

稻飞虱暴发与南方水稻黑条矮缩病流行的 宏观规律和微观机制^{*}

翟保平^{1**} 周国辉² 陶小荣¹ 陈晓¹ 沈慧梅^{1,3}

(1. 南京农业大学植物保护学院, 农作物生物灾害综合治理教育部 & 农业部重点实验室 南京 210095;

2. 华南农业大学资源环境学院 广州 510642; 3. 云南省农业科学院农业环境资源研究所 昆明 650205)

摘 要 2009 年以来, 稻飞虱(白背飞虱和灰飞虱)的区域性暴发和它们传播的南方水稻黑条矮缩病(SRBSDV)的大面积流行给我国水稻生产造成极大的威胁, 而对这种新的毁灭性病毒病却知之甚少。为此, 亟需解决稻飞虱区域性迁飞规律、虫毒互作、毒源追踪等科学问题, 通过多学科交叉和宏微观结合及多尺度多途径的综合研究, 探索稻飞虱发生与 SRBSDV 流行的互作机制(虫病地方性消长关系、两者在微观水平上的互作等), 明确稻飞虱远距离传毒的行为与生理生化及分子机制(迁飞与病原携带及传毒的关系), 阐释各稻区飞虱与病毒的源库关联机制, 揭示稻飞虱与 SRBSDV 区域性灾变的触发因子与调控机制, 为保障国家粮食安全提供科学依据。

关键词 稻飞虱, 南方水稻黑条矮缩病, 迁飞规律, 流行机制

Macroscopic patterns and microscopic mechanisms of the outbreak of rice planthoppers and epidemic SRBSDV

ZHAI Bao-Ping^{1**} ZHOU Guo-Hui² TAO Xiao-Rong¹ CHEN Xiao¹ SHEN Hui-Mei^{1,3}

(1. Plant Protection College, Key Laboratory of Integrated Management of Crop Pests, Ministry of Education and Ministry of Agriculture, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China;

2. Resource and Environment College, Southern China Agricultural University, Guangzhou 510642, China;

3. Institute of Agricultural Environment and Resource, Yunnan Academy of Agricultural Sciences, Kunming 650205, China)

Abstract Regional epidemics of the southern rice black-streaked dwarf virus (SRBSDV) and outbreaks of its rice planthopper (RPH) vectors, including the white backed planthopper, *Sogatella furcifera* (Horváth), and the small brown planthopper, *Laodelphax striatellus* (Fallén), have posed a significant threat to rice production and food security in China since 2009. At the present time, management of this epidemic disease is hampered by our poor understanding of both the disease and its vectors. It is therefore important to improve national and international cooperation so that multidisciplinary research can be used to investigate the outbreak mechanisms of both rice planthoppers and epidemic SRBSDV. Research should be focused on the regional migration patterns of vectors in East Asia and the interaction between virus and vectors, including migration pathways, immigration events, the distribution of the virus source area, the survival and circulation of the virus and vectors and the spatio-temporal evolution of SRBSDV.

Key words rice planthoppers, SRBSDV, regional migration patterns, epidemic mechanisms

水稻是我国 60% 以上人口的主食, 每年种植面积约 2 870 万 hm^2 , 总产量达 3 600 多亿斤, 水稻以占总面积 26% 的耕地, 产出占总产量 43% 的粮食, 对我国粮食的增产作用及贡献最大, 在我国的粮食生产中具有举足轻重的地位, 水稻生产的丰

欠盈余直接关系到我国的粮食安全。同时, 我国农作物的重大害虫中, 水稻害虫占半数之多且多具迁飞性, 其突发性给测报和防治带来了很大的难度, 造成的损失令人触目惊心, 治理费用也极为巨大。其中, 稻飞虱(褐飞虱 *Nilaparvata lugens*

* 资助项目: 国家 973 资助项目(2010CB126201)、公益性行业(农业)科研专项(200903051)、国家水稻产业技术体系项目(nyeytx-001)。

**通讯作者, E-mail: bpzhai@njau.edu.cn

收稿日期: 2011-05-04, 接受日期: 2011-05-06

(Stål)、白背飞虱 *Sogatella furcifera* (Horváth) 和灰飞虱 *Laodelphax striatellus* (Fallén)) 及其传播的病毒病更是当前水稻生产上的头号大问题。

1 稻飞虱传播的南方水稻黑条矮缩病危害现状及其科学问题

进入 21 世纪以来,稻飞虱连年暴发,虫量之大历史罕见(图 1)。除了稻飞虱自身对水稻的严重危害,它们传播的病毒病对水稻生产更是毁灭

性的灾难,因为目前对病毒病还缺乏有效的防控手段。前几年,灰飞虱传播的水稻条纹叶枯病和水稻黑条矮缩病在长三角稻区大流行;从 2009 年开始,由白背飞虱传播的南方水稻黑条矮缩病毒(southern rice black-streaked dwarf virus, SRBSDV)引致的水稻南方黑条矮缩病*在我国南方稻区和越南北方稻区迅速扩散蔓延,呈现出典型的灾变特征。

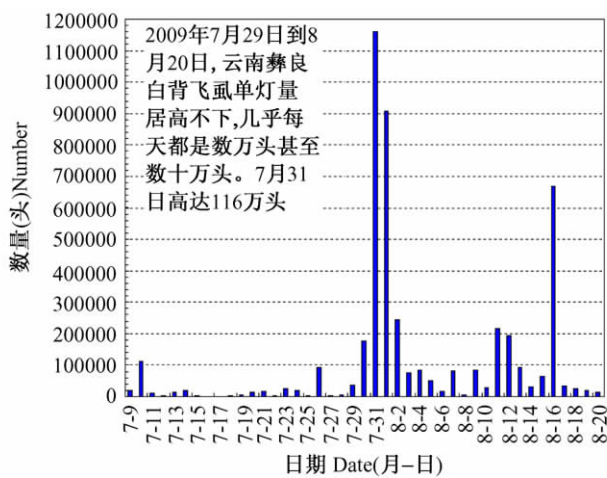


图 1 云南 2009 年白背飞虱特大暴发,彝良诱虫灯下虫量惊人,连续 20 多天虫量都是数万甚至数十万头
(翟保平摄,彝良县植保站提供虫情数据)

Fig. 1 Outbreaks of white-backed planthopper (WBPH) were seen in Yiliang, Yunnan in 2009. The daily light trap catches of WBPH during the 3 weeks immigration period was in the order of more than 10 thousands to a million

2001 年,该病害首次在我国广东省阳西县被发现(周国辉等,2004);2002 年至 2008 年间,该病害主要在华南局部地区为害(周国辉等,2008);2009 年,越南北方 19 个省 4.2 万公顷、我国南方 9 个省超过 30 万公顷水稻受害,部分田块失收(周国辉等,2010);2010 年,越南中部和北方 29 个省超过 6 万公顷(Vien,私人通讯)、我国南方 13 个省超过 130 万公顷(全国农业技术推广服务中心植物病虫情报 2010 年第 22 期,第 27 期)水稻受害,许多田块失收;至 2011 年 3 月上旬,海南约 5 万公顷(周国

辉,未发表资料)、越南 38 个省(Vien,私人通讯)冬种水稻见病;据测,2011 年该病害将对我国南方稻区超过 200 万公顷水稻构成威胁(全国农业技术推广服务中心植物病虫情报 2011 年第 3 期)。2011 年 2 月 9 日,农业部发布了“关于加强南方水稻黑条矮缩病联防联控工作的通知”,并成立了南方水稻黑条矮缩病联防联控协作组和专家指导组,本文第一、第二作者都是该专家组的成员(http://www.moa.gov.cn/govpublic/ZZYGLS/201102/t20110214_1818723.htm)。

* 按照英文习惯,周国辉教授当初将病毒命名为南方水稻黑条矮缩病毒(southern rice black-streaked dwarf virus),中文病害名称应将水稻放在前,叫水稻南方黑条矮缩病,因为还有玉米南方黑条矮缩病等。但国内植保界同行和农业部相关管理部门把病毒名和病害名合而为一,称之为南方水稻黑条矮缩病。所以正名应是水稻南方黑条矮缩病,别名为南方水稻黑条矮缩病。下文为叙述方便,也叫南方水稻黑条矮缩病。

SRBSDV 是由华南农业大学周国辉教授首次发现、鉴定并命名、经迁飞性害虫白背飞虱传播侵染水稻和玉米等禾本科植物的斐济病毒属 (Fijivirus) 建议新种 (周国辉等, 2004; Wang *et al.* 2010)。目前已初步明确了该病害的侵染循环 (郭荣等, 2010), 初步认为气候变化、耕作制度变化、主栽品种感虫感病以及化肥农药的不合理使用是造成该病害暴发成灾的主要诱因。然而, 有关该病害深层次的灾变机制尚不明确。为什么 2008 年之前都是零星发生的 SRBSDV, 到了 2009 年就突然暴发流行了呢? 而且是与越南北方稻区同期突发、上升势头迅猛 (2009 年 6 月在白背飞虱 3、4 代峰期后在越南义安省孕穗期夏秋稻上首先见症, 我国则是在中、晚稻上大面积显症), 这中间并不存在一个渐增渐变的过程。显然, 有某种或几种因素出现触发了病毒与飞虱的契合互动, 从而引发飞虱种群数量的激增并高效带毒传毒, 最终导致两年来 SRBSDV 在几乎整个南方稻区的大流行。基础研究的缺失使得对 SRBSDV 测报困难、防控盲目性大、可用措施不多、长期防控效果难以评定。目前对稻飞虱暴发与 SRBSDV 流行的区域性灾变机制有若干重要问题函待解决: 1) 白背飞虱对于 SRBSDV 高效率获毒与传毒的分子机制是什么? 阻碍褐飞虱和灰飞虱带毒及传毒的组织和细胞及分子屏障在哪里? 2) 感病水稻高效引诱白背飞虱取食并促进其增殖的分子机理是什么? 白背飞虱携带病毒后对其远距离迁飞、取食方式等传毒行为是否具有影响? 3) 危害我国稻区的虫源和毒源主要分布在哪些区域? 在病毒发源地, 作为病毒初侵染源的主要有哪些寄主植物? 4) 境内外虫源与毒源有几条迁飞扩散的主线? 各发病区之间的源库衔接关系如何? 稻飞虱迁飞与我国不同地区 SRBSDV 病毒爆发流行的交互关系? 5) 哪些生理生态因子影响稻飞虱暴发与病毒病流行? 简而言之, 飞虱虫源何在? 毒源如何循环? 虫毒怎样互作?

2 我国稻飞虱的虫源性质

20 世纪 80 年代的研究表明, 我国东半部的白背飞虱来自中南半岛, 随西南气流迁入我国华南稻区, 之后随季节逐代北迁南返, 周年循环往复, 但对于境外虫源的具体来源则语焉不详 (全国白背飞虱科研协作组, 1981; 四川、贵州、云南三省

稻飞虱科研协作组, 1982)。1990 年, 巫国瑞先生提出, 从国外迁入我国的稻飞虱可分为三支: 一支由泰缅北部藉西南季风迁入, 主降滇西南边境的局部地区; 一支由菲律宾于 7—8 月随台风外围气旋迁入, 主降东南沿海; 另一支由中南半岛随西南季风于 5—6 月迁入, 主降两广, 随后迁向全国稻区, 成为我国广大稻区的主要虫源。巫先生还认为, 我国褐飞虱和白背飞虱的最初虫源地在湄公河三角洲, 直接迁出地为红河三角洲, 并以湄公河三角洲稻区的旱涝状况来做我国稻飞虱是否猖獗的长期预测 (巫国瑞等, 1997)。

2006 年, 陈晓博士对中南半岛的风温场和当地稻飞虱的迁飞轨迹做了详尽的分析, 结果表明, 湄公河三角洲的稻飞虱不可能北迁进入红河三角洲稻区, 更不可能为我国提供稻飞虱虫源 (陈晓和翟保平, 2006)。这是因为, 风向条件使湄公河三角洲的稻飞虱无法北迁。

考察湄公河三角洲稻飞虱种群消长动态可知, 每年稻飞虱灯下虫峰出现在 2 月份, 即 2 月份为成虫的主要迁出期。而逐旬风向的统计表明, 湄公河地区在 2 月至 3 月上旬均以东风和东北风为主。此时湄公河三角洲的盛行风向并不利于稻飞虱种群向北迁飞。逐日顺推轨迹分析表明, 湄公河三角洲稻区 2 月份的飞虱迁出种群绝大部分向西迁飞, 其中部分可跨海抵达泰国南部, 部分则落入海中, 正常年份仅有少量种群可向西北迁至泰国东南部和柬埔寨西南沿海地区。3 月中旬以后仍以东风为主, 但东南风频率有所增加, 湄公河地区褐飞虱种群的主要迁出方向将转向西北。逐日顺推轨迹分析表明, 3 月份从湄公河三角洲稻区迁出的稻飞虱种群仍有相当一部分将落入海中, 有 50% 可迁至柬埔寨中西部。在某些径向风异常偏强的年份, 波及区域可扩展到柬埔寨东部 (陈晓和翟保平, 2006)。由此可见, 常年 2~3 月湄公河稻飞虱可以迁至泰国南部和柬埔寨, 向北迁飞最远可以波及到泰柬边界以及泰国东南部地区, 而不可能达到中南半岛北部 (图 2)。

此后, 沈慧梅博士对湄公河三角洲稻区稻飞虱迁出种群的去向做了进一步的深度分析 (表 1)。统计湄公河三角洲地区 1979—2009 年的 31 年月均风场, 发现这里每年风向稳定少变, 5—9 月刮西风, 其他时间盛行东风、东南风。这样的气流条件无法将虫源运送到越南中部和北部稻区, 除

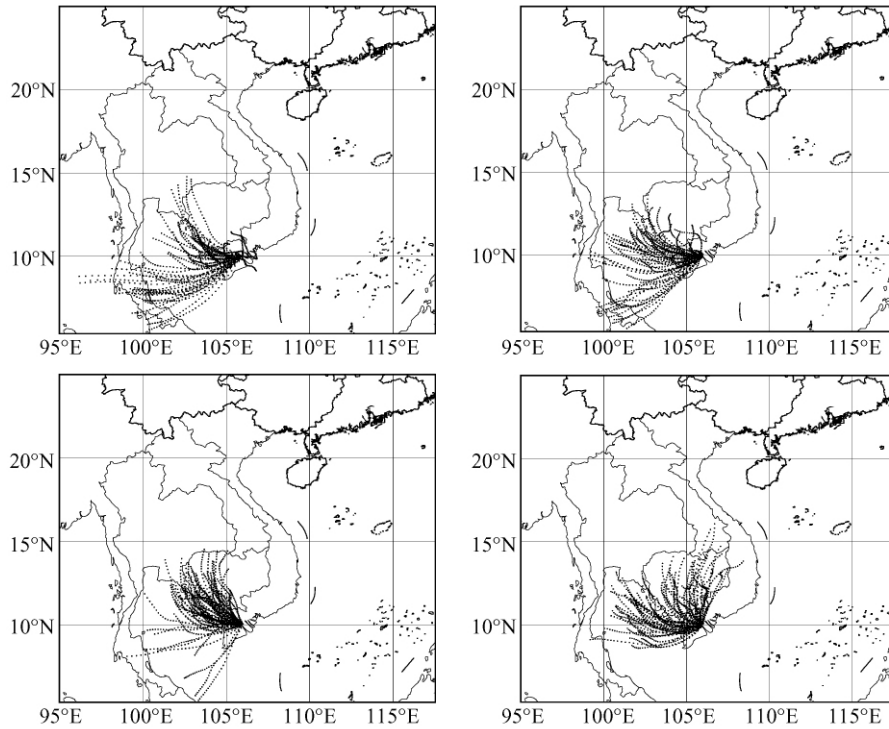


图2 1991年(左)、1997年(右)2月(上)和3月(下)湄公河三角洲稻区
稻飞虱种群顺推轨迹:只有西行,无法北上(陈晓 2006)

Fig.2 The forward trajectories of ricehoppers in Mekong delta area in February (upper) and March (below) of 1991 (left) and 1997 (right). The migrants could only fly to west to Cambodia and Thailand with the synoptic winds but not to mid and northern Viet Nam (from Chen X 2006)

了在盛行东南风的时段可以将部分种群送往柬埔寨外,其余时间的轨迹均以落海概率为最大(沈慧

表1 湄公河三角洲(106.25°N,10°E)

1979—2009年月平均风向频次(沈慧梅,2010)

Table 1 Frequency of monthly mean wind direction from 1979 to 2009 in Mekong delta (106.25°N, 10°E) (From Shen HM, 2010)

Month	N	NE	E	SE	S	SW	W	NW
1月 January	0	19	12	0	0	0	0	0
2月 February	0	21	10	0	0	0	0	0
3月 March	0	10	21	0	0	0	0	0
4月 April	1	4	25	1	0	0	0	0
5月 May	0	0	3	5	3	8	11	1
6月 June	0	0	1	0	0	1	29	0
7月 July	0	0	0	0	0	1	30	0
8月 August	0	0	0	0	0	1	29	1
9月 September	0	0	0	0	0	2	28	1
10月 October	3	14	9	0	0	0	4	1
11月 November	0	19	12	0	0	0	0	0
12月 December	0	18	13	0	0	0	0	0
总计 Sum	4	105	106	6	3	13	131	4

梅,2010)。其实,即使偶而出现几次南风或西南风,从位于越南S型国土底端的湄公河三角洲稻区迁出的稻飞虱种群的命运仍只能是入海赴死。

那么,我国稻飞虱的境外虫源来自何处?沈慧梅的工作表明,我国两广3—4月份的早期迁入虫源主要来自越南中部稻区和老挝万象平原,而云南的早期虫源则来自于缅甸本部平原和掸邦高原及泰国北部。5月中旬开始的国内东半部(包括滇东南)稻飞虱主迁峰的虫源才是来自于红河三角洲稻区及老挝北部(沈慧梅,2010)。翟保平团队始于2008年的境外虫源考察初步证实了这个结论(翟保平等,未发表资料)。

但虫源问题远非如此简单。一直以来,国内外研究水稻害虫迁飞的学者一致认为,中国稻飞虱的主要虫源来自于越南北方稻区。原因有三:一是由褐飞虱作为单一传毒介质传播的水稻齿叶矮缩病(rice ragged stunt virus,RRSV)和水稻草矮病(rice grassy stunt virus,RGSV)这2种病毒病只发生在越南南方稻区(Ho et al.,2000),说明南方

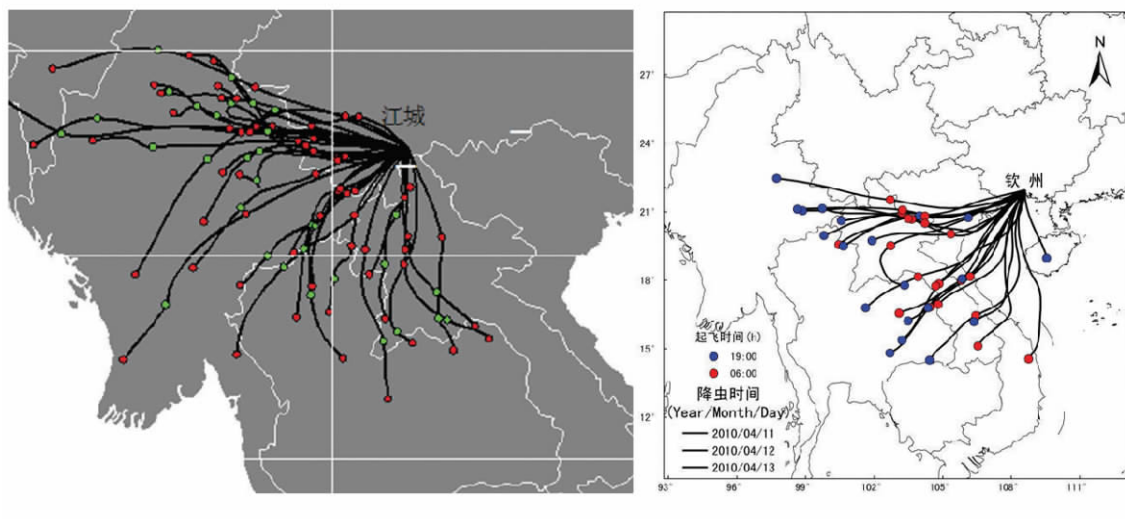


图3 左:2007—2009年3—5月云南江城34次迁入峰的回推轨迹。其中32条24 h轨迹落点集中在缅甸以及泰老边界地区(左);右:广西钦州2010年4月11—13日迁入虫源的回推轨迹(沈慧梅,2010)

Fig. 3 The backward trajectories of the 34 of immigration peaks in Jiangcheng, Yunnan in March to May of 2007 to 2009 (left), and the backward trajectories of the immigrants in Qinzhou, Guangxi on 11th to 13th April of 2010 (right) (From Shen HM, 2010)

稻区的褐飞虱到不了北方;二是国内外研究者对褐飞虱生物型(致害性)的测定结果都表明,中国的褐飞虱种群与越南红河三角洲种群在生物型结构、种群特性方面基本一致,而与越南南方稻区的褐飞虱种群有显著差异(Sogawa *et al.*, 1997;陶林勇, 1995;李青等, 1999),也说明越南南北稻区的褐飞虱种群没有交流;三是我国与越南南方历年褐飞虱的发生程度没有相关性。比较1990—2005年中国和越南南北褐飞虱的发生程度可知,近年来越南南方发生较轻,而我国和越南北方的发生均呈现明显上升趋势。相关分析表明,我国与越南北方的发生程度呈正相关($r = 0.46$),而与越南南方的发生没有相关性($r = -0.17$) (陈晓和翟保平, 2006)。

但奇怪之处在于2010年4月,包括第一作者在内的农业部访越代表团在越南南定省稻田中不仅看到了SRBSDV的侵染,而且竟还发现了典型的RRSV病株!据越南植保局的专家介绍,2009年越南北方19个省暴发SRBSDV,同时RRSV和RGSV的发生为害也较重。这就彻底颠覆了传统的观念,动摇了对稻飞虱虫源地的既往认知。如上所述,根本就没有合适的风场将越南南方的稻飞虱运载到北方去。那么,这2种病毒病是如何传到越南北方的?也许是迁入泰国老挝的越南

南方褐飞虱几经辗转最终到了越南的中北部?但泰越之间隔着有“印度支那屋脊”之誉的老挝,老挝北部有海拔1200~2800 m的川圹高原和会芬高原,老、越之间是绵亘千里的长山山脉,将湄公河沿岸平原与红河三角洲隔断,广阔的高山、高原是否有可能成为阻隔泰老褐飞虱北迁的地理屏障?所以,境外虫源问题还是一个待解之谜。

3 SRBSDV 毒源的存续循环问题

只有虫源还不够,还得有适宜的毒源。而且由于白背飞虱传播SRBSDV并非经卵传毒,这就牵涉到毒源的存续循环问题。

对于白背飞虱而言,能使其完成生活史的寄主除了水稻之外就是稗草(*Echinochloa crusgalli*),虽然它们也经常出现在玉米田,但那仅仅是临时的栖息而非以其为生(黄次伟等, 1985)。所以,寄主作物的存在是SRBSDV得以传续的基础。那么,稻子收割后以及越冬区茬口衔接中断的话毒源如何存续?是某种杂草作为中间寄主吗?周国辉教授已在薏苡(菩提子 *Coix lacryma-jobi*, 薏仁 *Semen coicis*)上发现了SRBSDV的症状,而且也检测出了病毒。此外,在水莎草 *Juncellus serotinus* (Rottb.)上也有显症,而在狗尾草 *Pennisetum flaccidum* Griseb.上不显症却有部分植株带毒(周

国辉,未发表资料)。有必要普查稻飞虱越冬区中有哪些植物显症能否成源,对 SRBSDV 的流行有多大贡献。

多年来,国内学界对稻飞虱迁飞的描述是一个完整的周年循环过程,春夏季节,从中南半岛进入中国并步步为营直达北方稻区,秋凉之后随夏季风的转换而迅速南下,最终还是回到其老家中南半岛越冬,那里有温暖的气候更有其赖以生存的水稻。但令人匪夷所思的是,情况并非如此!

2009 年 11 月 26—29 日,受越南农业部之邀,浙江大学程家安教授、浙江省农业科学院陈剑平研究员和本文第一、第二作者到河内参加“International Workshop on Rice Viruses and Vector Insects”,其间去看当地 SRBSDV 的流行情况时,发现越南北方此期已经没有水稻了,看到的全是稻茬和边上的玉米田(图 4)。这里的水稻 10 月下旬收割,要到翌年 1—2 月份才再播种,这样回迁到此的稻飞虱将面临几个月的断粮期!而且,从河内到顺化的整个越南中部稻区也都如此。显然,这样的自然景观只能是回迁稻飞虱的死亡陷阱。但此时玉米田里的 SRBSDV 却症状明显,是回迁来的带毒白背飞虱在临死前将毒传到了玉米上?还是当地的灰飞虱传上的毒?奇怪的是,玉米田里和稻茬上均无飞虱,其他虫子也很少。稻飞虱的回迁,国内外都鲜有研究,因此,稻飞虱迁飞的周年循环如何维持还不得而知。

根据周国辉教授的前期工作,对传毒介体种类、在水稻上的获毒和传毒效率的研究表明,褐飞虱不带毒,灰飞虱可低比率带毒(水稻病株上扩繁的二代群体带毒率低于 5%)但不能传毒(周国辉,未发表资料)。问题是,灰飞虱低带不传,是不传水稻,但有无可能传到它们别的寄主上去?如玉米,一直对灰飞虱传毒的亲合性很强,而且确实是在玉米上发现有 SRBSDV,那么这些病毒是否就是灰飞虱传毒而非白背飞虱传的?飞虱带毒,虫毒之间是互利还是互作?白背飞虱与灰飞虱之间是否能交叉感染?因为白背飞虱和灰飞虱在迁飞时间上存在生态位的演替,如果这 2 种稻飞虱交互传染 SRBSDV,那在病虫害暴发流行上将是灾难性的。所以尽管灰飞虱在水稻上表现出可低比率带毒而不能传毒,但灰飞虱在 SRBSDV 暴发流行中的作用还需进一步探明。



图 4 越南北方 11 月下旬的自然景观。此时水稻已收割(几个月后才再播种),周边有大量玉米田,且 SRBSDV 症状明显(翟保平摄,2009 年 11 月 27 日)

Fig. 4 The landscape of northern Viet Nam in late November when the rice had been harvested, but the winter-spring rice would not be sowed until next January or February. There were corn fields around the fallow, and the symptoms of SRBSDV could be seen on some of maize plants (Photo by Zhai Baoping, 27 Nov. 2009)

4 虫毒互作机制

传毒介体和病毒之间的互作互惠的机制也值得我们进一步探明,如带毒飞虱的生命参数是否提高、飞行能力是否受到影响、取食行为如何变化等,还有从微观上解析水稻-病毒-白背飞虱复合体形成及强化的分子机理。其中包括:

4.1 白背飞虱高效率获毒传毒的分子机理

本项目的前期工作表明,褐飞虱不带毒,灰飞虱可低比率带毒(水稻病株上扩繁的二代群体带毒率低于 5%)但不能传毒,而白背飞虱可高效率带毒(水稻病株上扩繁的二代群体带毒率超过 80%)和高效率传毒(超过 90% 带毒白背飞虱若虫或成虫具传毒能力)(周国辉,未发表资料)。白背飞虱对于 SRBSDV 高达 80% 高效率的获毒与传毒在昆虫与病毒传毒研究中是比较奇特的现象,这种高效带毒和传毒背后的作用机制非常值得我们进一步研究。当前分子生物学,尤其是蛋白组学的巨大进展,使我们有可能解析 SRBSDV 与白背飞虱高度亲和的相关基因及其作用机理。

4.2 白背飞虱与染病水稻植株高度亲和的分子机理

本项目的前期研究还表明,无毒白背飞虱偏好选择 SRBSDV 感病水稻植株且在病株上的扩繁系数大于健株(周国辉,未发表资料),表明感病植株可以通过某种未知的机制来吸引白背飞虱取食并通过另一种机制促进白背飞虱的繁殖。在其他一些植物-病毒-介体组合中也存在类似现象,如受马铃薯卷叶病毒(PLRV)侵染的马铃薯植株散发一些特征性的挥发性物质比健株对传毒蚜虫具有更强的引诱能力(Eigenbrode *et al.*, 2002; Ngumbi *et al.*, 2007),西葫芦受黄瓜花叶病毒(CMV)侵染后能够产生某些化学信号诱骗传毒昆虫取食(Mauck *et al.*, 2010),感染 PLRV 的病株及感染中国番茄黄化曲叶病毒(TYLCCNV)的病株均能促进传毒昆虫种群增殖(Srinivasana *et al.*, 2006; Jiu *et al.*, 2007)。由此推测,病毒侵染提高传毒介体与寄主植物的亲和性可能是一个相对普遍的现象,然而这一现象只是近几年才得到足够的关注,其作用机理有待深入探讨。我们认为,白背飞虱与染病植株的高度亲和性可能是水稻南方黑条矮缩病灾变的一项重要促进因子,完善对这一现象的认识进而采用代谢组学的理论和方法揭示其中的分子机理,很有必要。

4.3 带毒白背飞虱生理和行为特征及其发生机理

SRBSDV 既是一种植物病毒,也是一种昆虫病毒,该病毒可侵入白背飞虱体腔和唾液腺,并在其中大量复制,使得白背飞虱一旦获毒即保有终身传毒能力,在植物病毒学中称其为持久性病毒。迄今为止,未见有关持久性病毒影响传毒昆虫生理和行为的研究报告(Ammar, 1994; Van den Heuvel *et al.*, 1994; Li *et al.*, 2001; Wang and Zhou, 2003; Hogenhout *et al.*, 2008; Yang *et al.*, 2008; Brault *et al.*, 2010; Zhang *et al.*, 2010; Cilia *et al.*, 2011)。然而,带毒白背飞虱的生理和行为,尤其是其迁飞行为在水稻南方黑条矮缩病灾变过程中具有十分重要的意义。对 2010 年全国各地入侵代白背飞虱的带毒率进行了监测结果表明,在北迁过程中,白背飞虱群体带毒率呈不断上升趋势,暗示白背飞虱带毒对迁飞能力没有不利影响,有关这方面的研究具有探索性和开拓性意

义,是解析病害灾变机制必须开展的基础性工作。

5 展望

综上所述,南方水稻黑条矮缩病的大面积流行已成为我国粮食生产安全的重大威胁,开展稻飞虱暴发与 SRBSDV 流行的宏观规律和微观机制的研究是当务之急。亟需解决的关键问题是:稻飞虱虫源和 SRBSDV 毒源的时空分布及动态响应、白背飞虱-SRBSDV-水稻复合体互作互惠的分子机理、灰飞虱与白背飞虱能否通过桥梁寄主实现交叉感染。因此,未来应以稻飞虱区域性迁飞规律(迁飞路径、迁入事件与病区演化的时空关联性)、虫毒互作(灰飞虱和白背飞虱 2 种飞虱有无可能交叉感染、带毒后对虫子的飞行力和生命参数有怎样的影响)、毒源寻踪(白背飞虱单发区和白背飞虱-灰飞虱混发区的毒源何在?飞虱迁离后及水稻收割后病毒的传续与侵染循环、越冬灰飞虱是否带毒、寄主杂草是否带毒、境内外虫源与毒源的交互关系)为主线,通过多学科交叉和宏观微观结合及多尺度多途径的综合研究,探索稻飞虱发生与 SRBSDV 流行的互作机制(虫与病的区域性消长关系、两者在不同时空尺度上的相互作用等),明确稻飞虱远距离传毒的行为与生理生化及分子机制(迁飞和病原携带与传毒的关系等),阐释各稻区飞虱与病毒的源库关联机制(大尺度背景下不同年份虫源与毒源的时空对应关系),解析重要生态因子(全球变化、耕作制度改革和主栽品种演变、农药和化肥使用等生产投入品演变特征)对传病介体白背飞虱种群增殖及迁飞扩张的作用机理,揭示稻飞虱与 SRBSDV 区域性灾变的触发因子、临界条件与调控机制。最终明确稻飞虱与 SRBSDV 发生的互作机制、稻飞虱远距离传毒的行为与生理生化机制、各稻区飞虱与病毒的源库关联机制、启动虫病灾变的触发因子和临界条件,为保障国家粮食安全提供科学依据。

参考文献 (References)

- Ammar ED, 1994. Propagative transmission of plant and animal viruses by insects: factors affecting vector specificity and competence. *Adv. Dis. Vector Res.*, 10: 289—332.
- Brault V, Tanguy S, Reinbold C, Le Trionnaire G, Arneodo J, Jaubert-Possamai S, Guernec G, Tagu D, 2010. Transcriptomic analysis of intestinal genes following

- acquisition of pea enation mosaic virus by the pea aphid *Acyrtosiphon pisum*. *J. Gen. Virol.*, 91(18): 802—808.
- 陈晓, 翟保平, 2006. 关于湄公河三角洲褐飞虱种群对我国影响的探讨. 江苏省昆虫学会, 昆虫学会通讯, 水稻两迁害虫研讨会论文集. 28—30.
- Cilia M, Tamborindeguy C, Fish T, Howe K, Thannhauser TW, Gray S, 2011. Genetics coupled to quantitative intact proteomics links heritable aphid and endosymbiont protein expression to circulative polerovirus transmission. *J. Virol.*, 85(5): 2148—2166.
- Eigenbrode DS, Ding H, Shiel P, Berger HP, 2002. Volatiles from potato plants infected with potato leafroll virus attract and arrest the virus vector. *Biol. Sci.*, 269(1490): 455—460.
- 郭荣, 周国辉, 张曙光, 2010. 水稻南方黑条矮缩病发生规律及防控对策初探. 中国植保导刊, 30(8): 17—20.
- Hogenhout SA, Ammar ED, Whitfield AE, Redinbaugh MG, 2008. Insect vector interactions with persistently transmitted viruses. *Annu. Rev. Phytopathol.*, 46: 327—359.
- Ho VC, Ngo VV, Nguyen VB, Vo TTS, 2000. Brown planthopper (*Nilaparvata lugens* Stål) translocation and transmission of grassy stunt virus disease on rice in the south of Vietnam (1999—2000) // Proceedings of Inter-country Forecasting System and Management for Brown Planthopper in East Asia. Hangzhou, China. 147—157.
- 黄次伟, 冯炳灿, 王焕弟, 姚静, 宋丽君, 1985. 白背飞虱的寄主和耐饥力. 昆虫知识, (5): 193—194.
- Jiu M, Zhou X, Tong L, Xu J, Yang X, Wan F, Liu S, 2007. Vector-virus mutualism accelerates population increase of an invasive whitefly. *PLoS ONE*, 2(1): e182.
- Li CY, Cox-Foster D, Gray SM, Gildow F, 2001. Vector specificity of barley yellow dwarf virus (BYDV) transmission: identification of potential cellular receptors binding BYDV-MAV in the aphid, *Sitobion avenae*. *Virology*, 286(1): 125—133.
- 李青, 罗善昱, 韦素美, 黄凤宽, 1999. 褐飞虱生物型测定及其与迁飞关系分析. 昆虫知识, 36(5): 257—260.
- Mauck KE, De Moraes CM, Mescher MC, 2010. Deceptive chemical signals induced by a plant virus attract insect vectors to inferior hosts. *PNAS*, 107(8): 3600—3605.
- Ngumbi E, Eigenbrode SD, Bosque-Pérez NA, Ding H, Rodriguez A, 2007. *Myzus persicae* is arrested more by blends than by individual compounds elevated in headspace of PLRV-infected potato. *J. Chem. Ecol.*, 33(9): 1733—1747.
- 全国白背飞虱科研协作组, 1981. 白背飞虱迁飞规律的初步研究. 中国农业科学, (5): 25—31.
- 沈慧梅, 2010. 我国褐飞虱和白背飞虱的境外虫源研究. 博士学位论文. 南京: 南京农业大学.
- 四川、贵州、云南三省稻飞虱科研协作组, 1982. 我国西南稻区白背飞虱、褐稻虱的迁飞和发生特点. 植物保护学报, 9(3): 179—186.
- Sogawa K, Luong MC, Pham TN, 1997. Interim report on brown planthopper biotypes in Vietnam. *Omon Rice*, No. 5. CLRRRI, Vietnam.
- Srinivasana R, Alvareza MJ, Eigenbrodec DS, Bosque-pérez AN, 2006. Influence of hairy nightshade *Solanum sarrachoides* and potato leafroll virus on the host preference of *Myzus persicae*. *Environ. Entomol.*, 35: 546—553.
- 陶林勇, 1995. 中国龙游和越南 Omon 褐飞虱种群特性测定. 植物保护, 21(1): 2—4.
- Van den Heuvel J, Verbeek M, Van der Wilk F, 1994. Endosymbiotic bacteria associated with circulative transmission of potato leafroll virus by *Myzus persicae*. *J. Gen. Virol.*, 75(10): 2559—2565.
- Wang Q, Yang J, Zhou GH, Zhang HM, Chen JP, Adams MJ, 2010. The complete genome sequence of two isolates of southern rice black-streaked dwarf virus, a new member of the genus Fijivirus. *J. Phytopathol.*, 158(11/12): 733—737.
- Wang XF, Zhou GH, 2003. Identification of a protein associated with circulative transmission of barley yellow dwarf virus from cereal aphids, *Schizaphis graminum* and *Sitobion avenae*. *Chinese Sci. Bull.*, 48(19): 2083—2087.
- 巫国瑞, 俞晓平, 陶林勇, 1997. 褐飞虱和白背飞虱灾害的长期预测. 中国农业科学, 30(4): 25—29.
- Yang X, Thannhauser TW, Burrows M, Cox-Foster D, Gildow FE, Gray SM, 2008. Coupling genetics and proteomics to identify aphid proteins associated with vector-specific transmission of polerovirus (luteoviridae). *J. Virol.*, 82(1): 291—299.
- Zhang F, Guo H, Zheng H, Zhou T, Zhou Y, Wang S, Fang R, Qian W, Chen X, 2010. Massively parallel pyrosequencing-based transcriptome analyses of small brown planthopper (*Laodelphax striatellus*), a vector insect transmitting rice stripe virus (RSV). *BMC Genomics*, 11: 303.
- 周国辉, 温锦君, 蔡德江, 李鹏, 许东林, 张曙光, 2008. 呼肠孤病毒科斐济病毒属一新种: 南方水稻黑条矮缩病毒. 科学通报, 53(20): 2500—2508.
- 周国辉, 许东林, 李华平, 2004. 广东发生水稻黑条矮缩病病原分子鉴定 // 中国植物病理学会 2004 年学术年会论文集. 北京: 中国农业科学技术出版社. 210—212.
- 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为害趋势分析. 植物保护, 36(2): 235—237.