

王前进, 方琦, 叶恭银. 水稻矮缩病毒对黑尾叶蝉生长发育和繁殖的影响[J]. 广东农业科学, 2019, 46(8): 97-103.

## 水稻矮缩病毒对黑尾叶蝉生长发育和繁殖的影响

王前进<sup>1,2</sup>, 方琦<sup>2</sup>, 叶恭银<sup>2</sup>

(1. 洛阳师范学院生命科学学院, 河南 洛阳 471000; 2. 浙江大学昆虫科学研究所 / 水稻生物学国家重点实验室 / 农业农村部作物病虫分子生物学重点实验室, 浙江 杭州 310058)

**摘要:**【目的】水稻普通矮缩病是一种常见的病毒性病害, 对水稻生产造成了严重的威胁。水稻矮缩病毒(Rice dwarf virus, RDV)是该病害的病原物, 主要依赖黑尾叶蝉经卵以持久增殖方式传播。探明水稻矮缩病毒对介体昆虫黑尾叶蝉的影响, 可为黑尾叶蝉的种群治理和水稻普通矮缩病的可持续控制提供依据。【方法】设置健康与感病2个水稻处理, 在室内27℃条件下, 观测黑尾叶蝉的生长发育、种群增长情况, 组建实验种群生命表。【结果】介体昆虫黑尾叶蝉在感染水稻矮缩病毒的水稻上取食后, 若虫期存活率、成虫鲜重无显著差异, 雌成虫寿命和产卵量略有延长/增加, 但雌雄虫若虫发育历期和雄成虫寿命显著缩短, 种群数量显著增多, 5个生命表参数中净生殖率显著提高。【结论】感染水稻矮缩病毒的水稻对介体黑尾叶蝉存在有利的间接影响, 水稻矮缩病毒有利于黑尾叶蝉种群的增长。

**关键词:** 水稻矮缩病毒; 黑尾叶蝉; 生长发育; 种群生命表; 种群增长

中图分类号: S432.4+1

文献标志码: A

文章编号: 1004-874X(2019)08-0097-07

## Effects of Rice Dwarf Virus on the Development and Reproduction of *Nephotettix cincticeps* (Uhler)

WANG Qianjin<sup>1,2</sup>, FANG Qi<sup>2</sup>, YE Gongyin<sup>2</sup>

(1. Life Science College, Luoyang Normal University, Luoyang 471000, China;  
2. Institut of Insect Sciences, Zhejiang University / State Key Laboratory of Rice Biology/  
Key Laboratory of Molecular Biology of Crop Pathogens and Insects,  
Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Hangzhou 310058, China)

**Abstract:**【Objective】Rice dwarf disease is a kind of common viral disease, which causes serious threats to rice production. Rice dwarf virus (RDV) is the pathogeny and the spread of the disease is mainly rely on *Nephotettix cincticeps* (Uhler) in a persistent-propagative manner. The exploration on the effects of RDV on the vector insect green rice leafhopper can provide basis for the population control of *N. cincticeps* and the sustainable control of rice dwarf disease.【Method】Two treatments(non-infected and RDV-infected) were set at 27℃ in laboratory, the growth and population increase of *N.cincticeps* were observed and the life tables of experimental populations were constructed.【Result】The results showed that the nymph survival, fresh body weight per male/female adult of *N.cincticeps* fed on RDV-infected rice plants did not significantly differ from those on healthy plants, longevity and fecundity of female adult were slightly longer/higher, and the population number of adults was significantly increased, whereas the growth period of male/female nymph and longevity of male adult was decreased obviously. Also, the net reproductive rate ( $R_0$ ) significantly increased among the five life table parameters.【Conclusion】RDV-infected rice plants has positive indirect effects on *N.cincticeps* and RDV is beneficial to the

收稿日期: 2019-06-09

基金项目: 国家重点基础研究发展计划项目(2014CB138404)

作者简介: 王前进(1987—), 女, 博士, 讲师, 研究方向为农业昆虫与害虫防治, E-mail: wangqianjin0113@163.com

通信作者: 叶恭银(1966—), 男, 博士, 教授, 研究方向为昆虫生理生化与分子生物学, E-mail: chu@zju.edu.cn

population increase of *N.cincticeps*.

**Key words:** rice dwarf virus; *Nephotettix cincticeps* (Uhler); development and reproduction; population life table; population growth

【研究意义】水稻矮缩病毒 (Rice dwarf virus, RDV) 是水稻普通矮缩病 (rice dwarf disease) 的病原, 属于呼肠孤病毒科 (Reoviridae) 植物呼肠孤病毒属 (*Phytoreovirus*) [1]。该病害在水稻整个生长发育期内均可发生, 严重时可造成水稻大面积减产, 甚至绝收 [2-3]。黑尾叶蝉 *Nephotettix cincticeps* (Uhler) 是水稻上重要的害虫, 在我国大部分稻区都有为害, 不仅可以直接刺吸水稻汁液造成危害, 还可作为媒介昆虫以持久性方式传播水稻普通矮缩病、黄矮病和黄萎病等多种病毒病, 间接地给水稻产业造成了更为严重的损失 [4-6]。媒介昆虫是病毒病传播的重要途径, 病毒病的传播依赖于特定的媒介昆虫, 虫传病毒病害的防控不同于真菌与细菌等病害的防治, 既要控制病毒本身, 又要通过控制介体昆虫来控制病毒病害的蔓延与流行 [7]。长期进化过程中, 病毒-昆虫-寄主植物三者间形成了复杂而特异的互作关系, 这种协同进化关系不仅是生态学、进化生物学等理论学科的重要研究内容, 同时也是病害防控措施制定的理论基础 [8]。因此, 探明水稻矮缩病毒对黑尾叶蝉的生长发育和种群增长情况等的影 响, 对于害虫种群治理和水稻病毒病可持续控制具有重要意义。

【前人研究进展】近年来, 以病毒-介体昆虫-寄主植物作为研究对象, 从生态学水平、分子水平等解析三者复杂的互作关系取得了诸多重要进展 [7]。病毒对介体昆虫的影响分为直接影响和间接影响两个方面, 直接影响是病毒在媒介昆虫体内滞留对昆虫生物学特性的影响 [9-10]; 间接影响是病毒侵染寄主植物后会 引起植物的光合作用、次生代谢、营养成分、信号途径等发生变化, 继而影响介体昆虫的生物学特性, 最终会影响介体对于病毒的传播 [8]。这种由寄主植物介导的三者互作关系是决定昆虫种群增长和田间病害流行的重要因素 [11]。水稻矮缩病毒对其重要传播介体黑尾叶蝉的直接和间接影响报道较少。有学者发现相对于不携带水稻矮缩病毒的叶蝉, 携带水

稻矮缩病毒的黑尾叶蝉不育率增高, 生殖力下降, 推断水稻矮缩病毒对黑尾叶蝉的直接影响是不利的 [12-13]。但黑尾叶蝉取食感染水稻矮缩病毒的稻株后, 产卵量、寿命、存活率、显著高于对照 [14], 种群增长更快 [15], 推断水稻矮缩病毒对黑尾叶蝉的间接影响是有利的。但不同水稻品种间影响结果是否一致有待进一步验证。【本研究切入点】以籼稻 TN1 品种为试验材料, 通过室内观测黑尾叶蝉取食健康与感病水稻后的生长发育、种群增长情况, 并组建实验种群生命表, 分析比较不同处理对黑尾叶蝉生长发育、种群增长等方面的影响。【拟解决的关键问题】明确水稻矮缩病毒对黑尾叶蝉生长发育及繁殖等生物学特征的影响, 为分析病毒与介体昆虫“双重”为害提供佐证。

## 1 材料与方 法

### 1.1 试验材料

健康昆虫种群: 无毒黑尾叶蝉第一代于 2015 年 8 月采自浙江大学紫金港校区西区试验农场 (杭州), 在室内盆栽 TN1 水稻上饲养 3 代以上供试验。

带毒昆虫种群: 取若干无毒低龄黑尾叶蝉若虫在感病 TN1 水稻上饲毒 2 d 后转移至健康 TN1 水稻上度过约 1 周的传毒潜伏期。随后, 将叶蝉单头分别接到装有 TN1 幼苗 (10 d) 的大试管内 (长 25 cm, 直径 3 cm) 让其取食传毒。2 d 后将水稻苗取出并换入新的健康水稻苗, 换出的幼苗移栽到人工气候室内培养。约 15 d 后观察水稻若有明显病症 [16] 并经过 RT-PCR 检测确认感染水稻矮缩病毒 [12], 对应的传毒叶蝉即为带毒叶蝉, 收集并用感病的 TN1 水稻饲养, 建立带毒种群 3 代以上供试验。

健康水稻: 籼稻 TN1, 在人工气候箱内浸种培养 10 d 后移栽到人工气候室内, 移栽后 30 d 的稻苗作为健康处理供试验。

感病水稻: 方法与建立带毒种群相似, 从带毒叶蝉种群中吸取 4 ~ 5 龄若虫接入装有 TN1 幼苗 (10 d) 的大试管中让其取食传毒, 2 d 后将水稻苗取出移栽到人工气候室内培养, 30 d 后选取

症状明显的感病水稻供试验。

供试水稻均以木村 B 营养液<sup>[17]</sup>进行培养, 控温控光控湿智能人工气候室培养条件为: 温度  $27 (\pm 1) ^\circ\text{C}$ 、光周期 (明: 暗) 14 h : 10 h、光强度 3 500~4 000 Lx、相对湿度  $75 (\pm 5) \%$ 。

## 1.2 黑尾叶蝉生长发育参数和生命表的构建

将供试水稻移入装有木村 B 营养液<sup>[17]</sup>的自制养虫装置内 (图 1), 接入无毒的初孵若虫, 每装置 1 头。试验设置健康与感病水稻 2 个处理, 每处理 60 个重复。逐日记录若虫的存活和蜕皮情况, 至若虫羽化为止。待若虫羽化后称量成虫鲜重并记录。

收集健康与感病水稻上的黑尾叶蝉成虫, 将其按雌雄比 1 : 1 进行配对, 置于养虫装置内相应处理的稻苗上。逐日更换新鲜稻苗, 更换下的水稻苗在解剖镜下统计卵粒数, 同时记录叶蝉存活情况, 若雄虫死亡, 则补充新的雄虫, 直到雌虫死亡。

生命表参数根据以下公式计算: 种群净增殖率  $R_0 = \sum l_x m_x$ , 世代平均历期  $T = \sum l_x m_x / R_0$ , 内禀增长率  $rm = (\ln R_0) / T$ , 周限增长率  $\lambda = e^{rm}$ , 种群加倍时间  $td = \ln 2 / r_m$ 。其中,  $x$  为发育时间,  $l_x$  为年龄特征存活率, 表示任一个体在  $x$  期间得以存活概率;  $m_x$  为年龄特征繁殖力, 表示在  $x$  期间平均每头雌虫日产卵量。

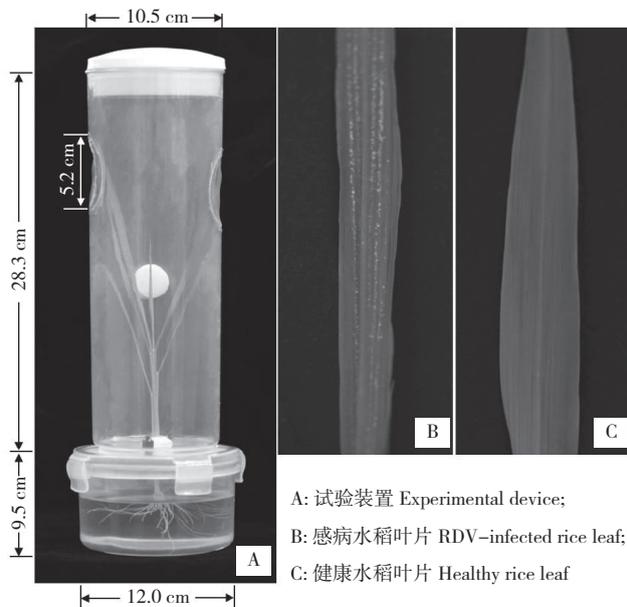


图 1 黑尾叶蝉的饲养装置及感病、健康水稻叶片  
Fig. 1 Experimental device for *Nephotettix Cincticeps*, RDV-infected rice leaf and healthy rice leaf

## 1.3 黑尾叶蝉种群增长情况

将羽化 24 h 内的健康黑尾叶蝉成虫经饥饿处理 6 h 后, 接入养虫笼内 (50 cm × 50 cm × 50 cm)。每个养虫笼接入一对雌雄虫。接虫后, 每月定时调查成虫数量。每周定期往养虫笼内添加新鲜水稻, 待衰老水稻自然干枯后取出。试验设置健康与感病水稻 2 个处理, 每个处理 3 次有效重复 (雌虫至少存活 20 d 的处理作为有效重复, 若雄虫死亡, 则补充新的雄虫)。

## 1.4 数据分析

黑尾叶蝉在健康与感病 2 个处理水稻上的若虫期存活率采用 SPSS (version 16.0) 中的 Kaplan-Meier 法进行分析<sup>[18]</sup>, 若虫发育历期、寿命、鲜重、产卵量及种群数量等采用  $t$  测验进行分析, 生命表参数采用 Maia 等<sup>[19]</sup>编写的 SAS 程序进行显著性分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 水稻矮缩病毒对黑尾叶蝉生长繁殖的影响

黑尾叶蝉取食健康水稻时, 13~31 d 若虫全部孵化为成虫, 期间若虫期存活率为 70.00%。而黑尾叶蝉取食感病水稻时, 若虫期存活率在 28 d 全部孵化为成虫时降到 66.67%。两者进行数据分析后得出  $P = 0.843$ , 未达显著水平 (图 2)。

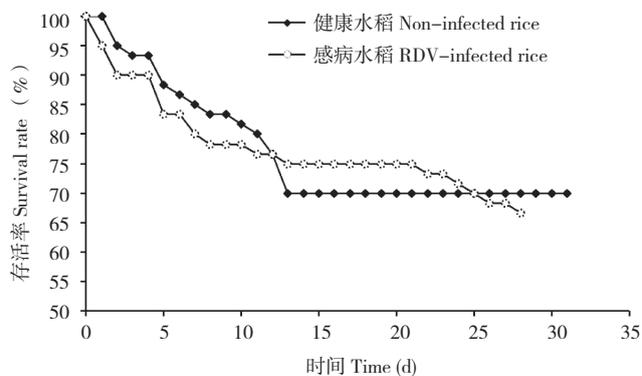


图 2 水稻矮缩病毒对黑尾叶蝉若虫期存活率的影响  
Fig. 2 Effect of RDV on nymph survival rate of *Nephotettix Cincticeps*

黑尾叶蝉取食感病水稻时雄性、雌性若虫历期分别为 21.29、22.57 d, 与取食健康水稻相比均显著缩短 (雄性  $P = 0.034$ ; 雌性  $P = 0.001$ )。

取食感病水稻发育而成的叶蝉雄性、雌性成虫鲜重均略有增加,但未达显著差异水平(雄性  $P = 0.588$ ; 雌性  $P = 0.907$ )。取食感病与健康水稻的雄性、雌性叶蝉成虫寿命则表现出较大差异:健康水稻上雄性叶蝉寿命为 28.70 d,感病水稻上的雄性叶蝉寿命显著缩短为 14.42 d ( $P$

$< 0.001$ );健康水稻上雌性叶蝉寿命为 24.68 d,感病水稻上的雌性叶蝉寿命略有延长,但未达显著差异水平(28.48 d,  $P = 0.183$ );黑尾叶蝉取食感病水稻后产卵量增加为 205.62 粒,相比健康水稻上略有增加,但未达显著差异水平( $P = 0.251$ , 表 1)。

表 1 水稻矮缩病毒对黑尾叶蝉生物学参数的影响  
Table 1 Effects of RDV on biological parameters of *Nephotettix Cincticeps*

生物学参数 Biological parameters	健康水稻 Non-infected rice	$n$	感病水稻 RDV-infected rice	$n$	$P$
雄若虫历期 Total duration of male nymphs (d)	22.78 ± 0.50	23	21.29 ± 0.46	24	0.034
雌若虫历期 Total duration of female nymphs (d)	25.21 ± 0.58	19	22.57 ± 0.48	21	0.001
雄成虫鲜重 Fresh body weight per male adult (mg)	2.64 ± 0.08	23	2.70 ± 0.06	24	0.588
雌成虫鲜重 Fresh body weight per female adult (mg)	4.13 ± 0.09	19	4.15 ± 0.10	21	0.907
雄成虫寿命 Longevity of male adult (d)	28.70 ± 1.36	23	14.42 ± 2.08	24	< 0.001
雌成虫寿命 Longevity of female adult(d)	24.68 ± 1.81	19	28.48 ± 2.09	21	0.183
产卵量 Fecundity (eggs/female)	166.79 ± 26.24	19	205.62 ± 20.97	21	0.251

注:  $n$  为样本数,采用  $t$  测验进行分析。

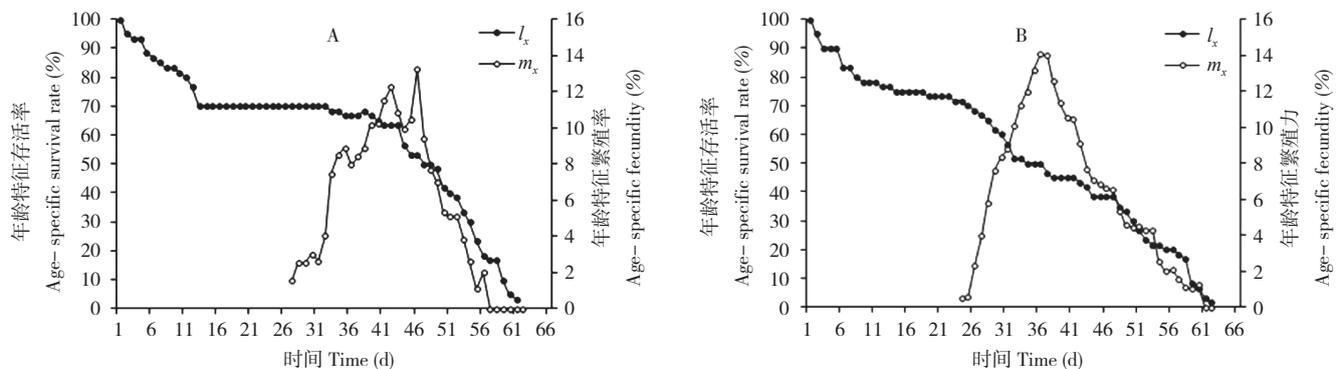
Note:  $n$  were sample numbers. Data were analyzed by the  $t$ -test.

## 2.2 水稻矮缩病毒对黑尾叶蝉实验种群生命表参数的间接影响

黑尾叶蝉取食感病水稻时,成虫的日产卵量很快达到高峰(35 d 时达 14.05 粒/雌),以后逐渐下降;而取食健康水稻时,成虫的日产卵量

是逐渐达到产卵最高峰的,在 36 d 时达到最大值 11.19 粒/雌。黑尾叶蝉取食感病与健康水稻时的年龄特征存活率( $l_x$ )具有相似的趋势(图 3)。

根据黑尾叶蝉在健康和感病 2 个处理水稻上取食时各发育阶段的存活率和成虫的繁殖力,组



A: 健康水稻处理; B: 感病水稻处理

A: non-infected rice; B: RDV-infected rice

图 3 水稻矮缩病毒对黑尾叶蝉年龄特征存活率( $l_x$ )和年龄特征繁殖力( $m_x$ )的影响

Fig. 3 Effects of RDV on age-specific survival rate ( $l_x$ ) and age-specific fecundity ( $m_x$ ) of *Nephotettix cincticeps*

建实验种群生命表,并计算出黑尾叶蝉的生命表参数(表2)。结果表明黑尾叶蝉取食感病水稻时净生殖率为138.29,显著高于取食健康水稻时的97.21;而2个处理水稻上内禀增长率、周限增长率、平均世代历期、种群加倍时间等4个生命表群参数间无显著差异。

表2 水稻矮缩病毒对黑尾叶蝉实验种群生命表参数的影响  
Table 2 Effects of RDV on life table parameters of tested population of *Nephotettix Cincticeps*

生命表参数 Life table parameters	健康水稻 Non-infected rice	感病水稻 RDV-infected rice
内禀增长率 $r_m$	0.1235 ± 0.0023a	0.1228 ± 0.0020a
周限增长率 $\lambda$	1.1315 ± 0.0016a	1.1308 ± 0.0013a
净生殖率 $R_0$	97.21 ± 4.68b	138.29 ± 5.24a
平均世代历期 $T(d)$	39.04 ± 0.53a	35.13 ± 0.35a
种群加倍时间 $t_d(d)$	5.66 ± 0.05a	5.74 ± 0.03a

注:同行数据后小写英文字母不同者表示差异显著。

Note: Different lowercase letters in the same cline represent significant difference.

### 2.3 水稻矮缩病毒对黑尾叶蝉种群增长的影响

试验结果(表3)表明,随着调查时间的延长,2个处理水稻上成虫数量逐渐增大,前期增速较快,后增速逐渐放缓。接虫后3、4、5、6个月感病水稻上总的成虫数量分别为213.33、358.67、448.03、525.63头,健康水稻上相应的数据为136.33、235.71、292.34、351.67头,同一调查时间2个处理之间均达到显著差异水平( $P = 0.032$ ;  $P = 0.040$ ;  $P = 0.032$ ;  $P = 0.043$ )。说明黑尾叶蝉取食水稻矮缩病毒侵染的水稻后有利于种群的增长。

表3 水稻矮缩病毒对黑尾叶蝉种群增长情况的影响  
Table 3 Effects of RDV on population growth of *Nephotettix Cincticeps*

调查时间 Survey time after inoculation (Month)	健康水稻 Non-infected rice	感病水稻 RDV-infected rice	$t$	$P$
1 st	8.00 ± 3.61	4.67 ± 2.67	0.74	0.499
2 nd	74.67 ± 12.24	80.67 ± 13.68	0.33	0.760
3 rd	136.33 ± 11.67	213.33 ± 20.79	3.23	0.032
4 th	235.71 ± 20.88	358.67 ± 35.22	3.01	0.040
5 th	292.34 ± 25.39	448.03 ± 41.24	3.21	0.032
6 th	351.67 ± 30.75	525.63 ± 50.69	2.93	0.043

注:表中数据为每个养虫笼内总成虫数量(平均数 ± 标准误)。

Note: Means ± SE are showed as the number of adults per cage.

## 3 讨论

Wang等研究发现黑尾叶蝉取食感病水稻后其产卵量显著提高<sup>[14]</sup>,而本试验中发现产卵量略有增加,但未达显著差异水平。以粳稻品种秀水11为供试水稻,研究发现叶蝉取食感病水稻时雌若虫发育历期显著缩短,雄成虫寿命显著延长<sup>[15]</sup>,而本研究中发现雌雄若虫发育历期和雄性叶蝉寿命均显著缩短。这些结果的差异推测是水稻品种不同所致,不同水稻品种对水稻矮缩病毒的抗性差异较大<sup>[20]</sup>,从而造成叶蝉的取食或营养利用有所不同。本研究发现黑尾叶蝉取食感病水稻时死亡率较低、产卵量较大,内禀增长力、净增殖率和周限增长率均有所提高,种群加倍时间缩短,且饲喂感病水稻时的叶蝉种群增长更快,种群数量更大,推断水稻矮缩病毒对黑尾叶蝉产生有利的间接影响,感病水稻更适合黑尾叶蝉种群的生长发育及繁殖。

植物病毒病传播过程涉及到昆虫、病毒、寄主植物三者的互作。目前有关植物病毒对媒介昆虫的影响报道较多,其中一些还对机理进行了探索。如小西葫芦黄花叶病毒(*Zucchini yellow mosaic virus*)造成介体棉蚜(*Aphis gossypii*)的寿命延长,生殖力显著提高,推断与感病植株汁液中氨基酸含量提高及糖分含量降低有关<sup>[21]</sup>。感染非洲木薯花叶病毒(*African cassava mosaic virus*)的植株上烟粉虱(*Bemisia tabaci*)种群增长更快,推断与感病植株中氨基酸含量增高有关<sup>[22]</sup>。Figbig等发现麦长管蚜(*Sitobion avenae*)在感染大麦黄矮病毒(*Barley yellow dwarf virus*)的大麦上内禀增长率 $r_m$ 显著降低,测定发现感病植株汁液氨基酸的含量明显降低,且对蚜虫蜜露的分析结果表明,蚜虫在感病植株上取食时对氨基酸的利用率较低,吸收的氨基酸含量相对较少<sup>[23]</sup>。另外,也有研究表明昆虫在感病寄主植物上适合度的提高与植物防御途径的改变有关,双生病毒能抑制寄主植物茉莉酸途径的关键转录因子,从而调控萜烯类化合物,吸引烟粉虱(*Bemisia tabaci*)的取食,促进双生病毒与烟粉虱建立互惠关系<sup>[24-25]</sup>。植物病毒能抑制植物茉莉酸抗虫信号途径,可以大大提高介体昆虫的适应度,形成了病-虫的互惠共生关系<sup>[26]</sup>。黑尾叶蝉是刺吸式口器昆虫,依赖通过口针吸食寄主植物汁液存活,而水稻感染

水稻矮缩病毒后导致汁液成分的改变可能对叶蝉的取食或营养利用造成影响,且病毒的入侵也有可能引起植物防御途径的变化,从而导致其在感病水稻上的寿命、存活等生物学特性的变化。但水稻感染水稻矮缩病毒后导致汁液成分如何改变,植物防御途径如何相关,这些改变又如何影响黑尾叶蝉生物学特性的变化有待进一步研究阐明。

## 4 结论

本研究结果表明,水稻矮缩病毒(Rice dwarf virus)会促进黑尾叶蝉若虫的生长发育、加快种群增长速度,表明感病水稻更适合黑尾叶蝉种群的生长发育及繁殖。综上所述,我们认为水稻矮缩病毒对黑尾叶蝉会产生有利的间接影响。这种有利的间接影响可能是由于水稻感染水稻矮缩病毒后导致汁液成分的改变,或植物防御途径的变化等,继而对叶蝉的取食或营养利用造成改变的结果。在农业生产上,进一步加强抗性品种的选育、加强虫情病情的监测对于水稻普通矮缩病的防治至关重要。

### 参考文献 (References):

- [1] ZHENG H H, YU L, WEI C H, HU D W, SHEN Y P, CHEN Z L, LI Y. Assembly of double-shelled, virus-like particles in transgenic rice plants expressing two major structural proteins of rice dwarf virus [J]. *Journal of Virology*, 2000, 74(20): 9808-9810. doi: 10.1128/JVI.74.20.9808-9810.2000.
- [2] 谢联辉, 林奇英, 魏太云, 吴祖建. 水稻病毒[M]. 北京: 科学出版社, 2016: 158-182.  
XIE L H, LIN Q Y, WEI T Y, WU Z J. Rice Viruses [M]. *Beijing: Science Press*, 2016: 158-182.
- [3] 谢联辉, 林奇英. 我国水稻病毒病研究的进展[J]. *中国农业科学*, 1984, 17(6): 58-65.  
XIE L H, LIN Q Y. Advances in the studies of rice virus disease in China [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 1984, 17(6): 58-65.
- [4] FUJITA D, DOI K, YOSHIMURA A, YASUI H. Molecular mapping of a novel gene, Grh5, conferring resistance to green rice leafhopper (*Nephotettix cincticeps* Uhler) in rice, *Oryza sativa* L [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2006, 113(4): 567-573. doi: 10.1007/s00122-006-0270-x.
- [5] 周霞, 程家安, 胡阳, 娄永根. 转 Bt 基因水稻对黑尾叶蝉种群增长的影响[J]. *中国水稻科学*, 2005, 19(1): 74-78. doi: 10.3321/j.issn:1001-7216.2005.01.014.  
ZHOU X, CHENG J A, HU Y, LOU Y G. Effects of transgenic Bt rice on the population development of *Nephotettix cincticeps* [J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2005, 19(1): 74-78. doi: 10.3321/j.issn:1001-7216.2005.01.014.
- [6] OMURA T, YAN J. Role of outer capsid proteins in transmission of phytoreovirus by insect vectors [J]. *Advances in Virus Research*, 1999, 54(1): 15-43. doi: 10.1016/S0065-3527(08)60364-4.
- [7] 叶健, 龚雨晴, 方荣祥. 病毒-昆虫-植物三者互作研究进展及展望 [J]. *中国科学院院刊(专题: 作物病虫害的导向性防控)*, 2017, 32(8): 845-855. doi: CNKI:SUN:KYYX.0.2017-08-006.  
YE J, GONG Y Q, FANG R X. Research progress and perspective of tripartite interaction of virus-vector-plant in vector-borne viral diseases [J]. *China Academic Journal (Decoding the Mechanisms of Bio-interactions for Targeted Management of Agricultural Pests)*, 2017, 32(8): 845-855. doi: CNKI:SUN:KYYX.0.2017-08-006.
- [8] 关桂静, 赵恒燕, 王洪苏, 刘金香. 病毒-植物互作对介体昆虫生物学特性的影响[J]. *生物技术通报*, 2017, 33(4): 44-50. doi: 10.13560/j.cnki.biotech.bull.1985.2017.04.006.  
GUAN G J, ZHAO H Y, WANG H S, LIU J X. Effects of virus-plant interaction on biological characteristics of insects as vectors [J]. *Biotechnology Bulletin*, 2017, 33(4): 44-50. doi: 10.13560/j.cnki.biotech.bull.1985.2017.04.006.
- [9] SCHLIEPHAKE E, HABEKUSS A, SCHOLZ M, ORDON F. Barley yellow dwarf virus transmission and feeding behavior of rhopalosiphum padi on hordeum bulbosum clones [J]. *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, 2013, 146(3): 347-356. doi: 10.1111/eea.12033.
- [10] LI S, WANG S J, WANG X, LI X L, ZI J Y, GE S S, CHENG Z B, ZHOU T, JI Y H, DENG J H, WONG S M, ZHOU Y J. Rice stripe virus affects the viability of its vector offspring by changing developmental gene expression in embryos [J]. *Scientific Reports*, 2015, 5(5): 417-446. doi: 10.1038/srep07883.
- [11] STOUT M J, THALER J S, THOMMA B P H J. Plant-mediated interactions between pathogenic microorganisms and herbivorous arthropods [J]. *Annual Review of Entomology*, 2006, 51: 663-689. doi: 10.1146/annurev.ento.51.110104.151117.
- [12] NAKASUJI F, KIRITANI K. Ill effects of rice dwarf virus upon its vector, *Nephotettix cincticeps* Uhler (Hemiptera: Deltocephalidae), and its significance for changes in relative abundance of infected individuals among vector populations [J]. *Applied Entomology and Zoology*, 1970, 5(1): 1-12. doi: 10.1303/aez.5.1.
- [13] 梁莉, 郭建洋, 田俊策, 陈洋, 胡萃, 叶恭银. 水稻矮缩病毒对黑尾叶蝉卵巢发育与产卵量的影响[J]. *植物保护学报*, 2010, 37(4): 375-376.  
LIANG L, GUO J Y, TIAN J C, CHEN Y, HU C, YE G Y. Effects of rice dwarf virus on ovarian development and fecundity of the green leafhopper, *Nephotettix cincticeps* (Fabricius) [J]. *Acta Phytophylacica Sinica*, 2010, 37(4): 375-376.
- [14] WANG Q J, HAN N S, DANG C, LU Z B, WANG F, YAO H W, PENG Y F, STANLEY D, Ye G Y. Combined influence of Bt rice and rice dwarf virus on biological parameters of a non-target herbivore, *Nephotettix*

- cincticeps* (Uhler) (Hemiptera: Cicadellidae) [J]. *PLoS ONE*, 2017, 12(7): e0181258. doi: 10.1371/journal.pone.0181258.
- [15] 王前进, 党聪, 方琦, 叶恭银. 水稻矮缩病毒对介体昆虫黑尾叶蝉生物学参数及种群增长的影响 [J]. *中国水稻科学*, 2018, 32(1): 89–95. doi: 10.16819/j.1001-7216.2018.7090.
- WANG Q J, DANG C, FANG Q, YE G Y. Influence of rice dwarf virus on biological parameters and population growth of vector insect *Nephotettix cincticeps* (Uhler) (Hemiptera: Cicadellidae) [J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2018, 32(1): 89–95. doi: 10.16819/j.1001-7216.2018.7090.
- [16] HIBINO H. Biology and epidemiology of rice viruses [J]. *Annual Review of Phytopathology*, 1996, 34(4): 249–274. doi: 10.1146/annurev.phyto.34.1.249.
- [17] YOSHIDA S, FOMO D A, COCK J H. Laboratory manual for physiological studies of rice [M]. *The International Rice Research Institute, Manila, Philippines*, 1976: 61–66.
- [18] SPSS. SPSS for Windows User's Guide Release 16 [R]. *SPSS Inc, Chicago*, 2007.
- [19] MAIA A H, LUIZ A J, CAMPANHOLA C. Statistical inference on associated fertility life table parameters using jackknife technique: computational aspects [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2000, 93(2): 511–518. doi: 10.1603/0022-0493-93.2.511.
- [20] 李毅, 周雪平, 韩成贵, 范在丰, 吴祖建, 王锡锋. 稻麦主要病毒病识别与控制 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2011: 15–26.
- LI Y, ZHOU X P, HAN C G, FAN Z F, WU Z J, WANG X F. Identification and control of main viruses of rice and wheat [M]. *Beijing: China Agriculture Press*, 2011: 15–26.
- [21] BLUA M J, PERRING T M, MADORE M A. Plant virus-induced changes in aphid population development and temporal fluctuations in plant nutrients [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 1994, 20(3): 691–707. doi: 10.1007/BF02059607.
- [22] COLVIN J, OMONGO C A, GOVINDAPPA M R, STEVENSON P C, GOWDA M M N, GIBSON G, SUSAN E S, MUNIYAPPA V. Host-plant viral infection effects on arthropod-vector population growth, development and behavior: management and epidemiological implications [J]. *Advances in Virus Research*, 2006, 67(6): 419–452. doi: 10.1016/S0065-3527(06)67011-5.
- [23] FIEBIG M, POEHLING H M, BORGEMEISTER C. Barley yellow dwarf virus, wheat, and *Sitobion avenae*: a case of trilateral interactions [J]. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2004, 110(1): 11–21. doi: 10.1111/j.0013-8703.2004.00115.x.
- [24] LUAN J B, YAO D M, ZHANG T, WALLING L L, YANG M, WANG Y J, LIU S S. Suppression of terpenoid synthesis in plants by a virus promotes its mutualism with vectors [J]. *Ecology Letters*, 2012, 16: 390–398. doi: 10.1111/ele.12055.
- [25] LI R, WELDEGERGIS B T, LI J, JUNG C, QU J, SUN Y W, QIAN H M, TEE C, VAN LOON J J, DICKE M, CHUA N H, LIU S S, YE J. Virulence factors of geminivirus interact with MYC 2 to subvert plant resistance and promote vector performance [J]. *The Plant Cell*, 2014, 26: 4991–5008. doi: 10.1105/tpc.114.133181.
- [26] ALAZEM M, LIN N S. Roles of plant hormones in the regulation of host-virus interactions [J]. *Molecular Plant Pathology*, 2015, 16(5): 529–540. doi: 10.1111/mpp.12204.

(责任编辑 杨贤智)