专 论 与 综 述
Reviews

植物抗蚜生理及分子机制的研究进展

陈超权[1]， 刘盛兰嘉[1]， 孔李俊[1]， 缪黎明[1]， 邓 航[1]，
赵 坤[1]， 王神云[2]， 李建斌[2]， 余小林[1*]

(1. 浙江大学农学院园艺系，农业部园艺植物生长发育与品质调控重点开放实验室，浙江省园艺植物整合生物学研究与应用重点实验室，杭州 310058；2. 江苏省农业科学院蔬菜研究所，南京 210014)

摘要 蚜虫作为农业害虫和植物病毒的传播者，已经成为严重威胁全球农业生产发展的主要害虫之一。本文综述了植物宿主免疫系统在抗蚜过程中的作用，从物理屏障、化感元素以及基因调控等方面阐述目前的抗蚜应答机理研究，提出了抗蚜研究应该整体地考虑植物—蚜虫互作动态体系，抗蚜基因的挖掘应该建立在有效性和持久性双重标准上，培育抗蚜新品种应考虑蚜虫效应因子与植物的基因间互作以及植物 NBS-LRR 抗病基因家族可能参与抗蚜免疫反应等观点，以期为揭示植物—蚜虫之间相互作用的分子机制，探索在生产实践中绿色、生态的蚜虫防治新方法提供理论依据。

关键词 蚜虫； 免疫应答； 基因调控； 生理分子机制

中图分类号： S 433.1 **文献标识码：** A **DOI：** 10.16688/j.zwbh.2017237

Advances in physiological and molecular mechanisms of plant resistance to aphids

CHEN Chaoquan[1]， LIU Shenglanjia[1]， KONG Lijun[1]， MIAO Liming[1]， DENG Hang[1]，
ZHAO Kun[1]， WANG Shenyun[2]， LI Jianbin[2]， YU Xiaolin[1]

(1. *Department of Horticulture*, *College of Agriculture and Biotechnology*, *Zhejiang University*, *Laboratory of Horticultural Plant Growth & Quality Regulation*, *Ministry of Agriculture*, *Zhejiang Provincial Key Laboratory of Horticultural Plant Integrative Biology*, *Hangzhou* 310058, *China*;
2. *Institute of Vegetable Science*, *Jiangsu Academy of Agricultural Sciences*, *Nanjing* 210014, *China*)

Abstract Aphid is an agricultural pest and plant virus transmission vector, which has become a serious threat to the development of agricultural production. In this study, we summarized the function of the immune system in the host plant resistance to aphids in terms of physical barrier, allelopathic elements and gene regulation to elucidate the aphid resistance mechanisms. Some proposals were presented in this paper as follows: (1) Research should consider the overall plant-aphid interactive dynamic system; (2) exploring the aphid resistance genes should be based on the standards of effectiveness and persistence; (3) breeding new varieties should think over the aphid effectors controlled by plant genes, and (4) NBS-LRR gene family may be involved in the anti-aphid immune response. This paper would provide a new theoretical basis for further understanding the molecular mechanism of the interaction between plant and aphid and the management of aphids using green and ecological method.

Key words aphid; immune response; gene regulation; physiological and molecular mechanism

蚜虫是一种吸取植物汁液并具有高繁殖速率的半翅目昆虫，目前约有 5 000 多种，是世界上群体最大、地域分布最广、造成经济损失最严重的刺吸式昆虫[1]。早期陆地板块中的化石遗迹表明，昆虫取食植物

收稿日期： 2017-06-23 **修订日期：** 2017-08-11
基金项目： 国家重点研发计划子课题(2016YFD0100204-31)；农业部“948”项目(2014-Z28)；浙江省公益性技术应用研究专项(2014C32008)；国家自然科学基金(31460521)；浙江省农业新品种选育重大科技专项重点项目子课题(2016C02051-6-1)；浙江省科技厅项目(2013TD05)
* 通信作者 E-mail：xlyu@zju.edu.cn

开始于大约 4.2 亿年前，当时的蚜虫祖先有着原始的刺吸式口器[2]。化石和分子生物学数据表明，最早的蚜虫大约出现于三叠纪，而与现代植食性蚜虫最为接近的物种大约在 1.5 亿年前出现[3-4]。许多蚜虫种群高度适应了主要的世界作物，它们的取食行为在全世界范围造成了很大的损失[5]。蚜虫的取食行为会影响植物的生长甚至导致死亡，也会造成植物病毒的传播[6-7]。

研究表明，大多数蚜虫取食是高度特异性的，它们只在一部分近缘植物上取食，或者在某一个科的植物上取食。少数蚜虫则是杂食性的，它们可以在多个科的植物上取食。例如，豌豆蚜 *Acyrthosiphon pisum* 只能在豆科植物上繁殖，而桃蚜 *Myzus persicae* 则可以在超过 400 种植物上取食，尤其在双子叶植物中，它可以为害超过 40 个科的植物。由于蚜虫的生命周期中存在无性繁殖阶段，它的为害行为以及群体增长发展迅速[8]。大多数蚜虫种群会在春夏季通过无性繁殖繁育后代，而在秋天，随着日照时间缩短、温度降低，如果它们能成功地寻找到第二寄主植物，则会进入有性繁殖阶段。而有些蚜虫的有性繁殖阶段取决于最初寄主的出现，或者它们根本不需要有性繁殖阶段就能度过冬天[9-10]。最近的研究发现，有些蚜虫物种或世系完全不能进行有性繁殖，只能通过单性繁殖来获取后代[11]。

以往关于植物—蚜虫的相互作用研究一般将关注点放在植物的角度，重点阐明植物有效抵御蚜虫的应答机理，包括先期的物理屏障、组成型化学抵御反应、直接或间接的诱导反应[12]。最新的研究发现，植物与蚜虫之间的相互作用存在着一种复杂的分子机制，需要我们突破固有的单层面的角度，去重新认识、理解抗感的遗传基础及分子机理。在过去的几十年中，植物病原菌的效应因子及其宿主靶位点受体一直是植物病理学科的研究热点[12]，进一步的研究结果表明，昆虫包括蚜虫也会产生和分泌效应因子来调控植物的抵御反应[13-14]，说明植物—昆虫与植物—病原菌之间的相互作用模式有着相似之处，这也为我们在分子水平上思考和探索前一种作用机制提供了全新的角度。本文对植物宿主免疫系统在抗蚜过程中的作用进行了综述，分析了该领域现存的问题并对今后的研究趋势进行了展望。

1 植物宿主免疫系统在植物—蚜虫关系中的相互作用

在现存的 5 000 多种蚜虫中，既包括可以为害数百种寄主植物的物种，也包括只寄生于少数植物近缘种的种类。一些蚜虫通过在取食过程中诱导虫瘿的形成促使植物形态发生改变，同时，蚜虫为害植物会导致一些共同的植物表观特征，包括枯斑、黄化、凋萎以及萎缩。在一些植物—蚜虫的相互作用之中，植物氮代谢的调控发挥着重要作用。例如，麦双尾蚜 *Diuraphis noxia* 和麦二叉蚜 *Schizaphis graminum* 导致宿主植物筛管汁液中必需氨基酸含量的增加[15-16]。而豌豆蚜导致苜蓿中的氮从顶端位置转移到取食部位[17]。不同于类似鞘翅目或者鳞翅目幼虫的咀嚼式昆虫，蚜虫为刺吸式口器，只对植物造成很少的明显组织伤害；相反，它们采用高度特异化的取食方式，其中包括细胞间口针穿透和韧皮部汁液的吸取[18]。通过韧皮部取食前的细胞内容物的取样，蚜虫能判断和决定是否适合在此植物上取食[19]。以 pH、氨基酸内容物和糖浓度的反应作为导向从而使蚜虫能找到韧皮部，而植物对于蚜虫取食位点的识别会诱导植物的防御反应[20-21]。

蚜虫将唾液从准备取食的地方注入植物组织当中[22]，第一阶段是将水状唾液不断地注入韧皮部中，第二阶段将凝胶状唾液注入口器经过的路径周围[23]。通过观察蚜虫在人造细胞壁与筛管的模拟环境下取食试验，证实蚜虫能根据口针的周围情况来调控水状与凝胶状唾液的分泌[24]。同时，蚜虫可以调节宿主植物反应，通过它们的取食和唾液蛋白来影响植物体内营养分配和抑制植物的防御反应[25-26]，甚至导致植物的形态发生改变[27]。同时蚜虫类似于其他植物相关的生物体，将效应因子注入它们的宿主中从而调控植物细胞程序来实现与植物的相互作用[28]。

近年来，随着蚜虫效应因子不断被发现和鉴定，研究结果认为蚜虫与病原菌的侵染信号通路存在着相似性[29-30]。Jones 和 Dangl 提出了一个“zig-zag”模型来解释植物与病原菌之间的互作[31]。Jones 等人认为，许多植物 R 蛋白可能会间接地被病原菌编码的效应因子激活，而不是被直接识别。R 蛋白识别“病原菌诱导自身修饰”类似于哺乳动物免疫系统中“危险信号”模型中的“自身修饰”识别过程。植物依赖于两个分支的免疫系统，一种采用跨膜模式识别受体(PRRs)，响应缓慢进展的微生物或者病原菌相关的分子模式，可以诱导 PAMP(pathogen associated molecular patterns)激活的免疫反应(PAMP-

triggered immunity,PTI)。另一种则是植物通过携带受体或 R 蛋白从而识别效应因子来启动免疫反应(effector-triggered immunity, ETI)。

蚜虫与植物间的互作是否也遵循该模型目前还不甚清楚,蚜虫表现的保守分子与 PAMPs 非常相似,并触发病程相关分子模式的免疫反应(PTI)[29-30]。蚜虫可以通过传递效应因子进入寄主植物从而抑制 PTI,同时防御反应会提高效应因子触发的易感性(ETS)。一些植物物种/基因型可能带有受体或者 R 蛋白,上述受体可以识别效应因子并触发 ETI。但是在实际情况中,植物的防御反应系统可能比"双之字"模型要复杂得多,触发 PTI 和 ETI 的需求条件可能存在部分重叠[31]。通过分析蚜虫唾液中的蛋白,研究人员发现与鉴定了数十种蚜虫唾液蛋白[32]。目前仅对少量的水状唾液蛋白做了功能性研究,生物信息学的数据表明来自唾液腺的蛋白有着分泌信号序列的功能。当前被研究得较为深入的蚜虫唾液蛋白是 C002,在烟草中过量表达桃蚜的 *C*002(*Mp*C002),会导致转化株上蚜虫的繁殖量增加[33]。相反地,通过 RNA 干涉来减少蚜虫中的 *C*002 表达量,会导致豌豆蚜的死亡和桃蚜繁殖量的减少[34]。李雪峰等人通过饲喂 dsC002 的麦长管蚜发现当其基因发生沉默后,蚜虫会发生大量的死亡现象[35]。张勇等发现桃蚜在直接取食含茉莉酸(jasmonic acid,JS)和水杨酸(salicylic acid,SA)的人工饲料后,sigma 型 *GST* 及 *C*002 基因表达量会显著升高,表明桃蚜可能会以 JA 和 SA 作为信号分子来上调唾液腺的相关基因表达[36]。在蚜虫唾液蛋白与植物效应蛋白相互识别的基础上,植物-蚜虫互作体系是一个复杂的动态过程。

本文在袁亮罗列出的蚜虫唾液因子[37]基础上汇总了近年来的蚜虫效应蛋白(表 1)。Kettles 等人发现,Me47 是第一个被认为对蚜虫繁殖既有益又有害的效应因子。Me47 蛋白能被识别和诱导多种防御反应基因,其在烟草上过量表达能抑制桃蚜的繁殖[38]。

表 1　蚜虫效应蛋白

Table 1　Aphid effector proteins

效应因子 Effector	蚜虫种类 Aphid species	角色 Role	分子活性 Molecular activity	参考文献 References
C002	豌豆蚜 *Acyrthosiphon pisum* 桃蚜 *Myzus persicae*	蚜虫取食所必需 Essential for aphid feeding	未知 Unknown so far	33,34
Me10	马铃薯长管蚜 *Macrosiphum euphorbiae*	增加蚜虫繁殖力 Increase aphid fecundity	未知 Unknown so far	95
Me23	马铃薯长管蚜 *M. euphorbiae*	增加蚜虫繁殖力 Increase aphid fecundity	未知 Unknown so far	95
MP1/ PIntO1	桃蚜 *M. persicae*	增加蚜虫繁殖力 Increase aphid fecundity	未知 Unknown so far	33,94
Mp10	桃蚜 *M. persicae*	减少蚜虫繁殖力 Reduce aphid fecundity	改变植物中 JA 和 SA 相关的防御信号途径 Alter JA-and SA-defense related signaling in plants	30,33
Mp42	桃蚜 *M. persicae*	减少蚜虫繁殖力 Reduce aphid fecundity	破坏核膜和质膜;质膜的团粒形成 Destroy nuclear envelope and membranes; formation of ER aggregates	30,33
Mp55	桃蚜 *M. persicae*	抑制植物防御反应 Suppression of plant defenses	抑制胼胝质与过氧化氢的形成 Lower accumulation of callose and H_2O_2	28
PIntO2	桃蚜 *M. persicae*	增加蚜虫繁殖力 Increase aphid fecundity	未知 Unknown so far	94
Me47	马铃薯长管蚜 *M. euphorbiae*	减少蚜虫繁殖力 Reduce aphid fecundity	诱导番茄中的防御相关基因 Induce defense-related genes in tomato	38

早期提出植物存在 5 种广义上的初级生理机制来抵御蚜虫的取食:(1)受到伤害后净光合速率增加;(2)相对生长速率增加;(3)在顶端优势释放后分枝和分蘖增加;(4)在根部预贮存大量的碳水化合物;(5)有能力在受伤之后将碳水化合物从根部运送到茎部[39]。迄今为止,在抗性机制方面的研究最为深入的是作物,对刺吸式昆虫(特别是蚜虫)的抗性因子的研究结果如表 2 所示。随着对植物抗蚜机理的研究越来越多,其机制慢慢变得集中清晰。Kyle 等人认为植物对刺吸式昆虫的抗性研究中两

种生理机制会成为以后研究的重点[40]：(1)光合作用的增加；(2)通过解毒机制的上调来抵消取食活动产生的毒性[41-42]。高感植物面对蚜虫的取食时，其总叶绿素和类胡萝卜素的量会整体下降[43]。蚜虫取食过程中造成的机械损伤和化学信号都会使得植物总叶绿素和类胡萝卜素产生波动，因此这也成为一种鉴定抗感品种的新方法。另一方面，植物在响应昆虫取食时，活性氧(reactive oxygen species，ROS)信号作为最先的中心信号来整合环境信息和调节抗压。正常情况下，细胞内氧化还原体系在大量酶和抗氧化剂下消除掉氧化剂，从而重新达到平衡状态。有意思的是，越来越多的证据表明，ROS 的信号特征非常类似于植物激素茉莉酸(JA)和水杨酸(SA)信号转导途径[44]。Kyle 等人还提出一个模型以解释抗性植物在刺吸式昆虫不同取食时间(<5 d、5 ~10 d、>10 d)下各个免疫系统所起的作用[40]。

表 2 植物抗蚜因子

Table 2 Plant tolerance factors in response to aphids

植物 Plant	蚜虫种类 Aphid species	植物抗性因子 Plant tolerance factor	参考文献 References
粗山羊草 *Aegilops tauschii*	麦二叉蚜 *Schizaphis graminum*	生长，叶绿素 Growth, chlorophyll	41
大豆 *Glycine max*	大豆蚜 *Aphis glycines*	产量 Yield	97
大麦 *Hordeum vulgare*	麦双尾蚜 *Diuraphis noxia*	生长，叶绿素 Growth, chlorophyll	98,99
兵豆 *Lens culinaris*	豌豆蚜 *Acyrthosiphon pisum*	生长 Growth	100
蒺藜状苜蓿 *Medicago truncatula*	苜蓿斑蚜 *Therioaphis trifolii*	生长 Growth	101
柳枝稷 *Panicum virgatum*	麦二叉蚜 *S. graminum*	生长 Growth	104
高粱 *Sorghum bicolor*	高粱蚜 *Melanaphis sacchari*	生长，活力 Growth，vigor	102
小麦 *Triticum aestivum*	麦双尾蚜 *D. noxia*	生长，叶绿素，活力 Growth, chlorophyll，vigor	105
一粒小麦 *Triticum monococcum*	麦长管蚜 *Sitobion avenae*	生长 Growth	103

2 抗蚜类型及理化特性与抗性的关系

针对刺吸式昆虫，传统意义上的植物抗性可以分为三类：抗生性、排趋性和耐受性。抗生性植物通过影响害虫的死亡率、生长速度、寿命以及繁殖力来降低其危害[45-46]。排趋性经常也被称为不选择性，是宿主植物对害虫行为的一种不利影响的表现特征[45]。而耐受性则是指植物在虫害发生时表现为减少机械伤害带来的不利影响，并且和在易感植物上一样保持一定数量的害虫群体[45-46]。在综合分析害虫防御系统时，耐受性潜在地减少了由害虫取食和繁殖带来的产量损失[47]。由于抗生性和排趋性是共现和共遗传的，所以它们的作用非常难以区分，且最后都会造成蚜虫群体的变小和植物受到损伤。通常情况下，耐受性是由多基因调控的，它能使植物忍受或者从蚜虫取食的情形下恢复过来，在相同情况下耐受性强的植物会收获更多的产量。

在早期选择性阶段，植物的挥发物会引导或者破坏蚜虫的嗅觉器官对于植物的定位作用[48]。刘亚丽等通过在无毛黄瓜的幼苗期以及结果期接种蚜虫，发现均会产生特异性的挥发物质罗勒烯，且低浓度的罗勒烯会对蚜虫起到一定的趋避作用[49]。在抗蚜材料黄花蒿 *Artemisia annua* 接种蚜虫后挥发性物质对蚜虫行为趋向影响的研究中，发现寄主植物大量释放(*E*)-β-法尼烯来作为一种警报信号[50]。如果植物－蚜虫相互接受，接下来就取决于蚜虫是否能顺利地穿透叶片的附着层，以及将口器刺入到细胞中去“品尝”汁液并且一直到达韧皮部，韧皮部经常是植物抗性蛋白产生的部位。

在韧皮部位置，蚜虫将含有钙离子结合蛋白的唾液注入韧皮部，以便阻止探针阻塞筛管[51-53]。植物通过固有的物理屏障作为一层防线来应对蚜虫的取食，例如表面的毛状体、细发状体、刺和蜡质等(表3)[54-56]。例如，菊花 *Chrysanthemum morifolium* 的叶片上存在着 T 形腺毛和盾状腺体两种毛状体，其腺体密度分布与抗蚜性并无直接关系，其腺体内含物与抗蚜性呈现一定的相关性，但仍需进行纯化分析来做进一步的探究[57]。任佳等对黄瓜叶片绒毛密度等物理性状与蚜虫种群指数的相关性做了研究，结果表明不同抗性品种黄瓜间叶片绒毛密度差异显著，感虫品种叶片绒毛密度显著大于抗性品种[58]。叶树辉等在前人的基础上试验发现春小麦旗叶颜色、光滑度、叶毛密度均与麦长管蚜抗性无关，并认为叶毛抗蚜性的探究应从密度、长度、硬度、生长方向等多方面结合蚜虫行动、取食等一系列细节着手探究[59]。

植物会产生一些有毒性的化学物质例如萜类化合物、生物碱、花青素、酚类、醌类物质等来杀死害虫或者延缓它们的生长发育(表 4)[60-63]。植物的抗蚜性通常与假定的化感素抗性因子的水平有着密切联系。在萱草属 *Hemerocallis* 植物的抗蚜研究中,以蚜虫密度对 11 种类黄酮化合物含量和类黄酮总量(TF)做非参数相关性分析,其中异鼠李糖-3-*O*-葡萄糖-7-*O*-鼠李糖苷与蚜虫分布密度显著负相关[64]。雷关红发现遭受蚜虫为害后,无毛黄瓜与对照相比具有较高含量的类黄酮、单宁等次生代谢物质[65]。蔡青年等发现小麦不同抗蚜品种的蚜量比值与穗部吲哚生物碱含量呈显著相关性,高抗品种中的吲哚生物碱含量高[66]。陈青等利用西瓜抗感材料试验发现其游离氨基酸、脯氨酸、可溶性氮含量与总酚、单宁酸含量均呈显著性相关,而丙二醛的含量与抗蚜性呈现负相关[67]。

表 3　植物抗蚜的物理屏障

Table 3　Plant physical barrier resistance to aphids

生物物理因子 Biophysical factor	作用 Effect(s)	植物 Plant	分类 Category	蚜虫种类 Aphid species	参考文献 References
腺毛 Glandular trichome	阻碍,诱捕 Deterrent, entrapment	苜蓿属,茄属植物 *Medicago* spp., *Solanum neocardenasii*	抗生性,排趋性 Antibiosis, antixenosis	豌豆长管蚜、桃蚜 *Acythosiphon pisum*, *M. persicae*	106 - 107
浓密的茎皮层 Thick stem cortex	阻碍 Deterrent	野生毛番茄 *Lycopersicon hirsutum*	抗生性,排趋性 Antibiosis, antixenosis	马铃薯长管蚜 *Macrosiphum euphorbiae*	108
光滑叶 Glossy leaf	排趋 Repellent	大麦,球芽甘蓝 Barley, brussels sprouts	排趋性 Antixenosis	菜蚜、玉米蚜 *Brevicoryne brassicae*, *Rhopalosiphum maidis*	109-110

表 4　植物抗蚜的化感物质

Table 4　Plant allelochemicals to aphids

化感物质 Allelochemical	作用 Effect(s)	植物 Plant	分类 Category	蚜虫种类 Aphid species	参考文献 References
类黄酮 Flavonoid aglycones	生长抑制剂 Growth inhibitor	豇豆,萱草 Cowpea, *Hemerocallis* L.	抗生性 Antibiosis	蚕豆蚜 *Aphis fabae*	60,64
生物碱 Alkaloid	毒质 Toxin	羽扇豆 Lupin	抗生性 Antibiosis	桃蚜 *Myzus persicae*	61
绿原酸 Chlorogenic acid	生长抑制剂 Growth inhibitor	莴苣 Lettuce	抗生性 Antibiosis	囊柄瘿绵蚜 *Pemphigus bursarius*	111
酚类 Phenolics	生长抑制剂 Growth inhibitor	大麦,燕麦,小麦 Barley, oat, wheat	抗生性 Antibiosis	禾谷缢管蚜 *Rhopalosiphum padi*	62,112
非蛋白氨基酸 Non-protein amino acids	生长抑制剂 Growth inhibitor	大麦,蚕豆,小麦 Barley, faba bean, wheat	抗生性 Antibiosis	麦长管蚜 *Sitobion avenae*	113
蜡固醇,酯类,烷类 Wax sterols, esters, alkanes	排趋,阻碍 Repellent, deterrent	覆盆子 Red raspberry	抗生性,排趋性 Antibiosis, antixenosis	大悬钩子蚜 *Amphorophora idaei*	63

蚜虫取食会诱导不同的植物防御信号系统。一旦蚜虫在植物上的取食行为发生,跨膜模式识别因子(PRRS)会在细胞中大量激发,R 基因也会编码生成各种多态性核酸结合富亮氨酸重复蛋白。植物通过细胞内生的生物活性物质和一些分子化合物来进行信号调控转导。其中,茉莉酸、水杨酸和乙烯在整个诱导防御信号网络中起着主要的作用。而 Smith 等提出包括蔗糖、葡萄糖、果糖、海藻糖等糖类物质在植物抗蚜调控信号转导中也起着十分重要的作用,它们有激活细胞壁中寡糖释放胞间隙几丁质酶、β-1,3-葡聚糖酶的作用[68]。

在植物防御信号系统中,茉莉酸和茉莉酸甲酯是亚油酸衍生的环戊酮基化合物,并且是脂肪酸信号途径的重要调控元件[69]。茉莉酸最为重要的作用就是伤口诱导防御响应,外源茉莉酸或者茉莉酸甲酯也会诱导植物的防御反应。目前研究通过转基因植株和突变体来探究茉莉酸在植物直接防御信号转导中的作用。除了茉莉酸,一些其他相关氧脂素比如 12-氧-植物二烯酸(OPDA)也会作为信号调控元件产生作用。当植物细胞被蚜虫刺入,茉莉酸信号很可能被结合这些元件的活化受体所转换[70]。拟南芥 *Arabidopsis thaliana* 防御反应被 OPDA 和茉莉酸同时诱导,但其雄蕊发育是只被茉莉酸而不是 OPDA 诱导的。这表明在拟南芥中,有两种不同的信号转导途径,一条路径是依赖于识别 OPDA 或者 JA 的其中一种,而另一条路径则是只依赖于 JA 的识别[70]。许多针对蚜虫取食响应的拟南芥突变体已有报道,其中最为典型的就是 *coi*1 和 *jar*1[71]。

Coi1 编码的蛋白包含一个 N 末端 F-box 的主体。F-box 蛋白常常发生在真核生物的有机体中，并且经常被作为防御调控的受体。*JAR*1 则表现出与大豆中生长素诱导相关转录产物 GH3 具有相似性，并且这两种蛋白与先前研究的植物受体蛋白都不具有同源性。

水杨酸是通过莽草酸途径进行合成的，已有研究发现其可以促进系统获得性抗性(SAR)的活力，能防御病原菌的入侵和引起定点组织取食的过敏性反应[72]。在小麦中，水杨酸的诱导预示着一种抵御麦双尾蚜的防御机制开始起作用，过氧化氢酶和过氧化物酶的活性在抗病小麦中均要高于感病品种。SA 水平的升高极有可能是下游防御反应信号的关键步骤[73]。许多研究表明，水杨酸途径的激活可能是抗性植株中抗生性或者排趋性的基本机制，例如水杨酸甲酯是一种很强的排趋性物质，它可以驱赶走蚜害很严重的植株上的蚜虫。各种水杨酸防御相关基因已被证明参与到植物响应蚜虫取食的过程。拟南芥 *NPR* 调节水杨酸响应反应，*NPR*1 为不同的防御反应提供一个十分重要的纽带作用，诱导 *PR* 响应蚜虫取食[74]。而另外两个被蚜虫取食诱导的水杨酸途径信号基因 *PR*-1 和 *BGL*2 同时也是响应病原菌入侵的。据报道，在水杨酸途径缺失 *npr*1 突变体中，*PR*-1 和 *BGL*2 的 mRNA 也会被桃蚜取食所诱导[75]。

此外，植物中乙烯会被蚜虫取食、机械伤或者效应因子所诱导释放。以番茄为例，对其细胞进行外源系统素或茉莉酸处理会造成其植物激素水平的升高。在番茄中，乙烯生成过程主要由 S-腺苷甲硫氨酸、1-氨基环丙烷-1-羧酸合酶(ACS)和 1-氨基环丙烷-1-羧酸氧化酶 (ACO)参与，植物受伤后上述酶编码基因表达呈上调趋势[76]。伴随着植物的受伤，即刻用外源性的乙烯处理后，发现苯丙氨酸氨基水解酶(PAL)、查耳酮合酶(CHS)、富羟脯氨酸糖蛋白(HPRG)都会在一定程度上被激活。乙烯还能被膜相关受体蛋白所感知，例如拟南芥中的 ETR1/ETR2，ERS1/ERS2 和 EIN4[77]等受体蛋白。以往的研究认为在紫花苜蓿 *Medicago sativa*、小麦和大麦中，蚜虫的侵入会在感蚜品种中引发比抗蚜品种更为剧烈的乙烯浓度的改变[78]。在抗感植物与蚜虫的相互作用过程中，乙烯相关核心基因的表达存在两种模式，一种称之为番茄-*Mi*-大戟长管蚜系统，另一种称之为甜瓜-蚜虫病毒传播基因(*Vat*)-棉蚜 *Aphis gossypii*，后者在乙烯途径基因的诱导上要比前者更为迅速、强烈[79]。

3 作物抗蚜基因的功能分析

在过去的 30 年中，抗虫转基因从苏云金杆菌(Bt)编码杀虫晶体蛋白到其他的一些基因表达毒性蛋白或者生长抑制剂(蛋白酶抑制剂、α-淀粉酶抑制剂、外源凝集素、几丁质酶等)，通过基因工程途径达到抗虫的效果。转 Bt 基因的棉花、玉米和水稻通过表达抗性蛋白来达到减少鳞翅目昆虫的危害[80]。包括转 Bt 基因和非 Bt 转基因植株常被作为抗虫植株的参考，实验室中可以显著观察到 Bt 植株毒力对昆虫的影响[81]。即便如此，田间转基因 Bt 的寿命仍需依赖于抗虫管理方案，要让活下来的节肢动物保持遗传纯合才能被 Bt 蛋白有效消灭[82]。

同时，分子标记辅助选择技术的出现和发展极大地促进了农作物抗虫品种的选育，通过基因选择、定位和杂交直接将植物的抗蚜基因聚合到新的受体亲本[83]。昆虫学家和育种家用 DNA 分子标记来研究抗性基因图谱，目前已经在苹果(抗苹果绵蚜 *Eriosoma lanigerum*)、蒺藜状苜蓿 *M. truncatula*(抗豌豆蚜)、小麦(抗麦二叉蚜)等作物上取得了进展。数量性状遗传图谱(QTL)提供了一种高效的研究数量性状的分子方法。QTL 定位图谱经常被用于阐述抗生性、排趋性的机制，但较少用于对植物耐受性的研究。QTL 技术的不断发展为拓宽抗蚜育种视野并挖掘出更为持久的抗蚜特性打下了牢固的基础，例如 QTL 曾被用作苹果对苹果红圆尾蚜 *Dysaphis devecta* 的抗生性鉴定[84]。国内 QTL 的应用也越来越频繁，大豆中以 SSR 分子标记为辅助手段挖掘出两个与大豆蚜 *Aphis glycines* 抗性相关的位点[85]；高粱中发现一个主效 QTL 抗蚜位点，表现为显性和负向加性遗传[86]；郭素敏在蒺藜苜蓿抗蚜遗传研究中，利用中抗品系 A17 和感虫品系 A20 的重组自交系进行 QTL 分析，发现在豌豆长管蚜与桃蚜侵害时，植物生物量的减少和蚜虫的生物量增殖是由不同的位点控制的[87]。抗蚜基因的定位与挖掘不仅仅是为了找到强效的防治因子，更要结合持久性、简易性等潜在要求，为选择改良不同作物的抗蚜性奠定基础。

郭洪年等人从植物基因工程的角度总结了特异

性抗蚜基因和广谱性抗蚜基因[88],而目前经过 QTL 定位未被利用的抗性基因非常多,包括苹果中的 *Sd*-1、大麦中的 *Rdn*(2)、高粱中的 *Ssg*(9)、大豆中的 *Rag*(3)、小麦中的 *Dn*(10)。而多毛番茄 *Lycopersicon hirsutum* 的 *Mi*-1 和甜瓜 *Cucumis melo* 的 *Vat* 研究较为成熟,目前均已被分离与鉴定,与此同时它们都被确定是属于 CC-NBS-LRR 基因家族的成员[89]。*Mi*-1 表现为对多种刺吸式昆虫与根结线虫的抗性,*Mi*-1 的 LRR 区域参与细胞死亡,其中相关的 *Mi*-1 和蚜虫效应因子形成的基因对基因模型与植物—病原菌相互作用模型十分相似[89]。蒺藜苜蓿中定位于 RGA 簇的抗蚜基因也与 CC-NBS-LRR 亚家族有高度的相似性。核苷酸结合位点(NBS)是 R 蛋白的一个功能性核酸结合区域,包括 ATP/GTP 的结合元件,例如激酶-1a 或称之为 P-环、激酶-2 和激酶-3。激酶-1a 在结合核苷酸磷酸的过程中形成一个富亮氨酸的环状结构,同时还包含一个赖氨酸残基[90]。激酶-2 含有一个固定的天冬氨酸来调节磷酸转移反应的金属离子浓度(Mg^{2+}),而激酶-3 则用于结合核苷酸的嘌呤碱基或者戊糖部分[90]。调节信号传导过程中经常发生核苷酸结合和水解,最经典的例子就是 GTP 酶亚家族成员。这些蛋白质在分子信号转导过程中起着非常重要的作用。很多蛋白都含有 C 末端 LRR 区域,它的功能是作为蛋白与蛋白相互作用的位置和蛋白质与肽的结合位点[91]。R 蛋白的 LRR 结构域可能导致不同病原体衍生配体的识别。番茄的 Mi-1 基因位于番茄 6 号染色体着丝粒附近,与羧酸酯酶基因(*ASP*-1)连锁,编码的含 1 257 个氨基酸的蛋白质序列属于植物抗性蛋白家族中的一类,其作用能减少提供马铃薯长管蚜 *Macrosiphum euphorbiae* 生长发育所必需的营养物质,从而降低其生长速率与繁殖力。而番茄的 *Mi*-1 抗性表达更为复杂,需要 Hsp90-1、Sgt1 和 Rme1 蛋白、促分裂素活化酶和水杨酸等多种物质的参与。Rme-1 蛋白作为马铃薯长管蚜注入唾液中的无毒蛋白的攻击目标,与此同时 Mi-1 蛋白的 NBS 区域与 ATP 结合,ATP 水解使得 Mi-1 蛋白构象改变从而启动抗性反应。Hsp90-1、Sgt1 与 Mi-1 蛋白结合并激活下游的信号转导元件,促使下游促分裂活化激酶、糖基转移酶、水杨酸等途径相关基因的表达发生改变,最终调控植物的抗蚜性[92-93]。

4　植物抗蚜生理及分子机制的研究展望

植物通过固有的物理屏障作为第一层防线从而应对蚜虫的取食,例如表面的毛状体、细发状体、刺和蜡质等。同时,植物还会产生一些有毒性的化学物质例如萜类化合物、生物碱、花青素、酚类、醌类物质等来杀死蚜虫或者延缓它们的生长发育。其应对蚜虫取食的免疫系统与抵御病原菌的相类似,但具体的机制尚未研究清楚。蚜虫的种类多、数量庞大,又有特异性和非特异性取食之分,与不同植物的互作是一个庞大的动态复杂系统,目前的观察手段主要有刺探电位图谱技术、罗丹明 B 荧光检测法等,难以实时准确地观察到蚜虫在植物上取食的基本信息。如何利用好现有的条件和技术做好植物抗蚜性试验设计是抗蚜领域的研究者所需要重视和思考的问题。对植物-蚜虫互作的探究应该着重放在蚜虫水状唾液蛋白与植物体内有识别功能的抗蚜因子上,用转基因技术来过表达和敲除蚜虫或者植物的关键基因,调节唾液蛋白和抗蚜因子的表达量,从而进一步清晰观察到这个交互系统的运作,探明植物抗蚜的免疫反应,通过育种与分子改良培育出优良品种。

目前研究者已在苹果(抗苹果绵蚜)、蒺藜状苜蓿(抗豌豆蚜)、小麦(抗麦二叉蚜)、甜瓜(抗棉蚜)、番茄(抗马铃薯长管蚜)等作物上鉴定出了抗蚜基因,但仅有少量的转基因研究来探究基因功能。如转 *Mi*-1,2 基因的马铃薯可使 Wu-3 生物型的蚜虫在测试 9 d 后全部死亡,而 Wu-4 生物型则没有受到影响;但是表达 *Mi*-1,2 的转基因茄子却只能抵御线虫,对蚜虫则没有效果。而针对甜瓜中的 *Vat* 转基因研究目前尚未有报道。受限于转化体系与生长周期,不同作物的抗蚜转基因研究进展缓慢;而由于抗蚜基因表达的不稳定,转基因研究往往会陷入瓶颈之中,以至于放弃。当前的植物抗蚜性研究不再像传统意义上仅仅通过数量性状遗传位点来寻找定位植物抗蚜基因,而是要考虑整个免疫系统的响应与调节,抗感材料及其后代的转录组、全基因组分析能为我们提供足够多的信息,如何从这些繁杂的信息中去筛选有用信息,挖掘优异抗蚜基因并进行功能验证就成为今后必须解决的紧迫问题。

随着测序技术的日渐成熟,其成本也日益下降,转录组分析成为研究植物抗性的主要技术手段。目

前研究分析的抗性植株转录组包括 R 基因、病原菌相关(PR)蛋白、植物 ROS 激活子以及 JA 等信号通路基因的表达特征及其化学、物理组成防御相关基因的表达特征的综合分析。不管是双子叶植物还是单子叶植物的组织,响应蚜虫取食的时间大致在 1 h 以内,导致防御信号途径中的活性氧系统的激活。接着活性氧系统会激活参与防御反应信号 JA/SA/ET/ABA/GA 等信号途径基因的表达。JA、SA 信号途径和 JA-SA 联合信号则都会受到 WRKY 转录因子的调节来响应蚜虫的取食。未来在抗蚜基因以及信号通路的梳理与验证上仍然需要大量资源与人力的投入。

在育种学方面,对于植物抗蚜品种的研究将一直为包括大麦、白菜、莴苣、树莓、高粱、大豆和小麦这些主要作物的生产者提供重要的经济和环境管理的技术和方法。传统育种方法是通过植物对蚜虫的高抗性来发挥作用,但是这种方法往往会导致蚜虫的变异和唾液中毒力蛋白的改变。目前的研究将会将重点更多地考虑适度水平的抗生性以兼顾抗蚜的时效性。未来需要更多的研究来了解植物生长和发育过程中涉及植物代谢基因的高度表达和耐受性机制。目前 NBS-LRR 蛋白在植物—病原菌相互作用中研究较多。该类蛋白质能够识别病原菌关联分子模式(PAMP),参与调控效应蛋白激活免疫反应(ETI)。NBS-LRR 相关的 R 蛋白最简单的作用模型是作为结合病原菌分泌的效应因子,而在抗蚜研究领域,R 蛋白的表现也有探索的价值。由于蚜虫在刺吸植物细胞的过程中会传播病毒和病原菌,所以这三种为害过程有可能是平行进行的。

参考文献

[1] BLACKMAN R L, EASTOP V F. Aphids on the world's crops: an identification and information guide[M]. 2nd edition. Chichester, UK: John Wiley & Sons, Ltd, 2000: 466.

[2] LABANDEIRA C C. Early history of arthropod and vascular plant associations [J]. Annual Review of Earth and Planetary Sciences, 1998, 26(1): 329 - 377.

[3] HEIE O E, WEGIEREK P. A list of fossil aphids (Homoptera: Aphidinea)[J]. Annals of the Upper Silesian Museum (Entomology), 1998, 8(9): 159 - 192.

[4] DOHLEN C D, Moran N A. Molecular data support a rapid radiation of aphids in the Cretaceous and multiple origins of host alternation [J]. Biological Journal of the Linnean Society, 2000, 71(4): 689 - 717.

[5] DIXON A F G. Aphid ecology: an optimization approach [M]. 2nd edition. London, UK: Chapman and Hall, 1998: 1 - 6.

[6] POLLARD D G. Plant penetration by feeding aphids (Hemiptera, Aphidoidea): a review [J]. Bulletin of Entomological Research, 1973, 62(4): 631 - 714.

[7] HOGENHOUT S A, AMMAR E D, WHITFIELD A E, et al. Insect vector interactions with persistently transmitted viruses [J]. Annual Review of Phytopathology, 2008, 46: 327 - 359.

[8] BLACKMAN R L, EASTOP V F. Aphids on the world's trees: an identification and information guide [M]. CAB International, 1994.

[9] LEATHER S R. Aspects of aphid overwintering (Homoptera: Aphidinea: Aphididae)[J]. Entomologia Generalis, 1992, 17(2): 101 - 113.

[10] PONS X, COMAS J, ALBAJES R. Overwintering of cereal aphids (Homoptera: Aphididae) on durum wheat in a Mediterranean climate [J]. Environmental Entomology, 1993, 22: 381 - 387.

[11] NIBOUCHE S, FARTEK B, MISSISSIPI S, et al. Low genetic diversity in *Melanaphis sacchari* aphid populations at the worldwide scale [J]. PLoS ONE, 2014, 9(8): e106067.

[12] WU J, BALDWIN I T. New insights into plant responses to the attack from insect herbivores [J]. Annual Review of Genetics, 2010, 44: 1 - 24.

[13] BOS J I B, ARMSTRONG M R, GILROY E M, et al. *Phytophthora infestans* effector AVR3a is essential for virulence and manipulates plant immunity by stabilizing host E3 ligase CMPG1 [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2010, 107(21): 9909 - 9914.

[14] AHMAD M, DENHOLM I, BROMILOW R H. Delayed cuticular penetration and enhanced metabolism of deltamethrin in pyrethroid-resistant strains of *Helicoverpa armigera* from China and Pakistan[J]. Pest Management Science, 2006, 62(9): 805 - 810.

[15] DORSCHNER K W, RYAN J D, JOHNSON R C, et al. Modification of host nitrogen levels by the greenbug (Homoptera: Aphididae): its role in resistance of winter wheat to aphids [J]. Environmental Entomology, 1987, 16(4): 1007 - 1011.

[16] SANDSTRÖM J, TELANG A, MORAN N A. Nutritional enhancement of host plants by aphids—a comparison of three aphid species on grasses[J]. Journal of Insect Physiology, 2000, 46(1): 33 - 40.

[17] GIROUSSE C, MOULIA B, SILK W, et al. Aphid infestation causes different changes in carbon and nitrogen allocation in alfalfa stems as well as different inhibitions of longitudinal and radial expansion [J]. Plant Physiology, 2005, 137(4): 1474 - 1484.

[18] TJALLINGII W F, ESCH T H. Fine structure of aphid stylet routes in plant tissues in correlation with EPG signals[J]. Physiological Entomology, 1993, 18(3): 317 - 328.

[19] POWELL G, TOSH C R, HARDIE J. Host plant selection by aphids: behavioral, evolutionary, and applied perspectives [J]. Annual Review of Entomology, 2006, 51: 309 - 330.

[20] HEWER A, BECKER A, VAN BEL A J E. An aphid's Od-

yssey-the cortical quest for the vascular bundle [J]. Journal of Experimental Biology, 2011, 214(22): 3868 - 3879.

[21] BRENNAN E B, WEINBAUM S A, PINNEY K. A new technique for studying the stylet tracks of homopteran insects in hand-sectioned plant tissue using light or epifluorescence microscopy [J]. Biotechnic & Histochemistry, 2001, 76(2): 59 - 66.

[22] MORENO A, GARZO E, FERNANDEZ-MATA G, et al. Aphids secrete watery saliva into plant tissues from the onset of stylet penetration [J]. Entomologia Experimentalis et Applicata, 2011, 139(2): 145 - 153.

[23] TJALLINGII W F. Salivary secretions by aphids interacting with proteins of phloem wound responses [J]. Journal of Experimental Botany, 2006, 57(4): 739 - 745.

[24] WILL T, STECKBAUER K, HARDT M, et al. Aphid gel saliva: sheath structure, protein composition and secretory dependence on stylet-tip milieu [J]. PLoS ONE, 2012, 7(10): e46903.

[25] GIROUSSE C, MOULIA B, SILK W, et al. Aphid infestation causes different changes in carbon and nitrogen allocation in alfalfa stems as well as different inhibitions of longitudinal and radial expansion [J]. Plant Physiology, 2005, 137(4): 1474 - 1484.

[26] WILL T, TJALLINGII W F, THÖNNESSEN A, et al. Molecular sabotage of plant defense by aphid saliva [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2007, 104(25): 10536 - 10541.

[27] VAN EMDEN, HELMUT FRITZ, RICHAD HARRINGTON, et al. Aphids as crop pests [M]. The Centre for Agriculture and Bioscience International, 2007.

[28] ELZINGA D A, JANDER G. The role of protein effectors in plant-aphid interactions [J]. Current Opinion in Plant Biology, 2013, 16(4): 451 - 456.

[29] HOGENHOUT S A, BOS J I B. Effector proteins that modulate plant-insect interactions [J]. Current Opinion in Plant Biology, 2011, 14(4): 422 - 428.

[30] RODRIGUEZ P A, BOS J I B. Toward understanding the role of aphid effectors in plant infestation [J]. Molecular Plant-Microbe Interactions, 2013, 26(1): 25 - 30.

[31] THOMMA B P H J, NüRNBERGER T, JOOSTEN M H A J. Of PAMPs and effectors: the blurred PTI-ETI dichotomy [J]. The Plant Cell Online, 2011, 23(1): 4 - 15.

[32] HARMEL N, LéTOCART E, CHERQUI A, et al. Identification of aphid salivary proteins: a proteomic investigation of *Myzus persicae* [J]. Insect Molecular Biology, 2008, 17(2): 165 - 174.

[33] BOS J I B, PRINCE D, PITINO M, et al. A functional genomics approach identifies candidate effectors from the aphid species *Myzus persicae* (green peach aphid)[J]. PLoS Genetics, 2010, 6(11): e1001216.

[34] MUTTI N S, PARK Y, REESE J C, et al. RNAi knockdown of a salivary transcript leading to lethality in the pea aphid, *Acyrthosiphon pisum* [J]. Journal of Insect Science, 2006, 6(38): 1 - 7.

[35] 李雪峰,范佳,孙永伟,等. 麦长管蚜唾液蛋白 C002 的基因克隆与 RNA 干扰研究[J]. 应用昆虫学报, 2014, 51(6): 1479 - 1487.

[36] 张勇. 植物防御信号物质 JA/SA 对桃蚜解毒酶谷胱甘肽-S-转移酶及唾液腺基因 C002 表达诱导反应[J]. 中国科学: 生命科学, 2016, 46(5): 665 - 672.

[37] 袁亮, 郭慧娟, 孙玉诚, 等. 蚜虫诱导的植物免疫反应[J]. 应用昆虫学报, 2015, 52(1): 23 - 31.

[38] KETTLES G J, KALOSHIAN I. The potato aphid salivary effector Me47 is a glutathione-S-transferase involved in modifying plant responses to aphid infestation [J]. Frontiers in Plant Science, 2016, 7: 1142.

[39] STRAUSS S Y, AGRAWAL A A. The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory [J]. Trends in Ecology & Evolution, 1999, 14(5): 179 - 185.

[40] KOCH K G, CHAPMAN K, LOUIS J, et al. Plant tolerance: a unique approach to control Hemipteran pests[J]. Frontiers in Plant Science, 2016, 7: 1363.

[41] FLINN M, SMITH C M, REESE J C, et al. Categories of resistance to greenbug (Homoptera: Aphididae) biotype I in *Aegilops tauschii* germplasm [J]. Journal of Economic Entomology, 2001, 94(2): 558 - 563.

[42] SMITH C M, STARKEY S. Resistance to greenbug (Heteroptera: Aphididae) biotype I in *Aegilops tauschii* synthetic wheats [J]. Journal of Economic Entomology, 2003, 96(5): 1571 - 1576.

[43] MACEDO T B. Physiological responses of plants to piercing-sucking arthropods [D]. Lincoln: The University of Nebraska-Lincoln, 2003.

[44] FOYER C H, NOCTOR G. Redox homeostasis and antioxidant signaling: a metabolic interface between stress perception and physiological responses [J]. The Plant Cell, 2005, 17(7): 1866 - 1875.

[45] PAINTER R H. Insect resistance in crop plants [M]. New York: The Macmillan Company, 1951.

[46] SMITH C M. Plant resistance to arthropods: molecular and conventional approaches [M]. Springer Science & Business Media, 2005.

[47] PEDIGO L P. Entomology and pest management [M]. New York: Macmillan Publishing Company, 1989.

[48] TUOMI J. Toward integration of plant defence theories[J]. Trends in Ecology & Evolution, 1992, 7(11): 365 - 367.

[49] 刘亚丽, 马荣金, 胡丽丽, 等. 无毛黄瓜抗蚜性与挥发性物质的关系[J]. 中国农学通报, 2014, 30(22): 270 - 275.

[50] 孙海楠. 菊花及近缘种属植物挥发性次生代谢物的鉴定及合成机制初步研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2015.

[51] TJALLINGII W F. Salivary secretions by aphids interacting with proteins of phloem wound responses [J]. Journal of Experimental Botany, 2006, 57(4): 739 - 745.

[52] WILL T, TJALLINGII W F, THÖNNESSEN A, et al. Molecular sabotage of plant defense by aphid saliva [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2007, 104(25): 10536 - 10541.

[53] WILL T, KORNEMANN S R, FURCH A C U, et al. Aphid watery saliva counteracts sieve-tube occlusion: a universal phe-

nomenon? [J]. Journal of Experimental Biology, 2009, 212 (20): 3305 - 3312.

[54] HANLEY M E, LAMONT B B, FAIRBANKS M M, et al. Plant structural traits and their role in anti-herbivore defence [J]. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, 2007, 8(4): 157 - 178.

[55] WAR A R, PAULRAJ M G, AHMAD T, et al. Mechanisms of plant defense against insect herbivores[J]. Plant Signaling & Behavior, 2012, 7(10): 1306 - 1320.

[56] FÜRSTENBERG-HÄGG J, ZAGROBELNY M, BAK S. Plant defense against insect herbivores[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2013, 14(5): 10242 - 10297.

[57] 李杰,邢梅,李雅菲,等. 菊花和除虫菊毛状体的比较[J]. 园艺学报,2010(9):1463 - 1470.

[58] 任佳, 周福才, 陈学好, 等. 黄瓜叶片物理性状对黄瓜抗蚜性的影响[J]. 中国生态农业学报, 2014, 22(1): 52 - 57.

[59] 叶树辉, 陈爱娟, 师桂英. 北方春小麦形态特征与抗麦长管蚜的关系研究[J]. 草原与草坪, 2012, 32(3): 78 - 80.

[60] LATTANZIO V, ARPAIA S, CARDINALI A, et al. Role of endogenous flavonoids in resistance mechanism of vigna to aphids [J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2000, 48 (11): 5316 - 5320.

[61] BERLANDIER F A. Alkaloid level in narrow-leafed lupin, *Lupinus angusti folius*, influences green peach aphid reproductive performance[J]. Entomologia Experimentalis et Applicata, 1996, 79(1): 19 - 24.

[62] HAVLICKOVA H, CVIKROVA M, EDER J. Changes in the pattern of phenolic acids induced by aphid infestation in two winter wheat cultivars [J]. Bulletin OILB SROP (France), 1996.

[63] SHEPHERD T, ROBERTSON G W, GRIFFITHS D W, et al. Epicuticular wax composition in relation to aphid infestation and resistance in red raspberry (*Rubus idaeus* L.)[J]. Phytochemistry, 1999, 52(7): 1239 - 1254.

[64] 冯博, 李晓东, 杨利, 等. 萱草属植物蚜虫密度及其与类黄酮抗蚜性关系研究[J]. 北方园艺, 2013 (19): 124 - 127.

[65] 雷关红, 胡丽丽, 刘亚丽, 等. 无毛黄瓜抗蚜与叶片营养物质关系的探究[J]. 山东农业科学, 2013, 45(7): 95 - 98.

[66] 蔡青年, 张青文, 王宇, 等. 小麦体内生化物质在抗蚜中的作用[J]. 昆虫知识, 2003, 40(5): 391 - 395.

[67] 陈青, 卢芙萍, 卢辉, 等. 几种生化物质与西瓜抗蚜性的相关性[J]. 植物保护学报, 2016 (5): 858 - 863.

[68] SMITH C M, BOYKO E V. The molecular bases of plant resistance and defense responses to aphid feeding: current status [J]. Entomologia Experimentalis et Applicata, 2007, 122(1): 1 - 16.

[69] MEYER A, MIERSCH O, BÜTTNER C, et al. Occurrence of the plant growth regulator jasmonic acid in plants [J]. Journal of Plant Growth Regulation, 1984, 3(1): 1 - 8.

[70] TURNER J G, ELLIS C, DEVOTO A. The jasmonate signal pathway [J]. The Plant Cell, 2002,14(suppl 1):S153 - S164.

[71] BALBI V, DEVOTO A. Jasmonate signalling network in *Arabidopsis thaliana*: crucial regulatory nodes and new physiological scenarios [J]. New Phytologist, 2008, 177(2): 301 - 318.

[72] WALLING L L. The myriad plant responses to herbivores [J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2000, 19(2): 195 - 216.

[73] MOHASE L, VAN DER WESTHUIZEN A J. Salicylic acid is involved in resistance responses in the Russian wheat aphid-wheat interaction[J]. Journal of Plant Physiology, 2002, 159 (6): 585 - 590.

[74] MORAN P J, THOMPSON G A. Molecular responses to aphid feeding in Arabidopsis in relation to plant defense pathways [J]. Plant Physiology, 2001, 125(2): 1074 - 1085.

[75] GAO L L, ANDERSON J P, KLINGLER J P, et al. Involvement of the octadecanoid pathway in bluegreen aphid resistance in *Medicago truncatula*[J]. Molecular Plant-Microbe Interactions, 2007, 20(1): 82 - 93.

[76] DICKE M, VAN POECKE R M P. Signalling in plant-insect interactions: signal transduction in direct and indirect plant defence [J]. Plant Signal Transduction, 2002, 38: 289.

[77] CHANG C, STADLER R. Ethylene hormone receptor action in Arabidopsis [J]. Bioessays, 2001, 23(7): 619 - 627.

[78] DILLWITH J W, BERBERET R C, BERGMAN D K, et al. Plant biochemistry and aphid populations: studies on the spotted alfalfa aphid, *Therioaphis maculata*[J]. Archives of Insect Biochemistry and Physiology, 1991, 17(4): 235 - 251.

[79] ANSTEAD J, SAMUEL P, SONG N, et al. Activation of ethylene-related genes in response to aphid feeding on resistant and susceptible melon and tomato plants [J]. Entomologia Experimentalis et Applicata, 2010, 134(2): 170 - 181.

[80] TABASHNIK B E, CARRIèRE Y, DENNEHY T J, et al. Insect resistance to transgenic Bt crops: lessons from the laboratory and field [J]. Journal of Economic Entomology, 2003, 96 (4): 1031 - 1038.

[81] GASSMANN A J, CARRIèRE Y, TABASHNIK B E. Fitness costs of insect resistance to *Bacillus thuringiensis* [J]. Annual Review of Entomology, 2009, 54:147 - 163.

[82] HUTCHISON W D, BURKNESS E C, MITCHELL P D, et al. Areawide suppression of European corn borer with Bt maize reaps savings to non-Bt maize growers [J]. Science, 2010, 330 (6001): 222 - 225.

[83] SMITH C M. Plant resistance against pests: issues and strategies [J]. Integrated Pest Management: Potential, Constraints and Challenges, 2004: 147 - 167.

[84] STOECKLI S, MODY K, GESSLER C, et al. QTL analysis for aphid resistance and growth traits in apple [J]. Tree Genetics & Genomes, 2008, 4(4): 833 - 847.

[85] 黄珊珊. 东北春大豆抗蚜关键酶活性测定, 遗传分析及 QTL 定位[D]. 哈尔滨:东北农业大学, 2013.

[86] 王成, 罗峰, 高建明, 等. 高粱抗蚜 QTL 定位[J]. 河南农业科学, 2014, 43(7): 80 - 84.

[87] 郭素敏. 蒺藜苜蓿抗蚜虫的遗传分析[D]. 南京:南京林业大学,2011.

[88] 郭洪年，侯汉娜，欧阳青，等. 抗蚜基因及其转基因植物[J]. 中国生物工程杂志，2008，28(6)：118－124.

[89] TRAUT T W. The functions and consensus motifs of nine types of peptide segments that form different types of nucleotide-binding sites [J]. The FEBS Journal，1994，222(1)：9－19.

[90] TAMELING W I L，ELZINGA S D J，DARMIN P S，et al. The tomato R gene products I-2 and MI-1 are functional ATP binding proteins with ATPase activity[J]. The Plant Cell，2002，14(11)：2929－2939.

[91] SCHAFF J E，NIELSEN D M，SMITH C P，et al. Comprehensive transcriptome profiling in tomato reveals a role for glycosyltransferase in Mi-mediated nematode resistance [J]. Plant Physiology，2007，144(2)：1079－1092.

[92] SAUGE M H，LACROZE J P，POËSSEL J L，et al. Induced resistance by *Myzus persicae* in the peach cultivar 'Rubira'[J]. Entomologia Experimentalis et Applicata，2002，102(1)：29－37.

[93] LIU Xiang，MARSHALL J L，STARY P，et al. Global phylogenetics of *Diuraphis noxia* (Hemiptera：Aphididae)，an invasive aphid species：evidence for multiple invasions into North America [J]. Journal of Economic Entomology，2010，103(3)：958－965.

[94] PITINO M，HOGENHOUT S A. Aphid protein effectors promote aphid colonization in a plant species-specific manner [J]. Molecular Plant-Microbe Interactions，2013，26(1)：130－139.

[95] ATAMIAN H S，CHAUDHARY R，CIN V D，et al. In planta expression or delivery of potato aphid *Macrosiphum euphorbiae* effectors Me10 and Me23 enhances aphid fecundity [J]. Molecular Plant-Microbe Interactions，2013，26(1)：67－74.

[96] SMITH C M，STARKEY S. Resistance to greenbug (Heteroptera：Aphididae) biotype I in *Aegilops tauschii* synthetic wheats [J]. Journal of Economic Entomology，2003，96(5)：1571－1576.

[97] PIERSON L M，HENG-MOSS T M，HUNT T E，et al. Categorizing the resistance of soybean genotypes to the soybean aphid (Hemiptera：Aphididae)[J]. Journal of Economic Entomology，2010，103(4)：1405－1411.

[98] BURD J D，ELLIOTT N C. Changes in chlorophyll a fluorescence induction kinetics in cereals infested with Russian wheat aphid (Homoptera：Aphididea) [J]. Journal of Economic Entomology，1996，89(5)：1332－1337.

[99] MURUGAN M，KHAN S A，CARDONA P S，et al. Variation of resistance in barley against biotypes 1 and 2 of the Russian wheat aphid (Hemiptera：Aphididae)[J]. Journal of Economic Entomology，2010，103(3)：938－948.

[100] ANDARGE A，VAN DER WESTHUIZEN M C. Mechanisms of resistance of lentil *Lens culinaris* Medikus，genotypes to the pea aphid *Acyrthosiphon pisum* Harris (Hemiptera：Aphididae)[J]. International Journal of Tropical Insect Science，2004，24(3)：249－254.

[101] KAMPHUIS L G，LICHTENZVEIG J，PENG K，et al. Characterization and genetic dissection of resistance to spotted alfalfa aphid (*Therioaphis trifolii*) in *Medicago truncatula* [J]. Journal of Experimental Botany，2013，64(16)：5157－5172.

[102] SCOTT ARMSTRONG J，ROONEY W L，PETERSON G C，et al. Sugarcane aphid (Hemiptera：Aphididae)：host range and sorghum resistance including cross-resistance from greenbug sources [J]. Journal of Economic Entomology，2015，108(2)：576－582.

[103] MIGUI S M，LAMB R J. Seedling and adult plant resistance to *Sitobion avenae* (Hemiptera：Aphididae) in *Triticum monococcum* (Poaceae)，an ancestor of wheat [J]. Bulletin of Entomological Research，2004，94(1)：35－46.

[104] KOCH K G，BRADSHAW J D，HENG-MOSS T M，et al. Categories of resistance to greenbug and yellow sugarcane aphid (Hemiptera：Aphididae) in three tetraploid switchgrass populations [J]. BioEnergy Research，2014，7(3)：909－918.

[105] HAWLEY C J，PEAIRS F B，RANDOLPH T L. Categories of resistance at different growth stages in Halt，a winter wheat resistant to the Russian wheat aphid (Homoptera：Aphididae)[J]. Journal of Economic Entomology，2003，96(1)：214－219.

[106] FERGUSON S，SORENSEN E L，HORBER E K. Resistance to the spotted alfalfa aphid (Homoptera：Aphididae) in glandular-haired *Medicago* species[J]. Environmental Entomology，1982，11(6)：1229－1232.

[107] LAPOINTE S L，TINGEY W M. Glandular trichomes of *Solanum neocardenasii* confer resistance to green peach aphid (Homoptera：Aphididae)[J]. Journal of Economic Entomology，1986，79(5)：1264－1268.

[108] QUIROS C F，STEVENS M A，RICK C M，et al. Resistance in tomato to the pink form of the potato aphid (*Macrosiphum euphorbiae* Thomas)：the role of anatomy，epidermal hairs，and foliage composition[J]. Journal of the American Society for Horticultural Science，1977，102：166－171.

[109] MOHARRAMIPOUR S，TSUMUKI H，SATO K，et al. Mapping resistance to cereal aphids in barley [J]. Theoretical and Applied Genetics，1997，94(5)：592－596.

[110] WAY M J，MURDIE G. An example of varietal variations in resistance of brussels sprouts [J]. Annals of Applied Biology，1965，56(2)：326－328.

[111] COLE R A. Phenolic acids associated with the resistance of lettuce cultivars to the lettuce root aphid[J]. Annals of Applied Biology，1984，105(1)：129－145.

[112] ARGANDONA V H，CHAMAN M，CARDEMIL L，et al. Ethylene production and peroxidase activity in aphid-infested barley [J]. Journal of Chemical Ecology，2001，27(1)：53－68.

[113] CIEPIELA A P，SEMPRUCH C. Effect of L-3，4-dihydroxyphenylalanine，ornithine and γ-aminobutyric acid on winter wheat resistance to grain aphid[J]. Journal of Applied Entomology，1999，123(5)：285－288.

(责任编辑：田　喆)