

媒介虫口密度、植株苗龄及温度对 B 型烟粉虱传播台湾番茄曲叶病毒的影响

张蕊蕊¹ 李 萌¹ 许方程² 李芳芳² 周雪平³ 刘树生^{1*}

(1. 浙江大学昆虫科学研究所, 农业部作物病虫分子生物学重点开放实验室, 杭州 310029; 2. 温州市农业科学院生态环境研究所, 温州 325006; 3. 浙江大学生物技术研究所, 杭州 310029)

摘要: 台湾番茄曲叶病毒(*Tomato leaf curl Taiwan virus*, ToLCTWV)近年来在我国部分番茄种植区流行成灾,对番茄生产造成了严重损失。作者研究了 B 型烟粉虱对 ToLCTWV 的获取、保持,并测定了虫口密度、温度及植株苗龄对其传播该病毒的影响。结果表明,B 型烟粉虱在感染 ToLCTWV 的番茄植株上取食 0.5 h 即可在 3.3% 个体内检测到 ToLCTWV DNA,取食 48 h 后,带毒率达 100%;ToLCTWV DNA 可在 B 型烟粉虱体内终生存留。B 型烟粉虱是 ToLCTWV 的高效媒介,每株 1 头带毒烟粉虱取食 48 h,植株发病率达 50%~60%;每株 5 头取食,发病率达到或接近 100%。介体虫口密度及植株苗龄是决定苗期发病程度的重要因子,虫口密度增加,病情指数上升;苗龄增大,病情指数下降。温度对发病率有显著影响,但对病情指数影响不显著。此外,温度与苗龄的交互、虫口密度与苗龄的交互以及三因子之间的交互都对病情指数有显著影响。这些结果提示,培育无病壮苗是防治台湾番茄曲叶病毒病的关键。

关键词: B 型烟粉虱; 台湾番茄曲叶病毒; 介体虫口密度; 植株苗龄; 温度

Effects of vector density, plant age and temperature on the transmission of *Tomato leaf curl Taiwan virus* by the B biotype *Bemisia tabaci*

Zhang Ruirui¹ Li Meng¹ Xu Fangcheng² Li Fangfang² Zhou Xueping³ Liu Shusheng^{1*}

(1. Ministry of Agriculture Key Laboratory of Molecular Biology of Crop Pathogens and Insects, Institute of Insect Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310029, Zhejiang Province, China; 2. Institute of Ecology and Environment, Wenzhou Academy of Agricultural Sciences, Wenzhou 325006, Zhejiang Province, China; 3. Institute of Biotechnology, Zhejiang University, Hangzhou 310029, Zhejiang Province, China)

Abstract: In recent years *Tomato leaf curl Taiwan virus* (ToLCTWV) has caused disease epidemics and heavy losses to crop production in several tomato-growing regions in China. To provide basic information for the control of the disease, we investigated the capacity of the B biotype *Bemisia tabaci* to acquire and retain ToLCTWV, as well as the effects of vector density, plant age, and temperature on the transmission of ToLCTWV by the whiteflies. ToLCTWV DNA was detected in 3.3% of the whiteflies when they had fed for 0.5 h on ToLCTWV-infected tomato plants and was detected in 100% of the whiteflies when the acquisition access period increased to 48 h. Viruliferous whitefly adults retained ToLCTWV DNA for their entire life. Our data showed that the B biotype whitefly was an efficient vector for ToLCTWV. Transmission was achieved to 50%–60% of the plants by one adult per plant, and the frequency of transmission

基金项目:浙江省重大科技专项(优先主题)农业项目(2007C12054),国家科技支撑计划课题(2006BAD08A18)

作者简介:张蕊蕊,女,1986年生,硕士研究生,研究方向为农业害虫综合治理, email: zhangruirui0001@163.com

* 通讯作者(Author for correspondence), email: shshliu@zju.edu.cn; 收稿日期: 2009-10-07

approached or reached 100% when the vector density increased to five per plant. Vector density and plant age are two main factors affecting disease severity of tomato seedlings, which increased with vector density but decreased with plant age, respectively. Temperature had a significant effect on the incidence of disease, but no significant effect on disease severity. In addition, the interactions between temperature and plant age, between vector density and plant age as well as the interactions between the three factors all had significant effects on the disease index. These results suggested that cultivating virus-free and healthy seedlings is of vital importance in the control of ToLCTWV diseases in the field.

Key words: B biotype *Bemisia tabaci*; ToLCTWV; vector density; plant age; temperature

烟粉虱 *Bemisia tabaci* 属半翅目 Hemiptera 粉虱科 Aleyrodidae, 是热带、亚热带及相邻温带地区危害最为严重的农业害虫之一。该虫通过直接取食植物汁液、分泌蜜露污染植物、引起植物生理异常和传播植物病毒等方式危害多种露地和保护地农作物及观赏植物, 其中以传播双生病毒引发病害造成的危害最为严重^[1-4]。烟粉虱传播的植物病毒属于双生病毒科 *Geminiviridae* 菜豆金黄花叶病毒属 *Begomovirus*, 目前该属已发现 181 个种和 86 个暂定种^[5]。随着 B 型烟粉虱全球性的入侵和暴发, 由烟粉虱传播的双生病毒已经在多个国家和地区的作物上造成严重危害, 且有逐年加重的趋势^[6-9]。

台湾番茄曲叶病毒 (*Tomato leaf curl Taiwan virus*, ToLCTWV) 是一种单组分双生病毒, 仅含有一个类似 DNA-A 的组分^[10]。该病毒侵染植物后一般产生叶片卷曲、皱缩、节间缩短、叶质增厚以及植株矮化等症状, 发病番茄产量下降, 严重时造成大面积绝收。台湾番茄曲叶病毒首先在台湾发现, 接着在广东^[11]、温州^[12]等地发生, 随后在温州等地迅速蔓延成灾, 严重危害番茄生产^[13-14]。

介体传播的植物病毒病的流行受介体昆虫、病原物、寄主植物及环境条件等诸多因素及其互作的影响。由于台湾番茄曲叶病毒以往分布范围较窄, 介体虫口密度、温度及植株苗龄等因素对烟粉虱传播该病毒的影响尚不清楚。本研究以浙江省温州地区的优势烟粉虱生物型——B 型烟粉虱作为供试昆虫, 研究其获取、保持及传播 ToLCTWV 的能力, 并测定虫口密度、温度、植株苗龄对其传毒效率的影响, 以期防治 ToLCTWV 导致的番茄曲叶病提供基础信息。

1 材料与方法

1.1 材料

供试昆虫: B 型烟粉虱 (采用 RAPD-PCR 及线粒体 COI 基因测序鉴定) 于 2008 年 11 月从温州采

集, 在室内以棉花作寄主建立并维持种群。饲养条件: 温度 26 ± 1 °C、相对湿度 50% ~ 70%、光照周期 L:D = 14 h: 10 h。

供试植物: 棉花 *Gossypium hirsutum*, 浙棉 1793, 浙江大学作物科学研究所繁育; 番茄 *Solanum lycopersicum*, 合作 903, 上海番茄研究所繁育。植物栽培于控温、严格隔离无虫的玻璃温室内, 温度 24 ± 3 °C, 相对湿度 72% (幅度 50% ~ 90%); 自然光并辅以反射型日光色镓灯 (JLZ400D/F, 220 V 400 W) 提供光照, 光照周期每天 14 h。营养土由泥炭、蛭石、有机肥 (苜蓿 + 牛粪)、珍珠岩 (直径 2 ~ 4 mm) 以约 10:10:10:1 (v:v) 的比例混合而成。将植物种子播入营养土内育苗, 待幼苗长出 2 片真叶时将其移栽至直径约 11 cm 的塑料盆内。供试番茄分两批播种: 第一批 2009 年 4 月 1 日播种, 4 月 15 日移栽, 5 月 5 日 (35 天苗龄, 6 ~ 7 片复叶) 用于试验; 第二批 4 月 16 日播种, 4 月 30 日移栽, 5 月 5 日 (20 天苗龄, 2 片复叶) 用于试验。

主要试剂: Taq DNA 聚合酶、DNA 凝胶回收试剂盒、pMD18-T 载体及 PCR 引物, 均购自大连宝生物工程有限公司。

1.2 带毒植物获取及 ToLCTWV DNA 的检测

ToLCTWV 分离物的侵染性克隆由浙江大学生物技术研究所构建。利用接种环从 -70 °C 保藏的侵染性克隆菌种蘸取菌液, 在 LB 固体培养基 (含 50 $\mu\text{g/mL}$ 卡那霉素、50 $\mu\text{g/mL}$ 利福平) 上划线, 28 °C 培养约 48 h 以获取单菌落。用无菌牙签挑取 3 ~ 5 个单菌落放入 50 mL LB 液体培养基 (含 50 $\mu\text{g/mL}$ 卡那霉素、50 $\mu\text{g/mL}$ 利福平) 中, 28 °C 200 r/min 培养约 48 h 获得侵染性克隆菌液。取 3 ~ 5 片真叶期番茄, 在茎部、叶柄部韧皮部用 1 mL 注射器多点注射侵染性克隆菌液, 每株接种使用菌液约 0.2 mL, 接种植株置于可控温室内, 在 24 ± 3 °C、每天 14 h 光照条件下培养, 选择具有明显发病症状并经 PCR 检测证实携带有病毒的植株作为病毒源。

植物基因组 DNA 的提取方法参考谢艳等^[15], 烟粉虱基因组 DNA 的提取方法参照罗晨等^[16]。

根据 GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov>) 中 ToLCTWV 的全基因组序列 (登录号: AM68911) 设计特异性引物: 正向引物: 5'-ATAATCACCAA-GAGGCTGCTA-3'; 反向引物: 5'-CCTCACCGAGC-CACTCTACT-3', 扩增片段长度约为 600 bp。PCR 反应体系为 20 μ L, 其中模板 DNA 1 μ L (100 ng)、10 $\times$ PCR Buffer 2 μ L、25 mmol/L Mg^{2+} 1.6 μ L、正反向引物各 1 μ L、2.5 mmol/L dNTP Mixture 2 μ L、5 U/ μ L Taq DNA 聚合酶 0.2 μ L。扩增条件为: 94 $^{\circ}$ C 预变性 2 min; 94 $^{\circ}$ C 40 s, 59 $^{\circ}$ C 1 min, 72 $^{\circ}$ C 40 s, 扩增 30 个循环; 72 $^{\circ}$ C 延伸 5 min。取 PCR 产物 6 μ L 进行 1% 琼脂糖凝胶电泳, 紫外灯下观察结果并拍照。取 4 μ L 纯化 PCR 产物与 pMD18-T 载体进行连接反应, 转化感受态宿主菌 DH5 α , 挑取阳性克隆送交南京金思瑞公司测序。

1.3 B 型烟粉虱获毒时间测定

取发病植株 2 株, 剪掉下部衰老叶片。在每一毒株上分别释放 350 头初羽化 B 型烟粉虱成虫, 并尽量使它们在整株叶片上分布均匀。于接虫后 0.5、1、2、3、4、6、8、10、12、24 和 48 h 从发病植株的叶片上随机抽取 10 头成虫, 取虫时尽量不干扰其它个体, 同时以在健康植株上取食的成虫作为对照。收集的成虫置于 -20 $^{\circ}$ C 保存, 用于单头虫体内 ToLCTWV DNA 的检测。试验重复 3 次。计算烟粉虱获毒率。

烟粉虱获毒率 (%) = (检测到携带 ToLCTWV DNA 的个体数/被检测的所有个体数) $\times$ 100

1.4 ToLCTWV DNA 在 B 型烟粉虱体内的存留时间测定

预试验结果表明, 烟粉虱在毒株上取食 48 h 后的带毒率为 100%。收集在毒株上饲喂 48 h 的 B 型烟粉虱成虫约 300 头, 饲养于养虫笼内的两株健康棉花植株上。于释放后 0、12、24、36、48、72、96、120、168、216、240、312、360、480 和 720 h 随机收集 10 头烟粉虱, 并于释放后第 4 至 5 周收集 10 头自然死亡个体, 收集虫体置于 -20 $^{\circ}$ C 保存, 用于单头虫体内 ToLCTWV DNA 的检测。在烟粉虱收集的过程中, 每隔两周将存活的成虫转接于新的棉花植株上, 避免下一代在同一植株上羽化为成虫后干扰取样。由于 ToLCTWV 不能侵染棉花, 因此在棉花上取食的烟粉虱成虫, 其体内 ToLCTWV DNA 均是在转接

到棉花上取食之前于带毒番茄植株上取食获得的。

1.5 两个温度下不同虫口密度 B 型烟粉虱对不同苗龄番茄的传毒效率测定

试验在人工气候室中进行, 温度分别为 20 $\pm$ 2、27 $\pm$ 2 $^{\circ}$ C, 相对湿度为 55% ~ 65%。每一温度下的具体试验步骤如下: 收集 100% 带毒的烟粉虱成虫, 将其分别转接于 20、35 天苗龄的番茄植株上传毒取食 48 h, 然后去除烟粉虱并用 20 mg/L 吡虫啉喷洒番茄植株。每一苗龄设每株 1、5、10 头 3 个处理, 每处理重复 3 次, 每重复 10 株。去虫后第 30 天观察各处理的发病株数, 同时应用 PCR 技术检测植株叶片中的病毒, 计算传毒效率。去虫后第 45 天观察每株番茄的发病状况, 并根据发病程度的分级标准计算每重复中植株的病情指数。

参照 Friedmann 等^[17]对番茄黄曲叶病毒病 (*Tomato yellow leaf curl virus*, TYLCV) 的分级标准以及台湾番茄曲叶病毒发病番茄植株的具体情况, 设定了 ToLCTWV 发病程度分级标准: 0 级: 植株没有明显症状, 生长正常; 1 级: 植株顶部 2 ~ 3 片叶片边缘发生轻微卷曲; 2 级: 植株 1/3 以上的叶片卷曲、皱缩, 上部叶片节间距缩短, 植株矮小; 3 级: 植株 1/2 以上的叶片明显卷曲、皱缩、上部叶片节间距缩短, 植株矮化; 4 级: 植株 2/3 以上叶片明显卷曲、皱缩、上部叶片节间距缩短, 植株矮化明显。

$$\text{病情指数} = \frac{\sum \text{各株级数}}{\text{最高级数} \times \text{总株数}} \times 100$$

发病率 (%) 数据先进行反正弦平方根转换。应用 DPS 数据处理系统^[18]对发病率、病情指数分别进行三因素方差分析, 并采用 LSD 法进行多重比较。

2 结果与分析

2.1 ToLCTWV DNA 的检测结果

以 ToLCTWV 基因组为模板的扩增产物符合预期大小 (图 1), 测序结果表明该产物确实为 ToLCTWV DNA 片段。

2.2 B 型烟粉虱获毒时间

PCR 检测结果表明, 烟粉虱个体带毒率随着取食时间的延长而上升, 在毒株上取食 0.5 h 就有 3.3% 的个体携带 ToLCTWV DNA; 取食 24 h 后, 带毒率达到 90%; 取食 48 h 后, 带毒率达到 100% (图 2)。

2.3 病毒在 B 型烟粉虱体内存留时间

转移至健康棉花植株后 0、12、24、36、48、72、96、

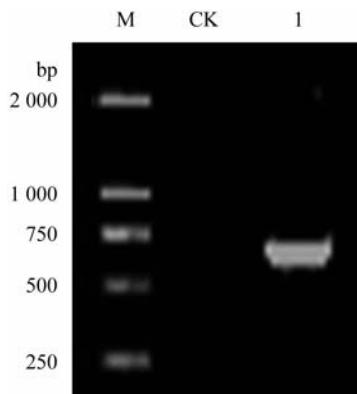


图1 PCR 扩增得到的 ToLCTWV DNA 片段电泳结果

Fig. 1 Amplified fragment of ToLCTWV DNA by PCR

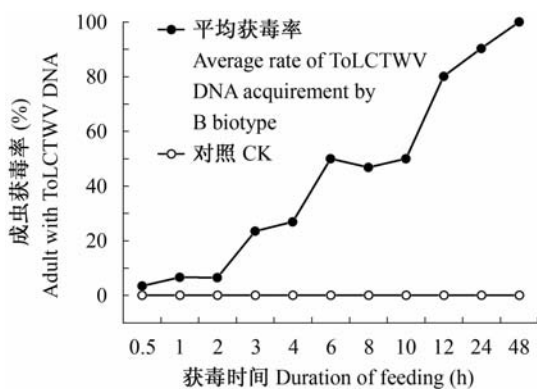


图2 B 型烟粉虱在毒株上饲喂时间及 PCR 检测

B 型烟粉虱体内携带 ToLCTWV DNA 的情况

Fig. 2 Length of access period of ToLCTWV infected tomato plants by B biotype of *Bemisia tabaci* adults and the percentages of adults with ToLCTWV DNA



图3 健康及发病番茄植株

Fig. 3 Healthy and ToLCTWV-infected tomato plants

注: a: 健康植株; b: 烟粉虱传发病植株; c: 农杆菌接种发病植株。Note: a: Healthy tomato plant; b: ToLCTWV infected plant through *B. tabaci* transmission; c: ToLCTWV infected plant through agroinoculation.

3 讨论

一般而言,双生病毒 DNA 在烟粉虱体内存在的概率,随着在患病植株上取食时间的延长而增加,直至达到 100%^[19]。本研究中,在发病番茄植株上饲

120、168、216、240、312、360、480 和 720 h 的活体及自然死亡带毒 B 型烟粉虱体内均检测到 ToLCTWV DNA。

2.4 虫口密度、植株苗龄及温度对 B 型烟粉虱传毒效率的影响

将 ToLCTWV DNA 侵染性克隆接种于健康番茄植株上可诱导明显的曲叶、矮化、节间缩短等症状(图 3),且农杆菌接种 15 天后番茄便可表现出症状,30 天后症状更明显。

结果显示,接虫头数对发病率影响最显著($P < 0.001$),接虫头数由 1 头上升到 5 头时,发病率上升达到或接近 100%,但 5 头与 10 头处理之间差异不显著。温度对番茄发病率影响极显著($P < 0.01$),番茄苗龄对发病率的影响不显著($P = 0.066$)。另外,温度与番茄苗龄的互作对发病率影响显著($P < 0.05$),20 天苗龄番茄在 20℃ 和 27℃ 的发病率无显著差异,而 35 天苗龄番茄在 27℃ 的发病率略低于 20℃ 处理。接虫头数对病情指数的影响也极显著($P < 0.001$),接虫头数由 1 头上升到 5 头时,病情指数显著升高,但 5 头与 10 头处理之间差异不显著。番茄苗龄对病情指数影响极显著($P < 0.001$),而温度对病情指数影响不显著($P > 0.05$)。番茄苗龄与温度间互作对病情指数影响显著($P = 0.01$)。当温度为 20℃ 时,20 天与 35 天苗龄番茄的病情指数没有显著差异;当温度为 27℃ 时,35 天苗龄番茄的病情指数比 20 天苗龄的低。此外,接虫头数与苗龄之间的互作及温度、苗龄、接虫头数三者的互作对番茄病情指数也有显著影响($P < 0.01$)(表 1、2)。

养 0.5 h 时,3.3% 的烟粉虱个体中检测到了 ToLCTWV DNA,这与前人报道的烟粉虱获取其它双生病毒所需的最短时间为 5 ~ 30 min 相符^[9, 20-22],该时间段可能是烟粉虱口针穿透表皮、经过叶肉细胞到达富含双生病毒的韧皮部所需要的最短时间。随着获

表 1 不同温度、接种头数及番茄苗龄组合处理的植株发病率及病情指数

Table 1 Disease indices and percentages of tomato plants with ToLCTWV DNA when the plants of two different ages were inoculated with different numbers of viruliferous whiteflies at two different temperatures

温度 Temperature (℃)	接虫数(头/株) Number of insects per plant	发病率 Incidence of disease (%)		病情指数 Disease index	
		20 天苗龄	35 天苗龄	20 天苗龄	35 天苗龄
		Age of tomato: 20 days	Age of tomato: 35 days	Age of tomato: 20 days	Age of tomato: 35 days
20	1	61.2 ± 5.8	63.3 ± 12.0	42.8 ± 5.1	22.5 ± 3.8
	5	100.0 ± 0.0	100.0 ± 0.0	87.5 ± 0.8	53.9 ± 6.1
	10	100.0 ± 0.0	100.0 ± 0.0	95.6 ± 0.9	73.3 ± 3.0
27	1	49.3 ± 10.8	59.7 ± 11.7	34.0 ± 11.9	25.8 ± 2.8
	5	100.0 ± 0.0	86.3 ± 3.3	96.6 ± 2.2	49.9 ± 5.2
	10	100.0 ± 0.0	89.3 ± 6.4	100.0 ± 0.0	51.0 ± 2.3

注:每处理 3 次重复,每重复 10 株植株,表中所列数据为平均值 ± 标准误。Note: Ten plants in each replicate and three replicates in each of the 12 treatments, and data in the table are means ± standard error.

表 2 温度、接种头数、番茄苗龄及三因子互作效应方差分析表

Table 2 Statistics of three-factor ANOVA on effects of temperature, number of insects per plant, age of plants and their interactions on percentage of tomato plants with ToLCTWV DNA and disease index

变异来源 Source of variation	发病率 Incidence of disease (%)			病情指数 Disease index		
	df	F 值	P 值	df	F 值	P 值
		F value	P value		F value	P value
A	1	9.451	0.005	1	0.173	0.681
B	2	87.761	0.000	2	126.680	0.000
C	1	3.707	0.066	1	154.615	0.000
A × B	2	0.466	0.633	2	1.238	0.308
A × C	1	4.517	0.044	1	7.887	0.010
B × C	2	3.144	0.061	2	15.376	0.000
A × B × C	2	2.488	0.104	2	6.900	0.004

注:A: 温度, B: 接种头数, C: 番茄苗龄。Note: A: Temperature, B: number of insects per plant, and C: age of tomato plant.

毒取食时间的延长, ToLCTWV DNA 在 B 型烟粉虱体内存在的概率也随之增加, 48 h 后个体带毒率达到 100%。

双生病毒被烟粉虱获取后, 可在后者体内存留一至数周, 有时可终生存在^[9, 23]。本研究表明, ToLCTWV DNA 可在健康棉花植株上取食的 B 型烟粉虱体内终生存留, 因此在缺乏病毒寄主植物的情况下, 带毒烟粉虱本身也是一个重要的病毒源。

Levy & Lapidot^[24]研究表明, 番茄苗龄对番茄的发病严重度没有或仅有轻微影响, 但是对产量有显著影响, 接种带毒烟粉虱后, 不同苗龄的番茄均明显减产, 但是苗龄越大产量降低越少。本研究发现番茄苗龄对发病程度影响显著, 在 20℃ 和 27℃ 两个温度条件下, 35 天苗龄番茄的病情指数均低于 20 天苗龄番茄, 其原因可能是随着番茄苗龄的增加, 植株的抗性随之增强, 从而导致发病率及其病情指数的降低。需要指出的是, 本研究仅在接种后 45 天进

行调查, 故感染病毒时番茄苗龄对番茄成株期、生理分化期、花期及结实期等各生育期的发病程度的影响还有待测定。

烟粉虱是双生病毒唯一的传播介体, 本研究表明, 带毒烟粉虱的虫口密度是影响番茄发病率和病情指数的一个关键因素。随着传毒烟粉虱虫口密度的上升, 发病率和发病程度均显著提高。番茄是 B 型烟粉虱的适合寄主, 在有关番茄曲叶病毒 (TYL-CV)、中国番茄黄曲叶病毒 (TYLCCNV) 与番茄及 B 型烟粉虱互作的研究中发现, 番茄感染病毒后对 B 型烟粉虱种群增长无不利影响^[25]。而有关番茄感染台湾番茄曲叶病毒后对 B 型烟粉虱种群的影响, 尚未进行过观察。但在田间, 感染台湾番茄曲叶病毒的番茄作物上, B 型烟粉虱常有很高的种群密度^[13-14], 表明感染该病毒的番茄植株也适合 B 型烟粉虱的取食和种群增长。

本研究中, 温度对番茄发病率有显著影响, 但对

能综合反映发病程度的病情指数的影响却不显著。本研究只测试了 20 ℃ 和 27 ℃ 两个温度, 温度范围较窄, 因此今后有必要扩大温度范围进一步测试。

本研究结果以及相关田间观察结果^[14]表明, 隔离育苗、培育无病毒壮苗是番茄生产中防治曲叶病毒病的前提和基础, 移栽后早期通过覆盖防虫网、黄板诱杀、施用高效低毒杀虫剂等措施控制烟粉虱种群数量也很重要。在浙江及与浙江气候相似的地区, 还可因地制宜地在秋冬季节适当延迟番茄育苗和移栽时间, 避开夏末秋初烟粉虱发生扩散高峰, 使番茄苗期和生长早期不受或少受烟粉虱危害, 从而有利于在整个生长期有效控制烟粉虱及其所传双生病毒的危害。

参 考 文 献 (References)

- [1] Brown J K, Frohlich D R, Rosell R C, et al. The sweetpotato or silverleaf whiteflies: biotypes of *Bemisia tabaci* or a species complex? Annual Review of Entomology, 1995, 40: 511–534
- [2] Oliveira M R V, Henneberry T J, Anderson P. History, current status, and collaborative research projects for *Bemisia tabaci*. Crop Protection, 2001, 20(9): 709–723
- [3] 刘树生, 张友军, 罗晨, 等. 烟粉虱. // 万方浩, 郑小波, 郭建英. 重要农林外来入侵物种的生物学与控制. 北京: 科学出版社, 2005: 69–128
- [4] Boykin L M, Shatters R G, Jr Rosell R C, et al. Global relationships of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) revealed using Bayesian analysis of mitochondrial COI DNA sequence. Molecular Phylogenetics and Evolution, 2007, 44(3): 1306–1319
- [5] Fauquet C M, Briddon R W, Brown J K, et al. Geminivirus strain demarcation and nomenclature. Archives of Virology, 2008, 153(4): 783–821
- [6] Moffat A S. Geminiviruses emerge as serious crop threat. Science, 1999, 286(5446): 1835
- [7] 周雪平, 崔晓峰, 陶小荣. 双生病毒——一类值得重视的植物病毒. 植物病理学报, 2003, 33(6): 487–492
- [8] Seal S E, Bosch F, van den Jeger M J. Factors influencing Begomovirus evolution and their increasing global significance: implications for sustainable control. Critical Reviews in Plant Sciences, 2006, 25(1): 23–46
- [9] 纠敏, 周雪平, 刘树生. B 型烟粉虱携带传播烟草茎病毒的能力. 植物保护学报, 2006, 33(2): 168–172
- [10] Mugiira R B, Liu S S, Zhou X P. Tomato yellow leaf curl virus and Tomato leaf curl Taiwan virus invade South-east Coast of China. Journal of Phytopathology, 2008, 156(4): 217–221
- [11] 何自福, 虞皓, 毛明杰, 等. 中国台湾番茄曲叶病毒感染引起广东番茄黄化曲叶病. 农业生物技术学报, 2007, 15(1): 119–123
- [12] 张纯胄, 吴永汉, 许方程, 等. 警惕台湾番茄曲叶病毒病发生为害. 中国植保导刊, 2007, 27(4): 25–26
- [13] 吴永汉, 张纯胄, 许方程, 等. 温州地区番茄曲叶病毒病发生与防治. 中国蔬菜, 2007(5): 57–58
- [14] 吴永汉, 张纯胄, 许方程, 等. 物理技术对越冬大棚番茄烟粉虱的防控效果试验. 长江蔬菜, 2008(7): 48–49
- [15] 谢艳, 张仲凯, 李正和, 等. 粉虱传双生病毒的 TAS-ELISA 及 PCR 快速检测. 植物病理学报, 2002, 32(2): 182–186
- [16] 罗晨, 姚远, 王戎疆, 等. 利用 mtDNA COI 基因序列鉴定我国烟粉虱的生物型. 昆虫学报, 2002, 45(6): 759–763
- [17] Friedmann M, Lapidot M, Cohen S, et al. A novel source of resistance to tomato yellow leaf curl virus exhibiting a symptomless reaction to viral infection. Journal of the American Society for Horticultural Science, 1998, 123(6): 1004–1007
- [18] 唐启义, 冯明光. DPS 数据处理系统——实验设计、统计分析 & 数据挖掘. 北京: 科学出版社, 2007
- [19] Zeidan M, Czosnek H. Acquisition of tomato yellow leaf curl virus by the whitefly *Bemisia tabaci*. Journal of General Virology, 1991, 72(11): 2607–2614
- [20] Atzmon G, van Oss H, Czosnek H. PCR-amplification of tomato yellow leaf curl virus (TYLCV) DNA from squashes of plants and whitefly vectors: Application to the study of TYLCV acquisition and transmission. European Journal of Plant Pathology, 1998, 104(2): 189–194
- [21] Idris A M, Smith S E, Brown J K. Ingestion, transmission, and persistence of *Chino del tomate virus* (CdTV), a New World begomovirus, by Old and New World biotypes of the whitefly vector *Bemisia tabaci*. Annals of Applied Biology, 2001, 139(1): 145–154
- [22] Muniyappa V, Venkatesh H M, Ramappa H K, et al. Tomato leaf curl virus from Bangalore (ToLCV-Ban4): sequence comparison with Indian ToLCV isolates, detection in plants and insects, and vector relationships. Archives of Virology, 2000, 145(8): 1583–1598
- [23] Cohen S, Duffus J E, Liu H Y. Acquisition, interference, and retention of cucurbit leaf curl viruses in whiteflies. Phytopathology, 1989, 79(1): 109–113
- [24] Levy D, Lapidot M. Effect of plant age at inoculation on expression of genetic resistance to tomato yellow leaf curl virus. Archives of Virology, 2008, 153(1): 171–179
- [25] Liu J, Zhao H, Jiang K, et al. Differential indirect effects of two plant viruses on an invasive and an indigenous whitefly vector: implications for competitive displacement. Annals of Applied Biology, 2009, 155(3): 439–448