媒介昆虫与植物病毒互作研究进展*

赵 婉[1] 王少丽[2] 朱家明[1] 张友军[2] 康 乐[1] 崔 峰[1**]

（1. 农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室，中国科学院动物研究所，北京 100101；
2. 植物保护研究室，中国农业科学院蔬菜花卉研究所，北京 100081）

摘 要 植物病毒大多借助媒介昆虫进行传播。植物病毒与媒介昆虫的互作关系研究是当今媒介生物学和生态学领域的前沿课题，也是寻找植物病毒有效防控途径的重要基础。本文主要概述了近十年来，包括呼肠孤病毒科 Reoviridae、双生病毒科 Geminiviridae、纤细病毒属 *Tenuivirus*、番茄斑萎病毒属 *Tospovirus*,、等多个科、属的植物病毒与其特异的媒介昆虫间的互作研究进展，探讨了昆虫传播植物病毒的机制以及昆虫对病毒入侵的响应机制，解析了植物病毒–媒介昆虫的互作关系，提出了未来研究发展的方向。

关键词 媒介昆虫，植物病毒，传播机制，免疫通路，响应

Advances in research on the interaction between insect vectors and plant viruses

ZHAO Wan[1] WANG Shao-Li[2] ZHU Jia-Ming[1] ZHANG You-Jun[2] KANG Le[1] CUI Feng[1**]

(1. State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects & Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; 2. Department of Plant Protection, Institute of Vegetables and Flowers, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China)

Abstract Plant viruses usually depend on insects for their transmission. The study of the interaction between plant viruses and insect vectors is at the frontier of vector biology and ecology, and also provides a basis for the effective prevention and control of plant viruses. This article reviews recent progress in research on the interaction between plant viruses in the family *Reoviridae* and *Geminiviridae*, and in the genera *Tenuivirus* and *Tospovirus*, and their specific insect vectors, with particular emphasis on viral transmission and insect responses to plant viruses. The results of these studies elucidate the interaction mechanisms between plant viruses and insect vectors.

Key words insect vector, plant virus, transmission mechanism, immune pathway, response

自然界中有 2 000 多种病毒，其中感染植物的病毒涵盖了 21 个科和 8 个未分配的属，而这些病毒中又有许多能够专一性地感染农作物，对农业、畜牧业以及纤维制造业造成了严重的影响（Hull，2002）。植物病毒大多依赖高效的媒介昆虫实现其宿主间的传播。媒介昆虫承担了约 80%的传播任务，在植物病毒，特别是持久性病毒的爆发流行过程中发挥了不可或缺的作用（Andret-Link *et al.*，2015）。这些媒介昆虫大部分隶属半翅目（Hemiptera），其中主要包含了蚜科（Aphididae）、飞虱科（Delphacidae）、粉虱科（Aleyrodidae）、叶蝉科（Cicadellidae）、蜡蝉总科（Fulgoroidea）、木虱科（Psyllidae）等植食性昆虫（Ng and Zhou，2015）。这些媒介昆虫利用其口器刺入植株表面，进入维管束并吸取植株韧皮部的汁液，与此同时完成病毒的获取或传播。根据在特定昆虫中的传播方式的不同，植物病毒可分为三类：非持久性病毒、半持

*资助项目 Supported projects：中国科学院学科发展战略研究（2015-SM-C-02）；中国科学院先导专项（XDB11040200）；国家自然科学基金应急管理项目（L1524009）

**通讯作者 Corresponding author，E-mail：cuif@ioz.ac.cn

收稿日期 Received：2017-03-19，接受日期 Accepted：2017-04-20

久性病毒和持久性病毒。持久性病毒又可分为循回、非增殖型病毒和循回、增殖型病毒（Ng and Falk，2006）。非持久和半持久性病毒与媒介昆虫的互作不紧密，两种病毒分别定位于虫体的口器和前肠，不能在虫体内循回、增殖，也不能入侵唾液腺细胞（Blanc *et al.*，2014）。其中，非持久性病毒主要保留在昆虫的口针上，且只能在虫体保留几分钟到几小时的时间。半持久性病毒大多通过结合几丁质保留于昆虫的前肠，但不进入组织内部。昆虫可在获毒几小时或几天后将病毒传至宿主植物（Ng and Falk，2006）。此外，非持久和半持久性病毒均会在昆虫的蜕皮过程中发生丢失，只有持久性病毒可以不受蜕皮的影响，终生在昆虫体内存活和传播（Hogenhout *et al.*，2008）。持久性病毒可穿过昆虫肠道，进入血腔和其他组织，并最终到达唾液腺，通过昆虫的取食行为实现传毒过程。

昆虫传毒是一个病毒-昆虫-植物互作的复杂过程，涉及到多种蛋白的协同参与。这些蛋白包括了病毒编码的衣壳蛋白（Coat protein，CP）、次要衣壳蛋白（Minor coat protein，CPm）、辅助成分蛋白酶（Helper component protainaes，HC-Pro）、GroEL 蛋白、以及下颚口针蛋白（Underside-jaw protein）等。截至目前，有关病毒与植物宿主间的互作研究较多，相关机制研究如病毒在植物体内的致病机制、植物响应病毒入侵的防御机制等也较为充分；而关于病毒与媒介昆虫的互作研究较少，对其中的许多进程如病毒具体的传播机制还知之甚少，而该研究对于寻找新型生态防治靶标、发展绿色植物病毒病的防治工作具有重大的研究意义。本文重点概述病毒——昆虫的互作研究，主要包括植物病毒的虫传机制以及媒介昆虫对病毒的特异性响应等方面。

1　病毒在媒介昆虫中的传播机制研究

1.1　非持久性病毒

非持久性病毒多由蚜虫传播。蚜虫通过口针刺吸带毒植物宿主并将病毒保留在口针顶端，获毒后几秒或几分钟即可向另一植物传毒。整个过程病毒并未进入蚜虫的体内，故没有潜育期，也不在体内繁殖。非持久性病毒在昆虫体内的传播通过不同的病毒编码蛋白与特异的受体结合而完成，目前研究较为深入的是外壳机制和辅助机制。如黄瓜花叶病毒（Cucumber mosaic virus，CMV）主要通过桃蚜 *Myzus persicae* 以非持久的方式传播。早期研究已证明，CMV 的壳蛋白 CP 在虫传过程中发挥了重要作用。近期发现，桃蚜编码的角质蛋白基因 *MPCP4* 也参与了 CMV 的获毒过程。在桃蚜中成功鉴定了 4 个角质蛋白基因，分别为 *MPCP1*，*MPCP2*，*MPCP4*，以及 *MPCP5*。最近研究表明，在蚜虫取食携带 CMV 的烟草 24 h 后，前 3 个角质蛋白基因的转录水平要显著高于 *MPCP5*。同时，酵母双杂交实验证明 *MPCP4* 编码的角质蛋白可与 CMV 的壳蛋白 CP 互作；进一步通过干扰 *MPCP4* 后，在相同条件下，桃蚜获取 CMV 的能力被显著抑制，从而证明 MPCP4 蛋白可能作为病毒的潜在受体，参与了 CMV 的获毒过程 （Liang and Gao，2017）。对马铃薯 Y 病毒而言，辅助成分蛋白酶 HC-Pro 是其不可或缺的多功能蛋白。该因子直接与病毒侵染相关，参与了蚜虫传毒、多种蛋白质加工，以及 RNAi 通路的抑制等众多生命过程。病毒的壳蛋白 CP 可在 HC-pro 的协助下，特异性的与蚜虫口器顶端角质层的受体互作，从而实现病毒的传播（Syller，2005）。此外，将李痘病毒（Plum pox virus，PPV）的 HC-Pro 编码基因替换为外源沉默抑制子后，病毒虽可高效侵染本氏烟，但其子代病毒的侵染性却显著下调，表明 HC-Pro 具有维持病毒 CP 稳定性并增强侵染性病毒粒子释放的能力；而且，HC-Pro 具有极高的特异性，其功能不能通过引入外源其他病毒的 HC-Pro 而恢复（Valli *et al.*，2014）。

1.2　半持久性病毒

半持久性病毒种类繁多，目前发现主要包括长线形病毒科（Closteroviridae）、花椰菜花叶病毒科（Caulimoviridae）、曲线病毒科（Flexiviridae）和伴生病毒科（Sequiviridae）等，

可由蚜虫、粉虱、叶蝉等多种昆虫传播。病毒的有效传播依赖于病毒粒子在昆虫取食过程中的正确定位。已有证据表明，半持久性植物病毒主要借助病毒自身编码的壳蛋白或辅助蛋白实现媒介昆虫的体内传播（Bragard *et al.*，2013；Blanc *et al.*，2014；Whitfield *et al.*，2015a）。但截止目前，只有花椰菜花叶病毒（Cauliflower mosaic virus，CaMV）和莴苣侵染性黄化病毒（Lettuce infectious yellows virus，LIYV）的传播机制研究较为充分。

以烟粉虱 *Bemisia tabaci* 传播 LIYV 为例进行研究，发现病毒编码的 CPm 是实现其在 A 型烟粉虱体内传播的必要前提。而且，LIYV 病毒粒子存在于烟粉虱的前肠中，且病毒的附着仅依赖于 CPm，推测与蚜虫传播 CaMV 不同，LIYV 从烟粉虱前肠向外传播，其更大可能是依赖于昆虫的反刍作用而不是唾液分泌（Uzest *et al.*，2010；Chen *et al.*，2011）。

此外，辅助蛋白在半持久性病毒的传播过程中也发挥了重要的作用，CaMV 的传播即通过辅助蛋白依赖的机制实现。如 Bak 等（2013）研究表明，CaMV 在虫体内的传播需要以其编码的 3 个蛋白（P2、P3 和 P4）彼此间的互作为前提。其中，P2 蛋白为 CaMV 的辅助蛋白，可与蚜虫的口针发生互作，常以特定的内含物存在于感染的宿主细胞中，该结构也称为传毒体（TB）；P3 蛋白则锚定于病毒的衣壳。P2 蛋白可通过 N 末端与蚜虫口针结合，而 C 末端则与 P3 蛋白 N 末端结合（Bak *et al.*，2013；Martiniere *et al.*，2013；Drucker and Then，2015）。此外，CaMV 诱导 TBs 可感知细胞损伤，在细胞发生损伤时，TBs 会分解成 P2 蛋白并重新分配， 使 P2 蛋白均匀地依附在微管上。一旦外界刺激解除，P2 蛋白则重新形成 TBs，因此该活动也称为病毒的感知行为（Virus perceptive behavior）。此外，Martiniere 等（2013）进一步研究表明，CaMV 病毒颗粒会随着 P2 蛋白发生重分配，揭示了 CaMV 病毒颗粒可与 P2 蛋白互作并由蚜虫介体进行传播。

1.3 循回、非增殖型病毒

循回、非增殖型病毒可突破昆虫的肠道、血腔和唾液腺的膜结构屏障，最终达到唾液腺并传递至宿主植株体内 （Pinheiro *et al.*，2015）。病毒入侵介体昆虫后，病毒粒子沿虫体的消化道传播，并通过受体介导的胞吞作用来实现病毒与中肠或后肠细胞的吸附。之后毒粒通过胞吐作用被运送至血腔中，最终穿过唾液腺膜，在昆虫取食植物汁液时经唾液分泌至植株内实现传播（Gray *et al.*，2014）。双生病毒（Geminiviruses）就主要通过烟粉虱以循回、非增殖的方式传播。已有研究发现，烟粉虱唾液腺中心区域的分泌细胞决定双生病毒的识别与传播。番茄黄化曲叶病毒（Tomato yellow leaf curl virus, TYLCV）可以进入 Q 和 B 烟粉虱的唾液腺中间区域沿唾管分布的细胞，故两种烟粉虱均可传播该病毒；但中国番茄黄化曲叶病毒（Tomato yellow leaf curl China virus, TYLCCNV）只能进入 B 烟粉虱唾液腺中间区域沿唾管分布的细胞，故只能被 B 烟粉虱特异传播（Wei *et al.*，2014）。烟粉虱在传播病毒的过程中，很多蛋白参与了病毒的结合、传播过程。Götz 等研究发现烟粉虱热激蛋白 HSP70 可与 TYLCV 体外结合，可促进病毒的传播。此外，烟粉虱中肠蛋白 MPG 可与新德里番茄黄化曲叶病毒（Tomato leaf curl New Delhi virus，ToLCV）和拉贾斯坦棉花曲叶病毒（Cotton leaf curl Rajasthan virus，CLCuV））的 CP 互作，且免疫定位分析发现 ToLCV/CLCuV 的病毒粒子和 MPG 共存于昆虫肠道内，饲喂烟粉虱 MPG 抗体后 ToLCV 传播效率降低了 70%，间接表明了烟粉虱中肠蛋白 MGP 在传播病毒过程中发挥了重要作用（Rana *et al.*，2016）。进一步干扰烟粉虱的 Knottin 基因后，虫体腹部的 Knot-1 转录水平显著下调，但烟粉虱获毒（TYLCV）和传毒能力却显著增加，说明该基因参与了 TYLCV 的传播过程（Hariton Shalev *et al.*，2016）。此外，烟粉虱亲环蛋白 B（Cyclophilin B protein）可以与 TYLCV 在中肠、卵和唾液腺中特异性互作，且饲喂抗亲环蛋白 B（CypB）的抗体后发现烟粉虱传播 TYLCV 能力下降，这表明 CypB 在烟粉虱传播 TYLCV 过程中发挥重要作用（Kanakala and Ghanim，2016）。此外，烟粉虱

编码的肽聚糖识别蛋白（Peptidoglycan recognition proteins，PGRPs）可与 TYLCV 在体外互作，可能参与了虫体的获毒过程（Wang *et al.*，2016）。

除了蛋白，共生菌对在病毒传播过程中也起了重要作用。如在烟粉虱-TYLCV 互作中，发现携带立克次体（Rickettsia）的 B 烟粉虱在获毒能力、持毒能力以及传毒效率方面都显著高于对照组，这主要是因为立克次体可促进 TYLCV 在烟粉虱肠道滤室的富集（Kliot *et al.*，2014）。此外，次生内共生菌 *Hamiltonella* 对 Q 烟粉虱获取、存留以及传播 TYLCV 也具有显著促进作用（Su *et al.*，2013）。

1.4　循回、增殖型病毒

循回、增殖型病毒的传播必须具备如下 3 点基本要素：1. 病毒体与媒介昆虫肠道受体识别，并成功入侵上皮细胞；2. 病毒在上皮细胞中成功复制，产生大量的子代病毒；3. 子代病毒从初始侵染区有效扩散。在此基础上，病毒还需突破媒介体内各种组织和膜屏障、天然免疫屏障和经卵传播屏障等，才能完成在媒介内的循回周期，从唾液腺释放出口针进入植物致病，或通过雌虫的卵巢垂直传至后代。在病毒传播的过程中，其自身编码的关键蛋白发挥了重要作用（Moreno *et al.*，2012）。

多种水稻病毒，如水稻条纹病毒（Rice stripe virus，RSV）、水稻矮缩病毒（Rice dwarf virus，RDV）、水稻草矮病毒（Rice grassy stunt virus，RGSV）、水稻瘤矮病毒（Rice gall dwarf virus，RGDV）等，大多由媒介昆虫飞虱或叶蝉以循回、增殖的方式传播。以灰飞虱传播 RSV 为例，借助免疫胶体金技术观察发现，在带毒灰飞虱卵巢外周的滤泡细胞内检测到了大量的 RSV 不定形内涵体，同时，在卵壳及卵巢小囊卵泡的细胞质内发现了胶体金标记颗粒（Deng *et al.*，2013），证明了 RSV 可经卵传播。此外，对带毒和无毒灰飞虱转录组 EST 库及其基因表达水平的对比分析发现，编码卵黄蛋白原的基因显著上调，推测该基因可能参与了病毒在灰飞虱体内卵传过程（Ji *et al.*，2013）。近期研究表明，RSV 的壳蛋白 CP 可以与灰飞虱的卵黄蛋白原 Vg 实现体内、体外的互作，共同介导了病毒的入卵过程（Huo *et al.*，2014）。此外，灰飞虱唐氏综合症细胞粘附分子 LsDscam 可能直接介导了 RSV 和沃尔巴克氏体（Wolbachia）进入细胞的过程，表明 LsDscam 参与了病毒的入侵（Zhang *et al.*，2016）。

水稻矮缩病毒（Rice dwarf virus，RDV）可由黑尾叶蝉 *Nephotettix cincticeps* 以持久、增殖的方式传播。Chen 等（2012，2015a）研究发现，RDV 编码的非结构蛋白 Pns10 可穿越其媒介昆虫黑尾叶蝉的肠道上皮细胞微绒毛，形成“管子”通道，将病毒粒子定向输送到临近的细胞中。并且，黑尾叶蝉胞质的肌动蛋白微丝也参与了与 RDV 的特异性识别和互作。

蓟马也可传播多种植物病毒（卢辉等，2011）。在番茄斑萎病毒（Tomato spotted wilt virus, TSWV）的虫传过程中，病毒编码的糖蛋白 Gn 和 Gc 发挥了关键作用。近期研究发现，Gn 转基因番茄可显著降低蓟马获毒的初始计量，表明糖蛋白与蓟马的获毒和传毒能力密切相关。此外，TSWV 的运动蛋白 NSm 可在昆虫细胞中形成管子结构，但该结构是否在于蓟马的肠道中，且是否作用于病毒的传播尚数未知（Whitfield *et al.*，2015b）。

2　媒介昆虫对植物病毒的免疫响应

昆虫依赖其免疫系统以抵抗包括虫传病毒在内的众多病原物质的侵害，其自身的免疫反应可以抑制病毒的复制与传播，明确宿主的免疫系统是解析病毒如何逃逸宿主先天免疫系统分子机制的基础。昆虫的免疫途径主要包括了模式识别分子（Pattern recognition molecules）、活性氧功能（Reactive oxygen species，ROS）、免疫应答效应因子、Toll 通路、RNA 干扰（RNAi）途径、JAK/STAT 途径以及 Imd 途径。通常来说，植物病毒的复制可激活媒介昆虫的免疫反应。如 TSWV 入侵西花蓟马后，可上调虫体抗菌肽基因的表达水平，同时激活了虫体病原体模式识别系统以及先天免疫途径（Medeiros *et al.*，2004）。

在飞虱-水稻病毒互作的研究中，Xu 等（2012）以水稻黑条矮缩病毒（Rice black streaked dwarf virus, SRBSDV）-白背飞虱为研究体系，分析了带毒前后白背飞虱的转录组数据，最终证明 SRBSDV 可激活白背飞虱的免疫通路，如 RNAi 途径、自噬和抗菌肽途径。研究发现，感染弹状病毒属的玉米细条纹病毒（Maize fine streak *virus*，MFSV）前后，黑面叶蝉 *Graminella nigrifrons* 的免疫应答基因在转录水平上表现出明显差异（Chen *et al.*，2015b）。通过研究玉米蜡蝉肠道组织的转录组同样发现，感染玉米花叶弹状病毒后，虫体的 RNAi 途径被激活（Whitfield *et al.*，2011），而该通路则主要作用于限制及控制病毒的侵染（Zambon *et al.*，2006）。感染呼肠孤病毒的叶蝉也出现了相似的免疫应答激活。如 Lan 等（2016）证明 siRNA 通路调控了 RGDV 在介体电光叶蝉中的持久侵染。当 RGDV 在叶蝉虫体或细胞系中持久复制时，病毒可特异产生 21-nt 的 siRNAs，从而激活虫体保守的 siRNA 抗病毒途径，最终将病毒含量控制在阈值以下，以此避免因 RGDV 的过量增殖而对介体昆虫带来致病危害。

然而，并非所有植物病毒都会激活媒介昆虫的免疫通路。针对灰飞虱对 RSV 的免疫响应研究，即出现了相反的结论，感染 RSV 后，灰飞虱的免疫通路大多维持不变。通过比较带毒前后灰飞虱的转录组数据发现，感染 RSV 后，灰飞虱包括 Imd 在内众多的免疫通路不受影响（Zhang *et al.*，2010）。进一步通过比对带毒前后灰飞虱的消化道和唾液腺的转录组数据，再次证明感染 RSV 后，灰飞虱消化道和唾液腺的大部分免疫应答通路，尤其是 RNAi 通路均不受影响（Zhao *et al.*，2016）。由此可见，昆虫针对病毒入侵的反应不尽相同，病毒通过特异的激活/抑制媒介昆虫的免疫通路，来实现自身利益的最大化。

3 植物病毒影响媒介昆虫的生理生化特性

植物病毒进入昆虫体内，除影响虫体的免疫通路外，也对其生理生化特性产生了广泛影响。Ji 等从转录组水平上分析了携带不同水平 RDV 的两个褐飞虱群体的差异基因，这些差异基因多与代谢、消化、唾液腺分泌相关。其中，67 个编码分泌蛋白的基因在两个种群的表达水平具有显著差异，提示我们这些分泌蛋白可能在褐飞虱的毒力维持方面发挥作用（Ji *et al.*，2013）。Zhao 等对感染 RSV 前后灰飞虱消化道和唾液腺这两个组织的转录组数据进行比对，发现消化道中消化和解毒相关基因被激活，DNA 复制和修复相关基因被抑制；唾液腺中 RNA 转运被激活，MAPK，mTOR，Wnt，以及 TGF-beta 信号通路被抑制，表明灰飞虱对 RSV 的响应具有组织特异性（Zhao *et al.*，2016）。

在烟粉虱与 TYLCV 病毒的互惠关系中，多个研究表明 TYLCV 可促进烟粉虱的取食行为（Chen *et al.*，2013；Moreno-Delafuente *et al.*，2013）。与健康烟粉虱相比，带毒烟粉虱的行为表现更迟缓，而 EPG 参数表明烟粉虱在带毒宿主植物上取食更快速更频繁，由此也促进了病毒的快速扩散和传播（Moreno-Delafuente *et al.*，2013）。Q 烟粉虱携带 TYLCV 后，翅膀震动次数、腿部移动、身体晃动以及移动位置的频率都高于不带毒烟粉虱；携带 TYLCV 的昆虫在刺探和取食频率显著高于健康昆虫（Jahan *et al.*，2014）。而且，TYLCV 能以直接（烟粉虱感染）和间接（植物感染）两种方式修饰 B 和 Q 烟粉虱对宿主植物的取食行为（Chen *et al.*，2013）；无论对于 B 还是 Q 烟粉虱而言，TYLCV 的感染均能促进昆虫分泌唾液，进而促进病毒自身的快速传播（Liu *et al.*，2013）。因此 TYLCV 可改变烟粉虱的刺探和取食行为，TYLCV 还可促进 Q 烟粉虱的种群增长，二者共同存在并相互作用时，害虫田间种群存在大暴发的风险（Maluta *et al.*，2014）。

在蚜虫与病毒的互作中，麦长管蚜和大麦黄矮病毒（Barly yellow dwarf virus, BYDV）可形成互补的互惠关系，后者可促进前者的种群发展，前者亦可促进后者的传播（Liu *et al.*，2014）。与此相反的是，马铃薯 Y 病毒（PVY）对桃蚜

产生不利影响，获毒后，桃蚜的个体生长（体长、头宽等）和繁殖均被抑制，在叶片上的刺探时间也被延长（Ren *et al.*，2015）。此外，蚜虫的警报信息素 E-β-法呢烯 （EβF）的释放可显著下调桃蚜和马铃薯长管蚜的种群规模，但是却促进了 PVY 的传播，实现了病毒单方面的有利条件（Lin *et al.*，2016）。

在蓟马与病毒的互作中，在携带西瓜银色斑驳病毒（Watermelon silver mottle virus, WSMoV）植株上取食的棕榈蓟马幼虫，其发育时间要明显短于取食健康植株的幼虫，从而证明病毒可促进蓟马的发育（Chen *et al.*，2014）。

上述研究体现了昆虫和植物病毒间复杂的互作关系，提示我们昆虫和病毒的相互影响具有特异性。

4　展望

植物病毒在媒介昆虫体内的传播需要病毒编码蛋白与虫体蛋白的互作完成，植物病毒的复杂多样导致了虫传机制各异。对于持久、增殖型植物病毒，由于其不具备侵染性克隆，故而无法采用直接突变或反向遗传学的技术来研究其虫传机制，使得这一领域的进展较为缓慢。该领域需深入开展媒介昆虫与植物病原互作的分子机理研究，媒介与病原物如何共进化、相互适应的分子基础是什么，建立各种病原物反向遗传学平台，尤其是多节 RNA 病毒的反向遗传学平台，除了蚊虫以外的非模式媒介昆虫如蚜虫、飞虱、粉虱、蓟马、叶蝉等的反向遗传学平台，以便深入揭示病毒与媒介昆虫互作的机制。

近年来，基于新技术的不断涌现，关于昆虫与其所携带的植物病毒互作的新方法也陆续被报道，其中基因组学方法已应用于重要媒介昆虫的生理研究中。浙江大学联合华大基因研究院、日本国立农业生物研究所和英国伯明翰大学，利用 Illumina HiSeq 2000 测序平台，*de novo* 组装并解析了褐飞虱和两种体内共生菌互作基因组，揭示了其对单一水稻宿主的互补适应性（Xue *et al.*，2014），从而开创了基因组水平的新平台。此外，浙江大学昆虫科学研究所张传溪课题组利用褐飞虱基因组信息，揭示了控制褐飞虱长短翅型可塑性发育的分子机制，提出了 2 个胰岛素受体调控翅型分化的信号通路模型（Xu *et al.*，2015）。未来将通过多学科手段，宏微观相结合，运用生物技术的新理论和新方法促进本领域的快速发展。

参考文献 (References)

Andret-Link P, Fuchs M, 2015. Transmission specificity of plant viruses by vectors. *Journal of Plant Pathology*, 87(3): 14.

Bak A, Gargani D, Macia JL, Malouvet E, Vernerey MS, Blanc S, Drucker M, 2013. Virus factories of cauliflower mosaic virus are virion reservoirs that engage actively in vector transmission. *J. Virol*., 87(22): 12207–12215.

Blanc S, Drucker M, Uzest M, 2014. Localizing viruses in their insect vectors. *Annu. Rev. Phytopathol*., 52: 403–425.

Bragard C, Caciagli P, Lemaire O, Lopez-Moya JJ, MacFarlane S, Peters D, Susi P, Torrance L, 2013. Status and prospects of plant virus control through interference with vector transmission. *Annu. Rev. Phytopathol*., 51: 177–201.

Chen AY, Walker GP, Carter D, Ng JC, 2011. A virus capsid component mediates virion retention and transmission by its insect vector. *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A*, 108(40): 16777–16782.

Chen G, Pan H, Xie W, Wang S, Wu Q, Fang Y, Shi X, Zhang Y, 2013. Virus infection of a weed increases vector attraction to and vector fitness on the weed. *Sci. Rep*., 3(7): 2253.

Chen Q, Chen H, Mao Q, Liu Q, Shimizu T, Uehara-Ichiki T, Wu Z, Xie L, Omura T, Wei T, 2012. Tubular structure induced by a plant virus facilitates viral spread in its vector insect. *PLoS Pathog*, 8(11): e1003032.

Chen Q, Zhang L, Chen H, Xie L, Wei T, 2015a. Nonstructural protein Pns4 of rice dwarf virus is essential for viral infection in its insect vector. *Virol. J*., 12(1): 211.

Chen WT, Tseng CH, Tsai CW, 2014. Effect of watermelon silver mottle virus on the life history and feeding preference of *Thrips palmi*. *PLoS ONE*, 9(7): e102021.

Chen Y, Redinbaugh MG, Michel AP, 2015b. Molecular interactions and immune responses between maize fine streak virus and the leafhopper vector *Graminella nigrifrons* through differential expression and RNA interference. *Insect Mol. Biol*., 24(3): 391–401.

Deng J, Li S, Hong J, Ji Y, Zhou Y, 2013. Investigation on subcellular localization of Rice stripe virus in its vector small brown planthopper by electron microscopy. *Virol. J*., 10: 310–

318.

Drucker M, Then C, 2015. Transmission activation in non-circulative virus transmission: a general concept? *Curr. Opin. Virol*., 15: 63–68.

Gray S, Cilia M, Ghanim M, 2014. Circulative, “nonpropagative” virus transmission: an orchestra of virus-, insect-, and plant-derived instruments. *Adv. Virus Res*., 89: 141–199.

Hariton Shalev A, Sobol I, Ghanim M, Liu SS, Czosnek H, 2016. The whitefly bemisia tabaci knottin-1 gene is implicated in regulating the quantity of tomato yellow leaf curl virus ingested and transmitted by the insect. *Viruses*, 8(7): 205.

Hogenhout SA, Ammar ED, Whitfield AE, Redinbaugh MG, 2008. Insect vector interactions with persistently transmitted viruses. *Annu. Rev. Phytopathol*., 46: 327–359.

Hull R, 2002. Matthews’ Plant Virology (Fourth Edition). London: Academic Press. 1–12.

Huo Y, Liu W, Zhang F, Chen X, Li L, Liu Q, Zhou Y, Wei T, Fang R, Wang X, 2014. Transovarial transmission of a plant virus is mediated by vitellogenin of its insect vector. *PLoS Pathog*, 10(3): e1003949.

Jahan SM, Lee GS, Lee S, Lee KY, 2014. Upregulation of probing- and feeding-related behavioural frequencies in *Bemisia tabaci* upon acquisition of tomato yellow leaf curl virus. *Pest Manag. Sci*., 70(10): 1497–1502.

Ji R, Yu H, Fu Q, Chen H, Ye W, Li S, Lou Y, 2013. Comparative transcriptome analysis of salivary glands of two populations of rice brown planthopper, *Nilaparvata lugens*, that differ in virulence. *PLoS ONE*, 8(11): e79612.

Kanakala S, Ghanim M, 2016. Implication of the whitefly *Bemisia tabaci* cyclophilin B protein in the transmission of tomato yellow leaf curl virus. *Front Plant Sci*., 7: 1702.

Kliot A, Cilia M, Czosnek H, Ghanim M, 2014. Implication of the bacterial endosymbiont *Rickettsia* spp. in interactions of the whitefly *Bemisia tabaci* with tomato yellow leaf curl virus. *J. Virol*., 88(10): 5652–5660.

Lan H, Wang H, Chen Q, Chen H, Jia D, Mao Q, Wei T, 2016. Small interfering RNA pathway modulates persistent infection of a plant virus in its insect vector. *Sci. Rep*. , 6: 20699.

Liang Y, Gao XW, 2017. The cuticle protein gene mpcp4 of *Myzus persicae* (Homoptera: Aphididae) plays a critical role in cucumber mosaic virus acquisition. *J. Econ. Entomol.,* 110(3): 848–853.

Lin FJ, Bosquée E, Liu YJ, Chen JL, Yong L, Francis F, 2016. Impact of aphid alarm pheromone release on virus transmission efficiency: When pest control strategy could induce higher virus dispersion. *Journal of Virological Methods*, 235: 34–40.

Liu XF, Hu XS, Keller MA, Zhao HY, Wu YF, Liu TX, 2014. Tripartite interactions of barley yellow dwarf virus, *Sitobion avenae* and wheat varieties. *PLoS ONE*, 9(9): e106639.

Liu ZY, Li XF, Jiang T, Deng YQ, Zhao H, Wang HJ, Ye Q, Zhu SY, Qiu Y, Zhou X, Qin ED, Qin CF, 2013. Novel cis-acting element within the capsid-coding region enhances flavivirus viral-RNA replication by regulating genome cyclization. *J. Virol.*, 87(12): 6804–6818.

Lu H, Xu XL, Lu FP, Chen Q, Chen J, 2011. Effects of temperature on development and reproduction of *Thrips hamaiiensis* (Morgan). *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 27(21): 296–300. [卢辉, 徐雪莲, 卢芙萍, 陈青, 陈俊, 2011. 温度对黄胸蓟马生长发育的影响. 中国农学通报, 27(21): 296–300.]

Maluta NK, Garzo E, Moreno A, Lopes JR, Fereres A, 2014. Tomato yellow leaf curl virus benefits population growth of the Q biotype of *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Hemiptera: Aleyrodidae). *Neotrop. Entomol*., 43(4): 385–392.

Martiniere A, Bak A, Macia JL, Lautredou N, Gargani D, Doumayrou J, Garzo E, Moreno A, Fereres A, Blanc S, Drucker M, 2013. A virus responds instantly to the presence of the vector on the host and forms transmission morphs. *Elife*, 2: e00183.

Medeiros RB, Resende RdO, de Ávila AC, 2004. The plant virus tomato spotted wilt tospovirus activates the immune system of its main insect vector, *Frankliniella occidentalis*. *J. Virol*. , 78(10): 4976–4982.

Moreno-Delafuente A, Garzo E, Moreno A, Fereres A, 2013. A plant virus manipulates the behavior of its whitefly vector to enhance its transmission efficiency and spread. *PLoS ONE*, 8(4): e61543.

Moreno A, Tjallingii WF, Fernandez-Mata G, Fereres A, 2012. Differences in the mechanism of inoculation between a semi-persistent and a non-persistent aphid-transmitted plant virus. *Journal of General Virology*, 93(3): 662–667.

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

Ng JCK, Zhou JS, 2015. Insect vector–plant virus interactions associated with non-circulative, semi-persistent transmission: current perspectives and future challenges. *Curr. Opin. Virol.*, 15: 48–55.

Pinheiro PV, Kliot A, Ghanim M, Cilia M, 2015. Is there a role for symbiotic bacteria in plant virus transmission by insects? *Current Opinion in Insect Science*, 8: 69–78.

Rana VS, Popli S, Saurav GK, Raina HS, Chaubey R, Ramamurthy VV, Rajagopal R, 2016. A *Bemisia tabaci* midgut protein interacts with begomoviruses and plays a role in virus

transmission. *Cell Microbiol*., 18(5): 663–678.

Ren GW, Wang XF, Chen D, Wang XW, Fan XJ, Liu XD, 2015. Potato virus Y-infected tobacco affects the growth, reproduction, and feeding behavior of a vector aphid, *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae). *Applied Entomology and Zoology*, 50(2): 239–243.

Su Q, Pan H, Liu B, Chu D, Xie W, Wu Q, Wang S, Xu B, Zhang Y, 2013. Insect symbiont facilitates vector acquisition, retention, and transmission of plant virus. *Sci. Rep*., 3: 1367.

Syller J, 2005. The roles and mechanisms of helper component proteins encoded by potyviruses and caulimoviruses. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 67(3/5): 119–130.

Uzest M, Gargani D, Dombrovsky A, Cazevieille C, Cot D, Blanc S, 2010. The "acrostyle": a newly described anatomical structure in aphid stylets. *Arthropod Struct. Dev*., 39(4): 221–229.

Valli A, Gallo A, Calvo M, Pérez JdJ, García JA, 2014. A novel role of the potyviral helper component proteinase contributes to enhance the yield of viral particles. *J. Virol*., 88(17): 9808–9818.

Wang ZZ, Shi M, Huang YC, Wang XW, Stanley D, Chen XX, 2016. A peptidoglycan recognition protein acts in whitefly (*Bemisia tabaci*) immunity and involves in *Begomovirus acquisition*. *Sci. Rep*., 6: 37806–37816.

Wei J, Zhao JJ, Zhang T, Li FF, Ghanim M, Zhou XP, Ye GY, Liu SS, Wang XW, 2014. Specific cells in the primary salivary glands of the whitefly *Bemisia tabaci* control retention and transmission of begomoviruses. *Journal of Virology*, 88(22): 13460–13468.

Whitfield AE, Falk BW, Rotenberg D, 2015a. Insect vector-mediated transmission of plant viruses. *Virology*, 479/480: 278–289.

Whitfield AE, Rotenberg D, 2015b. Disruption of insect transmission of plant viruses. *Current Opinion in Insect Science*, 8: 79–87.

Whitfield AE, Rotenberg D, Aritua V, Hogenhout SA, 2011. Analysis of expressed sequence tags from maize mosaic rhabdovirus-infected gut tissues of *Peregrinus maidis* reveals the presence of key components of insect innate immunity. *Insect Mol. Biol*., 20(2): 225–242.

Xu HJ, Xue J, Lu B, Zhang XC, Zhuo JC, He SF, Ma XF, Jiang YQ, Fan HW, Xu JY, 2015. Two insulin receptors determine alternative wing morphs in planthoppers. *Nature*, 519(7544): 464–467.

Xu Y, Zhou W, Zhou Y, Wu J, Zhou X, 2012. Transcriptome and comparative gene expression analysis of *Sogatella furcifera* (Horvath) in response to southern rice black-streaked dwarf virus. *PLoS ONE*, 7(4): e36238.

Xue J, Zhou X, Zhang CX, Yu LL, Fan HW, Wang Z, Xu HJ, Xi Y, Zhu ZR, Zhou WW, 2014. Genomes of the rice pest brown planthopper and its endosymbionts reveal complex complementary contributions for host adaptation. *Genome Biol.* , 15(12): 521.

Zambon RA, Vakharia VN, Wu LP, 2006. RNAi is an antiviral immune response against a dsRNA virus in *Drosophila melanogaster*. *Cell Microbiol.* , 8(5): 880–889.

Zhang F, Guo H, Zheng H, Zhou T, Zhou Y, Wang S, Fang R, Qian W, Chen X, 2010. Massively parallel pyrosequencing-based transcriptome analyses of small brown planthopper (*Laodelphax striatellus*), a vector insect transmitting rice stripe virus (RSV). *BMC Genomics*, 11: 303.

Zhang F, Li Q, Chen X, Huo Y, Guo H, Song Z, Cui F, Zhang L, Fang R, 2016. Roles of the *Laodelphax striatellus* down syndrome cell adhesion molecule in rice stripe virus infection of its insect vector. *Insect Molecular Biology*, 25(4): 413–421.

Zhao W, Lu L, Yang P, Cui N, Kang L, Cui F, 2016. Organ-specific transcriptome response of the small brown planthopper toward rice stripe virus. *Insect Biochem. Mol. Biol*., 70: 60–72.