

张梦龙,程新杰,岳红亮,等. 水稻抗褐飞虱基因及抗性机制研究进展[J]. 江苏农业科学,2022,50(10):16-22.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2022.10.003

水稻抗褐飞虱基因及抗性机制研究进展

张梦龙,程新杰,岳红亮,施 伟,孙明法,朱国永

(江苏沿海地区农业科学研究所,江苏盐城 224002)

摘要:褐飞虱作为水稻生产中危害最严重的害虫之一,通过刺吸式口器刺入水稻叶鞘组织吸食水稻韧皮部汁液,严重影响水稻品质和产量,甚至导致绝收。目前水稻生产中主要以化学防治治理褐飞虱,但是成本昂贵,并且污染环境,易使褐飞虱产生抗药性。选育抗虫品种是最有效的方式,因此须要不断发掘和克隆抗虫基因,然后根据定位到的抗性位点通过分子辅助选择技术导入水稻品种中,从而选育出聚合多基因的广谱抗性品种。对褐飞虱的抗性基因的定位进行归纳总结和已经图位克隆的抗褐飞虱基因的功能进行简述,对褐飞虱的抗性机制以及在水稻育种上的利用现状进行综述,并对选育抗褐飞虱的水稻品种所面临的一些问题和相关对策进行探讨。

关键词:水稻;褐飞虱;抗性基因;抗性机制;育种

中图分类号:S435.112⁺.3 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2022)10-0016-07

2020 年我国粮食生产再获丰收,产量连续 6 年保持在 6 亿 t 以上,其中水稻(*Oryza sativa* L.)作为我国最重要的粮食作物之一,2020 年,全国稻谷产量约为 2.118 亿 t,比上年增加至少 0.022 亿 t,增长 1.1%。褐飞虱(*Nilaparvata lugens* Stål)属于同翅目飞虱科褐飞虱属,水稻单食性害虫。褐飞虱是我国和大多数亚洲国家水稻产区的主要害虫之一,在我国长江流域及以南地区多次暴发,每年我国稻飞虱的发生面积大约为 0.25 亿 hm² 次,造成的水稻产量损失高达 0.025 亿 t^[1]。褐飞虱容易高度变异并快速适应化学农药,具有抗药性和致害性,并且可以进行远距离迁飞,作为水稻病毒媒介来传播水稻病毒病包括草状丛矮病和齿叶矮缩病等^[2]。目前大多数水稻对褐飞虱抗性较差,尤其在粳稻中抗性基因严重匮乏,目前主要通过化学防治来控制褐飞虱。但农药花费昂贵,污染环境,容易杀死褐飞虱天敌,而且影响稻米品质和人类身体健康^[3]。现有研究表明根据水稻自身的抗性来防治褐飞虱被认为是最有力的方法。

从不同种质资源中筛选抗性资源,鉴定抗褐飞虱的水稻抗性基因是选育抗虫品种的关键。本文对褐飞虱的生物型、抗性机制、抗褐飞虱基因的定位和图位克隆及有关基因在水稻育种上的应用进行阐述,同时对选育抗虫品种所面临的一些问题和未来前景进行讨论和展望。

1 褐飞虱的生物型及抗性机制

1.1 褐飞虱的生物型

由于昆虫在不同植物品种之间取食繁殖,与寄主植物之间长期的协同进化,然后种群分化成为不同的生物型,寄主的主效抗虫基因和昆虫中的致害基因基本符合基因对基因学说。因此不同褐飞虱群体对携带不同抗虫基因的水稻品种具有不同的致害能力,根据褐飞虱的生物型对水稻品种(ASD7、Babawee、IR26、Pt33、RH、TN1)的反应来区分为生物型 1、生物型 2、生物型 3 和生物型 4(即南亚生物型)。其中生物型 1 和生物型 2 最为常见,出现时间最早,主要分布在东南亚水稻种植区域;生物型 3 是国际水稻研究所分离得到的试验种群,相对来说比较少见;生物型 4 分布在南亚次大陆等地,生物型 4 的危害性最强^[4],其中我国稻作区的褐飞虱是以生物型 1、生物型 2 和孟加拉型为主的混合群体。褐飞虱的生物型受多因素影响,这增加了抗虫育种的难度,目前为止很少有基因对褐飞虱 4 种生物型都产生抗性。因此发掘、鉴定和利用不同来源的抗褐飞虱基因来防治褐飞虱显得至关重要。

收稿日期:2021-07-19

基金项目:江苏省重点研发计划(编号:BE2020319-1、2021360-4);农业农村部沿海盐碱地农业科学观测实验站开放课题(编号:YHS202104)。

作者简介:张梦龙(1995—),男,江苏东台人,硕士,研究实习员,主要从事水稻分子育种工作。E-mail:445746872@qq.com。

通信作者:朱国永,硕士,研究员,主要从事水稻分子育种工作。

E-mail:guoyongzhuy@163.com。

1.2 水稻对褐飞虱的抗性机制

从生理功能的角度,植物通过自我的防御机制来影响昆虫的取食,将水稻对褐飞虱的抗性分为抗生性(antibiosis)、趋避性(antixosis)、耐虫性(tolerance)这3种类型。

抗生性是植物不能提供昆虫正常生长的营养物质或植物体内有一种或多种对昆虫有害的化学物质使昆虫生长发育异常甚至死亡。茉莉酸(JA)是植物抗虫激素之一,生物活性茉莉酸类化合物(JAs)与JA介导的植物防御反应来防御植食性昆虫取食,如在水稻*OsLOX1*过表达的转基因植株中发现褐飞虱取食能够诱导更多的JA产生,并与对照相比,过表达植株能够明显提高水稻对褐飞虱的抗性^[5]。在水稻抗性品种中,主要通过激活水杨酸类化合物信号通路,水杨酸(SA)含量升高,水杨酸合成基因的表达量升高来介导对褐飞虱的抗性。有研究表明,当褐飞虱取食后,水稻通过*Bphi008a*基因和乙烯(ET)信号传导途径的相互作用来调节丝裂原活化蛋白激酶(MAPKs)的表达^[6]。*OsEBF1*通过泛素化降解*OsEIL1*,说明ET信号途径负调控水稻对褐飞虱的抗性,而RNA-seq的数据显示在*OsEIL1*突变体中JA信号途径的基因*OsLOX9*被显著下调,揭示了ET和JA信号途径协同负调控水稻对刺吸式昆虫的抗性^[7]。

趋避性是植物所特有的一些化学特性(挥发性物质)或形态特征(植物棘刺和表面蜡质等)来影响昆虫取食,从而使虫口密度下降。当昆虫取食植株叶片时,会产生慢波电位(SWP),通过维管束传导到未受伤害叶片上从而使叶柄微小变形来使叶片向下运动,由此来影响昆虫取食,减少损害^[8]。植食性昆虫诱导的植物挥发物(HIPV)属于植物间接防御策略,如植物绿叶挥发物(GLV)诱导防御启动来使植物对胁迫快速反应,如在水稻中*OsHPL3*正调控GLV提高了对褐飞虱的抗性^[9]。植物挥发性有机化合物(VOCs)是植物信息传递载体,植物通过释放VOCs来吸引植食性昆虫的天敌或告知相邻植物,从而启动自己的防御反应。如红薯在植食性昆虫取食诱导后释放挥发性萜烯类化合物DMNT来介导相邻甘薯植物触发系统性防御反应^[10]。二萜苷类化合物是植物代谢物的一类,一般具有毒性并参与防御植食性昆虫^[11]。

耐虫性是指植物通过耐受力 and 补偿能力能够弥补植食性昆虫取食带来的损害。具有耐受性的

水稻品种可以减少对褐飞虱的选择压力,补偿褐飞虱取食带来的植株损害。褐飞虱取食水稻后,会导致叶片叶绿素含量明显降低,但是耐虫品种明显优于感虫品种,耐虫品种能固定更多的CO₂,有更强的光合能力来补偿褐飞虱取食^[12]。

2 水稻抗褐飞虱主效基因的定位与克隆

自从20世纪70年代褐飞虱开始暴发,各国便开始专注于水稻抗褐飞虱基因的发掘与利用工作。迄今为止,已经报道了至少38个褐飞虱抗性位点^[13-50](表1),大多数抗褐飞虱基因都以基因簇的形式存在,主要分布在3号、4号、6号和12号染色体上。其中*Bph18*和*Bph26*是功能不同的等位基因,*Bph15*是属于*Bph3*的一个等位基因。*Bph14*、*Bph26*、*Bph18*和*Bph9*这4个基因编码的是典型的卷曲螺旋-核苷酸结合位点-富含亮氨酸重复(CC-NBS-LRR,CNL)结构域蛋白,*Bph30*属于具有2个富含亮氨酸的结构域的新型基因家族,另外WRKY^[51]、MYB^[52]、DELLA^[53]、*OsGIDI*^[54]、*CYP71A1*^[55]、MAPK^[6]和miRNA^[56]也被证实可以介导对褐飞虱的抗性反应。

*Bph3*定位于斯里兰卡品种RH第4号染色体短臂79 kb片段内,在定位区间存在4个串联重复的凝集素类受体蛋白激酶(*OsLecRKs*)基因,其中*OsLecRK4*基因的抗性效应较小,而*OsLecRK1*~*OsLecRK3*这3个基因具有累加效应,发现同时转入3个基因的植株抗褐飞虱能力最强^[15]。

*Bph6*定位于Swarnalata第4号染色体18.1 kb片段内,是一种新型抗虫蛋白,和胞外分泌(exocyst)复合体亚基EXO70E1互作,调控水稻细胞分泌,参与维持细胞壁的完整,从而影响褐飞虱和白背飞虱取食,并且不影响产量。*Bph6*调控细胞分裂素、水杨酸和茉莉酸等多种激素信号通路,并证实了细胞分裂素在水稻抗虫中作用巨大^[18]。

*Bph9*定位于Pokkali第12号染色体68 kb片段内,编码一种罕见类型的富含亮氨酸重复受体蛋白(NLR),在维管束中大量表达,并且能够诱导过敏性坏死反应,激活一条依赖水杨酸和茉莉酸的抗性途径^[21]。

*Bph14*精细定位于药用野生稻(*O. officinalis*)的渗入系B5第3号染色体34 kb片段内,其中一个编码CC-NBS-LRR蛋白,即*Bph14*,这也是克隆的第1个抗褐飞虱基因。*Bph14*在褐飞虱取食时,

表 1 水稻抗褐飞虱主基因定位情况

基因名称	抗生物型	染色体	来源品种	连锁标记	参考文献
<i>Bph1</i>	1,3	12L	Mudgo、CO22、MUT15 TKM6	XNpb248 (10.7 cM), Em5814N (2.7 cM), BpE18-3 (3.9 cM)	[13]
<i>bph2</i>	1,2	12	ASD7	G2140 (3.5 cM), KAM4, RM7102 (7.6 cM), RM463 (7.2 cM)	[14]
<i>Bph3</i>	1,2,3,4	4S	Rathu Heenati	RHD9, RHC10 (79 kb)	[15]
<i>bph4</i>	1,2,3,4	6S	Babawee	C76A, RM589, RM586	[16]
<i>bph5</i>	4	—	ARC10550	—	[17]
<i>Bph6</i>	4	4L	Swamalata	Y19, Y9 (18.1 kb)	[18]
<i>bph7</i>	4	12L	TI2	RM3448, RM313	[19]
<i>bph8</i>	1,2,3	6	Col.5、Col.11	RM510, RM314	[20]
<i>Bph9</i>	1,2,3	12L	Pokkali	InD2, Rsal (68 kb)	[21]
<i>Bph10</i>	1,2,3	12L	<i>O. australiensis</i>	RG457 (3.68 cM), RM260 (5.0 cM), RG175L-B (4.6 cM)	[22]
<i>bph11</i>	1,2	3L	<i>O. officinalis</i>	G1318 (12.4 cM)	[23]
<i>Bph12(t)</i>	1,2,3	4S	<i>O. latifolia</i>	C946 (11.6 cM), RM261 (1.8 cM)	[24]
<i>Bph13(t)</i>	4	3S	<i>O. officinalis</i>	AJ09230b (1.3 cM)	[25]
<i>Bph13(t)</i>	1,2	2L	<i>O. eichingeri</i>	RM240 (6.1 cM), RM250 (5.5 cM)	[26]
<i>Bph14</i>	1,2,3	3L	<i>O. officinalis</i>	SM1, G1318 (34 kb)	[27]
<i>Bph15</i>	1,2,3	4S	<i>O. officinalis</i>	RG1, RG2 (47 kb)	[28]
<i>Bph16</i>	1,2	4	<i>O. officinalis</i>	G271 (2.4 cM), R93 (4.0 cM)	[23]
<i>Bph17</i>	1,2	4S	Rathu Heenati	RM8213 (3.6 cM), RM5953 (3.2 cM)	[29]
<i>Bph18</i>	1,2	12L	<i>O. australiensis</i>	RM6869, R10289S (24 kb)	[30]
<i>bph19(t)</i>	2	3S	AS20-1	RM6308, RM3134 (60 kb)	[31]
<i>bph19(t)</i>	2, 九龙江型	12	<i>O. rufipogon</i>	RM17 (16.7 cM)	[32]
<i>Bph20(t)</i>	1	4S	<i>O. minuta</i>	B42, B44 (193.4 kb)	[33]
<i>Bph21(t)</i>	1	12L	<i>O. minuta</i>	S12094A, B122 (194.0 kb)	[33]
<i>Bph22(t)</i>	—	—	<i>O. glaberrima</i>	—	[34]
<i>bph22(t)</i>	—	4	<i>O. rufipogon</i>	RM8212 (8.2 cM), RM261 (11.32 cM)	[35]
<i>Bph23(t)</i>	—	—	<i>O. minuta</i>	—	[34]
<i>bph23(t)</i>	—	8	<i>O. rufipogon</i>	RM2655 (24.8 cM), RM3572 (21.7 cM)	[35]
<i>bph24(t)</i>	—	—	<i>O. rufipogon</i>	—	[35]
<i>Bph25(t)</i>	—	6S	ADR52	S00310, RM225	[36]
<i>Bph26</i>	—	12L	ADR52	DS-72B4, DS-173B (135 kb)	[36]
<i>Bph27</i>	2	4L	<i>O. rufipogon</i>	RM16846, RM16853 (86.3 kb)	[37]
<i>Bph27(t)</i>	—	4L	Balamawee	Q52, Q20 (63 kb)	[38]
<i>Bph28(t)</i>	2	11L	DV85	InDel55, InDel66 (64.8 kb)	[39]
<i>bph29</i>	1,2	6S	RBPH54	BYL8, BID2 (24 kb)	[40]
<i>Bph30</i>	—	4S	AC-1613	SSR28, SSR35 (60 kb)	[41]
<i>bph30</i>	1,2	10S	RBPH54	RM222, RM244	[42]
<i>Bph31</i>	4	3L	CR2711-76	PA26, RM2334	[43]
<i>Bph32</i>	1,2	6S	Ptb33	RM19291, RM8072	[44]
<i>Bph33</i>	—	4S	Sri Lanka	H99, H101 (60 kb)	[45]
<i>Bph34</i>	—	4L	IRGC104646	RM16994, RM17007	[46]
<i>Bph35</i>	—	4	RBPH660	RM3471, PSM20	[47]
<i>Bph36</i>	—	4S	GX2183	S13, X48	[48]
<i>Bph37</i>	—	1	IR64	RM302, YM35	[49]
<i>Bph38(t)</i>	—	1L	Khazar	SNP693369, id10112165	[50]
<i>Bph40</i>	—	4S	SE232、SE67、C334	—	[41]
<i>Bphi008a</i>	—	6	Minghui 63	—	[6]

诱导表达激活水杨酸(SA)信号途径,诱导筛管的胼胝体沉积并产生蛋白酶抑制剂,降低褐飞虱的取食量,抑制褐飞虱的生长发育^[27]。

Bph15 定位于药用野生稻第 4 号染色体的 47 kb 片段内,编码一个凝集素受体激酶基因 *OsLecRK*,可以提高水稻的先天免疫力并有助于水稻的发芽,该基因的双功能性能够提高水稻的适应性^[28]。

Bph18 定位于澳洲野生稻(*O. australiensis*) 渗入系第 12 号染色体的 24 kb 片段中,基因 *Os12g37290* 和 *Os12g37280* 一起构成了 *Bph18*,编码了一个非典型的 CC - NBS - NBS - LRR 蛋白(有 2 个 NBS 结构域的 CNL 蛋白),*Bph18* 在维管束中表现出强烈表达,尤其是韧皮部中,这表明 *Bph18* 可能识别韧皮部细胞内膜中的褐飞虱入侵^[30]。

Bph26 定位于 ADR52 第 12 号染色体 135 kb 区间内,通过转基因转到感虫品种 Taichung 65,与感虫对照及空载转基因家系相比,转入 1A5 片段的转基因家系显著降低了褐飞虱在植株上的存活率,抑制了褐飞虱的取食活动,证明了该亚克隆片段中所包含的 *Os12g0559400*,即 *Bph26* 基因,*Bph26* 与稻瘟病抗性基因同源性较高,研究表明该基因在内部叶鞘中表达量最高^[36]。

bph29 定位于普通野生稻 RBPH54 第 6 号染色体短臂 24 kb 片段内,编码了一个包含 B3 结构域的抗性蛋白,该基因在维管束组织中特异性表达,激活水杨酸信号通路并抑制茉莉酸/乙烯信号通路^[40]。

Bph30 来源于农家品种 AC - 1613,定位于第 4 号染色体短臂约 37.5 kb 片段内,编码一个含有 2 个富含亮氨酸结构域(LRDs)的蛋白,属于一个新的

抗飞虱基因家族。该基因在水稻叶鞘厚壁组织细胞中高度表达,上调厚壁组织细胞中半纤维素和纤维素合成的相关基因的表达,增加了在厚壁组织细胞壁中半纤维素和纤维素的积累,进而增加了厚壁组织的厚度及细胞壁的硬度。水稻通过 *Bph30* 基因强化自身的厚壁组织,形成了一道坚固的屏障从而阻止褐飞虱取食韧皮部汁液^[41]。

Bph32 是从 Ptb33 第 6 号染色体短臂上克隆得到的,编码独特的短同源重复序列(SCR)蛋白,在叶鞘中强烈表达,通过抑制褐飞虱的取食来介导对褐飞虱的抗性^[44]。

Bph40 是在 1 350 份水稻品种中通过全基因组关联分析,最终在水稻品种 SE232、SE67 和 C334 克隆得到的,编码富含亮氨酸重复(LRR)家族蛋白。研究发现在含 *Bph40* 的水稻植株中厚壁组织细胞壁的纤维素和半纤维素含量显著升高,*Bph40* 中有多个细胞壁相关基因表达上调^[41]。

通过抑制差减杂交从感虫品种 Minghui 63 中得到一个单拷贝基因 *Bphi008a*,褐飞虱取食启动乙烯信号传导途径并上调了 *Bphi008a* 转录水平。试验结果表明褐飞虱取食后,OsMPK5 蛋白水平在过表达水稻植株中升高,而在 RNAi 植株中降低。*Bphi008a* 与 b - ZIP 转录因子 *OsbZIP60* 和 RNA 聚合酶多肽 SDRP 互作^[6]。这些抗褐飞虱基因的图位克隆(表 2)对全面阐述水稻抗褐飞虱分子机制和用于育种具有重要意义。

3 水稻抗褐飞虱基因在育种上的应用

3.1 水稻抗褐飞虱种质资源的发掘和筛选

水稻抗褐飞虱为数量性状,而褐飞虱对水稻品

表 2 已克隆的水稻抗褐飞虱基因

基因	染色体	来源品种	编码蛋白	参考文献
<i>Bph3</i>	4S	Rathu Heenati	凝集素类受体蛋白激酶	[15]
<i>Bph6</i>	4L	Swarnalata	胞外复合体定位蛋白	[18]
<i>Bph9</i>	12L	Pokkali	富含亮氨酸重复受体蛋白	[21]
<i>Bph14</i>	3L	<i>O. officinalis</i>	富含亮氨酸重复受体蛋白	[27]
<i>Bph15</i>	4S	<i>O. officinalis</i>	凝集素类受体蛋白激酶	[28]
<i>Bph18</i>	12L	<i>O. australiensis</i>	富含亮氨酸重复受体蛋白	[30]
<i>Bph26</i>	12L	ADR52	富含亮氨酸重复受体蛋白	[36]
<i>Bph29</i>	6S	RBPH54	B3 DNA 结构域的抗性蛋白	[40]
<i>Bph30</i>	4S	AC - 1613	富含亮氨酸结构域蛋白	[41]
<i>Bph32</i>	6S	Ptb33	短同源重复序列蛋白	[44]
<i>Bph40</i>	4S	SE232、SE67、C334	富含亮氨酸重复家族蛋白	[41]
<i>Bphi008a</i>	6	Minghui 63	快速碱性因子家族蛋白	[6]

种的适应性较强,导入水稻品种的抗虫基因会逐渐失效,因此不断引进新的水稻种质资源,挖掘和筛选出新的抗褐飞虱位点是选育抗虫品种的基础。1969 年,菲律宾国际水稻研究所鉴定出第一个抗褐飞虱水稻品种 Mudgo,该品种携带抗褐飞虱基因 *Bph1*。1973 年国际水稻研究所推广的携带 *Bph1* 的抗虫品种 IR26,但由于生物型 2 的出现该品种抗性丧失,然后在 1976 年推出了携带 *bph2* 抗性基因的 IR36,但推广没有几年,生物型 3 的出现导致该品种的抗性便很快丧失。20 世纪 70 年代国内开始进行抗褐飞虱水稻品种的选育和抗源筛选鉴定工作。谭玉娟等对广东省 7 368 份水稻资源进行抗褐飞虱表型鉴定,筛选出白比考、山兰 11 等 63 份抗褐飞虱种质资源^[57]。顾正远等从 1 789 份水稻种质资源中筛选出水源 290 等 23 份抗褐飞虱种质资源^[58]。这些筛选出来的抗性资源为抗褐飞虱基因的定位与克隆和选育抗虫品种奠定了基础。

3.2 水稻抗褐飞虱基因的分子标记辅助育种

当性状的遗传力较弱且受环境影响时,通过常规育种将基因导入品种非常麻烦。随着分子技术的快速发展,大量抗褐飞虱基因的精细定位以及克隆,分子标记辅助选择育种 (marker-assisted selection, MAS) 成为选育抗褐飞虱育种最快速有效的方法,相比常规育种效率更高更有针对性。一般选择的标记与目标基因距离越近,供体亲本插入片段越小,背景恢复程度越高,更有利于打破不利连锁。同时聚合多基因的聚合育种更容易产生持久抗性,不易被褐飞虱适应。李进波等以 R022 为轮回亲本、GD7 为供体亲本,选育出聚合有 *Pil*、*Pi2*、*Bph14*、*Bph15* 基因的恢复系 R650^[59]。张安宁等将抗褐飞虱基因 *Bph6*、*Bph9*、*Bph14* 和 *Bph15* 单独和聚合导入到早恢 3 号,获得了一系列改良系,明显提高了对褐飞虱的抗性^[60]。赵鹏等将 *bph20(t)* 和 *bph21(t)* 以及 *Pi9* 聚合到保持系博ⅢB 的遗传背景中^[61]。Liu 等将 *Bph3* 和 *Bph27(t)* 导入优良粳稻宁粳 3 号中,发现苗期和成熟期均能显著提高对褐飞虱的抗性^[62]。利用分子标记辅助选择育种和常规育种手段的结合,将多基因聚合选育到一个材料中,明显提高抗性水平,大大地提高了抗病虫品种的育种效率。目前定位了 38 个抗褐飞虱位点,只有 *Bph1*、*bph2*、*Bph6*、*Bph9*、*Bph12*、*Bph14*、*Bph15*、*Bph18*、*Bph27* 这 9 个基因已经用于育种,用于育种的基因仍不算多,仍然有很大的发展前景。

4 问题与展望

褐飞虱作为水稻中危害最严重的害虫之一,生物型的变异规律现在尚不明确,而且相关抗性机制仍然不够完善。虽然目前已经定位克隆了一些抗褐飞虱基因,但用于育种利用的少之又少,而且绝大多数基因不具备广谱抗性,抗性容易丢失,并常与不利基因存在基因累赘,导入到当地推广品种中,可能会影响产量或者品质等。因此仍有许多问题急需进一步研究和解决,主要分为以下几个方面。

(1) 进一步发掘利用抗褐飞虱的种质资源和有关抗性基因。目前筛选出来的抗性品种仍然不多,主栽品种的抗性基因容易等位,粳稻品种中抗性严重匮乏。野生稻中基因遗传丰富,抗性较强,可以从野生稻资源中筛选抗性种质资源,并且多从印度、斯里兰卡等地引进外国或者外地种质资源,从而为抗褐飞虱育种提供更丰富的抗性资源。

(2) 进一步加强对抗性机制方面的研究。目前定位克隆的抗褐飞虱基因展开的机制研究较浅,相关抗性机制和信号通路仍未阐明清楚,加深这方面研究能够更好地改良水稻抗虫品种。

(3) 注重多基因聚合育种。目前筛选鉴定出抗褐飞虱基因抗性多不稳定,而且大多不具备广谱抗性,抗性容易丢失,具体原因也尚不明确,仍需进一步研究。聚合多基因的抗虫育种可以明显提高抗性时间和抗性等级,扩大抗性范围。

(4) 开发新的分子标记。分子标记为基因的鉴定和克隆提供了许多优势,虽然鉴定了许多抗褐飞虱基因位点,只有少数带有标记的分子标记,仍需要使用更精确紧密的分子标记通过分子辅助育种将其导入栽培水稻中。并且由于抗性基因常与不利基因产生基因累赘,可能导致其他农艺性状表现不理想,因此开发更为紧密的分子标记至关重要。

(5) 通过基因工程育种。常规育种选育效率、低预见性差和周期长等问题,基因工程技术能够有效解决这些问题,能够提高育种效率,缩短育种年限时间和减少成本。利用基因工程技术进行作物品种改良,将优良基因直接转入水稻植株体内,通过 CRISPR/Cas9 技术除去不利基因。基因工程不但基因来源广泛丰富而且能够实现对特定性状精确高效的改良,有着广阔的应用前景。

参考文献:

[1] 单绪南,朱恩林,杨普云. 2008 年全国农作物病虫害发生概况、防

- 治进展及 2009 年防控对策[J]. 中国植保导刊,2009,29(5): 16–18.
- [2] Nakashima N, Noda H. Nonpathogenic *Nilaparvata lugens* reovirus is transmitted to the brown planthopper through rice plant [J]. Virology, 1995, 207(1): 303–307.
- [3] 刘宇锋, 李容柏, 杨 朗, 等. 水稻褐飞虱抗性基因研究进展 [J]. 广西农业科学, 2007, 38(1): 11–15.
- [4] Khush G S, Brar D S. Genetics of resistance to insects in crop plants [J]. Advances in Agronomy, 1991, 45: 223–274.
- [5] Wang Y Y, Wang X L, Yuan H Y, et al. Responses of two contrasting genotypes of rice to brown planthopper [J]. Molecular Plant – Microbe Interactions, 2008, 21(1): 122–132.
- [6] 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.
- [7] Ma F L, Yang X F, Shi Z Y, et al. Novel crosstalk between ethylene – and jasmonic acid – pathway responses to a piercing – sucking insect in rice [J]. New Phytologist, 2020, 225(1): 474–487.
- [8] Kurenda A, Nguyen C T, Chételat A, et al. Insect – damaged *Arabidopsis* moves like wounded *Mimosa pudica* [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2019, 116(51): 26066–26071.
- [9] Tong X H, Qi J F, Zhu X D, et al. The rice hydroperoxide lyase *OsHPL3* functions in defense responses by modulating the oxylipin pathway [J]. The Plant Journal, 2012, 71(5): 763–775.
- [10] Meents A K, Chen S P, Reichelt M, et al. Volatile DMNT systemically induces jasmonate – independent direct anti – herbivore defense in leaves of sweet potato (*Ipomoea batatas*) plants [J]. Scientific Reports, 2019, 9: 17431.
- [11] Gleadow R M, Møller B L. Cyanogenic glycosides: synthesis, physiology, and phenotypic plasticity [J]. Annual Review of Plant Biology, 2014, 65: 155–185.
- [12] 陈建明. 水稻品种对褐飞虱为害的耐性及其生理机制研究 [D]. 杭州: 浙江大学, 2004.
- [13] Ikeda R. Studies on the inheritance of resistance to the rice brown planthopper (*Nilaparvata lugens* Stål) and the breeding of resistance rice cultivars [J]. Bull Natl Agric Res Cent, 1985, 3: 1–54.
- [14] 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.
- [15] Liu Y Q, 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.
- [16] Lakshminarayana A, Khush G S. New genes for resistance to the brown planthopper in rice [J]. Crop Science, 1977, 17(1): 96–100.
- [17] 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.
- [18] Guo J P, Xu C X, Wu D, et al. *Bph6* encodes an exocyst – localized protein and confers broad resistance to planthoppers in rice [J]. Nature Genetics, 2018, 50(2): 297–306.
- [19] Kabis A, Khush G S. Genetic analysis of resistance to brown planthopper in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Plant Breeding, 1988, 100(1): 54–58.
- [20] 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.
- [21] Zhao Y, Huang J, Wang Z Z, et al. Allelic diversity in an NLR gene *BPH9* enables rice to combat planthopper variation [J]. PNAS, 2016, 113(45): 12850–12855.
- [22] 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.
- [23] Hirabayashi H, Ogawa T. Identification and utilization of DNA markers linked to genes for resistance to brown planthopper (BPH) in rice [J]. Recent Adv Breed Sci, 1999, 41: 71–74.
- [24] Yang H Y, Ren X, Weng Q M, et al. Molecular mapping and genetic analysis of a rice brown planthopper (*Nilaparvata lugens* Stål) resistance gene [J]. Hereditas, 2002, 136(1): 39–43.
- [25] Renganayaki K, Fritz A K, Sadasivam S, et al. Mapping and progress toward map – based cloning of brown planthopper biotype – 4 resistance gene introgressed from *Oryza officinalis* into cultivated rice, *O. sativa* [J]. Crop Science, 2002, 42(6): 2112–2117.
- [26] 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.
- [27] Du B, Zhang W L, Liu B F, et al. Identification and characterization of *Bphi14*, a gene conferring resistance to brown planthopper in rice [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2009, 106(52): 22163–22168.
- [28] Cheng X Y, Wu Y, Guo J P, et al. A rice lectin receptor – like kinase that is involved in innate immune responses also contributes to seed germination [J]. The Plant Journal, 2013, 76(4): 687–698.
- [29] 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.
- [30] 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.
- [31] 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.
- [32] 李容柏, 李丽淑, 韦素美, 等. 普通野生稻 (*Oryza rufipogon* Griff.) 抗稻褐飞虱新基因的鉴定与利用 [J]. 分子植物育种, 2006, 4(3): 365–371.
- [33] Yang L, Li R B, Li Y R, et al. Genetic mapping of *bph20(t)* and *bph21(t)* loci conferring brown planthopper resistance to

- Nilaparvata lugens* Stål in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Euphytica, 2012, 183(2): 161–171.
- [34] Ram T, Deen R, Gautam SK, et al. Identification of new genes for brown planthopper resistance in rice introgressed from *O. glaberrima* and *O. minuta* [J]. Rice Genetics Newsletters, 2010, 25: 67–69.
- [35] 侯丽媛, 于萍, 徐群, 等. 两个水稻抗褐飞虱隐性基因的遗传分析与初步定位 [J]. 中国水稻科学, 2010, 24(4): 367–371.
- [36] 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, 2015, 4: 5872.
- [37] 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.
- [38] He J, Liu Y Q, Liu Y L, et al. High-resolution mapping of brown planthopper (BPH) resistance gene *Bph27(t)* in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Molecular Breeding, 2013, 31(3): 549–557.
- [39] Wu H, Liu Y Q, He J, et al. Fine mapping of brown planthopper (*Nilaparvata lugens* Stål) resistance gene *Bph28(t)* in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Molecular Breeding, 2014, 33(4): 909–918.
- [40] 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.
- [41] Shi S J, Wang H Y, Nie L Y, et al. *Bph30* confers resistance to brown planthopper by fortifying sclerenchyma in rice leaf sheaths [J]. Molecular Plant, 2021, 14(10): 1714–1732.
- [42] Yang D H, Hettenhausen C, Baldwin I T, et al. BAK1 regulates the accumulation of jasmonic acid and the levels of trypsin proteinase inhibitors in *Nicotiana attenuata*'s responses to herbivory [J]. Journal of Experimental Botany, 2010, 62(2): 641–652.
- [43] Prahalada G D, Shivakumar N, Lohithaswa H C, et al. Identification and fine mapping of a new gene, *BPH31* conferring resistance to brown planthopper biotype 4 of India to improve rice, *Oryza sativa* L. [J]. Rice, 2017, 10(1): 41.
- [44] Ren J S, Gao F Y, Wu X T, et al. *Bph32*, a novel gene encoding an unknown SCR domain-containing protein, confers resistance against the brown planthopper in rice [J]. Scientific Reports, 2016, 6: 37645.
- [45] Hu J, Chang X Y, Zou L, et al. Identification and fine mapping of *Bph33*, a new brown planthopper resistance gene in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Rice, 2018, 11(1): 55.
- [46] Kumar K, Sarao P S, Bhatia D, et al. High-resolution genetic mapping of a novel brown planthopper resistance locus, *Bph34* in *Oryza sativa* L. × *Oryza nivara* (Sharma & Shastri) derived interspecific F2 population [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2018, 131(5): 1163–1171.
- [47] Zhang Y X, Qin G, Ma Q Q, et al. Identification of major locus *Bph35* resistance to brown planthopper in rice [J]. Rice Science, 2020, 27(3): 237–245.
- [48] Li Z H, Xue Y X, Zhou H L, et al. High-resolution mapping and breeding application of a novel brown planthopper resistance gene derived from wild rice (*Oryza rufipogon* Griff.) [J]. Rice, 2019, 12(1): 41.
- [49] Yang M, Cheng L, Yan L H, et al. Mapping and characterization of a quantitative trait locus resistance to the brown planthopper in the rice variety IR64 [J]. Hereditas, 2019, 156: 22.
- [50] Balachiranjeevi C H, Prahalada G D, Mahender A, et al. Identification of a novel locus, *BPH38(t)*, conferring resistance to brown planthopper (*Nilaparvata lugens* Stål.) using early backcross population in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Euphytica; Netherlands Journal of Plant Breeding, 2019, 215(11): 185.
- [51] Hu L F, Ye M, Li R, et al. *OsWRKY53*, a versatile switch in regulating herbivore-induced defense responses in rice [J]. Plant Signaling & Behavior, 2016, 11(4): e1169357.
- [52] He J, Liu Y Q, Yuan D Y, et al. An R2R3 MYB transcription factor confers brown planthopper resistance by regulating the phenylalanine ammonia-lyase pathway in rice [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2020, 117(1): 271–277.
- [53] Zhang J, Luo T, Wang W W, et al. Silencing *OsSLRI* enhances the resistance of rice to the brown planthopper *Nilaparvata lugens* [J]. Plant, Cell & Environment, 2017, 40(10): 2147–2159.
- [54] Chen L, Cao T T, Zhang J, et al. Overexpression of *OsGIDI* enhances the resistance of rice to the brown planthopper *Nilaparvata lugens* [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2018, 19(9): 2744.
- [55] Lu H P, Luo T, Fu H W, et al. Resistance of rice to insect pests mediated by suppression of serotonin biosynthesis [J]. Nature Plants, 2018, 4(6): 338–344.
- [56] Dai Z Y, Tan J, Zhou C, et al. The OsmiR396–OsGRF8–OsF3H–flavonoid pathway mediates resistance to the brown planthopper in rice (*Oryza sativa*) [J]. Plant Biotechnology Journal, 2019, 17(8): 1657–1669.
- [57] 谭玉娟, 张杨, 潘英, 等. 广东地方稻种资源对褐稻虱、白背飞虱的抗性鉴定 [J]. 广东农业科学, 1990, 17(6): 35–38.
- [58] 顾正远, 史阿宝, 张长平, 等. 稻种资源对两病两虫抗性评价及利用 [J]. 作物品种资源, 1991(1): 29–31.
- [59] 李进波, 杜雪树, 夏明元, 等. 分子标记辅助选择培育抗稻瘟病和抗褐飞虱多基因聚合的水稻恢复系 [J]. 湖北农业科学, 2020, 59(23): 24–27, 40.
- [60] 张安宁, 刘毅, 王飞名, 等. 节水抗旱稻恢复系的抗褐飞虱分子标记辅助选育及抗性评价 [J]. 作物学报, 2019, 45(11): 1764–1769.
- [61] 赵鹏, 冯冉冉, 肖巧珍, 等. 聚合抗褐飞虱基因 *bph20(t)* 和 *bph21(t)* 及抗稻瘟病基因 *Pi9* 水稻株系筛选 [J]. 南方农业学报, 2013, 44(6): 885–892.
- [62] Liu Y L, Chen L M, Liu Y Q, et al. Marker assisted pyramiding of two brown planthopper resistance genes, *Bph3* and *Bph27(t)*, into elite rice Cultivars [J]. Rice, 2016, 9(1): 27.