应用昆虫学报 *Chinese Journal of Applied Entomology* 2022, 59(5): 960–968. DOI: 10.7679/j.issn.2095–1353.2022.099

组学在水稻叶蝉和飞虱传病毒研究中的应用现状*

庞小轩 [1, 2**] 何晓婵 [3**] 李 强 [2, 4] 徐红星 [2] 吕仲贤 [1, 2***]

（1. 浙江师范大学化学与生命科学学院，金华 321004；2. 浙江省农业科学院植物保护与微生物研究所，杭州 310021；
3. 浙江省金华市农业科学研究院，金华 321017；4. 浙江大学昆虫科学研究所，杭州 310058）

摘　要　水稻叶蝉和飞虱传病毒在农田生态系统中的影响是复杂多样的。随着技术的快速发展，组学研究已经成为当今的热点，利用组学可以探索水稻病毒对介体昆虫（稻飞虱、叶蝉）及寄主植物的影响机制。本文综述了水稻叶蝉和飞虱传病毒基因组的研究进展，以及近年来利用组学手段和衍生数据探索水稻病毒侵染介体昆虫和寄主植物、对介体昆虫生态适应性的影响等机制，旨在为进一步理解水稻-病毒-昆虫三者关系以及为水稻病毒病防控策略的制定提供理论依据。

关键词　水稻病毒；基因组学；转录组学；代谢组学；多组学

Application of omics to research on rice leafhopper and planthopper-borne viruses

PANG Xiao-Xuan [1, 2**] HE Xiao-Chan [3**] LI Qiang [2, 4] XU Hong-Xing [2] LÜ Zhong-Xian [1, 2***]

(1. College of Chemistry and Life Science, Zhejiang Normal University, Jinhua 321004, China; 2. Institute of Plant Protection and Microbiology, Zhejiang Academy of Agriculture Sciences, Hangzhou 310021, China; 3. Jinhua Academy of Agricultural Science, Jinhua 321017, China; 4. Institute of Insect Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China)

Abstract The effects of rice leafhopper and planthopper-borne viruses in paddy ecosystems are complex. The rapid development of technology has made omics a popular tool for investigating these viruses in planthoppers、leafhoppers and rice plants. We here review progress in research on the rice virus genome, including the mechanisms through which vector insects and rice plants become infected with rice viruses, and ecological adaptations of vector insects, with the aim of furthering understanding of the relationship between rice plants, viruses and vector insects, and providing a theoretical basis for establishing a control strategy for rice viruses.

Key words rice virus; genomics; transcriptomics; metabonomics; muti-omics

自 1975 年桑格等发明了链终止法测序开始，到目前为止测序技术已经经历了三次迭代更新，发展到了第四代测序技术（Rhee and Burns，2006）。随着测序技术的发展，基因组、转录组和蛋白质组的研究取得了巨大进步。而代谢组学是继基因组学和蛋白质组学之后发展起来的一门学科，迅速发展并渗透到多项领域，比如疾病诊断、医药研制开发、营养食品科学、毒理学及植物学等与人类健康密切相关的领域（Wishart，2019）。不同组学从不同层面反映生物体的信息，通过生物体转录组、蛋白质组和代谢组较全面的了解生物体生理代谢情况，可以帮助研究者更加充分完整生物体不同层面的表达信息。

目前为止，已经发现了 17 种水稻病毒，其中十余种水稻病毒对我国水稻生产安全造成严重威胁（Sasaya *et al.*，2014；庄新建等，2020；

---

*资助项目 Supported projects：浙江省自然科学基金（LQ20C140004）；浙江省重点研发计划（2020C02001）

**共同第一作者 Co-first authors，E-mail：pangxx08@163.com；454706461@qq.com

***通讯作者 Corresponding author，E-mail：luzxmh@163.com

收稿日期 Received：2022-07-11；接受日期 Accepted：2022-08-09

Wu *et al*., 2022）。2010-2020 年这十年间，水稻病毒每年造成水稻产量损失约 5 万吨（亓璐等，2021）。病毒侵染水稻或介体昆虫后，会改变寄主的生理生化反应（Belliure *et al.*, 2010；Shapiro *et al.*，2013；Watts and Kariyat，2021），从而影响介体或非介体昆虫的种群数量（Xu *et al.*, 2014；王前进，2017）及取食行为（周长伟，2018）等。

1　水稻病毒及其基因组

1.1　水稻病毒

从 20 世纪 50 年代开始，我国就深受水稻病害的困扰（Wei and Li，2016）。经过稻飞虱、叶蝉等介体昆虫传播的水稻病毒有十余种（表 1），介体昆虫通过刺吸病株汁液获得病毒并在田间传播。水稻被病毒侵染以后会出现稻株矮化、叶片皱缩以及抽穗不全等现象，造成产量损失甚至绝收。

1.2　水稻病毒基因组

1991 年，通过基因克隆得到了 RTBV 的完整序列是目前发现的唯一一个 DNA 水稻病毒（Hay *et al.*，1991）。1994 年，RSV 的测序完成标志着第一个 RNA 水稻病毒完整基因组的诞生（Toriyama *et al.*，1994）；在同一年内，RDV 也完成了最后一个片段的（S2）的测序（Uyeda *et al.*，1994），病毒基因组的测序完成拉开了 RNA 水稻病毒基因组研究的序幕。随后，利用相同的方法也完成了 RGSV（Toriyama *et al.*，1998b）和 RYSV（Huang *et al.*，2003）基因组的测序组装（表 2）。

在传统的实验过程中，主要是通过分离病毒

表 1　水稻病毒及其传播方式

Table 1　Rice virus and their modes of transmission

水稻病毒 Rice virus	病毒类型 Virus type	传播方式 Modes of transmission	病症 Symptom	参考文献 References
水稻矮缩病毒 Rice dwarf virus，RDV	RNA 病毒	黑尾叶蝉、电光叶蝉 经卵传播，增殖型	矮缩、分蘖增多、叶片浓绿、僵直	阮义理等，1981
水稻瘤矮病毒 Rice gall dwarf virus，RGDV		黑尾叶蝉、电光叶蝉 不经卵传播，增殖型	病株严重矮缩，叶背叶鞘上长出淡黄绿色瘤	Omura *et al.*，1980
南方水稻黑条矮缩病毒 Southern rice black-streaked dwarf virus，SRBSDV		白背飞虱 不经卵传播，增殖型	叶色浓绿、明显矮缩、分蘖增多、根系不发达	周国辉等，2010
水稻黑条矮缩病毒 Rice black-streaked dwarf virus，RBSDV		灰飞虱 不经卵传播，增殖型	浓绿矮缩、叶片僵直、不抽穗或者穗小	孙枫等，2013
水稻条纹叶枯病毒 Rice stipe virus，RSV		灰飞虱 经卵传播，增殖型	褪绿的条纹斑点或斑块，可分为卷叶型和展叶型	阮义理等，1983
水稻草状矮化病毒 Rice grassy stunt virus，RGSV		褐飞虱 不经卵传播，增殖型	矮化、分蘖增多、叶片细小、淡绿到淡黄或橙黄色	石超南等，2018
水稻黄矮病毒 Rice yellow shunt virus，RYSV		黑尾叶蝉 不经卵传播，增殖型	矮化，花叶黄枯、株型松散，根系短小衰朽	Chiu *et al.*，1965
水稻条纹花叶病毒 Rice stripe mosaic virus，RSMV		电光叶蝉	抽穗不完全，籽粒不饱满	Yang *et al.*，2017
水稻齿叶病毒 Rice ragged stunt virus，RRSV		褐飞虱 持久性传播	叶片扭曲、锯齿状缺刻	郑璐平等，2008
水稻东格鲁杆状病毒 Rice tungro bacilliform virus，RTBV	DNA 病毒	二点黑尾叶蝉 半持久性传播	受害植株矮缩和叶片变色，生长衰退	吴刚等，2000

表 2 水稻病毒基因组
Table 2 Rice virus genome

水稻病毒 Rice virus	基因组片段 Number of chromosomes	基因组大小 Genome size	基因组完成过程 Genome completion process
水稻东格鲁杆状病毒 Rice tungro bacilliform virus，RTBV	3 条双链 DNA 组成	8.0 kb	组装完成（Hay *et al*.，1991）
水稻矮缩病毒 Rice dwarf virus，RDV	S1-S12,12 条双链 RNA 片段组成	24.8 kb	基因组片段 S3 完成测序（Suzuki *et al*.，1990），基因组片段 S1 完成测序（Suzuki *et al*.，1992），组装完成（Uyeda *et al*.，1994）
水稻条纹叶枯病毒 Rice stipe virus，RSV	S1-S4，4 条双链 RNA 组成	17.1 kb	基因组片段 S3 测序完成（Zhu *et al*.，1991），基因组片段 S4 完成测序（Zhu *et al*.，1992），基因组片段 S2 完成测序（Takahashi *et al*.，1993），基因组片段 S1 完成测序，组装完成（Toriyama *et al*.，1994）
水稻草状矮化病毒 Rice grassy stunt virus，RGSV	S1-S6，6 条单链 RNA 组成	25.1 kb	基因组片段 S5 和 S6 完成测序（Toriyama *et al*.，1997），组装完成（Toriyama *et al*.，1998a）
水稻黄矮病毒 Rice yellow shunt virus，RYSV	1 条复义单链 RNA 组成	14.0 kb	组装完成（Luo *et al*.，1998）
水稻齿叶病毒 Rice ragged stunt virus，RRSV	10 条双链 RNA 组成	26.2 kb	基因组片段 S9 完成测序（Upadhyaya *et al*.，1995），基因组片段 S5（Li *et al*.，1996）和 S8（Upadhyaya *et al*.，1996）完成测序，基因组片段 S7 和 S10 完成测序（Upadhyaya *et al*.，1997），组装完成（Upadhyaya *et al*.，1998）
水稻黑条矮缩病毒 Rice black-streaked dwarf virus，RBSDV	S1-S10，10 条双链 RNA 片段组成	29.1 kb	组装完成（Zhang *et al*.，2001）
水稻瘤矮病毒 Rice gall dwarf virus，RGDV	S1-S12，12 条双链 RNA 片段组成	25.7 kb	基因组片段 S9 完成测序（Koganezawa *et al*.，1990），基因组片段 S8 和 S10 完成测序（Noda *et al*.，1991），基因组片段 S11 完成测序（Moriyasu *et al*.，2000），组装完成（Moriyasu *et al*.，2007）
南方水稻黑条矮缩病毒 Southern rice black-streaked dwarf virus，SRBSDV	S1-S10，10 条双链 RNA 片段组成	29.1 kb	组装完成（Yin *et al*.，2011）
水稻条纹花叶病毒 Rice stripe mosaic virus，RSMV	1 条复义单链 RNA 组成	12.8 kb	组装完成（Yang *et al*.，2017）
水稻矮化相关布尼亚样病毒 Rice dwarf-associated bunya-like virus，RDaBV	L、M 和 S 片段组成	9 349 nt	组装完成（Wang *et al*.，2022）

株来进行鉴定，但是该方法周期长，对于新病毒的发现产生了一定的局限性。随着技术的进步，利用高通量测序可以快速且高质量的鉴定自然界中水稻病毒（洪健等，2021）或发现新水稻病毒（Wang *et al*.，2022）。目前该新发现的水稻病毒暂时被命名为水稻矮化相关布尼亚样病毒（Rice dwarf-associated bunya-like virus，RDaBV），由 L、M 和 S 片段组成，L 片段负责编码保守蛋白，M 片段编码非结构蛋白，S 片段负责编码核衣壳和另一个非结构蛋白。通过系统发育分析发现该病毒与 2021 年国际病毒分类委员会 ICTV 新创建的 *Discoviridae* 家族(https://talk.ictvonline.org/taxonomy/p/taxonomy-history?taxnode_id=202112952)位于同一分支，但是目前该家

族中的病毒宿主均为卵菌门和子囊菌门，这是第一次发现利用褐飞虱 *Nilaparvata lugens*、白背飞虱 *Sogatella furcifera*、灰飞虱 *Laodelphax striatellus* 和电光叶蝉 *Inazuma dorsalis* 这些常规的介体昆虫均不能将该病毒传播到水稻上，说明水稻病毒很有可能有的新的传播介体(Wang *et al.*, 2022)，值得进一步的关注。

2　病毒对水稻植株影响的组学研究

随着水稻病毒的基因组的深入研究，关于水稻病毒对水稻影响机制的研究也愈来愈多。水稻感染水稻病毒后，其形态特征会发生变化，其原因是多种多样的。通过分析 RSV 感染后的水稻原生质体蛋白质组数据和叶绿体蛋白质组数据，发现叶绿体中叶绿体相关蛋白含量显著性降低，但原生质体中的叶绿体相关蛋白含量没有显著性差异。通过基因富集发现，RSV 侵染水稻会改变水稻叶绿体相关蛋白运输到叶绿体的过程（Zhao *et al.*，2019），从而抑制叶绿体内叶绿体相关蛋白的积累，使水稻叶片出现不同程度的褪绿情况(Nemoto *et al.*, 1994)。而水稻感染 RBTV 以后，叶绿素相关基因表达发生变化，从而导致水稻叶片褪绿（Srilatha *et al.*，2019）。

水稻在被病毒侵染以后会产生不同程度的防御反应，来抵御病毒的侵染（Yang *et al.*，2014）。通过比较 RBSDV 病株和健康水稻的转录组，发现水稻感染 RBSDV 后与防御相关的基因显著上调（Zhang *et al.*，2020）。病毒也会对水稻的防御做出反应。通过分析 RSV 病株和健康水稻的转录组数据（Yang *et al.*，2016）和蛋白质组数据（Tan *et al.*，2022），发现 RSV 侵染水稻后会促进转录因子 NF-YA 和 B7EPB8 的表达，NF-YA 表达升高会进一步抑制水稻茉莉酸（Jasmonic acid，JA）途径的相关基因表达，从而会抑制水稻防御反应。拟南芥同源蛋白 B7EPB8 可以与 RSV P2 蛋白相互结合，该蛋白可以促进 JA 途径的表达，因此 P2 蛋白可能通过与 JA 途径竞争性结合 B7EPB8，从而抑制水稻对 RSV 的抗性。

在组学快速发展之前，主要利用田间试验来筛选对水稻病具有抗性的水稻，工作周期长，抗性机制不明确。通过多组学的大数据挖掘可以探究水稻对病毒的抗性机理，为遗传育种提供方向（Reinke *et al.*，2018）。如利用基因组筛选出与 RBSDV 抗性相关的基因，后期可以通过转基因技术选育抗 RBSDV 的水稻品系（Liu *et al.*，2021b）。通过田间试验筛选出对 SRBSDV 具有抗性的杂交稻，再通过荧光定量比较抗性水稻中病毒表达量，得到具有较高抗性的杂交稻 Z1、L2186，随后利用多维液质联用技术比较 SRBSDV 胁迫过的高抗水稻 Z1、L2186 的蛋白质组，发现富含甘氨酸的 PR-1 蛋白均上调，但是蛋白上调表现不完全相同，不同水稻对相同水稻病毒的防御机制可能有所差异（Wang *et al.*，2017）。除此之外，多组学也可以用于转基因水稻的安全性评价。通过对 RSV 具有稳定抗性的转基因水稻品系（KRSV-1）的转录组数据和蛋白质组数据进行分析，确认了该转基因水稻品系营养物质较野生型水稻无明显差异，而且不会因为转基因而积累有毒蛋白质（Xu *et al.*，2019）。通过气相色谱-质谱分析转基因水稻 T1C-19 (Cry1C 水稻)在感染 RDV 后的代谢组数据变化，发现 Cry1C 水稻较亲本非转基因水稻明恢 63 号对 RDV 的反应更加强烈，更多的代谢物发生显著变化，但是 RDV 感染率并未上升，不会造成 RDV 的广泛传播（Chang *et al.*，2021）。组学数据还可以用于研究防治病毒农药的作用机制。嘧肽霉素是高效、低毒的胞嘧啶核苷肽类抗病毒农用抗生素（吴元华等，2005），比较嘧肽霉素处理过的 SRBSDV 病株和未处理过的 SRBSDV 病株的蛋白质组，发现病株体内部分蛋白可以富集到防御反应上，同时荧光定量验证部分抗性基因和保护酶表达量显著提高（Yu *et al.*，2018）。

3　病毒对介体昆虫影响的组学研究

水稻病毒侵染介体昆虫以后会诱导其启动防御机制。通过转录组研究发现，灰飞虱体内的泛素缀合酶编码基因可以抑制 RSV 在灰飞虱体内积累（Li *et al.*，2020）。但是水稻病毒突破屏障在介体昆虫体内复制增殖，会抑制昆虫防御机

制的发生。在比较 RSV 灰飞虱和健康灰飞虱的转录组数据，发现了选择性剪接事件参与调节水稻病毒与介体昆虫之间存在复杂关系，约有 31.4%的剪接基因对飞虱肠道感染 RSV 有响应。通过选择性剪接产生 c-Jun 氨基端激酶（c-Jun N-terminal kinase，JNK）3 个转录本亚型，这 3 种亚型对 RSV 感染表现出不同的反应，并且至少有两种亚型促进了飞虱中的病毒积累（Tong *et al.*，2022）。利用荧光定量 PCR 发现，RSV 在灰飞虱体内脂肪体和血淋巴含量最高。进一步比较了携带 RSV 的灰飞虱与健康灰飞虱脂肪体的蛋白质组数据，共有 156 种差异表达蛋白，其中 mRNA 衰变蛋白 ZFP36L1 丰度增加了 69%，将该基因沉默后发现灰飞虱对 RSV 的抗性显著增加，表明 RSV 可能通过诱导该蛋白的表达促进 RSV 的积累（Huang *et al.*，2021）。通过定量蛋白组学分析取食 RBSDV 病株 3 d 和 5 d 后的灰飞虱线粒体蛋白丰富度呈现下降的趋势，并且逆转录荧光定量 PCR 验证线粒体相关基因的表达水平也呈现下降的趋势，选择性自噬基因转录水平上调，RBSDV 可能通过促进灰飞虱线粒体自噬来提高其在灰飞虱体内的积累（Liu *et al.*，2021a）。

介体昆虫感染水稻病毒后，其生态适应性会发生变化。通过分析 5、25 和 36 ℃处理下携带 SRBSDV 的白背飞虱和无毒白背飞虱的代谢组数据，发现白背飞虱感染 SRBSDV 以后体内能量物质海藻糖的积累减少，脂肪酸的积累增加，从而降低白背飞虱的低温耐受性，提高白背飞虱高温耐受性（Zhang *et al.*，2018）。通过测定携带 SRBSDV 的白背飞虱雌性成虫、接毒后不携带病毒的雌性成虫和未接毒的雌性成虫的转录组，发现差异基因主要负责初级代谢和免疫，同时发现接毒失败的白背飞虱特异基因表达较健康成虫也呈上调的趋势（Liu *et al.*，2022）。灰飞虱感染 RSV 以后，种群数量会下降（周益军等，2012）。为了探究 RSV 抑制种群数量的机制，使用同位素标记进行相对和绝对定量方法分析了携带 RSV 和健康雌性灰飞虱之间卵子的蛋白质组学变化，共发现了 147 种差异蛋白，其中约 66.7%的蛋白在携带 RSV 的灰飞虱体内表达增加，并通过荧光定量 PCR 验证相关基因与蛋白的变化趋势一致，其中部分差异蛋白参与灰飞虱的减数分裂（Liu *et al.*，2021a）这些差异蛋白与卵子减数分裂的关系有待后续开展。另外，通过比较 RSV 灰飞虱种群和健康灰飞虱种群的卵巢转录组数据，发现灰飞虱卵黄原蛋白受体参与 RSV 垂直传播给 F1 代的过程（He *et al.*，2019）。

4　展望

利用基因组学、转录组学、蛋白质组学、代谢组学等分析水稻病毒对植食性昆虫翅型影响、取食行为变化以及其他生态适应性变化的机制是当前的研究热点之一，其结果有助于了解水稻病毒对植食性昆虫种群数量产生的影响，从而为植物病毒病防控以及在病毒病流行的条件下害虫的管理提供理论依据。目前为止，组学主要应用在分析水稻病毒对水稻产生的影响上，关于水稻病毒侵染介体昆虫后种群适合度机制的研究主要集中在 RSV、RBSDV 和 SRBSDV 等，在其他水稻病毒以及病毒对非介体昆虫影响机制等方面的研究则较少。另外，大多数的研究都是针对单一组学进行分析。然而由于水稻病毒与介体昆虫、非介体和水稻之间的关系是复杂多样的，通过单一组学难以深入理解复杂的相互关系。

随着组学测序技术的不断创新和发展，越来越多多组学数据能快速获得，利用多组学数据整合分析现象和探索相关机制，可以补充单一组学中缺失或不可靠的信息。从大量而繁杂的多组学数据中找到内在关联，系统研究探索介体（非介体）昆虫-植物病毒-寄主植物之间的相互作用，对于揭示三者互作关系及其背后更复杂的机制具有重要作用。

参考文献 (References)

Belliure B, Janssen A, Sabelis MW, 2010. Vector and virus induce plant responses that benefit a non-vector herbivore. *Basic and Applied Ecology*, 11(2): 162–169.

Chang X, Ning D, Mao L, Wang B, Fang Q, Yao H, Wang F, Ye G, 2021. Metabolic analysis reveals *Cry1C* gene transformation does not affect the sensitivity of rice to rice dwarf virus. *Metabolites*, 11(4): 209.

Chiu RJ, Lo TC, Pi CT, 1965. Transitory yellowing of rice and its transmission by the leafhopper *Nephotettix apicalis apicalis* (Motsch). *Botanical Bulletin of Academia Sinica*, 6(1): 1–18.

Hay JM, Jones MC, Blakebrough ML, Dasgupta I, Davies JW, Hull R, 1991. An analysis of the sequence of an infectious clone of rice tungro bacilliform virus, a plant pararetrovirus. *Nucleic Acids Research*, 19(10): 2615–2621.

He K, Lin KJ, Ding SM, Wang GR, Li F, 2019. The vitellogenin receptor has an essential role in vertical transmission of rice stripe virus during oogenesis in the small brown plant hopper. *Pest Management Science*, 75(5): 1370–1382.

Hong J, Xie L, Zhang ZK, Zhou XP, 2021. Plant viruses in the new 15-rank taxonomic system of ICTV. *Acta Phytopathologica Sinica*, 51(2): 143–162. [洪健, 谢礼, 张仲凯, 周雪平, 2021. ICTV最新十五级分类阶元病毒分类系统中的植物病毒. 植物病理学报, 51(2): 143–162.]

Huang HJ, Yan XT, Wang X, Qi YH, Lu G, Chen JP, Zhang CX, Li JM, 2021. Proteomic analysis of *Laodelphax striatellus* in response to rice stripe virus infection reveal a potential role of ZFP36L1 in restriction of viral proliferation. *Journal of Proteomics*, 239(3): 104184.

Huang YW, Zhao H, Luo ZL, Chen XY, Fang RX, 2003. Novel structure of the genome of rice yellow stunt virus: Identification of the gene 6-encoded virion protein. *Journal of General Virology*, 84(Pt 8): 2259–2264.

Koganezawa H, Hibino H, Motoyoshi F, Kato H, Noda H, Ishikawa K, Omura T, 1990. Nucleotide sequence of segment S9 of the genome of rice gall dwarf virus. *Journal of General Virology*, 71(8): 1861–1863.

Li Y, Zhou Z, Shen M, Ge L, Liu F, 2020. Ubiquitin-conjugating enzyme E2 E inhibits the accumulation of rice stripe virus in *Laodelphax striatellus* (Fallén). *Viruses*, 12(9): 908–923.

Li Z, Upadhyaya NM, Kositratana W, Gibbs AJ, Waterhouse PM, 1996. Genome segment 5 of rice ragged stunt virus encodes a virion protein. *Journal of General Virology*, 77(12): 3155–3160.

Liu DD, Li ZX, Hou ML, 2022. Comparison of transcriptome responses between *Sogatella furcifera* females that acquired southern rice black-streaked dwarf virus and not. *Insects*, 13(2):182.

Liu HQ, Das PP, Zhang JH, Yu L, Wang M, Lin QS, Zhou YJ, Xu QF, Wong SM, 2021a. iTRAQ-based quantitative proteomics suggests mitophagy involvement after Rice black-streaked dwarf virus acquisition in insect vector small brown planthopper *Laodelphax striatellus* Fallén. *Journal of Proteomics*, 246(4): 104314.

Liu Q, Lan G, Zhu Y, Chen K, Shen C, Zhao X, Zhang F, Xu J, Li Z, 2021b. Genome-wide association study on resistance to rice black-streaked dwarf disease caused by rice black-streaked dwarf virus. *Plant Disease*, 105(3): 607–615.

Luo Z, Chen X, Gao D, Fang R, 1998. The gene 4 of rice yellow stunt rhabdovirus encodes the matrix protein. *Virus Genes*, 16(3): 277–280.

Moriyasu Y, Ishikawa K, Kikuchi A, Imanishi S, Tomita S, Akutsu K, Omura T, 2000. Sequence analysis of Pns11, a nonstructural protein of rice gall dwarf virus, and its expression and detection in infected rice plants and vector insects. *Virus Genes*, 20(3): 237–241.

Moriyasu Y, Maruyama-Funatsuki W, Kikuchi A, Ichimi K, Zhong B, Yan J, Zhu Y, Suga H, Watanabe Y, Ichiki-Uehara T, Shimizu T, Hagiwara K, Kamiunten H, Akutsu K, Omura T, 2007. Molecular analysis of the genome segments S1, S4, S6, S7 and S12 of a rice gall dwarf virus isolate from Thailand; completion of the genomic sequence. *Archives of Virology*, 152(7): 1315–1322.

Nemoto, H, Ishikawa, K, Shimura E, 1994. The resistances to rice stripe virus and small brown planthopper in rice variety, IR 50. *Breeding Science*, 44(1): 13–18.

Noda H, Ishikawa K, Hibino H, Kato H, Omura T, 1991. Nucleotide sequences of genome segments S8, encoding a capsid protein, and S10, encoding a 36K protein, of rice gall dwarf virus. *Journal of General Virology*, 72(11): 2837–2842.

Omura T, Inoue H, Morinaka T, Saito Y, Chettanachit D, Putta M, Parejarearn A, Disthaporn S, 1980. Rice gall dwarf, a new virus disease. *Plant Disease*, 64(8): 795–797.

Qi L, Zhang T, Zeng J, Li CG, Li TJ, Zhao YL, Yan S, 2021. Analysis of the occurrence and control of diseases in five major rice-producing areas in China in recent years. *China Plant Protection*, 41(4): 37–42, 65. [亓璐, 张涛, 曾娟, 李春广, 李天娇, 赵艳丽, 闫硕, 2021. 近年我国水稻五大产区主要病害发生情况分析. 中国植保导刊, 41(4): 37–42, 65.]

Reinke R, Kim SM, Kim BK, 2018. Developing japonica rice introgression lines with multiple resistance genes for brown planthopper, bacterial blight, rice blast, and rice stripe virus using molecular breeding. *Molecular Genetics and Genomics*, 293(6): 1565–1575.

Rhee M, Burns MA, 2006. Nanopore sequencing technology: Research trends and applications. *Trends in Biotechnology*, 24(12): 580–586.

Ruan YL, Jin DD, Chen GY, Lin RF, Chen SX, 1981. Research on dwarf disease in rice - I. History, symptoms and transmission. *Journal of Plant Protection*, 8(1): 27–34, 74. [阮义理, 金登迪, 陈光堉, 林瑞芬, 陈声祥, 1981. 水稻矮缩病的研究——Ⅰ. 病史、病状和传播. 植物保护学报, 8(1): 27–34, 74.]

Ruan YL, Jin DD, Xu RY, 1983. A study on the occurrence and prevalence of leaf blight of rice streak svirus. *Journal of Zhejiang Agricultural Sciences*, 24(2): 79–81. [阮义理, 金登迪, 许如银, 1983. 水稻条纹叶枯病发生与流行的研究. 浙江农业科学, 24(2): 79–81.]

Sasaya T, Nakazono-Nagaoka E, Saika H, Aoki H, Hiraguri A, Netsu O, Uehara-Ichiki T, Onuki M, Toki S, Saito K, Yatou O, 2014. Transgenic strategies to confer resistance against viruses in rice plants. *Frontiers in Microbiology*, 13(4): 409.

Shapiro LR, Salvaudon L, Mauck KE, Pulido H, De Moraes CM, Stephenson AG, Mescher MC, 2013. Disease interactions in a shared host plant: Effects of pre-existing viral infection on cucurbit plant defense responses and resistance to bacterial wilt disease. *PLoS ONE*, 8(10): e77393.

Shi CN, Yang Z, Ding ZM, Zhang C, Wu JG, 2018. Advances in the studies of rice grassy stunt virus. *Biotechnology Bulletin*, 34(2): 45–53. [石超南, 杨振, 丁作美, 张超, 吴建国, 2018. 水稻草矮病毒的研究进展. 生物技术通报, 34(2): 45–53.]

Srilatha P, Yousuf F, Methre R, Vishnukiran T, Agarwal S, Poli Y, Raghurami Reddy M, Vidyasagar B, Shanker C, Krishnaveni D, Triveni S, Brajendra, Praveen S, Balachandran SM, Subrahmanyam D, Mangrauthia SK, 2019. Physical interaction of RTBV ORFI with D1 protein of Oryza sativa and Fe/Zn homeostasis play a key role in symptoms development during rice tungro disease to facilitate the insect mediated virus transmission. *Virology*, 526: 117–124.

Sun F, Xu QF, Cheng ZB, Fan YJ, Zhou YJ, 2013. Advances in rice black-streaked dwarf disease in China. *Jiangsu Journal of Agricultural Sciences*, 29(1): 195–201. [孙枫, 徐秋芳, 程兆榜, 范永坚, 周益军, 2013. 中国水稻黑条矮缩病研究进展. 江苏农业学报, 29(1): 195–201.]

Suzuki N, Tanimura M, Watanabe Y, Kusano T, Kitagawa Y, Suda N, Kudo H, Uyeda I, Shikata E, 1992. Molecular analysis of rice dwarf phytoreovirus segment S1: Interviral homology of the putative RNA-dependent RNA polymerase between plant-and animal-infecting reoviruses. *Virology*, 190(1): 240–247.

Suzuki N, Watanabe Y, Kusano T, Kitagawa Y, 1990. Sequence analysis of the rice dwarf phytoreovirus segment S3 transcript encoding for the major structural core protein of 114 kDa. *Virology*, 179(1): 455–459.

Takahashi M, Toriyama S, Hamamatsu C, Ishihama A, 1993. Nucleotide sequence and possible ambisense coding strategy of rice stripe virus RNA segment 2. *Journal of General Virology*, 74(4): 769–773.

Tan XX, Zhang HH, Yang ZH, Wei ZY, Li YJ, Chen JP, Sun ZT, 2022. NF-YA transcription factors suppress jasmonic acid-mediated antiviral defense and facilitate viral infection in rice. *PLoS Pathog*, 18(5): e1010548.

Tong L, Chen XF, Wang W, Xiao Y, Yu JT, Lu H, Cui F, 2022. Alternative splicing landscape of small brown planthopper and different response of JNK_2 isoforms to rice stripe virus infection. *Journal of Virology*, 96(2): e0171521.

Toriyama S, Kimishima T, Takahashi M, 1997. The proteins encoded by rice grassy stunt virus RNA5 and RNA6 are only distantly related to the corresponding proteins of other members of the genus *Tenuivirus*. *Journal of General Virology*, 78(9): 2355–2363.

Toriyama S, Kimishima T, Takahashi M, Shimizu T, Minaka N, Akutsu K, 1998a. The complete nucleotide sequence of the rice grassy stunt virus genome and genomic comparisons with viruses of the genus *Tenuivirus*. *Journal of General Virology*, 79(8): 2051–2058.

Toriyama S, Kimishima T, Takahashi M, Shimizu T, Minaka N, Akutsu K, 1998b. The complete nucleotide sequence of the rice grassy stunt virus genome and genomic comparisons with viruses of the genus *Tenuivirus*. *Journal of General Virology*, 79(Pt 8): 2051–2058.

Toriyama S, Takahashi M, Sano Y, Shimizu T, Ishihama A, 1994. Nucleotide sequence of RNA 1, the largest genomic segment of rice stripe virus, the prototype of the tenuiviruses. *Journal of General Virology*, 75(12): 3569–3579.

Upadhyaya NM, Ramm K, Gellatly JA, Li Z, Kositratana W, Waterhouse PM, 1997. Rice ragged stunt oryzavirus genome segments S7 and S10 encode non-structural proteins of M(r) 68,025 (Pns7) and M(r) 32,364 (Pns10). *Archives of Virology*, 142(8): 1719–1726.

Upadhyaya NM, Ramm K, Gellatly JA, Li Z, Kositratana W, Waterhouse PM, 1998. Rice ragged stunt oryzavirus genome segment S4 could encode an RNA dependent RNA polymerase and a second protein of unknown function. *Archives of Virology*, 143(9): 1815–1822.

Upadhyaya NM, Yang M, Kositratana W, Ghosh A, Waterhouse PM, 1995. Molecular analysis of rice ragged stunt oryzavirus segment 9 and sequence conservation among isolates from Thailand and

India. *Archives of Virology*, 140(11): 1945–1956.

Upadhyaya NM, Zinkowsky E, Kositratana W, Waterhouse PM, 1996. TheM(r) 43K major capsid protein of rice ragged stunt oryzavirus is a post-translationally processed product of aM r 67 348 polypeptide encoded by genome segment 8. *Archives of Virology*, 141(9): 1689–1701.

Walker PJ, Siddell SG, Lefkowitz EJ, Mushegian AR, Adriaenssens EM, Alfenas-Zerbini P, Dempsey DM, Dutilh BE, García ML, Curtis Hendrickson R, Junglen S, Krupovic M, Kuhn JH, Lambert AJ, Łobocka M, Oksanen HM, Orton RJ, Robertson DL, Rubino L, Sabanadzovic S, Simmonds P, Smith DB, Suzuki N, Van Doorslaer K, Vandamme AM, Varsani A, Zerbini FM, 2022. Recent changes to virus taxonomy ratified by the International Committee on Taxonomy of Viruses (2022). *Archives of Virology*, doi: 10.1007/s00705-022-05516-5. PMID: 35999326.

Wang D, Fu S, Wu HY, Cao MJ, Liu L, Zhou XP, Wu JX, 2022. Discovery and genomic function of a novel rice dwarf-associated bunya-like virus. *Viruses*, 14(6): 1183.

Wang QJ, 2017. Studies on biological basic of the interactions between green rice leafhopper, rice dwarf virus and their host rice plants. Doctor dissertation. Hangzhou: Zhejiang University. [王前进, 2017. 黑尾叶蝉-水稻矮缩病毒-水稻三者互作的生物学基础研究. 博士毕业论文. 杭州: 浙江大学.]

Wang ZC, Yu L, Jin LH, Wang WL, Zhao Q, Ran LL, Li XY, Chen Z, Guo R, Wei YT, Yang ZC, Liu EL, Hu DY, Song BA, 2017. Evaluation of rice resistance to southern rice black-streaked dwarf virus and rice ragged stunt virus through combined field tests, quantitative real-time PCR, and proteome analysis. *Viruses*, 9(2): 37.

Watts S, Kariyat R, 2021. Morphological characterization of trichomes shows enormous variation in shape, density and dimensions across the leaves of 14 Solanum species. *AoB Plants*, 13(6): plab071.

Wei TY, Li Y, 2016. Rice reoviruses in insect vectors. *Annual Review of Phytopathology*, 54(1): 99–120.

Wishart DS, 2019. Metabolomics for investigating physiological and pathophysiological processes. *Physiological Reviews*, 99(4): 1819–1875.

Wu G, Wu ZJ, Xie LH, 2000. Advances in rice tungro. *Journal of Fujian Agriculture and Forestry University*(*Natural Science Edition*), 29(4): 459–464. [吴刚, 吴祖建, 谢联辉, 2000. 水稻东格鲁病研究进展. 福建农业大学学报, 29(4): 459–464.]

Wu JG, Yang GY, Zhao SS, Zhang S, Qin BX, Zhu YS, Xie HT, Chang Q, Wang L, Hu J, Zhang C, Zhang BG, Zeng DL, Zhang JF, Huang XB, Qian Q, Ding SW, Li Y, 2022. Current rice production is highly vulnerable to insect-borne viral diseases. *National Science Review*. https://academic.oup.com/nsr/advance-article/doi/10.1093/nsr/nwac131/6632992?searchresult=1.

Wu YH, Zhu CY, Du CM, Wang YH, Zhao XX, 2005. Influence of cytosinpeptidemycin on the accumulation of tobacco mosaic virus RNA in tobacco leaves. *Chinese Journal of Virology*, 21(4): 311–313. [吴元华, 朱春玉, 杜春梅, 王艳红, 赵秀香, 2005. 嘧肽霉素影响烟草花叶病毒 RNA 蓄积量的研究. 病毒学报, 21(4): 311–313.]

Xu HX, He XC, Zheng XS, Yang YJ, Lu ZX, 2014. Influence of rice black streaked dwarf virus on the ecological fitness of non-vector planthopper *Nilaparvata lugens* (Hemiptera: Delphacidae). *Insect Science*, 21(4): 507–514.

Xu Y, Bi LJ, Yu ZP, Lin C, Gan LM, Zhu LF, Li HY, Song YZ, Zhu CX, 2019. Comprehensive transcriptomics and proteomics analyses of rice stripe virus-resistant transgenic rice. *Journal of Biosciences*, 44(4): 81.

Yang J, Zhang F, Li J, Chen JP, Zhang HM, 2016. Integrative analysis of the microRNAome and transcriptome illuminates the response of susceptible rice plants to rice stripe virus. *PLoS ONE*, 11(1): e0146946.

Yang L, Du ZG, Gao F, Wu KC, Xie LH, Li Y, Wu ZJ, Wu JG, 2014. Transcriptome profiling confirmed correlations between symptoms and transcriptional changes in RDV infected rice and revealed nucleolus as a possible target of RDV manipulation. *Virology Journal*, 11: 81.

Yang X, Huang JL, Liu CH, Chen B, Zhang T, Zhou GH, 2017. Rice stripe mosaic virus, a novel cytorhabdovirus infecting rice via leafhopper transmission. *Frontiers in Microbiology*, 7: 2140.

Yin X, Xu FF, Zheng FQ, Li XD, Liu BS, Zhang CQ, 2011. Molecular characterization of segments S7 to S10 of a southern rice black-streaked dwarf virus isolate from maize in northern China. *Virologica Sinica*, 26(1): 47–53.

Yu L, Wang WL, Zeng S, Chen Z, Yang AM, Shi J, Zhao XZ, Song BA, 2018. Label-free quantitative proteomics analysis of cytosinpeptidemycin responses in southern rice black-streaked dwarf virus-infected rice. *Pestic. Biochem. Physiol.*, 147: 20–26.

Zhang HM, Chen JP, Adams MJ, 2001. Molecular characterisation of segments 1 to 6 of Rice black-streaked dwarf virus from China provides the complete genome. *Archives of Virology*, 146(12): 2331–2339.

Zhang T, Feng WD, Ye JJ, Li ZB, Zhou GH, 2018. Metabolomic changes in *Sogatella furcifera* under southern rice black-streaked dwarf virus infection and temperature stress. *Viruses,* 10(7): 344.

Zhang TZ, Liang Q, Li CY, Fu S, Kundu JK, Zhou XP, Wu JX, 2020. Transcriptome analysis of rice reveals the lncRNA-mRNA regulatory network in response to rice black-streaked dwarf virus infection. *Viruses-Basel*, 12(9): 951.

Zhao JP, Xu JJ, Chen BH, Cui WJ, Zhou ZJ, Song XJ, Chen Z, Zheng HY, Lin L, Peng JJ, Lu YW, Deng ZP, Chen JP, Yan F, 2019. Characterization of proteins involved in chloroplast targeting disturbed by rice stripe virus by novel protoplast chloroplast proteomics. *International Journal of Molecular Sciences*, 20(2): 253.

Zheng LP, Xie LY, Lian LL, Xie LH, 2008. Research progress on rice ragged stunt virus(RRSV). *Journal of Agricultural Science and Technology*, 10(5): 8–12. [郑璐平, 谢荔岩, 连玲丽, 谢联辉, 2008. 水稻齿叶矮缩病毒的研究进展. 中国农业科技导报, 10(5): 8–12.]

Zhou CW, 2018. The analysis and mechanism of the small brown planthopper selecting difference between infected rice plants (RSV/RBSDV) and non-infected plants. Master dissertation. Nanjing: Nanjing Agricultural University. [周长伟, 2018. 灰飞虱对水稻病毒病（RSV/RBSDV）植株选择性分析及机制初探. 硕士毕业论文. 南京: 南京农业大学.]

Zhou GH, Zhang SG, Zou SF, Xu ZW, Zhou ZQ, 2010. Occurrence and damage analysis of a new rice dwarf disease caused by Southern rice black-streaked dwarf virus. *Plant Protection*, 36(2): 144–146. [周国辉, 张曙光, 邹寿发, 许兆伟, 周志强, 2010. 水稻新病害南方水稻黑条矮缩病发生特点及危害趋势分析. 植物保护, 36(2): 144–146.]

Zhou YJ, Li S, Cheng ZB, Zhou T, Fan YJ, 2012. Research advances in rice stripe disease in China. *Jiangsu Journal of Agricultural Sciences*, 28(5): 1007–1015. [周益军, 李硕, 程兆榜, 周彤, 范永坚, 2012. 中国水稻条纹叶枯病研究进展. 江苏农业学报, 28(5): 1007–1015.]

Zhu Y, Hayakawa T, Toriyama S, 1992. Complete nucleotide sequence of RNA 4 of rice stripe virus isolate T, and comparison with another isolate and with maize stripe virus. *Journal of General Virology*, 73(5): 1309–1312.

Zhu Y, Hayakawa T, Toriyama S, Takahashi M, 1991. Complete nucleotide sequence of RNA 3 of rice stripe virus: An ambisense coding strategy. *Journal of General Virology*, 72(4): 763–767.

Zhuang XJ, Xu HM, Gan HF, He Z, Liu F, Zhang K, 2020. Research progress of identification of common rice virus diseases in China. *Journal of Zhejiang Agricultural Sciences*, 61(9): 1821–1832. [庄新建, 徐红梅, 甘海峰, 贺振, 刘芳, 张坤, 2020. 中国常见水稻病毒病鉴定方法研究进展. 浙江农业科学, 61(9): 1821–1832.]