# 棉蚜唾液腺蛋白 *armet* 基因的克隆及表达特性分析

任柯昱[1,2,3]， 张 帅[1]， 雒珺瑜[1]， 吕丽敏[1]， 崔金杰[1*]， 祝建波[2*]

（1. 中国农业科学院棉花研究所，棉花生物学国家重点实验室，安阳 455000；2. 石河子大学生命科学学院，农业生物技术重点实验室，石河子 832003；3. 信阳职业技术学院，信阳 464000）

**摘要** armet 是一种水溶性唾液蛋白，在蚜虫取食过程中具有重要作用。本研究结合棉蚜的转录组分析结果，以注释的 *armet* 基因转录本作为参考，克隆得到棉蚜的 *armet* 基因（GenBank 登录号 KY612465）。*armet* 基因的开放阅读框为 522 bp，编码 173 个氨基酸。在其氨基酸序列的 N 端具有一个由 21 个氨基酸组成的信号肽。在其氨基酸序列的 C-末端具有内质网滞留信号 KDEL。运用 RT-qPCR 分析棉花型棉蚜和黄瓜型棉蚜的时间表达谱，结果表明，*armet* 基因的表达量在除 3 日龄成蚜外的各个时期均稳定表达，在两种专化型棉蚜中表达量相当，说明 *armet* 基因可能在棉蚜整个生命活动过程中均起重要作用。分别将棉花型棉蚜和黄瓜型棉蚜转接到西葫芦 *Cucurbita pepo* L. 后，通过荧光定量 PCR 检测 *armet* 基因在转接寄主前后表达量的变化，结果显示 *armet* 基因在转接第 2 代 3 日龄黄瓜型成蚜中的表达量显著高于转接前，在其他转接试验中转接前后表达量有变化，但未达到显著水平，说明 *armet* 基因在不同专化型棉蚜寄主转接试验的成、若蚜中发挥不同作用。

**关键词** 棉蚜； 寄主专化型； *armet*； 寄主转移； 表达谱

**中图分类号：** S 433.39 **文献标识码：** A **DOI：** 10.16688/j.zwbh.2017062

# Cloning of the gene *armet* in the salivary gland and analysis of its expression in *Aphis gossypii*

REN Keyu[1,2,3]， ZHANG Shuai[1]， LUO Junyu[1]， LÜ Limin[1]， CUI Jinjie[1]， ZHU Jianbo[2]

（1. *State Key Laboratory of Cotton Biology*, *Institute of Cotton Research*, *Chinese Academy of Agricultural Sciences*, *Anyang* 455000, *China*; 2. *College of Life Sciences*, *Shihezi University*, *Key Laboratory of Agricultural Biotechnology*, *Shihezi* 832003, *China*; 3. *Xinyang Vocational and Technical College*, *Xinyang* 464000, *China*）

**Abstract** ARMET is a water-soluble saliva protein thought to be crucial for *Aphis* feeding. In this study, the gene *armet* was cloned according to the annotated *armet* transcript sequence from the *Aphis gossypii* transcriptome (GenBank accession no. KY612465). The open reading frame of *armet* was 522 bp, encoding 173 amino acids. It had a signal peptide sequence of 20 amino acid residues in N-terminal region. The C-terminus of its amino acid sequence had an ER retention signal that was KDEL. The temporal expression pattern of *armet* in aphids on *Cucumis sativus* and *Gossypium hirsutum* were studied by RT-qPCR analysis. The expression level of *armet* gene was stable in all stages except in 3-day-old aphids, and the expression level of *armet* gene in two biotypes of cotton aphids was similar, which indicated that *armet* gene might play an important role in the whole life of cotton aphid. The aphids were then transferred to *Cucurbita pepo* L. from *C. sativus* and *G. hirsutum* aphid and the expression of *armet* was detected by RT-qPCR. The results showed that the expression of *armet* gene in the 3-day-old aphids of the second generation on *C. sativus* was significantly higher than that before the transfer, but no significant differences were observed transferrin other transfer experiments, indicating that the *armet* gene played different roles in the host transfer process.

**Key words** *Aphis gossypii*； host biotype； *armet*； host transfer； gene expression profile

棉蚜 *Aphis gossypii* 属半翅目刺吸式口器昆虫，其生态适应性广，为多食性昆虫，在长期的进化

**收稿日期：** 2017－03－01 **修订日期：** 2017－08－25
**基金项目：** 国家现代农业棉花产业技术体系岗位科学家经费（CARS-18-13）
* 通信作者 E-mail：aycuijinjie@163.com；zjbshz@126.com

过程中，已形成不同的寄主专化型。据研究报道，在世界上，棉蚜的寄主多达 285 种[1]。在中国，棉蚜主要分为黄瓜型棉蚜和棉花型棉蚜[2-3]，棉花型与黄瓜型的棉蚜相互转接后其存活率及繁殖力均明显下降且不能建立种群，棉花型棉蚜和黄瓜型棉蚜都能在西葫芦上建立种群[4]。西葫芦为棉花型棉蚜和黄瓜型棉蚜的重要中间寄主[5]。

棉蚜在与寄主植物长期协同进化过程中，形成了复杂的互作关系。当棉蚜为害寄主植物时，棉蚜唾液中的特异性激发子被寄主植物细胞表面的受体识别，从而诱导植物产生免疫反应。而棉蚜通过唾液中的特异性效应子抑制寄主植物的免疫防御反应[6]。棉蚜为刺吸式口器昆虫，在取食寄主植物韧皮部汁液的过程中，分泌凝胶唾液和水溶性唾液，其中水溶性唾液主要为唾液蛋白，具有引发和抑制寄主植物防御反应，促进棉蚜取食的作用[7]。

armet 又称为中脑星形胶质细胞衍生神经营养因子(MANF)，具有内质网滞留信号，在内质网胁迫中，响应非折叠蛋白反应(UPR)[8]。在蚜虫中，armet 是一种钙离子结合蛋白，是蚜虫唾液腺中高表达蛋白之一[9]。armet 随唾液分泌到寄主植物中，与筛管中的 $Ca^{2+}$ 结合，从而防止 $Ca^{2+}$ 与 Forisome 蛋白结合，致使筛管无法被 Forisome 蛋白阻塞，抑制寄主植物的免疫防御反应，而利于蚜虫取食[10]。

棉蚜的唾液蛋白是棉蚜与寄主植物相互作用的桥梁，在棉蚜寄主转换及适应不同寄主的过程中具有重要作用。本文分别以棉蚜的两种寄主专化型：棉花型棉蚜、黄瓜型棉蚜为研究对象，研究棉蚜唾液蛋白基因 *armet* 在棉蚜两寄主专化型中的表达谱，以及两种寄主专化型在中间寄主——西葫芦上饲养 4 代后，*armet* 基因表达量的变化。以期阐明棉蚜唾液蛋白基因 *armet* 在不同寄主专化型棉蚜中的表达情况及棉蚜寄主转移中的作用，为更进一步研究 *armet* 基因在棉蚜中的具体作用指明方向，为更加有效地防治棉蚜提供理论指导。

## 1 材料与方法

### 1.1 供试植物

试验所用棉花 *Gossypium hirsutum* Linn. 品种为‘中棉所 49’，由中棉所种质资源中期库提供；黄瓜 *Cucumis sativus* Linn. 品种为‘新津优一号’，西葫芦 *Cucurbita pepo* Linn. 品种为‘极早优美’，购于市场。将试验所用植物材料种植于人工气候室内，温度(26±1)℃，湿度 70%～80%，光周期 L∕∕D=14 h∕∕10 h。

### 1.2 供试昆虫

棉花型棉蚜和黄瓜型棉蚜分别采自中国农业科学院棉花研究所东场试验田的棉花和黄瓜植株上，分别由一头成蚜单独饲养，繁殖获得单克隆系。饲养条件：温度(26±1)℃，湿度 70%～80%，光周期 L∕∕D=14 h∕∕10 h。

将棉花型棉蚜和黄瓜型棉蚜的成蚜分别接到放于培养皿中的离体棉花和黄瓜叶片的背面，叶柄用浸透水的脱脂棉包裹，以保持叶片的新鲜，24 h 后去除成蚜，留若蚜于皿中，继续饲养，每天观察蚜虫蜕皮情况，并适时更换叶片。分别收集棉花型棉蚜和黄瓜型棉蚜 1、2、3、4 龄若蚜和 1、3、5、7 日龄成蚜样品，每个时期收集约 30 mg 为一组，共收集 3 组。将棉花型棉蚜和黄瓜型棉蚜的成蚜分别接于离体的西葫芦叶片上，分别收集每一代棉花型棉蚜和黄瓜型棉蚜 3 龄若蚜和 3 日龄成蚜样品，共收集 4 代，每个时期的蚜虫取约 30 mg 为一组，收集 3 组。液氮速冻后保存于－70℃冰箱中备用。

### 1.3 棉蚜总 RNA 的分离及 cDNA 的合成

棉蚜总 RNA 的提取按照 Trizol 试剂(Ambion 公司)说明书进行。运用 Nanodrop 2000 及琼脂糖凝胶电泳检测 RNA 浓度、纯度以及其完整性。利用 TaKaRa 公司的 PrimeScript™ RT Reagent Kit (Perfect Real Time)试剂盒，将以上不同时期棉蚜的总 RNA 反转录为单链的 cDNA。

### 1.4 基因克隆

以本实验室得到的棉蚜转录组数据库为基础，并结合 NCBI 数据库，利用 BLAST 比对，获得棉蚜的 *armet* 基因序列。运用 Primer Premier 5.0 设计引物。*armet* 的上游引物为 5′-CGAACATTTACTGAAGAAGATTG-3′，下游引物为 5′-TTATAACTCATCTTTGACGAAAG-3′。PCR 反应体系为：PrimeSTAR Max DNA 聚合酶(TaKaRa 公司) 25 μL，上、下游引物各 1 μL，cDNA 模板 1 μL，加 $ddH_2O$ 至 50 μL。PCR 反应条件为：98℃变性 10 s，55℃退火 15 s，72℃延伸 1 min，共 35 个循环。

PCR 产物经 2%的琼脂糖凝胶电泳检测后，回收纯化，按照 pEASY-T3 Cloning Kit 试剂盒(全式金公司)的说明书将其连接到 T 载体上，然后转化大肠杆菌 DH5α，挑取单克隆，进行测序。

### 1.5　序列分析

运用 SignalP4.1 在线软件(http://www.cbs.dtu.dk/services/SignalP/)预测信号肽。运用 ExPASy 在线软件(http://web.expasy.org/protparam/)分析编码蛋白质的理化性质。在 NCBI 上,通过 BLAST 比对搜索同源基因,运用软件 DNAMAN 进行氨基酸序列比对。运用 MEGA 5.05 软件中的 UPGMA 法进行 1 000 次重复,构建进化树。

### 1.6　荧光定量 PCR

根据 *armet* 基因的序列设计定量引物,选取棉蚜的 *ACTIN* 和 *DIMT* 作为内参基因。引物由生工生物工程(上海)股份有限公司合成(表 1)。

**表 1　荧光定量 PCR 所用引物序列**

**Table 1　Primer sequences used for RT-qPCR**

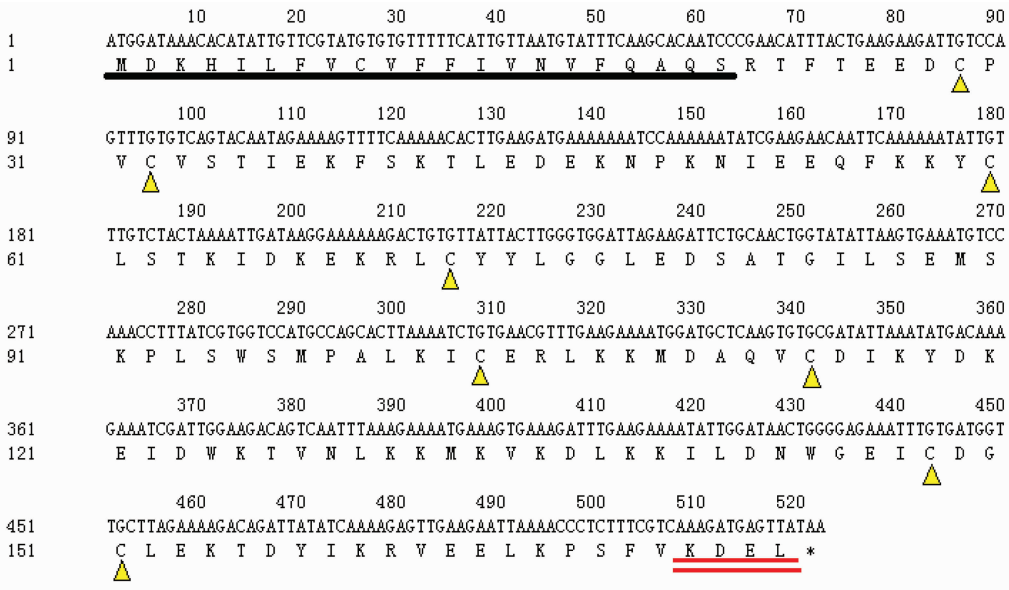
| 名称 Name | 引物序列(5′-3′) Primer sequence | 扩增效率/% Amplification efficiency | 决定系数($R^2$) Coefficient of determination |
|---|---|---|---|
| *DIMT* | F-CGATGTGCTGTTCTTATGTT<br>R-GGTGGATTACGAGGTTCTATA | 91.5 | 0.997 |
| *ACTIN* | F-CTTGTTCCAACCTTCATTCT<br>R-AAGTCCTTCCTGATGTCAA | 98.4 | 0.997 |
| *armet* | F-GTGAAATGTCCAAACCTTTATC<br>R-TATCGCACACTTGAGCAT | 89.2 | 0.998 |

荧光定量 PCR 反应使用 Promega 公司的 GoTaq qPCR Master Mix 荧光定量试剂盒,反应体系为:上下游引物各 0.85 μL,qPCR MasterMix 10 μL,cDNA 模板 1.0 μL,最后加 $ddH_2O$ 补齐至 20 μL,混匀,离心放入荧光定量 PCR 仪中扩增。反应程序为 95℃变性 2 min;接着进行 40 个循环,循环条件为 95℃,15 s;60℃,1 min。每个样品做 3 次技术重复。使用仪器为 Eppendorf 公司的 Mastercycler ep realplex 荧光定量 PCR 仪。反应结束后,根据 *Ct* 值,采用 $2^{-\triangle\triangle Ct}$ 法[11]进行数据分析。

## 2　结果与分析

### 2.1　*armet* 基因的克隆与序列分析

通过基因克隆的方法得到棉蚜的 *armet* 基因(GenBank 登录号为 KY612465)(图 1)。其开放阅读框全长为 522 bp,编码 173 个氨基酸,推测其蛋白质的分子质量为 20.3 kD,等电点为 6.62,具有 8 个保守的半胱氨酸位点,通过 SignalP4.1 预测其蛋白信号肽为 21 个氨基酸。在氨基酸序列的 C-末端具有内质网滞留信号位点 KDEL。




黑色单下划线为预测的信号肽,红色双下划线为内质网滞留信号位点,黄色三角标记为8个保守的半胱氨酸
The predicted signal peptide sequence is single-underlined in black; the endoplasmic reticulum retention signal is double-underlined in red, and the eight conserved cysteines are labeled by yellow triangles

**图 1　棉蚜 *armet* 核酸序列及其编码的氨基酸序列**

**Fig.1　Nucleotide and deduced amino acid sequences of *armet***

经 BLAST 比对后,我们选取豌豆蚜 *Acyrthosiphon pisum*(GenBank 登录号:XP_001949541.1)、麦双尾蚜 *Diuraphis noxia*(GenBank 登录号:XP_015365890.1)、中华按蚊 *Anopheles sinensis*(GenBank 登录号:KFB40515.1)、家蝇 *Musca domestica*(GenBank 登录号:XP_005185002.2)、家蚕 *Bombyx mori*(GenBank 登

录号:XP_004921981.1)*armet* 基因编码的氨基酸序列,与棉蚜的氨基酸序列进行同源性比对(图 2),其中豌豆蚜与棉蚜 *armet* 基因编码的氨基酸序列同源性最高,为 95%。可以看出该基因在昆虫的进化过程中是高度保守的。

运用 MEGA5.0 软件,采用 UPGMA 法对包括棉蚜在内的 21 种昆虫的 *armet* 基因编码的氨基酸序列进行系统进化树的构建。从系统进化树的分析结果可以看出,棉蚜的 *armet* 基因与蚜科昆虫的同源性较高,而与其他昆虫的同源性较低,分属不同分支(图 3)。

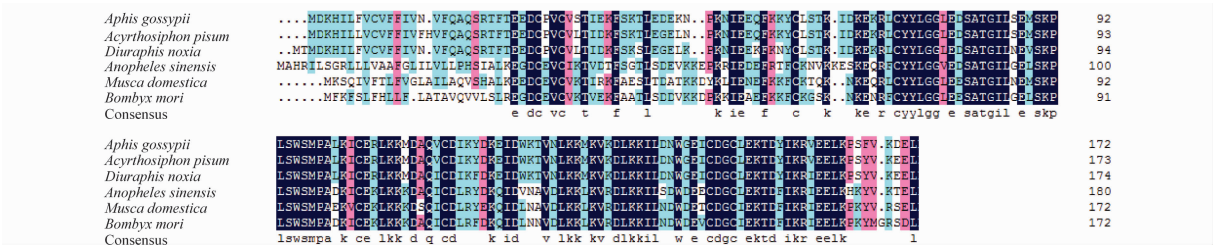



**图 2 棉蚜 *armet* 编码的氨基酸与其他昆虫的氨基酸序列比对**

**Fig. 2 Alignment of amino acid residues of *armet* from *Aphis gossypii* and other insects**

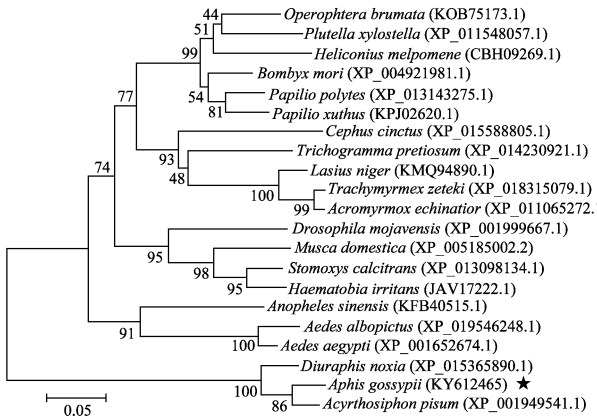



**图 3 棉蚜 *armet* 与其他昆虫的系统进化分析**

**Fig. 3 Phylogenetic relationships of *armet* sequences from *Aphis gossypii* and other insects**

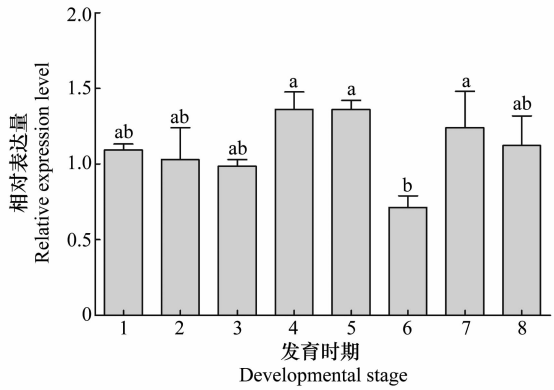
## 2.2 *armet* 基因的时间表达谱

### 2.2.1 黄瓜型棉蚜的 *armet* 基因的时间表达谱

运用荧光定量 PCR 检测 *armet* 基因在黄瓜型棉蚜不同发育时期的相对表达量,结果显示 *armet* 基因在黄瓜型棉蚜生长发育的各个时期均有表达,在若蚜的早期及中期(1~3 龄)表达量相对较低,4 龄表达量有所上升,但差异不显著,1 日龄成蚜与 4 龄若蚜基因的表达量相同,1 日龄成蚜基因的表达量显著降低,5 日龄成蚜基因表达量再次上升(图 4)。

### 2.2.2 棉花型棉蚜的 *armet* 基因的时间表达谱

运用荧光定量 PCR 检测 *armet* 基因在棉花型棉蚜不同发育时期的表达水平。在棉花型棉蚜的若虫期,*armet* 基因的表达量呈现出升高趋势,但差异不显著。在成虫期,*armet* 基因的表达量呈现先下降后升高的趋势。在棉花型棉蚜的整个发育时期,3 日龄成蚜的表达量最低,显著低于 3、4 龄若蚜和 7 日龄成蚜(图 5)。




1: 1龄若蚜; 2: 2龄若蚜; 3: 3龄若蚜; 4: 4龄若蚜; 5: 1日龄成蚜; 6: 3日龄成蚜; 7: 5日龄成蚜; 8: 7日龄成蚜。柱上不同字母表示*armet*表达量差异显著(*t*检验, $P<0.05$)。下同

1: 1st-instar nymph; 2: 2nd-instar nymph; 3: 3rd-instar nymph; 4: 4th-instar nymph; 5: 1-day-old adult; 6: 3-day-old adult; 7: 5-day-old adult; 8: 7-day-old adult. Different letters above bars indicate significant difference in expression level of *armet* (*t* test, $P<0.05$). The same below

**图 4 *armet* 基因在黄瓜型棉蚜不同发育时期的相对表达量**

**Fig. 4 Relative expression levels of *armet* at different developmental stages of the aphids on *Cucumis sativus***

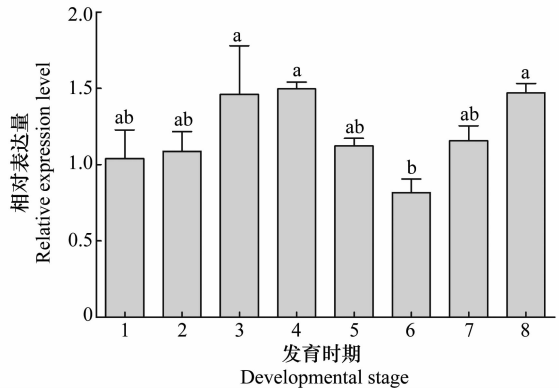


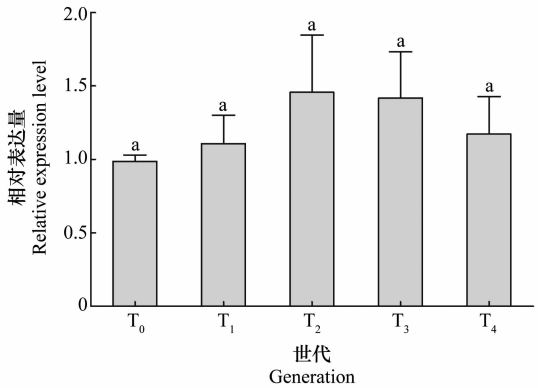

**图 5 *armet* 基因在棉花型棉蚜不同发育时期的相对表达量**

**Fig. 5 Relative expression levels of *armet* at different developmental stages of the aphids on *Gossypium hirsutum***

## 2.3　寄主转接后基因 *armet* 表达量的变化

### 2.3.1　黄瓜型棉蚜转接西葫芦前后基因 *armet* 表达量的变化

将黄瓜型棉蚜转接到中间寄主西葫芦上后,各代 3 龄若蚜 *armet* 基因的表达量均高于转接前取食原寄主黄瓜的表达量。转接后,基因 *armet* 的表达量呈现先升高后降低的趋势,其中转接后第二代 3 龄若蚜表达量最高,但各代之间差异不显著(图 6)。




$T_0$: 转接前; $T_1$: 转接后第1代; $T_2$: 转接后第2代; $T_3$: 转接后第3代; $T_4$: 转接后第4代。下同

$T_0$: Before transplantation; $T_1$: 1st generation after transplantation; $T_2$: 2nd generation after transplantation; $T_3$: 3rd generation after transplantation; $T_4$: 4th generation after transplantation. The same below

**图 6　转接到西葫芦上的黄瓜型棉蚜 3 龄若蚜 *armet* 的相对表达量**

**Fig. 6　Relative expression levels of *armet* of the 3rd-instar nymphs of the aphids transferred from *Cucumis sativus* to *Cucurbita pepo***

将黄瓜型棉蚜转接到中间寄主西葫芦上后,*armet* 基因的表达量呈现先升高后降低的趋势,其中第 1、2、3 代 3 日龄成蚜 *armet* 基因的表达量均高于转接前的,且第 2 代 3 日龄成蚜 *armet* 基因的表达量显著高于转接前(图 7)。

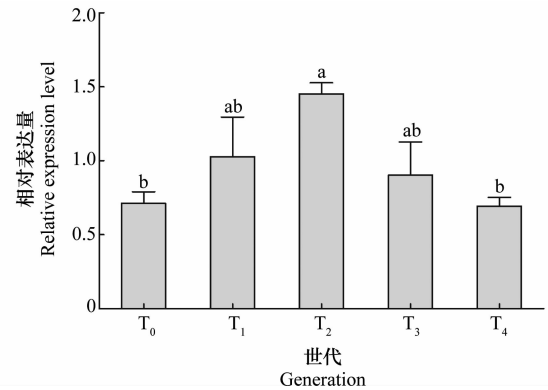



**图 7　转接到西葫芦上的黄瓜型棉蚜 3 日龄成蚜 *armet* 的相对表达量**

**Fig. 7　Relative expression levels of *armet* in 3-day-old adults of the aphids transferred from *Cucumis sativus* to *Cucurbita pepo***

### 2.3.2　棉花型棉蚜转接西葫芦前后基因 *armet* 表达量的变化

将棉花型棉蚜转接到中间寄主西葫芦上后,各代 3 龄若蚜 *armet* 基因的表达量均低于转接前取食原寄主棉花的表达量。转接后,基因 *armet* 的表达量呈现逐代降低趋势,各代之间基因表达量差异不显著(图 8)。

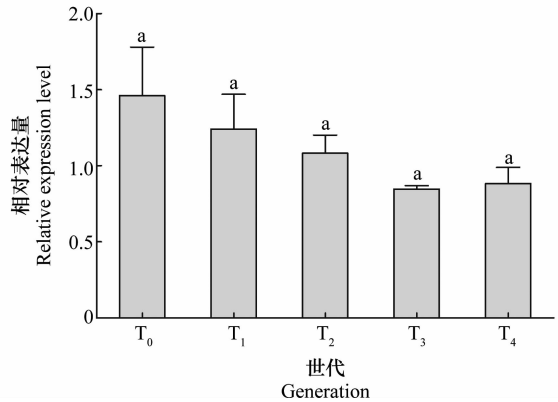



**图 8　转接到西葫芦上的棉花型棉蚜 3 龄若蚜 *armet* 的相对表达量**

**Fig. 8　Relative expression levels of *armet* in 3rd-instar nymphs of the aphids transferred from *Gossypium hirsutum* to *Cucurbita pepo***

转接到中间寄主西葫芦上后的棉花型棉蚜,各代 3 日龄成蚜 *armet* 基因的表达量均高于转接前取食原寄主棉花的表达量。转接后,基因表达量呈现逐渐降低的趋势。转接前后差异不显著(图 9)。

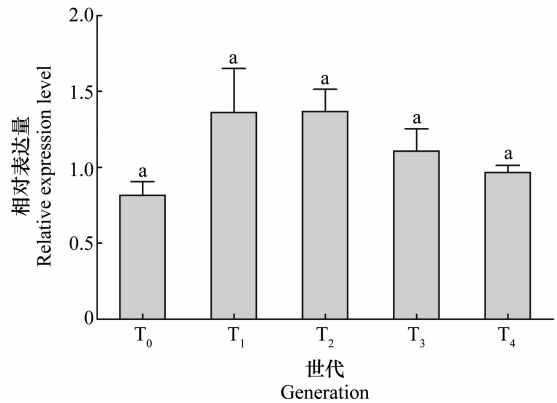



**图 9　转接到西葫芦上的棉花型棉蚜 3 日龄成蚜 *armet* 的相对表达量**

**Fig. 9　Relative expression levels of *armet* in 3-day-old adults of the aphids transferred from *Gossypium hirsutum* to *Cucurbita pepo***

## 3　讨论

armet 是蚜虫唾液腺分泌蛋白,对蚜虫的取食具

有积极促进作用。本研究首次克隆了棉蚜的唾液蛋白相关基因 *armet* 的 cDNA 序列，并对该基因编码的氨基酸序列进行了生物信息学分析。分析结果表明，该基因具有 *armet* 的典型特征，具有 8 个保守的半胱氨酸位点。*armet* 基因编码的氨基酸序列的 N 端具有一个由 21 个氨基酸组成的信号肽，这与唾液蛋白为外分泌蛋白的特征一致。在氨基酸序列的 C 端具有内质网滞留信号位点：KDEL，预测该基因参与内质网胁迫的相关反应。从系统进化树的分析结果可以看出，棉蚜的 *armet* 基因与蚜科昆虫的同源性较高，而与其他昆虫在进化树上分属不同分支，说明在功能上已与其他昆虫的 *armet* 产生了一定的分化。

昆虫的寄主专化性是指昆虫对特定寄主取食的专一性反应，即对不同种类的寄主植物和不同的取食部位的嗜食程度[12]。在昆虫与寄主植物长期协同进化的过程中，昆虫为了适应寄主植物和不断变化的自然环境，会导致同一物种不同种群间适应性的改变，因而分化出不同的寄主专化型。虽然棉蚜为多食性昆虫，但其对广泛寄主长期的适应过程中，已形成了相对严格的寄主专化型[13]。

通过荧光定量的方法对棉蚜的两个寄主专化型：棉花型棉蚜和黄瓜型棉蚜中的 *armet* 基因的时间表达谱进行了研究，研究发现，*armet* 基因在棉蚜的两个寄主专化型生长发育的各个时期均有表达，且表达量都具有先升高后降低再升高的变化趋势。在若虫的晚期及成虫的初期 *armet* 基因的表达量出现一个峰值，这与赤拟谷盗中的研究结果一致[14]。说明 *armet* 基因在棉蚜的不同寄主专化型中的表达量的变化趋势是大体相同的，但具体到每个时期，又具有各自的特异性。

将棉花型棉蚜转移到中间寄主西葫芦上培养 4 代，转接后，*armet* 基因在各代 3 龄若蚜中的表达量具有先升高后降回转接前表达量的趋势，在 3 日龄成蚜中也有相同的趋势。将黄瓜型棉蚜转接到西葫芦上后，*armet* 基因无论在若蚜还是成蚜中的表达量都具有逐代降低的趋势，但各代之间 *armet* 基因的表达量变化差异不显著，与转接寄主前变化差异也不显著。说明 *armet* 基因在棉蚜的不同寄主专化型之间具有不同的变化趋势，相同寄主专化型中在成蚜和若蚜中的变化趋势相同，但 *armet* 基因在寄主转换过程中发挥的作用并不相同，这可能由于西葫芦与黄瓜的亲缘关系近于西葫芦与棉花的亲缘关系，转接后承受的植物防御压力也不同。

研究表明，蚜虫中 *armet* 基因表达蛋白为钙离子结合蛋白[9]，能够阻断响应钙离子激活筛管闭合机制中的 forisome 蛋白形成缔结而阻塞筛管缺口[10]，具有直接抑制植物防御反应的作用。本研究的结果表明，*armet* 基因在各个生物型棉蚜原始寄主上整个生命活动过程中均起重要作用，在不同专化型棉蚜寄主转接试验的成、若蚜中发挥不同作用，为下一步研究 *armet* 基因在棉蚜中的具体作用和功能奠定了重要基础。

## 参考文献


[1] FENG Guolei, ZHAO Zhangwu, LI Mei, et al. Relationship between esterase activities of the cotton aphid (*Aphis gossypii*) and overwintering host plants [J]. Acta Entomologica Sinica, 2001, 44(3):304 - 310.

[2] 孟玲，李保平. 新疆棉蚜生物型的研究[J]. 棉花学报，2001，13(1):30 - 35.

[3] 刘向东，张立建，张孝羲，等. 棉蚜对寄主的选择及寄主专化型研究[J]. 生态学报，2002，22(8):1281 - 1285.

[4] 王丽，张帅，雒珺瑜，等. 安阳棉蚜寄主专化型及其形成机制初步分析[J]. 棉花学报，2015，27(4):372 - 378.

[5] 郑彩玲，刘向东，翟保平. 棉花型和黄瓜型棉蚜(*Aphis gossypii* Glover)的寄主适应性及转移通道[J]. 生态学报，2007，27(5):1879 - 1886.

[6] 禹海鑫，叶文丰，孙民琴，等. 植物与植食性昆虫防御与反防御的三个层次[J]. 生态学杂志，2015，34(1):256 - 262.

[7] MILES P W. Aphid saliva [J]. Biological Reviews, 1999, 74(1):41 - 85.

[8] MIZOBUCHI N, HOSEKI J, KUBOTA H, et al. *ARMET* is a soluble ER protein induced by the unfolded protein response via ERSE - II element[J]. Cell Structure & Function, 2007, 32(1):41 - 50.

[9] CAROLAN J C, CARAGEA D, REARDON K T, et al. Predicted effector molecules in the salivary secretome of the pea aphid (*Acyrthosiphon pisum*): A dual transcriptomic/proteomic approach [J]. Journal of Proteome Research, 2011, 10(4):1505 - 1518.

[10] 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 of the United States of America, 2007, 104(25):10536 - 10541.

[11] LIVAK K J, SCHMITTGEN T D. Analysis of relative gene expression data using real-time quantitative PCR and the $2^{-\Delta\Delta C_T}$ method [J]. Methods, 2001, 25(4):402 - 408.

[12] 陈文胜，古德就，李卫，等. 烟蚜寄主专化性的研究[J]. 华南农业大学学报，1997，18(4):54 - 58.

[13] 刘向东，翟保平，张孝羲，等. 棉花型和黄瓜型棉蚜对寄主植物的适合度[J]. 生态学报，2004，24(6):1199 - 1204.

[14] HEERMAN M C. Analysis of EST's encoding pea aphid *Acyrthosiphon pisum* C002 & the effect of *armet* transcript knockdown in *Tribolium castaneum* [D]. USA: Kansas State University, 2012.


（责任编辑：田 喆）