

张梦龙, 岳红亮, 程新杰, 等. 水稻条纹叶枯病抗性机制研究进展[J]. 江苏农业学报, 2021, 37(6): 1608-1613.

doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2021.06.031

# 水稻条纹叶枯病抗性机制研究进展

张梦龙, 岳红亮, 程新杰, 施 伟, 孙明法, 朱国永

(江苏沿海地区农业科学研究所, 江苏 盐城 224002)

**摘要:** 水稻条纹叶枯病是以灰飞虱为介体传播的病毒病, 给中国水稻生产造成了严重损失。利用品种自身的抗病性被认为是防治病害最有力的方法。本文从条纹叶枯病的病害特征、分子生物学研究进展、灰飞虱对条纹叶枯病的传毒特性和鉴定方法及条纹叶枯病抗性遗传的研究进展、抗条纹叶枯病育种研究进展几个方面进行综述, 并对水稻抗性研究存在的相关问题和今后研究方向进行了探讨。

**关键词:** 水稻; 条纹叶枯病; 灰飞虱; 抗性; 育种

**中图分类号:** S435.111.4<sup>+</sup>9 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2021)06-1608-06

## Research progress on resistance mechanism of rice stripe disease

ZHANG Meng-long, YUE Hong-liang, CHENG Xin-jie, SHI Wei, SUN Ming-fa, ZHU Guo-yong

(Institute of Agricultural Sciences in Jiangsu Coastal Areas, Yancheng 224002, China)

**Abstract:** Rice stripe virus (RSV) is transmitted by small brown planthopper, which has caused serious damage to rice production in China. Using resistance of varieties is considered to be the most effective method for disease control. It was summarized in this paper from the aspects of rice stripe disease characteristics, research progress on molecular biology, virus transmission characteristics and identification method of the small brown planthopper to rice stripe disease, advances in the genetics of resistance to rice stripe disease and rice stripe disease resistance breeding. At the same time, the existing problems in rice resistance researches were pointed out, and the solution was suggested.

**Key words:** *Oryza sativa* L.; rice stripe disease; small brown planthopper; resistance; breeding

水稻(*Oryza sativa* L.)作为中国主要粮食作物之一, 对保障国家口粮绝对安全发挥了重要作用<sup>[1]</sup>。水稻病虫害严重影响水稻产量, 危害巨大, 其中稻飞虱是水稻中危害最严重的害虫之一, 不但自身可以通过刺吸取食为害水稻植株, 而且可以作为传播介体传播病毒病<sup>[2]</sup>。

水稻条纹叶枯病病毒(Rice stripe virus, RSV)属纤丝病毒属(*Tenuivirus*), 以灰飞虱[*Laodelphax striatellus* Fallén (Homoptera: Delphacidae), small brown planthopper, SBPH]为介体传播, 并且RSV可以通过灰飞虱经卵传播给后代<sup>[3]</sup>。该病害最早发现于日本长野县和群马等地<sup>[4]</sup>, 曾在日本、韩国和中国多次严重暴发。本文从条纹叶枯病的病害特征、分子生物学研究进展、灰飞虱对条纹叶枯病的传毒特性和鉴定方法、条纹叶枯病抗性遗传的研究进展、抗条纹叶枯病育种研究进展几个方面进行综述, 并对水稻抗性研究方面存在的相关问题与今后研究方向进行展望。

## 1 水稻条纹叶枯病研究概况

### 1.1 条纹叶枯病的病害特征

在RSV发病早期, 心叶表现出褪绿的条纹斑点

收稿日期: 2020--

基金项目: 江苏省重点研发计划项目(BE2018357-3); 江苏省重点研发计划项目(BE2020319)

作者简介: 张梦龙(1995-), 男, 江苏盐城人, 硕士, 研究实习员, 从事水稻分子育种工作。(E-mail) 445746872@qq.com

通讯作者: 朱国永, (E-mail) guoyongzhuy@163.com

或斑块,RSV 在水稻秧苗期到分蘖期发病最为严重,发病后表现为心叶卷曲发软,形成间断的淡黄色条纹,植株矮化,发育迟缓,病株不能抽穗或者抽穗畸形。RSV 主要可以分成卷叶型和展叶型2种发病类型,其中卷叶型表现为水稻心叶褪绿、病弧圈下垂、捻转卷曲,严重时导致植株枯萎死亡;而展叶型心叶正常展开,不发生捻转,也不会下垂枯死<sup>[5]</sup>。不同于细菌和真菌病害,水稻一旦感染 RSV,就无法通过现有的理化方法逆转,因此也是水稻种植上难以防治的主要病害,被称为水稻癌症。

RSV 侵染水稻后,发病叶片叶肉细胞中叶绿体内部出现许多淀粉粒,叶绿体基粒片层结构变粗或变稀疏,叶绿体畸形甚至解体。并且发现发病叶片中线粒体变多,细胞核变大,在一些细胞的细胞质和液泡中出现粒状内含体或砂状结构<sup>[6]</sup>。

## 1.2 条纹叶枯病病毒的分子生物学研究

RSV 的病害特异性蛋白(SP)和外壳蛋白(CP)主要位于细胞核、细胞质和叶绿体中<sup>[7]</sup>。RSV 粒子是 CP 包裹着 RNA 形成的核蛋白复合体(Ribonucleoprotein, RNP)<sup>[8]</sup>。纯化的 RSV 粒子呈柔丝状<sup>[9]</sup>。RSV 呈现为宽8~10 nm、长80~250 nm 的分枝丝状体,一些呈现为直径3~8 nm 的开环环状体,这种8 nm 宽的粒子被认为是由直径3 nm、长度不等的丝状体缠绕形成的<sup>[10]</sup>。

RSV 是单链 RNA 病毒,既属于植物病毒也属于昆虫病毒<sup>[11]</sup>,但植物源与昆虫源的 RSV 在致病性上存在很大差异,引发的植物分子响应机制也明显不同<sup>[12]</sup>。RSV 有 RNA1、RNA2、RNA3 和 RNA4 这4条 RNA 链,编码7个蛋白质。RNA1 编码一个复制酶蛋白 RdRp<sup>[13]</sup>;RNA2 分别编码 NS2(p2)和糖蛋白 NSvc2<sup>[14]</sup>,其中 p2 蛋白行使沉默抑制子功能,RSV 基因组中 RNA1 和 RNA2 发现末端延伸现象,长末端导致 RSV 在昆虫中富集,在宿主植物中逐渐消除,并可能影响病毒复制<sup>[15]</sup>,主要是因为 RNA1 的3'长末端能被灰飞虱的 miR-263a 识别并结合,从而削弱了长末端对病毒启动子的抑制作用,但是 RSV 的侵染抑制了 miR-263a 的表达<sup>[16]</sup>;RNA3 分别编码 NS3(p3)和病毒核糖核蛋白(NCP)<sup>[17]</sup>,p3 蛋白不仅能够抑制绿色荧光蛋白(GFP)沉默,而且能阻止沉默信号的长距离运输;RNA4 分别编码运动蛋白 NSvc4 和 SP,SP 与病毒症状密切相关,SP 的 C 端区域为 RSV 病症增强子<sup>[18]</sup>。

植物病毒的运动极其复杂,需要病毒编码的运动蛋白和多种宿主因子的支持,未折叠蛋白质反应(Unfolded protein response, UPR)在植物病毒侵染中起着重要作用,RSV 可引发本氏烟中的 UPR。RSV 诱导的 UPR 激活宿主自噬途径,RSV 编码的运动蛋白 NSvc4 通过该途径进行自噬降解<sup>[19]</sup>。水稻中 RSV 外壳蛋白的过表达可以增强对病毒感染的抵抗力,转基因的 RSV CP 的表达不是抗病毒的前提,而 RSV CP 介导的抗性与 RNA 沉默机制有关<sup>[20]</sup>。外壳蛋白还是负责诱导茉莉酸(JA)途径的主要病毒成分,茉莉酸甲酯处理吸引了灰飞虱(SBPH)以水稻为食,而 JA 缺失突变体的吸引力不如野生型水稻。研究结果表明,CP 是 JA 途径的诱导物,可激活植物抵抗 RSV 的防御能力,同时也吸引 SBPH 进食并有利于病毒传播<sup>[21]</sup>。

自噬参与了植物对病毒感染的反应,p3 是 RSV 编码的 RNA 沉默抑制蛋白,研究发现宿主未知功能蛋白质 NbP3IP 与 p3 蛋白互作,而且两者互作影响了 p3 的沉默抑制子功能,并发现 NbP3IP 介导了 p3 自噬途径的降解,充当介导 p3 降解的新的选择性自噬受体。RSV 的天然寄主水稻中的同源基因 OsP3IP 也能与 p3 互作,并与 OsATG8b 互作从而降解 p3,OsP3IP 的过表达转基因水稻能抑制 RSV 的侵染。这表明植物中未知功能的 P3IP 蛋白和 RSV p3 互作并充当介导病毒 p3 降解的新的选择性自噬受体,与 ATG8 互作,从而降解 p3<sup>[22]</sup>。

Toll 途径在防御各种病原微生物(包括病毒)的感染中起着重要作用,但植物病毒是否还可以激活媒介昆虫中的 Toll 信号通路目前尚不清楚。研究发现,Toll 受体和 RSV 核衣壳蛋白(NP)之间互作,诱导了 Toll 信号途径,Toll 基因的敲除则促进了 RSV 的增殖,而 dsToll 处理的昆虫的死亡率高于 dsGFP 处理的昆虫。这表明昆虫介体的 Toll 信号传导途径可能通过 Toll 受体与植物病毒基因编码的蛋白质之间的直接互作而被激活,反映 Toll 免疫途径是昆虫介体抵抗植物病毒感染的重要策略<sup>[23]</sup>。真核生物的蛋白质能够和各种小分子物质或蛋白质结合从而被修饰,其中一种就是和泛素样蛋白(UBL)或泛素蛋白相结合,对多种生理过程进行调控。泛素样蛋白5(UBL5)与其他蛋白质互作来调节其功能,但不形成共价结合物,NbUBL5s 在本氏烟草中沉默,从而促进 RSV 感染,其过表达则赋予本氏烟草和水稻抗

性。通过 26S 蛋白酶体来介导目标蛋白质的降解,与 RSV p3 蛋白互作,这是一种新发现的针对 RSV 感染的植物防御策略<sup>[24]</sup>。

高等植物被病毒侵染后,激素在寄主植物和病毒之间串联发挥作用。植物激素调控植物响应多种生物和非生物胁迫,存在着广泛的协同或拮抗作用,通过复杂多样的方式相互协调,响应外界胁迫反应。病毒侵染可以干扰植物激素相关通路,并调节病毒的复制、装配、运动和感病后的症状等多个方面。在水稻条纹病病毒侵染后,病毒能诱导植物体内 JA 含量升高并激活 JA 信号通路,引起 JA 信号通路中的关键转录因子 JAMYB 的表达量上调;同时伴随着 JA 含量升高,COI1 介导 JAZ6 蛋白的降解,从而释放 JAMYB 蛋白的转录活性,来激活水稻抗病毒基因 *AGO18* 的表达,*AGO18* 是 RNA 沉默信号通路核心元件,可以启动下游的抗病毒免疫应答<sup>[25]</sup>。另外油菜素类固醇(BR)也参与 JA 途径,增施外源或内源油菜素类固醇、茉莉酸及增强 2 种激素的信号途径能增强植物对 RSV 的抗性<sup>[26]</sup>。

虽然 microRNA 是植物和病原体相互作用的关键调节因子,microRNA 介导的 RNA 沉默是重要的抗病毒机制,但参与抗病毒防御的 miRNA 及其潜在机制仍然难以捉摸。*AGO18* 蛋白与植物内源的 miR528 竞争性结合,从而释放靶基因抗坏血酸氧化酶(AO),AO 通过氧化抗坏血酸反应调节植物稳态,进而增强水稻的抗病毒能力<sup>[27]</sup>。病毒侵染会导致转录因子 OsSPL9 的表达水平显著下调,而 miR528 受 SPL9 转录激活调控,因此积累量减少,进而提高 AO 的表达量,抑制 RSV 的侵染从而提高植株的抗性<sup>[28]</sup>。相比于传统育种方式,通过 RNAi 和人工 miRNA 转基因抗病毒技术等手段能够更快更有效地选育出水稻抗病品种。

## 2 条纹叶枯病病毒传毒介体灰飞虱的研究进展

### 2.1 灰飞虱对条纹叶枯病的传毒特性

灰飞虱主要通过携带病毒的雌虫经卵传播或者由无毒灰飞虱刺吸毒株,获毒后再去刺吸正常植株以此传毒这 2 种方式来传播 RSV。灰飞虱最短用 10~15 min 便可获毒,获毒后终身带毒,但传毒能力下降<sup>[29]</sup>。造成水稻条纹叶枯病流行的主要原因是灰飞虱在水稻和其他适应性寄主间来回传毒。灰飞

虱通过持久增殖的方式在水稻植株之间传播 RSV,并通过卵将病毒垂直传播给后代,从而产生天然带毒的昆虫,增加了 RSV 的防治难度。图 1 为灰飞虱经卵传毒示意。

无毒 ♀ × 带毒/无毒 ♂ ———→ 卵(后代)无毒  
带毒 ♀ × 带毒/无毒 ♂ ———→ 卵(后代)带毒

图 1 灰飞虱经卵传毒示意

Fig.1 Diagram of virus transmitted through eggs in small brown planthopper

### 2.2 条纹叶枯病的鉴定方法

RSV 鉴定主要有田间鉴定和室内人工鉴定 2 种方式。在田间鉴定研究方面,周彤等<sup>[30]</sup>通过接种强度确定有效的接种虫量,防止虫量较低而带毒率较高和虫量过高而带毒率过低的情况发生,避免抗性评价失真。周彤等<sup>[31]</sup>从接种时间、强度和苗龄 3 方面进行研究,认为最佳接种条件是每株接种 2~6 头、接种 48~72 h、接种 0.5~1.5 叶龄。在室内人工苗期强迫饲毒鉴定方面,目前鉴定体系已经较为完善,主要流程为:在圆形塑料钵(钵底部有小孔便于渗透吸水)中盛放一定量营养土,将抗、感对照品种和待鉴定家系进行浸种催芽,播种于塑料钵中,再将这些塑料钵放置于周转箱内,并始终保持周转箱中有适量水。每个塑料钵播种 30 粒,当秧苗长至 1.5 叶到 2.0 叶期时进行间苗,淘汰长势不好的弱苗,间苗后 2 d 进行接虫鉴定。接虫时每个塑料钵用无底透明罩盖住,顶端用纱布封口,以每株 5 头 1~2 龄灰飞虱若虫的量进行接虫。每天用毛笔或小软刷轻轻驱赶虫 2 次从而使幼苗饲毒均匀。2 d 后将接种所用的灰飞虱移走,将接种后的幼苗移植于大田或者温室内。接种后 1 个月左右,调查发病情况<sup>[32]</sup>。

## 3 水稻条纹叶枯病抗性遗传的研究进展

### 3.1 水稻条纹叶枯病抗性基因定位

水稻抗病多为数量性状,由于抗条纹叶枯病表型鉴定比较复杂精细,花费时间较长,研究较为缓慢。Hayano-Saito 等<sup>[33]</sup>从巴基斯坦的籼稻品种 Modan 中将 *Stv-bi* 基因定位于第 11 号染色体上 *XNpb220* 与 *XNpb257/XNpb254* 这 2 个标记间约 286 kb 的片段内。*Stv-bi* 一直作为抗条纹叶枯病的稳定抗源用于育种,携带 *Stv-bi* 基因的水稻品种在 50 多年来一直表现出稳定的抗性,该基因最终定位在 11 号



染色体长臂上标记 *ST49* 和 *ST82* 之间的 48 kb 区间并被成功克隆<sup>[34]</sup>。Ise 等<sup>[35]</sup>发现具有抗稻瘟病基因 *Pib* 的优良抗病品种 BLI 含有与 *Stv-bi* 位点不等位的新抗病基因。Wu 等<sup>[36]</sup>利用籼稻品种特青和感病粳稻品种 Lemont 构建染色体单片段代换系,将 *qSTV11*<sup>T0</sup> 基因定位于第 11 号染色体 *CAPs3* 和 *CAPs2* 之间约 55.7 kb 的区间。Zhang 等<sup>[32]</sup>利用高抗籼稻品种 Kasalath 将 *qSTV11*<sup>KAS</sup> 基因定位在第 11 号染色体 2 个标记 *C1* 和 *R53* 之间约 39.2 kb 的区间,该基因最终被成功克隆,也是最早被克隆的抗条纹叶枯病基因,被命名为 *STV11*<sup>[37]</sup>。Wang 等<sup>[38]</sup>利用籼稻品种 IR24 将 *qSTV11-i* 基因定位于 11 号染色体标记 *F12-1* 和 *F12-20* 之间约 74 kb 的区间内。Zhang 等<sup>[39]</sup>将来自日本的籼稻品种 Habataki 的 *qSTV11*<sup>HAB-1</sup> 基因定位于第 11 号染色体标记 *R15-RM209* 约 333 kb 区间内,将 *qSTV11*<sup>HAB-2</sup> 基因定位于第 11 号染色体标记 *R69* 和 *R73* 间约 203 kb 的区间。Kwon 等<sup>[40]</sup>利用籼稻品种 Shingwang 将 *qSTV11*<sup>SG</sup> 基因定位于 11 号染色体 2 个标记 InDel 11 和 InDel 5 之间约 150 kb 的区间。

### 3.2 水稻条纹叶枯病抗性基因的图位克隆

克隆水稻条纹叶枯病抗性基因可以阐明水稻抗条纹叶枯病的分子机理,利用分子标记辅助选择(MAS)或基因工程方法选育出抗条纹叶枯病的水稻新品种,相比传统育种方法更为方便快捷,也对条纹叶枯病的防治和水稻的安全生产具有十分重要的应用价值。*Stv-bi* 是最新被克隆的条纹叶枯病抗性基因,研究发现 *Stv-bi* 在分生组织中起作用,能保护植物免受热胁迫,*Stv-bi* 通过编码的热激蛋白引起超敏反应(HR)来赋予对病原体的抗性,从而防止病原体的入侵和繁殖。富含亮氨酸重复序列(NBS-LRR)的结构域蛋白是植物抗病基因的最主要类型,研究发现 NBS-LRR 蛋白与致病因子之间的相互作用需要热激蛋白,*Stvb-i* 基因赋予的病毒抗性归因于宿主分生组织细胞对热应激的基本反应<sup>[34]</sup>。之前有研究结果表明,热激蛋白 70(Hsp70s)参与构建病毒复制复合体,在病毒感染期间发挥各种作用,并且 HSP70 可能与病毒 RdRp 互作,从而在病毒复制中发挥功能<sup>[41]</sup>。*qSTV11*<sup>KAS</sup> 是最早被克隆的抗条纹叶枯病基因,命名为 *STV11*,该基因编码一个磺基转移酶(*OsSOT1*),能够催化水杨酸(SA)转化为磺化 SA(SSA),导致 SA 在 RSV 感染的植株中积累增加,并

抑制病毒复制<sup>[37]</sup>。

## 4 水稻抗条纹叶枯病育种研究进展

日本最早进行水稻抗条纹叶枯病育种,首先开始利用抗性基因 *Stvb-i*。通过数代回交,将 *Stvb-i* 引入日本的粳稻品种农林 8 号中,并在回交后代 BC5 家系中选育出了 2 个抗性品种 St No. 1 和中国 31<sup>[42]</sup>,随后利用这 2 个品种作为亲本,选育出爱知 6 号、青空等品种,并将来源于陆稻的抗性基因 *Stv-a*、*Stv-b* 引入粳稻品种中,从而选育出了中国 40、中国 41 和中国 42 等品种<sup>[43]</sup>。虽然这些品种表现出了稳定的抗病性,但由于连锁累赘,一些不利基因也被导入进来,导致稻米外观和食味品质有一些缺陷,因此在推广上受到了限制。

国内于 20 世纪 80 年代开始进行条纹叶枯病抗源和抗性品种选育工作。邢祖颐等<sup>[44]</sup>选育出了中作 9、中作 180、中作 59 等水稻品种。在 2000 年前后,条纹叶枯病大面积暴发,造成了严重损失,普遍导致 20%~30% 的产量损失,个别重病区造成了 30%~40% 的产量损失,甚至颗粒无收,因此抗条纹叶枯病育种被作为育种的重要方向,先后选育出宁粳 1 号、徐稻 3 号、徐稻 4 号、南粳 44、南粳 52、盐粳 5 号、盐稻 8 号、武运粳 23 号、扬粳 9538、镇稻 88、镇稻 99 等高产优质抗条纹叶枯病品种<sup>[45-48]</sup>。上海地区主要栽培推广的水稻品种都有对条纹叶枯病缺乏抗性的状况,针对这一现状,上海市农业科学院利用与 *qSTV-11b* 紧密连锁的标记,选育出沪香粳 151<sup>[49]</sup>、沪香粳 106<sup>[50]</sup> 和沪软 1212<sup>[51]</sup> 等高抗条纹叶枯病的水稻品种。

## 5 问题与展望

防治灰飞虱和其传播的病毒病主要通过种植抗性品种、及时清除杂草、加强苗床管理和使用药剂进行杀虫预防等方式。大田中通过调整播期和作物布局,使水稻的移栽期和灰飞虱迁飞期错开,并加强管理促进分蘖,再加上防虫网育秧等手段,已经取得较为理想的防治效果<sup>[52]</sup>。

目前生产上推广的大多数水稻抗病品种存在抗性基因较少、位点单一的问题,例如抗 RSV 主要通过 11 号染色体的 5 大数量性状位点(QTL),这样可能会使抗性被免疫,品种抗性丧失。需要不断发现新的抗源和挖掘新的抗性位点,培育聚合多基因的

抗性品种从而提高抗性强度和广度,使抗性不会轻易被灰飞虱免疫,通过基因的遗传多样性和丰富性来减少病毒致病性变异发生的可能,从而有效控制病害<sup>[53]</sup>。但研究结果表明,自然条件下 RSV 不存在专化致病型的情况,主要以混合致病群出现,目前病毒变异主要是因为地理隔离<sup>[54]</sup>。加强病毒和寄主之间的互作关系和抗病毒基因的克隆与功能研究,会加快分子选育抗性品种的进程。

自2001–2003 年水稻条纹叶枯病暴发以来,江苏省抗条纹叶枯病粳稻育种取得了显著成效,选育了以盐稻 8 号、南粳 46、徐稻 3 号等为代表的抗条纹叶枯病粳稻品种,有效降低了水稻条纹叶枯病暴发所造成的危害,为江苏省水稻稳产作出了积极贡献。近些年江苏省育成的粳稻品种条纹叶枯病抗性水平均能够达到中感以上,其中本单位主持选育的盐稻 8 号为江苏省进一步开展抗条纹叶枯病育种提供了坚实的技术基础,是江苏省抗条纹叶枯病中粳稻新品种选育的重大突破,该品种是高产稳产、米质较优的中熟中粳稻品种。有利于病毒与寄主之间互作机理、病毒致病分子机制和品种抗性基因抗性机理的研究进一步加深和转基因技术的快速发展,为选育水稻抗病品种提供了新的策略。

## 参考文献:

- [1] 徐春春,纪 龙,陈中督,等. 2020 年我国水稻产业形势分析及 2021 年展望[J]. 中国稻米,2021,27(2):1-4.
- [2] 刘玉彬,包绍永,林 莉,等. 灰飞虱传毒特性研究初报[J]. 植物保护,1990(1):6-7.
- [3] NEMOTO H, ISHIKAWA K, SHIMURA E. The resistance to rice stripe virus and small brown planthopper in rice variety, IR 50 [J]. Breeding Science, 1994,44(1):13-18.
- [4] TORIYAMA S. Rice stripe virus: prototype of a new group of viruses that replicate in plants and insects[J]. Microbiological Sciences, 1986,3:347-351.
- [5] KOGANEZAWA H, DOI Y, YORA K. Purification of rice stripe virus[J]. Annals Phytopathological Society of Japan, 1975,41:148-154.
- [6] 刘利华,吴祖建,林奇英,等. 水稻条纹叶枯病细胞病理变化的观察[J]. 植物病理学报,2000,30(4):306-311.
- [7] 周仲驹,林奇英,谢联辉,等. 水稻条纹叶枯病的研究 IV. 病叶细胞的病理变化[J]. 福建农学院学报,1992,21(2):157-162.
- [8] GINGERY R E. The rice stripe virus group[M]//MILNE R G. The plant virus 4: the filamentous plant viruses. New York: Plenum Publishing Corp, 1988:297-329.
- [9] KOGANEZAWA H. Purification and properties of rice stripe virus [J]. Tropical Agriculture Research Series, 1977,10:151-154.
- [10] 孙 林. 基于 miRNA 和 siRNA 策略抗水稻条纹病毒和水稻黑条矮缩病毒的研究[D]. 泰安:山东农业大学,2016.
- [11] 谢联辉,魏太云,林含新,等. 水稻条纹病毒的分子生物学[J]. 福建农林大学学报,2001,30(3):269-279.
- [12] ZHAO W, YANG P C, KANG L, et al. Different pathogenicities of rice stripe virus from the insect vector and from viruliferous plants[J]. New Phytologist, 2016,210(1):196-207.
- [13] TORIYAMA S, TAKAHASHI M, SANO Y, et al. Nucleotide sequence of RNA1, the largest genomic segment of rice stripe virus, the prototype of the tenuiviruses[J]. Journal of General Virology, 1994,75(12):3569-3579.
- [14] DU Z G, XIAO D L, WU J G, et al. p2 of Rice stripe virus (RSV) interacts with OsSGS3 and is a silencing suppressor[J]. Mol Plant Pathol, 2011,12(8):808-814.
- [15] ZHAO W, XU Z T, ZHANG X M, et al. Genomic variations in the 3'-termini of Rice stripe virus in the rotation between vector insect and host plant[J]. New Phytologist, 2018,219(3):1085-1096.
- [16] ZHAO W, YU J T, JIANG F, et al. Coordination between terminal variation of the viral genome and insect microRNAs regulates rice stripe virus replication in insect vectors[J]. PLoS Pathogens, 2021,17:e1009424.
- [17] XIONG R Y, WU J X, ZHOU Y J, et al. Characterization and subcellular localization of an RNA silencing suppressor encoded by Rice stripe tenuivirus[J]. Virology, 2009,387(1):29-40.
- [18] XIONG R, WU J, ZHOU Y, et al. Identification of a movement protein of the tenuivirus rice stripe virus[J]. J Virol, 2008,82(24):2304-2311.
- [19] LI C Y, XU Y, FU S, et al. The unfolded protein response plays dual roles in rice stripe virus infection through fine-tuning the movement protein accumulation[J]. PLoS Pathog, 2021,17(3):e1009370.
- [20] SUN F, HU P, WANG W, et al. Rice stripe virus coat protein-mediated virus resistance is associated with RNA silencing in Arabidopsis[J]. Front Microbiol, 2020,11:591619.
- [21] HAN K, HUANG H, ZHENG H, et al. Rice stripe virus coat protein induces the accumulation of jasmonic acid, activating plant defence against the virus while also attracting its vector to feed[J]. Mol Plant Pathol, 2020,21(12):1647-1653.
- [22] JIANG L L, LU Y W, ZHENG X Y, et al. The plant protein NbP3IP directs degradation of Rice stripe virus p3 silencing suppressor protein to limit virus infection through interaction with the autophagy-related protein NbATG8[J]. New Phytol, 2021,229(2):1036-1051.
- [23] HE Y J, LU G, QI Y H, et al. Activation of toll immune pathway in an insect vector induced by a plant virus[J]. Front Immunol, 2021,11:613957.
- [24] CHEN B H, HOU L X, LU Y W, et al. Ubiquitin-Like protein 5 interacts with the silencing suppressor p3 of rice stripe virus and

- mediates its degradation through the 26S proteasome pathway[J]. *PLoS Pathog*, 2020, 16(8): e1008780.
- [25] YANG Z, HUANG Y, YANG J, et al. Jasmonate signaling enhances RNA silencing and antiviral defense in rice[J]. *Cell Host Microbe*, 2020, 28(1): 89-103.
- [26] HU J L, HUANG J, XU H S, et al. Rice stripe virus suppresses jasmonic acid-mediated resistance by hijacking brassinosteroid signaling pathway in rice[J]. *PLoS Pathogens*, 2020, 16(8): e1008801.
- [27] WU J G, YANG R X, YANG Z R, et al. ROS accumulation and antiviral defence control by microRNA528 in rice[J]. *Nature Plants*, 2017, 3: 16203.
- [28] YAO S Z, YANG Z R, YANG R X, et al. Transcriptional regulation of miR528 by *OsSPL9* orchestrates antiviral response in rice[J]. *Molecular Plant*, 2019, 12(8): 1114-1122.
- [29] 林奇英, 谢联辉, 谢莉妍, 等. 水稻条纹叶枯病的研究: II 病害的症状和传毒[J]. *福建农学院学报*, 1991, 20(1): 24-28.
- [30] 周 彤, 周益军, 程兆榜, 等. 粳稻品种对水稻条纹叶枯病的抗性鉴定及抗病品种镇稻 88 的遗传分析[J]. *植物保护学报*, 2007, 35(5): 475-479.
- [31] 周 彤, 范永坚, 程兆榜, 等. 水稻抗条纹叶枯病鉴定方法的研究[J]. *植物保护*, 2008, 34(6): 77-80.
- [32] ZHANG Y X, WANG Q, JIANG L, et al. Fine mapping of *qSTV11*(KAS), a major QTL for rice stripe disease resistance[J]. *Theor Appl Genet*, 2011, 122: 1591-1604.
- [33] HAYANO-SAITO Y, SATIO K, NAKAMURA S, et al. Fine physical mapping of the rice stripe resistance gene locus, *Stv-bi*[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2000, 101: 59-63.
- [34] HAYANO-SAITO Y, HAYASHI K. *Stv-bi*, a rice gene conferring durable resistance to rice stripe virus, protects plant growth from heat stress[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11: 519.
- [35] ISE K, ISHIKAWA K, LI C Y, et al. Inheritance of resistance to rice stripe virus in rice line 'BL1'[J]. *Euphytica*, 2002, 127: 185-191.
- [36] WU X J, ZUO S M, CHEN Z X, et al. Fine mapping of *qSTV11*<sup>TQ</sup>, a major gene conferring resistance to rice stripe disease[J]. *Theor Appl Genet*, 2011, 122(5): 915-923.
- [37] WANG Q, LIU Y Q, HE J, et al. *STV11* encodes a sulphotransferase and confers durable resistance to rice stripe virus[J]. *Nature Communications*, 2014, 5: 4768.
- [38] WANG B X, JIANG L, ZHANG Y X, et al. Genetic dissection of the resistance to rice stripe virus present in the indica rice cultivar 'IR24'[J]. *Genome*, 2011, 54: 611-619.
- [39] ZHANG Y X, WANG Q, JIANG L, et al. Detection and fine mapping of two quantitative trait loci for partial resistance to stripe virus in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Mol Breeding*, 2012, 30: 1379-1391.
- [40] KWON T, LEE J H, PARK S K, et al. Fine mapping and identification of candidate rice genes associated with *qSTV11*(SG), a major QTL for rice stripe disease resistance[J]. *Theor Appl Genet*, 2012, 125: 1033-1046.
- [41] JIANG S S, LU Y W, LI K F, et al. Heat shock protein 70 is necessary for Rice stripe virus infection in plants[J]. *Molecular Plant Pathology*, 2015, 15(9): 907-917.
- [42] TORIYAMA K. Resistance to rice stripe disease and breeding resistant varieties[J]. *Review of Plant Protection Research*, 1972, 5: 22-33.
- [43] WASHIO O, EZUKA A, SAKURAI Y, et al. Testing method for genetics of and breeding for resistance to rice stripe disease[J]. *Bull Chugoku Natl Agric Exp Stn A*, 1968, 16: 39-197.
- [44] 邢祖颐, 何家齐, 刘志武, 等. 籼粳稻杂交育种的研究—II. 抗条纹叶枯病育种[J]. *作物学报*, 1985, 11(1): 1-7.
- [45] 潘学彪, 梁国华, 陈宗祥, 等. 江苏抗水稻条纹叶枯病育种策略[J]. *江苏农业科学*, 2005(5): 22-23.
- [46] 王才林, 张亚东, 朱 镇. 抗条纹叶枯病水稻新品种南梗 44 的选育与应用[J]. *中国稻米*, 2007(2): 33-34.
- [47] 朱邦辉, 徐晓杰, 石世杰. 抗条纹叶枯病新品种武运梗 23 号的选育及栽培技术[J]. *中国稻米*, 2010(4): 60-61.
- [48] 朱 镇, 赵 凌, 赵庆勇. 优质高产抗条纹叶枯病水稻新品种南梗 52 的选育与利用[J]. *江苏农业科学*, 2015, 43(7): 77-79.
- [49] 闫 影, 张丽霞, 李 刚. 抗条纹叶枯病香稻新品种的分子标记辅助选育[J]. *西北植物学报*, 2017, 37(9): 1736-1742.
- [50] 吴书俊, 闫 影, 张丽霞. 分子标记辅助选择培育抗条纹叶枯病香梗品种 '沪香梗 106'[J]. *上海农业学报*, 2017, 33(3): 25-30.
- [51] 张丽霞, 费剑华, 周锋利, 等. 优良食味梗稻新品种 '沪软 1212' 的选育及其品质特性[J]. *分子植物育种*, 2021, 19(13): 4443-4448.
- [52] 兰 莹, 周 彤, 范永坚, 等. 水稻对灰飞虱传播的两种病毒病抗性的研究进展[J]. *江苏农业学报*, 2012, 28(6): 1480-1486.
- [53] 陈 洁, 吴丽娟, 周 彤, 等. 江苏省主栽水稻品种对条纹叶枯病与灰飞虱的抗性评价[J]. *南京农业大学学报*, 2010, 33(4): 105-108.
- [54] 任春梅, 程兆榜, 季英华, 等. 灰飞虱来源的水稻条纹病毒病害特异性蛋白基因遗传多样性[J]. *华北农学报*, 2010, 25(6): 132-138.

(责任编辑:张震林)