应用昆虫学报 *Chinese Journal of Applied Entomology* 2013,50(6):1719 - 1725. DOI:10.7679/j.issn.2095 - 1353.2013.235

昆虫介体行为与植物病毒的传播*

施 艳 王英志 汤清波 闫凤鸣**

(河南农业大学植物保护学院 郑州 450002)

摘 要 大多数植物病毒都是依赖昆虫介体进行传播,其中超过80%的传毒介体昆虫都是属于半翅目同翅亚目。昆虫介体识别寄主植物和取食的过程与病毒的传播密切相关,本文主要综述了同翅亚目昆虫、蓟马等介体昆虫取食行为与植物病毒的相互作用方面的研究进展,着重于介绍昆虫不同取食阶段的行为对植物病毒传播的影响,病毒侵染对介体取食和识别寄主行为的影响。

关键词 刺吸式口器昆虫, 蓟马, 植物病毒, 传播, 介体行为

Interactions between insect vector behavior and plant virus transmission

SHI Yan WANG Ying-Zhi TANG Qing-Bo YAN Feng-Ming**

(College of Plant Protection, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China)

Abstract Most plant viruses are transmitted by insect vectors, particularly homopterans which transmit more than 80% of insect-transmitted viruses. Host searching and feeding behaviors of insect vectors are closely related to virus transmission. This article reviews advances in research on the interactions between the feeding behaviors of insect vectors, such as homopterans and thrips, with emphasis on the impact of insect vector behavior on plant virus transmission as well as the effects of virus infection on vector feeding and host recognition.

Key words piercing-sucking insects, thrips, plant virus, transmission, vector behavior

大多数的植物病毒都是依赖于昆虫介体的行为和扩散能力进行传播的(图1)。植物病毒的昆虫介体包括半翅目、鞘翅目、缨翅目、直翅目、革翅目、鳞翅目和双翅目,其中半翅目是迄今最重要的植物病毒介体类群。半翅目可以分为3个亚目:异翅亚目、胸喙亚目和头喙亚目。80%以上的植物病毒虫传介体都包含在后面的两个亚目中,统称为同翅亚目(Richards and Davis,1977;Nault,1997),蚜科和粉虱科是同翅亚目中传播病毒的主要介体(Nault,1997;Mitchell,2004)。鉴于病毒本身的特性,要防治植物病毒病,阻断介体的传播途径是根本的措施;研究介体行为和病毒传播的相互关系,是防治病毒病的基础和前提。因此,本文综述和评述国内外这方面的研究进展,以期为植物病毒病防治措施的制定提供理论基础,同时为利用生物技术阻断病毒传播途径提供参考和借鉴。

1 介体行为影响植物病毒传播

1.1 主要昆虫介体及其传播的病毒类型

介体昆虫传播植物病毒存在一定的特异性。不同的病毒在介体内的滞留时间、滞留位点以及病毒粒子在体内的循回情况决定了介体的传毒模式。病毒的传播模式分为循回型(circulative)和非循回型(non-circulative)传播两类,其中非循回型分为非持久性(non-persistent)和半持久性(semi-persistent)传播病毒,循回型分为循回增殖型(circulative propagative)和循回非增殖型(circulative non-propagative)病毒。非持久性病毒在介体中滞留时间很短,一般在几个小时以内,而

* 资助项目:国家转基因生物新品种培育重大专项(2009ZX08012 - 007B)。

**通讯作者,E-mail:fmyan@henau.edu.cn

收稿日期:2012-05-30,接受日期:2013-04-22

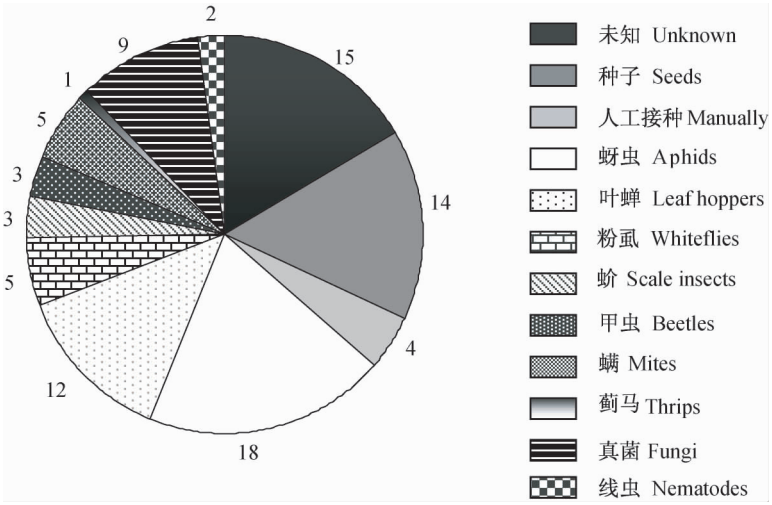

图 1 病毒的介体组成(仿 Hull,2002 重绘)

Fig. 1 Vector groups of plant viruses(from Hull, 2002)

半持久性病毒在体内滞留几天,几周甚至一年;非持久性和半持久性病毒一般在介体获毒后几秒或几分钟内就可被传播到寄主植物上;此外,它们都没有潜育期,不在介体内复制,不能垂直传播(传给子代),脱皮后就失去传毒能力。循回型病毒一般可以垂直传播。主要传毒昆虫介体及其传播的病毒类型见表 1。

1.2 介体获取和接种病毒

病毒的传播一般分为 3 个步骤,分别是获毒(acquisition)、带毒(retention)和传毒(inoculation)。通过分析蚜虫口针在细胞内穿刺的刺吸电位(electrical penetration graph, EPG)波形,可以明显区分这 3 个不同阶段,口针传病毒通常是通过短暂的刺吸表皮细胞来获取,最初的刺吸不但可以获取非持久性病毒还可以获取半持久性病毒(Palacios,2002),病毒粒子都存在于口针的最端部或者前肠。当蚜虫的取食时间超过 10 min,非持久性病毒的获毒率会明显降低,而对于半持久性病毒而言,当蚜虫穿刺到维管束吸食时,可以明显地增加获毒率。

蚜虫在经过一系列胞内穿刺后,口针开始通过胞间的空隙往深层穿刺,直到到达韧皮部,在确定取食位点前会先穿刺几个筛管分子,筛管穿刺后常伴随着长时间的唾液分泌,持续时间从 5 s 到 30 min,分泌的唾液能够平衡植物伤口的反应,从而避免韧皮部蛋白堵塞筛管分子(Tjallingii, 2006)。对于某些维管束传播的病毒而言,只有通过介体的韧皮部取食来帮助传播。这类病毒包括蚜虫传播的黄症病毒科(*Luteoviridae*)的病毒、长线形病毒属(*Closterovirus*)的病毒和粉虱传播的菜豆金色花叶病毒属(*Begomovirus*)病毒和毛形病毒属(*Crinivirus*)病毒。它们的传播是通过介体对筛管分子分泌唾液的过程中进行的,要先于维管束汁液的吸食。已经证明几种病毒的传播是在韧皮部进行的,譬如粉虱传播的莴苣褪绿病毒(*Lettuce chlorosis virus*, LCV)(Johnson *et al.*, 2002)和番茄黄曲叶病毒(*Tomato yellow leaf curl virus*, TYLCV)(Jiang *et al.*, 2000),以及蚜虫传播的大麦黄矮病毒(*Barley yellow dwarf virus*, BYDV)(Prado *et al.*, 1994)等。

1.3 病毒在介体中的滞留

不同病毒的传播模式取决于病毒在介体内的滞留时间以及位点,同翅亚目传播的主要病毒属病毒的滞留位点见图 2。一般认为非持久性传播的植物病毒是口针传的,半持久性传播的病毒是前肠传播的,Ng 和 Falk(2006)提出口针的前端是非持久性病毒附着的位置,前肠是半持久性病毒附着的位置。而最近的研究发现非循回型半持久性传播的病毒花椰菜花叶病毒(*Cauliflower mosaic virus*, CaMV)存在于口针公共通道(common duct)中以前没有描述过的一个区域,在蚜虫口针的最顶端,而不是在前肠,通过对 CaMV 介体信号的定位和化学性质进行了研究,发现用于 CaMV 传播的介体受体是一种非糖基化的蛋白,深埋在几丁

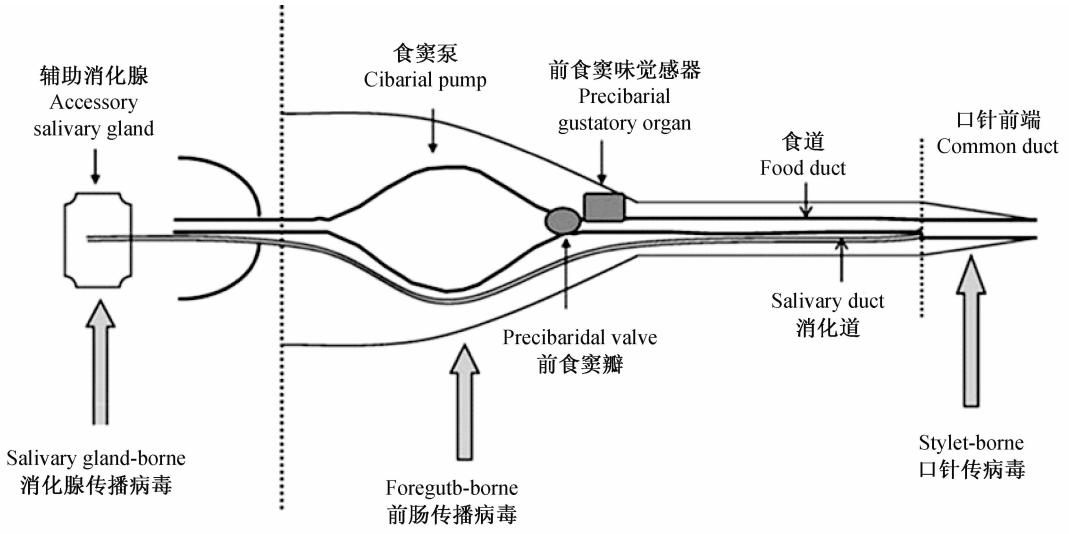

图 2 病毒在昆虫介体中的滞留位点(Stewart *et al.* ,2010)

Fig. 2 Virus retention sites in insect vectors(from Stewart *et al.* ,2010)

质基质中(Uzest *et al.* ,2007),这是首次发现非循环型病毒的介体信号。CaMV 通过 P2 蛋白的 N 端结合到蚜虫口针的最顶端,P2 蛋白的 C 端与 P3 蛋白结合,P3 蛋白与病毒粒子是紧密结合的,通过 P2 和 P3 蛋白将病毒粒子和介体受体蛋白紧密联系起来。通过对 P3 蛋白未结合病毒和结合病毒粒子的结构进行 X-射线分析,发现结构上的变化和双螺旋结构域的调整对病毒和介体的关系起着重要的作用(Hoh *et al.* ,2010)。通过荧光定位的方法研究莴苣侵染性黄化病毒(*Lettuce infectious yellows virus*,LIYV)病毒粒子在介体中的定位,发现病毒粒子存在于前肠的前端,通过用 4 种不同的外壳蛋白重组体饲喂烟粉虱发现大多数介体中都存在 CPm 的滞留,CPm 的突变体直接影响病毒在介体中的滞留,从而影响病毒传播,表明了 LIYV 的传播是通过 CPm 介导的病毒粒子在前肠短暂的滞留机制发挥作用(Chen *et al.* ,2011),CPm 提前终止的突变体不影响病毒在寄主中的系统侵染,但是失去了介体传播的能力(Stewart *et al.* ,2010)。

持久性传播的病毒与介体关系非常紧密。病毒粒子需要到达辅助食道腺才能进行传播,而穿越食道腺的障碍是病毒所特异的。循环性病毒必须能穿过一系列障碍才能传播(Gray and Gildow, 2003)。最近的研究表明持久性传播的菜豆金色花叶病毒属的病毒粒子积累在烟粉虱的主食道腺中(Medina *et al.* ,2006),通过对番茄黄化曲叶撒丁病毒(*Tomato yellow leaf curl* Sardinia *virus*, TYLCSV)的 CP 突变体的研究发现不仅病毒粒子的稳定性和穿透食道腺的能力对 TYLCSV 的传播很重要,与食道腺内组分的互作也非常关键(Caciagli *et al.* ,2009)。

2 病毒影响介体行为和表现

昆虫介体的行为及其与植物病毒的互作,与病毒的传播方式和传毒效率密切相关。但另一方面,许多实验证明植物病毒通过侵染寄主植物和介体,从而影响植物的特性和介体的行为。一般而言,寄生物通过改变寄主的特性(营养组成)来影响介体的取食、带毒以及传毒,或者是通过改变吸引寄主定位的引诱化学物质组成(Eigenbrode *et al.* ,2002;Jimenez-Martinez *et al.* ,2004)从而影响介体对于病毒的传播。寄主植物释放的挥发性化学物质组成或浓度的变化最有可能影响介体的传播,因为昆虫主要是通过寄主植物的挥发性化学物质来定位寄主(Birkett *et al.* ,2004);此外,病原物的侵染能够改变寄主的气味谱,从而影响气味介导的介体与寄主的互作(Eigenbrode *et al.* , 2002; Jimenez-Martinez *et al.* ; 2004, Kavaliers *et al.* ,2005;McLeod *et al.* ,2005)。病毒侵染能够改变寄主挥发性有机物的浓度和组分,使得介体更趋向于到病毒侵染的寄主上取食。目前有关气

味信号物质在昆虫的传毒途径中的作用的研究还相对较少。

从病原的角度来说,当病毒侵染的植物对介体的吸引力越大,就越容易促使介体的取食,从而帮助病毒传播;但当介体获毒后,介体在植物上的滞留时间越短,就越有利于病毒的传播。文献报道关于介体对感染病毒的植物的喜好存在一定的争议。Ajayi 和 Dewar(1983)报道蚜虫喜好大麦黄矮病毒侵染的植物,而 Power(1996)得到了相反的结果,Jimenez-Martinez 等(2004)利用 BYDV 抗感品种研究蚜虫的偏好型,发现蚜虫接触植物后偏好在病毒侵染的植物上定殖。值得一提的是,同种桃蚜 *Myzus persicae* 由于病毒传播模式的不同在病毒侵染的植物表现也不一样,比如,比起口针传病毒,桃蚜更偏好持久性病毒侵染的植物。通过研究黄症病毒科的马铃薯卷叶病毒和大麦黄矮病毒以及它们各自的介体桃蚜和禾谷缢管蚜发现,病毒侵染增强了介体的生活史,此外,病毒侵染能够改变寄主挥发性有机物的浓度和组分,使得介体更趋向于到病毒侵染的寄主上取食。不同的植物组分在介体侵染过程中对其吸引力也会变化,介体对病毒侵染的植物的表现也是动态变化的,这种动态变化可以增强或削弱介体获毒的可能性。此外,相对于无毒蚜而言有毒蚜基本上对病毒侵染的植株没有反应(Bosque-Pérez and Eigenbrode,2011)。

从介体的角度来看,延长在病毒侵染的植株上的滞留时间对其是有利的,因此,病毒和介体之间在滞留时间上是相互矛盾的。对于多数“病毒-介体”的组合来说,介体从取食病毒侵染的植株中受益,通过增加有翅昆虫的比例从而促进它们的迁飞。此外,介体也可以通过取食病毒侵染的植物间接受益,带毒蚜虫能够影响天敌的正常发育。然而,也有报道关于病毒侵染的植物对介体表现的负面影响(Donaldson and Gratton,2007),大多都是关于增殖循环型病毒的报道。增值循环型病毒可能对它的介体有毒,从而影响蚜虫的寿命。简言之,同翅亚目昆虫取食非循环和循环非增值型病毒侵染的植物对介体的生活史是有利的,而取食增殖循环型病毒侵染的植物会增加介体的致死率。增殖型病毒对同翅亚目昆虫的消极影响不适用于蓟马,有研究表明蓟马取食增殖型病毒番茄斑萎病毒(*Tomato spot wilt virus*,TSWV)对其是有利的(Belliure *et al.*,2005)。番茄斑萎病毒在介体内复制,通过介体的唾液传播。蓟马没有单独的食物和唾液通道,刺吸的过程中包含了不同的昆虫行为(摄食、分泌唾液、口针移动),象大多数植物病毒一样,番茄斑萎病毒需要进入功能细胞才能起始侵染,因此,病毒的接种可能是通过介体刺吸的过程进行的。增加刺吸的次数就可以增强传毒效果。雄蓟马比雌虫的传毒效果要好。蓟马不带毒的时候,雄蓟马的非刺吸行为要比雌蓟马多,当番茄斑萎病毒侵染后雄蓟马的刺吸行为发生了很大变化,刺吸的次数明显增加,非摄食刺吸的次数增加 3 倍,非摄食刺吸能够保持细胞完整并且利于病毒侵染,此外,雄蓟马移动比较频繁,可以避免重复的进行短刺吸从而使细胞受到到破坏,不利于病毒的接种,而雌蓟马在病毒侵染后刺吸行为并没有显著的变化且移动较少(Stafford *et al.*,2011)。然而,大多数植物病毒并不是持久性传播的,而是非持久性传播的,由于介体的传播模式的不同,病毒侵染引起的寄主表性的变化也是不一样的(Perring *et al.*,1999),非持久型病毒可能会引起寄主味觉信号的变化从而驱赶蚜虫而不是促使蚜虫定殖。有关非持久性传播病毒在植物-蚜虫互作过程中的作用还所知甚少。现有的证据表明在非持久性传播的病毒侵染的植物上蚜虫种群通常是下降的,但是没有表明病毒侵染是如何影响植物的化学物质以及有关介体的相关行为影响传播的报道。研究黄瓜花叶病毒(*Cucumber mosaic virus*,CMV)侵染的南瓜发现,两种蚜虫不偏好 CMV 侵染的南瓜,迁移的速率要比在健康植物上快,种群增长速度也显著降低(Mauck *et al.*,2010)。除了直接影响植物健康外,CMV 侵染的植物上的较小的蚜虫群体可能会更易于遭受天敌的毁灭。然而,尽管 CMV 侵染的植物作为寄主不是很好,但是蚜虫更喜好侵染的植物所散发的挥发性化学物质。这种病毒侵染后对植物和昆虫互作的模式与持久性病毒是不同的,可能更适于 CMV 这种非持久性传播的病毒,蚜虫刺吸获取病毒然后快速的扩散而不在植物上长期的定殖。

3　展望

病毒的传播更多的是受限于病毒与介体的关系而不是病毒与寄主的相互作用,许多病毒传毒介体较少而寄主范围很广,没有病毒有很多介体

但是寄主范围很窄,某种意义上说介体的寄主范围很大程度上决定了病毒的寄主范围。尽管某些病毒属可以由一个以上的不同科的昆虫传播,没有一种单一的病毒能够由一个以上科的昆虫传播。此外,还没有文献报道某个病毒属的成员有不同的介体传播模式的。一个属内传播模式的一致性以及病毒与介体更强的特异性都表明了来自于高效的介体的选择压力比来自寄主防卫反应的要更大。

防治病毒病通常都是通过减少虫源和限制介体的传播来进行的,化学防治介体虽说能减少植物病毒的传播但是不同杀虫剂对介体的防治效果差异很大,而且会对环境造成污染。考虑到这些局限性,有必要找到高效环保的防治策略。目前有关传播特异性决定子、介体受体以及非持久型病毒与介体的传播模式的研究还相对较少,有待进一步研究。了解传播途径以及病毒和介体之间的生物学和分子的互作有助于产生新的防治方法。

参考文献(References)

Ajayi O, Dewar AM, 1983. The effect of barley yellow dwarf virus on field populations of the cereal aphids, *Sitobion avenae* and *Metopolophium dirhodum*. *Ann. App. Biol.*, 103(1):1-11.

Astier S, Maury Y, Lecoq H, Albouy J, 2001. Principes de Virologie Végétale. INRA, Paris, France. 1-488.

Belliure B, Janssen A, Maris PC, Peters D, Sabelis MW, 2005. Herbivore arthropods benefit from vectoring plant viruses. *Ecol. Lett.*, 8(1):70-79.

Birkett MA, Agelopulos N, Jensen KM, Jespersen JB, Pickett HJ, Thomas G, Trapman JJ, Wadhams LJ, Woodcock CM, 2004. The role of volatile semiochemicals in mediating host location and selection by nuisance and disease-transmitting cattle flies. *Med. Vet. Entomol.*, 18(4):313-322.

Bosque-Pérez NA, Eigenbrode SD, 2011. The influence of virus induced changes in plants on aphid vectors: insights from luterovirus pathosystems. *Virus Res.*, 159(2):201-205.

Caciagli P, Piles VM, Marian D, Vecchiati M, Masenga V, Mason G, Falcioni T, Noris E, 2009. Virion stability is important for the circulative transmission of tomato yellow leaf curl sardinia virus by *Bemisia tabaci*, but virion access to salivary glands does not guarantee transmissibility. *J. Virol.*, 83(11):5784-5795.

Chen AYS, Walker GP, Carter D, Ng JCK, 2011. A virus capsid component mediates virion retention and transmission by its insect vector. *PNAS*, 108(40):16777-16782.

Donaldson JR, Gratton C, 2007. Antagonistic effects of soybean viruses on soybean aphid performance. *Environ. Entomol.*, 36(4):918-925.

Eigenbrode SD, Ding H, Shiel P, Berger PH, 2002. Volatiles from potato plants infected with potato leafroll virusattract and arrest the virus vector, *Myzus persicae* (Homoptera: Aphididae). *Proc. Biol. Sci.*, 269(1490):455-460.

Gray S, Gildow FE, 2003. Luteovirus-aphid interactions. *Annu. Rev. Phytopathol.*, 41:539-566.

Hoh F, Uzest M, Drucker M, Plisson-Chadtang C, Bron P, Blanc S, Dumas C, 2010. Structural insights into the molecular mechanisms of cauliflower mosaic virus transmission by its insect vector. *J. Virol.*, 84(9):4706-4713.

Hull R, 2002. Matthew's Plant Virology: New York, Academic Press. 1-1056.

Jiang YX, De Blas C, Barrios L, Fereres A, 2000. Correlation between whitefly (Homoptera: Aleyrodidae) feeding behavior and transmission of tomato yellow leaf curl virus. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 93(3):573-579.

Jimenez-Martinez ES, Bosque-Pérez NA, Berger PH, Robert SZ, Ding H, Eigenbrode SD, 2004. Volatile cues influence the response of *Rhopalosiphum padi* (Homoptera: Aphididae) to barley yellow dwarf virus-infected transgenic and untransformed wheat. *Environ. Entomol.*, 33(5): 1207-1216.

Johnson DD, Walker GP, Creamer R, 2002. Stylet penetration behavior resulting in inoculation of a semipersistently transmitted closterovirus by the whitefly *Bemisia argentifolii*. *Entomol. Exp. Appl.*, 102(2):115-123.

Kavaliers M, Choleris E, Pfaff DW, 2005. Genes, odours and the recognition of parasitized individuals by rodents. *Trends Parasitol.*, 21(9):423-429.

Mauck KE, De Moraes CM, Mescher MC, 2010. Deceptive chemical signals induced by a plant virus attract insect vectors to inferior hosts. *PNAS*, 107(8):3600-3605.

McLeod G, Gries R, von Reuβ SH, Rahe J, Mclntosh R, König WA, Gries G, 2005. The pathogen causing Dutch elm disease makes host trees attract insect vectors. *Proc. Biol. Sci.*, 272(1580):2499-2503.

Medina V, Pinner MS, Bedford ID, Achon MA, Gemeno C, Markham PG, 2006. Immunolocalization of tomato yellow

leaf curl sardinia virus in natural host plants and its vector *Bemisia tabaci*. *J. Plant Pathol.*, 88:299 – 308.

Mitchell PL, 2004. Heteroptera as vectors of plant pathogens. *Neotrop. Entom.*, 88(3):519 – 545.

Nault LR, 1997. Arthropod transmission of plant viruses: a new synthesis. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 90(5):521 – 541.

Ng JCK, Falk BW, 2006. Virus-vector interactions mediating nonpersistent and semipersistent transmission of plant viruses. *Annu. Rev. Phytopathol.*, 44:183 – 212.

Ng JCK, Perry KL, 2004. Transmission of plant viruses by aphid vectors. *Mol. Plant Pathol.*, 5:505 – 511.

Palacios I, Drucker M, Blanc S, Leite S, Moreno A, Fereres A, 2002. Cauliflower mosaic virus is preferentially acquired from the phloem by its aphid vectors. *J. Gen. Virol.*, 83(Pt12):3163 – 3171.

Perring TM, Gruenhagen NM, Farrar CA, 1999. Management of plant viral diseases through chemical control of insect vectors. *Annu. Rev. Entomol.*, 44:457 – 481.

Pirone TP, Perry KL, 2002, Aphids: non-persistent transmission//Plumb RT (eds). Advances in Botanical Research. San Diego: Academic Press. 1 – 19.

Power AG, 1996. Competition between viruses in a complex plant-pathogen. *Ecology*, 77:1004 – 1010.

Prado E, Tjallingii WF, 1994. Aphid activities during sieve element punctures. *Entomol. Exp. Appl.*, 72(2):157 – 165.

Raccah B, Fereres A, 2009. Plant virus transmission by insects//Cullen K (ed.). Encyclopedia of Life Sciences. John Wiley & Sons, Ltd:Chichester. 1 – 801.

Richards OW, Davies RG, 1977. Imms's General Textbook of Entomology, vols. 1 – 2. 10th ed. New York: Chapman & Hall. 11 – 357

Stafford CA, Walker GP, Ulman DE, 2011. Infection with a plant virus modifies vector feeding behavior. *PNAS*, 108(23):9350 – 9355.

Stewart LR, Medina V, Tian T, Turina M, Falk BW, Ng JCK, 2010. A mutation in the lettuce infectious yellows virus minor coat protein disrupts whitefly transmission but not in planta systemic movement. *J. Virol.*, 84(23): 12165 – 12173.

Tjallingii WF. 2006. Salivary secretions by aphids interacting with proteins of phloem wound responses. *J. Exp. Bot.*, 57(4):739 – 745.

Uzest M, Gargani D, Drucker M, Hébrard E, Garzo E, Candresse T, Feresres A, Blanc S, 2007. A protein key to plant virus transmission at the tip of the insect vector stylet. *PNAS*, 104(46):17959 – 17964.