

# 抗感水稻品种受灰飞虱为害后的生理反应差异<sup>\*</sup>

段灿星<sup>\*\*</sup> 彭高松 王晓鸣 朱振东

(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)

**摘要** 灰飞虱 *Laodelphax striatellus* Fallén (SPBH) 是我国水稻生产上的一种重要害虫。为探明水稻抗灰飞虱的生理基础, 在不同灰飞虱虫口密度 (0、5、10、20 头/株) 及不同为害时间 (3 d、6 d) 下, 检测了抗感水稻品种相关生理指标的变化差异。结果表明, 灰飞虱为害后, 抗感水稻植株中叶绿素、可溶性糖及可溶性蛋白含量均呈下降趋势, 感虫品种中的下降幅度显著大于抗虫品种, 且感虫品种的叶绿素、可溶性糖及可溶性蛋白含量在不同虫口密度及不同为害时间下, 均存在显著差异。当灰飞虱以 20 头/株为害 6 d 后, 武育梗 3 号、Kinmaze、DV85 和 Mudgo 中叶绿素下降幅度分别为 46.0%、46.0%、2.3% 和 2.1%, 可溶性糖含量下降幅度分别为 55.5%、46.3%、9.2% 和 11.7%, 可溶性蛋白含量下降幅度分别为 22.3%、29.5%、8.5% 和 6.7%。抗感水稻中过氧化物酶活性随虫量增大和为害时间延长而显著升高, 过氧化氢酶活性则随虫量增加和为害时间延长而降低, 但抗虫植株中保护性酶活性对虫害胁迫的响应明显早于感虫材料。游离脯氨酸和丙二醛含量均随着灰飞虱虫量增大及为害时间延长而上升, 其中, 游离脯氨酸在抗虫材料中的上升幅度高于感虫品种, 丙二醛含量则在感虫品种的上升幅度显著高于抗虫材料。

**关键词** 水稻, 灰飞虱, 抗虫, 感虫, 生理反应

## Differences in the physiological response of resistant and susceptible rice varieties infested by the small brown planthopper

DUAN Can-Xing<sup>\*\*</sup> PENG Gao-Song WANG Xiao-Ming ZHU Zhen-Dong

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

**Abstract** The small brown planthopper (SBPH), *Laodelphax striatellus* Fallén (Homoptera: Delphacidae), is a serious pest of rice (*Oryza sativa* L.) in China. To elucidate the physiological basis of the resistance of rice to SBPH, we measured some physiological indices in rice seedlings infested by 0, 5, 10 and 20 of these pests per seedling for 3 d and 6 d. The results show that although chlorophyll, soluble sugars and protein tended to decrease in all the tested rice varieties this trend was much greater in the susceptible than in the resistant varieties. Levels of chlorophyll, soluble sugars and protein in susceptible varieties were significantly different at different densities and durations of SBPH infestation. Rice seedlings of the Wuyujing 3, Kinmaze, DV85 and Mudgo varieties infested by 20 SBPH per seedling for 6 d displayed a decrease in chlorophyll content of 46.0%, 46.0%, 2.3% and 2.1%, respectively whereas soluble sugars in the above four varieties decreased by 55.5%, 46.3%, 9.2% and 11.7% and soluble protein by 22.3%, 29.5%, 8.5% and 6.7%, respectively. The activity of peroxidase (POD) significantly increased and that of catalase (CAT) decreased with increasing density and duration of SBPH infestation in all four rice varieties. Defensive enzymes increased in response to SBPH infestation significantly earlier in resistant than in susceptible varieties. Free proline and malondialdehyde (MDA) increased with the density and duration of SBPH infestation in all four varieties. However, although the increase in free proline was greater in resistant varieties than in susceptible ones the converse was true for MDA.

**Key words** rice, *Laodelphax striatellus*, resistant, susceptible, physiological response

<sup>\*</sup> 资助项目: 国家自然科学基金 (30971746); 转基因生物新品种培育科技重大专项 (2009ZX08009-046B)。

<sup>\*\*</sup> 通讯作者, E-mail: duancx@caas.net.cn

收稿日期: 2011-09-23, 接受日期: 2012-04-18

灰飞虱 *Laodelphax striatellus* Fallén (SPBH) 是刺吸水稻汁液的一种重要害虫,能引起植株黄叶、枯死,造成千粒重下降,稻米品质降低。更为严重的是,灰飞虱是传播水稻条纹叶枯病 (rice stripe virus, RSV) 和黑条矮缩病 (rice black-streaked dwarf virus, RBSDV) 等重要病毒病的媒介 (浦茂华, 1963; Duan *et al.*, 2007)。近年来,由于受耕作制度改变、持续暖冬及越冬寄主增多等因素影响,灰飞虱虫口密度不断增大,在全国水稻主产区多次爆发成灾,其直接取食为害以及传播的病毒病已成为我国水稻生产上的严重威胁。2004—2005 年,江苏省灰飞虱大爆发,以及 5 代、6 代灰飞虱发生量特高并聚集于水稻穗部取食,造成稻穗发黑发霉,严重影响水稻的产量和品质;由于灰飞虱带毒率高,引起水稻条纹叶枯病大面积流行,很多田块因受害严重而绝收 (张景飞等, 2005; Duan *et al.*, 2007; 鄢洪海等, 2009)。最近几年,由灰飞虱传播的水稻黑条矮缩病在江苏、浙江、江西和福建等地发生日趋严重,尤其在江苏淮北和沿海地区,导致重病田成片绝收。据江苏省农林厅不完全统计,2009 年,江苏省水稻黑条矮缩病受害面积达 43.66 万  $\text{hm}^2$ ,病穴率高达 50% 以上,已成为当前江苏省水稻生产上最为严重的病害之一 (马玉萍等, 2009; Wang *et al.*, 2009; 王宝祥等, 2010; 卢百关等, 2011)。实践表明,利用抗性品种控制稻飞虱的为害是最为经济有效的防治措施,探究水稻抗灰飞虱的机制是筛选和培育抗虫品种的基础工作。

植物体内的许多化学物质影响着植食性昆虫对寄主的选择,植株受昆虫为害后,会产生相关的生理生化反应。叶片中可溶性糖和氨基酸种类及含量都能影响植株对昆虫的抗性 or 防御能力 (刘光杰等, 1995; 吕仲贤等, 2005)。有研究报道,水稻受褐飞虱 *Nilaparvata lugens* Stål 为害后,植株体内含水量下降,褐飞虱若虫的存活率、成虫产卵量、蜜露含量随着水稻植株体内异亮氨酸、苯丙氨酸和缬氨酸含量的增加而提高,同时感虫品种植株的受害级别也随之增加 (曾玲和庞雄飞, 1992; 沈国清等, 1994)。不同水稻品种受褐飞虱为害后,植株叶片叶绿素含量和光合速率 (强度)、可溶性总糖量、总氮量及蛋白质含量等生理指标均下降,游离脯氨酸含量明显增加,过氧化物酶 (POD) 和过氧化氢酶 (CAT) 活性有增有减,但不同品种

间差异较大 (陈建明等, 2003)。刘芳等 (2007) 研究了部分水稻品种的营养物质、二氧化硅 ( $\text{SiO}_2$ ) 以及草酸含量与抗虫性的关系,发现灰飞虱若虫存活率与水稻植株体内可溶性糖含量、淀粉含量、游离氨基酸总量呈极显著的正相关。郑文静等 (2009) 分析了水稻主要养分组成对灰飞虱取食选择性的影响,表明取食行为与植株的蛋白质和含水量显著正相关,而与粗纤维含量显著负相关。

目前,尚不见有关灰飞虱取食为害后对水稻生理活动影响的报道,本文通过不同抗感品种在不同灰飞虱虫口密度及不同为害时间下,比较系统地研究了植株体内相关生理指标的反应差异,以探明水稻抗灰飞虱的生理基础,为水稻抗虫品种的选育提供指导意义。

## 1 材料及方法

### 1.1 材料

水稻:感灰飞虱品种 Kinmaze 和武育梗 3 号,抗灰飞虱品种 DV85 和 Mudgo,由中国农业科学院作物科学研究所提供。

灰飞虱:由本课题组从山东济宁田间采集,在大麦上饲养 4 代后,经 PCR 扩增法检测为无毒灰飞虱后,转移到感虫水稻品种武育梗 3 号上,在 25 ~ 27℃ 饲养于中国农业科学院作物科学研究所温室内。

### 1.2 试验方法

**1.2.1 稻苗培育与接虫** 参照段灿星等 (2007) 的方法进行。为确保供试材料生长一致,播种前对水稻种子进行浸种催芽。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盆中 (盆底部有一小孔,便于渗透吸水),每盆播种 30 粒发芽种子,接虫前 4 d 间苗,淘汰病弱苗,每盆保留 20 棵苗用于接虫试验。自然光照,室温 25 ~ 27℃。待水稻幼苗生长至 3 叶期,按 5、10、20 头/株的虫口密度接入 3 龄灰飞虱若虫,用 80 目尼龙网罩住进行强制饲喂,每个处理设 3 个重复,另设空白对照。

**1.2.2 叶绿素含量** 参照李合生 (2000) 的《植物生理生化实验原理和技术》中测定叶绿体色素含量的方法。

**1.2.3 POD 活性** 按张龙翔等 (1997) 的方法测定 POD 活性。

- 1.2.4 CAT 活性** 参照 EL-Moshaty 等 (1993) 的方法测定 CAT 活性。
- 1.2.5 可溶性总糖量** 参考郝建军等 (2007) 主编的《植物生理学实验技术》中的植物组织中可溶性总糖含量的测定方法。
- 1.2.6 可溶性蛋白质含量** 参照 Bradford (1976) 的方法测定可溶性蛋白质含量。
- 1.2.7 游离脯氨酸含量** 参照张殿忠等 (1990) 的磺基水杨酸法测定游离脯氨酸含量。
- 1.2.8 丙二醛 (MDA) 含量测定** 按张以顺等 (2009) 的《植物生理学实验教程》中的方法测定 MDA。

1.3 数据分析方法

利用 SPSS 软件对酶活测定数据进行统计分析,多重比较采用 Duncan 新复极差法。

2 结果与分析

2.1 灰飞虱为害后水稻叶片中叶绿素含量的变化

水稻品种受灰飞虱为害后叶绿素含量变化如图 1 所示。结果表明,抗感品种的叶绿素含量均随灰飞虱虫量的增加而呈下降趋势。无灰飞虱取食时,抗感品种间叶绿素含量差异不显著;灰飞虱为害 3 d 后,感虫品种 Kinmaze 和武育梗 3 号的叶绿素含量在虫量为 10 头/株达到显著差异,而抗虫品种均未达显著差异;为害 6 d 后,感虫品种叶绿素含量在虫量为 5 头/株下达到显著差异,而抗虫品种则在 20 头/株时才达到显著差异。数据分析表明,感虫品种的叶绿素含量下降程度远大于抗虫品种的,在 20 头/株的灰飞虱为害 6 d 后,武育梗 3 号、Kinmaze、DV85 和 Mudgo 中叶绿素下

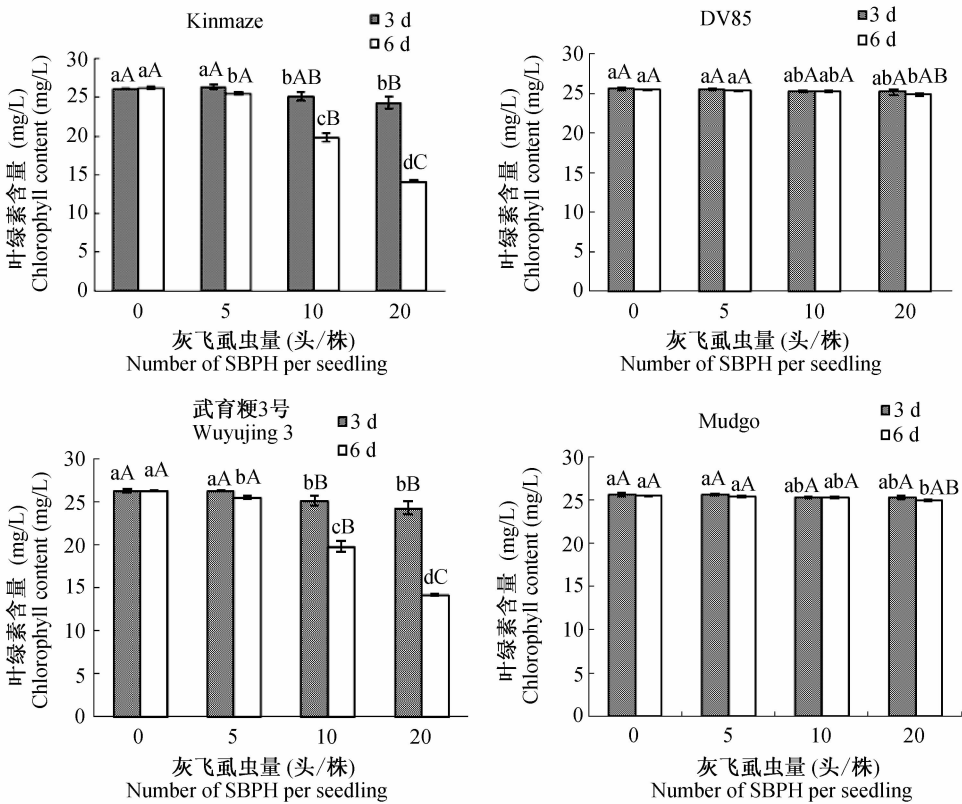


图 1 灰飞虱为害后水稻叶片中叶绿素含量的变化

Fig.1 Change in chlorophyll content in rice leaves infested by SBPH

注:多重比较采用 Duncan 新复极差法,不同大写字母表示在 0.01 水平上存在极显著差异,不同小写字母表示在 0.05 水平上差异显著。下图同。

Histograms with different lowercase or capital letters indicate significant difference at 0.05 or 0.01 level respectively (Duncam's multiple range test). The same below.

降幅度分别为 46.0%、46.0%、2.3% 和 2.1%。

2.2 灰飞虱为害后可溶性糖含量的变化

灰飞虱为害后,抗感水稻品种中可溶性糖含量均随灰飞虱虫量的增加呈下降趋势,且感虫品种的下跌幅度明显大于抗虫品种(图 2)。无灰飞虱为害时,感虫品种中可溶性糖含量稍高于抗虫品种的,且两者均随植株生长而升高。灰飞虱为害 3 d 后,抗感品种的可溶性糖含量在 10 头/株下均达到显著差异,而抗虫品种在灰飞虱虫量 10 头/株和 20 头/株之间无显著差异;为害 6 d 后,感虫品种在虫量为 5 头/株下可溶性糖含量达到显著差异,抗虫品种则在虫量为 20 头/株下才达到显著差异。当灰飞虱虫量为 20 头/株取食 6 d 后,武育梗 3 号、Kinmaze、DV85 和 Mudgo 中可溶性糖含量下降幅度分别为 55.5%、46.3%、9.2% 和 11.7%。方差分析表明,抗感品种间、不同为害天数及不同灰飞虱虫口密度间,可溶性糖含量均存在显著差异。

2.3 水稻植株中可溶性蛋白含量的变化

灰飞虱为害后,抗感水稻品种中可溶性蛋白含量均随灰飞虱虫量的增加呈下降趋势,但在感虫品种中的下降幅度显著大于抗虫品种。从图 3

可看出,感虫品种中可溶蛋白含量略高于抗虫品种的;灰飞虱为害 3 d 后,只有 Kinmaze 中的可溶性蛋白含量在虫口密度为 20 头/株下达到显著差异;为害 6 d 后,2 个感虫品种的可溶性糖含量在虫量为 10 头/株下达到显著差异,DV85 在虫口密度为 20 头/株下达到显著差异,而 Mudgo 中的可溶性蛋白含量均未达到显著差异。当 20 头/株的灰飞虱取食 6 d 后,武育梗 3 号、Kinmaze、DV85 和 Mudgo 中可溶性蛋白含量下降幅度分别为 22.3%、29.5%、8.5% 和 6.7%。结果表明,抗灰飞虱品种能通过或补偿、或拒食、抗生等方式使自身蛋白质含量不致剧减,以维持正常的生长。

2.4 灰飞虱为害后水稻叶片中保护酶活性变化

过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)等保护酶在植物体内起着清除活性氧的重要作用,是植物酶促防御系统主要成员。

图 4 表明,灰飞虱为害后,抗感品种中过氧化物酶活性随着灰飞虱虫量的增加均呈上升趋势。无灰飞虱为害时,抗感品种间无明显规律;灰飞虱为害 3 d 后,抗感品种中 POD 活性在灰飞虱虫量为 10 头/株下均达到显著差异;灰飞虱为害 6 d 后,武育梗 3 号在灰飞虱密度为 5 头/株下达到显

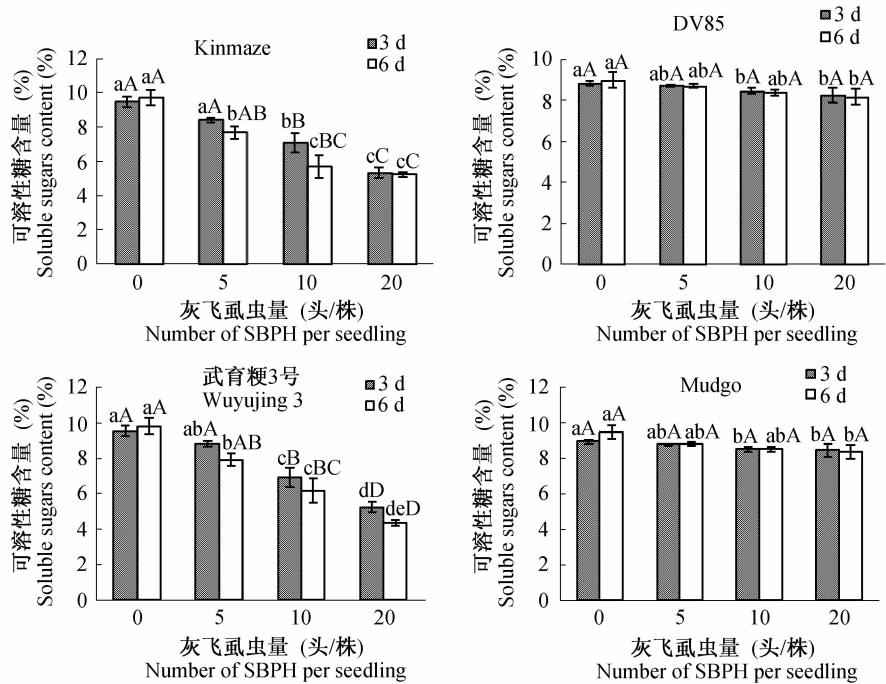


图 2 灰飞虱为害后水稻植株中可溶性糖含量的变化  
Fig. 2 Change in soluble sugars content in rice infested by SBPH

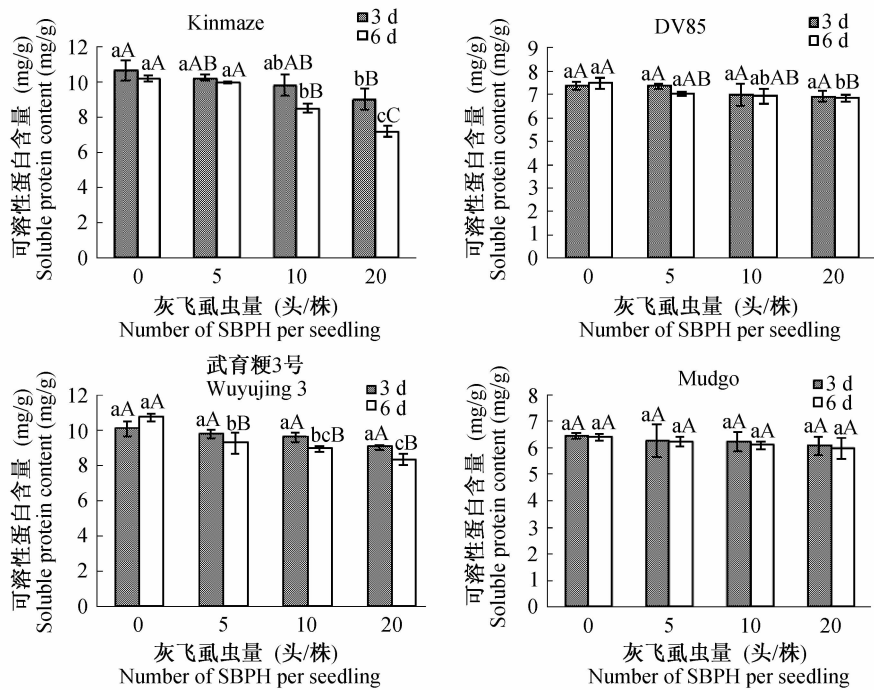


图 3 灰飞虱为害后水稻植株中可溶性蛋白含量的变化

Fig. 3 Change in soluble protein content in different rice infested by SBPH

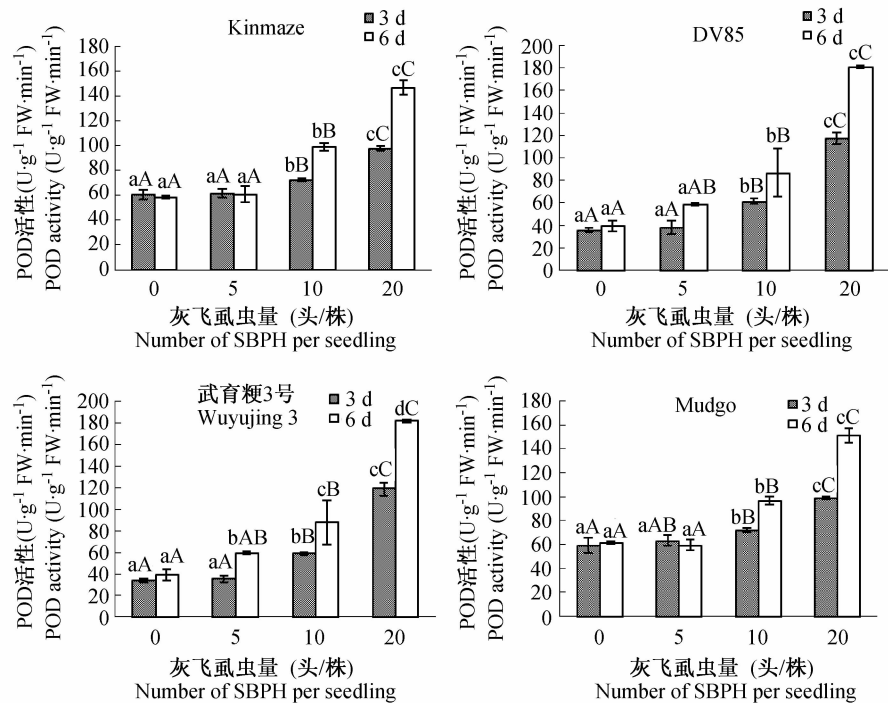


图 4 灰飞虱为害后水稻植株中过氧化物酶活性的变化

Fig. 4 Change in POD activity in different rice infested by SBPH

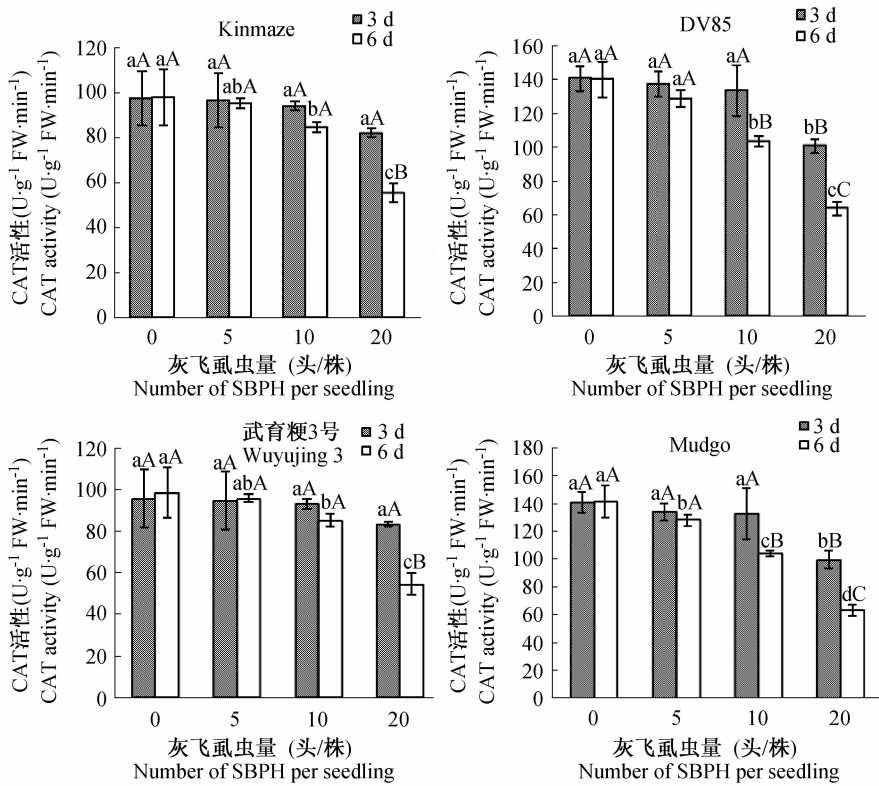


图 5 灰飞虱为害后水稻植株中过氧化氢酶活性的变化

Fig.5 Change in CAT activity in different rice infested by SBPH

著差异,在 10 头/株下抗感品种中 POD 活性均达到显著差异。经方差分析,抗感品种及不同为害天数间,POD 活性在 10 头/株及 20 头/株的虫口密度下均存在显著差异。

过氧化氢酶(CAT)活性变化如图 5 所示,表明抗感品种中 CAT 活性均随着灰飞虱虫量的增加而下降。无灰飞虱为害时,抗虫品种中 CAT 活性高于感虫品种;灰飞虱取食 3 d 后,感虫品种中的过氧化物酶活性均未达到显著差异,抗虫品种中 CAT 活性在虫量为 20 头/株下达到显著差异;灰飞虱为害 6 d 后,抗虫品种 Mudgo 中 CAT 活性在虫口密度为 5 头/株下达到显著差异,感虫品种 Kinmaze 及武育梗 3 号及抗虫材料 DV85 在 10 头/株下达到显著差异。上述结果显示,抗虫植株中酶活性对胁迫的响应明显早于感虫材料,体现了抗感品种在灰飞虱为害后产生的主动保护反应方面存在一定差异。

## 2.5 灰飞虱为害后水稻游离脯氨酸含量的变化

灰飞虱为害后,抗感水稻中游离脯氨酸含量均随着灰飞虱虫量的增加而上升,其中在 Mudgo

中上升尤为明显(图 6)。无灰飞虱为害时,各品种间游离脯氨酸含量存在一定差异;灰飞虱为害 3 d 后,Mudgo 中游离脯氨酸含量在虫口密度为 5 头/株下达到显著差异,另 3 个品种的游离脯氨酸含量在 20 头/株的虫量下达到显著差异;灰飞虱为害 6 d 后,Mudgo 中游离脯氨酸含量在虫量为 5 头/株下达到显著差异,其余品种游离脯氨酸含量在 10 头/株下达到显著差异。上述结果表明,不同抗性的品种受灰飞虱为害后,植株体内游离脯氨酸的积累量存在明显差异,以高抗材料 Mudgo 中的脯氨酸积累最为突出。

## 2.6 灰飞虱为害后水稻叶片中丙二醛(MDA)含量的变化

丙二醛是植物膜脂氧化的最终产物,是膜系统受害的重要标志之一,常以丙二醛含量作为植物膜脂过氧化水平的指标。本研究显示,灰飞虱为害后,抗感品种中丙二醛含量均随灰飞虱虫量增加呈上升趋势,但感虫品种的丙二醛含量上升幅度显著高于抗虫品种(图 7)。灰飞虱为害 3 d 后,感虫品种中的丙二醛含量在虫口密度为 10

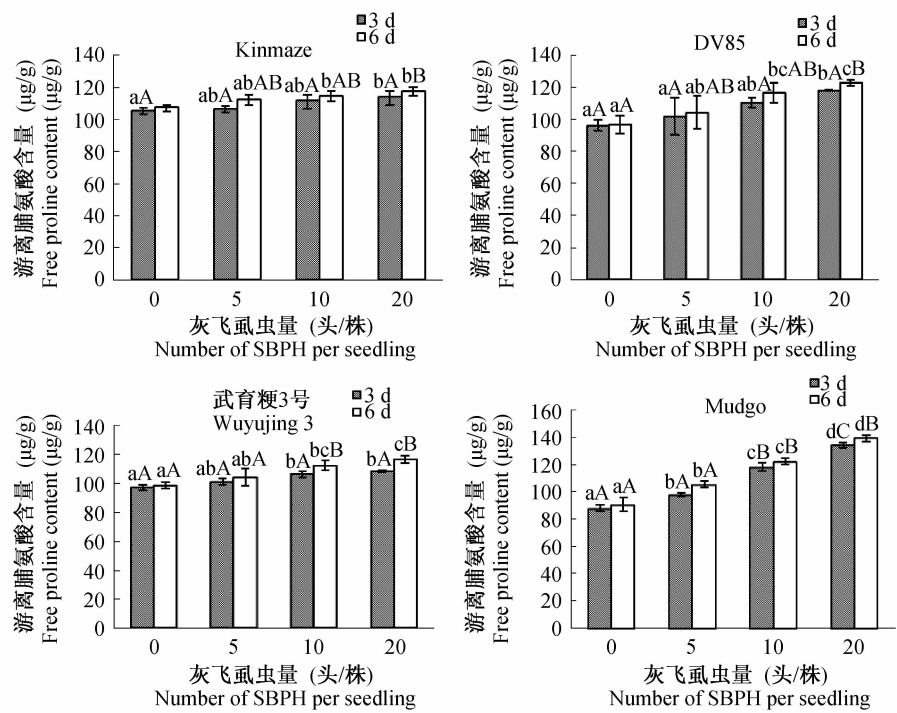


图 6 灰飞虱为害后水稻植株中游离脯氨酸含量的变化

Fig. 6 Change in free proline content in different rice infested by SBPH

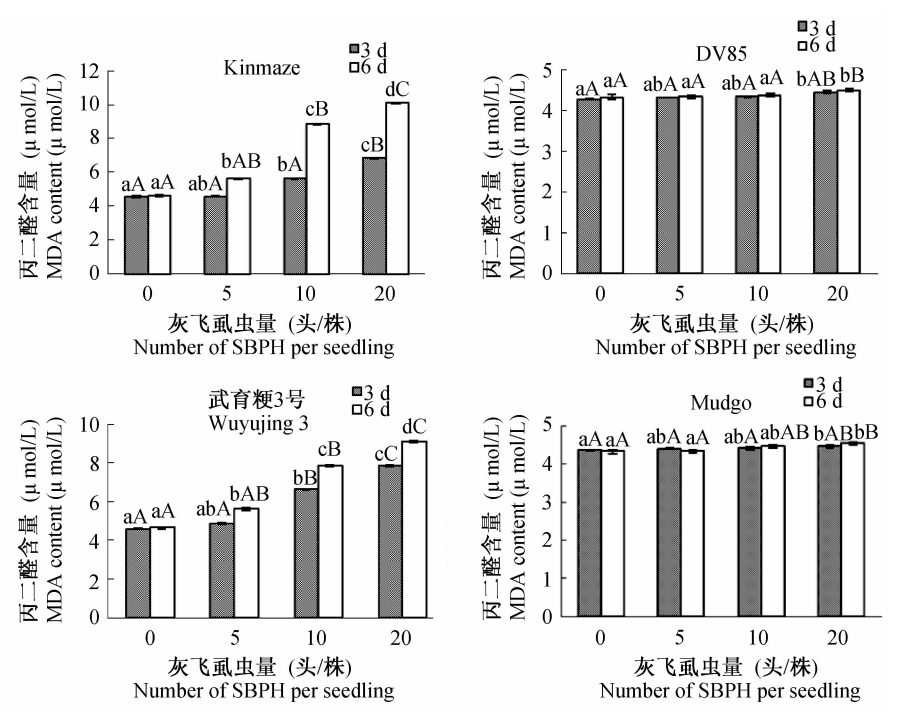


图 7 灰飞虱为害后水稻中丙二醛含量的变化

Fig. 7 Change in MDA content in different rice infested by SBPH

头/株下达到显著差异,抗虫品种中丙二醛含量在虫量为 20 头/株下达显著差异;灰飞虱为害 6 d 后,感虫品种中丙二醛含量在虫量为 5 头/株下即达到显著差异,而抗虫品种在虫口密度为 20 头/

株下才达到显著差异。方差分析表明,在抗感品种间、不同为害天数以及灰飞虱密度间,丙二醛含量在 0.05 水平上均存在显著差异。

### 3 讨论

水稻叶片中叶绿素含量和蛋白质含量的下降是水稻叶片衰老的重要标志。稻飞虱为害能影响水稻光合作用产物运转与分配,引起稻株韧皮部组织传导受阻,导致叶绿素崩解,光合作用速率下降,蛋白质分解,从而造成植株枯死。蛋白质代谢是连接植物体内三大代谢的纽带,在植物抗逆生理中具有重要作用,有研究表明,光合作用和可溶性蛋白含量具有很好的相关性(Makino *et al.*, 1983)。植物组织中糖含量的高低对昆虫的生长发育具有一定影响(俞晓平等,1989)。本文结果表明,灰飞虱取食后,Mudgo 和 DV85 的叶绿素、可溶性蛋白及可溶性糖含量的下降幅度显著低于武育梗 3 号和 Kinmaze,因此灰飞虱刺吸为害对感虫品种的影响远大于抗虫材料,这与前人(Makino *et al.*, 1983; 俞晓平等,1989)的相关研究结果一致。

在生物及非生物胁迫下,植物体内会产生和积累  $O_2^-$ 、OH 和  $H_2O_2$  等活性氧物质,它们的强氧化能力会破坏其他功能分子,而多种保护酶构成了生物体内的自由基清除系统,比如超氧化物歧化酶(SOD)能清除  $O_2^-$  形成  $H_2O_2$ ,  $H_2O_2$  能被 POD 和 CAT 分解,多种酶协调作用使生物体内达到一种动态平衡,从而减少对膜系统的伤害(刘媛媛等,2008)。我们的研究表明,抗感灰飞虱水稻植株中保护酶活性的变化趋势一致,其中 POD 活性随虫量增大和为害时间延长而显著升高,而 CAT 活性则随虫量增大和为害时间延长而降低,这与陈建明等(2000)在研究水稻受白背飞虱为害后植株体内保护性酶活变化的结果有所不同,可能与水稻幼苗的龄期、接虫量、取食时间或 2 种飞虱为害造成的伤害不一样等因素有关。

在逆境下植物体内会有游离脯氨酸的积累,其作用很多,如调节细胞氧化还原原势、稳定大分子结构、调节细胞渗透压以及降低细胞酸度等(Smirnoff and Cumbes,1989);此外,植物体内脯氨酸还有一定的清除活性氧的作用(Saradhi *et al.*, 1995)。本研究显示,受灰飞虱为害后,抗感品种中游离脯氨酸含量都显著升高,但抗虫品种中游

离脯氨酸的积累明显快于感虫品种,与陈建明等(2003)研究水稻受褐飞虱为害后游离脯氨酸积累的结果基本一致。

丙二醛是膜脂过氧化的产物,能和植物细胞内多种成分发生强烈作用,降低膜中不饱和脂肪酸含量,降低膜电阻及膜的流动性,增加电解质泄漏量,改变质膜的结构和功能,从而引起一系列生理代谢的变化,最终导致膜结构和生理机能丧失,因此丙二醛的含量是衡量膜结构损伤程度的重要指标之一(许振柱等,1997; Mittler *et al.*, 2004)。华春和王仁雷(2003)研究了杂交水稻及其三系叶片在衰老过程中 MDA 含量的变化,发现随着叶片的衰老,MDA 的含量逐渐增加;在盐胁迫下,MDA 的含量会随着盐浓度的增大而升高(史跃林等,1995),这些研究结果均与本试验的结果一致。由于不同抗性品种体内活性氧产生和清除系统的激活程度存在差异,使得膜脂过氧化发生作用强度不同,感虫品种体内膜脂过氧化作用强度大,发生早;抗虫品种体内膜脂过氧化作用强度较小,发生推迟,同时也可能诱导植株产生防御性的化学物质或刺激了植株相关的酶促反应,从而使不同抗感品种对灰飞虱的为害表现出不同的反应。

### 参考文献 (References)

- Bradford M, 1976. Rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Annal. Biochem.*, 72:248 - 254.
- Duan CX, Wan JM, Zhai HQ, Chen Q, Wang JK, Su N, Lei CL, 2007. Quantitative trait loci mapping of resistance to *Laodelphax striatellus* (Homoptera: Delphacidae) in rice using recombinant inbred lines. *J. Econ. Entomol.*, 100: 1450 - 1455.
- EL-Moshaty FIB, Pike SM, Novackyn AJ, 1993. Lipid peroxidation and superoxide production in poroepa (*Vigna unguiculata*) leaves infested with tobacco rugspot virus or southern bean prosain virus. *Physiol. Mol. Plant Pathol.*, 43:109 - 119.
- Makino A, Mae T, Ohira K, 1983. Photosynthesis and rivulose 1,5-bisphosphate caboxylase in rice leaves. *Plant Physiol.*, 73:1002 - 1007.
- Mittler R, Vanderauwera S, Gollery M, Van Breusegem F, 2004. Reactive oxygen gene network of plants. *Trends Plant Sci.*, 9(10):490 - 498.

- Saradhi PP, Alia, Arora S, Prasad KV, 1995. Proline accumulates in plants exposed to uv radiation and protects them against uv-induced peroxidation. *Biochem. Biophys. Res. Commun.*, 209(1):1-5.
- Smirnoff N, Cumbes QJ, 1989. Hydroxyl radical scavenging activity of compatible solutes. *Phytochemistry*, 28(4):1057-1060.
- Wang HD, Chen JP, Wang AG, Jiang XH, Adams MJ, 2009. Studies on the epidemiology and yield losses from riceblack-streaked dwarf disease in a recent epidemic in Zhejiang province, China. *Plant Pathol.*, 58(5):815-825.
- 陈建明, 俞晓平, 程家安, 吕仲贤, 徐红星, 2003. 不同水稻品种受褐飞虱危害后体内生理指标的变化. 植物保护学报, 30(3):225-231.
- 陈建明, 俞晓平, 葛秀春, 吕仲贤, 程家安, 颜红岚, 刘光杰, 郑许松, 陶林勇, 孔令军, 2000. 水稻植株防御白背飞虱为害的某些生理反应. 中国水稻科学, 14(1):43-47.
- 段灿星, 张世贤, 陈青, 程治军, 翟虎渠, 万建民, 2007. 水稻种质资源抗灰飞虱评价及抗性机制分析. 中国水稻科学, 21(4):425-430.
- 郝建军, 康宗利, 于洋, 2007. 植物生理学实验技术. 北京:化学工业出版社. 1-205.
- 华春, 王仁雷, 2003. 杂交稻及其三系叶片超氧化物歧化酶、过氧化氢酶及丙二醛含量在衰老期间的变化. 西北植物学报, 23(3):406-409.
- 李合生, 2000. 植物生理生化实验原理和技术. 北京:高等教育出版社. 164-191.
- 刘芳, 宋英, 包善微, 卢海燕, 祝树德, 梁国华, 2007. 水稻品种对灰飞虱的抗性及其机制. 植物保护学报, 34(5):449-454.
- 刘光杰, Wilkins RM, Saxena RC, 1995. 白背飞虱对不同抗性稻株糖类物质的利用. 昆虫学报, 38(4):421-427.
- 刘媛媛, 滕中华, 王三根, 2008. 高温胁迫对水稻可溶性糖及膜保护酶的影响研究. 西南大学学报, 30(2):59-63.
- 卢百关, 程兆榜, 秦德荣, 樊继伟, 刘燕, 潘学彪, 徐大勇, 2011. 江苏水稻主栽和候选品种抗黑条矮缩病鉴定. 南方农业学报, 42(12):1481-1485.
- 吕仲贤, Heong KL, 俞晓平, 胡萃, 2005. 稻株含氮量和密度对褐飞虱存活、发育和生殖特性的影响. 生态学报, 25(8):1838-1843.
- 马玉萍, 潘立高, 周伟民, 孙利忠, 2009. 近几年来水稻黑条矮缩病重发生特点及原因分析. 现代农业科学, 16(3):167-169.
- 浦茂华, 1963. 苏南灰稻虱(*Laodelphax striatellus* Fallén)的初步研究. 昆虫学报, 12(2):117-135.
- 沈国清, 陆自强, 杜正文, 1994. 褐稻虱和纹枯病复合危害对水稻生理活动的影响. 江苏农学院学报, 14(2):45-48.
- 史跃林, 罗庆熙, 刘佩琰, 1995.  $\text{Ca}^{2+}$  对盐胁迫下黄瓜幼苗 CaM、MDA 含量和质膜透性的影响. 植物生理学通讯, 31(5):347-349.
- 王宝祥, 江玲, 陈亮明, 卢百关, 王琦, 黎光泉, 樊继伟, 程遐年, 翟虎渠, 徐大勇, 万建民, 2010. 水稻黑条矮缩病抗性资源的筛选和抗性 QTL 的定位. 作物学报, 36(8):1258-1264.
- 许振柱, 于振文, 董庆裕, 亓新华, 余松烈, 1997. 水分胁迫对冬小麦旗叶细胞质膜及叶肉细胞超微结构的影响. 作物学报, 23(3):370-375.
- 鄢洪海, 夏淑春, 张茹琴, 2009. 水稻条纹叶枯病流行原因及控制对策. 安徽农业科学, 37(34):17291-17293, 17296.
- 俞晓平, 巫国瑞, 胡萃, 1989. 水稻品种对白背飞虱的抗性及其与稻株营养成分的关系. 中国水稻科学, (2):56-61.
- 曾玲, 庞雄飞, 1992. 水稻品种抗性对褐稻虱自然种群控制作用的评价. 华南农业大学学报, 13(3):23-28.
- 张殿忠, 汪沛洪, 赵会贤, 1990. 测定小麦叶片游离脯氨酸含量的方法. 植物生理学通讯, 4:62-65.
- 张景飞, 龚林根, 瞿燕, 屈惠良, 2005. 2004 年常熟市 5、6 代灰飞虱严重为害水稻穗部. 中国植保导刊, 25(4):39.
- 张龙翔, 张庭芳, 李令媛, 1997. 生化实验方法和技术第 2 版. 北京:高等教育出版社. 188-189.
- 张以顺, 黄霞, 陈云凤, 2009. 植物生理学实验教程. 北京:高等教育出版社. 1-96.
- 郑文静, 刘志恒, 张燕之, 刘欣, 王昌华, 赵家铭, 2009. 水稻的主要养分组成和显微结构对灰飞虱取食选择性的影响. 植物保护学报, 36(3):200-206.