



评述与展望

Reviews and Progress

水稻抗褐飞虱基因及其在分子育种中的应用

曾生元¹, 龚红兵¹, 刁立平¹, 盛生兰¹, 严长杰²

1 江苏丘陵地区镇江农业科学研究所, 句容, 212400

2 扬州大学江苏省作物遗传生理重点实验室, 教育部植物功能基因组学重点实验室, 扬州, 225009

✉ 通讯作者: shengshenglan@sina.com ✉ 作者

分子植物育种, 2011 年, 第 9 卷, 第 104 篇 doi: 10.5376/mpb.cn.2011.09.0104

收稿日期: 2011 年 08 月 10 日

接受日期: 2011 年 09 月 21 日

发表日期: 2011 年 09 月 27 日

这是一篇采用 Creative Commons Attribution License 进行授权的开放取阅论文。只要对本原作有恰当的引用, 版权所有人允许并同意第三方无条件的使用与传播。

引用格式(中文):

曾生元等, 2011, 水稻抗褐飞虱基因及其在分子育种中的应用, 分子植物育种(online) Vol.9 No.104 pp.1749-1758 (doi: 10.5376/mpb.cn.2011.09.0104)

引用格式(英文):

Zeng et al., 2011, Resistant Genes to Brown Planthopper and its Molecular Breeding in Rice, Fenzi Zhiwu Yuzhong (online) (Molecular Plant Breeding) Vol.9 No.104 pp.1749-1758 (doi: 10.5376/mpb.cn.2011.09.0104)

摘 要 褐飞虱(*Nilaparvata lugens* Stål, brown planthopper, BPH)是危害水稻生产的最重要害虫之一, 利用寄主抗性培育抗褐飞虱品种被认为是防治其危害的有效途径。截止到目前已经鉴定了水稻抗褐飞虱基因 31 个, 有 25 个基因得到了定位, 分别位于第 12、第 4、第 3、第 2、第 6 及第 8 号染色体, 其中第 12 和第 4 号染色体发现的抗性基因最多, 均为 8 个, 且各染色体上的基因之间存在连锁关系; *Bph1*、*bph2*、*Bph3*、*Bph6*、*Bph10*、*Bph14*、*Bph15*、*Bph18*、*Bph19(t)*、*Bph20(t)*及 *Bph21(t)* 等 11 个基因被精细定位, 此外还鉴定了一些重要的 QTLs; *Bph14* 和 *Bph18* 已被成功克隆, *Bph14* 的功能研究较为成功。*Bph1*、*bph2*、*Bph3* 已在实际育种中普遍利用, 抗褐飞虱分子标记辅助育种的相关工作有长足进展, 应用分子标记辅助育种获得了抗褐飞虱品种培红 4A, 但是褐飞虱抗性分子育种仍存在不足。

关键词 褐飞虱; 抗性基因; 分子育种

Resistant Genes to Brown Planthopper and its Molecular Breeding in Rice

Zeng Shengyuan¹, Gong Hongbing¹, Diao Liping¹, Sheng Shenglan¹, Yan Changjie²

1. Zhenjiang Agricultural Research Institute, Jurong, 212400, P.R. China

2. Jiangsu Key Laboratory of Crop Genetics and Physiology; Key Laboratory of Plant Functional Genomics, Ministry of Education of China, Agricultural College of Yangzhou University, Yangzhou, 225009, P.R. China

✉ Corresponding author, shengshenglan@sina.com; ✉ Authors

Abstract *Nilaparvata lugens* Stål (brown planthopper, BPH) is one of the major insect pests of rice (*Oryza sativa* L.), and breeding brown planthopper resistant cultivars is the most crucial measure for BPH control. Up to now, 31 resistant genes were identified, 25 of them were mapped to rice chromosome 12, 4, 3, 2, 6 and 8, while chromosome 12 and 4 contain 8 genes respectively, in addition, the genes of each chromosome linked together. *Bph1*, *bph2*, *Bph3*, *Bph6*, *Bph10*, *Bph14*, *Bph15*, *Bph18*, *Bph19(t)*, *Bph20(t)* and *Bph21(t)* were fine mapped, some resistant QTLs were also identified. *Bph14*, *Bph18* were cloned and *Bph14* has function annotated. Although that *Bph1*, *bph2*, *Bph3* were widely utilized and marker-assisted selection of BPH-resistant genes shows prosperous prospect. By means of marker-assisted selection, BPH-resistant variety LuoHong 4A was obtained, but there still exist some problems in BPH-resistant breeding programs.

Keywords *Nilaparvata lugens* Stål (brown planthopper, BPH); Resistance Gene; Molecular Breeding

研究背景

20 世纪 70 年代以来大面积推广的具有矮秆、多蘖、耐肥特征的品种是褐飞虱理想的寄主, 与此同时耕作栽培措施的改变使褐飞虱发生的条件得到了改善, 褐飞虱迅速成为亚洲各稻区的首要害虫 (Normile, 2008)。利用化学药剂防治褐飞虱虽然起到了一定作用, 但使用杀虫剂后导致的褐飞虱的抗

药性增强和害虫天敌的减少容易致使褐飞虱“再猖獗”, 另外化学药剂的过度使用也带来了严重的环境污染问题。利用寄主抗性培育抗褐飞虱品种被认为是防治其危害有效、经济的途径, 因此, 水稻育种家们努力寻找褐飞虱抗源, 以期培育抗虫品种。期间, 国际水稻研究所(IRRI)育成了 IR26 等一系列具有单个抗褐飞虱主基因的抗虫品种, 在一定程度

上抑制了褐飞虱危害。但这些品种种植几年后即逐渐丧失抗性, 利用品种自身抗性防治褐飞虱危害遇到了褐飞虱对其快速适应的挑战。因此, 发掘和利用新的抗褐飞虱资源, 采用现代育种技术选育具有持久水平抗虫性的水稻品种, 是利用品种抗性防治褐飞虱危害的关键。

近年来, 抗褐飞虱基因(主效基因)的发掘、定位及克隆工作取得了较大进展, 多个抗褐飞虱基因已经被精细定位, 其中 *Bph14* 及 *Bph18* (即 *Bph18(t)*) 基因已成功克隆。对褐飞虱抗性基因的分子标记辅助选择工作也取得了一定成效, 并获得了一个含 *Bph14* 基因的抗褐飞虱红莲型不育系塔红 4A (<http://www.chinariceinfo.com>)。本文综述了近年来国内外水稻抗飞虱基因的遗传机理与分子育种研究进展, 并对今后该领域的发展趋势进行了展望。

1 水稻抗褐飞虱的基因发掘

1.1 水稻抗褐飞虱基因

水稻褐飞虱抗性基因的发掘工作因 20 世纪 70 年代东南亚褐飞虱爆发而起步。截至到 2011 年 8 月, 已经鉴定了水稻抗褐飞虱基因 31 个, 其中 18 个为显性基因, 13 个为隐性基因。25 个基因被定位到水稻相应的连锁群上, *Bph14* 和 *Bph18* 已被成功克隆。这些基因分别对不同生物型的褐飞虱具有抗性, 详见表 1。

1.2 水稻抗褐飞虱基因的来源分布与抗性评价

大多数抗源来自野生稻和印度次大陆及东南亚的农家品种。印度南部和菲律宾等东南亚地区是水稻多样性分化的次级中心, 稻种资源丰富, 稻作历史悠久, 菲律宾还是多种生物型褐飞虱的来源地, 水稻对褐飞虱抗性与褐飞虱极可能发生协同进化(苏昌潮等, 2003)。迄今发现的抗褐飞虱基因资源主要存在于籼稻及野生稻, 粳稻中还没有发现褐飞虱抗源。野生稻中存在大量的抗性资源, 其中在褐飞虱的抗性资源中, 目前鉴定的抗褐飞虱基因就有 18 个来自野生稻种, 占一半以上, 它们分别来自普通野生稻(*O. rufipogon*)、药用野生稻(*O. officinalis*)、小粒野生稻(*O. minuta*)、紧穗野生稻(*O. eichingeri*)、阔叶野生稻(*O. latifolia*)及澳洲野生稻(*O. australiensis*)等资源。来自印度的 *Rathu heenati* 是一个高抗褐飞虱的品种, 对其研究发现, 除广谱抗褐飞虱基因的 *Bph3* 外, 还在第 4 号染色体检测到含有抗褐飞虱主基因 *Bph17*, 对部分生物型的褐飞虱具有抗性(Sun

et al., 2005; Jairin et al., 2007)。最近, 非洲栽培稻(*O. glaberrima*)中也被发现含有抗褐飞虱基因(Ram et al., 2010), 这给褐飞虱抗性遗传育种提供了新的方向, 值得进一步研究利用。

褐飞虱具有多种生物型, 生物型 1 型、2 型、3 型起源于菲律宾, 其中 1 型仅能侵害感虫品种, 如 TN1、IR8 等, 2 型能在仅含 *Bph1* 基因的寄主上存活并对其造成伤害, 如 IR26、Mudgo, 3 型来自菲律宾实验室产生的新类型, 能适应含有 *bph2* 的寄主, 如 ASD7; 生物型 4 型起源于印度次大陆, 只发现少数的抗褐飞虱基因对该生物型具有抗性。目前普遍认为南亚(来源的)生物型比东南亚生物型更具致毒力(Pathak and Khan, 1994)。褐飞虱新的生物型陆续出现, 如具有强致毒能力的孟加拉型、九龙江型和潘特纳加型, 目前发现只有少数的抗褐飞虱基因对这些新生物型具有抗性(李容柏等, 2006)。我国各个稻区褐飞虱生物型多为 1 型、2 型和孟加拉型混合发生, 以 2 型为主, 平均占 60.1%, 孟加拉型和 1 型依次占 26.3%、12.9%, 稻区间褐飞虱生物型组成差异较大(何忠全等, 1998)。褐飞虱存在多种生物型是褐飞虱对抗虫品种具有强适应能力的主要原因。

1.3 水稻抗褐飞虱基因的定位

由于没有国际统一的编码分配, 不同研究单位命名的抗飞虱基因存在严重的重叠现象。有些抗褐飞虱基因的(连锁)等位关系还比较模糊, 在第 6 号染色体的 *Bph3* 可能与 *bph4* 等位(Kawaguchi et al., 2001; Jairin et al., 2010)。不同的研究中, 因遗传背景不同, *bph2* 基因的显隐性也存在分歧, 大部分研究用含 *bph2* 基因配置的 F₁ 代杂交种表现为不抗褐飞虱, 即受隐性基因控制(Martinez and Khush, 1974; Murata et al, 1998), 而 Sun 等(2006)的研究结果为显性; 另外, 分别来自药用野生稻和阔叶野生稻的 *bph12* 与 *Bph12(t)* 在不同背景的抗性表现也不同(Hirabayashi and Ogawa, 1999; Yang et al., 2002), 但是其位置比较接近。这都值得进一步的深入研究。

目前定位的 25 个抗褐飞虱基因分别位于水稻的第 12、第 4、第 3、第 6、第 2、第 8 染色体上, 其中有 8 个被定位于 12 号染色体, 8 个位于第 4 染色体, 4 个位于第 3 染色体, 3 个位于第 6 染色体, 在第 2 号染色体也定位到了一个来自紧穗野生稻抗褐飞虱基因 *Bph13(t)* (刘国庆等, 2001, 科学通报, 46(9): 738-742), 侯丽媛等(2010)在第 8 染色体也检

表 1 已鉴定的褐飞虱抗性基因

Table 1 Known BPH-resistant genes

基因位点 Gene locus & Allels	所抗生物型 Planthopper biotype	供体品种 Donors	染色体 Chromosome	连锁标记\距离 Linked marker & Distance	参考文献 References
<i>Bph1</i>	1, 3	Mudgo	12	em5814N, em2802N(AFLP); BpE18-3 (STS)	Sharma et al., 2002; Kim and Sohn, 2005
<i>bph2</i>	1, 2	ASD 7	12	KAM4 (STS), RM7102 (7.6 cM), RM463 (7.2 cM)	Murai et al., 2001; Sun et al., 2006
<i>Bph3</i>	1, 2, 3, 4	Rathu heenati	6	RM589 (0.9 cM), RM588 (1.4 cM)	Jairin et al., 2007
<i>bph4</i>	1, 2, 3, 4	Babawee	6	可能与 <i>Bph3</i> 等位	Jairin et al., 2010
<i>bph5</i>	4	ARC10550	—	—	Khush, et al., 1985
<i>Bph6</i>	4	Swarnalata	4	Y19, Y9(STS, 25kb)	Qiu et al., 2010
<i>bph7</i>	4	T12	—	—	Kabir et al., 1988
<i>bph8</i>	1, 2, 3	Chin saba	—	—	Nemoto et al., 1989
<i>Bph9</i>	1, 2, 3	Kaharamana	12	RM463 (6.8 cM), RM5341(9.7 cM)	苏昌潮等, 2006 Su et al., 2006
<i>Bph10</i>	1, 2, 3	<i>O. australiensis</i>	12	RM484, RM496 (1.4 Mb)	Nguyen and Bui, 2003
<i>bph11</i>	1, 2	<i>O. officinalis</i>	3	G1318 (12.4 cM)	Hirabayashi et al., 1998
<i>bph12</i>	1, 2	<i>O. officinalis</i>	4	G271 (2.4 cM), R93 (4.0 cM)	Hirabayashi and Ogawa, 1999
<i>Bph12(t)</i>	1, 2, 3	<i>O. latifolia</i>	4	C946 (11.6 cM), RM261 (1.8 cM)	Yang et al., 2002
<i>Bph13(t)</i>	4	<i>O. officinalis</i>	3	AJ09b (1.3 cM)	Renganayaki et al., 2002
<i>Bph13(t)</i>	1、2	<i>O. eichingeri</i>	2	RM240 (6.1 cM), RM250 (5.5 cM)	刘国庆等, 2001, 科学通报, 46(9): 738-742 Liu et al., 2011, Chin. Sci. Bull., 46(9): 738-742
<i>Bph14#</i>	1, 2, 3	<i>O. officinalis</i>	3	SM1, G1318 (34 kb)	Huang et al., 2001
<i>Bph15</i>	1, 2, 3	<i>O. officinalis</i>	4	C820, S11182 (47 kb)	Yang et al., 2004
<i>Bph17</i>	1, 2	<i>Rathu heenati</i>	4	RM8213 (3.6 cM), RM5953 (3.2 cM)	Sun et al., 2005
<i>Bph18(t)#</i>	1, 2	<i>O. australiensis</i>	12	RM463, S15552 (26 kb)	Jena et al., 2006
<i>bph18(t)</i>	2, 九龙江型 2, Cuulong	<i>O. rufipogon</i>	4	RM6506 (11.0 cM), RM273 (6.0 cM)	李容柏等, 2006 Li et al., 2006
<i>bph19(t)</i>	2	AS20-1	3	RM6308, RM1022 (60 kb)	Chen et al., 2006
<i>bph19(t)</i>	2, 九龙江型 2, Cuulong	<i>O. rufipogon</i>	12	RM17 (16.7 cM)	李容柏等, 2006 Li et al., 2006
<i>Bph20(t)</i>	1	<i>O.minuta</i>	4	MS10, RM5953 (193.4 kb)	Rahman et al., 2009
<i>Bph21(t)</i>	1	<i>O.minuta</i>	12	RM3726, RM5479 (194.0 kb)	Rahman et al., 2009
<i>Bph22(t)</i>	—	<i>O.glaberrima</i>	—	—	Ram et al., 2010
<i>bph22(t)</i>	—	<i>O. rufipogon</i>	4	RM8212 (8.2cM), RM261 (11.32 cM)	侯丽媛等, 2010 Hou et al., 2010
<i>Bph23(t)</i>	—	<i>O.minuta</i>	—	—	Ram et al., 2010
<i>bph23(t)</i>	—	<i>O. rufipogon</i>	8	RM2655 (24.8 cM), RM3572 (21.7 cM)	侯丽媛等, 2010 Hou et al., 2010
<i>bph24(t)</i>	—	<i>O. rufipogon</i>	—	—	Deen et al., 2010
<i>Bph25(t)</i>	—	ADR52	6	S00310, RM225	Myint et al., 2005; Yara et al., 2010
<i>Bph26(t)</i>	—	ADR52	12	RM309, RM6306	Myint et al., 2005; Yara et al., 2010

注: 基因位点后显示#: 已克隆; —: 未知信息

Note: #: Cloned; —: Unknown

测到一个主效的 QTL *bph23(t)*。第 12 和 4 号染色体发现抗飞虱位点最多, 而且它们之间均存在强度不同的连锁关系。由图 1 可见, 在水稻第 12 号染色体的长臂上约 8 Mb 的区间内存在 8 个抗性基因, 包括 *Bph1*、*bph2*、*Bph9*、*Bph10(t)*、*Bph18*、*bph19(t)*、*Bph21(t)*及 *Bph26(t)*, 它们之间的关系还有待进一步研究; 在其次的 4 号染色体的抗飞虱位点也存在类似的集中分布现象。水稻不同亚种(种)来源的抗褐飞虱基因在这几个区域集中, 还是因为不同来源及遗传图谱的差异导致了同一位点在不同研究中出现偏差? 从目前分子标记定位的结果看, 这些基因存在等位关系的可能性较小。然而这些研究使用的材料和方法都有所差异, 不同研究之间又缺乏相互交流验证, 因此它们之间的详细关系还不明了。例如, 来自药用野生稻的抗褐飞虱基因之前只在第 3、第 4 染色体检测到 *bph11*、*bph12*、*Bph13(t)*、*Bph14*、*Bph15*, 而且它们位置相近(Hirabayashi et al., 1998; Hirabayashi and Ogawa, 1999; Huang et al., 2001; Renganayaki et al., 2002), 由于有些基因没有精细定位, 它们相互之间也没有进行等位性测试, 所以它们之中是否有互为等位基因的情况还有待于检验。迄今得到精细定位的抗褐飞虱基因只有 11 个 *Bph1*、*bph2*、*Bph3*、*Bph6*、*Bph10*、*Bph14*、*Bph15*、*Bph18*、*Bph19(t)*、*Bph20(t)*及 *Bph21(t)*。

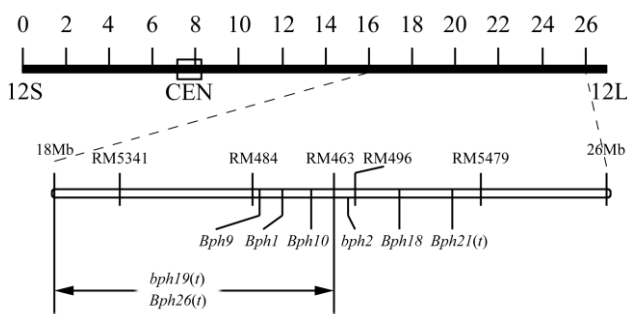


图 1 第 12 号染色体上的抗褐飞虱基因连锁示意图(Murai et al., 2001; Nguyen and Bui, 2003; Jena et al., 2006; 苏昌潮等, 2006; Sun et al., 2006; Rahman et al., 2009; Yara et al., 2010)
Figure 1 Rice BPH-resistant genes on Chromosome 12 (Murai et al., 2001; Nguyen and Bui, 2003; Jena et al., 2006; Su et al., 2005; Sun et al., 2006; Rahman et al., 2009; Yara et al., 2010)

1.4 水稻抗褐飞虱数量性状基因座(QTL)的发掘

Maxwell 和 Jennings (1980)将植物的抗虫性分为单基因抗性、主基因与修饰基因结合控制的抗性和多基因抗性。研究发现抗褐飞虱品种 IR36、IR64 携带抗虫主基因 *bph2*、*Bph1*, 但由于它们还含有其

它微效的抗性基因, 所以比只含有单个 *Bph1*、*bph2* 的水稻品种表现出更持久的抗性(Heinrichs, 1985; Alam and Cohen, 1998)。通过对 IR64/Azucena 衍生的加倍单倍体群体(DH)、重组自交系群体(RIL), Nipponbare/Kasalath//Nipponbare 衍生的回交重组自交系群体(BILs)及对其他来源的衍生群体的研究发现: 除贡献率大的主效基因外(如 *Bph1*), 这些品种的抗性还受到一些微效基因的修饰, 这些微效基因广泛分布于各条染色体上(Alam and Cohen, 1998; 苏昌潮等, 2002; Xu et al., 2002; Soundararajan et al., 2004; Su et al., 2005)。由于主效基因的贡献值大, 它们更容易被检测到, 也更受遗传育种家的关注, 因而目前的研究主要还是针对主效基因, 定位的大多抗褐飞虱基因严格来讲大多亦为主效基因。对效应较小的 QTL 研究和利用还有待进一步深入。

2 抗褐飞虱的分子机理

褐飞虱是一种刺吸式害虫, 主要吸食水稻植株韧皮部筛管内的汁液, 不会给植物表皮带来大的伤害。研究表明抗虫品种在褐飞虱吸取了其韧皮部内的汁液之后才起作用, 而抗、感虫品种对褐飞虱的取食均不存在物理或机械障碍(Cook and Denno, 1994), 说明抗虫品种对褐飞虱的抗性缘于韧皮部汁液的某种化学因子。但是, 目前尚未证实是何种化学因子(在起作用)。

分子水平上揭示水稻品种抗虫机制的核心内容是抗虫基因的克隆及其功能分析。目前只有一个抗褐飞虱基因有功能解释—*Bph14*。*Bph14* 是采用图位克隆策略获得的(王布哪等, 2001; Huang et al., 2001; Yang et al., 2002; Du et al., 2009)。通过含野生稻 B5 中抗褐飞虱基因的重组自交系 RI35 和感虫品种 TN1 构建的群体, 将 *Bph14* 精细定位于水稻第 3 染色体上的标记 SM1 和 G1318 之间, 物理距离为 34 Kb。在这区段内有两个基因被注释, 通过互补试验和 RNAi 证实 *Bph14* 为其中一个编码螺旋卷曲—核苷酸结合—富亮氨酸重复的基序(coiled-coil, nucleotide-binding, and leucine-rich repeat, CC-NB-LRR)。进化分析发现 *Bph14* 与水稻中其他同源蛋白关系紧密, 同其他物种的已知的抗性基因部分同源。比对分析发现 *Bph14* 蛋白的 CC 和 NB 结构域在不同品种间高度保守, 但是其 LRR 结构域中的 54 个氨基酸及两个氨基酸缺失是特异的。RT-PCR 显示各品种间表达差异不明显, *Bph14* 在褐飞虱取食品种 RI35 后表达增强, 但与感虫品种 Kasalath

不存在显著差异。*Bph14* 基因在水稻根、叶鞘和叶片中组成型表达, 且主要在这些器官的维管组织表达, 亚细胞定位显示 *Bph14* 蛋白主要位于细胞质中。

水稻感虫品种 *Kasalath* 被褐飞虱为害后出现茎秆枯萎、叶片卷曲、结实率低, 甚至整株死亡等症状, 而以 *Kasalath* 为受体转入 *B5* 中 *Bph14* 基因的转基因水稻在苗期和成熟期均能健康生长。调查发现: *Bph14* 转基因水稻上褐飞虱的分布和产卵数与对照植株上的没有显著差别, 但是种群生长率只有对照的五分之一左右, 褐飞虱的存活率较对照也明显减少。另外, 褐飞虱在对照植株与 *Bph14* 转基因植株的韧皮部取食时间亦发现存在差异。透射电镜扫描显示: 对照和转基因植株在褐飞虱取食后韧皮部细胞结构并无差异。这些试验综合说明 *Bph14* 对褐飞虱具有抗生性, 而非排趋作用。

褐飞虱取食 *Bph14* 转基因水稻后, 水稻维管束细胞壁以及筛板上有较多的胼胝质积累。进一步对胼胝质合成酶基因和水解酶基因(β -1,3 葡聚糖酶基因)表达分析发现: 无论是野生型还是转基因植株, 在褐飞虱刺吸后, 三个胼胝质合成基因(*GSL1*, *GSL5*, *GSL10*)的表达均明显上调, 但是只有转基因植株的胼胝质水解酶 β -1,3 葡聚糖酶 *GNS5* 和 *GNS9* 基因表达减弱, 从而保证了胼胝质不被降解, 使筛管得以闭合。此外, 转基因植株的胰蛋白酶抑制基因的表达也有所增强。结果说明胼胝质的积累和胰蛋白酶抑制剂的产生阻止了褐飞虱的持续侵入和刺吸韧皮部汁液。通过对水杨酸(JA)/茉莉酸(SA)-乙烯信号转导途径中基因的表达分析发现, *Bph14* 的调控受水杨酸信号转导途径调控, 而非后者(Du et al., 2009)。

目前另外一个较广谱的抗褐飞虱基因 *Bph18* 也已克隆, 它编码类似于 *Bph14* 的 CC-NB 蛋白(不含 LRR 结构域), 其功能研究正在进行(Jena and Kim, 2010)。

Bph14 研究的结果给植物抗虫“基因对基因”学说带来了依据, 并证明褐飞虱为害所诱发的水稻抗虫机理和植物抗病机理相似。

3 水稻抗飞虱分子育种

3.1 分子标记辅助选择培育持久抗性水稻品种

由于稻飞虱的生物型非常复杂, 选育抗虫级别达到免疫水平(0 级)的水稻品种十分困难, 即使是高抗水平(1 级)也很不容易。含有多个抗性基因或者有一个主效基因及数个微效基因修饰的品种往往具

有更持久的抗性。通常利用常规育种手段难以聚合不同的抗虫基因, 而一旦获得了抗虫基因紧密连锁或共分离的分子标记, 则可以利用分子标记辅助选择(Marker-assisted selection, MAS)技术定向聚合多个抗虫基因, 选育具有持久抗性水平的品种, 延缓其退化年限。

Bph1、*bph2*、*Bph3* 在籼稻中已广泛应用(表 2; Jena and Kim, 2010), 对 *Bph1*、*bph2*、*Bph3* 的分子标记辅助选择工作也开展较早(Sharma et al., 2004)。借助对 *Bph14*、*Bph15* 的定位和克隆的研究结果, 何光存课题组较早开展了对 *Bph14*、*Bph15* 的分子标记辅助选择育种工作, 获得了 6 份聚合有 *Bph14* 和 *Bph15* 基因的株系, 其抗性明显强于 *Bph14* 或 *Bph15* 单基因纯合的株系(李进波等, 2006)。最近, 梁云涛等开发了用于选择 *Bph18(t)* 的 STS 标记 KC1 (梁云涛等, 2010)。目前对这些基因的辅助选择大多出于基因精细定位的需要, 然通过对抗性基因的发掘、筛选和利用, 已经获得了不少有价值的中间材料, 含有 *Bph14* 基因的抗褐飞虱不育系珞红 4A 是分子标记直接应用于育种实践育成的首个抗稻飞虱品种。除去与 *Bph14*、*Bph15* 等位的 *Wbph7(t)*、*Wbph8(t)* 外(Tan et al., 2004), 迄今尚无精细定位或有紧密连锁标记的水稻抗白背飞虱及灰飞虱基因, 所以只能针对抗褐飞虱基因进行选择, 但部分抗褐飞虱的基因可能对白背飞虱及灰飞虱也具有抗性(Li et al., 2004; 段灿星等, 2009)。

表 2 IR 系列品种应用的抗飞虱基因
Table 2 Bph genes of IR series varieties

Bph	品种 Variety
<i>Bph1</i>	IR26, IR28, IR29, IR30, IR34, IR44, IR45, IR46, IR64
<i>Bph2</i>	IR32, IR36, IR38, IR40, IR42, IR48, IR50, IR52, IR54, IR65
<i>Bph3</i>	IR56, IR58, IR60, IR62, IR68, IR70, IR72, IR74
<i>Bph4</i>	IR66

3.2 外源 DNA 的导入

在水稻自身抗褐飞虱基因存在不确定因素之时, 育种家尝试利用外源基因提高水稻抗褐飞虱能力。雪花莲凝集素(*snow drop lectin gene*, *Galanthus nivalis agglutinin*, *GNA*)具有较强的抗虫性, 有报道称外源的 *GNA* 转基因水稻对褐稻虱的抗虫植株抗性较好(Rao et al., 1998; Wu et al., 2002), 孙小芬等

(2001)证实含有潮霉素抗性基因(*HPT*)和 *GNA* 的纯系对褐飞虱有抑制作用。有研究表明大豆胰蛋白酶抑制基因(*Soybean Kunitz Trypsin Inhibitor, SKTI*)也能抑制褐飞虱对水稻的危害(Lee et al., 1999)。这类工作由于开展较少, 目前还没有找到对水稻褐飞虱具有高抗水平的外源基因。

4 抗褐飞虱分子育种的前景与存在的问题

4.1 抗褐飞虱分子育种的前景

4.1.1 分子标记辅助选择技术的成熟和应用扩大

分子标记辅助选择是利用与目的基因紧密连锁或基因内的分子标记来选择基因型, 不受环境条件的影响, 可以缩短育种年限, 提高选择效率, 已逐渐成为水稻育种的重要手段。在抗病选择方面, 采用分子标记辅助选择白叶枯病、稻瘟病、条纹叶枯病抗性基因选育抗性品种的育种实践取得了良好的效果, 采用此方法育成了一批多抗或高抗的品种(章琦, 2009; 杨勤忠等, 2009; 周彤等, 2009)。在品质育种方面, 通过对 *Wx* 基因、米香基因 *BADH2(fgr)* 不同基因型的分子选择, 也获得了一批优质的新品种(品系)(Sakthivel et al., 2009; 易俊良等, 2011); 在特种稻研究方面, 低谷蛋白、高抗性淀粉、“黄金米”、“巨大胚”等一系列品种均主要通过生物技术获得(Melissa et al., 2009; Park et al., 2011)。当今, 水稻基因组测序已经完成(International rice genome sequencing project, 2005), 许多重要基因被定位或克隆, 分子标记技术的快速发展也给基因的精细定位与分子辅助选择提供了有力保障。截止到目前, 已经有 *Bph1*、*bph2*、*Bph3*、*Bph6*、*Bph10*、*Bph14*、*Bph15*、*Bph18*、*Bph19(t)*、*Bph20(t)*及 *Bph21(t)*等 11 个抗褐飞虱基因被精细定位, 不少抗性基因也已有连锁的标记。但是由于褐飞虱生物型的动态变化, 原来有抗性的 *Bph1*、*bph2*、*Bph20(t)*、*Bph21(t)*等基因已基本丧失了抗性。所以笔者认为单独选择此类基因意义已不大, 但是可以作为辅助基因聚合到带有其他抗性基因的品种中去。具有广谱抗性的基因是育种家应重点关注的目标, *Bph3*、*bph4*、*Bph9*、*Bph10*、*Bph14*、*Bph15* 均抗多种生物型褐飞虱, 将这些基因导入推广品种能有效维持抗性的稳定性。此外, 由于南亚生物型及大多新的生物型具有强的致毒力。对 *bph18(t)*及 *bph19(t)*这样的基因的选择在抗虫育种中可能具有“超前功效”。鉴于褐飞虱具有的强适应能力, 在选择高抗基因的同时选择具有 *Bph1*、*bph2*、*Bph3* 基因背景的寄主, 应可以延长

抗性年限、缩短转育周期。

4.1.2 植物分子生物学研究的日新月异给分子育种带来机遇

目前已报道了 30 多个抗褐飞虱基因, 8 个抗白背飞虱基因。其中多个抗褐飞虱基因已经被精细定位, 而 *Bph14* 及 *Bph18* 基因已经成功克隆。此外, 抗褐飞虱 QTL 的发掘也在快速发展, 它们的定位和克隆也将给水稻的抗飞虱机理研究和育种实践提供有力支持。计算机技术的发展带来生物信息学的快速发展, 应用生物信息技术平台及分析技术将从全基因组水平获得关于水稻功能基因的表达和调控信息。利用数据库中已克隆基因的相关数据信息, 可加速水稻抗病、抗虫等相关基因的克隆; 基因芯片表达谱分析可以大批量的获得功能基因。

转基因技术日趋成熟, 笔者认为通过转基因途径培育抗飞虱水稻值得期待。对于已克隆的水稻抗褐飞虱基因, 如 *Bph14*, 通过转基因的方法可以加快稳定, 缩短转育周期。对于非来自水稻的外源基因抗飞虱的研究还很稀少, 没有发现强抗性的外源基因是抗飞虱转基因育种的瓶颈。然而转育 *GNA* 基因的水稻植株对褐飞虱的抗性有所增强; 大豆 *SKTI* 基因对褐飞虱具有一定抗性, *Bph14* 的功能研究也证实了水稻中的胰蛋白酶抑制剂(Bowman-Birk trypsin inhibitor)在转基因(抗虫)植株上的表达也有所增强, 对抗褐飞虱也起到了一定作用。植物中存在大量抗虫基因(陈红梅等, 2008), 其中植物凝集素基因家族和蛋白酶抑制基因家族中已证明有对褐飞虱具有抗性的基因。因此来自其他植物的此类基因可能对抗褐飞虱提供新的基因来源, 相关的转基因工作值得尝试。

4.2 存在的问题

①目前鉴定的抗源多为野生稻和原始材料, 与目前推广品种存在较大的差异, 并且与有益的抗性基因连锁的往往是于生产不利的基因, 打破连锁所需时间长, 往往难以将这些有利基因转育到当前品种中而保留现有品种的优良特性, 即使成功, 所需时间也较长。此外, 不同研究的材料之间往往缺乏交流, 好的抗性资源不能及时共享, 降低了这些资源的利用率, 也延长了从理论认识到实际应用的周期。

②目前精细定位的抗褐飞虱基因/主效 QTL 还是较少。在分子标记辅助育种中最为关键的就是分

子标记选择的效率, 使用的分子标记与目标基因越近, 选择效率越高; 利用在基因内设计的分子标记, 选择效率将达 100%。反之, 非紧密连锁的标记选择的效率就有可能大大降低, 甚至有可能出现假阳性。此外, 由于可利用的抗源(精细定位的基因)少, 褐飞虱生物型丰富, 导致了褐飞虱容易适应单个抗性基因而使品种在较短时间内丧失抗性, 所以尽可能的多发掘抗源并加以利用可有效防止品种的抗性退化。

③由于不同单位鉴定条件的差异, 不同基因所抗的褐飞虱生物型及抗性水平可能也存在差异, 因此, 在发掘抗性基因时, 基因的抗性特点和水平需要准确的鉴定才能对生产实践具有准确的指导作用。由于褐飞虱生物型复杂和年份间差异也较大, 无论是苗期、分蘖期、成熟期鉴定水稻的抗褐飞虱能力, 都需要比较高的试验条件, 需要投入较大的人力、精力, 实际育种往往较难满足, 鉴定的程序也可能不尽规范, 因而在基因的实际应用中, 抗褐飞虱鉴定的方法及标准则有待改进和简便。

④理论研究与实际育种的分离。大多基础研究(分子技术, 基因克隆, 转基因方面的)往往不能与当前育种实践保持高度同步, 转育的对象往往还是—些经典的品种, 如明恢 63, 日本晴等, 这些经典的品种与当前推广品种在综合性状方面已存在较大差距, 所以即使转育成功(无论是转基因还是分子标记辅助选择), 仍难超越现时品种。所以分子技术结合田间实践是解决以上问题的首要办法。

作者贡献

盛生兰是论文的构思者及负责人, 指导研究目的、研究分析、论文写作与修改; 曾生元是本研究设计和研究整理的执行人, 完成国内外文献的收集和整理、研究论文初稿的写作及论文的校对和定稿等工作; 龚红兵和刁立平对论文的写作提出了建设性的意见; 严长杰详细指导了论文的写作, 对论文进行了修改。全体作者都阅读并同意最终的文本。

致谢

本研究由镇江市农业科学研究所科研基金项目(zjs2010002)和江苏省科技成果转化项目(BA2010140)共同资助。作者感谢同行评审人的评审建议。

参考文献


Alam S.N., and Cohen M.B., 1998, Detection and analysis of QTLs for resistance to the brown planthopper in a double haploid rice population, *Theor. Appl. Genet.*, 97(8): 1370-1379

- Chen H.M., Li K.Z., and Chen L.M., 2008, Research progress on insect-resistant gene from plants, *Zhongguo Shengwu Gongcheng Zazhi (China Biotechnology)*, 28(11): 116-121 (陈红梅, 李昆志, 陈丽梅, 2008, 植物来源抗虫基因的研究进展, *中国生物工程杂志*, 28(11): 116-121)
- Chen J.W., Wang L., Pang X.F., and Pan Q.H., 2006, Genetic analysis and fine mapping of a rice brown planthopper (*Nilaparvata lugens* Stål) resistance gene *bph19(t)*, *Mol. Genet. Genomics*, 275(4): 321-329
- Cook A.G., and Denno R.F., 1994, Planthopper plant interactions, Feeding behavior, Plant nutrition, plant defense and host plant specialization, In: Denno R.F., Perfect T.J. (des), *Planthoppers: their ecology & management*, Chapman and Hall, New York, pp.114-139
- Deen R., Ramesh S.K., Gautam Y.K., Rao V.J., Lakshmi B.C., Viraktamath D.S. Brar, and Ram T., 2010, Identification of new gene for BPH resistance introgressed *O. rufipogon*, *Rice Genet. Newsl.*, 25: 70-71
- Du B., Zhang W.L., Liu B.F., Hu J., Wei Z., Shi Z.Y., He R.F., Zhu L.L., Chen R.Z., Han B., and He G.C., 2009, Identification and characterization of *Bph14*, a gene conferring resistance to brown planthopper in rice, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 106(52): 22163-22168
- Duan C.X., Cheng Z.J., Lei C.L., Zhai H.Q., Wan J.M., 2009, 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, *Zuowu Xuebao (Acta Agromomica Sinica)*, 35(3): 388-394 (段灿星, 程治军, 雷才林, 翟虎渠, 万建民, 2009, 利用Mudgo/武育粳3号F₂群体分析水稻抗灰飞虱QTL, *作物学报*, 35(3): 388-394)
- He Z.Q., Zhang Z.T., Chen Z.Y., He M., and Gu Z.Y., 1998, Research progress of rice IPM technique during the ninth five year plan in China, *Xi'nan Nongye Daxue Xuebao (Journal of Southwest Agricultural University)*, 20(5): 377-383 (何忠全, 张志涛, 陈志宜, 何明, 顾正远, 1998, “九五”水稻主要病虫害综合防治技术进展, *西南农业大学学报*, 20(5): 377-383)
- Heinrichs E.A., ed, 1985, Genetic evaluation for insect resistance in rice, Los Baños, Lagna, Philippines, IRRI, Los Baños, Laguna, pp.149-151
- Hirabayashi H., and Ogawa T., 1999, Identification and utilization of DNA markers linked to genes for resistance to brown planthopper (BPH) in rice, *Recent Adv. Breed. Sci.*, 41: 71-74 (in Japanese with an English abstract)
- Hirabayashi H., Angeles E.R., Kaji R., Ogawa T., Brar D.S., and Khush G.S., 1998, Identification of brown planthopper resistance gene derived from *O. fficinalis* using molecular

- markers in rice, *Breeding Sci.*, 48 (S1): 82 (abstract in Japanese)
- Hou L.Y., Yu P., Xu Q., Yuan X.P., Yu H.Y., Wang Y.P., Wang C.H., Wan G., Peng S.T., and Wei X.H., 2010, Genetic analysis and preliminary mapping of two recessive resistance genes in rice to brown planthopper, *Nilaparvata lugens*, *Zhongguo Shuidao Kexue (Chin. J. Rice Sci.)*, 24(4): 367-371 (侯丽媛, 于萍, 徐群, 袁筱萍, 余汉勇, 王一平, 王彩虹, 万国, 彭锁堂, 魏兴华, 2010, 两个水稻抗褐飞虱隐性基因的遗传分析与初步定位, *中国水稻科学*, 24(4): 367-371)
- Huang Z., He G.C., Shu L., Li X., and Zhang Q.F., 2001, Identification and mapping of two brown planthopper resistance genes in rice, *Theor. Appl. Genet.*, 102(6-7): 929-934
- International rice genome sequencing project, 2005, The map-based sequence of the rice genome, *Nature*, 436: 793-800
- Jairin J., Phengrat K., Teangdeerith S., Vanavichit A., and Toojinda T., 2007, Mapping of a broad-spectrum brown planthopper resistance gene, *Bph3*, on rice chromosome 6, *Molecular Breeding*, 19(1): 35-44
- Jairin J., Sansen K., Wongboon W., and Kothcharerk J., 2010, Detection of a brown planthopper resistance gene *bph4* at the same chromosomal position of *Bph3* using two different genetic backgrounds of rice, *Breeding Science*, 60(1): 71-75
- Jena K.K., and Kim S.M., 2010, Current Status of Brown Planthopper (BPH) Resistance and Genetics, *Rice*, 3(2-3): 161-171
- Jena K.K., Jeung J.U., Lee J.H., Choi H.C., Brar D.S., 2006, 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.*, 112(2): 288-297
- Kabir A., and Khush G.S., 1988, Genetic analysis of resistance to brown planthopper in rice (*Oryza sativa* L.), *Plant Breeding*, 100(1): 54-58
- Kawaguchi M., Murata K., Ishii T., Takumi S., Mori N., and Nakamura C., 2001, Assignment of a Brown Planthopper (*Nilaparvata lugens* Stål) Resistance Gene *bph4* to the Rice Chromosome 6, *Breeding Science*, 51(1): 13-18
- Khush G.S., Karim Rezaul A.N.M., and Angeles E.R., 1985, Genetics of resistance of rice cultivar ARC10550 to Bangladesh brown planthopper biotype, *Journal of Genetics*, 64(2-3): 121-125
- Kim S.M., and Sohn J.K., 2005, Identification of a rice gene (*Bph1*) conferring resistance to brown planthopper (*Nilaparvata lugens* Stål) using STS markers, *Mol. Cell*, 20(1): 30-34
- Lee S.I., Lee S.H., Koo J.C., Chun J.H., Lim C.O., Hee M.J., Song H.Y., and Cho J.M., 1999, Soybean Kunitz trypsin inhibitor (SKTI) confers resistance to the brown planthopper (*Nilaparvata lugens* Stål) in transgenic rice, *Molecular Breeding*, 5(1): 1-9
- Li J.B., Xia M.Y., Qi H.X., He G.C., Wan B.L., and Zha Z.P., 2006, Marker-assisted selection for brown planthopper (*Nilaparvata lugens* Stål) resistance genes *Bph14* and *Bph15* in rice, *Zhongguo Nongye Kexue (Scientia Agricultura Sinica)*, 39(10), 2132-2137 (李进波, 夏明元, 戚华雄, 何光存, 万丙良, 查中萍, 2006, 水稻抗褐飞虱基因 *Bph14*和*Bph15*的分子标记辅助选择, *中国农业科学*, 39(10): 2132-2137)
- Li R.B., Li L.S., Wei S.M., Wei Y.P., Chen Y.Z., Bai D.L., Yang L., Huang F.K., Lu W.L., Zhang X.J., Li X.Y., Yang X.Q., and Wei Y.W., 2006, The Evaluation and Utilization of New Genes for Brown Planthopper Resistance in Common Wild Rice (*Oryza rufipogon* Griff.), *Fenzi Zhiwu Yuzhong (Molecular Plant Breeding (Online))*, 4(3): 365-371 (李容柏, 李丽淑, 韦素美, 韦燕萍, 陈英之, 白德朗, 杨朗, 黄凤宽, 吕维莉, 张向军, 李小勇, 杨新庆, 魏源文, 2006, 普通野生稻(*Oryza rufipogon* Griff.)抗褐飞虱新基因的鉴定与利用, *分子植物育种*, 4(3): 365-371)
- Li X.M., Zhai H.Q., Wan J.M., Ma L.Y., Zhuang J.Y., Liu G.J., and Yang C.D., 2004, Mapping of a New Gene *Wbph6(t)* Resistant to the Whitebacked Planthopper, *Sogatella furcifera*, in Rice, *Rice Science*, 11(3): 86-90
- Liang Y.T., Wang C.L., Lai F.X., Liu P.Q., Wang J., Fu Q., and Zhao K.J., 2010, Development of STS marker KC1 for brown planthopper resistance gene *Bph18(t)* and marker assisted selection efficiency, *Zhongguo Shuidao Kexue (Chin. J. Rice. Sci.)*, 24(3): 244-250 (梁云涛, 王春连, 赖凤香, 刘丕庆, 王坚, 傅强, 赵开军, 2010, 水稻抗褐飞虱基因*Bph18(t)*的STS标记开发及有效性验证, *中国水稻科学*, 24(3): 244-250)
- Martinez C.R., and Khush G.S., 1974, Sources and inheritance of resistance to brown planthopper in some breeding lines of rice, *Oryza Sativa* L., *Crop Sci.*, 14: 264-267
- Maxwell F.G., and Jennings P.R., eds, 1980, *Breeding Plants Resistant to Insects*, New York, John Wiley, pp.651
- Melissa A.F., Susan R.M., and Robert D.H., 2009, Not just a grain of rice: the quest for quality, *Trends in Plant Science*, 14(3): 133-139
- Murai H., Hashimoto Z., Sharma P.N., Shimizu T., Murata K., Takumi S., Mori N., Kawasaki S., and Nakamura C., 2001, Construction of a high-resolution linkage map of a rice brown planthopper (*Nilaparvata lugens* Stål) resistance

- gene *bph2*, Theor. Appl. Genet., 103(4): 526-532
- Murata K., Fujiwara M., Nakamura C., Mori N., and Kaneda C., 1998, Mapping of brown planthopper resistance genes *Bph2* and *Bph9* in rice, J. Crop Sci. Breed., 43: 4-7
- Myint K.K.M., Sonoda T., Matsumura M., Yoshimura A., and Yasui H., 2005, Genetic basis of antibiosis to brown planthopper, *Nilaparvata lugens* Stål, in rice, In: Abstracts of 5th International Rice Genetics Symposium, International Rice Research Institute, Manila, pp.103
- Nemoto H., Ikeda R., and Kaneda C., 1989, New genes for resistance to brown planthopper, *Nilaparvata lugens* Stål, in rice, Japanese Journal of Breeding, 39: 23-28
- Nguyen T.L., and Bui C.B., 2003, Genetic and physical maps of gene *Bph10* controlling brown planthopper resistance in rice (*Oryza sativa* L.), Omonrice, 11: 35-41
- Normile D., 2008, Agricultural research. Reinventing rice to feed the world, Science, 321(5887): 330-333
- Park D.S., Park S.K., Yi G., Hwang U.H., Kim S.M., Han S.I., Seo W.D., Lee J.H., Cho J.Y., Song Y.C., Yeo U.S., Jang K.C., Kwon T.M., Nam M.H., Park S.T., and Kang H.W., 2011, Agronomic and Chemical Properties of a New Black Waxy Giant Embryo Mutant, Milyang 263, in Rice (*Oryza sativa* L.), Korean Journal of Breeding Scienc, 42(5): 463-469
- Pathak M.D., and Khan Z.R., eds, 1994, Insect Pests of Rice, Manila, Philippines, IRRI, pp.81-82
- Qiu Y.F., Guo J.P., Jing S.L., Zhu L.L., and He G.C., 2010, 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., 121(8): 1601-1611
- Rahman M.L., Jiang W.Z., Chu S.H., Qiao Y.L., Ham T.H., Woo M.O., Lee J., Khanam M.S., Chin J.H., Jeung J.U., Brar D.S., Jena K.K., and Koh H.J., 2009, High-resolution mapping of two rice brown planthopper resistance genes, *Bph20(t)* and *Bph21(t)*, originating from *Oryza minuta*, Theor. Appl. Genet., 119(7): 1237-1246
- Ram T., Deen R.K., Gautam S.K., Ramesh K., Rao K.V., and Brar D.S., 2010, Identification of new genes for Brown Planthopper resistance in rice introgressed from *O. glaberrima* and *O. minuta*, Rice Genet. Newsl., 25: 67-69
- Rao K.V., Rathore K.S., Hodges T.K., Fu X., Eva Stoger., Sudhakar D., Williams S., Christou P., Bharathi M., Bown D.P., Powell K.S., Spence J., Gatehouse A.M.R., and Gatehouse J.A., 1998, Expression of *snow drop lectin* (GNA) in transgenic plants confers resistance to rice brown planthopper, The Plant Journal, 15(4): 469-477
- Renganayaki K., Fritz A.K., Sadasivam S., Pammi S., Harrington S.E., McCouch S.R., Kumar S.M., and Reddy A.S., 2002, Mapping and progress toward Map-Based cloning of brown planthopper biotype-4 resistance gene introgressed from *Oryza officinalis* into Cultivated Rice, *O. sativa*, Crop Science, 42(6): 2112-2117
- Sakthivel K., Sundaram R.M., Shobha Rani N., Balachandran S.M., Neeraja C.N., 2009, Genetic and molecular basis of fragrance in rice, Biotechnology Advances, 27(4): 468-473
- Sharma P.N., Ketipearachchi Y., Murata K., Torii A., Takumi S., Mori N., and Nakamura C., 2002, RFLP/AFLP mapping of a brown planthopper (*Nilaparvata lugens* Stål) resistance gene *Bph1* in rice, Euphytica, 129(1): 109-117
- Sharma P.N., Torii A., Takumi S., Mori N., Nakamura C., 2004, Marker-assisted pyramiding of brown planthopper (*Nilaparvata lugens* Stål) resistance genes *Bph1* and *Bph2* on rice chromosome 12, Hereditas, 140: 61-69
- Soundararajan R.P., Kadirvel P., Gunathilagaraj K., and Maheswaran M., 2004, Mapping of quantitative trait loci associated with resistance to brown planthopper in rice by means of a doubled haploid population, Crop Sci., 44(6): 2214-2220
- Su C.C., Cheng X.N., Zhai H.Q., and Wan J.M., 2002, Detection and analysis QTL for resistance to brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål), in rice (*Oryza sativa* L.) using backcross inbred lines, Yichuan Xuebao (Acta Genetica Sinica), 29(4): 332-338 (苏昌潮, 程遐年, 翟虎渠, 万建民, 2002, 利用回交重组自交群体检测水稻抗褐飞虱数量性状基因座, 遗传学报, 29(4): 332-338)
- Su C.C., Cheng X.N., Zhai H.Q., and Wan J.M., 2003, Progress in Studies on Genetics of Resistance to Rice Brown Planthopper (*Nilaparvata lugens* Stål) and Breeding of Resistant Cultivars, Zajiao Shuidao (Hybrid Rice), 18(4): 1-6 (苏昌潮, 程遐年, 翟虎渠, 万建民, 2003, 水稻抗褐飞虱遗传和育种研究, 杂交水稻, 18(4): 1-6)
- Su C.C., Wan J.M., Zhai H.Q., Wang C.M., Sun L.H., Yasui H., and Yoshimura A., 2005, A new locus for resistance to brown planthopper in DV85, an *indica* rice (*Oryza sativa* L.), Plant Breeding, 124: 93-95
- Su C.C., Zhai H.Q., Wang C.M., Sun L.H., Wan J.M., 2006, SSR mapping of brown planthopper resistance gene *Bph9* in Kaharamana, an *indica* rice (*Oryza sativa* L.), Acta Genetica Sinica, 33: 262-268 (苏昌潮, 翟虎渠, 王春明, 孙立宏, 万建民, 2006, 利用SSR定位籼稻品种Kaharamana中抗褐飞虱基因*Bph9*, 遗传学报, 33(3): 262-268)
- Sun L.H., Su C.C., Wang C.M., Zhai H.Q., and Wan J.M., 2005, Mapping of a major resistance gene to the brown planthopper in the rice cultivar rathu heenati, Breeding Science, 55(4): 391-396

- Sun L.H., Wang C.M., Su C.C., Liu Y.Q., Zhai H.Q., and Wan J.M., 2006, Mapping and Marker-assisted Selection of a Brown Planthopper Resistance Gene *bph2* in Rice (*Oryza sativa* L.), *Acta Genetica Sinica*, 33(8): 717-723
- Sun X.F., Tang K.X., Wan B.L., Qi H.X., and Lu X.G., 2001, Transgenic rice pure lines expressing GNA resistant to brown planthopper, *Kexue Tongbao (Chinese Science Bulletin)*, 46(13): 1108-1113 (孙小芬, 唐克轩, 万丙良, 戚华雄, 卢兴桂, 2001, 表达雪花莲凝集素(GNA)的转基因水稻纯系抗褐飞虱, *科学通报*, 46(13): 1108-1113)
- Tan G.X., Weng Q.M., Ren X., Huang Z., Zhu L.L., and He G.C., 2004, Two whitebacked planthopper resistance genes in rice share the same loci with those for brown planthopper resistance, *Heredity*, 92(3): 212-217
- Wang B.N., Huang Z., Shu L.H., Ren X., Li X.H., and He G.C., 2001, Molecular mapping of two new resistant genes to rice brown planthopper from wild rice, *Chinese Science Bulletin*, 46(1): 46-49 (王布哪, 黄臻, 舒理慧, 任翔, 李香花, 何光存, 2001, 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*, 46(1): 46-49)
- Wu A., Pang Y., Sun X., and Tang K., 2002, Homozygous transgenic rice lines expressing GNA with enhanced resistance to the rice sap-sucking pest *Laodelphax striatellus*, *Plant Breeding*, 121(1): 93-95
- Xu X.F., Mei H.W., Luo L.J., Cheng X.N., and Li Z.K., 2002, RFLP facilitated investigation of the quantitative resistance of brown planthopper (*Nilaparvata lugens*), *Theor. Appl. Genet.*, 104(2-3): 248-253
- Yang H.Y., Ren X., Weng Q.M., Zhu L.L., and He G.C., 2002, Molecular mapping and genetic analysis of a rice brown planthopper (*Nilaparvata lugens* Stål) resistance gene, *Hereditas*, 136(1): 39-43
- Yang H.Y., You A.Q., Yang Z.F., Zhang F.T., He R.F., Zhu L.L., and He G.C., 2004, High-resolution genetic mapping at the *Bph15* locus for brown planthopper resistance in rice (*Oryza sativa* L.), *Theor. Appl. Genet.*, 110(1): 182-191
- Yang Q.Z., Lin F., Feng S.J., Wang L., and Pan Q.H., 2009, Recent Progress on Molecular Mapping and Cloning of Blast Resistance Genes in Rice (*Oryza sativa* L.), *Zhongguo Nongye Kexue (Scientia Agricultura Sinica)*, 42(5): 1601-1615 (杨勤忠, 林菲, 冯淑杰, 王玲, 潘庆华, 2009, 水稻稻瘟病抗性基因的分子定位及克隆研究进展, *中国农业科学*, 42(5): 1601-1615)
- Yara A., Phi C.N., Matsumura M., Yoshimura A., and Yasui H., 2010, Development of near-isogenic lines for *BPH25(t)* and *BPH26(t)*, which confer resistance to the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål) in indica rice 'ADR52', *Breeding Science*, 60(5): 639-647
- Yi J.L., Zhou S.C., Tang X.Y., Zhou X.Y., Peng Q., Chen L.Y., and Wang H.B., 2011, Research Progress of Rice Breeding by Molecular Design in Grain Quality, *Fenzi Zhiwu Yuzhong (Molecular Plant Breeding (Online))*, 9: 1134-1151 (易俊良, 周少川, 唐晓艳, 周向阳, 彭琼, 陈立云, 王海斌, 2011, 水稻稻米品质的分子设计育种研究进展, *分子植物育种*, 9: 1134-1151)
- Zhang Q., 2009, Genetics and Improvement of Resistance to Bacterial Blight in Hybrid Rice in China, *Zhongguo Shuidao Kexue (Chin. J. Rice Sci.)*, 23(2), 111-119 (章琦, 2009, 中国杂交水稻白叶枯病抗性的遗传改良, *中国水稻科学*, 23(2): 111-119)
- Zhou T., Fan Y.J., Cheng Z.B., Zhou Y.J., 2009, Advances on resistance to rice stripe disease in rice cultivars, *Zhiwu Yichuan Ziyuan Xuebao (Journal of Plant Genetic Resources)*, 10(2): 328-333 (周彤, 范永坚, 程兆榜, 周益军, 2009, 水稻品种条纹叶枯病抗性的研究进展, *植物遗传资源学报*, 10(2): 328-333)

 5thPublisher是一个致力于科学与文化传播的中文出版平台

在5thPublisher上发表论文, 任何人都可以免费在线取阅您的论文

- ※同行评审, 论文接受严格的高质量的评审
- ※在线发表, 论文一经接受, 即刻在线发表
- ※开放取阅, 任何人都可免费取阅无限使用
- ※快捷搜索, 涵盖谷歌学术搜索与知名数据库
- ※论文版权, 作者拥有版权读者自动授权使用

在线投稿: <http://5th.sophiapublisher.com>