

## Advancement in Studies on the Virulent of Brown Planthopper\*

Shengli Jing<sup>1</sup>, Guangcun He<sup>1</sup>, Lei Jiang<sup>2</sup>, Gang Li<sup>2</sup>, Hong Liu<sup>2</sup>, Yan Chen<sup>2</sup>, Rui Qin<sup>2#</sup>

<sup>1</sup>State Key Laboratory of Hybrid Rice, College of Life Science, Wuhan University, Wuhan

<sup>2</sup>Engineering Research Center of Protection and Utilization for Biological Resources in Minority Regions,

South-Central University for Nationalities, Wuhan

Email: jsl80@163.com, #qin\_rui@hotmail.com

Received: Oct. 21<sup>st</sup>, 2012; revised: Oct. 29<sup>th</sup>, 2012; accepted: Nov. 16<sup>th</sup>, 2012

**Abstract:** Brown planthopper (*Nilaparvata lugens* Stål, Homoptera: Delphacidae) is economically important pest on rice that feed directly or serve as vectors of pathogenic microorganisms and viruses to crops, resulting in significant damage and yield losses for farmers. In recent decades, brown planthopper has become notorious due to the emergence of new, virulent populations that can overcome host resistance. Thus, it is important to study virulent variation of the brown planthopper for the breeding and applying of resistant rice varieties. In this study, I review that the virulent population of brown planthopper distributed in rice fields and that the other content included the method of identification, the analysis of genetic basis, molecular biology and the relation of virulence with symbionts.

**Keywords:** Brown Planthopper; Virulence; Genetic Variation

## 褐飞虱致害性研究进展\*

荆胜利<sup>1</sup>, 何光存<sup>1</sup>, 江磊<sup>2</sup>, 李刚<sup>2</sup>, 刘虹<sup>2</sup>, 陈雁<sup>2</sup>, 覃瑞<sup>2#</sup>

<sup>1</sup>武汉大学生命科学院, 植物发育生物学教育部重点实验室, 武汉

<sup>2</sup>中南民族大学南方少数民族地区生物资源保护及综合利用工程中心, 武汉

Email: jsl80@163.com, #qin\_rui@hotmail.com

收稿日期: 2012年10月21日; 修回日期: 2012年10月29日; 录用日期: 2012年11月16日

**摘要:** 褐飞虱(*Nilaparvata lugens* Stål, Homoptera: Delphacidae)是一种重要的水稻害虫, 可以直接取食或将病菌和病毒传给水稻, 从而给粮食生产带来巨大损失。目前, 由于能克服寄主抗性的新褐飞虱致害性种群出现, 导致其危害越来越严重。研究褐飞虱致害性遗传变异规律对于抗性品种的选育与应用具有很重要的意义。本文就褐飞虱致害性种群的田间发生情况, 鉴定方法, 遗传分析, 分子生物学和内共生菌等方面进行了阐述。

**关键词:** 褐飞虱; 致害性; 遗传变异

### 1. 引言

褐飞虱(*Nilaparvata lugens* Stål, Homoptera: Delphacidae)是一种重要的水稻害虫, 它可以直接取食或将病菌和病毒传给水稻, 从而给粮食生产带来巨大损

失。目前, 由于能克服寄主抗性的新褐飞虱致害性种群出现, 导致其危害越来越严重。从水稻抗虫育种角度出发, 具有不同致害性的褐飞虱个体或群体被称为褐飞虱生物型。昆虫生物型是指同种昆虫的不同群体, 它们生活在特定寄主上, 表现出不同的生存和发育能力或具有取食和产卵的寄主偏好<sup>[1]</sup>。有些研究者

\*基金项目: 湖北省自然科学基金重点项目(项目编号: 2011CDA077)。  
#通讯作者。

认为生物型的演变是生物物种分化过程中的一种过渡形式,可能最后会演变成不同物种。害虫种群分化为不同生物型,实质上是昆虫与寄主相互作用和协同进化的结果,同时也是新的物种形成过程中的某一阶段。褐飞虱在处于抗性水稻品种的选择压力作用下改变其群体遗传结构进而形成能致害原来抗性水稻品种的新种群,当它们为害携带有不同抗性基因的水稻品种时,呈现出不同的致害性水平<sup>[2,3]</sup>。这种差异通常还可以从昆虫形态学、细胞学、同工酶带谱及内共生菌种类等方面加以检测与识别<sup>[3-8]</sup>。本文对褐飞虱生物型的田间发生情况,鉴定方法,遗传分析,分子生物学和内共生菌及形成机制等方面研究进行综述。

## 2. 褐飞虱生物型种类及田间发生情况

从鉴定出第一个抗褐飞虱水稻品种 Mudgo(含抗性基因 Bph1)并培育和推广抗性品种 IR26(含 Bph1)后,就开始展开褐飞虱生物型研究。三年后(1975年),在菲律宾发现了能够致害 IR26 的新褐飞虱生物型。随后,菲律宾国际水稻所(IRRI)将三个具有不同致害能力的褐飞虱种群分别命名为生物型 1, 2 和 3。紧接着在亚洲的印度、印度尼西亚、越南以及澳大利亚稻区相继有新褐飞虱生物型报道,后来经过国际间合作努力,将亚洲褐飞虱群体分为东南亚群和南亚群两大类群。迄今为止,已报道的褐飞虱生物型有 20 余种。

我国从 20 世纪七十年代末就开始了田间褐飞虱生物型的监测工作,积累了丰富地褐飞虱生物型在田间发生情况资料。从资料整理过程中可以发现,随着时间的推移和抗性水稻品种的推广,致害力不断增强。国内褐飞虱生物型的田间变化趋势:生物型 1 逐渐演变为生物型 2 然后再为致害力更强的孟加拉型等生物型。在 1978 年到 1989 年间全国大部分地区为褐飞虱生物型 1。吴荣宗<sup>[9]</sup>在 1979~1980 年间对全国 9 个省 25 个县市地区的褐飞虱进行鉴定,结果发现均为生物型 1。此外,在这期间内,广东<sup>[10]</sup>,江西<sup>[11]</sup>,江苏<sup>[12]</sup>,福建<sup>[13]</sup>,湖南长沙<sup>[14]</sup>,湖北武昌<sup>[15]</sup>,浙江衢州和温州<sup>[16]</sup>等地区也进行了监测,结果与前面一致。在 1989 年以后全国大部分地区的褐飞虱逐渐演变以生物型 2 或以生物型 2 为主的混合群体。陶林勇等<sup>[17]</sup>报道海南和浙江的褐飞虱种群自 1989 年以后稳定为生物型 2,且浙江地区的转变过程迟于南方海南和广西等地区。王桂荣<sup>[18]</sup>对杭州郊区的褐飞虱用不同方法

鉴定发现是以生物型 2 为主的混合群体。对广西不同地区的褐飞虱进行研究发现,从 1987 年以后已由生物型 1 转变为生物型 2 为优势<sup>[19]</sup>,到了 1997 年已转变为更强致害力的生物型<sup>[20]</sup>。吕再萍等<sup>[21]</sup>对武昌地区褐飞虱鉴定研究后发现优势种群已有 90 年代的生物型 2 转变为致害力更强的孟加拉型。

日本学者也曾对不同时间不同地区的褐飞虱群体用不同方法进行研究,结果表明 1966 年的褐飞虱仅能致害感性水稻品种 TN1,而对其他抗性品种均不能致害;1989、1999 和 2005 年的褐飞虱已能致害抗性品种 Mudgo(含 Bph1),而 1999 和 2005 年的褐飞虱还能致害抗性品种 ASD7(含抗性基因 Bph2)<sup>[22,23]</sup>。说明日本地区的褐飞虱也在发生着与中国大陆地区类似的生物型致害力转变过程,随着时间推移致害力在逐渐增强。这同时也证实我国和日本地区的褐飞虱虫源可能一致,均来自于中南亚地区。

田间褐飞虱群体致害力随时间推移不断增强,可能是由于在亚洲地区特别是中南亚地区大面积推广高产抗性品种引起的。因此,做好田间致害性监测工作,并研究抗性品种与褐飞虱致害性之间的互作关系尤为重要。

## 3. 褐飞虱致害性鉴定方法

对寄主水稻品种的致害性是褐飞虱生物型间最明显的区别。目前,用于褐飞虱致害性的鉴定方法根据评价对象不同主要分为两类。一类是,基于供试褐飞虱群体取食后评估水稻品种的反应,有标准苗期集团法和放虫前后植株生长指标变化率等方法;另一类是,基于不同水稻品种对褐飞虱生长状况或行为变化影响为指标进行评估,有若虫或成虫存活率、体重变化率、蜜露量测定法、单雌繁殖力法、雌性成虫腹部隆起程度观察法以及电子刺吸仪记录法(Electronic penetration graph, EPG 法)等方法。

在第一类鉴定方法中,标准苗期集团法在进行田间和实验室褐飞虱群体致害性评价的一个主要方法,此方法具有操作简单的优点,可以反映供试群体对不同鉴定水稻品种的致害能力。但是此方法获得的是群体致害性,而不能评定褐飞虱个体致害性水平。

第二类鉴定方法中的蜜露量测定法、体重变化率及 EPG 法可以很好的应用于褐飞虱个体致害性的评价。刘芳<sup>[24]</sup>采用贝叶斯理论对褐飞虱雌成虫 48 h 蜜露

排泄量与体重增量两种致害性指标进行评价, 然后依此指标对实验种群的致害性变异特点及致害性的遗传与性别的关系进行了研究, 取得较好的结果。潘建红<sup>[25]</sup>使用 EPG 法对 TN1 种群(生物型 1)和 Mudgo 种群(生物型 2)分别在感性品种 TN1 与抗性品种 Mudgo(含 Bph1)上的取食行为进行研究。结果发现以与吸食筛管液相关的 I 波持续时间(3 h 内 75 min)为指标, 高于 75 min 的为致害表型, 低于其值的为非致害表型。并以此为标准, 获得了较高的致害性判别准确率(在 82.6% 以上), 从而认为 EPG 法可以用于褐飞虱个体致害性评定上。Tanaka<sup>[26]</sup>将致害性分为致害和非致害两种截然不同的表型, 其是根据他在 1999 年对褐飞虱致害性的研究结果表明致害性表型为阈值性状。然后, 将在褐飞虱群体中致害个体所占比例作为反映了此群体的致害性水平。于是, Tanaka 就将刚羽化雌成虫置于鉴定水稻品种上五天后的存活和腹部隆起情况为指标区分致害与非致害个体, 存活且腹部隆起为致害性, 而死亡或腹部未隆起为非致害性。用此方法, Myint 和 Naemullah 等<sup>[22,23]</sup>分别鉴定了 1966, 1989, 1999, 2005 年间日本不同地区的褐飞虱群体致害性情况, 结果表明 1966 年的褐飞虱群体为仅能致害感性品种; 从 1989 年开始以后的群体能够致害抗性品种 Mudgo; 从 1999 年以后的群体同时能够致害抗性品种 ASD7(含 Bph2)。

为了得到更加准确的致害性鉴定结果, 不同的鉴定方法结合使用是一种理想的选择。师翱翔等<sup>[27]</sup>建议以标准苗期集团法为主, 若虫存活率法为辅作为褐飞虱群体的致害性鉴定依据。江志强等<sup>[28]</sup>认为将蜜露量测定法与群体建立法结合使用效果会更好, 能很好地反映褐飞虱群体的生物型组成情况。

#### 4. 褐飞虱致害性遗传分析

为了揭示致害变异规律, 不同的学者进行了褐飞虱致害性的遗传分析研究。有两种不同的观点产生, 其一观点认为褐飞虱致害性是单基因控制性状, 符合“基因对基因”假说<sup>[29,30]</sup>; 其二观点认为褐飞虱致害性是多位点或基因控制性状, 为数量性状。目前, 更多的学者认为第二种观点更加可信<sup>[3,24,31-33]</sup>, 不同学者此方面进行过较详细总结, 本文在此不再赘述, 仅对所有研究的共同之处和最新的研究进展进行总结。所有研究的共同之处: 不同生物型杂交 F1 代的平均致

害力介于亲本之间; F2 代的变异范围变大, 呈连续分布; 强致害性相对于弱致害性为显性, 因此认为褐飞虱致害性是多位点或基因控制的数量遗传模式。在最新的研究进展方面, 刘芳等<sup>[34]</sup>提出了褐飞虱致害性遗传可能与性别相关的观点。以雌成虫蜜露排泄量和体重增量作为致害性指标, 分别对两种处理(TN1 种群与 Mudgo 种群, TN1 种群与 ASD7 种群)正、反杂交的 F1 代进行致害性评定, 方差分析结果表明正交 F1 子代群体与反交 F1 子代群体致害性之间存在极显著差异。因此, 推测褐飞虱致害性可能属于伴性遗传模式。

#### 5. 褐飞虱致害性种群分子生物学的研究进展

在分子生物学方面, 目前主要使用同工酶标记和随机扩增多态性(RAPD)标记以及微卫星(SSR)标记对不同群体进行遗传变异差异研究。此外, 荧光差异显示技术和蛋白质的双向凝胶电泳技术也应用到了褐飞虱生物型的研究中。

在 20 世纪七八十年代, 不同的学者用酯酶和同工酶标记对不同生物型及地理种群进行研究<sup>[33,35,36]</sup>, 结果表明这些标记在不同群体之间存在差异。Saxena 等<sup>[37]</sup>用 20 个同工酶对生物型 1, 生物型 2 和生物型 3 以及李氏生物型进行了多态性研究。结果显示, 在所用的同工酶中, 有 9 个在四种生物型中为多态, 而有 11 个在生物型之间没有差异具有相同的等位基因带型。每个多态性位点的平均等位基因数目为 2.3 个, 而所有位点的平均等位基因数目为 1.5 个。杂合度是在 0.02 到 0.06 之间变化, 不同生物型的杂合度是以生物型 1 的为最高, 接着是生物型 3 和李氏禾生物型, 最低的是生物型 2。最后, 作者认为四种生物型的遗传关系较近或者说褐飞虱的群体正处在遗传分化的初级阶段。

Shufron 和 Whalon<sup>[38]</sup>用 RAPD 分子标记技术研究了菲律宾国际水稻所饲养的生物型 1, 生物型 2 和生物型 3 三种褐飞虱种群, 结果表明: 不同生物型的个体之间的 RAPD 带型存在差异, 但聚类分析结果则显示不能对任何一种生物型进行区分, 三个种群之间没有显著地差异。而且这些差异并不能代表亚种之间的分类区别, 仅仅是对不同水稻品种表现出个体间致害性的变异。国内学者<sup>[39-41]</sup>同样使用 RAPD 分子标记对不同生物型群体和不同地区的种群进行研究, 结果表

明不同群体之间存在遗传差异,但不能用于区分不同群体。关秀杰等<sup>[42]</sup>用 RAPD 分子标记技术研究了中国水稻所饲养的生物型 1, 生物型 2 和生物型 3 三种褐飞虱种群。结果表明,不同生物型(致害性)之间的差异不显著,生物型 1 的种群内多样性最高;同时聚类分析可以将同一生物型(致害性)种群的个体与其他种群个体区分开来,表明种群之间存在一定的遗传分化。从这些结果可以看出,它们的结果并不一致。这可能是由于不同的研究使用了不同的研究材料引起的。

本研究室,利用日本褐飞虱 EST(表达序列标签)数据库大规模地开发了微卫星或简单重复序列(SSR)分子标记,并使用这些标记对褐飞虱不同生物型群体的遗传多样性和群体遗传结构进行分析<sup>[43]</sup>。结果表明褐飞虱的基因组中富含简单重复序列,并且不同种类的 SSR 基序均有分布。基于不同致害性种群 SSR 基因型数据的分析,揭示出在不同的褐飞虱群体中存在与水稻寄主抗性相关的遗传分化;饲养于感性水稻品种的褐飞虱群体的遗传多样性明显低于那些饲养于抗性水稻品种的。新开发的 EST-SSR 标记可以用于不同褐飞虱生物型群体的区分,具有较好的应用前景。这些第一次大规模开发的褐飞虱 SSR 分子标记,将会为这种重要农业害虫的分子遗传学和基因组学研究提供有力的研究工具。

乌慧玲<sup>[44]</sup>利用荧光差异显示技术对褐飞虱生物型 1 和生物型 2 进行了研究,结果得到了 40 多条差异性条带,表明在基因表达的 RNA 水平上两种不同生物型存在差异。接着,克隆测序了两种生物型自身所特有的条带并进行了序列同源性分析,结果表明未发现与其他物种同源序列。在乌慧玲研究的基础上,吴岩<sup>[45]</sup>又克隆测序了 10 个差异性条带的 cDNA 片段,其中 4 个基因在生物型 1 中高表达,而其余 6 个在生物型 2 中高表达;这些结果在荧光定量 PCR 实验中得到了验证。因此,褐飞虱生物型群体不仅在基因组水平上存在遗传变异,而且在基因表达水平上也存在明显差异。

潘建红<sup>[25]</sup>利用蛋白质的双向凝胶电泳分析技术对褐飞虱生物型 1 和生物型 2 的可溶性蛋白质进行了研究分析,结果表明不同种群在不同致害处理下的蛋白质表达谱之间存在显著差异。在致害和非致害处理情况下具有特异表达的点,致害情况(18 个)明显多于

非致害的生物型 3。生物型 2 与取食 Mudgo 的生物型 1 之间具有共同的特异表达点,而生物型 1 取食 TN1 的特异点有 5 个。这些差异性蛋白质可能是褐飞虱致害性变异过程中形成并保留下来,因此对其作进一步研究可能为褐飞虱致害性机理研究提供了重要依据。

## 6. 褐飞虱致害性与内共生菌关系研究

昆虫生物型与其共生菌之间关系已有相关报道,如粉虱 B 与 Q 生物型<sup>[46]</sup>和蚜虫生物型<sup>[47]</sup>与其次生共生菌之间存在联系。和其他同翅目昆虫一样,褐飞虱体内含有初生内生菌(类酵母共生菌)和次生共生菌,而且目前研究表明,这两类共生菌与褐飞虱致害性有非常紧密地联系<sup>[48-52]</sup>。

类酵母共生菌对褐飞虱的生长发育及繁殖是必不可少的,目前研究表明其主要分布于褐飞虱腹部的脂肪体内<sup>[53]</sup>。吕仲贤等<sup>[48,49]</sup>对不同虫源与致害性褐飞虱种群体内类酵母共生菌的研究结果表明田间褐飞虱群体的致害性水平与其体内的类酵母共生菌数量密切相关。广西南宁种群的致害性明显强于浙江杭州和龙游两个种群的,同样,体内的类酵母共生菌数量也是前者显著地多于后者的。褐飞虱生物型 1 群体当取食抗性水稻后,其体内的类酵母内生菌不仅数目上显著减少,而且在其形态的长度和宽度上分别降低 18.0%~32.7% 和 8.6%~30.6%<sup>[51]</sup>。在不同褐飞虱致害性种群的缺少类酵母共生菌状态下的研究表明,它们对抗性较强的 Mudgo 品种的取食选择性降低,而对无抗性的 TN1 或抗性较弱的 ASD7 取食选择性反而增加。同时,缺菌会使褐飞虱的若虫存活率和繁殖力下降,若虫的生长发育历期延长。类酵母共生菌还可以对褐飞虱雌成虫体内氨基转移酶的活性产生明显影响。此外,褐飞虱在适应抗性水稻的过程中,类酵母共生菌数量会在第 2 代达到最低点,继而又回升并得以稳定<sup>[48,49]</sup>。因此,类酵母共生菌与褐飞虱致害性种群的形成可能起着重要的作用。

褐飞虱的次生共生菌主要是由细菌型共生菌组成,虽然对寄主的生长发育和繁殖不是必要的,但它们的分布更为广泛,在褐飞虱体内多个组织部位(腹部脂肪体、产卵管、肠道等组织)均有分布<sup>[52]</sup>。对不同生物型群体的次生共生菌的研究表明:在生物型 3 群体中检测到了更多的共生菌种类(13 个 OTUs),其次是生物型 1 有 6 个 OTUs,数目最少的是生物型 2 仅有

4个 OTUs。在三种生物型中一共检测得到的 18 个 OTUs 中, 有不同生物型共有种类, 也有某种生物型所特有种类。因此, 次生共生菌在不同的生物型之间不仅在种类分布上, 而且在种类数目上存在较大地差异。同时, 在用生物型特有种类探针进行原位杂交实验结果表明, 生物型 1 的特有内生菌种类(OTU1)定位于雌成虫下腹部; 生物型 2 的特有种类(OTU2)定位于雌成虫产卵管鞘前部。从而说明次生共生菌在不同生物型体内的定位部位也不相同, 可能在适应抗性水稻方面发挥不同的生物学功能。

综上所述, 褐飞虱的内共生菌不仅在不同致害性群体中存在着明显地差异, 而且可能在褐飞虱适应抗性水稻品种过程中发挥着重要的作用。

## 7. 褐飞虱致害性种群形成机制与产生原因

褐飞虱生物型的形成是一个复杂的过程, 是褐飞虱与抗性品种及抗性基因之间相互作用和协同进化的过程。目前, 虽然在生物学, 形态学, 细胞学和生理生化等方面做出了巨大的努力, 但对其形成原因和机制还没有明确地认识。褐飞虱致害性遗传变异规律是众多学者的研究重点, 已有的研究结果已可以表明致害性并不是由单基因或位点控制, 致害基因与寄主抗性基因之间不存在“基因对基因(Gene for Gene)”关系, 而是由多基因或位点控制的数量性状<sup>[3,31-33]</sup>。

褐飞虱在抗性品种上经历若干代后, 就会形成一个新的致害性群体或生物型, 这已在以前的研究中报道<sup>[33,41,54]</sup>。在本研究室, 通过将褐飞虱生物型 1 在抗性水稻品种 YHY15(含抗性基因 Bph15)上强迫饲养获得了能致害此品种的新致害性群体。结合前人研究结果以及用 SSR 标记对不同致害性种群进行遗传多样性和群体结构分析, 提出一个有关生物型或致害性群体形成的可能假说: 褐飞虱对抗性水稻的快速适应是由群体中固有遗传变异(Standing Genetic Variation)与后续遗传变异共同作用引起的。一个种群当受到新选择压时, 会通过两种不同途径去适应它。一种适应途径是用种群中的固有遗传变异去应对新选择压; 另外一种是等待后续有益突变出现而去适应新环境。在短期内, 被选择种群的固有有利变异不仅可以立即派上用场, 而且经常在种群中占有较高比例, 因此前者会比后者更快地适应新环境。在较长一段时间内, 后续新出现的突变不仅增加了种群的多样性, 而且增强了

对新环境的长久适应能力<sup>[55,56]</sup>。

下面我们以生物型 Y 的形成过程及 SSR 基因型分析结果对此假说加以说明。首先生物型 1 在抗性水稻 YHY15 上强迫饲养, 受到瓶颈效应的影响, 淘汰那些对不能适应 YHY15 的个体, 而保留一小部分适应个体。在这个过程中, 来源于固有遗传变异的有益基因或位点在瓶颈效应之后的新种群中占主导地位并将逐渐固定下来。随后, 新种群在适应过程慢慢地恢复起来并积累新有益突变, 在这些后续变异与固有变异共同作用下, 逐渐地形成一个相对稳定且能致害 YHY15 的群体, 即生物型 Y。SSR 基因型结果表明, 虽然生物型 Y 来源于生物型 1, 但前者的遗传多样性水平显著地高于后者的; 并且在生物型 Y 中除了可以发现与生物型 1 相同的等位基因外, 还有与之不同的等位基因出现。这个现象与假说中推测的相一致。

目前, 已经成功地克隆了第一个抗褐飞虱基因 Bph14<sup>[57]</sup>, 并且还有几个抗性基因已被精细定位并其基因克隆工作正在进行之中, 这些基因或位点为研究水稻抗性机理奠定了坚实基础。同时, 褐飞虱的基因组学研究正在进行, 基因组序列信息<sup>[58]</sup>在不断增加, 因此, 对致害性基因的定位与克隆也将会在不久的将来得以实现。这些研究会加速褐飞虱致害性基因与抗性基因之间的相互作用与协同进化研究, 经过不同学者地共同努力, 定会找到褐飞虱致害性的遗传本质及形成原因, 从而为抗性基因在实际生产应用过程中发挥更大更持久地作用提供理论支持。

## 参考文献 (References)

- [1] S. R. Diehl, G. L. Bush. An evolutionary and applied perspective of insect biotypes. *Annual Review of Entomology*, 1984, 29: 471-504.
- [2] 刘旭明, 金达生. 北京地区麦二叉蚜生物型鉴定研究初报[J]. *昆虫学报*, 1998, 41(2): 141-144.
- [3] 姜人春. 稻褐飞虱生物型的最新研究进展[J]. *昆虫知识*, 1999, 36(5): 308-312.
- [4] M. F. Claridge, J. Hollander. The “biotypes” of the rice brown planthopper, *Nilaparvata lugens*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 1980, 27: 23-30.
- [5] R. C. Saxena, A. A. Barrion. Cytological variations among brown planthopper biotypes 1, 2, and 3. *International Rice Research Newsletter*, 1983, 8: 14.
- [6] R. C. Saxena, C. G. Demayo and A. A. Barrion. Allozyme variation among biotypes of the brown planthopper *Nilaparvata lugens* in the Philippines. *Biochemical Genetics*, 1991, 29: 115-123.
- [7] 周亦红, 韩召军. 褐飞虱生物型研究进展: 致害性变异的遗传机制[J]. *昆虫知识*, 2003, 40(3): 199-203.
- [8] M. Tang, L. Lv, S. L. Jing, L. L. Zhu and G. C. He. Bacterial symbionts of the brown Planthopper, *Nilaparvata lugens* (Ho-

- moptera: Delphacidae). Applied and Environmental Microbiology, 2010, 76: 1740-1745.
- [9] 吴荣宗, 张良佑, 邱细广, 莫蒙昇. 我国主要稻区褐稻虱生物型的研究[J]. 植物保护学报, 1981, 8(4): 217-226.
- [10] 张扬, 谭玉娟, 陈峰, 潘英, 朱绍先. 广东褐稻虱生物型普查与监控[J]. 广东农业科学, 1991, 2: 22-25.
- [11] 秦厚国. 江西省褐稻虱生物型研究[J]. 江西农业科学, 1988, 5: 29-30.
- [12] 肖英方, 顾正远, 邱光. 江苏省褐稻虱生物型研究初报[J]. 植物保护, 1994, 6: 2-3.
- [13] 曾宪森, 傅丽辉, 周文通, 吴望清. 福建省褐稻虱生物性的研究[J]. 福建农业学报, 1983, 15(4): 6-11.
- [14] 彭忠魁. 长沙地区福稻虱生物型的鉴定[J]. 昆虫知识, 1981, 25(3): 100-103.
- [15] 陈其志. 武昌地区田间褐飞虱生物型的鉴定[J]. 湖北农业科学, 1990, 2: 30-30.
- [16] 巫国瑞, 陈福云, 陶林勇, 黄次伟, 冯炳灿. 稻褐飞虱生物性的研究[J]. 昆虫学报, 1983, 26(2): 154-159.
- [17] 陶林勇, 俞晓平, 巫国瑞. 我国褐飞虱生物型检测初报[J]. 中国农业科学, 1992, 25(3): 9-13.
- [18] 王桂荣, 赖凤香, 傅强, 张志涛, 郭兰芳. 杭州郊区田间褐飞虱生物型的鉴定[J]. 浙江农业科学, 1999, 6: 272-273.
- [19] 李青, 罗善昱, 韦素美, 黄润清, 师翱翔, 黄辉哗. 广西褐稻虱生物型研究初报[J]. 广西农业科学, 1991, 1: 29-32.
- [20] 吕仲贤, 俞晓平, 陶林勇, 陈建明, 郑许松, 张启华. 褐飞虱虫源的致害特性研究[J]. 西南农业大学学报, 1998, 20(5): 446-449.
- [21] 吕再萍, 杨长举, 华红霞. 武昌地区褐飞虱生物型鉴定[J]. 湖北农业科学, 2009, 48(6): 1369-1370.
- [22] K. K. M. Myint, H. Yasui, M. Takagi and M. Matsumura. Virulence of long-term laboratory populations of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål), and whitebacked planthopper, *Sogatella furcifera* (Horváth) (Homoptera: Delphacidae), on rice differential varieties. Applied Entomology and Zoology, 2009, 44: 149-153.
- [23] M. Naemullah, P. N. Sharma, M. Tufail, N. Mori, M. Matsumura, M. Takeda and C. Nakamura. Characterization of brown planthopper strains based on their differential responses to introgressed resistance genes and on mitochondrial DNA polymorphism. Applied Entomology and Zoology, 2009, 44: 475-483.
- [24] 刘芳. 稻褐飞虱致害性指标评价及致害性变异研究[D]. 杭州: 中国水稻研究所, 2003.
- [25] 潘建红. 不同致害性褐飞虱种群的 EPG 与双向电泳分析[D]. 杭州: 中国水稻研究所, 2010.
- [26] K. Tanaka, M. Matsumura. Development of virulence to resistant rice varieties in the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Homoptera: Delphacidae), immigrating into Japan. Applied Entomology and Zoology, 2000, 35: 529-533.
- [27] 师翱翔, 罗善昱, 韦素美, 黄凤宽, 李青. 褐稻虱生物型鉴别方法的比较研究[J]. 广西农业科学, 1995, 4: 169-171.
- [28] 江志强, 吴荣宗, 张良佑. 褐稻虱生物型田间监测技术的研究[J]. 植物保护学报, 1994, 21(1): 1-6.
- [29] C. H. Cheng and W. L. Chang. Studies on varietal resistance to the brown Planthopper in Taiwan. In: B. Planthopper, Ed., Threat to Rice Production in Asia. Los Banos: IRRI, 1979: 251-271.
- [30] K. Sogawa. Hybridization experiments on three biotypes of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Homoptera: Delphacidae) at the IRRI, the Philippines. Applied Entomology and Zoology, 1981, 16: 193-199.
- [31] J. D. Hollander, P. K. Pathak. The genetics of the "biotypes" of the rice brown planthopper, *Nilaparvata lugens*. Entomologia Experimentalis et Applicata, 1981, 29: 76-86.
- [32] M. F. Claridge, J. Den Hollander. Virulence to rice cultivars and selection for virulence in populations of the brown planthopper *Nilaparvata lugens*. Entomologia Experimentalis et Applicata, 1982, 32: 213-221.
- [33] M. F. Claridge, J. Den Hollander. The biotype concept and its application to insect pests of agriculture. Crop Protection, 1983, 2: 85-95.
- [34] 刘芳, 傅强, 赖凤香, 张志涛. 稻褐飞虱致害性遗传与性别的关联性研究[J]. 昆虫学报, 2005, 48(6): 892-897.
- [35] K. Sogawa. Electrophoretic variations in esterase among the biotypes of the brown planthopper. IRRN, 1980, 3(5): 8-9.
- [36] R. C. Saxena, C. V. Mujer. Enzyme polymorphism in rice brown planthopper (BPH). International Rice Research Newsletter, 1984, 9(4): 18-19.
- [37] R. C. Saxena, C. G. Demayo and A. A. Barrion. Allozyme variation among biotypes of the brown planthopper *Nilaparvata lugens* in the Philippines. Biochemical Genetics, 1991, 29: 115-123.
- [38] K. A. Shufran, M. E. Whalon. Genetic analysis of brown planthopper biotypes using random amplified polymorphic DNA-polymerase chain reaction (RAPD-PCR). Insect Science and Its Application, 1995, 16: 27-34.
- [39] 许晓风, 程遵年, 邹运鼎. 褐飞虱不同生物型基因组 DNA 的 RAPD 分析[J]. 安徽农业大学学报, 2000, 27(1): 5-8.
- [40] 张晓俊, 魏辉, 黄玉清, 陈元洪, 占志雄, 胡奇勇. 褐飞虱种群的 DNA 的提取及 RAPD 分析[J]. 江西农业大学学报, 2000, 22(1): 78-81.
- [41] 王桂荣, 樊叶杨, 庄杰云, 郑康乐, 张志涛. 稻褐飞虱的 DNA 遗传变异性分析[J]. 昆虫学报, 2001, 44(1): 123-126.
- [42] 关秀杰, 傅强, 王桂荣, 赖凤香, 张志涛. 不同致害性褐飞虱种群的 DNA 多态性研究[J]. 昆虫学报, 2004, 47(2): 152-158.
- [43] S. L. Jing, B. F. Liu, L. Peng, X. X. Peng, L. L. Zhu, F. Qiang and G. C. He. Development and use of EST-SSR markers for assessing genetic diversity in the brown planthopper (*Nilaparvata lugens* Stål). Bulletin of Entomological Research, 2012, 102: 113-122.
- [44] 乌慧玲. 稻褐飞虱不同生物型的荧光差异显示[D]. 南京: 南京师范大学, 2004.
- [45] 吴岩. 两种不同生物型稻褐飞虱基因表达差异[D]. 南京: 南京师范大学, 2006.
- [46] E. Chiel, Y. Gottlieb, E. Zchori-Fein, N. Mozes-Daube, N. Katzir, M. Inbar and M. Ghanim. Biotype-dependent secondary symbiont communities in sympatric populations of *Bemisia tabaci*. Bulletin of Entomological Research, 2007, 97: 407-413.
- [47] J. C. Simon, S. Carre, M. Boutin, N. Prunier-Leterme, B. Sabater-Muñoz, A. Latorre and R. Bournoville. Host-based divergence in populations of the pea aphid: Insights from nuclear markers and the prevalence of facultative symbionts. Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences, 2003, 270: 1703-1712.
- [48] 吕仲贤, 俞晓平, 陈建明, 郑许松, 徐红星, 陶林勇. 共生菌在褐飞虱致害性变化中的作用[J]. 昆虫学报, 2001, 44(2): 197-204.
- [49] 吕仲贤, 俞晓平, 陈建明, 郑许松, 徐红星. 不同虫源和致害性的褐飞虱体内共生菌的种群动态[J]. 华东昆虫学报, 2001, 10(1): 44-49.
- [50] 陈法军, 张珏锋, 俞晓平. 稻飞虱酵母类胞内共生菌的组织学研究进展[J]. 昆虫知识, 2005, 42(6): 607-611.
- [51] 陈法军, 张珏锋, 陈建明, 郑许松, 陈列忠, 俞晓平. 水稻与褐飞虱互作过程中虫体内类酵母共生菌的个体大小及数量变化[J]. 浙江农业学报, 2006, 18(5): 294-298.
- [52] 唐明. 褐飞虱细菌型共生菌的研究[D]. 武汉: 武汉大学, 2009.
- [53] H. Noda, N. Nakashima and M. Koizumi. Phylogenetic position of yeast-like symbionts of rice planthoppers based on partial 18S rDNA sequences. Insect Biochemistry and Molecular Biology, 1995, 25: 639-646.
- [54] 肖英方, 顾正远, 邱光, 陈明亮, 刘学平, 王强胜. 褐稻飞虱生物型变异特征与遗传方式研究[J]. 江苏农业学报, 1997, 13(1): 14-17.
- [55] R. D. H. Barrett, D. Schluter. Adaptation from standing genetic

- variation. *Trends in Ecology & Evolution*, 2008, 23: 38-44.
- [56] H. Innan, Y. Kim. Pattern of polymorphism after strong artificial selection in a domestication event. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, 101: 10667.
- [57] B. Du, W. Zhang, B. Liu, J. Hu, Z. Wei, Z. Shi, R. He, L. Zhu, R. Chen, B. Han and G. He. 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: 22163-22168.
- [58] H. Noda, S. Kawai, Y. Koizumi, K. Matsui, Q. Zhang, S. Furukawa, M. Shimomura and K. Mita. Annotated ESTs from various tissues of the brown planthopper *Nilaparvata lugens*: A genomic resource for studying agricultural pests. *BMC Genomics*, 2008, 9: 117.