

朱克明,陶慧敏,徐 硕.水稻抗虫害相关基因的研究进展[J]. 江苏农业科学,2017,45(20):1-5.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2017.20.001

水稻抗虫害相关基因的研究进展

朱克明,陶慧敏,徐 硕

(江苏大学生命科学研究院,江苏镇江 212013)

摘要:水稻是我国主要的粮食作物之一,随着异常天气的增多,导致水稻病虫害越来越严重,而关于水稻抗性品种的研究却不多。本文综述多种水稻抗虫害基因的研究进展,包括水稻黑尾叶蝉、稻飞虱、稻瘿蚊、水稻二化螟及其他虫害的基因等,并对此进行展望,以期为实现水稻的优质高产打下坚实基础。

关键词:水稻;稻飞虱;水稻黑尾叶蝉;水稻二化螟;抗虫害基因;优质高产

中图分类号: S435.112 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2017)20-0001-04

水稻(*Oryza sativa* L.)是我国的主要粮食作物之一,约占我国粮食总产量的一半。同时,水稻也是我国虫害最多的粮食作物之一,据田间统计,水稻害虫有 600 多种。水稻虫害传统的防治方法主要依赖于化学农药,但化学防治在生产实践上有很多缺点,如易导致害虫天敌灭亡、农药残留、抗性持久性差、防治成本较高以及污染环境等。随着生物技术的快速发展,综合防治水稻虫害的观点和策略逐渐为人们所接受和采纳,寻求有效且不污染环境的防治方法受到各方关注。因而,水稻抗虫性遗传育种、转基因抗虫水稻品种的培育将有利于提高水稻的抗虫性及促进害虫综合治理的快速、有效发展。

1 水稻抗虫害

我国已知的水稻虫害中最主要的有 20 多种,较为常见的虫害有椿象、电光叶蝉、直纹稻弄蝶、稻蓟马、铁甲虫、稻纵卷叶螟、黑尾叶蝉、稻蜡、稻飞虱、黏虫、切根虫、稻瘿蚊、水稻二化螟等。其中,稻飞虱、水稻二化螟、黑尾叶蝉、稻瘿蚊、稻纵卷叶螟等虫害严重影响水稻的产量,目前研究较多。

1.1 稻飞虱抗性

稻飞虱属同翅目飞虱科,是水稻的主要害虫之一。稻飞虱体形较小,触角呈短锥状,有短翅型及长翅型 2 种。稻飞虱可分为褐飞虱、灰飞虱、白背飞虱,其中危害较为严重的是白背飞虱和褐飞虱。白背飞虱主要危害早中稻,而褐飞虱则危害中晚稻,二者均具有迁飞性,且以田中央密集危害,后逐渐扩大蔓延。灰飞虱不直接引起灾害,但稻、麦、玉米等作物的病毒能通过其传播。褐飞虱主要分布于热带及亚热带稻区,在我国主要分布于北方稻区,在长江流域以南稻区也较为严重,主要危害稻秆基部并引起倒伏,导致水稻产量严重减少甚至绝收;白背飞虱与褐飞虱分布范围相似,在我国主要位于长江流域。稻飞虱也可引起烟煤病、条纹叶枯病、矮缩病等病

害,还会传播病毒病如齿叶萎缩病、草状丛矮病等。目前防治稻飞虱的措施主要包括选育抗虫品种、天敌保护、使用药剂等。其中以选育抗虫品种较为有效,因而稻飞虱抗性基因的发现十分有利于抗虫品种的筛选获得。

至今已发现 30 多种褐飞虱抗性基因^[1]。其中,*Bph1*^[2]、*bph2*^[3]基因与水稻褐飞虱抗性相关,分别为国际水稻研究所鉴定的第 1、2 个抗褐飞虱的主效基因,这 2 个基因都定位于水稻第 12 号染色体的长臂上。*Bph26* 编码 1 个 CC-NBS-LRR 蛋白,与 *bph2* 是同源基因^[4]。Liu 等研究发现,*Bph3* 是一个水稻抗褐飞虱显性基因,是由 *OsLecRK1*、*OsLecRK2*、*OsLecRK3* 等 3 个质膜凝集素受体激酶基因组成的基因簇,该基因定位于水稻第 4 号染色体上^[5]。*bph4* 是水稻抗褐飞虱隐性基因,被定位于水稻第 6 染色体短臂上简单重复序列(SSR)标记 RM589~RM586 之间^[6]。*Bph-5* 也是褐飞虱抗性基因,来源于品种 ARC10550(孟加拉国德生物型 4)^[7]。同时 Qiu 等发现,Swarnalata 品种携带有 1 个抗性基因 *Bph6*,位于第 4 号染色体上^[8]。Qiu 等对 9311/T12 F₂ 群体研究分析发现,*BPH7* 基因位于 12 号染色体长臂上,且位于 2 个 SSR 标记 RM28295 和 RM313 之间^[9]。Su 等研究发现,*Bph9* 定位于第 12 染色体上的 2 个 SSR 标记 RM463、RM5341 之间,分别与之相距 6.8、9.7 cM^[10]。Ishii 等则从带有澳洲野生稻(*O. australiensis*)背景的基因渗入系中鉴别出新的显性抗性基因,将其命名为 *Bph10*,并定位于水稻第 12 染色体上^[11]。*bph11* 定位于水稻第 3 号染色体上^[12]。*bph12* 定位于水稻第 4 号染色体上的 2 个限制性片段长度多态性(RFLP)标记 G271 和 R93 之间^[13]。*Bph13* 则位于第 2 染色体,在 2 个微卫星标记 RM240、RM250 之间,遗传距离分别为 6.1、5.5 cM,该基因的发现和定位有助于对水稻褐飞虱抗性的改良^[14]。*Bph14* 是水稻中第 1 个被克隆的抗虫基因,在水稻根、叶片、叶鞘的维管束中表达,且这些部位均为褐飞虱的摄食部位,*Bph14* 定位于细胞质中,因而说明 *Bph14* 在褐飞虱侵染之后激活了水杨酸信号传导通路,诱导韧皮部细胞的胼胝质沉积以及胰蛋白酶抑制剂的产生,因此降低了褐飞虱的取食、生长速率、寿命^[15]。*Pti1* 基因定位于水稻第 3 染色体,与抗褐飞虱基因 *Bph14* 连锁^[16]。Huang 等从带有药用野生稻背景的基因渗入系 B5 中鉴定了 2 个新的显性抗性基因,并运用

收稿日期:2017-02-23

基金项目:国家自然科学基金面上项目(编号:31671720);国家自然科学基金青年基金(编号:31201189);江苏大学高级专业人才科研启动基金(编号:10JDG134);江苏省高校自然科学基金项目(编号:12KJB210002)。

作者简介:朱克明(1980—),男,江苏宜兴人,博士,助理研究员,主要从事水稻生物学研究。E-mail:uegzk@sina.com.cn。

RFLP 技术,采用集团分离分析法将其中 1 个命名为 *Bph15* (原名 *Qbp2*) 的基因定位于第 4 染色体的 C820、S11182 之间, 2 个分子标记相距 1.2 cM^[17]。

Sun 等通过连锁作图和数量性状座位 (quantitative trait locus, 简称 QTL) 分析发现,“Rathu Heenati”携带抗褐飞虱的主效基因 *Bph17*,并将其定位到 4 号染色体短臂上,与 2 个 SSR 标记 RM8213、RM5953 的遗传距离分别为 3.6、3.2 cM^[18]。*Bph18* 和 *Bph26* 是功能不同的等位基因,*Bph18* 同时参与排趋性和抗生性作用,赋予水稻对褐飞虱的抗性^[19]。Jena 等鉴定出 1 对与 *Bph10* 不等位的新抗性基因 *Bph18(t)*,定位在第 12 染色体,且 *Bph18(t)* 后被重新命名为 *BPH27*^[20-21]。抗褐飞虱隐性主效基因 *Bph19(t)* 被精细定位到水稻第 3 染色体上标记 RM6308 和 RM3134 之间约 60 kb 的区间内,2 个标记的遗传距离约 1 cM^[22]。*Bph20(t)* 是一个抗水稻褐飞虱的主效 QTL,定位在水稻 4 号染色体短臂上,而 *Bph21(t)* 定位在水稻 12 号染色体长臂上^[23]。*BPH25(t)* 为定位于水稻第 6 号染色体上的褐飞虱抗性基因^[24]。*BPH26* 编码 1 个卷曲螺旋结构-核苷酸结合区-富含亮氨酸重复结构 (coiled coil-nucleotide binding site-leucine rich repeats, 简称 CC-NBS-LRR) 蛋白,与 *BPH2* 是同一个基因,*BPH18* 与 *BPH26* 等位,能抑制褐飞虱对韧皮部筛管的吸食^[25]。褐飞虱诱导基因 *Osc008a* 能增强水稻对褐飞虱的抗性,作用于乙烯信号通路下游,定位于细胞核,已被克隆得到^[26]。*BPH29* 编码 1 个包含 B3 结构域的抗性蛋白,是抗褐飞虱隐性基因,将 *BPH29* 导入 TN1,能提高转基因植株对褐飞虱抗性,同样也被克隆得到^[27]。*Ovc* 定位于水稻第 6 号染色体上,对褐飞虱虫卵有抑制作用^[28]。12-氧-植物二烯酸 (12-oxo-phytodienoic acid, 简称 OPDA) 介导水稻对褐飞虱的抗性,过表达 *OPR3* 导致 OPDA 含量下降,造成水稻对褐飞虱敏感,而外施 OPDA 会提高水稻对褐飞虱抗性^[29]。*OsHPL3* 通过影响茉莉酸 (jasmonic acid, 简称 JA)、绿叶化合物 (green leaf volatiles, 简称 GLVs) 及其他挥发物的含量来调控水稻对不同侵入物的特异防卫反应,正调控对褐飞虱的抗性,而负调控对二化螟和白叶枯病菌的抗性^[30],上述多数基因均已定位,但部分基因未被克隆得到。此外,*Bph5*^[7]、*Bph8*^[31]、*Bph22(t)*^[32]、*Bph23(t)*^[32]、*Bph24(t)*^[32] 未被定位及克隆获得。

此外,与白背飞虱抗性相关的基因目前也已发现 9 种,分别为 *Wbph-1*^[33]、*Wbph-2*、*Wbph-3*、*Wbph-4*、*Wbph-5*、*Wbph-6*^[34]、*Wbph-7*、*Wbph-8*、*OsWRKY89*。其中,*Wbph-1* 分布于第 7 号染色体。刘志岩等研究分析了 F₂ 群体的 142 个个体发现,抗虫基因 *Wbph2* 与第 6 染色体上的标记 RZ667、RG64、RG264 连锁,且 *Wbph2* 与 RZ667 的遗传距离为 25.6 cM,同时 *Wbph-3*、*Wbph-4*、*Wbph-5* 均为水稻白背飞虱抗性相关基因^[35]。上述 *Wbph-1*~*Wbph-5* 等 5 个抗白背飞虱基因均由国际水稻研究所发现并命名,而 *Wbph-6* 是我国水稻抗白背飞虱研究领域在国际上注册的、完全拥有自主知识产权的第 1 个抗性基因,由我国水稻研究所李西明博士等科研人员研究发现,是我国该研究领域的重大里程碑^[34]。谭光轩将 *Wbph7-t*、*Wbph8-t* 等 2 个抗白背飞虱基因分别定位在抗褐飞虱基因 *Qbp1 (Bph-14)*、*Qbp2 (Bph-15)* 的相同位置上,即位于水稻第 3 及第 4 号染色体上^[36]。

OsWRKY89 是一个转录因子,具有转录激活活性,过表达 *OsWRKY89* 导致植株生长发育早期生长迟缓、节间变短、叶片表面蜡质沉淀增加,茎部木质化增加,而酚化合物含量降低。此外,水杨酸水平增加,增强了水稻对稻瘟病菌、白背飞虱、紫外线辐射的抗性。上述与白背飞虱抗性相关的 9 个基因目前均未被克隆出,还有待进一步研究。

1.2 水稻二化螟抗性

二化螟属鳞翅目螟蛾科,同样也是我国水稻上危害较严重的常发性害虫之一。水稻在分蘖期受害造成枯鞘、枯心苗;在孕穗期、抽穗期受害造成枯孕穗和白穗;在灌浆期、乳熟期受害,出现半枯穗和虫伤株,秕粒增多,一般年份减产 3%~5%,严重时减产 30% 以上。水稻二化螟广泛分布于亚洲温带和亚热带稻区,在国内各稻区均有分布,较三化螟、大螟分布广,但以长江流域及其以南稻区发生较重,近年来发生数量呈明显上升态势,严重威胁我国南方稻区的水稻生长。二化螟为禾本科害虫,除危害水稻外,还能危害玉米、高粱、甘蔗、油菜、麦类以及芦苇、稗等禾本科植物。二化螟成虫白天潜伏于稻株下部,夜间飞舞,大多在午夜以前进行交配。做好防护措施将降低水稻减产幅度,目前对二化螟防治最为普遍的手段是化学防治,但是化学药物防治生产成本低,且长期使用使二化螟的抗药性增强,防治效果大大降低,同时药物防治还会杀伤捕食性天敌,从而刺激二化螟的再度猖獗。因而大力推动抗性水稻的研究及培育符合我国农业长期稳定发展的客观需求,有利于水稻增产,从而进一步提高我国的农业水平。

Pathak 研究发现,二化螟田间抗性的遗传似乎是很复杂的,可能受几个遗传因子支配,但当以发生的枯心苗为田间抗性标准时,则表现为简单遗传,且抗性是显性的^[37]。*OsOPR7/OPR3* 编码 12-氧-植物二烯酸还原酶,过表达 *OPR3* 能提高水稻对咀嚼式害虫二化螟的抗性,并且主要是通过茉莉酸信号,与 OPDA 信号无关^[29]。*OsMPK* 定位于 3 号染色体上,能正向调控水稻茉莉酸信号途径和对咀嚼类食草动物的抗性应答,同时可能参与水稻对褐飞虱的免疫反应^[26,38]。*OsHPL3* 也是二化螟抗性基因,通过影响茉莉酸、绿叶化合物及其他挥发物的含量来调控水稻对不同侵入物的特异防卫反应,正调控对褐飞虱的抗性,而负调控对二化螟和白叶枯病菌的抗性^[39]。ERF3 是一个转录因子,其表达受二化螟取食影响而快速上调,同时也在调整植物代谢以适应咀嚼或刺吮吸昆虫的过程中扮演一个中央开关的作用,它能影响食草动物诱导的防卫响应的早期组分,并且这种影响是通过抑制丝裂原活化蛋白激酶 (mitogen-activated protein kinase, 简称 MAPK) 抑制因子和调节植物抗性以及 JA、水杨酸 (salicylic acid, 简称 SA)、乙烯、H₂O₂ 介导的信号途径来实现的^[40]。

1.3 黑尾叶蝉抗性

黑尾叶蝉,为同翅目叶蝉科,是农作物上的主要害虫之一,分布于我国南方及北方某些区域。在长江中下游稻区黑尾叶蝉每年发生 5~6 代,常以 3 至 4 龄若虫及成虫在田埂、沟边及绿肥田等处过冬。黑尾叶蝉成虫生有 2 排短刺位于后足细长的胫节,体连翅长 4.0~4.5 mm,全身呈黄绿色。头部背面近前缘处有 1 条黑色横带,雌虫前翅淡蓝绿色,雄虫的前翅端部黑色,当翅覆于体背时,黑色部分在尾端,因而得名。黑尾叶蝉取食和产卵时易刺伤寄主茎叶,破坏输导组织,受害

处呈现棕褐色条斑,常从田边开始,逐渐向田中央扩散,从而导致植株发黄或枯死。此外,黑尾叶蝉还易传播水稻黄矮病、矮缩病、黄萎病等病害。目前对该品种的防治主要采用抗虫品种,因而其抗性基因的分离克隆有助于抗性植株的获得,对水稻增产尤为重要。至今,稻黑尾叶蝉抗性基因已发现 13 种,分别为 *Glh-1*^[2]、*Glh-2*、*Glh-3*、*Glh-4*、*Glh-5*、*Glh-6*、*Glh-7*、*Grh-1*、*Grh-2*、*Grh-3*、*Grh-4*、*Grh-5*^[41]、*Grh-6*^[42]。*Grh-1* 定位于水稻第 5 号染色体上,*Grh-2* 定位在第 11 号染色体上,但二者尚未被成功克隆,且均对日本的稻黑尾叶蝉生物型 1、2 表现抗性,对生物型 3 表现敏感(对其他生物型抗性未知)。*Grh-3* 定位于第 6 号染色体,同样未被分离克隆。*Grh-4* 同样拥有稻黑尾叶蝉抗性,与 *Grh-2* 互补定位在 11 号染色体上,这 2 个基因均具有高水平的抗性^[43]。Fujita 等发现抗水稻黑尾叶蝉的基因 *Grh-5*,并将其定位在第 8 染色体长臂上 2 个标记 RM1615 和 RM6845 之间^[41]。*Grh-6* 定位于第 4 号染色体,也未被分离克隆^[42]。*Glh-1*、*Glh-2*、*Glh-4*、*Glh-5*、*Glh-7* 未被定位及分离克隆。此外,*Glh-3* 定位在第 7 号染色体上,*Glh-6* 则定位在第 5 号染色体上。上述 13 种稻黑尾叶蝉抗性基因均仍未被克隆到,分离克隆相应的抗性基因对水稻高产较为重要,因而研究者们应加大对相关研究,从而提高水稻的产量与品质。

1.4 稻瘰蚊抗性

稻瘰蚊属双翅目瘰蚊科,别称稻瘰蝇,现分布于我国广东、广西、福建、云南、贵州、海南、江西、湖南、台湾等,常常发生于山区、半山区等区域,是我国南方稻区主要的水稻害虫之一。稻瘰蚊在幼虫期吸食水稻生长点汁液,从而引起水稻苗基部膨大,较为严重的是引起水稻不能抽穗或不能结实。目前防治措施主要有农业防治、药剂防治,而采用抗性品种相对较少,因此研究并开发抗虫水稻品种有利于提高水稻的生存能力。目前已发现 *Gm-1*、*Gm-2*、*Gm-3*、*Gm-4*、*Gm-5*、*Gm-6*、*Gm-7*、*Gm-8*、*Gm-9*、*Gm-10*(*t*) 等 10 种稻瘰蚊抗性基因^[44-51],而这 10 种基因至今并未被克隆得到,因而对研究者们来说是极具挑战的,且抗性品种的培育将有利于水稻的优质高产。Chaudhary 等将 *Gm-1* 定位于第 9 号染色体^[44]; *Gm-2* 和 RFLP 标记 RG214、RZ569 连锁,并与 *Gm-6* 串连,位于第 4 号染色体上; *Gm-6* 定位在水稻第 4 号染色体上,位于 RFLP 标记 RG214 和 RG476 之间,然后利用位置特异性微卫星标记对 *Gm-6* 进行精确定位,与标记 PSM101 连锁^[45]。*gm3* 是一个隐性的抗稻瘰蚊基因,Sama 等将 *gm3* 初步定位于 4 号染色体长臂上 2 个 SSR 标记 RM17480 和 gm3SSR4 之间,在该区域内有 62 个候选基因,其中 1 个候选基因 *LOC_Os04g52970.1*,编码 NB-ARC 蛋白,在 TN1 和 RP2069-18-3-5 的序列有明显差异^[46]。*Gm-4*、*Gm-8* 位于水稻第 8 号染色体上,*Gm-7* 位于水稻第 4 号染色体上,此外,*Gm-9*、*Gm-10* 等 2 个稻瘰蚊抗性基因未被定位。国内利用抗稻瘰蚊基因的分子标记及分子辅助标记对选择新育种方法的研究及对水稻抗稻瘰蚊新品种的研究已取得了很大进展^[52]。

1.5 稻纵卷叶螟

稻纵卷叶螟分布广泛,在我国除新疆地区外均有分布,是水稻作物的主要害虫之一。关于稻纵卷叶螟抗性基因目前仅发现 *OsCOIIa*,它定位于 1 号染色体上,并且已被克隆得到。

OsCOIIa 与茉莉酸受体 COII 同源,有研究表明茉莉酸途径对植物抵御食草性昆虫有重要作用,COII 作为一个 F-box 蛋白对所有的茉莉酸应答是必需的。*OsCOII* 作为 JA 信号传递的组分,通过改变蛋白酶抑制剂(TrypPI)含量、过氧化物酶(peroxidase,简称 POD)和多酚氧化酶(polyphenol oxidase,简称 PPO)活性,参与调控水稻对稻纵卷叶螟的抗性。同时 *OsCOIIa* 和 *OsCOIIb* 参与促进水稻叶片衰老^[53-54]。

1.6 其他虫害

关于椿象、电光叶蝉、直纹稻弄蝶、稻蓟马、铁甲虫、稻蝽、黏虫及切根虫等其他虫害的抗性基因仍未被发现,还有待进一步研究。

2 展望

目前,我国正处于大力发展可持续性农业的阶段,依赖化学防治已造成了较多的不利影响。例如害虫抗药性增强、害虫天敌遭灭除,从而引起愈来愈多的害虫日益猖獗、生态环境污染,人们健康受到威胁,已逐步引起社会的广泛关注。培育虫害抗性品种作为一种较为有效的控制害虫措施,能显著提高生物与化学防治效果,且植株对害虫的抗性持久稳定、无环境污染、防治价格低廉,可带来较好的生态及经济效益。我国稻种资源丰富,对发展抗虫育种有较为有利的优势。虫害抗性遗传研究可为抗虫育种提供基因源,随着一系列新抗源的发现与利用,抗性遗传研究的逐步深入,以及生物技术与分子遗传学广泛应用于农业生产上,且经过抗虫害相关研究者的紧密合作与协同攻关,抗虫品种的选育将达到既定的目标,从而进一步提高我国水稻的品质与产量,改善人们的生活水平。

参考文献:

- [1] Hu J, Xiao C, He Y Q. Recent progress on the genetics and molecular breeding of brown planthopper resistance in rice[J]. Rice, 2016, 9(1): 30-42.
- [2] Athwal D S, Pathak M D, Bacalangco E H, et al. Genetics of resistance to brown planthoppers and green leafhoppers in *Oryza sativa* L. [J]. Crop Science, 1971, 11(5): 747-750.
- [3] Murata K, Fujiwara M, Kaneda C, et al. RFLP mapping of a brown planthopper (*Nilaparvata lugens* Stål) resistance gene *bph2* of indica rice introgressed into a japonica breeding line 'Norin-PI4' [J]. Genes and Genetic Systems, 1998, 73(6): 359-364.
- [4] Tamura Y, Hattori M, Yoshioka H, et al. Map-based cloning and characterization of a brown planthopper resistance gene *BPH26* from *Oryza sativa* L. ssp. indica cultivar ADR52 [J]. Scientific Reports, 2014, 4: 5872.
- [5] Liu Y, Wu H, Chen H, et al. A gene cluster encoding lectin receptor kinases confers broad-spectrum and durable insect resistance in rice [J]. Nature Biotechnology, 2015, 33(3): 301-305.
- [6] Jain J, Sansen K, Wongboon W, et al. Detection of a brown planthopper resistance gene *bph4* at the same chromosomal position of *Bph3* using two different genetic backgrounds of rice [J]. Breeding Science, 2010, 60(1): 71-75.
- [7] Khush G S, Karim A N M R, Angeles E R. Genetics of resistance of rice cultivar ARC10550 to Bangladesh brown planthopper teletype [J]. Journal of Genetics, 1985, 64(2/3): 121-125.
- [8] Qiu Y F, Guo J P, Jing S L, et al. High-resolution mapping of the

- brown planthopper resistance gene *Bph6* in rice and characterizing its resistance in the 9311 and Nipponbare near isogenic backgrounds [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2010, 121 (8) : 1601 – 1611.
- [9] Qiu Y F, Guo J P, Jing S L, et al. Fine mapping of the rice brown planthopper resistance gene *BPH7* and characterization of its resistance in the 93 – 11 background [J]. Euphytica, 2014, 198 (3) : 369 – 379.
- [10] Su C C, Zhai H Q, Wang C M, et al. SSR mapping of brown planthopper resistance gene *Bph9* in Kaharamana, an Indica rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Acta Genetica Sinica, 2006, 33 (3) : 262 – 268.
- [11] Ishii T, Brar D S, Multani D S, et al. Molecular tagging of genes for brown planthopper resistance and earliness introgressed from *Oryza australiensis* into cultivated rice, *O. sativa* [J]. Genome, 1994, 37 (2) : 217 – 221.
- [12] Hirabayashi H, Kaji R, Okamoto M, et al. Mapping QTLs for brown planthopper (BPH) resistance introgressed from *Oryza officinalis* in rice [J]. Advances in Rice Genetics, 1998, 268 – 270.
- [13] Smith C M. Plant resistance to arthropods: molecular and conventional approaches [J]. Springer, 2005, 57 (1) : 309 – 328.
- [14] 刘国庆, 颜辉煌, 傅强, 等. 栽培稻的紧穗野生稻抗褐飞虱主效基因的遗传定位 [J]. 科学通报, 2001, 46 (9) : 738 – 742.
- [15] Du B, Zhang W L, Liu B F, et al. Identification and characterization of *Bph14*, a gene conferring resistance to brown planthopper in rice [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2009, 106 (52) : 22163 – 22168.
- [16] 时振英, 祝莉莉, 何光存. 水稻蛋白激酶基因 *Pu1* 的克隆与分析 [J]. 植物科学学报, 2004, 22 (3) : 187 – 192.
- [17] Huang Z, He G, Shu L, et al. Identification and mapping of two brown planthopper resistance genes in rice [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2001, 102 (6/7) : 929 – 934.
- [18] Sun L H, Su C C, Wang C M, et al. Mapping of a major resistance gene to the brown planthopper in the rice cultivar Rathu Heenati [J]. Breeding Science, 2005, 55 (4) : 391 – 396.
- [19] Ji H, Kim S R, Kim Y H, et al. Map – based cloning and characterization of the *BPH18* gene from wild rice conferring resistance to brown planthopper (BPH) insect pest [J]. Scientific Reports, 2016, 6 : 34376 – 34389.
- [20] Jena K K, Jeung J U, Lee J H, et al. High – resolution mapping of a new brown planthopper (BPH) resistance gene, *Bph18* (*t*), and marker – assisted selection for BPH resistance in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2006, 112 (2) : 288 – 297.
- [21] Huang D, Qiu Y, Zhang Y, et al. Fine mapping and characterization of BPH27, a brown planthopper resistance gene from wild rice (*Oryza rufipogon* Griff.) [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2013, 126 (1) : 219 – 229.
- [22] Chen J W, Wang L, Pang X F, et al. Genetic analysis and fine mapping of a rice brown planthopper (*Nilaparvata lugens* Stål) resistance gene *bph19* (*t*) [J]. Molecular Genetics and Genomics, 2006, 275 (4) : 321 – 329.
- [23] Rahman M L, Jiang W, Chu S H, et al. High – resolution mapping of two rice brown planthopper resistance genes, *Bph20* (*t*) and *Bph21* (*t*), originating from *Oryza minuta* [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2009, 119 (7) : 1237 – 1246.
- [24] Yara A, Phi C N, Matsumura M, et al. Development of near – isogenic lines for *BPH25* (*t*) and *BPH26* (*t*), which confer resistance to the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål) in indica rice ‘ADR52’ [J]. Breeding Science, 2010, 60 (5) : 639 – 647.
- [25] Tamura Y, Hattori M, Yoshioka H, et al. Map – based cloning and characterization of a brown planthopper resistance gene *BPH26* from *Oryza sativa* L. ssp. *indica* cultivar ADR52 [J]. Scientific Reports, 2014, 4 : 5872.
- [26] Hu J, Zhou J B, Peng X X, et al. The *Bphi008a* gene interacts with the ethylene pathway and transcriptionally regulates MAPK genes in the response of rice to brown planthopper feeding [J]. Plant Physiology, 2011, 156 (2) : 856 – 872.
- [27] Wang Y, Cao L M, Zhang Y X, et al. Map – based cloning and characterization of *BPH29*, a B3 domain – containing recessive gene conferring brown planthopper resistance in rice [J]. Journal of Experimental Botany, 2015, 66 (19) : 6035 – 6045.
- [28] Yamasaki M, Yoshimura A, Yasui H. Genetic basis of ovicidal response to whitebacked planthopper (*Sogatella furcifera* Horváth) in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Molecular Breeding, 2003, 12 (2) : 133 – 143.
- [29] Guo H M, Li H C, Zhou S R, et al. Cis – 12 – oxo – phytodienoic acid stimulates rice defense response to a piercing – sucking insect [J]. Molecular Plant, 2014, 7 (11) : 1683 – 1692.
- [30] Tong X, Qi J, Zhu X, et al. The rice hydroperoxidelyase OsHPL3 functions in defense responses by modulating the oxylipin pathway [J]. Plant Journal for Cell and Molecular Biology, 2012, 71 (5) : 763 – 775.
- [31] Nemoto H, Ikeda R, Kaneda C. New genes for resistance to brown planthopper, *Nilaparvata lugens* Stål, in rice [J]. Japanese Journal of Breeding, 1989, 39 (1) : 23 – 28.
- [32] Ram T D R, Gautam S K, Ramesh K, et al. Identification of new genes for brown planthopper resistance in rice introgressed from *O. glaberrima* and *O. minuta* [J]. Rice Genetics Newsletter, 2010, 25 : 67 – 68.
- [33] Sidhu G S, Khush G S, Medrano F G. A dominant gene in rice for resistance to white – backed planthopper and its relationship to other plant characteristics [J]. Euphytica, 1979, 28 (2) : 227 – 232.
- [34] Li X M, Zhai H Q, Wan J M, et al. Mapping of a new gene *Wbph6* (*t*) resistant to the whitebacked planthopper, *Sogatella furcifera*, in rice [J]. Rice Science, 2004, 11 (3) : 86 – 90.
- [35] 刘志岩, 刘光杰, 寒川一成, 等. 水稻抗白背飞虱基因 *Wbph2* 的初步定位 [J]. 中国水稻科学, 2002, 16 (4) : 311 – 314.
- [36] 谭光轩. 药用野生稻重要基因的转移与定位 [D]. 武汉: 武汉大学, 2003 : 82 – 97.
- [37] Pathak M D. Stem borer and leafhopper – planthopper resistance in rice varieties [J]. Entomologia Experimentalis Et Applicata, 1969, 12 (5) : 789 – 800.
- [38] Qi W, Li J C, Hu L F, et al. *OsMPK3* positively regulates the JA signaling pathway and plant resistance to a chewing herbivore in rice [J]. Plant Cell Reports, 2013, 32 (7) : 1075 – 1084.
- [39] Tong X, Qi J, Zhu X, et al. The rice hydroperoxidelyase *OsHPL3* functions in defense responses by modulating the oxylipin pathway [J]. The Plant Journal, 2012, 71 (5) : 763 – 775.
- [40] Lu J, Ju H P, Zhou G X, et al. An EAR – motif – containing ERF transcription factor affects herbivore – induced signaling, defense and resistance in rice [J]. The Plant Journal, 2011, 68 (4) : 583 – 596.
- [41] Fujita D, Doi K, Yoshimura A, et al. Mapping of a new resistance gene for green rice leafhopper introgressed from *Oryza rufipogon*

李 岩,赵翠霞. 失地农民问题研究新进展[J]. 江苏农业科学,2017,45(20):5-9.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2017.20.002

失地农民问题研究新进展

李 岩¹, 赵翠霞²

(1. 山东社会科学院, 山东济南 250002; 2. 山东师范大学, 山东济南 250000)

摘要:通过对国内外文献中关于失地农民问题研究的主题、特征以及局限进行梳理,并提出研究趋势和新进展。以文献分析为主要研究方法。发现有关失地农民问题研究主要集中在征地补偿和安置方式、社会保障、就业和创业及可持续生计方面。但近年来出现新的趋势,研究热点由关注生存问题向关注发展问题转变;研究视角由宏观向微观转化;研究方法由横向研究向纵向研究转变。因此,失地农民出现的新问题(如家庭资产选择、收入差距与幸福感)将成为新的研究热点。

关键词:失地农民;可持续生计;家庭资产选择;研究进展

中图分类号: F323.6 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2017)20-0005-05

失地农民是指在农村城市化进程中,由于城乡建设征占农用地(包括耕地、园地、林地、牧草及其他农用地等)所产生的失去土地集体所有权或经营权的原农业人口,既包括由于征占用农地产生的已经农转非的原农业人口,也包括征占用

收稿日期:2016-05-17

基金项目:山东省社会科学规划研究项目(编号:批准号 15CJRJ12);

教育部人文社会科学基金青年项目(编号:15YJC190032)。

作者简介:李 岩(1979—),男,山东金乡人,博士,助理研究员,主要从事农村金融研究。E-mail:lingeshuai@163.com。

通信作者:赵翠霞,博士,讲师,主要从事行为决策、农村金融研究。E-mail:cuixiazhao@163.com。

农地后目前仍是农业人口户籍的人员^[1]。自 20 世纪 90 年代中期以来,随着城市化进程加速,各地政府进行城市扩建,建设各类开发区,不断加大土地征用规模,每年约有 300 万失地农民^[2]。农民问题已逐渐演变为“失地农民”问题,因此,失地农民问题成为当今的研究热点。本研究试图梳理国内外失地农民问题研究的主题、特征以及局限,并提出研究新进展。

1 失地农民问题研究综述

1.1 国外失地农民问题研究综述

失地农民的问题首先在西方国家出现^[3]。从 15 世纪末到 19 世纪中叶,欧洲多数地区出现了“圈地运动”或“羊吃人

Griff. into cultivated rice, *Oryza sativa* L. [J]. Rice Genetics Newsletter, 2003, 20: 79-81.

[42] Fujita D, Doi K, Yoshimura A, et al. Introgression of a resistance gene for green rice leafhopper from *Oryza nivara* into cultivated rice, *Oryza sativa* L. [J]. Rice Genetics Newsletter, 2004, 21: 64-66.

[43] Asano T, Tamura Y, Yasui H, et al. The rice GRH2 and GRH4 activate various defense responses to the green rice leafhopper and confer strong insect resistance [J]. Plant Biotechnology, 2015, 32 (3): 215-260.

[44] Chaudhary B P, Srivastava P S, Shrivastava M N, et al. Inheritance of resistance to gall midge in some cultivars of rice [C]//International Rice Genetics Symposium. Philippines: Laguna, 1985: 27-31.

[45] Katiyar S, Verulkar S, Chandel G, et al. Genetic analysis and pyramiding of two gall midge resistance genes (*Gm-2* and *Gm-6t*) in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Euphytica, 2001, 122(2): 327-334.

[46] Sama V S A K, Rawat N, Sundaram R M, et al. A putative candidate for the recessive gall midge resistance gene *gm3* in rice identified and validated [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2014, 127 (1): 113-124.

[47] Mohan M, Sathyanarayanan P V, Kumar A, et al. Molecular mapping of a resistance-specific PCR-based marker linked to a gall midge resistance gene (*Gm4t*) in rice [J]. Theoretical and Applied Genetics, 1997, 95(5/6): 777-782.

[48] Kumar M, Shrivastava M, Samj R. Genetic analysis of ARC5984 for gall midge resistance - a reconsideration [J]. Rice Genetics Newsletter, 1998, 15: 142-143.

[49] Sardesai N, Kumar A, Rajyashri K, et al. Identification and mapping of an AFLP marker linked to *Gm7*, a gall midge resistance gene and its conversion to a SCAR marker for its utility in marker aided selection in rice [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2002, 105 (5): 691-698.

[50] Jain A, Ariyadasa R, Kumar A, et al. Tagging and mapping of a rice gall midge resistance gene, *Gm8*, and development of SCARs for use in marker-aided selection and gene pyramiding [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2004, 109(7): 1377-1384.

[51] Shrivastava M N, Kumar A, Bhandarkar S, et al. A new gene for resistance in rice to Asian rice gall midge (*Orseolia oryzae* Wood Mason) biotype 1 population at Raipur, India [J]. Euphytica, 2003, 130(1): 143-145.

[52] 黄炳超, 张扬, 肖汉祥. 我国抗稻瘿蚊育种研究的新进展 [J]. 作物研究, 2004, 18(4): 201-203.

[53] Ye M, Luo S M, Xie J F, et al. Silencing *COII* in rice increases susceptibility to chewing insects and impairs inducible defense [J]. PLoS One, 2012, 7(4): e36214.

[54] Lee S H, Sakuraba Y, Lee T, et al. Mutation of *Oryza sativa* CORONATINE INSENSITIVE 1b (*OsCOI1b*) delays leaf senescence [J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2015, 57(6): 562-576.