

# 水稻抗稻飞虱基因遗传与定位研究进展

余娇娇<sup>1,2</sup>, 段灿星<sup>2</sup>, 李万昌<sup>1,2</sup>, 朱振东<sup>2</sup>, 王晓鸣<sup>2</sup>

(<sup>1</sup>河南师范大学, 新乡 453007; <sup>2</sup>中国农业科学院作物科学研究所/国家农作物基因资源与基因改良重大科学工程, 北京 100081)

**摘要:** 褐飞虱(*Nilaparvata lugens* Stål)、白背飞虱(*Sogatella furcifera* Horvath)和灰飞虱(*Laodelphax striatellus* Fallén)是水稻生产上的重要害虫, 给我国水稻生产造成了严重的经济损失。培育和利用抗虫品种是防治稻飞虱经济有效的措施。抗性遗传和抗性基因研究是进行抗虫育种的基础。目前, 有关水稻抗褐飞虱基因的遗传与定位研究取得了较大进展, 包括 21 个主基因、50 余个 QTLs 和许多褐飞虱抗性相关基因被发掘、定位与克隆, 而白背飞虱和灰飞虱抗性基因尚有待进一步发掘和鉴定。此外, 今后应加强稻飞虱抗性基因在生产上的应用。

**关键词:** 褐飞虱; 白背飞虱; 灰飞虱; 抗性; 基因定位

## Advances in Inheritance and Mapping of Rice Genes Resistance to Plant Hoppers

YU Jiao-jiao<sup>1,2</sup>, DUAN Can-xing<sup>2</sup>, LI Wan-chang<sup>1,2</sup>, ZHU Zhen-dong<sup>2</sup>, WANG Xiao-ming<sup>2</sup>

(<sup>1</sup>Henan Normal University, Xinxiang 453007; <sup>2</sup>Institute of Crop Sciences, National Key

Facility for Crop Gene Resources and Genetic Improvement/Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081)

**Abstract:** Brown planthopper (BPH, *Nilaparvata lugens* Stål), whitebacked planthopper (WBPH, *Sogatella furcifera* Horvath) and small brown planthopper (SBPH, *Laodelphax striatellus* Fallén) are three serious pests of rice, which often cause major yield losses and quality reduction in China. Breeding and utilization of resistant varieties are economical and effective in controlling plant hoppers. Study on resistance inheritance and gene is the base of breeding for pest resistance. Nowadays, great progress in rice genes for resistance to brown planthopper has been made and 21 major BPH resistance genes, more than 50 QTLs, and some resistance-related genes were identified, mapped, and cloned. However, research on WBPH and SBPH resistance genes is still in the early stage. In addition, the application of resistance genes to rice production has to be promoted.

**Key Words:** Brown planthopper; Whitebacked planthopper; Small brown planthopper; Resistance; Gene mapping

稻飞虱是水稻生产上的重要害虫, 广泛分布于亚洲热带、亚热带地区, 属于大范围迁飞性害虫, 包括褐飞虱(*Nilaparvata lugens* Stål)、白背飞虱(*Sogatella furcifera* Horvath)和灰飞虱(*Laodelphax striatellus* Fallén)3种, 属同翅目(Homoptera)、飞虱科(Delphacidae)。其中褐飞虱和白背飞虱主要以直接刺吸汁液为害, 自20世纪70年代以来, 由于水稻品种的更替和耕作制度的变革, 这两种害虫对水稻的危害日趋严重, 多次暴发成灾, 给我国水稻生产造成了

巨大的损失。灰飞虱在3种稻飞虱中发生最早, 主要危害早、中稻秧田和分蘖期的稻苗。除直接刺吸危害外, 灰飞虱还传播水稻条纹叶枯病、黑条矮缩病等重要病毒病。近年来, 频频暴发成灾, 2004年江苏省灰飞虱发生量达150万~18000万/hm<sup>2</sup>。由于灰飞虱大发生, 导致了水稻条纹叶枯病在我国暴发与流行, 给水稻生产造成了严重的威胁<sup>[1-3]</sup>。

一直以来, 施用化学农药是防治稻飞虱最常用的手段, 然而, 长期化学防治不可避免的产生了一系

收稿日期: 2010-12-13

修回日期: 2011-03-04

基金项目: 国家自然科学基金(30971746); 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项(2060302-2-10)

作者简介: 余娇娇, 在读硕士, 研究方向为水稻抗虫基因的发掘与定位

通讯作者: 段灿星, 副研究员, 主要从事作物种质资源抗虫研究。E-mail: duanxc@caas.net.cn

万方数据

列问题,譬如耗费大量人力物力,严重杀伤天敌,加剧环境污染,不断增强稻飞虱种群的抗药性,导致防治效果并不理想<sup>[4-5]</sup>。实践表明,利用抗性品种是防治稻飞虱经济、有效的措施<sup>[6-8]</sup>,而抗性遗传研究是进行抗虫育种的基础。

## 1 水稻抗褐飞虱遗传基础研究

### 1.1 水稻抗褐飞虱主基因遗传和分子定位

由于褐飞虱为害的严重性,许多国家在水稻抗褐飞虱基因的发掘与定位方面进行了深入的研究。迄今为止,已先后发现和鉴定出 21 个抗稻褐飞虱的主效基因,10 个来自于栽培稻,11 个源自于野生稻。显性基因 13 个,即 *Bph1*<sup>[9]</sup>、*Bph3*<sup>[10]</sup>、*Bph6*<sup>[11-12]</sup>、*Bph9*<sup>[13]</sup>、*Bph10* (*t*)<sup>[14-15]</sup>、*Bph12* (*t*)<sup>[16]</sup>、*Bph13* (*t*)<sup>[17]</sup>、*Bph14*、*Bph15*<sup>[18-19]</sup>、*Bph17*<sup>[20]</sup> 和 *Bph18*<sup>[21]</sup>、*Bph20* (*t*) 和 *Bph21* (*t*)<sup>[22]</sup>。隐性基因 8 个,即 *bph2*<sup>[9]</sup>、*bph4*<sup>[10]</sup>、*bph5*<sup>[23]</sup> 和 *bph7*<sup>[9]</sup>、*bph8*<sup>[13]</sup>、*bph11* (*t*)<sup>[24]</sup>、*bph16*<sup>[25]</sup> 和 *bph19* (*t*)<sup>[26]</sup>。

利用三体定位方法,Ikeda 等<sup>[27]</sup>首先将 *Bph1* 和 *bph2* 定位在第 4 染色体上,与矮秆基因 *d*(*ebisu*) 的交换值为 39.4%。然而,利用分子标记技术,*Bph1* 基因被定位在水稻第 12 染色体上<sup>[28-29]</sup>。Sharma 等<sup>[30]</sup>构建了 *Bph1* 的近乎饱和的遗传图谱,获得了与 *Bph1* 紧密连锁的 AFLP 标记 em5814N 和 em2802N,结合 *bph2* 基因的高分辨率遗传连锁图谱,使 *Bph1* 和 *bph2* 的遗传距离在 10.0cM 左右,该研究有助于将这两个抗性基因聚合到同一品种中。后又获得了与该基因紧密连锁的显性 STS 标记 BpE18-3<sup>[31]</sup>。

利用 Tsukushibare/PL4 的 F<sub>2</sub> 群体,Murata 等<sup>[8]</sup>将 *bph2* 基因定位在第 12 染色体上,与标记 G2140 相距 3.5cM。运用 SSR 标记,*bph2* 被定位到第 12 染色体长臂上的 RM463 和 RM7102 之间,分别与之相距 7.2cM 和 7.6cM<sup>[32]</sup>。

利用三体定位方法,抗褐飞虱基因 *Bph3* 和 *bph4* 首先被定位在第 10 染色体上,与圆颖基因 *rk2* 的交换值为 30.3%<sup>[33]</sup>。运用 SSR 标记连锁分析,*Bph3* 被定位在第 3 染色体的 RM8213 和 RM5953 标记之间,遗传距离分别为 3.6cM 和 3.2cM<sup>[34]</sup>; *bph4* 被定位在第 6 染色体上<sup>[35]</sup>。进一步研究表明,*bph4* 与 *Bph6* 等位,并筛选到与 *bph4* 紧密连锁的共显性 RAPD 标记 OPA<sub>938</sub>,遗传距离为 0.52cM,该标记对于辅助选择抗虫育种极具价值<sup>[36]</sup>。Qiu 等<sup>[12]</sup>利用 SSR 和 STS 标记对 *Bph6* 进行了精细定位,最终将该

基因定位在物理距离为 25kb 的 2 个 STS 标记 Y19 和 Y9 之间,为该基因的利用与克隆奠定了基础。

Murata 等<sup>[37]</sup>首次将 Pokkali 中的 *Bph9* 基因定位在第 12 染色体的长臂上,位于标记 S2545 和 G2140 之间。Su 等<sup>[38]</sup>利用 SSR 标记将 *Bph9* 进一步定位于第 12 染色体上标记 RM463 和 RM5341 之间,遗传距离分别为 6.8cM 和 9.7cM。利用 RFLP 标记,Ishii 等<sup>[14]</sup>将 *Bph10* (*t*) 定位在第 12 染色体上,与 RG457 的遗传距离位为 3.68cM。*Bph11* (*t*) 被定位于第 3 染色体的长臂上,与 G1318 的遗传距离为 12.3cM<sup>[14]</sup>; *Bph12* (*t*) 被定位到第 4 染色体的短臂上,位于标记 RM261 和 C946 之间,遗传距离分别为 1.8cM 和 11.6cM<sup>[16]</sup>。*Bph-13* (*t*) 被定位于第 2 染色体上标记 RM240 和 RM250 之间,遗传距离分别为 6.1cM 和 5.5cM<sup>[17]</sup>。Du 等<sup>[39]</sup>利用图位克隆的方法首次分离和克隆了 *Bph14*,这是目前唯一被克隆的抗褐飞虱基因。

结合运用 SSR、RFLP 和 AFLP 标记,Yang 等<sup>[19]</sup>构建了抗褐飞虱基因 *Bph15* 的高分辨率遗传图谱,将该基因定位在第 4 染色体上 47kb 的区段内。利用与 *Bph14* 和 *Bph15* 紧密连锁的 SSR 标记 MRG2329 和 MS5 进行分子标记辅助选择,最终获得一系列目标基因纯合且农艺性状优良的稳定株系<sup>[40]</sup>。

Jena 等<sup>[21]</sup>将 *Bph18* (*t*) 基因精细定位在第 12 染色体长臂的亚末端 843kb 的区域内,该区段包括 3 个 BAC 克隆,获得了与抗褐飞虱表型共分离的 STS 标记 7312.T4A。利用携有 *Bph18* (*t*) 基因抗褐飞虱材料与感虫材料之间在抗虫位点上的单核苷酸差异,成功开发出 1 个 STS 标记 KC1。该标记可以准确区分含或不含抗虫基因 *Bph18* (*t*) 的基因型,因此可用于分子标记辅助选择<sup>[41]</sup>。*bph19* (*t*) 被精细定位到水稻第 13 染色体的短臂上,与标记 RM1022、b1、b2、b3 和 b4 共分离,最终将其定位在 60Kb 的区域内<sup>[26]</sup>。Rahman 等<sup>[22]</sup>对 2 个源于小粒野生稻的抗褐飞虱新基因 *Bph20* (*t*) 和 *Bph21* (*t*) 进行了精细定位,其中 *Bph20* (*t*) 被定位到第 4 染色体短臂上 193.4kb 的区域内,*Bph21* (*t*) 被锚定在第 12 染色体长臂上 194kb 的区域内。上述这些基因的精细定位将有助于加快分子标记辅助选择抗虫育种的进程。

### 1.2 水稻抗褐飞虱 QTL 分析

随着分子标记技术的发展,对由主基因和微效多基因结合控制的遗传以及由微效多基因控制的遗传分析已成为可能。到目前为止,许多抗褐飞虱的

数量性状基因座 (QTL) 已相继被定位, 为培育对褐飞虱具有持久抗性的新品种奠定了基础。

抗虫品种 IR64 含有 *Bph1*, 但 IR64 比其他含有 *Bph1* 的水稻品种表现更持久的抗虫性, 且对已完全适应 *Bph1* 的褐飞虱种群仍表现中抗水平<sup>[42]</sup>。利用来源于 IR64/Azucena 的 DH 作图群体, 进行了抗褐飞虱 QTL 检测。结果表明, IR64 除了含有 *Bph1* 主基因外, 还携带其他抗褐飞虱 QTL, 单个位点解释表型总变异的 5.1% 到 16.6%, 从而在分子水平上阐明了 IR64 持久抗性的机理<sup>[43]</sup>。

抗褐飞虱品系 B5 中的两个抗褐飞虱显性 QTL, 也分别被定位在第 3 染色体的 G1318 和 R1925 和第 4 染色体的 C820 和 S11182 之间, 从标记位置来看与 *bph11(t)* 和 *bph12(t)* 极为接近<sup>[44]</sup>。Xu 等<sup>[45]</sup> 利用来源 Lemont/Teqing 的重组自交系群体检测到 7 个抗褐飞虱位点, 其中 *QBphr5b* 与控制水稻叶片和茎秆茸毛形成主基因 *gll* 邻近, 其他 6 个位点则定位于与抗病有关的染色体区段。利用 Nipponbare/Kasalath//Nipponbare 群体, 3 个苗期抗褐飞虱 QTLs 被分别定位到水稻第 2、10 和 12 染色体上, 各 QTL 的 LOD 值为 2.01 ~ 2.33, 贡献率为 10.4% ~ 16.6%, 可解释群体总表型变异的 39.0%<sup>[46]</sup>。

利用 B5 与明恢 63 构建的重组自交系群体, 4 个与褐飞虱抗性相关的 QTLs 被定位到水稻第 2、3、4 和 9 染色体上, 这些 QTLs 可解释群体总表型变异的 62.6%<sup>[47]</sup>。利用 IR64/Azucena 的 DH 作图群体检测到 6 个与抗褐飞虱相关的 QTLs, 其中位于第 2、7 染色体上的 2 个 QTLs 分别与水稻抗生性及苗期抗性相关, 而位于第 1、6 染色体上的 3 个 QTLs 和第 7 染色体上的另一个 QTL 与耐害性相关<sup>[48]</sup>。Su 等<sup>[49]</sup> 利用 DV85 的重组近交系将 1 个新的抗褐飞虱主效 QTL (*Qbph11*), 定位在水稻第 11 染色体上, 位于 RFLP 标记 XNpb202 和 C1172 之间, 该位点能解释表型变异的 68.4%。

以 Col. 5Thailand 为母本、广亲和品种 02428 为父本构建了作图群体, 在第 2、6 和 12 染色体上各检测到 1 个 QTL, 其 LOD 值为 2.77 ~ 18.3, 贡献率为 13.1% ~ 46.2%, 可解释群体总表型变异的 88.7%, 抗性均来自抗虫亲本 Col. 5Thailand<sup>[34]</sup>。与这些数量性状基因座连锁的分子标记可望应用于聚合多个抗性基因, 培育对褐飞虱具有持久抗性的水稻新品种。

### 1.3 水稻抗褐飞虱相关基因研究

随着 SSH、DDRT-PCR、cDNA-AFLP 和基因芯片等分子生物学新技术的快速发展, 加速新基因的发掘与克隆已成为国内外研究的热点, 极大地促进了水稻抗逆相关基因克隆与功能鉴定研究在国内外的广泛开展。Chen 等<sup>[50]</sup> 通过双向电泳技术鉴定出了一个与褐飞虱取食相关的蛋白质。通过双元载体构建抗虫水稻 B5 和药用野生稻的基因组文库, 利用与抗虫基因紧密连锁的分子标记筛选文库, 将阳性克隆用来转化感虫的栽培稻, 成功获得了转化植株<sup>[51-52]</sup>。应用抑制差减杂交 (SSH) 技术, 从水稻中分离到 200 多条与抗褐飞虱反应相关的基因, 其中一些基因是受褐飞虱取食特异性诱导的, 为抗褐飞虱基因的利用与克隆打下了基础<sup>[53-54]</sup>。Zhang 等<sup>[55]</sup> 研究了褐飞虱取食对不同基因的诱导表达情况, 结果表明, 经褐飞虱取食诱导后, 在抗虫品种 B5 中有 14 个基因、感虫品种明恢 63 中有 44 个基因的表达呈现显著上调或下调。Wang 等<sup>[56]</sup> 构建了褐飞虱取食后 B5 的正、反向 SSH 文库, 筛选得到 136 个可能的抗虫相关的表达序列标签 (EST); 通过构建褐飞虱诱导的全长 B5cDNA 文库, 分离了 3 个受褐飞虱诱导的特异表达基因的全长 cDNA (*Os-Bil*、*Os-Bit* 和 *RH3*)。Yuan 等<sup>[57]</sup> 通过 SSH 获得了 27 个对褐飞虱取食后产生不同反应的基因, 其中 25 个基因的转录被褐飞虱取食诱导, 2 个被抑制。Park 等<sup>[58]</sup> 利用近等基因系, 通过代表性差异分析 (RDA) 分离获得了数个与褐飞虱抗性相关的候选基因。Wang 等<sup>[59]</sup> 研究了两种不同抗性的水稻 (B5 与明恢 63) 对褐飞虱取食的应答, 获得了 160 个受褐飞虱取食显著诱导的单一基因。通过 SSH 技术构建 B5 和 TN1 的正反向差减 cDNA 文库, 筛选到 19 个抗褐飞虱相关基因, 其中有 11 个表达上调, 8 个下调, 提示它们可能在褐飞虱适应抗性水稻过程中发挥了重要作用<sup>[60]</sup>。

## 2 水稻抗白背飞虱的研究

### 2.1 水稻品种对白背飞虱抗性的遗传分析

国际水稻研究所自 1976 年起开始对白背飞虱的抗性材料进行遗传分析, 目前, 已鉴定并命名了 8 个水稻抗白背飞虱的主效基因, 即 *Wbph1*<sup>[61]</sup>、*Wbph2*<sup>[62]</sup>、*Wbph3*、*wbph4*<sup>[63]</sup>、*Wbph5*<sup>[64]</sup>、*Wbph6*<sup>[65]</sup>、*Wbph7(t)* 和 *Wbph8(t)*<sup>[66]</sup>。其中 N22 带有抗白背飞虱基因 *Wbph1*; ARC10239 携带 *Wbph2*; ADR52 具有 *Wbph3*; Podiwi-A8D 携带隐性抗白背飞虱基因 *wb-*

ph4;NDiang Marie 带有 *Wbph5*;鬼衣谷携带 *Wbph6*;抗源来自药用野生稻的抗性品系 B5 携带 *Wbph7(t)* 和 *Wbph8(t)*。

迄今为止,已明确对白背飞虱抗性遗传规律的水稻材料有 50 多个品种,其中 IET5741、Ptb33、Ptb19 和石崖釉等 15 份抗源材料受显性单基因控制,Nebeshi 和白秆糯等 28 个品种受隐性单基因控制<sup>[67]</sup>;Chaia Anaser 等 3 个品种受 *Wbph1* 和 *Wbph3* 控制<sup>[64]</sup>,Colombo 和 We 1240 携带 *Wbph2* 和一个隐性基因,Pundia 和 Mahia Bankoi 携带一个未知显性基因和一个隐性基因<sup>[62]</sup>;Landi Sarakanti 受隐性双基因控制。白背飞虱抗性除受主基因控制外,在某些水稻品种中还含有微效基因控制的抗性,一些具有微效基因的品种通过其对主基因的修饰,在抗虫性中起着重要作用。

## 2.2 水稻抗白背飞虱基因的定位

关于水稻抗白背飞虱基因的定位研究,仅有少数报道。McCouch 等<sup>[68]</sup>应用 TN1/IR36 近等基因系检测到与 *Wbph1* 共分离的 RFLP 标记 RG146 和 RG445,但由于这两个标记为多拷贝标记,且在近等基因系间未检测到其他多态性标记,因此未能将 *Wbph1* 定位到染色体上。

利用 RFLP 标记,Liu 等<sup>[69]</sup>将 *Wbph2* 定位于水稻第 6 染色体上,筛选到与该基因连锁的 RFLP 标记 RZ667、RG264 和 RG64,遗传距离分别为 25.6cM、36.4cM 和 27.8cM。以水稻 TN1/鬼衣谷的 F<sub>3</sub>家系为作图群体,*Wbph6(t)* 被定位到水稻第 11 染色体的短臂上,与标记 RM167 的遗传距离为 21.2cM<sup>[70]</sup>。

以 B5/明恢 63 重组近交系为作图群体,*Wbph7(t)* 被定位在水稻第 3 染色体长臂末端的 RFLP 标记 R1925 和 G1318 之间,两标记的遗传距离在 1.1cM 之内,*Wbph8(t)* 则被定位在第 4 染色体的短臂上,靠近着丝点区域,位于遗传距离在 0.3cM 之内的两标记 R288 和 S11182 之间,这两个基因分别与抗褐飞虱基因 *Qbpl* 和 *Qbp2* 位于染色体上的相同座位上,该结果对于标记辅助抗虫育种具有重要意义<sup>[66]</sup>。

Kadirvel 等<sup>[71]</sup>利用 IR64/Azucena 的 DH 群体,将一个控制干重差异的 QTL 定位于水稻第 11 染色体 RG167 与 RG103 之间。通过 Asominori/IR24 的重组自交系,8 个与水渍状病变和杀卵反应有关的 QTLs 被检测到,分别位于 Asominori 的第 1、3 和 6 染色体的短臂、第 8 和 12 的长臂和 IR24 的第 2 和 6

染色体的长臂及第 10 染色体上,其中位于第 6 染色体短臂上的 QTL 效应最大,R1954 可作为 MAS 的标记<sup>[72]</sup>。利用 ZYQ8/JX17 的 DH 群体,2 个与杀卵反应有关的 QTL 被定位到第 6 和 11 染色体,1 个主要的 QTL 位于第 6 染色体上标记 CT201 和 RZ450 之间,可解释 20.7% 的变异度,另一个位于第 11 染色体标记 RG 167 与 CT442 之间<sup>[73]</sup>。

## 3 水稻抗灰飞虱的研究

灰飞虱作为水稻生产上的一种重要害虫,曾于 20 世纪 50、60 年代在我国及日本、朝鲜等地爆发成灾,当时,朝鲜曾开展过水稻抗灰飞虱品种选育的工作<sup>[74]</sup>,但此后有关灰飞虱抗性研究的报道甚少。近年来,随着灰飞虱及其传播的水稻条纹叶枯病的大规模爆发成灾,有关灰飞虱的抗性、防治、传毒机理等相关研究日益得到重视。

根据灰飞虱的特性,建立了适用于水稻抗灰飞虱苗期鉴定技术——改进的苗期集团筛选法。利用该方法鉴定了数百份水稻种质,筛选出对灰飞虱具有抗性的材料 30 余份,分析了部分种质的抗性机制<sup>[75]</sup>。

DV85 对灰飞虱表现明显的苗期抗性,利用 Kinmaze/DV85 重组自交系群体进行了抗灰飞虱 QTL 分析。通过苗期集团筛选法,在第 11 染色体上检测到 2 个抗性 QTLs,贡献率分别为 16.7% 和 27.8%。通过排驱性和抗性性测验,在第 3、4 和 11 染色体上各检测到 1 个排驱性相关 QTL,可解释 37.5% 的总表型变异,在第 3 和 11 染色体上各检测到 1 个抗性性相关 QTL。其中位于第 11 染色体上的 XNpb202 ~ C1172 标记区间的抗性 QTL 具有重演性,说明该位点能够稳定表达<sup>[76]</sup>。

Kasalath 是高抗灰飞虱的籼稻品种。利用 Nipponbare/Kasalath//Nipponbare 群体通过苗期集团接虫,在第 3、11 染色体上共检测到 3 个抗灰飞虱位点 *Qsbph3b*、*Qsbph11d*、*Qsbph11e*,贡献率为 12.6% ~ 23.5%。通过排驱性测验,检测到 3 个对灰飞虱具有排驱性的 QTLs(*Qsbph3c*、*Qsbph8* 和 *Qsbph11f*),分别位于第 3、8 和 11 染色体上,可解释群体表型总变异的 36.4%。此外,在第 2 和 11 染色体上各检测到 1 个抗性位点 *Qsbph2* 和 *Qsbph11g*。其中 *Qsbph11e*、*Qsbph11f* 和 *Qsbph11g* 均位于第 11 染色体上标记 S2260 ~ G257 之间,表明该位点对 Kasalath 的抗性表现起着重要作用<sup>[77]</sup>。

Mudgo 高抗稻灰飞虱,利用 Mudgo/武育梗 3 号

$F_2$  群体, 在第 2、3 和 12 染色体上各检测到 1 个抗灰飞虱位点 *Qsbph2b*、*Qsbph3d* 和 *Qsbph12a*, 单个 LOD 值分别为 3.25、3.11 和 6.82, 贡献率分别为 17.3%、15.6% 和 35.8%。其中 *Qsbph12a* 与标记 RM3331 和 I12-17 紧密连锁。结合表型鉴定的结果, *Qsbph12a* 应为抗灰飞虱主效 QTL, 与该位点紧密连锁的标记可用于抗灰飞虱快速选择辅助育种<sup>[78]</sup>。

## 4 问题与展望

由于稻飞虱为害的严重性, 亚洲各国在稻飞虱的防治上开展了大量的工作, 由于化学农药具有见效快的特点, 目前, 对稻飞虱的防治主要依靠大量化学药剂的施用, 为水稻生产挽回了大量的损失, 正因为如此, 有关水稻抗稻飞虱基因的研究进展相对较为缓慢。然而, 化学防治本身具有滞后性和被动性, 而稻飞虱具有迁飞性、突发性和爆发性等发生为害特点, 往往导致防治不及时或不到位, 致使防治效果不甚理想, 给水稻生产造成重大损失<sup>[79]</sup>。

多年的研究和生产实践表明, 利用水稻品种的抗虫性是控制稻飞虱为害的经济、安全、有效措施, 能达到主动防治的目的。1973 年, IRRI 育成了携带 *Bph1* 基因的抗虫品种 IR26, 在所有种植该品种的地区, 褐飞虱种群数量明显下降, 大大减轻了褐飞虱的危害。当褐飞虱新的生物型种群上升, 在 IR26 等具有 *Bph1* 抗性基因的品种上暴发时, IRRI 于 1976 年又推出了 IR36 等具 *Bph2* 抗性基因的品种, 又一次使褐飞虱种群数量下降。1982 年, IR56 等含有 *Bph3* 的抗虫品种选育成功, 再次减轻了褐飞虱的为害。

日本和韩国是种植粳稻的国家, 他们主要是利用粳稻的抗虫资源培育粳稻抗虫品种。日本农业研究中心于 1984 年育成第 1 个抗褐飞虱粳稻品种 Norin-PL3, 1985 年又育成另一个粳稻品种 Norin-PL4, 之后又育成抗性品种 Norin-PL10 (*Bph3*) 和 Norin-PL7 (*bph4*)。韩国在过去的 20 年里培育了许多抗褐飞虱品种, 如 Hwacheongbyeon 等。我国也先后育成一系列抗褐飞虱和白背飞虱或兼抗褐飞虱和白背飞虱的水稻品种(系), 对褐飞虱和白背飞虱的防治起到了积极的作用。尽管如此, 稻飞虱几乎每年都会给我国乃至亚洲水稻生产造成很大的损失, 尤其是褐飞虱。究其原因, 除了气候条件、品种更替、种植方式等方面的影响外, 褐飞虱生物型的不断

变化也是一个重要因素, 常导致抗虫品种原有的抗性丧失, 因此, 发掘新抗源、定位和克隆抗性基因以及将不同抗性基因聚合到优良品种等已成为重要的课题。

近年来, 水稻主要生产国已在水稻抗飞虱基因的发掘、定位与应用等方面开展了较为深入的研究, 并取得了一定的进展。迄今已发掘出 21 个抗褐飞虱主基因和 50 余个抗褐飞虱 QTLs, 其中 *Bph14* 被克隆, *Bph6*、*Bph15*、*Bph18*、*bph19(t)*、*Bph20(t)* 和 *Bph21(t)* 被精细定位, 上述研究将加快水稻分子标记辅助抗虫育种的进展和转基因抗虫品种的培育。Sun 等<sup>[32]</sup> 利用与源自 ASD7 的抗褐飞虱基因 *bph2* 连锁的 SSR 标记 RM7102 和 RM463 对 C418/ASD7 的  $BC_1F_1$  和  $BC_2F_2$  进行了标记辅助选择, 选择效率分别为 89.90% 和 91.2%, 表明为标记辅助选择是快速而有效的。李进波等<sup>[40]</sup> 利用与 *Bph14*<sup>[22]</sup> 和 *Bph15* 紧密连锁的 SSR 标记 MRG2329 和 MS5 在抗褐飞虱水稻分离群体 9311/B5 和 1826/B5 的后代中进行辅助选择, 筛选到一批目标基因纯合且农艺性状优良的稳定株系, 其中, 24 份 *Bph14* 纯合的株系对褐飞虱表现中抗至高抗, 6 份 *Bph15* 基因纯合的株系全部表现为抗和高抗, 6 份聚合有 *Bph14* 和 *Bph15* 基因的株系对褐飞虱表现高抗, 这些研究将为标记辅助选择快速培育抗稻飞虱水稻品种提供技术基础。最近, 武汉大学朱英国院士培育出世界首个抗褐飞虱优质高产中稻品种两优 234, 分子标记检测表明, 两优 234 的母本两系不育系 Bph68s 含有抗褐飞虱基因 *Bph14* 和 *Bph15*, 该品种的推广应用, 将有效降低褐飞虱的为害<sup>[80]</sup>。迄今, 尚未见有关利用与抗稻飞虱 QTL 连锁的标记进行辅助选择的研究报道, 这可能与目标 QTL 位点的效应不大或未找到与目标 QTL 位点紧密连锁的分子标记有关。近年来, 育种家们对抗性相关的 QTL 位点越来越感兴趣, 并力图用于育种中。因此, 随着目标 QTL 的精细定位与克隆, 将有越来越多的 QTL 位点应用于育种实践。

目前, 有关白背飞虱和灰飞虱抗性遗传和抗性基因的研究尚未深入展开, 这也是近年来灰飞虱不断暴发成灾的重要原因。因此, 不断筛选稻飞虱抗性资源, 鉴定新的抗性基因, 结合分子标记辅助选择技术聚合多个抗虫主基因或 QTL, 选育具有抗不同生物型或多种害虫的水稻品种, 减轻抗虫品种对稻飞虱的选择压力, 延长品种的使用年限, 是有效防止稻飞虱大规模暴发成灾的重要途径。

## 参考文献

- [1] 邵德良,李瑛,梅爱中,等. 2004 年稻田灰飞虱重发原因分析与控制对策[J]. 中国植保导刊,2005,25(3):33-35
- [2] 魏太云,王辉,林含新,等. 我国水稻条纹病毒种群遗传结果初步分析[J]. 植物病理学报,2003,33(3):284-285
- [3] 周彤,范永华,程兆榜,等. 水稻品种条纹叶枯病抗性的研究进展[J]. 植物遗传资源学报,2009,10(2):328-333
- [4] Endo S, Tsurumachi M. Insecticide resistance and insensitive acetylcholinesterase in small brown planthopper, *Laodelphax striatellus* [J]. J Pestic Sci, 2000, 25(4):395-397
- [5] Endo S, Takahashi A, Tsurumachi M. Insecticide susceptibility of the small brown planthopper, *Laodelphax striatellus* Fallén (Homoptera: Delphacidae), collected from East Asia [J]. Appl Entomol Zool, 2002, 37(1):79-84
- [6] Jeon Y H, Ahn S N, Choi H C, et al. Identification of a RAPD marker linked to a brown planthopper resistance gene in rice [J]. Euphytica, 1999, 107:23-28
- [7] 王建军,俞晓平,吕仲贤,等. 轴型杂交水稻抗褐飞虱育种研究[J]. 中国水稻科学,1999,13(4):242-244
- [8] Murata K, Fujiwara M, Kaneda C, et al. RFLP mapping of a brown planthopper (*Nilaparvata lugens* Stål) resistance gene *bph2* of indica rice introgressed into a japonica breeding line 'Norin-PL4' [J]. Gene Genet Syst, 1998, 73:359-364
- [9] Athwal D S, Pathak M D, Bacalango E H, et al. Genetics of resistance to brown planthoppers and green leaf hoppers in *Oryza sativa* L. [J]. Crop Sci, 1971, 11:747-750
- [10] Lakshminarayana A, Khush G S. New genes for resistance to the brown planthopper in rice [J]. Crop Sci, 1977, 17:96-100
- [11] Kabir M A, Kush G S. Genetic analysis of resistance to brown planthopper in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Plant Breed, 1988, 100:54-58
- [12] 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 [J]. Theor Appl Genet, 2010, 121:1601-1611
- [13] Nemoto H, Ikeda R, Kaneda C. New genes for resistance to brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål), in rice [J]. Japan J Breed, 1989, 39:23-28
- [14] Ishii T, Brar D S, Multani D S, et al. Molecular tagging of genes for brown planthopper resistance and earliness introgressed from *Oryza australiensis* into cultivated rice, *O. sativa* [J]. Genome, 1994, 37:217-221
- [15] Multani D S, Jena K K, Brar D S. Development of monosomic alien addition lines and introgression of genes from *Oryza australiensis* Domin. to cultivated rice, *O. sativa* L. [J]. Theor Appl Genet, 1994, 88:102-109
- [16] Yang H X, Ren X, Weng Q, et al. Molecular mapping and genetic analysis of a rice brown planthopper (*Nilaparvata lugens* Stål) resistance gene [J]. Hereditas, 2002, 136:39-43
- [17] 刘国庆,颜辉煌,傅强,等. 栽培稻的繁穗野生稻抗褐飞虱主效基因的遗传定位[J]. 科学通报,2001,46(9):738-742
- [18] Huang Z, He G, Shu L, et al. Identification and mapping of two brown planthopper resistance gene in rice [J]. Theor Appl Genet, 2001, 102:929-934
- [19] 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.) [J]. Theor Appl Genet, 2004, 110:182-191
- [20] [http://www.gr-amene.org/db/mutant/search\\_mutant? id = GR:0061296](http://www.gr-amene.org/db/mutant/search_mutant? id = GR:0061296)
- [21] Jena K K, Jeung J U, Lee J 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.) [J]. Theor Appl Genet, 2006, 112:288-297
- [22] Rahman M L, Jiang W, Chu S H, et al. High-resolution mapping of two rice brown planthopper resistance genes, *Bph20(t)* and *Bph21(t)*, originating from *Oryza minuta* [J]. Theor Appl Genet, 2009, 119:1237-1246
- [23] Khush G S, Rezaul Karim A N M, Angeles E R. Genetics of resistance of rice cultivar AR10550 to Bangladesh brown planthopper biotype [J]. J Genet, 1985, 64:121-125
- [24] Hirabayashi H, Ogawa T. Identification and utilization of DNA markers linked to genes for resistance to brown planthopper (BPH) in rice [J]. Recent Adv Breed Sci, 1999, 41:71-74
- [25] Bad gene accession. [EB/OL]. [2010-12-01]. [http://www.gramene.org/db/mutant/search\\_mutant? id = GR:0061163](http://www.gramene.org/db/mutant/search_mutant? id = GR:0061163)
- [26] Chen J W, Wang L, Pang X F, et al. Genetic analysis and fine mapping of a rice brown planthopper (*Nilaparvata lugens* Stål) resistance gene *bph19(t)* [J]. Mol Genet Genom, 2006, 1:1-9
- [27] Ikeda R, Kaneda C. Trisomic analysis of resistance to brown planthopper, *Nilaparvata lugens* Stål, in rice [J]. Japan J Breed, 1983, 33:40-44
- [28] Hirabayashi H, Ogawa T. RFLP Mapping of *Bph-1* (Brown planthopper resistance gene) in rice [J]. Breed Sci, 1995, 45:369-371
- [29] Huang N, Mew T, Magpantay G, et al. RFLP mapping of isozymes, RAPD and QTLs for grain shape, brown planthopper resistance gene in a doubled haploid rice population [J]. Mol Breed, 1997, 3:105-113
- [30] Sharma N, Ketipearachchi Y, Murata K, et al. RFLP/AFLP mapping of a brown planthopper (*Nilaparvata lugens* Stål) resistance gene *Bph1* in rice [J]. Euphytica, 2003, 129(1):109-117
- [31] Kim S M, Sohn J K. Identification of a rice gene (*Bph1*) conferring resistance to brown planthopper (*Nilaparvata lugens* Stål) using STS markers [J]. Mol Cells, 2005, 20:30-34
- [32] Sun L H, Wang C M, Su C C, et al. mapping and marker-assisted selection of a brown planthopper resistance gene *bph2* in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Acta Genet Sin, 2006, 33(8):717-723
- [33] Ikeda R, Kaneda C. Genetic analysis of resistance to brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål), in rice [J]. Japan J Breed, 1981, 31(3):279-285
- [34] Sun L, Liu Y, Jiang L, et al. Identification of quantitative trait loci associated with resistance to brown planthopper in the indica rice cultivar Col. 5 Thailand [J]. Hereditas, 2007, 144(2):48-52
- [35] Kawaguchi M, Murata K, Ishii T, et al. Assignment of a brown planthopper (*Nilaparvata lugens* Stål) resistance gene *bph4* to the rice chromosome 6 [J]. Breed Sci, 2001, 51:13-18
- [36] Jena K K, Pasalu I C, Rao Y K, et al. Molecular tagging of a gene for resistance to brown planthopper in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Euphytica, 2003, 129(1):81-88
- [37] Murata K, Fujiwara M, Nakamura C. Mapping of brown planthopper resistance genes *bph2* and *Bph9* in rice [J]. J Crop Sci Breed, 1998b, 43:4-7
- [38] Su C C, Zhai H Q, Wang C M, et al. SSR mapping of brown planthopper resistance gene *bph9* in kaharamana, an indica rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Acta Genet Sin, 2006, 33(3):262-268
- [39] Du B, Zhang W L, Liu B F, et al. Identification and characterization of *Bph14*, a gene conferring resistance to brown planthopper in rice [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2009, 106:22163-22168
- [40] 李进波,夏明元,戚华雄,等. 水稻抗褐飞虱基因 *Bph14* 和 *Bph15* 的分子标记辅助选择 [J]. 中国农业科学, 2006, 39(10):2132-2137
- [41] 梁涛涛,王春连,赖凤香,等. 水稻抗褐飞虱基因 *Bph18(t)* 的 STS 标记开发及有效性验证 [J]. 中国水稻科学, 2010, 24(3):244-250
- [42] Cohen M B, Alam S N, Medina E B, et al. Brown planthopper, *Nilaparvata lugens*, and resistance in rice cultivar IR64: Mechanism and role in successful *N. lugens* management in Central Luzon, Philippines [J]. Entomol Experim Appl, 1997, 85:221-229
- [43] Alam S N, Cohen M B. Detection and analysis of QTLs for resistance to the brown planthopper, *Nilaparvata lugens*, in a doubled-

- haploid rice population [J]. Theor Appl Genet, 1998, 97: 1370-1379
- [44] 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 [J]. 科学通报, 2001, 46(1): 46-49
- [45] Xu X F, Mei H W, Luo L J, et al. RFLP-facilitated investigation of the quantitative resistance of rice to brown planthopper (*Nilaparvata lugens*) [J]. Theor Appl Genet, 2002, 104: 248-253
- [46] 苏吕潮, 程週年, 翟虎渠, 等. 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 [J]. 遗传学报, 2002, 29(4): 332-339
- [47] Ren X, Wang X, Yuan H, et al. Mapping quantitative trait loci and expressed sequence tags related to brown planthopper resistance in rice [J]. Plant Breed, 2004, 123(4): 342-348
- [48] Soundararajan R P, Kadirvel P, Gunathilagaraj K, et al. Mapping of quantitative trait loci associated with resistance to brown planthopper in rice by means of a doubled haploid population [J]. Crop Sci, 2004, 44: 2214-2220
- [49] Su C C, Wan J M, Zhai H Q, et al. A new locus for resistance to brown planthopper identified in the indica rice variety DV85 [J]. Plant Breed, 2005, 124: 93-95
- [50] Chen R Z, Weng Q M, Huang Z, et al. Analysis of resistance-related proteins in rice against brown planthopper by two-dimensional electrophoresis [J]. Acta Bot Sin, 2002(44): 427-432
- [51] He R F, Wang Y Y, Shi Z Y, et al. Construction of genomic library of wild rice and Agrobacterium-mediated transformation of large insert DNA linked to BPH resistance locus [J]. Genes, 2003: 113-121
- [52] Shi Z Y, Ren X, Weng Q M, et al. Construction of genomic library of a BPH resistant rice line with binary vector and physical map of the *Qbpl* locus [J]. Plant Sci, 2003, 165: 879-885
- [53] Weng Q M, Huang Z, Wang X L, et al. In situ localization of proteinase inhibitor mRNA in rice plant challenged by brown planthopper [J]. Chin Sci Bull, 2003, 48(10): 827-830
- [54] Yuan H Y, Chen X P, Zhu L L, et al. Isolation and characterization of a novel rice gene encoding a putative insect-inducible protein homologous to wheat wirl [J]. Plant Physiol, 2004, 161: 79-85
- [55] Zhang F T, Zhu L L, He G C. Differential gene expression in response to brown planthopper feeding in rice [J]. J Plant Physiol, 2004, 161: 53-62
- [56] Wang X L, He R F, He G C. Construction of suppression subtractive hybridization libraries and identification of brown planthopper-induced genes [J]. J Plant Physiol, 2005, 162: 1254-1262
- [57] Yuan H Y, Chen X P, Zhu L L, et al. Identification of genes responsive to brown planthopper *Nilaparvata lugens* Stål (Homoptera: Delphacidae) feeding in rice [J]. Planta, 2005, 221: 105-112
- [58] Park D S, Lee S K, Lee J H, et al. The identification of candidate rice genes that confer resistance to the brown planthopper (*Nilaparvata lugens*) through representational difference analysis [J]. Theor Appl Genet, 2007, 115: 537-547
- [59] Wang Y Y, Wang X L, Yuan H Y, et al. Responses of two contrasting genotypes of rice to brown planthopper [J]. Mol Plant-Microbe Interact, 2008, 20: 122-132
- [60] 杨之帆, 陈永勤, 李春华, 等. 利用抑制差减杂交技术分离水稻抗性调控的褐飞虱基因 [J]. 昆虫学报, 2009, 52(10): 1059-1067
- [61] Sidhu G S, Khush G S, Medrano F G. A dominant gene in rice for resistance to whitebacked planthopper and its relationship to other plant characteristics [J]. Euphytica, 1979, 28: 227-232
- [62] Angeles E R, Khush G S, Heinrichs E A. New genes for resistance to whitebacked planthopper in rice [J]. Crop Sci, 1981, 21: 47-50
- [63] Hernandez J E, Khush G S. Genetics of resistance to whitebacked planthopper in some rice varieties [J]. Oryza, 1981, 18: 44-50
- [64] Wu C F, Khush G S. A new dominant gene for resistance to whitebacked planthopper in rice [J]. Crop Sci, 1985, 25(3): 505-509
- [65] 李西明. 水稻白背飞虱新抗源的发掘、遗传研究和新抗性基因的分子定位 [D]. 南京: 南京农业大学, 2003
- [66] Tan G X, Weng Q M, Ren X, et al. Two whitebacked planthopper resistance genes in rice share the same loci with those for brown planthopper resistance [J]. Heredity, 2004, 92: 212-217
- [67] 李西明, 马良勇, 刘光杰, 等. 农香 16 等六个水稻新品种 (系) 对白背飞虱抗性的遗传分析 [J]. 中国农业科学, 2001, 34(6): 615-618
- [68] McCouch S R, Khush G S, Tanksley S D. Tagging genes for disease and insect resistance via linkage to RFLP markers. Rice Genetics II [M]. Manila, Philippines, 1991: 443-449
- [69] Liu Z Y, Liu G J. Study on mapping the resistant gene to the whitebacked planthopper, *Sogatella furcifera* using RFLP markers [J]. Chin Rice Res Newslet, 2001, 9(2): 10
- [70] 马良勇, 庄杰云, 刘光杰, 等. 水稻抗白背飞虱新基因 *Wbph6* (*t*) 的初步定位 [J]. 中国水稻科学, 2002, 16(1): 15-18
- [71] Kadirvel R, Maheswaran M, Gunathilagaraj K. Molecular mapping of quantitative trait loci (QTL) associated with whitebacked planthopper in rice [J]. In Rice Res Newslet, 1999, 24(3): 12-13
- [72] Yamasaki H, Tsunematsu H, Yoshimura A, et al. Quantitative trait loci mapping of ovicidal response in rice (*Oryza sativa* L.) against whitebacked planthopper (*Sogatella furcifera* Hovath) [J]. Crop Sci, 1999, 39(4): 1178-1183
- [73] Sogawa H, Fujimoto H, Qian Q, et al. QTLs for ovicidal response to whitebacked planthopper in rice [J]. Chin Rice Res Newslet, 2001, 9(4): 5
- [74] Choi S Y, Lee J O, Lee H R, et al. Resistance of new varieties Mi-lyang No. 21 and No. 23 to plant and leafhoppers [J]. Plant Protec, 1976, 15: 147-151
- [75] 段灿星, 张世贤, 陈青, 等. 水稻种质资源抗灰飞虱评价及抗性机制分析 [J]. 中国水稻科学, 2007, 21(4): 425-430
- [76] Duan C X, Wan J M, Zhai H Q, et al. Quantitative trait loci mapping of resistance to *Laodelphax striatellus* (Homoptera: Delphacidae) in rice using recombinant inbred lines [J]. J Econ Entomol, 2007, 100: 1450-1455
- [77] Duan C X, Su N, Cheng Z J, et al. QTL Analysis for the resistance to small brown planthopper (*Laodelphax striatellus* Fallén) in rice using backcross inbred lines [J]. Plant Breed, 2010, 129: 63-67
- [78] 段灿星, 程治军, 雷才林, 等. 利用 Mudgo/武育梗 3 号 F<sub>2</sub> 群体分析水稻抗灰飞虱 QTL [J]. 作物学报, 2009, 35(3): 388-394
- [79] 程週年, 吴进才, 马飞. 褐飞虱研究与防治 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2003: 29-32
- [80] <http://www.bioon.com/bioindustry/agriculture/451251.shtml>

### 欢迎订阅《北方果树》

《北方果树》由辽宁省农业科学院主管, 主办单位为辽宁省果树科学研究所、沈阳农业大学园艺学院和辽宁省果树学会。技术范围: 落叶果树 (含经济林)、西甜瓜和草莓等新品种的选育、引进; 品种特性与配套栽培技术; 土壤管理与肥料的科学施用; 病虫害的发生规律与防治技术; 植物生长调节剂及其应用; 组织培养与脱毒技术; 果品贮藏与加工; 产业化经营与集约化栽培; 果园机械与果园管理机械化等。

双月刊, 单月 10 日出版, 大 16 开本, 64 页, 彩色四封。定价 5 元, 全年 30 元。邮发代号: 8-213

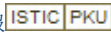
地址: (115009) 辽宁省营口市熊岳镇铁东街《北方果树》编辑部

电话: 0417-7848206 (兼传真), 7039636 (广告部), 7033159 (编辑部), 7032701 (发行部) E-mail: lgqbscn@yahoo.com.cn



作者: 余娇娇, 段灿星, 李万昌, 朱振东, 王晓鸣, [YU Jiao-jiao](#), [DUAN Can-xing](#), [LI Wan-chang](#),  
[ZHU Zhen-dong](#), [WANG Xiao-ming](#)

作者单位: 余娇娇, 李万昌, [YU Jiao-jiao](#), [LI Wan-chang](#) (河南师范大学, 新乡453007; 中国农业科学院作物科学研究所/  
国家农作物基因资源与基因改良重大科学工程, 北京100081), 段灿星, 朱振东, 王晓鸣, [DUAN Can-](#)  
[xing](#), [ZHU Zhen-dong](#), [WANG Xiao-ming](#) (中国农业科学院作物科学研究所/国家农作物基因资源与基因改良  
重大科学工程, 北京, 100081)

刊名: [植物遗传资源学报](#) 

英文刊名: [Journal of Plant Genetic Resources](#)

年, 卷(期): 2011(5)

## 参考文献(80条)

1. 段灿星;程治军;雷才林 [利用Mudgo/武育梗3号F2群体分析水稻抗灰飞虱QTL](#) 2009(03)
2. [Duan C X;Su N;Cheng Z J QTL Analysis for the resistance to small brown planthopper \(Laodelphax striatellus Fallén\) in rice using backcross inbred lines](#) 2010
3. [Duan C X;Wan J M;Zhai H Q Quantitative trait loci mapping of resistance to Laodelphax striatellus \(Homoptera:Delphacidae\) in rice using recombinant inbred lines](#) 2007
4. 段灿星;张世贤;陈青 [水稻种质资源抗灰飞虱评价及抗性机制分析](#) 2007(04)
5. [Choi SY;Lee J O;Lee H R Resistance of new varieties Milyang No.21 and No.23 to plant and leafhoppers](#) 1976
6. [查看详情](#)
7. 程遐年;吴进才;马飞 [褐飞虱研究与防治](#) 2003
8. [Hernandez J E;Khush G S Genetics of resistance to whitebacked planthopper in some rice varieties](#) 1981
9. [Angeles E R;Khush G S;Heinrichs E A New genes for resistance to whitebacked planthopper in rice](#) 1981
10. [Sidhu G S;Khush G S;Medrano F G A dominant gene in rice for resistance to whitebacked planthopper and its relationship to other plant characteristics](#) 1979
11. [Wang Y Y;Wang X L;Yuan H Y Responses of two contrasting genotypes of rice to brown planthopper](#) 2008
12. [Park D S;Lee S K;Lee J H The identification of candidate rice genes that confer resistance to the brown planthopper \(Nilaparvata lugens\) through representational difference analysis](#) 2007
13. [Sogawa H;Fujimoto H;Qian Q QTLs forovicidal response to whitebacked planthopper in rice](#) 2001(04)
14. [Yamasaki H;Tsunematsu H;Yoshimura A Quantitative trait loci mapping of ovicidal response in rice \(Oryza. sativa L.\) against whitebacked planthopper \(Sogatella furcifera Hovath\)](#) 1999(04)
15. [Kadirvel R;Maheswaran M;Gunathilagaraj K Molecular mapping of quantitative trait loci \(QTL\) associated with whitebacked planthopper in rice](#) 1999(03)
16. 马良勇;庄杰云;刘光杰 [水稻抗白背飞虱新基因Wbph6\(t\)的初步定位](#) 2002(01)
17. [Liu Z Y;Liu G J Study on mapping the resistant gene to the whitebacked planthopper, Sogatella furcifera using RFLP markers](#) 2001(02)
18. [McCouch S R;Khush G S;Tanksley S D Tagging genes for disease and insect resistance via linkage to RFLP markers. Rice Genetics II](#) 1991
19. 李西明;马良勇;刘光杰 [农香16等六个水稻新品种\(系\)对白背飞虱抗性的遗传分析](#) 2001(06)
20. [Tan G X;Weng Q M;Ren X Two whitebacked planthopper resistance genes in rice share the same loci with those for brown planthopper resistance](#) 2004
21. 李西明 [水稻白背飞虱新抗源的发掘、遗传研究和新抗性基因的分子定位](#) 2003
22. [Wu C F;Khush G S A new domonant gene for resistance to whitebacked planthopper in rice](#) 1985(03)
23. 杨之帆;陈永勤;李春华 [利用抑制差减杂交技术分离受水稻抗性调控的褐飞虱基因](#) 2009(10)
24. [Shi Z Y;Ren X;Weng Q M Construction of genomic library of a BPH resistant rice line with binary vector and](#)



[physical map of the Qbpl locus](#) 2003

25. [He R F;Wang Y Y;Shi Z Y Construction of genomic library of wild rice and Agrobacterium-mediated transformation of large insert DNA linked to BPH resistance locus](#) 2003
26. [Chen R Z;Weng Q M;Huang Z Analysis of resistance-related proteins in rice against brown planthopper by two-dimensional electrophoresis](#) 2002(44)
27. [Su C C;Wan J M;Zhai H Q A new locus for resistance to brown planthopper identified in the indica rice variety DV85](#) 2005
28. [Soundararajan R P;Kadirvel P;Gunathilagaraj K Mapping of quantitative trait loci associated with resistance to brown planthopper in rice by means of a doubled haploid population](#) 2004
29. [Yuan H Y;Chen X P;Zhu L L Identification of genes responsive to brown planthopper \*Nilaparvata lugens\* St\(a\)1 \(Homoptera:Delphacidae\) feeding in rice](#) 2005
30. [Wang X L;He R F;He G C Construction of suppression subtractive hybridization libraries and identification of brown planthopper-induced genes](#) 2005
31. [Zhang F T;Zhu L L;He G C Differential gene expression in response to brown planthopper feeding in rice](#) 2004
32. [Yuan H Y;Chen X P;Zhu L L Isolation and characterization of a novel rice gene encoding a putative insect-inducible protein homologous to wheat wirl](#) 2004
33. [Weng Q M;Huang Z;Wang X L In situ localization of proteinase inhibitor mRNA in rice plant challenged by brown planthopper](#) 2003(10)
34. [梁云涛;王春连;赖凤香 水稻抗褐飞虱基因Bph 18\(t\)的STS标记开发及有效性验证](#) 2010(03)
35. [李进波;夏明元;戚华雄 水稻抗褐飞虱基因Bph14和Bph15的分子标记辅助选择](#) 2006(10)
36. [Ren X;Wang X;Yuan H Mapping quantitative trait loci and expressed sequence tags related to brown planthopper resistance in rice](#) 2004(04)
37. [苏昌潮;程遐年;翟虎渠 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](#) 2002(04)
38. [Xu X F;Mei H W;Luo L J RFLP-facilitated investigation of the quantitative resistance of rice to brown planthopper \(\*Nilaparvata lugens\*\)](#) 2002
39. [王布哪;黄臻;舒理慧 两个来源于野生稻的抗褐飞虱新基因的分子标记定位](#) 2001(01)
40. [Alam S N;Cohen M B Detection and analysis of QTLs for resistance to the brown planthopper, \*Nilaparvata lugens\*, in a doubled haploid rice population](#) 1998
41. [Cohen M B;Alam S N;Medina E B Brown planthopper, \*Nilaparvata lugens\*, and resistance in rice cultivar IR64: Mechanism and role in successful \*N. lugens\* management in Central Luzon, Philippines](#) 1997
42. [Bad gene accession](#) 2010
43. [Sun L H;Wang C M;Su C C mapping and marker-assisted selection of a brown planthopper resistance gene bph2 in rice \(\*Oryza sativa\* L.\)](#) 2006(08)
44. [Kim S M;Sohn J K Identification of a rice gene \(Bph1\) conferring resistance to brown planthopper \(\*Nilaparvata lugens\* St\(a\)1\) using STS markers](#) 2005
45. [Sharma N;Ketipearachchi Y;Murata K RFLP/AFLP mapping of a brown planthopper \(\*Nilaparvata lugens\* St\(a\)1\) resistance gene Bph1 in rice](#) 2003(01)
46. [Huang N;Mew T;Magpantay G RFLP mapping of isozymes, RAPD and QTLs for grain shape, brown planthopper resistance gene in a doubled haploid rice population](#) 1997(105-113)
47. [Hirabayashi H;Ogawa T RFLP Mapping of Bph-1 \(Brown planthopper resistance gene\) in rice](#) 1995
48. [Ikeda R;Kaneda C Trisomic analysis of resistance to brown planthopper, \*Nilaparvata lugens\* St\(a\)1, in rice](#) 1983
49. [Chen J W;Wang L;Pang X F Genetic analysis and fine mapping of a rice brown planthopper \(\*Nilaparvata lugens\*](#)

50. Du B;Zhang W L;Liu B F Identification and characterization of Bph14,a gene conferring resistance to brown planthopper in rice 2009
51. Su C C;Zhai H Q;Wang C M SSR mapping of brown planthopper resistance gene bph9 in kaharamana,an indica rice (Oryza sativa L.) 2006(03)
52. Murata K;Fujiwara M;Nakamura C Mapping of brown planthopper resistance genes bph2 and Bph9 in rice 1998
53. Jena K K;Pasalu I C;Rao Y K Molecular tagging of a gene for resistance to brown planthopper in rice (Oryza sativa L.) 2003(01)
54. Kawaguchi M;Murata K;Ishii T Assignment of a brown planthopper (Nilaparvata lugens st(a)l) resistance gene bph4 to the rice chromosome 6 2001
55. Sun L;Liu Y;Jiang L Identification of quantitative trait loci associated with resistance to brown planthopper in the indica rice cultivar Col.5 Thailand 2007(02)
56. Ikeda R;Kaneda C Genetic analysis of resistance to brown planthopper,Nilaparvata lugens (St(a)l),in rice 1981(03)
57. Jena K K;Jeung J U;Lee J H 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.) 2006
58. [查看详情](#)
59. Yang H;You A;Yang Z High-resolution genetic mapping at the Bph15 locus for brown planthopper resistance in rice (Oryza sativa L.) 2004
60. Rahman M L;Jiang W;Chu S H High-resolution mapping of two rice brown planthopper resistance genes,Bph20 (t) and Bph21 (t),originating from Oryza minuta 2009
61. Huang Z;He G;Shu L Identification and mapping of two brown.planthopper resistance gene in rice 2001
62. 刘国庆;颜辉煌;傅强 栽培稻的紧穗野生稻抗褐飞虱主效基因的遗传定位 2001(09)
63. Yang H X;Ren X;Weng Q Molecular mapping and genetic analysis of a rice brown planthopper (Nilaparvata lugens St(a)l)resistance gene 2002
64. Multani D S;Jena K K;Brar D S Development of monosomic alien addition lines and introgression of genes from Oryza australiensis Domin.to cultivated rice,O. sativata L 1994
65. lshii T;Brar D S;Multani D S Molecular tagging of genes for brown planthopper resistance and earliness introgressed from Oryza australiensis into cultivated rice,O. sativa 1994
66. Nemoto H;Ikeda R;Kaneda C New genes for resistance to brown planthopper,Nilaparvata lugens(St(a)l),in rice 1989
67. Hirabayashi H;Ogawa T Identification and utilization of DNA markers linked to genes for resistance to brown planthopper (BPH) in rice 1999
68. Khush G S;Rezaul Karim A N M;Angeles E R Genetics of resistance of rice cultivar AR10550 to Bangladesh brown planthopper biotype 1985
69. Qiu Y;Guo J;Jing S High-resolution mapping of the brown planthopper resistance gene Bph6 in rice and characterizing its resistance in the 9311 and Nipponbare near isogenic backgrounds 2010
70. Murata K;Fujiwara M;Kaneda C RFLP mapping of a brown planthopper (Nilaparvata lugens St(a)l) resistance gene bph2 of indica rice introgressed into a japonica breeding line ' Norin-PL4' 1998
71. 王建军;俞晓平;吕仲贤 粳型杂交水稻抗褐飞虱育种研究 1999(04)
72. Jeon Y H;Ahn S N;Choi H C Identification of a RAPD marker linked to a brown planthopper resistance gene in rice 1999
73. Endo S;Takahashi A;Tsurumachi M Insecticide susceptibility of the small brown planthopper,Laodelphax striatellus

Fallén (Homoptera:Delphacidae), collected from East Asia 2002(01)

74. Endo S;Tsurumachi M Insecticide resistance and insensitive acetylcholinesterase in small brown planthopper, Laodelphax striatellus 2000(04)
75. Kabir M A;Kush G S Genetic analysis of resistance to brown planthopper in rice (Oryza sativa L.) 1988
76. Lakshiminarayana A;Khush G S New genes for resistance to the brown planthopper in rice 1977
77. Athwal D S;Pathak M D;Bacalangco E H Genetics of resistance to brown planthoppers and green leaf hoppers in Oryza sativa L 1971
78. 周彤;范永坚;程兆榜 水稻品种条纹叶枯病抗性的研究进展 2009(02)
79. 魏太云;王辉;林含新 我国水稻条纹病毒种群遗传结果初步分析 2003(03)
80. 邵德良;李瑛;梅爱中 2004年稻田灰飞虱重发原因分析与控制对策 2005(03)

本文链接: [http://d.g.wanfangdata.com.cn/Periodical\\_zwyczyxb201105014.aspx](http://d.g.wanfangdata.com.cn/Periodical_zwyczyxb201105014.aspx)