC, Dreyer DL, 1990. The role of plant matrix polysaccharides in aphid-plant interactions. In: Campbell RK, Eikenbary RD eds. *Aphid-Plant Genotype Interactions*. Amsterdam: Elsevier. 149–170.
- Chen MS, Fellers JP, Start JJ, Reese JC, Liu X, 2004. A group of related cDNAs encoding secreted proteins from Hessian fly [*Mayetiola destructor* (Say)] salivary glands. *Insect Mol. Biol.*, 13: 101–108.
- Cherqui A, Tjallingii WF, 2000. Salivary proteins of aphids, a pilot study on identification, separation and immunolocalisation. *J. Insect Physiol.*, 46: 1 177–1 186.
- Ecale CL, Backus EA, 1995. Time course of morphological changes to alfalfa, *Medicago sativa* L., stem vascular tissue from probing injury by the potato leafhopper, *Empoasca fabae* (Harris). *Canadian Journal of Botany*, 73: 288–298.
- Eichenseer H, Mathews MC, Bi JL, Murphy JB, Felton GW, 1999. Salivary glucose oxidase: multifunctional roles for *Helicoverpa zea*? *Arch. Insect Biochem. Physiol.*, 42: 99–109.
- Funk CJ, 2001. Alkaline phosphatase activity in whitefly salivary glands and saliva. *Arch. Insect Biochem. Physiol.*, 46: 165–174.

- Frey M, Stettner C, Pare PW, Schmelz EA, Tumlinson JH, Gierl A, 2000. An herbivore elicitor activates the gene for indole emission in maize. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 97(26): 14 801 – 14 806.
- Habibi J, Backus EA, Coudron TA, Brandt SL, 2001. Effect of different host substrates on hemipteran salivary protein profiles. *Entomol. Exp. Appl.*, 98: 369 – 375.
- Halitschke R, Schittko U, Pohnert G, Boland W, Baldwin IT, 2001. Molecular interactions between the specialist herbivore *Manduca sexta* (Lepidoptera, Sphingidae) and its natural host *Nicotiana attenuata*. III. Fatty acid-amino acid conjugates in herbivore oral secretions are necessary and sufficient for herbivore-specific plant responses. *Plant Physiology*, 125: 711 – 717.
- Halitschke R, Gase K, Hui D, Schmidt DD, Baldwin IT, 2003. Molecular interactions between the specialist herbivore *Manduca sexta* (Lepidoptera, Sphingidae) and its natural host *Nicotiana attenuata*. VI. Microarray analysis reveals that most herbivore-specific transcriptional changes are mediated by fatty acid-amino acid conjugates. *Plant Physiology*, 131: 1 894 – 1 902.
- Higton RN, Mabbler DJ, 1994. A willow gall from the galler's point of view. In Williams MA ed. *Plant Galls – Organisms, Interactions, Populations*. Oxford: Clarendon Press. 301 – 312.
- Koch T, Krumm T, Jung T, Engelberth J, Boland W, 1999. Differential induction of plant volatile biosynthesis in the lima bean by early intermediates of the octadecanoid-signaling pathway. *Plant Physiology*, 121: 153 – 162.
- Lait CG, Alborn HT, Teal PEA, Tumlinson JH III, 2003. Rapid biosynthesis of *N*-linolenoyl-*L*-glutamine, an elicitor of plant volatiles, by membrane associated enzyme(s) in *Manduca sexta*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 100(12): 7 027 – 7 032.
- Lawrence SD, Novak NG, 2004. Maize genes induced by herbivory and volicitin. *J. Chem. Ecol.*, 30(12): 2 543 – 2 557.
- Lei CL, Rong XL, 2003. *Fundamental Entomology*. Beijing: China Agricultural Press. [雷朝亮, 荣秀兰, 2003. *普通昆虫学*. 北京: 中国农业出版社]
- Ma RZ, Reese JC, Black WC, Bramel-Cox P, 1990. Detection of pectinesterase and polygalacturonase from salivary secretions of living greenbug, *Schizaphis graminum* (Homoptera: Aphididae). *J. Insect Physiol.*, 36: 507 – 512.
- Ma RZ, Reese JC, Black WC, Bramel-Cox P, 1998. Chlorophyll loss in a greenbug-susceptible sorghum due to pectinases and pectin fragments. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 71(1): 51 – 60.
- Maffei M, Bossi S, Spitter D, Mithöfer A, Boland W, 2004. Effects of feeding *Spodoptera littoralis* on Lima bean leaves. I. Membrane potentials, intracellular calcium variations, oral secretions, and regurgitate components. *Plant Physiology*, 134: 1 752 – 1 762.
- Mattiacci I, Dicke M, Posthumus MA, 1995. Beta-glucosidase: an elicitor of herbivore-induced plant odor that attracts host-searching parasitic wasps. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 92: 2 036 – 2 040.
- McAllan JW, Adams JB, 1961. The significance of pectinase in plant penetration by aphids. *Canadian Journal of Zoology*, 39: 305 – 310.
- Mithofer A, Wanner G, Boland W, 2005. Effects of feeding *Spodoptera littoralis* on Lima bean leaves. II. Continuous mechanical wounding resembling insect feeding is sufficient to elicit herbivory-related volatile emission. *Plant Physiology*, 137: 1 160 – 1 168.
- Miles PW, 1972. The saliva of Hemiptera. *Advances in Insect Physiology*, 9: 183 – 255.
- Miles PW, 1999. Aphid saliva. *Biological Reviews*, 74(1): 41 – 85.
- Musser RO, Hum-Musser SM, Eichenseer H, Peiffer M, Ervin G, Murphy JB, Felton GW, 2002. Herbivory: caterpillar saliva beats plant defences. *Nature*, 416(6 881): 599 – 600.
- Musser RO, Kwon HS, Williams SA, White CJ, Romano MA, Holt SM, Bradbury S, Brown JK, Felton GW, 2005. Evidence that caterpillar labial saliva suppresses infectivity of potential bacterial pathogens. *Arch. Insect Biochem. Physiol.*, 58: 138 – 144.
- Oliver KM, Moran NA, Hunter MS, 2005. Variation in resistance to parasitism in aphids is due to symbionts not host genotype. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 102: 12 795 – 12 800.
- Pare PW, Alborn HT, Tumlinson JH, 1998. Concerted biosynthesis of an insect elicitor of plant volatiles. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 95: 13 971 – 13 975.
- Peiffer M, Felton GW, 2005. The host plant as a factor in the synthesis and secretion of salivary glucose oxidase in larval *Helicoverpa zea*. *Arch. Insect Biochem. Physiol.*, 58: 106 – 113.
- Peng Z, Miles PW, 1988. Acceptability of catechin and its oxidase of condensation products to the rose aphid, *Mactosiphum rosae*. *Entomol. Exp. Appl.*, 47: 255 – 265.
- Pohnert G, Jung V, Haukioja E, Lempa K, Boland W, 1999. New fatty acid amides from regurgitant of lepidopteran (Noctuidae: Geometridae) caterpillars. *Tetrahedron Lett.*, 55: 11 275 – 11 280.
- Qin JD, 1987. *Insect-Plant Relationships*. Beijing: Science Press. 79 – 83. [钦俊德, 1987. *昆虫与植物的关系*. 北京: 科学出版社. 79 – 83]
- Reymond P, Weber H, Damond M, Farmer EE, 2000. Differential gene expression in response to mechanical wounding and insect feeding in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 12: 707 – 719.
- Rose UR, Tumlinson JH, 2005. Systemic induction of volatile release in cotton: how specific is the signal to herbivory? *Planta*, 222: 327 – 335.
- Ryan JD, Morgan AT, Richardson PE, Johnson RC, Mort AJ, Eikenbary RD, 1990. Greenbugs and wheat: a model system for the study of phytotoxic Homoptera. In: Campbell RK, Eikenbary RD eds. *Aphid-Plant Genotype Interactions*. 171 – 186.
- Schmelz EA, Alborn HT, Tumlinson JH, 2001. The influence of intact plant and excised-leaf bioassay designs on volicitin- and jasmonic acid-induced sesquiterpene volatile release in *Zea mays*. *Planta*, 214: 171 – 179.
- Shackel KA, Celorio-Mancera MDLP, Ahmadi H, Greve LC, Teuber LR, Backus EA, Labavitch JM, 2005. Micro-injection of *Lygus* salivary gland proteins to simulate feeding damage in alfalfa and cotton flowers. *Arch. Insect Biochem. Physiol.*, 58: 69 – 83.
- Shorthouse JD, Ohfrisch O, 1992. *Biology of Insect-Induced Galls*. New York: Oxford University Press.
- Spitter D, Pohnert G, Boland W, 2001. Absolute configuration of volicitin, an elicitor of plant volatile biosynthesis from lepidopteran larvae. *Tetrahedron Lett.*, 42: 1 483 – 1 485.

- Tjallingii WF, 1995. Regulation of phloem sap feeding by aphids. In : Chapman RF, de Boer G eds. *Regulatory Mechanisms in Insect Feeding*. New York : Chapman and Hall. 190 – 209.
- Tjallingii WF, Esch TH, 1993. Fine structure of aphid stylet routes in plant tissues in correlation with EPG signals. *Physiological Entomology*, 18 : 317 – 328.
- Truitt CL, Wei HX, Pare PW, 2004. A plasma membrane protein from *Zea mays* binds with the herbivore elicitor volicitin. *Plant Cell*, 16 : 523 – 532.
- Turlings TC, Tumlinson JH, Lewis WJ, 1990. Exploitation of herbivore-induced plant odors by host-seeking parasitic wasps. *Science*, 250 : 1 251 – 1 253.
- Urbanska A, Tjallingii WF, Dixon AFG, Leszczynski B, 1998. Phenol oxidizing enzymes in the grain aphid's saliva. *Entomol. Exp. Appl.*, 686 : 197 – 203.
- van de Ven WTG, LeVesque CS, Perring TM, Walling LL, 2000. Local and systemic changes in squash gene expression in response to silverleaf whitefly feeding. *Plant Cell*, 12 : 1 409 – 1 423.
- Voelckel C, Baldwin IT, 2004. Generalist and specialist lepidopteran larvae elicit different transcriptional responses in *Nicotiana attenuata*, which correlate with larval FAC profiles. *Ecology Letters*, 7 : 770 – 775.
- Yoshinaga N, Sawada Y, Nishida R, Kuwahara Y, Mori N, 2003. Specific incorporation of *L*-glutamine into volicitin in the regurgitant of *Spodoptera litura*. *Biosci. Biotech. Biochem.*, 67 : 2 655 – 2 657.
- Yan FM, 2003. *Chemical Ecology*. Beijing : Science Press. 94 – 109. [闫凤鸣, 2003. 化学生态学. 北京 : 科学出版社. 94 – 109]
- Zong N, Wang CZ, 2004. Induction of nicotine in tobacco by herbivory and its relation to glucose oxidase activity in the labial gland in three noctuid caterpillars. *Chinese Science Bulletin*, 49(15): 1 596 – 1 601.

(责任编辑 : 黄玲巧)