

不同密度黑尾叶蝉取食不同时长后 水稻生理生化指标的响应*

赵文华** 杨光梅 刘雨芳***

(湖南科技大学生命科学与健康学院, 湘潭 411201)

摘 要 【目的】探索不同密度黑尾叶蝉 *Nephotettix cincticeps* 取食不同时长后水稻 *Oryza sativa* L. 重要生理生化指标的变化。【方法】设置黑尾叶蝉密度为 0 (对照)、2、4 和 8 头/株 4 个处理, 分别取食 6、24、48 和 96 h 后, 检测水稻叶绿素 (Chlorophyll, Chl) 与总蛋白 (Total protein, TP) 含量, 比较不同取食时间后, 水稻脂氧合酶 (Lipoxygenase, LOX)、总超氧化物歧化酶 (Total superoxide dismutase, T-SOD)、过氧化物酶 (Peroxidase, POD) 和多酚氧化酶 (Polyphenol oxidase, PPO) 活性。【结果】不同密度的黑尾叶蝉取食不同时长的水稻后, 均极显著地降低水稻叶片的叶绿素含量 ($P<0.01$); 取食 6 h 后, 水稻叶片的蛋白质含量升高, 且随着取食时间的延长, 蛋白质含量显著降低 ($P<0.05$)。不同密度的黑尾叶蝉取食后, 总体趋势是显著降低水稻 LOX 活性, 但密度为 2 头/株的黑尾叶蝉取食 6 h 后, 引起水稻 LOX 活性升高。不同密度的黑尾叶蝉取食 24 h, 均引起水稻 PPO 活性显著升高 ($P<0.05$)。水稻 T-SOD 活性随着黑尾叶蝉取食胁迫时间呈现动态变化, 且与密度有关。不同密度的黑尾叶蝉取食刺激, 导致水稻 POD 活性升高, 黑尾叶蝉密度越高, POD 活性升高越快, 且密度为 2 头/株和 4 头/株的黑尾叶蝉取食 96 h 后, 水稻 POD 活性极显著升高 ($P<0.01$)。【结论】不同密度的黑尾叶蝉取食不同时长, 均引起水稻产生明显的生理生化响应, 表现为水稻 Chl 含量及 LOX、PPO、T-SOD 和 POD 酶活性的明显变化。

关键词 黑尾叶蝉; 取食胁迫; 叶绿素; 总蛋白; 防御蛋白酶

Biochemical and physiological response of rice plants induced by the feeding of *Nephotettix cincticeps*

ZHAO Wen-Hua** YANG Guang-Mei LIU Yu-Fang***

(College of Life Science and Health, Hunan University of Science and Technology, Xiangtan 411201, China)

Abstract 【Objectives】To explore the physiological and biochemical responses of rice to the feeding activity of the green rice leafhopper (GRL), *Nephotettix cincticeps* (Uhler) (Hemiptera: Cicadellidae). 【Methods】Physiological and biochemical indices of rice plants were measured at three GRL densities (2, 4, and 8 GRLs per plant). Rice Chl and TP content, LOX, T-SOD, POD and PPO activities were measured after GRLs had fed on plants for 6, 24, 48 and 96 h. The control group was comprised of GRL-free plants. 【Results】Chl content of all three density treatments was significantly lower than that of the control group ($P<0.01$). TP content increased after 6 hours of feeding, then significantly decreased as the duration of feeding increased ($P<0.05$). LOX activity in the 2 GRLs per plant treatment group significantly increased after 6 hours of feeding ($P<0.05$), then significantly decreased as the duration of feeding increased. PPO activity significantly increased after 24 hours of feeding in all three density treatment groups ($P<0.05$). T-SOD activity changed dynamically with the duration of feeding and GRL density. POD activity increased earlier at higher GRL densities; POD activity of the 2 and 4 GRLs per plant treatment groups was significantly higher than that of the control after 96 hours ($P<0.051$). 【Conclusion】Significant physiological and biochemical responses, including changes in Chl content, and in LOX, PPO, T-SOD and POD activity, were

*资助项目 Supported projects: 国家重点研发计划 (2017YFD0200400)

**第一作者 First author, E-mail: 1458099491@qq.com

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: yfliu2011@126.com

收稿日期 Received: 2022-04-27; 接受日期 Accepted: 2022-07-14

induced in rice plants by the feeding activity of *N. cincticeps*. These responses varied with GRL density and the duration of feeding time.

Key words *Nephotettix cincticeps*; feeding stress; chlorophyll; total protein; defense protease

水稻 *Oryza sativa* L. 为亚洲约 60% 的人口提供主食, 是我国的重要粮食作物 (Khush, 2005; 朱德峰等, 2015), 常因遭受多种昆虫为害而减产 (刘雨芳等, 2020, 2021)。黑尾叶蝉 *Nephotettix cincticeps* 是常见的水稻重要害虫之一 (阳菲等, 2020), 在我国发生普遍, 主要通过刺吸式口器取食并传播病原物 (王茂华, 2014; 赵文华等, 2020)。

黑尾叶蝉是传播水稻普通萎缩病病毒 (Rice dwarf virus, RDV) 和黄矮病病毒 (Yellow stunt virus, RYSV) 的主要媒介昆虫 (刘芹轩和张桂芬, 1983; 顾永林, 2012)。由病毒引起的水稻病害尚无特效药剂可应用于大田防治。因此, 防治媒介昆虫种群大发生是控制田间病毒传播的关键措施 (蒋德春等, 2012)。

昆虫取食刺激可以诱导植物体内的防御化合物含量发生变化, 如引起过氧化物酶 (Peroxidase, POD)、多酚氧化酶 (Polyphenol oxidase, PPO)、脂氧合酶 (Lipoxygenase, LOX) 等的变化 (Howe and Jander, 2008), 植食性昆虫取食可诱导水稻产生防御物质以抑制昆虫取食, 减少取食带来的损伤 (李毅等, 2018)。目前针对不同密度 (特别是较低密度下) 及不同取食时长的黑尾叶蝉为害后, 水稻的生理生化指标响应尚未见报道。

本研究通过测定不同密度黑尾叶蝉取食不同时长后, 水稻叶绿素、蛋白含量以及重要的生理生化酶活性的变化, 了解黑尾叶蝉为害密度、取食时长与各生理生化指标变化间的关系, 为进一步探究黑尾叶蝉不同密度为害诱导的水稻抗虫性适应提供理论依据与方法。

1 材料与方法

1.1 水稻品种与培育

实验品种为籼型常规稻黄华占, 种子购自湖南省湘潭市种子公司; 黑尾叶蝉繁育用感虫品种

TN1, 种子由湖南农业科学院植物保护所提供, 大田中扩繁。

水稻室内培育: 水稻种子经催芽后, 接种于育苗盆 (长 16 cm、宽 12 cm、高 12 cm) 中, 每盆接种 10 粒, 将育苗盆置于纱笼中。10 d 后移栽入下口径 14 cm、上口径 18 cm、高 20 cm 的塑料桶中, 每桶移 1 株, 为检测用苗, 放入纱笼中培养。均以育苗专用基质营养土 (江苏兴农基质科技有限公司) 湿培法培养。育苗温度 (26 ± 1) °C、湿度 $85\% \pm 5\%$ 、光照 L:D=14:10 (Shi *et al.*, 2019)。

1.2 黑尾叶蝉种群来源与繁殖

黑尾叶蝉采于湖南湘潭的实验稻田, 于室内用 TN1 水稻苗在养虫笼中扩繁。繁殖温度 (26 ± 1) °C、湿度 $85\% \pm 5\%$ 、光照 L:D=14:10 (Shi *et al.*, 2019)。

1.3 黑尾叶蝉密度与取食时长的设置

选择羽化后约 48 h 的黑尾叶蝉雌成虫, 置于培养了 45 d 且生长较一致的检测苗上 (在培养检测苗的塑料桶上方, 预先套上适合口径、高 20 cm 的防虫纱网), 待其取食 6、24、48 和 96 h 后, 将水稻苗取出 (Cheah *et al.*, 2020)。接虫前黑尾叶蝉进行饥饿处理 2 h (Zhou *et al.*, 2014)。黑尾叶蝉密度设 0、2、4 和 8 头/株, 分别代表对照组、低密度组、中密度组与高密度组。各处理均设置 3 次重复。

1.4 水稻生理生化指标的检测方法与计算

采用试剂盒法检测不同密度黑尾叶蝉取食不同时长后, 水稻叶绿素 (Chl) (包括叶绿素 a、叶绿素 b 与总叶绿素) 与总蛋白 (TP) 的含量, 测定 LOX、PPO、T-SOD 与 POD 的活性。其中, LOX 试剂盒购自苏州科铭生物技术有限公司, 其余试剂盒均购自南京建成生物工程研究所。每处理均取鲜重为 0.1 g 的稻苗叶片检测, 各处理

检测均设 3 次生物学重复。检测指标的计算参考试剂盒推荐公式。

1.5 数据分析统计

用 Excel 2010 完成各检测指标的含量或活性计算、作图，用 Origin Pro 2021 的 Fisher LSD 均值法进行差异显著性分析。

2 结果与分析

2.1 不同密度的黑尾叶蝉对水稻叶绿素含量的影响

不同黑尾叶蝉密度取食水稻 6 h 和 96 h 后，叶绿素 a、叶绿素 b 和总叶绿素含量均极显著低于对照组 ($P < 0.01$) 且均以中密度组含量最低；取食 24 h 后，高密度组的总叶绿素含量、中密度与高密度组的叶绿素 b 含量均略高于对照组，低密度与高密度组的叶绿素 a 含量略低于对照组，无显著差异 ($P > 0.05$)，低密度与中密度组的总叶绿素、中密度组的叶绿素 a 含量以及低密度组的叶绿素 b 含量则极显著高于对照组 ($P <$

0.01)；取食 48 h 时，除高密度组的叶绿素 a、叶绿素 b 与总叶绿素含量及中密度组的叶绿素 b 含量均极显著低于对照组，低密度组的叶绿素 b 极显著高于对照组 ($P < 0.01$) 外，其余各组叶绿素含量与对照没有显著差异 ($P > 0.05$) (表 1)。总体趋势表现为，3 个黑尾叶蝉密度组的取食胁迫，均极显著地降低水稻叶绿素含量。

2.2 不同密度的黑尾叶蝉密度对水稻总蛋白 (TP) 含量的影响

取食 6 h 时，低、中、高 3 个黑尾叶蝉密度组 TP 含量均极显著高于对照组 ($P < 0.01$)，且 3 个密度组间无显著差异 ($P > 0.05$)。取食 24 h 时，低密度组 TP 含量最高且极显著高于中、高密度组与对照组 ($P < 0.01$)，中、高密度组与对照组间无显著差异 ($P > 0.05$)。取食 48 h 时，3 个密度组 TP 含量均极显著低于对照组 ($P < 0.01$)，以低密度组 TP 含量最低。取食 96 h 时，中密度组 TP 含量略高于对照组，但无显著差异 ($P > 0.05$)，低、高密度组的 TP 含量均极显著低于对照组 ($P < 0.01$) (图 1)。即水稻刚受到黑尾叶蝉

表 1 不同密度的黑尾叶蝉取食刺激下水稻叶绿素含量 (mg/g)

Table 1 The content of chlorophyll in rice under different feeding stimulus by *Nephotettix cincticeps* (mg/g)

指标 Parameters	密度 (头/株) Density (insects/plant)	取食时间 (h) Feeding time (h)			
		6	24	48	96
叶绿素 a Chlorophyll a	0	1.28 ± 0.01A	1.13 ± 0.01B	1.00 ± 0.00A	0.93 ± 0.01A
	2	0.83 ± 0.02C	1.11 ± 0.08B	0.98 ± 0.01A	0.57 ± 0.01B
	4	0.52 ± 0.01 D	1.22 ± 0.00A	0.99 ± 0.00A	0.29 ± 0.00C
	8	1.09 ± 0.01B	1.14 ± 0.00B	0.82 ± 0.01B	0.56 ± 0.01B
叶绿素 b Chlorophyll b	0	0.50 ± 0.01A	0.28 ± 0.01B	0.36 ± 0.00 B	0.28 ± 0.00A
	2	0.36 ± 0.00B	0.39 ± 0.04A	0.42 ± 0.00A	0.18 ± 0.02B
	4	0.17 ± 0.01C	0.33 ± 0.00B	0.29 ± 0.00 C	0.09 ± 0.00C
	8	0.36 ± 0.00B	0.30 ± 0.00B	0.29 ± 0.01C	0.16 ± 0.01B
总叶绿素 Total chlorophyll	0	1.78 ± 0.01A	1.41 ± 0.01B	1.36 ± 0.00AB	1.22 ± 0.00A
	2	1.19 ± 0.01C	1.50 ± 0.07A	1.40 ± 0.01A	0.75 ± 0.02B
	4	0.70 ± 0.01D	1.55 ± 0.00A	1.28 ± 0.00B	0.38 ± 0.00C
	8	1.45 ± 0.01B	1.44 ± 0.00AB	1.11 ± 0.01C	0.72 ± 0.01B

同列数据后标有不同大写字母表示在 0.01 水平有极显著差异 ($P < 0.01$, Fisher LSD 均值法检验)。

Data followed by the different capital letters in the same column indicate extremely significant differences at the 0.01 level by mean value method of Fisher LSD-test.

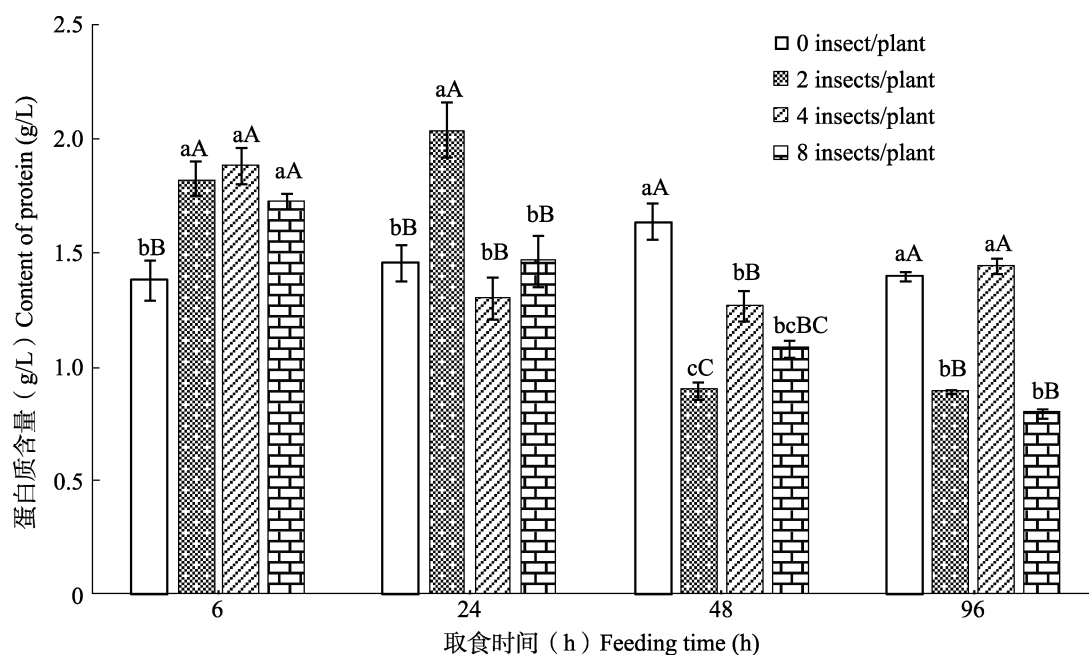


图 1 不同密度的黑尾叶蝉取食刺激下水稻蛋白质含量

Fig. 1 The content of total protein in rice under different feeding stimulus by *Nephotettix cincticeps*

同一取食时间的数柱上标有不同大写字母表示在 0.01 水平有极显著差异 ($P < 0.01$), 不同小写字母表示在 0.05 水平有显著差异 ($P < 0.05$), Fisher LSD 均值法检验。下同。

Histograms at the same feeding time followed by the different capital letters indicate extremely significant differences at the 0.01 level ($P < 0.01$) and followed by the different lowercase letters indicate significant differences at the 0.05 level ($P < 0.05$) by mean value method of Fisher LSD-test. The same below.

的取食胁迫, 短时间内引起蛋白质含量升高, 随着取食胁迫时间的延长, 尽管蛋白质含量降低的表现程度与时间点有差异, 但总体呈现蛋白质含量明显下降趋势。

2.3 不同密度的黑尾叶蝉取食刺激对水稻脂氧合酶 (LOX) 活性的影响

取食 6 h 时, 低密度组的 LOX 活性极显著高于对照组与中、高密度组 ($P < 0.01$); 取食 24 h 时, 3 个密度组的 LOX 活性均极显著低于对照组, 且中密度组与高密度组 LOX 活性极显著低于低密度组 ($P < 0.01$); 取食 48 h 时, 中密度组与高密度组 LOX 活性均极显著高于对照组与低密度组 ($P < 0.01$), 且以中密度组 LOX 活性最高。取食 96 h 时, 3 个密度组的 LOX 活性均极显著低于对照组, 以高密度组最低且极显著低于低密度组与中密度组 LOX 活性 (图 2)。水稻在遭受黑尾叶蝉不同密度与不同时长取食胁迫后, 低密度刺激, 在短时间内会引起 LOX 活性

升高, 但总体趋势为引起 LOX 活性显著降低。

2.4 不同密度的黑尾叶蝉取食刺激对水稻多酚氧化酶 (PPO) 活性的影响

取食 6 h 时, 低、中与高密度黑尾叶蝉各组的 PPO 活性, 均与对照无显著差异, 各组间也无显著差异 ($P > 0.05$); 取食 24 h 后, 3 个密度组的 PPO 活性均高于对照组, 且中、高密度组极显著高于对照组, 中密度组极显著高于高密度组 ($P < 0.01$), 低密度组 PPO 活性与对照组间无显著差异 ($P > 0.05$)。取食 48 h 时, 3 个密度组的 PPO 活性均极显著低于对照组, 且高密度组 PPO 活性极显著低于低密度组 ($P < 0.01$) 并显著低于中密度组 ($P < 0.05$); 取食 96 h 时, 除中密度组 PPO 活性最低并极显著低于对照组 ($P < 0.01$) 外, 其余 2 个密度组与对照组无显著差异 ($P > 0.05$) (图 3)。水稻 PPO 活性变化的程度与黑尾叶蝉密度有关, 但黑尾叶蝉的取食胁迫在初期引起水稻 PPO 活性明显升高, 随着胁迫时

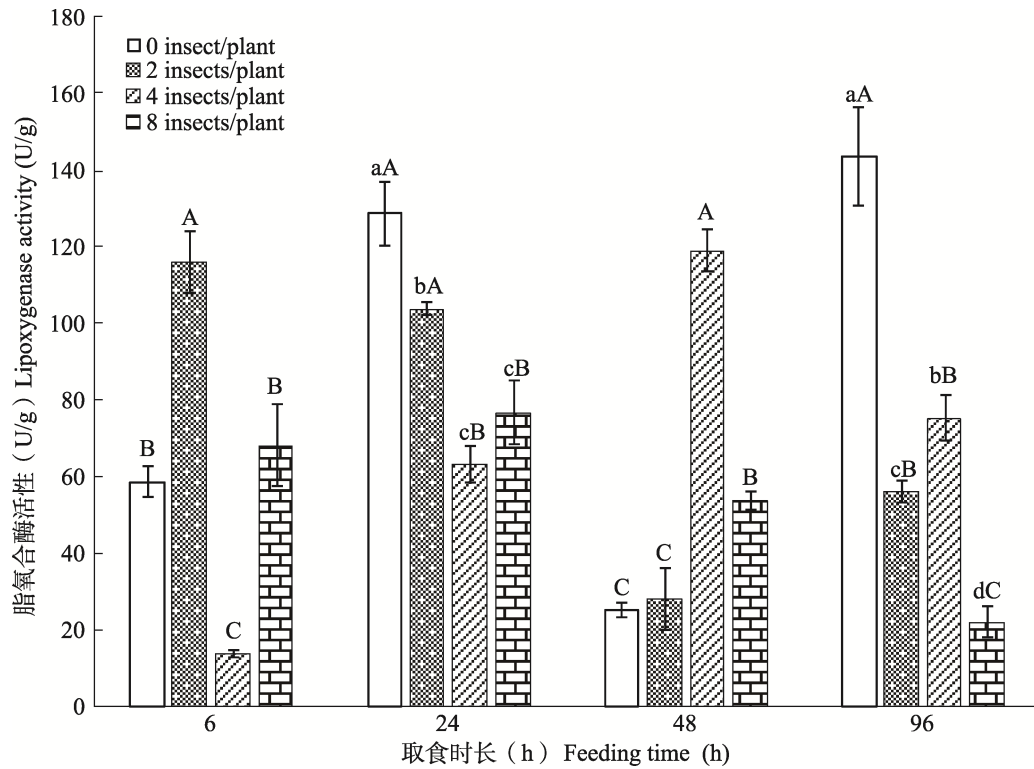


图 2 不同密度的黑尾叶蝉取食刺激下水稻脂氧合酶活性

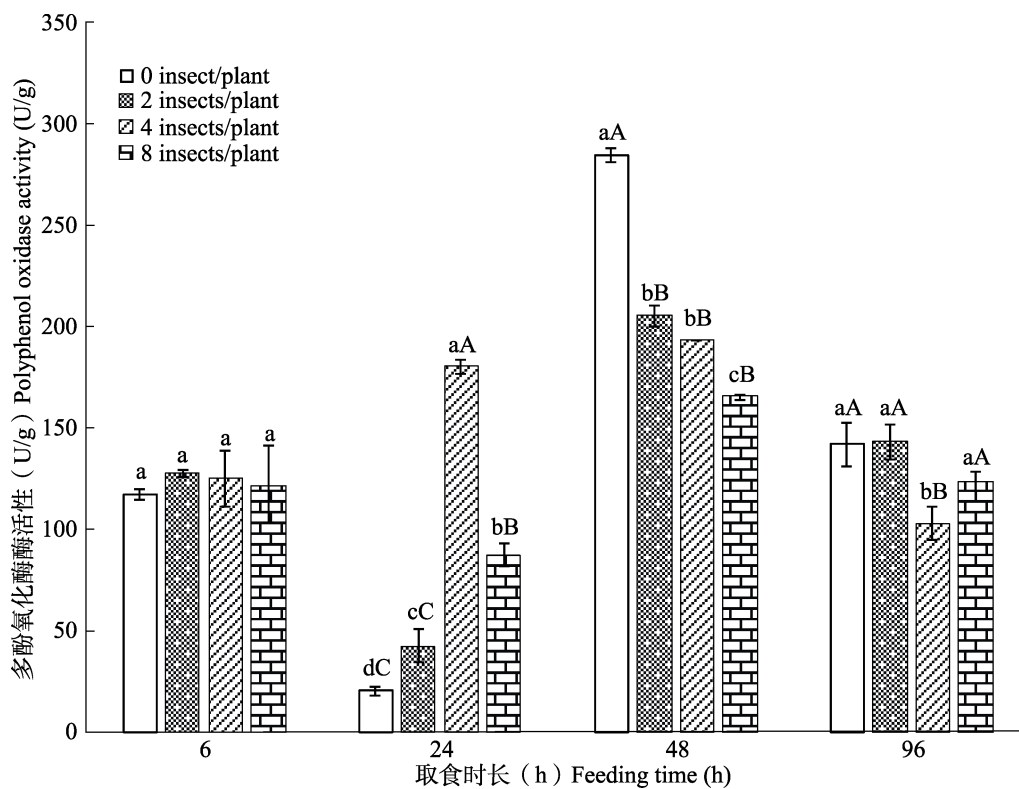
Fig. 2 The activity of lipoxigenase in rice under different feeding stimulus by *Nephotettix cincticeps*

图 3 不同密度的黑尾叶蝉取食刺激下水稻多酚氧化酶活性

Fig. 3 The activity of polyphenol oxidase in rice under different feeding stimulus by *Nephotettix cincticeps*

间延长, 水稻 PPO 活性明显降低, 并能逐步回到正常水平。

2.5 不同密度的黑尾叶蝉取食刺激对水稻总超氧化物歧化酶 (T-SOD) 活性的影响

取食 6 h 时, 低密度组的 T-SOD 活性与对照组比较, 无显著差异 ($P>0.05$), 但均极显著高于中密度组与高密度组 T-SOD 活性 ($P<0.01$);

取食 24 h 时, 高密度组 T-SOD 活性略低于对照组 ($P>0.05$), 低密度组与中密度组 T-SOD 活性均极显著低于对照组 ($P<0.01$); 取食 48 h 时, 3 个密度组的 T-SOD 活性升高, 均高于对照组。取食 96 h 时, 3 个密度组的 T-SOD 活性均极显著低于对照组 ($P<0.01$) (图 4)。水稻 T-SOD 活性随着黑尾叶蝉密度与取食胁迫时间呈现动态变化, 变化的程度与黑尾叶蝉密度有关。

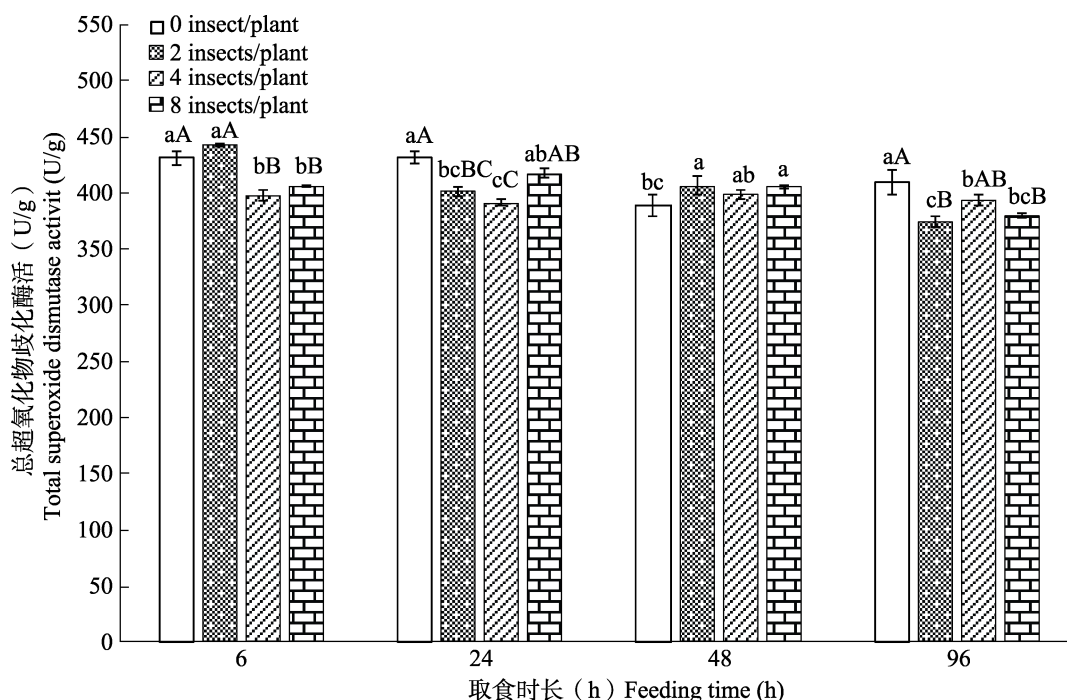


图 4 不同密度的黑尾叶蝉取食刺激下水稻总超氧化物歧化酶活性

Fig. 4 The activity of total superoxide dismutase in rice under different feeding stimulus by *Nephotettix cincticeps*

2.6 不同密度的黑尾叶蝉取食刺激对水稻过氧化物酶 (POD) 活性的影响

取食 6 h 后, 高密度组的 POD 活性明显升高且显著高于对照组 ($P<0.05$), 低、中密度组与对照组无显著性差异 ($P>0.05$)。取食 24 h 后, 低密度组 POD 活性明显升高且极显著高于对照组与中、高密度组, 高密度组 POD 活性极显著低于对照组 ($P<0.01$)。取食 48 h 后, 3 个密度组的 POD 活性均极显著高于对照组 ($P<0.01$)。取食 96 h 后, 低、中密度组 POD 活性均显著高于对照组 POD 活性 ($P<0.05$), 高密度组 POD 活性与对照组无显著差异 ($P>0.05$) (图 5)。黑尾叶蝉的取食胁迫, 导致水稻 POD 活性升高,

其升高程度、时间与黑尾叶蝉密度有关, 黑尾叶蝉取食密度越高, POD 活性升高出现时间越早。

3 结论与讨论

不同密度的黑尾叶蝉取食不同时长对水稻叶绿素总蛋白含量、脂氧合酶、多酚氧化酶、总超氧化物歧化酶和过氧化物酶活性的影响显著, 且不同密度胁迫后响应的时间与程度有明显差异。

在 96 h 取食时间内, 不同密度组的黑尾叶蝉取食后均引起水稻叶绿素含量呈现“显著降低-升高-显著降低”的相似动态变化; 即中间均出现了叶绿素含量有回升的现象, 这种变化可能

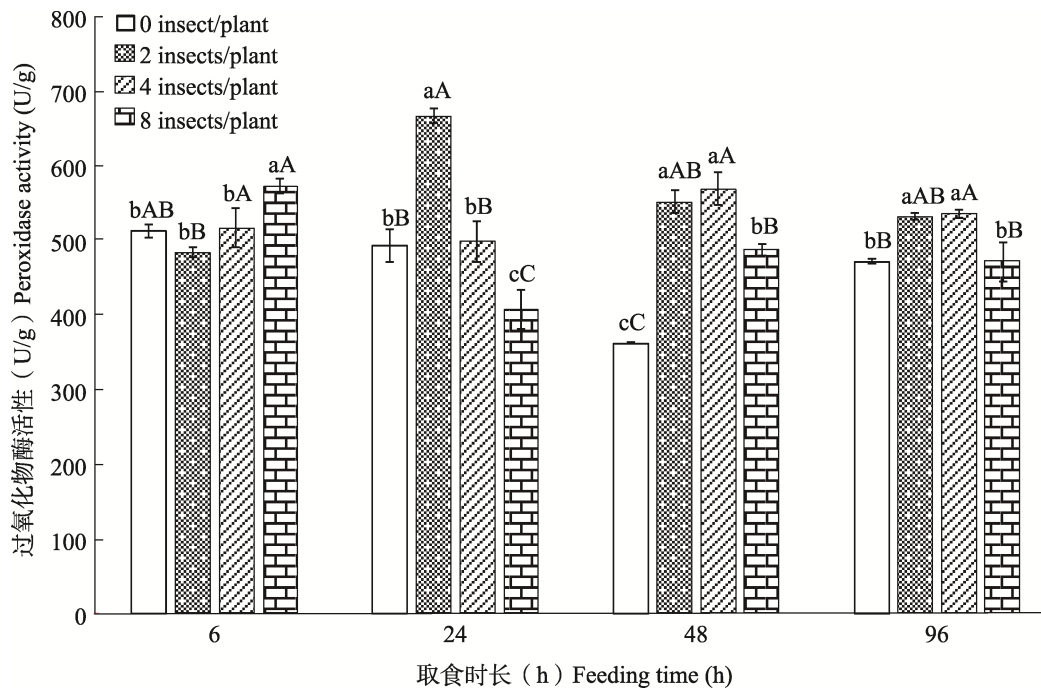


图5 不同密度的黑尾叶蝉取食刺激下水稻过氧化物酶活性变化

Fig. 5 The activity of peroxidase in rice under different feeding stimulus of *Nephottettix cincticeps*

由于黑尾叶蝉取食引起水稻植株受损,激活了水稻健康叶片的临时补偿作用所致(许璐, 2008; Zhou *et al.*, 2015)。总体趋势上,黑尾叶蝉取食胁迫,均极显著降低水稻叶绿素含量,这与超高密度刺吸式害虫褐飞虱取食危害后水稻叶片叶绿素含量显著下降的结论一致(陈建明等, 2003)。

不同密度黑尾叶蝉取食 6 h, 均引起水稻蛋白质含量显著升高,可能是短时间的取食胁迫即可激活水稻的应激反应,以加强其蛋白质合成来供生理代谢需要;随着黑尾叶蝉取食时间延长,水稻蛋白质含量降低,这可能是黑尾叶蝉长时间的取食胁迫,造成水稻受损严重,导致蛋白质合成受阻(周国艳, 2014),这也与陈建明等(2003)对褐飞虱的刺吸取食引起水稻蛋白质含量降低的研究结果一致。但本文的研究结果也表现为,水稻蛋白质含量的变化与黑尾叶蝉的密度有关,不同密度的黑尾叶蝉取食为害,引起水稻蛋白质含量降低出现的时间有差异,其相关程度如何则有待进一步研究。

不同密度黑尾叶蝉取食胁迫,总体上显著降

低水稻 LOX 活性。这与刘裕强等(2005)对刺吸式害虫褐飞虱取食后水稻茎中 LOX 活性变化结果一致。他们认为 LOX 活性变化可能由于刺吸使得水稻膜脂过氧化,使水稻内亚麻酸的含量增加, LOX 活性升高,但随着底物的减少, LOX 活性也逐渐下降;也可能是其他途径的激活或抑制从而对 LOX 信号途径产生了抑制作用(刘裕强等, 2005)。

总体趋势上,黑尾叶蝉取食胁迫显著降低水稻 T-SOD 活性,但 T-SOD 活性降低出现时间与黑尾叶蝉为害密度有关,密度越高,活性降低出现时间越早;且黑尾叶蝉取食密度不同,动态变化的过程有差异。低密度黑尾叶蝉取食胁迫,引起水稻 T-SOD 活性呈现“升高-降低-升高-降低”的动态变化,而在中、高密度组则呈现“降低-升高-降低”的动态变化,这与刺吸式害虫褐飞虱取食危害后引起水稻 SOD 酶活性增加的结果不完全一致(陈建明等, 2003),可能与水稻品种、为害时长及害虫种类有关。

不同密度黑尾叶蝉取食 24 h 后,均极显著提高水稻 PPO 活性。低密度的黑尾叶蝉在取食

24 h、高密度取食 6 h 时, 水稻 POD 活性极显著升高; 即黑尾叶蝉的取食胁迫, 引起水稻 POD 活性升高, 且黑尾叶蝉密度越高, POD 活性升高越快。这可能是由于高活性的 POD 有助于维持受逆境胁迫植物活性氧代谢的平衡 (陈嘉静等, 2019)。

植食性昆虫的攻击可使许多植物产生多种抗氧化酶, 包括 SOD、POD 和通过茉莉酸途径诱导产生抗性物质 PPO 等 (Mittler, 2002; 陈威等, 2006), 它们在减轻害虫取食诱导的损伤和有毒代谢物积累方面发挥重要作用, 这是植物的重要防御机制。因此, 本文的研究也同样检测到黑尾叶蝉取食胁迫后, 水稻产生了明显的生理生化响应, 从而引起体内这些抗性物质含量或活性的明显变化。对于这些物质变化的检测可否应用于黑尾叶蝉种群为害的初步判断, 并进一步发展为更具针对性、能减少化学杀虫剂施用量的黑尾叶蝉防治思路与方法, 则有待进一步研究。

参考文献 (References)

- Chen JJ, Zhong QL, Zeng QX, Xu CB, Yu H, 2019. Effects of pests on non-structural substance contents and enzyme activities in leaves of *Machilus pauhoi* and *Phoebe bournei*. *Journal of South China Agricultural University*, 40(6): 88–94. [陈嘉静, 钟全林, 曾泉鑫, 徐朝斌, 余华, 2019. 虫害对刨花楠和闽楠叶片非结构性物质含量及酶活性的影响. 华南农业大学学报, 40(6): 88–94.]
- Chen JM, Yu XP, Cheng JA, Lü ZX, Xu HX, 2003. The changes of physiological indexes of different rice varieties after infestation by brown planthopper *Nilaparvata lugens* (Stål). *Chinese Journal of Plant Protection*, 30(3): 225–231. [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.]
- Chen W, Zhou Q, Li X, He GF, 2006. Physiological responses of different rice cultivars under herbivore stress. *Chinese Journal of Ecology*, 26(7): 2161–2166. [陈威, 周强, 李欣, 何国锋, 2006. 不同水稻品种对虫害胁迫的生理响应. 生态学报, 26(7): 2161–2166.]
- Cheah BH, Lin HH, Chien HJ, Liao CT, Liu LYD, Lai CC, Lin YF, Chuang WP, 2020. SWATH-MS-based quantitative proteomics reveals a uniquely intricate defense response in *Cnaphalocrocis medinalis*-resistant rice. *Scientific Reports*, 10: 1–11.
- Gu YL, 2012. Research on rice dwarf disease. *Research on Agricultural Disasters*, 2(1): 1–5. [顾永林, 2012. 水稻矮缩病的研究. 农业灾害研究, 2(1): 1–5.]
- Howe GA, Jander G, 2008. Plant immunity to insect herbivores. *Annual Review of Plant Biology*, 59: 41–66.
- Jiang DC, Yang H, Jin DC, 2012. A review on virus vector and virus transmission mechanism of rice dwarf disease. *Guizhou Agricultural Science*, 40(5): 73–77. [蒋德春, 杨洪, 金道超, 2012. 水稻矮缩病媒介昆虫及其传毒机制的研究进展. 贵州农业科学, 40(5): 73–77.]
- Khush GS, 2005. What it will take to feed 5.0 billion rice consumers in 2030. *Plant Molecular Biology*, 59(1): 1–6.
- Li Y, Zhang JJ, Du B, He GC, Li JR, 2018. Research progress of chemical interactions between rice and brown planthopper. *Journal of Plant Physiology*, 54(4): 528–538. [李毅, 张嘉娇, 杜波, 何光存, 李家儒, 2018. 水稻与褐飞虱化学关系的研究进展. 植物生理学报, 54(4): 528–538.]
- Liu QX, Zhang GF, 1983. Occurrence and control of black-tailed leafhopper. *Henan Agriculture and Forestry Technology*, 12(5): 13–15, 19. [刘芹轩, 张桂芬, 1983. 黑尾叶蝉的发生与防治. 河南农林科技, 12(5): 13–15, 19.]
- Liu YF, Yang GM, Zhao WH, Yang F, Xie MQ, Tian TT, 2021. High habitat heterogeneity and connectivity promote the diversity and survival of predatory natural enemies in paddy fields. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 58(6): 1365–1375. [刘雨芳, 杨光梅, 赵文华, 阳菲, 谢美琦, 田滕滕, 2021. 生境高异质性与高连通性双驱动促进稻田捕食性天敌多样性保护. 应用昆虫学报, 58(6): 1365–1375.]
- Liu YF, Zhao WH, Yang F, Xie MQ, Chen SY, 2020. An analysis of predatory insects in farmlands in China based on the CNKI database: Future potential and current application. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 57(1): 70–79. [刘雨芳, 赵文华, 阳菲, 谢美琦, 陈思源, 2020. 基于 CNKI 分析的我国农田捕食性昆虫资源与应用. 应用昆虫学报, 57(1): 70–79.]
- Liu YQ, Jiang L, Sun LH, Wang CM, Zhai HQ, Wan JM, 2005. Changes in some defensive enzyme activity induced by the piercing-sucking of brown planthopper in rice. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, 31(6): 643–650. [刘裕强, 江玲, 孙立宏, 王春明, 翟虎渠, 万建民, 2005. 褐飞虱刺吸诱导的水稻一些防御性酶活性的变化. 植物生理与分子生物学学报, 31(6): 643–650.]
- Mittler R, 2002. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends in Plant Science*, 7(9): 405–410.

- Shi JH, Sun Z, Hu XJ, Jin HN, Foba CN, Liu H, Wang C, Liu L, Li FF, Wang MQ, 2019. Rice defense responses are induced upon leaf rolling by an insect herbivore. *Bmc Plant Biology*, 19(1): 1–12.
- Wang MH, 2014. Identification and control method of rice pest *Nephotettix cincticeps* (Uhler). *Agricultural Hazard Research*, 4(4): 45–48. [王茂华, 2014. 水稻害虫黑尾叶蝉的识别与防治. 农业灾害研究, 4(4): 45–48.]
- Xu L, 2008. Study on resistance and physiological and biochemical mechanism of different rice varieties to rice leafhopper *Cnaphalocrocis medinalis* (Güenée) infestation. Doctor dissertation. Yangzhou: Yangzhou University. [许璐, 2008. 不同水稻品种对稻纵卷叶螟的抗性及其生理生化机制研究. 博士学位论文. 扬州: 扬州大学.]
- Yang F, Yang H, Zhao WH, Liu YF, 2020. Impacts of organic manure on rice paddy arthropod communities. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 57(1): 153–165. [阳菲, 杨荷, 赵文华, 刘雨芳, 2020. 有机肥对稻田节肢动物群落的影响及其 Top-down 效应. 应用昆虫学报, 57(1): 153–165.]
- Zhao WH, Yang F, Xie MQ, Liu YF, 2020. Research progress on the occurrence and control of the black-tailed leafhopper, *Nephotettix cincticeps*. *Insects in Central China*, 16: 67–74. [赵文华, 阳菲, 谢美琦, 刘雨芳, 2020. 介体昆虫黑尾叶蝉的发生与防治分析. 华中昆虫研究, 16: 67–74.]
- Zhou GX, Ren N, Qi JF, Lu J, Xiang CY, Ju HP, Cheng JA, Lou YG, 2014. The 9-lipoxygenase Osr9-LOX1 interacts with the 13-lipoxygenase-mediated pathway to regulate resistance to chewing and piercing-sucking herbivores in rice. *Physiologia Plantarum*, 152(1): 59–69.
- Zhou GY, 2014. Physiological response of rice to brown planthopper feeding and the study of small brown planthoppers microRNA. Doctor dissertation. Hangzhou: Zhejiang University. [周国艳, 2014. 水稻应对褐飞虱取食的生理响应及灰飞虱 microRNA 的研究. 博士学位论文. 杭州: 浙江大学.]
- Zhu DF, Zhang YP, Chen HZ, Xiang J, Zhang YK, 2015. Innovation and practice of high-yield rice cultivation technology in China. *China Agriculture Science*, 48(17): 3404–3414. [朱德峰, 张玉屏, 陈惠哲, 向镜, 张义凯, 2015. 中国水稻高产栽培技术创新与实践. 中国农业科学, 48(17): 3404–3414.]
- Zhou SQ, Lou YR, Tzin V, Jander G, 2015. Alteration of plant primary metabolism in response to insect herbivory. *Plant Physiology*, 169(3): 1488–1498.