# 水稻锯齿叶矮缩病毒对褐飞虱生长发育和生殖的影响

刘健丽[1] 李学文[1] 欧阳钰莹[1] 郭齐汤[2] 尤民生[1*] 林 胜[1*]

（1. 福建农林大学植物保护学院，闽台作物有害生物生态防控国家重点实验室，海峡两岸特色作物安全生产省部共建协同创新中心，福建省农产品安全研究平台，害虫绿色防控福建省高校重点实验室，福州 350002；
2. 三明市烟草公司大田分公司，福建 三明 366100）

**摘要：**为明确水稻锯齿叶矮缩病毒（rice ragged stunt virus，RRSV）对褐飞虱*Nilaparvata lugens*生长发育和生殖的影响，分别比较带毒褐飞虱与未带毒褐飞虱的若虫发育历期、成虫寿命、性比、翅型及产卵量，并利用实时荧光定量PCR（real-time quantitative PCR，RT-qPCR）技术分析RRSV侵染后褐飞虱体内卵黄原蛋白（vitellogenin，Vg）与其受体（vitellogenin receptor，VgR）以及海藻糖代谢途径中相关基因表达量的情况。结果显示，带毒褐飞虱的若虫历期显著高于未带毒褐飞虱的若虫历期，分别为17.56 d和15.90 d；带毒褐飞虱的成虫寿命、雌虫比例和短翅比例均高于未带毒褐飞虱的，但两者间均无显著差异；带毒褐飞虱较未带毒褐飞虱单雌日产卵量显著提升，分别为11.26粒和6.45粒；带毒褐飞虱的*Vg*、*VgR*和海藻糖转运蛋白基因（trehalose transporter，TRET）表达量均显著高于未带毒褐飞虱的。表明RRSV侵染会显著延长褐飞虱若虫发育历期，同时可能通过上调*Vg*、*VgR*以及*TRET*的表达量以促进褐飞虱生殖。

**关键词：**水稻锯齿叶矮缩病毒；褐飞虱；生长发育；繁殖力

## Effects of rice ragged stunt virus on the growth, development and reproduction of the brown planthopper *Nilaparvata lugens*

Liu Jianli[1] Li Xuewen[1] Ouyang Yuying[1] Guo Qitang[2] You Minsheng[1*] Lin Sheng[1*]

（1. Key Laboratory of Green Pest Control, Fujian Province University; Fujian Agricultural Product Safety Research Platform; Ministerial and Provincial Joint Innovation Centre for Safety Production of Cross-Strait Crops; State Key Laboratory for Ecological Pest Control of Fujian and Taiwan Crops, College of Plant Protection, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, Fujian Province, China; 2. Datian Branch of Sanming Tobacco Company, Sanming 366100, Fujian Province, China）

**Abstract:** To clarify the effects of rice ragged stunt virus (RRSV) on the growth, development, and reproduction of the brown planthopper *Nilaparvata lugens*, we conducted laboratory breeding experiments to assess various growth and life table parameters, including larval duration, adult longevity, egg production, sex ratio, and brachypterous ratio of *N. lugens*. Additionally, we measured the expression levels of vitellogenin (*Vg*), vitellogenin receptor (*VgR*), and genes involved in the trehalose metabolic process using real-time quantitative PCR (RT-qPCR) between viruliferous and non-viruliferous *N. lugens*. The results showed that the nymphal duration of viruliferous *N. lugens* was significantly prolonged compared to non-viruliferous *N. lugens*, with durations of 17.56 d and 15.90 d, respectively. Moreover, viruliferous *N. lugens* displayed slightly higher adult longevity, female ratio, and brachypterous ratio compared to their non-viruliferous counterparts. The fecundity of viruliferous *N. lugens* was significantly elevated, with an average of 11.26 eggs per female compared to 6.45 eggs per female for non-viruliferous

基金项目：福建省重大专项（2022NZ030014），福建省大学生创新创业训练计划项目（S202310389067），福建农林大学创新基金项目（KFb22014XA），福建省自然科学基金（2020J01596）

* 通信作者（Authors for correspondence），E-mail：msyou@fafu.edu.cn，linsn001@163.com

收稿日期：2023-04-28

individuals. Furthermore, significantly higher expression levels of *Vg*, *VgR*, and the trehalose transporter gene (*TRET*) were observed in viruliferous *N. lugens* compared to non-viruliferous individuals. These results indicated that RRSV invasion could significantly prolong the nymphal duration and increase *N. lugens* fecundity, potentially attributed to the up-regulated expression levels of *Vg*, *VgR*, and *TRET*.

**Key words:** rice ragged stunt virus; *Nilaparvata lugens*; growth and development; fecundity

褐飞虱 *Nilaparvata lugens* 是水稻上的重要害虫，具备较强的繁殖及迁飞能力，广泛分布于水稻产区，已被国际应用生物科学中心（Center for Agriculture and Bioscience International，CABI）列为世界十大害虫之一（康奎等，2022），在我国长江以南地区发生较重（丁识伯等，2012）。同时，褐飞虱是重要的水稻病毒病的传播载体，其可传播水稻锯齿叶矮缩病毒（rice ragged stunt virus，RRSV）与水稻草矮缩病毒（rice grass stunt virus，RGSV），褐飞虱的发生及其传播的水稻病毒病严重影响了水稻生产（李慕雨等，2023）。其中，RRSV 是呼肠孤病毒科水稻病毒属 *Oryzavirus* 中的一个重要成员，是由褐飞虱传播的一类持久增殖型病毒，但不经卵传播（赖坤龙等，2021）。因其可以较长时间存在介体昆虫中，相较于其他类型的病毒，其与介体昆虫之间有着更为复杂的互作关系（Wei et al.，2018；Huang et al.，2022）。

植物病毒对介体昆虫生长发育、产卵量和翅型分化等生命参数存在显著影响（何海芳，2015；万贵钧，2015；张彤和周国辉，2017），如番茄黄化曲叶病毒（tomato yellow leaf curl virus，TYLCV）能显著缩短Q型烟粉虱 *Bemisia tabaci* 雌虫寿命（Pusag et al.，2012）。TYLCV 与番茄褪绿病毒（tomato chlorosis virus，ToCV）可显著降低B型烟粉虱的繁殖力，而木薯花叶病毒（cassava mosaic virus，CMV）可显著促进B型烟粉虱的繁殖（Colvin et al.，2006；Polston & Toapanta，2008）。水稻东格鲁病毒（rice tungro spherical virus，RTSV）显著延缓黑尾叶蝉 *Nephotettix cincticeps* 生长速率，降低其繁殖力（Khan & Saxena，1985）。而水稻矮缩病毒（rice dwarf virus，RDV）可显著缩短黑尾叶蝉若虫发育历期，促进其繁殖力（王前进等，2019）。由此可见，植物病毒对介体昆虫的生长发育存在影响，但不同病毒对不同介体的影响存在特异性（李盼等，2020）。相较于其他水稻病毒与其介体的互作研究，关于RRSV与褐飞虱之间的互作关系研究较少（李盼等，2020；Jia et al.，2023；Kil & Kim，2023）。

本课题组前期研究发现，RRSV侵染可促进褐飞虱生殖相关基因的显著上调（Li et al.，2023），为深入探究RRSV与褐飞虱的互作关系，本研究测定带毒前后对褐飞虱若虫发育历期、成虫寿命、性比、翅型及产卵量等的影响，并利用实时荧光定量PCR（real-time quantitative PCR，RT-qPCR）技术测定卵黄原蛋白（vitellogenin，Vg）与其受体（vitellogenin receptor，VgR）以及海藻糖代谢途径中海藻糖酶（trehalase，TRE）、海藻糖合成酶（trehalose-6-phosphate synthase，TPS）和海藻糖转运蛋白（trehalose transporter，TRET）基因的表达情况，以明确RRSV对褐飞虱生长发育和生殖的影响，以期为深入揭示该病害流行规律和制订科学防控策略提供参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料

供试毒株及水稻：RRSV水稻毒株由福建农林大学媒介病毒研究中心吴建国教授馈赠，根据其外部症状，采用逆转录聚合酶链式反应（reverse transcriptase-PCR，RT-PCR）方法进行检测（Zhang et al.，2018），检测阳性植株为感病水稻，用于后续试验。供试水稻品种为台中1号（TN1），为感虫感病敏感品系，由福建省农业科学院农业遗传工程重点实验室提供；水稻种子浸种1 d，室温催芽48 h待种子露白后撒播在装有营养土的20 cm×30 cm育苗盆里，秧苗在温度为（26±1）℃、相对湿度（70±1）%、光照周期为14 L∶10 D的人工气候箱中培养，苗龄30 d时进行供试。

供试昆虫及带毒褐飞虱：褐飞虱于2016年采自福建农林大学植物病毒研究所，并于福建农林大学应用生态研究所人工气候室中长期饲养，培养条件为温度（26±1）℃、光周期14 L∶10 D、相对湿度（70±1）%，在TN1水稻上连续饲养10代以上；取孵化24 h内的初孵褐飞虱若虫至TN1水稻毒株上，饲毒2 d后移至健康水稻植株上，获得带毒褐飞虱，以对应的饲养在健康TN1水稻上的未带毒褐飞虱为对照。待其发育至所需龄期供试。

试剂及仪器：DNA Marker，日本TaKaRa公司；PCR试剂、Hiscript®反转录试剂盒、2×*Taq* Pro Universal SYBR qPCR Master Mix，南京诺唯赞生物科技股份有限公司；胶回收试剂盒，美国Omega公司；其余试剂均为国产分析纯。S1000™ Thermal Cycler PCR仪、ABI QuantStudio6型实时荧光定量

PCR仪、Nanodrop2000核酸蛋白浓度测定仪，美国Thermofisher公司；MDF-U54V −80 ℃低温冰箱，日本Panasonic公司；DYY-6C型电泳仪，北京六一科技有限公司；TissueLyser II组织破碎仪，德国Qiagen公司；Fusion Fx5凝胶成像系统，日本Keyence公司；Leica DMi8体视显微镜，德国Leica公司。

### 1.2 方法

#### 1.2.1 RRSV对褐飞虱生长发育的影响

分别将初孵的带毒褐飞虱和未带毒褐飞虱若虫接入至长势一致的30日龄秧苗盆中进行群体饲养，每盆秧苗20株，分别接种30头，每次接3盆，每日观察褐飞虱若虫的生长发育情况，待羽化至成虫，记录每个处理的若虫发育历期，计算成虫性比和翅型比例。之后分别将初羽化成虫单管单头饲养，每日观察记录存活情况，以明确RRSV对褐飞虱成虫寿命的影响。每个处理重复3次。

#### 1.2.2 RRSV对褐飞虱繁殖力的影响

分别选取带毒和未带毒的初羽化褐飞虱雌雄成虫10对接种至20株健康的秧苗盆里，7 d后去除褐飞虱雌雄成虫，统计不同处理的单雌日产卵量，每个处理设3个生物学重复。单雌日产卵量为每头褐飞虱雌成虫7 d的平均产卵量。

#### 1.2.3 基因表达量测定

分别取带毒和未带毒的初羽化雌成虫10头，经PBS缓冲液清洗体表后晾干，液氮速冻后放入−80 ℃冰箱保存备用，每个处理设3个生物学重复。

采用Trizol法提取褐飞虱的总RNA，经核酸蛋白浓度测定仪及2%琼脂糖凝胶检测RNA质量，将质检合格的RNA用于后续试验。按照Hiscript®反转录试剂盒参照说明书反转获得cDNA。本研究采用DANMAN 6软件设计特异性引物（表1），引物均由福州尚亚生物技术有限公司合成。以褐飞虱*actin*基因为内参基因、以cDNA为模板，采用RT-qPCR技术测定带毒褐飞虱与未带毒褐飞虱体内*Vg*、*VgR*、*TRE*、*TPS*以及*TRET*基因的表达量。20 μL反应体系：2×*Taq* Pro Universal SYBR qPCR Master Mix 10 μL、上下游引物各0.4 μL、Phanta® Max Super-Fidelity DNA Polymerase 0.5 μL、cDNA 2 μL，RNA-free dd$H_2O$补足至20 μL。反应程序：95 ℃预变性30 s；95 ℃变性10 s；60 ℃退火30 s，95 ℃延伸15 s，循环40次；60 ℃再延伸1 min。采用$2^{-\Delta\Delta Ct}$法进行基因相对表达量进行分析（Livak & Schmittgen，2001）。

**表1 本研究中所用的引物**

Table 1 Primers used in this study

| 基因名Gene | 基因登录号Accession no. | 引物名称Primer name | 引物序列（5′–3′）Primer sequence (5′–3′) |
|---|---|---|---|
| *Vg* | AB353856.1 | q-Vg-F | GTGGCTCGTTCAAGGTTATGG |
| | | q-Vg-R | GCAATCTCTGGGTGCTGTTG |
| *VgR* | XM_039439358.1 | q-VgR-F | AGGCAGCCACACAGATAACCGC |
| | | q-VgR-R | AGCCGCTCGCTCCAGAACATT |
| *TRE* | FJ790319.1 | q-TRE-F | TACAAGCAGTGGATGATCGA |
| | | q-TRE-R | CGGT ATGAACGAAT AGAGCC |
| *TPS* | GQ397450.1 | q-TPS-F | AAGACTGAGGCGAATGGT |
| | | q-TPS-R | AAGGTGGAAATGGAATGTG |
| *TRET* | XM_022332024.2 | q-TRET-F | GGGTTATGCAGTCAGTGT |
| | | q-TRET-R | GGCGTTTACTTCATAGGAG |
| *actin* | XM_022345417.2 | q-actin-F | TGGACTTCGAGCAGGAAATGG |
| | | q-actin-R | ACGTCGCACTTCATGATC |

### 1.3 数据分析

采用Microsoft Excel 2016和SPSS 26.0进行数据处理和统计分析，利用独立样本*t*检验法进行差异显著性检验，使用GraphPad Prism 9.3.0软件作图。

## 2 结果与分析

### 2.1 RRSV对褐飞虱生长发育的影响

带毒褐飞虱的若虫发育历期显著高于未带毒褐飞虱的若虫发育历期（$t$=−4.046，$df$=4，$P$=0.016），分别为17.56 d和15.90 d；带毒褐飞虱的成虫寿命略高于未带毒褐飞虱的（$t$=−1.242，$df$=4，$P$=0.282），但差异不显著，分别为29.10 d和26.31 d。带毒褐飞虱雌虫比例略高于未带毒褐飞虱的（$t$=−2.500，$df$=4，$P$=0.067），但差异不显著，分别为60.00%和54.44%。带毒褐飞虱短翅的比例为89.66%，相对于未带毒褐飞虱短翅比例升高了11.88个百分点，但未达显著水平（$t$=1.591，$df$=4，$P$=0.187）（表2）。

### 2.2 RRSV对褐飞虱繁殖力的影响

褐飞虱羽化7 d后，带毒褐飞虱单雌日产卵量为11.26粒，而未带毒褐飞虱单雌日产卵量仅为6.45粒，带毒褐飞虱较未带毒褐飞虱平均多产卵4.81粒，且差异显著（$t$=−5.832，$df$=4，$P$=0.004）（图1）。

### 2.3 RRSV对褐飞虱*Vg*及*VgR*表达量的影响

未带毒褐飞虱雌成虫体内的*Vg*表达量显著低于

带毒褐飞虱雌成虫体内的*Vg*表达量($t$=−8.464,$df$=4,$P$=0.001),仅为带毒褐飞虱的12.61%(图2),带毒褐飞虱雌成虫体内*VgR*表达量较未带毒褐飞虱雌成虫的表达量显著降低了85.74%($t$=−16.738,$df$=4,$P$<0.001)(图2)。

**表2 水稻锯齿叶矮缩病毒对褐飞虱生长发育的影响**

Table 2 Effects of rice ragged stunt virus on the growth and development of *Nilaparvata lugens*

| 生物学参数 Biological parameter | 未带毒褐飞虱 RRSV-free *N. lugens* | 带毒褐飞虱 RRSV-carrying *N. lugens* | *df* | *P* |
|---|---|---|---|---|
| 若虫发育历期Larval duration/ d | 15.90±0.24 b | 17.56±0.33 a | 4 | 0.016 |
| 成虫寿命Adult longevity/ d | 26.31±1.95 a | 29.10±1.12 a | 4 | 0.282 |
| 雌虫比例Female percentage/% | 54.44±1.93 a | 60.00±3.33 a | 4 | 0.067 |
| 短翅比例Brachypterous percentage/% | 77.78±6.94 a | 89.66±8.65 a | 4 | 0.187 |

表中数据为平均数±标准误。同行不同小写字母表示经独立样本$t$检验法检验差异显著($P$<0.05)。Data are mean±SE. Different lowercase letters in the same row indicate significant difference by independent samples $t$ test ($P$<0.05).

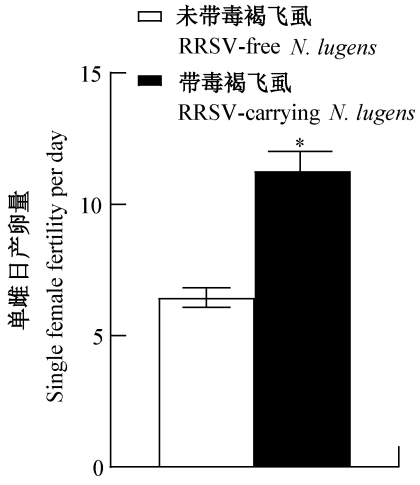


**图1 RRSV对褐飞虱繁殖力的影响**

Fig. 1 Effects of rice ragged stunt virus on the fecundity of *Nilaparvata lugens*

图中数据为平均数±标准误。*表示经独立样本$t$检验法检验差异显著($P$<0.05)。Data are mean±SE. * indicates significant difference by independent samples $t$ test ($P$<0.05).

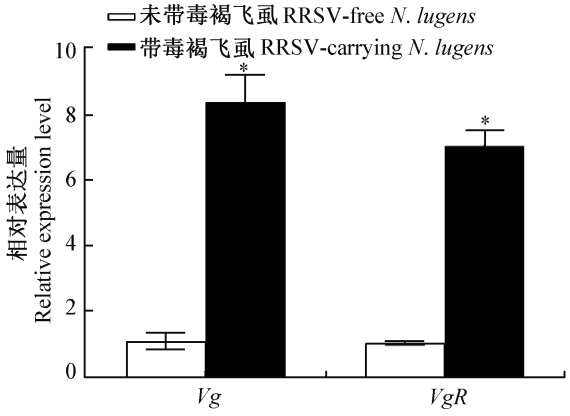


**图2 RRSV对褐飞虱*Vg*及*VgR*表达量的影响**

Fig. 2 Effects of rice ragged stunt virus on the relative expression level of *Vg* and *VgR* in *Nilaparvata lugens*

图中数据为平均数±标准误。*表示经独立样本$t$检验法检验差异显著($P$<0.05)。Data are mean±SE. * indicate significant difference by independent samples $t$ test ($P$<0.05).

### 2.4 RRSV对海藻糖代谢通路中相关基因表达量的影响

未带毒褐飞虱体内海藻糖代谢通路中相关基因的相对表达量均低于带毒褐飞虱,且*TRET*的表达量在带毒褐飞虱体内显著提升,约为未带毒褐飞虱的1.91倍($t$=−2.948,$df$=4,$P$=0.042)(图3)。

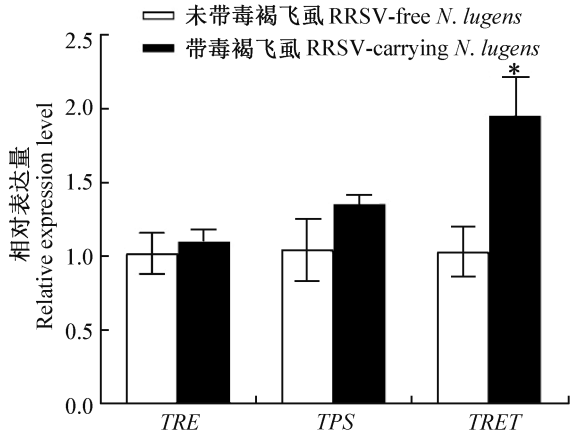


**图3 RRSV对褐飞虱海藻糖代谢途径中相关基因表达量的影响**

Fig. 3 Effects of rice ragged stunt virus on the genes involved in the trehalose metabolic process in *Nilaparvata lugens*

图中数据为平均数±标准误。*表示经独立样本$t$检验法检验差异显著($P$<0.05)。Data are mean±SE. * indicates significant difference by independent samples $t$ test ($P$<0.05).

## 3 讨论

在植物病毒中,约有80%是由介体昆虫进行传播的,病毒病暴发通常认为是由本地越冬虫源过多以及长距离昆虫迁飞引起的(Hibino,1996;Huang et al.,2022)。在长期的协同进化过程中,植物病毒与介体昆虫形成了复杂的互作关系(关桂静等,2017;Wei et al.,2018;傅意茗等,2022)。植物病毒会对其介体昆虫的生长发育产生影响。本研究结果显示,RRSV侵染后,褐飞虱若虫发育历期显著延

长，这与He et al.（2012）研究结果相一致，即南方黑条矮缩病毒（southern rice black-streaked dwarf virus，SRBSDV）可显著延长白背飞虱*Sogatella furcifera*若虫的发育历期。本研究发现褐飞虱带毒后，其若虫发育延迟，最终可延长其对RRSV的传播时间，进而有利于RRSV在田间的传播。

植物病毒对其介体昆虫的繁殖力也存在一定的影响，如ToCV可显著提升Q型烟粉虱的产卵量，而显著降低B型烟粉虱的产卵量（Polston & Toapanta，2008；刘国霞等，2021）；水稻条纹花叶病毒（rice stripe mosaic virus，RSMV）可显著提升电光叶蝉*Recilia dorsalis*的产卵量（陈彪，2018）；水稻瘤矮病毒（rice gall dwarf virus，RGDV）可显著提高褐飞虱的繁殖力（苗鑫等，2022）。繁殖力的提高有利于种群增长，从而提高其对病毒的传播。但也有报道，媒介昆虫在带毒后其繁殖力下降，如水稻条纹病毒（rice stripe virus，RSV）降低了灰飞虱的繁殖力（万贵钧，2015）；黄瓜花叶病毒（cucumber mosaic virus，CMV）与烟草花叶病毒（tobacco mosaic virus，TMV）均可显著降低烟蚜*Myzus persicae*的繁殖力（马丽娜等，2007；陈茜等，2021）。本研究发现，RRSV可显著提高褐飞虱的产卵量，该研究结果与课题组Li et al.（2023）前期转录组数据的分析结果一致，即RRSV侵染可促进褐飞虱生殖相关基因的显著上调。

许多研究表明，Vg与VgR在昆虫生殖过程中发挥着重要的作用（Ullah，2019；Dong et al.，2021；Huang et al.，2021），VgR通过将血淋巴中Vg吸收并运输到卵母细胞中，参与昆虫卵巢发育过程，进而调控昆虫的生殖发育（Han et al.，2022；闫欣，2022）。此外，卵母细胞的发育还需要碳水化合物为其提供能量（Ziegler & Ibrahim，2001），而海藻糖是卵母细胞用于生长发育的主要循环糖，其在体内的分布主要由TRET调节（Tanaka et al.，1998；Thompson，2003）。本研究结果表明，RRSV处理后褐飞虱体内*Vg*、*VgR*以及*TRET*基因的相对表达量显著升高，带毒褐飞虱*Vg*与*VgR*基因的升高有利于卵母细胞的发育，同时*TRET*基因的表达水平升高有利于卵母细胞获得更多的碳源。因此上述3个基因表达量的升高可能是带毒褐飞虱繁殖力升高的主要因素。

## 参 考 文 献（References）


Chen B. 2018. Geographic distribution of RSMV in southern China and its effects on vector leafhopper. Master thesis. Guangzhou: Huanan Agriculture University (in Chinese) [陈彪. 2018. 华南地区RSMV的分布及其对介体叶蝉生命参数的影响. 硕士学位论文. 广州: 华南农业大学]

Chen X, Liu YJ, Dong YH, Liu JY, Li W, Xu PJ, Zang Y, Ren GW. 2021. Effects of CMV-infected tobacco on the performance, feeding and host selection behavior of *Myzus persicae*. Scientia Agricultura Sinica, 54(8): 1673−1683 (in Chinese) [陈茜, 刘英杰, 董勇浩, 刘金燕, 李炜, 徐蓬军, 臧云, 任广伟. 2021. 黄瓜花叶病毒侵染烟草对烟蚜生长发育、取食和选择行为的影响. 中国农业科学, 54(8): 1673−1683]

Colvin J, Omongo CA, Govindappa MR, Stevenson PC, Maruthi MN, Gibson G, Seal SE, Muniyappa V. 2006. Host-plant viral infection effects on arthropod-vector population growth, development and behaviour: management and epidemiological implications. Advances in Virus Research, 67: 419−452

Ding SB, Zeng Z, Yan FM, Jiang JW. 2012. The development and life table parameters of *Nilaparvata lugens* (Stål) feeding on nine rice varieties. Journal of Plant Protection, 39(4): 334−340 (in Chinese) [丁识伯, 曾铮, 闫凤鸣, 蒋金炜. 2012. 褐飞虱在九个水稻品种上的生长发育和生命表参数. 植物保护学报, 39(4): 334−340]

Dong Y, Chen WW, Kang K, Pang R, Dong YP, Liu K, Zhang WG. 2021. FoxO directly regulates the expression of TOR/S6K and vitellogenin to modulate the fecundity of the brown planthopper. Science China Life Sciences, 64(1): 133−143

Fu YM, Chen CS, Huang F, Yang QQ, Liu GF, Yu XP, Zhang PJ. 2022. Advances in the transmission of plant viruses promoted by the interaction between the viruses and insect vectors. Journal of Plant Protection, 49(3): 711−720 (in Chinese) [傅意茗, 陈婵珊, 黄芳, 杨倩倩, 刘光富, 俞晓平, 张蓬军. 2022. 植物病毒与媒介昆虫互作促进其传播的研究进展. 植物保护学报, 49(3): 711−720]

Guan GJ, Zhao HY, Wang HS, Liu JX. 2017. Effects of virus-plant interaction on biological characteristics of insects as vectors. Biotechnology Bulletin, 33(4): 44−50 (in Chinese) [关桂静, 赵恒燕, 王洪苏, 刘金香. 2017. 病毒−植物互作对介体昆虫生物学特性的影响. 生物技术通报, 33(4): 44−50]

Han SP, Wang D, Song P, Zhang S, He YZ. 2022. Molecular characterization of vitellogenin and its receptor in *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith, 1797), and their function in reproduction of female. International Journal of Molecular Sciences, 23(19): 11972

He HF. 2015. Studies on rice grassy stunt virus effects on wing dimorphism of the brown planthopper *Nilaparvata lugens*. Master thesis. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University (in Chinese) [何海芳. 2015. 水稻草状矮化病毒对褐飞虱翅型分化的影响. 硕士学位论文. 福州: 福建农林大学]

He XC, Xu HX, Zheng XS, Yang YJ, Gao GC, Pan JH, Lu ZX. 2012. Ecological fitness of non-vector planthopper *Sogatella furcifera* on rice plants infected with rice black streaked dwarf virus. Rice Science, 19(4): 335−340

Hibino H. 1996. Biology and epidemiology of rice viruses. Annual Review of Phytopathology, 34(1): 249−274

Huang HJ, Li JM, Zhang CX, Chen JP. 2022. Hemipteran-transmitted plant viruses: research progress and control strategies. Frontiers of Agricultural Science and Engineering, 9(1): 98−109

Huang LP, Shi XB, Shi JZ, Zhang Z, Fang Y, Zhang ZH, Pan QY, Zheng LM, Gao Y, Zhang DY, et al. 2021. Tomato chlorosis virus infection facilitates *Bemisia tabaci* MED reproduction by elevat-

ing *vitellogenin* expression. Insects, 12(2): 101

Jia DS, Liang QF, Chen HY, Liu H, Li GJ, Zhang XF, Chen Q, Wang AM, Wei TY. 2023. Autophagy mediates a direct synergistic interaction during co-transmission of two distinct arboviruses by insect vectors. Science China Life Sciences, 66(7): 1665−1681

Kang K, Cai YJ, Gong J, Zhang DW. 2022. Effects of *Metarhizium anisopliae* on the fecundity of *Nilaparvata lugens*. Chinese Journal of Biological Control, 38(1): 180−187 (in Chinese) [康奎, 蔡尤俊, 龚俊, 张道伟. 2022. 金龟子绿僵菌对褐飞虱繁殖力的影响. 中国生物防治学报, 38(1): 180−187]

Khan ZR, Saxena RC. 1985. Behavior and biology of *Nephotettix virescens* (Homoptera: Cicadellidae) on tungro virus-infected rice plants: epidemiology implications. Environmental Entomology, 14 (3): 297−304

Kil EJ, Kim D. 2023. The small brown planthopper (*Laodelphax striatellus*) as a vector of the rice stripe virus. Archives of Insect Biochemistry and Physiology, 112(2): e21992

Lai KL, Wang HF, Xu ZT, Cui N. 2021. Advance in the mechanism of rice virus transmission by planthopper. Journal of Fujian Agriculture and Forestry University (Natural Science Edition), 50(5): 577−587 (in Chinese) [赖坤龙, 王海峰, 徐钟天, 崔娜. 2021. 稻飞虱传播水稻病毒机制的研究进展. 福建农林大学学报(自然科学版), 50(5): 577−587]

Li MY, Cheng YQ, Wang ZL, Yu XP. 2023. Research progresses in endosymbionts of the brown planthopper *Nilaparvata lugens* (Hemiptera: Delphacidae). Journal of Plant Protection, 50(2): 274−286 (in Chinese) [李慕雨, 程依情, 王正亮, 俞晓平. 2023. 褐飞虱内共生菌研究进展. 植物保护学报, 50(2): 274−286]

Li P, Zhang J, Yue Y, Chen HY, Wu W, Wei TY, Jia DS. 2020. Effects of rice stripe mosaic virus on the growth, reproduction and feeding behavior of the vector *Recilia dorsalis* (Hemiptera: Cicadellidae). Acta Entomologica Sinica, 63(2): 174−180 (in Chinese) [李盼, 张洁, 岳玥, 陈红燕, 吴维, 魏太云, 贾东升. 2020. 水稻条纹花叶病毒对介体电光叶蝉生长繁殖及取食行为的影响. 昆虫学报, 63(2): 174−180]

Li XW, Zhang B, Zou JX, Li QQ, Liu JL, Cai SP, Akutse KS, You MS, Lin S. 2023. Immune responses and transcriptomic analysis of *Nilaparvata lugens* against *Metarhizium anisopliae* YTTR mediated by rice ragged stunt virus. Plants, 12(2): 345

Liu GX, Li JJ, Zhang AS. 2021. Impact of ToCV on important biological parameters, and activities of protective and detoxification enzymes in *Bemisia tabaci* Q. Journal of Environmental Entomology, 43(5): 1237−1243 (in Chinese) [刘国霞, 李娇娇, 张安盛. 2021. 番茄褪绿病毒对Q型烟粉虱重要生物学参数及保护酶和解毒酶活力的影响. 环境昆虫学报, 43(5): 1237−1243]

Livak KJ, Schmittgen TD. 2001. Analysis of relative gene expression data using real-time quantitative PCR and the $2^{-\Delta\Delta Ct}$ method. Methods, 25(4): 402−408

Ma LN, Liu YH, Zhang L, Zhou LF, Li XZ. 2007. Effects of tobacco plants inoculated by different viruses on development and reproduction of *Myzus persicae* (Sulzer). Journal of Plant Protection, 34 (1): 10−14 (in Chinese) [马丽娜, 刘映红, 张玲, 周利飞, 李小珍. 2007. 不同病毒接种烟株对烟蚜生长发育和繁殖的影响. 植物保护学报, 34(1): 10−14]

Miao X, Liu YX, Chen WL, Guo QT, You SJ, Lin S. 2022. Effects of RGDV-infected transgenic *cry1Ab* rice on the populations of *Nilaparvata lugens* (Stål). Chinese Journal of Biological Control, 38(5): 1055−1066 (in Chinese) [苗鑫, 刘煜晓, 陈文乐, 郭齐汤, 尤士骏, 林胜. 2022. 水稻瘤矮病毒介导的转*cry1Ab*水稻对褐飞虱种群的影响. 中国生物防治学报, 38(5): 1055−1066]

Polston JE, Toapanta M. 2008. The effect of begomoviruses on whitefly fitness. Journal of Insect Science, 8: 39−39

Pusag JCA, Jahan SMH, Lee KS, Lee S, Lee KY. 2012. Upregulation of temperature susceptibility in *Bemisia tabaci* upon acquisition of tomato yellow leaf curl virus (TYLCV). Journal of Insect Physiology, 58(10): 1343−1348

Tanaka S, Okuda T, Hasegawa E, Kono Y. 1998. Suppression of oocyte development by a trehalase inhibitor, validoxylamine A, through inhibition of juvenile hormone biosynthesis and vitellogenesis in the migratory locust, *Locusta migratoria* L. Entomological Science, 1(3): 313−320

Thompson SN. 2003. Trehalose-the insect 'blood' sugar. Advances in Insect Physiology, 31: 205−285

Ullah F, Gul H, Desneux N, Qu YY, Xiao X, Khattak AM, Gao XW, Song DL. 2019. Acetamiprid-induced hormetic effects and vitellogenin gene (*Vg*) expression in the melon aphid, *Aphis gossypii*. Entomologia Generalis, 39(3/4): 259−270

Wan GJ. 2015. Effects of virus and magnetic field on the development, reproduction and behaviour of rice planthopper. PhD thesis. Nanjing: Nanjing Agricultural University (in Chinese) [万贵钧. 2015. 病毒和磁场对稻飞虱发育、生殖及行为的影响研究. 博士学位论文. 南京: 南京农业大学]

Wang QJ, Fang Q, Ye GY. 2019. Effects of rice dwarf virus on the development and reproduction of *Nephotettix cincticeps* (Uhler). Guangdong Agricultural Sciences, 46(8): 97−103 (in Chinese) [王前进, 方琦, 叶恭银. 2019. 水稻矮缩病毒对黑尾叶蝉生长发育和繁殖的影响. 广东农业科学, 46(8): 97−103]

Wei J, Jia D, Mao QZ, Zhang XF, Chen Q, Wu W, Chen HY, Wei TY. 2018. Complex interactions between insect-borne rice viruses and their vectors. Current Opinion in Virology, 33: 18−23

Yan X. 2022. Study on the relationship between ovarian development of *Tuta absoluta*, vitellogenin, and its receptor. Master thesis. Guiyang: Guizhou University (in Chinese) [闫欣. 2022. 番茄潜叶蛾卵巢发育与卵黄原蛋白及其受体的关系研究. 硕士学位论文. 贵阳: 贵州大学]

Zhang C, Shi CN, Chen D, Wu JG. 2018. Rice ragged stunt virus propagation and infection on rice plants. Bio-Protocol, 8(20): e3060

Zhang T, Zhou GH. 2017. Advances in the researches on the southern rice black-streaked dwarf disease. Journal of Plant Protection, 44 (6): 896−904 (in Chinese) [张彤, 周国辉. 2017. 南方水稻黑条矮缩病研究进展. 植物保护学报, 44(6): 896−904]

Ziegler R, Ibrahim MM. 2001. Formation of lipid reserves in fat body and eggs of the yellow fever mosquito, *Aedes aegypti*. Journal of Insect Physiology, 47(6): 623−627

(责任编辑:王 璇)