

植物－害虫間相互作用の分子基盤

上村 卓矢¹

¹ 東京理科大学先進工学部生命システム工学科
〒125-8585 東京都葛飾区新宿 6 丁目 3-1

Molecular mechanism underlying plant-herbivore interactions

Takuya Uemura¹

¹ Department of Biological Science and Technology, Faculty of Advanced Engineering,
Tokyo University of Science, Tokyo 125-8585, Japan

Keywords: effector, elicitor, plant-herbivore interaction, receptor

DOI: 10.24486/bsj-review.16c6.00290

1. はじめに

害虫等の植食者による食害を感知した植物は、二次代謝産物の生産等を介して害虫抵抗性を獲得する。さらに揮発性有機化合物（匂い）を放出し、天敵生物を誘引することで間接的に害虫を排除することもできる。このような匂いを介した植物－害虫天敵間相互作用は特異的であることが知られ、例えば寄生蜂であるコナガサムライコマユバチ (*Cotesia vestalis*) は、コナガ (*Plutella xylostella*) 幼虫に食害されたキャベツに誘引されるが、モンシロチョウ (*Pieris rapae*) 幼虫食害キャベツには誘引されない (Shiojiri et al. 2000)。また、シロイチモジヨトウ (*Spodoptera exigua*) 幼虫やアワヨトウ (*Mythimna separata*) 幼虫、ナミハダニ (*Tetranychus urticae*) によって食害されたリママメから放出される匂いブレンドは異なり、それぞれの天敵生物が特異的に誘引される (Ozawa et al. 2000)。このような事実は、植物が食害によって発生する機械傷のみならず害虫種特異的な食害パターンや分子シグナルを受容し害虫の存在を正確に認識していることを示唆している。近年の研究によって、害虫由来の防御応答誘導因子（エリシター）や、その受容認識およびシグナル伝達を担う植物分子が次々に発見され、それらの分子基盤が徐々に明らかになりつつある。また、これらの相互作用における害虫の特異的な植物適応機構も見出されつつある。本稿では、植物と昆虫の生存をかけた分子レベルでの緻密な攻防について、最新の知見を紹介しつつ筆者らの研究成果を交えながら概説したい。

2-1. 食害応答を駆動するエリシター

食害応答が誘導される大きな要素の一つに、食害時に施される機械的な傷害がある。傷害を感知した植物はダメージ関連分子パターン (Damage-associated molecular pattern, DAMP) と呼ばれるエリシターを自ら放出し、近隣もしくは遠方の細胞がこれらを受容することで傷害応答が誘導される。DAMP は細胞内および細胞壁由来の分子がプロセッシングされたものであり、代表的なものに Plant elicitor peptide (PEP) やシステミンといったペプチドや、オリゴガ

ラクツロン酸のような糖類、アデノシン三リン酸 (ATP) などが知られている (Ferrari et al. 2013; Huffaker et al. 2006; Pearce et al. 1991; Tanaka et al. 2014)。また, DAMP を細胞膜で特異的に認識する受容体様キナーゼ (Receptor-like kinase, RLK) も同定されている (Choi et al.

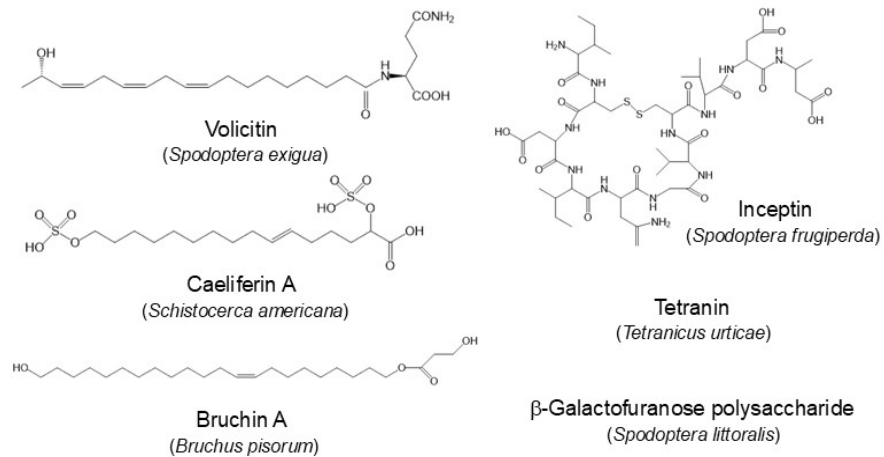


図 1. 害虫由来エリシター

括弧内はエリシターが発見された害虫種の学名を示す。

2014; Kohorn and Kohorn 2012; Wang et al. 2018; Yamaguchi et al. 2010; Yamaguchi et al. 2006)。RLK は細胞外領域にリガンド結合部位を, 細胞内領域にキナーゼドメインを有し, リン酸化シグナルを細胞内分子に伝達することで細胞内の防御応答を活性化する。DAMP 受容体の害虫抵抗性への寄与は明らかであるものの, 食害による物理的な刺激はさまざまな害虫種によって共通していることから, 害虫種特異的な食害応答を引き起こすには, 各害虫が特異的に持つエリシター等の関与が考えられる。

害虫由来のエリシターは, 1997 年に初めてその存在が報告された。トウモロコシ葉に機械傷とともにシロイチモジヨトウ幼虫から採取した吐き戻し液 (Oral secretion, OS) を塗布したところ, 食害時と同様の匂い成分が放出される。この応答は OS 内に含まれる volicitin (*N*-(17-hydroxylinolenoyl)-L-glutamine) と呼ばれる脂肪酸とアミノ酸の縮合物によるものであることが明らかにされた (Alborn et al. 1997)。その後, 様々な構造の害虫エリシターが発見されている。例えば, タンパク質/ペプチド型エリシターとして, ツマジロクサヨトウ (*Spodoptera frugiperda*) 腸内から単離された inceptin はササゲ由来 ATP 合成酵素のペプチド断片である (Schmelz et al. 2006)。また, ナミハダニ (*Tetranichus urticae*) が分泌する tetranin メンバーは嗜好性寄主であるインゲンマメと低嗜好性寄主であるキュウリにおいて異なる閾値の防御応答を引き起こすことができる (Iida et al. 2019; Endo et al. 2025)。

さらに糖型エリシターも同定されている。エジプトヨトウ (*Spodoptera littoralis*) 幼虫 OS からは構造未決定ではあるものの β -galactofuranose polysaccharide と思われる糖型エリシターが単離されている (Bricchi et al. 2013)。食餌としている植物の細胞壁は多量の糖類で構成されているため, このエリシターが害虫あるいは植物由来なのかは未解明である。

アメリカイナゴ (*Schistocerca americana*) から発見された脂肪酸型エリシターである caeliferin A は, トウモロコシやシロイヌナズナでは食害応答を誘導する一方で, ダイズやナスでは食害応答を誘導しない (Schmelz et al. 2009)。また, ボリシチンはトウモロコシ, ナス, ダイズといった限られた植物種にのみ食害応答を引き起こすことから (Schmelz et al. 2009), 害虫由来のエリシターが寄主植物の特異的な防御応答の誘導に重要であることは間違いない

であろう。一方で、DAMP によって害虫 OS による防御応答が促進される可能性も示唆されていることから (Shinya et al. 2018), 植物の害虫特異的な応答は機械傷応答と害虫由来分子 (分解/代謝酵素など) の両者によって複雑に制御されているものと考えられる。

2-2. 害虫エリシターの受容機構

害虫エリシターの受容認識においても、RLK を含めた受容体様タンパク質 (Receptor-like protein, RLP) が重要な役割を果たすと考えられている。RLP である、ササゲの *inceptin* 受容体 (INR) は、細胞内キナーゼドメインを持たないが、SOBIR1 という RLK と細胞膜上で相互作用するため、SOBIR1 によって細胞内へのリン酸化シグナルが伝達可能となると考えられる (Steinbrenner et al. 2020) (図 2)。INR は細胞外領域にロイシンに富んだ Leucine-rich repeat (LRR) 配列を有し、これがリガンドとの相互作用に重要な役割を果たす。最近、マメ科近縁種のゲノム解析から INR ホモログ内の LRR 配列のわずかな違いが *inceptin* 受容に重要であることが証明された (Snoeck et al. 2022)。*inceptin* はマメ科植物の中でもササゲやインゲンマメなどの限られた植物種にのみ活性を示すが、ダイズの INR ホモログにはこの領域に変異があり、*inceptin* 非感受性である。おそらく、進化の過程でマメ科植物内のリガンド結合領域に少数の突然変異が続き、結果として *inceptin* 感受性植物と非感受性植物が生じたものと推測される。

ダイズでは、害虫由来の糖型エリシターを認識する HAK (HDS-associated receptor-like kinases) 遺伝子が同定されている。筆者らが単離した 2 種の HAK 遺伝子 (GmHAK1, GmHAK2) は、ハスモンヨトウ (*Spodoptera litura*) 幼虫 OS 応答を担う RLK として単離され、細胞外領域にはそれぞれ LRR 配列およびプロリンリッチ配列が存在する (Uemura et al. 2020)。ハスモンヨトウ OS を部分精製した結果、エリシター活性画分は高分子サイズ (推定 10 kDa 以上) の糖類が多く含まれていた。しかしながら、これらの HAK とエリシター画分の相互作用は検出されていないことから、HAK は共受容体として機能し、エリシター受容体の機能を補うことで食害応答の一端を担っているのかもしれない (図 2)。また、このような高分子の糖エリシ

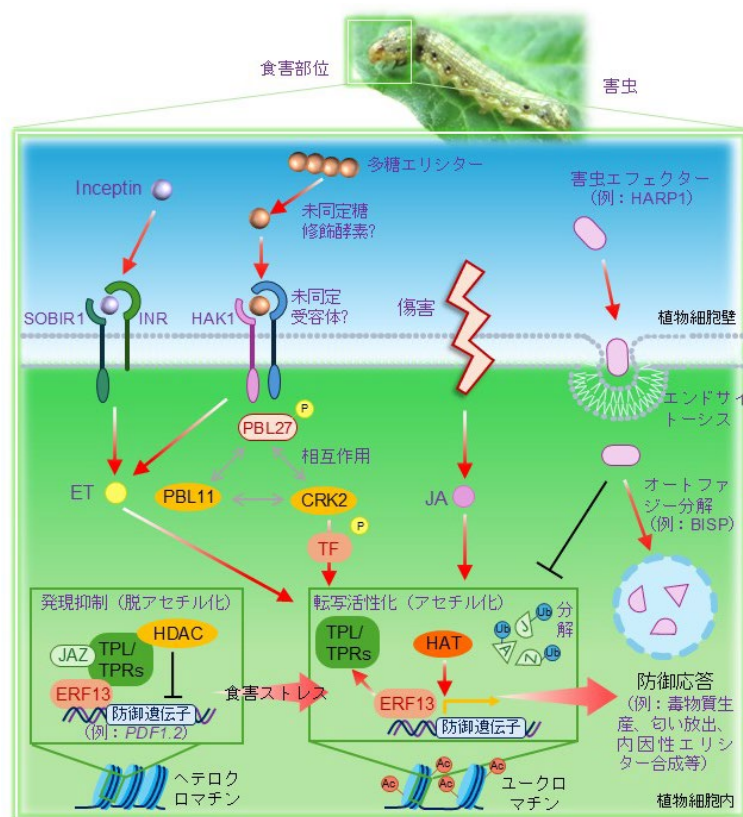


図 2. 害虫エリシターおよびエフェクターの作用機序

P:リン酸基, Ac:アセチル基, Ub:ユビキチン, TF:転写因子, ET:エチレン, JA:ジャスモン酸, HDAC:ヒストン脱アセチル化酵素, HAT:ヒストンアセチル化酵素。

ターが受容体に認識されるという前例がないことから、吐き戻されたエリシターが植物内で切断もしくは修飾といったプロセッシングを受けることで受容体に認識される可能性も考えられる。*inceptin* のケースとは異なり、この糖エリシターはダイズだけでなくアブラナ科のシロイヌナズナにおいても活性を有し、さらに *GmHAK1* のシロイヌナズナホモログ (*AtHAK*) もエリシター応答を担うことから、当該システムは植物種を超えて広く保存されている可能性が高く、広食性害虫の認識における共通のメカニズムとして機能しているのかもしれない。

食害応答における受容体以降の細胞内シグナル伝達因子についても徐々に明らかになりつつある。受容体様細胞質キナーゼである *PBL27* は *AtHAK1* と相互作用し、防御遺伝子である *PDF1.2* の発現誘導を担う (図 2) (Uemura et al. 2020)。*PBL27* は真菌エリシターであるキチンの受容体 *CERK1* とも相互作用し、リン酸化シグナルを活性化することで病害応答を制御するため (Shinya et al. 2014), *PBL27* は病害虫応答に関わる共通の細胞内キナーゼとしてはたらくのだろう。*PBL27* は、カルシウム依存性キナーゼ *CRK2* や他の *PBL* タンパク質とも相互作用することで (図 2), 細胞内における複雑なリン酸化ネットワークを形成し、エチレンシグナルおよびエチレン応答性転写因子 (*ERF13*) を介した *PDF1.2* の発現を誘導する (Desaki et al. 2024; Desaki et al. 2023; Miyamoto et al. 2019)。*INR/SOBIR1* システムや *AtHAK1/PBL27* システムにおいてもエチレン放出を制御することが認められており (Steinbrenner et al. 2020; Uemura et al. 2020), *DAMP* によって活性化される傷害ホルモンであるジャスモン酸 (*JA*) とエチレンシグナルの協調的なはたらきが、前述した, *DAMP* と害虫エリシターの相互作用の分子基盤である可能性が考えられる。

さらに近年、抵抗性遺伝子の発現にはヒストン修飾のようなエピジェネティック制御機構も重要な役割を果たすことが報告されている。転写リプレッサーである *TOPLESS* (*TPL*) および *TPL-related* (*TPR*) タンパク質はヒストン脱アセチル化酵素 *HDA6* と相互作用し, *PDF1.2* および *ERF13* 領域のヒストンを脱アセチル化状態に保つことで、定常時はその発現を抑制しているが、食害時には当領域のヒストンアセチル化が促され、転写が活性化されるモデルが提唱された (Yusuf et al. 2025)。興味深いのは、このエピジェネティック制御がハスモンヨトウ幼虫 *OS* 処理の 2 時間後という非常に早い時点で観測されたという点であり、これは食害 (害虫エリシター) を感知した植物が、クロマチン構造を迅速かつダイナミックに変化させることでゲノムレベルで防御応答を即座に誘導するメカニズムを有することを示唆している。

2-3. エフェクターを利用した害虫の生存戦略

植物の防御応答に対して、害虫による寄主植物への適応能力も進化し続けている。そのため、植物の防御応答を抑制する害虫由来因子はエフェクターと呼ばれ、食害時に寄主植物側に放出され、寄主のシグナル伝達経路への干渉や活性酸素産生を阻害し、害虫の適応力を高めることができる。近年、トランスクリプトーム情報へのアクセスが容易になったことで、吸汁性害虫種の唾液腺発現プロファイルからタンパク質型エフェクターの発見が相次いでいる。例えば、アブラムシ (*Macrosiphum euphorbiae*) の唾液腺で発現する *Me10* は、トマトの細胞内において 14-3-3 タンパク質と相互作用し、リン酸化シグナルを阻害している (Atamian et al. 2013; Chaudhary et al. 2019)。咀嚼性害虫種からのエフェクター単離例は依然として少な

いが、最近 HARP1 と呼ばれるエフェクタータンパク質がオオタバコガ (*Helicoverpa armigera*) から単離され、植物のエンドサイトーシス機構を介して細胞内に取り込まれると、JA シグナルのリプレッサーである JAZ タンパク質と相互作用することが見出された (Chen et al. 2019; Yan et al. 2023)。害虫抵抗性遺伝子の発現には JAZ の分解が必須であるが、HARP1 はそれを阻害し JAZ は分解から免れる。同様に、JA 応答性の防御遺伝子発現を制御する MYC 転写因子と相互作用する HAS1 もオオタバコガから単離され、MYC の転写活性化を阻害することが明らかにされている (Chen et al. 2023)。

これらのエフェクターに対する植物の防御システムも知られている。例えば、オートファジー機構を用いて害虫エフェクターの分解を促進するモデルがトビイロウンカ (*Nilaparvata lugens*) 食害イネで示されている (Guo et al. 2023)。害虫エフェクターの作用は寄主植物の間接防衛機構にも及び、カイコ (*Bombyx mori*) 幼虫の吐糸口から放出される脱水酵素 BmFHD は、天敵生物の誘引に利用される「みどりの香り」成分の中間産物を変換することができる。これにより匂いの放出を制限し、天敵生物であるヤドリバエ (*Zenillia dolosa*) による寄生を回避することができるのである (Takai et al. 2018)。

3-1. おわりに

1997 年に volicitin が害虫エリシターとして単離されてから 20 年以上が経過し、植物－害虫間相互作用に関与する分子機構が解かれつつある。本稿では紹介しきれなかったが、害虫の卵や糞だけでなく、腸内細菌にもエリシターおよびエフェクター活性が見出されており (Ray et al. 2016; Reymond 2013; Yamasaki et al. 2021; Zeng et al. 2023)，このことから、植物と害虫は内外のさまざまな因子を利用して、食う喰われるの関係を構築していることが垣間見れる。しかしながら、当該相互作用は植物種と害虫種の特異的な関係性によって限定的な種間でのみ成り立っているケースも多く、未だに共通の分子モデルを打ち出すには至っていない。特に、非モデル植物における報告例が多く、当該相互作用における遺伝子機能の決定は容易ではない。今後は植物と昆虫両者の形質転換技術の開発およびその習得が現状打破の鍵となるかもしれない。また、植物－害虫間相互作用研究によって蓄積された基礎的知見は、生態系システムの理解だけに留まらず、農業分野への応用にも繋がるだろう。害虫による世界の農作物被害額は年間 700 億ドルとも試算されており、今後地球温暖化が加速することで害虫の生息域が拡大し、その被害はより深刻なものになると想定される (Bradshaw et al. 2016)。さらに重度の農薬使用によって環境への負荷や人体への健康への影響も懸念されており、抗虫活性成分や天敵生物の誘引に用いられる匂い物質を活用し、実用化を目指すことで害虫に強い持続可能な減農薬型作物生産体制の構築にも繋がることを期待したい。

謝辞

本稿の執筆にあたり、ご助言をくださった有村源一郎博士 (東京理科大学) に感謝申し上げます。本稿の作成は科学研究費補助金 (研究課題番号: 24H02134, 24K18197)、東京理科大学研究支援制度による助成の下で行われました。

引用文献

- Alborn HT, Turlings TCJ, Jones TH, Stenhagen G, Loughrin JH, Tumlinson JH (1997) An Elicitor of Plant Volatiles from Beet Armyworm Oral Secretion. *Science* 276: 945-949. doi: 10.1126/science.276.5314.945
- Atamian HS, Chaudhary R, Cin VD, Bao E, Girke T, Kaloshian I (2013) In Planta Expression or Delivery of Potato Aphid *Macrosiphum euphorbiae* Effectors Me10 and Me23 Enhances Aphid Fecundity. *Molecular Plant-Microbe Interactions®* 26: 67-74. doi: 10.1094/mpmi-06-12-0144-fi
- Bradshaw CJA, Leroy B, Bellard C, Roiz D, Albert C, Fournier A, Barbet-Massin M, Salles J-M, Simard F, Courchamp F (2016) Massive yet grossly underestimated global costs of invasive insects. *Nature Communications* 7: 12986. doi: 10.1038/ncomms12986
- Bricchi I, Occhipinti A, Berteaux CM, Zebelo SA, Brillada C, Verrillo F, De Castro C, Molinaro A, Faulkner C, Maule AJ, Maffei ME (2013) Separation of early and late responses to herbivory in *Arabidopsis* by changing plasmodesmal function. *The Plant Journal* 73: 14-25. doi: 10.1111/j.1365-313X.2012.05103.x
- Chaudhary R, Peng H-C, He J, MacWilliams J, Teixeira M, Tsuchiya T, Chesnais Q, Mudgett MB, Kaloshian I (2019) Aphid effector Me10 interacts with tomato TFT7, a 14-3-3 isoform involved in aphid resistance. *New Phytologist* 221: 1518-1528. doi: 10.1111/nph.15475
- Chen C-Y, Liu Y-Q, Song W-M, Chen D-Y, Chen F-Y, Chen X-Y, Chen Z-W, Ge S-X, Wang C-Z, Zhan S, Chen X-Y, Mao Y-B (2019) An effector from cotton bollworm oral secretion impairs host plant defense signaling. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 116: 14331-14338. doi:10.1073/pnas.1905471116
- Chen X, Liu Y-Q, Wu M-N, Yan L, Chen C-Y, Mu Y-P, Liu Y-J, Wang M-Y, Chen X-Y, Mao Y-B (2023) A highly accumulated secretory protein from cotton bollworm interacts with basic helix-loop-helix transcription factors to dampen plant defense. *New Phytologist* 237: 265-278. doi: 10.1111/nph.18507
- Choi J, Tanaka K, Cao Y, Qi Y, Qiu J, Liang Y, Lee SY, Stacey G (2014) Identification of a Plant Receptor for Extracellular ATP. *Science* 343: 290-294. doi:10.1126/science.343.6168.290
- Desaki Y, Kato T, Nemoto K, Nozawa A, Uemura T, Ninomiya N, Sawasaki T, Arimura G-i (2024) Intricate intracellular kinase network regulates the *Spodoptera litura*-derived elicitor response signaling in *Arabidopsis*. *Journal of Plant Research* 138: 95-103. doi: <https://doi.org/10.1007/s10265-024-01586-5>
- Desaki Y, Morishima M, Sano Y, Uemura T, Ito A, Nemoto K, Nozawa A, Sawasaki T, Arimura G-i (2023) Cytoplasmic Kinase Network Mediates Defense Response to *Spodoptera litura* in *Arabidopsis*. *Plants* 12: 1747. doi: <https://doi.org/10.3390/plants12091747>
- Endo Y, Tanka M, Uemura T, Tanimura K, Desaki Y, Ozawa R, Bonzano S, Maffei M, Shinya T, Galis I, Arimura G-I. Spider mite tetranins elicit different defense responses in different host habitats. *The Plant Journal* 121: e70046. doi: 10.1111/tpj.70046

- Ferrari S, Savatin DV, Sicilia F, Gramegna G, Cervone F, De Lorenzo G (2013) Oligogalacturonides: plant damage-associated molecular patterns and regulators of growth and development. *Frontiers in Plant Science* 4: 49. doi: 10.3389/fpls.2013.00049
- Guo J, Wang H, Guan W, Guo Q, Wang J, Yang J, Peng Y, Shan J, Gao M, Shi S, Shangguan X, Liu B, Jing S, Zhang J, Xu C, Huang J, Rao W, Zheng X, Wu D, Zhou C, Du B, Chen R, Zhu L, Zhu Y, Walling LL, Zhang Q, He G (2023) A tripartite rheostat controls self-regulated host plant resistance to insects. *Nature* 618: 799-807. doi: 10.1038/s41586-023-06197-z
- Huffaker A, Pearce G, Ryan CA (2006) An endogenous peptide signal in *Arabidopsis* activates components of the innate immune response. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103: 10098-10103. doi: 10.1073/pnas.0603727103
- Iida J, Desaki Y, Hata K, Uemura T, Yasuno A, Islam M, Maffei ME, Ozawa R, Nakajima T, Galis I, Arimura G-i (2019) Tetranins: new putative spider mite elicitors of host plant defense. *New Phytologist* 224: 875-885. doi: 10.1111/nph.15813
- Kohorn BD, Kohorn SL (2012) The cell wall-associated kinases, WAKs, as pectin receptors. *Frontiers in Plant Science* 3: 88. doi: 10.3389/fpls.2012.00088
- Miyamoto T, Uemura T, Nemoto K, Daito M, Nozawa A, Sawasaki T, Arimura G-i (2019) Tyrosine Kinase-Dependent Defense Responses Against Herbivory in *Arabidopsis*. *Frontiers in Plant Science* 10: 776. doi: 10.3389/fpls.2019.00776
- Ozawa R, Arimura G-i, Takabayashi J, Shimoda T, Nishioka T (2000) Involvement of Jasmonate- and Salicylate-Related Signaling Pathways for the Production of Specific Herbivore-Induced Volatiles in Plants. *Plant and Cell Physiology* 41: 391-398. doi: 10.1093/pcp/41.4.391
- Pearce G, Strydom D, Johnson S, Ryan CA (1991) A Polypeptide from Tomato Leaves Induces Wound-Inducible Proteinase Inhibitor Proteins. *Science* 253: 895-897. doi: 10.1126/science.253.5022.89
- Ray S, Basu S, Rivera-Vega LJ, Acevedo FE, Louis J, Felton GW, Luthe DS (2016) Lessons from the Far End: Caterpillar FRASS-Induced Defenses in Maize, Rice, Cabbage, and Tomato. *Journal of Chemical Ecology* 42: 1130-1141. doi: 10.1007/s10886-016-0776-x
- Reymond P (2013) Perception, signaling and molecular basis of oviposition-mediated plant responses. *Planta* 238: 247-258. doi: 10.1007/s00425-013-1908-y
- Schmelz EA, Carroll MJ, LeClere S, Phipps SM, Meredith J, Chourey PS, Alborn HT, Teal PEA (2006) Fragments of ATP synthase mediate plant perception of insect attack. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103: 8894-8899. doi: 10.1073/pnas.0602328103
- Schmelz EA, Engelberth J, Alborn HT, Tumlinson JH, Teal PEA (2009) Phytohormone-based activity mapping of insect herbivore-produced elicitors. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 653-657. doi:10.1073/pnas.0811861106

- Shinya T, Yamaguchi K, Desaki Y, Yamada K, Narisawa T, Kobayashi Y, Maeda K, Suzuki M, Tanimoto T, Takeda J, Nakashima M, Funama R, Narusaka M, Narusaka Y, Kaku H, Kawasaki T, Shibuya N (2014) Selective regulation of the chitin-induced defense response by the Arabidopsis receptor-like cytoplasmic kinase PBL27. *The Plant Journal* 79: 56-66.
- Shinya T, Yasuda S, Hyodo K, Tani R, Hojo Y, Fujiwara Y, Hiruma K, Ishizaki T, Fujita Y, Saijo Y, Galis I (2018) Integration of danger peptide signals with herbivore-associated molecular pattern signaling amplifies anti-herbivore defense responses in rice. *The Plant Journal* 94: 626-637. doi: 10.1111/tpj.12535
- Shiojiri K, Takabayashi J, Yano S, Takafuji A (2000) Flight response of parasitoids toward plant-herbivore complexes: A comparative study of two parasitoid-herbivore systems on cabbage plants. *Applied Entomology and Zoology* 35: 87-92. doi: <https://doi.org/10.1303/aez.2000.87>
- Snoeck S, Abramson BW, Garcia AGK, Egan AN, Michael TP, Steinbrenner AD (2022) Evolutionary gain and loss of a plant pattern-recognition receptor for HAMP recognition. *eLife* 11: e81050. doi: 10.7554/eLife.81050
- Steinbrenner AD, Muñoz-Amatriaín M, Chaparro AF, Aguilar-Venegas JM, Lo S, Okuda S, Glauser G, Dongiovanni J, Shi D, Hall M, Crubaugh D, Holton N, Zipfel C, Abagyan R, Turlings TCJ, Close TJ, Huffaker A, Schmelz EA (2020) A receptor-like protein mediates plant immune responses to herbivore-associated molecular patterns. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 117: 31510-31518. doi: 10.1073/pnas.2018415117
- Takai H, Ozawa R, Takabayashi J, Fujii S, Arai K, Ichiki RT, Koeduka T, Dohra H, Ohnishi T, Taketazu S, Kobayashi J, Kainoh Y, Nakamura S, Fujii T, Ishikawa Y, Kiuchi T, Katsuma S, Uefune M, Shimada T, Matsui K (2018) Silkworms suppress the release of green leaf volatiles by mulberry leaves with an enzyme from their spinnerets. *Scientific Reports* 8: 11942. doi: 10.1038/s41598-018-30328-6
- Tanaka K, Choi J, Cao Y, Stacey G (2014) Extracellular ATP acts as a damage-associated molecular pattern (DAMP) signal in plants. *Frontiers in Plant Science* 5: 446. doi: 10.3389/fpls.2014.00446
- Uemura T, Hachisu M, Desaki Y, Ito A, Hoshino R, Sano Y, Nozawa A, Mujiono K, Galis I, Yoshida A, Nemoto K, Miura S, Nishiyama M, Nishiyama C, Horito S, Sawasaki T, Arimura G-i (2020) Soy and Arabidopsis receptor-like kinases respond to polysaccharide signals from *Spodoptera* species and mediate herbivore resistance. *Communications Biology* 3: 224. doi: <https://doi.org/10.1038/s42003-020-0959-4>
- Wang L, Einig E, Almeida-Trapp M, Albert M, Fliegmann J, Mithöfer A, Kalbacher H, Felix G (2018) The systemin receptor SYR1 enhances resistance of tomato against herbivorous insects. *Nature Plants* 4: 152-156. doi: <https://doi.org/10.1038/s41477-018-0106-0>
- Yamaguchi Y, Huffaker A, Bryan AC, Tax FE, Ryan CA (2010) PEPR2 Is a Second Receptor for the Pep1 and Pep2 Peptides and Contributes to Defense Responses in Arabidopsis. *The Plant Cell* 22: 508-522. doi: <https://doi.org/10.1105/tpc.109.068874>

- Yamaguchi Y, Pearce G, Ryan CA (2006) The cell surface leucine-rich repeat receptor for AtPep1, an endogenous peptide elicitor in *Arabidopsis*, is functional in transgenic tobacco cells. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103: 10104-10109. doi: <https://doi.org/10.1073/pnas.0603729103>
- Yamasaki Y, Sumioka H, Takiguchi M, Uemura T, Kihara Y, Shinya T, Galis I, Arimura G-i (2021) Phytohormone-dependent plant defense signaling orchestrated by oral bacteria of the herbivore *Spodoptera litura*. *New Phytologist* 231: 2029-2038. doi: 10.1111/nph.17444
- Yan Z-W, Chen F-Y, Zhang X, Cai W-J, Chen C-Y, Liu J, Wu M-N, Liu N-J, Ma B, Wang M-Y, Chao D-Y, Gao C-J, Mao Y-B. (2023) Endocytosis-mediated entry of a caterpillar effector into plants is countered by Jasmonate. *Nature Communications* 14: 6551. doi: <https://doi.org/10.1038/s41467-023-42226-1>
- Yusuf A, Wakaya K, Sakamoto T, Uemura T, Okamura K, Ramadan A, Nozawa A, Suzuki T, Inui Y, Matsunaga S, Sawasaki T, Arimura G-I (2025) Histone Modification-Dependent Transcriptional Regulation of Defence Genes in Early Response of *Arabidopsis* to *Spodoptera litura* Attack. *Plant, Cell & Environment* 48: 3257-3268. doi: <https://doi.org/10.1111/pce.15345>
- Zeng J, Ye W, Hu W, Jin X, Kuai P, Xiao W, Jian Y, Turlings TCJ, Lou Y (2023) The N-terminal subunit of vitellogenin in planthopper eggs and saliva acts as a reliable elicitor that induces defenses in rice. *New Phytologist* 238: 1230-1244. doi: 10.1111/nph. 1879