

水稻抗褐飞虱育种研究进展与展望

任西明, 向 聪, 雷东阳*, 管利凤

(湖南农业大学农学院, 长沙 410128)

摘 要:褐飞虱是危害最严重的水稻害虫之一,能降低产量并影响稻米品质。控制褐飞虱的关键在于利用品种自身的抗性基因培育新的抗虫品种。目前,已发现并报道了34个抗褐飞虱基因,其中28个主效基因已被定位,*Bph3*、*Bph9*、*Bph14*、*Bph18*、*BPH18*、*Bph26*、*BPH29*、*Bph32*和*Bphi008a*等基因已成功克隆。已有研究表明,聚合多个褐飞虱抗性基因的品种抗性明显高于含单个或不含抗性基因的品种,但目前抗性基因只有个别得到有效利用。本文对褐飞虱的生物型、抗性机制、抗性基因的定位和克隆以及在水稻育种上的应用进行了综述,并对抗褐飞虱育种面临的问题和育种对策进行了讨论。

关键词:水稻;褐飞虱;抗虫育种;抗性基因

中图分类号:S511.034 文献标识码:A

文章编号:1001-5280(2017)04-0453-06

DOI:10.16848/j.cnki.issn.1001-5280.2017.04.25

Present Status and Prospect of Resistance Breeding of Brown Planthopper in Rice

REN Ximing, XIANG Cong, LEI Dongyang*, GUAN Lifeng

(College of Agronomy, Hunan Agricultural University, Changsha, Hunan 410128, China)

Abstract: Brown planthopper (BPH) is one of the most destructive pests in rice production, it influences rice yield and quality seriously. Cultivating BPH - resistance varieties with related resistance genes is considered as the key to control BPH. To date, at least 34 BPH - resistance genes have been identified, among them, 28 major BPH - resistance genes have been mapped, *Bph3*、*Bph9*、*Bph14*、*Bph18*、*BPH18*、*Bph26*、*BPH29*、*Bph32*和*Bphi008a* have already been cloned. Polymerizing several resistance genes can increase resistance to BPH significantly. However, only little genes have been utilized effectively. Biotypes; resistance mechanism; mapping, clone and application in breeding of BPH - resistance genes were summarized, and discussed the existing problems and the trend of development of BPH - resistance breeding.

Keywords: *Oryza sativa* L.; brown planthopper; insect resistant breeding; resistance gene

稻飞虱(Rice planthopper)属昆虫纲(Insecta)同翅目(Homoptera)飞虱科(Delphacidae),是一种单食性水稻害虫。主要种类为褐飞虱(*Nilaparvata lugens* Stål)、白背飞虱(*Sogatella furcifera* Horvath)和灰飞虱(*Laodelphax striatellus* Fallén),其中以褐飞虱危害

最为严重。褐飞虱在中国分布广泛,有极强的季节性、迁飞性和繁殖能力,爆发易成灾,爆发时导致稻株枯萎、减产甚至绝收^[1,2]。在中国,稻飞虱每年的发生面积约0.25亿hm²,致使水稻减产25亿kg^[3],近年受灾情况逐年加重。此外,稻飞虱通过吸食水

收稿日期:2017-03-30

作者简介:任西明(1992-),男,硕士研究生,Email:renximing1992@163.com。*通信作者:雷东阳,教授,主要从事水稻遗传育种研究,Email:leidongyang1980@126.com。

基金项目:湖南省科技计划项目(2015NK1001-1)。

稻韧皮部汁液维生,这一过程可以传播如草状丛矮病毒、齿叶矮缩病毒间接引起生产损失^[4]。然而,目前我国种植的大多数水稻品种对褐飞虱抗性较差,长期以来,一直以化学防治为主要途径防控褐飞虱^[5]。杀虫剂的过量使用严重污染环境,导致稻谷中的农药残留,影响稻米品质和食用安全。此外,由于在施用化学杀虫剂的过程中存在大量、持续和不合理等现象,在防治害虫的同时也杀死了其大量天敌,诱使害虫产生抗药性,如目前常见的褐飞虱类型对常用的有机氯、有机磷、吡虫啉等已产生抗药性,造成褐飞虱更加猖獗^[6,7]。已有研究表明,利用水稻自身抗性已被证明是防治褐飞虱最有效、最经济、最安全的措施之一。

水稻品种自身对褐飞虱的抗性和褐飞虱致病性变异规律是如今国内外专家学者研究的重点。笔者就褐飞虱的生物型、水稻品种对褐飞虱的抗性机制、抗性基因的定位和克隆、抗性基因在水稻育种上的应用进行概述,讨论水稻抗稻飞虱育种面临的问题及其应用前景。

1 褐飞虱生物型和抗性机制

1.1 褐飞虱的生物型

根据对抗性基因的不同反应以及对水稻的危害程度,褐飞虱大致可划分为1~4种生物型。生物型1属野生型,能危害无抗性基因的水稻品种,如TN1;生物型2能危害无抗性基因和携带*Bph1*抗性基因的水稻品种。生物型1和2是最常见的褐飞虱生物型,主要分布于东南亚。生物型3是国际水稻研究所(IRRI)分离到的实验种群,尚未在田间发现;生物型4主要存在于南亚次大陆^[8]。中国各稻作区的褐飞虱生物型主要为生物型1、生物型2的混合群体。自20世纪90年代以来,我国褐飞虱生物型出现了变化,生物型1和孟加拉型逐渐向生物型2转变^[9],其中生物型2占60.1%,生物型1和孟加拉型各占12.9%和26.3%,生物型的多样性增加了水稻抗虫育种的难度。随着种植年限的增加,品种对褐飞虱抗性水平逐渐下降,一旦遭遇了新的褐飞虱生物型,虫害又会出现,即抗性品种丧失了抗性。所以,发掘、鉴定和利用不同来源的抗褐飞虱基因已成为利用寄主抗性防治褐飞虱的基础^[10]。

1.2 水稻品种的抗性机制

1951年,Painter等^[11]首次提出抗虫性的三机

制,即:非嗜性(nonpreference)、抗生性(antibiosis)、耐害性(tolerance)。1987年,Kennedy等从生理功能的角度也提出了更为全面的抗性机理,划分了趋避性、抗生性和耐害性3种抗性。

(1)趋避性。由于抗虫品种本身的生理、生化特性,使得害虫不喜在该品种上取食或产卵,因此该品种上的虫口密度就低。刘光杰等^[12]研究表明,给不同品种的水稻稻株上接种褐飞虱,抗、感稻株上的成虫和若虫数量在数小时内没有明显差异,但在接种24或48h后,出现大量成虫和若虫逃离抗褐飞虱稻株,趋向感虫稻株的现象。朱麟等^[13]研究发现,褐飞虱对抗性品种的嗜好明显弱于感虫品种,但随着试验时间的延长,抗虫品种上的褐飞虱数量并不呈规律性变化。

(2)抗生性。抗虫品种所释放的某些物质会降低害虫的生育能力,提高死亡率等,影响害虫的正常生长和发育。褐飞虱危害稻株是以吸食水稻筛管中的汁液为主,经研究发现筛管中的汁液主要成分为蔗糖和游离氨基酸^[14]。已有研究表明,品种抗性与游离氨基酸的含量存在一定的相关性^[15~17],其中,谷氨酸、丙氨酸、缬氨酸等对褐飞虱的取食有刺激作用,这些氨基酸在感虫品种中的含量明显高于抗性品种;相反, γ -氨基丁酸等不利于取食氨基酸在抗性品种中的含量更高。国外学者在早期也曾得出相似结论^[18]。

(3)耐害性。抗虫品种对褐飞虱的侵害有较高的耐受能力,不通过杀死害虫,而是通过植株自身的生长减少虫害带来的损失^[19]。有学者认为^[20,21],使用抗生性品种已导致褐飞虱生物型的变化,产生新的致害类群体,使品种失去原有抗性。而耐害品种多为水平抗性,不易导致褐飞虱产生新的生物型^[22]。

2 褐飞虱抗性基因的定位与克隆

对褐飞虱抗性基因的研究始于20世纪70年代。到目前为止,已报道了34个褐飞虱抗性位点^[23~51],其中显性基因19个,隐性基因15个,已经定位的主效抗性基因达28个。这些基因中,*Bph1*、*Bph3*、*bph2*、*Bph9*、*Bph14*、*Bph15*、*Bph18*和*Bph26*被精细定位^[52],*Bph3*^[25]、*Bph9*^[30]、*Bph14*^[36]、*Bph18*^[50]、*BPH18*^[48]、*Bph26*^[44]、*BPH29*^[49]、*Bph32*^[50]、*Bphi008a*^[51]已经被成功克隆,其中,*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;鉴定了一些重要的褐飞虱抗性相关基因(表1)。这些抗性位点主要集中在第2、第3、第4、第6、第8和第12染色体上。*Bph1*是最早被发现的抗褐

飞虱基因,被定位于第12染色体标记 em5814 与 R2708 之间的 5.8 cM 区间内,并从 ASD7 中鉴定出一个抗褐飞虱隐性基因 *bph2*^[23]。

表 1 已鉴定、定位或克隆的抗性基因及其所在的染色体

Table 1 Identified, located or cloned resistance genes and their chromosomes

基因	所抗生物型	品种来源	所在染色体	参考文献
<i>Bph1</i>	1,3	Mudgo, IR26	12	[23,24]
<i>bph2</i>	1,2	ASD7, IR42	12	[23]
<i>Bph3</i>	1,2,3,4	Rathu heenati	4	[25]
<i>bph4</i>	1,2,3,4	Babawee	6	[26]
<i>bph5</i>	4	ARC10550	-	[27]
<i>bph7</i>	4	T12	-	[28]
<i>bph8</i>	1,2,3	Chin saba	-	[29]
<i>Bph9</i>	1,2,3	Kaharamana	12	[30]
<i>Bph10</i>	1,2,3	<i>O. australiensis</i>	12	[31]
<i>bph11</i>	1,2	<i>O. officinalis</i>	3	[32]
<i>bph12</i>	1,2	<i>O. officinalis</i>	4	[32]
<i>Bph12(t)</i>	1,2,3	<i>O. latifolia</i>	4	[33]
<i>Bph13(t)</i>	1,2	<i>O. eichingeri</i>	2	[34]
<i>Bph13(t)</i>	4	<i>O. officinalis</i>	3	[35]
<i>Bph14</i>	1,2,3	<i>O. officinalis</i>	3	[36]
<i>Bph15</i>	1,2,3	<i>O. officinalis</i>	4	[30]
<i>Bph17</i>	1,2	Rathu heenati	4	[37]
<i>Bph18(t)</i>	1,2	<i>O. australiensis</i>	12	[38]
<i>bph19</i>	2	AS20 - 1	3	[39]
<i>bph18(t)</i>	2,九龙江型	<i>O. rufipogon</i>	4	[39]
<i>bph19(t)</i>	2,九龙江型	<i>O. rufipogon</i>	12	[40]
<i>Bph20(t)</i>	1	<i>O. rufipogon</i>	6	[41]
<i>Bph21(t)</i>	1	<i>O. rufipogon</i>	10	[41]
<i>bph22(t)</i>	1,2	<i>O. rufipogon</i>	4	[42]
<i>bph23(t)</i>	1,2	<i>O. rufipogon</i>	8	[42]
<i>Bph22(t)</i>	-	<i>O. glaberrima</i>	-	[43]
<i>Bph23(t)</i>	-	<i>O. minuta</i>	-	[43]
<i>bph24(t)</i>	-	<i>O. rufipogon</i>	-	[43]
<i>Bph25(t)</i>	2,3	ADR52	6	[44]
<i>Bph26</i>	2,3	ADR52	12	[44]
<i>Bph27</i>	2	<i>O. rufipogon</i>	4	[45]
<i>Bph27(t)</i>	1,2	Balamawee	4	[46]
<i>Bph28(t)</i>	-	DV85	11	[47]
<i>BPH18</i>	-	ADR52	12	[48]
<i>BPH29</i>	-	-	6	[49]
<i>Bph32</i>	-	-	6	[50]
<i>Bphi008a</i>	-	-	6	[51]

3 褐飞虱抗性基因在水稻育种上的应用

3.1 水稻抗褐飞虱种质资源的发掘和筛选

抗虫品种选育关键在于利用好的抗性基因^[53],

因此,种质资源鉴定和杂交后代的抗性选择是培育抗虫品种的基础^[54]。1969年,国际水稻研究所(IRRI)选育出了第一个抗褐飞虱水稻品种 IR26(含 *Bph1*),接着又育成抗虫品种 IR36(含 *bph2*)。我国

育种工作者也进行了大量的筛选工作,鉴定出大量抗性资源。陈建明等^[55]从浙江省 769 份水稻种质资源中筛选出 93 份抗级为 0~5 级的抗性资源。谭玉娟等^[56]对广东省 7368 份水稻材料进行选择,筛选出 63 份抗性资源,包括白兰 11、白比考等。黄凤宽等^[57]采用苗期群体鉴定法从广西 383 份水稻材料中发掘出 107 份抗褐飞虱兼抗白背飞虱的稻种资源,这些抗性资源部分已经在水稻育种实践中利用。

3.2 水稻抗褐飞虱种质利用

利用上述提到的抗虫种质资源,育种家们通过常规育种手段培育出了一些抗虫品种。如汕优 6 号即为 IR26 和珍汕 97A 杂交育成^[58]。李容柏等^[59]将普通野生稻作为褐飞虱抗源,采取杂交和花药离体培养技术,培育出一批优质的抗褐飞虱品系。这些品种的推广曾在一定时间和范围内有效控制了褐飞虱对水稻生产的危害,但是仅仅具有单一抗性的品种很难长期控制虫害,很快就会被害虫新的生物型所危害。如,IR26 推广 2 年后失去抗性,IR36 的抗性也仅维持了 8 年^[8]。

3.3 抗性基因在分子标记辅助育种上的应用

选育广谱、高抗虫的水稻新品种一直是育种工作者的重要目标。常规的育种手段很难将多个抗性基因有效聚合起来,而通过常规育种和分子标记辅助育种两个方面有效结合,可以显著提高育种效率。大量研究证明,同时含有两个抗性基因的品种的抗性明显优于含单个抗性基因的品种。赵鹏等^[60]结合常规育种、分子标记辅助育种和抗虫鉴定 3 种手段,将 *Bph20(t)*、*Bph21(t)* 和抗稻瘟病基因 *Pi9* 成功聚合到保持系博 III B 中,并选育出 5 份兼抗褐飞虱和稻瘟病的材料。胡巍等^[61]利用分子标记和连续回交的方法将 *Bph3*、*Bph14* 和 *Bph15* 导入到华南高产水稻品种桂农占中,显著提高了其对褐飞虱的抗性。闫成业等^[62]通过分子标记辅助选择、杂交和回交等技术手段,将 *Bph14* 和 *Bph15* 同时导入恢复系 R1005 中,选育出 CY11711-14、CY11712-5 和 CY11714-100 这 3 个同时携带 *Bph14* 和 *Bph15* 的纯合株系,苗期鉴定均对褐飞虱高抗。刘开雨等^[63]将 *Bph3* 和 *Bph24(t)* 分别导入广恢 998、明恢 63、R15、R29 和 9311 中,获得了 32 份 *Bph3* 导入系,22 份 *Bph24(t)* 导入系和 13 份 *Bph3Bph24(t)* 优良聚合系。经人工接虫鉴定,*Bph3* 和 *Bph24(t)* 导入系对

褐飞虱的抗性可达中抗至抗的水平,且以 *Bph3* 和 *Bph24(t)* 聚合系的抗性最强。楼珏等^[64]利用分子标记辅助轮回选择和田间鉴定的方法,将抗稻瘟病基因 *Pi-GD-1(t)*、*Pi-GD-2(t)*,抗白叶枯病基因 *Xa23* 和抗褐飞虱基因 *Bph18(t)* 导入温恢 117、温恢 845 和温恢 143 等 3 个恢复系中,获得了 8 个兼抗稻瘟病和褐飞虱的聚合系。

利用现代分子育种和传统育种手段的结合,将多个抗性基因聚合到一个材料中以提高品种抗性,应对复杂多变的生物型,延长抗性品种的使用时间,提高了抗病虫品种的育种效率。

4 问题与展望

褐飞虱是水稻生产上的重要害虫之一,虽然目前已培育出一些抗褐飞虱的水稻品种,对褐飞虱的生物型和致害性的研究也有涉及,但其变异规律尚不明确,抗性机理也有待完善。虽已发现大量抗褐飞虱基因,但除了少数得到了利用外,大部分基因都还未充分利用,且多数基因并非广谱,抗性不持久;此外,一些抗性基因和不利基因紧密连锁,导入这些抗性基因的同时也导入了不利基因,会产生负面影响。针对这些问题,笔者认为应着力从以下几方面开展进一步研究:

(1) 继续发掘抗褐飞虱种质资源和抗性基因。除了在主栽品种中继续探究新的抗性基因外,还要充分利用野生稻资源,如主效抗性基因 *Bph20(t)*、*Bph21(t)* 就来源于小粒野生稻。

(2) 进一步研究抗性品种对褐飞虱的抗性机制,明确抗性机理,完善抗褐飞虱研究的理论基础。

(3) 重点进行多基因聚合育种。多个抗性基因的聚合可以延长抗性品种的使用寿命。利用分子标记辅助育种,通过聚合多个抗性基因于一个材料,达到抗谱广、抗性强和抗性持久的目的。

(4) 开发新的、高效的分子标记。在向目标材料导入抗性基因的时候,一旦抗性基因与不利基因紧密连锁,势必造成不良影响,因此,开发与抗性基因紧密连锁的分子标记显得尤为重要。

(5) 针对目前已育成的,但抗性丧失或不稳定的品种要进一步研究,明确其原因。

(6) 不可单纯追求对褐飞虱的高抗,还要配合其他优良性状,旨在培育出集高产、优质、抗病虫和广适性等优良性状于一体的水稻新品种。

参考文献:

- [1] 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:浙江大学博士学位论文,2004.
- [2] 张珏锋,吴 鸿,陈建明,等. 一株褐飞虱内共生菌的分离及分子鉴定[J]. 中国水稻科学,2007,21(5):551-554.
- [3] 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.
- [4] Rivera CT, Ou SH, Lida TT. Grassy stunt disease of rice and its transmission by *Nilaparvata lugens* (Stål) [J]. Plant Disease Reporter, 1966, 50(7):453-456.
- [5] Nagata T. Insecticide resistance and chemical control of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* [J]. Bull Kyushu Nat Agric Exp Sta, 1982, 22(1):49-164.
- [6] Nagata T, Masuda T, Moriya S. Development of insecticide resistance in the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Homoptera: Delphacidae) [J]. Appl, Ent Zool, 1979, 14(3):264-269.
- [7] 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.
- [8] Khush GS, Brar DS. Genetics of resistance to insect in crop plants [J]. Adv Agron, 1991, 45:223-228.
- [9] Deng WX, Zhou XN, Li SQ, et al. Biological comparison among geographical populations of brown planthopper in China [J]. Acta Phytologica Sinica, 2007(2):131-135.
- [10] 苏昌潮,程遐年,翟虎渠,等. 水稻抗褐飞虱遗传和育种研究[J]. 杂交水稻,2003,18(4):1-6.
- [11] Painter RH. Insect Resistance in Crop Plants [M]. New York: Macmillan Press, 1951. 520.
- [12] 刘光杰,胡国文. 水稻品种抗稻飞虱机理研究的最新进展[J]. 昆虫知识,1995,32(1):52-55.
- [13] 朱 麟,古德祥,张古忍,等. 褐飞虱和白背飞虱在抗褐飞虱水稻品种上的行为反应[J]. 植物保护学报, 2002,29(2):145-151.
- [14] 陈 锋,傅 强,罗 举,等. 水稻品种对褐飞虱的抗性及其褐飞虱致害性变异研究进展[J]. 长江大学学报, 2008,5(1):5-10.
- [15] 丁锦华,都 健. 褐飞虱对游离氨基酸的利用[J]. 昆虫知识,1990,27(2):65-67.
- [16] Sogawa K. The rice planthopper feeding physiological and host plant interactions [J]. Ann Rev Entomol, 1982, 27:49-93.
- [17] 曾 玲,吴荣宗,冯 成,等. 水稻品种游离氨基酸含量与抗褐飞虱的关系[J]. 华南农业大学学报,1992,13(4):69-76.
- [18] Shigematus Y. Sterols and asparagine in the rice plant endogenous factors related to against the brown planthopper [J]. Agr Biol Chem, 1982, 46(11):2877-2879.
- [19] 曹 骥. 作物抗虫原理及应用[M]. 北京:科学出版社,1984.
- [20] Panda N, Heinrichs EA. Levels of tolerance and antibiosis in rice varieties having moderate resistance to the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål) (Homoptera: Delphacidae) [J]. Environ Entomol, 1983, 12:1204-1214.
- [21] Khan ZR, Saxena RC. Effect of steam distillate extracts of resistant and susceptible rice cultivars on behavior of *Sogatella furcifera* (Homoptera: Delphacidae) [J]. J Econ Entomol, 1986, 79:928-935.
- [22] 陈建明,俞晓平,程家安,等. 不同水稻品种对褐飞虱为害的耐性和补偿作用评价[J]. 中国水稻科学, 2003,17(3):265-269.
- [23] Athwal DS, Pathak MD, Bacalangco EH, et al. Genetics of resistance to brown planthopper and green leafhopper in *Oryza Sativa* L [J]. Crop Sci, 1971, 11(5):747-750.
- [24] 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.
- [25] 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]. Nat Biotechnol, 2014, 33(3):301-305.
- [26] Lakshminarayana A, Khush GS. New genes for resistance to the brown planthopper in rice [J]. Crop Sci, 1977, 17(1):96-100.
- [27] Khush GS, Karim ANMR, Angeles ER. Genetics of resistance of rice cultivar ARC10550 to Bangladesh brown planthopper biotype [J]. J Genet, 1985, 64(2):121-125.
- [28] Kabis MA, Khush GS. Genetic analysis of resistance to brown planthopper in rice (*Oryza sativa* L) [J]. Plant Breeding, 1988, 100(1):54-58.
- [29] 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.
- [30] Zhao Y, Huang J, Wang ZZ, et al. Allelic diversity in an NLR gene *BPH9* enables rice to combat planthopper variation [J]. PNAS, 2016, 113(10):12850-12855.
- [31] Ishii T, Brar DS, Multani DS, 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.
- [32] 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.
- [33] Yang H, Ren X, Weng Q, et al. Molecular mapping and genetic analysis of a rice brown planthopper (*Nilaparvata lugens* Stål) resistance gene [J]. Hereditas, 2002, 136(1):39-43.
- [34] 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.
- [35] Renganayaki K, Fritz AK, 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 Sci, 2002, 42(6):2112-2117.
- [36] Du B, Zhang W, Liu B, et al. Identification and characterization of *Bph14*, a gene conferring resistance to brown planthopper in rice [J]. P Natl Acad Sci USA, 2009, 106(52):22163-22168.
- [37] Sun L, Su C, Wang C, et al. Mapping of a major resistance gene to the brown planthopper in the rice cultivar Rathu Heenati [J]. Breeding Sci, 2005, 55(4):391-396.
- [38] Jenk KK, Kim SM. Current status of brown planthopper (BPH) resistance and genetics [J]. Rice, 2010(3):161-171.
- [39] Chen JW, Wang L, Pang XF, et al. Genetic analysis and fine mapping of a rice brown planthopper (*Nilaparvata lugens* Stål) resistance gene *Bph19(t)* [J]. Mol Genet Genomics, 2006, 275(4):321-329.
- [40] 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.
- [41] Yang L, Li RB, Li YR, 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, 183:161-171.
- [42] 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.
- [43] 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.
- [44] 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]. Sci Rep, 2014, 4:5872.
- [45] 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]. Theor Appl Genet, 2013, 126:219-229.
- [46] He J, Liu Y, Liu Y, et al. High-resolution mapping of brown planthopper (BPH) resistance gene *Bph27(t)* in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Mol Breeding, 2013, 31:549-557.
- [47] Wu H, Liu Y, He J, et al. Fine mapping of brown planthopper (*Nilaparvata lugens* Stål) resistance gene *Bph28(t)* in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Mol Breeding, 2014, 33(4):909-918.
- [48] Ji Hyeonso, Kim Sungryul, Kim Yulho, 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.
- [49] Wang Y, Cao LM, Zhang YX, 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.
- [50] Ren JS, Gao FY, Wu XT, 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.
- [51] Hu J, Zhou JB, Peng XX, et al. The *Bphi008* a 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.
- [52] 国家水稻数据中心. 已定位抗褐飞虱基因在水稻染色体组上分布情况(以粳稻品种日本晴测序图谱为基准) [DB/OL]. http://www.ricedata.cn/gene/gene_bph.htm.
- [53] 王慧, 周桂香, 陈金节, 等. 稻瘟病抗性基因研究进展与展望[J]. 杂交水稻, 2014, 29(6):1-5.
- [54] 刘光杰, 付志红, 沈君辉, 等. 水稻品种对稻飞虱抗性鉴定方法的比较研究[J]. 中国水稻科学, 2002, 16(1):52-56.
- [55] 陈建明, 俞晓平, 程家安, 等. 水稻新品种(系)对褐飞虱抗性的筛选及评价[J]. 中国水稻科学, 2005, 19(6):573-576.
- [56] 谭玉娟, 张扬, 潘英, 等. 广东地方稻种资源对褐飞虱、白背飞虱的抗性鉴定[J]. 广东农业科学, 1990(6):35-38.

- [8] 景晓辉. 野油菜黄单胞菌效应蛋白 XopD_{xcc8004} 与 NAC 转录因子 ATAF2 互作干扰寄主植物的免疫反应 [D]. 海口:海南大学博士学位论文,2014.
- [9] González - Lamothe R, Tsitsigiannis DI, Ludwig AA, et al. The U - box protein CMPG1 is required for efficient activation of defense mechanisms triggered by multiple resistance genes in tobacco and tomato [J]. *The Plant Cell*, 2006, 18(4):1067 - 1083.
- [10] He Q, McLellan H, Boevink PC, et al. U - box E3 ubiquitin ligase PUB17 acts in the nucleus to promote specific immune pathways triggered by *Phytophthora infestans* [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2015, 66(11):3189 - 3199.
- [11] Guzmán P. The prolific ATL family of RING - H2 ubiquitin ligases [J]. *Plant Signaling & Behavior*, 2012, 7(8):1014 - 1021.
- [12] Berrocal - Lobo M, Stone S, Yang X, et al. ATL9, a RING zinc finger protein with E3 ubiquitin ligase activity implicated in chitin - and NADPH oxidase - mediated defense responses [J]. *PLoS One*, 2010, 5(12):e14426.
- [13] E ZG, Zhang YP, Li TT, et al. Characterization of the ubiquitin - conjugating enzyme gene family in rice and evaluation of expression profiles under abiotic stresses and hormone treatments [J]. *PLoS One*, 2015, 10(4):e0122621.
- [14] Takai R, Hasegawa K, Kaku H, et al. Isolation and analysis of expression mechanisms of a rice gene, EL5, which shows structural similarity to ATL family from *Arabidopsis*, in response to N - acetylchitoooligosaccharide elicitor [J]. *Plant Science*, 2001, 160(4):577 - 583.
- [15] Takai R, Matsuda N, Nakano A, et al. EL5, a rice N - acetylchitoooligosaccharide elicitor - responsive RING - H2 finger protein, is a ubiquitin ligase which functions in vitro in co - operation with an elicitor - responsive ubiquitin - conjugating enzyme, OsUBC5b [J]. *The Plant Journal*, 2002, 30(4):447 - 455.
- [16] Liao DH, Cao YR, Sun X, et al. *Arabidopsis* E3 ubiquitin ligase PLANT U - BOX13 (PUB13) regulates chitin receptor LYSIN MOTIF RECEPTOR KINASE5 (LYK5) protein abundance [J]. *New Phytologist*, 2017, doi:10.1111/nph.14472.
- [17] Zhou BJ, Mural RV, Chen XY, et al. A subset of ubiquitin - conjugating enzymes is essential for plant immunity [J]. *Plant Physiology*, 2017, 173(2):1371 - 1390.
- [18] Mathieu J, Schwizer S, Martin GB. Pto kinase binds two domains of AvrPtoB and its proximity to the effector E3 ligase determines if it evades degradation and activates plant immunity [J]. *PLoS Pathogens*, 2014, 10(7):e1004227.
- [19] Zeng LR, Velásquez AC, Munkvold KR, et al. A tomato LysM receptor - like kinase promotes immunity and its kinase activity is inhibited by AvrPtoB [J]. *The Plant Journal*, for *Cell and Molecular Biology*, 2012, 69(1):92 - 103.
- [20] Singer AU, Schulze S, Skarina T, et al. A pathogen type III effector with a novel E3 ubiquitin ligase architecture [J]. *PLoS Pathogens*, 2013, 9(1):e1003121.
- [21] Chaparro - Garcia A, Schwizer S, Sklenar J, et al. *Phytophthora infestans* RXLR - WY effector AVR3a associates with dynamin - related protein 2 required for endocytosis of the plant pattern recognition receptor FLS2 [J]. *PLoS One*, 2015, 10(9):e0137071.
- [22] Ishikawa K, Yamaguchi K, Sakamoto K, et al. Bacterial effector modulation of host E3 ligase activity suppresses PAMP - triggered immunity in rice [J]. *Nature Communications*, 2014, 5:doi:10.1038/ncomms6430.
- [23] Park CH, Chen SB, Shirsekar G, et al. The *Magnaporthe oryzae* effector AvrPiz - t targets the RING E3 ubiquitin ligase APIP6 to suppress pathogen - associated molecular pattern - triggered immunity in rice [J]. *The Plant Cell*, 2012, 24(11):4748 - 4762.
- (上接第 458 页)
- [57] 黄凤宽, 黄所生, 吴碧球, 等. 抗褐飞虱兼抗白背飞虱水稻种质资源发掘 [J]. *植物保护*, 2012, 38(4):152 - 155.
- [58] 陶林勇. 若干中晚稻品种的稻飞虱抗性鉴定及其丰产性评价 [J]. *浙江农业科学*, 1990(4):180 - 183.
- [59] 李容柏, 秦学毅, 韦素美. 普通野生稻稻褐飞虱抗性在水稻改良中的利用研究 [J]. *广西农业生物科学*, 2003, 22(2):75 - 83.
- [60] 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.
- [61] 胡巍, 李艳芳, 胡侃, 等. 分子标记辅助选择抗褐飞虱基因改良桂农占的 BPH 抗性 [J]. *分子植物育种*, 2015, 13(5):951 - 960.
- [62] 闫成业, Mamadou Gandeka, 朱子建, 等. 分子标记辅助选择改良水稻恢复系 R1005 的褐飞虱抗性 [J]. *华中农业大学学报*, 2014, 33(5):8 - 14.
- [63] 刘开雨, 卢双楠, 裘俊丽, 等. 培育水稻恢复系抗稻褐飞虱基因导入系和聚合系 [J]. *分子植物育种*, 2011, 9(4):410 - 417.
- [64] 楼珏, 杨文清, 李仲惺, 等. 聚合稻瘟病、白叶枯病和褐飞虱抗性基因的三系恢复系改良效果的评价 [J]. *作物学报*, 2016, 42(1):31 - 42.