

DOI: 10.13376/j.cblls/2016158

文章编号: 1004-0374(2016)10-1200-16



何光存, 武汉大学生命科学学院教授、博士生导师。湖北省有突出贡献的优秀中青年专家, 享受国务院特殊津贴的优秀科学家。曾担任武汉大学生命科学学院院长(第三任), 现为遗传学系系主任、武汉大学国家杂交水稻重点实验室主任。研究方向: 植物基因工程; 水稻功能基因组学; 植物与植食性昆虫互作分子机理。

水稻抗虫功能基因组研究进展

杜波, 陈荣智, 何光存*

(武汉大学生命科学学院杂交水稻国家重点实验室, 武汉 430072)

摘要: 水稻是重要的粮食作物, 也是功能基因组研究的模式植物, 而虫害是影响水稻产量的主要因素之一。现从水稻抗虫种质资源、水稻抗虫基因的定位与克隆、水稻抗虫的分子和生理机制, 以及抗虫水稻的培育等方面, 介绍水稻抗虫功能基因组研究的进展和重要研究成果。期望水稻与昆虫相互作用的功能基因组研究能促进水稻抗虫新品种的培育, 为持续控制水稻害虫提供更有效的手段。

关键词: 水稻; 抗虫; 功能基因组

中图分类号: Q812; S511 **文献标志码:** A

The progress of functional genomics research of rice resistance to insect

DU Bo, CHEN Rong-Zhi, HE Guang-Cun*

(State Key Laboratory of Hybrid Rice, College of Life Sciences, Wuhan University, Wuhan 430072)

Abstract: Rice is both a staple food crop and a model system for genomic research among cereal plant. Insect pest has been a major constraint for rice production. Here, we summarize recent progress in functional genomic research of rice resistance to insects, including rice germplasm for insect resistance, cloning and mapping of insect resistance genes, molecular and physiological mechanisms of rice resistance to insects, and breeding for insect resistance rice. Studies of rice-insect interaction have contributed to development of new rice varieties, offering an effective means for long-lasting control of insects.

Key words: rice; resistance to insect; functional genomics

水稻是世界上最主要的粮食作物之一, 全球超过半数以上的人口以稻米为主粮。在约 1 万年前的中国、南亚和东南亚的河谷中, 人们就已经驯化和种植水稻, 而在公元前 3 000 年的中国就有了关于水稻的最早记载^[1]。大多数的水稻都生长在潮湿、

雨量充沛的低洼处, 而稻田中温暖湿润的环境又非

收稿日期: 2016-06-30

基金项目: 国家重点研发计划水稻功能基因组研究与应用(2016YFD0100900)

*通信作者: E-mail: gche@whu.edu.cn

常利于害虫的繁殖。公元前700年,《诗经》中就有关于蝗虫和螟虫为害水稻的描述。在那个时候,人们主要依靠手或者简单工具来驱赶害虫,或者用烟草来控制虫害^[2]。

取食水稻的昆虫有上百种,其中约30多种能导致水稻减产^[3]。水稻从幼苗期到成熟期,以及生长过程中的所有部位,都有昆虫的取食。除了取食的时期和位置外,水稻品种和栽培方式也是影响昆虫种群变化的重要因素。1960年以来,耐肥高产的半矮化水稻品种的种植和推广,一方面导致水稻品种遗传多样性丧失;另一方面,感虫品种和化肥的滥用促进了昆虫种群的繁殖和为害。引起水稻产量显著降低的害虫主要包括飞虱、叶蝉、二化螟、稻纵卷叶螟和稻瘿蚊等。同时,一些刺吸式口器的害虫,如飞虱、叶蝉,还能携带水稻病毒,间接为害水稻。即使大范围地使用杀虫剂,害虫的取食仍然导致全世界水稻的平均产量降低了28%,亚洲的水稻产量下降了34%^[4]。研究人员在菲律宾的研究表明,过去的13年里,由虫害所导致的水稻产量的损失,在灌溉用地约12.7%,在山地水稻田为5%~71%,而在湿地水稻田为2%~88%^[5-7]。近年来,褐飞虱在中国、印度、印尼、菲律宾、泰国和越南等地造成水稻减产约10%,是2003年以来粮食价格显著增长的重要原因之一^[8]。由此可见,减轻害虫对水稻的为害就意味着增加水稻的产量。

植物对昆虫的抗性能显著降低昆虫对植物的破坏程度,并且可以遗传给下一代^[9]。种植抗虫的水稻品种可以降低害虫对水稻造成的损失,并且不会增加农民的额外负担而易于推广普及;品种抗性与健康栽培、生物防治、农药防治等措施有很好的相容性。因此,提高农作物抗虫性是国际发展趋势,也是我国农业害虫防治的一个最主要的策略^[10]。抗虫水稻对害虫的不利影响很明显,而感虫水稻只能依赖杀虫剂来防治虫害。在抗虫水稻中,害虫的生理和行为都有明显的改变,如褐飞虱在抗性水稻上的生存率和迁移能力都有明显的降低^[11-12]。因此,培育对多种害虫有抗性的水稻品种是水稻育种的一个重要目标,这样就能更好地减少杀虫剂的使用,减轻害虫对水稻产量的影响^[10]。

1 水稻抗虫种质资源

水稻种质资源分为野生稻和栽培稻两种,而栽培稻又可以分为亚洲栽培稻和非洲栽培稻。截至1995年底,中国国家种质库共收集了64 186份水

稻品种,而国际水稻所收集了84 200份水稻种质资源。这些水稻种质是水稻抗虫基因的重要来源。

为了筛选抗虫的水稻种质资源,研究人员开发出了很多有效的筛选方法,在温室或田间,以及在植物的营养生长期或生殖生长期,都能用于水稻抗虫种质的筛选。这些筛选方法主要是通过鉴定抗、感水稻被害虫取食后的不同反应,来确定抗虫的水稻种质。温室中的苗期抗虫筛选是一种快速鉴定大量抗性种质的方法,筛选出来的抗虫品种则需要到田间进一步的评估。国际水稻所开发了一个标准的水稻抗虫评估方法^[13],根据水稻植株的受害程度,赋予水稻植株0~9的数值:0级表示植株未受到任何损伤,或者说对该昆虫免疫;1级代表植株高度抗虫,9级表明植株受到严重的破坏;在田间,7~9级的植株评级则意味着水稻减产和严重的经济损失。例如,在苗期水稻抗褐飞虱的实验中,当感虫的台中本地1号(TN1)植株都死亡时(9级),每株水稻被赋予0、1、3、5、7、9的数值(表1)。因此,水稻品种的抗性评估就能用每株水稻抗性数值的加权平均值来表示^[14]。该系统可以很方便地进行抗虫材料的选择。

表1 水稻抗褐飞虱鉴定的分级标准

抗性级别	受害程度(当台中本地1号死亡时考察)
0	植株生长健康,无叶片受害
1	一片叶黄
3	一至两片叶黄,或一片叶枯萎
5	两到三片叶黄,或二片叶枯萎
7	三到四片叶枯萎,但植株尚未死亡
9	整株死亡

目前,研究人员已经在栽培稻和野生稻中筛选出了许多的抗虫种质资源。在长期与昆虫共存的自然环境中,野生稻进化出了不受昆虫为害的保护机制。因此,野生稻中有许多的抗虫资源(表2)。在筛选抗褐飞虱的水稻种质时,国际水稻所发现,对每种生物型褐飞虱有抗性的资源在野生稻中所占的比例是在栽培稻中的30倍;而对所有3种生物型褐飞虱都有抗性的资源在野生稻中所占的比例是在栽培稻中的50多倍^[15]。由此可见,野生稻比栽培稻拥有更广谱的抗性。譬如,栽培稻中很少有对二化螟和稻纵卷叶螟的抗性品种,但在许多野生稻中就有。总体来看,野生稻资源中抗虫资源丰富,栽培稻中籼稻比粳稻抗性好,热带农家种中抗源较多。这些种质为水稻抗虫的遗传改良提供了很好的资源。

表2 抗虫的野生稻种质

水稻害虫	抗虫的野生稻品种
褐飞虱(<i>Nilaparvata lugens</i>)	一年生野生稻(<i>O. nivara</i>)、普通野生稻(<i>O. rufipogon</i>)、根茎野生稻(<i>O. rhizomatis</i>)、紧穗野生稻(<i>O. eichingeri</i>)、药用野生稻(<i>O. officinalis</i>)、小粒野生稻(<i>O. minuta</i>)、澳洲野生稻(<i>O. australiensis</i>)、宽叶野生稻(<i>O. latifolia</i>)、马来野生稻(<i>O. ridleyi</i>)、高秆野生稻(<i>O. alta</i>)、短药野生稻(<i>O. brachyantha</i>)
白背飞虱(<i>Sogatella furcifera</i>)	药用野生稻(<i>O. officinalis</i>)、宽叶野生稻(<i>O. latifolia</i>)、紧穗野生稻(<i>O. eichingeri</i>)、小粒野生稻(<i>O. minuta</i>)、马来野生稻(<i>O. ridleyi</i>)、斑点野生稻(<i>O. punctat</i>)
大青叶蝉(<i>Nephotettix virescens</i>)	一年生野生稻(<i>O. nivara</i>)、普通野生稻(<i>O. rufipogon</i>)、紧穗野生稻(<i>O. eichingeri</i>)、药用野生稻(<i>O. officinalis</i>)、小粒野生稻(<i>O. minuta</i>)、宽叶野生稻(<i>O. latifolia</i>)、马来野生稻(<i>O. ridleyi</i>)、斑点野生稻(<i>O. punctat</i>)、短舌野生稻(<i>O. barthii</i>)
电光叶蝉(<i>Recilla dorsalis</i>)	普通野生稻(<i>O. rufipogon</i>)、药用野生稻(<i>O. officinalis</i>)、宽叶野生稻(<i>O. latifolia</i>)、多年生野生稻(<i>O. perennis</i>)、小粒野生稻(<i>O. minuta</i>)、马来野生稻(<i>O. ridleyi</i>)、斑点野生稻(<i>O. punctat</i>)
稻水蝇(<i>Hydrellia philippina</i>)	药用野生稻(<i>O. officinalis</i>)
稻瘿蚊(<i>Orseolia oryzae</i>)	普通野生稻(<i>O. rufipogon</i>)、紧穗野生稻(<i>O. eichingeri</i>)、药用野生稻(<i>O. officinalis</i>)、马来野生稻(<i>O. ridleyi</i>)、短药野生稻(<i>O. brachyantha</i>)、颗粒野生稻(<i>O. granulata</i>)

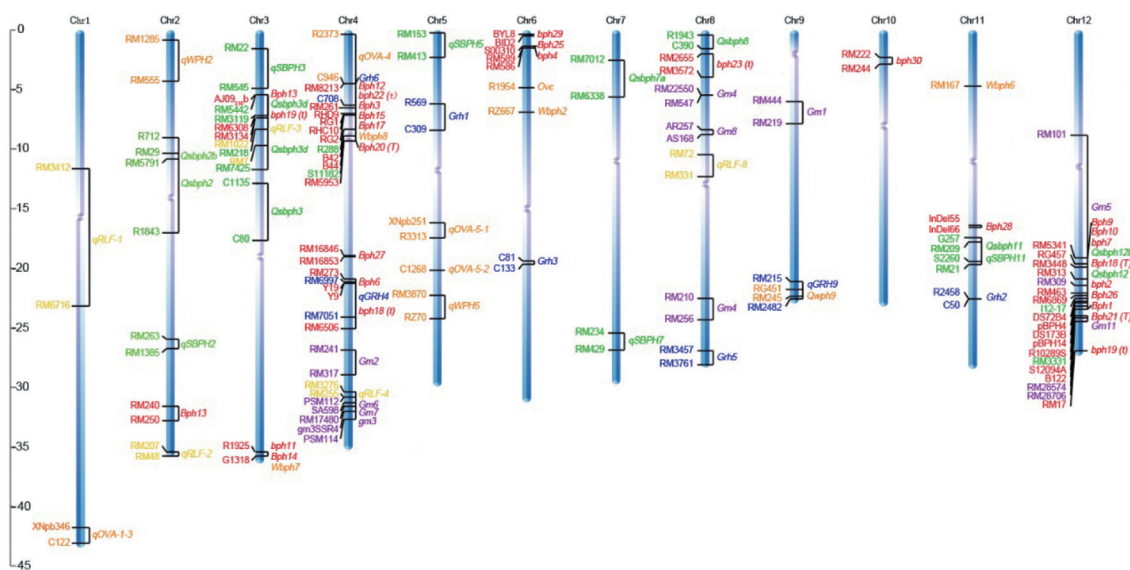
2 水稻抗虫基因的定位

为了培育抗虫水稻、克隆抗虫基因，研究人员将水稻农家品种和野生稻中的抗虫基因转入了现代栽培稻。然而，将抗虫基因从野生稻转入栽培稻需要考虑两者的亲缘关系，是否有生殖隔离。AA基因组的野生稻可以通过与栽培稻杂交，将抗虫基因转入现代栽培稻；而来源于其他基因组(如BB、CC、BBCC等)的野生稻的抗虫基因转入栽培稻则需要通过胚拯救技术来完成^[16-17]。外源基因渗入系

主要通过杂交、回交以及胚拯救技术来获得。不同类型的作图群体，如重组自交系(RIL)、F₂、F₃和回交(BC)群体等，可以用于水稻抗虫基因的定位。许多的水稻抗虫基因和抗虫的数量性状位点(quantitative trait loci, QTL)已经被证实，并定位在水稻的分子标记遗传连锁图上(图1)。

2.1 水稻抗褐飞虱基因的定位

褐飞虱(*Nilaparvata lugens*)是为害水稻最严重的害虫之一，通过口器吸食水稻韧皮部汁液。在许



染色体右边是水稻抗虫基因，左边是基因连锁的分子标记。红色是水稻抗褐飞虱(BPH)基因，橙色是水稻抗白背飞虱基因，黄色是水稻抗稻纵卷叶螟基因，绿色是水稻抗灰飞虱基因，蓝色是水稻抗黑尾叶蝉基因，紫色是水稻抗稻瘿蚊基因。

图1 水稻抗虫基因和主效QTL的定位

多国家,褐飞虱导致水稻产量10%以上的损失。除了直接取食水稻,褐飞虱还携带病毒,引起矮缩病和黄萎病等。由于在很多地方褐飞虱已经对杀虫剂产生了抗性,种植抗褐飞虱的水稻品种是控制褐飞虱的首选。自从抗褐飞虱基因*Bph1*第一次在栽培稻证实以来^[18],迄今在水稻中已报道了31个水稻抗褐飞虱基因。其中,13个抗褐飞虱基因来源于栽培稻(*Bph1~Bph9*、*bph19(t)*、*Bph25*、*Bph26*和*Bph28*),另外18个基因均来源于野生稻,对不同生物型的褐飞虱有广谱抗性。除了*bph5*和*bph8*以外,其他基因均已定位在染色体上,而且,*Bph3*(*Bph17*)、*Bph14*、*Bph26*(*bph2*)和*bph29*已经通过图位克隆法克隆^[19-22]。

在已定位的水稻抗褐飞虱基因中,有22个基因在水稻染色体上成簇存在。简单来说,有9个水稻抗褐飞虱基因(*Bph1*、*bph2*、*bph7*、*Bph9*、*Bph10*、*Bph18(t)*、*bph19(t)*、*Bph21(t)*和*Bph26*)成簇排列在水稻12号染色体上,分子标记RM7102和RM17之间一段约13.7 Mb的区间;4号染色体分子标记RM8213和RM5953之间包含了6个水稻抗褐飞虱基因(*Bph3*、*Bph12*、*Bph15*、*Bph17*、*Bph20*和*bph22*),分子标记Y9和RM6506之间有水稻抗褐飞虱基因*Bph6*和*bph18*;有4个基因(*bph11*、*Bph13*、*Bph14*和*bph19*)定位于3号染色体;而*bph4*和*Bph25(t)*定位于6号染色体上。众所周知,水稻的抗病基因也在同样的染色体成簇存在的。这些成簇的基因可能是不同基因但紧密连锁,也可能是同一位点的不同等位形式,还可能是同一个等位基因对不同生物型的褐飞虱的不同反应。除了这些主效抗褐飞虱基因,还有许多抗虫的QTLs提供了水稻对褐飞虱的持久抗性,如在水稻B5中检测到几个微效的QTLs,在抗虫持久性上扮演了重要角色^[23]。

2.2 水稻抗瘿蚊基因的定位

稻瘿蚊(*Orseolia oryzae*)是在南亚、东南亚和西非为害水稻的主要害虫。稻瘿蚊幼虫在水稻秧苗期和分蘖期侵入生长点,使叶鞘形成葱管状(俗称“标葱”),从而导致受害稻株不能抽穗而造成水稻严重减产。许多野生稻都抗稻瘿蚊(表2)。目前,已确定了11个水稻抗稻瘿蚊基因对不同生物型亚洲稻瘿蚊的抗性。例如,抗稻瘿蚊基因*GM1*抗稻瘿蚊生物型1、3、5、6,*GM2*抗稻瘿蚊生物型1、2、5。这两个基因对生物型4均无抗性。印度陆地品种PTB10含有抗稻瘿蚊基因*GM4*,对稻瘿蚊生物型1~4均有很好的抗性^[24]。除了*gm3*、*GM9*和*GM10*,

其他基因均已定位在染色体上,其中*GM1*和*GM2*已开发了紧密连锁的SSR标记^[25]。2010年,PTB10中也找到了与*Gm4*紧密连锁的分子标记RM22550和RM547^[26]。通过分子标记辅助选择来聚合这些抗稻瘿蚊基因,可以培育出对多种稻瘿蚊生物型均有抗性的水稻品种。

2.3 水稻抗灰飞虱基因的定位

灰飞虱(*Laodelphax striatellus*, SBPH)主要发生在日本、韩国和中国,是条纹叶枯病和黑条矮缩病的载体,这两种病是对水稻为害最严重的病害之一。水稻中,抗灰飞虱基因的报道较少。通过对25个水稻品种抗灰飞虱的筛选,水稻品种Mudgo中发现了3个抗灰飞虱的QTLs——*Qsbph2b*、*Qsbph3d*和*Qsbph12*,分别定位于2、3和12号染色体上,其贡献率都不高^[27]。籼稻品种Kasalath也含有一些抗灰飞虱的QTLs,3个趋避性的QTLs和2个抗性性的QTLs被分别定位在2、3、8和11号染色体,其中位于11号染色体S2260和G257之间的*Qsbph11*可能是Kasalath中抗灰飞虱的主效位点^[28]。2013年,Wang等^[29]在籼稻品种N22中发现了5个抗灰飞虱的QTLs——*qSBPH2*、*qSBPH3*、*qSBPH5*、*qSBPH7*和*qSBPH11*,分别定位于2、3、5、7和11号染色体,其中*qSBPH7*通过3种不同的表型鉴定方法,都定位在7号染色体RM234和RM429之间,可能是籼稻品种N22的主效抗灰飞虱基因。2014年,Zhang等^[30]在水稻第3、7、12染色体上也鉴定了3个抗灰飞虱的QTLs。

2.4 水稻抗白背飞虱基因

白背飞虱(*Sogatella furcifera* Horvath)是对水稻破坏最严重的害虫之一。迄今为止,一共报道了9个水稻抗白背飞虱基因和一些QTLs。*Wbph1~Wbph5*是通过经典遗传学确认的。*Wbph2*与2号染色体的分子标记RZ667连锁,两者相距约25.6 cM^[31]。*Wbph6*被定位在11号染色体短臂,距RM1667约21.2 cM^[32]。来源于药用野生稻的*Wbph7*和*Wbph8*被定位在与抗褐飞虱基因*Bph14*和*Bph15*相同的位置^[33]。所有这些抗白背飞虱基因均在水稻苗期有抗虫功能。一个来源于栽培稻Asominori的杀卵的抗白背飞虱基因*Ovc*被定位于11号染色体^[34]。还有其他一些苗期抗白背飞虱和杀卵的QTL也被定位^[35-36]。一个可喜的现象是,已经克隆的抗褐飞虱基因,如*Bph3*、*Bph14*和*Bph15*的转基因后代同时抗白背飞虱。因此,利用这些基因培育的水稻品种将兼抗褐飞虱和白背飞虱两种害虫。

2.5 水稻抗绿叶蝉基因的定位

绿叶蝉是热带和亚热带地区为害水稻最严重的害虫之一。绿叶蝉既直接取食水稻引起减产，也是黄萎病毒和东格鲁病毒的携带者。遗传分析揭示了水稻中有 11 个显性和 3 个隐性的抗绿叶蝉基因 (*Glh1*、*Glh2*、*Glh3*、*Glh5*、*Glh6*、*Glh7*、*Glh9*、*Glh11*、*Glh12*、*Glh13*、*Glh14*，*glh4*、*glh8*、*glh10*)。抗绿叶蝉基因 *Glh1*、*Glh2*、*Glh3*、*glh4*、*Glh5*、*Glh6* 和 *Glh14* 分别位于水稻品种 Pankhari203、ASD7、IR8、Pt8、ASD8、TAPL796、ARC1554 的 5、11、6、3、8、5 和 4 号染色体上^[37]。

2.6 抗黑尾叶蝉基因的定位

黑尾叶蝉是栽培稻的主要害虫，主要分布在东亚的温带地区。有 6 个主效的抗黑尾叶蝉基因定位在水稻染色体上。*Grh5* 来源于普通野生稻，*Grh6* 在 1999 年被确认来自苏里南栽培稻 SML17^[38]。后来，Fujita 等^[39] 在一年生野生稻中定位了一个抗黑尾叶蝉基因，与 *Grh6* 在同样的位置。在普通野生稻和非洲栽培稻中还有一些抗黑尾叶蝉的 QTLs。

2.7 抗稻纵卷叶螟基因的定位

稻纵卷叶螟分布在整个亚洲，以幼虫为害水稻。稻纵卷叶螟的幼虫将水稻叶片纵向卷曲，躲藏其中取食上表皮及叶肉，影响开花结实，使稻穗空壳率提高，千粒重下降。在中国，稻纵卷叶螟是对水稻为害最严重的害虫之一。虽然在野生稻和栽培稻中找到了一些抗虫种质资源，但并没有主效抗虫基因的报道。有报道称中国品种春江 6 号抗稻纵卷叶螟。利用一个 CJ06/TN1 的双单倍体群体进行稻纵卷叶螟抗性的遗传分析，从中发现了一些 QTL 能增强水稻对稻纵卷叶螟的抗性。虽然每个位点的效应值都很小，但是 QTL 的聚合能显著提高水稻对稻纵卷叶螟的抗性^[40]。

3 水稻抗虫基因的克隆

在水稻抗虫基因克隆方面，我国取得了国际领先的进展。应用图位克隆法，在水稻中已经成功克隆 4 个抗褐飞虱基因，分别是 *Bph14*^[20]、*Bph26*^[21]、*Bph3* (*Bph17*)^[19] 和 *Bph29*^[22]。

我国科学家率先分离克隆了水稻中的第一个抗褐飞虱基因 *Bph14*^[20]。*Bph14* 基因是水稻品种 B5 中的一个主效 QTL。通过 MH63 与 B5 的重组自交系，得到了仅含有 *Bph14* 的 RI35 植株，并以之与 TN1 杂交构建了作图群体。通过精细定位，*Bph14* 最终被定位到了 3 号染色体长臂末端分子标记 SM1

和 G1318 之间 34 kb 的区段。将预测的 *Bph14* 基因转入感褐飞虱水稻品种 Kasalath，并利用 RNAi 技术抑制了抗虫品种 RI35 中 *Bph14* 基因的表达。转基因 T₂ 代植株的抗虫鉴定结果表明，表达 *Bph14* 基因的转基因 T₂ 代植株均表现出对褐飞虱的抗性，而 *Bph14* 基因被抑制的植株丧失了对褐飞虱的抗性。因此，成功克隆了水稻抗褐飞虱基因 *Bph14*。*Bph14* 基因编码一个 1 323 个氨基酸的蛋白质，其具有一个螺旋-螺旋 (coiled-coil, CC)、核结合位点 (nucleotide-binding, NB) 和亮氨酸富集重复 (leucine-rich, LRR) 的基序。*Bph14* 主要在褐飞虱取食的韧皮部表达。褐飞虱取食后，*Bph14* 激活了水杨酸信号途径，诱导韧皮部胼胝质的沉积和胰蛋白酶抑制剂 (proteinase inhibitor, PI) 的产生，从而降低了褐飞虱在水稻上的取食、生长和存活。*Bph14* 的克隆推动了水稻抗虫基因的研究。

2014 年，Tamura 等^[21] 从籼稻品种 ADR52 中克隆了定位于 12 号染色体的水稻抗褐飞虱基因 *Bph26*，且发现 *Bph26* 与 *bph2* 有相同的核酸序列，也编码一个 CC-NB-LRR 的蛋白。2015 年，栽培稻 Rathu Heenati 中的抗褐飞虱基因 *Bph3* 被克隆^[19]。该基因被重新定位在水稻 4 号染色体短臂，分子标记 RHD9 和 RHD10 之间。该区段有 4 个水稻类凝集素受体激酶 (*LecRK1~4*)，组成了一个受体蛋白激酶基因簇。功能互补验证结果表明，将 *LecRK1*、2、3 共同转入感虫品种 Kitaake 中，转基因植株对褐飞虱的抗性是最高的。因此，*Bph3* 实际是 3 个串联的细胞膜定位的类凝集素激酶基因共同起作用。同年，一个来源于普通野生稻的隐性抗褐飞虱基因 *bph29* 在水稻品种 RBPH54 中被克隆^[22]。*bph29* 被精细定位于 6 号染色体短臂，分子标记 BID2 和 BYL8 之间约 24 kb 的区段。功能互补验证的结果表明，将来源于感虫品种 TN1 的显性 *Bph29* 转入抗虫品种 RBPH54，转基因水稻丧失了对褐飞虱的抗性。*Bph29* 编码一个 203 个氨基酸的蛋白质，具有保守的 B3 核酸结合域，其定位于细胞核中，可能作为一个转录因子参与水稻抗虫相关基因的调节。褐飞虱取食 RBPH54 后，激活了水杨酸信号途径，而抑制了茉莉酸/乙烯依赖的途径。

目前已经克隆的水稻抗褐飞虱基因主要分成两类，一类编码定位于细胞内的 NBS-LRR 蛋白，另一类是定位于细胞膜上的 *LecRK*。由此可见，水稻抗虫与抗病有很大的相似性，抗虫基因的结构及功能与抗病基因非常类似，揭示了天然免疫在作物抗

虫反应中起重要作用。

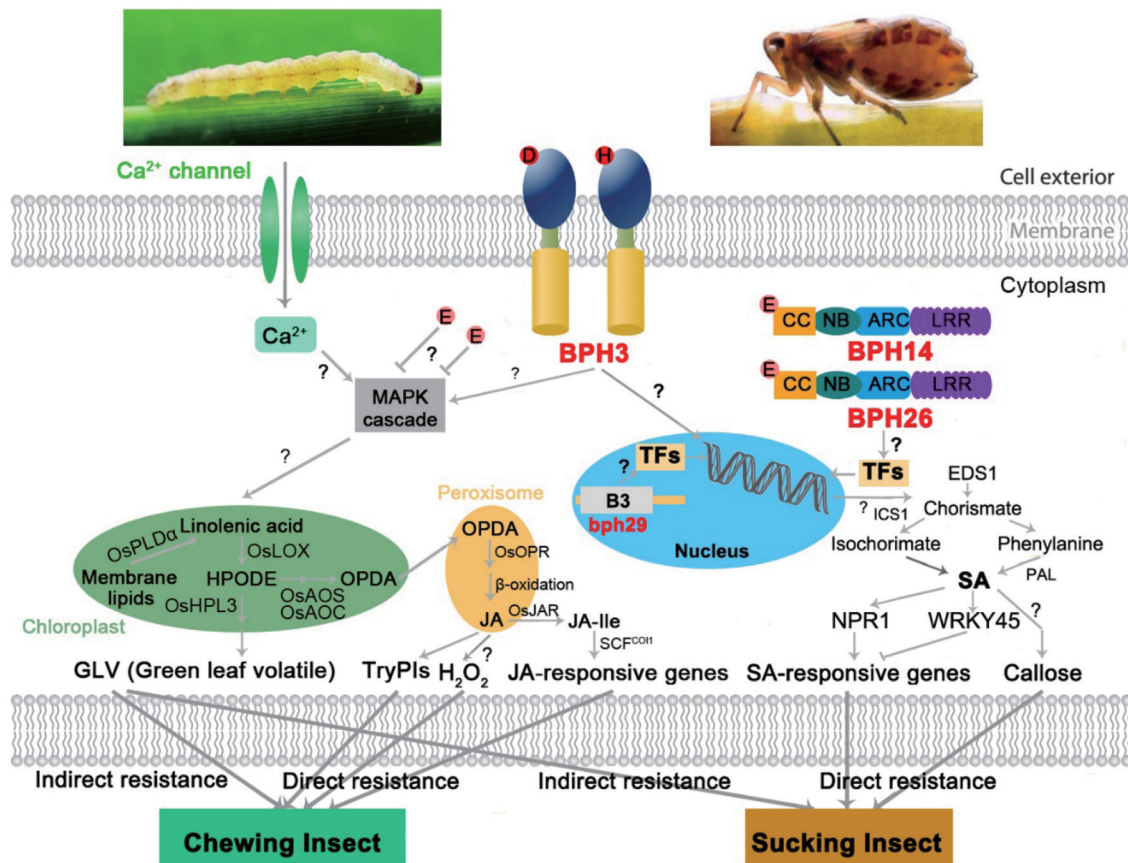
4 水稻抗虫的分子机理

虽然在水稻中已经克隆了4个抗虫基因, 但是水稻如何感知昆虫入侵, 如何与昆虫相互作用仍然不清楚, 水稻抗虫的功能基因组研究也仅仅处于起步阶段。许多分子生物学技术, 如抑制差减杂交、基因芯片、转录组、蛋白质组与代谢组学的研究等, 已经被用于水稻抗褐飞虱和二化螟的研究^[41-47], 并积累了大量数据, 从而在抗虫机理方面有了愈来愈清晰的认识。当水稻受到昆虫取食时, 水稻可以通过其细胞表面的模式识别受体(如水稻抗褐飞虱基因 *Bph3* 可能就是一种模式识别受体)来识别昆

虫唾液中的特异性激发子 (elicitor) 或者效应子 (effector) (虽然水稻害虫的激发子和效应子具体是什么仍不清楚), 激活多种信号途径, 如植物激素 (水杨酸 SA 和茉莉酸 JA 等) 的调控、MAPK (mitogen-activated protein kinase) 通路的激活、细胞质 Ca²⁺ 浓度升高、活性氧 (reactive oxygen species, ROS) 升高等, 从而调节防御相关基因的活性 (图 2)。

4.1 水稻对昆虫取食的信号识别

目前为止, 已经克隆到的水稻抗虫基因主要是定位于细胞膜的受体激酶 LecRK 和定位于细胞内的 NBS-LRR 两类。在水稻抗褐飞虱的反应中, LecRK 和 NBS-LRR 构成了两道防御系统, 分别感应褐飞虱取食过程中释放的分子模式 (HAMP) 和效应子



当昆虫取食水稻时, 昆虫相关的分子模式 (herbivore-associated molecular patterns, HAMP) 或者伤害相关的分子模式 (damage associated molecular patterns, DAMP) 可以被水稻模式识别受体 (pattern recognition receptors, PRR) 所感知 (如抗褐飞虱基因 *Bph3*), 同时, Ca²⁺ 内流, 激活了 MAPK 级联反应^[142], 引起模式触发的免疫 (pattern-triggered immunity, PTI)。昆虫分泌的效应子 (effectors) 则可以阻止 PTI。而已克隆的水稻抗褐飞虱基因, 如 *Bph14* 和 *Bph26* 能感知效应子, *Bph29* 则可能通过其他蛋白感知效应子, 激活效应子触发的免疫 (effector-triggered immunity, ETI)。抗虫基因与转录因子结合, 激活了水杨酸 (SA) 信号途径。水杨酸响应的防御基因的表达和胼胝质的沉积提高了水稻对褐飞虱的抗性。而咀嚼式口器昆虫 (如二化螟) 取食水稻后, MAPK 级联激活了 JA 合成和信号途径, 从而产生 TryPIs、H₂O₂ 以及激活 JA 响应的防御基因, 抑制二化螟的取食和生长。另外, 绿叶挥发物 (green leaf volatile, GLV) 主要是通过排斥昆虫取食和吸引昆虫的天敌, 提供间接防御。

图2 水稻抗虫的分子机制

(effector) 信号, 从而启动 PTI 和 ETI 的反应^[48-50]。

研究表明, 昆虫取食作物过程中, 分泌唾液进入植物体内。昆虫口腔分泌物自身或其对植物细胞成分进行降解或修饰而产生的物质, 可以起到像病原菌或微生物相关分子模式 PAMPs or MAMPs (pathogen-or microbe-associated molecular patterns) 类似的 HAMPs 或 DAMPs 和效应子的作用, 从而触发植物的抗性反应。目前为止, 在取食其他植物的昆虫唾液中鉴定了多个激发子和效应子。大菜粉蝶幼虫口腔中 β -葡萄糖苷酶可引起甘蓝绿叶挥发物的释放^[51]。Caeliferin A 和 Caeliferin B 是从蝗虫口腔分泌物中分离得到的另外两种“激发子”, 它们能激发玉米中挥发性萜烯的释放^[52]。豌豆蚜虫唾液腺的转录组分析鉴定了蚜虫中的第一个效应子 C002, RNAi 抑制蚜虫 C002 的表达会降低蚜虫的存活率和繁殖量^[53]。在双翅目昆虫黑森瘿蚊中, 通过图位克隆技术分离了效应子基因 *vH13*, 可以克服小麦抗性基因 *H13* 的抗性^[54]。

然而, 取食水稻的昆虫中还没找到明确的激发子和效应子。目前, 对水稻褐飞虱的效应蛋白和致害基因做了一些探索研究。2015 年, Huang 等^[55]在褐飞虱中分离了一个唾液鞘蛋白 (*NIShp*), 是褐飞虱唾液鞘的组分。dsRNA 抑制该基因表达后, 会影响褐飞虱在水稻上的正常生存, 说明该蛋白在褐飞虱取食中起重要作用。2014 年, Kobayashi 等^[56]定位了一个隐性的致害性基因 *vBph1*, 可以克服水稻 *Bph1* 基因的抗性。褐飞虱全基因组测序以及唾液腺转录组、蛋白质组的数据积累, 有助于最终鉴定褐飞虱效应子, 解析致害因子。

4.2 水稻抗虫信号的传递

4.2.1 植物激素

植物对植食性昆虫的不同反应与昆虫的取食模式相关。水稻与褐飞虱的相互作用类似于植物与病原菌的相互作用。水稻受褐飞虱取食后, 其转录组、蛋白质组和代谢组均有变化。植物防御相关基因、大分子降解基因的表达量均有上调, 而光合作用和细胞生长相关基因则表现出下调^[42-46]。抗性水稻对褐飞虱的防御反应可能主要激活了 SA 依赖的信号途径。含有抗褐飞虱基因 *Bph14* 和 *bph29* 的抗性水稻被褐飞虱取食后, SA 合成相关基因 (*EDS1*、*PAD*、*PAL* 和 *ICS1*) 的表达量升高, SA 含量也升高; 而 JA 的含量以及 JA、乙烯信号途径基因 (*LOX*、*AOS2* 和 *EIN2*) 的表达量明显比感虫水稻要低^[20,22]。类似的情况在水稻防御灰飞虱的取食中也被观察到^[30]。

NPR1 和 *WRKY45* 是水杨酸信号途径中的一个关键调控因子^[57]。飞虱取食抗虫水稻后, *NPR1* 的表达明显上调^[20,22,30]; 然而, 水稻中 *WRKY45* 的表达被抑制后, 褐飞虱在水稻植株上的分布、取食以及存活率均有明显降低^[58]。这些结果表明, *NPR1* 可能正调节水稻对飞虱的抗性, 而 *WRKY45* 负调控水稻对飞虱的抗性。在其他研究中, JA 合成途径基因 *LOXI* 表达的上升以及活性的增强能提高水稻对褐飞虱的抗性, 而 *LOXI* 表达的下降则降低了水稻的抗性^[45,59]。这表明褐飞虱取食后的抗性植株与感性植株可能激活了不同的信号途径: 水稻抗褐飞虱基因激活了 SA 信号途径, 从而提高了水稻对褐飞虱的抗性; 而 JA 可能是在水稻的基础防御中发挥重要作用。

JA 信号途径在植物防御咀嚼式口器昆虫取食中扮演了一个重要的角色。二化螟取食后的水稻植株中, JA 信号途径相关的基因转录被激活^[60]。水稻中, *OsPLD α* 、*OsLOX*、*OsAOS* 和 *OsCOII* 是 JA 途径的基因, 参与了 JA 的合成和信号传递^[61]。分别抑制水稻中这些基因的表达, 均能降低水稻 JA、胰蛋白酶抑制剂 (TryPIs)、 H_2O_2 和挥发物的水平, 从而促进二化螟和稻纵卷叶螟幼虫的取食和生长。而水稻中这些基因表达水平的下降对褐飞虱并没有影响或者减少褐飞虱取食和存活率^[62-65]。这个结果暗示了, JA 在水稻防御咀嚼式口器昆虫和刺吸式口器昆虫方面, 扮演了截然相反的角色。

4.2.2 MAPKs 级联反应

MAPK 信号级联途径发生在所有的真核生物中, 在植物先天免疫系统中主要是作为各种刺激与下游防御途径基因转移的桥梁^[66]。早期研究表明, MAPK 级联反应是抗褐飞虱基因介导的水稻对褐飞虱抗性的一个重要途径^[44-45]。MAPK 最初被认为是调节植株中 SA、JA 和乙烯防御信号途径^[67-68]。水稻中 *OsMPK3* 的表达被抑制后, 水稻植株的 JA 含量下降, JA 信号途径基因的表达量下调, 使胰蛋白酶抑制剂 (TryPIs) 含量降低, 从而降低了水稻对二化螟的抗性^[68], 但是在 *Bphi008* 介导的水稻抗褐飞虱反应中, *OsMPK5/12* 直接磷酸化使转录因子 *OsERF1* 和 *OsEREBP1* 的表达水平明显升高, 最终提高了水稻对褐飞虱的抗性^[69]。因此, MAPK 级联反应可能是与其他抗性途径交联, 共同构成水稻防御昆虫取食的复杂信号网络。

4.2.3 钙离子信号

在真核生物的信号途径中, Ca^{2+} 是众所周知的

二级信号^[70]。昆虫取食后可引起植物细胞中 Ca^{2+} 的流入^[71-72]。昆虫激发子诱导的水稻防御反应中, Ca^{2+} 浓度的变化作为信号分子,最终引起植株中活性氧和胍胍质的变化^[71-72]。 Ca^{2+} 引起的胍胍质的沉积是植物防御刺吸式口器昆虫取食的普遍现象^[70-71]。

4.2.4 活性氧(ROS)

植物受到多种形式的生物胁迫,例如昆虫取食会产生 ROS,它能参与防御信号途径并能在取食点产生超敏反应(hypersensitive response, HR)^[73]。褐飞虱取食 *OsHI-LOX* 抑制的转基因植株后,转基因植株最外层叶鞘中会出现类似于超敏反应的细胞死亡现象^[62]。局部区域的细胞死亡可以抑制病原菌的繁殖扩大,但对褐飞虱等可以自由活动的昆虫来说,这一作用显然是无效的。而降低水稻 JA 含量会导致 H_2O_2 的下降,从而促进二化螟和稻纵卷叶螟的取食^[63-65]。所以, H_2O_2 很可能是激活 JA 信号通路过程中伴随发生的副产物。

5 水稻抗虫的生理机制

在植物与昆虫长期共进化的过程中,植物发展了一系列的防御措施来保护自己不被昆虫所侵袭。从生理功能的角度,植物抗虫性的机制可以分为趋避性(antixenosis)、抗生性(antibiosis)和耐受性(tolerance)^[74]。趋避性表现为,昆虫在宿主选择过程中,不喜欢在该种植物上栖息、取食或产卵。抗生性是指害虫虽然可以在植物上栖息、取食和产卵,但是由于植物具备某些抗虫机制,使害虫活动困难、取食减少、繁殖力下降、生长发育迟缓、死亡率增高等。耐受性是指植物并不能引起害虫的死亡,但能够承受组织损伤,不影响植物的生长和存活的性状。

耐受性是植物对昆虫取食的反应,其主要机制就是补偿。水稻植株,尤其是分蘖数较多的品种,有能力来补偿昆虫取食所造成的伤害。有研究表明,即使稻水蝇对75%的水稻幼苗都造成了伤害,却最终并没有引起水稻产量的较大损失^[75]。但是,在植株成熟期,这种补偿能力会下降。植株重量的减轻、叶片发黄和产量的降低被认为是一种补偿指标^[76]。目前,耐受性的遗传机制仍未阐明。

趋避性和抗生性则是昆虫对植物的反应。趋避性和抗生性的分子机制也没有很好地阐明。一些二次代谢物、挥发物和防御蛋白,如蛋白酶抑制剂、凝集素或者某些酶类,能减少植株对昆虫的吸引力,或者降低昆虫的生长发育、存活率和产卵力。褐飞虱用口针刺探表皮细胞,穿透细胞壁,分泌唾液到

细胞内,消化韧皮部汁液。植物受褐飞虱取食后,可能产生某些化学物质,被褐飞虱口器感知,产生趋避性作用,影响褐飞虱取食的选择。这些化学物质可能来自于表皮蜡质层的烷基和羧基化合物,如抗虫水稻表皮蜡质层短碳链的比例要更高一些^[77]。

机械屏障能抑制昆虫在韧皮部的取食。在抗虫水稻上,褐飞虱在韧皮部的取食时间明显要比在感虫水稻上的时间短。在高抗的水稻材料 B5 中,褐飞虱在韧皮部的取食时间只有在感虫水稻上时间的1/4。进一步的研究发现,抗虫水稻受褐飞虱取食后,胍胍质水解酶被抑制,阻止胍胍质的降解,使筛板中胍胍质沉积,从而堵塞韧皮部,阻止了褐飞虱连续吸食韧皮部汁液。然而,褐飞虱进化出一些对策来避免被水稻探测到,或者阻止水稻的反应。在感虫水稻中,胍胍质水解酶的表达受褐飞虱取食诱导上调,降解了筛板中的胍胍质,从而促进褐飞虱的取食^[20,71]。在抗性植株中,拒食物(antifeedants)的存在和诱食剂(phagostimulants)的缺乏也会导致褐飞虱取食的减少^[78]。天冬酰胺被认为是一种诱食剂,在抗性水稻 Mudgo 中的含量较低^[79]。抗性植株中可溶性的硅酸、草酸和甾醇被当作拒食物^[80]。而水溶性的苯甲酸酯在浓度为6.4 ppm时就对白背飞虱有杀卵活性^[81]。一种众所周知的植物体内的防御物质是胰蛋白酶抑制剂(PI),它在植物防御昆虫取食中有很重要的作用。抗性水稻中,PI基因受褐飞虱取食诱导上调^[20],二化螟取食水稻后也诱导PI的积累^[47,60]。

对于二化螟等咀嚼式口器的水稻害虫,植物的形态、结构以及生理生化因子都可能参与了对昆虫的抗性^[82]。致密的叶鞘能阻止刚刚孵化的二化螟幼虫取食叶鞘内部^[83]。稻酮(*p*-methylacetophenone)能吸引飞蛾和二化螟产卵^[84],而一种利己素(Allomone)能抑制二化螟产卵,并抑制卵的孵化和幼虫的生长、存活^[85]。另外,水稻的硅含量也能增加对二化螟的抗性。取食硅含量高的水稻植株,二化螟幼虫的下颌容易磨损,从而减少了幼虫的取食量,导致幼虫死亡^[86]。

水稻挥发物包括许多重要的二次代谢产物,主要作为一种信号来吸引植食性昆虫的寄生蜂和天敌,从而提供间接的植物防御^[48]。褐飞虱和二化螟的取食激活水稻产生有机挥发物,从而吸引稻虱缨小蜂的寄生^[45,63-65]。2012年,Xiao等^[87]研究报道,水稻中受褐飞虱取食诱导的芳樟醇(S-linalool)可以吸引褐飞虱的寄生蜂和天敌。绿叶挥发物(GLV)是脂氧合酶途径中的一个分支途径,在植物防御飞虱

取食中扮演重要的角色。水稻 *OsHPL3* 催化产生 GLV, 提高了水稻对褐飞虱的抗性, 同时还能吸引稻虱缨小蜂的寄生^[88]。

5 抗虫水稻的培育

种植抗虫的水稻品种是有效的、环境友好的控制害虫的方法。Zhang 等^[10]提出了绿色超级稻的育种概念, 其中一个方面就是绿色超级稻应该具有对多种害虫的抗性。传统的抗虫水稻育种的方法基于抗虫表型的筛选, 这需要种植大量的育种材料, 并对其农艺性状、产量、抗性和耐受性进行评估。通过这种方法, 国际水稻所培育了许多对褐飞虱、叶蝉和二代螟有抗性的水稻材料^[89]。在这个过程中, 构建群体和抗性评估是最费时费力的工作, 而且育种家与昆虫学家的协作也必不可少。

分子标记的应用对抗虫水稻的培育产生了较大的影响。分子标记辅助选择具有很多的优点。在水稻育种中, 通过分子标记辅助选择成功培育了许多抗褐飞虱、白背飞虱和稻瘿蚊的水稻材料。面对褐飞虱频繁的侵袭, 多基因聚合的持久抗性也越来越受重视。聚合了两个抗虫基因的水稻品种, 相对于只有一个抗虫基因的水稻来说, 对害虫具有更强的趋避性和抗性^[76,90-91]。相对于传统的杂交稻来说, 携带一个抗虫基因的杂交稻能增强水稻对害虫的抗性, 而聚合了两个以上基因的杂交稻, 对害虫的抗性更强^[92]。在中国, 多家单位已培育了一批抗褐飞虱水稻恢复系、不育系和杂交稻组合, 一些单位已育成审定品种开始在生产中发挥重要作用, 如武汉大学朱英国院士课题组选育出了具有 *Bph14* 和

Bph15 基因的抗褐飞虱光温敏核不育系 *Bph68S* 和红莲型细胞质雄性不育系珞红 4A, 培育出通过湖北省和安徽省品种审定的抗褐飞虱两系杂交稻两优 234。南京农业大学成功完成了 *Bph3* 的图位克隆, 将该抗性基因簇导入感虫品种宁粳 3 号, 获得的新品系无论苗期还是成株期均高抗褐飞虱。此外, 还发现抗褐飞虱新品系对水稻的另一类重要害虫白背飞虱也具有较高的抗性, 从而为培育兼抗两种稻飞虱的水稻品种提供了基础。

近年来, 生物技术的发展为害虫防治打开了一个新的途径。通过转基因技术, 将杀虫基因, 如苏云金芽孢杆菌内毒素基因 (*Bt*) 和雪花莲凝集素基因 (*GNA*), 转入水稻品种, 可以提高水稻对昆虫的抗性。目前, 二代螟没有高抗的种质资源, 而 *Bt* 基因对鳞翅目昆虫具有很好的效果, 是控制水稻二代螟和稻纵卷叶螟的首选。*GNA* 是另外一种重要的杀虫基因, 能防治半翅目刺吸式口器的昆虫, 但不具有 *Bt* 的毒性。转凝集素的水稻能减缓害虫的生长、发育和繁殖^[93-94], 但是, 凝集素对飞虱和叶蝉的抗性并不如 *Bt* 对鳞翅目昆虫以及水稻抗虫基因的抗性。

6 未来的挑战和展望

未来, 虫害是影响水稻产量的主要因素之一。水稻与昆虫相互作用的功能基因组的研究将极大地促进水稻抗虫品种的发展。基因的多样性可以有效地避免昆虫致害性的变化。从不同国家的野生稻筛选新的抗性种质资源, 定位水稻抗虫基因和抗虫的 QTL (表 3), 能增强水稻抗虫基因的多样性。遗传学与基因组学的结合能更好地了解基因功能、水稻-

表3 水稻抗虫基因的定位

基因	水稻种质	染色体	连锁分子标记	参考文献
褐飞虱(Brown planthopper)				
<i>Bph1</i>	Mudgo	12	pBPH4-pBPH14	[95]
<i>bph2</i>	ASD7	12	DS72B4-DS173B	[21]
<i>Bph3</i>	Rathu Heenati	4	RHD9-RHC10	[19]
<i>bph4</i>	Babawee	6	RM589-RM586	[96]
<i>bph5</i>	ARC 10550	-		[97]
<i>Bph6</i>	Swarnalata	4	Y19-Y9	[98]
<i>bph7</i>	T12	12	RM3448-RM313	[99]
<i>bph8</i>	Chin Saba			[100]
<i>Bph9</i>	Balamawee	12	RM5341-RM463	[101]
<i>Bph10</i>	<i>O. australiensis</i>	12	RG457	[102]
<i>bph11</i>	<i>O. officinalis</i>	3	G1318	[103]
<i>Bph12</i>	B14	4	RM8213-RM261	[104]
<i>Bph13</i>	<i>O.eichinger</i>	2	RM240-RM250	[105]

表3 水稻抗虫基因的定位(续)

基因	水稻种质	染色体	连锁分子标记	参考文献
<i>Bph13</i>	<i>O. officinalis</i>	3	AJ09 _{230b}	[106]
<i>Bph14</i>	B5	3	SM1-G1318	[14,20]
<i>Bph15</i>	B5	4	RG1-RG2	[14,107]
<i>Bph17</i>	Rathu Heenati	4	RM8213-RM5953	[108]
<i>Bph18(T)</i>	<i>O. australiensis</i>	12	RM6869-R10289S	[109]
<i>bph19(t)</i>	AS20-1	3	RM6308-RM3134	[110]
<i>bph18(t)</i>	<i>O. rufipogon</i>	4	RM273-RM6506	[111]
<i>bph19(t)</i>	<i>O. rufipogon</i>	12	RM17	[111]
<i>Bph20(T)</i>	IR71033-121-15 (<i>O. minuta</i>)	4	B42-B44	[112]
<i>Bph21(T)</i>	IR71033-121-15 (<i>O. minuta</i>)	12	S12094A-B122	[112]
<i>Bph22(T)</i>	<i>O. glaberrima</i>			[113]
<i>Bph23(T)</i>	<i>O. minuta</i>			[113]
<i>bph22(t)</i>	<i>O. rufipogon</i>	4	RM8212-RM261	[114]
<i>bph23(t)</i>	<i>O. rufipogon</i>	8	RM2655- RM3572	[114]
<i>bph24(t)</i>	IR 73678-6-9-B (<i>O. rufipogon</i>)			[115]
<i>Bph25</i>	ADR52	6	S00310-RM8101	[116]
<i>Bph26</i>	ADR52	12	DS72B4-DS173B	[21,116]
<i>Bph27</i>	<i>O. rufipogon</i>	4	RM16846-RM16853	[117]
<i>Bph28</i>	DV85	11	InDel55-InDel66	[118]
<i>bph29</i>	RBPH54 (<i>O. rufipogon</i>)	6	BYL8-BID2	[22,119]
<i>bph30</i>	RBPH54 (<i>O. rufipogon</i>)	10	RM222-RM244	[119]
稻瘿蚊(Gall midge)				
<i>Gm1</i>	W1263	9	RM444-RM219	[25]
<i>Gm2</i>	Phalguna	4	RM241-RM317	[120]
<i>gm3</i>	RP2068-18-3-5	4	RM17480-gm3SSR4	[121]
<i>Gm4</i>	Abhaya、PTB10	8	RM210-RM256、 RM22550-RM547	[26,122]
<i>Gm5</i>	ARC5984	12	RM101-RM309	[122]
<i>Gm6</i>	Duokang #1	4	PSM112-PSM114	[123]
<i>Gm7</i>	RP2333-156-8	4	SA598	[124]
<i>Gm8</i>	Jhitipiti	8	AR257-AS168	[125]
<i>Gm9</i>	Line 9			
<i>Gm10</i>	BG 380-2			[126]
<i>Gm11</i>	CR57-MR1523	12	RM28574-RM28706	[127]
灰飞虱(Small brown planthopper)				
<i>Qsbph2b</i>	Mudgo	2	RM29-RM5791	[27]
<i>Qsbph3d</i>	Mudgo	3	RM5442- RM3199	[27]
<i>Qsbph12a</i>	Mudgo	12	I12-17-RM3331	[27]
<i>Qsbph2</i>	Kasalath	2	R712-R1843	[28]
<i>Qsbph3</i>	Kasalath	3	C1135-C80	[28]
<i>Qsbph8</i>	Kasalath	8	R1943- C390	[28]
<i>Qsbph11</i>	Kasalath	11	G257- S2260	[28]
<i>qSBPH2</i>	N22	2	RM263-RM1385	[29]
<i>qSBPH3</i>	N22	3	RM22-RM545	[29]
<i>qSBPH5</i>	N22	5	RM153-RM413	[29]
<i>qSBPH7</i>	N22	7	RM234-RM429	[29]
<i>qSBPH11</i>	N22	11	RM209-RM21	[29]
<i>Qsbph3d</i>	Pf9279-4 (<i>O. officinalis</i>)	3	RM218-RM7425	[30]
<i>Qsbph7a</i>	Pf9279-4 (<i>O. officinalis</i>)	7	RM7012-RM6338	[30]

表3 水稻抗虫基因的定位(续)

基因	水稻种质	染色体	连锁分子标记	参考文献
<i>Qsbph12b</i>	Pf9279-4 (<i>O. officinalis</i>)	12	RM463-RM6256	[30]
白背飞虱(White-backed planthopper)				
<i>Wbph1</i>	N22	7		[128]
<i>Wbph2</i>	ARC10239	6	RZ667	[31]
<i>Wbph3</i>	ADR52	-		[129]
<i>wbph4</i>	Podiwi A8	-		[129]
<i>Wbph5</i>	Diang Marie	-		[129]
<i>Wbph6</i>	Guiyigu	11	RM167	[32]
<i>Wbph7</i>	<i>O. officinalis</i>	3	R1925-G1318	[33]
<i>Wbph8</i>	<i>O. officinalis</i>	4	R288-S11182	[33]
<i>Ovc</i>	Asominori	6	R2373-C946	[34]
<i>qOVA-1-3</i>	Asominori	1	XNpb346-C112	[34-35]
<i>qOVA-4</i>	Asominori	4	R1854	[34-35]
<i>qOVA-5-1</i>	Asominori	5	XNpb251-R3313	[34-35]
<i>qOVA-5-2</i>	Asominori	5	C1268	[34-35]
<i>qWPH2</i>	<i>O. rufipogon</i>	2	RM1285-RM555	[36]
<i>qWPH5</i>	<i>O. rufipogon</i>	5	RM3870-RZ70	[36]
<i>Qwph9</i>	<i>O. rufipogon</i>	9	RG451- RM245	[36]
大青叶蝉(Green leafhopper)				
<i>Glh1</i>	Pankhari 203	5		[130]
<i>Glh2</i>	ASD7	11		[130]
<i>Glh3</i>	IR8	6		[130]
<i>glh4</i>	Ptb8	3		[131]
<i>Glh5</i>	ASD8 (<i>O. rufipogon</i>)	8		[131]
<i>Glh6</i>	TAPL796	5		[132]
<i>Glh7</i>	Maddani Karuppan			[132]
<i>glh8</i>	DV85			[133]
<i>Glh9</i>	IR28			[134]
<i>glh10</i>	IR36			[135]
<i>Glh11</i>	IR20965-11-3-3			[135]
<i>Glh12</i>	Hashikalmi, RC10313			[135]
<i>Glh13</i>	Asmaita			[135]
<i>GLH14</i>	ARC11554	4		[136]
黑尾叶蝉(Green rice leafhopper)				
<i>Grh1</i>	Pe-bi-hun, IR24	5	R569-C309	[137]
<i>Grh2</i>	Lepedumai	11	R2458- C50	[137]
<i>Grh3</i>	Rantaj-emas 2	6	C81- C133	[138]
<i>Grh4</i>	DV85	3		[137]
<i>Grh5</i>	<i>O. rufipogon</i> (W1962)	8	RM3754- RM3761	[139]
<i>Grh6</i>	SML17, IRGC105715	4	RM8213- C708	[38-39]
<i>qGrh4</i>	<i>O. rufipogon</i>	4	RM6997- RM7051	[140]
<i>qGrh9</i>	<i>O. glaberrima</i> (IRGC104038)	9	RM215-RM2482	[141]
稻纵卷叶螟(Rice leafhopper)				
<i>qRLF-1</i>	Chunjiang 06	1	RM3412- RM6716	[40]
<i>qRLF-2</i>	Chunjiang 06	2	RM207-RM48	[40]
<i>qRLF-3</i>	Chunjiang 06	3	RM1022-RM7	[40]
<i>qRLF-4</i>	Chunjiang 06	4	RM3276-RM255	[40]
<i>qRLF-8</i>	Chunjiang 06	8	RM72-RM331	[40]

昆虫互动与共进化的遗传与分子机制。

[参 考 文 献]

- [1] De Datta SK. Principles and practices of rice production [M]. New York: Wiley, 1981
- [2] Wang HF, Li WW. Disease and insect pests of rice crop in ancient China. *Agric Archaeol*, 2005, 243-56
- [3] Grist DH, Lever RJ. Pests of rice[M]. London: Longmans, Green and Co., 1969: 520
- [4] Cramer HH. Plant protection and world crop production. *Pflanzenschutz Nachrichten Bayer Levenkusen*, 1967, 20: 1-524
- [5] Litsinger JA. When is a rice insect a pest: yield loss and the green revolution[M]. The Netherlands: Springer Science & Business Media, 2009: 391-498
- [6] Litsinger JA, Canapi BL, Bandong JP, et al. Insect pests of rainfed wetland rice in the Philippines: population densities, yield loss, and insecticide management. *Int J Pest Manag*, 2009, 55: 221-42
- [7] Litsinger JA, Libetario EM, Barrion AT, et al. Comparison of insect pest complexes in different Philippine dryland rice environments: population densities, yield loss, and management. *Int J Pest Manag*, 2009, 55: 129-49
- [8] Normile D. Reinventing rice to feed the world. *Science*, 2008, 321: 330-3
- [9] Painter RH. Insect resistance in crop plants. *Annu Rev Entomol*, 1951, 3: 267-90
- [10] Zhang Q. Strategies for developing Green Super Rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, 104: 16402-9
- [11] Kartohardjono A, Heinrichs EA. Populations of the brown planthopper *Nilaparvata lugens* (Stal) (Homoptera: Delphacidae) and its predators on rice varieties with different levels of resistance. *Environ Entomol*, 1984, 13: 359-65
- [12] Padgham DE. The influence of the host plant on the development of the adult brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stal) (Hemiptera: Delphacidae), and its significance on migration. *Bull Entomol Res*, 1883, 73: 117-28
- [13] Heinrichs EA, Medrano EG, Rapusas HR. Genetic evaluation for insect resistance in rice[M]. Manila: International Rice research Institute, 1985: 72-177
- [14] Huang Z, He GC, Shu LH, et al. Identification and mapping of two brown planthopper resistance genes in rice. *Theor Appl Gene*, 2001, 102: 923-34
- [15] Ikeda R, Vaughan DA. The distribution of resistance genes to the brown planthopper in rice germplasm. *Rice Genet Newsl*, 1991, 8: 122-3
- [16] Brar DS, Khush GS. Cytogenetic manipulation and germplasm enhancement of rice (*Oryza sativa* L.). CRC, Boca Raton, 2006: 115-58
- [17] Huang YL, Shu LH, Zhu LL, et al. Characterization of the intersectoral hybrid between *Oryza sativa* and *O. meyeriana* indigenous to China. *J Wuhan Univ*, 2000, 46: 739-44
- [18] Athwal DS, Pathak MD, Bacalangco E, et al. Genetics of resistance to brown planthoppers and green leaf hoppers in *Oryza sativa* L. *Crop Sci*, 1971, 11: 747-50
- [19] Liu Y, Wu H, Chen H, et al. A gene cluster encoding lectin receptor kinases confers broad-spectrum and durable in sect resistance in rice. *Nat Biotech*, 2015, 33: 301-5
- [20] Du B, Zhang WL, Liu B, et al. Identification and characterization of *Bph14*, a gene conferring resistance to brown planthopper in rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2009, 106: 22163-8
- [21] 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. *Sci Rep*, 2014, 4: 5872
- [22] Wang Y, Cao L, Zhang Y, et al. Map-based cloning and characterization of BPH29, a B3 domain-containing recessive gene conferring brown planthopper resistance in rice. *J Exp Bot*, 2015, 66: 6035-45
- [23] Ren X, Wang X, Yuan H, et al. Mapping quantitative trait loci and expressed sequence tag related to brown planthopper resistance in rice. *Plant Breed*, 2004, 123: 342-8
- [24] Pasalu IC, Rajamani S. Strategies in utilizing host plant resistance in gall midge management[M]. Vientiane: International Rice Research Institute, 1996: 79-95
- [25] Himabindu K, Sundaram RM, Neeraja CN, et al. Flanking SSR markers for allelism test for the Asian rice gall midge (*Orseolia oryzae*) resistance genes. *Euphytica*, 2007, 157: 267-9
- [26] Nanda A, Mohanty SK, Panda RS, et al. Flanking microsatellite markers for breeding varieties against Asian rice gall midge. *Trop Plant Biol*, 2010, 3: 219-26
- [27] Duan CX, Cheng ZJ, Lei CL, et al. Analysis of QTLs for resistance to small brown planthopper (*Laodelphax striatellus* fallén) in rice (*Oryza sativa* L.) using an F2 population from a cross between Mudgo and Wuyujing 3. *Acta Agron Sin*, 2009, 35: 388-94
- [28] Duan CX, Su N, Cheng ZJ, et al. QTL analysis for the resistance to small brown planthopper (*Laodelphax striatellus* Fallén) in rice using backcross inbred lines. *Plant Breed*, 2010, 129: 63-7
- [29] Wang Q, Liu Y, Hu J, et al. Detection of quantitative trait loci (QTLs) for resistances to small brown planthopper and rice stripe virus in rice using recombinant inbred lines. *Int J Mol Sci*, 2013, 14: 8406-21
- [30] Zhang W, Dong Y, Yang L, et al. Small brown planthopper resistance loci in wild rice (*Oryza officinalis*). *Mol Genet Genom*, 2014, 289: 373-82.
- [31] Liu Z, Liu G, Sogawa K, et al. On mapping the gene *Wbph2* in RC10239 resistant to the whitebacked planthopper *Sogatella furcifera* in rice. *Chin J Rice Sci*, 2002, 16: 311-4
- [32] Li X, Zhai H, Wan J, et al. Mapping of a new gene *Wbph6(t)* resistant to the whitebacked planthopper, *Sogatella furcifera*, in rice. *Rice Sci*, 2004, 11: 86-90
- [33] Tan GX, Weng QM, Ren X, et al. Two whitebacked planthopper resistance genes in rice share the same loci with those for brown planthopper resistance. *Heredity*,

- 2004, 92: 212-7
- [34] Yamasaki M, Yoshimura A, Yasui H. Genetic basis of ovicidal response to whitebacked planthopper (*Sogatella furcifera* Horvath) in rice (*Oryza sativa* L.). *Mol Breed*, 2003, 12: 133-43
- [35] Yamasaki M, Tsunematsu H, Yoshimura A, et al. Quantitative trait locus mapping of ovicidal response in rice (*Oryza sativa* L.) against whitebacked planthopper (*Sogatella furcifera* Horváth). *Crop Sci*, 1999, 39: 1178-83
- [36] Chen J, Huang DR, Wang L, et al. Identification of quantitative trait loci for resistance to whitebacked planthopper, *Sogatella furcifera*, from an interspecific cross *Oryza sativa* × *O. rufipogon*. *Breed Sci*, 2010, 60: 153-9
- [37] Brar DS, Virk PS, Jena KK, et al. Breeding for resistance to planthoppers in rice[M]. Philippines, Los Banos: International Rice Research Institute, 2009: 401-27
- [38] Tamura K, Fukuta Y, Hirae M, et al. RFLP mapping of a new resistance gene for green rice leafhopper in Kanto PL10. *Rice Genet Newsl*, 2004 21: 62-4
- [39] 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. *Rice Genet Newsl*, 2004, 21: 64-6
- [40] Rao YC, Dong GJ, Zeng DL, et al. Genetic analysis of leafroller resistance in rice. *J Genet Genomics*, 2010, 37: 325-31
- [41] Hua H, Lu Q, Xu C, et al. Analysis of rice genes induced by striped stemborer (*Chilo suppressalis*) attack identified a promoter fragment highly specifically responsive to insect feeding. *Plant Mol Biol*, 2007, 65: 519-30
- [42] Liu C, Hao F, Hu J, et al. Revealing different systems responses to brown planthopper infestation for pest susceptible and resistant rice plants with the combined metabolomic and gene-expression analysis. *J Proteome Res*, 2010, 9: 6774-85
- [43] Zhang FT, Zhu LL, He GC. Differential gene expression in response to brown planthopper feeding in rice. *J Plant Physiol*, 2004, 161: 53-62
- [44] Yuan HY, Chen XP, Zhu LL, et al. Identification of genes responsive to brown planthopper *Nilaparvata lugens* Stal (Homoptera: Delphacidae) feeding in rice. *Planta*, 2005, 221: 105-12
- [45] Wang YY, Wang XL, Yuan HY, et al. Responses of two contrasting genotypes of rice to brown planthopper. *Mol Plant Microbe Interact*, 2008, 21: 122-32
- [46] Wei Z, Hu W, Lin QS, et al. Understanding rice plant resistance to the brown planthopper (*Nilaparvata lugens*): a proteomic approach. *Proteomics*, 2009, 9: 2798-808
- [47] Zhou G, Wang X, Yan F, et al. Genome-wide transcriptional changes and defence-related chemical profiling of rice in response to infestation by the rice striped stem bore *Chilo suppressalis*. *Physiol Plantarum*, 2011, 143: 21-40
- [48] Howe GA, Jander G. Plant immunity to insect herbivores. *Annu Rev Plant Biol*, 2008, 59: 41-66
- [49] Boller T, Felix GA. Renaissance of elicitors: perception of microbe-associated molecular patterns and danger signals by pattern-recognition receptors. *Annu Rev Plant Biol*, 2009, 60: 379-406
- [50] Schulze-Lefert P, Panstruga R. A molecular evolutionary concept connecting nonhost resistance, pathogen host range, and pathogen speciation. *Trends Plant Sci*, 2011, 16: 117-25
- [51] Mattiacci L, Dicke M, Posthumus MA. Beta-glucosidase-an elicitor of herbivore-induced plant odor that attracts host-searching parasitic wasps. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1995, 92: 2036-40
- [52] Alborn HT, Hansen TV, Jones TH, et al. Disulfoxy fatty acids from the American bird grasshopper *Schistocerca americana*, elicitors of plant volatiles. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, 104: 12976-81
- [53] Mutti NS, Park Y, Reese JC, et al. RNAi knockdown of a salivary transcript leading to lethality in the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*. *J Insect Sci*, 2006, 6: 38
- [54] Aggarwal R, Subramanyam S, Zhao C, et al. Avirulence effector discovery in a plant galling and plant parasitic arthropod, the Hessian fly (*Mayetiola destructor*). *PLoS One*, 2014, 9: e100958
- [55] Huang HJ, Liu CW, Cai YF, et al. A salivary sheath protein essential for the interaction of the brown planthopper with rice plants. *Insect Biochem Mol Biol*, 2015, 66: 78-87
- [56] Kobayashi T, Yamamoto K, Suetsugu Y, et al. Genetic mapping of the rice resistance-breaking gene of the brown planthopper *Nilaparvata lugens*. *Proc Biol Sci*, 2014, 281: 20140726
- [57] Vleesschauwer D, Xu J, Hofte M. Making sense of hormone-mediated defense networking: from rice to *Arabidopsis*. *Front Plant Sci*, 2014, 5: 1-15
- [58] Huangfu J, Li J, Li R, et al. The transcription factor OsWRKY45 negatively modulates the resistance of rice to the brown planthopper *Nilaparvata lugens*. *Int J Mol Sci*, 2016, 17: 697
- [59] Wang R, Shen W, Liu L, et al. A novel lipoxygenase gene from developing rice seeds confers dual position specificity and responds to wounding and insect attack. *Plant Mol Biol*, 2008, 66: 401-14
- [60] Sun Y, Zhang YJ, Cao GC, et al. Rice gene expression profiles responding to larval feeding of the striped stem borer at the 1st to 2nd instar stage: gene expression profiles responding to SSB larvae feeding. *Insect Sci*, 2010, 18: 273-81
- [61] Lyons R, Manner JM, Kazan K. Jasmonate biosynthesis and signaling in monocots: a comparative overview. *Plant Cell Rep*, 2013, 32: 815-27
- [62] Zhou G, Qi J, Ren N, et al. Silencing *OsHI-LOX* makes rice more susceptible to chewing herbivores, but enhances resistance to a phloem feeder. *Plant J*, 2009, 60: 638-48
- [63] Qi J, Zhou G, Yang L, et al. The chloroplast-localized phospholipases D $\alpha 4$ and $\alpha 5$ regulate herbivore-induced direct and indirect defenses in rice. *Plant Physiol*, 2011, 157: 1987-99
- [64] Ye M, Lou SM, Xie JF, et al. Silencing *COII* in rice

- increases susceptibility to chewing insects and impairs inducible defense. *PLoS One* 2012, 7: e36214
- [65] Zhou G, Ren N, Qi J, et al. The 9-lipoxygenase *Osr9-LOX1* interacts with the 13-lipoxygenase-mediated pathway to regulate resistance to chewing and piercing-sucking herbivores in rice. *Physiol Plantarum*, 2014, 152: 59-69
- [66] Hettenhausen C, Schuman MC, Wu J. MAPK signaling: a key element in plant defense response to insects. *Insect Sci*, 2015, 22: 157-64
- [67] Lu J, Ju H, Zhou G, et al. An EAR-motif-containing ERF transcription factor affects herbivore-induced signaling, defense and resistance in rice. *Plant J*, 2011, 68: 583-96
- [68] Wang Q, Li J, Hu L, et al. OsMPK3 positively regulates the JA signaling pathway and plant resistance to a chewing herbivore in rice. *Plant Cell Rep*, 2013, 32: 1075-84
- [69] Hu J, Zhou J, Peng 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. *Plant Physiol*, 2010, 156: 856-72
- [70] Engelberth J. Plant resistance to insect herbivory. *Biocommun Plants*, 2012, 14: 303-26
- [71] Hao PY, Liu CX, Wang YY, et al. Herbivore-induced callose deposition on the sieve plates of rice: an important mechanism for host resistance. *Plant Physiol*, 2008, 146: 1810-20
- [72] Bonaventure G. Perception of insect feeding by plants. *Plant Biol*, 2012, 14: 872-80
- [73] Lamb C, Dixon RA. The oxidative burst in plant disease resistance. *Annu Rev Plant Biol*, 1997, 48: 251-75.
- [74] Alam SN, Cohen MB. Detection and analysis of QTLs for resistance to the brown planthopper, *Nilaparvata lugens*, in a doubled-haploid rice population. *Theor Appl Genet*, 1998, 97: 1370-9
- [75] Rao PRM, Prakasa, Rao PS. Gall midge (GM) outbreak on dry season rice in West Godavari District, Andhra Pradesh (AP), India. *Int Rice Res Newsl*, 1989, 14: 28
- [76] Qiu YF, Guo JP, Jing SL. Development and characterization of japonica rice lines carrying the brown planthopper-resistance genes *BPH12* and *BPH6*. *Theor Appl Genet*, 2011, 124: 485-94
- [77] Woodhead S, Padjham DE. The effect of plant surface characteristics on resistance of rice to the brown planthopper, *Nilaparvata lugens*. *Entomol Exp Appl*, 1988, 47: 15-22
- [78] Saxena RC. Biochemical bases of insect resistance in rice varieties[M]//Green MB, Hedim P (eds.) Natural resistance of plants to pests, role of allelochemicals. Washington, D.C.: American Chemical Society, 1986: 142-49
- [79] Sogawa K, Pathak MD. Mechanisms of brown planthopper resistance in Mudgo variety of rice (Hemiptera: Delphacidae). *Appl Entomol Zool*, 1970, 5: 145-58
- [80] Shigematsu V, Murofushi N, Ito K, et al. Sterols and asparagine in the rice plant, endogenous factors related to resistance against the brown planthopper *Nilaparvata lugens*. *Agric Biol Chem*, 1982, 46: 2778-9
- [81] Seino Y, Suzuki Y, Sogawa K. An ovicidal substance produced by rice plants in response to oviposition by the whitebacked planthopper, *Sogatella furcifera* (Horvath) (Homoptera: Delphacidae). *Appl Entomol Zool*, 1996, 31: 467-73
- [82] Chaudhary RC, Khush GS, Heinrichs EA. Varietal resistance to rice stem-borers in Asia. *Insect Sci Appl*, 1984, 5: 447-63
- [83] Van TK, Guan GK. The resistance of *Oryza ridleyi* Hook to paddy stem borer (*Chilo suppressalis* walker.) attack. *Malays Agric J*, 1959, 42: 207-10
- [84] Munakata K, Saito S, Ogawa T, et al. Oryzanone, an attractant to the rice stem borer. *Bull Agric Chem Soc Jpn*, 1959, 23: 645
- [85] International Rice Research Institute. Annual report for 1977[R]. Los Baños, Philippines: International Rice Research Institute
- [86] Djamin A, Pathak MD. Role of silica in resistance to Asiatic rice borer, *Chilo suppressalis* (walker), in rice varieties. *J Econ Entomol*, 1967, 60: 347-51
- [87] Xiao Y, Wang Q, Erb M, et al. Specific herbivore-induced volatiles defend plants and determine insect community composition in the field. *Ecol Lett*, 2012, 15: 1130-9
- [88] Tong X, Qi J, Zhu X, et al. The rice hydroperoxide lyase OsHPL3 functions in defense responses by modulating the oxylipin pathway. *Plant J*, 2012, 71: 763-75
- [89] Khush GS, Virk PS. IR varieties and their impact[M]. Los Baños, Philippines: International Rice Research Institute, 2005: 163
- [90] Li J, Chen Q, Wang L, et al. Biological effects of rice harbouring *Bph14* and *Bph15* on brown planthopper, *Nilaparvata lugens*. *Pest Manag Sci*, 2011, 67: 528-34
- [91] Li RB, Li LS, Wei SM, et al. The evaluation and utilization of new genes for brown planthopper resistance in common wild rice (*Oryza rufipogon* Griff.). *Mol Plant Breed*, 2006, 4: 365-71
- [92] Hu J, Li X, Wu C, et al. Pyramiding and evaluation of the brown planthopper resistance genes *Bph14* and *Bph15* in hybrid rice. *Mol Breed*, 2012, 29: 61-9
- [93] Nagadhara D, Ramesh S, Pasalu IC, et al. Transgenic rice plants expressing the snowdrop lectin gene (*GNA*) exhibit high level resistance to the whitebacked planthopper (*Sogatella furcifera*). *Theor Appl Genet*, 2004, 109: 1399-405
- [94] Sun X, Wu A, Tang K. Transgenic rice lines with enhanced resistance to the small brown planthopper. *Crop Prot*, 2002, 21: 511-4
- [95] Cha YS, Ji H, Yun DW, et al. Fine mapping of the rice *Bph1* gene, which confers resistance to the brown planthopper (*Nilaparvata lugens* Stal), and development of STS markers for marker-assisted selection. *Mol Cells*, 2008, 26: 146-51
- [96] Jairin J, Sansen K, Wonboon 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. *Breed Sci*, 2010, 60: 71-5

- [97] Kabir MA, Khush GS. Genetic analysis of resistance to brown planthopper resistance gene in rice. *Euphytica*, 1988, 107: 23-8
- [98] Qiu YF, Guo JP, Jing SL, 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. *Theor Appl Genet*, 2010, 121: 1601-11
- [99] Qiu YF, Guo JP, Jing SL, et al. Fine mapping of the rice brown planthopper resistance gene *BPH7* and characterization of its resistance in the 93-11 background. *Euphytica*, 2014, 198: 369-79
- [100] Nemoto H, Ikeda R, Kaneda C. New gene for resistance to brown planthopper, *Nilaparvata lugens* Stal, in rice. *Jpn J Breed*, 1989, 39: 23-8
- [101] Su CC, Zhai HQ, Wang CM, et al. SSR mapping of brown planthopper resistance gene *Bph9* in Kaharamana, an indica rice (*Oryza sativa* L.). *Acta Genet Sin*, 2006, 33: 262-8
- [102] 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*. *Genome*, 1994, 37: 217-21
- [103] Hirabayashi H, Angeles ER, Kaji R, et al. Identification of the brown planthopper resistance gene derived from *O. officinalis* using molecular markers in rice (abstract in Japanese). *Breed Sci*, 1998, 82: 48
- [104] Yang HY, Ren X, Weng QM, et al. Molecular mapping and genetic analysis of a rice brown planthopper (*Nilaparvata lugens* Stal) resistance gene. *Hereditas* 2002, 136: 39-43
- [105] Liu GQ, Yan HH, Fu Q, et al. Mapping of a new gene for brown planthopper resistance in cultivated rice introgressed from *Oryza eichingeri*. *Chin Sci Bull*, 2001, 46: 1459-62
- [106] 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*. *Crop Sci*, 2002, 42: 2112-7
- [107] Yang HY, You AQ, Yang ZF, et al. High-resolution genetic mapping at the *Bph15* locus for brown planthopper resistance in rice (*Oryza sativa* L.). *Theor Appl Genet*, 2004, 110: 182-91
- [108] Sun L, Su C, Wang C, et al. Mapping of a major resistance gene to brown planthopper in the rice cultivar Rathu Heenati. *Breed Sci*, 2005, 55: 391-6
- [109] Jena KK, Jeung JU, Lee JH, 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.). *Theor Appl Genet*, 2006, 112: 288-97
- [110] 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)*. *Mol Genet Genomics*, 2006, 275: 321-9
- [111] Li RB, Li LS, Wei SM, et al. The evaluation and utilization of new genes for brown planthopper resistance in common wild rice (*Oryza rufipogon* Griff.). *Mol Plant Breed*, 2006, 4: 365-71
- [112] Rahman ML, Jiang W, Chu SH, et al. High-resolution mapping of two brown planthopper resistance genes, *Bph20(t)* and *Bph21(t)*, originating from *Oryza minuta*. *Theor Appl Genet*, 2009, 119: 1237-46
- [113] 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*. *Rice Genet Newsl*, 2010, 25: 67-9
- [114] Hou LY, Yu P, Xu Q, et al. Genetic analysis and preliminary mapping of two recessive resistance genes to brown planthopper, *Nilaparvata lugens* Stal in rice. *Rice Sci*, 2011, 18: 238-42
- [115] Deen R, Ramesh K, Gautam SK, et al. Identification of new gene for BPH resistance introgressed from *O. rufipogon*. *Rice Genet Newsl*, 2010, 25: 70-1
- [116] Myint KK, Fujita D, Matsumura M, et al. Mapping and pyramiding of two major genes for resistance to the brown planthopper (*Nilaparvata lugens* Stål) in the rice cultivar ADR52. *Theor Appl Genet*, 2012, 124: 495-504
- [117] 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.). *Theor Appl Genet*, 2013, 126: 219-29
- [118] 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.). *Mol Breeding*, 2014, 33: 909-18
- [119] 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.). *Euphytica*, 2011, 183: 161-71
- [120] Sundaram RM, Bentur JS, Sarma NP. Molecular tagging and mapping of rice gall midge resistance gene *Gm1* and validation of markers for gall midge resistance gene *Gm2[C]*//Fourth Gall midge mini-network meeting, 2003
- [121] Sama VS, Rawat N, Sundaram RM, et al. A putative candidate for the recessive gall midge resistance gene *gm3* in rice identified and validated. *Theor Appl Genet*, 2014, 127: 113-24
- [122] Dubey M, Chandel G. *In silico* survey and characterization of resistance gene analogues (RGAs) in the genomic regions encompassing gall midge resistance genes *Gm4* and *Gm5* in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Omics J*, 2010, 3: 140-8
- [123] Huang CF, Zhang GQ. Development of position-specific microsatellite markers and molecular mapping of insect resistant genes in rice (*Oryza sativa* L.). *Mol Plant Breed*, 2003, 1: 572-4
- [124] Sardesai N, Kumar A, Rajyashri KR, 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. *Theor Appl Genet*, 2002, 105: 691-8
- [125] 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. *Theor Appl Genet*, 2004, 109: 1377-84
- [126] Kumar A, Jain A, Shrivastava MN. Genetic analysis of resistance genes for the rice gall midge in two rice genotypes. *Crop Sci*, 2005, 45: 1631-4
- [127] Himabindu K, Suneetha K, Sama VSAK, et al. A new rice gall midge resistance gene in the breeding line CR57-MR1523, mapping with flanking markers and development of NILs. *Euphytica*, 2010, 174: 179-87
- [128] Sidhu GS, Khush GS, Medrano FG. A dominant gene in rice for resistance to white-backed planthopper and its relationship to other plant characteristics. *Euphytica*, 1979, 28: 227-32
- [129] Khush GS. Breeding for resistance to insects. *Prot Ecol*, 1984, 7: 147-65
- [130] Athwal DS, Pathak MD, Bacalangco E, et al. Genetics of resistance to brown planthoppers and green leaf hoppers in *Oryza sativa* L. *Crop Sci*, 1971, 11: 747-50
- [131] Siwi BH, Khush GS. New genes for resistance to green leafhopper in rice. *Crop Sci*, 1977, 17: 17-20
- [132] Rezaul Karim AN, Pathak MD. New genes for resistance to green leafhopper, *Nephotettix virescens* (distant) in rice *Oryza sativa* L. *Crop Prot*, 1982, 1: 483-90
- [133] Ghani MU, Khush GS. A new gene for resistance to green leafhopper *Nephotettix virescens* (distant) in rice. *J Genet*, 1988, 67: 151-9
- [134] Angeles ER, Khush GS. A new gene for resistance to green leafhopper, *Nephotettix virescens* (distant) in rice. *Rice Genet News*, 1999, 16: 93-4
- [135] Angeles ER, Khush GS. Genetic analysis of resistance to green leafhopper, *Nephotettix virescens* (distant), in three varieties. *Plant Breed*, 2000, 119: 446-8
- [136] Sebastian LS, Ikeda R, Huang N, et al. Genetic mapping of resistance to rice tungro spherical virus (RTSV) and green leafhopper (GLH) in ARC11554[C]/Proceedings of the third international rice genetics symposium. Philippines, Manila, 1995, 560-4
- [137] Kadowaki M, Yoshimura A, Yasui H. RFLP mapping of antibiosis to rice green leafhopper[M]. Philippines, Los Baños: International Rice Research Institute, 2003: 270-2
- [138] Saka N, Tsuji T, Toyama T, et al. Development of cleaved amplified polymorphic sequence (CAPS) markers linked to a green rice leafhopper resistance gene, *Grh3(t)*. *Plant Breed*, 2006, 125: 140-3
- [139] Fujita D, Doi K, Yoshimura A, et al. Molecular mapping of a novel gene, *Grh5*, conferring resistance to green rice leafhopper (*Nephotettix cincticeps* Uhler) in rice *Oryza sativa* L. *Theor Appl Genet*, 2006, 113: 567-73
- [140] Fujita D, Doi K, Yoshimura A, et al. A major QTL for resistance to green rice leafhopper (*Nephotettix cincticeps* Uhler) derived from African rice (*Oryza glaberrima* Steud.). *Breed Sci*, 2010, 60: 336-41
- [141] Sun L, Su C, Wang C, et al. Mapping of a major resistance gene to brown planthopper in the rice cultivar *Rathu Heenati*. *Breed Sci*, 2005, 55: 391-6
- [142] Wu J, Baldwin IT. New insights into plant responses to the attack from insect herbivores. *Annu Rev Genet*, 2010, 44: 1-24