

我国抗鳞翅目害虫转基因水稻的研究进展

宋子叶^{1,2}, 严一字², 钱雪艳¹, 金永梅^{1*}, 林秀峰^{1*}

(1. 吉林省农业科学院农业生物技术研究所/吉林省农业生物技术重点实验室, 长春 130033; 2. 延边大学农学院, 吉林延吉 133002)

摘要:近年来,我国培育抗鳞翅目害虫水稻不只局限在单价转基因水稻,更多的是向双(多)价基因策略及更多样的生物技术方向发展。故而本文综述了近年来我国水稻抗鳞翅目害虫基因的挖掘及其应用研究进展、培育抗鳞翅目害虫转基因水稻的研究成果,并以此为基础对抗虫转基因水稻的未来进行展望,以期为后续研究提供参考。

关键词:水稻;抗鳞翅目害虫基因;转基因技术

中图分类号:S511

文献标识码:A

文章编号:2096-5877(2019)06-0038-05

Research Progress on *Lepidopteran* Pest Resistant Transgenic Rice in China

SONG Ziye^{1,2}, YAN Yizi², QIAN Xueyan¹, JIN Yongmei^{1*}, LIN Xiufeng^{1*}

(1. *Agricultural Biotechnology Institute, Jilin Academy of Agricultural Sciences /Jilin Provincial Key Laboratory of Agricultural Biotechnology, Changchun 130033*; 2. *College of Agricultural Sciences, Yanbian University, Yanji 133002, China*)

Abstract: In recent years, the breeding of *lepidoptera* pest resistant transgenic rice in China was not only limited to monovalent transgenic rice, but also developed to double (multiple) gene strategy and more kinds of biotechnology. Therefore, in this paper, the research progress of rice *lepidopteran* pest resistance gene mining and its application in recent years in China were reviewed. The transgenic rice lines with application prospects were also discussed and these can provide the scientific bases for future research in GM rice in China.

Key words: Rice; *Lepidopteran* pest resistant gene; Transgenic technology

水稻(*Oryza sativa* L.)是世界主要粮食作物之一,也是我国最主要的粮食作物,为解决人类的温饱问题做出了卓越的贡献。目前,水稻生产面临巨大挑战,由于人口数量增加、耕地面积和水稻遗传多样性减少,使水稻产量达到瓶颈^[1-2]。据联合国粮农组织公布的2019年《粮食及农业状况》报告,目前全球仍有8.2亿人正在面临饥饿问题^[3]。因此,提高水稻产量是水稻育种的永恒主题。而虫害则是影响水稻产量的最重要因素之一,我国每年因虫害造成的产量损失占水稻总产的10%以上。我国水稻害虫种类繁多,其中以二化螟(*Chilo suppressalis*)、三化螟(*Tryporyza incertulas*)、大螟(*Sesamia inferens*)及稻

com

纵卷叶螟(*Cnaphalocrocis medinalis*)为代表的鳞翅目害虫是影响各地水稻产量的主要害虫。

长期以来人们用各种化学杀虫剂防治鳞翅目害虫,虽然提高了水稻产量,但导致了害虫产生抗药性、生态平衡遭到破坏,也带来了农药残留、环境污染等问题^[4]。基因工程技术的发展为培育抗虫水稻提供了有力手段^[5]。近30年来,科学家们利用基因工程技术将外源抗虫基因导入到水稻中,使水稻获得了抗虫性,同时培育出一批具有应用潜力的水稻新品系,达到了防治害虫的目的,弥补了抗虫资源匮乏的问题,并为抗虫水稻育种提供了重要种质资源。本文围绕抗鳞翅目害虫的转基因水稻,汇总近年来我国相关学者的研究成果,以期对未来抗鳞翅目害虫转基因水稻的研究提供参考。

1 抗鳞翅目害虫基因及其抗虫机理

目前,常用于水稻抗虫性改良的外源基因主

收稿日期:2019-06-28

基金项目:吉林省农业科技创新工程项目(CXGC2017TD009);国家转基因重大项目(2016ZX08001001-001-007)

作者简介:宋子叶(1996-),女,在读硕士,主要从事水稻生物技术育种研究。

通讯作者:金永梅,女,研究员,E-mail: ymjn0303@163.com

林秀峰,女,研究员,E-mail: linxiufeng8581@163.com

要有从苏云金芽孢杆菌 (*Bacillus thuringiensis*, Bt) 中分离的杀虫晶体蛋白基因和蛋白酶抑制剂 (proteinase inhibitor, PI) 基因等。相关研究表明^[6-7], 在众多 Bt 蛋白中主要能起到杀虫效果的是杀虫晶体蛋白 (ICP) 和营养期杀虫蛋白 (VIP)。ICP 中的 Cry1 类蛋白主要对鳞翅目昆虫有毒性, 而 Cry3 类蛋白主要对鞘翅目昆虫有毒性, 所以目前针对鳞翅目害虫的基因主要有 *cry1Ab*^[8]、*cry1Ac*^[7]、*cry1C*、*cry1Ca*^[9]、*cry1F*、*cry2A*^[10-11]、*cry2Aa*、*cry9C* 等。

cry 基因以其特异性作用于靶标害虫且对人畜安全。Cry 蛋白被害虫取食后, 在害虫中肠的碱性环境中被降解成 65-75 KD 的活性小肽, 并与害虫体内中肠纹缘膜上的特异受体相结合, 现在已经证明该特异性受体为氨肽酶氮和钙粘着蛋白类似物^[12-13], 结合之后有两种模型目前被人们接受, 一种是“孔洞形成”模型, 一种是“信号传导”模型。“孔洞形成”模型认为, Cry 蛋白与钙黏蛋白结合后发生进一步水解, 并与中肠刷状缘微绒毛上的碱性磷酸酶 (Alkaline Phosphatase, ALP) 或氨肽酶 N (Aminopeptidase N, APN) 结合, 插入至害虫细胞膜上, 形成孔洞, 导致昆虫渗透性细胞死亡或感染病原菌而引起败血症死亡^[14-15]。“信号传导”模型认为, Cry 蛋白与钙黏蛋白结合后, 激活了细胞内的信号转导通路, 使得腺苷酸环化酶被激活, 进而将细胞内的腺嘌呤核苷三磷酸 (adenosine triphosphate, ATP) 水解为环磷酸腺苷 (cyclic adenosine monophosphate, cAMP), cAMP 又激活了蛋白激酶 A 的活性, 致使细胞内的蛋白质磷酸化, 引起细胞凋亡, 最终导致昆虫死亡^[16]。

植物蛋白酶抑制剂基因是植物防御系统中的重要成员, 在抗虫基因工程中占有重要地位。蛋白酶抑制剂可与害虫消化道内的蛋白质消化酶结合, 抑制蛋白质消化酶的水解作用, 使害虫减少取食, 最终使害虫营养不良甚至死亡。此外, 蛋白酶抑制剂还可进入昆虫淋巴系统, 干扰昆虫的免疫功能和蜕皮过程^[17-18]。鳞翅目害虫幼虫肠道内蛋白消化酶主要是丝氨酸蛋白酶, 因此丝氨酸蛋白酶抑制剂可以明显抑制鳞翅目害虫的生长和发育。近几年主要研究的抗鳞翅目害虫的蛋白酶抑制剂基因主要有 *pin II*^[19]、*pinII-2x*^[20]、*OsLTPL164* 和 *OsLTPL151*^[21]。

2 抗鳞翅目害虫转基因水稻研究进展

2.1 抗二化螟转基因水稻

二化螟是鳞翅目害虫中危害最为严重的害虫, 水稻二化螟分布较为广泛, 主要集中在亚洲温带和亚热带稻区, 在国内各稻区均有分布。但由于南方稻区气候及种植水稻特性适宜二化螟越冬, 导致长江流域及其以南稻区二化螟发生程度较重; 东北稻区也以二化螟为主要害虫, 但相较于南方稻区发生程度较轻。预计 2019 年二化螟全国发生面积为 1200 万 hm^2 次^[22-23]。

自 20 世纪 80 年代中期以来, 研究人员利用基因工程手段将 Bt 抗虫基因导入到水稻中获得了不同种类的抗虫水稻。从转抗虫谱单一的单价 *cry1A* 类基因、人工改造合成的 *cry2A*、*cry1B*、*cry1C* 基因到协同转化两个或多个抗性基因的抗虫水稻等研究活跃进行^[5]。Ye 等^[24]将绿色组织特异性表达的 *rbcs* 启动子驱动下的 *cry1C** 基因导入梗稻品种中花 11, 获得高效抗虫且 Bt 毒蛋白仅在绿色组织中高效表达的转基因株系, 该株系叶片中 Bt 毒蛋白含量高而在胚乳中的含量非常低, 并对水稻二化螟和卷叶螟有抗性。于志晶等^[25]将人工合成的 *cry1C** 基因导入吉林省主栽梗稻品种吉粳 88 和吉利 518 中获得了高抗二化螟的转基因水稻。刘洋等^[26]受前人研究启发, 将 Cry1Ja 蛋白的 C 端与 Cry1Ac 蛋白的 C 端互换, 获得新的重组 Cry-FLAc 蛋白, 然后将 *cry1Ac* 基因和 *cryFLAc* 基因分别转化到吉粳 88 中, 比较分析了转 *cryFLAc* 基因水稻较转 *cry1Ac* 基因水稻的抗虫性。此项研究为人工改造抗虫蛋白及相关抗虫蛋白的机制方面提供了新的思路。

有研究表明, 二化螟已表现出了对部分杀虫剂的耐受性^[27], 因此, 近年来研究人员将防治二化螟的研究主要集中在双(多)基因策略方面。如陈耕等^[8]应用 *cry1Ab*、*cry1C* 两个抗虫基因, 系统评价了 *cry1Ab*、*cry1C*、正交 *cry1Ab+cry1C* 及反交 *cry1C+cry1Ab* 4 种抗虫水稻品系。结果表明转 *cry1Ab+cry1C* 双价抗虫水稻在各个生育期的叶片取食量均显著低于非转基因对照亲本, 4 个品系在生长前期均表现出二化螟的死亡率达到 100%, 但在生长后期杀虫效果有所下降。徐雪亮等^[28]经过两年田间调查, 也得到类似的结果, 即供试水稻与非转基因水稻相比能显著降低二化螟的发生与危害, 且对其天敌拟环纹豹蛛和拟水狼蛛的种群数量及种群动态无显著影响。该学者在另一篇文章中针对杂交稻赣香 A/813038 进行抗二化螟鉴定^[4], 其研究结果同样表现出转基因水稻对二

化螟幼虫有高抗效果,且对田间节肢动物群落结构和功能团的优势度均无明显不利影响。

此外,针对目前几种常用的 Cry1 类蛋白,焦耀宇^[9]研究认为 Cry1Ca, Cry1Ab 和 Cry1Ac 这三种杀虫蛋白更适用于抗二化螟转基因水稻的培育,这三种蛋白表现出对二化螟的高抗作用,且对家蚕表现出低毒效果。同时还发现,二化螟成虫的产卵行为对于非转基因水稻或转基因水稻并无偏爱。但是有的研究表明,二化螟成虫更偏爱于在健康水稻上进行产卵,这与柯割切^[29]的研究结果一致。唐辉^[7]也通过将二化螟 *cry1C* 耐受品系接在 *cry1C*、*cry1Ab* 和 *cry1C+cry1Ab* 转基因水稻的死亡率发现,二化螟 *cry1C* 耐受品系对其他抗虫基因并未产生交叉抗性。

RNA 干扰技术(RNA interference, RNAi)为防治二化螟提供了一条新思路,科学家们利用 RNAi 技术将害虫体内相关生长发育的关键基因进行沉默的表达载体转入水稻中,使害虫取食水稻后抑制自身的正常发育,导致害虫死亡。江山^[30]利用 RNAi 技术将二化螟 VATP 酶靶基因进行 RNA 干涉后转入水稻植株中,发现它具有抗虫效果,该 RNA 干涉效果稳定且具有遗传性。张川^[14]利用 RNAi 技术沉默了二化螟的 *CsABCC2* 基因并尝试探究了其在 BT 杀虫机制中的作用,研究表明沉默该基因后,显著降低了二化螟幼虫对 Cry1C、Cry1Ab 的敏感性,证明该基因在 BT 杀虫机制中占据重要作用。何雨娟^[21]成功克隆出两个水稻蛋白酶抑制剂基因 *OsLTPL164* 和 *OsLTPL151*,并通过 RNAi 技术和超表达技术构建了 *OsLTPL164* 和 *OsLTPL151* 的沉默载体和超表达载体,其研究结果为 *OsLTPL164* 和 *OsLTPL151* 在水稻抵御二化螟过程中的作用提供参考。

2.2 抗三化螟转基因水稻

三化螟的分布地区可从亚洲热带至北温带南部,分布较为广泛,国内主要集中在南方稻区,北方较为少见。由于三化螟的单食性,水稻是其寄主和栖息的唯一场所,故而对水稻的危害也不言而喻^[31],且由于过去缺少针对三化螟的高水平抗性,几乎阻碍了抗三化螟品种的发展。但随着生物技术的进步,这项技术为研究抗三化螟水稻打开了新的大门^[32]。

凌飞^[8]试验表明转 *cry1C* 与 *cry2A* 纯合株系对一龄三化螟幼虫的致死效果高达 100%。杨宙^[11]以分别转入 *cry1Ab*、*cry1Ac*、*cry1C*、*cry2A* 的 4 个单价水稻株系为亲本培育出的双价抗虫水稻,表现

出对一龄三化螟致死效果同样高达 100%,对二龄三化螟致死率也可以达到 75%。肖汉祥等^[33]研究 *sky/cryAc* 转基因水稻发现,三化螟对转基因杂交稻造成的白穗率为 0.03%~0.75%,而对非转基因杂交稻造成的白穗率为 26.30%,证明转 *sky/cryAc* 基因水稻对三化螟的防治也有较好的效果。崔旭红等^[3]研究转 *cry1Ab/cry1Ac* 基因汕优 63 水稻也得到类似的结果,田间三化螟对转基因水稻的白穗率显著低于对照,仅为 0.38%。

2.3 抗大螟转基因水稻

大螟在我国陕西、河南以南的稻区均有分布,在广东、台湾一带年发生能达到 6~8 代。研究发现,转基因水稻对二化螟及三化螟的杀虫效果优异,致死率均能达到 100%^[8,11],但同时也有研究发现,在有效防治二化螟的同时,大螟的群体数量呈上升趋势,且大螟对于新型农药氟氯氰的适应能力明显高于二化螟^[35]。韩超^[36]和李志毅^[37]研究均发现大螟相较于二化螟对转基因水稻表现出较高的耐受性,这为大螟的防治带来一定困难。

郭文娟等^[38]研究转 *cry1Ab/cry1Ac* 基因水稻发现,取食转基因水稻后 3 龄大螟幼虫的校正死亡率能够达到 100%,5 龄幼虫的校正死亡率也能够达到 85%。该学者在另一篇文章中还提到,在取食初期,BT 毒素引起大螟体内的保护酶积极表达以抵御 Bt 毒蛋白对自身的伤害,但随着取食时间的增加,保护酶活性迅速降低,继而干扰大螟本身正常的生理代谢过程,导致其出现中毒症状,继而死亡^[39]。韩兰芝等^[40]研究转 *cry1Ac+CpTI* 基因水稻对大螟的致死和亚致死效应发现,不同生育期转基因水稻引起大螟的致死和亚致死效应存在显著差异,且随生育期的变化,致死和亚致死效应逐渐减弱。

2.4 抗稻纵卷叶螟转基因水稻

稻纵卷叶螟分布广泛,在东南亚及东北亚各国稻区均有分布^[41],在 2003 年出现全国性大爆发后,此后每年都有一定爆发规模^[33,42]。因此,稻纵卷叶螟防治的重要性也是不言而喻。目前针对抗稻纵卷叶螟的研究主要集中在基因聚合及 RNAi 技术上。

李娇^[43]利用 RNA 干扰技术沉默了稻纵卷叶螟的几丁质合成酶 A 基因,以此基因为靶标,设计了两个沉默位点,并通过实时荧光定量 PCR 得出两种转基因水稻的 RNA 干扰效应相当明显:取食转入目的基因片段 *CmCHSA-I** 水稻的稻纵卷叶螟 *CmCHSA* 基因平均相对表达量下降了 56.8%;取食

转入目的基因片段 *CmCHSA-II** 水稻的稻纵卷叶螟 *CmCHSA* 基因平均相对表达量下降了 61%, 死亡率也分别增加了 36.00% 和 38.00%。赵凤等^[44] 利用 RNAi 技术培育出转稻纵卷叶螟几丁质合成酶 A 基因 *dsCmCSA* 水稻, 并对其进行了室内和田间 RNAi 效应鉴定, 试验结果表明, 取食转基因水稻 5 d 后, 实验组相比于对照组, 死亡率增加了 44.45%。王爽等^[45] 利用农杆菌转化法将 *CmTre II* 导入粳稻中花 11 号中, 并利用 RNAi 技术成功培育出遗传稳定且抗虫性良好的转 *CmTre II* 基因水稻。李强^[39] 也同样运用 RNAi 技术成功培育出转 *CmTre* 和转 *CmCHS* 水稻, 结果表明该转基因水稻对稻纵卷叶螟有很好的防治效果。夏浪^[46] 则利用 RNA 干扰技术沉默稻纵卷叶螟的几丁质合成酶 B 基因, 已成功培育出相关的转基因水稻, 但后续需要再证实该转基因水稻的沉默效果。田宇^[47] 则是利用转基因 RNAi 技术沉默稻纵卷叶螟海藻糖酶基因, 其研究同样证实针对稻纵卷叶螟的干扰效应非常明显, 相较于对照组, 取食转基因水稻稻纵卷叶螟体内 *CmTre1* 基因表达量下降了 44.79%。

此外, 有研究表明, 二化螟对转基因水稻及非转基因水稻无明显趋性^[9,29], 但刘玉娥等^[48] 研究表明, 相较于转基因水稻, 稻纵卷叶螟更偏爱于在非转基因水稻上产卵, 这与转基因水稻及非转基因水稻的挥发性物质可能没有直接关系。

3 抗鳞翅目害虫转基因水稻的应用

到目前为止, 转基因抗虫水稻研究已经取得巨大成就, 已获得一大批有重要应用价值和自主知识产权的基因、建立了成熟稳定的遗传转化体系, 获得了一批抗虫转基因新品种/品系, 此外这些转基因抗虫新品种/品系与常规品种杂交获得了很多抗虫衍生品系。这些成果不仅为我国抗虫水稻育种提供了种质资源, 而且为转基因水稻的产业化提供了技术和品种储备。

目前在转基因水稻研究中最成功的抗虫基因是对鳞翅目害虫有显著控制作用的 *Bt* 基因, 而且转 *Bt* 基因抗虫水稻是当前研究最为成熟和最接近实现商品化的转基因水稻品种之一。选育的抗鳞翅目害虫转基因水稻有 *Bt* 汕优 63、华恢 1 号、明恢 86、克螟稻、科丰稻等系列品系。2009 年由华中农业大学研发的抗虫转基因水稻“华恢 1 号”和“*Bt* 汕优 63”首次获得农业部为转基因水稻颁发的安全证书, 2018 年正式获得美国 FDA 的食

用许可。浙江大学研制的“克螟稻”和中国科学院与福建农业科学院共同研制的“科丰”系列双价抗虫水稻对鳞翅目害虫也具有较好的控制效果, 这说明高抗螟虫的 *Bt* 水稻具有雄厚的产业化基础。

4 展 望

农业的可持续发展不仅要提高产量, 而且还要保护生态环境。我国耕地资源少、水资源紧缺, 人口不断增加, 从长远来看, 粮食形势不容乐观, 粮食生产仍然是社会生产生活的重中之重。转基因抗虫水稻的应用将大幅降低害虫对水稻的危害、减少农药残留和环境污染, 从而提高水稻产量和品质。今后转基因抗虫水稻的研究应符合未来大规模机械化生产的发展方向, 改良相关农艺性状, 为产业化做准备。

参考文献:

- [1] 温 李, 鞠 颖, 全泽方, 等. 转基因水稻的研究现状及展望[J]. 贵州农业科学, 2017(6): 29-32.
- [2] 金永梅, 马 瑞, 于志晶, 等. 转基因水稻吉生梗 2 号的外源基因旁侧序列分离及事件特异性 PCR 检测方法[J]. 东北农业科学, 2016, 41(1): 14-19.
- [3] 联合国粮食及农业组织. 《粮食及农业状况》[R]. 2019.
- [4] 徐雪亮, 姚英娟, 陈大洲, 等. 转基因抗虫水稻对二化螟幼虫和田间节肢动物群落的影响[J]. 华中农业大学学报, 2013, 32(5): 50-54.
- [5] 金永梅, 马 瑞, 于志晶, 等. 利用农杆菌介导的共转化法获得含双 *Bt* 基因转基因水稻[J]. 吉林农业科学, 2014, 39(5): 26-29.
- [6] 唐 丽, 谭炎宁, 韩小霞, 等. 抗虫转基因水稻研究进展及发展趋势[J]. 杂交水稻, 2011(1): 4-9.
- [7] 唐 辉. 二化螟 *Cry1C* 耐受品系的适合度及其中肠 *BBMV* 与 *Bt* 蛋白结合能力研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2017.
- [8] 陈 耕, 何 珊, 韩兰芝, 等. 转 *cry1Ab + cry1C* 双价抗虫水稻对二化螟的抗性评价[J]. 中国生物防治学报, 2018, 34(1): 71-78.
- [9] 焦耀宇. *Bt* 蛋白的杀虫活性及 *Bt* 水稻对二化螟产卵行为的调控作用[D]. 北京: 中国农业科学院, 2017.
- [10] 凌 飞. 抗鳞翅目和鞘翅目害虫转基因水稻培育[D]. 武汉: 华中农业大学, 2017.
- [11] 杨 宙. 双价 *Bt* 抗虫水稻的培育和转基因水稻回交效应分析[D]. 武汉: 华中农业大学, 2011.
- [12] Vadlamudi R K, Weber E, Ji I, et al. Cloning and expression of a receptor for an insecticidal toxin of *Bacillus thuringiensis*[J]. *Journal of Biological Chemistry*, 1995, 270(10): 5490-5494.
- [13] 宋相杰. *Bt* 转基因抗虫植物的研究进展[J]. 青海畜牧兽医杂志, 2017(2): 58-59, 62.
- [14] 张 川. *CsABC2* 介导的二化螟 *Bt* 抗性研究[D]. 北京: 中国农业科学院, 2019.

- [15] Liliana Pardo-Lo'pez, Mario Sobero', Bravo A. *Bacillus thuringiensis* insecticidal three-domain Cry toxins: mode of action, insect resistance and consequences for crop protection[J]. *FEMS Microbiology Reviews*, 2013, 37(1):3-22.
- [16] Zhang X, Candas M, Griko N B, et al. A mechanism of cell death involving an adenyl cyclase/PKA signaling pathway is induced by the Cry1Ab toxin of *Bacillus thuringiensis*[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2006, 103(26):9897-9902.
- [17] 于志晶, 张文娟, 李淑芳, 等. 水稻抗虫转基因研究进展[J]. *东北农业科学*, 2010, 35(6):16-20.
- [18] 王 罡, 季 静. 植物抗病及抗虫基因工程的研究进展[J]. *吉林农业科学*, 1998(1):10-13.
- [19] Rao M V R, Behera K S, Baisakh N, et al. Transgenic indica rice cultivar Swarna' expressing a potato chymotrypsin inhibitor *pin2* gene show enhanced levels of resistance to yellow stem borer[J]. *Plant Cell Tissue Organ Cult*, 2009, 99(3):277-285.
- [20] Bu Q Y, Wu L, Yang S H, et al. Cloning of a potato proteinase inhibitor gene *PIN II-2x* from diploid potato (*Solanum phurejia* L.) and transgenic investigation of its potential to confer insect resistance in rice[J]. *J Integr Plant Biol*, 2006, 48(6):732-739.
- [21] 何雨娟. 二化螟取食诱导蛋白酶抑制剂基因 *OsLTPL164* 和 *OsLTPL151* 的表达模式及干扰载体构建[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2018.
- [22] 朱克明, 陶慧敏, 徐 硕. 水稻抗虫害相关基因的研究进展[J]. *江苏农业科学*, 2017, 45(20):1-5.
- [23] 全国农业技术推广服务中心病虫测报处. 2019年全国农作物重大病虫害发生趋势预报[J]. *中国植保导刊*, 2019(2):35-39.
- [24] Ye R, Huang H, Yang Z, et al. Development of insect-resistant transgenic rice with *CryIC**-free endosperm[J]. *Pest Management Science*, 2009, 65(9):1015-1020.
- [25] 于志晶, 刘 丽, 李淑芳, 等. 转 *CryIC** 基因抗虫水稻的培育[J]. *分子植物育种*, 2011, 9(6):702-708.
- [26] 刘 洋, 刘相国, 闫玮玉, 等. 改造 *CryIAc* 蛋白 C 端对转基因水稻抗二化螟虫的影响[J]. *分子植物育种*, 2017, 15(4):146-153.
- [27] Yueping He, Juefeng Zhang, Congfen Gao, et al. Regression analysis of dynamics of insecticide resistance in field populations of chilo suppressalis (Lepidoptera: Crambidae) during 2002-2011 in China[J]. *Journal of Economic Entomology*, 2013, 106(4):1832-1837.
- [28] 徐雪亮, 王奋山, 刘子荣, 等. 转 *cryIAb/cryIAc* 基因水稻赣绿 1 号对田间稻纵卷叶螟和二化螟及其捕食性天敌的影响[J]. *植物保护学报*, 2017(1):1-7.
- [29] 柯割切. 转 *Bt* 基因水稻对二化螟幼虫抗性及其成虫产卵选择行为的影响[D]. 武汉: 华中农业大学, 2015.
- [30] 江 山. 利用 RNAi 技术培育抗二化螟水稻[D]. 武汉: 华中农业大学, 2016.
- [31] 李永洪, 郭小艺, 刘成元, 等. 抗感 RILs 株系 (岗 46B/A232) 主要农艺性状与三化螟抗性的相关分析[J]. *西南农业学报*, 2018, 31(2):329-334.
- [32] Gurpreet Singh Makkar¹, Dharminder Bhatia¹, K. S. Suri¹, et al. Insect resistance in Rice (*Oryza sativa* L.): overview on current breeding interventions[J]. *International Journal of Tropical Insect Science*, 2019(39):259-272.
- [33] 肖汉祥, 柳武革, 李燕芳, 等. 转基因杂交稻对稻纵卷叶螟和三化螟的控制效果[A]. 中国植物保护学会学术年会[C], 2011:804.
- [34] 崔旭红, 张国安. 转 *Bt* 基因水稻对水稻螟虫和稻纵卷叶螟的抗性[J]. *中国农学通报*, 2008, 24(1):355-358.
- [35] 黄诚华, 姚洪渭, 叶恭银, 等. 氟虫腈亚致死剂量处理对二化螟和大螟幼虫体内解毒酶系活力的影响[J]. *中国水稻科学*, 2006, 20(4):447-450.
- [36] 韩 超. 二化螟和大螟对 *Bt* 水稻耐受性差异研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2011.
- [37] 李志毅. 转 *CryIAb/CryIAc* 融合基因抗虫水稻对田间主要昆虫种群的影响研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2012.
- [38] 郭文娟, 陆驰宇, 熊应强, 等. 转 *cryIAb/cryIAc* 基因水稻对大螟幼虫的取食、生长及存活的影响[J]. *应用昆虫学报*, 2013(1):141-146.
- [39] 郭文娟, 陆驰宇, 熊应强, 等. 转 *cryIAb/cryIAc* 基因水稻对大螟幼虫体内三种保护酶活性的影响[J]. *昆虫学报*, 2012, 55(8):958-963.
- [40] 韩兰芝, 侯茂林, 吴孔明, 等. 转 *cryIAc + CpTI* 基因水稻对大螟的致死和亚致死效应[J]. *中国农业科学*, 2009, 42(2):523-531.
- [41] 李 强. 不同水稻品系对稻纵卷叶螟肠道细菌群落结构的影响[D]. 福州: 福建农林大学, 2017.
- [42] 刘 宇, 王建强, 冯晓东, 等. 2007年全国稻纵卷叶螟发生实况分析与2008年发生趋势预测[J]. *中国植保导刊*, 2008, 28(7):33-35.
- [43] 李 娇. 利用 RNA 干扰技术沉默稻纵卷叶螟几丁质合成酶 A 基因[D]. 贵阳: 贵州大学, 2016.
- [44] 赵 凤, 杜 娟, 李尚伟, 等. 转 *CmCSA* 基因双链 RNA 水稻的 RNAi 效应鉴定[J]. *山地农业生物学报*, 2018, 37(6):40-44, 66.
- [45] 王 爽, 杜 娟, 李尚伟. 转 *CmTre II* 基因水稻 RNAi 效应的室内和田间抗性及其遗传性鉴定[J]. *山地农业生物学报*, 2017, 36(2):40-45.
- [46] 夏 浪. 利用 RNA 干扰技术沉默稻纵卷叶螟几丁质合成酶 B 基因[D]. 贵阳: 贵州大学, 2018.
- [47] 田 宇. 利用转基因 RNAi 技术沉默稻纵卷叶螟海藻糖酶基因[D]. 贵阳: 贵州大学, 2015.
- [48] 刘玉娥, 卢增斌, 叶恭银. 转 *cryIAb* 基因粳稻对稻纵卷叶螟成虫产卵行为的影响[J]. *植物保护学报*, 2015(1):17-24.