

· 专题论坛 ·

高粱抗蚜研究进展

刘国庆*, 杜瑞恒, 侯升林, 吕芃, 籍贵苏, 李素英

河北省农林科学院谷子研究所, 石家庄 050035

摘要 高粱(*Sorghum bicolor*)是世界上最重要的粮食、饲料、酿造和能源作物之一,也是C₄植物研究的模式植物。蚜虫是农业生产上的重要害虫,几乎危害所有的栽培作物。危害高粱的蚜虫主要包括高粱蚜(*Melanaphis sacchari*)、麦二叉蚜(*Schizaphis graminum*)和玉米蚜(*Rhopalosiphum maidis*)。高粱的抗蚜资源尚不丰富且缺乏深入系统的研究。目前研究较多的是麦二叉蚜的抗性遗传方面,已定位20个抗性QTLs,单一QTL对抗性差异贡献率最高可达80.3%,对高粱蚜和玉米蚜的研究尚需进一步加强。高粱的理化特性与其抗蚜性能相关,故可与育种实践相结合。高粱和蚜虫(*Acyrtosiphon pisum*)的全基因组测序工作已经完成,这将有助于蚜虫-植物间的相互作用关系及植物对蚜虫的抗性机制研究。目前已克隆到2个抗蚜基因,且多个抗蚜基因(位点)已被定位在染色体上。该文重点综述了上述研究成果并对高粱抗蚜的研究前景进行了展望。

关键词 蚜虫, 基因, 抗性遗传, 高粱

刘国庆, 杜瑞恒, 侯升林, 吕芃, 籍贵苏, 李素英 (2012). 高粱抗蚜研究进展. 植物学报 47, 171–187.

高粱(*Sorghum bicolor*, 2n=20)是世界上最重要的粮食作物之一。按年产量计算,是仅次于玉米(*Zea mays*)、小麦(*Triticum aestivum*)、水稻(*Oryza sativa*)和大麦(*Hordeum vulgare*)的第五大谷类作物(http://www.fao.org)。它起源于非洲的埃塞俄比亚及其周边地区,距今已近万年,驯化于公元前4 000–3 000年。驯化改良的高粱通过人类活动逐渐传播到世界的其它地区,如印度(约公元前1 500–1 000年)、中东(约公元前900–700年)和远东(约公元前400年)等地(Dillon et al., 2007)。甜高粱(*S. dochna*)与普通高粱同种,但其茎秆汁液丰富,含糖量高,经简单发酵就可生产乙醇。在合适的条件下,每公顷甜高粱可生产13.2 t总糖,相当于7 682 L乙醇(Jackson et al., 2008),因此是一种理想的生物能源作物。高粱具有高光效、高生物产量和高抗逆等优良的生物学特性。目前,在非洲、中美洲及南亚等地的尼日利亚、苏丹、埃塞俄比亚、美国、墨西哥、印度和中国等地,高粱作为食物、饲料、酿造和能源作物而被广泛种植。

高粱现有25个种(USDA ARS, 2007),分为*Eu-Sorghum*、*Chaetosorghum*、*Heterosorghum*、

*Para-Sorghum*和*Stiposorghum*5个亚组。*Eu-Sorghum*亚组包括所有的栽培高粱(*S. bicolor* subsp. *bicolor*)及其近缘野生种*S. halepense* (L.) Pers. (Johnson grass)、*S. propinquum* (Kunth) Hitchc、*S. × alnum* Parodi、*S. × drummondii* (Steud.) Millsp. & Chase和*S. arundinaceum* (Desv.) Stapf。高粱种包括5个基本宗(Race),即*bicolor*、*guinea*、*caudatum*、*kafir*和*durra*及10个中间型(Harlan and de Wet, 1972)。

世界上危害高粱生产的害虫约有150种,我国至少有25种(Guo et al., 2011),其中蚜虫(*Acyrtosiphon pisum*)是危害高粱最严重的害虫之一。蚜虫属半翅目胸喙亚目,由卵生的球蚜总科(包括球蚜科和根瘤蚜科)和卵胎生的蚜总科构成,约有5 000个种(Börner and Heinze, 1957; Shaposhnikov, 1964)。蚜虫吸食植物韧皮部的汁液,进而引起寄主苗期出现叶斑、泛黄、卷叶枯萎和开花期推迟,并最终导致高粱成熟时籽粒不饱满。此外,蚜虫还是很多病毒病的传播媒体,是农业生产上的重要害虫。因为蚜虫生长周期短且有着极高的繁殖率,其防治一直是农业生产中的难题。目前生产上主要用农药进行控制,但农药

收稿日期: 2011-09-19; 接受日期: 2011-12-09

基金项目: 河北省财政专项农业科技创新人才队伍建设基金(No.2011055001)、河北省自然科学基金(No.C2008001174)和河北省农林科学院人才引进专项基金(No.HAAFS2010-01)

* 通讯作者。E-mail: guoqingliu@hotmail.com

具有价格高、破坏生态系统、污染环境且会杀死蚜虫的天敌和传粉昆虫等缺陷,而且近期还发现了抗杀虫剂的蚜虫生物型。因此培育抗蚜品种是蚜虫综合防治中不可或缺的环节,同时也是很多作物重要的育种目标之一。人们很早就开始了蚜虫的抗性遗传研究。随着植物基因组学和功能基因组学的发展,蚜虫全基因组测序的完成,植物抗蚜研究也从传统的根据表型的遗传研究进入到分子遗传研究的新阶段。目前已有2个抗蚜基因被克隆,多个抗蚜基因或数量性状位点(quantitative trait locus, QTL)被定位在染色体上,这为蚜虫的抗性遗传研究及培育抗蚜品种奠定了基础。危害高粱生产的蚜虫主要包括:高粱蚜(甘蔗黄蚜)(*Melanaphis sacchari*)、麦二叉蚜(*Schizaphis graminum*, 2n=8)和玉米蚜(*Rhopalosiphum maidis*, 2n=10, 2n=8, 2n=9)3种。高粱蚜是高粱和甘蔗生产中一种极具破坏性的害虫,随着高粱和甘蔗在全世界的广泛种植,其在中国大陆及台湾、日本、印度、南非和博茨瓦纳均被认定是高粱生产中的主要害虫(Singh et al., 2004)。高粱出苗后即可受到蚜虫的危害,单株虫数可达30 000头。高粱蚜除直接危害高粱植株,还可传播谷类红叶、甘蔗黄叶和甘蔗花叶等病毒病。如不使用杀虫剂,高粱蚜引起的产量损失可达46%–78%(van den Berg, 2002);同时还可造成甜高粱茎秆含糖量明显下降及受害茎秆不耐贮藏等问题。麦二叉蚜也是高粱生产中的主要害虫之一,在北美、中美和南美洲、欧洲、非洲、中东地区及亚洲均有分布(Blackman and Eastop, 2000)。它除刺吸高粱叶片引起叶片萎蔫、枯萎外,还可传播大麦黄矮、甘蔗花叶和玉米矮花叶等病毒性病害,致使高粱大幅度减产,非抗性品种可比抗性品种产量低17%–33%(Eddleman et al., 1999)。目前,麦二叉蚜已鉴定出11种危害高粱的不同生物型,其中有4种生物型(C、E、I和K)对高粱的危害较大(Harvey and Hackerott, 1969; Porter et al., 1982; Harvey et al., 1991, 1997)。玉米蚜主要分布于热带和温带地区,危害的农作物主要包括高粱、大麦、玉米、谷子、甘蔗(*Saccharum officinarum*)和苏丹草(*S. sudanense*)等。它刺吸植物组织汁液,导致叶片变黄或发红,影响其生长发育,严重时可使植株枯死。与高粱蚜不同,玉米蚜多群集在植株的心叶和穗部,危害叶片时分泌蜜露,产生黑色霉状物;并可传播甘蔗花叶、甘蔗黄叶、玉米黄矮和

玉米矮花叶等病毒病(Carena and Glogoza, 2004)造成作物减产。本文综述了高粱抗蚜资源的收集鉴定、可能的抗性类型和高粱理化特性与品种抗性的关系、高粱对蚜虫的抗性遗传研究及高粱和蚜虫基因组学的发展对抗蚜研究的影响等方面的研究进展,并对高粱抗性遗传研究的前景进行了展望。

1 抗蚜资源的评价

抗源材料是进行作物遗传研究、拓宽抗性遗传背景和品种改良的基础。植物的蚜虫抗源很少,且多存在于难以直接用于农业生产的作物野生种或近源种中。在3 500个大豆(*Glycine max*)种质中仅筛选到11个抗源(Hill et al., 2004; Mensah et al., 2005);在1 200个莴苣(*Lactuca sativa*)种质中筛选到2个抗源(McCreight, 2008);在评价的40 000个小麦资源中,仅300个表现抗性或中抗(Berzonsky et al., 2003)。最近, Dogimont等(2010)指出,虽然在500个甜瓜(*Cucumis melo*)资源中发现了50个具有抗性,但大部分为相同抗性基因(Vat)。高粱的抗蚜资源也非常少,在已鉴定出的来自印度、美国、日本、埃塞俄比亚、刚果和马拉维的高粱抗蚜资源中表现中抗到高抗的资源有39份(Singh et al., 2004)。而在来自中国的5 000份资源中仅发现1份材料表现高抗,即5-27,其抗性来源于TAM428;另有4份材料表现部分抗性,分别是紧穗高粱(忻县)、红壳散码(鹿邑)、粘高粱(辉南)和大锣锤高粱(沾化)(Lu and Dahlberg, 2001)。常金华等(2006)报道冀梁2号也表现较高抗性。另外, Singh等(2004)报道来自印度、中国大陆、南非和中国台湾等地的不育系/保持系27份、恢复系29份、实验材料69份及育成的杂交种和地方品种39份对蚜虫表现抗性,但这些材料的抗性来源和遗传构成尚不清楚,育成的抗性品种(系)和中间材料中有哪些基因(位点)在起作用也不十分了解。在对麦二叉蚜的抗性筛选中, Huang(2006)从保存于GRIN的40 000份高粱资源中选取30 000份进行了鉴定,发现有21份对麦二叉蚜生物型I表现出不同程度的抗性; Dogramaci等(2007)分别在田间和室内检测了4个高粱杂交种对麦二叉蚜生物型I的抗性;另外,最近在生产上释放的16个高粱新品种也都拥有与对照Tx2783相近的对麦二叉蚜生物型I的抗性(Peterson et al., 2009)(表1)。与高粱蚜的抗性

表1 抗麦二叉蚜高粱资源

Table 1 Sorghum germplasm accessions found to offer resistance to greenbug

名称	PI 编码	来源	生物型	抗性类型	抗性级别	参考文献
SA7536-1			C	Ax, Ab, To		Schuster and Starks, 1973
Capbam			E			Johnson et al., 1981; Porter et al., 1982
PI220248			E			Porter et al., 1982
PI266965			I			Andrews et al., 1993
PI550607			I	Ax, Ab		Andrews et al., 1993
IS2238			E			Dixon et al., 1990
Sarvasi			E			Dixon et al., 1990
PI264453			E			Dixon et al., 1990
PI222048			E			Dixon et al., 1990
IS5300			E			Dixon et al., 1990
PI266965			E			Dixon et al., 1990
IS923			E			Dixon et al., 1990
PI229828			E			Dixon et al., 1990
J242			E			Dixon et al., 1990
PI302136			E			Dixon et al., 1990
N50735			E			Dixon et al., 1990
N43172			E			Dixon et al., 1990
PI266453			C	To		Araya, 2001
IS809			C	Ax, Ab, To		Araya, 2001
KS30			C	Ax, Ab, To		Araya, 2001
SA7536-1			C	Ax, Ab, To		Araya, 2001
PI308976			C	Ax, Ab, To		Araya, 2001
PI229828			C	Ax, Ab, To		Araya, 2001
PI220248			C	Ax, Ab		Araya, 2001
PI302178			C	Ax, Ab, To		Araya, 2001
PI302231			C	Ax, Ab		Araya, 2001
PI226096			C	Ax, Ab, To		Araya, 2001
PI550610		叙利亚	I	Ax, Ab		Andrews et al., 1993
PI607900			I			Wu et al., 2006
1072	221719	南非	I		3.5	Huang, 2006
2-969	452752	埃塞俄比亚	I		3.0	Huang, 2006
3-416	455203	埃塞俄比亚	I		3.2	Huang, 2006
3-722	455512	埃塞俄比亚	I		3.3	Huang, 2006
3-1022	455812	埃塞俄比亚	I		3.8	Huang, 2006
3-1698	456490	埃塞俄比亚	I		3.5	Huang, 2006
3-1711	456504	埃塞俄比亚	I		3.4	Huang, 2006
3-2419	457212	埃塞俄比亚	I		3.7	Huang, 2006
3-2513	457314	埃塞俄比亚	I		3.1	Huang, 2006
4-2683	482903	赞比亚	I		3.5	Huang, 2006
5-462	500963	赞比亚	I		3.5	Huang, 2006
6-384	515888	汤加	I		3.6	Huang, 2006
7-855	535779	美国	I		2.0	Huang, 2006
7-943	536594	洪都拉斯	I		3.3	Huang, 2006
7-1859	545501	苏丹	I		2.8	Huang, 2006
7-2535	560387	南非	I		3.8	Huang, 2006
8-17	562891	印度	I		3.5	Huang, 2006

表1 (续) Table 1 (continued)

名称	PI 编码	来源	生物型	抗性类型	抗性级别	参考文献
9-99	585393	尼日利亚	I		3.3	Huang, 2006
9-2983	591008	美国	I		3.8	Huang, 2006
10-562	596542	美国	I		2.6	Huang, 2006
10-1231	607900	美国	I		1.1	Huang, 2006
Cargill 607E			E, I	Ab	高抗	Dogramaci et al., 2007
Cargill 607E			K		中抗	Katsar et al., 2002
Cargill797			I	To	抗	Katsar et al., 2002
Tx2945	655260		I		3.5	Peterson et al., 2009
Tx2946	655261		I		3.0	Peterson et al., 2009
Tx2947	655262		I		1.5	Peterson et al., 2009
Tx2948	655263		I		2.0	Peterson et al., 2009
Tx2949	655264		I		2.5	Peterson et al., 2009
Tx2950	655265		I		4.0	Peterson et al., 2009
Tx2951	655266		I		2.0	Peterson et al., 2009
Tx2952	655267		I		3.5	Peterson et al., 2009
Tx2954	655268		I		4.0	Peterson et al., 2009
Tx2955	655269		I		2.0	Peterson et al., 2009
Tx2956	655270		I		3.0	Peterson et al., 2009
Tx2957	655271		I		4.0	Peterson et al., 2009
Tx2958	655272		I		2.0	Peterson et al., 2009
Tx2959	655273		I		1.0	Peterson et al., 2009
Tx2960	655274		I		2.0	Peterson et al., 2009
Tx2961	655275		I		3.0	Peterson et al., 2009

Ax: 驱避性; Ab: 抗生性; To: 耐害性 Ax: Antixenosis; Ab: Antibiosis; To: Tolerance

种质相似，目前对这些材料的抗性来源及遗传构成均未作进一步的系统性评价。在对玉米蚜的抗性筛选中，Gahukar(1993)评价了12个高粱材料对玉米蚜的抗性，建议将栽培品种51-69作为抗源用于高粱抗玉米蚜的品种改良实践；Baudin(1977)将Kafir 29-49G、TM11、Wad Akr Akol 2和Bazai 2应用于抗甘蔗花叶病毒病(由玉米蚜传播)的品种改良中，并在生产上推广应用。Singh等评价了40个不同来源的高粱资源，发现有16个对玉米蚜表现出中抗到抗性，并对高粱的形态与抗性的关系进行了探讨(Singh and Grewal, 1999)。Hemmati和Abbasi(2000)曾对129个高粱资源(其中包括22个外来资源)对玉米蚜的抗性进行了评价，发现有27个材料表现出抗性(表2)。与高粱蚜和麦二叉蚜不同的是，尽管人们很早就注意到玉米蚜对高粱的危害并开始评价不同种质资源对玉米蚜的抗性，但到目前为止尚未利用这些抗性资源进行较为系统的高粱抗性遗传研究并在育种实

践中应用。

天然的遗传变异是作物改良的基础。但现代育种目标，如高产、优质性状等，带来的强大选择压力及育种骨干亲本的应用在很大程度上降低了作物的遗传多样性，使得育成的高产品种往往具有相近或相关的遗传背景。这进一步限制了遗传的多样性，并在一定程度上带来了遭受病虫害等毁灭性灾害的风险。充分了解和利用品种资源已成为作物遗传改良的瓶颈。尽管目前人们已对一些高粱资源及育成品种(系)的抗蚜性能进行了田间或接虫鉴定，但对这些材料的遗传构成及抗性基因(位点)等的特征特性还知之甚少。充分利用已定位的抗性基因(位点)的信息和发展成熟的分子遗传技术手段，如关联作图分析(association mapping)、分子水平的遗传多样性分析和遗传构成分析等，对这些材料尤其是高粱的近缘野生材料进行系统的分析将是利用这些抗性(基因)资源的基础，同时也可抗性品种的培育提供依据。

表2 抗玉米蚜高粱资源

Table 2 Sorghum germplasm accessions found to offer resistance to corn leaf aphid

名称	来源	类型	抗性级别	参考文献
Piper 428-1	苏丹			Pathak and Painter, 1958
51-69	伊朗			Gahukar, 1993
CSH13R			1	Singh and Grewal, 1999
HC308			1	Singh and Grewal, 1999
HC171			2	Singh and Grewal, 1999
PC200			2	Singh and Grewal, 1999
S512			2	Singh and Grewal, 1999
S513			2	Singh and Grewal, 1999
GFS206			3	Singh and Grewal, 1999
HD22			3	Singh and Grewal, 1999
HD23			3	Singh and Grewal, 1999
RS660			3	Singh and Grewal, 1999
FS101			4	Singh and Grewal, 1999
GFS142			4	Singh and Grewal, 1999
GK905			4	Singh and Grewal, 1999
HD17			4	Singh and Grewal, 1999
SSV84			4	Singh and Grewal, 1999
855F			4	Singh and Grewal, 1999
4090009	伊朗		3	Hemmati and Abbasi, 2000
04TN0002	联合国粮农组织		2	Hemmati and Abbasi, 2000
04TN0003	联合国粮农组织		1	Hemmati and Abbasi, 2000
04TN0004	联合国粮农组织		2	Hemmati and Abbasi, 2000
04TN0005	联合国粮农组织		2	Hemmati and Abbasi, 2000
04TN0006	联合国粮农组织		3	Hemmati and Abbasi, 2000
04TN0017	伊朗	Zorrat oloofehee	3	Hemmati and Abbasi, 2000
04TN0022	美国	Sorghum	1	Hemmati and Abbasi, 2000
04TN0023	美国	Sorghum	1	Hemmati and Abbasi, 2000
04TN0026	美国	Sorghum	3	Hemmati and Abbasi, 2000
04TN0027	阿根廷	Sorghum	2	Hemmati and Abbasi, 2000
04TN0030	美国	Sorghum	3	Hemmati and Abbasi, 2000
04TN0031	美国	Sorghum	3	Hemmati and Abbasi, 2000
04TN0032	美国	Sorghum	1	Hemmati and Abbasi, 2000
04TN0033	美国	Sorghum	2	Hemmati and Abbasi, 2000
04TN0038	伊朗	Sorghum	2	Hemmati and Abbasi, 2000
04TN0073	伊朗	Sorghum	3	Hemmati and Abbasi, 2000
04TN0076	伊朗	Ghorass	3	Hemmati and Abbasi, 2000
04TN0084	伊朗	Sorghum	2	Hemmati and Abbasi, 2000
04TN0093	伊朗	Arzan Siah	2	Hemmati and Abbasi, 2000
04TN0094	伊朗	Arzan Siah	3	Hemmati and Abbasi, 2000
04TN0099	伊朗	Sorghum	1	Hemmati and Abbasi, 2000
04TN0108	伊朗	Sorghum	3	Hemmati and Abbasi, 2000
04TN0112	伊朗	Sorghum jarooee	3	Hemmati and Abbasi, 2000
04TN0116	伊朗	Sorghum	2	Hemmati and Abbasi, 2000
04TN0117	伊朗	Sorghum	3	Hemmati and Abbasi, 2000
04TN0121	伊朗	Zorrat jarooee	2	Hemmati and Abbasi, 2000
TX 430 (IS × SC)				Fonseca et al., 2005
GR 1.1.1.1.1				Fonseca et al., 2005

2 抗性类型及高粱理化特性与抗性的关系

植物对昆虫的抗性一般可分为3种类型,即驱避性(antixenosis)、抗性性(antibiosis)和耐害性(tolerance)。驱避性是对昆虫表现出无选择性的抗性。抗性表现为减少昆虫的繁殖能力、增加其死亡率。耐害性指植物对昆虫造成的危害具忍耐力。有些抗源可同时表现出多种抗性形式,例如在高粱蚜的抗源中,TAM428、IS1144C、IS1366C、IS1598C、IS6416C、IS6426C、IS12661C和IS12664C对蚜虫表现出驱避性,TAM428、IS1144C、IS5188C、IS12609C和IS12664C对蚜虫表现出抗性,而TAM428、IS12609C和IS12664C除表现抗性外还表现耐害性。对麦二叉蚜的抗性表现中,SA7536-1同时表现出驱避性、抗性和耐害性;而PI550607和PI550610则同时表现驱避性和抗性;在Cargill607E和Cargill797上的蚜虫体重和繁殖率均大幅度下降,推测Cargill607E的抗性类型为抗性,而Cargill797则首先表现出耐害性,然后可能表现一定水平的抗性(Dogramaci et al., 2007)。

高粱的形态特征与其对蚜虫的抗性有关,如抗性材料苗期往往表现出叶片少、叶片窄小并上冲(Mote and Kadam, 1984)的特点;成株期植株高大、叶片间距大且叶片表面有蜡质层(Pi and Hsieh, 1982a, 1982b; Mote and Shahane, 1994)等。对抗蚜材料PI的分析表明,叶片表面的蜡质层含量越高,其受蚜虫的危害程度越轻(Hsieh and Pi, 1982)。高粱植株中的次生代谢产物和营养物质也影响其对蚜虫的抗性。在对2个高粱品种及玉米、水稻、小麦和大麦的测试中,发现每克鲜叶片中乌头酸(aconitic acid)的含量达到200 μg 时即能有效地抵抗蚜虫的侵染(Rustamani et al., 1992)。Mote和Shahane(1994)对12个高粱品种(包括抗、中抗和不抗)进行了研究,结果发现叶片中氮、糖和总叶绿素含量高时容易受蚜虫侵染,而叶片中磷、钾和多酚含量高的品种则不易受蚜虫侵染。之后的研究也证实了上述结论(Balikai and Lingappa, 2002)。另外,Tsumuki等(1995)比较了叶面蜡质含量相近但对蚜虫抗性不同(即分别表现抗(PE954177)、中抗(IS84)和不抗(Redlan B))的3个高粱品种,发现抗性品种叶片中的总糖和自由氨基酸含量比不抗的品种略高。高粱不同的抗性类型可能

与其不同的抗性机制相关,如趋避性可能与高粱的理化特性,如叶片结构、株型或植株次生代谢产物的警告和趋避作用有关;而抗性则主要与植物次生代谢产物的有毒性、消化抑制、生长发育抑制(影响蚜虫的存活)、行为、生长发育和繁殖等密切相关。了解高粱的这些理化特性与其抗性之间可能存在的关系,对我们的育种实践工作具有重要的指导和参考意义,结合抗性鉴定有针对性地进行选择将有助于抗性品种的培育。

3 抗蚜遗传分析

已有的研究表明植物对蚜虫的抗性可由单基因或多基因控制。在除高粱外的其它作物中,研究发现抗性可由显性单基因控制:如小麦对麦双尾蚜(*Diuraphis noxia*)的抗性、大麦和燕麦(*Avena sativa*)对麦二叉蚜和玉米蚜的抗性以及大豆对大豆蚜(*Aphis glycines*)的抗性。抗性也可由隐性单或双基因控制:如在小麦、大麦、花生(*Arachis hypogaea*)、玉米和大豆中发现了麦双尾蚜、豌豆蚜和玉米蚜的抗性。抗性还可由多基因控制:如在大麦、大豆和甜瓜中均发现了抗蚜的QTLs(Dogimont et al., 2010; Verma et al., 2011)。这些研究结果表明,不同作物或同一作物不同来源的蚜虫抗性都可能具有不同的遗传机制,同时也表明植物对蚜虫抗性机制的复杂性。

3.1 高粱蚜的抗性遗传研究

Chang等(1981)通过评价11个高粱品种(系)对高粱蚜的抗性,认为2R、HB37、5R及Taichung No5的抗性机制均是驱避性。2R抗性由单一显性基因控制,命名为Sal。来自抗源PI257595(高抗)和129-3A(中抗)的抗性也被认为受显性单基因控制,且来自二抗源的抗性基因相同,来自129-3A的抗性基因有修饰基因存在。高粱对高粱蚜的抗性除存在显性和加性效应外,还有互补效应(Singh et al., 2004)。利用抗源BTAM-428与ICS-12B配组,发现BTAM428的抗性由显性单基因控制;在133株F₂群体中(98株抗蚜,34株感蚜),发现了与抗蚜基因紧密连锁的2个RAPD分子标记,抗蚜基因位于OPN-7₇₂₇与OPN-8₃₇₃之间,遗传距离分别为3.2 cM和6.5 cM(李玥莹等, 2003)。常金华等(2006)对来自高抗蚜品种冀梁2号的抗性进行研究发

现其由1对显性主效基因控制, 对利用该抗性材料构建的F₂群体中的298个单株进行初步的连锁定位分析, 发现了与抗性相关联的微卫星标记Xtxp6, 其与抗蚜基因的遗传距离为8.7 cM, 位于第9连锁群。经过进一步的抗性遗传验证, 明确了冀梁2号的抗性性状由1对存在修饰效应的不完全显性基因控制, 现在该基因已被精细定位, 并可能很快被分离(王道文, 个人通信)。这一发现对高粱抗蚜的分子机制研究将会有很大的帮助。截至目前, 所发现的高粱对高粱蚜的抗性均是由显性、或存在基因修饰的显性或不完全显性单基因控制。

3.2 麦二叉蚜的抗性遗传研究

Weibel等(1972)利用对麦二叉蚜生物型C表现抗性的高粱材料Shallu Grain(PI264453)进行了抗性遗传分析, 结果表明其抗性可能由单一不完全显性基因控制。Dixon等(1990, 1991)则认为对麦二叉蚜生物型E的抗性由1—5个不同来源的互补基因控制, 且各基因间具加性效应。Nordquist等(1992)认为高粱对麦二叉蚜的抗性由独立遗传的显性基因控制。其它研究(Cruz and Vendramim, 1995; Radchenko, 1995)也得出了同样的结论。而Tuinstra等(2001)的测交结果表明, 高粱抗源KS97对麦二叉蚜生物型I的抗性是由2对不完全显性且具有互补效应的基因控制。在已发现的高粱抗麦二叉蚜的15个主效基因中, 除Sqr2、Sqr6和Sqr8为隐性遗传, Sqr10为互补性遗传外, 其余11个, 即Sqr1、Sqr3、Sqr4、Sqr5、Sqr7、Sqr9、Sqr11、Sqr12、Sqr13、Sqr14和Sqr15均为显性遗传(Radchenko and Zubov, 2007)。近年来利用分子标记和功能基因组技术也发现了一系列与高粱抗麦二叉蚜相关的数量性状座位(表3)。来自抗源PI550-610的抗性位点QSsgr-09-01可以解释抗性差异的54.5%—80.3% (Wu and Huang, 2008)。以上研究结果表明, 高粱对麦二叉蚜的抗性遗传较为复杂, 可由单显性或隐性基因控制, 或由2对以上的具互相修饰作用的基因控制, 或表现出数量性状遗传。Zhu-Salzman等(2004)和Park等(2006)利用基因芯片技术, 分别发现了82个和157个转录子的表达在蚜虫危害前后发生了变化, 这些基因可能参与了高粱的防卫反应。最近, Huang(2011)利用cDNA芯片技术比较了抗和感高粱品种在受到I型麦二叉蚜入侵后的转录谱,

发现38个基因显著上调, 26个基因显著下调。进一步分析16个cDNA克隆(基因)后认为, 它们都直接或间接地参与了高粱对麦二叉蚜入侵的防御反应, 且高粱的抗性反应需水杨酸(salicylic acid, SA)、茉莉酸(jasmonic acid, JA)、脱落酸、生长素和赤霉素等协调控制完成。此外, 利用芯片的高通量特性还可以发现潜在的与抗性相关的新基因, 如为了避免或抑制寄主防卫系统发挥作用, 蚜虫入侵时可能会激活或抑制寄主中的某些基因。

3.3 玉米蚜的抗性遗传研究

尽管玉米蚜也是危害高粱的主要害虫之一, 但较系统的高粱抗玉米蚜的遗传研究尚未见报道。在玉米中, 曾有关于玉米蚜的抗性由单基因、2对基因、2对互补基因和多基因控制的报道(Long et al., 1977; Gulati et al., 1978; Bing and Guthrie, 1991; Bing et al., 1992)。Coe等(1988)报道单隐性基因aph(位于第10号染色体)控制对玉米蚜的抗性; 另一个隐性基因aph2(位于第2染色体的短臂)与标记bnl12.09连锁(Lu and Brewbaker, 1999)。最近的研究进一步确认了来自抗源Hi38-71的材料对玉米蚜的抗性由隐性单基因aph控制(So et al., 2010)。在大麦对玉米蚜的抗性遗传研究中, Gulati等(1978)曾利用6个抗亲和14个感亲材料配制了19个组合, 所有组合的F₁代均不抗玉米蚜, 而在12个F₂群体中感蚜单株与抗蚜单株的比例有10个为15:1, 2个为3:1。揭示在所研究的抗性资源中, 可能有2对隐性基因同时控制着大部分材料对玉米蚜的抗性, 另外有小部分由1对基因控制。Verma等(2011)检测了5个不同的抗玉米蚜材料, 发现在EB921、DL529和K144中对玉米蚜的抗性由单显性基因控制, 在Manjula和EB2507中则由单隐性基因控制。与高粱蚜和麦二叉蚜在高粱中的抗性遗传方式不同, 现有研究中大部分材料对玉米蚜的抗性由隐性基因控制。

植物对蚜虫的抗性遗传比较复杂, 尽管对高粱抗高粱蚜和麦二叉蚜的遗传进行了较多的研究, 但到目前为止尚未分离出抗性主效基因或数量性状位点, 且对高粱的抗蚜分子机制还不十分清楚。其原因之一是对高粱抗蚜鉴定不准确, 早期的遗传研究往往借助于田间蚜虫的自然发生或粗放的人工接虫鉴定, 且蚜虫的入侵很容易受到环境条件(尤其是温度和降雨)的影

表3 定位的抗麦二叉蚜位点

Table 3 Identified greenbug resistant QTLs

亲本组合	群体	生物型	位点名称	连锁群	连锁标记	贡献率(%)	参考文献
PI550610/Westland A	F ₂ , 277	I	QSsgr-09-01	09	Xtxp289, Xtxp358	54.5–80.3	Wu and Huang, 2008
			QSsgr-09-02	09	Xtxp67–Xtxp230	1.3–5.9	
GBIK/Redlan	重组自交系93	I, K		01	B18–885	5.6–38.4	Agrama et al., 2002
				02	OPC01–880		
				03	Sb5–214		
				04	Sb1–10		
				09	SbAGB03		
				09	Sb6–84		
				10	SBAGA01		
				05	OPA08–1150		
				05	OPB12–795		
				05	OPB12–795		
96-4121/Redlan	重组自交系88	I, K	VIS-GBK1	04	Xtxp12	9–19.6	Nagaraj et al., 2005
			VIS-GBK2	04	Xcup20		
			VIS-GBK5	05	Xtxp335		
			VIS-GBI8	04	Sb1–10		
			SPA-I2	05	Xtxp43		
			SPA-I2	05	Xtxp85		
			SPA-K2	05	Xtxp335		
			SPA-K2	05	Xtxp204		
			Ssg1	09	pSB347		
			Ssg2	08	CSU030		
BTx623/ <i>S. propinquum</i>	F ₃ , 370		Ssg1	09	pSB347	4.58–78.74	Katsar et al., 2002
Tx2737/BTx623	F ₃ , 489	C	Ssg2	08	CSU030		
Tx2783/IS7173C	F ₃ , 203	C, E	Ssg3	05	pSB089, pSB262		
RTx430/PI550607	F ₃ , 195	C,E,I,K	Ssg4	03	pSB443		
			Ssg5	04	pSB107		
			Ssg6	10	RZ144		
			Ssg7	06	pSB314		
			Ssg8	07	BCD98		
			Ssg9	08	CDO580		
			Ssg9	08	CDO580		
PI550610/Westland A	F _{2,3} , 233	E		09	Xtxp359, Xtxp289	41–49	Wu et al., 2007

响。因此改进高粱抗蚜鉴定方法，提高鉴定准确性是正确分析抗蚜遗传的重要保证。

4 抗蚜基因的克隆

近20年来，已有40多个抗细菌、真菌、线虫和病毒病的基因被克隆。但到目前为止，仅分离出2个抗蚜虫基因。一个是从番茄(*Lycopersicon esculentum*)中克隆的*Mi-1*基因，该基因抗3种根结线虫，同时还抗大戟长管蚜、白粉虱和木虱(Milligan et al., 1998; Rossi et al., 1998)。其抗性表现为阻止或延迟蚜虫的持续吸食，蚜虫在入侵24小时以内表现出饥饿和脱水，这种抗性只表现在发芽后4–5周的完全伸展的叶片上。*Mi-1*基因属于抗性基因(R基因)家族，它与大多数抗真菌、细菌、病毒和线虫的基因一样编码卷曲螺旋结

构域(coiled coil, CC)、核苷酸结合结构域(nucleotide binding site, NBS)和富亮氨酸重复序列(leucine rich repeat, LRR)结构的亚家族抗性蛋白。不同之处是*Mi-1*基因的N端区比大部分CC-NBS-LRR蛋白长3倍(约200个氨基酸残基)，这种结构在信号转导和引发细胞程序化死亡中起作用。Branch等(2004)的研究表明*Mi-1*基因对线虫的抗性表现为过敏性反应(hypersensitive response, HR)。该反应是程序化死亡的一种形式，水杨酸是*Mi-1*基因表现出对线虫抗性及相关过敏反应信号通路的重要因子(Branch et al., 2004)。但有趣的是，在*Mi-1*介导的对蚜虫的抗性反应中并没有过敏性反应出现(de Illarduya et al., 2003)，这可能由于蚜虫的入侵激发了不同于线虫的抗性反应信号通路。另一个是已克隆的*Vat*基因，该基因抗甜瓜棉蚜及其介导的病毒病(Pauquet et al., 2004)。*Vat*

基因对蚜虫的抗性表现也为阻止或延迟蚜虫的持续吸食, 致使蚜虫生长不良、繁殖率降低和群体数量降低; 其在全生育期均表现出抗性。*Vat*与*Mi-1*具有相似的基因结构, 编码由1 473个氨基酸残基组成的具有CC NBS-LRR结构的蛋白。其对蚜虫的抗性通过增强筛分子损伤修复(sieve element wound healing)来实现(Martin et al., 2003)。有研究表明, *Vat*基因对棉蚜的抗性与微超敏反应有关, 在蚜虫入侵后, 携带有*Vat*基因的抗性寄主很快便开始酚类物质的合成, 并在细胞壁上沉积胼胝质和木质素等物质(Villada et al., 2009)。另外, 在苹果(*Malus pumila*)(Lyth, 1985)和大麦(Belefant-Miller et al., 1994)中也发现了通过发生超敏反应来表现对蚜虫的抗性。但不同的抗蚜基因有不同的信号转导通路, *Mi-1*介导的抗性依赖于水杨酸, 而蒺藜苜蓿(*Medicago truncatula*)中的*ARK*基因介导的抗性则是通过茉莉酸主导的信号转导通路实现的(Li et al., 2006; Gao et al., 2007)。其它的几个抗蚜基因也可能编码NBS-LRR蛋白, 它们或者被定位在NBS-LRR簇序列区域内(Klingler et al., 2005); 或者候选基因即是NBS-LRR类基因(Wroblewski et al., 2007; Kim et al., 2010); 或者NBS-LRR的同源序列位于抗蚜相关的位点(Seah et al., 1998; Cevik and King, 2002)。Du等(2009)成功克隆了水稻对褐飞虱的抗性基因*Bph14*。褐飞虱与蚜虫同属同翅目, 具刺吸式口器。*Bph14*是水稻中被克隆的第1个抗虫基因, 其蛋白产物也包含卷曲螺旋结构域、核苷酸结合结构域和富亮氨酸重复序列(CC-NBS-LRR)。

寄主植物与蚜虫之间经过长期的协同进化, 可能存在着相同或相近的抗性机制。从以上基因克隆和精细定位的研究结果也可看出, 即使不排除存在其它抗性机制, 抗蚜基因也大都属于R基因家族, 编码NBS-LRR蛋白, 通过识别蚜虫的无毒基因启动下游一系列的反应进而产生抗性反应, 这对高粱抗蚜研究具有重要的启发和借鉴意义。随着植物基因组学和比较基因组学的快速发展, 新的抗蚜基因的克隆将为分离高粱抗蚜基因提供重要信息。

5 高粱分子遗传学研究进展

高粱的分子遗传学研究落后于其它模式植物如拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)和水稻等。但近几年来在新

型分子标记的开发、高密度遗传连锁图谱的构建、控制重要农艺性状基因和位点(QTLs)的定位、连锁不平衡(linkage disequilibrium, LD)方法的应用以及遗传转化系统的建立等方面均取得了很大的进展。遗传图谱是进行遗传研究、基因定位和分离以及分子标记辅助育种的基础工具。利用分子标记构建高粱的遗传图谱始于20世纪90年代, 至今已报道了多个基于不同类型分子标记和不同分离群体的连锁图谱(Singh and Lohithaswa, 2006)(表4)。但早期图谱构建因多是利用RFLP、AFLP和RAPD等分子标记, 存在数量少、或为显性标记或在不同作图群体中难以重复等问题; 另外, 高粱染色体(连锁群)的编码也比较混乱, 结果造成各连锁图间难以统一(Ejeta and Knoll, 2007)。随着高粱全基因组测序(Paterson et al., 2009)的完成和重测序(Nelson et al., 2011)工作的开展, 大量新型的分子标记, 如微卫星、单核苷酸多态性(single nucleotide polymorphisms, SNPs)及DArT等被开发出来(Mace et al., 2009; Yonemaru et al., 2009; Nelson et al., 2011)。Mace等(2009)主要利用DArT等标记将多个连锁图谱进行了整合, 最新整合的遗传连锁图谱包含1 997个标记, 总长1 603.5 cM, 平均标记密度为0.79 cM; 另外, 新近开发的基于基因组序列的物理图谱包含7 013个SSR标记, 125个保守内含子扫描引物标记和100个已知基因位置(Ramu et al., 2009, 2010)。这些新的图谱基本可以满足基因初步定位研究的需要。最近, Mace和Jordan(2011)还将44个不同的高粱QTL研究(1995–2010年期间)进行了整合。他们利用全基因组序列信息, 将涉及161个不同性状的共771个QTLs整合到同一图谱上, 以便于进行不同研究间的比较和利用。其中包括来自不同研究者定位的抗麦二叉蚜的20个QTLs。这些均为开展抗蚜基因的精细定位、基因图位克隆和分子标记辅助育种等工作奠定了基础。

分子标记辅助育种在水稻、小麦和大麦等作物中取得了很大的进展, 但在高粱上研究进展不大。原因之一是高粱的分子生物学研究整体上落后于其它作物; 另外简单实用的分子标记少且早期高粱染色体(连锁群)的编码混乱, 连锁图谱难以利用。随着高粱基因组学研究的快速发展, 上述困难正逐步得到解决。目前, 国际半干旱作物研究所刚刚通过“提高东南非地区高粱产量的品种遗传改良计划”。内容是利

表4 主要的高粱遗传图谱

Table 4 Constructed sorghum genetic maps using various molecular markers

组合	群体类型	标记类型	连锁群数	参考文献
Shanqui Red × M91051	F ₂	玉米DNA探针	8	Hulbert et al., 1990
Shanqui Red × M91051	F ₂	玉米DNA探针	15	Berhan et al., 1993
S2482C × IS18809	F ₂	同工酶和玉米DNA探针	13	Whitkus et al., 1992
IS18729 × IS24756	F ₂	玉米DNA探针	5	Binelli et al., 1992
CK60 × PI229828	F ₂	玉米和高粱DNA探针	10	Pereira et al., 1994
BSC35 × BTx623	F ₂	高粱和玉米DNA探针	11	Ragab et al., 1994
IS3620C × BTx623	F ₂	高粱RNA探针	14	Xu et al., 1994
BTx623 × <i>Sorghum pro-</i> <i>pinquum</i>	F ₂	高粱DNA探针	10	Chittenden et al., 1994
IS2807 × 379	重组自交系	玉米、甘蔗和谷类作物锚定探针	13	Dufour et al., 1997
IS2807 × 249	重组自交系		12	
IS2807 × 379	重组自交系	高粱cDNA探针, 水稻、燕麦、大麦、	12	Boivin et al., 1999
IS2807 × 249	重组自交系	珍珠粟、小麦和玉米探针, AFLP	12	
QL36 × QL41	重组自交系	高粱、玉米和甘蔗探针	21	Tao et al., 1998
B35 × Tx430	重组自交系	玉米、高粱和谷类作物锚定探针	14	Crasta et al., 1999
BTx623 × 153620C	重组自交系	高粱、玉米DNA探针和水稻、玉米、 大麦、燕麦cDNA探针	10	Peng et al., 1999
CK60 × PI22898	F ₂	SSRs		Taramino et al., 1997
BTx623 × IS3620C	重组自交系	SSRs		Kong et al., 2000
IS9830 × E36-1	重组自交系	AFLP, SSRs, RFLP, RAPD	10	Hausmann et al., 2004
N13 × E36-112				
BTx623 × IS3620C	重组自交系	AFLP, RFLP, SSRs	10	Menz et al., 2002
BTx623 × <i>S. propinquum</i>	F ₂	RFLP	10	Bowers et al., 2003
Westland A Line × PI550610	F ₂	SSRs	10	Wu and Huang, 2007
BTx623 × IS3620C	重组自交系	DArT	10	Mace et al., 2009
R890562 × ICSV745	重组自交系	RFLP	10	
R931945-2-2 × IS8525	重组自交系	DArT	10	
B923296 × SC170-6-8	重组自交系	DArT	10	
BTx642 × QL12	重组自交系	DArT	10	
SAR10 × SSM249	重组自交系	DArT	10	
BTx623 × IS3620C	重组自交系	AFLP, SSRs, DArT, RFLP, InDels	10	Burow et al., 2011

AFLP: 扩增片段长度多态性; DArT: 多样性芯片技术; InDels: 插入/缺失; RAPD: 随机扩增多态性; RFLP: 限制性片段长度多态性; SSRs: 简单重复序列

AFLP: Amplified fragment length polymorphism; DArT: Diversity array technology; InDels: Insertion/deletion; RAPD: Random amplified polymorphic DNA; RFLP: Restriction fragment length polymorphism; SSRs: Simple sequence repeats

用分子标记辅助回交(marker assistant backcross)将对严重危害高粱生产的寄生草 *Striga* 表现出抗性的 1–3 个 QTLs 转移到高粱优良品种中 (<http://test1.icrisat.org/gtbt/ResearchBreifs/dmatsfrs.htm>)。鉴于抗蚜鉴定的复杂性, 分子标记辅助育种是培育抗性品种特别有效的途径。另外, 高粱的连锁不平衡程度较高。已利用关联作图法进行了高粱控制淀粉代谢、甜高粱

茎秆含糖量及其它性状基因位点的关联定位分析(刘公社等, 2009)。结合分子标记技术对高粱种质资源进行遗传构成分析和评价, 利用关联作图法可对存在于不同高粱种质中的抗蚜位点进行分析, 以便发现新的抗蚜基因(位点)。除此之外, 抗虫位点在高粱和玉米间具有保守性, 高粱中的很多抗性位点被定位在玉米基因组的同线性区域(Guo et al., 2011)。因此利用比

较基因组学可以进行高粱抗蚜基因的预测、功能分析、基因的作用机制以及调控机理分析。全基因组测序的完成为反向遗传学的研究提供了可能。同时重测序工作的开展为高通量全基因组扫描技术如基因芯片的应用打下了基础。

6 蚜虫的分子生物学研究进展

蚜虫既是农业生产上的重要害虫, 又是研究昆虫与植物间互作关系、病毒介体以及有性生殖与孤雌生殖的周期性转换的材料。同时由于蚜虫的同一基因型可产生各种不同的表现型, 因而成为基础生物学研究的重要模型。目前, 豌豆蚜的全基因组测序工作已经完成(Richards et al., 2010)。其基因组包括约35 000个基因; 在2 500多个基因家族中存在大量的基因重复以及免疫相关基因的大量缺失。蚜虫与寄主植物之间经过长期的演化, 已经形成了非常密切的协同进化关系, 如高粱蚜在进化过程中失去了自己的蔷薇科原生寄主。之后在次生寄主植物, 如高粱和甘蔗等作物上常年孤雌生殖并与寄主植物协同演化, 出现了对寄主不同生物型的适应; 并随着寄主植物的分化发生种群分化, 这种分化往往会导致新生物型出现或新物种的形成。抗性品种对蚜虫不同的种或生物型一般具专一抗性, 蚜虫这种生物型的转换经常会造成品种抗性的丧失。蚜虫全基因组测序的完成和正在开展的不同蚜虫物种的重测序工作(乔格侠, 个人通信)可以帮助我们找到这种生物型或物种分化的分子证据, 进而为研究由于蚜虫新生物型的出现而导致寄主植物抗性的丧失提供基础资料。另外如前所述, 对蚜虫抗性的准确鉴定是进行抗性遗传分析、基因定位和克隆的前提。而不同蚜虫物种以及生物型的区分则对蚜虫抗性的准确鉴定起着至关重要的作用。基于形态学的蚜虫分类鉴定对高粱遗传和育种工作者而言非常困难, 蚜虫基因组学的进展则提供了有力的工具, 如利用线粒体基因开发的标记可以区分危害小麦、大麦和高粱的8个不同种的蚜虫(Shufron and Puterka, 2011)。本实验室结合“作物蚜虫DNA条形码(DNA barcoding)”工作正在对来自不同寄主的蚜虫种群之间以及来自同一寄主不同地理区域的蚜虫种群之间是否存在差异进行研究。因此蚜虫基因组的结构分析及基因功能研究既有助于深入理解蚜虫的特异生物学特性, 又可

为研究蚜虫-植物间的相互作用关系及植物对蚜虫的抗性机制提供契机。

7 结论与展望

高粱蚜、麦二叉蚜和玉米蚜既危害高粱, 又是小麦、玉米和甘蔗等作物的主要害虫。开展高粱抗蚜的遗传研究, 定位和克隆抗蚜基因, 了解高粱抗蚜的分子机制对其它作物的抗蚜遗传研究及培育抗性品种具有重要的借鉴意义。

抗性品种往往对蚜虫不同的生物型具专一抗性, 生物型的转换会造成品种抗性的丧失。麦二叉蚜已被鉴定出11个危害高粱的不同生物型, 但目前尚未对高粱蚜和玉米蚜的生物型分类进行深入研究, 也可能这些种尚未发生生物型分化。总之, 这些因素既影响了抗蚜鉴定的准确性, 也是导致抗高粱蚜和玉米蚜遗传研究进展缓慢的原因之一。今后应开展这2种蚜虫生物型的分类鉴定研究。

高粱的分子生物学研究发展很快。全基因组关联分析和分子标记辅助育种等新的手段为快速准确鉴定和利用抗蚜基因及提高育种效率提供了契机。另外, 虽然目前发现的抗蚜基因大部分属于R基因家族, 但对于蚜虫的抗性分子机理知之甚少。有证据表明, R基因抗病的下游效应与抗虫不同(Broekgaarden et al., 2011)。因此, 今后需要克隆更多的新抗蚜基因, 尤其是隐性抗性基因, 这有助于我们更清楚地理解抗蚜的分子机制。此外, 还应加强对感性基因的研究, 即蚜虫入侵时可能会首先激活寄主中的某个或某些基因来避免或抑制寄主防卫系统, 利用基因抑制技术(gene knockdown)对这些基因进行分析研究可以帮助我们更清楚地理解寄主与蚜虫间相互作用的机理。

参考文献

- 常金华, 夏雪岩, 张丽, 李荣改, 刘国庆, 罗耀武 (2006). 高粱抗蚜基因的遗传分析和SSR标记定位. 草业科学 15, 113-118.
- 李玥莹, 赵妹华, 杨立国, 刘世强 (2003). 高粱抗蚜基因分子标记的建立. 作物学报 29, 534-540.
- 刘公社, 周庆源, 宋松泉, 景海春, 谷卫彬, 李晓峰, 苏蔓, Srinivasan R (2009). 能源植物甜高粱种质资源和分子生物学研究进展. 植物学报 44, 253-261.
- Agrama HA, Widle GE, Reese JC, Campbell LR, Tuinstra

- MR (2002). Genetic mapping of QTLs associated with greenbug resistance and tolerance in *Sorghum bicolor*. *Theor Appl Genet* **104**, 1373–1378.
- Andrews DJ, Bramel-Com PJ, Widle GE (1993). New sources of resistance to greenbug, biotype I, in sorghum. *Crop Sci* **33**, 198–199.
- Araya EJ (2001). Insects that feed on resistant crops. University of Chile. http://mazinger.sisib.uchile.cl/repositorio/lb/ciencias_agronomicas/arrayaj01/p1/.
- Balikai RA, Lingappa S (2002). Biophysical and biochemical basis of resistance in sorghum genotypes to aphid, *Melanaphis sacchari* (Zehntner) (Homoptera: Aphididae). *J Aphidol* **16**, 59–66.
- Baudin P (1977). Etude d'une souche du virus de la mosaïque de la canne à sucre. *Agrono Trop* **32**, 180–204.
- Belefant-Miller H, Porter DR, Pierce ML, Mort AJ (1994). An early indicator of resistance in barley to Russian wheat aphid. *Plant Physiol* **105**, 1289–1294.
- Berhan AM, Hulbert SH, Butler LG, Bennetzen JL (1993). Structure and evolution of the genomes of *Sorghum bicolor* and *Zea mays*. *Theor Appl Genet* **86**, 598–604.
- Berzonsky WA, Ding HJ, Haley SD, Harris MO, Lamb RJ, McKenzie RIH, Ohm HW, Patterson FL, Peairs FB, Porter DR, Ratcliffe RH, Shanower TG (2003). Breeding wheat for resistance to insects. *Plant Breed Rev* **22**, 221–296.
- Binelli GL, Gianfranceschi L, Pè ME, Taramino G, Busso C, Stenhouse J, Ottaviano E (1992). Similarity of maize and sorghum genomes as revealed by maize RFLP probes. *Theor Appl Genet* **84**, 10–16.
- Bing JW, Guthrie WD (1991). Generation mean analysis for resistance in maize to the corn leaf aphid (Homoptera: Aphididae). *J Econ Entomol* **84**, 1080–1082.
- Bing JW, Guthrie WD, Dicke FF (1992). Genetics of resistance in maize to the corn leaf aphid (Homoptera: Aphididae). *Phytopathology* **85**, 1476–1479.
- Blackman RL, Eastop VF (2000). Aphids on the World's Crops, an Identification and Information Guide, 2nd edn. England: John Wiley & Sons Ltd. pp.1–8.
- Boivin K, Deu M, Rami JF, Trouche G, Hamon P (1999). Towards a saturated sorghum map using RFLP and AFLP markers. *Theor Appl Genet* **98**, 320–328.
- Börner C, Heinze K (1957). Aphidina-Aphidoidea. In: Sorauer P, ed. Sorauer's Handbuch der Pflanzenkrankheiten. Berlin: Paul Parey.
- Bowers JE, Abbey C, Anderson S, Chang C, Draye X, Hoppe AH, Jessup R, Lemke C, Lennington J, Li ZK, Lin YR, Liu SC, Luo LJ, Marler BS, Ming RG, Mitchell SE, Qiang D, Reischmann K, Schulze SR, Skinner DN, Wang YW, Kresovich S, Schertz KF, Paterson AH (2003). A high-density genetic recombination map of sequence-tagged sites for sorghum, as a framework for comparative structural and evolutionary genomics of tropical grains and grasses. *Genetics* **165**, 367–386.
- Branch C, Hwang CF, Navarre DA, Williamson VM (2004). Salicylic acid is part of the *Mi-1*-mediated defense response to root-knot nematode in tomato. *Mol Plant-Microbe Interac* **17**, 351–356.
- Broekgaarden C, Snoeren TAL, Dicke M, Vosman B (2011). Exploiting natural variation to identify insect-resistance genes. *Plant Biotechnol J* **9**, 819–825.
- Burow GB, Klein RR, Franks CD, Klein PE, Schertz KF, Pederson GA, Xin Z, Burke JJ (2011). Registration of the BTx623/IS3620C recombinant inbred mapping population of sorghum. *J Plant Registr* **5**, 141–141.
- Carena MJ, Glogoza P (2004). Resistance of maize to the corn leaf aphid: a review. *Maydica* **49**, 241–254.
- Cevik V, King GJ (2002). High-resolution genetic analysis of the *sd-1* aphid resistance locus in *Malus* spp. *Theor Appl Genet* **105**, 346–354.
- Chang NT, Shaug SP, Chen CC (1981). Resistance of some grain sorghum cultivars to sorghum aphid injury. *Res Bull Taichung Dist Agric Improve Stat* **5**, 81–91.
- Chittenden LM, Schertz KF, Lin YR, Wing RA, Paterson AH (1994). A detailed RFLP map of *Sorghum bicolor* × *S. propinquum*, suitable for high-density mapping, suggests ancestral duplication of sorghum chromosomes or chromosomal segments. *Theor Appl Genet* **87**, 925–933.
- Coe E, Neuffer M, Hoisington D (1988). The genetics of corn. In: Sprague GF, Dudley JW, eds. Corn and Corn Improvement. Madison, WI: American Society of Agronomy. pp. 81–258.
- Crasta OR, Xu WW, Rosenow DT, Mullet J, Nguyen HT (1999). Mapping of post-flowering drought resistance traits in grain sorghum: association between QTLs influencing premature senescence and maturity. *Mol Gen Genet* **262**, 579–588.
- Cruz I, Vendramim JD (1995). Inheritance of resistance of sorghum to greenbug *Schizaphis graminum* (Rond.). *An Soc Entomol Bras* **24**, 429–436.
- de Ilarduya OM, Xie QG, Kaloshian I (2003). Aphid-induced defense responses in *Mi-1*-mediated compatible and incompatible tomato interactions. *Mol Plant-Microbe Interac* **16**, 699–708.
- Dillon SL, Shapter FM, Henry RJ, Cordeiro G, Izquierdo L, Lee LS (2007). Domestication to crop improvement: genetic resources for *Sorghum* and *Saccharum* (Androp-

- ogoneae). *Ann Bot* **100**, 975–989.
- Dixon AGO, Bramel-Cox PJ, Harvey TL** (1990). Diallel analysis of resistance in sorghum to greenbug biotype E: antibiosis and tolerance. *Crop Sci* **30**, 1055–1059.
- Dixon AGO, Bramel-Cox PJ, Harvey TL** (1991). Complementarity of genes for resistance to greenbug [*Schizaphis graminum* (Rondani)], biotype E, in sorghum [*Sorghum bicolor* (L.) Moench]. *Theor Appl Genet* **81**, 105–110.
- Dogimont C, Bendahmane A, Chovelona V, Boissot N** (2010). Host plant resistance to aphids in cultivated crops: genetic and molecular bases, and interactions with aphid populations. La résistance des plantes cultivées aux pucerons: bases génétiques et moléculaires et interaction avec les populations de pucerons. *C R Biol* **333**, 566–573.
- Dogramaci M, Mayo ZB, Wright R, Reese J** (2007). Categories of resistance, antibiosis and tolerance, to biotype I greenbug (*Schizaphis graminum* (Rondani) Homoptera: Aphididae) in four sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench. Poales: Gramineae) hybrids. *J Kansas Entomol Soc* **80**, 183–191.
- Du B, Zhang WL, Liu BF, Hu J, Wei Z, Shi ZY, He RF, Zhu LL, Chen RZ, Han B, He GC** (2009). Identification and characterization of *Bph14*, a gene conferring resistance to brown planthopper in rice. *Proc Natl Acad Sci USA* **106**, 22163–22168.
- Dufour P, Deu M, Grivet L, D'Hont A, Paulet F, Bouet A, Lanaud C, Glaszmann JC, Hamon P** (1997). Construction of a composite sorghum genome map and comparison with sugarcane, a related complex polyploid. *Theor Appl Genet* **94**, 409–418.
- Eddleman BR, Chang CC, McCarl BA** (1999). Economic benefits from grain sorghum variety improvement in the United States. In: Wiseman BR, Webster JR, eds. Economic, Environmental, and Social Benefits of Resistance in Field Crops. Lanham, Maryland: Thomas Say Publications, Entomological Society of America. pp. 35–37.
- Ejeta G, Knoll JE** (2007). Marker-assisted selection in sorghum. In: Varshney RK, Tuberosa R, eds. Genomics-Assisted Crop Improvement. Netherlands: Springer. pp. 187–205.
- Fonseca AR, Cruz L, Carvalho CF, Souza B** (2005). Resistance of sorghum genotypes to the aphid *Rhopalosiphum maidis* (FITCH, 1856) (Hemiptera: Aphididae). *RBMS* **4**, 323–334.
- Gahukar RT** (1993). Infestation levels of improved sorghum cultivars with *Rhopalosiphum maidis* Fitch and *Eublemma gayneri* Roths. in Senegal. *Trop Agric (Trinidad and Tobago)* **70**, 185–187.
- Gao LL, Anderson JP, Klingler JP, Nair RM, Edwards OR, Singh KB** (2007). Involvement of the octadecanoid pathway in bluegreen aphid resistance in *Medicago truncatula*. *Mol Plant-Microbe Interac* **20**, 82–93.
- Gulati SC, Jain KBL, Varma NS** (1978). Inheritance of resistance to corn leaf aphid in barley. *Indian J Genet Plant Breed* **38**, 285–288.
- Guo CS, Cui W, Feng X, Zhao JZ, Lu GH** (2011). Sorghum insect problems and management. *J Integr Plant Biol* **53**, 178–192.
- Harlan JR, de Wet JMJ** (1972). A simplified classification of cultivated plants. *Taxon* **20**, 509–517.
- Harvey TL, Hackerott HL** (1969). Recognition of a greenbug biotype injurious to sorghum. *J Econ Entomol* **62**, 776–779.
- Harvey TL, Kofoid KD, Martin TJ, Sloderbeck PE** (1991). A new greenbug virulent to E-biotype resistant sorghum. *Crop Sci* **31**, 1689–1691.
- Harvey TL, Wilde GE, Kofoid KD** (1997). Designation of a new greenbug, biotype K, injurious to resistant sorghum. *Crop Sci* **37**, 989–991.
- Haussmann BIG, Hess DE, Omany GO, Folkertsma RT, Reddy BVS, Kayentao M, Welz HG, Geiger HH** (2004). Genomic regions influencing resistance to the parasitic weed *Striga hermonthica* in two recombinant inbred populations of sorghum. *Theor Appl Genet* **109**, 1005–1016.
- Hemmati F, Abbasi MR** (2000). Field evaluation of sorghum accessions for resistance to corn leaf aphid in Iran. *Int Sorghum Millets Newsl* **41**, 47–49.
- Hill CB, Li Y, Hartman GL** (2004). Resistance to the soybean aphid in soybean germplasm. *Crop Sci* **44**, 98–106.
- Hsieh J, Pi CP** (1982). Genetic study on aphid resistance in sorghum. *J Agr Assoc China* **117**, 6–14.
- Huang YH** (2006). Evaluating sorghum germplasm for resistance to greenbug (*Schizaphis graminum*) biotype I. *Int Sorghum Millets Newsl* **47**, 72–74.
- Huang YH** (2011). Improvement of crop protection against greenbug using the worldwide sorghum germplasm collection and genomics-based approaches. *Plant Genet Resour* **9**, 317–320.
- Hulbert SH, Richter TE, Axtell JD, Bennetzen JL** (1990). Genetic mapping and characterization of sorghum and related crops by means of maize DNA probes. *Proc Natl Acad Sci USA* **87**, 4251–4255.
- Jackson DR, Arthur MF, Davis M, Kresovich S, Lawhon WT, Lipinsky ES, Price M, Rudolph A** (2008). Research Report on Development of Sweet Sorghum As an Energy Crop. Columbus, OH: Battelle Press. pp. 277–290.

- Johnson JW, Teetes GL, Phillips JM, Riggs V** (1981). Resistance to biotype E greenbug in sorghum. *Sorghum News* **24**, 84–84.
- Katsar CS, Paterson AH, Teetes GL, Peterson GC** (2002). Molecular analysis of sorghum resistance to the greenbug (Homoptera: Aphididae). *J Econ Entomol* **95**, 448–457.
- Kim KS, Hill CB, Hartman GL, Hyten DL, Hudson ME, Diers BW** (2010). Fine mapping of the soybean aphid-resistance gene *Rag2* in soybean PI 200538. *Theor Appl Genet* **121**, 599–610.
- Klingler J, Creasy R, Gao LL, Nair RM, Calix AS, Jacob HS, Edwards OR, Singh KB** (2005). Aphid resistance in *Medicago truncatula* involves antixenosis and phloem-specific, inducible antibiosis, and maps to a single locus flanked by NBS-LRR resistance gene analogs. *Plant Physiol* **137**, 1445–1455.
- Kong L, Dong J, Hart GE** (2000). Characteristics, linkage-map positions, and allelic differentiation of *Sorghum bicolor* (L.) Moench DNA simple-sequence repeats (SSRs). *Theor Appl Genet* **101**, 438–448.
- Li Q, Xie QG, Smith-Becker J, Navarre DA, Kaloshian I** (2006). *Mi-1*-mediated aphid resistance involves salicylic acid and mitogen-activated protein kinase signaling cascades. *Mol Plant-Microbe Interac* **19**, 655–664.
- Long BJ, Dunn GM, Bowman JS, Routley DG** (1977). Relationship of hydroxamic acid content in corn and resistance to the corn leaf aphid. *Crop Sci* **17**, 55–58.
- Lu QS, Dahlberg JA** (2001). Chinese sorghum genetic resources. *Econ Bot* **55**, 401–425.
- Lu XW, Brewbaker JL** (1999). Genetics of resistance in maize to the corn leaf aphid (Homoptera: Aphididae). *Maize Gen Coop News* **73**, 36–37.
- Lyth M** (1985). Hypersensitivity in apple to feeding by *Dysaphis plantaginea*: effects on aphid biology. *Ann Appl Biol* **107**, 155–161.
- Mace ES, Jordan DR** (2011). Integrating sorghum whole genome sequence information with a compendium of sorghum QTL studies reveals uneven distribution of QTL and of gene-rich regions with significant implications for crop improvement. *Theor Appl Genet* **123**, 169–191.
- Mace ES, Rami JF, Bouchet S, Klein PE, Klein RR, Kilian A, Wenzl P, Xia L, Halloran K, Jordan DR** (2009). A consensus genetic map of sorghum that integrates multiple component maps and high-throughput Diversity Array Technology (DART) markers. *BMC Plant Biol* **9**, 13.
- Martin B, Rahbé Y, Fereres A** (2003). Blockage of stylet tips as the mechanism of resistance to virus transmission by *Aphis gossypii* in melon lines bearing the *Vat* gene. *Ann Appl Biol* **142**, 245–250.
- McCreight JD** (2008). Potential sources of genetic resistance in *Lactuca* spp. to the lettuce aphid, *Nasanovia ribisnigri* (Mosely) (Homoptera: Aphididae). *HortScience* **43**, 1355–1358.
- Mensah C, DiFonzo C, Nelson RL, Wang DC** (2005). Resistance to soybean aphid in early maturing soybean germplasm. *Crop Sci* **45**, 2228–2233.
- Menz MA, Klein RR, Mullet JE, Obert JA, Unruh NC, Klein PE** (2002). A high-density genetic map of *Sorghum bicolor* (L.) Moench based on 2926 AFLP, RFLP and SSR markers. *Plant Mol Biol* **48**, 483–499.
- Milligan SB, Bodeau J, Yaghoobi J, Kaloshian I, Zabel P, Williamson VM** (1998). The root knot nematode resistance gene *Mi* from tomato is a member of the leucine zipper, nucleotide binding, leucine-rich repeat family of plant genes. *Plant Cell* **10**, 1307–1319.
- Mote UN, Kadam JR** (1984). Incidence of (*Aphis sacchari* Zehnt) in relation to sorghum plant characters. *Sorghum News* **27**, 86–86.
- Mote UN, Shahane AK** (1994). Biophysical and biochemical characters of sorghum varieties contributing resistance to delphacid, aphid and leaf sugary exudations. *Indian J Entomol* **56**, 113–122.
- Nagaraj N, Reese JC, Tuinstra MR, Smith CM, St Amand P, Kirkham MB, Kofoed KD, Campbell LR, Wilde GE** (2005). Molecular mapping of sorghum genes expressing tolerance to damage by greenbug (Homoptera: Aphididae). *J Econ Entomol* **98**, 595–602.
- Nelson JC, Wang SC, Wu YY, Li XR, Antony G, White FF, Yu JM** (2011). Single-nucleotide polymorphism discovery by high-throughput sequencing in sorghum. *BMC Genomics* **12**, 352.
- Nordquist PT, Kindler SD, Spomer SM** (1992). Registration of nine greenbug-resistant sorghum germplasms, N82 to N90. *Crop Sci* **32**, 1077–1078.
- Park SJ, Huang YH, Ayoubi P** (2006). Identification of expression profiles of sorghum genes in response to greenbug phloem-feeding using cDNA subtraction and microarray analysis. *Planta* **223**, 932–947.
- Paterson AH, Bowers JE, Bruggmann R, Dubchak I, Grimwood J, Gundlach H, Haberer G, Hellsten U, Mitros T, Poliakov A, Schmutz J, Spannagl M, Tang HB, Wang XY, Wicker T, Bharti AK, Chapman J, Feltus FA, Gowik U, Grigoriev IV, Lyons E, Maher CA, Martis M, Narechania A, Ollilar RP, Penning BW, Salamov AA, Wang Y, Zhang LF, Carpita NC, Freeling M, Gingle AR, Hash CT, Keller B, Klein P, Kresovich S, McCann MC, Ming R, Peterson DG, Mehboobur-Rahman, Ware D, Westhoff P, Mayer KFX, Messing J, Rokhsar DS**

- (2009). The *Sorghum bicolor* genome and the diversification of grasses. *Nature* **457**, 551–556.
- Pathak MD, Painter RH** (1958). Differential amounts of material taken up by four biotypes of corn leaf aphids from resistant and susceptible sorghums. *Ann Entomol Soc Am* **51**, 250–254.
- Pauquet J, Burget E, Hagen L, Chovelon V, Le Menn A, Valot N, Desloire S, Caboche M, Rousselle P, Pitrat M, Bendahmane A, Dogimont C** (2004). Map-based cloning of the *Vat* gene from melon conferring resistance to both aphid colonization and aphid transmission of several viruses. In: Proc Cucurbitaceae 2004. 8th Eucarpia Meeting on Cucurbit Genetics and Breeding. Olomouc: Palacký University in Olomouc. pp. 325–329.
- Peng Y, Schertz KF, Cartinhour S, Hart GE** (1999). Comparative genome mapping of *Sorghum bicolor* (L.) Moench using a RFLP map constructed in a population of recombinant inbred lines. *Plant Breed* **118**, 225–235.
- Pereira MG, Lee M, Bramel-Cox P, Woodman W, Doebley J, Whitkus R** (1994). Construction of an RFLP map in sorghum and comparative mapping in maize. *Genome* **37**, 236–243.
- Peterson GC, Schaefer K, Pendleton BB** (2009). Registration of 16 sorghum germplasm lines. *J Plant Registr* **3**, 203–203.
- Pi C, Hsieh JS** (1982a). Preliminary studies on aphid resistance in sorghum. *Natl Sci Counc Month Repub China* **10**, 153–160.
- Pi C, Hsieh JS** (1982b). Studies on grain quality and aphid resistance in sorghum. In: Hsieh SC, Liu DJ, eds. Proceedings of the Symposium on Plant Breeding. Symposium under the Republic of China Regional Society of SABRAO and Agricultural Association of China. Taiwan: Republic of China Regional Society of SABRAO and Agricultural Association of China. pp. 113–120.
- Porter KB, Peterson GL, Vise O** (1982). A new greenbug biotype. *Crop Sci* **22**, 847–850.
- Radchenko EE** (1995). New genes for resistance to greenbug in sorghum. *Genetika (Russian Federation)* **31**, 668–673.
- Radchenko EE, Zubov AA** (2007). Genetic diversity of sorghum in greenbug resistance. *Russ Agric Sci* **33**, 223–225.
- Ragab RA, Dronavalli S, Maroof MAS, Yu YG** (1994). Construction of a sorghum RFLP linkage map using sorghum and maize DNA probes. *Genome* **37**, 590–594.
- Ramu P, Deshpande SP, Senthilvel S, Jayashree B, Billot C, Deu M, Reddy LA, Hash CT** (2010). In silico mapping of important genes and markers available in the public domain for efficient sorghum breeding. *Mol Breed* **26**, 409–418.
- Ramu P, Kassahun B, Senthilvel S, Kumar CA, Jayashree B, Folkertsma RT, Reddy LA, Kuruvina Shetti MS, Haussmann BIG, Hash CT** (2009). Exploiting rice-sorghum synteny for targeted development of EST-SSRs to enrich the sorghum genetic linkage map. *Theor Appl Genet* **119**, 1193–1204.
- Richards S, Gibbs RA, Gerardo NM, Moran N, Nakabachi A, Stern D, Tagu D, Wilson ACC, Muzny D, Kovar C** (2010). Genome sequence of the pea aphid *Acyrtosiphon pisum*. *PLoS Biol* **8**, e1000313.
- Rossi M, Goggin FL, Milligan SB, Kaloshian I, Ullman DE, Williamson VM** (1998). The nematode resistance gene *Mi* of tomato confers resistance against the potato aphid. *Proc Natl Acad Sci USA* **95**, 9750–9754.
- Rustamani MA, Kanehisa K, Tsumuki H, Shiraga T** (1992). Further observations on the relationship between aconitic acid contents and aphid densities on some cereal plants. *Bul Res Inst Bioresour Okayama Univ* **1**, 9–20.
- Schuster D, Starks K** (1973). Green bugs: components of host-plant resistance 10 sorghum. *J Econ Entomol* **66**, 1131–1134.
- Seah S, Sivasithamparam K, Karakousis A, Lagudah E** (1998). Cloning and characterisation of a family of disease resistance gene analogs from wheat and barley. *Theor Appl Genet* **97**, 937–945.
- Shaposhnikov GK** (1964). Suborder aphidinea-aphids. In: Bei-Bienko G, ed. Keys to the Insects on the European Part of the USSR. Nauka: Moscow & Leningrad. pp. 489–616.
- Shufran KA, Puterka GJ** (2011). DNA barcoding to identify all life stages of holocyclic cereal aphids (Hemiptera: Aphididae) on wheat and other poaceae. *Ann Entomol Soc Am* **104**, 39–42.
- Singh BU, Padmaja PG, Seetharama N** (2004). Biology and management of the sugarcane aphid, *Melanaphis sacchari* (Zehntner) (Homoptera: Aphididae), in sorghum: a review. *Crop Prot* **23**, 739–755.
- Singh HP, Lohithaswa HC** (2006). Sorghum. In: Kole C, ed. Genome Mapping and Molecular Breeding in Plants. Volume 1, Cereals and Millets. Berlin: Springer-Verlag. pp. 257–302.
- Singh SP, Grewal RPS** (1999). Evaluation of sorghum genotypes for relative resistance to corn leaf aphid, *Rhopalosiphum maidis*. *Int Sorghum Millets Newsl* **40**, 50–51.
- So YS, Ji HC, Brewbaker JL** (2010). Resistance to corn leaf aphid (*Rhopalosiphum maidis* Fitch) in tropical corn (*Zea mays* L.). *Euphytica* **172**, 373–381.
- Tao YZ, Jordan DR, Henzell RG, McIntyre CL** (1998).

- Construction of a genetic map in a sorghum recombinant inbred line using probes from different sources and its comparison with other sorghum maps. *Aust J Agr Res* **49**, 729–736.
- Taramino G, Tarchini R, Ferrario S, Lee M, Pe' ME** (1997). Characterization and mapping of simple sequence repeats (SSRs) in *Sorghum bicolor*. *Theor Appl Genet* **95**, 66–72.
- Tsumuki H, Kanehisa K, Moharramipour S** (1995). Sorghum resistance to the sugarcane aphid, *Melanaphis sacchari* (Zehntner) amounts of leaf surface wax and nutritional components. *Bull Res Inst Bioresour* **3**, 27–34.
- Tuinstra MR, Wilde GE, Kriegshauser T** (2001). Genetic analysis of biotype I greenbug resistance in sorghum. *Euphytica* **121**, 87–91.
- USDA ARS** (2007). National Genetic Resources Program. Germplasm Resources Information Network-(GRIN) [Online Database]. National Germplasm Resources Laboratory, Beltsville, Maryland. URL: <http://www.ars-grin.gov/cgi-bin/npgs/html/econ.pl> (23 November 2011).
- Van den Berg J** (2002). Status of resistance of sorghum hybrids to the aphid, *Melanaphis sacchari* (Zehntner) (Homoptera: Aphididae). *J Plant Soil (South Africa)* **19**, 151–155.
- Verma RPS, Malik R, Kumar R, Singh SS** (2011). Genetics of corn leaf aphid (*Rhopalosiphum maidis*) resistance in barley. *Cereal Res Commun* **39**, 130–136.
- Villada ES, González EG, López-Sesé AI, Castiel AF, Gómez-Guillamón ML** (2009). Hypersensitive response to *Aphis gossypii* Glover in melon genotypes carrying the *Vat* gene. *J Exp Bot* **60**, 3269–3277.
- Weibel DE, Starks KJ, Wood EA, Morrison RD** (1972). Sorghum cultivars and progenies rated for resistance to greenbugs. *Crop Sci* **12**, 334–336.
- Whitkus R, Doebley J, Lee M** (1992). Comparative genome mapping of sorghum and maize. *Genetics* **132**, 1119–1130.
- Wroblewski T, Piskurewicz U, Tomczak A, Ochoa O, Michelmore RW** (2007). Silencing of the major family of NBS-LRR encoding genes in lettuce results in the loss of multiple resistance specificities. *Plant J* **51**, 803–818.
- Wu YQ, Huang YH** (2007). An SSR genetic map of *Sorghum bicolor* (L.) Moench and its comparison to a published genetic map. *Genome* **50**, 84–89.
- Wu YQ, Huang YH** (2008). Molecular mapping of QTLs for resistance to the greenbug *Schizaphis graminum* (Rondani) in *Sorghum bicolor* (Moench). *Theor Appl Genet* **117**, 117–124.
- Wu YQ, Huang YH, Porter DR, Tauer CG, Hollaway L** (2007). Identification of a major quantitative trait locus conditioning resistance to greenbug biotype E in sorghum PI 550610 using simple sequence repeat markers. *J Econ Entomol* **100**, 1672–1678.
- Wu YQ, Huang YH, Tauer CG, Porter DR** (2006). Genetic diversity of sorghum accessions resistant to greenbugs as assessed with AFLP markers. *Genome* **49**, 143–149.
- Xu GW, Magill CW, Schertz KF, Hart GE** (1994). A RFLP linkage map of *Sorghum bicolor* (L.) Moench. *Theor Appl Genet* **89**, 139–145.
- Yonemaru JI, Ando T, Mizubayashi T, Kasuga S, Matsumoto T, Yano M** (2009). Development of genome-wide simple sequence repeat markers using whole-genome shotgun sequences of sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) moench). *DNA Res* **16**, 187–193.
- Zhu-Salzman K, Salzman RA, Ahn JE, Koiwa H** (2004). Transcriptional regulation of sorghum defense determinants against a phloem-feeding aphid. *Plant Physiol* **134**, 420–431.

Resistance to Aphids in Sorghum: a Review

Guoqing Liu^{*}, Ruiheng Du, Shenglin Hou, Peng Lü, Guisu Ji, Suying Li

Institute of Millet Crops, Hebei Academy of Agricultural and Forestry Sciences, Shijiazhuang 050035, China

Abstract *Sorghum bicolor* is one of the most important crops in the world, used for food, fodder, alcoholic beverages, as well as biofuel production, and also serves as a C₄ model plant. Aphids are major agricultural pests injuring nearly all cultivated crops. Sorghum aphid (*Melanaphis sacchari*), greenbug (*Schizaphis graminum*) and corn leaf aphid (*Rhopalosiphum maidis*) are the major aphid species damaging sorghum growth. We lack sorghum aphid-resistance germplasm and systematic study. Some progress has been made in sorghum greenbug resistance research. Recently 20 resistant quantitative trait loci (QTL) were mapped, and the maximum resistant phenotypic variation explained by a single QTL reached 80.3%, but little is known about the resistance to sorghum aphid and corn leaf aphid. The morphological characters and chemical contents of sorghum could affect aphid resistance. Such resistance-related traits may be useful for breeding. The published sorghum and pea aphid (*Acyrtosiphon pisum*) genome sequences could help in better understanding the aphid-plant interaction and plant aphid-resistance mechanism. Two aphid-resistance genes have been cloned, but more genes and QTLs are needed. Here, we review recent studies of sorghum aphid resistance and propose possible future research.

Key words aphid, gene, resistance inheritance, sorghum

Liu GQ, Du RH, Hou SL, Lü P, Ji GS, Li SY (2012). Resistance to aphids in sorghum: a review. *Chin Bull Bot* **47**, 171–187.

* Author for correspondence. E-mail: guoqingliu@hotmail.com