

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

王前进 党聪 方琦 叶恭银*

(浙江大学 昆虫科学研究所/水稻生物学国家重点实验室/农业部农业昆虫学重点实验室, 杭州 310058; *通讯联系人, E-mail: chu@zju.edu.cn)

Influence of *Rice dwarf virus* on Biological Parameters and Population Growth of Vector Insect *Nephotettix cincticeps* (Uhler) (Hemiptera: Cicadellidae)

WANG Qianjin, DANG Cong, FANG Qi, YE Gongyin*

(State Key Laboratory of Rice Biology/Key Laboratory of Molecular Biology of Crop Pathogens and Insects, Ministry of Agriculture/Institute of Insect Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China; *Corresponding author, E-mail: chu@zju.edu.cn)

Abstract: 【Objective】 The *rice dwarf virus* (RDV), a phyto-reovirus in the family Reoviridae, is the pathogen of rice dwarf virus disease. RDV is mainly transmitted by green rice leafhoppers, *Nephotettix cincticeps* (Uhler) (Hemiptera: Cicadellidae), in a persistent-propagative manner and is transovarially transmitted to offspring and caused great decreases to rice yields. Our aim is to study the effects of RDV on leafhoppers survival, development, reproduction and population growth, and to explore the “double” damage mechanism by RDV and vector green rice leafhoppers and finally to reveal the mechanism within the tritrophic relationship. **【Method】** We compared the biological parameters of the green rice leafhoppers on RDV-infected and non-infected rice plants, life table of experimental population of leafhopper was established. We also analyzed the influence of RDV on green rice leafhoppers population growth. **【Result】** Compared with healthy rice plants, female nymphal duration was significantly shorter, nymph survival, male adult longevity and fecundity were significantly longer/higher on RDV-infected rice plants. Other biological parameters were not largely affected. Among the five life table parameters, only net reproductive rates (R_0) was significantly affected, it was largely higher on RDV-infected rice plants compared with healthy rice plants. The green rice leafhopper population grew faster on RDV-infected rice plants and the total number of adults was significantly higher than healthy rice plants at the 4th, 5th and 6th month after inoculation. **【Conclusion】** RDV could enhance survival rate, fecundity and accelerate population growth of green rice leafhoppers.

Key words: *Rice dwarf virus*; *Nephotettix cincticeps* (Uhler); biological parameter; life table; population growth

摘要: 【目的】 水稻矮缩病毒(RDV)是水稻普通矮缩病的病原。该病害主要依赖于黑尾叶蝉经卵以持久增殖方式传播, 危害水稻。本研究旨在明确 RDV 对黑尾叶蝉存活、发育、繁殖和种群增长的影响, 分析病毒对介体昆虫的间接影响。【方法】采用室内实验比较了黑尾叶蝉在健康水稻及感病水稻上的发育繁殖情况, 组建了实验种群生命表, 并调查了 RDV 对种群增长的影响。【结果】与健康水稻相比, 感病水稻上叶蝉若虫期存活率更高, 雌若虫发育历期显著缩短, 雄成虫寿命显著延长, 产卵量显著增加, 其他生物学参数无显著差异。五个生命表参数仅净生殖率(R_0)存在显著差异, 感病水稻上叶蝉 R_0 显著高于健康水稻。饲喂感病水稻的养虫笼内叶蝉种群增长更快, 总成虫数量更多, 在接虫后的第 4、5 和 6 月显著高于健康水稻上的数量。【结论】水稻矮缩病毒可以提高黑尾叶蝉的存活率和产卵量, 并促进种群的增长。

关键词: 水稻矮缩病毒; 黑尾叶蝉; 生物学参数; 生命表; 种群增长

中图分类号: S435.111.4⁺9

文献标识码: A

文章编号: 1001-7216(2018)01-0089-07

水稻普通矮缩病(*Rice dwarf disease*)是常见的水稻病毒病之一, 可造成水稻大面积减产, 严重威胁水稻的生产^[1]。20 世纪 30 年代, 我国初次报道水稻普通矮缩病, 而后发病面积不断扩大,

且曾与水稻黄矮病并发流行于我国长江中下游稻区。2011 年以来, 该病害在我国南方稻区的浙江、江苏、安徽、福建、云南等省均有发生^[2-4]。以云南省为例, 滇中地区个别水稻品种发病率高达

收稿日期: 2017-08-02; 修改稿收到日期: 2017-09-28。

基金项目: 国家 973 计划资助项目 (2014CB138404); 国家转基因生物新品种培育重大专项 (2016ZX08011-001)。

90%; 在德宏州和西双版纳, 水稻普通矮缩病常与黄矮病并发, 个别水稻品种发病率达 60%~70%, 导致水稻矮化与黄化, 经济损失严重^[1]。水稻矮缩病毒(*Rice dwarf virus*, RDV)是水稻普通矮缩病病原, 属于呼肠孤病毒科(Reoviridae), 植物呼肠孤病毒属(Phytoreovirus)^[5, 6]。黑尾叶蝉 [*Nephotettix cincticeps* (Uhler)] 是其主要的介体昆虫^[1, 7], 以持久性方式经卵传播病毒^[8, 9]。

病毒依赖介体昆虫进行传播, 病毒对植物的侵染又可直接或间接地对介体昆虫产生影响, 这种由寄主植物介导的介体昆虫与病毒的互作可能是决定昆虫种群增长和田间病害流行的重要因素^[10]。长期的进化过程中, 介体昆虫-病毒-寄主植物三者之间形成了复杂的相互关系。无论是直接互作, 还是间接互作, 因病毒种类、昆虫、寄主植物组合的不同, 病毒对介体昆虫所产生的影响也不尽相同^[10-13], 大体可分为有利影响^[10-11, 14-19]、不利影响^[20-26]或无显著影响^[27-29]三类。

黑尾叶蝉作为水稻普通矮缩病的传播介体, 有关病毒对其发育繁殖影响的报道并不多。Nakasuji 等^[21]报道 RDV 与叶蝉的直接互作对叶蝉是不利的, 携带病毒的黑尾叶蝉较不携带病毒的叶蝉不育率增高或产卵量下降; 梁莉等^[18]和 Wang 等^[30]发现 RDV 与叶蝉的间接互作对叶蝉是有利的, 黑尾叶蝉取食感染 RDV 的稻株后其产卵量、寿命和存活率显著高于对照。本研究以健康与感病的秀水 11 为试验材料, 观测黑尾叶蝉在其上的存活、发育、生殖等生物学特征, 组建种群生命表, 并监测种群增长情况, 以进一步明确 RDV 对黑尾叶蝉存活、发育、繁殖和种群增长的影响。

1 材料与方法

1.1 供试昆虫

2015年8月于浙江大学紫金港校区西区试验农场(杭州)采集无毒黑尾叶蝉, 该农场新建于2010年, 且无水稻普通矮缩病发病史。采回的黑尾叶蝉带回实验室内饲养于健康的感虫水稻品种 TN1 上, 连续饲养三代以上, 作为无毒种群供试。同时, 按照陈茂^[31]的方法, 取 2~3 龄无毒的黑尾叶蝉若虫在感病 TN1 水稻(北京大学蛋白质工程及植物基因工程国家重点实验室李毅教授提供)上饲毒 2 d 后转移至健康 TN1 水稻上度过传毒潜伏期(约 1 周)。随后, 选苗龄 10 d 的 TN1 水稻,

每株水稻接上 1 头度过潜伏期的叶蝉。取食 2 d 后, 将水稻苗取出并换入新的健康水稻苗, 换出的幼苗移栽到控温控光智能人工气候室内培养。约 15 d 后观察水稻发病情况, 水稻若有明显病症, 对应的叶蝉即为可以传播 RDV 的带毒叶蝉, 收集起来用感病的 TN1 水稻饲养, 并进一步经过 RT-PCR 检测^[30], 建立带毒种群。

1.2 供试水稻

采用粳型水稻品种秀水 11 作为供试材料。水稻种子在人工气候箱内浸种培养, 10 d 后稻苗移栽到控温控光的智能人工气候室内培养, 移栽后 30 d 的稻苗作为健康处理供试验用。同时, 取 10 d 苗龄的稻苗栽入大试管中(长 25 cm, 直径 3 cm), 每试管 1 株水稻, 试管底部加适量的木村 B 营养液^[32]。接入带毒的黑尾叶蝉 4~5 龄若虫 1 头, 以海绵塞封口, 取食 2 d 后移出叶蝉并将稻苗移栽于人工气候室内, 30 d 后, 选取水稻普通矮缩病症状^[33]明显的稻株并经过 RT-PCR 检测^[30]后供试验用。培养条件如下: 温度 27℃ ± 1℃, 光周期 14 h 光照/10 h 黑暗, 光强度 3500~4000 lux, 相对湿度(75 ± 5)%。

1.3 RDV 对黑尾叶蝉存活、发育与繁殖的影响

设置健康与感病水稻两个处理。将水稻洗净后, 分别移入装有适量木村 B 营养液的自制养虫装置^[30]内, 由两个保鲜盒组成, 可将水稻根茎分开。上半部桶状保鲜盒壁上有直径约 5 cm、300 目铜网密封的圆形孔洞。每个养虫装置内放 1 株水稻, 并接入无毒的初孵若虫 1 头(< 12 h)。逐日观察和记录若虫的存活情况, 直至若虫羽化为成虫。每个处理设 60 个重复。试验在人工气候室内进行: 27℃ ± 1℃, 相对湿度为(75 ± 5)%, 光周期 14 h 光照/10 h 黑暗, 光照强度 3500~4000 lux。

收集两个处理水稻上初羽化的黑尾叶蝉成虫, 进行性别鉴定并称重。将同一水稻处理的黑尾叶蝉雌雄成虫进行配对, 接入装有对应处理稻苗的养虫装置内, 每个养虫装置内接入一对雌雄黑尾叶蝉。逐日更换稻苗, 换下的水稻苗在解剖镜下观察卵粒数, 同时记录黑尾叶蝉存活情况, 若雄虫死亡, 则补充新的雄虫, 直到雌虫死亡。

1.4 RDV 对黑尾叶蝉种群增长的影响

试验设置健康与感病水稻两个处理。收集初羽化(< 24 h)的无毒黑尾叶蝉雌雄成虫, 接入放置有 10 株 40 d 苗龄水稻的养虫笼内(50cm × 50cm × 50cm), 每笼接入一对雌雄黑尾叶蝉, 并选取雌虫至少存活 20 d 的处理作为有效重复, 若雄虫

死亡，则补充新的雄虫。接虫后，每月调查养虫笼内的成虫数量。每 7 d 往养虫笼内补充 10 株新鲜水稻以保证叶蝉有充足的食物来源，老的水稻则待其自然干枯后再取出。两个处理均有 3 个有效重复。试验在 2016 年 5 月至 12 月于人工气候室内进行，温度为 $27^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$ ，相对湿度为 $(75 \pm 5)\%$ ，光周期为 14 h 光照/10 h 黑暗，光照强度 3500~4000 lux。

1.5 数据分析

黑尾叶蝉的若虫期存活率采用 SPSS 16.0^[34] 中的 Kaplan-Meier 法进行分析。黑尾叶蝉的若虫发育历期、成虫寿命、初羽化鲜质量、产卵量及种群增长中总成虫数量等采用 *t* 测验对健康与感病水稻两个处理间分别进行比较分析。

根据 1.3 观察所得黑尾叶蝉的存活率、雌虫产卵量及发育历期，组建健康与感病水稻上黑尾叶蝉的实验种群生命表。生命表参数^[35]包括净增殖率($R_0 = \sum l_x m_x$)、世代平均历期($T = \sum l_x m_x / R_0$)、内禀增长率($r_m = (\ln R_0) / T$)、周限增长率($\lambda = e^{r_m}$)、种群加倍时间($DT = \ln 2 / r_m$)。其中，*x* 是发育时间，*l_x* 是任一个体在 *x* 期间存活概率，即年龄特征存活率；*m_x* 表示 *x* 期间每头雌虫日均产卵量。生命表参数的显著性分析基于 Maia 等^[36]采用 Jackknif 方法所编写的 SAS 程序。

2 结果与分析

2.1 RDV 对黑尾叶蝉存活、发育与繁殖的影响

黑尾叶蝉取食健康及感病水稻的若虫期存活率见图 1。感染 RDV 水稻上叶蝉若虫期存活率为 90.0%，高于健康水稻上的 75.0%，但 Kaplan-Meier 分析存活率曲线结果显示 *P* = 0.265，

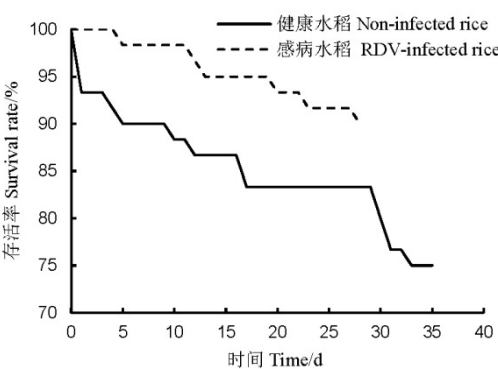


图 1 黑尾叶蝉取食健康及感病水稻的若虫期存活率
Fig. 1. Survival rate of nymphs of green rice leafhoppers (*Nephotettix cincticeps*) reared on RDV-infected rice compared with non-infected rice.

未达显著水平，说明 RDV 对若虫存活情况无显著影响。

RDV 对黑尾叶蝉发育历期及繁殖等参数的影响见表 1。在 7 个生物学参数中，与取食健康水稻相比，叶蝉在感病水稻上取食后，雌性若虫发育历期显著缩短(*P* = 0.003)，雄性叶蝉寿命显著延长(*P* = 0.004)，产卵量显著增加(*P* = 0.043)，其他参数在健康与感病水稻间无显著差异。

黑尾叶蝉取食健康及感病水稻后的逐日存活情况见图 2。在感病水稻上黑尾叶蝉若虫发育更快，在第 28 天即全部羽化，而取食健康水稻时在第 35 天才羽化完全。同时，黑尾叶蝉在感病水稻上寿命更长，雄成虫在第 77 天全部死亡，雌成虫在第 80 天全部死亡，而叶蝉取食健康水稻时雄成虫在第 60 天全部死亡，雌成虫在第 61 天即全部死亡。

2.2 RDV 对黑尾叶蝉生命表参数的影响

RDV 对黑尾叶蝉种群生命表参数的影响结

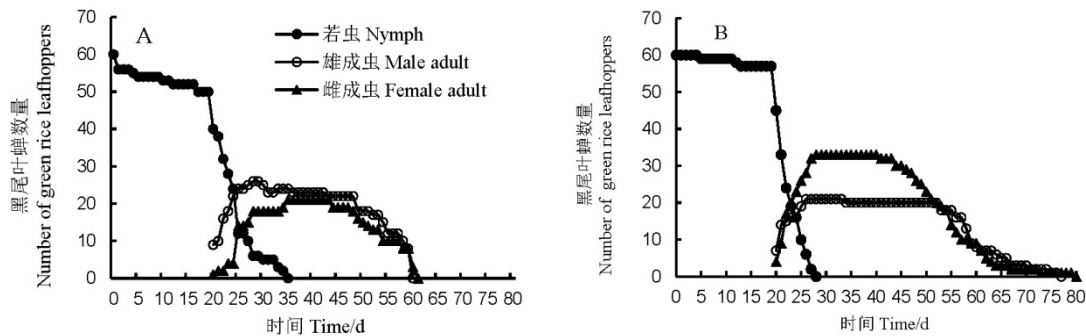
表 1 黑尾叶蝉取食健康及感病水稻时的生物学参数

Table 1. Biological parameters of green rice leafhoppers (*Nephotettix cincticeps*) reared on RDV-infected rice compared with non-infected rice.

生物学参数 Biological parameters	健康水稻 Non-infected rice	感病水稻 RDV-infected rice	<i>P</i>
雄若虫历期 Total nymphal duration of males/d	22.7±0.6 (27)	21.9±0.5 (21)	0.287
雌若虫历期 Total nymphal duration of females/d	26.1±0.8 (21) **	23.2±0.4 (33)	0.003
雄成虫鲜质量 Fresh body weight per male adult/mg	2.4±0.1 (27)	2.3±0.1 (21)	0.358
雌成虫鲜质量 Fresh body weight per female adult/mg	4.2±0.1 (21)	4.1±0.1 (33)	0.935
雄成虫寿命 Male longevity/d	29.5±1.7 (27) **	37.6±2.0 (21)	0.004
雌成虫寿命 Female longevity/d	27.5±1.4 (21)	31.2±1.5 (33)	0.100
产卵量 Fecundity (eggs per female)	188.7±21.0 (21) *	245.9±17.4 (33)	0.043

表中数据为平均数±标准误，括号内为样本数。**和*分别代表两个处理间差异达 0.01,0.05 显著水平(*t* 检验)。

Data are Means ± SE, sample numbers are showed in brackets. **, * indicate significant difference between the two treatments at the 0.01, 0.05 levels, respectively.



A—健康水稻；B—感病水稻。
A, Non-infected rice; B, RDV-infected rice.
图 2 黑尾叶蝉取食健康及感病水稻时的逐日存活情况
Fig. 2. Daily survival of green rice leafhoppers (*Nephotettix cincticeps*) reared on RDV-infected rice compared with non-infected rice.

表 2 黑尾叶蝉取食健康及感病水稻时的生命表参数
Table 2. Life table parameters of green rice leafhoppers (*Nephotettix cincticeps*) reared on RDV-infected rice compared with non-infected rice.

生命表参数 Life table parameter	健康水稻 Non-infected rice	感病水稻 RDV-infected rice
内禀增长率 Intrinsic rate of increase(r_m)	0.1245±0.0013 a	0.1346±0.0018 a
周限增长率 Finite rate of increase(λ)	1.1327±0.0011 a	1.1370±0.0030 a
净生殖率 Net reproductive rate(R_0)	141.73±4.75 b	204.24±7.52 a
世代平均历期 Mean generation time(T)/d	39.89±0.37 a	39.54±0.47 a
种群加倍时间 Population double time(DT)/d	5.63±0.06 a	5.19±0.04 a

生命表参数的计算和显著性分析基于 Maia 等^[36]采用 Jackknif 方法所编写的 SAS 程序。表中数据为平均数±标准误。同行数据后跟相同字母者表示两者间差异不显著($P>0.05$)。
All life table parameters are calculated using an SAS program written by Maia *et al.* ^[36] by the Jackknife method. Data (Means ± SE) in the same row followed by the same letters are not significantly different at 0.05 level.

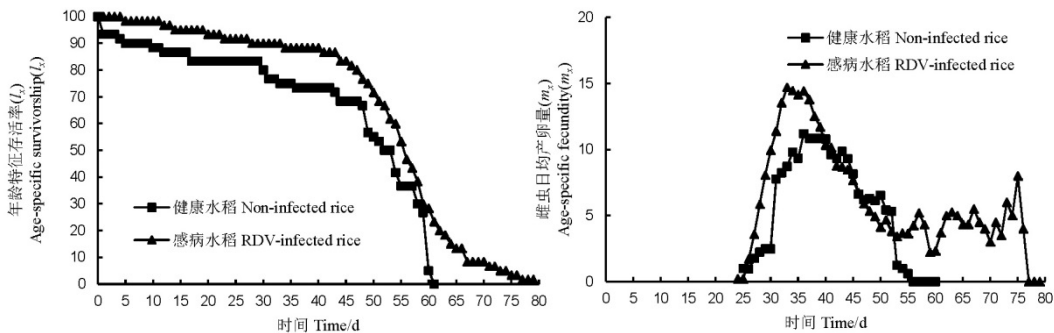
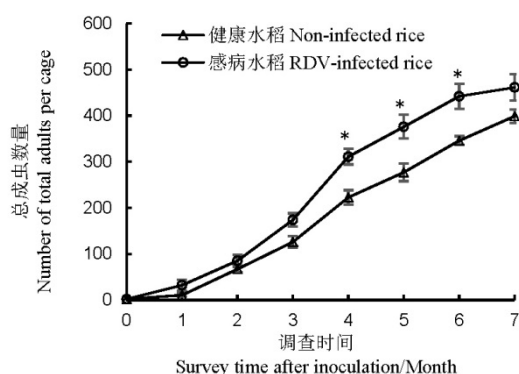


图 3 黑尾叶蝉取食健康及感病水稻时的年龄特征存活率(l_x)和雌虫日均产卵量(m_x)
Fig. 3. Age-specific survivorship(l_x) and age-specific fecundity(m_x) of green rice leafhoppers (*Nephotettix cincticeps*) reared on RDV-infected rice compared with non-infected rice.

果见表 2。与取食健康水稻相比，黑尾叶蝉取食感病水稻后，对其种群的内禀增长率(r_m)、周限增长率(λ)、世代平均历期(T)、种群加倍时间(DT)4 个种群参数均无显著影响，而净生殖率(R_0)存在显著差异。黑尾叶蝉取食感病水稻时净生殖率(R_0)为 204.24，显著高于取食健康水稻时的 141.73。

从图 3 中可以看出，黑尾叶蝉在不同水稻处理上的年龄特征存活率(l_x)具有相似的趋势。叶蝉取食健康水稻时在第 25 天开始产卵，平均日产卵量(m_x)随时间延长逐渐增加，在第 36 天达到最大值 11.19 粒/雌，而后逐渐下降，在第 55 天产卵结束。相应地，叶蝉取食感病水稻时在第 24 天开始



初羽化的黑尾叶蝉 (♀ & ♂)。*代表同一调查时间两处理之间差异达 0.05 显著水平(t 测验)。

Number (mean \pm SE) of green rice leafhopper total adults per cage at seven sampling time which reared on RDV-infected rice plants compared with non-infected rice plants are showed in the figure, each cage was inoculated with 1 newly emerged female and 1 newly emerged male adult. The asterisks indicate statistical significance, as determined by the Student's t -test between the data in the same survey time ($P < 0.05$).

图 4 黑尾叶蝉取食健康及感病水稻时的种群增长情况

Fig. 4. Population growth of green rice leafhoppers (*Nephotettix cincticeps*) reared on RDV-infected rice compared with non-infected rice.

产卵, 平均日产卵量(m_x)随时间延长逐渐增加, 在第 33 天达最大值 14.70 粒/雌, 而后逐渐下降, 产卵后期有略微的波动, 在第 76 天产卵结束。

2.3 RDV 对黑尾叶蝉种群增长的影响

RDV 对黑尾叶蝉种群增长存在显著影响(图 4)。接虫后, 两处理水稻上黑尾叶蝉种群数量随调查时间延长逐渐增大, 增速略有不同, 前期增速较缓, 中期增速加快, 后期增速变缓。感病水稻上总的成虫数量在试验开始后的第 4、5、6 个月时显著高于健康水稻($P = 0.018$; $P = 0.037$; $P = 0.029$)。第 7 个月时, 感病水稻上黑尾叶蝉数量仍高于健康水稻, 但未达到显著水平。

3 讨论

本研究结果表明 RDV 对黑尾叶蝉的存活、发育、生殖和种群增长情况有显著影响。与健康水稻相比, 感病水稻上叶蝉若虫期存活率更高, 雌若虫发育历期显著缩短, 雄成虫寿命显著延长, 产卵量显著增加, 这与梁莉等^[18]和 Wang^[30]的研究结果一致。五个生命表参数中净生殖率(R_0)存在显著差异, 感病水稻上叶蝉 R_0 显著高于健康水稻。饲喂感病水稻的养虫笼内叶蝉种群增长更快, 总成虫数量更多, 在调查的第 4、5 和 6 月达到显

著差异水平。我们推断 RDV 可以提高黑尾叶蝉的生态适合度并促进种群的增长。

由于刺吸式口器昆虫依赖口针在植物细胞壁间穿行最终达到韧皮部(或木质部)筛管刺吸汁液, 病毒侵染造成的植物叶片筛管内汁液化学成分的改变均可能对昆虫的取食或营养利用造成影响, 从而导致介体昆虫在发病植物上的寿命、存活等生物学特性的变化。Blua 等^[37]发现棉蚜(*Aphis gossypii*)在感染小西葫芦黄花叶病毒(*zucchini yellow mosaic virus*)的西葫芦(*Cucurbita pepo* L.)上取食时寿命及生殖力都显著提高, 与感病植株韧皮部汁液中氨基酸含量提高及糖分含量降低有关。烟粉虱(*Bemisia tabaci*)在感染非洲木薯花叶病毒(*African cassava mosaic virus*)的木薯植株上种群增长加快, 可能与病毒侵染导致的天冬氨酸、谷氨酸、色氨酸和酪氨酸含量显著增高等变化有关^[11]。本研究分析 RDV 可以提高黑尾叶蝉的若虫期存活率和产卵量, 并促进种群的增长, 这可能与 RDV 侵染造成的水稻植株内汁液化学成分改变有关, 有待进一步研究阐明。

病原物依赖介体昆虫进行传播, 病原物对植物的侵染又可对昆虫在寄主植物上的寿命、产卵量等生物学参数产生影响, 这种由寄主植物介导的介体昆虫与病原物的互作可能是决定田间病害流行和昆虫种群增长的重要因素^[10]。本研究结果表明, 在感病水稻上, 黑尾叶蝉具有较短的发育历期、较低的死亡率和较大的产卵量, 并具有较高的内禀增长力(r_m)、较大的净增殖率(R_0)和周限增长率(λ)以及较小的种群加倍时间(DT), 更适合黑尾叶蝉种群的生长发育及繁殖。因此, 农业生产中做好虫情病情监测及防治十分必要。

参考文献:

- [1] 稻麦重要病毒病株系鉴定和防控技术体系研究课题组//稻麦主要病毒病识别与控制. 北京: 中国农业出版社, 2011: 15-26.
Research group of virus strains identification and prevention technology on rice and wheat// Identification and Control of Main Viruses on Rice and Wheat. Beijing: China Agriculture Press, 2011: 15-26. (in Chinese)
- [2] 朱勇, 李婷婷, 董家红, 丁铭, 张仲凯. 云南水稻矮缩病毒病调查监测初报. 西南农业学报, 2011, 24(6): 2181-2184.
Zhu Y, Li T T, Dong J H, D M, Zhang Z K. Primary report on investigating and testing of rice dwarf virus

- disease in Yunnan Province. *Southwest China J Agric Sci*, 2011, 24(6): 2181-2184. (in Chinese with English abstract)
- [3] 宛柏杰, 林文武, 吴锦鸿, 陈晓敏, 吴祖建, 张洁. 水稻矮缩病毒非结构蛋白 Pns6 和外壳蛋白 P8 多克隆抗体的制备及其应用. 福建农林大学学报: 自然科学版, 2016, 45(1): 42-47.
Wan B J, Lin W W, Wu J H, Chen X M, Wu Z J, Zhang J. Preparation and application comparison of polyclonal antibodies against non-structural protein Pns6 and coat protein P8 of *Rice dwarf virus*. *J Fujian Agric Fores U: Nat Sci Ed*, 2016, 45(1): 42-47. (in Chinese with English abstract)
- [4] 蔡晶, 李西明, 季芝娟, 马良勇, 杨长登. 我国水稻普通矮缩病的研究进展. 中国稻米, 2009, 15(1): 10-15.
Cai J, Li X M, Ji Z J, Ma L Y, Yang C D. Research advances on rice dwarf disease in China. *China Rice*, 2009, 15(1): 10-15. (in Chinese)
- [5] Zheng H H, Yu L, Wei C H, Hu D W, Shen Y D, 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 Virol*, 2000, 74(20): 9808-9810.
- [6] Nakagawa A, Miyazaki N, Taka J, Naitow H, Ogawa A, Fujimoto Z, Mizuno H, Higashi T, Watanabe Y, Omura T. The atomic structure of rice dwarf virus reveals the self-assembly mechanism of component proteins. *Structure: London, England*, 2003, 11(10): 1227-1238.
- [7] 顾永林. 水稻矮缩病的研究. 农业灾害研究, 2012, 2(1): 1-5.
Gu Y L. Research on rice dwarf disease. *J Agric Catastrophol*, 2012, 2(1): 1-5. (in Chinese with English abstract)
- [8] Omura T, Yan J, Zhong B X, Wada M, Zhu Y F, Tomaru M, Maruyama W, Kikuchi A, Watanabe Y, Kimura I, Hibino H. The P2 protein of rice dwarf phytoeovirus is required for adsorption of the virus to cells of the insect vector. *J Virol*, 1998, 72(11): 9370-9373.
- [9] Omura T, Yan J. Role of outer capsid proteins in transmission of phytoeovirus by insect vectors. *Adv Virus Res*, 1999, 54: 15-43.
- [10] Stout M J, Thaler J S, Thomma B P H J. Plant-mediated interactions between pathogenic microorganisms and herbivorous arthropods. *Annu Rev Entomol*, 2006, 51: 663-689.
- [11] Colvin J, Omongo C A, Govindappa M R, Stevenson P C, Maruthi M N, Gibson G, Seal S E, Muniyappa V. Host-plant viral infection effects on arthropod-vector population growth, development and behavior: management and epidemiological implications. *Adv Virus Res*, 2006, 67(6): 419-452.
- [12] Belliure B, Janssen A, Maris P C, Peters D, Sabelis M W. Herbivore arthropods benefit from vectoring plant viruses. *Ecol Lett*, 2005, 8: 70-79.
- [13] Hogenhout S A, Ammar E D, Whitfield A E, Redinbaugh M G. Insect vector interactions with persistently transmitted viruses. *Annu Rev Phytopathol*, 2008, 46(1): 327-359.
- [14] Maris P C, Joosten N N, Goldbach R W, Peters D. Tomato spotted wilt virus infection improves host suitability for its vector, *Frankliniella occidentalis*. *Phytopathology*, 2004, 94(7): 706-711.
- [15] Jiu M, Zhou X P, Tong L, Xu J, Jiang X, Wan F H, Liu S S. Vector-virus mutualism accelerates population increase of an invasive whitefly. *PLoS ONE*, 2007, 2(1): e182.
- [16] Guo J Y, Ye G Y, Dong S Z, Liu S S. An invasive whitefly feeding on a virus-infected plant increased its egg production and realized fecundity. *PLoS ONE*, 2012, 5(7): e11713.
- [17] Guo J Y, Dong S Z, Yang X L, Cheng L, Wan F H, Liu S S, Zhou X P, Ye G Y. Enhanced vitellogenesis in a whitefly via feeding on a begomovirus-infected plant. *PLoS ONE*, 2012, 7(8): e43567.
- [18] 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. 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). *Acta Phytophyl Sin*, 2010, 37(4): 375-376. (in Chinese)
- [19] Zhang J, Zheng X, Chen Y D, Hu J, Dong J H, Su X X, Zhang Z K. Southern rice black-streaked dwarf virus infection improves host suitability for its insect vector, *Sogatella furcifera* (Hemiptera: Delphacidae). *J Econ Entomol*, 2014, 107(1): 92-97.
- [20] Liu J, Zhao H, Jiang K, Liu S S. Differential indirect effects of two plant viruses on an invasive and an indigenous whitefly vector: Implications for competitive displacement. *Ann Appl Biol*, 2009, 155(3): 439-448.
- [21] Nakasuji F, Kiritani K. III. 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. *Appl Entomol Zool*, 1970, 5(1): 1-12.
- [22] Fiebig M, Poehling H M, Borgemeister C. Barley yellow dwarf virus, wheat, and *Sitobion avenae*: A case of trilateral interactions. *Entomol Exp Appl*, 2004, 110(1): 11-21.

- [23] Sinisterra X H, McKenzie C L, Hunter W B, Powell C A, Shatters R G Jr. Differential transcriptional activity of plant-pathogenic begomoviruses in their whitefly vector (*Bemisia tabaci*, Gennadius: Hemiptera Aleyrodidae). *J Gen Virol*, 2005, 86(5): 1525-1532.
- [24] Mann R, Sidhu J, Butter N A, Sohi A S, Sekhon P S. Performance of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) on healthy and cotton leaf curl virus infected cotton. *Fla Entomol*, 2008, 91(2): 249-255.
- [25] Tu Z, Ling B, Xu D L, Zhang M X, Zhou G H. Effects of southern rice black-streaked dwarf virus on the development and fecundity of its vector, *Sogatella furcifera*. *Virol J*, 2013, 10(1): 145.
- [26] Lei W B, Liu D F, Li P, Hou M L. Interactive effects of southern rice black-streaked dwarf virus infection of host plant and vector on performance of the vector, *Sogatella furcifera* (Homoptera: Delphacidae). *J Econ Entomol*, 2014, 107(5): 1721-1727.
- [27] Wijkamp I, Goldbach R, Peters D. Propagation of tomato spotted wilt virus in *Frankliniella occidentalis* does neither result in pathological effects nor in transovarial passage of the virus. *Entomol Exp Appl*, 1996, 81(3): 285-292.
- [28] Lapidot M, Friedmann M, Pilowsky M, Ben-Joseph R, Cohen S. Effect of host plant resistance to tomato yellow leaf curl virus (TYLCV) on virus acquisition and transmission by its whitefly vector. *Phytopathology*, 2001, 91(12): 1209-1213.
- [29] Matsuura S, Hoshino S. Effect of tomato yellow leaf curl disease on reproduction of *Bemisia tabaci* Q biotype (Hemiptera: Aleyrodidae) on tomato plants. *Appl Entomol Zool*, 2009, 44(1): 143-148.
- [30] 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). *PLoS ONE*, 2017, 12(7): e0181258.
- [31] 陈茂. 转基因抗虫、抗病毒水稻对非靶标生物的生态安全性评价. 杭州: 浙江大学. 2005.
Chen M. Ecological safety assessments of transgenic rice with insect or virus resistance on their non-target organisms. Hangzhou: Zhejiang University, 2005. (in Chinese with English abstract)
- [32] Yoshida S, Forno D A, Cock J H. Laboratory manual for physiological studies of rice. The International Rice Research Institute, Manila, Philippines, 1976: 61-66.
- [33] Hibino H. Biology and epidemiology of rice viruses. *Annu Rev Phytopathol*, 1996, 34 (4): 249-274.
- [34] SPSS. SPSS for Windows User's Guide Release 16. SPSS Inc., Chicago, 2007.
- [35] 徐汝梅. 昆虫种群生态学. 北京: 北京师范大学出版社, 1987: 97-107.
Xu R M. The ecology of insect population. Beijing: Normal University Press, 1987: 97-107. (in Chinese)
- [36] Maia A H, Luiz A J, Campanhola C. Statistical inference on associated fertility life table parameters using jackknife technique: computational aspects. *J Econ Entomol*, 2000, 93 (2): 511-518.
- [37] Blua M J, Perring T M, Madore M A. Plant virus-induced changes in aphid population development and temporal fluctuations in plant nutrients. *J Chem Ecol*, 1994, 20(3): 691-707.