

DOI: 10.13376/j.cblls/2025058

文章编号: 1004-0374(2025)05-0579-10



郭建平, 华中农业大学生命科学技术学院教授, 作物遗传改良全国重点实验室和湖北洪山实验室研究员、博士生导师, 国家自然科学基金青年基金(B类)项目入选者。2009年获得长江大学学士学位, 2017年获得武汉大学博士学位, 2018—2023年在武汉大学从事博士后研究, 2023年起在华中农业大学任职。致力于水稻抗虫基因的发掘与应用研究, 在抗虫基因克隆、抗虫机理解析、种质创制等方面取得了较为系统的创新成果: 首次鉴定了被植物免疫受体感知的昆虫唾液蛋白, 阐明了BPH14-BISP-NBR1通过细胞自噬平衡抗性与生长的分子机理; 克隆了新型抗褐飞虱基因*Bph6*, 揭示了*Bph6*调控细胞外泌强化细胞壁的抗虫新机制; 创制的含*Bph6*抗虫新种质和开发的功能标记育种价值大, 助推选育了多个水稻新品种。在*Nature*、*Nature Genetics*等核心学术期刊发表多篇论文。获发明专利授权4项、国家技术发明奖二等奖1项。

我国水稻抗褐飞虱基因的克隆与育种利用进展

王兴超^{1#}, 张晶^{2#}, 郭建平^{1*}

(1 华中农业大学作物遗传改良全国重点实验室, 湖北洪山实验室, 武汉 430070; 2 江西农业大学农学院, 南昌 330045)

摘要: 作为农业生产中的主要生物灾害因子——害虫严重威胁着我国和亚洲各国的水稻生产。其中稻飞虱(主要是褐飞虱)是危害最严重的害虫之一。从20世纪60年代开始, 各国科学家从稻种资源中发掘抗褐飞虱基因, 培育水稻抗虫品种应用于生产, 促进了以抗虫品种为基础的害虫绿色防控理念的发展和实践。本文以已经成功克隆的抗褐飞虱基因为重点, 首先对水稻抗褐飞虱基因的发掘、机理解析和育种利用的研究进展作简要介绍, 以便读者能够了解水稻抗褐飞虱研究和应用进展, 同时对未来进一步加强水稻抗褐飞虱研究进行了展望。

关键词: 抗褐飞虱基因; 图位克隆; 植物-昆虫互作; 种质; 抗虫育种

中图分类号: Q945; S433 **文献标志码:** A

Progress in isolation and breeding utilization of brown planthopper resistance gene of rice in China

WANG Xing-Chao^{1#}, ZHANG Jing^{2#}, GUO Jian-Ping^{1*}

(1 National Key Laboratory of Crop Genetic Improvement, Hubei Hongshan Laboratory, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China; 2 School of Agricultural Science, Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045, China)

Abstract: As one of the most significant biological threats to agricultural production, insect pests severely threaten

收稿日期: 2025-03-21; 修回日期: 2025-04-16

基金项目: 国家自然科学基金项目(32422062, 32472571, 32360674); 湖北省自然科学基金项目(2024AFA057); 江西省自然科学基金项目(20232BAB205056)

[#]共同第一作者

*通信作者: E-mail: jpguo@mail.hzau.edu.cn

rice cultivation across China and other Asian countries. Notably, rice planthoppers, particularly the brown planthopper (*Nilaparvata lugens*) rank among the most destructive pests, causing significant yield losses. Since the 1960s, extensive research has led to the identification of BPH resistance genes from diverse rice germplasm. Based on these discoveries, breeders have successfully developed and deployed BPH-resistant rice varieties, significantly advancing the adoption of sustainable pest management strategies centered on host-plant resistance. This review provides a comprehensive overview of the isolated BPH resistance genes in rice. We first summarize key research milestones in the discovery of resistance genes, elucidate their underlying molecular mechanisms, and highlight their applications in breeding programs. By synthesizing these advances, we aim to offer readers a clear understanding of the progress in rice insect resistance research and its practical implementation. Finally, we discuss future directions in the study of BPH resistance, emphasizing the need for innovative approaches in molecular breeding and integrated pest management.

Key words: BPH resistance gene; map-based cloning; plant-insect interaction; germplasm; insect resistance breeding

绿色植物是生态系统的初级生产者,通过太阳光获取能量,将大气中的二氧化碳转化成碳水化合物,利用从土壤中吸收的矿质营养物质,最终合成各种物质以维持生命和繁衍后代,同时也是气候调节、生态平衡维护的重要参与者。昆虫是地球上物种数量最多的一个类群。据保守估计,在地球上被命名的物种组成中,植物占16%,昆虫占60%(约100万种昆虫),其中约46%的昆虫是植食性昆虫(以取食植物为生)^[1]。植食性害虫(农业害虫)通过咀嚼植物组织(这类害虫被称为咀嚼式害虫)或者吸食植物汁液(这类害虫被称为刺吸式害虫)对农作物造成危害,是农业生产中最严重的生物灾害因子。据联合国粮农组织报告,每年有高达40%的全球作物产量因虫害而损失,入侵昆虫每年造成的损失至少为700亿美元^[2]。因此,有效防治农业害虫的为害是保障我国和世界粮食安全的重大需求。

由于化学农药具有高效和快速等显著优点,在现代农业生产中,害虫的防治主要依赖化学杀虫剂。在一些作物生产中,必须反复多次使用多种农药才能控制病虫害的发展与危害。化学农药的广泛和不合理使用不仅增加了生产成本,而且造成环境污染、毒杀非靶标生物、农产品农药残留超标、害虫抗药性增强等问题。这些问题严重制约着农业的可持续发展。因此,需要更加绿色的害虫防控技术。其中,培育和种植抗虫品种是国际上公认的防治害虫的经济、有效且环境友好的措施。

水稻是我国最重要的主粮作物。虫害历来是影响水稻生产的一个重要因素,对我国粮食生产安全构成重大威胁。据统计,我国每年因稻飞虱危害平均损失稻谷约120万吨,占病虫害总损失的29.3%,

居于水稻各种病虫害之首^[3]。提高水稻自身抗虫性、培育和种植抗虫绿色品种控制害虫,是经济、绿色的首选措施,也符合国家农业绿色发展要求。尽管20世纪60年代国际水稻研究所就开始了水稻抗褐飞虱研究,然而与水稻抗病研究相比,水稻抗虫研究相对落后,总体进展缓慢。我国水稻抗褐飞虱研究工作始于20世纪90年代,21世纪初我国科学家发表了多篇水稻抗褐飞虱基因定位研究的论文^[4-6],其后水稻抗褐飞虱研究进入高速发展阶段,取得了一系列重大突破,奠定了我国在水稻抗虫研究领域的国际领先地位。

1 水稻抗褐飞虱基因研究概况

1969年,国际水稻研究所的科学家首次鉴定了水稻抗褐飞虱种质资源Mudgo^[7]。几十年来,各国研究人员在野生稻和栽培稻中筛选出一系列抗褐飞虱种质资源,通过遗传分析从野生稻和栽培稻中定位了60多个抗褐飞虱位点^[8]。2009年,武汉大学的科研团队应用图位克隆法分离了第一个水稻抗褐飞虱基因*Bph14*,在接下来的十多年中,国际同行们相继克隆了17个水稻抗褐飞虱基因。从染色体位置来看,这17个基因主要来源于10个位点,其中第12号染色体上克隆的8个基因为等位基因。从编码蛋白质性质来看,多数抗褐飞虱基因编码CC-NB-LRR蛋白(coiled-coil, CC; nucleotide binding site, NB; leucine-rich repeat, LRR)和凝集素类受体激酶(lectin receptor-like kinase, LecRK),如*Bph14*编码一个典型的CC-NB-LRR蛋白^[9],*Bph3*编码3个定位于细胞质膜的G型凝集素类受体激酶^[10],*Bph6*编码LRD(leucine-rich domain, LRD)蛋白^[11]。上述

研究结果揭示了水稻抗褐飞虱基因的性质和功能。下面对这些已经克隆的水稻抗褐飞虱基因、抗虫分子机理和育种应用作一简要概述。

2 水稻抗褐飞虱基因的克隆与机理解析

2.1 水稻抗褐飞虱基因的克隆

2.1.1 CC-NB-LRR类抗褐飞虱基因

2.1.1.1 *Bph14*编码一个典型的CC-NB-LRR抗性蛋白

*Bph14*是国际上克隆的第一个抗褐飞虱基因^[9],来源于药用野生稻(*Oryza officinalis*)与栽培稻的渗入系B5^[4,6]。*Bph14*基因编码一个典型的CC-NB-LRR免疫受体蛋白。*Bph14*基因主要在水稻维管组织,尤其是韧皮部表达,且受褐飞虱取食诱导。亚细胞定位发现BPH14定位于水稻细胞质和细胞核中^[9,12]。

在生理层面,植物对害虫的抗性机制可分为排趋性(antixenosis)、抗性(antibiosis)和耐受性(tolerance)。从抗虫机制来看,*Bph14*主要通过抗性来发挥抗虫性。与在感虫水稻上取食相比,在*Bph14*水稻上取食后,褐飞虱的体重增加量显著减少,蜜露量明显降低,存活率也显著降低,群体生长率仅是取食感性品种的1/5。进一步利用电子探针实时记录褐飞虱在水稻上的取食行为,显示褐飞虱在*Bph14*抗性品种上的总非刺探时间以及穿刺时间明显增加,韧皮部取食时间显著减少^[13],表明褐飞虱在*Bph14*抗性水稻中取食更少。研究结果回答了褐飞虱在抗虫品种上究竟是被“饿死”还是“毒死”的问题。那么是什么原因造成了褐飞虱在抗性品种上的取食时间减少呢?进一步的细胞学观察、分析发现,褐飞虱取食时,*Bph14*抗性水稻通过在维管束筛板上积累大量胼胝质堵塞筛管,使褐飞虱取食减少来发挥抗虫性^[9,12,13]。

2.1.1.2 *Bph9*及其等位基因*Bph1*、*Bph2*、*Bph7*、*Bph10*、*Bph18*、*Bph21*和*Bph26*编码一个CC-NB-LRR蛋白

*Bph9*最早在高抗褐飞虱农家种Pokkali中被发现并定位于12号染色体^[14]。研究人员通过图位克隆法结合候选基因分析、转基因互补验证成功分离了*Bph9*基因。*Bph9*编码含有两个NB结构域的CC-NB-LRR蛋白,该蛋白定位于水稻细胞内膜系统^[14]。有意思的是,*Bph26*和*Bph18*也定位于12号染色体的同一位置,并且也被成功克隆^[15,16]。*Bph26*来源于栽培稻ADR52,也编码一个具有CC-NB-LRR结构域的蛋白。序列分析确定*Bph26*和*Bph2*序列相同,是同一个基因^[14]。*Bph18*在澳

洲野生稻(*O. australiensis*)与栽培稻的染色体片段渗入系材料IR65482中被鉴定,定位于12号染色体,与*Bph26*和*Bph9*位于同一区域^[17]。同样地,利用图位克隆法成功分离了*Bph18*。序列分析发现*Bph18*也编码一个CC-NBS-NBS-LRR蛋白,含有两个NBS结构域^[16]。

*Bph9*主要在维管束的木质部以及筛管周围的薄壁细胞中表达。*Bph26*和*Bph18*的组织表达模式与*Bph9*类似^[14-16]。在抗性机制上,*Bph9*、*Bph26*和*Bph18*主要通过排趋性和抗性共同发挥抗虫性^[14-16]。在分子机理上,*Bph9*可以通过上调水杨酸(salicylic acid, SA)、茉莉酸(jasmonate, JA)和茉莉酸-异亮氨酸(jasmonyl-isoleucine, JA-Ile)的含量显著提高水稻对褐飞虱的抗性^[14]。

通过对已发现基因的定位来看,*Bph9*所定位的12号染色体区域,除了*Bph9*、*Bph26*和*Bph18*外,还有另外4个抗褐飞虱基因:*Bph1*、*Bph7*、*Bph10*和*Bph21*^[18]。序列比较发现这8个基因是同一个基因的复等位形式,根据序列的一致性具体可以分成四种等位型:即Bph1/9-1(包括*Bph1*、*Bph10*、*Bph18*、*Bph21*)、Bph1/9-2(包括*Bph2*和*Bph26*)、Bph1/9-7(包括*Bph7*)、Bph1/9-9(包括*Bph9*)。有意思的是,这些抗性基因对应的抗性谱也不一样,并且*Bph9*是抗性最好的一个位点^[13]。进一步的进化分析发现,*Bph9*也是进化较早的一个位点,并且其LRR结构域可能与褐飞虱生物型的识别有关^[14]。对*Bph9*及其等位基因的研究表明,抗褐飞虱基因的等位变异是水稻应对褐飞虱生物型变异的重要机制。

2.1.1.3 *Bph37*编码一个CC-NB抗性蛋白

Zhou等^[19]对来自世界范围的1520份水稻品种进行水稻抗褐飞虱的全基因组关联分析(GWAS),一共检测到17、27和39个分别与褐飞虱生物型I、II和III抗性显著关联的位点。为了克隆基因,他们对高抗性材料SE382与9311的F₂群体进行了遗传分析,将SE382中的主效位点定位在第6染色体的1.20~2.10 Mb之间。该区间与第6染色体上的关联位点在1.20~1.57 Mb之间有重叠。基因预测和序列分析显示,L0C_0s06g03500是重要的候选基因。通过比较感虫品种Nipponbare、Kasalath和抗虫品种SE382中该基因的序列,发现SE382中该基因序列第二个外显子处具有1 bp的碱基插入,最终导致提前翻译终止。在SE382中该基因编码一个含有290个氨基酸残基的蛋白质,包含CC和NB结构域,缺少LRR结构域。将该基因转入感虫品种Nipponbare

显著提高了转基因材料对褐飞虱的抗性。最终, 这个基因被命名为 *Bph37*^[19]。该基因的抗虫机理还需进一步研究。

2.1.2 LecRK类抗褐飞虱基因

2.1.2.1 *Bph15*

与 *Bph14* 一样, *Bph15* 也来源于 B5。为了排除 *Bph14* 的影响, Yang 等^[20] 从 B5/MH63 的重组自交系中选择了一份只含有 *Bph15* 抗性基因的株系 RI93, 利用 RI93 构建 F₂ 群体, 最终将 *Bph15* 定位在 47 kb 范围内。Cheng 等^[21] 通过转基因互补的方法, 发现其中的一个 *LecRK* 基因对褐飞虱有很好的抗性; 序列分析发现 *Bph15* 编码一个 G- 类型的 LecRK 蛋白, 由细胞外的凝集素结构域 (lectin)、PAN/APPLE- 类似结构域 (PAN-AP)、跨膜结构域 (TM) 和细胞内的丝氨酸/苏氨酸激酶结构域 (S-TKC) 构成。除此之外, 抑制 *LecRK* 基因的表达显著降低了种子的萌发率。

研究人员利用电子探针仪实时记录了褐飞虱在 *Bph15* 水稻上的取食行为。统计结果显示, 与取食对照材料 (感虫) 相比, 褐飞虱在 *Bph15* 材料的韧皮部取食时间显著减少, 但总非刺探时间以及穿刺时间明显增加^[13], 表明 *Bph15* 水稻通过减少褐飞虱的取食来发挥抗虫性。

2.1.2.2 *Bph3*

Bph3 来源于斯里兰卡的地方品种 Rathu Heenati, 对褐飞虱具有广谱抗性^[22]。利用 *Bph3* 培育的水稻品种在菲律宾推广种植了 30 多年, 到现在, 这些品种的抗性在菲律宾大部分地区依然有效, 说明 *Bph3* 对褐飞虱有广谱持久抗性^[23]。然而, 该基因直到 2015 年才被成功克隆。Liu 等^[10] 利用图位克隆法分离了第 4 号染色体的 *Bph3*, 确定了 *Bph3* 由 3 个 *OsLecRK* (*OsLecRK1*、*OsLecRK2*、*OsLecRK3*) 串联形成的一个基因簇构成: 携带 3 个 *OsLecRK* (*OsLecRK1~3*) 的转基因株系对褐飞虱表现出高抗的表型; 携带 2 个 *OsLecRK* (*OsLecRK2*、*OsLecRK3*) 的转基因株系有 50% 的抗性; 携带 1 个 *OsLecRK3* 的转基因后代只有 25% 的抗性。这个结果也与前人的研究结果类似: 一个位点高度同源的抗性基因的成簇或者不同基因的拷贝数变异可以增强对生物或者非生物胁迫的抗性^[24, 25]。

序列分析表明这 3 个 LecRK 蛋白与 BPH15 类似, 均属于 G- 类型的 LecRK 蛋白家族, 都定位在细胞质膜上。因此, 推测 *Bph3* 可能作为一个病原模式识别受体 (PAMPs recognition receptors, PRRs)

起作用。但具体的功能和抗性机理还需要进一步的研究。

2.1.3 LRD类抗褐飞虱基因

2.1.3.1 *Bph6*编码一个含有两个LRD的新型抗虫蛋白

Bph6 基因最早在农家品种 Swarnalata 中被鉴定^[26]。Qiu 等^[27] 利用遗传学方法将 *Bph6* 基因定位在水稻第 4 染色体长臂上。Guo 等^[11] 利用图位克隆法分离了 *Bph6*。*Bph6* 编码一个含 981 个氨基酸残基的新型蛋白质。序列分析表明, 该蛋白不含有典型的结构域, 但是含有两个 LRD (leucine-rich domain), 该蛋白定位于 Exocyst 复合体中。RNA 原位杂交结果显示 *Bph6* 主要在叶鞘和叶片的厚壁组织、维管束鞘和伴胞中表达, 这些组织结构正是褐飞虱口针穿刺取食的必经部位^[11]; 进化分析发现, *Bph6* 基因起源于野生稻并在亚洲热带地区的地方品种中保留^[11]。

除了与 *Bph9* 类似通过上调 SA、JA 和 JA-Ile 的含量显著提高水稻对褐飞虱的抗性外, *Bph6* 还能通过上调细胞分裂素 (CK), 尤其是反式玉米素 (cZ) 的含量正调控水稻抗虫性^[11]。这是首次发现 CK 在水稻抗虫中的功能。进一步研究发现, CK 主要通过上调萜烯类植保素的含量在抗虫中发挥功能。除此之外, *Bph6* 也通过排趋性和抗生性共同发挥抗虫性。Zheng 等^[28] 发现, 当褐飞虱取食含 *Bph6* 的水稻后, 褐飞虱 (若虫及成虫) 增重显著降低、生长明显减缓、体型瘦小。组织切片观察显示, 取食 *Bph6* 抗性水稻的褐飞虱脂肪体出现显著变化, 表现为组织密度降低、脂滴体积减小及总脂质含量下降。进一步研究发现, 褐飞虱通过上调甘油脂代谢通路关键基因的表达, 加速将甘油三酯转化为磷脂酰胆碱和双半乳糖基二酰基甘油等膜脂成分, 这一代谢重编程过程可能是其对宿主抗性的适应性响应。转录分析发现, 取食含 *Bph6* 抗性水稻后, 褐飞虱体重下降、生长变缓的原因是生长及发育相关基因的表达显著下降, 且重编程了甘油脂类和甘油磷脂类等脂肪酸代谢相关基因的表达^[28, 29]。

2.1.3.2 *Bph30*也编码一个含有两个LRD的新型抗虫蛋白

为了挖掘更多的抗褐飞虱资源和广谱高抗褐飞虱基因, Wang 等^[30] 对来自东南亚热带地区的 500 多份水稻地方品种进行了大规模抗褐飞虱鉴定, 筛选了多份高抗材料, 其中农家品种 AC1613 高抗褐飞虱, 几乎不受褐飞虱侵害。利用褐飞虱增重作为

抗虫性表型鉴定指标,将来自 AC1613 的抗褐飞虱基因初步定位在 4 号染色体短臂并命名为 *Bph30*^[31]。Shi 等^[31]利用图位克隆法成功分离了 *Bph30* 基因。该基因编码一个含有两个 LRD 的新型抗性蛋白。BPH30 蛋白定位于内质网、液泡膜、囊泡。

作为典型的刺吸式昆虫,褐飞虱通常将口针刺入水稻叶鞘韧皮部吸食汁液获取营养。由于水稻叶鞘韧皮部位于叶鞘组织内部,难以直接刺入,因此褐飞虱如何准确找到韧皮部,一直是未解之谜。Shi 等^[31]通过连续切片、扫描电镜观察、原子力显微镜检测等,发现褐飞虱“聪明”地选择水稻叶鞘表面柔软的长形细胞带部位刺入水稻组织,从而达到取食维管束韧皮部汁液的目的。

RNA 原位杂交显示 *Bph30* 在叶鞘的厚壁细胞中高表达^[31]。叶鞘厚壁组织正好位于长形细胞带下方,是褐飞虱口针刺入韧皮部的必经之路。因此,Shi 等^[31]推测 *Bph30* 的抗虫机理与褐飞虱取食行为密切相关。通过切片观察和统计,与对照材料(感虫)相比,在 *Bph30* 材料中,穿过厚壁组织和到达韧皮部的口针鞘显著减少,表明 *Bph30* 材料的厚壁组织拦截了褐飞虱口器的穿刺。进一步通过对叶鞘厚壁组织细胞壁的厚度、硬度和成分进行测定和分析,发现与对照材料(感虫)水稻相比,*Bph30* 材料中细胞壁的纤维素和半纤维素含量明显更高,细胞壁的硬度与厚壁组织的厚度也明显更高。综上,*Bph30* 在水稻叶鞘厚壁组织中高表达,显著增加了厚壁组织细胞壁的硬度和厚度,形成了一道坚固的“物理屏障”,阻止褐飞虱取食,从而发挥抗褐飞虱功能。

2.1.3.3 *Bph40*编码一个LRD类的抗虫蛋白

Bph40 是 *Bph30* 的同源基因,位于 4 号染色体上,是 Shi 等^[31]在对 *Bph30* 同源基因进行研究时发现的。他们通过对 1 350 份水稻品种进行全基因组关联分析,发现 LOC_Os04g08390 位于定位区间,并且其外显子中的一个 SNP (rs4_4486223) 与抗褐飞虱生物型 2 显著相关。基于这一结果,研究进一步识别出两种主要的单倍型:单倍型 1 和单倍型 2。其中,单倍型 1 能显著增强 Nipponbare 中的褐飞虱抗性,而单倍型 2 则无功能。最终,研究人员将该基因命名为 *Bph40*^[31]。*Bph40* 的抗性机制与 *Bph30* 相似,均涉及细胞壁加固,并且可能通过调控细胞壁合成相关基因表达来实现对褐飞虱的广谱抗性。

2.1.4 其他类型的抗褐飞虱基因

2.1.4.1 *Bph32*编码一个含有特异短小一致重复

(SCR)结构域的蛋白

Bph32 来源于抗褐飞虱品种 Ptb33,最初被定位于 6 号染色体短臂 RM19291 和 RM8072 标记之间的 190 kb 区间内。这个区间最初是由 Jairin 等^[32]定位,该抗性位点最初被命名为 *Bph3*。随后,Ren 等^[33]对此定位区间进行序列分析,最终选择了 LOC_Os06g03240 作为候选基因,并将其更名为 *Bph32*。抗性机制研究发现 *Bph32* 可以抑制褐飞虱的取食,暗示其主要通过抗生性来发挥功能。表达分析发现 *Bph32* 在开花期的所有组织中均有表达,并且在叶鞘中的表达水平最高。*Bph32* 编码了一个含有特异短小一致重复(unique short consensus repeat, SCR)结构域的蛋白,且定位于细胞质膜上。功能预测分析表明 BPH32 包含的 SCR 结构域可能具有蛋白酶抑制剂的功能,但具体功能有待进一步研究。

2.1.4.2 *Bph29*编码一个含B3-DNA结合结构域的蛋白

为了寻找水稻中的褐飞虱抗性位点,Yang 等^[34]将普通野生稻 (*Oryza rufipogon* Griff) 和籼稻品种 LRB54 进行杂交和回交,构建了具有褐飞虱抗性的导入系品种 RBPH54。通过将 RBPH54 与 TN1 进行杂交构建群体进行定位,在对 F₂ 代褐飞虱表型鉴定的过程中发现其分离比符合 1:15 的比例,表明 RBPH54 存在两个抗褐飞虱位点;随后,在 BC₃F₂ 代中选择了 300 个抗性家系和 300 个易感家系共 600 个家系构建抗性池和感性池,通过对这两个池的基因型进行研究,最终确定了位于 6 号染色体上标记 BYL7 和 BYL8 之间的 *bph20(t)*,以及位于 10 号染色体上标记 RM222 和 RM224 之间的 *bph21(t)* 两个褐飞虱抗性位点;通过物理图谱构建的方式发现 *bph20(t)* 的物理距离为 75 kb。为了避免重名,后将这两个抗性位点更名为 *Bph29* 和 *Bph30*^[34]。

之后为了进一步缩小 *Bph29* 的定位区间,Wang 等^[35]进行种组单株筛选,最后将 *Bph29* 缩小到 BYL8 和 BID2 的 24 kb 区间内。在此区间内共有 6 个基因,通过对这些基因进行序列分析、表达谱分析和转基因材料互补验证,最终确定 LOC_Os06g01860 为 *Bph29*。

Bph29 编码一个含 B3-DNA 结合结构域的蛋白,定位于细胞核。进化树分析表明 *Bph29* 是一个在植物中高度保守的基因。*Bph29* 在水稻的维管束细胞中表达。激素测定分析发现 *Bph29* 激活了 SA 信号途径,抑制了茉莉酸-乙烯(jasmonic acid-ethylene, JA-ET)信号途径^[35]。

2.2 水稻抗褐飞虱基因的机理解析

尽管已经克隆了 10 个抗褐飞虱位点的 17 个基因,但是水稻抗褐飞虱分子机理研究却比较缓慢,主要在 *Bph14* 和 *Bph6* 的抗虫分子机理方面取得了突破。

2.2.1 BPH14通过WRKY转录因子传递抗虫信号

研究发现, BPH14 及其抗性结构域 (CC 和 NB) 能够自身互作形成寡聚体; BPH14 寡聚体形成后, 与转录因子 WRKY46 和 WRKY72 互作并增强它们的蛋白稳定性, 最终促进受体激酶编码基因 RLCK281 和胼胝质合成酶编码基因 LOC_Os01g67364.1 的表达, 进而激活水稻 SA 和 JA 等防御信号通路, 诱导胼胝质沉积, 明显抑制褐飞虱的取食、生长和存活, 从而产生显著的抗虫性^[9, 12]。

2.2.2 BPH14-BISP-OsNBR1精细调控水稻抗虫性

CC-NB-LRR 类抗性蛋白在植物对病原菌的抗性中发挥至关重要的作用^[36]。与之类似, CC-NB-LRR 蛋白在植物对害虫的抗性中也发挥重要作用。除 *Bph14* 外, 随后克隆的 *Bph9* 及其等位基因, 以及在番茄和甜瓜中克隆的两个抗虫基因 *Mi-1.2* 和 *Vat* 都编码 CC-NB-LRR 蛋白^[37, 38]。在植物抗病中, 病原菌分泌的效应子 (effector) 通过直接或者间接的方式激活植物 CC-NB-LRR 类抗性蛋白介导的抗性, 那么, 抗虫性的激活是否也与之类似? 最新的研究给出了答案: 褐飞虱分泌的唾液蛋白 BISP 可以分泌到水稻叶鞘中, 被 BPH14 的 LRR 结构域识别, 从而触发 BPH14 介导的水稻免疫反应, 比如 WRKY72 积累、SA 含量升高等, 使褐飞虱取食下降、生长受阻、死亡率上升, 从而阻止褐飞虱的侵害^[36]。

但是当 BISP 被异位表达在含有 *Bph14* 的植株中时, 就会使 *Bph14* 在植株中由诱导型激活变成组成型激活, 导致转基因植株生长发育受到严重影响, 如植株变矮、抽穗期提前和产量下降等。这说明强抗性的持续激活不利于植物生长发育, 抗性水平需要精细调控才能维持植物正常生长和抗性的平衡。进一步研究发现, 在水稻细胞中同时表达 BPH14 和 BISP 可以激活细胞自噬并降解 BISP。这个自噬过程是由自噬选择性受体 OsNBR1 介导的, BISP 的降解可以将 BISP 蛋白量和植物抗性控制在一定的水平。因此, BPH14-BISP-OsNBR1 三者互作系统能有效地控制水稻细胞中的 BISP 及抗性水平, 保持抗虫性与生长发育之间的平衡。BPH14-BISP-OsNBR1 的发现对于培育高产、抗虫水稻品种具有重要意义^[36]。

2.2.3 BPH6通过与OsEXO70E1/H3互作调控细胞外泌活性发挥抗虫性

BPH6 的抗虫机理与其亚细胞定位相关。BPH6 定位于胞泌复合体 exocyst, 而 exocyst 参与了高尔基体后转运囊泡与细胞质膜的识别过程, 在各种生物学过程中起重要作用。酵母双杂交实验发现, BPH6 与 exocyst 复合体亚基 OsEXO70E1 互作, 促进 OsEXO70E1 和细胞壁蛋白向质外体的分泌, 维持和加强水稻厚壁组织及维管束组织细胞壁的发育, 从而发挥抗虫性^[11]。

除了 OsEXO70E1 外, BPH6 还与 EXO70 家族的另一成员 OsEXO70H3 互作^[39], 同样促进了 OsEXO70H3 向质外体的分泌, 并且 OsEXO70H3 与 OsSMASL 互作促进 OsSMASL 更多地向质外体分泌。这一过程增强了细胞壁木质素的积累和抗虫性。

综上, BPH6 通过和 OsEXO70E1 与 OsEXO70H3 互作, 促进细胞壁蛋白或者相关蛋白如 OsSMASL 向质外体的分泌, 从而维持和加强水稻细胞壁厚度、细胞壁成分, 如纤维素、半纤维素和木质素积累来发挥抗虫性^[11, 39]。

2.2.4 水稻防御反应基因在抗褐飞虱中的作用机理

在自然环境中, 水稻经常受到褐飞虱的侵害, 促使其进化出了一系列复杂的防御机制。迄今为止, 通过反向遗传学, 在水稻中鉴定了 40 多个与防御褐飞虱侵害有关的基因。这些基因主要编码激酶、激素信号转导成分、转录因子等^[40]。丝裂原活化蛋白激酶 (MAPK) 信号级联涉及 OsMPK3、OsMKK3 等激酶, 在水稻对褐飞虱的防御反应中起着重要作用^[41-43]。如水稻 *Bphi008a* 基因通过调控 OsMPK5 及其相关基因的表达, 增强水稻对褐飞虱的抗性^[41]; OsMPK3 通过磷酸化转录因子 OsbHLH65, 从而影响水稻对褐飞虱的防御反应^[42]。植物激素, 特别是 JA、SA 和乙烯 (ET), 在防御植食性昆虫侵害方面发挥关键作用, 尤其是 JA 信号通路发挥核心作用^[43]。抗褐飞虱基因如 *Bph14*、*Bph9* 和 *Bph6* 通过激活 SA 信号通路来发挥抗虫性: SA 含量、SA 合成基因和下游信号通路均受褐飞虱取食诱导^[9, 11, 14]。JA 合成基因 *OsHI-LOX*、*OsAOS2*, JA 信号转录因子 *OsMYC2* 以及 JA 受体 COI 蛋白如 *OsCOI1a*、*OsCOI1b* 和 *OsCOI2* 在水稻对褐飞虱的防御中起着关键作用^[45-48]。除了 MAPK 信号通路和植物激素途径外, 一些关键转录因子, 包括 WRKY、b-ZIP、OsSPL10、NAC 和 MYB, 通过多种途径调节防御基因的表达从而参与水稻对

褐飞虱的抗性^[12, 40, 43, 49, 50]。如 BPH14 通过与 WRKY 转录因子互作来传递抗虫信号^[12]; *OsSPL10* 负调控水稻对褐飞虱的防御, 敲除 *OsSPL10* 可通过防御相关基因上调和次生代谢物积累来增强对褐飞虱的抗性^[50]。此外, 一些 miRNA 如 *OsmiR319*、*OsmiR159*、*OsmiR396* 等在 BPH 抗性网络中也有重要作用^[51-53]。如 *OsmiR159* 通过靶向 G 蛋白亚基 *GS3* 来应对褐飞虱的侵害^[53]。在 BPH 攻击时, 细胞内 Ca^{2+} 和 ROS 含量的增加会激活免疫反应, 促进抗性品种中的胼胝质沉积, 以加强细胞壁并抑制 BPH 侵染^[9, 13, 54]。水稻抗褐飞虱基因 *Bph9* 过表达可以引发水稻原生质体的细胞死亡, 并且这种细胞死亡现象能被 Ca^{2+} 流抑制剂 $LaCl_2$ 抑制, 说明 *Bph9* 介导的抗性反应与 Ca^{2+} 有关^[14, 55]。

另外, 这些防御反应基因之间也存在交互作用。如一个 R2R3MYB 转录因子 *OsMYB30* 直接结合 *OsPAL8* 启动子上的 AC-like 元件, 调控褐飞虱取食对 *OsPAL8* 的诱导表达, 从而调节水杨酸和木质素的生物合成来介导水稻对褐飞虱的抗性^[56]; *OsWRKY36* 通过结合苯丙氨酸解氨酶基因 *OsPAL6* 和 *OsPAL1* 以及理想株型基因 *IPA1* 和分蘖基因 *MOC2* 启动子区中的 W-box 元件, 从而调控它们的表达, 协同调控水稻广谱抗病虫性和产量^[57]。此外, 过表达 *OsGRF8* (*OsmiR396* 的靶点基因) 诱导了黄酮类 3-羟化酶 (*OsF3H*) 和黄酮类化合物的积累, 从而增强水稻对褐飞虱的抗性^[52]。

综上, 在水稻防御褐飞虱取食过程中, 除了抗性基因以外, 很多防御基因也发挥巨大的作用。然而抗性基因和防御基因之间的直接关系还需进一步研究。

3 抗褐飞虱基因在我国水稻育种中的利用

3.1 水稻抗褐飞虱种质鉴定

1969 年, 国际水稻研究所发掘水稻抗褐飞虱品种 Mudgo^[7], 之后就拉开了水稻抗褐飞虱育种的序幕。半个多世纪以来, 各国科学家围绕水稻抗褐飞虱的资源挖掘开展了大量的工作, 从地方品种、野生稻等资源中筛选获得了大量的抗虫资源。如 Zhou 等^[19] 利用褐飞虱体重变化作为表型, 从 1 520 份全球核心水稻种质中鉴定了高抗三种生物型褐飞虱种质; Huang 等^[58] 利用苗期集团分析法从 4 006 份热带和亚热带地方品种中鉴定了 63 份高抗褐飞虱种质。这些种质为水稻抗褐飞虱育种提供了丰富的种质资源。

3.2 水稻抗褐飞虱基因的抗虫效果明显

抗虫品种选育的关键在于抗性基因的抗虫效果, 好的抗虫效果才能在育种中得到广泛的应用。像前面提到的抗褐飞虱基因 *Bph14*、*Bph15*、*Bph3*、*Bph6*、*Bph9* 和 *Bph30* 的抗虫效果就得到很多同行的验证。在含有抗虫基因的植株上, 由于抗性的作用, 褐飞虱取食受到抑制, 取食量减少, 体重增加甚至降低, 死亡率上升, 抗虫效果显著。同时, 这些基因在苗期和成熟期均对褐飞虱表现出了很好的抗性, 对农艺性状无影响^[59-62], 且抗虫效果明显优于国际水稻研究所推荐的 *Bph18*, 具有重要的育种价值^[61, 62]。田间试验结果表明, 与普通水稻田块相比, 种植聚合了 *Bph14* 和 *Bph15* 的水稻田块中褐飞虱数量显著减少, 虫口密度下降 86% 以上, 有很好的防虫治虫效果^[61, 62]。

3.3 抗褐飞虱基因在我国水稻育种中的利用

由于水稻抗虫鉴定技术操作复杂, 褐飞虱饲养需要一定的条件, 使得常规的育种手段很难进行。因此, 通过分子标记辅助育种可以显著提高育种效率, 减少表型鉴定带来的不利。利用杂交和分子标记辅助选择技术, 将 *Bph14* 和 *Bph15* 导入生产上大面积应用的两系不育系 C815S, 显著提高了不育系在苗期和大田的褐飞虱抗性^[63]。将 *Bph6* 和 *Bph9* 导入恢复系 9311 中, 显著提高了 9311 在苗期和成熟期的褐飞虱抗性, 且抗性显著高于单个基因导入系^[62]。刘开雨等^[64] 将 *Bph3* 和 *Bph24(t)* 分别导入广恢 998、明恢 63 等恢复系中, 获得了一批双基因优良聚合系; 经鉴定, 这些聚合系对褐飞虱表现出高抗。

除了改良不育系、恢复系等材料抗性, 利用抗褐飞虱基因也选育了一些不育系、恢复系和审定品种。通过聚合 *Bph14* 和 *Bph15* 选育了红莲型不育系珞红 4A, 该品种在大田中对褐飞虱表现出高抗性; 以珞红 4A 为母本配组的组合包括珞红 4A/0104036 等普遍表现出对褐飞虱的抗性^[65]。隆平高科利用 *Bph6* 和 *Bph9* 培育了国审品种^[66]。抗褐飞虱新品种在生产中的应用推广将为褐飞虱的绿色防治奠定品种基础。

目前发现的几个在育种上广泛应用的抗褐飞虱基因如 *Bph14*、*Bph3*、*Bph6* 和 *Bph30*, 除了对褐飞虱不同生物型表现出抗性外, 对白背飞虱也具有高抗性^[9-11, 31]。近年来, 利用基因聚合技术所培育的抗褐飞虱种质和品种在抗性稳定、持久性方面表现出显著优势, 具有重要的育种实践价值。

4 结语和展望

自20世纪60年代水稻绿色革命后,水稻产量显著提高,然而褐飞虱却从零星危害的次要害虫成为了我国和亚洲各国水稻中的首要虫害。因此,如何防治褐飞虱成为了亚洲各国农业工作者的重要任务,水稻抗虫基因研究和抗虫育种也受到了高度重视,得到了快速发展。尤其是,随着抗褐飞虱基因的成功克隆和分子育种技术的突破,抗褐飞虱基因育种进程正在快速突破。特别是我们国家科研工作者克隆的几个不同类型的抗褐飞虱基因,为培育水稻抗虫品种提供了多样的基因资源。然而,生产中实际推广应用的抗褐飞虱水稻品种还不是很多,尤其是大面积推广应用的品种就更少。除了抗虫表型鉴定难度大外,还有其他原因。如水稻高抗褐飞虱基因主要来自野生稻和亚洲热带地区(如印度、越南等)国家的地方品种,我国只在野生稻中有高抗褐飞虱基因的存在,栽培稻中还没有发现^[19];国内从事抗褐飞虱种质与基因发掘研究的队伍不够强大,主要是武汉大学、南京农业大学、华中农业大学、广西大学等少数几个单位;另外,抗性稳定可靠、可供全国育种单位利用的抗褐飞虱基因很少,目前主要是 *Bph14* 和 *Bph15* (*Bph6*、*Bph3*、*Bph9* 和 *Bph30* 已经转让)。因此,笔者认为应该多方发力,协同推进水稻抗褐飞虱研究和育种工作。

4.1 进一步加强抗虫资源的筛选,挖掘多种多样的广谱高抗褐飞虱基因

近年来,越来越多的水稻抗虫基因被克隆和定位,但是由于褐飞虱的不断进化,很多基因对一些新的褐飞虱生物型已经失去了抗性,因此继续加强抗虫资源的筛选、鉴定和挖掘多样的抗虫基因就显得尤为重要。同时,也应该发掘一些负调控水稻抗虫的关键基因,通过 CRISPR/Cas9 等精准基因编辑技术,提高抗虫品种的抗性和稳定性,为育种提供更多选择,如敲除水稻 *OsWRKY36* 基因显著提高了水稻的产量和对褐飞虱的抗性^[57]。

4.2 加强水稻抗虫机理以及褐飞虱生物型变异的研究,为深入理解水稻-褐飞虱互作以及水稻抗褐飞虱育种提供基础

随着抗虫基因的逐步克隆和抗虫育种的推进,深入研究水稻的抗虫机理将为实现更加精准和高效的抗虫育种提供关键支持。水稻抗虫分子机制的解析是推动分子设计育种和全基因组选择技术应用的关键科学基础,对加速抗虫品种选育至关重要。此

外,由于单一基因的长时间种植会诱导褐飞虱变异产生新的生物型群体,如含有 *Bph1* 的水稻品种在菲律宾推广种植三年,抗性就完全丧失了^[67]。因此,解析褐飞虱不同生物型的遗传变异可为理解水稻-褐飞虱互作机理以及以抗虫品种为基础制定褐飞虱综合防治策略提供关键基础。

4.3 深入开展抗褐飞虱基因聚合效益和育种价值评价

虽已发现大量抗褐飞虱基因,但除了少数几个在育种上得到应用外,大部分基因都还未被充分利用。因此,深入开展抗褐飞虱基因聚合效应研究,并从抗性表现、农艺性状及生态适应性等多维度建立综合评价体系,对于推动抗褐飞虱基因的育种应用具有重要指导意义。在抗虫基因的育种价值评价中,需综合考虑基因的抗性强度、抗性稳定性、抗性谱及与其他重要农艺性状的遗传相关性。比如,抗虫基因的抗性强度须通过多年田间试验,对不同环境和害虫生物型下的表现进行验证,确保其在自然条件下的有效性。

4.4 政策的支持

通过系统开展水稻抗病品种选育及推广应用,我国在水稻稻瘟病、白叶枯病等重大病害的绿色防控方面取得显著成效,为保障粮食安全生产提供了重要支撑。一个很成功的经验就是在品种审定时实行抗病性一票否决。只有抗病性符合标准的品种才能通过审定并得以推广。因此,借助抗病育种的成功经验,期望国家继续大力支持水稻抗褐飞虱育种研究,在品种的抗性鉴定方面尽快出台行业或者国家标准,建设多个水稻抗褐飞虱鉴定平台,在品种审定时强化抗虫性的鉴定要求,推动抗褐飞虱品种的普及。

随着世界人口持续增加,在全球气候多变、生态环境压力加大、病虫害增多等形势下,粮食安全压力不断增长。因此,如何有效防治与控制害虫仍是粮食、经济、蔬菜等作物生产中的技术难题。希望水稻抗褐飞虱的研究成果和育种经验能为其他农作物害虫防治提供借鉴。深入研究水稻抗虫背后的基础科学问题,对于培育抗虫作物品种和实现害虫的绿色防控有重要意义。抗虫品种的推广也将造福于人类,前景广阔和光明。

[参 考 文 献]

- [1] Price PW, Denno R, Eubanks M, et al. Insect ecology: behavior, populations and communities. Cambridge: Cambridge University Press, 2011

- [2] IPPC Secretariat. Scientific review of the impact of climate change on plant pests – A global challenge to prevent and mitigate plant pest risks in agriculture, forestry and ecosystems. Rome. FAO on behalf of the IPPC Secretariat. 2021, <https://doi.org/10.4060/cb4769en>
- [3] 刘万才, 刘振东, 黄冲, 等. 近10年农作物主要病虫害发生危害情况的统计和分析. 植物保护, 2016, 42: 1-9
- [4] 王布哪, 黄臻, 舒理慧, 等. 两个来源于野生稻的抗褐飞虱新基因的分子标记定位. 科学通报, 2001, 1: 46-9
- [5] 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. 科学通报, 2001, 9: 738-42
- [6] Huang Z, He G, Shu L, et al. Identification and mapping of two brown planthopper resistance genes in rice. Theor Appl Genet, 2001, 102: 929-34
- [7] Pathak M, Cheng C, Fortuno M. Resistance to *Nephotettix impicticeps* and *Nilaparvata lugens* in varieties of rice. Nature, 1969, 223: 502-4
- [8] Yan H, Luo T, Huang D, et al. Recent advances in molecular mechanism and breeding utilization of brown planthopper resistance genes in rice: an integrated review. Int J Mol Sci, 2023, 24: 12061
- [9] Du B, Zhang W, Liu B, et al. Identification and characterization of *Bph14*, a gene conferring resistance to brown planthopper in rice. Proc Natl Acad Sci U S A, 2009, 106: 22163-8
- [10] Liu Y, Wu H, Chen H, et al. A gene cluster encoding lectin receptor kinases confers broad-spectrum and durable insect resistance in rice. Nat Biotechnol, 2015, 33: 301-5
- [11] Guo J, Xu C, Wu D, et al. *Bph6* encodes an exocyst-localized protein and confers broad resistance to planthoppers in rice. Nat Genet, 2018, 50: 297-306
- [12] Hu L, Wu Y, Wu D, et al. The coiled-coil and nucleotide binding domains of BROWN PLANTHOPPER RESISTANCE14 function in signaling and resistance against planthopper in rice. Plant Cell, 2017, 29: 3157-85
- [13] Hao P, Liu C, Wang Y, et al. Herbivore-induced callose deposition on the sieve plates of rice: an important mechanism for host resistance. Plant Physiol, 2008, 146: 1810-20
- [14] Zhao Y, Huang J, Wang Z, et al. Allelic diversity in an NLR gene BPH9 enables rice to combat planthopper variation. Proc Natl Acad Sci U S A, 2016, 113: 12850-5
- [15] Tamura Y, Hottori 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
- [16] Ji S, Kim S, Kim Y, et al. Map-based cloning and characterization of the *BPH18* gene from wild rice conferring resistance to brown planthopper (BPH) insect pest. Sci Rep, 2016, 6: 34376
- [17] Jena K, Jeung U, Lee 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.). Theor Appl Genet, 2006, 112: 288-97
- [18] Cheng X, Zhu L, He G. Towards understanding of molecular interactions between rice and the brown planthopper. Mol Plant, 2013, 6: 621-34
- [19] Zhou C, Zhang Q, Chen Y, et al. Balancing selection and wild gene pool contribute to resistance in global rice germplasm against planthopper. J Integr Plant Biol, 2021, 63: 1695-711
- [20] Yang H, You A, Yang Z, 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
- [21] Cheng X, Wu Y, Guo J, et al. A rice lectin receptor-like kinase that is involved in innate immune responses also contributes to seed germination. Plant J, 2013, 76: 687-98
- [22] Lakshminarayana A, Khush GS. New genes for resistance to the brown planthopper in rice. Crop Sci, 1977, 17: 96-100
- [23] Cruz A, Arida A, Heong K, et al. Aspects of brown planthopper adaptation to resistant rice varieties with the *Bph3* gene. Entomol Exp Appl, 2011, 141: 245-57
- [24] DellaPenna D, O'Connor SE. Plant gene clusters and opiates. Science, 2012, 336: 1648-9
- [25] Cook DE, Lee TG, Guo X, et al. Copy number variation of multiple genes at *Rhg1* mediates nematode resistance in soybean. Science, 2012, 338: 1206-9
- [26] Kabir MA, Khush GS. Genetic analysis of resistance to brown planthopper in rice, *Oryza sativa* L. Plant Breed, 1988, 100: 54-8
- [27] Qiu Y, Guo J, Jing S, 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
- [28] Zheng X, Xin Y, Peng Y, et al. Lipidomic analyses reveal enhanced lipolysis in planthoppers feeding on resistant host plants. Sci China Life Sci, 2021, 64: 1502-21
- [29] Zhang J, Guan W, Huang C, et al. Combining next-generation sequencing and single-molecule sequencing to explore brown plant hopper responses to contrasting genotypes of *japonica* rice. BMC Genomics, 2019, 20: 682
- [30] Wang H, Shi S, Guo Q, et al. High-resolution mapping of a gene conferring strong antibiosis to brown planthopper and developing resistant near-isogenic lines in 9311 background. Mol Breed, 2018, 38: 107
- [31] Shi S, Wang H, Nie L, et al. *Bph30* confers resistance to brown planthopper by fortifying sclerenchyma in rice leaf sheath. Mol Plant, 2021, 14: 1714-32
- [32] Jairin J, Phengrat K, Teangdeerith S, et al. Mapping of a broad-spectrum brown planthopper resistance gene, *Bph3*, on rice chromosome 6. Mol Breeding, 2006, 19: 35-44
- [33] Ren J, Gao F, Wu X, et al. *Bph32*, a novel gene encoding an unknown SCR domain-containing protein, confers resistance against the brown planthopper in rice. Sci Rep, 2016, 6: 37645
- [34] 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, 2012, 183: 161-71

- [35] 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
- [36] Guo J, Wang H, Guan W, et al. A tripartite rheostat controls self-regulated host plant resistance to insects. *Nature*, 2023, 618: 799-807
- [37] Dogimont C, Chovelon V, Pauquet J, et al. The *Vat* locus encodes for a CC-NBS-LRR protein that confers resistance to *Aphis gossypii* infestation and *A. gossypii*-mediated virus resistance. *Plant J*, 2014, 80: 993-1004
- [38] Rossi M, Goggin F, Milligan S, et al. The nematode resistance gene *Mi* of tomato confers resistance against the potato aphid. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 1998, 95: 9750-4
- [39] Wu D, Guo J, Zhang Q, et al. Necessity of rice resistance to planthoppers for OsEXO70H3 regulating SAMSL excretion and lignin deposition in cell walls. *New Phytol*, 2022, 234: 1031-46
- [40] Ye Y, Xiong S, Guan X, et al. Insight into rice resistance to the brown planthopper: gene cloning, functional analysis, and breeding applications. *Int J Mol Sci*, 2024, 25: 13397
- [41] 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*, 2011, 156: 856-72
- [42] Shin H, You M, Jeung J, et al. OsMPK3 is a TEY-type rice MAPK in Group C and phosphorylates OsbHLH65, a transcription factor binding to the E-box element. *Plant Cell Rep*, 2014, 33: 1343-53
- [43] Zhou S, Chen M, Zhang Y, et al. OsMCKK3, a stress-responsive protein kinase, positively regulates rice resistance to *Nilaparvata lugens* via phytohormone dynamics. *Int J Mol Sci*, 2019, 20: 3023
- [44] Wang H, Ye S, Mou T, et al. Recent advances in the genetic and biochemical mechanisms of rice resistance to brown planthoppers (*Nilaparvata lugens* Stål). *Int J Mol Sci*, 2023, 24: 16959
- [45] 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
- [46] Li H, Xu X, Han K, et al. Isolation and functional analysis of *OsAOS1* promoter for resistance to *Nilaparvata lugens* Stål infestation in rice. *J Cell Physiol*, 2022, 237: 1833-44
- [47] Xu J, Wang X, Zu H, et al. Molecular dissection of rice phytohormone signaling involved in resistance to a piercing-sucking herbivore. *New Phytol*, 2021, 230: 1639-52
- [48] Wang X, Chen Y, Liu S, et al. Functional dissection of rice jasmonate receptors involved in development and defense. *New Phytol*, 2023, 238: 2144-58
- [49] Huang 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
- [50] Lu L, Sun Z, Wang R, et al. Integration of transcriptome and metabolome analyses reveals the role of OsSPL10 in rice defense against brown planthopper. *Plant Cell Rep*, 2023, 42: 2023-38
- [51] Sun B, Shen Y, Zhu L, et al. OsmiR319-OsPCF5 modulate resistance to brown planthopper in rice through association with MYB proteins. *BMC Biol*, 2024, 22: 68
- [52] Li Z, Zhang D, Xiong X, et al. The OsmiR396-OsGRF8-OsF3H flavonoid pathway mediates resistance to the brown planthopper in rice (*Oryza Sativa*). *Plant Biotechnol J*, 2019, 17: 1657-69
- [53] Shen Y, Yang G, Miao X, et al. OsmiR159 modulate BPH resistance through regulating G-protein γ subunit GS3 gene in rice. *Rice*, 2023, 16: 30
- [54] King R, Zeevaart J. Enhancement of phloem exudation from cut petioles by chelating agents. *Plant Physiol*, 1974, 53: 96-103
- [55] Wang Z, Huang J, Nie L, et al. Molecular and functional analysis of a brown planthopper resistance protein with two nucleotide-binding site domains. *J Exp Bot*, 2021, 72: 2657-71
- [56] He J, Liu Y, Yuan D, et al. An R2R3 MYB transcription factor confers brown planthopper resistance by regulating the phenylalanine ammonia-lyase pathway in rice. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2020, 117: 271-7
- [57] Liu D, He J, Li Q, et al. A WRKY transcription factor confers broad-spectrum resistance to biotic stresses and yield stability in rice. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2025, 122: e2411164122
- [58] Huang F, Zhang Z, Liao S, et al. Exploring resistance mechanisms and identifying QTLs for brown planthopper in tropical and subtropical rice (*Oryza sativa* L.) germplasm. *Theor Appl Genet*, 2025, 138: 49
- [59] 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
- [60] Wang Y, Jiang W, Liu H, et al. Marker assisted pyramiding of *Bph6* and *Bph9* into elite restorer line 93-11 and development of functional marker for *Bph9*. *Rice*, 2017, 10: 51
- [61] Hu J, Chen M, Gao G, et al. Pyramiding and evaluation of three dominant brown planthopper resistance genes in the elite indica rice 9311 and its hybrids. *Pest Manag Sci*, 2013, 69: 802-8
- [62] Xiao C, Hu J, Ao Y, et al. Development and evaluation of near-isogenic lines for brown planthopper resistance in rice cv. 9311. *Sci Rep*, 2016, 6: 38159
- [63] 任西明, 向聪, 雷定强, 等. 利用分子标记辅助选择改良水稻两系不育系C815S的褐飞虱抗性研究. *杂交水稻*, 2018, 33: 54-8
- [64] 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. *分子植物育种*, 2011, 9: 410-7
- [65] 朱仁山, 黄文超, 胡骏, 等. 红莲型杂交稻新不育系珞红4A的选育. *武汉大学学报(理学版)*, 2013, 59: 33-6
- [66] Deng Z, Qin P, Liu K, et al. The development of multi-resistant rice sesterer lines and hybrid varieties by pyramiding resistance genes against blast and brown planthopper. *Agronomy*, 2024, 14: 878
- [67] Khush GS, Virk PS. IR varieties and their impact[M]. Los Baños: International Rice Research Institute, 2005