

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2009.00388

利用 Mudgo/武育粳 3 号 F₂ 群体分析水稻抗灰飞虱 QTL

段灿星¹ 程治军¹ 雷才林¹ 翟虎渠² 万建民^{1,*}

¹ 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; ² 中国农业科学院, 北京 100081

摘要: 灰飞虱是我国水稻生产上的重要害虫。Mudgo 是一个高抗灰飞虱的籼稻品种, 对灰飞虱具有强的排驱性和抗性。利用 Mudgo/武育粳 3 号 F₂ 群体, 构建了含有 177 个单株的 F₂ 群体的遗传连锁图谱。该连锁图包含 104 个 SSR 标记和 3 个 Indel 标记, 覆盖整个水稻基因组 1 409.9 cM, 每两个标记之间的平均距离为 13.2 cM。采用改进的苗期集团筛选法对 177 个 F_{2:3} 家系进行了抗性鉴定, 通过 Windows QTL Cartographer 2.5 进行复合区间作图分析, 在第 2、3、12 染色体上分别检测到抗灰飞虱 QTL *Qsbph2b*、*Qsbph3d* 和 *Qsbph12a*, 分别位于标记 RM5791~RM29、RM3199~RM5442 和 I12-17~RM3331 之间, 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%, 各 QTL 增强抗性的等位基因效应均来自 Mudgo。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。

关键词: 水稻; 灰飞虱; 抗性; 数量性状基因座

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

DUAN Can-Xing¹, CHENG Zhi-Jun¹, LEI Cai-Lin¹, ZHAI Hu-Qu², and WAN Jian-Min^{1,*}

¹ Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences / National Key Facility for Crop Gene Resources and Genetic Improvement, Beijing 100081, China; ² Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China

Abstract: The small brown planthopper (SBPH), *Laodelphax striatellus* Fallén (Homoptera: Delphacidae), is an economically important pest in rice (*Oryza sativa* L.) and distributes widely in China. It not only causes direct damage by sucking plant sap but also transmits several viral diseases such as Rice stripe virus (RSV) and Rice black-streaked dwarf virus (RBSDV), which often cause major yield losses. Host resistance has been recognized as one of the most economic and effective measures in controlling SBPH. Mudgo is one of *indica* rice cultivars with high resistance to SBPH, expressing strong antixenosis and antibiosis against SBPH. A genetic linkage map was constructed with an F₂ population, derived from a cross between Mudgo and a *japonica* cultivar Wuyujing 3 for mapping QTLs associated with resistance to SBPH. The linkage map comprised 104 SSR and 3 Indel markers and covered 1 409.9 cM of rice genome with an average marker interval of 13.2 cM. One hundred and seventy-seven plants of F_{2:3} families were identified for resistance to SBPH by way of the modified seedbox screening test. QTL analysis of SBPH resistance was conducted using composite interval mapping implemented in Windows QTL Cartographer 2.5 software. A total of three QTLs, *Qsbph2b*, *Qsbph3d*, and *Qsbph12a*, conferring resistance to SBPH were detected on chromosomes 2, 3, and 12, locating in the regions of RM5791–RM29, RM3199–RM5442, and I12-17–RM3331, with LOD scores of 3.25, 3.11, and 6.82, respectively. The resistant alleles of *Qsbph2b*, *Qsbph3d*, and *Qsbph12a*, were all from Mudgo and could explain 17.3%, 15.6%, and 35.8% of total phenotypic variance, respectively. *Qsbph12a* linked tightly to the markers RM3331 and I12-17 has a potential value in breeding for SBPH resistance by rapid marker-assisted selection.

Keywords: Rice; Resistance; Small brown planthopper; Quantitative trait locus (QTL)

灰飞虱是水稻生产上的重要害虫, 广泛分布于中国各地。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或嫩穗, 以成虫、

若虫刺吸水稻汁液, 引起植株黄叶、枯死, 造成千粒重下降, 稻米品质降低^[1-3]。更为严重的是, 灰飞虱是传播水稻条纹叶枯病、黑条矮缩病等重要病毒病

本研究由国家重点基础研究发展计划(973 计划)项目(2004CB117204), 国家科技攻关计划项目(2004BA525B02-04)资助。

* 通讯作者(Corresponding author): 万建民, E-mail: wanjm@caas.net.cn; Tel: 010-62186628

Received(收稿日期): 2008-10-13; Accepted(接受日期): 2009-01-07.

的媒介^[4-5]。其中, 水稻条纹叶枯病已成为我国水稻生产上最为严重的病害之一, 特别在江淮稻区, 该病为罕见的重大爆发性病害, 重病区见病面积占水稻种植面积的90%以上, 病穴率高达70%~90%, 严重的田块颗粒无收, 给我国水稻生产造成了巨大的经济损失^[6-7]。目前, 生产上主要通过改进栽培技术和适期防虫治病相结合的方法对该病进行防治, 治虫防病成为挽回粮食损失的主要手段。

多年来, 灰飞虱的防治一直以使用化学药剂为主, 导致灰飞虱对多种杀虫剂产生了抗药性, 从而使这种单一的防治措施面临严峻的挑战^[8-10]。此外, 灰飞虱的迁飞特性及其传毒的瞬时性和持久性, 致使防虫治病的效果不佳。利用品种自身的抗性一直被认为是控制稻飞虱最为经济有效的方法^[11-12]。目前生产上推广种植的粳稻品种大多感虫, 因此, 挖掘抗稻飞虱种质资源, 选育高抗灰飞虱新品种, 既能有效防止灰飞虱直接取食为害, 也可以阻断灰飞虱传播病毒病害, 具有十分重要的意义。

抗性鉴定表明, 籼稻品种 Mudgo 高抗稻飞虱, 对灰飞虱表现出强的排驱性和抗性。为了探明 Mudgo 对灰飞虱的抗性遗传特性, 我们构建了 Mudgo/武育粳3号 F₂群体的遗传连锁图谱, 检测并分析了与灰飞虱抗性相关的基因位点, 以期为分子标记辅助选择抗虫育种提供基础。

1 材料与方 法

1.1 植物材料

以高感品种武育粳3号为母本, 高抗品种 Mudgo 为父本, 构建包含177个单株的 F₂群体, 通过 F₂单株自交获得相应的 F_{2:3}家系, 共收获177个 F_{2:3}家系, 用于抗性鉴定。感虫对照品种为06381, 抗虫对照品种为 Rathu Heenati(RHT)。

1.2 灰飞虱的饲养与繁殖

2005年10月由中国农业科学院植物保护研究

所提供, 经采用斑点免疫法(dot-immunobinding assay, DIBA)和 PCR 扩增法检测为无毒灰飞虱^[13], 饲养于中国农业科学院作物科学研究所温室内, 以高感品种武育粳3号为饲虫材料, 室温保持在25~27℃, 稻苗以0.5倍木村培养液(pH 5.6)进行浇灌。

1.3 灰飞虱抗性鉴定

采用段灿星等^[14]的方法对2个亲本、F₁单株和 F_{2:3}家系进行灰飞虱抗性鉴定。

在水稻幼苗1.5~2.0叶期, 按15头/苗接入灰飞虱, 以武育粳3号为感虫对照品种, Rathu Heenati (RHT)为抗虫对照品种。当感虫对照幼苗枯死率达90%时, 参照 IRRI 制定的抗性评价标准^[15], 对各个材料进行目测评级(表1)。

为确保各材料生长一致, 所有供试品种均浸种催芽。每个材料分别播种于一个直径8.0 cm、高9.0 cm、盛满营养土的圆形塑料钵中(钵底部有一小孔, 便于渗透吸水), 每28钵置于65 cm × 44 cm × 14 cm的塑料箱内, 随机排列, 箱内保持水层2 cm左右, 外加亲本和感虫对照各两钵。每钵播种15粒发芽种子。自然光照, 室温25~27℃。

1.4 DNA 样品制备

DNA 样品采用 CTAB 微量法制备。取新鲜水稻叶片200~300 mg, 研磨成细粉; 加入500 μL DNA 提取缓冲液, 冰浴30 min; 加30 μL 20% SDS, 置65℃温浴10 min; 加75 μL 的5 mol L⁻¹ NaCl, 轻轻摇匀; 加入75 μL 的10×CTAB, 置65℃温浴10 min; 加入700 μL 氯仿, 12 000×g, 离心5 min; 转移上清液至另一离心管中, 加入600 μL 异丙醇, 13 000×g, 离心5 min; 弃上清液, 加入600 μL 的70%乙醇, 12 000 ×g, 离心2 min; 弃70%乙醇, 风干; 加100~200 μL TE, 溶解后4℃保存。

1.5 SSR 标记分析

参照 Chen 等^[16]的方法, 略作改动。10 μL 反应

表1 灰飞虱对苗期水稻的致害性及其评价标准
Table 1 Evaluation criteria for resistance to SBPH at rice seedling stage

危害症状 Damage symptom	抗性级别 Resistance scale	抗性水平 Resistance level
未受害 No visible damage	0	免疫 Immune
受害极轻微 Very slight damage	1	高抗 Highly resistant
第1、2片叶部分发黄 Partial yellowing of the first and second leaves	3	抗虫 Resistant
叶片明显发黄, 轻微矮化 Pronounced yellowing and slight stunting in some seedlings	5	中抗 Moderately resistant
稻苗严重矮化或萎蔫 Severe stunting or wilting in seedlings	7	感虫 Susceptible
稻苗枯死 Death of seedlings	9	高感 Highly susceptible

体系包括 10 mmol L^{-1} Tris-HCl pH 8.3, 50 mmol L^{-1} KCl, 1.5 mmol L^{-1} MgCl_2 , $50 \text{ }\mu\text{mol L}^{-1}$ dNTPs, $0.2 \text{ }\mu\text{mol L}^{-1}$ 引物, $0.5 \text{ U Taq polymerase}$ 和 20 ng DNA 模板。在 MJ Research PTC-225 热循环仪中进行扩增反应: 94°C 4 min; 94°C 1 min, 55°C 1 min, 72°C 1.5 min, 35 个循环; 72°C 7 min。扩增产物经 8% 的非变性 PAGE 胶分离后, 根据 Sanguinetti 等^[17]的方法银染显色。利用装有荧光灯的灯箱观察 DNA 条带, 将扩增产物在双亲间表现明显多态的引物用于 F_2 群体的分析。

1.6 连锁图谱的构建及 QTL 分析

根据 Temnykh 等^[18]、McCouch 等^[19]发表的水稻分子图谱和微卫星数据库 (<http://www.gramene.org/microsat>) 发表的 SSR 引物, 选择覆盖水稻整个基因组的 800 余对 SSR 引物及 170 对 Indel 标记检测 Mudgo 和武育粳 3 号之间的多态性。再利用有多态的引物检测 Mudgo/武育粳 3 号 F_2 群体各单株的基因型, 按照 MAPMARKER 软件的要求, 将与 Mudgo 相同的带型赋值为“A”, 与武育粳 3 号相同的带型赋值为“B”, 与 F_1 杂种相同的带型赋值为“H”, 特殊的或缺失的带型赋值为“-”。

用 MAPMARKER/EXP3.0 进行标记间的连锁分析^[20]。先用“Group”命令进行连锁群分组, 再用“Compare”命令确定各连锁群中各标记的最佳顺序, 最后用“Ord”命令确定每条染色体上标记的排列顺序及间距。LOD 值定为 3.0, 最大连锁距离为 37.2。作图时, 采用 Kosambi 函数将重组率转换成遗传距离(cM)^[21]。

采用 Windows QTL Cartographer2.5 软件中的复合区间作图法(composite interval mapping, CIM), 以 1 cM 为步长在全基因组范围内进行扫描^[22]。在 5% 的总体显著水平下检测 QTL, 并计算每个 QTL 解释的表型变异率, LOD 阈值设为 2.5, 遵循 McCouch 等^[23]的原则命名 QTL。

2 结果与分析

2.1 SSR 连锁图谱的构建

利用覆盖整个基因组的 800 余对 SSR 引物和 Indel 标记检测亲本间多态性, 共筛选出多态性引物 308 对, 选用多态性好、均匀分布于 12 条染色体上的 140 对引物进行分子标记连锁图谱的构建。

所构建的含有 177 个个体的 F_2 群体的分子连锁

图谱(图 1)包含 104 个 SSR 标记和 3 个 Indel 标记(序列见表 2), 覆盖整个水稻基因组 1 409.9 cM, 每两个标记之间的平均距离为 13.2 cM, 与已发表的分子连锁图谱基本一致^[19]。在该图谱包含的 107 个标记中, 100 个标记在该群体中的分离比符合 $1:2:1$, 而与抗性 QTL 位点连锁或距离较近的 7 个标记发生偏分离。

2.2 亲本 Mudgo、武育粳 3 号及其 F_1 对灰飞虱的抗性表现

利用改进的苗期集团筛选法对两个亲本、 F_1 及抗感对照品种进行抗灰飞虱鉴定, 结果见表 3。其中 Mudgo、武育粳 3 号及其 F_1 的抗虫级别分别为 1.7、8.5 和 2.5, 对灰飞虱分别表现高抗、高感和抗虫。抗感对照品种 Rathu Heenati 和 06381 的抗性级别分别为 1.1 和 8.5。

2.3 177 个 $F_{2:3}$ 家系对灰飞虱的抗性反应

通过改进的苗期集团筛选法对灰飞虱的抗性鉴定表明, 177 个 $F_{2:3}$ 家系对灰飞虱的抗虫级别频率呈连续分布, 最小为 1.5, 最大为 8.5, 并在 2.0、5.0 和 7.5 三个位置出现 3 个峰值(图 2)。177 个 $F_{2:3}$ 家系表型可以根据其对灰飞虱的抗虫级别分为抗虫、抗感分离和感虫 3 种类型, F_2 单株的基因型则由相应 $F_{2:3}$ 家系的表型值推断得到, 因此, 我们推测高抗品种 Mudgo 中可能含有抗灰飞虱的主效因子。

2.4 F_2 群体抗灰飞虱 QTL 分析

利用 Windows QTL Cartographer 2.5 进行复合区间作图分析, 在第 2、3、12 染色体上共检测到 3 个抗灰飞虱 QTL 位点 *Qsbph2b*、*Qsbph3d* 和 *Qsbph12a*, 分别位于标记 RM5791~RM29、RM3199~RM5442 和 I12-17~RM3331 之间(图 3), 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%(表 4)。其中 *Qsbph12a* 与标记 RM3331 和 I12-17 紧密连锁。各 QTL 的加性效应推测结果显示, 增强抗性的基因效应均来自于 Mudgo。结合表型鉴定的结果认为, *Qsbph12a* 应该为抗灰飞虱主效 QTL^[24]。

3 讨论

Mudgo 是一个印度栽培种, 具有株高, 抗逆性强等特点。据已有报道, 该品种高抗 I 型褐飞虱^[25-26]、中抗白背飞虱^[27]。第一个抗褐飞虱基因 *Bph1* 就是从该品种中发掘的, Tooyama 等^[26]将来源于 Mudgo 的

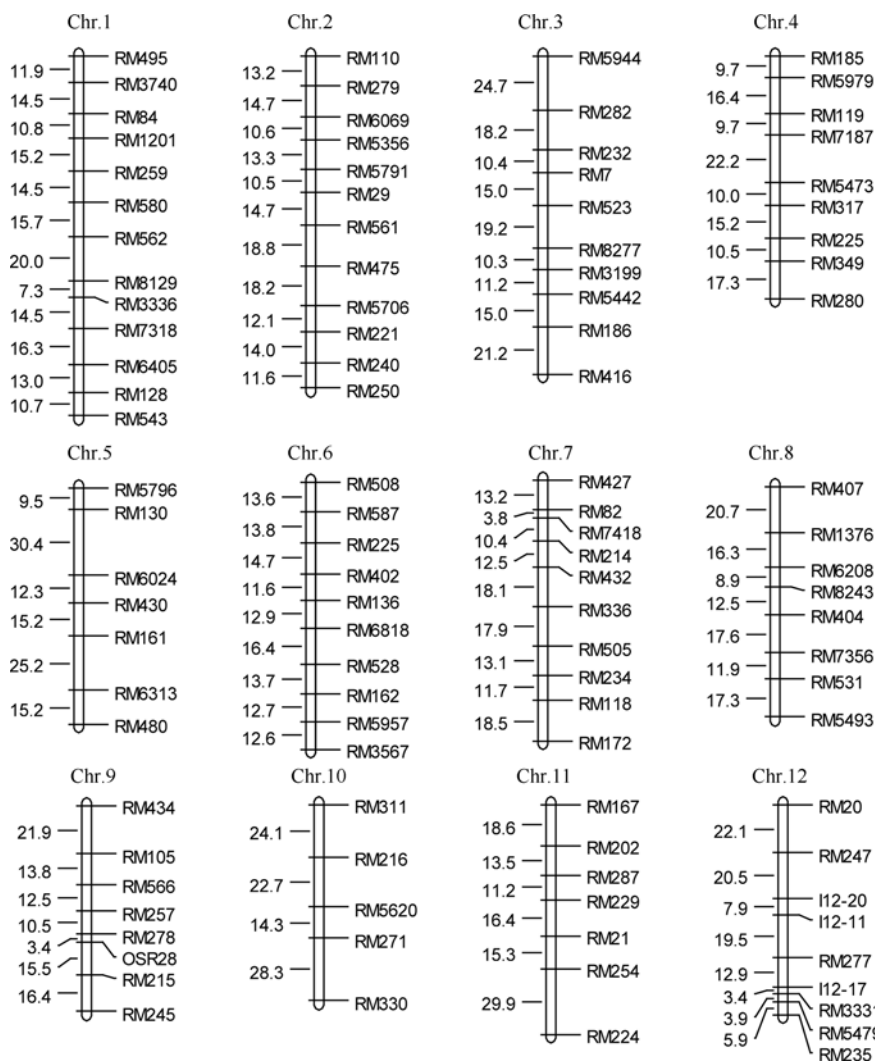


图 1 Mudgo/武育粳 3 号 F₂ 群体的分子连锁图谱

Fig. 1 Molecular linkage map constructed by SSR and Indel markers based on Mudgo/Wuyujing 3 F₂ population

表 2 Indel 标记序列

Table 2 The DNA sequences of Indel markers

编号 Code	正义引物 Forward primer (5'-3')	反义引物 Reverse primer (5'-3')
I12-11	TTCACGGAATTAGAATCTAGTCAGA	GGGACTTGGGACCAGTTTA
I12-17	TGACTTTTTAGCATTGTCCACAT	TCTGACATTACCCACATTCATTT
I12-20	CCCTTTTGCTGCATGGTTTA	AGCTAGCTAGGACATCATAAAGGA

表 3 亲本和对照品种的抗性表现

Table 3 The scales of SBPH resistance in parental, F₁ and control varieties

品种 Variety	鉴定苗数 Number of seedlings tested	抗性级别(平均值±标准误) Resistance scale (mean ± SE)	抗性评价 Evaluation for resistance
Mudgo	60	1.7±0.16	HR
武育粳 3 号	60	8.5±0.23	HS
F ₁	20	2.5±0.34	R
Rathu Heenati	60	1.1±0.21	HR
06381	60	8.5±0.31	HS

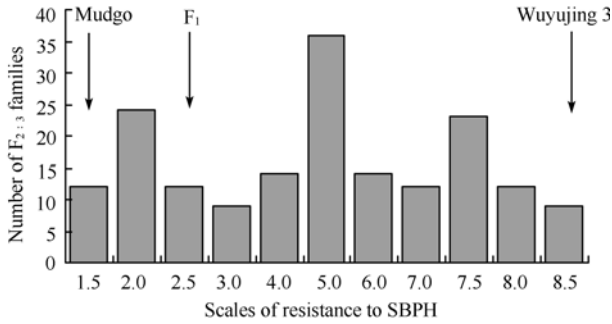


图 2 177 个 F_{2:3} 家系对灰飞虱抗性级别的频率分布
Fig. 2 Distribution of BPH resistance scales of the 177 F_{2:3} families
 Mudgo、武育粳 3 号和 F₁ 的抗虫级别分别为 1.5、8.5 和 2.5。
 The scales of Mudgo, Wuyujing 3, and F₁ were 1.5, 8.5, and 2.5, respectively.

Bph1 定位在第 12 染色体上的 W326~G148 之间, 之后又有许多研究对该基因进行了进一步定位^[28-31]。除 *Bph1* 外, 还有 4 个抗褐飞虱主基因 *bph2*、*Bph9*、*Bph10(t)* 和 *Bph18(t)* 被定位在第 12 染色体上^[32-34], 其中 *bph2* 和 *Bph9* 分别来自印度品种 ASD7、斯里兰卡品种 Pokkali, *Bph10(t)* 和 *Bph18(t)* 均来自澳洲野生稻(*Oryza. australiensis*)。 *Bph1*、*bph2*、*Bph9*、*Bph10(t)* 和 *Bph18(t)* 分别与第 12 染色体上的标记 G148、G2140、S2545、RG457 和 RM463 连锁。苏昌潮等^[35]利用 Nipponbare/Kasalath BIL 群体在第 12 染色体上检测到的来自中抗褐飞虱品种 Kasalath 的苗期抗褐飞虱 QTL, 位于标记 C732 和 G193 之间, 与 C732 相距 1.2 cM。在 Nipponbare/Kasalath 分子

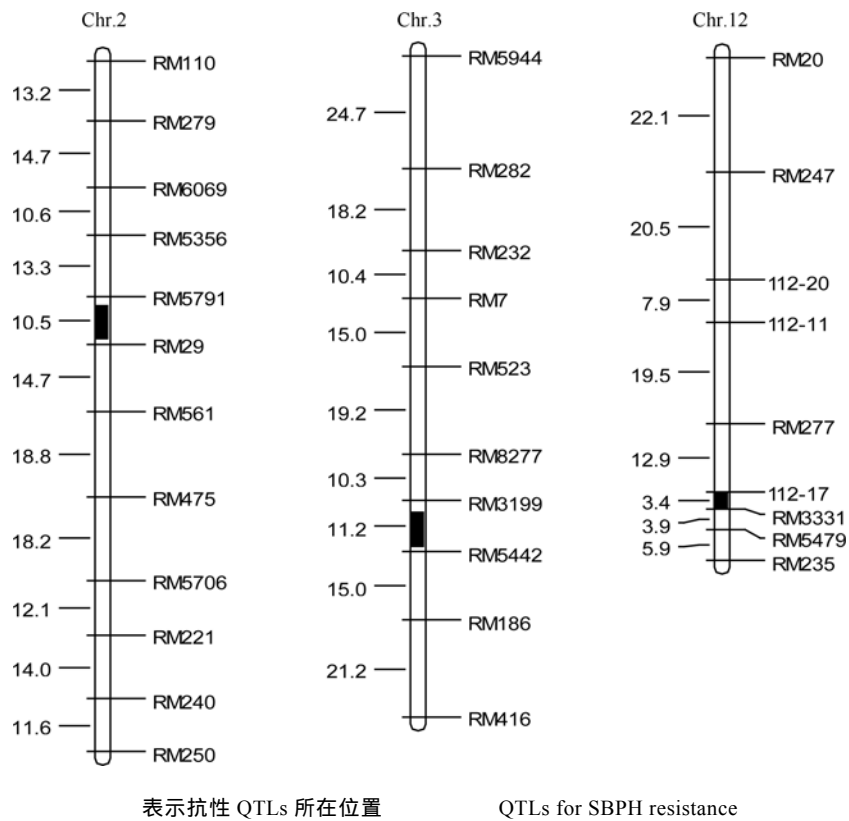


图 3 利用苗期集团法在 Mudgo/武育粳 3 号 F₂ 群体中检测的抗灰飞虱 QTL
Fig. 3 Chromosome location of QTLs for SBPH resistance detected in Mudgo/Wuyujing 3 F₂ population by seedbox screening test

表 4 利用改进的苗期集团筛选技术在 Mudgo/Wuyujing 3 F₂ 群体中检测到的抗灰飞虱 QTL 位点
Table 4 Putative QTLs for SBPH resistance detected in Mudgo/Wuyujing 3 F₂ population by modified seedbox screening test

QTL	标记区间 Marker interval	染色体 Chromosome	LOD 值 LOD score	贡献率 Variance explained (%)	加性效应 ¹⁾ Additive effect ¹⁾
<i>Qsbph2b</i>	RM5791–RM29	2	3.25	17.3	-1.656
<i>Qsbph3d</i>	RM3199–RM5442	3	3.11	15.6	-1.763
<i>Qsbph12a</i>	I12-17–RM3331	12	6.82	35.8	-3.819

1) “-” 表示抗性等位基因来自 Mudgo。
 1) “-” indicates resistance alleles came from Mudgo.

标记连锁图谱上, 标记 C732、S2545、G2140 和 G148 的位置分别为 7.9、63.7、72.5 和 95.9 cM, 暗示该 QTL 与 *Bph1*、*bph2* 和 *Bph9* 为非等位关系^[36]。

本研究在第 12 染色体上检测到的抗灰飞虱主效 *Qsbph12a*, 是一个抗灰飞虱新基因位点, 位于标记 I12-17~RM3331 之间, 结合 McCouch 等^[19]的图谱可知, I12-17、RM3331 和 G148 在 12 号染色体上距短臂端的位置分别为 86.1、89.5 和 95.4 cM, 表明 *Qsbph12a* 和 *Bph1* 均位于 12 号染色体 90.0 cM 附近 (图 4)。鉴于已有 4 个抗褐飞虱主基因、1 个抗褐飞虱 QTL 和 1 个抗灰飞虱 QTL 定位在第 12 染色体上, 推测水稻第 12 染色体在进化过程中可能与其对稻飞虱等刺吸类害虫抗性的演化形成关系极为密切。

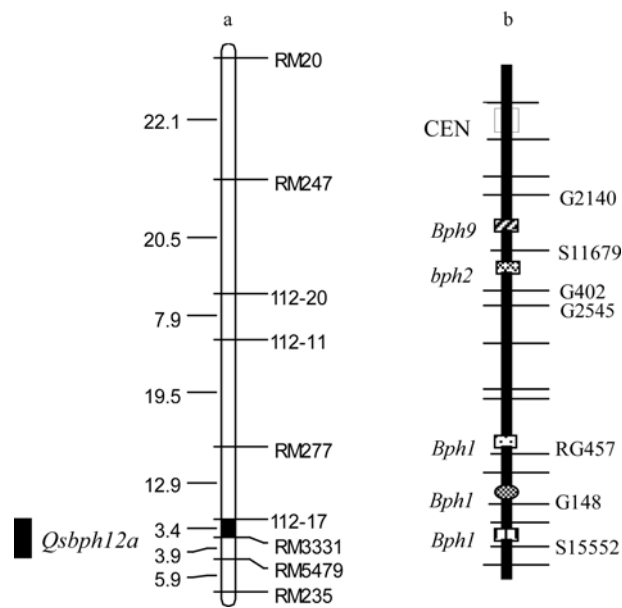


图 4 第 12 染色体上抗褐飞虱主基因 *Bph1*、*bph2*、*Bph9*、*Bph10*、*Bph18* 和抗灰飞虱 *Qsbph12a* 分布图

Fig. 4 The map positions of *Bph1*, *bph2*, *Bph9*, *Bph10*, *Bph18*, and *Qsbph12a* on chromosome 12

a: 本研究构建的遗传图谱; b: *Bph1*^[31], *bph2*^[32], *Bph9*^[32], *Bph10*^[33] (Ishii et al., 2001) 和 *Bph18*^[34] 在染色体上的位置, CEN: 着丝点。

a: Genetic map constructed in this study; b: The map positions of *Bph1*^[31], *bph2*^[32], *Bph9*^[32], *Bph10*^[33], and *Bph18*^[34]; CEN: the centromere.

此外, 我们在第 2 和第 3 染色体上各检测到 1 个抗性 QTL, 结合前人的研究结果对比分析, 发现 *Qsbph2b* 与 Soundararajan 等^[37]利用双单倍体 IR64/Azucena 在第 2 染色体上检测到的与褐飞虱拒食性相关的 QTL 位于相邻的区域, 因此 *Qsbph2b* 可能与 Mudgo 对灰飞虱的拒食性相关。上述抗性 QTL, 尤其是 *Qsbph12a* 若能在不同环境条件下稳定表达, 则可利用与该基因紧密连锁的标记进行辅助选择抗虫

育种。

4 结论

利用 Mudgo/武育粳 3 号 F₂ 群体, 在第 2、3、12 染色体上分别检测到 1 个抗灰飞虱位点 *Qsbph2b*、*Qsbph3d* 和 *Qsbph12a*, 可解释 68.7% 的总表型变异。其中 *Qsbph12a* 的贡献率为 35.8%, 为主效 QTL, 与标记 RM3331 和 I12-17 紧密连锁。

致谢: 中国水稻研究所赖凤香实验师提供了水稻种质 Mudgo, 北京科技研修学院的任远协助构建了遗传连锁图谱, 在此一并表示谢意。

References

- [1] Pu M-H (浦茂华). Preliminary study on *Laodelphax striatellus* Fallen (Homoptera: Delphacidae) in south of Jiangsu province. *Acta Entomol Sin* (昆虫学报), 1963, 12(2): 117-135 (in Chinese with English abstract)
- [2] Zhu S-X (朱绍先), Wu C-Z (邬楚中), Du J-Y (杜景佑). Rice Planthoppers and Their Control (稻飞虱及其防治). Shanghai: Shanghai Scientific and Technical Publishers, 1984. pp 116-139 (in Chinese)
- [3] Duan C X, Wan J M, Zhai H Q, Chen Q, Wang J K, Su N, Lei C L. Quantitative trait loci mapping of resistance to *Laodelphax striatellus* (Homoptera: Delphacidae) in rice using recombinant inbred lines. *J Econ Entomol*, 2007, 100: 1450-1455
- [4] Heinrichs E A, Medrano F G, Rapusas H R. Genetic Evaluation for Insect Resistance in Rice. Los Banos, Philippines: International Rice Research Institute, 1985. pp 71-142
- [5] Ramirez B C, Haenni A L. Molecular biology of tenuivirus, a remarkable group of plant viruses. *J Gen Virol*, 1994, 75: 467-475
- [6] Xie L H. Research on rice virus diseases in China. *Trop Agric Res Ser*, 1986, 19: 45-50
- [7] Sun D-Z (孙黛珍), Jiang L (江玲), Zhang Y-X (张迎信), Cheng X-N (程遐年), Wang C-M (王春明), Zhai H-Q (翟虎渠), Wan J-M (万建民). Resistance to rice stripe virus in eight rice varieties. *Chin J Rice Sci* (中国水稻科学), 2006, 20 (2): 219-222 (in Chinese with English abstract)
- [8] Sone S, Hattori Y, Tsuboi S, Otsu Y. Difference in susceptibility to imidacloprid of the populations of the small brown planthopper, *Laodelphax striatellus* Fallén. *J Pestic Sci*, 1995, 20: 541-543
- [9] Endo S, Tsurumachi M. Insecticide resistance and insensitive acetylcholinesterase in small brown planthopper, *Laodelphax striatellus*. *J Pestic Sci*, 2000, 25: 395-397
- [10] Endo S, Takahashi A, Tsurumachi M. Insecticide susceptibility of the small brown planthopper, *Laodelphax striatellus* Fallén (Homoptera: Delphacidae), collected from East Asia. *Appl Entomol Zool*, 2002, 37: 79-84
- [11] Jeon Y H, Ahn S N, Choi H C, Hahn T R, Moon H P. Identifica-

- tion of a RAPD marker linked to a brown planthopper resistance gene in rice. *Euphytica*, 1999, 107: 23–28
- [12] Wu A, Pang Y, Tang K. Homozygous transgenic rice lines expressing GNA with enhanced resistance to the rice sap-sucking pest *Laodelphax striatellus*. *Plant Breed*, 2002, 121: 93–95
- [13] Qin W-S(秦文胜), Gao D-M(高东明), Chen S-X(陈声祥). Studies on techniques of rapid detecting rice stripe virus in *Laodelphax striatellus*. *Zhejiang J Agric Sci* (浙江农业学报), 1994, 6: 226–229(in Chinese with English abstract)
- [14] Duan C-X(段灿星), Zhang S-X(张世贤), Chen-Q(陈青), Cheng Z-J(程治军), Zhai H-Q(翟虎渠), Wan J-M(万建民). Evaluation of rice germplasm for resistance to small brown planthopper and analysis of resistance mechanism. *Chin J Rice Sci* (中国水稻科学), 2007, 21(4): 425–430(in Chinese with English abstract)
- [15] International Rice Research Institute. Standard evaluation systems for rice. Manila, Philippines: International Rice Research Institute, 1988
- [16] Chen X, Temnykh S, Xu Y, Cho Y G, McCouch S R. Development of a microsatellite framework map providing genome-wide coverage in rice (*Oryza sativa* L.). *Theor Appl Genet*, 1997, 97: 370–380
- [17] Sanguinetti C J, Dias N E, Simpson A J G. Rapid silver staining and recover of PCR products separated on polyacrylamide gels. *Biotechniques*, 1994, 17: 915–919
- [18] Temnykh S, Park W D, Ayres N, Cartinhour S, Hauck N, Lipovich L, Cho Y G, Ishii T, McCouch S R. Mapping and genome organization of microsatellite sequence in rice (*Oryza sativa* L.). *Theor Appl Genet*, 2000, 100: 697–712
- [19] McCouch S R, Teytelman L, Xu Y. Development and mapping of 2240 new SSR markers for rice (*Oryza sativa* L.). *DNA Res*, 2002, 9: 199–207
- [20] Lincoln S, Daly M, Lander E. Constructing Genetics Maps with MAPMARKER/EXP3.0. Whitehead Institute Technical Report, Cambridge, MA, 1992
- [21] Kosambi D. The estimation of map distances from recombination values. *Ann Eugen*, 1994, 12: 172–175
- [22] Basten C J, Weir B S, Zeng Z B. QTL Cartographer, Version 1.16. 2002. Department of Statistics, North Carolina State University, Raleigh, NC. <http://www.statgen.ncsu.edu/qtlcart>
- [23] McCouch S R, Cho Y G, Yano M, Paule E, Blinstrue M, Morishima H M, Kinoshita T. Report on QTL nomenclature. *Rice Genet Newsl*, 1997, 14: 11–13
- [24] Mackill D J, Ni J J. Molecular mapping and marker-assisted selection for major-gene traits in rice. In: Khush G S, Brar D S, Hardy B, eds. Rice Genetics IV. Los Baños, Philippines: International Rice Research Institute, 2001, pp 137–151
- [25] Athwal D S, Pathak M D, Bacalangco E H, Pura C D. Genetics of resistance to brown planthoppers and green leaf hoppers in *Oryza sativa* L. *Crop Sci*, 1971, 11: 747–750
- [26] Tooyama T, Yamamoto T, Tsuji T. Chromosomal location of the brown planthopper resistance gene *Bph-1* revealed by RFLP mapping. *Breed Sci*, 1995, 45(suppl-2): 171(in Japanese)
- [27] Chen J-M(陈建明), Yu X-P(俞晓平), Lü Z-X(吕仲贤), Zheng X-S(郑许松), Xu H-X(徐红星), Cheng J-A(程家安), Liu G-J(刘光杰). Tolerance of rice varieties to whitebacked planthopper *Sogatella furcifera* and variation of nutritional components of rice plants. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), 2003, 14(12): 2246–2250(in Chinese with English abstract)
- [28] Hirabayashi H, Ogawa T. RFLP mapping of *Bph-1* (brown planthopper resistance gene) in rice. *Breed Sci*, 1995, 45: 369–371
- [29] Huang N, Parco, Mew T, Magpantay G, McCouch S, Guiderdoni E, Xu J, Subudi P, Angeles E R, Khush G S. RFLP mapping of isozymes, RAPD and QTLs for grain shape, brown planthopper resistance gene in a doubled haploid rice population. *Mol Breed*, 1997, 3: 105–113
- [30] Kim S M, Sohn J K. Identification of a rice gene (*Bph1*) conferring resistance to brown planthopper (*Nilaparvata lugens* Stål) using STS markers. *Mol Cell*, 2005, 20: 30–34
- [31] Sharma N, Ketiparachi Y, Murata K, Torii A, Takumi S, Mori N. RFLP/AFLP mapping of a brown planthopper (*Nilaparvata lugens* Stål) resistance gene *Bph1* in rice. *Euphytica*, 2003, 129: 109–117
- [32] Murata K, Fujiwara M, Nakamura C, Mori N, Kaneda C. Mapping of brown planthopper resistance genes *Bph2* and *Bph9* in rice. *J Crop Sci Breed*, 1998, 43: 4–7
- [33] Ishii T, Brar D S, Multani D S, Khush G S. Molecular tagging of genes for brown planthopper resistance and earliness introgressed from *Oryza australiensis* into cultivated rice, *O. sativa*. *Genome*, 1994, 37: 217–221
- [34] Jena K K, Jeung J U, Lee J H, Choi H C, Brar D S. High-resolution mapping of a new brown planthopper (BPH) resistance gene, *Bph18(t)*, and marker-assisted selection for BPH resistance in rice (*Oryza sativa* L.). *Theor Appl Genet*, 2006, 112: 288–297
- [35] Su C-C(苏昌潮), Cheng X-N(程遐年), Zhai H-Q(翟虎渠), Wan J-M(万建民). Detection and analysis of QTLs for resistance to Brown Planthopper (*Nilaparvata lugens* Stål) in rice (*Oryza sativa* L.) using backcross inbred lines. *Acta Genet Sin* (遗传学报), 2002, 29(4): 332–339(in Chinese with English abstract)
- [36] Harushima Y, Yano M, Shomura A, Sato M, Shimano T, Kuboki Y, Yamamoto T, Lin S Y, Antonio B A, Parco A, Kajiya H, Huang N, Yamamoto K, Nagamura Y, Kurata N, Khush G S, Sasaki A. A high-density rice genetic linkage map with 2275 markers using a single F₂ population. *Genetics*, 1998, 149: 479–494
- [37] Soundararajan R P, Kadirvel P, Gunathilagaraj K, Maheswaran M. Mapping of quantitative trait loci associated with resistance to brown planthopper in rice by means of a doubled haploid population. *Crop Sci*, 2004, 44: 2214–2220