

二十一世纪以来我国稻飞虱研究进展与展望*

徐红星^{1**} 刘晓微¹ 何晓婵² 郭嘉雯¹ 卓富彦³ 吕仲贤^{1***}

(1. 浙江省农业科学院植物保护与微生物研究所, 杭州 310021; 2. 金华市农业科学研究院, 金华 321000;
3. 全国农业技术推广服务中心, 北京 100026)

摘 要 稻飞虱（主要为褐飞虱 *Nilaparvata lugens*、白背飞虱 *Sogatella furcifera* 和灰飞虱 *Laodelphax striatellus*）是水稻上的重要害虫之一，本文旨在系统梳理 21 世纪以来我国稻飞虱研究领域的进展，为稻飞虱精准高效防控提供支撑，并服务于水稻生产安全。为此，本文从稻飞虱的发生与监测预警、生物学、分子生物学、生物互作以及防控技术等方面，对相关研究进展展开了全面梳理。21 世纪以来，我国在稻飞虱研究领域取得了众多关键性突破，推动了其防控技术的研发和应用，为促进水稻绿色生产水平整体提升作出了重要贡献。

关键词 稻飞虱；监测预警；生物学与分子生物学；生物互作；绿色防控

Progress in research on rice planthoppers in China in the 21st century and prospects for the future

XU Hong-Xing^{1**} LIU Xiao-Wei¹ HE Xiao-Chan² GUO Jia-Wen¹
ZHUO Fu-Yan³ LÜ Zhong-Xian^{1***}

(1. Institute of Plant Protection and Microbiology, Zhejiang Academy of Agriculture Sciences, Hangzhou 310021, China;
2. Jinhua Academy of Agriculture Sciences, Jinhua 321000, China; 3. National Agricultural Technology
Extension Service Center, Beijing 100026, China)

Abstract Rice planthoppers, including the brown planthopper (*Nilaparvata lugens*), white-backed planthopper (*Sogatella furcifera*) and small brown planthopper (*Laodelphax striatellus*), are major pests of rice. Since the beginning of the 21st century, China has achieved many key breakthroughs in rice planthopper research, contributing significantly to the control of these pests and sustainable rice production. This paper reviews progress in rice planthopper research in China, focusing on areas such as pest occurrence and early warning monitoring, biology and molecular biology, host-pest interactions, and control strategies.

Key words rice planthopper; occurrence and early warning monitoring; biology and molecular biology; host-pest interactions; sustainable management

稻飞虱，主要包括褐飞虱 *Nilaparvata lugens*、白背飞虱 *Sogatella furcifera* 和灰飞虱 *Laodelphax striatellus*），是我国水稻重要害虫之一，其中褐飞虱、白背飞虱及其传播的南方水稻黑条矮缩病，已列入我国一类农作物病虫名录（中华人民共和国农业农村部，2023）。进入 21 世纪以来，我国

在稻飞虱研究领域取得了众多关键突破，推动了其防控和水稻绿色生产。本文从稻飞虱发生与监测预警、生物学和分子生物学、生物互作和防控技术等方面梳理我国稻飞虱研究的进展，并对今后稻飞虱的研究与防控等出展望，旨在现状分析促进稻飞虱的基础研究与可持续控制。

*资助项目 Supported projects: 浙江省三农九方科技项目（2025SNJF046）；国家重点研发计划项目（2023YFD1400800）

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

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

收稿日期 Received: 2025-08-15; 接受日期 Accepted: 2025-09-10

1 我国稻飞虱发生与监测预警

1.1 发生概况

进入 21 世纪以来,稻飞虱发生面积和数量不断上升,原来每年仅一种稻飞虱在局部地区危害成灾,而近 20 年来 3 种稻飞虱同时在我国大范围严重危害(娄永根和程家安, 2011; Cheng, 2015)。2006-2007 年为暴发高峰;其中,2006 年发生面积 3 272.71 万 hm^2 、防治面积 5 209.32 万 hm^2 ,防治挽回损失 1 966.79 万吨。另外,稻飞虱传播的特异性水稻病毒病在我国的发生呈上升趋势,如白背飞虱传播的南方水稻黑条矮缩病毒(Southern rice black-streaked dwarf virus, SRBSDV),以及灰飞虱传播的水稻条纹病毒(Rice stripe virus, RSV)和黑条矮缩病毒(Rice black-streaked dwarf virus, RBSDV),局部地区还有褐飞虱传播的水稻锯齿叶矮缩病毒(Rice ragged stunt virus, RRSV)发生。在个别年份,部分稻区有大面积发生的情况,造成水稻严重减产甚至绝收(陈卓等, 2010; 翟保平, 2011)。

1.2 主要影响因子

近年来育种家和生产上重视不够,导致水稻品种对稻飞虱的抗性普遍较差,对参加区试的水稻品种开展抗性鉴定,获得抗-中抗的品种(系)比例相当低(中国水稻研究所,未发表数据;彭兆普等, 2009);同时,随着耕作制度的变化,如长江流域稻区单季稻面积逐年扩大,为稻飞虱种群增长倍数的提高创造了有利条件(程家安和祝增荣, 2006)。氮肥的过量使用使得水稻植株有利于稻飞虱的繁殖,而稻田中的一些重要天敌的种群数量减少、捕食功能下降(吕仲贤等, 2005, 2006);而随着全球气候变化,温度升高会导致水稻的抗虫性减弱,缩短褐飞虱雌成虫和稻虱缨小蜂 *Anagrus nilaparvatae* 的发育历期,且随世代增加逐步累积增强(王保菊等, 2010; 刘淑平等, 2012);干旱胁迫条件也不利于褐飞虱取食产卵,还会降低稻虱缨小蜂生态适应性及其对褐飞虱卵的寄生力和选择性(罗定等, 2012;

徐红星等, 2017)。生产上长期依赖化学防治导致褐飞虱、白背飞虱和灰飞虱相继产生了不同程度的抗药性。全国农业技术推广服务中心组织制定了 3 种稻飞虱抗药性监测技术规程,并连续组织监测稻飞虱的抗药性变化。局部地区的褐飞虱对吡虫啉、噻虫嗪、噻嗪酮、吡蚜酮均表现高抗[抗性倍数(Resistance ratio, RR)分别大于 2 000、460、500 和 180],对呋虫胺表现中抗至高抗(RR=35-356);白背飞虱对噻嗪酮表现中抗至高抗(RR=30-210),如湖北荆州、安徽庐江、江西南昌、广东恩平种群均为高抗;对毒死蜱表现中抗至高抗(RR=19-136)(任宗杰等, 2025)。农民常混配农药,有时低剂量多次使用,易起到促进害虫的抗药性产生。另外,在水稻移栽前期一些菊酯类农药的使用,容易大量杀伤天敌导致后期褐飞虱的暴发(程家安和祝增荣, 2006)。而当前农民普遍使用植保无人机施药,因施药用水量少,在水稻后期难以达到较高的防治效果。

另外,稻飞虱世代重叠对种群增长有促进作用。若虫取食行为会抑制雌成虫诱导的水稻挥发物防御信号,使得水稻对稻飞虱的防御能力下降,导致天敌寄生率降低 10%以上。这种世代间的协作机制有利于稻飞虱种群的扩张,尤其在南方多世代重叠地区表现更为明显(Li et al., 2025)。

1.3 监测预警

我国通过全国和省级农作物病虫害监测预警区域站建设,逐步构建了相对完善的全国水稻重大病虫害监测预警网络体系,并与周边国家建立跨境跨区域监测预警体系,对于提高我国稻飞虱及其传播的病毒病发生的早期预见性、增强防控主动性具有重要意义(刘万才等, 2020)。21 世纪以来,水稻害虫测报调查手段持续优化,出台了稻飞虱测报调查规范(GB/T 15794-2009)。测报调查手段日趋专业和智能化(刘万才等, 2010),如 Zhang 等(2023a)构建深度学习网络,用于模拟稻飞虱种群动态与控制因子的时空依赖关系,进而预报其未来短期种群动态。熊志强等(2024)通过水稻受褐飞虱危害后冠层光谱

和温度以及叶片叶绿素相对含量与为害虫量的关系,构建了融合高光谱、热成像及叶绿素多信息的误差反向传播神经网络监测方法,可为田间褐飞虱种群监测的自动化与智能化发展提供技术支撑。

2 稻飞虱生物学和分子生物学研究

2.1 虫体三维结构

Wang 等 (2021) 首次采用连续块面扫描电子显微镜技术,对体长约 600 μm 的褐飞虱若虫进行了全虫三维纳米级分辨率的结构重构,系统揭示了其在静止与取食状态下的多系统空间结构与功能适应性。该研究明确了口器系统中两对上颚口针与下颚口针的协同运动机制,揭示其在刺入植物组织时通过交替穿刺形成取食通道,并借助唾液鞘蛋白形成保护性唾液鞘,以隔离植物防御反应。呼吸系统方面,三维重建展示了褐飞虱特有的气管网络结构,包括 3 个连接相邻气门的“四通气管环”,实现了纵向与横向气流的高效交换,显著提升了氧气输送效率。消化系统中,前肠、中肠环与后肠形成连续而复杂的空间构型,中肠环区域密布微绒毛以增强营养吸收,但未发现常见于半翅目昆虫的滤室结构,提示其可能通过中肠环与后肠接触点实现水分快速转移,形成独特的水分调节机制。此外,神经系统的重建展示了包括 24 个神经纤维网在内的复杂中枢结构,为昆虫感知与行为调控提供了结构基础。

研究还精确量化了不同共生微生物的空间分布,其中类酵母样共生菌集中于一个巨大的含菌细胞,占腹部体积的 22%,为其在低营养寄主植物上的生存提供了必需的氨基酸与固醇类物质;此外,前肠壁细胞中的 *Arsenophonus* 细菌及近中肠的线状共生菌也首次在三维水平上被精确定位。该研究还提供了一份非常有用的 Interactive 3D pdf 文件,可以任意旋转、放大缩小和隐藏或显示不同组织,从不同角度观察感兴趣部位的三维结构。

2.2 翅型分化

Xu 等 (2015a) 发现,胰岛素受体 InR1

与 InR2 可借助磷脂酰肌醇 3-激酶/Akt 激酶 (Phosphatidylinositol 3-kinase/Aktkinase, PI3K/Akt) 信号级联,调控叉头框转录因子 O (Forkhead box O, FoxO) 的磷酸化活性,首次阐明稻飞虱长短翅发育的分子开关机制。华中农业大学构建了遗传稳定的褐飞虱长翅品系及短翅品系,研究揭示了 *Hox* 基因 *Ultrabithorax* (*Ubx*) 在水稻重要害虫褐飞虱中独特的表达模式及其在翅型分化过程中的关键作用,发现了昆虫翅发育调控的新机制 (Liu *et al.*, 2020)。2022 年,又发现了锌指同源转录因子 1 (Zinc finger homeodomain transcription factor 1, *Zfh1*) 可直接靶向正调控 *FoxO* 基因,进而推动褐飞虱向短翅型分化 (Zhang *et al.*, 2022)。水稻营养恶化时,褐飞虱通过长翅型迁飞寻找新寄主;营养充足时则转为短翅型以增强繁殖力 (Liu *et al.*, 2020)。另外,在 miRNAs 介导的稻飞虱翅多型调控机制研究也有一些探索。

2.3 迁飞

在每年春季和夏季,我国稻飞虱自南向北及东北方向迁飞,其后代则在秋季向南回迁至越冬地区 (封传红等, 2003)。早期研究主要依赖灯诱、田间调查和飞机网捕等数据,认为稻飞虱遵循相对固定的南北向路径迁飞。然而,昆虫雷达、轨迹分析和分子标记等新技术的应用揭示了更为复杂的迁飞格局。近年来,全球气候变化对稻飞虱迁飞行为的影响逐渐显现。基于全国 300 多个站点监测数据的研究表明,西太平洋副热带高压强度增强和位置西移,造成长江以南地区夏季西南气流减弱和降水增加,进而导致华南地区 7 月迁出褐飞虱的迁飞距离缩短,长江下游地区褐飞虱迁入量下降,传统预测模型也因此需重新评估 (Lü *et al.*, 2023)。全球气候变化背景下大气环流模式的改变导致迁飞路径和降落区发生显著变化,迁飞过程中的关键环节仍需深入探究。

2.4 抗药性机制

3 种稻飞虱均能通过上调细胞色素 P450 多

功能氧化酶 (CYP450)、谷胱甘肽 S-转移酶 (GST) 等代谢酶的表达来增强解毒能力, 以提高其抗性机制。王诗琦等 (2025) 研究表明, 褐飞虱的抗性主要依赖代谢机制, 尤其是细胞色素 P450 等解毒酶系统的显著上调, 同时伴随部分靶标位点的适应性突变, 并与水稻抗性品种形成协同适应演化; 白背飞虱的抗性则以靶标机制为主, 靶蛋白突变频繁出现, 代谢机制也参与其中; 灰飞虱整体抗性水平较低, 抗性机制以靶标变化为主, 解毒酶参与程度有限, 抗性发展速度缓慢。褐飞虱和白背飞虱通过细胞色素 P450 酶和谷胱甘肽 S-转移酶的过表达, 加速杀虫剂代谢降解。例如, 褐飞虱中 *CYP6ER1* 基因的扩增与吡虫啉抗性显著相关 (慕希超, 2017)。烟碱型乙酰胆碱受体 (nAChR) 突变导致褐飞虱对吡虫啉等新烟碱类药剂敏感性下降 (Zhang *et al.*, 2025)。稻飞虱的迁飞特性加速了抗药性基因在种群间的传播, 导致区域性抗药性水平差异显著, 如华南地区褐飞虱对噻嗪酮的抗性频率高于长江流域 (刘兆宇等, 2025)。

2.5 基因组研究

常见的 3 种稻飞虱中褐飞虱基因组测序是最早完成的, 对纯化了 13 代的褐飞虱进行了全基因组测序, 得到 1.14 Gb 共 27 571 个蛋白编码基因 (Xue *et al.*, 2014)。2017 年, 白背飞虱基因组与灰飞虱基因组也随之发表 (Wang *et al.*, 2017; Zhu *et al.*, 2017)。白背飞虱基因组大小为 720.7 Mb、共 21 254 个蛋白编码基因 (Wang *et al.*, 2017); 灰飞虱基因组, 大小为 540.9 Mb, 共注释到 17 736 个蛋白编码基因 (Zhu *et al.*, 2017)。2020 年, 采用 PacBio 三代测序和 Hi-C 辅助组装技术将 3 种飞虱基因组进行优化 (Ma *et al.*, 2021)。另外, 利用雌雄虫的重测序数据, 成功鉴定出 3 种飞虱的 X 染色体, 从头组装了褐飞虱的 Y 染色, 且通过同源性比对推测 Y 染色体并不由常染色体进化而来 (徐乐, 2021)。随着测序和组装技术的完善、人工智能的飞速发展, 组学数据的分析也将更智能化, 更多的遗传信息将被破译, 并为深度了解和防控稻飞虱提供

重要依据和数据基础。

3 生物互作

3.1 水稻对稻飞虱的抗性基因挖掘与应用

从 20 世纪 60 年代开始, 科学家从稻种资源中发掘抗褐飞虱基因, 培育水稻抗虫品种应用于生产, 促进了以抗虫品种为基础的害虫绿色防控理念实践 (王兴超等, 2025)。2009 年, 武汉大学应用图位克隆法分离了第一个水稻抗褐飞虱基因 *Bph14*, 该基因是一个典型的 CC-NB-LRR 类抗褐飞虱基因 (Du *et al.*, 2009)。随后, 又相继克隆了一系列抗性基因或其等位基因, 包括 CC-NB-LRR 类抗性基因 *Bph9* 和 *Bph37* (Zhao *et al.*, 2016; Zhou *et al.*, 2021)、LecRK 类的 *Bph15* 和 *Bph3* (Yang *et al.*, 2004; Liu *et al.*, 2015)、LRD 类的 *Bph6*、*Bph30*、*Bph40* (Guo *et al.*, 2018; Shi *et al.*, 2021) 以及 *Bph29*、*Bph30* 和 *Bph32* 等其它抗性基因 (Yang *et al.*, 2012)。*Bph14*、*Bph15*、*Bph3*、*Bph6*、*Bph9* 和 *Bph30* 等基因得到很多育种专家的肯定和应用; *Bph14*、*Bph3*、*Bph6* 和 *Bph30* 等基因除了对褐飞虱不同生物型表现出抗性外, 对白背飞虱也具有高抗性 (王兴超等, 2025)。另外, *Bph27* 已被精细定位 (刘艳玲, 2014)。此外, 转录组、蛋白质组、代谢组和基因组等组学技术的快速发展, 也极大地促进了对稻飞虱抗虫机理方面的认识, 将为稻飞虱的绿色防控奠定良好基础。

3.2 稻飞虱对水稻品种的致害性

自 70 年代国际水稻研究所推广首个抗褐飞虱水稻品种 IR26 以来, 品种抗性下降乃至完全丧失的情况屡有发生 (徐红星等, 2008; 陈峰等, 2009)。具体而言, 抗性品种的应用会诱发田间褐飞虱种群产生致害性变异, 形成可突破品种抗性的新“生物型”, 这已成为抗虫育种与褐飞虱防治的主要瓶颈 (吕仲贤等, 2001)。褐飞虱取食抗虫水稻品种后, 体内 P450、谷胱甘肽 S-转移酶、ABC 转运蛋白及保护酶的活性均会显著上升 (周亦红和韩召军, 2003; 刘玉坤等, 2011)。

重测序结果表明, 42 种基因可能与褐飞虱致害性变异相关, 并通过 RNAi 验证发现其中 19 种变异程度高、受选择区域多的基因 (*P450*、神经肽受体 F、innexin shaking-B 蛋白等) 会影响褐飞虱在抗虫水稻上的致害性 (袁龙宇等, 2022)。褐飞虱中肠胰脂肪酶基因, 主要通过调节三酰甘油代谢与取食行为影响其致害性 (Yuan *et al.*, 2020)。

稻飞虱的口腔分泌物 (Oral secretion, OS) 作为其与水稻互作的关键介质, 在调控自身取食适应、参与水稻防御反应中发挥核心作用, 其中稻飞虱的唾液蛋白已被证实通过多种途径调控与水稻的互作。唾液蛋白 NIG14 可以诱导水稻活性氧 (Reactive oxygen species, ROS) 暴发、胼胝质沉积及茉莉酸 (Jasmonic acid, JA) 信号通路激活, 从而增强水稻对褐飞虱的抗性 (Gao *et al.*, 2022); 褐飞虱唾液腺中高表达的 DNAJ 蛋白 (NIDNAJB9) 能激活植物钙信号和丝裂原活化蛋白激酶 (Mitogen-activated protein kinase, MAPK) 级联反应, 且该蛋白在 3 种稻飞虱中高度保守, 均能诱导植物 ROS 暴发与细胞死亡 (Gao *et al.*, 2023); 褐飞虱唾液中的卵黄原蛋白 N 端亚基 (NIVgN) 可诱导水稻释放特定挥发物以吸引寄生蜂, 白背飞虱与灰飞虱唾液中的 VgN 也能够诱导水稻 JA 和茉莉酸-异亮氨酸 (JA-Ile) 的合成 (Zeng *et al.*, 2023); 灰飞虱唾液鞘中的蛋白 Lsactin 可诱导水稻中 JA 和过氧化氢 (H_2O_2) 的积累, 从而增强水稻对灰飞虱的抗性 (Qi *et al.*, 2025a)。与上述激活防御的蛋白 (激发子) 不同, 褐飞虱唾液中的碳酸酐酶 (Carbonic anhydrase, CA) 是一种效应子, 可通过维持植物胞内 pH 稳定, 间接削弱水稻的防御反应 (Jiang *et al.*, 2024); 褐飞虱唾液蛋白 NI14 与水稻免疫抑制因子 OsGF14e 高度同源, 可模拟 OsGF14e 与水稻蛋白 OsEDR11 互作并激活下游信号, 抑制植物防御反应 (Fu *et al.*, 2025); 灰飞虱唾液中的 EF-hand 钙结合蛋白 (LsECP1) 可通过结合钙离子, 干扰水稻防御信号的传递, 进而抑制 JA、JA-Ile 及 H_2O_2 在水稻中的积累, 削弱水稻抗性 (Tian *et al.*, 2021);

灰飞虱唾液鞘蛋白 LsSP1 可与水稻 PLCPs 互作, 抑制植物防御 (Huang *et al.*, 2023)。值得注意的是, 稻飞虱口腔分泌物的功能分子不仅限于蛋白质, 近年研究发现一些 microRNA 也参与稻飞虱-水稻互作。这一发现为解析稻飞虱与水稻互作的复杂网络提供了新视角 (Zhang *et al.*, 2024; Han *et al.*, 2025)。

3.3 水稻病毒 (病株) 对介体和非介体稻飞虱影响

南方水稻黑条矮缩病毒 (SRBSDV) 感染白背飞虱后, 会显著降低唾液蛋白的多样性与丰度, 进而削弱白背飞虱对水稻的反防御, 导致飞虱频繁刺吸水稻以提升病毒接种效率 (Qi *et al.*, 2025b); 同时, 在感染 SRBSDV 病株上取食的白背飞虱产卵量显著提高, 进而提高其生殖能力 (何晓婵等, 2011); 携带 SRBSDV 的白背飞虱, 其取食行为也发生一定的变化, 在韧皮部取食次数显著增加 (Xu *et al.*, 2014b), 从而可能促进病毒的传播。取食感染了黑条矮缩病毒 (RBSDV) 的稻株可以显著提高非介体褐飞虱的若虫存活率、成虫耐饥力和产卵量 (Xu *et al.*, 2014a, 2016)、延长非介体白背飞虱雌成虫的寿命和增强体内保护酶和解毒酶的活性 (何晓婵等, 2011; He *et al.*, 2014), 从而促进非介体稻飞虱种群的发展。水稻感染 SRBSDV 后, 延长了褐飞虱口针在维管束移动的时间 (何晓婵等, 2015)。

SRBSDV 编码的 P8 蛋白可以竞争性结合白背飞虱的 Pelle 激酶, 抑制转录因子 DIF 的磷酸化及核转位, 影响气味受体蛋白的表达, 促使带毒飞虱的嗅觉偏好转向未感染植株 (Ai *et al.*, 2025); SRBSDV 编码的 P6 蛋白可与水稻 OsTSN1 蛋白互作, 削弱水稻中 JA 及自噬介导的防御反应, 为 SRBSDV 感染创造有利条件 (Zeng *et al.*, 2025)。类似地, 水稻齿叶矮缩病毒 (RRSV) 则通过编码的 Pns10 蛋白与褐飞虱线粒体复合体 I 的核心亚基 NINDUFS1 互作, 诱导线粒体功能紊乱、ROS 积累及细胞凋亡, 为病毒复制创造有利环境 (Zheng *et al.*, 2025)。

水稻黑条矮缩病毒 (RBSDV) 与水稻条纹病毒 (RSV) 的传播机制存在共性与特性, 二者分别通过 P9-1 和 NS2 蛋白劫持灰飞虱 26S 蛋白酶体亚基 RPN8, 促进病毒在虫体内的积累 (Li *et al.*, 2022), 且二者感染均能激活灰飞虱的 JAK-STAT 通路, 通过调控细胞凋亡促进自身传播 (Zhang *et al.*, 2023b); RSV 还可借助灰飞虱唾液中的碳酸酐酶 (LssaCA), 与自身核衣壳蛋白 (Nucleocapsid protein, NP) 结合形成复合物, 显著增强水稻 OsTLP 的酶活性, 降解由灰飞虱取食和 RSV 感染诱导产生的胼胝质, 进一步促进传播 (Zhao *et al.*, 2023)。

面对病毒的侵染, 介体昆虫也进化出相应的抗病毒防御机制。RBSDV 在感染早期可诱导灰飞虱产生自噬反应, RBSDV 的衣壳蛋白 P10 会与 GAPDH 互作, 促进 GAPDH 磷酸化, 进而激活自噬以抑制病毒侵染 (Wang *et al.*, 2022)。RSV 通过其核衣壳蛋白 (NP) 与灰飞虱 LsRab1 互作, 抑制 LsRab1 活性, 导致卵黄原蛋白受体 (VgR) 的膜定位受阻, 减少卵黄原蛋白 (Vg) 积累, 延缓卵巢成熟 (Liu *et al.*, 2024)。转录因子 Dorsal 通过调控靶基因 LsZN708, 积极参与介体昆虫灰飞虱的抗病毒防御; 与之相对, RSV 采用了一种反防御策略, 其编码的非结构蛋白 (NS4) 通过与 Dorsal 竞争性结合 MSK2 激酶, 抑制 Dorsal 的磷酸化, 从而削弱介体昆虫的抗病毒反应 (He *et al.*, 2024)。

3.4 共生微生物

3 种稻飞虱均携带多种共生微生物, 包括类酵母共生菌 (Yeast-like symbiont, YLS) 以及 *Wolbachia*、*Arsenophonus*、*Cardinium*、*Serratia*、*Arthrobacter*、*Chryseobacterium* 等共生细菌 (徐红星等, 2014; Cai *et al.*, 2021)。类酵母共生菌属于囊菌亚门 Ascomycotina, 核菌纲 Pyrenomycetes, 假丝酵母属 *Candida*, 通常存在于脂肪体内, 营芽孢生殖, 经卵母细胞垂直传递给子代 (张珏锋等, 2006; 白旭等, 2010; 周岩岩等, 2012)。陈法军等 (2006) 采用冷冻切片

与显微结合技术, 将褐飞虱体内类酵母共生菌划分为梭形、杆形、卵形、球形四种类型。这些共生微生物可通过合成固醇类、维生素及氨基酸等物质, 为稻飞虱补充其食料中缺失的营养, 而这些物质正是稻飞虱生长、发育与繁殖所必需的 (傅强等, 2001; 徐红星等, 2014)。YLS 缺失会导致褐飞虱抗外源物质 (如杀虫剂) 的能力显著降低, 进而造成其死亡率上升; 高温、抗生素、水稻品种、杀虫剂和杀菌剂等对褐飞虱类酵母共生菌的生长均有较大的抑制作用 (Lü *et al.*, 2004; 陈法军等, 2006; 陈建明等, 2009)。类酵母菌的数量变化与褐飞虱致害性变化呈显著正相关 (吕仲贤等, 2001; Lü *et al.*, 2004); *Wolbachia* 引起的细胞质不亲和 (Cytoplasmic incompatibility, CI)、*Arsenophonus* 可能与褐飞虱的致害性有关等现象也说明了这些共生菌有可能对稻飞虱种群发展起到一定的作用 (王渭霞等, 2010; 徐红星等, 2014)。共生菌还可通过直接诱导稻飞虱解毒酶活性提升, 或间接调节其解毒代谢能力, 进而促进稻飞虱抗药性的产生。

3.5 其它病虫害对稻飞虱的影响

其他害虫与病原菌会通过改变水稻生理状态或生态微环境影响稻飞虱, 但在作用方向、互作模式及机理层面存在差异。二化螟 *Chilo suppressalis* 为害通常对稻飞虱表现为促进作用, 形成“互利共存”关系。二化螟为害水稻后, 会使水稻组织中的游离氨基酸含量提高, 甾醇等防御物质含量下降, 显著促进褐飞虱的生长发育 (Liu *et al.*, 2021)。二化螟为害诱导水稻释放的挥发物, 对褐飞虱天敌稻虱缨小蜂有排斥作用, 降低了褐飞虱卵被寄生的风险; 褐飞虱进化出偏爱在二化螟为害稻株上取食和产卵的行为 (Hu *et al.*, 2020; 蔡玉彪等, 2024)。病害侵染对稻飞虱的影响呈多样性与阶段性。例如, 稻瘟病菌侵染会降低水稻营养品质, 抑制褐飞虱产卵量与若虫取食嗜好性 (陈金勇, 2010); 水稻感染纹枯病后对褐飞虱的抗性随着感染时间的推移而降低 (孙泽, 2020)。

4 稻飞虱的绿色防控技术

4.1 农业防治

防治稻飞虱最经济安全且高效的方式,莫过于培育和利用抗虫品种。近些年,育种家们育成了一批单一抗性或同时含有 2 个及 2 个以上抗性基因的品种(肖汉祥等, 2009; 任西明等, 2017), 对于抑制稻飞虱的种群发展起到了显著作用,如胡巍等(2015)将 *Bph3*、*Bph14* 和 *Bph15* 导入到华南高产水稻品种桂农占中,显著提高了其对褐飞虱的抗性。减少使用氮肥后,稻飞虱的发生均较对照显著减轻(王国荣等, 2015); 增施硅肥可明显降低水稻田稻飞虱的取食量和田间种群发生量,同时在一定程度上提高了稻谷产量(黄所生等, 2024)。在病毒病发生较重的地区,还可采用无纺布、纱网覆盖育秧或采用异地育秧,以防止飞虱为害秧苗传播水稻病毒病。

4.2 生态调控

我国还积极探索生态调控模式,通过天敌保护、促进天敌的增殖和功能,搭配载体植物系统构建,提高稻田天敌的种群数量和控害功能,得到广泛应用。采用在水稻田边留草、冬季种植绿肥、田块间插花种茭白等措施,为天敌提供越冬栖境、替代寄主、食料和庇护所,保护和促进天敌种群稳定增长(吕仲贤等, 2017; 卓富彦等, 2024)。构建了秕谷草-伪褐飞虱-稻虱缨小蜂载体植物系统,以伪褐飞虱卵为替代食物,繁殖稻虱缨小蜂来控制稻飞虱(郑许松等, 2013); 中华淡翅盲蝽 *Tyttus chinensis*-伪褐飞虱-秕谷草载体植物系统也是利用伪褐飞虱卵来繁殖捕食性天敌中华淡翅盲蝽控制稻飞虱(郑许松等, 2017)。在稻田田埂上种植芝麻或大豆、田块间插花种植芝麻等蜜源植物,或在田边留草花或撒种些草花等,确保水稻生育期有显花植物,可为天敌提供蜜源食物,不仅能切实增加寄生蜂数量、强化其功能,还不会对鳞翅目害虫的生态适应性造成影响(Zhu *et al.*, 2013, 2015; Lü *et al.*, 2014)。这些功能植物的发现和利用极大地促进了从过去生物多样性的被动保护到主动

营建的转变,在浙江金华建立的国际上首个应用生态工程技术控制水稻害虫试验示范基地在国内外都有较大影响。

在水稻生长前期保护摇蚊等中性昆虫,可在害虫较少的时候为捕食性天敌提供了丰富的食物,有利于增加天敌的数量(李志宇等, 2010)。郭荣等(2013)报道,在水稻移栽后 30 天内,可不使用杀虫剂或减少 1-2 次喷药。在稻飞虱发生量较小时,优先选用金龟子绿僵菌、球孢白僵菌等生物农药进行预防控制(卓富彦等, 2024)。80 亿孢子/毫升金龟子绿僵菌 CQMa421 可分散油悬浮剂对稻飞虱有较好的控制能力,防治效果在 70.0%-87.8%之间(张舒等, 2018)。利用植物源杀虫剂香芹酚、甲基丁香酚和羟基鱼藤酮水乳剂等对稻飞虱也有较好的防效(莫娟等, 2014; Xu *et al.*, 2015b; 李旭锐等, 2024)。采用爪哇虫草菌 JS001 浸种处理不但能促进水稻苗的生长,而且能提高水稻对褐飞虱的防御能力(牛洪涛等, 2024)。另外,稻田综合种养技术发展迅速,通过鸭、鱼、鳖等在稻田的取食和活动,显著减轻了稻飞虱的田间种群数量(杨治平等, 2004; Long *et al.*, 2013)。

4.3 绿色防控新技术探索

4.3.1 天敌规模饲养和应用 自然条件下稻虱缨小蜂对褐飞虱、白背飞虱和灰飞虱均具有显著控制效果。然而,受限于天敌-害虫种群动态的时空调配差异,在稻飞虱迁入初期常因缨小蜂基数不足导致控害滞后。人工繁育释放技术通过构建稳定天敌种群,有效弥补自然种群的时空缺口,实现稻飞虱种群的持续调控。近年来,随着稻虱缨小蜂人工繁育技术不断优化,利用自然寄主褐飞虱规模化繁育稻虱缨小蜂可逐渐实现全年规模化生产(王冰洋等, 2022)。筛选耐热性品系对区域适应性防控效果具有显著影响,例如耐热品系可在 35 °C 以下持续高温环境中维持正常寄生功能(王冰洋等, 2021)。另外,初步探索了稻虱缨小蜂与飞虱伪寡赤眼蜂的协同增效模式,稻虱缨小蜂配套飞虱伪寡赤眼蜂进行稻田释放,每个释放装置可携带卵寄生蜂 3 000-5 000 头。尽管目前已初步实现了人工繁育稻虱缨小蜂

的能力,但现有技术体系仍需进一步完善,尤其是储存、包装和田间应用技术需要进行更深入的研究。

作为稻飞虱主要捕食天敌,中华淡翅盲蝽在调节其种群数量方面发挥着关键效能。郑许松等(2017)针对水稻(靶标作物)、秕谷草(载体植物)与褐飞虱(靶标害虫)、伪褐飞虱(替代猎物)的组合开展研究,分析其对中华淡翅盲蝽的作用,进而探讨田间建立上述载体植物系统的实践可能性。吴凌洁等(2025)发现了益母草、向日葵以及罗勒等蜜源植物能够显著增加中华淡翅盲蝽雌虫和雄虫的寿命和捕食量。谢宇凯等(2018)筛选出中华淡翅盲蝽室内饲养的生存基质。中华淡翅盲蝽的耐热能力高于黑肩绿盲蝽 *Cyrtorhinus lividipennis*,可以在更高的温度下存活、发育和繁殖,且高温下的捕食能力也显著优于黑肩绿盲蝽(Bai et al., 2022)。浙江省农业科学院和浙江师范大学联合开展了中华淡翅盲蝽的人工繁殖,并在示范区内进行了小规模释放,取得了较好的效果。

4.3.2 特定波长的灯光诱杀 通过灰飞虱对 5 种波长 LED 光:蓝光(465 nm)、绿光(520 nm)、黄光(590 nm)、红光(624 nm)、白光(复合光)的趋性以及趋光率最大单色光对其繁殖的影响的研究发现,蓝光对灰飞虱的诱集效果最佳,并且蓝光对灰飞虱繁殖有影响(朱锦磊等, 2014)。Shi 等(2023)阐述了特定波长的绿光对褐飞虱自发活动、发育和繁殖等生命活动的影响,特定波长的绿光可以干扰稻飞虱的发育节律,降低其卵的孵化率,并破坏其表皮结构,从而控制褐飞虱的种群数量;在福建尤溪田间示范应用“稻飞虱光波式行为干扰灯”,稻飞虱种群得到有效控制。这些发现可为稻飞虱的防治提供了新的思路 and 手段。

4.3.3 鸣声振动干扰 20 世纪末,中国水稻研究所破译了稻飞虱鸣声信息行为,肯定了求偶鸣声有联络识别同种异性个体、刺激性兴奋、为雄虫寻觅雌虫导向 3 种作用,雄虫对异性鸣声或重放鸣声录音具强趋性。姚青等(2004)构建了一套多功能昆虫鸣声信号采集分析系统,整合信号

实时记录、分析及重放等功能于一体,为昆虫鸣声研究提供了技术支持。魏琪等(2024a)探究了求偶鸣声振动传播特性,初步在田间验证了振动信号干扰装置对稻飞虱的防效。

4.3.4 共生菌的应用 陈列忠等(2006)提出了通过外源物质抑制褐飞虱体内共生菌来达到防治褐飞虱的思路。南京农业大学在应用共生菌防控稻飞虱机理方面取得了重要突破。通过往褐飞虱虫卵体内注入沃尔巴克氏体细菌,通过导致褐飞虱后代不育抑制其种群的增长(Gong et al., 2020)。该研究首次成功实现在农业昆虫中人工转染沃尔巴克氏体,为未来稻飞虱的防治提供了新的可能。

4.4 应急性化学防治

鉴于目前褐飞虱对常用农药有高水平抗性,建议停止使用吡虫啉、噻嗪酮、噻虫嗪防治褐飞虱;做好交替轮换使用农药以延缓抗药性的发展(任宗杰等, 2025);在药液中加入助剂可提高其在作物表面的铺展力从而提高防效(张帅等, 2011)。魏琪等(2024b)报道了在秧苗移栽前施用防效优良且持效期长的杀虫剂,做到带药移栽能减少水稻前期的施药次数和用量。近年来,植保无人机施药因其省时高效等特点得到了广泛应用,技术人员针对飞行作业参数、雾滴粒径参数优化、添加助剂效果、喷液量与防效关系等方面开展了大量研究(杨燕等, 2021; 杨凤丽和宓盛, 2023; 王雪儿等, 2025; 曾慧娟等, 2025),为无人机精准施药提供了依据。

5 展望

绿色防控是水稻绿色生产的重要内容,为农业绿色发展做出了巨大贡献(卓富彦等, 2024)。进入 21 世纪,随着我国在水稻、褐飞虱、天敌和环境之间相互关系研究越来越深入,取得了巨大进步,但由于褐飞虱和白背飞虱具有迁飞性、适应性强和容易暴发成灾等特点,仍存在很多未知和未解决的问题。因此需要从宏观和微观两方面加强基础研究,为稻飞虱的绿色防控源头创新提供更丰富的理论依据;要加强跨学科、跨领域

协同攻关,研发绿色防控技术和投入品,为稻飞虱的绿色防控提供技术和产品保障;要融合人工智能技术、田间种群数量调查和检测技术,提升稻飞虱的监测预警与稻飞虱特性检测水平,为稻飞虱的精准防控提供依据。另外,还需要加强政策保障,加大对水稻病虫害绿色防控的资金支持力度,各级主管部门要加强绿色防控技术的宣传力度和推广培训,吸引一线从业者深度参与,以实现稻飞虱的联防联控和可持续治理。

参考文献 (References)

- Ai SP, Luo C, Yao XQ, Qu WJ, Wang Y, Zhang T, Zhong GH, Yi X, 2025. Manipulation of host-plant preference by virus-induced changes to its insect vector's olfactory system. *Current Biology*, 35(15): 3587–3600.
- Bai X, Dong SZ, Pang K, Bian YL, Yu XP, 2010. Identification of one yeast-like symbiont from the small brown planthopper, *Laodelphax striatellus* (Fallén) (Homoptera: Delphacidae). *Acta Entomologica Sinica*, 53(6): 640–646. [白旭, 董胜张, 庞琨, 边亚琳, 俞晓平, 2010. 灰飞虱体内一种酵母类共生菌的分子鉴定. 昆虫学报, 53(6): 640–646.]
- Bai YL, Quais MK, Zhou WW, Zhu ZR, 2022. Consequences of elevated temperature on the biology, predation, and competitiveness of two mirid predators in the rice ecosystem. *Journal of Pest Science*, 95(2): 901–916.
- Cai TW, Zhang YH, Liu Y, Deng XQ, He S, Li JH, Wan H, 2021. *Wolbachia* enhances expression of *NICYP4CE1* in *Nilaparvata lugens* in response to imidacloprid stress. *Insect Science*, 28(2): 355–362.
- Cai YB, Zhang KJ, Wang YX, Lai FX, He JC, Wan PJ, Fu Q, 2024. Effect of rice varieties on the preference of *Nilaparvata lugens* to rice plants infested by *Chilo suppressalis*. *Scientia Agricultura Sinica*, 57(20): 3998–4006. [蔡玉彪, 张坤杰, 王雅宣, 赖凤香, 何佳春, 万品俊, 傅强, 2024. 水稻品种对褐飞虱趋向二化螟危害株习性的影响. 中国农业科学, 57(20): 3998–4006.]
- Chen F, Fu Q, Luo J, Lai FX, Gui LY, 2009. Adult stage resistance to brown planthopper, *Nilaparvata lugens* of rice varieties with different seedling resistance. *Chinese Journal of Rice Science*, 23(2): 201–206. [陈峰, 傅强, 罗举, 赖凤香, 桂连友, 2009. 苗期抗性不同的水稻品种成株期对褐飞虱的抗性. 中国水稻科学, 23(2): 201–206.]
- Chen FJ, Zeng M, Zhang JF, Chen LZ, Lü ZX, Ye GY, Yu XP, 2006. Morphological difference of the yeast-like endosymbionts in adult planthoppers of *Nilaparvata lugens*, *Laodelphax striatellus* and *Sogatella furcifera*. *Acta Zootaxonomica Sinica*, 31(4): 728–735. [陈法军, 曾敏, 张珏锋, 陈列忠, 吕仲贤, 叶恭银, 俞晓平, 2006. 三种稻飞虱成虫体内酵母类共生菌的形态差异. 动物分类学报, 31(4): 728–735.]
- Chen JM, He YP, Zhang JF, Li N, Chen LZ, Yu XP, 2009. Effects of insecticides and fungicides on growth of endosymbionts isolated from the brown planthopper, *Nilaparvata lugens*. *Plant Protection*, 35(6): 47–51. [陈建明, 何月平, 张珏锋, 李娜, 陈列忠, 俞晓平, 2009. 常用杀虫剂和杀菌剂对褐飞虱类酵母共生菌生长的影响. 植物保护, 35(6): 47–51.]
- Chen JY, 2010. Rice mediated interactions between rice blast fungus and brown planthopper. Master dissertation. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University. [陈金勇, 2010. 水稻介导对稻瘟病菌和褐飞虱之间相互作用的影响. 硕士学位论文. 福州: 福建农林大学.]
- Chen LZ, Yu XP, Chen JM, Lü ZX, Zheng XS, Zhang JF, 2006. Application of symbiotic bacteria in the control of brown planthoppers. *Agrochemicals*, 45(11): 726–729. [陈列忠, 俞晓平, 陈建明, 吕仲贤, 郑许松, 张珏锋, 2006. 共生菌在褐飞虱防治中的应用. 农药, 45(11): 726–729.]
- Chen Z, Song BA, Guo R, Yang S, 2010. Study on rice virus disease and controlling techniques and its application. *China Plant Protection*, 30(12): 13–18. [陈卓, 宋宝安, 郭荣, 杨松, 2010. 水稻病毒病及其防治技术的研究与应用. 中国植保导刊, 30(12): 13–18.]
- Cheng JA, Zhu ZR, 2006. Analysis on the key factors causing the outbreak of brown planthopper in Yangtze area, China in 2005. *Plant Protection*, 32(4): 1–4. [程家安, 祝增荣, 2006. 2005 年长江流域稻区褐飞虱暴发成灾原因分析. 植物保护, 32(4): 1–4.]
- Cheng JA, 2015. Rice planthoppers in the past half century in China // Heong KL, Cheng JA, Escalada MM(eds.). *Rice Planthoppers: Ecology, Management, Socio Economics and Policy*. New York: Springer. 1–32.
- Du B, Zhang WL, Liu BF, Hu J, Wei Z, Shi ZY, He RF, Zhu LL, Chen RZ, Han B, He GC, 2009. Identification and characterization of *Bph14*, a gene conferring resistance to brown planthopper in rice. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(52): 22163–22168.
- Feng CH, Zhai BP, Chen QH, Tang JY, 2003. Analysis of migration pathways of windborne rice planthoppers by 850 hPa winds. *Chinese Journal of Agrometeorology*, 24(3): 31–35. [封传红, 翟保平, 陈庆华, 汤金仪, 2003. 利用 850 hPa 气流资料分析稻飞虱迁飞路径. 中国农业气象, 24(3): 31–35.]
- Fu Q, Zhang ZT, Hu C, Lai FX, 2001. The effects of high temperature on both yeast-like symbionts and amino acid requirements of *Nilaparvata lugens*. *Acta Entomologica Sinica*,

- 44(4): 534–540. [傅强, 张志涛, 胡萃, 赖凤香, 2001. 高温处理后褐飞虱体内共生酵母菌和氨基酸需求的变化. 昆虫学报, 44(4): 534–540.]
- Fu JM, Li S, Li J, Zhao ZC, Li J, Tan XY, Yu S, Jing MF, Zhu-Salzman K, Fang JC, Ji R, 2025. An insect effector mimics its host immune regulator to undermine plant immunity. *Advanced Science*, 12(11): e2409186.
- Gao HL, Lin XM, Yuan XW, Zou JZ, Zhang HH, Zhang YX, Liu ZW, 2023. The salivary chaperone protein NIDNAJB9 of *Nilaparvata lugens* activates plant immune responses. *Journal of Experimental Botany*, 74(21): 6874–6888.
- Gao HL, Zou JZ, Lin XM, Zhang HH, Yu N, Liu ZW, 2022. *Nilaparvata lugens* salivary protein NIG14 triggers defense response in plants. *Journal of Experimental Botany*, 73(22): 7477–7487.
- Gong JT, Li YJ, Li TP, Liang YK, Hu LC, Zhang DJ, Zhou CY, Yang C, Zhang X, Zha SS, Duan XZ, Baton LA, Hong XY, Hoffmann AA, Xi ZY, 2020. Stable introduction of plant-virus-inhibiting *Wolbachia* into planthoppers for rice protection. *Current Biology*, 30(24): 4837–4845.
- Guo JP, Xu CX, Wu D, Zhao Y, Qiu YF, Wang XX, Ouyang YD, Cai BD, Liu X, Jing SL, Shangguan XX, Wang HY, Ma YH, Hu L, Wu Y, Shi SJ, Wang WL, Zhu LL, Xu X, Chen RZ, Feng YQ, Du B, He GC, 2018. Bph6 encodes an exocyst-localized protein and confers broad resistance to planthoppers in rice. *Nature Genetics*, 50(2): 297–306.
- Guo R, Han M, Shu F, 2013. Strategies and measures of green control of rice pests based on reduction of pesticides application in paddy field. *China Plant Protection*, 33(10): 38–41. [郭荣, 韩梅, 束放, 2013. 减少稻田用药的病虫草害绿色防控策略与措施. 中国植保导刊, 33(10): 38–41.]
- Han WH, Ji SX, Zhang FB, Song HD, Wang JX, Fan XP, Xie R, Liu SS, Wang XW, 2025. A small RNA effector conserved in herbivore insects suppresses host plant defense by cross-kingdom gene silencing. *Molecular Plant*, 18(3): 437–456.
- He XC, Xu HX, Gao GC, Zhou XJ, Zheng XS, Sun YJ, Yang YJ, Tian JC, Lü ZX, 2014. Virus-mediated chemical changes in rice plants impact the relationship between non-vector planthopper *Nilaparvata lugens* Stål and its egg parasitoid *Anagrus nilaparvatae* Pang et Wang. *PLoS ONE*, 9(8): e105373.
- He XC, Xu HX, Zheng XS, Yang YJ, Gao GC, Pan JH, Lu Q, Lü ZX, 2011. Effects of rice black streaked dwarf virus on ecological fitness of non-vector planthopper, *Sogatella fucifera*. *Chinese Journal of Rice Science*, 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.]
- He XC, Xu HX, Zhou XJ, Sun YJ, Lü ZX, 2015. Effects of Southern rice black-streaked dwarf virus on the feeding behavior of non-vector brown planthopper *Nilaparvata lugens* (Stål). *Journal of Plant Protection*, 42(1): 25–30. [何晓婵, 徐红星, 周小军, 孙裕建, 吕仲贤, 2015. 南方水稻黑条矮缩病株对非介体稻飞虱——褐飞虱取食行为的影响. 植物保护学报, 42(1): 25–30.]
- He YJ, Lu G, Xu BJ, Mao QZ, Qi YH, Jiao GY, Weng HT, Tian YZ, Huang HJ, Zhang CX, Chen JP, Li JM, 2024. Maintenance of persistent transmission of a plant arbovirus in its insect vector mediated by the toll-dorsal immune pathway. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 121(14): e2315982121.
- Hu W, Li YF, Hu K, Jiang YJ, Zhang Y, 2015. Improving BPH-resistance of rice cultivar Guinongzhan by marker-assisted selection for BPH-resistant genes. *Molecular Plant Breeding*, 13(5): 951–960. [胡巍, 李艳芳, 胡侃, 江奕君, 张杨, 2015. 分子标记辅助选择抗褐飞虱基因改良桂农占的 BPH 抗性. 分子植物育种, 13(5): 951–960.]
- Hu XY, Su SL, Liu QS, Jiao YY, Peng YF, Li YH, Turlings TCJ, 2020. Caterpillar-induced rice volatiles provide enemy-free space for the offspring of the brown planthopper. *eLife*, 9: e55421.
- Huang SS, Wu BQ, Cheng XJ, Pang XD, Wu F, Li C, Luo CP, Ning ZY, Huang Q, Ling Y, Long LP, Hou ML, Huang FK, 2024. Effects of silicon amendment on feeding amount, population of rice planthopper and rice yield. *Plant Protection*, 50(5): 151–157. [黄所生, 吴碧球, 程学江, 庞兴东, 吴锋, 李成, 罗翠萍, 宁紫月, 黄芊, 凌炎, 龙丽萍, 侯茂林, 黄凤宽, 2024. 配施硅肥对稻飞虱取食量、田间种群数量及水稻产量的影响. 植物保护, 50(5): 151–157.]
- Huang HJ, Wang YZ, Li LL, Lu HB, Lu JB, Wang X, Ye ZX, Zhang ZL, He YJ, Lu G, Zhuo JC, Mao QZ, Sun ZT, Chen JP, Li JM, Zhang CX, 2023. Planthopper salivary sheath protein LsSP1 contributes to manipulation of rice plant defenses. *Nature Communications*, 14(1): 737.
- Jiang YJ, Zhang XY, Li SQ, Xie YC, Luo XM, Yang YP, Pu ZY, Zhang L, Lu JB, Huang HJ, Zhang CX, He SY, 2024. Rapid intracellular acidification is a plant defense response countered by the brown planthopper. *Current Biology*, 34(21): 5017–5027.
- Li JC, Liu XL, Xiao WH, Huangfu JY, Schuman MC, Baldwin IT, Lou YG, 2025. Nymphal feeding suppresses oviposition-induced indirect plant defense in rice. *Nature Communications*, 16(1): 508.
- Li XR, Tan LW, Pei HS, Ren WZ, Hu XF, 2024. Control efficacy of plant-derived insecticide carvacrol against rice planthoppers and its safety to rice. *Agrochemicals*, 63(6): 464–468. [李旭锐, 谭利伟, 裴海生, 任卫泽, 胡雪芳, 2024. 植物源杀虫剂香芹酚对

- 稻飞虱的防治效果及其对水稻的安全性. 农药, 63(6): 464–468.]
- Li ZY, Yang H, Lai FX, Fu Q, Hu Y, 2010. Occurrence and population dynamics of chironomid midges in early rice field. *Chinese Journal of Rice Science*, 24(6): 630–634. [李志宇, 杨洪, 赖凤香, 傅强, 胡阳, 2010. 早稻田发生的摇蚊种类及动态. 中国水稻科学, 24(6): 630–634.]
- Liu FZ, Li X, Zhao MH, Guo MJ, Han KH, Dong XX, Zhao J, Cai WL, Zhang QF, Hua HX, 2020. *Ultrabithorax* is a key regulator for the dimorphism of wings, a main cause for the outbreak of planthoppers in rice. *National Science Review*, 7(7): 1181–1189.
- Liu Q, Meng XY, Song ZY, Shao Y, Zhao Y, Fang RX, Huo Y, Zhang LL, 2024. Insect-transmitted plant virus balances its vertical transmission through regulating Rab1-mediated receptor localization. *Cell Reports*, 43(8): 114571.
- Liu QS, Hu XY, Su SL, Ning YS, Peng YF, Ye GY, Lou YG, Turlings TCJ, Li YH, 2021. Cooperative herbivory between two important pests of rice. *Nature Communications*, 12(1): 6772.
- Liu SP, Zheng XS, Yang YJ, Xu HX, Lü ZX, 2012. Impact of temperature on the ecological fitness of successive generations of *Anagrus nilaparvatae* Pang et Wang (Hymenoptera: Mymaridae). *Chinese Journal of Biological Control*, 28(1): 20–26. [刘淑平, 郑许松, 杨亚军, 徐红星, 吕仲贤, 2012. 温度对稻虱缨小蜂生态适应性的持续影响. 中国生物防治学报, 28(1): 20–26.]
- Liu WC, Lu MH, Huang C, Yang QP, 2020. Construction and application of cross-border and cross-regional monitoring and early warning system for major rice diseases and insect pests. *Plant Protection*, 46(1): 87–92, 100. [刘万才, 陆明红, 黄冲, 杨清坡, 2020. 水稻重大病虫害跨境跨区域监测预警体系的构建与应用. 植物保护, 46(1): 87–92, 100.]
- Liu WC, Jiang YY, Zhang YJ, Feng XD, Xia B, Liu Y, Zeng J, 2010. 30 years of development achievements in monitoring and early warning of agricultural pests in China. *China Plant Protection*, 30(9): 35–39. [刘万才, 姜玉英, 张跃进, 冯晓东, 夏冰, 刘宇, 曾娟, 2010. 我国农业有害生物监测预警 30 年发展成就. 中国植保导刊, 30(9): 35–39.]
- Liu YL, 2014. Exploration of brown planthopper resistance gene *BPH27(t)* and resistance mechanism of rice against brown planthopper. Doctor dissertation. Nanjing: Nanjing Agricultural University. [刘艳玲, 2014. 水稻抗褐飞虱基因 *BPH27(t)* 候选基因验证及育种利用与褐飞虱抗性机制的初探. 博士学位论文. 南京: 南京农业大学.]
- Liu YK, 2011. Comparative studies on host fitness, defensive enzymes and symbionts of the three rice planthoppers. Master dissertation. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences. [刘玉坤, 2011. 三种稻飞虱寄主适应、防御酶与共生菌的比较. 硕士学位论文. 北京: 中国农业科学院.]
- Liu YQ, Wu H, Chen H, Liu YL, He J, Kang HY, Sun ZG, Pan G, Wang Q, Hu JL, Zhou F, Zhou KN, Zheng XM, Ren YL, Chen LM, Wang YH, Zhao ZG, Lin QB, Wu FQ, Zhang X, Guo XP, Cheng XN, Jiang L, Wu CY, Wang HY, Wan JM, 2015. A gene cluster encoding lectin receptor kinases confers broad-spectrum and durable insect resistance in rice. *Nature Biotechnology*, 33(3): 301–305.
- Liu ZY, Lin PX, Li Y, Peng YX, Gao CF, Wu SF, 2025. Resistance monitoring of *Nilaparvata lugens* to ten insecticides in south China rice region in 2023. *Chinese Journal of Pesticide Science*, 27(2): 351–357. [刘兆宇, 林品轩, 李钰, 彭宇漩, 高聪芬, 吴顺凡, 2025. 2023 年华南稻区褐飞虱对十种杀虫剂的抗药性监测. 农药学报, 27(2): 351–357.]
- Long P, Huang H, Liao XL, Fu ZQ, Zheng HB, Chen AW, Chen C, 2013. Mechanism and capacities of reducing ecological cost through rice-duck cultivation. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 93(12): 2881–2891.
- Lou YG, Cheng JA, 2011. Basic research on the outbreak mechanism and sustainable management of rice planthoppers. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 48(2): 231–238. [娄永根, 程家安, 2011. 稻飞虱灾变机理及可持续治理的基础研究. 应用昆虫学报, 48(2): 231–238.]
- Lü H, Zhai MY, Zeng J, Zhang YY, Zhu F, Shen HM, Qiu K, Gao BY, Reynolds DR, Chapman JW, Hu G, 2023. Changing patterns of the east Asian monsoon drive shifts in migration and abundance of a globally important rice pest. *Global Change Biology*, 29(10): 2655–2668.
- Lü ZX, Chen GH, Zheng XS, Zhu PY, Xu HX, Yu YJ, Guo R, Tian JC, Lu YH, Yang YJ, Yao XM, Zhang FC, 2017. Technical regulation for rice insect pest management by ecological engineering. DB33/T 2069–2017. [吕仲贤, 陈桂华, 郑许松, 朱平阳, 徐红星, 虞轶俊, 郭荣, 田俊策, 鲁艳辉, 杨亚军, 姚晓明, 张发成, 2017. 水稻害虫生态工程控制技术规程. DB33/T 2069–2017.]
- Lü ZX, Yu XP, Chen JM, Zheng XS, Xu HX, Zhang JF, Chen LZ, 2004. Dynamics of yeast-like symbiote and its relationship with the virulence of brown planthopper, *Nilaparvata lugens* Stål, to resistant rice varieties. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 7(3): 317–323.
- Lü ZX, Yu XP, Chen JM, Zheng XS, Xu HX, Tao LY, 2001. Role of endosymbiote in virulence change of the brown planthopper to rice resistant varieties. *Acta Entomologica Sinica*, 44(2): 197–204. [吕仲贤, 俞晓平, 陈建明, 郑许松, 徐红星, 陶林勇, 2001. 共生菌在褐飞虱致害性变化中的作用. 昆虫学报, 44(2): 197–204.]

- Lü ZX, Yu XP, KongLuen H, Hu C, 2005. Effects of nitrogenous fertilization in rice fields on the predatory function of *Cyrtorhinus lividipennis* Reuter to *Nilaparvata lugens* Stål. *Acta Entomologica Sinica*, 48(1): 48–56. [吕仲贤, 俞晓平, HEONG Kong-Luen, 胡萃, 2005. 稻田氮肥施用量对黑肩绿盲蝽捕食功能的影响. 昆虫学报, 48(1): 48–56.]
- Lü ZX, Yu XP, Kong-Luen H, Hu C, 2006. Dynamics of predators in rice canopy and capacity of natural control on insect pests in paddy fields with different nitrogen regimes. *Journal of Plant Protection*, 33(3): 225–229. [吕仲贤, 俞晓平, HEONG Kong-Luen, 胡萃, 2006. 氮肥对水稻叶冠层捕食性天敌种群及其自然控制能力的影响. 植物保护学报, 33(3): 225–229.]
- Lü ZX, Zhu PY, Gurr GM, Zheng XS, Read DM, Heong KL, Yang YJ, Xu HX, 2014. Mechanisms for flowering plants to benefit arthropod natural enemies of insect pests: Prospects for enhanced use in agriculture. *Insect Science*, 21(1): 1–12.
- Luo D, Xu HX, Yang YJ, Zheng XS, Lü ZX, 2012. Feeding behavior and oviposition preference of brown planthopper, *Nilaparvata lugens*, on different rice varieties under drought stress stimulated by polyethylene glycol (PEG6000). *Chinese Journal of Rice Science*, 26(6): 731–736. [罗定, 徐红星, 杨亚军, 郑许松, 吕仲贤, 2012. 利用 PEG6000 模拟研究干旱胁迫对褐飞虱取食和产卵的影响. 中国水稻科学, 26(6): 731–736.]
- Ma WH, Xu L, Hua HX, Chen MY, Guo MJ, He K, Zhao J, Li F, 2021. Chromosomal-level genomes of three rice planthoppers provide new insights into sex chromosome evolution. *Molecular Ecology Resources*, 21(1): 226–237.
- Ministry of Agriculture and Rural Affairs of the People's Republic of China, 2023. List of Class I Crop Pests and Diseases. Announcement No. 654 of the Ministry of Agriculture and Rural Affairs of the People's Republic of China. https://www.moa.gov.cn/govpublic/ZZYGSL/202303/t20230314_6422981.htm. [中华人民共和国农业农村部, 2023. 一类农作物病虫害名录. 中华人民共和国农业农村部公告第 654 号. https://www.moa.gov.cn/govpublic/ZZYGSL/202303/t20230314_6422981.htm.]
- Mu XC, 2017. Resistance monitoring of *Laodelphax striatellus*, *Sogatella furcifera* and biochemical resistance mechanisms of buprofezin in *Nilaparvata lugens*. Master dissertation. Nanjing: Nanjing Agricultural University. [慕希超, 2017. 灰飞虱和白背飞虱抗性监测及褐飞虱对噻嗪酮抗性生化机制研究. 硕士学位论文. 南京: 南京农业大学.]
- Mo J, Ding WB, Li YZ, Li GH, 2014. Control efficacy of 9% 12 α -hydroxyrotenone emulsion in water against three rice pest species. *Hunan Agricultural Sciences*, 2014(10): 40–42. [莫娟, 丁文兵, 李有志, 李冠华, 2014. 9% 12 α -羟基鱼藤酮水乳剂对 3 种水稻害虫的防治效果. 湖南农业科学, 2014(10): 40–42.]
- Niu HT, Zhang ZC, Zhao DX, Wang N, Wang LH, Chen DY, Guo HF, 2024. Effects of seed soaking with *Cordyceps javanica* JS001 on rice growth and defense against *Nilaparvata lugens* (Hemiptera: Delphacidae). *Acta Entomologica Sinica*, 67(4): 468–476. [牛洪涛, 张志春, 赵冬晓, 王娜, 王利华, 陈丹艳, 郭慧芳, 2024. 爪哇虫草菌 JS001 浸种处理对水稻生长和防御褐飞虱的影响. 昆虫学报, 67(4): 468–476.]
- Peng ZP, Ma MY, Deng LF, He W, 2009. The analysis and evaluation of rice variety's resistance to brown rice planthopper. *Hunan Agricultural Sciences*, 2009(10): 82–84. [彭兆普, 马明勇, 邓丽芬, 何微, 2009. 水稻品种 (系) 对褐飞虱抗性评价和分析. 湖南农业科学, 2009(10): 82–84.]
- Qi LX, Li J, Wang H, Li J, Tan XY, Zhao ZC, Zhou SC, Fang JC, Ji R, 2025a. *Laodelphax striatellus* salivary sheath protein Lsactin triggers defense response in plants. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 182: 104351.
- Qi QL, Xu XH, Xu SQ, Chen JP, Sun ZT, Wu W, 2025b. Proteomic and transcriptomic analysis of the effects of SRBSDV infection on saliva secretion in WBPH. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 182: 104343.
- Ren XM, Xiang C, Lei DY, Guan LF, 2017. Present status and prospect of resistance breeding of brown planthopper in rice. *Crop Research*, 31(4): 453–458, 462. [任西明, 向聪, 雷东阳, 管利凤, 2017. 水稻抗褐飞虱育种研究进展与展望. 作物研究, 31(4): 453–458, 462.]
- Ren ZJ, Wang YP, Qin M, Yang XX, Li YP, Yuan HZ, Zhang S, 2025. Monitoring, evaluation and management countermeasures of the resistance of agricultural pests in China in 2024. *China Plant Protection*, 45(4): 76–84. [任宗杰, 王云鹏, 秦萌, 杨晓欣, 李永平, 袁会珠, 张帅, 2025. 2024 年全国农业有害生物抗药性监测评估与治理对策. 中国植保导刊, 45(4): 76–84.]
- Shi SJ, Wang HY, Nie LY, Tan D, Zhou C, Zhang Q, Li Y, Du B, Guo JP, Huang J, Wu D, Zheng XH, Guan W, Shan JH, Zhu LL, Chen RZ, Xue LJ, Walling LL, He GC, 2021. *Bph30* confers resistance to brown planthopper by fortifying sclerenchyma in rice leaf sheath. *Molecular Plant*, 14(10): 1714–1732.
- Sun Z, 2020. Effects of rice sheath blight on the interaction among rice, *Nilaparvata lugens* and their natural enemies. Doctor dissertation. Wuhan: Huazhong Agricultural University. [孙泽, 2020. 水稻纹枯病对水稻与褐飞虱及其天敌互作关系的影响. 博士学位论文. 武汉: 华中农业大学.]
- Tian T, Ji R, Fu JM, Li J, Wang L, Zhang H, Yang SY, Ye WF, Fang JC, Zhu-Salzman K, 2021. A salivary calcium-binding protein from *Laodelphax striatellus* acts as an effector that suppresses defense in rice. *Pest Management Science*, 77(5): 2272–2281.
- Wang BY, Huang TF, Ma Y, Tang BJ, Zhou Q, Zhang GR, 2021.

- Biological and ecological characteristics of a thermos tolerant strain of *Anagrus nilaparvatae*. *Chinese Journal of Biological Control*, 37(4): 692–700. [王冰洋, 黄庭发, 马莹, 汤冰洁, 周强, 张古忍, 2021. 稻虱缨小蜂耐热品系的生物和生态学特征. 中国生物防治学报, 37(4): 692–700.]
- Wang BY, Ma Y, Tang BJ, Huang TF, Zhou Q, Zhang GR, 2022. Optimization of mass rearing of *Anagrus nilaparvatae* Pang et Wang on natural hosts. *Journal of Environmental Entomology*, 44(3): 713–721. [王冰洋, 马莹, 汤冰洁, 黄庭发, 周强, 张古忍, 2022. 基于自然寄主的稻虱缨小蜂规模化饲养的条件优化. 环境昆虫学报, 44(3): 713–721.]
- Wang BJ, Xu HX, Zheng XS, Fu Q, Lü ZX, 2010. Effects of temperature on resistance of rice to brown planthopper, *Nilaparvata lugens*. *Chinese Journal of Rice Science*, 24(4): 443–446. [王保菊, 徐红星, 郑许松, 傅强, 吕仲贤, 2010. 温度对水稻抗褐飞虱特性的影响. 中国水稻科学, 24(4): 443–446.]
- Wang GR, Han YP, Shen Q, Yang WT, Wang GD, Lü ZX, Zheng XS, 2015. Effects of modified fertilizer application on rice pests, diseases and yields. *China Rice*, 21(6): 94–97. [王国荣, 韩尧平, 沈蕾, 杨稳堂, 王国迪, 吕仲贤, 郑许松, 2015. 施肥调节对水稻病虫害发生和产量的影响. 中国稻米, 21(6): 94–97.]
- Wang L, Tang N, Gao XL, Chang ZX, Zhang LQ, Zhou GH, Guo DY, Zeng Z, Li WJ, Akinyemi IA, Yang HM, Wu QF, 2017. Genome sequence of a rice pest, the white-backed planthopper (*Sogatella furcifera*). *GigaScience*, 6(1): 1–9.
- Wang SQ, Wang SH, Zhong ZC, Wu HX, He LY, Guo YJ, Huang SB, Xu XX, Jin FL, Pang R, 2025. Research progress on insecticide resistance and mechanistic advances in rice planthoppers. *Journal of Environmental Entomology*, <https://link.cnki.net/urlid/44.1640.Q.20250806.1659.004>. [王诗琦, 汪苏杭, 钟梓春, 吴洪鑫, 何柳燕, 郭玉静, 黄孙滨, 许小霞, 金丰良, 庞锐, 2025. 稻飞虱抗药性现状及抗性机制研究进展. 环境昆虫学报, <https://link.cnki.net/urlid/44.1640.Q.20250806.1659.004>.]
- Wang WX, Luo J, Lai FX, Fu Q, 2010. Identification and phylogenetic analysis of symbiotic bacteria *Arsenophonus* from the rice brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål) (Homoptera: Delphacidae). *Acta Entomologica Sinica*, 53(6): 647–654. [王渭霞, 罗举, 赖凤香, 傅强, 2010. 水稻褐飞虱内生共生细菌 *Arsenophonus* 的鉴定和系统分析. 昆虫学报, 53(6): 647–654.]
- Wang XC, Zhang J, Guo JP, 2025. Progress in isolation and breeding utilization of brown planthopper resistance gene of rice in China. *Chinese Bulletin of Life Sciences*, 37(5): 579–588. [王兴超, 张晶, 郭建平, 2025. 我国水稻抗褐飞虱基因的克隆与育种利用进展. 生命科学, 37(5): 579–588.]
- Wang XQ, Guo JS, Li DT, Yu Y, Hagoort J, Moussian B, Zhang CX, 2021. Three-dimensional reconstruction of a whole insect reveals its phloem sap-sucking mechanism at nano-resolution. *eLife*, 10: e62875.
- Wang XE, Qiu L, Ding WB, He HL, Gao Q, Gao HS, Li YZ, Xue J, 2025. Effects of flight parameters of plant protection UAVs on droplet deposition and distribution in rice at different growth stages. *China Plant Protection*, 45(6): 67–71. [王雪儿, 邱林, 丁文兵, 贺华良, 高俏, 高宏帅, 李有志, 薛进, 2025. 植保无人机飞行参数对不同生育期水稻上雾滴沉积分布的影响. 中国植保导刊, 45(6): 67–71.]
- Wang Q, Lu LN, Zeng M, Wang D, Zhang TZ, Xie Y, Gao SB, Fu S, Zhou XP, Wu JX, 2022. Rice black-streaked dwarf virus P10 promotes phosphorylation of GAPDH (glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase) to induce autophagy in *Laodelphax striatellus*. *Autophagy*, 18(4): 745–764.
- Wei Q, Shan Y, Feng ZL, He JC, Lai FX, Wan PJ, Wang WX, Yao Q, Bian L, Fu Q, 2024a. The vibration propagation laws and perception behavior of mating calls of *Nilaparvata lugens* Scientia. *Scientia Agricultura Sinica*, 57(20): 3989–3997. [魏琪, 单瑶, 冯泽霖, 何佳春, 赖凤香, 万品俊, 王渭霞, 姚青, 边磊, 傅强, 2024a. 褐飞虱求偶鸣声的振动传播规律及感知行为. 中国农业科学, 57(20): 3989–3997.]
- Wei Q, Zhang M, Zhu XH, He JC, Liu LM, Lai FX, Wang WX, Wan PJ, Liu LS, Fu Q, 2024b. Analysis of the reduced pesticide use and enhanced effectiveness in controlling rice pests through transplanting insecticide-pretreated rice seedlings. *Acta Entomologica Sinica*, 67(4): 477–489. [魏琪, 张明, 朱旭晖, 何佳春, 刘连盟, 赖凤香, 王渭霞, 万品俊, 刘龙生, 傅强, 2024b. 带药移栽对水稻害虫防控的减药增效作用分析. 昆虫学报, 67(4): 477–489.]
- Wu LJ, Xu XF, Qin Y, Zhao DK, Wang XP, Miao YY, Liu XW, Lü ZX, Zhu PY, 2025. Impact of some nectar producing plants on the longevity, fecundity, and predatory efficiency of *Tyrtus chinensis*. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 62(3): 646–653. [吴凌洁, 徐晓芳, 秦燕, 赵登科, 王心平, 缪媛媛, 刘晓微, 吕仲贤, 朱平阳, 2025. 蜜源植物对中华淡翅盲蝽寿命、产卵和捕食量的影响. 应用昆虫学报, 62(3): 646–653.]
- Xiao HX, Li YF, Zhang Y, Huang BC, 2009. Progress on genetics and breeding of rice resistance to brown planthopper. *Guangdong Agricultural Sciences*, 36(7): 124–127. [肖汉祥, 李燕芳, 张扬, 黄炳超, 2009. 水稻抗褐飞虱遗传和育种研究进展. 广东农业科学, 36(7): 124–127.]
- Xie YK, Zheng XS, Tian JC, Zhang DY, Lü ZX, 2018. Effects of different survival substrates on growth, development and reproduction of *Tyrtus chinensis*. *Acta Agriculturae Zhejiangensis*, 30(3): 432–436. [谢宇凯, 郑许松, 田俊策, 张大羽, 吕仲贤,

2018. 不同生存基质对中华淡翅盲蝽生长发育和繁殖的影响. 浙江农业学报, 30(3): 432–436.]
- Xiong ZQ, Wang JH, Liu XD, 2024. BP neural network method for monitoring the population size of *Nilaparvata lugens* (Hemiptera: Delphacidae) based on multi-source data collected from rice canopy. *Acta Entomologica Sinica*, 67(4): 572–581. [熊志强, 王嘉汉, 刘向东, 2024. 基于水稻冠层多信息融合的监测褐飞虱种群大小的 BP 神经网络方法. 昆虫学报, 67(4): 572–581.]
- Xu HJ, Xue J, Lu B, Zhang XC, Zhuo JC, He SF, Ma XF, Jiang YQ, Fan HW, Xu JY, Ye YX, Pan PL, Li Q, Bao YY, Frederik Nijhout H, Zhang CX, 2015a. Two insulin receptors determine alternative wing morphs in planthoppers. *Nature*, 519(7544): 464–467.
- Xu HX, He XC, Zheng XS, Yang YJ, Tian JC, Lü ZX, 2014a. 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: 55.
- Xu HX, He XC, Zheng XS, Yang YJ, Lü ZX, 2014b. 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 HX, He XC, Zheng XS, Yang YJ, Zhang JF, Lü ZX, 2016. Effects of SRBSDV-infected rice plants on the fitness of vector and non-vector rice planthoppers. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 19(3): 707–710.
- Xu HX, Zheng XS, Yang YJ, Tian JC, Lu YH, Tan KH, Heong KL, Lü ZX, 2015b. Methyl eugenol bioactivities as a new potential botanical insecticide against major insect pests and their natural enemies on rice (*Oryza sativa*). *Crop Protection*, 72: 144–149.
- Xu HX, Zheng XS, Yang YJ, Wang X, Fu Q, Ye GY, Lü ZX, 2014. PCR-DGGE analysis of the bacterial communities in different populations of rice brown planthopper, *Nilaparvata lugens* Stål. *Chinese Journal of Rice Science*, 28(2): 217–222. [徐红星, 郑许松, 杨亚军, 王新, 傅强, 叶恭银, 吕仲贤, 2014. 褐飞虱体内细菌群落的 PCR-DGGE 分析. 中国水稻科学, 28(2): 217–222.]
- Xu HX, Lü ZX, Chen JM, Zheng XS, Yu XP, 2008. Variability of free amino content in brown planthopper *Nilaparvata lugens* (Stål) during adaptation to resistant rice variety “IR26”. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 16(4): 925–928. [徐红星, 吕仲贤, 陈建明, 郑许松, 俞晓平, 2008. 褐飞虱在适应抗性水稻品种 “IR26” 过程中的氨基酸含量变化. 中国生态农业学报, 16(4): 925–928.]
- Xu HX, Yu Y, Zheng XS, Yang YJ, Lü ZX, 2017. Effects of simulated drought stress on the ecological fitness of *Anagrus nilaparvatae* Pang et Wang. *Journal of Plant Protection*, 44(1): 54–59. [徐红星, 于莹, 郑许松, 杨亚军, 吕仲贤, 2017. 模拟干旱胁迫对稻虱缨小蜂的影响. 植物保护学报, 44(1): 54–59.]
- Xu L, 2021. Chromosome-level genome of three species of planthoppers and *miR-34* regulation of wing dimorphism in the brown planthopper. Doctor dissertation. Hangzhou: Zhejiang University. [徐乐, 2021. 三种稻飞虱的染色体水平基因组及 *miR-34* 调控褐飞虱翅型分化的机制. 博士学位论文. 杭州: 浙江大学.]
- Xue J, Zhou X, Zhang CX, Yu LL, Fan HW, Wang Z, Xu HJ, Xi Y, Zhu ZR, Zhou WW, Pan PL, Li BL, Colbourne JK, Noda H, Suetsugu Y, Kobayashi T, Zheng Y, Liu SL, Zhang R, Liu Y, Luo YD, Fang DM, Chen Y, Zhan DL, Lv XD, Cai Y, Wang ZB, Huang HJ, Cheng RL, Zhang XC, Lou YH, Yu B, Zhuo JC, Ye YX, Zhang WQ, Shen ZC, Yang HM, Wang J, Wang J, Bao YY, Cheng JA, 2014. Genomes of the rice pest brown planthopper and its endosymbionts reveal complex complementary contributions for host adaptation. *Genome Biology*, 15(12): 521–539.
- Yang FL, Mi S, 2023. Field efficacy tests of different pesticide application equipment and pesticides for controlling rice planthopper. *China Agricultural Technology Extension*, 39(7): 71–73. [杨凤丽, 宓盛, 2023. 不同施药器械及药剂防治稻飞虱田间药效试验. 中国农技推广, 39(7): 71–73.]
- Yang HY, You AQ, Yang ZF, Zhang FT, He RF, Zhu LL, He GC, 2004. High-resolution genetic mapping at the *Bph15* locus for brown planthopper resistance in rice (*Oryza sativa* L.). *Theoretical & Applied Genetics*, 110(1): 182–191.
- Yang L, Li RB, Li YR, Huang FK, Chen YZ, Huang SS, Huang LF, Liu C, Ma ZF, Huang DH, Jiang JJ, 2012. Genetic mapping of *bph20(t)* and *bph21(t)* loci conferring brown planthopper resistance to *Nilaparvata lugens* Stål in rice (*Oryza sativa* L.). *Euphytica*, 183(2): 161–171.
- Yang Y, Zhou YJ, Luo Q, He XF, Fang SY, 2021. The control effects of different instruments and pesticides on brown planthopper. *Zhejiang Agricultural Sciences*, 62(12): 2468–2469, 2472. [杨燕, 周宇杰, 骆琴, 何信富, 方少阳, 2021. 不同器械和药剂对水稻褐飞虱的防治效果. 浙江农业科学, 62(12): 2468–2469, 2472.]
- Yang ZP, Liu XY, Huang H, Liu DZ, Hu LD, Su W, Tan SQ, 2004. A study on the influence of rice-duck intergrowth on spider, rice diseases, insect and weeds in rice-duck complex ecosystem. *Acta Ecologica Sinica*, 24(12): 2756–2760. [杨治平, 刘小燕, 黄璜, 刘大志, 胡立冬, 苏伟, 谭泗桥, 2004. 稻田养鸭对稻鸭复合系统中病、虫、草害及蜘蛛的影响. 生态学报, 24(12): 2756–2760.]
- Yao Q, Lai FX, Fu Q, Zhang ZT, Cheng DF, 2004. Data acquisition

- and analysis system of insect acoustic signal and its application in signal study of the brown planthopper. *Chinese Journal of Rice Science*, 18(2): 171–175. [姚青, 赖凤香, 傅强, 张志涛, 程登发, 2004. 多功能昆虫鸣声信号采集和分析系统及其在褐飞虱鸣声研究中的应用. *中国水稻科学*, 18(2): 171–175.]
- Yuan LY, Hao YH, Chen QK, Pang R, Zhang WQ, 2020. Pancreatic triglyceride lipase is involved in the virulence of the brown planthopper to rice plants. *Journal of Integrative Agriculture*, 19(11): 2758–2766.
- Yuan LY, Li YF, Xiao HX, Qi GJ, Zhang ZF, 2022. Research progress on mechanism of virulence of the brown planthopper (Hemiptera: Delphacidae). *Journal of Environmental Entomology*, 44(2): 297–304. [袁龙宇, 李燕芳, 肖汉祥, 齐国君, 张振飞, 2022. 褐飞虱致害性变异机制研究进展. *环境昆虫学报*, 44(2): 297–304.]
- 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.]
- Zeng HJ, Liu W, Zhang JT, 2025. Parameter optimisation of triflumezopyrim spraying by plant protection UAV and effectiveness of rice planthoppers control. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis*, 47(4): 971–979. [曾慧娟, 刘雯, 张建桃, 2025. 植保无人机喷施三氟苯嘧啶的参数优选及稻飞虱防治效果研究. *江西农业大学学报*, 47(4): 971–979.]
- Zeng JM, Ye WF, Hu WH, Jin XC, Kuai P, Xiao WH, Jian YK, Turlings TCJ, Lou YG, 2023. The N-terminal subunit of vitellogenin in planthopper eggs and saliva acts as a reliable elicitor that induces defenses in rice. *New Phytologist*, 238(3): 1230–1244.
- Zeng M, Fu S, Xu YP, Li LY, Wang D, Gao SB, Zheng LS, Zhang YG, Zhang C, Fei SF, Ye X, Chen LL, Wang YQ, Zhang T, Zhou XP, Wu JX, 2025. Viral proteins suppress rice defenses by boosting OsTSN1 RNA decay via phase separation and multimerization. *Nature Communications*, 16(1): 7481.
- Zhang HG, He BB, Xing J, Lu MH, 2023a. Deep spatial and temporal graph convolutional network for rice planthopper population dynamic forecasting. *Computers and Electronics in Agriculture*, 210: 107868.
- Zhang JF, Lü ZX, Chen FJ, Chen JM, Zheng XS, Xu HX, Chen LZ, Yu XP, 2006. The comparison of yeast-like symbionts in the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* with different virulence based on partial 18S rDNA sequence. *Acta Entomologica Sinica*, 49(3): 528–532. [张珏锋, 吕仲贤, 陈法军, 陈建明, 郑许松, 徐红星, 陈列忠, 俞晓平, 2006. 褐飞虱不同致害性种群体内共生菌 18S rDNA 部分序列比较. *昆虫学报*, 49(3): 528–532.]
- Zhang JL, Chen SJ, Liu XY, Moczek AP, Xu HJ, 2022. The transcription factor *Zfh1* acts as a wing-morph switch in planthoppers. *Nature Communications*, 13(1): 5670.
- Zhang S, Zhang QD, Luo HG, Li GJ, Tian L, Dan ZJ, 2018. Control effects of *Metarhizium anisopliae* CQMa421 against important pests of rice. *Hubei Agricultural Sciences*, 57(17): 53–55. [张舒, 张求东, 罗汉钢, 李国敬, 田龙, 谈昭菊, 2018. 金龟子绿僵菌 CQMa421 对水稻重要害虫的防治效果. *湖北农业科学*, 57(17): 53–55.]
- Zhang S, Shao ZR, Shen JL, Long LP, 2011. Principles and measures for strengthening scientific pesticide use in the prevention and control of major rice pests and diseases. *Agrochemicals*, 50(11): 855–857. [张帅, 邵振润, 沈晋良, 龙丽萍, 2011. 加强水稻主要病虫科学用药防控的原则和措施. *农药*, 50(11): 855–857.]
- Zhang Y, Li BX, Mao QZ, Zhuo JC, Huang HJ, Lu JB, Zhang CX, Li JM, Chen JP, Lu G, 2023b. The JAK-STAT pathway promotes persistent viral infection by activating apoptosis in insect vectors. *PLoS Pathogens*, 19(3): e1011266.
- Zhang YC, Zhuang ZX, Zhang F, Song XY, Ye WN, Wu SF, Bass C, O'Reilly AO, Gao CF, 2025. Contribution of *Nilaparvata lugens* nicotinic acetylcholine receptor subunits toward triflumezopyrim and neonicotinoid susceptibility. *Environmental Science & Technology*, 59(14): 7054–7065.
- Zhang ZL, Wang XJ, Lu JB, Lu HB, Ye ZX, Xu ZT, Zhang C, Chen JP, Li JM, Zhang CX, Huang HJ, 2024. Cross-kingdom RNA interference mediated by insect salivary microRNAs may suppress plant immunity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 121(16): e2318783121.
- Zhao Y, Huang J, Wang ZZ, Jing SL, Wang Y, Ouyang YD, Cai BD, Xin XF, Liu X, Zhang CX, Pan YF, Ma R, Li QF, Jiang WH, Zeng Y, Shangguan XX, Wang HY, Du B, Zhu LL, Xu X, Feng YQ, He SY, Chen RZ, Zhang QF, He GC, 2016. Allelic diversity in an NLR gene BPH9 enables rice to combat planthopper variation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113(45): 12850–12855.
- Zhao J, Meng X, Yang J, Fang R, Huo Y, Zhang L, 2023. Rice stripe virus utilizes an *Laodelphax striatellus* salivary carbonic anhydrase to facilitate plant infection by direct molecular interaction. *eLife*, 12: RP88132.
- Zheng XS, Tian JC, Yang YJ, Chen GH, Zhang FC, Wang GR, Liu GL, Xu HX, Zhu PY, Lü ZX, 2013. A banker plant system for protection and improvement of parasitoids of rice planthoppers. Chinese utility model patent. CN103609373A. 2014-03-05. [郑许松, 田俊策, 杨亚军, 陈桂华, 张发成, 王国荣, 刘桂良, 徐红星, 朱平阳, 吕仲贤, 2013. 一种保护和提高稻田稻飞虱

- 寄生蜂的载体植物系统. 中国实用新型专利. CN103609373A. 2014-03-05.]
- Zheng XS, Tian JC, Zhong LQ, Xu HX, Lü ZX, 2017. A banker plant system of '*Leesia sayanuka-Nilaparvata muii-Tythus chinensis*' to control rice planthopper. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 28(3): 941–946. [郑许松, 田俊策, 钟列权, 徐红星, 吕仲贤, 2017. “秕谷草-伪褐飞虱-中华淡翅盲蝽”载体植物系统的可行性. 应用生态学报, 28(3): 941–946.]
- Zheng LS, Fu S, Zeng M, Li LY, Wang D, Gao SB, Zhang YG, Zhang C, Fei SF, Ye X, Chen LL, Chen QH, Wang YQ, Zhou XP, Xie Y, Hu BL, Wu JX, 2025. Rice ragged stunt virus Pns10 induces mitochondrial-mediated apoptosis to promote viral infection in *Nilaparvata lugens* through disrupting the NINDUFS1-NIPHB2 interaction. *PLoS Pathogens*, 21(8): e1013415.
- Zhou YH, Han ZJ, 2003. The brown planthopper biotypes: On the genetic mechanism of virulence. *Entomological Knowledge*, 40(3): 199–203. [周亦红, 韩召军, 2003. 褐飞虱生物型研究进展: 致害性变异的遗传机制. 昆虫知识, 40(3): 199–203.]
- Zhou YY, Dong SZ, Bai X, Yu XP, 2012. Phylogenetic position of yeast-like symbionts from three rice planthoppers (Homoptera: Delphacidae) based on 18S rDNA and ITS-5.8S rDNA sequences. *Acta Entomologica Sinica*, 55(4): 482–487. [周岩岩, 董胜张, 白旭, 俞晓平, 2012. 三种稻飞虱体内类酵母共生菌 18S rDNA 和 ITS-5.8S rDNA 序列克隆及进化分析. 昆虫学报, 55(4): 482–487.]
- Zhu JL, Zhu W, Liu HA, Lu YR, Zhang CM, 2014. Effects of LED lights on phototaxis and reproduction of small brown planthopper. *Jiangsu Journal of Agricultural Sciences*, 30(3): 508–513. [朱锦磊, 朱伟, 刘怀阿, 陆玉荣, 张春梅, 2014. 灰飞虱对 5 种波长 LED 的趋光性比较及蓝光对灰飞虱繁殖力的影响. 江苏农业学报, 30(3): 508–513.]
- Zhu JJ, Jiang F, Wang XH, Yang PC, Bao YY, Zhao W, Wang W, Lu H, Wang QS, Cui N, Li J, Chen XF, Luo L, Yu JT, Kang L, Cui F, 2017. Genome sequence of the small brown planthopper, *Laodelphax striatellus*. *GigaScience*, 6(12): 1–12.
- Zhu PY, Gurr GM, Lü ZX, Heong KL, Chen GH, Zheng XS, Xu HX, Yang YJ, 2013. Laboratory screening supports the selection of sesame (*Sesamum indicum*) to enhance *Anagrus* spp. parasitoids (Hymenoptera: Mymaridae) of rice planthoppers. *Biological Control*, 64(1): 83–89.
- Zhu PY, Wang GW, Zheng XS, Tian JC, Lü ZX, Heong KL, Xu HX, Chen GH, Yang YJ, Gurr GM, 2015. Selective enhancement of parasitoids of rice Lepidoptera pests by sesame (*Sesamum indicum*) flowers. *BioControl*, 60(2): 157–167.
- Zhuo FY, Chen XX, Xia YX, Fu Q, Wang S, Xu HX, Hu F, Zhang J, 2024. The occurrence characteristics of rice diseases and insect pests and the integration of green control technology in China from 2013 to 2022. *Chinese Journal of Biological Control*, 40(5): 1207–1213. [卓富彦, 陈学新, 夏玉先, 傅强, 王甦, 徐红星, 胡飞, 张杰, 2024. 2013–2022 年我国水稻病害发生特点与绿色防控技术集成. 中国生物防治学报, 40(5): 1207–1213.]
- Zhou C, Zhang Q, Chen Y, Huang J, Guo Q, Li Y, Wang WS, Qiu YF, Guan W, Zhang J, Guo JP, Shi SJ, Wu D, Zheng XH, Nie LY, Tan JY, Huang CM, Ma YH, Yang F, Fu XQ, Du B, Zhu LL, Chen RZ, Li ZK, Yuan LP, He GC, 2021. Balancing selection and wild gene pool contribute to resistance in global rice germplasm against planthopper. *Journal of Integrative Plant Biology*, 63(10): 1695–1711.