

稻飞虱灾变机理及可持续治理的基础研究^{*}

娄永根^{**} 程家安^{**}

(浙江大学昆虫科学研究所 杭州 310029)

摘 要 稻飞虱(褐飞虱、白背飞虱和褐飞虱)是威胁我国粮食安全最大的生物灾害。本文基于稻飞虱致害能力的高度变异性、对农药的高适应性、传播病毒病和具有远距离迁飞能力等特点,以及研究中存在的稻飞虱迁飞动态、致害性变异和种间互作关系等灾变机理机制不清楚,提出了稻飞虱迁飞时空动态、致害性变异、稻飞虱传播的病毒病、农药对稻飞虱及其天敌的生态毒理效应、稻飞虱基因组数据分析和稻田生态系统对稻飞虱种群数量调控功能6个研究发展方向以阐明稻飞虱灾变的内在机理,为稻飞虱可持续治理体系建设提供理论依据。

关键词 稻飞虱,灾变规律,可持续治理

Basic research on the outbreak mechanism and sustainable management of rice planthoppers

LOU Yong-Gen^{**} CHENG Jia-An^{**}

(Institute of Insect Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310029, China)

Abstract Rice planthoppers have been the most destructive pests for food security and the chemical pesticides used to control them are affecting ecological and food safety in China. Therefore, integrated approach for intensive rice production and sustainable control of rice planthoppers has been becoming of the most important task. The molecular mechanism for the pests adapting intensive rice ecosystem and ecological bases for integrating technology for intensive agriculture and sustainable pest management would be studied to improve understanding. 6 sub-projects, including migration and temporal-special dynamics of rice planthopper populations; genetic bases of rice resistance to planthoppers and planthopper virulence; ecological and molecular mechanism of epidemic of rice virus diseases transmitted by planthoppers; ecological toxicology of pesticides on planthoppers and their natural enemy; data analysis for planthopper genome and techniques for identifying functional genes and regulating function and relevant mechanism of rice ecosystem on planthopper population development, will be further explored to provide theoretical and technical bases for establishing outbreak monitoring and warning systems for rice planthoppers and virus diseases, development of resistant varieties and program for sustainable management of these pests.

Key words rice planthopper, outbreak mechanism, sustainable management

1 稻飞虱危害现状

水稻是我国60%以上人口的主食,水稻生产的丰欠盈余直接关系到我国的粮食安全。自进入本世纪以来,稻飞虱发生范围和发生数量进一步上升。据统计,2005—2007年年平均发生危害面积达2 670余万公顷,达历史最高(夏敬源,2008)。以长三角稻区嘉兴自20世纪60年代末

开始约40年田间观测圃自然种群动态资料比较,近年年平均高峰虫量最高超过了每亩600万头,为上一世纪历史最高虫量的一倍以上(程家安等,2008; Cheng, 2008)。同时,灰飞虱所传播的病毒病发生范围进一步扩大、危害程度进一步加重,在长三角稻区不仅水稻条纹叶枯病引起严重危害,而且黑条矮缩病也呈上升趋势。2008年以来在福建、广东和广西又发现了褐飞虱传播的齿叶矮缩

^{*} 资助项目:国家重点基础研究发展计划(2010CB126200)。

^{**} 通讯作者, E-mail: jacheng@zju.edu.cn; yglou@zju.edu.cn

收稿日期:2011-02-20,接受日期:2011-03-02

病和草状矮化病等,在福建发生面积超过百万亩。近年来广东报道发现的由白背飞虱传播的南方黑条矮缩病也已在越南北方和我国南方 10 多个省发生危害。据统计,2005—2006 年主要因稻飞虱危害加剧,使我国每年杀虫剂原药用量比前一年增加 3 万吨左右,但仍损失稻谷数百万吨,以致南方稻区农民因农药成本增加和稻谷减收而每年减少数十亿乃至上百亿经济收入;同时,也加剧了环境污染,增加了农产品质量安全风险。因此,稻飞虱已成了危及我国粮食安全和生态安全最为严重的生物灾害。由于稻飞虱是亚洲水稻的最重要害虫,而亚洲人口约占全球人口的 60% 以上,因此稻飞虱实际上也是威胁世界粮食安全最大的生物灾害。

2 稻飞虱发生特点

自 20 世纪 60 年代中期灰飞虱在长三角传播病毒病引起危害至今,稻飞虱已连续在我国危害 40 余年,在此期间不仅发生面积和数量不断上升,而且同时危害的稻飞虱种类也不断增多,从原来每年仅有一种稻飞虱在局部地区危害成灾,发展到近年 3 种稻飞虱(褐飞虱、白背飞虱和褐飞虱)同时在我国大范围严重危害。稻飞虱危害的持续上升与其生物学特性的强可塑性及对现代农业生产系统的高度适应性密切相关,从而也增加了对其有效控制的难度。

2.1 致害能力的高度变异性

自 20 世纪 60 年代褐飞虱暴发成灾后,国际水稻所培育了一系列抗性品种,于 1973 年开始大面积推广使用含有 *Bph1* 抗性基因的抗性品种 IR26;两年后 IR26 失去抗性,又培育了含有 *Bph2* 抗性基因的 IR36 等,并于 1976 年开始推广使用;可是两年多后由于褐飞虱致害性的适应性进化又使 IR36 失去了抗性;于是又在 1982 年开始推广含有 *Bph3* 抗性基因的新抗稻飞虱品种 IR56 等。不幸的是褐飞虱又很快适应了这些抗性品种,导致抗性品种的再次失效,并于 20 世纪 80 年代中期引起印度尼西亚等东南亚国家褐飞虱的再次暴发成灾。因而,褐飞虱所特有的致害能力的高度可塑性,使传统的抗性品种培育和应用不能持续控制稻飞虱危害。

2.2 对农药的高适应性

为了有效控制稻飞虱的危害,自 20 世纪 80 年代以来,大力推广使用对稻飞虱具有高效的扑虱灵和吡虫啉等农药,暂时在一定程度上缓解了稻飞虱的危害。可是,由于不同稻飞虱种类对农药敏感性的差异,以及一种农药的长期使用诱发产生高度抗性,首先由于能在本地越冬的灰飞虱对扑虱灵等农药敏感性降低,致使 20 世纪末起灰飞虱种群数量及其所传播的病毒病的上升;而后由于褐飞虱对吡虫啉产生高度抗性,导致 2005 年以来的褐飞虱在越南、中国、日本和韩国等国暴发成灾(程家安等,2008)。此外,一些农药如三唑磷、拟除虫菊酯类杀虫剂、杀菌剂和除草剂等对褐飞虱具有刺激生殖作用,更加剧了稻飞虱的再增殖(Wu *et al.*, 2001; Zhu *et al.*, 2004; 徐广春等,2008; 印建莉等,2008)。稻飞虱对农药的高适应性,使得依靠特效农药也不能实现稻飞虱可持续治理的目标(程家安等,2008; Heong, 2008)。

2.3 传播病毒病

灰飞虱传播条纹叶枯病和黑条矮缩病,褐飞虱传播齿叶矮缩病和草状矮化病,近年发现白背飞虱能传播南方黑条矮缩病,从而使以往一种稻飞虱危害发展成现在 3 种稻飞虱和几种病毒病同时危害,使稻飞虱的治理变得更为复杂。特别是在长期进化过程中,3 种飞虱形成了自己独特的时间、空间和营养生态位,以致难以用同一措施同时控制 3 种稻飞虱,甚至针对一种稻飞虱的防治技术可能诱发另一种稻飞虱。例如,在 20 世纪 70 年代后期推广的带有抗褐飞虱基因 *Bph1* 的杂交稻,却因带有对当时并不是主要害虫白背飞虱的敏感基因,导致白背飞虱的灾变。又如,近年江苏省大力推广用抗条纹叶枯病籼稻品种作为亲本培育的抗性品种,却因带有感黑条矮缩病的遗传背景,又诱发了黑条矮缩病,致使 2008 年江苏省黑条矮缩病发病面积从前一年的数十万亩一下子增长到四百余万亩。多种稻飞虱混合发生,以及各种飞虱及其所传播的病毒病对环境和防治措施反应的不一致性,使得稻飞虱的监测和治理变得更为复杂。

2.4 远距离迁飞能力

我国褐飞虱和白背飞虱的主要初始虫源来自中南半岛国家,为稻飞虱的监测和治理增加了难

度。并且随着经济全球化的发展,这些国家也大面积使用我国培育的感虫杂交稻品种和我国生产的农药,不仅增加了虫源,也加速了稻飞虱对现有水稻品种和农药适应性的发展。例如,由于虫源地和受虫地大范围使用相同农药,仅约 10 年左右时间,褐飞虱就对吡虫啉发展形成了 79 ~ 811 倍的抗药性,白背飞虱也产生了抗扑虱灵和吡虫啉种群(龙丽萍,2005;王彦华等,2008;唐建峰等,2008)。中国、日本和韩国褐飞虱的致害性也与虫源地褐飞虱种群特性有关(李青和罗善昱,1999)。稻飞虱的远距离迁飞能力,增加了稻飞虱预警和治理的复杂性。

除了上述的重要生物学特性外,稻飞虱还具有个体小、年世代数多、生殖能力强等特点,这些特性使得稻飞虱能很好地适应以高产品种和高化学投入为主要标志的集约稻田生态系统。高产品种和化肥投入为稻飞虱提供了适宜的食料,大量农药投入进一步削弱了稻田自然控制,营造了适宜于稻飞虱种群发展的生态环境。因而,现行集约生产技术和稻飞虱频繁暴发的矛盾成了影响我国水稻生产持续发展最关键问题,如果不能在集约生产技术和稻飞虱治理技术的协调上取得突破,这一矛盾还将在相当长的时间内持续下去。

3 研究现状

自 20 世纪 60 年代起,稻飞虱一直是亚洲稻区最重要的害虫。在稻飞虱长期危害过程中,国内外在以下方面开展了大量研究工作,取得了一些进展,但仍存在不少问题。

3.1 稻飞虱迁飞动态认识不清

自 20 世纪 70 年代起,中国和日本等国的科学家采用标记释放、海上和飞机航捕、高山捕虫网和气流动态分析等方法研究了褐飞虱和白背飞虱的迁飞途径,并提出了这两种稻飞虱的越冬区域和迁飞趋势动态(Watanabe and Seino,1991;程遐年等,2003;沈君辉等,2003a)。但是,随着近年境外虫源地和我国水稻耕作制度及品种的变化,稻飞虱迁入迁出动态和各发生区之间的衔接关系已明显不同于我们以往的认识,特别是对特定稻区的具体虫源地尚不很清楚,从而直接影响到虫情的准确预测。近年来人们进一步应用现代技术以发现可确定稻飞虱直接来源地的方法,例如寻

找一些相关的重金属元素来鉴别虫源地(周美军,2008),或寻找可鉴别其分布区域地点的分子标记(Noda *et al.*,2008)等,但这些技术尚处于探索和试用阶段。此外,尽管国内外在东海上空的空捕和雷达观测时均证实有灰飞虱入网,但尚不清楚灰飞虱远距离迁飞的动态规律。

3.2 水稻抗稻飞虱分子基础尚不明确

人们已先后发现与定位了至少 21 个抗褐飞虱相关基因,包括我国鉴定和定位的 *Bph12*、*Bph14* 和 *Bph15* 等(Huang *et al.*,2001;Zhang,2007);对白背飞虱已定位了至少 8 个抗性基因,并在我国粳稻品种中发现了抗白背飞虱吸食和杀卵功能的主效基因(寒川一成等,2003a;2003b);也发现了抗灰飞虱的种质资源(段灿星等,2003);但至今只有一个褐飞虱抗性基因 *Bph14* 被克隆鉴定(Du *et al.*,2009)。研究发现了水稻对稻飞虱的抗性受环境因子的显著影响,如在多肥的条件下,具有中抗特性的 IR64 对褐飞虱危害的耐性显著下降,受害后死亡速度明显加快;当白背飞虱与褐飞虱共同生活在抗白背飞虱的粳稻品种上时,其存活率和生殖力均显著提高,但尚不清楚其调控机理(Cheng *et al.*,2001;吕仲贤等,2004)。

3.3 稻飞虱致害性变异机制不清楚

对褐飞虱致害性变化的机理已提出了很多假设,如认为致害性特征受典型的微效多基因控制(关秀杰等,2004)、与褐飞虱羧酸脂酶基因表达水平有关(杨之帆和何光存,2006)、或与腹部脂肪体中类酵母共生菌种类有关(陈法军等,2006)、或与水稻筛管中的胍脂质沉积有关(Hao *et al.*,2008)等等,但至今尚无结论。研究也发现化学农药的使用可加速稻飞虱致害性的演变(Hare,1994;乌慧玲和许晓风,2004)。有研究表明白背飞虱也存在致害性演变的现象(沈君辉等,2003b)。然而,至今人们并未能从寄主植物与稻飞虱互作或稻飞虱本身的适应性调控机理中对致害性变异给予科学的解释。

3.4 对多营养层系统中种间互作关系缺乏了解

近年研究发现在多营养层系统中,稻飞虱与水稻,以及稻飞虱与天敌的关系均受到系统中其它生物和非生物成分的影响。研究表明,当褐飞虱和白背飞虱取食水稻时,水稻能释放挥发性化学物质,引诱稻虱缨小蜂、黑肩绿盲蝽等天敌,以

增强其防御能力 (Lou and Cheng, 2003; Lou *et al.*, 2005; Xiang *et al.*, 2008)。褐飞虱为害诱导的水稻挥发物的合成涉及到水稻体内水杨酸、乙烯等多种信号转导途径的交互作用,褐飞虱唾液中的 β -葡萄糖苷酶是诱导水稻产生挥发物的重要激发子 (Lu *et al.*, 2006; Wang *et al.*, 2008)。同时,研究表明在长期进化过程中稻田飞虱种间不仅进化形成了各种时间、空间上的生态位,以避免种间竞争带来的不利影响,而且也出现营养需求上的分化,表现出在一定密度条件下的种间互利现象 (Cheng *et al.*, 2001)。这种通过寄主植物水稻介导的种间或营养层间的互作关系,涉及到水稻体内众多基因的调控,但目前对于这些调控基因及其调控机理尚缺乏深入的了解。

3.5 农用化学品诱发再猖獗机理仍需研究

研究发现三唑磷、拟除虫菊酯类杀虫剂以及化肥、杀菌剂和除草剂等可以促进稻飞虱生殖,也可影响天敌的捕食行为和功能,引起稻飞虱再增猖獗,但尚未系统研究其作用机理 (Wu *et al.*, 2001; Zhu *et al.*, 2004; Lu *et al.*, 2005; 徐广春等, 2008; 印建莉等, 2008)。继 2005 年在日本、中国、越南等发现褐飞虱对吡虫啉产生了高水平抗药性后,又测定证明灰飞虱对扑虱灵、吡虫啉和残杀威等,白背飞虱对马拉硫磷、叶蝉散、异丙威和扑虱灵等产生了中-高水平抗性 (龙丽萍, 2005; 唐建峰等, 2008)。抗性机理研究表明,褐飞虱和白背飞虱对有机磷和氨基甲酸酯类农药的抗性与羧酯酯酶活性增高和乙酰胆碱酯酶对药剂敏感性降低有关;褐飞虱实验室种群对吡虫啉的抗性与靶标受体突变有关 (刘泽文等, 2002; Liu *et al.*, 2005)。但是,尚缺乏快速检测技术 (Ding *et al.*, 2007)。

3.6 稻飞虱传病毒病流行规律亟待阐明

国内外已开展了大量灰飞虱与条纹叶枯病关系及其防治技术的研究,开展了水稻条纹叶枯病 (rice stripe virus, RSV)、水稻黑条矮缩病 (rice black streaked dwarf virus, RBSDV) 和玉米粗缩病 (maize rough draft virus, MRDV)、水稻草状矮化病 (rice grass stunt virus, RGSV) 基因组序列研究。比较研究表明我国南方的水稻黑条矮缩病和北方的玉米粗缩病都是同一种病毒——RBSDV 引起的。同时,也研制了多种水稻病毒病的检测技术,

研究了水稻对一些病毒病抗性的机理,并培育了一批对条纹叶枯病具有抗性的品种用于生产 (雷娟利等, 1999; 张恒木等, 2001, 2007; 陈涛等, 2006)。但是,介体昆虫传毒的分子机理、病毒对媒介稻飞虱适合度的影响、田间自然寄主在病害侵染循环中的作用、介体昆虫与所传病毒间的协同致灾效应等与病害流行规律相关领域的研究较为薄弱,尚不清楚褐飞虱传播的齿叶矮缩病和草丛矮化病是否会进一步扩大。此外,对近年在南方各省暴发的、由白背飞虱传播的南方黑条矮缩病的发生规律更不清楚 (周国辉等, 2006)。

3.7 生态系统调控稻飞虱灾变功能和机理理解不够

明确了非稻田生境、土地利用类型和中性昆虫在促进稻田生态系统自然控制作用中的重要作用 (Settle *et al.*, 1996; 程遐年等, 2003; Wilby *et al.*, 2005; 2006)。为深入研究稻田捕食性天敌在稻田对稻飞虱的控制作用,以及中性昆虫在促进稻田天敌控制中的作用,研究制备了褐飞虱、白背飞虱、摇蚊和弹尾虫的单克隆抗体,田间检测结果表明拟环纹豹蛛在田间的主要猎物与该猎物在田间总猎物中的相对比例有关 (赵伟春, 2003)。但尚缺乏在生态系统层面对遗传、物种和生境多样性、生态系统服务功能与稻飞虱灾变和治理关系的理解,未能有效协调农业集约发展与稻飞虱可持续治理的关系,导致稻飞虱频繁暴发成灾。

3.8 对稻飞虱相关功能基因缺乏系统研究

稻飞虱功能基因的研究相对较为薄弱,主要集中在几个农药解毒酶基因,如褐飞虱的 P450、GST、酯酶、Ach 受体、AchE、利尿激素受体等,以及灰飞虱的 tubulin, actin, mucin-like protein, heat shock cognate protein, GABA-gated chloride channel subunit 等基因 (Small and Hemingway, 2000; Liu *et al.*, 2005; Yang *et al.*, 2007; GenBank FJ810191-FJ810204)。近年日本农业生物资源研究所的 Noda 等 (2008) 已建立了褐飞虱 18 个不同部位组织和发育阶段的 cDNA 文库,获得了 37 312 条表达序列标签 (EST);并在此基础上制作了包含 17 000 条寡核苷酸序列的芯片,分析了翅型分化的基因表达差异 (Kobayashi and Noda, 2007),鉴定和分析了褐飞虱在取食抗性和敏感水稻品种时

的差异表达基因(Yang *et al.*, 2005)。但是,缺乏对与褐飞虱遗传多态性、致害性变化、翅型分化和迁飞、生长发育和繁殖、病毒传播等重要生物学特性相关的功能基因研究,尚缺乏白背飞虱和灰飞虱的 EST 和 cDNA 数据库和功能基因研究。

4 研究发展的方向

针对以上提出的目前稻飞虱研究中存在的问题,将采用以生物技术和信息技术为核心的技术体系,通过综合运用分子生物学、基因组学、蛋白组学、生物信息学、遗传学、分析化学、生态学、病毒学、气象学和信息科学等方法与研究手段,根据稻飞虱发生特点,针对稻飞虱种群数量和遗传组成的时空动态、水稻-稻飞虱-天敌协同进化关系、水稻-稻飞虱-病毒协同进化关系、稻田生态系统对稻飞虱种群数量动态的调控作用等与稻飞虱灾变和治理相关的重要问题,以及与这些问题密切相关的稻飞虱变态发育与翅型分化、致害性变异、带毒和传毒能力和高生殖能力等重要生物学特性的分子基础开展研究,以阐明稻飞虱灾变的内在机理,为稻飞虱可持续治理体系建设提供理论依据。主要研究方向如下:

4.1 稻飞虱迁飞与种群结构时空动态

以褐飞虱、白背飞虱和灰飞虱为研究对象,采用以分子生物学、3S 技术、昆虫雷达技术、计算机网络信息技术和大气中尺度模拟技术为支撑的研究手段,建立稻飞虱区域性种群特异性分子标记或化学元素标记及检测方法,探索我国各主要稻区与潜在虫源地间稻飞虱种群来源关系,并结合稻飞虱迁飞行为、大气环流、降雨、耕作制度等农业技术和气候条件,明确我国各主要稻区的主要虫源地,为实现稻飞虱虫源和迁飞时间预测、区域性暴发的实时监测和源头治理提供科学依据。

4.2 稻飞虱致害性变异与水稻抗性的生理生化与分子遗传基础

以稻飞虱致害性变异与水稻抗性的分子遗传基础为研究重点,采用分子生物学、遗传学、基因组学、蛋白质组学和化学生态学等研究手段,通过研究多营养层系统中水稻与稻飞虱的互作关系及水稻所表现的直接和间接抗性的生理生化和分子调控机理,分析稻飞虱种群致害性演变与营养代谢和体内共生菌等的关系,加深稻飞虱与寄主水稻互

作关系的理解,揭示褐飞虱致害性演变和水稻抗稻飞虱的生理生化与分子遗传基础。为稻飞虱的可持续治理提供重要的理论依据和技术支撑。

4.3 稻飞虱与水稻病毒病暴发流行的生态和分子基础

以水稻-稻飞虱-病毒互作为研究重点,采用植物病毒学、昆虫学、分子生物学和植病流行病学等研究手段,深入研究稻飞虱遗传多样性与获取、携带、传播病毒病能力的关系,揭示带毒种群形成的生理和分子调控基础;发现、鉴定和克隆稻飞虱体内与传毒和病毒复制相关的基因及病毒参与传播的决定因子,揭示稻飞虱获毒与传毒过程的分子机理;研究环境生态因子对稻飞虱种群及其传播病毒病的影响,阐明病毒病流行病学规律,为稻飞虱传播病毒病的早期监测、预警和治理提供依据。

4.4 农药对稻飞虱及其天敌的生态毒理效应及机理

采用生态学、生理生化和分子生物学等研究手段,研究明确农药对稻飞虱发育和内禀生殖能力,以及对主要天敌捕食行为和功能的影响及其生理和分子机理,探索农用化学品对稻飞虱及其主要天敌的联合毒理效应与机制。研究比较 3 种稻飞虱对常用农药敏感性及其交互抗性和多重抗性,深入研究稻飞虱对新烟碱类杀虫剂抗性的生理生化和分子机理,建立简便易行、灵敏稳定的抗药性早期检测高通量技术,为协调农用化学品科学使用和实现稻飞虱可持续治理提供依据。

4.5 稻飞虱基因组数据分析和规模化功能基因鉴定技术

利用褐飞虱全基因组测序所获得的全基因组序列,建立褐飞虱基因数据库;利用测序技术获得白背飞虱和灰飞虱的非冗余基因序列,并在此基础上建立稻飞虱基因数据库。同时,建立稻飞虱基因功能规模化鉴定的 RNAi 技术,为稻飞虱生物学特性的分子基础研究提供重要技术支撑,也为全面揭示 3 种稻飞虱灾变生态学规律的分子机理和开展相关基础研究奠定基础。

4.6 稻田生态系统对稻飞虱种群数量调控功能及机制

根据迁飞性稻飞虱虫源地和受虫地发生动态的关系以及区域性可持续治理目标,采用生态学、

分子生物学和系统分析技术,系统比较稻飞虱灾变与生态系统生物多样性、品种、农业化学投入品使用、其它农业技术以及生境条件等环境因子的关系,结合分析环境因子对稻飞虱重要天敌控害能力的影响,从生态系统整体明确系统调控功能的组成,确定导致不同稻田生态系统调控功能差异的主要因子及其调控机制,为实现稻飞虱及其所传病毒病区域性可持续治理策略的制定提供信息和理论依据。

其中,通过稻飞虱迁飞与种群结构时空动态、稻飞虱致害性变异与水稻抗性的生理生化与分子遗传基础、稻飞虱与水稻病毒病暴发流行的生态和分子基础和农药对稻飞虱及其天敌的生态毒理效应及机理研究探索稻飞虱生命系统的几个关键

成份,包括水稻、稻飞虱、病毒间的互作关系,以及主要环境因子如农药、天敌等对这些互作关系的影响与机理;通过稻飞虱基因组数据分析和规模化功能基因鉴定技术研究在揭示稻飞虱相关重要生物学特性翅型分化、致害性演变、带毒能力和高生殖能力等的分子基础提供重要数据与技术支持的同时,开展3种稻飞虱的比较基因组学研究,揭示3种稻飞虱混合灾变与发生差异的机理;通过稻田生态系统对稻飞虱种群数量调控功能及机制研究从生态系统层面综合研究上述环节与区域间稻飞虱种群动态的关系以及稻田生态系统对稻飞虱灾变的调控功能,从而实现从微观和宏观层面揭示稻飞虱灾变规律(图1),提出稻飞虱可持续治理策略。

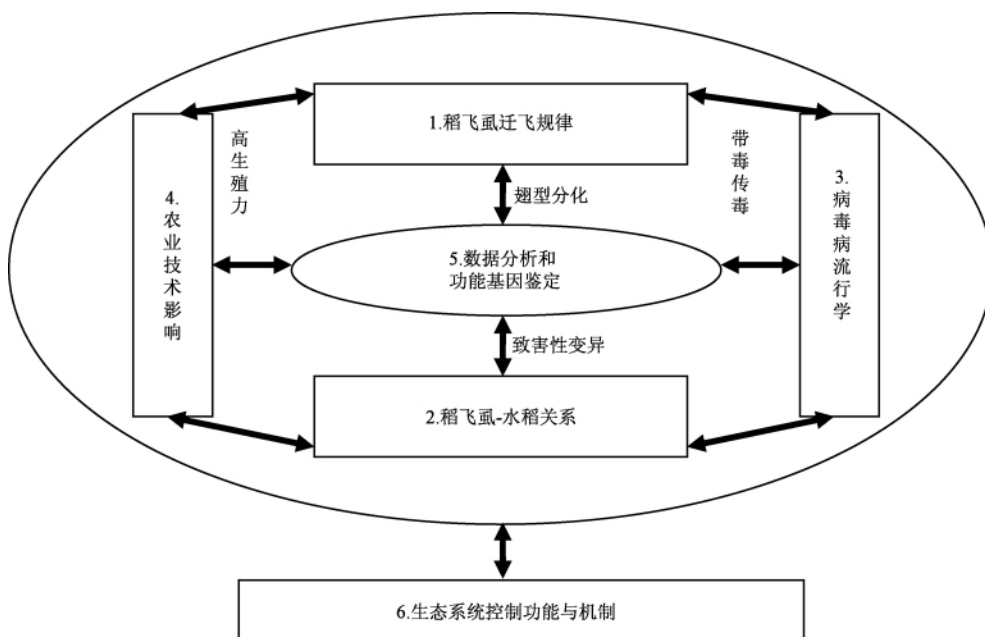


图1 各个研究方向之间的相互关系图

Fig.1 The relationship among six major researches

5 展望

基于稻飞虱研究现状、存在问题和发展方向,国家重点基础研究发展计划(“973”项目)“稻飞虱灾变机理及可持续治理的基础研究”(2010CB126200)于2009年10月经科技部批准正式立项。该项目由浙江大学姜永根教授担任首席科学家,由浙江大学主持,南京农业大学、中山大学、中国科学院上海植物生理生态研究所、中国

农业科学院植物保护研究所、中国水稻所、浙江省农科院和扬州大学7家单位参加。

通过973项目“稻飞虱灾变机理及可持续治理的基础研究”的实施,将在稻飞虱迁飞规律、稻飞虱重要生物学特性分子基础、水稻、稻飞虱和病毒互作机理、集约农业技术导致稻飞虱频繁灾变的机制等方面取得原创性科学成果;克隆一批与稻飞虱重要生物学特性、水稻抗性等相关的基因,并阐明其生物学功能;建立一套调控稻田生态系

统抗性与协调稻飞虱区域性治理技术的理论体系,为实现稻飞虱及其传播的病毒病的准确预警、抗性品种的培育和持续利用、稻田生态系统调控功能的增强以及建立协调集约农业技术和稻飞虱的可持续治理技术体系提供重要的理论依据和技术支持。同时,丰富和发展我国害虫管理的科学理论与实践,提升我国有害生物防控的原始创新和集成创新能力,使我国稻飞虱灾变规律和治理体系研究居国际领先。

参考文献 (References)

- 陈法军,张珏锋,陈建明,郑许松,陈列忠,俞晓平,2006. 水稻与褐飞虱互作过程中体内类酵母共生菌的个体大小和数量性状变化. 浙江农业学报,18 (5): 284—298.
- 陈涛,张亚东,朱镇,赵凌,林静,张所兵,王才林,2006. 水稻条纹叶枯病抗性遗传和育种研究进展. 江苏农业科学, (2): 1—4.
- 程家安,朱金良,祝增荣,章连观,2008. 稻田飞虱灾变与环境调控. 环境昆虫学报,30 (2): 176—182.
- Cheng JA, 2008. New development of rice planthopper problems and relevant causes in China. Proceeding of Rice Planthopper Workshop in IRRI.
- Cheng JA, Zhao WC, Lou YG, Zhu ZR, 2001. Intra- and Inter-specific effects of the brown planthopper and white-backed planthopper on their population performance. *J. Asia-Pacific Entomol.*, 4 (1): 85—92.
- 程遐年,吴进才,马飞,2003. 褐飞虱:研究与防治. 中国农业出版社. 373.
- Ding M, Gao QK, Mo JC, Chen JA, 2007. Construction and validation of an insecticide resistance-associated DNA microarray. *J. Pestic. Sci.*, 32 (1): 32—41.
- 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. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 106 (52): 22163—22168.
- 段灿星,张世贤,陈青,程治军,翟虎渠,万建明,2003. 水稻种质资源抗灰飞虱评价及机制分析. 中国水稻研究,17 (增刊): 425—430.
- 关秀杰,傅强,王桂荣,赖凤香,张志涛,2004. 不同致害性褐飞虱种群的 DNA 多态性研究. 昆虫学报,47 (2): 152—158.
- 寒川一成,曾娟,钱忠海,2003a. 应用 DNA 标记研究稻飞虱的抗虫基因. 中国水稻科学,17 (增刊): 37—46.
- 寒川一成,刘光杰,滕凯,林慧芳,沈丽丽,2003b. 中国梗稻品种春江 06 的抗白背飞虱机理. 中国水稻科学,17 (增刊): 56—66.
- Hao PY, Liu CX, Wang YY, Chen RZ, Tang M, Du B, Zhu LL, He GC, 2008. Herbivore-induced callose deposition on the sieve plates of rice: An important mechanism for host resistance. *Plant Physiol.*, 146: 1810—1820.
- Hare DJ, 1994. Status and prospects for an integrated approach to the control of rice planthoppers // Denno RF, Perfect TJ (eds.). *Planthoppers: Their Ecology and Management*. Chapman & Hall, New York, London. 615—632.
- Heong KL, 2008. Are planthopper problems due to breakdown in ecosystem services? Proceeding of Rice Planthopper Workshop in IRRI.
- Huang Z, He G, Shu L, Li X, Zhang Q, 2001. Identification and mapping of two brown planthopper resistance genes in rice. *Theor. Appl. Genet.*, 102 (6—7): 929—934.
- Kobayashi T, Noda H, 2007. Identification of Y chromosomal PCR marker and production of a selected strain for molecular sexing in the brown planthopper, *Nilaparvata lugens*. *Arch. Insect Biochem. Physiol.*, 65: 1—10.
- 雷娟利,吕永平,金登迪,陈剑平,陈声祥,1999. 转基因水稻对水稻齿叶矮缩病毒(RRSV)抗性评价. 浙江农业学报,11 (5): 217—222.
- 李青,罗善昱,1999. 褐飞虱生物型测定及其与迁飞关系分析. 昆虫知识,36 (5): 257—263.
- Liu Z, Williamson MS, Lansdell SJ, Denholm I, Han Z, Millar NS, 2005. A nicotinic acetylcholine receptor mutation conferring targetsite resistance to imidacloprid in *Nilaparvata lugens* (brown planthopper). *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 102: 8420—8425.
- 刘泽文,韩召军,王荫长,2002. 羧酯酯酶和乙酰胆碱酯酶在褐飞虱对甲胺磷抗性发展中的作用. 农药学学报,4 (4): 51—55.
- 龙丽萍,2005. 水稻飞虱对杀虫剂敏感性变化动态规律的研究. 华中农学报,24 (1): 15—20.
- Lou YG, Cheng JA, 2003. Role of rice volatiles in the foraging behaviour of the predator *Cyrtorhinus lividipennis* Reuter for the rice brown planthopper *Nilaparvata lugens* (Stål). *Biocontrol*, 48: 73—86.
- Lou YG, Ma B, Cheng JA, 2005. Attraction of the parasitoid *Anagrus nilaparvatae* Pang et Wang to rice volatiles induced by the rice brown planthopper *Nilaparvata lugens* (Stål). *J. Chem. Ecol.*, 31 (10): 2359—2374.
- Lu YJ, Wang X, Lou YG, Cheng JA, 2006. Role of ethylene signaling in the production of rice volatiles induced by the rice brown planthopper *Nilaparvata lugens*. *Chin. Sci. Bull.*, 51 (20): 2457—2465.
- Lu Z, Heong KL, Yu X, Hu C, 2005. Effects of nitrogen on the tolerance of brown planthopper, *Nilaparvata lugens* to adverse environmental factors. *Insect Sci.*, 12: 121—128.
- 吕仲贤, Villareal S, 俞晓平, Kong-Luen H, 2004. 氮肥对

- 稻株含水量和伤流液的影响及其与稻飞虱为害耐性的关系. 中国水稻科学, 18 (2): 161—166.
- Noda H, Kawai S, Koizumi Y, Matsui K, Zhang Q, Furukawa S, Shimomura M, Mita K, 2008. Annotated ESTs from various tissues of the brown planthopper *Nilaparvata lugens*: A genomic resource for studying agricultural pests. *BMC Genomics*, 9: 117—134.
- Settle WH, Ariawan H, Astuti ET, Cahyana W, Hakim AL, Hindayana D, Lestari AS, Pajarnigsih, 1996. Managing tropical rice pests through conservation of generalist natural enemies and alternative prey. *Ecology*, 77 (7): 1975—1988.
- 沈君辉, 尚金海, 刘光杰, 2003a. 中国的白背飞虱研究概况. 中国水稻科学, 17 (增刊): 7—22.
- 沈君辉, 王燕, 寒川一成, 服部诚, 刘光杰, 2003b. 抗虫水稻上饲养的白背飞虱种群的致害性变化. 中国水稻科学, 17 (增刊): 84—88.
- Small GJ, Hemingway J, 2000. Molecular characterization of the amplified carboxylesterase gene associated with organophosphorus insecticide resistance in the brown planthopper, *Nilaparvata lugens*. *Insect Mol. Biol.*, 9: 647—653.
- 唐健峰, 陈祥盛, 田华梅, 2008. 贵州省稻飞虱抗性初步研究. 中国植保导报, 28 (4): 36—38.
- Wang X, Zhou GX, Xiang CY, Du MH, Cheng JA, Liu SS, Lou YG, 2008. beta-Glucosidase treatment and infestation by the rice brown planthopper *Nilaparvata lugens* elicit similar signaling pathways in rice plants. *Chin. Sci. Bull.*, 53 (1): 53—57.
- 王彦华, 李永平, 陈进, 沈晋良, 李文红, 高聪芬, 庄永林, 戴德江, 周威君, 梁桂梅, 邵振润, 2008. 褐飞虱对吡虫啉敏感性的时空变化及现实遗传力. 中国水稻科学, 22 (4): 421—425.
- Watanabe T, Seino H, 1991. Correlation between immigration area of rice planthoppers and the low-jet system in Japan. *Appl. Entomol. Zool.*, 26: 457—462.
- Wilby A, Lan LP, Heong KL, Huyen NPD, Quang NH, Minh NV, Thomas MB, 2006. Arthropod diversity and community structure in relation to land use in the Mekong Delta, Vietnam. *Ecosystems*, 9: 538—549.
- Wilby A, Villareal S, Lan LP, Heong KL, Thomas M, 2005. Functional benefits of predator species diversity depend on prey identity. *Ecol. Entomol.*, 30: 1—6.
- 乌慧玲, 许晓风, 2004. 褐飞虱生物型的分子生物学研究进展. 植物保护, 30 (4): 11—14.
- Wu JC, Xu JX, Liu JL, Yuan SZ, Cheng JA, Heong KL, 2001. Effects of herbicides on rice resistance and multiplication and feeding of brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål). *Int. J. Pest Manag.*, 47 (2): 153—159.
- 夏敬源, 2008. 我国重大农业生物灾害暴发现状与防控成效. 中国植保导报, 28 (1): 5—9.
- Xiang CY, Ren N, Wang X, Sumera A, Cheng JA, Lou YG, 2008. Preference and performance of *Anagrus nilaparvatae* (Hymenoptera: Mymaridae): Effect of infestation duration and density by *Nilaparvata lugens* (Homoptera: Delphacidae). *Environ. Entomol.*, 37 (3): 748—754.
- 徐广春, 顾中言, 徐德进, 许小龙, 石伟山, 2008. 五种常用杀虫剂对灰飞虱繁殖力的影响. 植物保护学报, 35 (4): 361—366.
- Yang Z, Yang H, He G, 2007. Cloning and characterization of two cytochrome P450 CYP6AX1 and CYP6AY1 cDNAs from *Nilaparvata lugens* Stål (Homoptera: Delphacidae). *Arch. Insect Biochem. Physiol.*, 64: 88—99.
- Yang Z, Zhang F, He Q, He G. 2005. Molecular dynamics of detoxification and toxin-tolerance genes in brown planthopper (*Nilaparvata lugens* Stål, Homoptera: Delphacidae) feeding on resistant rice plants. *Arch. Insect Biochem. Physiol.*, 59: 59—66.
- 杨之帆, 何光存, 2006. 褐飞虱羧酸脂酶基因 cDNA 片段的克隆及表达分析. 湖北大学学报, 28 (2): 195—198.
- 印建莉, 胡君欢, 徐海伟, 吴进才, 王飞, 杨国庆, 2008. 杀虫剂胁迫下褐飞虱迁飞虫和本地虫后代体内粗脂肪、可溶性糖及氨基酸含量比较. 昆虫学报, 51 (11): 1103—1112.
- 张恒木, 雷娟利, 陈剑平, 吕永平, 陈声祥, 薛庆中. 2001. 浙江和河北发生的一种水稻、小麦、玉米矮缩病是水稻黑条矮缩病毒引起的. 中国病毒学, 16 (3): 245—251.
- 张恒木, 孙焕然, 王华弟, 陈剑平, 2007. 水稻条纹叶枯病毒分子生物学研究进展. 植物保护学报, 34 (4): 436—440.
- Zhang Q, 2007. Strategies for developing green super rice. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 104 (42): 16402—16409.
- 赵伟春, 2003. 应用单抗评价中性昆虫在稻田食物网中的作用. 浙江大学博士后研究报告.
- 周国辉, 温锦君, 蔡德江, 李鹏, 许东林, 张曙光, 2006. 呼肠孤病毒科斐济病毒属一新种: 南方水稻黑条矮缩病毒. 科学通报, 53 (20): 2500—2508.
- 周美军, 2008. 褐飞虱不同地理种群体内化学元素检测与分析. 硕士学位论文. 杭州: 浙江大学.
- Zhu ZR, Cheng JA, Jiang MX, 2004. Complex influence of rice variety, fertilization timing and insecticides on population of *Sogatella furcifera* (Horvath) and *Nilaparvata lugens* (Stål) (Homoptera: Delphacidae) and their natural enemies in rice, Hangzhou, China. *J. Pest Sci.*, 77: 65—74.