

葡萄抗霜霉病机制研究进展

乔宝营¹, 孙雷明², 张柯³, 孙文英^{1*}, 黄海帆¹, 刘崇怀²

(1. 河南农业职业学院, 中牟 451450; 2. 中国农业科学院郑州果树研究所, 郑州 450009;

3. 河南省农业科学院园艺研究所, 郑州 450002)

摘要 葡萄霜霉病是危害葡萄的重要病害之一,该病害发生时会给葡萄生产造成严重的经济损失。本文综合分析了国内外对葡萄抗霜霉病机制研究的结果,认为葡萄对霜霉病抗性受多种因素影响,主要表现为生理生化物质、叶片形态结构及抗病遗传基因三个方面。由于各种因素对霜霉病病原菌作用关系复杂,目前对于葡萄抗霜霉病的决定性因子还没有明确结论。

关键词 葡萄; 霜霉病; 抗病机制

中图分类号: S436.631 **文献标识码:** A **DOI:** 10.16688/j.zwbh.2017432

Recent advances in the resistance mechanism of grape to downy mildew

QIAO Baoying¹, SUN Leiming², ZHANG Ke³, SUN Wenyi¹, HUANG Haifan¹, LIU Chonghuai²

(1. *Henan Vocational College of Agriculture, Zhongmu 451450, China*; 2. *Zhengzhou Fruit Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Zhengzhou 450009, China*; 3. *Research Institute of Horticulture, Henan Academy of Agricultural Sciences, Zhengzhou 450002, China*)

Abstract Grape downy mildew is the main disease for grape, and when it was prevalent on grape, the yield of grape sharply decreased. Some grape downy mildew resistance mechanisms were analyzed. It was considered that a number of factors effecting grape downy mildew resistance, mainly including physiological and biochemical substances, leaf shape and structure and resistance gene. As a result of the complex relationships between different factors and the pathogens of downy mildew, the key factor of grape downy mildew resistance was not yet determined.

Key words grape; downy mildew; disease resistance mechanism

葡萄霜霉病由葡萄霜霉病菌引起,遍及世界各葡萄产区,是危害葡萄的重要病害之一。葡萄霜霉病在中国的各葡萄产区均有分布,特别是在多雨潮湿地区,发病更为严重,甚至还会影响翌年病害的发生率^[1],给葡萄生产造成严重的经济损失。目前生产上主要通过使用化学杀菌剂防治霜霉病^[2],这不仅会因农药残留而降低果品质量,而且还会污染环境,给人们的身体健康造成潜在威胁,所以近年来一些研究者从绿色环保的角度出发,在筛选抗病品种以及培育抗病新品种方面做了大量工作^[3-7]。本文结合前人对葡萄抗霜霉病的研究成果主要从植物学特征、生理生化性状、与病害遗传关系以及有关抗霜霉病分子研究三方面分别进行了分析和探讨,希望

为葡萄霜霉病抗性的研究与霜霉病防治提供依据。

1 结构抗性

1.1 叶片气孔结构与抗病性

王国英^[8]对抗病性不同的葡萄叶片的气孔进行了电镜扫描和光学显微镜观察,发现叶片气孔的密度和结构与葡萄抗霜霉病存在着一定的关系,抗病葡萄叶片气孔小、稀少,气孔周围有白色的堆积物,而感病类型的气孔大、密集;徐红霞等^[9]、乔宝营等^[10]认为葡萄品种感霜霉病程度与叶片气孔大小和气孔密度呈正相关,叶片气孔密而大时感病,稀而小时抗病,可以利用葡萄叶表气孔密度直接作为霜霉病抗病性鉴定指标之一;刘天明等^[11]则认为,葡萄

收稿日期: 2017-11-13 修订日期: 2018-01-26

基金项目: 河南省现代农业产业技术体系建设专项(Z2014-11-01);现代农业产业技术体系建设专项(CARS-30-YZ-1);农作物种质资源保护项目(NB2012-2130135-34)

* 通信作者 E-mail: swy98043@126.com

对霜霉病的抗性与气孔开张度、气孔密度无相关性。

1.2 叶片表皮结构、叶背茸毛与抗病性的关系

Boubals^[12]认为有些葡萄品种叶片的下表皮多毛,有的下表皮有一蜡质层,这些结构使叶表面不易湿润而使游动孢子不能侵入叶片表皮而发芽;徐红霞等^[9]认为葡萄叶背茸毛极密的品种抗霜霉病,因为浓密的茸毛阻挡了病原菌的侵入。

2 生理生化抗性

2.1 过敏性的抗病反应

葡萄对霜霉病的防御反应,最明显的是葡萄具有过敏性坏死反应。过敏性坏死反应是指病菌侵染抗病品种后,被侵入的细胞很快会失去活力而死亡;而侵染感病品种后,被侵细胞却可活很久。有研究表明:过敏性反应的基本特征是细胞内单宁类、酚类化合物和其氧化衍生物的累积,这些物质可能在病菌感染前就已经积累了足够的数量阻止病菌侵入,但是在多数情况下它们是在感染后被诱导产生而积累起来的。王国英^[8]的研究表明:瘤枝葡萄中的‘岚-5 株系’、‘河岸葡萄’、‘蓝葡萄’,秋葡萄中的‘江秋-2’、复叶葡萄的‘留-8’和‘留-9’、华东葡萄的‘白-13-1’、‘白-35-1’、‘白-36-1’株系以及山葡萄都具有过敏性的抗病反应。Diez-navajas 等^[13]在研究中发现接种霜霉病病原菌数小时后,抗霜霉病葡萄品种在感染的气孔周围观察到过敏反应,有时候会产生坏死病斑。

2.2 产生毒素的抗病反应

植物抗毒素是指在植物受到机械损伤或各种病原物侵染后,会产生具有一定量的有毒物质,当其累积到一定浓度时可以抑制病菌的发展,植物表现抗性。Abadzhyan^[14]用感霜霉病品种与抗病品种做人工接种试验,7 d 后经测定发现,抗霜霉病品种产生的植物抗毒素和细胞间有毒物质的毒性比感病品种强,这种毒性使霜霉病菌游动孢子死亡,抑制其感染蔓延至整个叶片。

2.3 酶活性与抗病反应

酶活性与葡萄抗霜霉病有密切的关系,现在研究的酶类主要包括过氧化物酶(POD)^[15]、过氧化氢酶(CAT)、多酚氧化酶(PPO)、超氧化物歧化酶(SOD)、苯丙氨酸解氨酶(PAL)^[16]、几丁质酶(chitinase)^[17]、芪合酶(STS)^[18]等。Dai 等^[15]分别观察接种霜霉病菌的感病、中抗和高抗葡萄品种,发现中抗

品种接种后 5 d 检测到过氧化物酶的活性。史娟等^[19]、房玉林等^[20]的研究表明,过氧化物酶(POD)活性与葡萄对霜霉菌的抗性密切相关,不同抗病性品种叶片感染霜霉病菌后 POD 活性在升高的速度和幅度上有显著的差异,与感病品种‘乍娜’、‘红地球’相比,抗病品种‘赤霞珠’的 POD 活性升速快、变化幅度大,而且 POD 高活性持续的时间长。林玲等^[21]对高抗霜霉菌的毛葡萄野生株系接种霜霉病菌后检测其叶片内的 POD 活性,结果表明 POD 活性升高幅度明显高于感病的欧美杂种‘醉人香’和‘H-Norris’。而 Abadzhyan^[14]则研究认为,在受病原菌侵染的局部组织,POD 活性升高快,出现坏死斑,感病品种的叶片内 POD 活性高于抗病品种,并且差异达到极显著水平。齐慧霞等^[22]对不同抗性的酿酒品种进行接种鉴定,认为感病品种接种后 POD 活性呈递增趋势,而抗病品种则呈递减趋势。

吕秀兰等^[23]、Perepelitsa 等^[24]发现,在葡萄未感病时 CAT 活性与抗病性之间关系不密切,但接种发病后供试葡萄品种 CAT 活性与霜霉病病情指数呈极显著负相关,认为 CAT 的活性可作为葡萄品种对霜霉病抗性的一种辅助评价指标。而林玲等^[21]认为不论抗病还是感病品种,在接种霜霉病菌后葡萄叶片内 CAT 活性均呈下降趋势。

葡萄叶片接种霜霉病菌后,抗病品种和感病品种 PPO 活性有显著的差异,抗病品种在接种后 PPO 活性不仅升速快、而且幅度大。感病品种接种后的 PPO 活性则下降^[14, 24]。而吕秀兰等^[23]的研究表明,PPO 活性与葡萄霜霉病病情指数呈极显著负相关。

齐慧霞等^[25]研究认为 SOD 活性在酒葡萄品种间存在着很大的差异,不同品种接种霜霉病菌后的 SOD 活性均高于接种前,并随着发病程度加重,其活性则呈上升趋势。但接种霜霉病菌后 4~12 d 内,叶片 SOD 活性有的呈递减趋势,也有的呈递增趋势。进一步研究发现,在葡萄霜霉菌诱导下抗病品种‘SV6059’体内 SOD 酶活性 6 d 内基本恢复到正常状态,其自我调节恢复能力显著大于感病品种‘品丽珠’。吕秀兰等^[23]则认为,接种前和接种后 2 d,供试葡萄品种 SOD 活性和霜霉病发病指数相关性不显著。林玲等^[21]研究了毛葡萄接种霜霉病菌后 SOD 活性的变化情况,发现供试的 5 个毛葡萄野生株系、1 个毛葡萄与欧亚种杂交后代、两个欧美杂

种接种霜霉病菌后 SOD 活性呈现先上升后下降的趋势。

近年来,苯丙烷代谢与植物抗病性的关系,也引起了人们的重视。Perepelitsa 等^[24]研究认为 PAL 活性与葡萄对霜霉菌的抗性呈正相关,随着 PAL 活性的变化,绿原酸和木质素在抗病品种中积累的速度和量大于感病品种,可能由 PAL 控制的苯丙烷代谢也是葡萄对霜霉病的抗性机制之一,PAL 活性可作为葡萄品种抗霜霉病的一种辅助评价指标。

2.4 氮代谢与抗霜霉病的关系

氮代谢也是抗霜霉病机制研究的一个重要内容。寄主受到病原菌侵染后能够产生病程相关蛋白,这种蛋白可能与抗病基因表达有关。Margaryan^[26]研究发现所有感病植株的叶片总氮和蛋白质含量下降。Antonyan 等^[27-28]认为,对感病品种,健康叶片内天冬氨酸和谷氨酸的含量较高,而被霜霉病菌侵染后这些氨基酸的含量下降,而对抗病品种,被霜霉病菌侵染后叶片内氨基酸的含量反而上升。进一步测定感病和抗病品种的叶片及新梢的蛋白质含量,发现两种类型的蛋白质含量相似。齐慧霞等^[25]也认为,随着发病程度加重,葡萄叶片内可溶性蛋白质含量逐渐下降。但也有研究认为葡萄感染霜霉病程度与叶内游离氨基酸含量无显著相关性^[11]。因此,可以推测抗病品种和感病品种合成蛋白质的能力明显不同,氮代谢呈现出复杂性变化。

2.5 叶绿素含量与葡萄霜霉病的关系

葡萄品种叶片内叶绿素含量与霜霉病感病程度呈极显著正相关。感病品种叶片内叶绿素含量比抗病品种高,但在发生霜霉病后抗病品种能抑制叶绿素含量的下降,使叶绿素含量很快恢复到正常的状态,即叶片叶绿素总质量分数降幅与叶片病情指数呈显著正相关^[29]。葡萄感霜霉病程度与叶绿素 a 和叶绿素 b 的总量有密切关系,叶绿素总量越大的品种则越抗病,反之则越感病^[6]。但也有研究认为叶绿素 a 的含量影响品种抗病程度,且效果明显,叶绿素 b 的含量与抗病性关系不大^[30]。

2.6 可溶性糖含量与抗病性的关系

Margaryan^[26]认为抗霜霉病葡萄品种叶片中蔗糖含量低,而感病品种叶片中其含量较高;齐慧霞等^[22,25]却认为抗病品种叶片内可溶性糖含量高于感病品种,在感染霜霉病后,可溶性糖含量呈下降趋势;但也有研究认为,葡萄对霜霉病的抗性与品种叶

内的还原糖、淀粉等含量无显著相关,而外施高浓度蔗糖能显著降低霜霉病菌的致病力^[11,31]。

2.7 酚类物质与抗病性的关系

植物组织内的酚类物质为木质素的合成提供大量的前体物质,有利于提高组织的成熟度,增强其抗逆性^[32]。Margaryan^[26]和 Abadzhyan^[31]认为高抗霜霉病的葡萄品种,其多酚含量也高。有研究使用高浓度邻苯二酚处理离体叶片,发现其对霜霉病菌有明显的抑制作用,因此认为酚类物质可能是葡萄抗霜霉菌扩展的主要物质^[11,30]。

2.8 其他矿质元素与抗病性的关系

葡萄叶片中磷钾养分含量与抗霜霉病也具有一定的相关性,当叶片中磷含量达 0.14%,钾含量达 2.1%时,叶片发病率比对照降低 40%左右^[33]。钙钾比例也会影响品种的抗性,钾含量与品种的抗病性呈负相关,葡萄细胞液中 Ca/K 比是决定抗霜霉病的一个重要因素,Ca/K 比随抗病程度而增加^[9]。乔宝营等^[10]则认为葡萄叶片中氮含量、磷含量、钾含量与霜霉病发病程度关系不显著。

3 与其他葡萄病害的遗传相关性

葡萄霜霉病与其他病害也有一定的抗性遗传关系,刘会宁等研究认为欧亚种品种感霜霉病和黑痘病之间是负相关的关系,但相关性不显著,而欧亚种品种(系)后代对霜霉病和白粉病的抗病性存在极显著相关性^[34-36]。另外,胼胝体积累被认为是抵抗霜霉病的反应物之一,H₂O₂ 也是一个重要的防御信号,Liu 等^[37]使用 3 种中国野生抗病葡萄(华东葡萄‘Baihe-35-1’,刺葡萄‘Langao-5’和复叶葡萄‘Liuba-8’)和欧亚种易感品种(‘Pinot noir’),进行了病理学上的研究,通过苯胺蓝染色表明 3 种中国野生抗病葡萄上有胼胝体积累,‘Baihe-35-1’还具有特殊的荧光光谱,使用 3,3-二氨基联苯胺进行比色,在‘Langao-5’和‘Liuba-8’上产生了 H₂O₂,这些特征在易感霜霉病的欧亚种‘Pinot noir’上则不存在。

4 分子抗性

随着分子生物学的发展,葡萄抗霜霉病机制的研究已经深入到分子水平。Kim^[38]认为葡萄抗霜霉病是由单基因控制,并存在修饰基因;何宁等^[39]认为山葡萄抗霜霉病是受一对具有显隐性关系基因控制;李华等^[40]、贺普超等^[41]、宋润刚等^[42]则认为葡

萄抗霜霉病为表现数量性状遗传特征的多基因控制,抗病类型中的品种或品系中存在抗病的微效多基因并表现为累加性效应;Luo 等^[43]用 BSA、SCAR 和 RAPD 方法研究了葡萄感霜霉病基因的分子标记,发现 RAPD 标记 OPO10-800 与葡萄感霜霉病主效基因紧密连锁,将该 DNA 片段克隆并测序,并将 OPO10-835RAPD 标记转化为 SCAR 标记 SCO10-835;此外,还发现 RAPD 标记 OPO06-1500 与葡萄抗霜霉病主效基因 Rpv1 紧密连锁,并将此 RAPD 标记转化为 SCAR 标记 SCO06-1500,这两个 SCAR 标记均可用于葡萄对霜霉病的抗病与感病性鉴定。Fischer 等^[44]和 Welter 等^[45]在 18 号连锁群上定位了一个抗霜霉病的主效基因,在 4 号连锁群上定位了一个微效基因;Kortekamp 等^[46]通过差异显示技术对抗病的河岸葡萄和感病的欧洲葡萄进行了研究,发现并分离到一个定位 10 号连锁群的 VRP-1 抗病基因。Marguerit 等^[47]利用欧洲种‘赤霞珠’与美洲河岸葡萄‘Gloire de Montpellier’的 138 株杂交个体在 12 号连锁群定位了 2 个新的跟霜霉抗性相关的位点 Rpv5 和 Rpv6;Moreira 等^[48]分别利用‘Moscato Bianco’和 *V. riparia* 174 个杂交一代,‘VRH3082 1-42’和‘SK77 5/3’94 个杂交后代构建了两张葡萄染色体连锁图谱,抗霜霉病的 QTLs 主要定位在第一张图谱的 7、12 连锁群上和第二张图谱的 7、8、12 连锁群上。

在定位葡萄霜霉病抗性 QTLs 的同时,研究者们也试图克隆得到抗霜霉病的相关基因。Wu^[49]等用 Solexa 测序的方法得到一些可能与抗霜霉病相关的基因和通路,从感病样品中获得 15 249 个基因,对照中获得 14 549 个基因,感病样品与对照的差异表达基因富集的通路涉及核糖体代谢、光合作用、氨基酸与糖代谢以及淀粉和蔗糖代谢,Rpv1、NPR1 的同源基因和 PR 蛋白编码基因与葡萄霜霉病抗病机制有关。Polesani 等^[50]采用 cDNA-AFLP 技术分析感病品种‘雷司令’霜霉病感染的叶片,得到 804 个转录本,这为阐明霜霉病侵染过程的分子机制及识别抑制病原菌的相关基因提供了帮助。王平等^[51]获得 10 个与已知抗病基因相似保守结构域的葡萄抗病基因同源片段(RGA),同时定量 PCR 分析出 RGA1、RGA2、RGA5 和 RGA23 在感染霜霉菌后显著表达,推测可能与葡萄抗霜霉病有关,使得克隆出抗霜霉病基因成为可能。孔祥久等^[52]获得葡

萄霜霉菌候选效应子 RXLR5 信号肽,推测可能从葡萄霜霉菌细胞内分泌到胞外的过程中起重要作用。

不同基因型的葡萄对霜霉病的抗性也不同,*V. vinifera* 葡萄对霜霉病敏感,*V. rupestris* 葡萄中抗,*V. amurensis* 葡萄抗霜霉病,圆叶葡萄则对霜霉病完全免疫^[53]。Figueiredo 等^[54]利用基因芯片技术,在 121 个转录本中,发现代表感病‘Regent’和抗病的‘Trincadera’的 29 个差异表达基因。

5 小结

霜霉病不仅严重影响了葡萄的生长还影响了产量和品质。现今关于葡萄霜霉病抗性的研究虽然取得了一定的进展,但是由于不同葡萄品种(类型)对霜霉病的抗性强弱与其自身的形态结构和生理生化特性有着紧密的联系,所以研究者往往在对葡萄霜霉病抗性的研究方面存在不同的见解。葡萄对霜霉病的抗病性涉及诸多因素,各因素间关系复杂,虽然至今未能确定出葡萄抗霜霉病的决定性因子,但是通过对抗性品种的抗病机制、遗传进程或抗病基因的研究,结合长期杂交育种或转基因的方式,将抗霜霉病性状与葡萄优良性状相结合,培育抗病品种是解决霜霉病的最安全有效、最有前景的方法。

参考文献

- [1] GESSLER C, PERTOT I, PERAZZOLLO M. *Plasmopara viticola*: a review of knowledge on downy mildew of grapevine and effective disease management[J]. *Phytopathologia Mediterranea*, 2011, 50: 3–44.
- [2] CHEN W J, DELMOTTE F, RICHARD-CERVERA S, et al. At least two origins of fungicide resistance in grapevine downy mildew populations[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2007, 73(16): 5162–5172.
- [3] 吴行昶, 刘楠, 张剑侠, 等. 美国和新加坡葡萄资源抗主要真菌病害的田间自然鉴定[J]. *果树学报*, 2011, 28(5): 849–856.
- [4] 沙月霞, 王国珍, 樊仲侠, 等. 宁夏贺兰山东麓不同葡萄品种对霜霉病的抗性鉴定[J]. *果树学报*, 2007, 24(6): 803–809.
- [5] 刘旭, 杨晓畅, 陶怡, 等. 葡萄霜霉病拮抗细菌的筛选、鉴定及发酵条件优化[J]. *果树学报*, 2015, 31(3): 1–13.
- [6] 李宝燕, 王培松, 倪寿山, 等. 不同葡萄品种对霜霉病的抗性鉴定及相关生理生化研究[J]. *果树学报*, 2016, 33(2): 217–223.
- [7] 刘丽, 刘长远, 王辉, 等. 不同葡萄品种对霜霉病的抗性[J]. *植物保护*, 2017, 43 (2): 177–182.
- [8] 王国英. 葡萄叶片气孔与霜霉病抗性[J]. *果树科学*, 1988, 5

- (3):120-121.
- [9] 徐红霞,朱建兰,常永义. 葡萄品种对霜霉病抗性研究[J]. 中外葡萄与葡萄酒,2004(2):30-31.
 - [10] 乔宝营,黄海帆,刘崇怀,等. 几种理化因素与葡萄霜霉病抗性的关系[J]. 果树学报,2014,31(5):901-905.
 - [11] 刘天明,李华,张振文. 鲜食葡萄品种对霜霉病的抗性抗病机理研究[J]. 植物保护学报,2001,28(2):118-122.
 - [12] BOUBALS D. Rot and deterioration [J]. Review of Plant Pathology,1984,63(8):328.
 - [13] DIEA-NAVAJAS A M, WIEDEMANN-MERDINOGLU S, GREIF C, et al. Nonhost versus host resistance to the grapevine downy mildew, *Plasmopara viticola*, studied at the tissue level [J]. Phytopathology,2008,98:776-780.
 - [14] ABADZHYAN R A. Peroxidase and phytoncide activity of the leaves in grape in relation to mildew resistance [J]. Sel'skokhozyaistvennaya Biologiya,1983(3):105-106.
 - [15] DAIG H, ANDARY C, MONDOLOT-COSSON, et al. Histochemical studies on the interaction between three species of grapevine, *Vitis vinifera*, *V. rupestris* and *V. rotundifolia* and the downy mildew fungus, *Plasmopara viticola* [J]. Physiological and Molecular Plant Pathology,1995,46:177-188.
 - [16] NAGARATHNA K C, SHETTY S A, SHETTY H S. Phenylalanine ammonia lyase activity in pearl millet seedlings and its relation to downy mildew disease resistance [J]. Journal of Experimental Botany,1993,44:1291-1296.
 - [17] PUNJA Z K. Genetic engineering of plants to enhance resistance to fungal pathogens-a review of progress and future prospects [J]. Plant Pathology,2001,23:216-235.
 - [18] RICHTER H, PEZET R, VIRET O, et al. Characterization of 3 new partial stilbene synthase genes out of over 20 expressed in *Vitis vinifera* during the Interaction with *Plasmopara viticola* [J]. Physiological and Molecular Plant Pathology,2006,67:248-260.
 - [19] 史娟,杨之伟. 过氧化物酶活性及其同工酶与葡萄对霜霉病抗性的关系[J]. 农业科学研究,2006,27(1):11-12.
 - [20] 房玉林,宋士任,张艳芳,等. 不同品种葡萄抗霜霉病特性与叶片 POD、PPO 活性关系的研究[J]. 西北植物学报,2007,27(2):392-395.
 - [21] 林玲,卢江,黄羽,等. 不同葡萄品种感染霜霉菌后叶片中几种酶活性的变化[J]. 南方农业学报,2014,45(2):222-225.
 - [22] 齐慧霞,刘永军,吴学仁,等. 葡萄感染霜霉病后叶片中4项生化指标的变化[J]. 华北农学报,2005,20(3):104-106.
 - [23] 吕秀兰,苟琳,龚荣高,等. 葡萄品种对霜霉病抗性鉴定的生化指标研究[J]. 植物病理学报,2004,34(6):512-517.
 - [24] PEREPELITSA E D, NAIDENOVA I N. Evaluation of microcloned and greenhouse grape varieties for resistance to *Plasmopara* on the basis of peroxidase activity and isoenzyme composition [J]. Review of Plant Pathology, 1988,67(6):327.
 - [25] 齐慧霞,王同坤,齐永顺,等. 不同酒葡萄品种感染霜霉病后叶片生理特性的变化[J]. 果树学报,2006,23(1):73-76.
 - [26] MARGARYAN A A. The exchange of nitrogen compounds in some hybrids and culture of grapevine in connection with their frost and mildew resistance [J]. Review of Plant Pathology, 1982,61(1):56.
 - [27] ANTONYAN A S, MARUTYAN S A. Changes of amino acids in grapevine hybrids differing in their resistance to mildew [J]. Biologicheskii Zhurnal Armenii,1984,37(5):383-386.
 - [28] ANTONYAN A S, MARUTYAN S A. Variation in protein in grape hybrids differing in levels of resistance during the process mildew infection [J]. Plant Breeding Abstracts, 1986,56(10):980.
 - [29] 王春明,郭建国,漆永红,等. 葡萄叶片叶绿素质量分数与其霜霉病抗性的关系[J]. 西北农业学报,2016,25(3):458-464.
 - [30] 刘会宁,朱建强,万幼新. 几个欧亚种葡萄品种对霜霉病的抗性鉴定[J]. 上海农业学报,2001,17(3):64-67.
 - [31] ABANDZHYAN R A. Some biochemical characters in relation to downy resistance in grapevine [J]. Plant Breeding Abstracts,1983,53(4):317.
 - [32] 丁平海,郝荣庭. 酚类物质对核桃嫁接成活的影响[J]. 河北农业大学学报,1991,14(4):6-9.
 - [33] 刘淑欣,熊德中,冯国文. 磷钾营养与葡萄产量、品质及抗病性的关系[J]. 福建农学院学报(自然科学版),1993,22(2):203-207.
 - [34] 刘会宁,李丛玉,吴广宇. 欧亚种葡萄对霜霉病和黑痘病的抗性及其关系[J]. 华南农业大学学报(自然科学版),2004,25(1):48-51.
 - [35] 张振文,李华,刘会宁. 欧亚种葡萄对霜霉病与白粉病的抗性遗传关系[J]. 园艺学报,2000,27(6):441-443.
 - [36] 刘会宁,李华. 欧亚种葡萄自交 F1 对白粉病和霜霉病的抗性遗传[J]. 植物保护学报,2004,31(1):57-62.
 - [37] LIU Ruiqi, WANG Lan, ZHU Jiali, et al. Histological responses to downy mildew in resistant and susceptible grapevines [J]. Protoplasma,2015,252:259-270.
 - [38] KIM S K. Study of interspecific crosses in vine, transmission to downy mildew and to phylloxera [J]. Vitis, 1978,17(4):423.
 - [39] 何宁,房耀兰,刘素荣. 葡萄种间杂种抗霜霉病的遗传[J]. 葡萄栽培与酿酒,1984(1):21-28.
 - [40] 李华,刘天明. 欧亚种葡萄霜霉病抗性及其遗传稳定性研究[J]. 西北农业大学学报,1995,23(1):1-6.
 - [41] 贺普超,刘延林. 葡萄属种间杂交一代对霜霉病抗性遗传的研究[J]. 园艺学报,1995,22(1):29-34.
 - [42] 宋润刚,路文鹏,李昌禹,等. 山葡萄种内杂交 F1 对霜霉病抗性遗传的研究[J]. 园艺学报,1998,25(2):117-122.
 - [43] LUO Sulan, HE Puchao, ZHOU Peng, et al. Identification of molecular genetic markers tightly linked to downy mildew resistant genes in grape [J]. Journal of Genetics and Genomics, 2001,28(1):76-82.
 - [44] FISCHER B M, SALAKHUTDINOV I, AKKURT M, et al. Quantitative trait locus analysis of fungal disease resistance factors on a molecular map of grapevine [J]. Theoretical and Applied Genetics,2004,108:501-515.

2029-2038.

[16] ZIEGELBERGER G. Redox-shift of pheromone binding protein in the silk moth *Antheraea polyphemus* [J]. European Journal of Biochemistry, 1995, 232(3): 706-711.

[17] ZHU J, BAN L, SONG Limei, et al. General odorant-binding proteins and sex pheromone guide larvae of *Plutella xylostella* to better food [J]. Insect Biochemistry & Molecular Biology, 2016, 72: 10-19.

[18] LIU N Y, YANG F, YANG K, et al. Two subclasses of odorant-binding proteins in *Spodoptera exigua* display structural conservation and functional divergence[J]. Insect Molecular Biology, 2015, 24(2): 167-182.

[19] QUAN Linfa, QIU Guisheng, ZHANG Huaijiang, et al. Sub-lethal concentration of beta-cypermethrin influences fecundity and mating behavior of *Carposina sasakii* (Lepidoptera: Carposinidae) adults[J]. Journal of Economic Entomology, 2016, 109(5): 2196-2204.

[20] PELOSI P, MAIDA R. Odorant-binding proteins in insects [J]. Comparative Biochemistry and Physiology, Part B, Biochemistry & Molecular Biology, 1995, 111(3): 503-514.

[21] VIEIRA F G, ROZAS J. Comparative genomics of the odorant-binding and chemosensory protein gene families across the Arthropoda: origin and evolutionary history of the chemosensory system [J]. Genome Biology and Evolution, 2011, 3: 476-490.

[22] 王菁桢, 胡平, 骆有庆, 等. 光肩星天牛性信息素结合蛋白 AglaPBP1 和 AglaPBP2 基因鉴定和表达分析[J]. 应用昆虫学报, 2017, 54(1): 45-55.

[23] ALLEN J E, WANNER K W. Asian corn borer pheromone binding protein 3, a candidate for evolving specificity to the 12-tetradecenyl acetate sex pheromone[J]. Insect Biochemistry and Molecular Biology, 2011, 41(3): 141-149.

[24] OCHIENG S, PARK K, BAKER T. Host plant volatiles synergize responses of sex pheromone-specific olfactory receptor neurons in male *Helicoverpa zea* [J]. Journal of Comparative Physiology A, 2002, 188(4): 325-333.

[25] SUN Mengjing, LIU Yang, WANG Guirong. Expression patterns and binding properties of three pheromone binding proteins in the diamondback moth, *Plutella xylostella* [J]. Journal of Insect Physiology, 2012, 59(1): 46-55.

[26] 张升祥, 张瑶, 徐世清, 等. 家蚕蛹和成虫期 GOBP/PBP 亚家族基因簇基因定位与表达分析[J]. 昆虫学报, 2010, 53(10): 1069-1076.

[27] ZHOU J J, ROBERTSON G, H E X, et al. Characterisation of *Bombyx mori*, odorant-binding proteins reveals that a general odorant-binding protein discriminates between sex pheromone components [J]. Journal of Molecular Biology, 2009, 389(3): 529-545.

[28] 杜家纬. 植物-昆虫间的化学通讯及其行为控制[J]. 植物生理学报, 2001, 27(3): 193-200.

(责任编辑: 田 喆)

~~~~~

(上接 19 页)

[45] WELTER L, GOKTURK-BAYDAR N, AKKURT M, et al. Genetic mapping and localization of quantitative trait loci affecting fungal disease resistance and leaf morphology in grapevine (*Vitis vinifera* L.) [J]. Molecular Breeding, 2007, 20: 359-374.

[46] KORTEKAMP A, WELTER L, VOGT S. Identification isolation and characterization of a CC-NBS-LRR candidate disease resistance gene family in grapevine [J]. Molecular Breeding, 2008, 22(3): 421-432.

[47] MARGUERIT E, BOURY C, MANICKI A, et al. Genetic dissection of sex determinism, inflorescence morphology and downy mildew resistance in grapevine [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2009, 118(7): 1261-1278.

[48] MOREIRA F M, MADINI A, MARINO R, et al. Genetic linkage maps of two interspecific grape crosses (*Vitis* spp.) used to localize quantitative trait loci for downy mildew resistance [J]. Tree Genetics & Genomes, 2011, 7(1): 153-167.

[49] WU Jiao, ZHANG Yali, ZHANG Huiqin, et al. Whole genome wide expression profiles of *Vitis amurensis* grape responding to downy mildew by using Solexa sequencing technology [J]. BMC Plant Biology, 2010, 10: 234-459.

[50] POLESANI M, DESARIO F, FERRARINI A, et al. cDNA-AFLP analysis of plant and pathogen genes expressed in grapevine infected with *Plasmopara viticola* [J]. BMC Genomics, 2008, 9: 142-156.

[51] 王平. 葡萄抗霜霉病相关基因的分离与功能分析[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2013.

[52] 孔祥久, 石洁, 孔繁芳, 等. 葡萄霜霉菌候选效应子 RXLR5 信号肽的鉴定[J]. 植物保护, 2016, 42 (1): 40-44.

[53] STAUDT G, KASSEMAYER H H. Evaluation of downy mildew resistance in various accessions of wild *Vitis* species [J]. 53Bioorganic & Medicinal Chemistry Letters, 1995, 10(11): 1293-1295.

[54] FIGUEIREDO A, FORTES A M, FERREIRA S, et al. Transcriptional and metabolic profiling of grape (*Vitis vinifera* L.) leaves unravel possible innate resistance against pathogenic fungi [J]. Journal of Experimental Botany, 2008, 59(12): 3371-3381.

(责任编辑: 田 喆)