

蚜虫取食中的细胞壁修饰与免疫功能*

佟佳慧^{1,2**} 郭慧娟^{2,3} 赵紫华^{1***} 孙玉诚^{2,3***}

(1. 中国农业大学植物保护学院, 北京 100193; 2. 中国科学院动物研究所农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室, 北京 100101; 3. 中国科学院生物互作卓越创新中心, 北京 100049)

摘要 蚜虫是世界性害虫, 它通过独特的口针结构和丰富的唾液组分破坏植物细胞壁, 穿过表皮细胞和叶肉细胞间隙, 克服多重植物抗性, 到达韧皮部取食为害。已有报道蚜虫唾液中含有多种细胞壁修饰酶能够降解修饰细胞壁, 帮助蚜虫在细胞间刺探, 更为有效的定位韧皮部。而细胞壁作为保护植物细胞的重要屏障, 能感知和传递细胞壁损伤信号, 通过调控细胞壁修饰酶的表达水平启动胞内诱导抗性, 从而影响蚜虫的刺探、取食和定殖。此外, 蚜虫唾液中的一些效应因子还能抑制细胞壁免疫和胞内抗性。可见, 细胞壁免疫在蚜虫持续取食和成功定殖中发挥重要功能。为深入理解细胞壁免疫在蚜虫刺探与取食过程中的作用机制, 本文概述了蚜虫唾液关键组分对细胞壁修饰与免疫的调控作用, 从植物细胞壁多糖结构修饰、损伤信号传导和胞内抗性等方面重点论述对蚜虫取食行为的影响, 结合病原菌与细胞壁免疫互作机制, 进一步揭示蚜虫与细胞壁免疫互作新机制, 为基于阻断蚜虫韧皮部取食的分子抗虫育种提供新思路。

关键词 蚜虫; 唾液蛋白; 取食行为; 细胞壁修饰; 细胞壁免疫

Effects of aphid saliva on plant cell wall structure and defensive mechanisms

TONG Jia-Hui^{1,2**} GUO Hui-Juan^{2,3} ZHAO Zi-Hua^{1***} SUN Yu-Cheng^{2,3***}

(1. College of Plant Protection, China Agricultural University, Beijing 100193, China; 2. State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; 3. Center for Excellence in Biotic Interactions, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract The unique structure of the stylet and components of the saliva of aphids allow them to penetrate plant epidermis and mesophyll cells without stimulating the plant's defensive mechanisms. Aphid saliva consists of a variety of cell wall modifying enzymes (CWMEs) that can degrade or modify cell wall components, thereby facilitating penetration by the aphid's mouthparts. In addition to protecting the protoplast, the cell wall also plays an important role in intracellular defense. Components of aphid saliva are able to suppress cell wall immunity (CWI) and other intracellular defenses, thereby allowing aphids prolonged access to the phloem. This paper reviews the effects of aphid saliva on cell wall modification and immunity, and the effects of cell wall polysaccharide structural modification, damage signaling and intracellular defense, on the feeding behavior of aphids. In addition, case studies of interactions between pathogenic bacteria and CWI are provided to elucidate the novel mechanism underlying aphid-CWI interactions. It is hoped that this review provides information useful for developing targeted pest control technologies based on manipulating the feeding efficiency of piercing-sucking pests.

Key words aphid; salivary protein; feeding behavior; cell wall modification; cell wall immunity

蚜虫是以植物韧皮部汁液为食的刺吸式口器昆虫, 在汲取植物光合产物的同时, 能够传播 300 多种植物病毒, 其中一些类群如桃蚜、麦蚜、

棉蚜是重要的农业害虫和农业病媒昆虫, 对农业生产和农作物品质造成巨大损失 (Hooks and Fereres, 2006; Dedryver *et al.*, 2010)。在取食

*资助项目 Supported projects: 国家自然科学基金面上项目 (31770452, 31870394)

**第一作者 First author, E-mail: tongjh@cau.edu.cn

***共同通讯作者 Co-corresponding authors, E-mail: sunyc@ioz.ac.cn; zhzhao@cau.edu.cn

收稿日期 Received: 2020-03-09; 接受日期 Accepted: 2020-04-23

过程中, 蚜虫会通过口针内腔将唾液分泌至寄主植物, 降解破坏植物细胞壁并形成口针鞘, 穿过细胞壁网络结构, 在表皮细胞和叶肉细胞间刺探定位, 最终到达韧皮部筛管取食为害。可见, 蚜虫主动分泌唾液有效成分以帮助其顺利刺探、定位并最终取食为害, 是其能够成功定殖和种群发生的重要前提。近年来, 围绕蚜虫这一独特刺探和取食行为中的生理和分子作用机制被逐步揭示出来, 在寄主植物细胞膜抗性受体、胞内信号转导、激素信号途径、核内抗性蛋白转录调控等方面均有重要进展和相关综述 (Sauge *et al.*, 2002; Mutti *et al.*, 2008; Naessens *et al.*, 2015; Foyer *et al.*, 2016; Züst and Agrawal, 2016; Erb and Reymond, 2019)。然而, 针对细胞壁化学修饰与免疫调控在蚜虫刺探、取食和定殖过程中的作用未见专题综述。

细胞壁是植物细胞与外界交流的第一道屏障, 也是蚜虫定位并取食韧皮部面临的首要防线。细胞壁能够实时感知并监测自身组成结构的完整性, 通过调控细胞壁修饰酶 (Cell wall-modifying enzymes, CWMEs), 动态改变化学组成和修饰程度, 进而增强细胞壁抗性; 与此同时, 将损伤信号传导至细胞内, 参与调控胞内的诱导防御反应 (Paredes *et al.*, 2006; Chan, 2012)。由此, 在蚜虫与细胞壁免疫的“博弈”中, 深入研究和理解以下 3 个方面的内容, 既代表研究方向的前沿科学问题, 也能够为蚜虫类群的害虫防治提供新策略: (1) 蚜虫口针穿过质外体的过程中, 唾液中的水解酶降解了哪些细胞壁成分, 这些游离的单体是如何激发细胞壁免疫抗性的?

(2) 细胞壁修饰与免疫调控在蚜虫刺探表皮细胞和叶肉细胞中的功能? (3) 模式性的病原微生物与植物细胞壁免疫互作研究能为蚜虫取食调控提供哪些新思路? 本文针对以上科学问题, 以蚜虫取食活动不同阶段为表型, 以唾液分泌蛋白功能为线索, 以细胞壁免疫与病原菌互作新进展为参考, 围绕蚜虫建立取食路径、细胞壁修饰与免疫调控和蚜虫效应因子对诱导抗性的抑制 3 个方面内容, 详尽综述了细胞壁修饰与免疫调控在蚜虫取食过程中的功能。

1 蚜虫唾液对细胞壁的降解与损伤

植物细胞壁主要由果胶、纤维素和半纤维素等多糖以及少量蛋白质和矿物质组成。纤维素微纤丝与半纤维素相互交联锚定在植物细胞上, 嵌入果胶中, 形成包裹支撑植物细胞的活性动态网络结构, 在控制细胞生长和植物组织的延伸、感知和抵御有害生物为害中具有重要作用 (Paredes *et al.*, 2006; Chan, 2012)。针对细胞壁这些主要成分, 蚜虫唾液中含有多种细胞壁修饰酶和效应因子, 一方面可以直接降解或修饰细胞壁中的多糖, 改变细胞壁物理化学特性, 减少植物细胞间的物理阻碍, 保护口针, 帮助蚜虫刺探; 另一方面, 效应因子可以抑制因细胞壁降解和修饰激发的植物抗性, 提高蚜虫取食效率 (Adams and Drew; 1965; Dreyer and Campbell, 1984; Ma *et al.*, 1990)。

1.1 蚜虫唾液对细胞壁果胶的降解作用

果胶是一种以半乳糖醛酸为糖基, 由 α -1, 4 连接的多糖, 各主链以共价键相连, 大约占植物细胞壁组成的 30%。根据其结构特征和组成可分 3 类: I 型鼠李半乳糖醛酸聚糖 (Rhamnogalacturonan I, RG I)、II 型鼠李半乳糖醛酸聚糖 (Rhamnogalacturonan II, RG II) 和同聚半乳糖醛酸聚糖 (Homogalacturonan, HG) (张保才和周奕华, 2015)。目前, 有关果胶在植物中防御作用的研究主要集中在 HG。

HG 是在高尔基体合成的, 由甲酯化的半乳糖醛酸构成的同聚物, 甲酯化修饰程度最高可达 80%, 也存在乙酰化修饰 (Ibar and Orellana, 2007)。HG 进入质外体构成细胞壁后, 可在果胶甲酯酶 (Pectin methylesterases, PME) 作用下脱去甲酯基, 释放甲醇 (Caffall and Mohnen, 2009)。果胶甲酯酶抑制子 (Pectin methylesterase inhibitors, PMEIs) 则抑制了 HG 去甲酯基过程 (Hothorn *et al.*, 2004)。甲酯化程度降低的 HG 可能会直接被聚半乳糖醛酸酶 (Polygalacturonase, PG) 和果胶裂解酶 (Pectin lyase, PL) 水解使细胞壁结构变得疏松; 若甲酯化程度升高, HG 可能通过钙离子桥与其他去甲酯化的 HG 链产

生离子交联,从而加固细胞壁(Braccini *et al.*, 1999; Willats *et al.*, 2001)。因此, HGs 的甲酯化程度会直接影响植物细胞壁的机械性能,一方面控制细胞生长和植物发育,另一方面调控细胞壁对生物胁迫的防御能力(Levesque-Tremblay *et al.*, 2015)。

早在 1961 年,研究人员就发现桃蚜 *Myzus persicae*、甜菜蚜 *Aphis fabae* 和马铃薯蚜 *Macrosiphum euphorbiae* 等 16 种蚜虫唾液具有果胶水解酶的活性,帮助蚜虫在不破坏植物细胞的情况下在细胞间来回刺探,避免细胞损伤导致的强烈抗性。然而,将不具有果胶水解酶活性的蚜虫唾液分泌至植物,其口针只能进入果胶中层或直接穿过植物细胞,无法持续在细胞间进行刺探。可见,蚜虫唾液的果胶水解酶活性能够帮助蚜虫穿过细胞壁,进行细胞间的刺探,避免口针刺入植物细胞引起胞内抗性(McAllan and Adams, 1961)。此外,在麦二叉蚜 *Schizaphis graminum*、豌豆蚜 *Acyrtosiphon pisum* (Harris)和苜蓿斑蚜 *Therioaphis trifolii maculata* (Buckton)的唾液中还存在 PME 和 PG(Ma *et al.*, 1990; Madhusudhan and Miles, 1998)。有研究发现,对蚜虫高抗的高粱 *Sorghum bicolor* 品系被唾液中 PME 活性较高的麦二叉蚜为害后,对蚜虫为害变得更敏感,抗性减弱(Dreyer and Campbell, 1984)。推测麦二叉蚜唾液中活性较高的 PME 能够降低高粱细胞壁果胶的甲酯化程度,果胶水解使得细胞壁结构更为松散,从而降低了对蚜虫的免疫抗性。由此可见,蚜虫唾液中果胶相关的修饰酶能够帮助蚜虫在细胞间刺探,并在调控植物抗性方面发挥重要作用。

1.2 唾液纤维素水解酶帮助蚜虫分解细胞壁纤维素

纤维素是由纤维素合酶 A(Cellulose synthase A, CESA)蛋白复合体在细胞质膜上合成的 β -D-1,4-葡聚糖链(Somerville, 2006)。几十条葡聚糖链组装形成结晶态的微纤丝,进一步聚集形成纤维素的高级结构,构成了细胞壁的基本骨架,为植物细胞提供了能够控制膨压的刚性网络,保障细胞能够扩张并垂直生长(Paredes *et al.*, 2006;

Chan, 2012)。

20 世纪 60 年代就有研究通过体外实验发现桃蚜和苹果蚜 *Aphis pomi* 等 30 多种蚜虫的唾液中含有能够将纤维素水解为纤维二糖或葡萄糖的活性因子(Adams and Drew, 1965)。近些年,在桃蚜和樱桃瘤蚜 *Myzus cerasi* 组织研磨液的转录组中发现了多种纤维素酶(Thorpe *et al.*, 2016)。但目前还没有针对这些纤维素酶在调控蚜虫取食行为和植物细胞壁免疫机制方面的研究。不仅是蚜虫,褐飞虱 *Nilaparvata lugens* 的唾液中含有一种 β -1,4-葡聚糖内切酶(Endo- β -1,4-glucanase, NIEG1)。RNA 干扰后,褐飞虱在水稻上取食的非刺探阶段显著增长,并且需要更长的时间才能够定位到韧皮部,蜜露分泌量、种群数量、存活率和繁殖力都显著降低,但并不影响褐飞虱在人工饲料上的取食。这表明这种酶可能作为效应因子分泌到水稻中,通过降解植物细胞壁中的纤维素抑制水稻细胞壁抗性,有利于褐飞虱定位并最终到达韧皮部取食为害(Ji *et al.*, 2017)。

1.3 蚜虫唾液蛋白对半纤维素的潜在作用

半纤维素主要由糖基转移酶在高尔基体合成,同样具有 β -1,4-糖苷键连接的链状结构。合成后被转运至质外体,通过氢键或范德华力与纤维素交联结合,调节细胞壁的弹性与强度(Bergander and Salmen, 2002; Gu and Catchmark, 2013)。半纤维素有多种类型,包括木聚糖(Xylan)、木葡聚糖(Xyloglucan)、甘露聚糖(Mannan)和混联型葡聚糖(β -1,3; 1,4-glucan)等(张保才和周奕华, 2015)。其中,木葡聚糖存在于多种植物中,尤其在双子叶植物的初生壁中含量最高(Scheller and Ulvskov, 2010)。催化木葡聚糖的聚合与裂解,主要由细胞壁上的木葡聚糖内糖基转移酶/水解酶(Xyloglucan endotransglucosylase/hydrolases, XTHs)完成。当该酶发挥木葡聚糖内糖基转移酶(Endotransglucosylase activity, XET)活性时,可以将木葡聚糖链与其他低聚糖或其他可用的木葡聚糖链相连,松弛或重构细胞壁;当其发挥木葡聚糖水解酶(Hydrolase activity, XEH)活性时,可

将木葡聚糖链水解 (Maris *et al.*, 2011)。

在病原物与植物互作中发现, 番茄果实被青霉菌 *Penicillium expansum* 侵染后, XET 的酶活性降低, 细胞壁松弛。这可能是病原菌破坏解离植物组织以利于自身成功定殖的机制 (Miedes and Lorences, 2007)。但目前还没有蚜虫唾液能作用于木葡聚糖或半纤维素的直接证据, 仅发现桃蚜为害烟草会降低半乳糖化木葡聚糖的丰度, 改变植物细胞壁的组成 (Rasool *et al.*, 2017)。

2 蚜虫取食引起的细胞壁抗性

在蚜虫唾液降解破坏细胞壁的过程中, 植物能够感知多糖的损伤以及细胞壁聚合物的合成与组装的变化, 并进一步调节细胞壁抗性和胞内免疫抵抗蚜虫侵染。植物抗虫性一方面体现在调节细胞壁结构修饰和组成的关键基因, 通过主动增强细胞壁的合成能力, 增加对蚜虫的抵御; 另一方面, 细胞壁多糖被蚜虫唾液水解后, 产生的低聚糖是具有活性的损伤相关分子模式 (Damage-associated molecular pattern molecules, DAMPs), 能够被细胞膜上的抗性受体识别, 将信号转导至胞内, 激活诱导防御反应。

2.1 植物通过加固细胞壁和加速细胞壁合成不利于蚜虫取食

从表 1 中列出的细胞壁结构修饰和组成对蚜虫取食和种群的影响看出, 不同的蚜虫种类在不同的寄主植物取食过程中, 寄主植物可通过加固细胞壁或加速细胞壁合成不利于蚜虫取食。

2.1.1 果胶结构的修饰增强细胞壁对蚜虫的抗性 果胶是细胞壁中重要且最为复杂的多糖。目前研究发现, 植物能通过 PME、PMEI、PAE 和聚半乳糖醛酸酶抑制子 (Polygalacturonase inhibitor, PGIP) 等修饰酶的作用, 直接改变 HG 甲酯化、乙酰酯化和水解程度, 间接影响植物甲醇释放, 增强细胞壁对病原微生物和虫害的防御力。植物中 PMEI 能有效抑制 HG 在 PME 作用下的去甲酯化反应, 加固细胞壁。在病原物与植物的互作中, PMEI 对增强植物抗菌性起到了关键作用。在拟南芥 *Arabidopsis thaliana* 中过表达辣椒 *Capsicum annuum* PME1(CaPME1)后抑制

了丁香假单胞菌 *Pseudomonas syringae* 的生长, 增强了拟南芥的抗病能力 (An *et al.*, 2008)。当蚜虫通过唾液中 PME 破坏 HGs 的同时, 植物利用 PMEI 增强细胞壁对蚜虫的抗性。研究发现 PME13 (*Pectin methylesterase inhibitor 13*, *AtPMEI13*; AT5G62360) 能够显著上调, 特异性响应桃蚜为害 (De Vos *et al.*, 2005)。之后有研究进一步研究揭示了 *AtPMEI13* 在抑制桃蚜为害中的重要作用, 发现桃蚜在 *pmei13* 突变体植株上取食时能够快速定位到韧皮部, 韧皮部取食时间更长, 更倾向于在 *pmei13* 突变体上定殖。这表明对 PME 活性的抑制使得蚜虫的定殖和取食偏好明显下降, 增强了拟南芥对蚜虫取食的抵抗能力 (Silva-Sanzana *et al.*, 2019)。

由于 HGs 在 PME 作用下发生去甲酯化反应产生甲醇, 植物在受到植食性昆虫为害时细胞壁果胶被水解, 从而释放大量甲醇, 甲醇可作为 DAMP 激活植物的防御反应, 同时增强对植食性昆虫的毒性 (Penuelas *et al.*, 2005; Hann *et al.*, 2014)。不仅如此, 这些甲醇还可以作为植物间交流的信号物质, 增强邻近植物对细菌的抗性 (Dorokhov *et al.*, 2012)。PME 作用果胶产生的甲醇在蚜虫与植物互作中也起到重要作用。在过表达拟南芥或黑曲霉 *Aspergillus niger* PME 相关基因的转基因烟草中, 其甲醇含量是野生型的 16 倍, 使得桃蚜种群数量降低了 99%, 显著提高了烟草对桃蚜的抗性; 同时, 还发现烟粉虱 *Bemisia tabaci* 种群数量也降低了 75%, 棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 和斜纹夜蛾 *Spodoptera litura* 的幼虫死亡率分别达到 100% 和 85%, 这些转基因烟草对多种类型的植食性昆虫抗性均有大幅提升 (Heil *et al.*, 2013)。反之, 降低渐狭叶烟草 *Nicotiana attenuata* 中的 PME1 的表达量后, 叶片中的甲醇含量降低了 70%, 烟草天蛾 *Manduca sexta* 幼虫比在野生型上生长得更快 (Körner *et al.*, 2009)。这些研究表明, 果胶被修饰过程中产生的甲醇很可能是调控蚜虫寄主适应性和植物诱导防御响应的关键因素。

除甲酯化修饰外, 植物对 HGs 乙酰酯化修饰也能够改变蚜虫的取食行为。Kloth 等 (2019) 发现桃蚜在拟南芥果胶乙酰酯酶 9 (*Pectin*

表 1 细胞壁结构修饰和组成对蚜虫取食和种群的影响

Table 1 Effects of cell wall structure modification and composition on aphids feeding behavior and population

蚜虫种类 Aphid	寄主植物 Host plant	细胞壁组分 Cell wall element	表型 Phenotype	参考文献 Reference
桃蚜 <i>Myzus persicae</i>	过表达拟南芥和黑曲霉 <i>PME</i> 基因的转基因烟草	果胶甲酯酶 (PME)	转基因烟草的甲醇含量是野生型的 16 倍; 桃蚜种群数量减少 99%	Heil <i>et al.</i> , 2013
桃蚜 <i>Myzus persicae</i>	拟南芥 <i>pmei13</i> 突变体, WT Col-0	果胶甲酯酶抑制子 13 (PMEI13)	桃蚜取食后, 拟南芥 <i>PMEI13</i> 在转录水平上显著上调; 桃蚜更倾向于在 <i>pmei13</i> 突变体上定殖, 且韧皮部取食时间更长	De Vos <i>et al.</i> , 2005; Silva-Sanzana <i>et al.</i> , 2019
桃蚜 <i>Myzus persicae</i>	拟南芥 <i>pae9</i> 突变体, WT Col-0	果胶乙酰酯酶 9 (PAE9)	桃蚜在 <i>pae9</i> 突变体上能更快到达韧皮部进行取食, 且在韧皮部中分泌唾液时间显著缩短。	Kloth <i>et al.</i> , 2019
桃蚜 <i>Myzus persicae</i>	转基因烟草 <i>Nicotiana tabacum</i>	木葡聚糖	桃蚜为害后降低了半乳糖化木葡聚糖的丰度	Rasool <i>et al.</i> , 2017
桃蚜 <i>Myzus persicae</i>	芹菜 <i>Apium graveolens</i>	木葡聚糖内糖基转移酶 1 (XTH1)	桃蚜侵染后, 芹菜韧皮部在转录水平上显著上调	Divol <i>et al.</i> , 2005
桃蚜 <i>Myzus persicae</i>	拟南芥 <i>xth33</i> (与芹菜中的 <i>xth1</i> 同源) 突变体, WT Col-0	木葡聚糖内糖基转移酶 33 (XTH33)	相较于野生型 (Col-0), 桃蚜更倾向于在 <i>xth33</i> 突变体上定殖取食	Divol <i>et al.</i> , 2007
麦双尾蚜 <i>Diuraphis noxia</i> (适应型和非适应型)	小麦 <i>Triticum aestivum</i>	纤维素合酶 (CES)	非适应型麦双尾蚜取食 24 h 后, 小麦中 CES 在转录水平上显著上调 4-7 倍。非适应型取食后上调约 1-3.5 倍	Liu <i>et al.</i> , 2011
桃蚜 <i>Myzus persicae</i>	拟南芥 <i>cev1</i> 突变体	纤维素合酶 3 (CESA3)	桃蚜在突变体上的种群数量显著低于在野生型上的种群数量	Ellis <i>et al.</i> , 2002
麦双尾蚜 <i>Diuraphis noxia</i>	小麦 <i>Triticum aestivum</i>	胼胝质	麦双尾蚜取食后, 在筛板、维管束薄壁组织的胞间连丝以及口针刺探通道处有胼胝质沉积。	Botha and Matsiliza, 2004
禾谷缢管蚜 <i>Rhopalosiphum padi</i> 麦双尾蚜 <i>Diuraphis noxia</i> 桃蚜 <i>Myzus persicae</i> 樱桃瘤蚜 <i>Myzus cerasi</i>	大麦 <i>Hordeum vulgare</i>	胼胝质	蚜虫取食后, 在筛板、维管束薄壁组织的胞间连丝处有胼胝质沉积	Saheed <i>et al.</i> , 2009; Escudero-Martinez <i>et al.</i> , 2017

acetylerase 9, PAE9) 突变体上能更快到达韧皮部进行取食, 并且在韧皮部中分泌唾液的时间显著缩短, 说明 PAE9 在一定程度上提高了拟南芥对桃蚜的抗性。

植物中还有一类聚半乳糖醛酸酶抑制子 (Polygalacturonase inhibitor, PGIP) 能够特异性抑制病原物对 HGs 的水解作用。在葡萄 *Vitis vinifera* 中过表达梨果实中的 PGIP 后显著减弱

了灰霉菌 *Botrytis cinerea* 和木质部难养菌 *Xyllela fastidiosa* 的侵染症状, 提高了 *V. vinifera* 对病原真菌和细菌的抗性 (Aguero *et al.*, 2005), 但目前还未发现植物通过 PGIP 调控蚜虫取食行为和抵御蚜虫为害的证据。

2.1.2 细胞壁纤维素和半纤维素生物合成在蚜虫抗性中的作用 在纤维素方面, 植物主要通过 CESA 调节纤维素的生物合成来增强细胞壁对

生物胁迫的防御能力。不同生物型的麦双尾蚜 *Diuraphis noxia* 为害后, 小麦 *Triticum aestivum* CESA 上调水平有显著差异。非适应型 *D. noxia* 取食 24 h 后, 小麦 CESA 在转录水平上显著上调 4-7 倍, 而适应型取食后仅上调约 1-3.5 倍。这表明小麦 CESA 的上调可能降低了蚜虫对小麦的适应性 (Liu *et al.*, 2011)。但 Ellis 等人研究发现, 拟南芥 *cev1* 突变体在 *CESA3* 基因上存在缺陷, 桃蚜在该突变体上的种群数量显著低于在野生型上的种群数量。同时, *cev1* 突变体对白粉菌 *Erysiphe cichoracearum* 和丁香假单胞菌的抗性也有所增强 (Ellis and Turner, 2001; Ellis *et al.*, 2002)。此外, 植物中 XTH1 可能会改变半纤维素中木葡聚糖的聚合状态, 调控细胞壁对蚜虫的抗性。受桃蚜为害的芹菜 *Apium graveolens* 韧皮部组织中 XTH1 等相关基因在转录水平上显著上调 (Divol *et al.*, 2005), 他们利用拟南芥 *xth33* (与 *A. graveolens* 中的 *xth1* 同源) 突变体研究了桃蚜的取食行为和寄主选择趋向, 发现相较于野生型 Col-0, 桃蚜更倾向于在 *xth33* 突变体上取食, 植物中 XTH1 上调表达很可能增强了植物对蚜虫的抵御能力 (Divol *et al.*, 2007)。

2.1.3 胼胝质沉积降低蚜虫取食效率 胼胝质是由胼胝质合酶 (Callose synthase, CalS) 和钙离子在植物细胞质膜上合成, 由 β -1,3 键连接的线性葡聚糖 (Kauss, 1985; Shi *et al.*, 2016)。细胞壁中胼胝质的含量很低, 仅占 0.3%-5%, 是一种较为特殊的组分, 但胼胝质参与了植物多个生理过程, 在植物生长发育、物质运输和防御能力方面都具有重要作用, 比如: 细胞有丝分裂后期细胞板的形成 (Verma, 2001), 通过调节胞间连丝稳态控制植物物质外体运输 (Wu *et al.*, 2018), 植物筛板的形成 (Levy and Epel, 2009) 以及阻止损伤筛管分子处韧皮部汁液外渗等 (Furch *et al.*, 2007)。

当病原真菌侵染植物时, 胼胝质通过与纤维素、木质素等在侵入位点形成乳突结构, 限制病原物的侵染与扩散 (Hueckelhoven, 2007)。通过胼胝质合酶增加胼胝质的生物合成能有效抑制病原菌在植物细胞间的扩散。有研究发现, 两

种白粉菌 (*Golovinomyces cichoracearum* 和 *Blumeria graminis*) 侵染过表达了 POWDERY MILDEW RESISTANT 4 (PMR4; 编码一种病原物诱导的胼胝质合酶) 基因的拟南芥 6 h 后, 该植株上胼胝质沉积较野生型显著增加, 明显抑制了两种白粉菌的早期侵染 (Ellinger *et al.*, 2013)。对过表达 PMR4 拟南芥的进一步研究证实, 这种植株不仅能在病原物侵染位点附近沉积更多的胼胝质, 还能使合成的胼胝质扩散至周围的纤维素微纤丝中, 扩大抗性范围 (Eggert *et al.*, 2014)。

当植物筛管受到机械损伤或蚜虫等刺吸式口器昆虫侵染时, 为防止韧皮部汁液外渗, 植物通过堵塞机制对损伤部位进行修补填充, 如筛管阻塞蛋白 (Will *et al.*, 2009), 而通过胼胝质沉积, 堵塞筛管也是植物应对蚜虫破坏筛管组织较为普遍的方式。比如, 小麦叶片被麦双尾蚜取食后, 在筛板、维管束薄壁组织的胞间连丝以及口针刺探通道处有胼胝质沉积 (Botha and Matsiliza, 2004)。除此之外, 大麦 *Hordeum vulgare* 被禾谷缢管蚜 *Rhopalosiphum padi*、麦双尾蚜、桃蚜和樱桃瘤蚜为害后, 在筛板、维管束薄壁组织的胞间连丝处也有胼胝质沉积 (Saheed *et al.*, 2009)。

2.2 信号传导与胞内抗性

蚜虫能够向植物分泌含有 PME、PG 和 CESA 等破坏细胞壁的活性酶, 克服细胞壁的物理阻碍; 同时, 植物不仅能改变细胞壁结构修饰和组成, 增强细胞壁完整性和抗性, 还可以通过质膜上的受体, 感知受损信号, 释放活性氧 (Reactive oxygen species, ROS), 诱导胼胝质沉积, 激活胞内抗性相关基因表达, 以提高植物细胞的防御能力。

在病原物为害植物的过程中, HGs 会被降解为低聚状态的糖醛酸 (Oligogalacturonides, OGs) (Kubicek *et al.*, 2014; Lionetti *et al.*, 2017), 而 OGs 是具有生物活性的 DAMPs, 能被细胞膜上的细胞壁相关蛋白激酶受体 1 (Wall-associated kinase 1, WAK1) 识别以感知细胞壁的损伤, 进而激活丝裂原活化蛋白激酶 (Mitogen-activated protein kinase, MAPK) 信号级联反应, 激活植物下游防御反应 (Decreux *et al.*, 2006; De

Lorenzo *et al.*, 2011; Bacete *et al.*, 2018)。用 OGs 的溶液直接处理拟南芥叶片, 在处理位点有胼胝质沉积 (Denoux *et al.*, 2008)。同理, 蚜虫为害过程中取食位点也有胼胝质的沉积。Will and van Bel 等 (2018) 推测蚜虫唾液作用细胞壁产生 OGs 有关的下游防御机制很可能就是胼胝质沉积和过氧化氢的释放。但目前还未有研究直接证明在蚜虫取食位点附近有 OGs 的存在, 仅在 Silva-Sanzana 等 (2019) 的研究中发现蚜虫口针刺探路径上确实存在大量去甲酯化的 HGs, 这为 Will and van Bel 等 (2008) 的推测提供了一个间接证据。

OGs 能够激发植物对不同病原微生物的防御响应。葡萄 *V. vinifera* 叶片经 OGs 处理后, 使灰霉菌的病变面积减少了 65%, 降低了植物对坏死性真菌的敏感度 (Aziz *et al.*, 2004)。OGs 还可以诱导拟南芥幼苗病原菌相关基因的上调, 降低拟南芥对坏死性营养细菌-胡萝卜软腐菌 *Pectobacterium carotovorum* 的敏感性 (Davidsson *et al.*, 2017)。此外, 改变植物中 OGs 受体 WAKs 的表达也会显著改变植物的抗病表型。有研究发现, 用不同的病原微生物侵染拟南芥 WAK 类受体 (WAKL) 突变体, 突变体植株更易感染这些病原物, 具体表现为: 突变体更利于黄瓜织球壳菌 *Plectosphaerella cucumerina* 的生长; 卵菌 *Hyaloperonospora arabidopsidis* 孢子数量和丁香假单胞菌的菌落数量均显著增加 (Sopeña-Torres *et al.*, 2018)。反之, 若在水稻中过表达 *OsWAK25* 基因会增强水稻对水稻白叶枯病菌 *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* 和稻瘟病菌 *Magnaporthe oryzae* 这类半活体营养型病原物的抗性, 病变症状都有所减轻。但对腐生型病原菌, 比如立枯丝核菌 *Rhizoctonia solani* 却更为敏感 (Harkenrider *et al.*, 2016)。这些研究表明 WAK 受体是识别 OGs 并且级联调控下游防御反应的关键。

与 OGs 类似, 纤维素水解后的纤维二糖以及木葡聚糖低聚糖也可以作为 DAMPs 诱导激发植物细胞内 MAPK 信号级联反应。纤维二糖可诱导拟南芥细胞内水杨酸、茉莉酸和乙烯相关基因的表达上调 (Souza *et al.*, 2017)。木葡聚糖低聚糖则增强了拟南芥对灰霉菌和卵菌 *Hyal-*

peronospora arabidopsidis 的诱导抗性 (Claverie *et al.*, 2018)。但至目前, 还未鉴定出这两种组分在植物细胞膜上的特异性受体, 仅发现拟南芥抗性胁迫相关的转录因子 WRKY30 能够特异性响应纤维二糖 (Souza *et al.*, 2017)。

细胞壁修饰与组成变化也能够激活植物细胞内的防御反应。Kloth 等 (2019) 发现拟南芥 *PAE9* 突变体中响应生物胁迫的亚麻芥素和吲哚芥子油苷生物合成的基因 *PAD3* 和 *IGMT2* 在转录水平上显著下调; 茉莉酸、茉莉酸类化合物、水杨酸、脱落酸和吲哚-3-乙酸含量下降。拟南芥 *cev1* 突变体在纤维素合酶 3 (Cellulose synthase 3, *CESA3*) 基因上存在缺陷, 但激活了茉莉酸和乙烯信号途径 (Ellis and Turner, 2001; Ellis *et al.*, 2002), 因此, 蚜虫在这些突变体上取食效率变化的原因可能是细胞壁与胞内抗性综合作用的结果。

3 蚜虫唾液对细胞壁抗性的抑制

面对严密精细的细胞壁免疫调控, 蚜虫并不是“坐以待毙”, 而是通过主动分泌唾液, 利用唾液中的效应因子抑制胼胝质的沉积, 减少和规避细胞壁介导的免疫抗性。由于蚜虫向韧皮部中分泌的水状唾液具有钙离子螯合活性, 能够抑制筛管阻塞蛋白的阻塞作用 (Will *et al.*, 2007), 并也可能阻碍取食位点处依赖钙离子合成的胼胝质的沉积 (van Bel and Will, 2016)。还有研究发现, 表达了桃蚜唾液蛋白效应因子 Mp55 的拟南芥受到蚜虫取食为害后, 取食位点的胼胝质沉积显著减少 (Elzinga *et al.*, 2014)。在本氏烟草 *Nicotiana benthamiana* 中瞬时转染桃蚜唾液中的效应因子 MIF1, 再用隐地蛋白 (一种微生物相关分子模式, Microbe-associated molecular pattern, MAMP) 对烟草叶片进行诱导处理, 发现胼胝质沉积减少 (Naessens *et al.*, 2015)。蚜虫唾液抑制细胞壁抗性主要是通过抑制取食位点和路径上的胼胝质沉积, 降低植物内源诱导的物理阻碍, 有利于蚜虫持续稳定取食, 但更多组分和调控机制还有待进一步探索。

除抑制胼胝质沉积外, 蚜虫唾液中还存在一

些脱氢酶和葡萄糖氧化酶,能够抑制水杨酸和茉莉酸等植物激素抗性途径(Louis and Shah, 2013)。如甘蓝蚜 *Brevicoryne brassicae* 可能通过唾液中这类酶抑制了拟南芥中茉莉酸调控的抗性反应,降低了植物有效抗性(Kuśnierczyk *et al.*, 2011)。但脱氢酶和葡萄糖氧化酶如何调控由细胞壁损伤或化学修饰引发的胞内激素信号变化仍未可知。

4 展望

随着痕量组学技术的发展, 蚜虫唾液中参与细胞壁水解和修饰的组分逐渐被鉴定出来, 这些

组分能够帮助蚜虫口针顺利穿过细胞壁,在植物细胞间隙刺探并建立韧皮部取食路径,为保障持续稳定的韧皮部取食发挥重要作用。蚜虫取食对细胞壁的损伤会激发植物细胞壁的免疫反应,这涉及了 CWMEs 参与的细胞壁多糖结构修饰、信号传导和胞内抗性等多层面、多信号构成的复杂网络调控,植物细胞壁修饰与免疫蚜虫取食过程中发挥重要功能(图 1)。

尽管病原菌与植物细胞壁免疫互作的研究更为深入和系统,但蚜虫等刺吸式口器昆虫具有更为独特的行为特征、更加丰富的取食策略和更

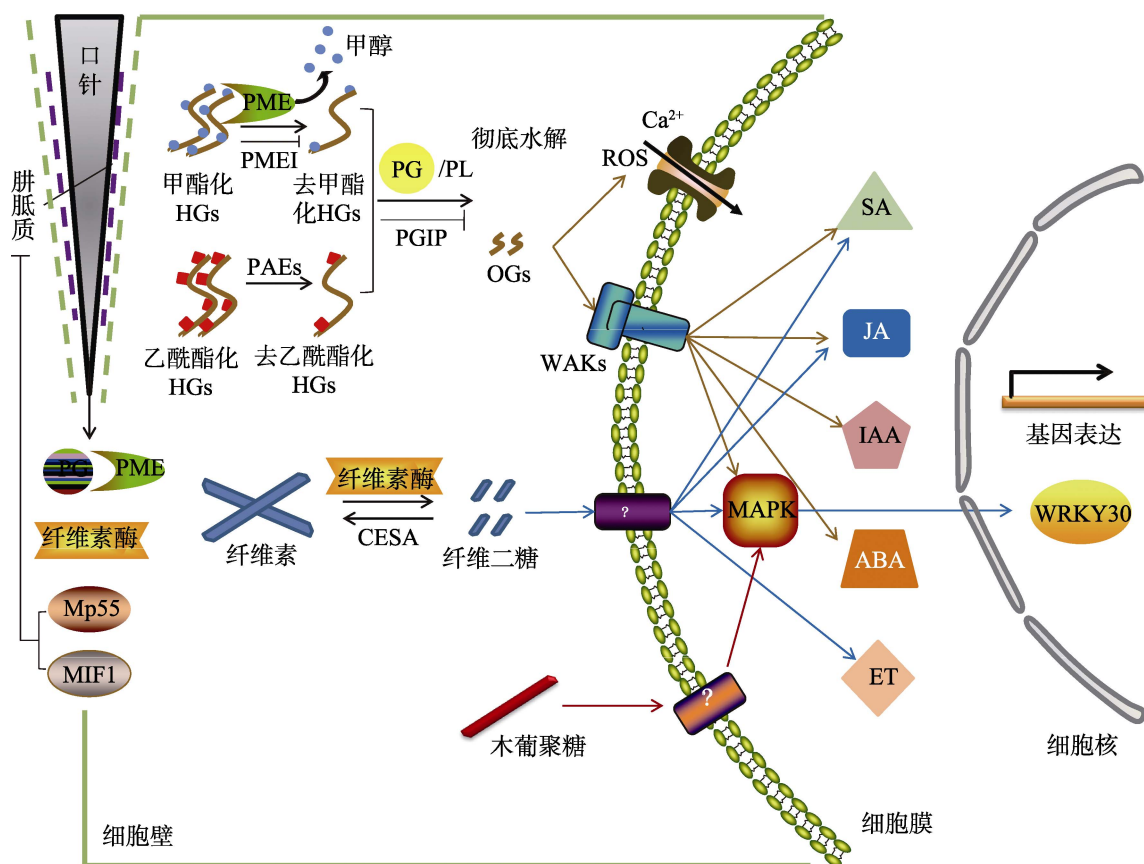


图 1 蚜虫取食过程中植物细胞壁修饰与免疫

Fig. 1 Cell wall modification and immunity during aphids' feeding

PME: 果胶甲酯酶; PME1: 果胶甲酯酶抑制子; PAEs: 果胶乙酰酯酶; PG: 聚半乳糖醛酸酶; PGIP: 聚半乳糖醛酸酶抑制子; PL: 果胶裂解酶; CESA: 纤维素合酶 A; HGs: 同聚半乳糖醛酸聚糖; OGs: 低聚半乳糖醛酸; ROS: 活性氧; Ca^{2+} : 钙离子; WAKs: 细胞壁相关蛋白激酶受体; MAPK: 丝裂原活化蛋白激酶; SA: 水杨酸; JA: 茉莉酸; IAA: 吲哚-3-乙酸; ABA: 脱落酸; ET: 乙烯; WRKY30: 转录因子。

PME: Pectin methylesterases; PME1: Pectin methylesterase inhibitors; PAEs: Pectin acylesterases; PG: Polygalactorunase; PGIP: Polygalacturonase inhibitor; PL: Pectin lyase; CESA: Cellulose synthase A; HGs: Homogalacturonans; OGs: Oligogalacturonides; ROS: Reactive oxygen species; Ca²⁺: Calcium ion; WAKs: Wall-associated kinases; MAPK: Mitogen-activated protein kinase; SA: Salicylic acid; JA: Jasmonic acid; IAA: Indole-3-acetic acid; ABA: Absciscic acid; ET: Ethylene; WRKY30: Transcription factor.

加强大的调节和适应能力。针对蚜虫与病原微生物感染方式的异同,未来研究应着重集中于以下三个方面,这些研究为进一步深入挖掘植物细胞壁免疫抗性资源,增强基于细胞壁免疫调控的蚜虫取食阻断技术提供理论支持,为设计抗刺吸式口器昆虫的现代分子育种提供新思路。

(1)蚜虫口针刺探过程与病原真菌感染植物细胞有相似之处,都是在机械压力和多种酶共同作用下突破细胞壁的防御进入植物组织定殖 (Schmidt and Panstruga, 2011)。那么,蚜虫在更高效的刺探过程中,除唾液组分外,口针机械刺探产生的物理刺激在蚜虫克服细胞壁阻碍发挥什么作用?是否也会引起植物 CWMEs 的变化从而增强细胞壁对蚜虫的抗性?病原真菌感染植物时孢子会先萌发形成附着胞和芽管,进一步形成侵染钉,突破细胞壁的防御进入寄主细胞。有研究表明机械刺激可引起植物木质素的合成,明显增加苯丙氨酸解氨酶 (Phenylalanine ammonia-lyase, PAL)、几丁质酶和 β -1,3-葡聚糖酶的活性,增强了植物细胞对病原菌入侵的抵抗能力 (Zhao *et al.*, 2005),可能会提高对蚜虫的抗性。但植物细胞壁似乎无法分辨口针结构相似的刺吸式口器昆虫的为害。烟粉虱口针形态结构和取食行为总体上与蚜虫非常相似,但烟粉虱口针端部有一个非常小的倒钩状结构 (Rosell *et al.*, 1995, Uzest *et al.*, 2010)。有报道烟粉虱取食拟南芥后细胞壁修饰的相关基因表达和蚜虫取食类似,都有所上调,与蚜虫诱导抗性的差异没有体现在细胞壁抗性上 (Kempema *et al.*, 2007)。所以对于口针结构类似的刺吸式口器昆虫,唾液组分化学诱导的响应可能是植物诱导抗性差异的主要原因。

(2)蚜虫唾液新组分是否介导蚜虫与细胞壁互作的新途径和新机制?目前已发现蚜虫唾液具有降解和修饰细胞壁多糖的活性,且水解后的多糖能够作为损伤信号被植物识别,引发免疫抗性。那么,唾液中是否具有一些组分能够抑制或者竞争性结合水解后的低聚糖被植物所识别呢?比如通过与低聚糖等底物或受体竞争性结合,使细胞壁损伤信号无法传递至胞内;或者直

接交联修补已受损的细胞壁,降低细胞内的防御反应。蚜虫唾液腺作为分泌唾液的主要器官,分为主腺和副腺,由十几个特化的转录旺盛的分泌细胞组成。但目前还不清楚各个细胞是否有特异性的唾液分泌组分和功能分化。近几年迅速发展的单细胞测序技术也许能够解决这个问题,从蚜虫唾液腺单细胞中发现能作用于细胞壁的新组分,甚至比较蚜虫在不同寄主植物上的唾液腺转录功能差异,或者从植物角度比较蚜虫刺探路径上组织和细胞对蚜虫为害的特异性响应。因此,利用单细胞测序技术对蚜虫唾液分泌蛋白未知组分的功能鉴定和作用机制的深入研究,或成为深入理解细胞壁抗性的重要突破口之一。

(3)对细胞壁各组分的研究中,除果胶 HGs 甲酯化修饰及作用机制外,其他组分信号传导和调控细胞壁抗性的具体机制仍不清楚,如细胞是如何感知质外体纤维二糖和木葡聚糖的变化。由于这两种物质都能够激活下游 MAPK 信号级联反应,因此质膜上的类受体激酶很可能参与这个过程。植物对细胞壁各组分稳态水平的调控,很可能是植物在不同环境下抗病虫资源分配的内在分子调控机制。此外,无论是蚜虫还是病原真菌,对细胞壁的作用途径和方式有很多相似之处,而植物中低聚糖-类受体激酶-MAPK 是否是植物抵御有害生物的关键节点并具有普适性机制仍需进一步明确。

参考文献 (References)

- Adams JB, Drew ME, 1965. A cellulose-hydrolyzing factor in aphid saliva. *Canadian Journal of Zoology*, 43(3): 489-496.
- Aguero CB, Uratsu SL, Greve C, Powell ALT, Labavitch JM, Meredith CP, Dandekar AM, 2005. Evaluation of tolerance to Pierce's disease and Botrytis in transgenic plants of *Vitis vinifera* L. expressing the pear PGIP gene. *Molecular Plant Pathology*, 6(1): 43-51.
- An SH, Sohn KH, Choi HW, Hwang IS, Lee SC, Hwang BK, 2008. Pepper pectin methylesterase inhibitor protein CaPMEI1 is required for antifungal activity, basal disease resistance and abiotic stress tolerance. *Planta*, 228(1): 61-78.
- Aziz A, Heyraud A, Lambert B, 2004. Oligogalacturonide signal transduction, induction of defense-related responses and protection of grapevine against *Botrytis cinerea*. *Planta*, 218(5): 767-774.

- Bacete L, Melida H, Miedes E, Molina A, 2018. Plant cell wall-mediated immunity: Cell wall changes trigger disease resistance responses. *Plant J.*, 93(4): 614–636.
- Bergander A, Salmen L, 2002. Cell wall properties and their effects on the mechanical properties of fibers. *Journal of Materials Science*, 37(1): 151–156.
- Botha CEJ, Matsiliza B, 2004. Reduction in transport in wheat (*Triticum aestivum*) is caused by sustained phloem feeding by the Russian wheat aphid (*Diuraphis noxia*). *South African Journal of Botany*, 70(2): 249–254.
- Braccini I, Grasso RP, Perez S, 1999. Conformational and configurational features of acidic polysaccharides and their interactions with calcium ions: a molecular modeling investigation. *Carbohydrate Research*, 317(1/4): 119–130.
- Caffall KH, Mohnen D, 2009. The structure, function, and biosynthesis of plant cell wall pectic polysaccharides. *Carbohydrate Research*, 344(14): 1879–1900.
- Chan J, 2012. Microtubule and cellulose microfibril orientation during plant cell and organ growth. *Journal of Microscopy*, 247(1): 23–32.
- Claverie J, Balacey S, Lemaître-Guillier C, Brulé D, Chiltz A, Granet L, Noirot E, Daire X, Darblade B, Héloir MC, Poinssot B, 2018. The cell wall-derived xyloglucan is a new DAMP triggering plant immunity in *Vitis vinifera* and *Arabidopsis thaliana*. *Frontiers in Plant Science*, 9: 1725.
- Davidsson P, Broberg M, Kariola T, Sipari N, Pirhonen M, Palva ET, 2017. Short oligogalacturonides induce pathogen resistance-associated gene expression in *Arabidopsis thaliana*. *BMC Plant Biology*, 17(1): 19.
- De Lorenzo G, Brutus A, Savatin DV, Sicilia F, Cervone F, 2011. Engineering plant resistance by constructing chimeric receptors that recognize damage-associated molecular patterns (DAMPs). *Febs Letters*, 585(11): 1521–1528.
- De Vos M, Van Oosten VR, Van Poecke RMP, Van Pelt JA, Pozo MJ, Mueller MJ, Buchala AJ, Metraux JP, Van Loon LC, Dicke M, Pieterse CMJ, 2005. Signal signature and transcriptome changes of *Arabidopsis* during pathogen and insect attack. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 18(9): 923–937.
- Decreux A, Thomas A, Spies B, Brasseur R, Van Cutsem P, Messiaen J, 2006. In vitro characterization of the homogalacturonan-binding domain of the wall-associated kinase WAK1 using site-directed mutagenesis. *Phytochemistry*, 67(11): 1068–1079.
- DeDryver CA, Le Ralec A, Fabre F, 2010. The conflicting relationships between aphids and men: A review of aphid damage and control strategies. *Comptes Rendus Biologies*, 333(6/7): 539–553.
- Denoux C, Galletti R, Mammarella N, Gopalan S, Werck D, De Lorenzo G, Ferrari S, Ausubel FM, Dewdney J, 2008. Activation of defense response pathways by OGs and Flg22 elicitors in *Arabidopsis* seedlings. *Molecular Plant*, 1(3): 423–445.
- Divol F, Vilaine F, Thibivilliers S, Amselem J, Palauqui JC, Kusiak C, Dinant S, 2005. Systemic response to aphid infestation by *Myzus persicae* in the phloem of *Apium graveolens*. *Plant Molecular Biology*, 57(4): 517–540.
- Divol F, Vilaine F, Thibivilliers S, Kusiak C, Sauge MH, Dinant S, 2007. Involvement of the xyloglucan endotransglycosylase/hydrolases encoded by celery XTH1 and *Arabidopsis* XTH33 in the phloem response to aphids. *Plant, Cell & Environment*, 30(2): 187–201.
- Dorokhov YL, Komarova TV, Petrunia IV, Frolova OY, Pozdyshev DV, Gleba YY, 2012. Airborne signals from a wounded leaf facilitate viral spreading and induce antibacterial resistance in neighboring plants. *PLoS Pathogens*, 8(4): e1002640.
- Dreyer DL, Campbell BC, 1984. Association of the degree of methylation of intercellular pectin with plant-resistance to aphids and with induction of aphid biotypes. *Experientia*, 40(2): 224–226.
- Eggert D, Naumann M, Reimer R, Voigt CA, 2014. Nanoscale glucan polymer network causes pathogen resistance. *Scientific Reports*, 4: 4159.
- Ellinger D, Naumann M, Falter C, Zwikowics C, Jamrow T, Manisseri C, Somerville SC, Voigt CA, 2013. Elevated early callose deposition results in complete penetration resistance to powdery mildew in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 161(3): 1433–1444.
- Ellis C, Karafyllidis L, Turner JG, 2002. Constitutive activation of jasmonate signaling in an *Arabidopsis* mutant correlates with enhanced resistance to *Erysiphe cichoracearum*, *Pseudomonas syringae*, and *Myzus persicae*. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 15(10): 1025–1030.
- Ellis C, Turner JG, 2001. The *Arabidopsis* mutant *cev1* has constitutively active jasmonate and ethylene signal pathways and enhanced resistance to pathogens. *Plant Cell*, 13(5): 1025–1033.
- Elzinga DA, De Vos M, Jander G, 2014. Suppression of plant defenses by a *Myzus persicae* (green peach aphid) salivary effector protein. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 27(7): 747–756.
- Erb M, Reymond P, 2019. Molecular interactions between plants and insect herbivores. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 70: 527–557.
- Escudero-Martinez CM, Morris JA, Hedley PE, Bos JIB, 2017. Barley transcriptome analyses upon interaction with different aphid species identify thionins contributing to resistance. *Plant, Cell & Environment*, 40(11): 2628–2643.
- Foyer CH, Rasool B, Davey JW, Hancock RD, 2016. Cross-tolerance to biotic and abiotic stresses in plants: A focus on resistance to aphid infestation. *Journal of Experimental Botany*, 67(7): 2025–2037.
- Furch ACU, Hafke JB, Schulz A, van Bel AJE, 2007. Ca^{2+} -mediated remote control of reversible sieve tube occlusion in *Vicia faba*. *Journal of Experimental Botany*, 58(11): 2827–2838.

- Gu J, Catchmark JM, 2013. The impact of cellulose structure on binding interactions with hemicellulose and pectin. *Cellulose*, 20(4): 1613–1627.
- Hann CT, Bequette CJ, Dombrowski JE, Stratmann JW, 2014. Methanol and ethanol modulate responses to danger-and microbe-associated molecular patterns. *Frontiers in Plant Science*, 5: 550.
- Harkenrider M, Sharma R, De Vleeschauwer D, Tsao L, Zhang XT, Chern M, Canlas P, Zuo SM, Ronald PC, 2016. Overexpression of rice wall-associated kinase 25 (OsWAK25) alters resistance to bacterial and fungal pathogens. *PLoS ONE*, 11(1): e0147310.
- Heil M, Dixit S, Upadhyay SK, Singh H, Sidhu OP, Verma PC, Chandrashekar K, 2013. Enhanced methanol production in plants provides broad spectrum insect resistance. *PLoS ONE*, 8(11): e79664.
- Hooks CRR, Fereres A, 2006. Protecting crops from non-persistently aphid-transmitted viruses: A review on the use of barrier plants as a management tool. *Virus Research*, 120(1/2): 1–16.
- Hothorn M, Wolf S, Aloy P, Greiner S, Scheffzek K, 2004. Structural insights into the target specificity of plant invertase and pectin methylesterase inhibitory proteins. *Plant Cell*, 16(12): 3437–3447.
- Hueckelhoven R, 2007. Cell wall-associated mechanisms of disease resistance and susceptibility. *Annual Review of Phytopathology*, 54: 101–127.
- Ibar C, Orellana A, 2007. The import of S-Adenosylmethionine into the golgi apparatus is required for the methylation of homogalacturonan. *Plant Physiology*, 145(2): 504–512.
- Ji R, Ye WF, Chen HD, Zeng JM, Li H, Yu HX, Li JC, Lou YG, 2017. A salivary endo- β -1,4-glucanase acts as an effector that enables the brown planthopper to feed on rice. *Plant Physiology*, 173(3): 1920–1932.
- Kauss H, 1985. Callose biosynthesis as a Ca^{2+} -regulated process and possible relations to the induction of other metabolic changes. *Journal of Cell Science*, (Suppl.2): 89–103.
- Kempema LA, Cui XP, 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(2): 849–865.
- Kloth KJ, Abreu IN, Delhomme N, Petrik I, Villard C, Strom C, Amini F, Novak O, Moritz T, Albrechtsen BR, 2019. PECTIN ACETYLESTERASE9 affects the transcriptome and metabolome and delays aphid feeding. *Plant Physiol.*, 181(4): 1704–1720.
- Körner E, von Dahl CC, Bonaventure G, Baldwin IT, 2009. Pectin methylesterase NaPME1 contributes to the emission of methanol during insect herbivory and to the elicitation of defence responses in *Nicotiana attenuata*. *Journal of Experimental Botany*, 60(9): 2631–2640.
- Kubicek CP, Starr TL, Glass NL, 2014. Plant cell wall-degrading enzymes and their secretion in plant-pathogenic fungi. *Annual Review of Phytopathology*, 52: 427–451.
- Kuśnierczyk A, Tran DHT, Winge P, Jørstad TS, Reese JC, Troczińska J, Bones AM, 2011. Testing the importance of jasmonate signalling in induction of plant defences upon cabbage aphid (*Brevicoryne brassicae*) attack. *BMC Genomics*, 12: 423.
- Levesque-Tremblay G, Pelloux J, Braybrook SA, Mueller K, 2015. Tuning of pectin methylesterification: Consequences for cell wall biomechanics and development. *Planta*, 242(4): 791–811.
- Levy A, Epel BL, 2009. Cytology of the (1-3)-beta-glucan (callose) in Plasmodesmata and Sieve Plate Pores//Bacic A, Fincher GB, Stone BA(eds.). Chemistry, Biochemistry, and Biology of (1-3)-beta-Glucans and Related Polysaccharides. San Diego: Elsevier Academic Press Inc. 439–463.
- Lionetti V, Fabri E, De Caroli M, Hansen AR, Willats WGT, Piro G, Bellincampi D, 2017. Three pectin methylesterase inhibitors protect cell wall integrity for Arabidopsis immunity to Botrytis. *Plant Physiology*, 173(3): 1844–1863.
- Liu X, Meng JY, Starkey S, Smith CM, 2011. Wheat gene expression is differentially affected by a virulent Russian wheat aphid biotype. *Journal of Chemical Ecology*, 37(5): 472–482.
- Louis J, Shah J, 2013. *Arabidopsis thaliana*-*Myzus persicae* interaction: Shaping the understanding of plant defense against phloem-feeding aphids. *Frontiers in Plant Science*, 4: 213.
- Ma R, Reese JC, Black WC, Bramelcox P, 1990. Detection of pectinesterase and polygalacturonase from salivary secretions of living greenbugs, *Schizaphis graminum* (Homoptera, Aphididae). *Journal of Insect Physiology*, 36(7): 507–512.
- Madhusudhan VV, Miles PW, 1998. Mobility of salivary components as a possible reason for differences in the responses of alfalfa to the spotted alfalfa aphid and pea aphid. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 86(1): 25–39.
- Maris A, Kaewthai N, Eklof JM, Miller JG, Brumer H, Fry SC, Verbelen JP, Vissenberg K, 2011. Differences in enzymic properties of five recombinant xyloglucan endotransglucosylase/hydrolase (XTH) proteins of *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Experimental Botany*, 62(1): 261–271.
- McAllan JW, Adams JB, 1961. Significance of pectinase in plant penetration by aphids. *Canadian Journal of Zoology*, 39(3): 305–310.
- Miedes E, Lorences EP, 2007. The implication of xyloglucan endotransglucosylase/hydrolase (XTHs) in tomato fruit infection by *Penicillium expansum* link. A. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 55(22): 9021–9026.
- Mutti NS, Louis J, Pappan L., Pappan K, Begum K, Chen MS, Park Y, Dittmer N, Marshall J, Reese JC, Reeck GR, 2008. A protein from the salivary glands of the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*, is essential in feeding on a host plant. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(29): 9965–9969.
- Naessens E, Dubreuil G, Giordanengo P, Baron OL, Minet-Kebdani N, Keller H, Coustau C, 2015. A secreted MIF cytokine enables

- aphid feeding and represses plant immune responses. *Current Biology*, 25(14): 1898–1903.
- Paredez AR, Somerville CR, Ehrhardt DW, 2006. Visualization of cellulose synthase demonstrates functional association with microtubules. *Science*, 312(5779): 1491–1495.
- Penuelas J, Filella I, Stefanescu C, Llusia J, 2005. Caterpillars of *Euphydryas aurinia* (Lepidoptera: Nymphalidae) feeding on *Succisa pratensis* leaves induce large foliar emissions of methanol. *New Phytologist*, 167(3): 851–857.
- Rasool B, McGowan J, Pastok D, Marcus SE, Morris JA, Verrall SR, Hedley PE, Hancock RD, Foyer CH, 2017. Redox control of aphid resistance through altered cell wall composition and nutritional quality. *Plant Physiology*, 175(1): 259–271.
- Rosell RC, Lichty JE, Brown JK, 1995. Ultrastructure of the mouthparts of adult sweet-potato whitefly, *Bemisia tabaci* gennadius (Homoptera: Aleyrodidae). *International Journal of Insect Morphology & Embryology*, 24(3): 297–306.
- Saheed SA, Cierlik I, Larsson KAE, Delp G, Bradley G, Jonsson LMV, Botha CEJ, 2009. Stronger induction of callose deposition in barley by Russian wheat aphid than bird cherry-oat aphid is not associated with differences in callose synthase or β -1,3-glucanase transcript abundance. *Physiologia Plantarum*, 135(2): 150–161.
- Sauge MH, Lacroze JP, Poessel JL, Pascal T, Kervella J, 2002. Induced resistance by *Myzus persicae* in the peach cultivar 'Rubira'. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 102(1): 29–37.
- Scheller HV, Ulvskov P, 2010. Hemicelluloses. *Annual Review of Plant Biology*, 61: 263–289.
- Schmidt SM, Panstruga R, 2011. Pathogenomics of fungal plant parasites: What have we learnt about pathogenesis? *Current Opinion in Plant Biology*, 14(4): 392–399.
- Shi X, Han X, Lu TG, 2016. Callose synthesis during reproductive development in monocotyledonous and dicotyledonous plants. *Plant Signaling & Behavior*, 11(2): e1062196.
- Silva-Sanzana C, Celiz-Balboa J, Garzo E, Marcus SE, Parra-Rojas JP, Rojas B, Olmedo P, Rubilar Romero MA, Rios I, Chorbadian RA, Fereres A, Knox JP, Saez-Aguayo S, Blanco-Herrera F, 2019. Pectinmethylesterases modulate plant homogalacturonan status in defenses against the aphid *Myzus persicae*. *Plant Cell*, 31(8): 1913–1929.
- Somerville C, 2006. Cellulose synthesis in higher plants. *Annual Review of Cell and Developmental Biology*, 22(1): 53–78.
- Sopeña-Torres S, Jordá L, Sánchez-Rodríguez C, Miedes E, Escudero V, Swami S, López G, Piślewska-Bednarek M, Lassowski I, Lee J, Gu YN, Haigis S, Alexander D, Pattathil S, Muñoz-Barrios A, Bednarek P, Somerville S, Schulze-Lefert P, Hahn MG, Scheel D, Molina A, 2018. YODA MAP3K kinase regulates plant immune responses conferring broad-spectrum disease resistance. *New Phytologist*, 218(2): 661–680.
- Souza CDA, Li SD, Lin AZ, Boutrot F, Grossmann G, Zipfel C, Somerville SC, 2017. Cellulose-derived oligomers act as damage-associated molecular patterns and trigger defense-like responses. *Plant Physiology*, 173(4): 2383–2398.
- Thorpe P, Cock PJ, Bos J, 2016. Comparative transcriptomics and proteomics of three different aphid species identifies core and diverse effector sets. *BMC Genomics*, 17: 172.
- Uzest M, Gargani D, Dombrovsky A, Cazeville C, Cot D, Blanc S, 2010. The "acrostyle": A newly described anatomical structure in aphid stylets. *Arthropod Structure & Development*, 39(4): 221–229.
- van Bel AJ, Will T, 2016. Functional evaluation of proteins in watery and gel saliva of aphids. *Front. Plant Sci.*, 7: 1840.
- Verma DPS, 2001. Cytokinesis and building of the cell plate in plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 5: 751–784.
- Will T, Kornemann SR, Furch ACU, Tjallingii WF, van Bel AJE, 2009. Aphid watery saliva counteracts sieve-tube occlusion: A universal phenomenon? *Journal of Experimental Biology*, 212(20): 3305–3312.
- Will T, Tjallingii WF, Thonnessen A, van Bel AJ, 2007. Molecular sabotage of plant defense by aphid saliva. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 104(25): 10536–10541.
- Will T, van Bel AJE, 2008. Induction as well as suppression how aphid saliva may exert opposite effects on plant defense. *Plant Signaling & Behavior*, 3(6): 427–430.
- Willats WGT, Orfila C, Limberg G, Buchholt HC, van Alebeek G, Voragen AGJ, Marcus SE, Christensen T, Mikkelsen JD, Murray BS, Knox JP, 2001. Modulation of the degree and pattern of methyl-esterification of pectic homogalacturonan in plant cell walls-Implications for pectin methyl esterase action, matrix properties, and cell adhesion. *Journal of Biological Chemistry*, 276(22): 19404–19413.
- Wu SW, Kumar R, Iswanto ABB, Kim JY, 2018. Callose balancing at plasmodesmata. *Journal of Experimental Botany*, 69(22): 5325–5339.
- Zhang BC, Zhou YH, 2015. Plant cell wall formation and regulation. *Scientia Sinica Vitae*, 45(6): 544–556. [张保才, 周奕华, 2015. 植物细胞壁形成机制的新进展. 中国科学: 生命科学, 45(6): 544–556.]
- Zhao HC, Zhao H, Wang JB, Wang BC, Wang YN, 2005. Stress stimulation induced resistance of plant. *Colloids and Surfaces B-Biointerfaces*, 43(3/4): 174–178.
- Zust T, Agrawal AA, 2016. Mechanisms and evolution of plant resistance to aphids. *Nature Plants*, 2(1): 16206.