

山栏稻对褐飞虱抗性评价

刘子杰^{1,2}, 娄永根^{1,2*}, 吕宝乾^{3,4**}

1. 浙江大学昆虫科学研究所, 浙江杭州 310058; 2. 浙江大学海南研究院, 海南三亚 572025; 3. 中国热带农业科学院环境与植物保护研究所, 海南海口 571101; 4. 中国热带农业科学院三亚研究院/海南省南繁生物安全与分子育种重点实验室, 海南三亚 572025

摘要: 山栏稻 (*Oryza sativa* L.) 是海南特有品种, 有着优异的食味品质性状, 营养丰富, 同时还具有抗病、抗旱、耐热等优良的抗逆特性。但目前对山栏稻抗虫方面研究较少。为此, 本研究分别以 TN1 和 RHT 为感虫和抗虫对照品种, 对山栏柴红米、山栏尖山栏糯和山栏硬米高产 3 个山栏稻品种对褐飞虱的抗性进行评价, 并分析其抗性机理。结果表明: 在 3 个山栏稻品种中, 山栏尖山栏糯在苗期的抗性表现为抗, 另外 2 个品种均表现为感; 在分蘖期, 3 个山栏稻品种对褐飞虱的抗性均显著高于 TN1。抗性机理研究表明: 3 个山栏稻品种和抗虫对照品种 RHT 外层叶鞘部位厚壁组织的厚度以及细胞壁组成成分木质素、果胶、纤维素和半纤维素含量均显著高于感虫对照品种 TN1。同时, 3 个山栏稻品种中本底和褐飞虱为害诱导的 JA、JA-Ile、ABA 和 SA 含量在各个时间点均显著高于 TN1, 并且山栏尖山栏糯体内 ABA 的含量在各个时间均为最高。这些结果表明, 山栏稻外层叶鞘部位厚的厚壁组织及其 JA、ABA 和 SA 信号途径快速且强烈的响应, 可能是山栏稻品种对褐飞虱抗性强于 TN1 的一个主要原因。

关键词: 山栏稻; 褐飞虱; 抗虫相关植物激素; 食草性昆虫抗性

中图分类号: S435.112.3 文献标志码: A

Evaluation of the Resistance of Shanlan Upland Rice to Brown Planthopper

LIU Zijie^{1,2}, LOU Yonggen^{1,2*}, LYU Baoqian^{3,4**}

1. Institute of Insect Sciences, Zhejiang University, Hangzhou, Zhejiang 310058, China; 2. Hainan Institute, Zhejiang University, Sanya, Hainan 572025, China; 3. Environment and Plant Protection Institute, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences, Haikou, Hainan 571101, China; 4. Sanya Research Institute, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences / Hainan Key Laboratory for Biosafety Monitoring and Molecular Breeding in the Off-season Reproduction Regions, Sanya, Hainan 572025, China

Abstract: Shanlan upland rice (*Oryza sativa* L.) is an unique variety in Hainan, with excellent taste quality traits and rich nutrition. At the same time, it also has excellent stress resistance, such as disease resistance, drought resistance and heat resistance. However, thus far, the resistance of Shanlan upland rice to herbivores remains largely unknown. Thus, in this study, using TN1 and RHT as susceptible and resistant control varieties, respectively, the resistance of three Shanlan upland rice varieties, Shanlanchaihongmi, Shanlanjianshanlannuo and Shanlanyingmigaochan to BPH was evaluated, and their resistance mechanisms were analyzed. The results showed that at the seedling stage, the variety of Shanlanjianshanlannuo showed resistant to *Nilaparvata lugens*, brown planthopper BPH, whereas the other two varieties were susceptible to BPH. At the tillering stage, the resistance of the three rice cultivars to BPH was all significantly higher than that of TN1. The mechanism studies revealed that the thickness of the thick-walled tissue in the outer leaf sheaths and the level of cell wall components including lignin, pectin, cellulose and hemicellulose were significantly higher in the three Shanlan upland rice cultivars and the insect-resistant control cultivar RHT than the insect-susceptible control cul-

收稿日期 2023-05-05; 修回日期 2023-05-31

基金项目 海南省国际科技合作研发项目 (No. GHYF2022002); 海南省重大科技计划项目 (No. ZDKJ202002, No. ZDKJ201901)。

作者简介 刘子杰 (1997—), 女, 硕士研究生, 研究方向: 水稻与褐飞虱互作; *同等贡献作者: 娄永根 (1964—), 男, 博士, 教授, 研究方向: 昆虫与植物分子互作。**通信作者 (Corresponding author): 吕宝乾 (LYU Baoqian), E-mail: lvbaoqian@hotmail.com。

tivar TN1. Moreover, the basal and BPH-induced levels of JA, JA-Ile, ABA and SA in the three Shanlan upland rice cultivars were significantly higher than those in TN1, and the content of ABA in Shanlanjianshanlannuo plants was the highest in all of the tested varieties. The results demonstrated that the thickness of the thick-walled tissue of the outer leaf sheaths of Shanlan upland rice and the rapid and strong responses of JA, ABA and SA signaling pathways to BPH infestation might be the major reasons why the BPH resistance is stronger in Shanlan upland rice cultivars than TN1.

Keywords: Shanlan upland rice; brown planthopper; defense-related phytohormone; herbivore resistance

DOI: 10.3969/j.issn.1000-2561.2024.08.016

水稻作为我国十分重要的粮食作物，对其安全生产的保障举足轻重。然而褐飞虱[*Nuaparvata lugens* (Stål)]是一种具有迁飞和爆发性的昆虫^[1]，通过取食、产卵和传播病毒给水稻生产带来巨大的经济损失^[2]。现如今防治褐飞虱最环保、有效、经济的方法就是对抗虫品种的合理利用^[3-4]。因此，研究水稻抗虫机理、挖掘新的水稻抗虫基因、培育新的水稻抗虫品种对我国水稻生产具有重要意义^[5]。

已有研究表明，水稻内源的茉莉酸(jasmonic acid, JA)、水杨酸(salicylic acid, SA)、脱落酸(abscisic acid, ABA)等植物激素在调控水稻对褐飞虱的抗性中发挥着重要作用^[6]。在水稻中，JA信号通路损伤突变体(*OsAOC*或*OsMYC2*敲除突变体)体内次生代谢物，如酚胺类、黄酮类和挥发物等物质显著降低，最终导致褐飞虱的卵孵化率显著上升，水稻抗性减弱^[7]。研究发现，稻纵卷叶螟(*Cnaphalocrocis medinalis*)取食水稻叶片能够诱导SA产生，且外施SA提高了水稻TrypPIs的含量；抗虫水稻品种*bph6*受到褐飞虱为害后能积累更高的SA水平，表明SA参与调控水稻对不同类型害虫为害的应答^[8-9]。研究表明，外施ABA的水稻在褐飞虱为害后，体内 β -1,3-葡聚糖酶活性降低，胍胍质合成酶活性升高，诱导产生的胍胍质影响褐飞虱卵黄原蛋白的转录和褐飞虱的产卵行为，最终提高水稻对褐飞虱的抗性；最近研究发现，ABA水解酶*OsABA8ox3*也参与该过程的调控^[10-12]。此外，水稻对褐飞虱的抗性也与水稻厚壁组织的厚度有关^[13]。厚壁组织位于表皮下，是维管束附近的结构支持组织，距离水稻叶鞘维管束只有1到2层细胞。厚壁组织包含多层细胞，坚硬的次生壁形成1个厚厚的区域，以保护和机械支撑内部组织。这表明它可能在褐飞虱口针到达韧皮部取食的过程中发挥作用。

山栏稻是适合海南中西部干旱地区种植的特有稻种资源。作为珍贵种质资源的山栏稻，具有

许多优良的抗逆特性，比如抗病、抗旱、耐热等。但是抗虫方面的信息报道较少^[14-15]。山栏稻抗虫性评价是水稻抗虫的种质资源获得的重要环节，可进一步应用于水稻育种，这对改良、利用和保护山栏稻种质资源具有重要意义。

1 材料与方法

1.1 材料

1.1.1 供试虫源 用于试验的褐飞虱[*Nuaparvata lugens* (Stål), rice brown planthopper, BPH]种群来自海南三亚稻田，在人工气候室条件下[温度(26±2)℃，光照12h，湿度70%~80%]，用催芽7d左右的TN1水稻幼苗饲喂并进行种群繁殖。本试验的褐飞虱均为室内培养30代以上，且试验前通过苗期抗性鉴定试验对褐飞虱致害力进行评价。进行生测测定试验前，选取数量比为2:1的初羽化BPH雌成虫和雄成虫至新笼中，用TN1水稻苗(催苗后约7d左右)继续饲养，让其自由交配和怀卵，3~4d后挑选大小一致BPH怀卵雌成虫用于相应的生物测定试验。

1.1.2 供试水稻 在本研究中，所用水稻品种分别为感虫对照品种Taichung native 1(TN1)、抗虫对照品种Rathu Heenati(RHT)和3个山栏稻品种(山栏柴红米、山栏尖山栏糯和山栏硬米高产)。前2个品种由中国水稻研究所提供种子，后面3个山栏稻品种为海南当地品种，由海南琼中村民提供。将水稻种子放于培养皿中，用清水浸泡24h使种子发芽，其后注意清洗，并保持种子表面呈湿润且非浸泡状态，待苗长高至4~6cm后转移至30L塑料筐中并置于温室[温度(28±2)℃，光照14L:10D，湿度50%~60%]，期间每10d左右更换培养液1次。待生长30d后，选取生长状态较好、长势一致的水稻，摘除黄叶，根据不同试验需要提前3~4d以单株形式转移至不透光的塑料杯

(直径 8 cm, 高 10 cm) 中, 用相同的营养液培养, 恢复生长 3~4 d 后用于后续试验。

1.2 方法

1.2.1 苗期抗性试验 采用标准苗期集团筛选法 (SSST 法) [16]。将每个品种的水稻种子 (包括感虫对照 TN1 和抗虫对照 RHT) 播种于育秧盘中, 每品种 10 穴, 设 3 次重复。各品种随机排列。试验于室外进行, 采用自然光照。种子发芽 1 周后去掉未发芽的种子或者生长不佳的稻苗, 每穴只留 1 株健康稻苗。到 2 叶 1 心时期, 平均每株水稻苗接入褐飞虱 1~2 龄若虫 5~6 头。当 TN1 受害率达 70% 时, 每天记录各品种稻苗受害情况; 当 TN1 全部枯死时, 评定各品种抗性等级: 死苗率低于 1.0% 为免疫, 死苗率 1.1%~10.0% 为 1 级 (高抗)、10.1%~30.0% 为 3 级 (抗)、30.1%~50.0% 为 5 级 (中抗)、50.1%~70.0% 为 7 级 (感)、高于 70.1% 为 9 级 (高感) [17]。

1.2.2 分蘖期抗性试验 接虫时, 将不同水稻品种分组。每株稻苗茎秆下部罩上特制的玻璃筒 (直径 4 cm, 高 8 cm, 筒壁均匀分布 48 个直径 0.8 mm 的小孔), 然后接入初孵若虫 20 头, 玻璃管的上端用海绵封口。每个处理设置 10 个重复。每天记录若虫存活情况, 直到第 12 天。根据结果计算若虫存活率。

按上述分组每株水稻苗接入 10 头褐飞虱待产卵雌成虫, 每个水稻品种重复 10 次。24 h 后去除褐飞虱成虫。每天观察记录各水稻苗上孵化的若虫数, 至无若虫孵化时, 剪取水稻苗于显微镜下计数未孵化卵的数量, 计算卵孵化率。

按上述分组每株稻苗茎秆下部罩上特制的玻璃筒 (直径 4 cm, 高 8 cm, 筒壁均匀分布 48 个直径 0.8 mm 的小孔), 筒内放置 1 头初羽化雌成虫和 1 头初羽化雄成虫。8 d 后, 将虫移除, 每个处理设置 10 个重复, 使用电子显微镜检查每株水稻上的产卵量。

1.2.3 厚壁组织厚度测量 切取水稻苗叶鞘, 长约 2 cm, 固定在 FAA 溶液中, 然后进行脱水、包埋、切片、番红固绿、全片扫描。用 NDP.view 2 软件对水稻苗最外两层叶鞘厚壁组织厚度进行分析。

1.2.4 细胞壁组成成分测定 取水稻苗最外两层水稻叶鞘 (长约 2 cm) 进行细胞壁组分的测量。

果胶含量测定: 采用比色法测定。参照苏州科铭生物技术有限公司总果胶试剂盒提供的实验

方法。

木质素含量测定: 取样品 300 mg, 加入甲醇反复震荡洗涤, 剩余组织残渣烘干后用于木质素的提取。具体提取方法参考 XU 等 [18] 的方法, 使用分光光度计检测, 设置 3 个生物学重复。

纤维素含量测定: 首先制备细胞壁物质, 获得的细胞壁物质进行纤维素的提取和测定。参照苏州科铭生物技术有限公司纤维素试剂盒提供的实验方法。

1.2.5 激素含量测定 水稻生长 25~30 d 后, 单株移至塑料杯中, 每株水稻接 15 头 BPH 怀卵雌成虫, BPH 怀卵雌成虫处理 0、8、24 h 后, 用剪刀剪取 BPH 产卵、为害部位的水稻茎秆, 迅速浸入液氮中, -80 °C 保存。称取液氮研磨后的样品 0.15 g 左右, 每个处理设置 3 个生物学重复。JA、JA-Ile、SA、ABA 激素含量的提取及测定方法参照 HETTENHAUSEN 等 [19] 的方法。

1.3 数据处理

采用 Excel 软件进行数据整理, 根据试验设计和统计分析原理, 利用 SPSS 16.0 (Chicago, Illinois State, USA) 软件完成数据统计分析。本试验数据均先采用单因素方差分析 (one-way ANOVA), 再采用 Tukey's HSD post-hoc tests 进行检验。

2 结果与分析

2.1 不同水稻品种苗期抗褐飞虱鉴定结果

参试的 5 个水稻品种, 经苗期抗性鉴定, RHT 和山栏尖山栏糯在苗期抗性较好, 分别为高抗和抗; 山栏柴红米和山栏硬米高产则表现为感 (表 1)。

表 1 苗期的水稻品种对褐飞虱的抗性水平
Tab. 1 Resistance level of different rice varieties to *N. lugens* at seedling stage

品种 Variety	死苗率 Mortality/%	抗级 Resistance grade
TN1	100.0±0.0 ^a	9 (HS)
RHT	3.3±3.3 ^c	1 (HR)
山栏柴红米	60.0±5.8 ^b	7 (S)
山栏尖山栏糯	10.0±3.3 ^c	3 (R)
山栏硬米高产	63.3±8.8 ^b	7 (S)

注: HS 为高感, HR 为高抗, R 为抗, S 为感; 同列不同小写字母表示差异显著 ($P<0.05$)。

Note: HS indicates highly susceptible; HR indicates highly resistance; R indicates resistance; S indicates susceptible; Different lowercase letters in the same column indicate significant difference ($P<0.05$).

2.2 不同水稻品种成株期对褐飞虱生长发育繁殖的影响

褐飞虱初孵若虫在 5 个品种上的存活率存在显著差异，其中在 TN1 上的存活率最高，为 73.5%；在抗虫对照品种 RHT 上的存活率最低，为 35.0%；而在山栏柴红米、山栏尖山栏糯、山栏硬米高产上的存活率介于上述二者之间，分别为 44%、59%、46.5%（图 1A）。褐飞虱雌成虫在 TN1 上的卵孵化率最高，为 73.17%，在山栏柴红米、山栏尖山栏糯、山栏硬米高产上的卵孵化率分别为 66.69%、65.52%、67.22%，在 RHT 上的

卵孵化率最低，为 61.09%；在 TN1 上的卵孵化率显著高于 3 种山栏稻和 RHT（图 1B）。褐飞虱雌成虫在 TN1 上的产卵量（244.3 粒）显著高于其在 3 种山栏稻品种上产卵量；在山栏硬米高产上的产卵量为 197.5 粒，在山栏柴红米的产卵量为 172.6 粒，在山栏尖山栏糯的产卵量为 176.7 粒，在 RHT 的产卵量为 131.3 粒（图 1C）。

2.3 不同水稻品种厚壁组织厚度

对 5 个水稻品种叶鞘进行石蜡切片，结果显示 RHT 以及 3 个山栏稻品种最外两层叶鞘厚壁组织的厚度均显著厚于 TN1（图 2）。

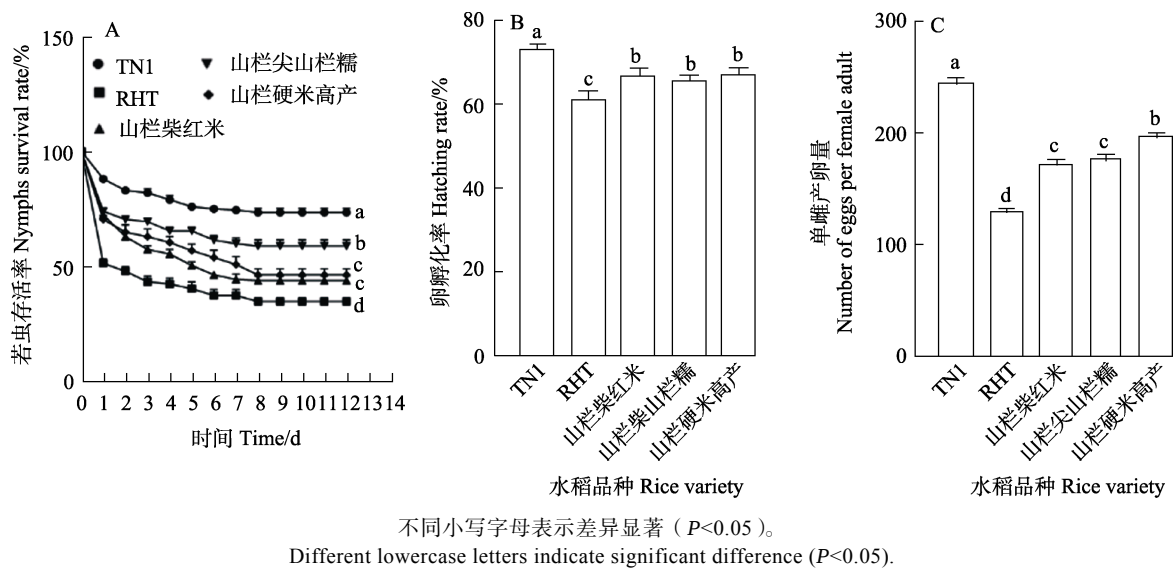
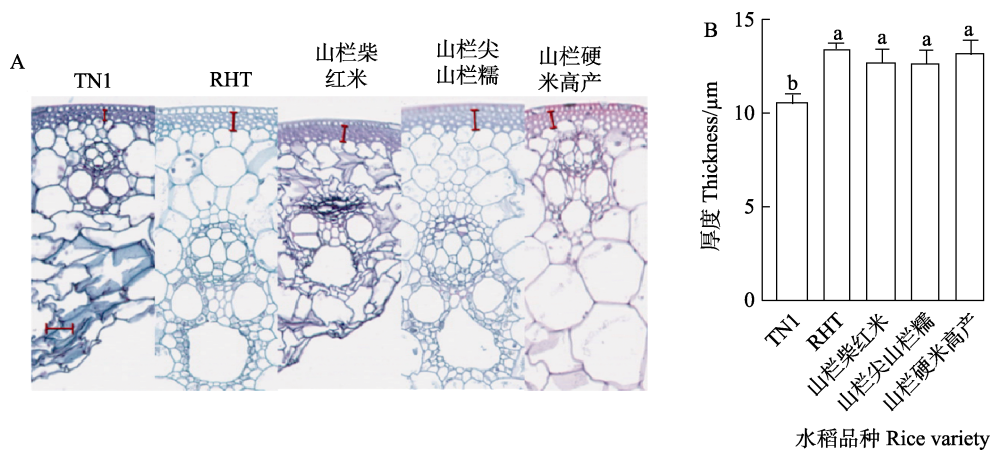


图 1 分蘖期水稻品种对褐飞虱若虫 (A)、卵存活率 (B)、雌成虫产卵量 (C) 的影响

Fig. 1 Effects of rice varieties at tillering stage on the survival rate of BPH nymphs (A), eggs hatching rate (B) and the fecundity of BPH female adults (C)



A: 40 日龄水稻叶鞘石蜡切片厚壁组织，比例尺=20 μm ；B: 厚壁组织厚度；不同小写字母表示显著差异 ($P < 0.05$)。

A: Thick-walled tissue of 40-day-old rice leaf sheath paraffin section, scale bar = 20 μm ; B: Thickness of thick-walled tissue; Different lowercase letters indicate significant difference ($P < 0.05$).

图 2 BPH 为害前各水稻品种叶鞘厚壁组织及其厚度

Fig. 2 Leaf sheath thick-walled tissue and its thickness of different rice cultivars before BPH infestation

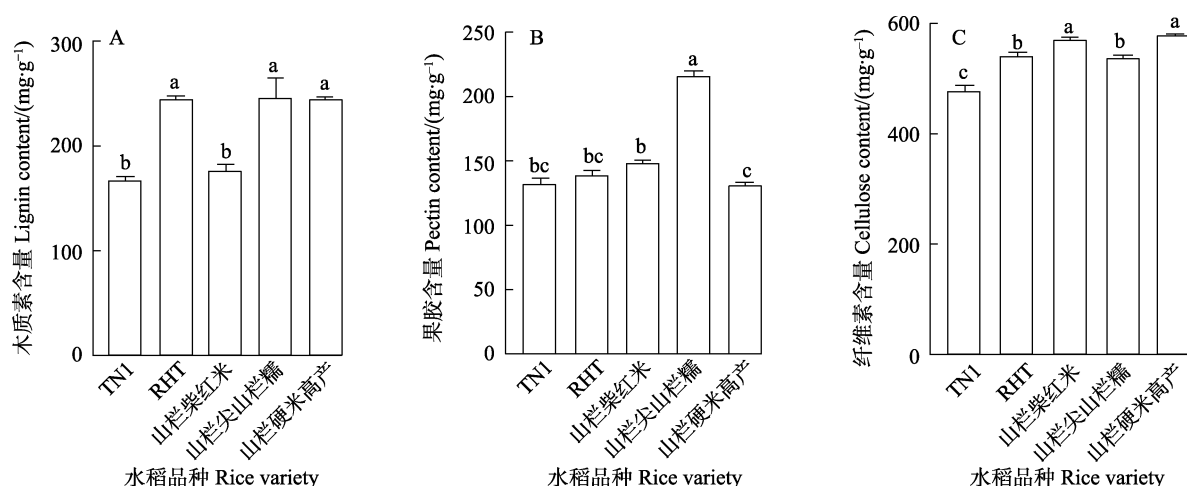
2.4 不同水稻品种细胞壁组成成分含量

对水稻叶鞘外层细胞壁组成成分木质素、果胶、纤维素进行测定, 结果表明 RHT、山栏尖山栏糯及山栏硬米高产品种体内木质素含量均显著高于 TN1 (图 3A); 山栏尖山栏糯体内果胶含量显著高于其他 4 种水稻品种 (图 3B); RHT 与 3 种山栏糯体内纤维素含量均显著高于 TN1 (图 3C)。

2.5 褐飞虱为害对水稻体内激素含量的影响

研究结果表明, 3 个山栏糯品种中本底的 JA

和 JA-Ile 含量均显著高于 TN1 和 RHT, 其中尤以山栏硬米高产品种中 JA 含量最高; 褐飞虱为害 8~24 h 时 5 个水稻品种体内 JA 含量整体呈先上升后下降的趋势, 并且总体上 3 个山栏糯品种和 RHT 中的 JA 和 JA-Ile 含量均显著高于 TN1 (图 4A、图 4B)。RHT 品种和 3 个山栏糯品种中的 SA 和 ABA 含量, 无论是本底的还是褐飞虱为害 8 h 或 24 h 诱导的, 均显著高于品种 TN1 (图 4C、图 4D)。

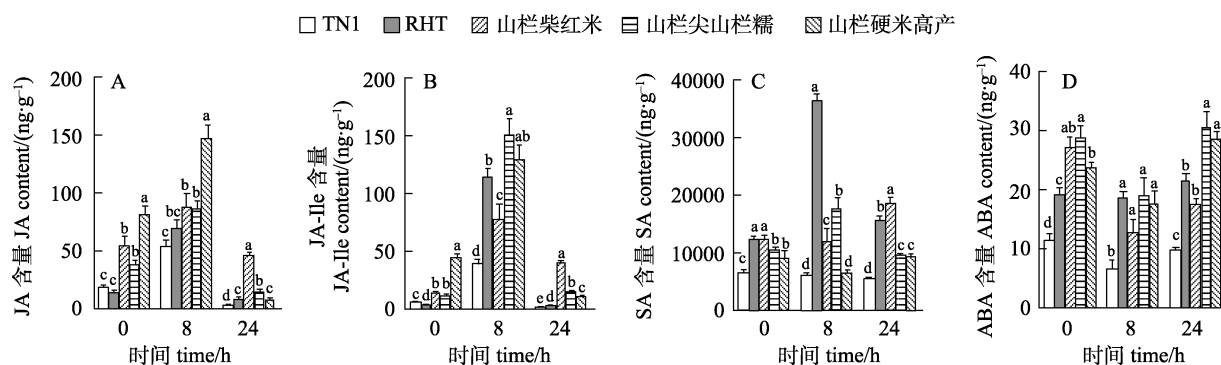


不同小写字母表示显著差异 ($P < 0.05$)。

Different lowercase letters indicate significant difference ($P < 0.05$).

图 3 BPH 为害前各水稻品种叶鞘木质素 (A)、果胶 (B)、纤维素 (C) 含量

Fig. 3 Content of lignin (A), pectin (B) and cellulose (C) in leaf sheaths of rice cultivars before BPH infestation



不同小写字母表示显著差异 ($P < 0.05$)。

Different lowercase letters indicate significant difference ($P < 0.05$).

图 4 BPH 为害不同时间后各水稻品种内 JA、JA-Ile、SA、ABA 的含量

Fig. 4 The content of JA, JA-Ile, SA and ABA in leaf sheaths of five rice cultivars at different BPH infestation time

3 讨论

本研究通过开展 3 种山栏糯对褐飞虱抗性评价, 发现相比于 TN1, 山栏糯对 BPH 的生长与繁殖有一定抑制作用, 说明山栏糯对褐飞虱具有一定的抗性。其中, 山栏尖山栏糯在 3 种山栏糯中抗性最好, 抗性级别最高。

BPH 是一种具有毁灭性的水稻害虫, BPH 的口针穿过厚壁组织, 在韧皮部建立为害位点。前人研究结果表明厚壁组织增厚是阻止褐飞虱到达韧皮部进行为害的物理障碍, 从而增加水稻对 BPH 的抗性^[13]。本研究结果显示, RHT 及 3 种山栏糯厚壁组织厚度在褐飞虱为害前显著高于 TN1,

并且细胞壁组成成分的含量均显著高于 TN1, 厚壁组织的增厚与细胞壁组成成分密切相关, 而厚壁组织的增厚又进一步增加水稻对褐飞虱的抗性。这些研究结果表明, 加强通往韧皮部路径上的细胞壁可能是抵抗植物韧皮部昆虫为害的常见机制。

植物激素在植物抵御昆虫为害中发挥重要作用。JA 信号通路在调控水稻抗 BPH 中发挥着重要作用。为了应对 BPH 的攻击, JA 在水稻叶鞘中迅速积累, 随后激活下游 JA 介导的防御反应, 如防御性次生代谢产物的生物合成。而 JA-Ile 是 JA 的活性物质, 前人研究表明, 植物在受到外界胁迫后会促进体内 JA-Ile 的合成, 进而诱导植物形成防御系统, 诱导防御相关基因表达以保护植株免受外界胁迫损伤^[20]。目前研究发现, 缺乏 ABA 会降低植物对植食性动物的抗性, 如有研究表明甜菜夜蛾更倾向于取食 ABA 含量低的番茄, 抗虫能力越差 ABA 含量越低^[21-23]。除此之外, 研究表明, ABA 还能提高水稻对褐飞虱的抗性, 增强水稻对褐飞虱抗性的重要原因之一是诱导了胼胝质的合成, 形成一道可有效抵御褐飞虱侵害的屏障^[24], 从而提高水稻的抗虫性。SA 普遍存在于植物体内, 并且在抗盐胁迫、抗冷、抗病和抗虫等方面扮演着重要的角色。本研究结果表明, 3 个山栏稻品种和 RHT 中褐飞虱为害诱导的 JA、JA-Ile、ABA 和 SA 含量均显著高于 TN1 品种, 表明这些植物激素可能均参与山栏稻对褐飞虱的抗性的调控。综上所述, 山栏稻对褐飞虱存在一定抗性, 其中山栏尖山栏糯的抗性表现最好。山栏稻外层叶鞘部位的厚壁组织及其 JA、ABA 和 SA 信号途径快速且强烈的响应, 可能是山栏稻品种对褐飞虱抗性强于 TN1 的一个主要原因。

参考文献

- [1] 商科科, 徐雪亮, 王晖, 胡定邦, 张青玲, 杨长举, 华红霞. 十六个水稻品种(系)对褐飞虱的抗性评价[J]. 应用昆虫学报, 2011, 48(5): 1335-1340.
SHANG K K, XU X L, WANG H, HU D B, ZHANG Q L, YANG C J, HUA H X. Resistance to brown planthopper (*Nilaparvata lugens*) of 16 rice varieties (lines)[J]. Chinese Journal of Applied Entomology, 2011, 48(5): 1335-1340. (in Chinese)
- [2] 吴碧球, 黄所生, 李成, 凌炎, 黄芊, 龙丽萍, 黄凤宽. 抗虫品种桂育 11 号对褐飞虱取食、生长发育及种群增长的影响[J]. 应用昆虫学报, 2022, 59(5): 1059-1067.
WU B Q, HUANG S S, LI C, LING Y, HUANG Q, LONG L P, HUANG F K. Feeding and population growth of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål) on the resistant rice variety Guiyu No.11[J]. Chinese Journal of Applied Entomology, 2022, 59(5): 1059-1067. (in Chinese)
- [3] HORGAN F, RAMAL A F, BENTUR J S, KUMAR R, BHANU K V, SARA O P S, ISWANTO E H, CHIEN H V, PHYU M H, BERNAL C C, ALMAZAN M L P, ALAM M Z, LU Z, HUANG S H. Virulence of brown planthopper (*Nilaparvata lugens*) populations from South and South East Asia against resistant rice varieties[J]. Crop Protection, 2015, 78: 222-231.
- [4] SARA O P S, BENTUR J S. Antixenosis and tolerance of rice genotypes against brown planthopper[J]. Rice Science, 2016, 23(2): 96-103.
- [5] 陈林, 吕静, 李晨羊, 周书行, 姜永根. 水稻磷酸核酮糖激酶基因 *OsPRK* 克隆、亚细胞定位与诱导表达分析[J]. 植物保护学报, 2020, 47(2): 283-291.
CHEN L, LYU J, LI C Y, ZHOU S X, LOU Y G. Cloning, subcellular localization and expression patterns of the phosphoribulokinase gene *OsPRK* in the rice plant[J]. Journal of Plant Protection, 2020, 47(2): 283-291. (in Chinese)
- [6] HOWE G A, JANDER G. Plant immunity to insect herbivores[J]. Annual Review of Plant Biology, 2008, 59: 41-66.
- [7] XU J, WANG X, ZU H, ZENG X, BALDWIN I T, LOU Y, LI R. Molecular dissection of rice phytohormone signaling involved in resistance to a piercing-sucking herbivore[J]. New Phytologist, 2021, 230: 1639-1652.
- [8] WANG X, HU L, ZHOU G, CHENG J, LOU Y. Salicylic acid and ethylene signaling pathways are involved in production of rice trypsin proteinase inhibitors induced by the leaf folder *Cnaphalocrocis medinalis* (Guenée)[J]. Chinese Science Bulletin, 2011, 56 (22): 2351-2358.
- [9] GUO J, XU C, WU D, ZHAO Y, QIU Y, WANG X, OUYANG Y, CAI B, LIU X, JING S, SHANGGUAN X, HE G. *Bph6* encodes an exocyst-localized protein and confers broad resistance to planthoppers in rice[J]. Nature Genetics, 2018, 50(2):297-306.
- [10] LIU J L, CHEN X, ZHANG H M, YANG X, WONG A. Effects of exogenous plant growth regulator abscisic acid-induced resistance in rice on the expression of vitellogenin mRNA in *Nilaparvata lugens* (Hemiptera: Delphacidae) adult females[J]. Journal of Insect Science (Tucson), 2014, 14: 213.
- [11] CASARETTO J A, ZUNIGA G E, CORCUERA L J. Abscissic acid and jasmonic acid affect proteinase inhibitor activities in barley leaves[J]. Journal of Plant Physiology, 2004,

- 161: 389-396.
- [12] ZHOU Y, SUN L, WANG S, XIE P, LIU J. A key ABA hydrolase gene, *OsABA8ox3* is involved in rice resistance to *Nilaparvata lugens* by affecting callose deposition[J]. Journal of Asia-Pacific Entomology, 2019, 22: 625-631.
- [13] SHI S J, WANG H Y, NIE L Y, TAN D, ZHOU C, ZHANG Q, LI Y, DU B, GUO J P, HUANG J, WU D, ZHENG X H, GUAN W, SHAN J H, ZHU L L, CHEN R Z, XUE L J, WALLING L L, HE G C. *Bph30* confers resistance to brown planthopper by fortifying sclerenchyma in rice leaf sheaths[J]. Molecular Plant, 2021, 14(10): 1714-1732.
- [14] 周述波, 贺立静, 林伟, 贺立红, 杜前进, 陈川平. 山兰稻对非生物逆境胁迫响应的研究进展[J]. 海南热带海洋学院学报, 2020, 27(2): 99-104.
- ZHOU S B, HE L J, LIN W, HE L H, DU Q J, CHEN C P. Research progress on response of Shanlan rice to abiotic stress[J]. Journal of Hainan Tropical Ocean University, 2020, 27(2): 99-104. (in Chinese)
- [15] 周述波, 贺立红, 林伟, 贺立静, 陈丽嫚, 黎明. 盐胁迫对海南山兰稻种子萌发及幼苗期生理特性的影响[J]. 分子植物育种, 2020, 18(14): 4740-4746.
- ZHOU S B, HE L H, LIN W, HE L J, CHEN L M, LI M. Effects of salt stress on seed germination and seedling physiological characteristics of Hainan Shanlan Upland rice[J]. Molecular Plant Breeding, 2020, 18(14): 4740-4746. (in Chinese)
- [16] 陈峰, 傅强, 罗举, 赖凤香, 桂连友. 苗期抗性不同的水稻品种成株期对褐飞虱的抗性[J]. 中国水稻科学, 2009, 23(2): 201-206.
- CHEN F, FU Q, LUO J, LAI F X, GUI L Y. Adult stage resistances to brown planthopper *Nilaparvata lugens* of rice varieties with different seedling resistances[J]. Chinese Journal of Rice Science, 2009, 23(2): 201-206. (in Chinese)
- [17] 吕仲贤, 俞晓平, 陶林勇, 巫国瑞, 陈建明, 郑许松, 徐红星. 水稻新品种(系)对褐飞虱抗性的评价[J]. 中国农业科学, 2002(2): 225-229.
- LYU Z X, YU X P, TAO L Y, WU G R, CHEN J M, ZHENG X S, XU H X. Resistance evaluation of newly-bred rice varieties (lines) to brown plant hopper *Nilaparvata lugens* Stål in China[J]. Scientia Agriculture Sinica, 2002, 35(2): 225-229. (in Chinese)
- [18] XU Q, YIN X, ZENG J, GE H, SONG M, XU C, LI X, FERGUSON I B, CHEN K. Activator- and repressor-type MYB transcription factors are involved in chilling injury induced flesh lignification in loquat via their interactions with the phenylpropanoid pathway[J]. Journal of Experimental Botany, 2014, 65: 4349-4359.
- [19] HETTENHAUSEN C, HEINRICH M, BALDWIN I T, WU J Q. Fatty acid-amino acid conjugates are essential for systemic activation of salicylic acid-induced protein kinase and accumulation of jasmonic acid in *Nicotiana attenuata*[J]. BMC Plant Biology, 2014, 14: 326.
- [20] LI R, WANG M, WANG Y. Flower-specific jasmonate signaling regulates constitutive floral defenses in wild tobacco[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2017, 114(34): E7205-7214.
- [21] THALER J S, BOSTOCK R M. Interactions between abscisic-acid-mediated responses and plant resistance to pathogens and insects[J]. Ecology, 2004, 85: 48-58.
- [22] BODENHAUSEN N, REYMOND P. Signaling pathways controlling induced resistance to insect herbivores in *Arabidopsis*[J]. Molecular Plant-Microbe Interactions, 2007, 20(11): 1406-1420.
- [23] DINH S T, BALDWIN I T, GALIS I. The *HERBIVORE ELICITOR-REGULATED1* gene enhances abscisic acid levels and defenses against herbivores in *Nicotiana attenuata* plants[J]. Plant Physiology, 2013, 162(4): 2106-24.
- [24] LIU J L, DU H T, DING X. Mechanisms of callose deposition in rice regulated by exogenous abscisic acid and its involvement in rice resistance to *Nilaparvata lugens* Stål (Hemiptera: Delphacidae)[J]. Pest Management Science, 2017, 73(12): 2559-2568.