

分子标记技术在水稻品种改良中的应用

张金霞 刘贺梅 孙建权 殷春渊 王和乐 胡秀明 田芳慧 王书玉

(河南省新乡市农业科学院, 新乡 453002)

摘要:随着水稻越来越多的功能基因被鉴定和克隆,与目标性状相关基因紧密连锁的分子标记成为现今水稻育种工作中不可缺少的一个有利工具。对分子标记技术在水稻抗病虫育种、农艺性状改良、品质改良等方面的应用进行论述,为分子标记在水稻分子育种中的应用提供一些参考。

关键词:水稻;分子标记;抗病;品种改良

水稻是人类的主要食物来源之一,全球有 20 亿以上人口以稻米为主食,水稻在我国的种植面积和产量均居各种作物之首。据国家统计局公报显示,2019 年我国水稻种植面积达 2969 万 hm^2 ,总产量 2.1 亿 t,水稻育种技术的创新显著提升了我国在水稻育种领域的国际地位,稻米品质和产量得到极大地提高。我国既是稻谷生产大国,也是稻米消费大国,稻米及其制品在日常生活中占有重要地位。目前,我国仍面临粮食生产刚性需求与耕地、水资源短缺的矛盾,供给结构性矛盾,农业生产成本高与经济效益低等矛盾;因此,不断提高水稻产量和品质仍是育种的主要任务。近些年来,我国的水稻育种工作取得较大进展,从最初的矮化育种,经历了三系到两系的杂种优势利用、超级稻的培育及目前的绿色优质超级稻,育种技术也从常规育种发展到综合运用常规育种和现代分子育种技术。在品种选育过程中更加注重产量、品质、抗性、适应性等要素的综合协调。

分子标记辅助选择育种(MAS)从 DNA 水平上直接鉴定基因型,通过与目标性状基因型紧密连锁的分子标记,进行目标基因的筛选。在苗期或者低世代就可直接对目标基因进行检测,几乎不受环境条件的影响,无需再进行测交和自交检验,显著提高了准确性和选择效率。随着更多水稻高产、优质、抗病虫等基因被克隆,分子标记辅助选择育种将在遗传改良方面发挥重要作用。

1 分子标记技术

分子标记技术通过检测与目标基因存在紧密连锁标记的带型,筛选含有目标基因的个体,与常规育种技术相比具有准确性高、周期短、目的性强等优点。常用的 SSR 标记数量丰富,均匀分布于整个基因组中,在品种间具有广泛的位点变异,且具有共显性,可同时鉴别杂合子和纯合子。随着测序技术的飞速发展,测序成本大幅度降低,水稻全序列的测定和 EST 数据库的开发为 SNP 标记的开发和应用提供了条件。基因芯片是检测 SNP 的重要手段,利用 DNA 芯片技术,将大量探针固定于玻/硅片上,然后用荧光标记样品进行大量分子杂交,可比较不同组织或器官的基因表达水平,筛选突变基因,分析基因表达模式。目前,水稻高密度基因芯片技术通过检测样品中目标基因的 SNP 变异位点,可快速准确检测水稻重要的功能基因,从而发掘优良性状,了解品种特性,加快育种研究进程。

2 分子标记的应用

2.1 分子标记在水稻抗病虫育种中的应用

2.1.1 抗稻瘟病 稻瘟病是由稻瘟病菌(*Pyricularia oryzae* Cav.)引起的在水稻全生育期都会发生的真菌性病害,其中,穗颈瘟和叶瘟影响较重。在水稻品种审定时,稻瘟病抗性是一项重要的评价指标,多数地区要求稻瘟病抗性综合指数达到中抗以上。目前已有 110 多个稻瘟病抗性基因、500 多个 QTLs 被鉴定^[1],分布于水稻 12 条染色体上的不同位点,且已被克隆的稻瘟病抗性基因至少有 26 个,其中 *Pi9*、*Pigm*、*Pi7*、*pi21*、*Pi50*、*Pi57* 和 *Ptr* 等为广谱抗性基因^[2]。已克隆的稻瘟病抗性

基金项目:河南省现代农业(水稻)产业技术体系项目(S2012-04-G01);河南省科技攻关计划项目(212102110290)

通信作者:王书玉

基因相关分子标记陆续被开发并应用于水稻抗性育种中。

抗稻瘟病常规育种方法是将抗病基因通过杂交转入目标株系,或将多个具有广谱抗性的稻瘟病基因聚合到一个株系上,进而培育持久抗病品种。单基因的抗病性会随着病原菌生理小种的变化逐渐丧失,采取聚合育种的方法可将多个抗稻瘟病基因导入同一品种中,同时抵抗多种生理小种的侵害,从而提高品种的广谱抗性。张羽等^[3]在研究稻瘟病抗性基因数目与水稻抗病性的关系时发现,品种的抗病性随着水稻抗性基因位点数目的增多也相应提高,多个抗性基因共同作用可以有效提高水稻对稻瘟病的抗性。近几年来,根据稻瘟病抗性基因所在区域的序列变异开发了多种分子标记,如 *Pita*, *Pi9* (与 *Piz-t*、*Pi2*、*Piz-5*、*Pi50*、*Piz*、*Pigm*、*Pizh* 位点相同), *Pik*, *Pi-k^b* (与 *Pi54*、*Pi54rh* 位点相同), *Pi5* (与 *PiCO39*、*RGA5*、*Os11gRGA* 位点相同), *Pia* (与 *RGA4*、*Os11gRGA4* 位点相同), *Pi-d2* (与 *Pid2* 位点相同), *Pid3* (与 *Pi25* 位点相同)^[4]。

王晓玲等^[5]利用 11 个抗瘟基因的标记,对 28 份骨干粳稻和 54 份骨干籼稻进行抗性分析,明确了这些材料携带的抗稻瘟病基因种类及分布,为广谱持久抗性籼粳材料创制及骨干亲本的选择与配组提供了参考。郑祥正^[6]开发了一种基于 PCR 技术的 *Pik* 基因座的 InDel 标记,该标记能准确地将 *Pik* 上功能基因与其他非抗病基因座区分开来,为筛选水稻抗稻瘟病种质资源提供了一种简便有效的方法。赵国超等^[7]利用 *Wx* 基因第四外显子 +693 处突变建立检测软米特性的 CAPS (*Nla* III) 分子标记,以及利用 4 种抗稻瘟病基因 *Pi9*、*Pita*、*Pib*、*Pigm* 分子标记培育出含有这 4 种稻瘟病抗性基因及软米基因 (*Wx^{mq}*),同时还表现出高柱头外露率的两系不育系水稻新品系 2179S,为培育具有稻瘟病抗性的两系杂交稻提供了优良的不育系亲本。马作斌等^[8]以携带抗稻瘟病基因 *Pib* 的辽粳 9234 和携带抗稻瘟病基因 *Pita* 的铁粳 7 号为亲本,从后代中鉴定到聚合抗稻瘟病基因 *Pita* 和 *Pib* 的新品种铁粳 16,该品种较其亲本抗谱宽、综合抗性更强。李友发等^[9]将花药培养选育出的晚粳类型不育系 TS849 与携带稻瘟病抗性基因 *Pigm* 的迟熟中粳水稻品种 1350 杂交,利用花药培养创制一批加倍单倍体,通过分

子标记选择携带 *Pigm* 基因的不育系,成功选育抗稻瘟病的晚粳类型光温敏不育系 JF35-2,其稻瘟病抗性水平达到高抗级别,可作为抗原应用于抗稻瘟病杂交晚粳育种中。郭震华等^[10]通过高分辨熔解曲线 (HRM, high-resolution melting curve) 技术,利用 *Pita* 及 *pik* 的 HRM 功能型分子标记 *Pita-G/T*、*Pik2-C/T*,对 67 份黑龙江省主栽品种及优异种质资源进行基因分型,明确了 *Pita* 及 *pik* 在黑龙江省的分布情况,为抗稻瘟病育种提供了理论基础。李虎等^[11]利用香味基因 *Badh2-E7* 和广谱抗稻瘟病基因 *Pi5*、*Pita*、*Pi2* 的功能标记对分离世代单株材料进行检测,育成含 *Pi5*、*Pita*、*Pi2* 的优质香稻新品种桂香 99,满足了市场对抗稻瘟病优良食味稻米的需求。柳絮等^[12]以带有广谱高抗稻瘟病基因 *Pi1*、*Pi2* 的空育 131 为供体,以粳稻为遗传背景的抗虫转基因 (*Cry1C*) 水稻新品系济抗 10 号为受体,通过分子标记辅助选择创制出了 4 个既抗虫又抗稻瘟病的新材料 SK01、SK02、SK03、SK04,为黄淮稻区抗病虫水稻育种奠定了基础。

2.1.2 抗白叶枯病 水稻白叶枯病是由稻黄单胞菌稻致病变种 *Xanthomonas oryzae* 引起的水稻重要病害。白叶枯病菌是革兰氏阴性菌,通过水稻的水孔为害叶片,也可侵染叶鞘。病斑呈短条状,多发生于中下部叶片的尖端和边缘,随着斑点的扩大,叶色变黄,扩展后成长条斑,当病斑继续蔓延,叶色逐渐由白转灰。目前,科学家已鉴定了 46 个水稻白叶枯抗性基因,其中 11 个基因已被克隆,并以此开发了重要基因的功能标记,如 *Xa5*、*Xa10*、*Xa13*、*Xa21*、*Xa23* 和 *Xa27*^[13-18]。

牛付安等^[19]利用水稻高密度基因芯片技术成功选育了聚合白叶枯病抗性基因 *Xa21* 和抗稻瘟病基因 *Pi2*、*Pita*、*Pib*、*Pi9*、*Pi54*、*Pikm*、*Pit* 的早熟、优质、高产、稳产、易于制种的杂交粳稻新品系申优 28,对优质杂交粳稻的选育具有重要的参考意义。汤剑豪等^[20]利用回交和分子标记辅助选择,将供体亲本 MD12086-1351 中的抗白叶枯病基因 *Xa23*,抗稻瘟病基因 *Pi9* 和抗褐飞虱基因 *Bph14*、*Bph15* 渗入到优质两系杂交稻恢复系香 5 背景中,育成了 3 个同时携带 *Xa23*、*Pi9*、*Bph14*、*Bph15* 基因的新株系,是聚合育种典型的成功范例。陈志伟等^[21]通过分子标记辅助选择和系谱法相结合,选育出同时

带有抗白叶枯病基因 *Xa21*、*Xa23* 和抗稻瘟病基因 *Pi-2*、*Pi-1*、*Pi-k^h* 的优良两系不育系禾 9S, 该不育系的育性转换起点温度低(约 23℃)、可繁性好、柱头外露率高、米质优, 目前利用禾 9S 已组配出禾两优 676 等 10 多个杂交稻新品种, 具有良好的推广应用前景。

2.1.3 抗褐飞虱 褐飞虱具有生长周期短、繁殖力强、易迁飞等生活习性, 广泛分布于亚洲各国的稻产区, 主要通过刺吸危害, 造成水稻减产或绝收。褐飞虱还通过传播各种病毒, 如丛矮病毒、齿叶矮缩病毒和南方水稻黑条矮缩病毒等, 给水稻生产带来严重损失。目前, 已定位的抗褐飞虱基因有 40 多个, 分布在第 2、3、4、6、10、11 和 12 染色体上, 第 4 染色体上有 16 个抗性位点。其中, 20 个抗褐飞虱基因来源于栽培稻, 24 个抗性基因来源于 7 种野生稻。目前, 已经被克隆的褐飞虱抗性基因有 7 个, 分别为 *Bph3*、*Bphi008a*、*Bph14*、*BPH18*、*Bph26*、*BPH29*、*Bph32*^[22-28]。其中, *Bph3* 来源于栽培稻 Ptb33, 对褐飞虱有广谱抗性, 已被成功克隆, 该基因位点与分子标记 RM586 和 RM588 紧密连锁。

冯锐等^[29] 利用与褐飞虱抗性基因紧密连锁的 SSR 标记 M4-10 和 INDEL 标记 M4-228, 从 BC₁F₁ 世代开始进行分子标记辅助选择, 获得 4 个抗褐飞虱恢复系与 3 个不育系, 其配制的 12 个杂交组合中 11 个组合的抗性均达中抗及以上水平, 为抗褐飞虱杂交稻育种提供了优良种质材料。李进波等^[30] 利用分子标记 MRG4766、AP22、76-2 和 MS5 检测, 培育出聚合抗褐飞虱基因 *Bph14*、*Bph15* 和抗稻瘟病基因 *Pi1*、*Pi2* 的恢复系 R650, 对褐飞虱和稻瘟病的抗性均表现为抗。李孝琼等^[31] 通过回交选育、分子标记辅助选择和田间抗性鉴定相结合的方法, 筛选获得 3 份聚合了稻飞虱抗性基因 *Wbph9*、*Bph14*、*Bph15* 和稻瘟病抗性基因 *Pi1* 的水稻材料, 为选育抗病虫害水稻恢复系提供了种质资源。

2.2 分子标记在水稻农艺性状改良中的应用 水稻 *Hd3a* 基因编码的成花素是调控水稻抽穗通路中的关键因子, 在短日照下促进抽穗, 长日照下延迟抽穗。*Hd3a* 包含多个等位基因, 其中, *hd3a^{Kasa}* 的功能强于 *Hd3a^{Nip}*。*hd3a^{Kasa}* 是高光效基因型, 一般携带 *hd3a^{Kasa}* 的水稻品种产量更高, 但会导致水稻开花延迟。杂合态的 *Hd3a^{Nip}/Hd3a^{Kasa}* 则表现出产量高、抽

穗延迟适中等特性, 比两种纯合基因型更具育种利用价值。常远等^[32] 利用扩增受阻突变系统(ARMS, amplification refractory mutation system)的原理, 开发了包含 4 条引物的共显性分子标记 *hd3afnp*, 鉴定 *Hd3a* 的单核苷酸多态性, *hd3afnp* 与表型完全连锁, 1 次 PCR 反应可以精确区分两种纯合基因型和杂合基因型, 为水稻的高光效分子育种提供了一种高效的检测方法。陈国鑫等^[33] 利用 ARMS 原理开发出包含 4 条引物的控制籼粳稻分蘖角度差异的主效基因 *TAC1* 的共显性分子标记 *tac1fnp*, 鉴定 *TAC1* 的功能单核苷酸多态性。相比 *TAC1^{xian}*, 发生在 *tac1^{geng}* 的 A/G 突变影响了粳稻的株型。两个等位基因分别属于单株高光效基因型和整体高光效基因型, 处于杂合状态时可以互补。通过一次 PCR 反应可以简便准确区分两种等位基因的纯合及杂合, 有助于水稻的高光效分子标记辅助选择育种。卿冬进等^[34] 根据窄粒杂交稻亲本美 B 的 *GW8* 基因序列与宽粒亲本 *GW8* 序列第二内含子的 2 个碱基缺失差异, 结合五引物扩增受阻突变体系技术, 开发 *GW8* 基因荧光分子标记 PM-GW8。该标记能快速检测水稻 *GW8* 基因是否存在 2 个碱基缺失, 为利用分子标记辅助选择改良水稻粒宽提供了高效可靠的基因分型技术。周雷等^[35] 通过分子标记对 7 个长粒粳稻品种的 7 个粒长基因 *GS3*、*LGY3*、*qGL3*、*GL7*、*SLG7*、*TGW6*、*GS9* 和 3 个粒宽基因 *GS5*、*GW8*、*GW5* 进行了基因型分析, 该结果对优质粳稻品种粒型基因型提供了较全面的信息, 为分子标记辅助选育优质长粒粳稻新品种和亲本组配提供重要的基因型参考。伍豪等^[36] 根据短粒杂交稻亲本美 B 与长粒亲本宜香 B 在 *GS3* 基因序列的差异, 开发 *GS3* 基因的功能分子标记 M-GS3, 该标记能有效检测出水稻亲本及育种群体中的 *GS3* 长粒等位基因, 从而为水稻粒长和千粒重的改良提供了便捷的检测方法。王复标等^[37] 利用 60 对分布于水稻 12 条染色体组的 SSR 标记对 190 份水稻材料进行遗传多样性分析与群体遗传结构分析, 鉴定出 8 个与穗长、一次枝梗数、一次枝梗穗粒数、二次枝梗数、二次枝梗穗粒数、总穗粒数和饱满穗粒数等性状相关联的标记, 对表型变异的解释率在 0.0378~0.0648, 这 8 个与农艺性状相关的分子标记可以应用于高产水稻品种的选育过程中。

2.3 分子标记在水稻品质改良中的应用 水稻香味是稻米品质的一项重要性状,随着人们生活水平的提高,香稻品种因其大米香味浓郁受到人们喜爱,并且种植香稻的经济效益更高。水稻香味主要由位于第8号染色体上编码甜菜碱脱氢酶的 *Badh2* 基因控制,该基因的缺失或插入突变导致功能的丧失,从而促使米香物质 2-乙酰基-吡咯啉(2AP)的积累,使水稻表现为有香味。罗世友等^[38]将香味基因 *Badh2* 导入赣晚粳 30 号中,利用分子标记 *Badh2*-E7 进行检测,选育出含有香味基因 *Badh2* 的优质香稻品种九香粘,米质达国标优质 3 级。李荣田等^[39]通过功能性 SNP-fgr 标记辅助选择香味基因,同时利用 34 个双亲间具有多态性的 SSR 标记进行背景选择,培育出除香味以外其他性状与空育 131 相似或相同的早粳稻空育 131 (fgr) 导入系。吕军等^[40]利用自主开发的香味基因 *fgr* 的功能标记与抗稻瘟病基因 *Pita* 的分子标记的基因聚合到一起,筛选到 4 个综合性状优良的抗稻瘟病香稻新品系辽梗香 1-4 号。胡兰等^[41]以香型软米水稻松早香 1 号作为香味基因和软米基因供体亲本,以非香非软长粒型水稻嘉禾 218 为转育亲本,利用香味基因和软米基因的 CAPS 分子标记 *Ehe I* 和 *Nla III* 辅助选择,成功选育出长粒香型软米水稻品系上师大 19 号,该品系为上海地区推广长粒香型软米水稻奠定基础。王康恺^[42]采用 3 个 SSR 标记 RM342、RM515、RM3600 对后代进行基因型检测,发现基因组合类型与 γ -氨基丁酸含量之间呈极显著相关。通过对 γ -氨基丁酸含量与基因组合类型进行关联分析,为利用分子标记辅助选择筛选富含 γ -氨基丁酸品系提供参考。

3 展望

随着分子生物学和功能基因组的发展,水稻分子育种技术逐渐成为植物育种的重要辅助手段,通过连锁标记进行基因型和表型筛选,实现将多个抗病虫基因以及品质相关基因聚合到一个水稻品系中,形成性状优良的多抗聚合品种,是未来分子标记辅助选择的重点方向。

目前,分子标记多集中于质量性状,尚未定位或连锁不紧密的基因所控制的性状以及数量性状发展滞后、大量遗传信息处于零散状态以及育种群体达不到遗传作图的要求等问题制约着分子育种的发

展。在未来,随着生物技术不断进步,分子育种将更加精准、高效,将转基因以及基因编辑等技术与分子标记辅助选择技术相结合,将会加快水稻育种的研究进程。

参考文献

- [1] Li W T, Chern M S, Yin J J, Wang J, Chen X W. Recent advances in broad-spectrum resistance to the rice blast disease. *Current Opinion in Plant Biology*, 2019, 50: 114-120
- [2] 杨德卫,王莫,韩利波,唐定中,李生平. 水稻稻瘟病抗性基因的克隆、育种利用及稻瘟菌无毒基因研究进展. *植物学报*, 2019, 54(2): 265-276
- [3] 张羽,冯志峰,张先平,李小刚,王保军,李巧利. 5 个稻瘟病抗性基因的基因型分型与抗性评价研究. *西南农业学报*, 2014, 27(5): 1929-1936
- [4] 杨行海,韦宇,夏秀忠,李冬秀,梁曼玲,粟学俊,阎勇. 基于 40K 基因芯片的 326 份水稻品种遗传多样性与重要病虫害抗性基因鉴定. *分子植物育种*. <https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20210329.1656.008.html>
- [5] 王晓玲,吴婷,唐书升,李霞,王智权,肖宇龙,余传源. 82 份粳稻骨干亲本抗稻瘟病基因的分子检测. *热带作物学报*, 2021, 42(5): 1199-1208
- [6] 郑祥正. 稻瘟病抗性位点 *Pik-InDel* 分子标记开发及其在育种上的应用. *分子植物育种*, 2020, 18(18): 6058-6061
- [7] 赵国超,王冬翼,张珍,王彤,吴雪源,曾文秀,李建粤. 分子标记辅助选育含有抗稻瘟病基因和软米基因两系不育系水稻新品系. *上海师范大学学报:自然科学版*, 2019, 48(5): 591-596
- [8] 马作斌,赵家铭,崔月峰,王桂艳,王丽丽,王健,黄文佳,卢铁钢,王俊茹,郑文静,孙国才. 分子标记辅助选育抗稻瘟病水稻新品种‘铁梗 16’. *分子植物育种*, 2021, 19(2): 512-517
- [9] 李友发,张馨月,钱秋,刘江宁,富昊伟,汪庆. 分子标记辅助选育携带抗稻瘟病基因 *Pigm* 的光温敏不育系. *浙江农业科学*, 2021, 62(2): 372-374, 377
- [10] 郭震华,黄翠红,罗文龙,黄晓群,王瑞英,陈志强,关世武,张淑华,蔡丽君. 利用 HRM 功能标记检测黑龙江省水稻抗稻瘟病基因 *Pita* 和 *pik* 的基因型分布. *农学报*, 2021, 11(1): 11-16
- [11] 李虎,刘广林,吴子帅,罗群昌,陈传华,朱其南. 利用分子标记辅助选育优质香稻新品种‘桂香 99’. *分子植物育种*. <https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20210325.1834.014.html>
- [12] 柳絮,张华,宣宁,李平波,张梦琦,姚方印. 水稻抗虫(*CryIC*)和抗稻瘟病(*Pil, Pi2*)材料的创制. *山东农业科学*, 2021, 53(2): 89-93
- [13] Iyer-pascuzzi A S, Mccouch S R. Functional markers for xa5-mediated resistance in rice (*Oryza sativa* L.). *Molecular Breeding*, 2007, 19: 291-296
- [14] Tian D, Wang J, Zeng X, Gu K, Qiu C, Yang X, Zhou Z, Goh M, Luo Y, Murata-hori M, White F F, Yin Z. The rice TAL effector-dependent resistance protein *Xa10* triggers cell death and calcium depletion in the endoplasmic reticulum. *Plant Cell*, 2014, 26(1): 497-515

- [15] Antony G, Zhou J, Huang S, Li T, Liu B, White F, Yang B. Rice *xa13* recessive resistance to bacterial blight is defeated by induction of the disease susceptibility gene *Os-11N3*. *Plant Cell*, 2010, 22 (11): 3864–3876
- [16] Luo Y, Sangha J S, Wang S, Li Z, Yang J, Yin Z. Marker-assisted breeding of *Xa4*, *Xa21* and *Xa27* in the restorer lines of hybrid rice for broad-spectrum and enhanced disease resistance to bacterial blight. *Molecular Breeding*, 2012, 30 (4): 1601–1610
- [17] Wang C, Zhang X, Fan Y, Gao Y, Zhu Q, Zheng C, Qin T, Li Y, Che J, Zhang M, Yang B, Liu Y, Zhao K. *Xa23* is an executor R protein and confers broad-spectrum disease resistance in rice. *Molecular Plant*, 2015, 8 (2): 290–302
- [18] Gu K, Yang B, Tian D, Wu L, Wang D, Sreekala C, Yang F, Chu Z, Wang G L, White F F, Yin Z. R gene expression induced by a type-III effector triggers disease resistance in rice. *Nature*, 2005, 435 (7045): 1122–1125
- [19] 牛付安, 储黄伟, 孙滨, 周继华, 张安鹏, 黄伟雯, 李瑶, 姚瑶, 程灿, 曹黎明. 分子标记辅助选育优质、抗病杂交粳稻新品种‘申优28’。分子植物育种. <https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20210331.1332.009.html>
- [20] 汤剑豪, 叶胜拓, 米甲明, 牟同敏. 分子标记辅助选择改良水稻恢复系香5的病虫害抗性. 杂交水稻, 2020, 35 (2): 60–67
- [21] 陈志伟, 官华忠, 毛大梅, 潘润森, 周元昌, 吴为人. 抗稻瘟病和抗白叶枯病两系水稻不育系的选育及其初步应用. 植物遗传资源学报, 2020, 21 (5): 1078–1088
- [22] Liu Y Q, Wu H, Chen H, Liu Y L, He J, Kang H Y, Sun Z G, Pan G, Wang Q, Hu J L, Zhou F, Zhou K N, Zheng X M, Ren Y L, Chen L M, Wang Y H, Zhao Z G, Lin Q B, Wu F Q, Zhang X, Guo X P, Cheng X N, Jiang L, Wu C Y, Wang H Y, Wan J M. A gene cluster encoding lectin receptor kinases confers broad-spectrum and durable insect resistance in rice. *Nature Biotechnology*, 2015, 33 (3): 301–305
- [23] Hu J, Zhou J B, Peng X X, Xu H H, Liu C X, Du B, Yuan H Y, Zhu L L, He G C. The *Bphi008a* gene interacts with the ethylene pathway and transcriptionally regulates *MAPK* genes in the response of rice to brown planthopper feeding. *Plant Physiology*, 2011, 156 (2): 856–872
- [24] 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, He G C. Identification and characterization of *Bph14*, a gene conferring resistance to brown planthopper in rice. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2009, 106 (52): 22163–22216
- [25] Ji H, Kim S R, Kim Y H, Suh J P, Park H M, Sreenivasulu N, Misra G, Kim S M, Hechanova S L, Kim H, Lee G S, Yoon U H, Kim T H, Lim H, Suh S C, Yang J, An G, Jena K K. Map-based cloning and characterization of the *BPH18* gene from wild rice conferring resistance to brown planthopper (BPH) insect pest. *Scientific Report*, 2016, 6: 34376
- [26] Tamura Y, Hattori M, Yoshioka H, Yoshioka M, Takahashi A, Wu J, Sentoku N, Yasui H. Map-based cloning and characterization of a brown planthopper resistance gene *BPH26* from *Oryza sativa* L ssp. *indica* cultivar ADR52. *Scientific Report*, 2014, 4: 5872
- [27] Wang Y, Cao L M, Zhang Y X, Cao C X, Liu F, Huang F K, Qiu Y F, Li R B, Lou X J. Map-based cloning and characterization of *BPH29*, a B3 domain-containing recessive gene conferring brown planthopper resistance in rice. *Journal of Experimental Botany*, 2015, 66 (19): 6035–6045
- [28] Ren J S, Gao F Y, Wu X T, Lu X J, Zeng L H, Lv J Q, Su X W, Luo H, Ren G J. *Bph32*, a novel gene encoding an unknown SCR domain-containing protein, confers resistance against the brown planthopper in rice. *Scientific Report*, 2016, 6: 37645
- [29] 冯锐, 郭辉, 陈灿, 刘百龙, 张晓丽, 秦学毅. 分子标记辅助选育抗褐飞虱水稻恢复系. 西南农业学报, 2020, 33 (3): 562–567
- [30] 李进波, 杜雪树, 夏明元, 万丙良, 戚华雄. 分子标记辅助选择培育抗稻瘟病和抗褐飞虱多基因聚合的水稻恢复系. 湖北农业科学, 2020, 59 (23): 24–27, 40
- [31] 李孝琼, 李经成, 韦宇, 刘开强, 陈炜坚, 陈颖, 郭嗣斌. 兼抗两种稻飞虱和稻瘟病多基因聚合系的创制. 分子植物育种. <https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20210124.1532.006.html>
- [32] 常远, 吴苏亭, 杨毅荣, 张禹函, 秦冠男. 引物分子标记鉴定水稻高光效基因型 *hd3a^{Kasa}*. 杂交水稻, 2020, 35 (4): 75–80
- [33] 陈国鑫, 陈冰, 李昊澍, 赵坤龙, 秦冠男. 四引物分子标记鉴定水稻光合效率基因 *TAC1* 的不同基因型. 分子植物育种, 2020, 18 (7): 2225–2232
- [34] 卿冬进, 刘开强, 邓国富, 高利军, 黄娟, 高菊, 伍豪, 戴高兴, 梁海福, 周维永. 基于 PARMS 技术的水稻粒形基因 *GW8* 分子标记的开发. 西南农业学报, 2019, 32 (3): 463–469
- [35] 周雷, 李二敬, 徐华山, 刘凯, 李培德, 游艾青. 利用分子标记鉴定长粒粳稻品种粒形相关基因的基因型. 中国稻米, 2020, 26 (6): 49–54
- [36] 伍豪, 高利军, 黄娟, 高菊, 卿冬进, 戴高兴, 梁海福, 周维永. 水稻粒长粒重主效基因 *GS3* 的功能标记开发与利用. 西南农业学报, 2019, 32 (6): 1211–1215
- [37] 王复标, 石军, 郑卓, 司二杰, 黄廷友, 孙惠敏. 水稻遗传多样性及其农艺性状与 SSR 标记的关联分析. 四川大学学报: 自然科学版, 2019, 56 (5): 976–982
- [38] 罗世友, 胡兰香, 熊焕金, 吴小燕, 陈明亮, 邓伟, 陈大洲, 肖叶青. 应用分子标记辅助选育香型优质稻九香粘. 江西农业学报, 2020, 32 (9): 18–22
- [39] 李荣田, 孟德鑫, 苏迪, 王梦露, 刘长华. 利用分子标记辅助选择回交转育培育早粳稻空育 131 (fgr) 导入系. 种子, 2020, 39 (5): 5–12
- [40] 吕军, 蒋洪波, 姜秀英, 刘博, 沈枫. 利用分子标记辅助选择聚合水稻 *Pi-ta* 和 *fgr* 基因. 分子植物种. <https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20210105.1514.010.html>
- [41] 胡兰, 孙双燕, 曹伟召, 曾文秀, 赵国超, 李建粤. 利用分子标记辅助选育优质长粒香型软米水稻新品系“上师大 19 号”. 上海农业学报, 2020, 36 (4): 1–5
- [42] 王康恺. 利用分子标记辅助选择水稻富 γ -氨基丁酸含量优良育种后代材料. 银川: 宁夏大学, 2019

(收稿日期: 2021-06-29)