

SRBSDV 对抗白背飞虱水稻抗虫性的影响*

黄所生^{1, 2, 3**} 秦碧霞^{1, 2, 3} 吴碧球^{1, 2, 3} 谢慧婷^{1, 2, 3}
李 成^{1, 2, 3} 李战彪^{1, 2, 3} 黄凤宽^{1, 2, 3***} 蔡健和^{1, 2, 3}

(1. 广西壮族自治区农业科学院植物保护研究所, 南宁 530007; 2. 农业农村部华南果蔬绿色防控重点实验室, 南宁 530007;
3. 广西作物病虫害生物学重点实验室, 南宁 530007)

摘 要 【目的】为明确南方水稻黑条矮缩病病毒 (Southern rice blackstreaked dwarf virus, SRBSDV) 对抗白背飞虱水稻的抗虫性的影响。【方法】在水稻 3 叶期, 每稻苗接入 8 头 1-2 龄白背飞虱 *Sogatella furcifera* (Horváth) 若虫, 参照国际标准评价不同水稻对白背飞虱的抗性表现; 每稻苗接入已饲毒且度过循环期的 2 头白背飞虱高龄若虫, 评价不同抗性水平的抗白背飞虱水稻对 SRBSDV 的抗性。在各水稻成株期分别将不同虫态白背飞虱接到 SRBSDV 感染的稻株, 研究不同抗性水平水稻感染 SRBSDV 后对白背飞虱取食选择性、取食量、存活率以及产卵量与卵孵化率的影响【结果】中抗、抗和高抗白背飞虱的水稻对 SRBSDV 的抗性均表现高感, 且发病率均在 93.55% 以上; 把无毒白背飞虱若虫分别接入各抗白背飞虱水稻的健康株和 SRBSDV 病株, 48 h 后在健康株上取食的虫量为 1.33-5.33 头/株, 而在 SRBSDV 病株上取食的虫量为 24.00-46.00 头/株, 无毒白背飞虱取食选择偏向于 SRBSDV 病株, 且其趋性与水稻对白背飞虱的抗性表现之间无明显相关性; 白背飞虱成虫在各水稻健康株和感染 SRBSDV 的病株上取食, 48 h 后其平均蜜露量分别为 1.13-9.55 mg/头 和 2.97-17.35 mg/头, 各抗白背飞虱水稻的感染 SRBSDV 病株之间白背飞虱的平均蜜露量差异较大, 但均显著多于各自健康株上的平均蜜露量; 白背飞虱在表现高抗和抗水平水稻上的存活率在 15%-44.05% 之间, 而在感染 SRBSDV 病株上的存活率显著提高, 均在 69.21% 以上; 白背飞虱在各感染 SRBSDV 抗白背飞虱水稻上无毒白背飞虱能正常产卵及繁殖, 且其产卵量和卵孵化率显著多于或高于各自对应健康株。【结论】抗白背飞虱的水稻不一定抗 SRBSDV; 抗白背飞虱水稻感染 SRBSDV, 有利于提高白背飞虱在取食、存活和繁殖方面对水稻抗虫性的适应度。

关键词 南方水稻黑条矮缩病病毒; 白背飞虱; 水稻品种; 抗虫性; 取食量

Effects of SRBSDV on the resistance of WBPH-resistant rice varieties

HUANG Suo-Sheng^{1, 2, 3**} QIN Bi-Xia^{1, 2, 3} WU Bi-Qiu^{1, 2, 3} XIE Hui-Ting^{1, 2, 3}
LI Cheng^{1, 2, 3} LI Zhan-Biao^{1, 2, 3} HUANG Feng-Kuan^{1, 2, 3***} CAI Jian-He^{1, 2, 3}

(1. Plant Protection Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences, Nanning 530007, China;
2. Key Laboratory of Green Prevention and Control on Fruits and Vegetables in South China Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Nanning 530007, China; 3. Guangxi Key Laboratory for Biology of Crop Diseases and Insect Pests, Nanning 530007, China)

Abstract 【Objectives】To detect the effects of the southern rice black-streaked dwarf virus (SRBSDV) on the resistance of white-backed planthopper (WBPH) resistant rice varieties to the WBPH. 【Methods】8 1st-2nd instar WBPH nymphs were placed on individual rice seedlings to evaluate the resistance of different rice varieties to WBPH, according to the international standard. Each seedling was infected with 2 older nymphs that had been fed with the virus and had passed the cycle period to evaluate the resistance of WBPH-resistant rice varieties to SRBSDV. Different life-stages of WBPH were placed on

*资助项目 Supported projects: 广西自然科学基金项目 (2018GXNSFBA281155, 2021GXNSFAA196059); 国家现代农业产业技术体系广西创新团队建设项目 (nycytxgxcxtd-2021-01-05); 广西农业科学院基本科研业务专项项目 (桂农科 2021YT073); 广西农业科学院科技发展基金项目 (桂农科 2017JM30, 2015JZ44, 2015JZ45, 2015JZ46)

**第一作者 First author, E-mail: huangsuoshenghe@163.com

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: huangfengkuan@gxaas.net

收稿日期 Received: 2021-12-16; 接受日期 Accepted: 2022-04-13

SRBSDV-infected rice to study the effects of SRBSDV-infection of WBPH-resistant, rice varieties on the feeding selectivity, feeding capacity, survival rate, fecundity and hatchability of WBPH. **[Results]** Rice varieties with moderate, resistance and high resistance to WBPH were highly susceptible to SRBSDV, with an incidence rate of more than 93.55%. Non-virus WBPH nymphs were inoculated onto both healthy and SRBSDV-infected, WBPH-resistant rice plants. After 48 hours, healthy plants had 1.33-5.33 nymphs/plant whereas SRBSDV-infected plants had 24.00-46.00 nymphs/plant. WBPH preferred to feed on SRBSDV-infected plants, but there was no significant correlation with the resistance of rice to WBPH. After WBPH adults had fed on healthy and SRBSDV-infected rice plants for 48 hours, the average amount of honeydew was 1.13-9.55 mg/adult and 2.97-17.35 mg/adult, respectively. The average amount of honeydew secreted by WBPH feed on SRBSDV-infected, WBPH-resistant, rice varieties was significantly different and higher than that healthy plants. The survival rate of WBPHs on rice with resistance or high resistance was between 15%-44.05%, whereas their survival rate on plants infected with SRBSDV was significantly higher; > 69.21%. The non-virus WBPH can reproduce normally on WBPH-resistant rice varieties that are infected with SRBSDV, and egg production and egg hatching rate are significantly higher on infected plants than on healthy plants. **[Conclusion]** SRBSDV infection of WBPH-resistant rice improves the feeding, survival and reproduction of the WBPH. WBPH-resistant rice varieties are not necessarily resistant to SRBSDV and the resistance of such varieties is decreased by SRBSDV infection.

Key words southern rice black-streaked dwarf virus; *Sogatella furcifera*; rice variety; insect resistance; feeding amount

白背飞虱 *Sogatella furcifera* (Horváth) (以下简称 WBPH) 是水稻重要害虫之一, 因其具有迁飞性、毁灭性和暴发性等特点(翟保平, 2011), 给我国水稻生产造成巨大损失(刘万才等, 2016)。种植抗白背飞虱水稻是有效控制该虫为害的有效措施之一(Panda and Khush, 1995)。水稻抗虫性是指水稻在害虫为害较严重的情况下表现出能避免受害及耐害, 或虽受害而具有一定补偿能力的特性(刘光杰和胡国文, 1995)。衡量水稻抗虫性的重要指标有取食量、存活率和产卵量及孵化率(俞晓平等, 1990; 唐健等, 1991; 沈君辉等, 2003)。抗白背飞虱水稻对白背飞虱的取食、生存和繁殖等行为有不同程度影响(弓少龙和侯茂林, 2017)。有研究表明, 水稻抗性越强, 白背飞虱取食量就越少(陈洁等, 2005; 程正新等, 2016)、取食选择趋性就越弱(Chandrasekar *et al.*, 2017); 其若虫存活率也越低(刘玉坤等, 2011); 其产卵量(陈桂华等, 2011)和卵孵化率(沈君辉等, 2003)亦越低, 且其产卵选择趋性越弱(陈洁等, 2005; 程正新等, 2016)。植物抗虫性是在一定环境条件下植物与害虫的互作表现, 其表达不但受光、温和肥水等非生物因子的影响(吴碧球等, 2015), 往往还受到病毒等生物因子的影响(吴娟等, 2019)。病毒等生物因子可直接影响害虫的取食

行为、生长发育和繁殖, 如病毒可以改变水稻对飞虱的吸引力, 影响其对寄主的取食选择行为(Lu *et al.*, 2016), 亦可通过影响植物而间接影响害虫的发生为害, 如接种黄瓜花叶病毒或烟草花叶病毒的烟株对烟蚜种群有明显抑制作用(马丽娜等, 2007)。病原菌还能诱导植物体产生系统抗性(陈峰, 2007), 如接种白叶枯病菌病原菌后, 水稻植株对褐飞虱的抗性增强(Sun *et al.*, 2016)。

南方水稻黑条矮缩病(Southern rice blackstreaked dwarf disease)是当前我国南部稻区及南亚东南亚稻区最主要危害最严重的水稻病毒病害之一(张彤和周国辉, 2017), 白背飞虱是该病病毒唯一传播虫媒(Zhou *et al.*, 2008)。SRBSDV 感染白背飞虱或水稻植株都改变白背飞虱的取食行为(Lei *et al.*, 2016; Pei *et al.*, 2018)。研究表明, 取食感染 SRBSDV 水稻病株可提升其迁飞能力和繁殖力(张洁等, 2013; Xu *et al.*, 2014b; Zhang *et al.*, 2014)。这也说明 SRBSDV 感染水稻提高了白背飞虱对水稻的适应性。SRBSDV 是否影响抗白背飞虱水稻品种对白背飞虱的抗性表达? 目前, 有关 SRBSDV 对抗白背飞虱水稻品种的抗虫性的影响未见报道。为此, 研究感染 SRBSDV 的抗白背飞虱水稻品种对白背飞虱的取食量、存活率和繁殖的影响,

以明确 SRBSDV 对抗白背飞虱水稻品种(材料)的抗虫性的影响,为阐明 SRBSDV、抗虫品种和病媒白背飞虱三者之间相互关系提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料

本研究选择 IR54751-2-44-15-24-2、IR4630-22-3-3-1-1、IR68450-36-3-2-2-3、MUSHKAN41、RP2439-687-1、Ptb33(含 *Wbph3*)、Taichung Native 1(TN1)(无已知抗虫基因)和 570076 不同抗性的水稻。其中 570076 来自广西农业科学院基因库;其余水稻为国际水稻遗传评价网(International Network for Genetic Evaluation of Rice)的材料,均来自国际水稻所(International Rice Research Institute)。各水稻种子用清水常温浸种 36-48 h 后,纱布保湿,置于恒温箱(32 ± 1) $^{\circ}\text{C}$ 催芽 24 h,选取出芽整齐的种子备用。

1.2 水稻植株和白背飞虱的 SRBSDV 检测方法

用 Trizol 试剂盒法提取水稻植株和白背飞虱总 RNA,RT-PCR 的方法检测 SRBSDV(崔丽贤等,2019;秦碧霞,2021)。RT-PCR 扩增引物:从 GeneBank 下载已报道的 SRBSDV S10 片段序列,通过 Vector NTI 进行序列比对后进行引物设计,引物委托生工生物工程(上海)股份有限公司合成,目的片段长度为 920 bp,引物序列如下:SRBSDV-S10-F,5'-CCACATCGCGTCATCTCAA ACTAC-3';SRBSDV-S10-R,5'-CGGTCTTACGCA ACGATGAACC-3'。

1.2.1 水稻植株和白背飞虱总 RNA 提取 Trizol 试剂盒法提取水稻植株和白背飞虱的总 RNA,参照试剂盒说明进行。提取的 RNA 溶液置于 $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ 冰箱(短期)或 $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$ 冰箱(长期)备用。

1.2.2 RT-PCR 扩增 反应体系($10\text{ }\mu\text{L}$):RNA 模板 $0.5\text{ }\mu\text{L}$, $10\times\text{RT-PCR Buffer}$ 为 $1\text{ }\mu\text{L}$, dNTP 混合液 $0.4\text{ }\mu\text{L}$, $5\times\text{RT-PCR 增强因子}$ $2\text{ }\mu\text{L}$, RNA 酶抑制剂 $0.1\text{ }\mu\text{L}$, Hotmaster *Taq* 聚合酶 $0.5\text{ }\mu\text{L}$, Quant RTase $0.1\text{ }\mu\text{L}$, 上下游引物各 $0.6\text{ }\mu\text{L}$, RNA

模板 $0.5\text{--}0.7\text{ }\mu\text{L}$, 补充 ddH₂O 至 $10\text{ }\mu\text{L}$ 。反应程序: $45\text{ }^{\circ}\text{C}$ 反转录 30 min; $94\text{ }^{\circ}\text{C}$ 预变性 2 min; $94\text{ }^{\circ}\text{C}$ 变性 30 s, $58\text{ }^{\circ}\text{C}$ 退火 30 s, $75\text{ }^{\circ}\text{C}$ 延伸 45 s, 循环 35 次; $72\text{ }^{\circ}\text{C}$ 继续延伸 10 min。反应产物各取 $2.5\text{ }\mu\text{L}$ 经 1% 琼脂糖凝胶电泳(120 V , 30 min)检测后紫外灯下观察结果,出现 920 bp 目的条带的样品即视为带毒。

1.3 SRBSDV 毒源制备和水稻健康株准备

水稻黑条矮缩病病株采自广西水稻田,用 1.2 方法检测确认感染 SRBSDV,病株经白背飞虱传毒纯化后接种到上述 8 个水稻品种(材料),分批次扩大繁殖,种植在塑料花盆($d=20\text{ cm}$, $h=12\text{ cm}$)中,并分别置于防虫笼($50\text{ cm}\times 50\text{ cm}\times 90\text{ cm}$, 60 目网)中备用。同时,种植相应批次的各水稻,不接虫也不接毒,亦分别置于防虫笼中,经 1.2 法检测不带毒后作为各水稻健康株备用。

1.4 供试虫源

在白背飞虱发生期间,从田间采集怀卵的成虫,然后在室内用 TN1 饲养繁殖 2-3 代,经抽样检测虫体不携带 SRBSDV,即作为无毒试虫(Non-viruliferous WBPH)备用。将初孵无毒白背飞虱若虫移到 SRBSDV 病株上饲养至 4-5 龄,用 1.2 方法随机抽检 30 头白背飞虱携毒情况,抽检带毒率 100% 的该批次虫视为携毒试虫(Viruliferous WBPH)。

1.5 试验方法

1.5.1 不同抗性水稻对白背飞虱的抗性鉴定 采用修订后的标准苗期群体鉴定法鉴定不同水稻苗期对白背飞虱的抗性(黄所生等,2014)。试验在广西农业科学院植物保护研究所玻璃网室内用进行。将催好芽的 8 个水稻品种(材料)的种子分别成行均匀点播在预先装有泥巴的搪瓷育苗盘($35\text{ cm}\times 50\text{ cm}\times 5\text{ cm}$)上,并罩上透光性良好的虫罩(60 目纱网),每个品种(材料)一行,每行播 25 粒。试验设 3 个重复,每重复 1 盆,以 Ptb33 和 TN1 分别作为抗虫对照和感虫对照。待秧苗 3 叶时,剔除死苗、弱苗,每行留

下 20 株壮苗, 每苗接入 8 头 1-2 龄白背飞虱若虫, 然后将育苗盘置于水泥池中, 池中保持 6-7 cm 深的水层。待感虫对照 TN1 植株枯萎后 7-10 d, 参照国际使用统一标准进行逐株定级, 最后计算各品种的加权平均受害级别。

水稻受害级别分级标准为: 0 级, 未受害; 1 级, 受害轻微; 3 级, 第一、二叶部分变黄, 植株轻微矮化; 5 级, 叶端橙色, 植株明显矮化; 7 级, 植株开始枯萎, 严重矮化; 9 级, 植株枯死。加权平均抗性级别: 1.0-1.9 为高抗 (HR), 2.0-3.9 为抗 (R), 4.0-5.9 为中抗 (MR), 6.0-7.9 为中感 (MS), 8.0-9.0 为高感 (HS)。

1.5.2 不同抗性水平的抗白背飞虱水稻对 SRBSDV 抗性鉴定 按照《水稻品种抗南方水稻黑条矮缩病人工接种鉴定技术规程》鉴定不同抗性水平水稻品种 (材料) 对 SRBSDV 的抗性 (秦碧霞等, 2021)。将 1.1 催芽好的 8 个水稻种子分别点播于盛有育苗基质的塑料杯中, 每个品种重复 3 次。待水稻苗长至 1.5-2 叶期时, 接入已饲毒且度过循环期的白背飞虱高龄若虫。接虫前随机抽取 50 头已饲毒白背飞虱高龄若虫, 测定带毒率。接入虫量按下式计算:

有效接种虫量 (头/株) = 接种白背飞虱数量 (头) × 白背飞虱带毒率。

当有效接种虫量处于 1-2 头/株范围内, 则试验有效。接种 15-20 d 后, 感病对照症状明显时调查发病情况, 用 1.2 法检测发病株数, 计算发病率。共调查 3 次, 每次间隔 7 d。感病对照发病率若在 3 次调查中均超过 30%, 认定鉴定结果有效。

抗性分级标准如下: 0 级: 发病率为 0, 免疫; 1 级: 发病率为 0.1%-5.0%, 高抗; 3 级: 发病率为 5.1%-15.0%, 中抗; 5 级: 发病率为 15.1%-30.0%, 中感; 7 级: 发病率为 30.1%-60.0%, 感病; 9 级: 发病率 ≥ 60.1%, 高感。

1.5.3 白背飞虱在感染 SRBSDV 抗白背飞虱水稻上的取食选择性 将各水稻的健康株和病株移至装有泥巴的铝制托盘 (50 cm × 35 cm × 8.5 cm) 中, 每盆随机插栽健康株和病株各 1 行, 每行 8 株, 共 16 株, 行株距 3 cm × 3 cm。试验

设 3 重复, 每重复 1 盆。移栽后, 罩上虫罩 (60 目纱网), 注入 1 cm 左右水层, 每盆均匀接入无毒的 3 龄白背飞虱若虫 280 头左右, 分别 24 h 和 48 h 后调查并记录每一株水稻苗上的虫数。

1.5.4 白背飞虱在感染 SRBSDV 的抗白背飞虱水稻上的取食量 用蜜露量检测法 (黄所生等, 2014) 测定白背飞虱在水稻上的取食量。试验设 SRBSDV 病株接有虫袋子、无虫袋子和健康株接有虫袋子、无虫袋子共 4 个处理, 其中无虫袋子作为空白对照, 每处理设 30 个重复。以 1.3 获得各水稻分蘖期的 SRBSDV 病株和健康株作为试验材料, 待稻苗达到 50 d 苗龄时, 将各待测水稻 SRBSDV 病株和健康株的分蘖去除, 保留主茎。把羽化后 2-3 d 的无毒白背飞虱长翅型雌成虫 (饥饿 2 h) 接入预先准备好的 parafilm 小袋 (2.2 cm × 3.3 cm) 中, 再将 parafilm 小袋固定在待测品种主茎上, 袋口对着主茎以保证试虫能取食水稻, 每根主茎 1-2 个小袋, 每个小袋接入 1 头虫, 每个小袋作为 1 个重复。48 h 后取下小袋, 在万分之一电子天平 (感量 0.1 mg) 上称取袋中蜜露重量。对于量较大若不能确定是否为蜜露, 先用称重, 再用干燥的 0.5% 茚三酮溶液滤纸片检测确定, 不变色者非蜜露, 需扣除。称重值再扣除相应空白对照平均值作为白背飞虱在各水稻上的实际蜜露重量。试验环境温度 22-29 °C, 避免太阳光直射。

1.5.5 白背飞虱在感染 SRBSDV 的抗白背飞虱水稻上的存活率 试验设无毒虫接病株、健康株和带毒虫接健康株 3 个处理, 每处理设 3 个重复。将分蘖期各水稻的 SRBSDV 病株和健康株的 3 个主茎, 分别移栽入塑料花盆 (d=20 cm, h=12 cm) 中, 套上圆筒 60 目纱网罩 (d=18 cm, h=40 cm), 各病株和健康株分别接入无毒白背飞虱初孵若虫 60 头和 30 头左右, 48 h 后再从病株上移走 30 头接到各自健康株 (这部分飞虱的死亡若虫或变成虫后需按 1.2 法检测, 以统计带毒虫数和存活率)。每天观察记录各供试水稻上白背飞虱的存活情况, 直到存活个体羽化为成虫。无毒白背飞虱在病株上的存活率需以带毒虫在健康株上的存活率校正。试验在室内进行, 环境

温度 26 ℃。

1.5.6 白背飞虱在感染 SRBSDV 的抗白背飞虱水稻上的产卵量与卵孵化率 将各水稻分蘖期 SRBSDV 病株和健康株的主茎, 移栽入塑料杯 (d=6 cm, h=40 cm) 中, 套上带观察窗的塑料圆筒罩, 然后接入羽化 1 d 左右的无毒白背飞虱长翅型雌雄成虫各 1 只。每个水稻的病株和健康株各设 3 个重复。将塑料杯放入 27 ℃, 12 h 照明的光照培养箱中, 每日记录雌成虫的死亡和怀卵情况。如雄成虫死亡, 重新放入 1 只, 直至雌成虫死亡。植株每 3 d 换 1 次, 换下来的植株继续放在光照培养箱内, 每天记录若虫孵化数量。孵化结束的第 8 天, 在显微镜下解剖植株, 检查未孵化的卵数量 (寒川一成等, 2003)。

1.6 数据处理与分析

采用 IBM SPSS Statistics (V22.0) 统计软件

分析试验所得原始数据, 不同水稻之间白背飞虱若虫平均虫量和存活率、成虫产卵量和卵孵化率的比较用单因素试验分析 Duncan's 新复极差法检验; 同一水稻品种 (材料) 健康株和病株之间的白背飞虱若虫平均虫量和存活率、成虫取食量以及产卵量和卵孵化率的数据之间比较采用 Student's *t*-测验法进行检验。

2 结果与分析

2.1 不同水稻对白背飞虱的抗性

不同水稻对白背飞虱的抗性鉴定结果见表 1。从表 1 可以看出, 对白背飞虱的抗性, IR54751-2-44-15-24-2 和 570076 表现为高抗; IR4630-22-3-3-1-1 和 Ptb33 表现为抗; IR68450-36-3-2-2-3、MUSHKAN41 和 RP2439-687-1 表现为中抗; TN1 表现为高感。

表 1 不同水稻对白背飞虱的抗性
Table 1 Resistance of different rice varieties to WBPH

水稻品种 (材料) Rice varieties	抗性级别 Resistant grade	抗性表现 Resistant type
IR54751-2-44-15-24-2	1.93±0.12	高抗 High resistance (HR)
570076	1.57±0.17	高抗 High resistance (HR)
IR4630-22-3-3-1-1	3.03±0.09	抗 Resistance (R)
Ptb33	3.27±0.18	抗 Resistance (R)
IR68450-36-3-2-2-3	4.53±0.12	中抗 Moderate resistance (MR)
MUSHKAN41	5.27±0.20	中抗 Moderate resistance (MR)
RP2439-687-1	5.53±0.09	中抗 Moderate resistance (MR)
Taichung Native 1 (TN1)	9.00±0.00	高感 Highly susceptible (HS)

2.2 不同抗性水平的抗白背飞虱水稻对 SRBSDV 抗性鉴定

不同抗性水平水稻对 SRBSDV 抗性鉴定结果见表 2。从表 2 可以看出, 对抗白背飞虱抗性表现为中抗、抗、高抗和高感的水稻对 SRBSDV 的抗性均表现为高感, 且发病率均在 93.55% 以上, 说明这些抗白背飞虱的水稻不抗 SRBSDV。

2.3 白背飞虱若虫在抗白背飞虱水稻上取食选择性

从表 3 可以看出, 接虫 24 h 后, 白背飞虱

在各水稻健康株上的虫量为 3.33-12.0 头/株, 其中以 570076 上取食的虫量最多, Ptb33 上的最少 ($P>0.05$); 在各水稻 SRBSDV 病株上的虫量为 18.67-37.33 头/株, 其中以 TN1 上取食的虫量最多, 570076 上的最少 ($P>0.05$)。各水稻健康株和病株之间的平均虫量相比较, 除了 570076 健康株与病株之间差异不显著 ($P>0.05$) 外, 其余水稻品种 (材料) 病株上取食的平均虫量显著多于各自对应健康株 ($P<0.05$)。接虫 48 h 后, 白背飞虱在各水稻健康株上取食的虫量明显减少, 平均 1.3-5.33 头/株, 其中以 TN1 上取食的虫量最多, Ptb33 上的最少; 在各水稻 SRBSDV

表 2 不同抗虫性水平水稻对 SRBSDV 抗性
Table 2 Resistance of WBPH-resistant rice varieties to SRBSDV

水稻品种 (材料) Rice varieties	总株数 Total number of plants	病株数 Number of diseased plants	发病率 (%) Incidence rate (%)	抗性表现 Resistant type
IR54751-2-44-15-24-2	45	45	100.00	高感 Highly susceptible (HS)
570076	43	43	100.00	高感 Highly susceptible (HS)
IR4630-22-3-3-1-1	41	39	95.12	高感 Highly susceptible (HS)
Ptb33	31	29	93.55	高感 Highly susceptible (HS)
IR68450-36-3-2-2-3	44	40	90.91	高感 Highly susceptible (HS)
MUSHKAN41	44	44	100.00	高感 Highly susceptible (HS)
RP2439-687-1	45	44	97.78	高感 Highly susceptible (HS)
Taichung Native 1	42	42	100.00	高感 Highly susceptible (HS)

表 3 白背飞虱若虫不同时间在不同水稻健康株和病株上的平均虫量 (头/株)
Table 3 Average population of WBPH nymphs on different rice varieties in different time

水稻品种 (材料) Rice varieties	24 h		48 h	
	健康株 Healthy plant	病株 SRBSDV-infected plant	健康株 Healthy plant	病株 SRBSDV-infected plant
IR54751-2-44-15-24-2	9.33±1.76 abB	35.33±6.69 abA	3.00±0.58 aB	30.00±10.60 aA
570076	12.00±2.31 aA	18.67±2.19 cA	4.33±1.20 aB	24.67±1.67 aA
IR4630-22-3-3-1-1	10.67±4.33 abB	24.33±1.76 abcA	2.67±1.20 aB	32.67±3.18 aA
Ptb33	3.33±1.33 bB	31.33±4.81 abcA	1.33±0.33 aB	28.33±0.33 aA
IR68450-36-3-2-2-3	5.67±1.86 abB	25.33±4.10 abcA	3.67±1.67 aB	32.00±11.55 aA
MUSHKAN41	4.33±2.40 abB	29.33±8.37 abcA	5.33±2.03 aB	31.00±2.89 aA
RP2439-687-1	8.00±2.00 abB	20.67±2.60 bcA	3.00±0.58 aB	24.00±1.00 aA
Taichung Native 1	7.67±1.20 abB	37.33±2.03 aA	4.67±1.76 aB	46.00±8.14 aA

表中数据为平均值±标准误, 同列数据后标有不同小写英文字母者表示白背飞虱若虫在水稻健康株和病株上的平均虫量差异显著 ($P<0.05$, Duncan's 新复极差法), 同行数据后标有不同大写字母表示同一时间两样本差异显著 ($P<0.05$, t -检验)。

The data are presented as means ± SE, and followed by the different lowercase letters in the same column represent significant differences between average population of WBPH nymphs on healthy plant and SRBSDV-infected plant ($P<0.05$, Duncan's multiple range test), and followed by the different capital letters in the same row at the same time represent significant differences between two samples ($P<0.05$, t -test).

病株上取食的虫量为 24.00-46.00 头/株, 其中以 TN1 上取食的虫量最多, RP2439-687-1 上的最少。各水稻健康株和病株之间的平均虫量相比较, 病株上的平均虫量显著多于各自对应健康株 ($P<0.05$), 且病株上的平均虫量在各水稻之间差异不显著 ($P>0.05$)。说明接虫 48 h 后白背飞虱若虫取食选择趋性偏向于 SRBSDV 病株, 且其趋性与水稻对白背飞虱的抗性表现之间无明显相关性。

2.4 白背飞虱在感染 SRBSDV 抗白背飞虱水稻上的取食量

白背飞虱在各水稻健康株上取食 48 h, 其平均蜜露量在 1.13-9.55 mg 之间, 其中在 TN1 的平均蜜露量最多, 达 13.88 mg/头; 在 Ptb33 的最少, 仅 1.13 mg/头 (图 1), 总体表现出在感虫水稻上比抗虫水稻上多的趋势。白背飞虱成虫在各水稻感染 SRBSDV 的病株上取食 48 h, 其平均

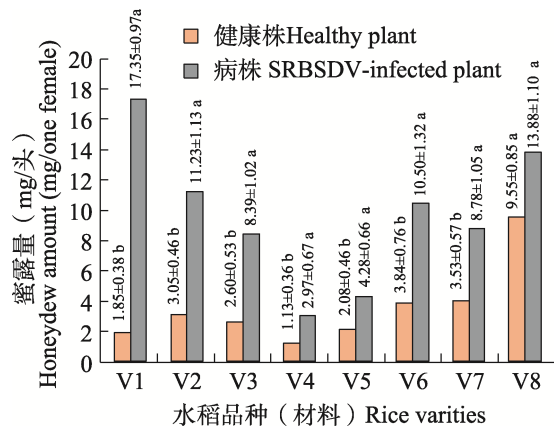


图 1 白背飞虱成虫取食不同抗性水稻品种 (材料) SRBSDV 病株和健康株 48 h 后的蜜露量 (mg/虫)

Fig. 1 The honeydew amount of WBPH adult after feeding for 48 h on SRBSDV-infected and healthy plants of different resistant rice varieties

V1: IR54751-2-44-15-24-2; V2: 570076; V3: IR4630-22-3-3-1-1; V4: Ptb33; V5: IR68450-36-3-2-2-3; V6: MUSHKAN41; V7: RP2439-687-1; V8: TN1.

图中数据为平均值±标准误, 数据后标有不同小写英文字母者表示差异显著 ($P<0.05$, t -检验)。

The data in the figure are presented as mean ± SE, and followed by the different small letters represent significant differences ($P<0.05$, t -test).

蜜露量 2.97-17.35 mg, 其中在 IR54751-2-44-15-24-2 上的平均蜜露量最多, 达 17.35 mg/头; 在 Ptb33 的最少, 仅 2.97 mg/头 (图 1)。各水稻

感染 SRBSDV 病株上的平均蜜露量显著多于各自对应健康株上的平均蜜露量 ($P<0.05$)。各水稻病株之间白背飞虱的平均蜜露量差异较大 ($P>0.05$), 且这差异与水稻对白背飞虱的抗性表现无相关性。

2.5 白背飞虱在感染 SRBSDV 抗白背飞虱水稻上的存活率

从表 4 可以看出, 除了中抗水平水稻材料 IR68450-36-3-2-2-3, 白背飞虱在感染 SRBSDV 的抗白背飞虱水稻上的存活率显著高于各自健康株上的存活率 ($P<0.05$)。健康株中, 白背飞虱在表现高抗、抗和中抗水平水稻上的存活率均显著低于感虫对照 TN11 上的存活率 ($P<0.05$); 白背飞虱在表现高抗和抗水平水稻上的存活率维持在较低水平, 在 15%-44.05%之间。而感染 SRBSDV 病株中, 白背飞虱在 Ptb33 上的存活率最低, 但亦达 69.21%。以上说明感染 SRBSDV 的抗白背飞虱水稻适合白背飞虱生存。

2.6 白背飞虱在感染 SRBSDV 抗白背飞虱水稻上的产卵量和卵孵化率

从表 5 看出, 白背飞虱在各水稻感染 SRBSDV 病株上的产卵量显著多于对应健康株的产卵量 ($P<0.05$); 白背飞虱卵在各水稻感染

表 4 无毒白背飞虱若虫在不同水稻上的存活率 (%)

Table 4 Survival rate (%) of WBPH nymphs on different rice varieties

水稻品种 (材料) Rice varieties	健康株 Healthy plant	病株 SRBSDV-infected plant
IR54751-2-44-15-24-2	29.57±4.67 dB	93.43±0.94 abA
570076	44.05±2.43 cB	88.77±1.19 bcA
IR4630-22-3-3-1-1	42.93±3.15 cB	94.59±1.59 abA
Ptb33	15.06±2.16 eB	70.21±3.51 dA
IR68450-36-3-2-2-3	69.94±2.47 bA	84.95±2.30 cA
MUSHKAN41	74.73±2.90 bB	94.16±3.01 abA
RP2439-687-1	72.71±4.71 bB	96.27±1.55 aA
Taichung Native 1	98.92±1.08 aA	99.66±0.34 aA

表中数据为平均值±标准误, 同列数据后标有不同小写英文字母者表示差异显著 ($P<0.05$, Duncan's 新复极差法); 同行数据后标有不同大写字母表示两样本差异显著 ($P<0.05$, t -检验)。下表同。

The data are presented as mean ± SE, and followed by different lowercase letters in the same column represent significant difference ($P<0.05$, Duncan's new multiple range test), and followed by different capital letters in the same row represent significant difference between two samples ($P<0.05$, t -test). The same below.

表 5 白背飞虱在不同水稻上的卵量和卵孵化率
Table 5 Egg quantity and hatching rate of WBPH on different rice varieties

水稻品种 (材料) Rice varieties	卵 量 Egg quantity		卵孵化率 (%) Egg hatching rate (%)	
	健康株 Healthy plant	病 株 SRBSDV-infected plant	健康株 Healthy plant	病 株 SRBSDV-infected plant
IR54751-2-44-15-24-2	3.00±0.00 cdB	83.00±2.65 bcdefA	22.22±22.22 bcB	67.16±6.49 aA
570076	8.33±0.88 cdB	54.67±8.69 eA	56.55±3.62 aB	78.77±4.63 aA
IR4630-22-3-3-1-1	12.67±1.45 bcB	104.67±3.93 bcA	35.38±7.89 abB	76.19±6.10 aA
Ptb33	1.33±0.33 dB	92.67±2.91 bcdA	0.00±0.00 cB	70.53±5.26 aA
IR68450-36-3-2-2-3	7.00±2.08 cdB	90.33±16.60 bcdeA	48.61±8.45 abB	72.03±0.21 aA
MUSHKAN41	8.00±1.15 cdB	72.33±9.84 cdefA	48.89±18.29 abB	74.73±1.49 aA
RP2439-687-1	16.33±2.91 bB	114.67±17.25 abA	41.72±3.26 abB	75.86±4.46 aA
Taichung Native1	87.00±5.68 aB	144.33±14.43 aA	45.19±4.24 abB	77.49±1.54 aA

SRBSDV 病株上的孵化率显著高于对应健康株的孵化率 ($P<0.05$)。健康株中, 抗虫品种 Ptb33 上的产卵量最少, 显著少于各抗虫水稻上的卵量; 抗虫品种 Ptb33 上的卵孵化率最低, 显著低于各抗虫水稻上孵化率($P<0.05$)。感染 SRBSDV 病株中, 抗虫水稻 570076 上的产卵量最少, MUSHKAN41 上的产卵量次之; 白背飞虱卵在各抗虫水稻上的孵化率与感虫品种 TN1 的孵化率均差异不显著 ($P>0.05$)。说明在各感染 SRBSDV 抗白背飞虱水稻上无毒白背飞虱能正常产卵及繁殖。

3 结论与讨论

2001 年以来, 南方水稻黑条矮缩病在我国南部连年发生, 2009 年和 2010 年暴发流行, 随后几年有所减轻, 但到了 2016 年该病有所抬头, 全国发生总面积约 40 万 hm^2 , 给我国水稻生产带来巨大压力, 未来很有可能再次暴发流行(张彤和周国辉, 2017)。该病传毒介体白背飞虱是水稻生产上重要害虫之一。如何同时控制这一病一虫是大众关注至切的问题。种植抗性水稻品种是防控水稻病虫害的有效措施之一。近年来我国水稻生产中的主推水稻品种对 SRBSDV 总体抗性水平低(农保选等, 2021), 故南方水稻黑条矮缩病防控策略目前主要以“切断毒源、治虫防病”(陈观浩等, 2018)为主, 控制白背飞虱, 切断传毒链。但本试验发现, 对白背飞虱抗性表

现为中抗、抗和高抗的水稻对 SRBSDV 的抗性表现均为高感, 表明抗白背飞虱的水稻不一定抗 SRBSDV。故种植抗白背飞虱的水稻不一定达到防控南方水稻黑条矮缩病的目的。因此, 需要不断加强抗性筛选和抗源材料发掘利用, 寻求既抗白背飞虱又抗 SRBSDV 的水稻品种, 为防控南方水稻黑条矮缩病和白背飞虱提供技术支撑。

植物病毒通过直接感染寄主昆虫或间接地感染寄主植物从而影响介体昆虫对植物寄主的选择趋性(Lei *et al.*, 2014; Xu *et al.*, 2014a; Zhang *et al.*, 2014)。无病毒白背飞虱对感染 SRBSDV 植株的选择偏好明显高于健康植株(Wang *et al.*, 2014; Lei *et al.*, 2016; Pei *et al.*, 2018)。本研究发现, 在不同抗白背飞虱水稻的健康株和感染 SRBSDV 病株中, 白背飞虱若虫取食选择偏向于感染 SRBSDV 的病株, 与上述结果相似, 这可能是 SRBSDV 的水稻挥发物对白背飞虱有驱避活性(王璐丰等, 2017); 感染 SRBSDV 植株会影响 SRBSDV 病株对白背飞虱的吸引力(陈晨等, 2016)。白背飞虱若虫取食选择偏向于感染 SRBSDV 的抗白背飞虱水稻病株的机理需进一步研究。

取食量和存活率评价水稻抗虫性的两个重要指标(俞晓平等, 1990; 沈君辉等, 2003)。稻飞虱取食后分泌的蜜露量一定程度上反映其取食量(刘光杰等, 2003), 其取食量越大, 排

泄蜜露量越多,对寄主植物危害越大。白背飞虱在感染了 SRBSDV 的水稻植株上的蜜露量明显比在未感染的植株上的多(雷文斌,2014; Zhang *et al.*, 2014),其若虫存活率也高于在健康植株上的(何晓婵等,2011)。本研究发现,无毒白背飞虱在感染 SRBSDV 的抗白背飞虱水稻品种上的排泄蜜露量和存活率显著高于各自健康株上的排泄蜜露量和存活率,与上述结果一致。糖类、脂肪和蛋白质是昆虫重要的能源、营养物质和维系昆虫结构与功能的重要物质,遭受病原物的侵染时,会诱导体内可溶性糖、氨基酸以及碳水化合物含量的变化而影响昆虫的取食(Döring and Chittka, 2007; Medina-Ortega *et al.*, 2009)。水稻在感染 SRBSDV 后游离氨基酸含量显著升高(杨熙彬等,2019),利于白背飞虱取食。同时,饲食感染 SRBSDV 水稻病株对白背飞虱若虫体内能源物质含量没有明显的影响(张洁等,2013)。另外,昆虫体内解毒水解酶系参与昆虫对内源或异源有毒物质的代谢解毒,白背飞虱取食感染 SRBSDV 稻株后,其成虫及若虫体内羧酸酯酶(CarE)和酸性磷酸酯酶(ACP)活性被显著抑制,取食受到影响(杨洪等,2019)。白背飞虱取食感病植株后,可通过调节自身解毒酶活性的变化来适应逆境(杨熙彬等,2019),其活性均随取食时间的延长而增加(陈晨等,2016)。无毒白背飞虱在感染 SRBSDV 的抗白背飞虱水稻品种上的存活率显著高于各自健康株上的存活率,是否同感染 SRBSDV 后抗白背飞虱水稻品种能源营养物质、水解酶和解毒酶活性的变化有关则有待进一步研究。

白背飞虱在水稻植株上的产卵量及孵化率是决定其种群数量的主要因子之一(俞晓平等,1990;唐健等,1991)。Zhang 等(2014)研究表明,在受 SRBSDV 感染的水稻植株上饲养的白背飞虱的繁殖力略高于未受 SRBSDV 感染的水稻植株,这可能与 SRBSDV 感染后宿主营养价值的变化有关。本研究也发现,白背飞虱在感染 SRBSDV 抗白背飞虱水稻品种上的产卵量及孵化率显著高于对应健康株的卵量和孵化率。结果与之一致。但 Lei 等(2014)研究发现白背飞虱在受 SRBSDV 感染水稻上产的卵比在未受感

染的水稻上产的卵更少。本研究研究结果与之相反。可能与本研究供白背飞虱产卵的水稻是成株期而 Lei 等(2014)试验用的是幼苗期有关。感染 SRBSDV 的抗白背飞虱水稻品种对其繁殖力的影响机制需进一步研究。

参考文献 (References)

- Chandrasekar K, Suresh S, Soundararajan RP, Boopathi T, 2017. Feeding behavior of whitebacked planthopper, *Sogatella furcifera* (Horvath) on selected Rice Genotypes. *Journal of Entomology and Zoology Studies*, 5(5): 1655–1659.
- Chen C, Jiang DC, Yang H, Jin DC, 2016. Effects of southern rice black streaked dwarf virus on defense enzymes in brown planthopper and white-blackd planthopper. *Journal of Environmental Entomology*, 38(1): 113–118. [陈晨, 蒋德春, 杨洪, 金道超, 2016. 南方水稻黑条矮缩病对褐飞虱和白背飞虱体内三种保护酶活性的影响. 环境昆虫学报, 38(1): 113–118.]
- Chen F, 2007. Systemic resistance of plant to microbial infection. *Industrial Microbiology*, 37(5): 51–53. [陈峰, 2007. 微生物诱导的植物系统抗性. 工业微生物, 37(5): 51–53.]
- Chen GH, Chen B, Peng RN, Liang SM, Song ZQ, 2018. Research progress in the occurrence and control of southern rice black-streaked dwarf virus in south China. *Biological Disaster Science*, 41(1): 11–15. [陈观浩, 陈冰, 彭荣南, 梁盛铭, 宋祖钦, 2018. 南方水稻黑条矮缩病发生与防控研究进展. 生物灾害科学, 41(1): 11–15.]
- Chen GH, Zhang FC, Sheng XQ, Zheng XS, Xu HX, Lv ZX, 2011. The ecological mechanisms of resistance of rice varieties to the brown planthopper, *Nilaparvata lugens*, in paddy fields. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 48(5): 1354–1358. [陈桂华, 张发成, 盛仙俏, 郑许松, 徐红星, 吕仲贤, 2011. 水稻品种对褐飞虱的田间抗性及其生态学机制. 应用昆虫学报, 48(5): 1354–1358.]
- Chen J, Li GT, Liu GJ, Zhang L, Zhang XC, 2005. Effects of different rice varieties on feeding and oviposition of white-backed planthopper, *Sogatella furcifera*. *Journal of Anhui Agricultural University*, 32(3): 345–348. [陈洁, 李桂亭, 刘光杰, 张磊, 张新才, 2005. 水稻品种对白背飞虱取食及产卵行为的影响. 安徽农业大学学报, 32(3): 345–348.]
- Cheng ZX, Huang SS, Huang FK, Wu BQ, Wei SM, 2016. Studies on core collection of rice germplasms for resistance to white-backed planthopper. *Journal of Environmental Entomology*, 38(6): 1084–1089. [程正新, 黄所生, 吴碧球, 黄凤宽, 韦素美, 2016. 不同水稻品种对白背飞虱取食和产卵选择性的影响. 环境昆虫学报, 38(6): 1084–1089.]
- Cui LX, Li ZB, Xie HT, Qin BX, Cai JH, 2019. Effects of different

- extraction methods on the sensitivity of SRBSDV carried by single head *Sogatella furcifera*. *Guizhou Agricultural Sciences*, 47(10): 56–59. [崔丽贤, 李战彪, 谢慧婷, 秦碧霞, 蔡健和, 2019. 不同提取方法对检测单头白背飞虱携带 SRBSDV 灵敏度的影响. 贵州农业科学, 47(10): 56–59.]
- Döring TF, Chittka L, 2007. Visual ecology of aphids—a critical review on the role of colours in host finding. *Arthropod-plant Interactions*, 1(1): 3–16.
- Gong SL, Hou ML, 2017. Research progress on rice varietal resistance to the brown planthopper and white-backed planthopper. *Plant Protection*, 43(1): 15–23. [弓少龙, 侯茂林, 2017. 水稻对褐飞虱和白背飞虱的抗性及其机制研究进展. 植物保护, 43(1): 15–23.]
- He XD, Xu HX, Zheng XS, Yang YJ, Gao GC, Pan JH, Lu Q, Lu ZX, 2011. Effects of Rice black streaked dwarf virus on ecological fitness of non-vector planthopper, *Sogatella furcifera*. *Chinese J. Rice Sci.*, 25(6): 654–658. [何晓婵, 徐红星, 郑许松, 杨亚军, 高广春, 潘建红, 陆强, 吕仲贤, 2011. 水稻黑条矮缩病毒对非介体稻飞虱-白背飞虱适应性的影响. 中国水稻科学, 25(6): 654–658.]
- Huang SS, Huang FK, Wu BQ, Long LP, Ling Y, 2014. Studies on biotypes of the brown and white-backed planthopper in China and Vietnam. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 51(2): 525–533. [黄所生, 黄凤宽, 吴碧球, 龙丽萍, 凌炎, 2014. 中国与越南褐飞虱和白背飞虱生物型研究. 应用昆虫学报, 51(2): 525–533.]
- Lei WB, Li P, Han YQ, Gong SL, Yang L, Hou ML, 2016. EPG recordings reveal differential feeding behaviors in *Sogatella furcifera* in response to plant virus infection and transmission success. *Scientific Reports*, 6: 30240.
- Lei WB, Liu DF, Li P, Hou ML, 2014. Interactive effects of southern rice black-streaked dwarf virus infection of host plant and vector on performance of the vector, *Sogatella furcifera* (Homoptera: Delphacidae). *Journal of Economic Entomology*, 107(5): 1721–1727.
- Lei WB, 2014. Effects of southern rice black stripe dwarf virus on the development, reproduction and feeding behavior of its vectors. Master dissertation. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences. [雷文斌, 2014. 南方水稻黑条矮缩病毒对其介体昆虫发育、繁殖和取食行为的影响. 硕士学位论文. 北京: 中国农业科学院.]
- Liu GJ, Hu GW, 1995. Recent advances in the mechanism of resistance of rice varieties to rice planthopper. *Entomology Knowledge*, 32(1): 52–55. [刘光杰, 胡国文, 1995. 水稻品种抗稻飞虱机理研究的最新进展. 昆虫知识, 32(1): 52–55.]
- Liu GJ, Zhan XD, Shen JH, Cao LY, Cheng SH, 2003. Preliminary study on the resistance of mononuclear-heteroplasmic CMS lines of rice to the whitebacked planthopper, *Sogatella furcifera*. *Chinese Rice Science*, 17(1): 90–91. [刘光杰, 占小登, 沈君辉, 曹立勇, 程式华, 2003. 水稻同核异质不育系材料对白背飞虱抗性的研究初报. 中国水稻科学, 17(1): 90–91.]
- Liu WC, Liu ZD, Huang C, Lu MH, Liu J, Yang QB, 2016. Statistics and analysis of crop yield losses caused by main diseases and insect pests in recent 10 years. *Plant Protection*, 42(5): 1–9. [刘万才, 刘振东, 黄冲, 陆明红, 刘杰, 杨清坡, 2016. 近 10 年农作物主要病虫害发生危害情况的统计和分析. 植物保护, 42(5): 1–9.]
- Liu YK, Wang WX, Fu Q, Lai FX, Luo J, 2011. Effects of host plants on activities of detoxification and protective enzymes in three rice planthoppers. *Chinese J. Rice Sci.*, 25(6): 659–666. [刘玉坤, 王渭霞, 傅强, 赖凤香, 罗举, 2011. 寄主植物对 3 种稻飞虱解毒酶和保护酶活性的影响. 中国水稻科学, 25(6): 659–666.]
- Lu GH, Zhang T, He YG, Zhou GH, 2016. Virus altered rice attractiveness to planthoppers is mediated by volatiles and related to virus titre and expression of defence and volatile-biosynthesis genes. *Scientific Reports*, 6: 38581.
- Ma LN, Liu YH, Zhang L, Zhou LF, Li XZ, 2007. Effects of tobacco plants inoculated by different viruses on development and reproduction of *Myzus persicae* (Sulzer). *Acta Phytophylacica Sinica*, 34(1): 10–14. [马丽娜, 刘映红, 张玲, 周利飞, 李小珍, 2007. 不同病毒接种烟株对烟蚜生长发育和繁殖的影响. 植物保护学报, 34(1): 10–14.]
- Medina-Ortega KJ, Bosque-Perez NA, Ngumbi E, Jimenez-Martinez ES, Eigenbrode SD, 2009. *Rhopalosiphum padi* (Hemiptera: Aphididae) responses to volatile cues from barley yellow dwarf virus-infected wheat. *Environmental Entomology*, 38(3): 836–845.
- Nong BX, Qin BX, Xia XZ, Zhang ZQ, Yang XH, Zeng Y, Xie HT, Li ZB, Han LZ, Li DT, 2021. Evaluation of cultivated rice germplasm resources for resistance to southern rice black-streaked dwarf disease. *Journal of Plant Genetic Resources*, 22(4): 939–950. [农保选, 秦碧霞, 夏秀忠, 张宗琼, 杨行海, 曾宇, 谢慧婷, 李战彪, 韩龙植, 李丹婷, 2021. 栽培稻种质资源的南方水稻黑条矮缩病抗性鉴定评价. 植物遗传资源学, 22(4): 939–950.]
- Panda N, Khush GS, 1995. Host Plant Resistance to Insects. London: CAB International. 67–103.
- Pei L, Liu H, Li F, Liao XL, Shahbaz Ali, Hou ML, 2018. A virus plays a role in partially suppressing plant defenses induced by the viruliferous vectors. *Scientific Reports*, 8: 1–8.
- Qin BX, Li ZB, Xie HT, Zhou T, Huang SS, Cui LX, Li DT, Cai JH, Nong BX, Lan Y, 2021. Technical specification for artificial inoculation and identification of rice varieties resistant to

- southern rice black stripe dwarf disease. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 49(18): 103–105. [秦碧霞, 李战彪, 谢慧婷, 周彤, 黄所生, 崔丽贤, 李丹婷, 蔡健和, 农保选, 兰莹, 2021. 水稻品种抗南方水稻黑条矮缩病人工接种鉴定技术规程. *江苏农业科学*, 49(18): 103–105.]
- Shen JH, Liu GJ, Chen AH, Sogawa K, 2003. Electronic monitoring feeding and oviposition behavior of the whitebacked planthopper, *Sogatella furcifera*. *Chinese J. Rice Sci.*, 17(1): 74–77. [沈君辉, 刘光杰, 陈爱辉, 寒川一成, 2003. 电子记录白背飞虱的取食和产卵行为. *中国水稻科学*, 17(1): 74–77.]
- Sogawa K, Liu GJ, Teng K, Lin HF, Shen LL, 2003. Resistance to the whitebacked planthopper, *Sogatella furcifera* in Chinese japonica rice Chun-jiang 06. *Chinese J. Rice Sci.*, 17(Suppl.): 56–66. [寒川一成, 刘光杰, 滕凯, 林慧芳, 沈丽丽, 2003. 中国粳稻品种春江06的抗白背飞虱机理. *中国水稻学*, 17(增刊): 56–66.]
- Sun Z, Liu Z, Zhou W, Jin HN, Liu H, Zhou AM, Aijun Zhang AJ, Wang MQ, 2016. Temporal interactions of plant-insect-predator after infection of bacterial pathogen on rice plants. *Sci. Rep.*, 6: 1–12.
- Tang J, Hu GW, Ma JF, 1991. Comprehensive evaluation of resistance of rice varieties to brown planthopper. *Chinese J. Rice Sci.*, 5(3): 142–144. [唐健, 胡国文, 马巨, 1991. 水稻品种对褐飞虱抗性的综合评价. *中国水稻科学*, 5(3): 142–144.]
- Wang H, Xu DL, Pu LL, Zhou GH, 2014. Southern rice black-streaked dwarf virus alters insect vectors' host orientation preferences to enhance spread and increase rice ragged stunt virus co-infection. *Phytopathology*, 104(2): 196–201.
- Wang LF, Hu K, He HL, Ding WB, Li YZ, 2017. Southern rice black-streaked dwarf virus-induced volatiles from rice plants and behavioral responses of adult *Sogatella furcifera* (Hemiptera: Delphacidae) to the components of these volatiles. *Acta Entomologica Sinica*, 60(4): 412–420. [王璐丰, 胡奎, 贺华良, 丁文兵, 李有志, 2017. 南方水稻黑条矮缩病毒诱导的水稻挥发物及白背飞虱成虫对其组分的行为反应. *昆虫学报*, 60(4): 412–420.]
- Wu BQ, Huang SS, Huang FK, 2015. A review on factors affecting resistance of rice varieties to the rice brown planthopper. *Plant Protection*, 41(1): 1–6. [吴碧球, 黄所生, 黄凤宽, 2015. 环境因素对水稻品种抗褐飞虱的影响研究概况. *植物保护*, 41(1): 1–6.]
- Wu J, Li X, Zhu XW, 2019. Research status of induction of plant insect resistance and virus induction. *Insect Research in Central China*, 15: 91–94. [吴娟, 李想, 竺锡武, 2019. 植物抗虫性的诱导及病毒诱导作用研究现状. *华中昆虫研究*, 15: 91–94.]
- Xu HX, He XC, Zheng XS, Yang YJ, Lu ZX, 2014a. 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 H, He X, Zheng X, Yang Y, Tian J, Lu Z, 2014b. Southern rice black-streaked dwarf virus (SRBSDV) directly affects the feeding and reproduction behavior of its vector, *Sogatella furcifera* (Horváth)(Hemiptera: Delphacidae). *Virology Journal*, 11(1): 1–6.
- Yang H, Jiang DC, Jin DC, Zhou C, Yang XB, 2019. Effects of southern rice black streaked dwarf virus on activity of three hydrolases in white- blacked planthopper and brown planthopper. *Journal of Mountain Agriculture and Biology*, 38(2): 43–47, 60. [杨洪, 蒋德春, 金道超, 周操, 杨熙彬, 2019. 南方水稻黑条矮缩病对白背飞虱和褐飞虱体内 3 种水解酶活性的影响. *山地农业生物学报*, 38(2): 43–47, 60.]
- Yang XB, Jiang DC, Yang H, Jin DC, Zhou C, 2019. Effects of southern rice black-streaked dwarf virus on main nutrients in rice and detoxification enzymes activity in two rice planthoppers. *Journal of Mountain Agriculture and Biology*, 38(4): 13–18. [杨熙彬, 蒋德春, 杨洪, 金道超, 周操, 2019. 南方水稻黑条矮缩病对水稻营养物质和两种稻飞虱解毒酶活性的影响. *山地农业生物学报*, 38(4): 13–18.]
- Yu XP, Wu GR, Hu, 1990. Effect of different rice varieties on oviposition of white backed planthopper. *Journal of Zhejiang Agricultural University*, 16(1): 63–67. [俞晓平, 巫国瑞, 胡萃, 1990. 不同水稻品种对白背飞虱产卵的影响. *浙江农业大学学报*, 16(1): 63–67.]
- Zhai BP, 2011. Rice planthoppers: A China problem under the international perspectives. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 48(5): 1184–1193. [翟保平, 2011. 稻飞虱: 国际视野下的中国问题. *应用昆虫学报*, 48(5): 1184–1193.]
- Zhang J, Qin XW, Zheng X, Dong JH, Zhang ZK, 2013. Effects of SRBSDV-infected rice on the accumulation of energy substances of the virus vector, *Sogatella furcifera* (Horváth). *Journal of Environmental Entomology*, 35(5): 597–602. [张洁, 秦小娃, 郑雪, 董家红, 张仲凯, 2013. 饲食感染 SRBSDV 的水稻病株对传毒介体白背飞虱相关能源物质含量的影响. *环境昆虫学报*, 35(5): 597–602.]
- Zhang J, Zheng X, Chen YD, Jian H, Dong JH, Su XX, Zhang ZK, 2014. Southern rice black-streaked dwarf virus infection improves host suitability for its insect vector, *Sogatella furcifera* (Hemiptera: Delphacidae). *Journal of Economic Entomology*, 107(1): 92–97.
- Zhang T, Zhou GH, 2017. Advances in the researches on the southern rice black-streaked dwarf disease. *Journal of Plant Protection*, 44(6): 896–904. [张彤, 周国辉, 2017. 南方水稻黑条矮缩病研究进展. *植物保护学报*, 44(6): 896–904.]
- Zhou GH, Wen JJ, Cai DJ, Li P, Xu DL, Zhang SG, 2008. Southern rice black-streaked dwarf virus: A new proposed Fijivirus species in the family Reoviridae. *Chinese Science Bulletin*, 53(23): 3677–3685.