

王艳斌, 任飞荣, 谢咸升. 小麦蚜虫防控策略及抗蚜性研究进展[J]. 山西农业科学, 2025, 53(2): 57-66.

WANG Y B, REN F R, XIE X S. Research progress on wheat aphid prevention and control strategies and aphid resistance[J]. Journal of Shanxi Agricultural Sciences, 2025, 53(2): 57-66.

doi:10.3969/j.issn.1002-2481.2025.02.08

小麦蚜虫防控策略及抗蚜性研究进展

王艳斌¹, 任飞荣², 谢咸升¹

(1. 山西农业大学 小麦研究所/农业农村部有机旱作农业重点实验室(部省共建), 山西 临汾 041000;

2. 河南大学 生命科学学院/棉花生物育种与综合利用全国重点实验室, 河南 郑州 450046)

摘要: 蚜虫作为小麦的主要害虫之一, 其侵染和破坏行为显著影响了小麦的品质和产量。蚜虫与共生微生物或其他真菌病原体的相互作用, 进一步加剧了对小麦的危害。尽管传统的化学防治或单基因抗虫品种能在短期内控制蚜虫种群, 但长期使用会导致害虫产生抗性, 防治效果逐渐减弱。因此, 寻找经济高效、环境友好的蚜虫管理策略以减轻蚜虫对小麦生产的破坏已成为小麦种植领域的研究热点。近年来, 众多研究集中在小麦与蚜虫的相互作用上, 为开发新型蚜虫防治技术提供了理论支持。文章一方面综述了小麦蚜虫防治的最新研究进展, 包括生态调控如小麦和其他农作物间作增加麦田生物多样性, 生物防治如利用植物提取物、昆虫病原真菌和土壤微生物防治蚜虫, RNA干扰如植物介导的RNAi技术, 以及面临的挑战; 另一方面综述了小麦抗蚜性最新研究进展, 包括挖掘小麦抗蚜基因、选育小麦抗蚜品种以及分子育种技术如分子标记技术在选育小麦抗蚜品种中的应用。大量研究表明, 种植小麦抗蚜品种与其他农业管理措施相互配合是目前最有潜力的蚜虫综合防治策略。

关键词: 麦蚜虫; 生态调控; 生物防治; RNA干扰; 抗蚜基因; 抗蚜品种; 分子育种技术

中图分类号: S435.122+.2 **文献标识码:** A **文章编号:** 1002-2481(2025)02-0057-10

Research Progress on Wheat Aphid Prevention and Control Strategies and Aphid Resistance

WANG Yanbin¹, REN Feirong², XIE Xiansheng¹

(1. Institute of Wheat, Shanxi Agricultural University/Key Laboratory of Sustainable Dryland Agriculture (Co-construction By Ministry and Province), Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Linfen 041000, China;

2. School of Life Sciences, Henan University/National Key Laboratory of Cotton Biological Breeding and Comprehensive Utilization, Zhengzhou 450046; China)

Abstract: Aphids, as one of the main pests of wheat, significantly affect the quality and yield of wheat through their infection and destructive behavior. The interaction between aphids and symbiotic microorganisms or other fungal pathogens further exacerbates the harm to wheat. Although traditional chemical control or single gene insect resistant varieties can control aphid populations in the short term, long-term use leads to pest resistance and gradually weakens the control effect. Therefore, it has become a research hotspot to the search for economically efficient and environmentally friendly aphid management strategies to reduce the damage of aphids to wheat production in the field of wheat cultivation. In recent years, numerous studies have focused on the interaction between wheat and aphids, providing theoretical support for the development of new aphid control technologies. In this article, on the one hand, the latest research progress in the prevention and control of wheat aphids was summarized, including ecological regulation, such as intercropping wheat with other crops to increase wheat field biodiversity; biological control, such as using plant extracts, insect pathogenic fungi, and soil microorganisms to control aphids;

收稿日期: 2025-01-17

基金项目: 山西农业大学“引进人才科研启动工程”项目(2023BQ38); 山西省现代农业产业技术体系建设专项资金(2023CYJSTX02-18); 农业基础性长期性科技工作植物保护监测项目(NAES-PP-017)

作者简介: 王艳斌, 助理研究员, 博士, 主要从事农作物害虫的综合防治与基础研究, E-mail: wangyanbinxms@sxau.edu.cn

通信作者: 谢咸升, 副研究员, 博士, 主要从事植物保护与微生物资源利用研究, E-mail: xxshlf@163.com

RNA interference, such as plant mediated RNAi technology; and the challenges faced. On the other hand, the latest research progress on wheat aphid resistance was also reviewed, including the exploration of wheat aphid resistance genes, breeding for wheat aphid resistant varieties, and the application of molecular breeding techniques such as molecular marker technology in breeding for wheat aphid resistant varieties. Numerous studies have shown that planting wheat varieties resistant to aphids in conjunction with other agricultural management measures is currently the most promising comprehensive aphid control strategy.

Keywords: wheat aphid; ecological regulation; biological control; RNA interference; aphid resistance gene; aphid resistant varieties; molecular breeding technology

小麦 (*Triticum aestivum* L.) 作为全球第三大主食作物, 种植范围极为广泛, 在全球超过 150 个国家广泛种植, 种植面积约 2.2 亿 hm^2 。在全球人口数量迅速增长而耕地面积不断缩减的情况下, 当前小麦粮食生产的主要挑战在于实现产量每年 2% 的稳定增长^[1]。然而, 在农业生产过程中, 小麦整个发育周期内都深受蚜虫侵扰。其中, 麦长管蚜 (*Sitobion avenae fabricius*)、禾谷缢管蚜 (*Rhopalosiphum padi* L.)、麦二叉蚜 (*Schizaphis graminum* Rondani) 和俄罗斯小麦蚜虫 (*Diuraphis noxia* Kurdjumov) 是危害性最强且最为常见的蚜虫物种^[1]。小麦蚜虫不仅直接侵害小麦, 还携带并传播病毒, 进而引发病害, 导致小麦黄化花叶病等病毒病的发生^[2-5]。这些害虫对小麦造成严重损害, 进而对全球食品安全构成重大威胁。

当前, 化学防治仍是农业生产中控制麦蚜的关键手段。已有研究表明, 在麦蚜虫害爆发初期, 使用化学杀虫剂能在一周内使麦蚜种群数量减少 70%~80%。短期内对麦蚜的抑制效果显著。目前, 新烟碱类和拟除虫菊酯杀虫剂凭借高效的杀虫特性, 成为防治蚜虫的主要选择^[6]。然而, 这 2 种杀虫剂在农业中的广泛和频繁使用加速了蚜虫抗药性的产生, 这使得防治效果大打折扣, 给防治工作带来巨大挑战。中国科学院发布的全球小麦病虫害遥感监测报告显示, 全球约 80% 的小麦产区受到蚜虫的侵害, 其中, 中国、俄罗斯、法国等主要小麦生产国的蚜虫发生面积占较大的比例^[7]。此外, 2024 年全国小麦中后期重大病虫害发生面积约 5 900 万 hm^2 , 其中, 蚜虫发生面积约 1 300 万 hm^2 , 表明蚜虫已成为全球小麦产区持续存在的问题^[8]。为保障全球食品安全, 迫切需要探寻有效的害虫管理手段来控制蚜虫。近年来, 抗蚜小麦品种的培育和生化信息技术的发展为开发更实用、更环保的蚜虫控制方法提供了新思路。已有研究表明, 种植抗蚜小麦品种能有效降低蚜虫危害程度, 降幅达 30%~40%^[9]。同时, 生化信息技术助力研

发的新型生物防治药剂, 在小范围试验中, 能在 2 周内使麦蚜种群数量减少约 50%^[10]。文章对当前小麦蚜虫防控策略及抗蚜性研究进展进行了综述与探讨。

1 小麦蚜虫防控策略研究进展

1.1 生态调控

随着农业的可持续发展, 迫切需要开发具有可持续性的害虫管理方法, 生态调控便是其中备受瞩目的方向。生态调控, 即利用生物多样性原理对害虫种群实施“生态控制”, 现已成为害虫防治领域的重要发展趋势, 具有广阔的应用前景。已有研究表明, 这种害虫防治策略能够提供经济且环保的害虫管理方案^[11]。在害虫种群增长的生态调节过程中, 捕食者以及寄生蜂起着主导作用, 如二星瓢虫 (*Adalia bipuncta* L.)、七星瓢虫 (*Coccinella septempunctata* L.)、绿草蛉 (*Chrysoperla carnea* Stephens)、寄生蜂 (*Aphelinus bellicalis* Dalman 和 *Aphidius avenae* Haliday)、黑带食蚜蝇 (*Episyrphus balteatus* De Geer) 和卵形异绒螨 (*Allothrombium ovatum*) 能有效抑制蚜虫种群数量^[12-13]。相比之下, 传统的小麦耕作方式, 因其对环境 and 人类健康存在潜在危害而备受争议^[14]。传统的单一的小麦种植系统高度依赖于农业化学品, 如合成肥料、化学农药、生长调节剂等外部投入, 这在一定程度上简化了农业生态系统的复杂性^[15]。相反, 提升田间生物多样性, 可以使农业系统从多种生态系统服务中受益, 包括营养循环、土壤结构改善、害虫控制等^[16]。

在提高小麦生产可持续性的策略中, “农业生物多样性战略”引起了广泛关注。其中, 通过精心设计的间作系统来增加田间植物物种多样性, 已成为一项关键举措^[17]。已有研究表明, 间作能够改善环境条件, 促进天敌活动, 有效调节害虫种群, 从而最大限度地减少作物损失。间作作为一种古老的农业技术, 其核心理念是在同一片土地上同

时种植 2 种或多种作物^[12]。与单一作物种植相比,间作模式不仅能够高效地利用环境资源,还能有效抑制害虫的爆发,因此,在提高作物产量方面发挥着至关重要的作用^[12]。在小麦种植中,小麦与苜蓿(*Medicago sativa* L.)的间作是控制小麦蚜虫的典型模式。与单一小麦种植相比,小麦-苜蓿间作种植显著提高了卵形异绒螨(*A.ovatum*)幼虫的丰度和其在麦长管蚜(*S.avenae*)中的寄生率^[12]。小麦与油菜(*Brassica napus* L.)的间作同样能够增加麦长管蚜天敌,如黑带食蚜蝇(*E. balteatus*)、麦蚜茧蜂(*A.avenae*)等物种丰富度,从而在小麦灌浆早期有效控制麦蚜的侵染^[18]。小麦与豌豆(*Pisum sativum* L.)或绿豆(*Vigna radiata* L.)间作也观察到了类似的现象^[19]。同时,在小麦与不同作物间作时,瓢虫类的发生总量显著高于小麦单作田^[20]。由此可见,小麦与不同作物间作,能在一定程度上有效减少麦蚜种群数量,调整其空间分布,并吸引更多天敌,从而实现对麦蚜的生态调控作用。这可能是因为与小麦单一栽培相比,非寄主作物释放的气味可能吸引更多的瓢虫、寄生蜂等天敌,进而调节麦蚜在小麦植株上的种群动态平衡。此外,间作模式下非寄主释放的气味与寄主的气味重叠,可能干扰了蚜虫对寄主的偏好和定位能力^[21]。因此,小麦与其他作物的间作,有望成为控制蚜虫种群增长的有效措施。

1.2 生物防治

在蚜虫种群数量较低时,采用植物提取物和昆虫病原真菌进行防治可以取得较为理想的效果。印楝素、球孢白僵菌(*Beauveria bassiana*)、绿僵菌(*Metarhizium anisopliae*)等是其中一些常用的、有效的防治手段^[22-23]。ALI等^[24]通过给麦蚜虫联合使用印楝、赤桉和昆虫病原真菌(Entomopathogenic fungi, EPF),评估了这些植物提取物和昆虫病原真菌对麦蚜的生物活性,结果显示,赤桉与球孢白僵菌联合感染蚜虫,可导致蚜虫高达 87% 的死亡率;印楝与白僵菌联合使用时,蚜虫死亡率最低,仅为 54%。但是,一旦蚜虫种群开始快速增长,这些防治方法将面临更多挑战,防治效果也会显著下降。最近,SONG等^[25]通过给小麦接种植物内生菌提高了小麦的抗虫性。他们给小麦接种了 2 种植物内生菌 YC 和 BB 后,让禾谷缢管蚜取食接种的小麦。结果发现,接种植物内生菌后,小麦中与抗虫相关的基因显著富集,同时抗虫物

质含量显著提高。这些抗虫物质与蚜虫的取食行为、存活率、繁殖速率等均呈显著负相关^[25]。

此外,土壤微生物在促进植物生长和生物胁迫抗性方面的积极作用正逐渐受到人们的广泛关注。有益微生物作为生物防治手段已在农业生产中得到了广泛应用。以木霉属为例,哈茨木霉(*Trichoderma harzianum*)已被证实是马铃薯长管蚜(*Macrosiphum euphorbiae* Thomas)的有效生物防治剂^[26]。番茄种子浸泡在哈茨木霉的新鲜孢子悬浮液中,能激发番茄的抗性反应并释放挥发性有机化合物吸引蚜虫寄生蜂阿尔蚜茧蜂(*Aphidius ervi* Haliday),导致蚜虫的发育期和寿命缩短^[26]。尽管目前的研究尚未明确指出土壤微生物木霉菌属对小麦蚜虫的控制作用,但上述研究表明木霉菌孢子悬浮液处理作物种子可增强作物的抗虫能力。因此,采用木霉菌孢子悬浮液浸泡小麦种子,可能会增强小麦幼苗抵御小麦蚜虫侵害的能力。

1.3 RNA 干扰

在农业生产领域,一方面,过度使用杀虫剂给食品、环境和生物多样性带来了重大风险^[27];另一方面,尽管转基因作物,特别是那些表达苏云金芽孢杆菌(*Bacillus thuringiensis*, Bt)杀虫蛋白的品种,在减少杀虫剂使用和提高作物产量方面取得了一定成效,但含有杀虫蛋白作物的应用范围很有限,且田间已经出现对杀虫蛋白具有抗性的害虫。因此,开发新的害虫管理技术变得尤为迫切^[28-29]。自从发现双链 RNA(Double-stranded RNA, dsRNA)能够抑制靶基因的转录丰度以来,基于植物和昆虫介导的 RNA 干扰(RNA interference, RNAi)技术已被开发为一种具有潜力的新型害虫控制方法^[30]。RNAi 现象在多种真核生物(植物、真菌、昆虫、动物、线虫等)中普遍存在^[31]。RNAi 通过多种机制调节基因表达,包括高效的转录后基因沉默、翻译抑制、RNA 降解以及通过引导 DNA 甲基化的转录基因沉默(TGS)^[32]。

已有研究表明,植物介导的 RNAi 技术在多个昆虫-植物系统中显著降低了目标基因的表达水平。例如,在棉铃虫与棉花、玉米根虫与玉米、稻飞虱与水稻、蚜虫与烟草以及蚜虫与小麦的系统中, RNAi 技术成功抑制了相关基因的转录丰度,从而干扰了害虫在植物上的正常生长发育^[33-35]。以蚜虫与小麦系统为例,转基因小麦植物中表达

靶向麦长管蚜羧酸酯酶 E4 (*Carboxylesterase E4*, *CbE E4*) 基因的 dsRNA, 导致 *CbE E4* 基因的转录水平下降, 进而影响了麦长管蚜对辛硫磷杀虫剂的耐受性^[34]。此外, 转基因小麦植株中表达与编码麦长管蚜锌指蛋白 (*SaZFP*) 基因序列互补的 198 bp dsRNA 片段, 能够有效提升蚜虫死亡率并降低其日繁殖力^[36]。最近, SUN 等^[37] 利用小麦介导的 RNAi 方法获得了抗蚜虫小麦。他们先后分离鉴定出小麦蚜虫诱导抗性相关基因 *Tafps*, 并通过 dsRNA 体外蚜虫饲喂试验筛选出对蚜虫致死效果较好的蚜虫特异 RNAi 靶标基因 *SaZFP*。蚜虫取食表达 ds*SaZFP* 的小麦后, 蚜虫体内 *SaZFP* 表达明显下调, 进而导致蚜虫发育时间明显延长、蚜虫存活率及繁殖能力均显著降低。进一步研究发现, 该 RNAi 效应可以有效传递到下一代。该研究不仅发现了蚜虫中一种新的有效的 RNAi 靶点, 而且还证明了植物介导的 RNAi 干扰蚜虫取食和消化吸收的关键基因可以作为一种有效的小麦蚜虫控制策略^[37]。值得注意的是, 随着基因组测序和分析技术的不断进步, 将极大地促进在蚜虫及其共生菌中表达能够影响蚜虫生长、存活、发育的靶基因的 dsRNA 的研究与应用^[38-39]。LI 等^[40-41] 对荻草谷网蚜 (*S. miscanthi*) 以及其初级共生菌 *Buchnera* 的基因组进行了研究, 发现 *Buchnera* 基因组中几乎包含了 10 种必需氨基酸合成途径中的所有关键基因, 然而缺失了必需氨基酸亮氨酸 (Leu)、异亮氨酸 (Ile) 和缬氨酸 (Val) 合成通路中最后一步所需的支链氨基酸转移酶基因 (*Branched-chain amino acid transferase, ilvE*) 及异亮氨酸合成通路中的第一步基因苏氨酸脱水酶基因 (*Threonine dehydratase, ilvA*)。而这 2 个基因恰好存在于蚜虫基因组中, 且 *ilvE* 和 *ilvA* 在含菌细胞中有较高的表达量。通过 RNAi 技术, 降低 *ilvE* 的表达水平, 对蚜虫死亡率及 *Buchnera* 相对丰度具有明显的负面影响; 而干扰 *ilvA* 的表达, 则显著降低蚜虫体质量和产蚜量。该研究以蚜虫与共生菌 *Buchnera* 代谢基因作为 RNAi 靶标, 为研发蚜虫防控新技术和打破蚜虫-共生菌共生关系的“抑菌防虫”新策略提供了理论依据。

RNAi 技术的广泛应用受到了 dsRNA 递送效率的制约, 这一挑战直接关系到基因沉默的效果^[42]。因此, 为了突破这一瓶颈, 一系列创新的人工 dsRNA 递送策略应运而生。在 RNAi 技术的实

用化过程中, 挑选合适的 dsRNA 递送策略至关重要, 直接决定了技术的成败。目前, 已有若干 dsRNA 递送策略在实践中证明有效。其中, 一种策略是将合成的 dsRNA 或源自病原体及害虫基因的短干扰 RNA (sRNA) 作为杀虫剂, 喷施于作物叶片。这种基于可喷洒 RNAi 的产品 (例如 sRNA), 适用于控制植物茎、叶、果实上的害虫和病原体。这类产品的评估流程类似于局部杀虫剂, 即将 RNA 溶液喷洒在叶片上, 或通过饲喂方式将 RNA 递送给目标害虫, 随后观察对昆虫的影响^[43]。LI 等^[44] 采用 8 种 miRNA 干扰剂处理蚜虫, 结果显示, 这些 miRNA 对蚜虫具有显著的致死效果, 最高致死率可达 90%。此外, 4 种 miRNA 干扰剂处理后, 麦长管蚜出现了不同程度的翅发育畸形, 包括小翅形成、翅卷曲折叠、发育异常等现象。同时, miRNA 干扰剂还导致了有翅蚜虫数量的减少。这些研究结果为开发基于 miRNA 干扰剂的绿色防控技术提供了理论基础, 并为研究 miRNA 介导的 RNAi 新型抗虫作物提供了宝贵的候选资源, 显示出良好的商业化应用前景。最近研究发现, 漆酶 (*Laccase, Lac*) 可能成为对抗麦长管蚜的潜在 RNAi 靶标。RAFRQUE 等^[45] 首次在蚜虫体内发现了 *Lac* 基因, 并通过喂食人工合成的 ds*Lac*, 8 d 后观察到 *Lac* 基因表达量下降 61%, 麦长管蚜的死亡率达到 69%。随后, 利用根癌农杆菌介导的植物体内和体外转化技术, 将 ds*Lac* 喷洒到小麦植株上, 然后接种麦长管蚜。与对照植株相比, 喷洒 ds*Lac* 的小麦植株上的蚜虫死亡率显著增加。

另一种策略是使用重组微生物, 如病毒和细菌, 在宿主作物内产生 dsRNA^[46]。病毒诱导的基因沉默 (Virus-induced gene silencing, VIGS) 是一种自然发生的现象。与稳定的 RNAi 和突变体不同, VIGS 产生的 dsRNA 是瞬时表达的, 不会永久改变植物的遗传结构。该技术主要是通过将目标基因整合到病毒的基因组中, 在病毒侵染宿主并大量增殖的过程中产生大量 dsRNA, 从而诱导沉默植物病原菌特定的 mRNA, 降低基因表达, 以达到防治病虫害的目的^[47]。白福强^[48] 利用大麦条纹花叶病毒 (Barley stripe mosaic virus, BSMV) 介导的 VIGS 技术研究了麦长管蚜水通道蛋白基因 (*Wsa*) 对麦长管蚜生长的影响。统计分析了 3 种小麦品种 (穗王 126、西农 979 和中国春) 接种 BSMV 病毒干扰载体后对小麦蚜虫繁殖数量的影

响。结果显示,中国春对麦长管蚜数量的抑制效果最为显著,其植株上麦长管蚜的增殖率下降了 68.60%,西农 979 植株上麦长管蚜的增殖率下降了 60.00%,穗王 126 在第 25 天时植株上的麦长管蚜的增殖率也下降了 60.45%。

2 小麦抗蚜性研究进展

2.1 挖掘小麦抗蚜基因

在小麦植株中培育出抗蚜虫特性,被视为农业生产中防治蚜虫的理想方法,因为他对环境的影响较小。与传统育种方法的复杂性与耗时相比,利用重组 DNA 技术将抗性基因植入作物,无疑是一种更为可靠和高效的方式,能够加速培育出具有显著抗虫特性的品种^[49]。通过深入研究麦蚜与小麦之间的相互作用,揭示小麦抗蚜虫的分子机制,可以为培育具有抗蚜特性的小麦品种提供坚实的理论支持。蚜虫的唾液蛋白在调节植物的防御反应方面扮演着关键角色。ZHANG 等^[50]研究发现,SmCSP4 是一种源自荻草谷网蚜(*S. misanthi*)唾液的化学感应蛋白,这种蛋白在蚜虫进食过程中被分泌到小麦植株内。SmCSP4 蛋白能够激活水杨酸(Salicylic acid, SA)介导的植物防御反应,进而抑制蚜虫的取食行为,减少其对小麦的危害。利用纳米载体介导的 RNAi 技术沉默 SmCSP4 基因,可以显著削弱蚜虫激活 SA 防御途径的能力。这项研究不仅拓展了我们对蚜虫与植物相互作用分子机制的理解,而且为小麦抗蚜虫育种工作提供了新的策略。

已有研究发现,植物凝集素在综合虫害管理策略方面扮演着关键角色,这些物质对蛋白水解具有极高的耐受性,能够在昆虫体内保持活性^[13,51]。这些发现表明,植物凝集素可能会对昆虫的发育或繁殖产生负面影响。因此,表达植物凝集素的转基因小麦植物在小麦分子育种领域具有极其重要的应用前景。雪花莲凝集素(*Galanthus nivalis agglutinin, GNA*)是首个成功导入小麦的植物凝集素基因^[52]。在过去的数十年中,GNA 在不同小麦品种中的遗传表达取得了显著进展,从而提高了小麦抗蚜虫性^[13,53]。已有研究表明,食用高表达 GNA 基因的小麦后,麦长管蚜的发育会变得迟缓,存活率也会降低^[54]。

尽管通过转基因植物向昆虫提供凝集素是一种有效的蚜虫防治策略,但将不同蚜虫捕食者的

幼虫例如瓢虫(*A. bipuncta* 和 *C. septentunctata*)和绿草蛉(*C. carnea*)暴露于 GNA 的不利影响还不确定。GNA 的昆虫毒性效应可能会增加捕食者或寄生蜂接触 GNA 的机会^[54]。当这些蚜虫捕食者食用含有 GNA 的人工饲料时,由于 GNA 暴露而引起的环境变化,会显著降低这些捕食者的繁殖力、卵的活力和寿命^[13]。综上所述,在开发表达植物凝集素的转基因作物品种之前,需要深入理解 GNA 的毒性作用机制,并评估 GNA 对捕食者可能产生的不利影响。遗憾的是,目前,关于这一问题的研究相对有限,而且运用植物凝集素进行基因改造的小麦种质在农业上的应用也相对较少。

2.2 选育小麦抗蚜品种

在自然农业生态系统中,一些小麦种质共同进化出一系列防御机制,以控制蚜虫造成的损害。若能精确地识别出具有固定抗性的基因,并将这些基因整合到栽培品种中,便可通过提高栽培品种的抗性进而控制害虫的危害,减少全球农药的使用,降低生产成本^[55]。近年来,小麦育种专家们已经成功鉴定出许多具有抗蚜虫特性的普通小麦及相关品种,为培育具有显著抗蚜能力的小麦品种提供了丰富的种质资源^[56]。

在开发小麦新品种之前,从抗蚜种质中筛选合适的抗蚜性状将有助于小麦育种者选择具有优质抗蚜性状或首选抗蚜类别的品种。植物的抗性主要分为 3 类:耐受性、抗菌性和抗感染性。耐受性通常是一种复杂的多基因性状,他赋予了植物抵御蚜虫侵害的能力,使植物在相似的环境条件下,相较于易感植物能够产生更多的生物量^[57]。在评价植物对蚜虫的耐受性时,通常采用田间条件下的人工蚜虫侵染法^[58]。近年来,MICHAEL 等^[49]研究了苜蓿、大麦、玉米、水稻、黑麦、高粱、小麦等多种作物对蚜虫物种耐受的分子机制,并且取得了一些可以实际应用成果。LUO 等^[58]研究发现,对麦蚜侵染具有较高耐受性的冬小麦植株会将光系统组装蛋白、碳水化合物转移和转化相关基因的表达上调数倍。在籽粒灌浆阶段,大量的光合同化物重新输送到胚乳,有助于提高籽粒产量,以补偿因蚜虫侵染而造成的田间损失。

抗生素能够诱导植物产生化感物质或毒素,包括植物酚类、黄酮类、单宁、DIMBOA、蛋白酶抑制剂等,而这些物质可以显著抑制害虫的生长和发育。抗异种性是指植物的某些特征,如叶表蜡、

毛状体、细胞壁等,会降低其对害虫的吸引力^[57]。小麦种质对蚜虫取食的抗性主要分为抗生素抗性和抗异种性抗性;然而,在单个小麦种质中,要将这2种抗性效应清晰地分离开来往往颇具难度。这是因为与抗生素和抗异种性相关的性状在种质中表现出共生或共遗传特性,他们相互关联、相互影响,难以简单地进行区分和界定^[49]。因此,需要借助其他技术以高效地培育出小麦抗蚜品种。

分子标记技术的运用提高了抗蚜小麦品种培育效率。如简单重复序列(Simple sequence repeats, SSR)已被用于筛选小麦抗蚜系中的抗蚜基因^[59]。在探究抗性基因的紧密连锁位点时,由抗蚜和易感蚜亲本杂交形成的近等基因群体发挥重要作用。该研究群体已成功地将抗蚜虫基因的位点与多种类型的分子标记进行关联和定位,进而绘制出抗性基因的染色体图谱^[49]。近年来,LIU等^[60]和RICCIARDI等^[61]借助不同的分子标记物已鉴定出10多个俄罗斯小麦蚜虫(*D. noxia*)抗性基因和17个麦二叉蚜(*S. graminum*)抗性基因。小麦的抗蚜性大多为单基因控制,并作为显性性状遗传。已有研究报道,单显性基因*Dn1*、*Dn2*、*Dn4*–*Dn9*和*Dnx*可赋予小麦对俄罗斯小麦蚜虫的抗性。候选基因*Gb2*–*Gb7*/*Gbx1*、*Gb8*、*Gba*–*Gbd*等赋予小麦对麦二叉蚜的抗性^[62]。在硬粒小麦系C273中,麦长管蚜抗性基因之一的*RA-1*与硬粒小麦系C273中的SSR分子标记*Xwmc179*、*Xwmc553*和*Xwmc201*密切相关^[60]。此外,在冬小麦XN98–10–35中,SSR分子标记*Xgrwm350*和*Xbarc70*与麦长管蚜抗性基因*Sa2*密切相关^[56]。这些SSR标记在标记辅助选择(MAS)中对于加速培育抗麦蚜小麦品种具有至关重要的作用。目前,通过分子标记鉴定或克隆小麦中与禾谷缢管蚜(*R. padi*)抗性相关显性基因的研究相对较少,一方面是因为禾谷缢管蚜具有多食性和广泛的宿主适应性,另一方面大多数具有特征的禾谷缢管蚜抗性基因是由数量性状基因座(Quantitative trait locus, QTL)控制的^[63],全面解析这些QTL至今仍比较困难。随着全基因组关联(Genome wide association, GWAS)研究的持续推进,鉴定蚜虫抗性基因中重要标记或QTL的速度将会加快^[64]。

与化学防治类似,培育抗蚜品种往往会促进蚜虫毒力的发展。许多具有特定抗性特征的抗蚜虫品种,虽然对某一种小麦蚜虫具有抗性,但是对其他

种类的蚜虫敏感^[62]。例如,小麦品系REB81044(TM44)对麦长管蚜具有高度抗性,但对禾谷缢管蚜和麦无网长管蚜(*Metopolophium dirhodum*)敏感^[65]。这些结果表明,当前不仅急需鉴定出新的和多样化的蚜虫抗性基因,而且在蚜虫管理中,应赋予植物耐受性或中等水平的抗性基因,特别是要将这些策略与生态控制相结合,这极有可能成为建立植物对蚜虫抗性的关键策略。

2.3 分子育种技术在选育小麦抗蚜品种中的应用

为了控制小麦蚜虫的侵染,可以采取多种管理策略,包括适当的轮作、适时播种、使用抗虫品种和化学物质等。虽然使用杀虫剂可以控制蚜虫,但这种方法成本高昂,并且对人类健康和环境构成风险^[66]。相比之下,培育抗虫品种是一种可持续发展的策略,用于控制蚜虫的危害、减少农药的使用,同时保护自然生态系统并提高作物的生产力,这种方法既环保又有效。QTL在小麦抗蚜虫育种中的应用主要体现在通过QTL定位技术精确地识别和鉴定与抗蚜虫性状相关的基因或基因组区域,从而在育种过程中有针对性地选择和利用这些基因,提高小麦的抗蚜虫能力。韩志鹏等^[67]以Amigo/XN1376的261个家系F₅的RIL分离群体为试验材料,通过田间套袋鉴定和自然感蚜鉴定法对小麦抗麦长管蚜进行表型鉴定。利用覆盖小麦全基因组55 K SNP基因芯片,构建了覆盖小麦21条染色体的遗传图谱,并定位到1个具有显著加性效应的主效QTL位点,该位点位于6B染色体上,暂命名为*QSa3.haust-6B*。该位点对小麦抗麦长管蚜的贡献率为46.71%,加性效应为18.48。在利用分子标记辅助选择(MAS)开发抗性品种的过程中,可以使用简单序列重复(SSR)来识别与抗虫基因相关的数量性状位点(QTL)。通过分析不同植物的遗传谱系,育种家可以根据SSR标记模式识别出携带所需抗虫基因的个体。这些信息使育种家能够选择并优先考虑具有所需抗性特征的植物,从而提高育种的效率^[68]。SSR因其特性,在遗传研究中越来越受到青睐。他们具有高度的多态性,意味着在种群内表现出高度的变异。这使得他们在区分不同基因型和鉴定与目标性状相关的特定等位基因方面具有重要价值。SSR是共显性标记,这意味着可以区分给定位点的2个等位基因,从而进行更精确的遗传分析^[69]。已有研究发现,这些标记比限制性片段长度多态性(RFLPs)

等其他标记系统更具可变性。这种高变异性增强了他们在揭示群体内遗传变异和识别感兴趣的特定基因或等位基因方面的有效性。此外,SSR 标记在种内多态性水平相对较低的物种中显示出了效率。例如,六倍体小麦是一种自花授粉植物,遗传多样性有限。SSR 标记已成功应用于小麦育种平台,有助于鉴定和选择理想性状^[70]。

利用分子遗传多样性和标记性状关联已被证明在选择更好的亲本材料培育抗蚜小麦品种方面具有重要价值^[71]。在此背景下,SSR 标记在小麦育种的各个方面发挥了至关重要的作用,如基因组作图、标记辅助育种、遗传分析以及评估小麦种质的多样性和多态性^[72]。大量 SSR 标记已被广泛应用于小麦改良计划中。他们已被用于标记辅助选择和基因组作图分析,以及评估小麦种质的多样性和多态性^[73-74]。关联作图是一种研究分子标记与优良种质表型性状之间关联的技术,已被证明是一种有价值的工具,可以补充 QTL 研究和标记辅助选择工作^[75]。识别与蚜虫抗性相关的形态和分子标记可以更准确、更有效地选择抗性种质,促进抗性性状向所需小麦基因型的转移。据报道,小麦的地方品种和野生近缘种对蚜虫具有显著的抗性^[76]。此外,通过识别与先前报道的控制蚜虫抗性的 QTL 紧密连锁的标记,育种家可以提高其在开发抗蚜虫小麦植株方面的有效性^[56]。

3 展望

近年来,小麦害虫防治所面临的挑战日益严峻。研究者开始认识到,单一的小麦种植模式存在诸多缺陷。这种模式破坏了作物—害虫—天敌之间的平衡,使得害虫问题愈发严重,进而使得麦田的生物多样性持续下降,害虫的抗药性不断增强,天敌和其他生物数量急剧减少。因此,通过多种手段增强麦田及其周边生态系统的生物多样性,重新建立作物—害虫—天敌三者之间的平衡关系,再结合使用小麦抗虫品种以及 RNAi 等技术,将成为未来小麦害虫防控和保障麦田可持续发展的方向。

随着小麦基因组序列的公布,这将有助于加快鉴定和利用小麦种质中与抗蚜虫性相关的候选基因^[77]。然而,目前大多数具有抗性的品种仅对一种小麦蚜虫有效,而对其他种类的蚜虫则缺乏抵抗力。此外,多种小麦蚜虫可以在同一植株的不

同部位共存并获取养分。例如,麦长管蚜偏好在小麦植株的上部成熟叶子和麦穗上定殖,而禾谷缢管蚜更倾向于在叶鞘和下部叶子上定殖^[78]。值得注意的是,CRISPR-Cas9 技术已被成功应用于敲除小麦中的关键基因^[79-80]。因此,在未来的研究中,将这项技术与 MAS 和其他分子育种方法相结合,有望加速培育出能够抵御多种不同种类蚜虫侵害的小麦新品种。

参考文献:

- [1] CRESPO-HERRERA L A, SINGH R P, ÅHMAN I. Field population development of bird cherry-oat aphid and greenbug (Hemiptera: Aphididae) on wheat-alien substitution and translocation lines[J]. *Euphytica*, 2015, 203(2): 249-260.
- [2] 李林颖. 中国小麦花叶病毒致病相关功能域 (VRp) 研究及小麦黄花叶病毒 siRNA 在小麦不同组织中的比较分析[D]. 南京: 南京农业大学, 2018.
LI L Y. Study on the pathogenicity-related functional domain VRp of Chinese wheat mosaic virus and comparative analysis of siRNA derived from wheat yellow mosaic virus in different tissues of wheat[D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2018.
- [3] 亢菊侠, 兰文学, 杨林. 携带大麦黄矮病毒蚜虫取食对小麦防御基因表达水平的影响[J]. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2021, 49(7): 76-82.
KANG J X, LAN W X, YANG L. Effect of feeding by barley yellow dwarf virus infected aphids on defense gene expression in wheat[J]. *Journal of Northwest A & F University (Natural Science Edition)*, 2021, 49(7): 76-82.
- [4] 梁柱伟, 岳光振, 朱子煜. 国门生物安全科普之小麦线条花叶病毒[J]. *中国海关*, 2021(2): 56.
LIANG Z W, YUE G Z, ZHU Z Y. National biosafety science popularization: wheat stripe mosaic virus[J]. *Chinese Customs*, 2021(2): 56.
- [5] 李朝阳, 张朝阳, 刘艳, 等. 小麦黄矮病及其抗性育种研究进展[J]. *植物保护*, 2023, 49(5): 71-79.
LI Z Y, ZHANG Z Y, LIU Y, et al. Research progresses of wheat yellow dwarf disease and its resistance breeding in wheat[J]. *Plant Protection*, 2023, 49(5): 71-79.
- [6] MIAO J, DU Z B, WU Y Q, et al. Sub-lethal effects of four neonicotinoid seed treatments on the demography and feeding behaviour of the wheat aphid *Sitobion avenae*[J]. *Pest Management Science*, 2014, 70(1): 55-59.
- [7] 丁佳. 中科院首次发布全球小麦病虫害遥感监测报告[J]. *科技传播*, 2018, 10(13): 9.
DING J. Chinese Academy of Sciences releases first global remote sensing monitoring report on wheat pests and diseases[J]. *Science and Technology Communication*, 2018, 10(13): 9.
- [8] 刘杰, 曾娟, 黄冲, 等. 2024 年全国农作物重大病虫害发生趋势预报[J]. *中国植保导刊*, 2024, 44(1): 37-40.
LIU J, ZENG J, HUANG C, et al. Forecast of major crop diseases and pests in China in 2024[J]. *China Plant Protection*

- Guide, 2024, 44(1):37-40.
- [9] HOU Q, XU L, LIU G, et al. Plant-mediated gene silencing of an essential olfactory-related *Gga* gene enhances resistance to grain aphid in common wheat in greenhouse and field[J]. Pest Management Science, 2019, 75(6):1718-1725.
- [10] 王莉莉. 小麦病虫害智能绿色防控与农药减量增效技术应用[J]. 农业工程技术, 2024, 44(11):43-44.
- WANG L L. Intelligent green prevention and control of wheat pests and diseases, and application of pesticide reduction and efficiency enhancement technology[J]. Applied Engineering Technology, 2024, 44(11):43-44.
- [11] 周海波, 陈巨莲, 程登发, 等. 农田生物多样性对昆虫的生态调控作用[J]. 植物保护, 2012, 38(1):6-10, 30.
- ZHOU H B, CHEN J L, CHENG D F, et al. Effects of ecological regulation of biodiversity on insects in agroecosystems [J]. Plant Protection, 2012, 38(1):6-10, 30.
- [12] MA K Z, HAO S G, ZHAO H Y, et al. Strip cropping wheat and alfalfa to improve the biological control of the wheat aphid *Macrosiphum avenae* by the mite *Allothrombium ovatum*[J]. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2007, 119 (1-2) : 49-52.
- [13] VANDENBORRE G, SMAGGHE G, VAN DAMME E J M. Plant lectins as defense proteins against phytophagous insects[J]. Phytochemistry, 2011, 72(13) :1538-1550.
- [14] GIBBONS D, MORRISSEY C, MINEAU P. A review of the direct and indirect effects of neonicotinoids and fipronil on vertebrate wildlife[J]. Environmental Science and Pollution Research International, 2015, 22(1) :103-118.
- [15] KREMEN C, ILES A, BACON C. Diversified farming systems: an agroecological, systems-based alternative to modern industrial agriculture[J]. Ecology and Society, 2012, 17 (4) : art44.
- [16] REHMAN A, FAROOQ M, LEE D J, et al. Sustainable agricultural practices for food security and ecosystem services. Environmental Science And Pollution Research[J]. 2022, 29(56) : 84076-84095.
- [17] MOORE V M, SCHLAUTMAN B, FEI S Z, et al. Plant breeding for intercropping in temperate field crop systems: a review[J]. Frontiers in Plant Science. 2022, 13:843065.
- [18] COSTANZO A, BÀRBERI P. Functional agrobiodiversity and agroecosystem services in sustainable wheat production. A review[J]. Agronomy for Sustainable Development, 2014, 34 (2) :327-348.
- [19] 王光, 纪祥龙, 王万磊, 等. 间作大蒜或油菜麦田中麦蚜主要天敌群落的时间动态[J]. 环境昆虫学报, 2010, 32(3) : 295-298.
- WANG G, JI X L, WANG W L, et al. Community dynamics of wheat aphid natural enemies in wheat-oilseed rape or wheat-garlic intercropping fields[J]. Journal of Environmental Entomology, 2010, 32(3) :295-298.
- [20] 解海翠, 陈巨莲, 程登发, 等. 麦田间作对麦长管蚜的生态调控作用[J]. 植物保护, 2012, 38(1) :50-54.
- XIE H C, CHEN J L, CHENG D F, et al. The function of ecological regulation to aphids in the wheat intercropping field [J]. Plant Protection, 2012, 38(1) :50-54.
- [21] ZHAO L Y, CHEN J L, CHENG D F, et al. Biochemical and molecular characterizations of *Sitobion avenae*-induced wheat defense responses[J]. Crop Protection, 2009, 28(5) :435-442.
- [22] BAYISSA W, EKESI S, MOHAMED S A, et al. Selection of fungal isolates for virulence against three aphid pest species of crucifers and okra[J]. Journal of Pest Science, 2017, 90(1) : 355-368.
- [23] HUSSAIN D, SALEEM U, ASRAR M, et al. A review on identification characters and IPM of wheat aphid by using non-conventional methods[J]. International Journal of Tropical Insect Science, 2024, 44(2) :419-432.
- [24] ALI S, FAROOQI M A, SAJJAD A, et al. Compatibility of entomopathogenic fungi and botanical extracts against the wheat aphid, *Sitobion avenae* (Fab.) (Hemiptera: Aphididae) [J]. Egyptian Journal of Biological Pest Control, 2018, 28(1) :97.
- [25] SONG Y Y, CUI H Y, GUO W X, et al. Endophytic fungi improved wheat resistance to *Rhopalosiphum padi* by decreasing its feeding efficiency and population fitness[J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2024, 270:115865.
- [26] COPPOLA M, CASCONI P, CHIUSANO M L, et al. *Trichoderma harzianum* enhances tomato indirect defense against aphids[J]. Insect Science, 2017, 24(6) :1025-1033.
- [27] ALI P M. Pesticide overuse: stop killing the beneficial agents [J]. Journal of Environmental Pathology and Toxicology, 2014, 4(4) :223.
- [28] ALI P M. Pesticide overuse: stop killing the beneficial agents [J]. Journal of Environmental & Analytical Toxicology, 2014, 4(4) :223.
- [29] CARRIÈRE Y, CRICKMORE N, TABASHNIK B E. Optimizing pyramided transgenic Bt crops for sustainable pest management[J]. Nature Biotechnology, 2015, 33(2) :161-168.
- [30] JIN L, ZHANG H N, LU Y H, et al. Large-scale test of the natural refuge strategy for delaying insect resistance to transgenic Bt crops[J]. Nature Biotechnology, 2015, 33(2) :169-174.
- [31] CHUNG S H, JING X F, LUO Y, et al. Targeting symbiosis-related insect genes by RNAi in the pea aphid-*Buchnera* symbiosis[J]. Insect Biochemistry and Molecular Biology, 2018, 95:55-63.
- [32] ZHANG J, KHAN S A, HECKEL D G, et al. Next-generation insect-resistant plants: RNAi-mediated crop protection[J]. Trends in Biotechnology, 2017, 35(9) :871-882.
- [33] SHERMAN J H, MUNYIKWA T, CHAN S Y, et al. RNAi technologies in agricultural biotechnology: the toxicology forum 40th annual summer meeting[J]. Regulatory Toxicology and Pharmacology, 2015, 73(2) :671-680.
- [34] PITINO M, COLEMAN A D, MAFFEI M E, et al. Silencing of aphid genes by dsRNA feeding from plants[J]. PLoS One, 2011, 6(10) :e25709.
- [35] XU L J, DUAN X L, LV Y H, et al. Silencing of an aphid carboxylesterase gene by use of plant-mediated RNAi impairs *Sitobion avenae* tolerance of Phoxim insecticides[J]. Transgenic Research, 2014, 23(2) :389-396.
- [36] YANG L, LI A, ZHANG W L. Current understanding of the molecular players involved in resistance to rice planthoppers

- [J]. Pest Management Science, 2019, 75(10):2566-2574.
- [37] SUN Y W, SPARKS C, JONES H, et al. Silencing an essential gene involved in infestation and digestion in grain aphid through plant-mediated RNA interference generates aphid-resistant wheat plants[J]. Plant Biotechnology Journal, 2019, 17(5):852-854.
- [38] HUSSAIN B, AKPINAR B A, ALAUX M, et al. Capturing wheat phenotypes at the genome level[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13:851079.
- [39] XIAO J, LIU B, YAO Y Y, et al. Wheat genomic study for genetic improvement of traits in China[J]. Science China. Life Sciences, 2022, 65(9):1718-1775.
- [40] LI Q, FAN J, CHEN Y, et al. *ilvE* as a potential RNAi target to inhibit amino acid synthesis to control the wheat aphid *Sitobion miscanthi*[J]. Entomologia Generalis, 2023, 43(1):177-185.
- [41] LI Q, CHENG Y, FAN J, et al. Metabolic relay gene of aphid and primary symbiont as RNAi target loci for aphid control[J]. Frontiers in Plant Science, 2023, 13:1092638.
- [42] LIU S S, GENG S F, LI A L, et al. RNAi technology for plant protection and its application in wheat[J]. aBIOTECH, 2021, 2(4):365-374.
- [43] ANDRADE E C, HUNTER W B. RNAi feeding bioassay: development of a non-transgenic approach to control Asian *Citrus* psyllid and other hemipterans[J]. Entomologia Experimentalis et Applicata, 2017, 162(3):389-396.
- [44] LI X R, ZHANG F M, COATES B, et al. Temporal analysis of microRNAs associated with wing development in the English grain aphid, *Sitobion avenae* (F.) (Homoptera: Aphididae) [J]. Insect Biochemistry and Molecular Biology, 2022, 142:103579.
- [45] RAFIQUE A, AFROZ A, ZEESHAN N, et al. Production of *Sitobion avenae*-resistant *Triticum aestivum* cvs using laccase as RNAi target and its systemic movement in wheat post dsRNA spray[J]. PLoS One, 2023, 18(5):e0284888.
- [46] DUBROVINA A S, KISELEV K V. Exogenous RNAs for gene regulation and plant resistance[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2019, 20(9):2282.
- [47] BAULCOMBE D C. VIGS, HIGS and FIGS: small RNA silencing in the interactions of viruses or filamentous organisms with their plant hosts[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2015, 26:141-146.
- [48] 白福强. 小麦蚜虫和小麦全蚀病菌 RNA 干扰效应分析[D]. 郑州:河南农业大学, 2017.
BAI F Q. Analysis of RNA interference effect of wheat aphid and wheat take-all fungus[D]. Zhengzhou: Henan Agricultural University, 2017.
- [49] MICHAEL SMITH C, CHUANG W P. Plant resistance to aphid feeding: behavioral, physiological, genetic and molecular cues regulate aphid host selection and feeding[J]. Pest Management Science, 2014, 70(4):528-540.
- [50] ZHANG Y, FU Y, LIU X B, et al. SmCSP4 from aphid saliva stimulates salicylic acid-mediated defence responses in wheat by interacting with transcription factor TaWKRY76[J]. Plant Biotechnology Journal, 2023, 21(11):2389-2407.
- [51] MICHIELS K, VAN DAMME E J M, SMAGGHE G. Plant-insect interactions: what can we learn from plant lectins? [J]. Archives of Insect Biochemistry and Physiology, 2010, 73(4):193-212.
- [52] STOGER E, WILLIAMS S, CHRISTOU P, et al. Expression of the insecticidal lectin from snowdrop (*Galanthus nivalis* agglutinin; GNA) in transgenic wheat plants: effects on predation by the grain aphid *Sitobion avenae*[J]. Molecular Breeding, 1999, 5(1):65-73.
- [53] 徐琼芳, 田芳, 陈孝侯, 等. 转基因抗虫小麦中 *sgna* 基因的遗传分析及抗虫性鉴定[J]. 作物学报, 2004, 30(5):475-480.
XU Q F, TIAN F, CHEN X H, et al. Inheritance of *sgna* gene and insect-resistant activity in transgenic wheat[J]. Acta Agronomica Sinica, 2004, 30(5):475-480.
- [54] HOGERVORST P A M, FERRY N, GATEHOUSE A M R, et al. Direct effects of snowdrop lectin (GNA) on larvae of three aphid predators and fate of GNA after ingestion[J]. Journal of Insect Physiology, 2006, 52(6):614-624.
- [55] CHRISTOU P, CAPELL T, KOHLI A, et al. Recent developments and future prospects in insect pest control in transgenic crops[J]. Trends in Plant Science, 2006, 11(6):302-308.
- [56] WANG C P, LUO K, WANG L M, et al. Molecular mapping of resistance gene to the English grain aphid, *Sitobion avenae*, in a Chinese wheat line XN98-10-35[J]. Molecular Breeding, 2015, 35(11):203.
- [57] 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.
- [58] LUO K, YAO X J, LUO C, et al. Biological and morphological features associated with English grain aphid and bird cherry-oat aphid tolerance in winter wheat line XN98-10-35 [J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2019, 38(1):46-54.
- [59] LIU X L, YANG X F, WANG C Y, et al. Molecular mapping of resistance gene to English grain aphid (*Sitobion avenae* F.) in *Triticum durum* wheat line C273[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2012, 124(2):287-293.
- [60] LIU X M, SMITH C M, FRIEBE B R, et al. Molecular mapping and allelic relationships of Russian wheat aphid-resistance genes[J]. Crop Science, 2005, 45(6):2273-2280.
- [61] RICCIARDI M, TOCHO E, TACALITI M S, et al. Mapping quantitative trait loci for resistance against Russian wheat aphid (*Diuraphis noxia*) in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. Crop and Pasture Science, 2010, 61(12):970.
- [62] ARADOTTIR G I, CRESPO-HERRERA L. Host plant resistance in wheat to barley yellow dwarf viruses and their aphid vectors: a review[J]. Current Opinion in Insect Science, 2021, 45:59-68.
- [63] CRESPO-HERRERA L A, AKHUNOV E, GARKAVAGUSTAVSSON L, et al. Mapping resistance to the bird cherry-oat aphid and the greenbug in wheat using sequence-based genotyping[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2014, 127(9):1963-1973.
- [64] 贺建波, 刘方东, 王吴彬, 等. 限制性两阶段多位点全基因组关联分析法在遗传育种中的应用[J]. 中国农业科学, 2020, 53(9):1704-1716.

- HE J B, LIU F D, WANG W B, et al. Restricted two-stage multi-locus genome-wide association analysis and its applications to genetic and breeding studies[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2020, 53(9):1704-1716.
- [65] TANGUY S, DEDRYVER C A. Reduced BYDV-PAV transmission by the grain aphid in a *Triticum monococcum* line[J]. *European Journal of Plant Pathology*, 2009, 123(3):281-289.
- [66] YADAV J, JASROTIA P, KASHYAP P L, et al. Nanopesticides: current status and scope for their application in agriculture[J]. *Plant Protection Science*, 2021, 58(1):1-17.
- [67] 韩志鹏, 王征宏, 曾占奎, 等. 小麦抗麦长管蚜基因 QTL 定位与基因发掘[C]//中国作物学会. 2019 年中国作物学会学术年会论文摘要集. 河南科技大学农学院, 2019.
- HAN Z P, WANG Z H, ZENG Z K, et al. QTL mapping and gene discovery of wheat resistance to wheat aphid, *Sitobion avenae*[C]//Chinese Crop Society. Abstract Collection of Papers from the 2019 Annual Conference of the Chinese Crop Society. College of Agriculture, Henan University of Science and Technology, 2019.
- [68] WANI S H, CHOUDHARY M, BARMUKH R, et al. Molecular mechanisms, genetic mapping, and genome editing for insect pest resistance in field crops[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2022, 135(11):3875-3895.
- [69] HUSSAIN B, AKPINAR B A, ALAUX M, et al. Wheat genomics and breeding: bridging the gap[J]. *AgriRxiv*, 2021, 00039.
- [70] YADAV J, JASROTIA P, JAGLAN M S, et al. Unravelling the novel genetic diversity and marker-trait associations of corn leaf aphid resistance in wheat using microsatellite markers [J]. *PLoS One*, 2024, 19(2):e0289527.
- [71] SINGH B, JASROTIA P, CRESPO-HERRERAA L. Breeding for aphid resistance in wheat: status and future prospects [M]//new horizons in wheat and barley research. Singapore: Springer, 2022:381-399.
- [72] KISTEN L, TOLMAY V L, MATHEW I, et al. Genome-wide association analysis of Russian wheat aphid (*Diuraphis noxia*) resistance in Dn4 derived wheat lines evaluated in South Africa[J]. *PLoS One*, 2020, 15(12):e0244455.
- [73] TOLMAY V L, SYDENHAM S L, SIKHAKHANE T N, et al. Elusive diagnostic markers for Russian wheat aphid resistance in bread wheat: deliberating and reviewing the status quo [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2020, 21(21):8271.
- [74] SONG L Q, WANG R H, YANG X J, et al. Molecular markers and their applications in marker-assisted selection (MAS) in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Agriculture*, 2023, 13(3):642.
- [75] MACCAFERRIM, BRUSCHIM, TUBEROSA R. Sequence-based marker assisted selection in wheat[M]. In: *Wheat Improvement: Food Security in a Changing Climate*. Cham: Springer International Publishing, 2022, pp. 513-538.
- [76] MANSOURI S M, NOROUZI R, MEHRPARVAR M. Resistance of wild wheat, *Triticum boeoticum* Boiss. to *Schizaphis graminum*(Rondani)(Hem.:Aphididae)[J]. *North-Western Journal of Zoology*. 2019, 15(1):1-6.
- [77] APPELS R, EVERSOLE K, STEIN N, et al. Shifting the limits in wheat research and breeding using a fully annotated reference genome[J]. *Science*, 2018, 361:eaar7191.
- [78] NI X Z, QUISENBERRY S S. *Diuraphis noxia* and *Rhopalosiphum padi* (Hemiptera: Aphididae) interactions and their injury on resistant and susceptible cereal seedlings[J]. *Journal of Economic Entomology*, 2006, 99(2):551-558.
- [79] KIM D, ALPTEKIN B, BUDAK H. CRISPR/Cas9 genome editing in wheat[J]. *Functional & Integrative Genomics*, 2018, 18(1):31-41.
- [80] ZHANG R Z, ZHANG S J, LI J H, et al. CRISPR/Cas9-targeted mutagenesis of *TaDCL4*, *TaDCL5* and *TaRDR6* induces male sterility in common wheat[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2023, 21(4):839-853.