



杨春晓, YUAN Ling, ZHOU Xu-Guo, 刘勇. 豇豆轻斑驳病毒 CPMMV 感染菜豆对 B 型烟粉虱寄主选择和生物学特性的影响 [J]. 环境昆虫学报, 2022, 44 (4): 1019–1026.

豇豆轻斑驳病毒 CPMMV 感染菜豆对 B 型烟粉虱寄主选择和生物学特性的影响

杨春晓¹, YUAN Ling², ZHOU Xu-Guo^{2*}, 刘勇^{3*}

(1. 华南农业大学/亚热带农业生物资源保护与利用国家重点实验室, 广州 510642; 2. University of Kentucky, Lexington, KY, USA 40546; 3. 湖南省农业科学院植物保护研究所, 园艺作物病虫害综合治理湖南省重点实验室, 长沙 410125)

摘要: 豇豆轻斑驳病毒 (*Cowpea mild mottle virus*, CPMMV) 的流行与其媒介昆虫烟粉虱 *Bemisia tabaci* 密切相关, 但 CPMMV 感染寄主植物对 B 型烟粉虱寄主选择行为和生物学特性的影响尚不清楚。本研究探究了 1) CPMMV 感染菜豆 *Phaseolus vulgaris* 不同时间对 B 型烟粉虱寄主选择和产卵偏好性的影响; 2) CPMMV 感染菜豆对 B 型烟粉虱生物学特性的影响。结果发现: 1) 相较于健康菜豆, 摩擦接种 CPMMV 后 1 周, B 型烟粉虱却偏好在 CPMMV 感染的植株上停留和产卵; 而摩擦接种后 4 周, B 型烟粉虱却偏好在健康的植株上停留和产卵; 2) 无论是在摩擦接种后 1 周和 4 周的 CPMMV 感染植株上, B 型烟粉虱在健康和 CPMMV 感染植株上的产卵量和存活率差异不明显。可见, CPMMV 感染菜豆对于 B 型烟粉虱的寄主选择偏好性具有时间效应, 而 CPMMV 感染菜豆对于 B 型烟粉虱的生物学特性没有显著影响。

关键词: 豇豆轻斑驳病毒; B 型烟粉虱; 取食行为; 适合度

中图分类号: Q965.9; S433

文献标识码: A

文章编号: 1674-0858 (2022) 04-1019-08

Effects of *Cowpea mild mottle virus* infection on host selection and biological characteristic of *Bemisia tabaci* B biotype

YANG Chun-Xiao¹, YUAN Ling², ZHOU Xu-Guo^{2*}, LIU Yong^{3*} (1. South China Agricultural University, State Key Laboratory for Conservation and Utilization of Subtropical Agro-Bioresources, Guangzhou 510642, China; 2. Department of Entomology, University of Kentucky, Lexington, KY, USA 40546; 3. Hunan Academy of Agricultural Sciences, Institute of Plant Protection, Changsha 410125, China)

Abstract: The epidemiology of *Cowpea mild mottle virus* (CPMMV) is closely associated with its vector whitefly, *Bemisia tabaci* B biotype. However, the effects of CPMMV infection of host plant on host selection and biological characteristic of *B. tabaci* B biotype remain unexplored. In this study, we analyzed: 1) the effect of CPMMV infection of *Phaseolus vulgaris* at different time points on host selection and oviposition preference of *B. tabaci* B biotype; 2) the effects of CPMMV infection on biological characteristic of *B. tabaci* B biotype. Our results showed that: 1) compared with healthy *P. vulgaris*, *B. tabaci* B biotype preferred to stay and lay eggs on CPMMV-infected *P. vulgaris*. However, for the experiment conducted on the four weeks old plants after CPMMV inoculation, *B. tabaci* B biotype

基金项目: 国家大宗蔬菜产业技术体系 (CARS-23-D-02); 国家自然科学基金 (32072383)

作者简介: 杨春晓, 女, 博士, 副研究员, 从事昆虫-植物-病毒互作研究, E-mail: yangchunxiao@scau.edu.cn

* 共同通讯作者 Author for correspondence: 刘勇, 男, 博士, 研究员, 从事植物病毒学研究, E-mail: haoasliu@163.com; Zhou Xuguo, E-mail: haoasliu@163.com

收稿日期 Received: 2021-03-24; 接受日期 Accepted: 2021-04-28

preferred to stay on healthy plants and lay eggs; 2) *B. tabaci* B biotype had no difference in fecundity and survival rates between healthy and CPMMV-infected plants at 1 and 4 weeks after CPMMV inoculation. In conclusion, CPMMV infection of *P. vulgaris* had a time effect on the host preference of *B. tabaci* B biotype, but CPMMV infection of *P. vulgaris* had no significant effect on the biological characteristics of *B. tabaci* B biotype.

Key words: *Cowpea mild mottle virus*; *B. tabaci* B biotype; host selection; biological characteristic

豇豆轻斑驳病毒 (*Cowpea mild mottle virus*, CPMMV) 是正单链 RNA 病毒, 病毒粒子为弯曲的丝状颗粒 (约 650 nm × 15 nm), 与香石竹潜隐病毒属 *Carlavirus* 的其它病毒类似, 有一大小为 31 ~ 33 kDa 的外壳蛋白。该属病毒能使多种作物减产 10% ~ 15%, 而且还常与其它病毒发生复合侵染, 使危害加剧 (Naidu *et al.*, 1998; Brito *et al.*, 2002; Tavasoli *et al.*, 2009)。根据 2011 年病毒分类国际委员会 (The International Committee on Taxonomy of Viruses, ICTV) 正式出版的病毒分类报告第九版《Virus Taxonomy: Ninth Report of the International Committee on Taxonomy of Viruses》, CPMMV 在分类地位上属于芜菁黄花叶病毒目 Tymovirales 乙型线状病毒科 Betaflexiviridae 香石竹潜隐病毒属 *Carlavirus* (King, 2012)。

1973 年, Brunt 等首次报道了, 在加纳 CPMMV 能在豇豆 *Vigna unguiculata* L. 上引起系统性斑点、褪绿以及叶片畸形等症状 (Brunt and Kenten, 1973)。随后, 在非洲、亚洲、巴西和阿根廷以及象牙海岸等地的多个热带地区 (Thouvenel *et al.*, 1982; Mink and Keswani, 1987; Antignus and Cohen, 1987; Reddy, 1991; Wei *et al.*, 2020) 都有了该病毒的报导。CPMMV 除侵染豆科外, 还可侵染藜科、葫芦科、苋科和茄科的多种植物。自然条件下感染 CPMMV 的豇豆, 表现出轻微的整株斑驳。若单凭在豇豆植株上表现出症状的严重程度, 很难准确评估该病毒造成经济损失, 但是在亚洲、非洲、美洲的许多热带国家中, 豇豆经常与其它重要的豆科作物, 如花生 *Arachis hypogaea* Linn.、大豆 *Glycine max*、绿豆 *Vigna radiata* 等间作, 因此 CPMMV 仍被视为对豆科植物的重大威胁 (El-Hassan *et al.*, 1997; Salem *et al.*, 2010)。

在烟粉虱隐种中, MEAM1 (B) 和 MED (Q) 隐种在世界范围内发生危害最为严重。烟粉虱为害最严重的是因其取食以及传播众多的植物病毒, 对农作物和观赏植物造成了巨大的经济损失

(Brown and Czosnek, 2002; Pan *et al.*, 2012)。烟粉虱传播的病毒, 90% 属于菜豆金黄花叶病毒属, 约 288 种病毒 (Polston *et al.*, 2014; Gilbertson *et al.*, 2015), 被认为对农作物的生长和产量最具威胁。研究发现, 香石竹潜隐病毒属的大多数病毒主要由蚜虫传播, 大约有 50 种 (Polston *et al.*, 2014), 已被证实的两种由烟粉虱传播的该属病毒为 CPMMV 和甜瓜泛黄相关病毒 (*Melon yellowing-associated virus*, MYaV)。

针对烟粉虱传播的具有持久性传播方式的番茄黄化曲叶病毒 (*Tomato yellow leaf curl virus*, TYLCV), 近几年的研究发现, Q 型烟粉虱停留在感染了 TYLCV 的曼陀罗 *Datura stramonium* L. 植株上的数量要显著的高于在健康植株上的停留数量, Q 型烟粉虱在感染了 TYLCV 病毒的曼陀罗上的产卵量显著的高于在健康植株上的产卵量 (Chen *et al.*, 2013)。另外, 通过比较无毒 B 型烟粉虱、带毒 B 型烟粉虱 (携带 TYLCV)、无毒 Q 型烟粉虱以及带毒 Q 型烟粉虱 (携带 TYLCV) 对健康番茄 *Lycopersicon esculentum* 以及 TYLCV 感染的带毒番茄选择的喜好, 研究发现无毒的 B 型烟粉虱喜好健康番茄植株, 而无毒的 Q 型烟粉虱则喜好带 TYLCV 的感病植株, 然而, 当 B 型烟粉虱与 Q 型烟粉虱携带了 TYLCV 之后, 发现它们对健康番茄与发病番茄植株没有明显的选择偏好 (Fang *et al.*, 2013)。

病毒感染寄主植物后的不同时期, 寄主植物在颜色、气味以及营养组成等方面都会不同, 进而会对媒介昆虫产生不同的影响。本文以烟粉虱及其传播的半持久性/非持久性病毒, CPMMV 为研究对象, 探讨 CPMMV 感染的菜豆在不同时间点, 对于烟粉虱寄主选择和生物学特性的影响。

1 材料与方法

1.1 室内烟粉虱种群和寄主植物

2014 年, 从美国肯塔基州列克星敦市的棉花

Gossypium spp.、向日葵 *Helianthus annuus* L. 和番茄 *Lycopersicon esculentum* 上采集了烟粉虱样本, 经 mtCOI 测序、SCAR 引物鉴定后确认为 B 型烟粉虱 (Pan *et al.*, 2011), 以棉花上采集的 B 型烟粉虱在菜豆上建立种群, 随后饲养在玻璃温室中, 环境温度为 $26 \pm 2^\circ\text{C}$ 。本试验所用植物为菜豆 *Phaseolus vulgaris*, 栽培品种为 ‘Topcrop’。菜豆种植在步入式植物生长箱中, 试验在肯塔基州的烟草研究和发展中心完成 (Kentucky Tobacco Research and Development Center)。

1.2 CPMMV 的人工接种及鉴定

本试验所用植物为菜豆, 栽培品种为 ‘Topcrop’。CPMMV 感染的菜豆叶片由美国佛罗里达大学植物病理系的 Jane E. Polston 教授提供。通过低温邮寄, 而后存放于 -20°C 冰箱。

1.2.1 人工摩擦接种 CPMMV

先准备好研钵与研棒、纱布、洗瓶、金刚砂、0.1 mol/L pH 7.2 的磷酸缓冲液、标签、记号笔等。当菜豆长到两个真叶期, 用于接种试验。实验过程: (1) 剪取小块含病毒或健康的叶片 (1 g), 分别放在 1 个研钵中并加入适量磷酸缓冲液 (10 mL) 和少许金刚砂, 研磨成糊状。(2) 用手指蘸取少量病样或健康汁液在叶面上轻抹 2~3 次, 之后用洗瓶内的水清洗叶面。另外在营养钵中插入标签, 注明接种日期和接种人, 每 3 天观察一次发病情况, 注意接种 CPMMV 的叶片和对照植物叶上的症状是否一致。

1.2.2 CPMMV 的 RT-PCR 鉴定

RNA 的提取及反转录: 应用 TRIzol 的方法提取菜豆植物叶片的 RNA, 然后取 1 μg 总 RNA 应用 M-MLV 反转录试剂盒和引物 oligo (dT)₂₁ 进行反转录, 得到的 cDNA 用于下游的 PCR, 反应前存放于 -20°C 保存。应用鉴定香石竹潜隐病毒属的引物 5'-GGBYTNGGBGTNCCNCANGA-3' 和 oligo (dT)₂₁ 进行 CPMMV 的 PCR 鉴定 (Gaspar *et al.*, 2008)。PCR 反应体系 20 μL , 包括 ddH₂O 7.0 μL , PCR Mix 10.0 μL , 上下游引物各 1.0 μL , 模板 1 μL 。PCR 程序设置: 94°C 预变性 5 min, 35 个循环; 94°C 变性 1 min, 50°C 退火 1 min, 72°C 延伸 2 min。循环结束后 72°C 延伸 5 min, 8°C 保存。

1.3 带毒菜豆植株的获取

应用上述的 CPMMV 的人工接种方法, 摩擦接

种 2 片真叶期的菜豆植株。植物置于温度为 $26 \pm 2^\circ\text{C}$, 16 L:8 D, 相对湿度为 70% 的步入式植物生长箱中生长, 取摩擦接种后第 1 周和第 4 周的植株, 经 RT-PCR 检测证实感染病毒的植株用于试验。

1.4 B 型烟粉虱对健康和 CPMMV 感染的菜豆寄主选择性测定

B 型烟粉虱对寄主植物选择行为的设计按照 Omondi *et al.* (2005) 的方法开展。将大小一致, 接种后第 1 周或第 4 周健康和感染 CPMMV 的菜豆植株分别放置在一个纱网笼 (60 cm \times 60 cm \times 60 cm) 的相对角落。分别在每个笼子的中心底部释放大约 50 头烟粉虱成虫。并在释放烟粉虱 1、3、6、24、48、72 和 96 h, 分别统计在每株植株上的虫数。96 h 后, 在体式显微镜 (Olympus SZ61) 下对每株菜豆所有叶片上的卵进行计数。每个处理 3 个重复, 共 6 个实验重复笼。这些笼子放置于自然光照和自然环境温度 ($26 \pm 2^\circ\text{C}$) 的温室中。

1.5 B 型烟粉虱在健康和 CPMMV 感染植株上生物学特性的比较

本试验对 B 型烟粉虱在健康和感染 CPMMV 的菜豆上的存活率和产卵量进行了比较, 设置 4 个处理, B 型烟粉虱 + 摩擦接种无毒叶片第 1 周的健康菜豆、B 型烟粉虱 + 摩擦接种无毒叶片第 4 周的健康菜豆、B 型烟粉虱 + 摩擦接种 CPMMV 第 1 周的感病菜豆、B 型烟粉虱 + 摩擦接种 CPMMV 第 4 周的感病菜豆, 每处理初始设置 20 个重复。取羽化 3 h 内的 B 型烟粉虱, 在解剖镜下鉴别雌雄后, 取雌虫分别转接到夹在摩擦接种后第 1 周和第 4 周的健康和发病菜豆中部叶片上的微虫笼中, 每笼 1 头雌虫。每株菜豆夹 2 个微虫笼。每天观察烟粉虱的存活, 连续观察 7 d。7 d 后在解剖镜下观察记录叶片上的卵数。

1.6 数据分析

应用重复测量方差分析比较 B 型烟粉虱在不同时间点停留在健康和感染 CPMMV 的菜豆上的差异。应用单因素方差分析比较 B 型烟粉虱在健康和感染 CPMMV 菜豆上的产卵量。当方差显著时, 再用 LSD 法对平均值进行多重比较。百分比数据在比较前先进行反正弦平方根转换。存活率的比较应用卡方检验, 产卵量的比较应用单因素方差分析。用 SPSS 21.0 统计软件进行分析, 取 0.05 显著性水平。

2 结果与分析

2.1 MtCOI 测序、SCAR 方法鉴定烟粉虱隐种结果

应用 mtCOI SCAR 引物对采集自棉花、向日葵和番茄上的烟粉虱鉴定后发现, 全部为 B 型烟粉虱。B 型烟粉虱引物能稳定扩增出 478 bp 的条带; 而 Q 型烟粉虱引物则没有扩增出条带 (图 1)。

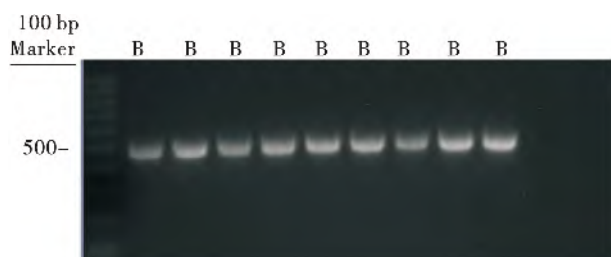


图 1 应用烟粉虱 mtCOI 特异性引物鉴定烟粉虱隐种

Fig. 1 Applying of mtCOI species - specific primers to distinguish the *Bemisia tabaci* species

注: M, 标准 DNA 分子量; PCR 反应的模板为: 3 头从棉花上采集的烟粉虱; 3 头从向日葵上采集的烟粉虱; 3 头从番茄上采集的烟粉虱。Note: M, Marker; Templates in the PCR reactions were as follows: Three *B. tabaci* individuals from cotton; Three *B. tabaci* individuals from sunflower; Three *B. tabaci* individuals from tomato.

对上述应用 mtCOI SCAR 引物扩增得到的 PCR 产物经 PCR 产物纯化试剂盒纯化后, 送公司进行双向测序。将测序得到的序列进行拼接、NCBI 比

对后, 进一步验证了所采集到的烟粉虱为 B 型烟粉虱。随后, 建立了从棉花上采集到的 B 型烟粉虱菜豆种群。

2.2 感染 CPMMV 菜豆的发病症状

CPMMV 侵染菜豆后, 叶片表现系统性的斑驳, 尤其是感病时间较长的植株上部叶片出现黄化症状 (图 2)。



图 2 CPMMV 感染菜豆植株后的典型症状

Fig. 2 Typical symptom of *Phaseolus vulgaris* infected by CPMMV

2.3 CPMMV 的 PCR 鉴定

应用香石竹潜隐病毒属的引物进行 PCR 诊断, 可以准确的判断菜豆植株的 CPMMV 的感染 (图 3)。1、2、3、5 为接种 CPMMV 感染叶片的植株; 4、6、7、8 为接种健康叶片的植株; 9、10 为 Jane E. Polston 教授提供的 CPMMV 感染的菜豆叶片; 11、12、13 为健康植株 (图 3)。

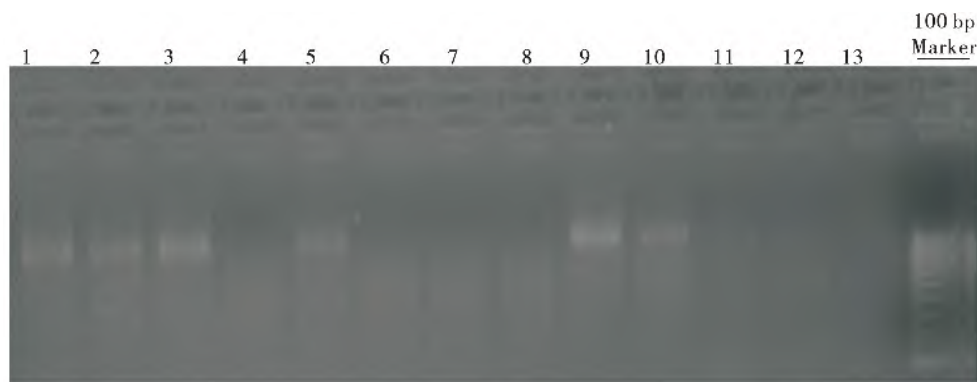


图 3 应用 RT-PCR 方法检测菜豆感染 CPMMV 的状态

Fig. 3 Using the method of RT-PCR to detect the CPMMV infection status of *Phaseolus vulgaris*

注: M, 标准 DNA 分子量; PCR 反应的模板为: 1, 2, 3, 5 为接种 CPMMV 感染叶片的植株; 4, 6, 7, 8 为接种健康叶片的植株; 9, 10 为 Jane E. Polston 提供的 CPMMV 感染的植株叶片。Note: M, Marker; Templates in the PCR reactions were as follows: 1, 2, 3, 5 were the plants inoculated by CPMMV-infected leaves; 4, 6, 7, 8 were the plants inoculated by healthy leaves; 9, 10 were the CPMMV-infected leaves that provided by Jane E. Polston; and 11, 12, 13 were the healthy leaves.

2.4 B 型烟粉虱对健康和 CPMMV 感染的菜豆寄主选择性

在摩擦接种 CPMMV 后第 1 周的植株上, 在任何一个时间点, CPMMV 感染菜豆上的 B 型烟粉虱成虫的数量都显著的高于在健康植株上 ($F_{1,4} = 23.473, P=0.008$) (图 4)。96 h 后, 在感染了 CPMMV 的菜豆植株上, B 型烟粉虱的总产卵量要高于在健康植株上的总产卵量 ($F_{1,4} = 3.611, P = 0.130$) (图 5)。

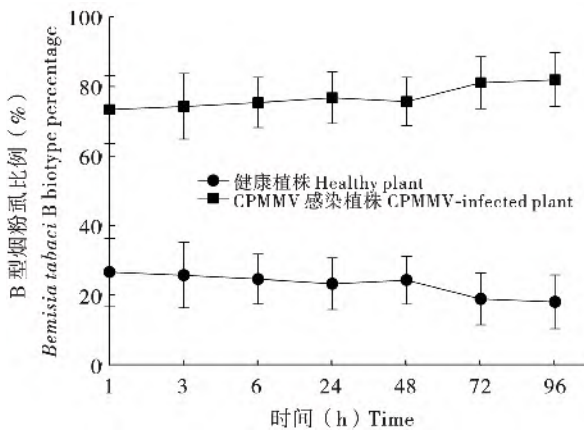


图 4 B 型烟粉虱对健康菜豆和接种 CPMMV 病毒 1 周后感病菜豆植株的选择

Fig. 4 Host selection of *Bemisia tabaci* B biotype on healthy and CPMMV-infected one week old *Phaseolus vulgaris*

注: 图中数值为平均值 \pm 标准误。下图同。Note: Values were means \pm SE. Same below.

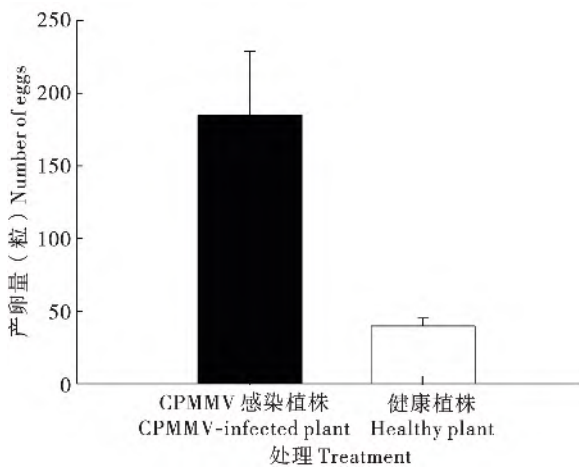


图 5 B 型烟粉虱在健康菜豆和接种 CPMMV 病毒 1 周后的感病菜豆植株上产卵量

Fig. 5 Number of eggs (mean \pm SE) laid by *Bemisia tabaci* B biotype on healthy and CPMMV-infected one week old *Phaseolus vulgaris* in a choice test

然而, 在摩擦接种 CPMMV 后 4 周的植株上, 寄主选择与产卵的结果与接种第 1 周后植株上的试验结果完全相反。结果显示, 在任意一个时间点, B 型烟粉虱停留在健康菜豆植株上的数量要显著高于在 CPMMV 感染的植株上的数量 ($F_{1,4} = 206.170, P < 0.0001$) (图 6)。96 h 后, 在健康植株上 B 型烟粉虱的总产卵量显著高于在感染了 CPMMV 病毒的植株上的总产卵量 ($F_{1,4} = 32.905, P = 0.005$) (图 7)。

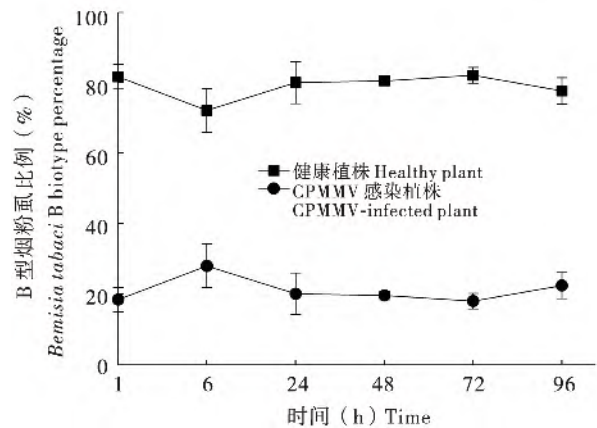


图 6 B 型烟粉虱对健康菜豆和接种 CPMMV 病毒 4 周后的感病菜豆植株选择

Fig. 6 Host selection of *Bemisia tabaci* B biotype on healthy and CPMMV-infected four weeks old *Phaseolus vulgaris*

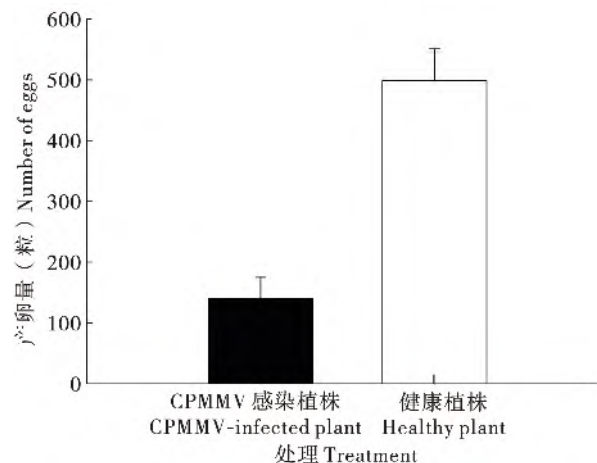


图 7 B 型烟粉虱在健康菜豆和接种 CPMMV 病毒 4 周后的感病菜豆植株上的产卵量

Fig. 7 Number of eggs (mean \pm SE) laid by *Bemisia tabaci* B biotype on healthy and CPMMV-infected four weeks old *Phaseolus vulgaris* in a choice test

2.5 B 型烟粉虱在健康和 CPMMV 感染植株上生物学特性的比较

摩擦接种 CPMMV 后 1 周, B 型烟粉虱的产卵量在健康和感染 CPMMV 的植株上差异不显著 ($F_{1,36} = 1.162, P = 0.288$) (图 8-A)。另外, B 型烟粉虱在健康和感染 CPMMV 的植株上的存活率也无显著差异 ($\chi^2 = 1.579, P = 0.209$) (图 8-B)。

摩擦接种 CPMMV 后 4 周, B 型烟粉虱的产卵量在健康和感染 CPMMV 的植株上无显著差异 ($F_{1,31} = 0.003, P = 0.958$) (图 9-A)。另外, B 型烟粉虱在健康和感染 CPMMV 的植株上的存活率也差异不显著 ($\chi^2 = 0.105, P = 0.746$) (图 9-B)。

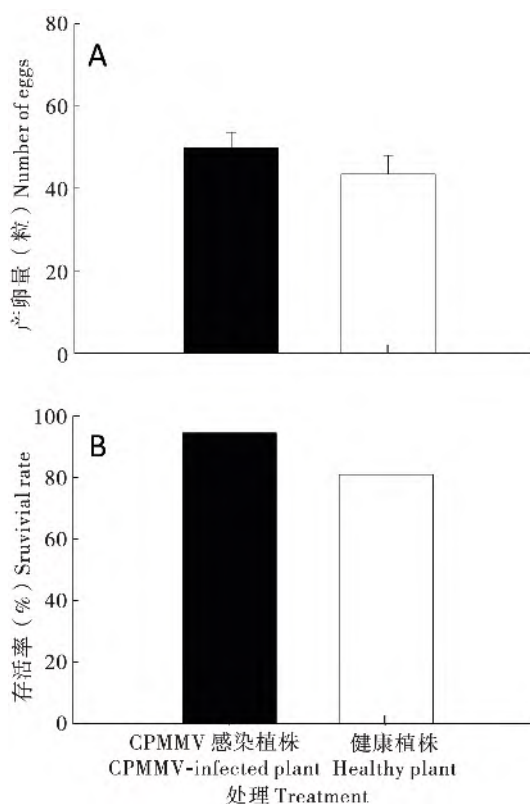


图 8 B 型烟粉虱雌虫在接种后第 1 周的健康和感染 CPMMV 的菜豆上的产卵量 (A) 和存活率 (B)

Fig. 8 Fecundity (A) and survival rate (B) of *Bemisia baci* B biotype females on one week old healthy vs. CPMMV-infected *Phaseolus vulgaris* after inoculation

3 结论与讨论

本试验通过 mtCOI 测序和 SCAR 方法明确了从棉花、向日葵及番茄上采集到的烟粉虱为 B 型烟粉虱, 建立了从棉花上采集的, 进而饲养在菜豆上的 B 型烟粉虱种群。McKenzie 等 (2012) 对

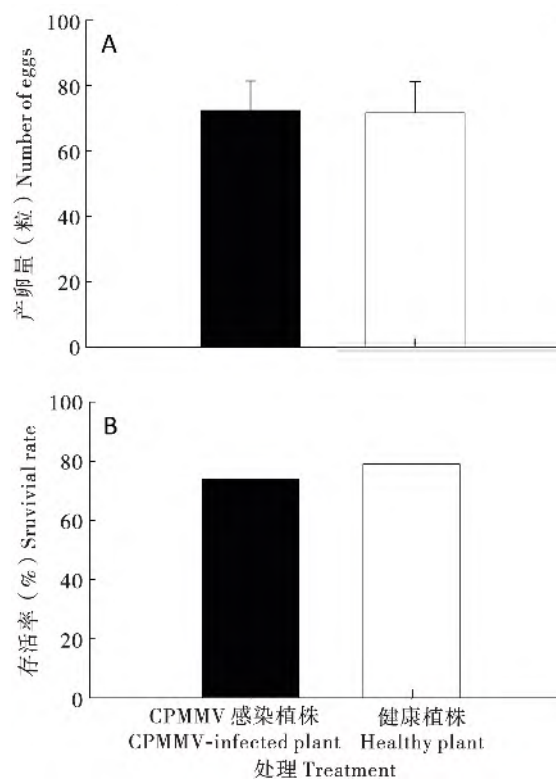


图 9 B 型烟粉虱雌虫在接种后第 4 周的健康和感染 CPMMV 的菜豆上的产卵量 (A) 和存活率 (B)

Fig. 9 Fecundity (A) and survival rate (B) of *Bemisia baci* B biotype females on four weeks old healthy vs. CPMMV-infected *Phaseolus vulgaris* after inoculation

2005 年 1 月 - 2011 年 12 月从美国、百慕大群岛、加拿大和墨西哥多种植物上采集到的 208 组样本进行了烟粉虱隐种鉴定。结果发现, 71% 的样本至少有 1 头 B 型烟粉虱, 53% 的样本仅含有 B 型烟粉虱。Q 型烟粉虱从美国 23 州采集的样本中均有发现, 且仅在保护地中的植物上发现, 在大田植物上没有检测到 Q 型烟粉虱。本试验采集的 3 个 B 型烟粉虱种群都是从田间采集的, 所以, 也验证了在美国田间植物上发生的烟粉虱为 B 型, 至今还没有 Q 型烟粉虱在美国大田发生为害的报道 (McKenzie *et al.*, 2012)。

本研究表明, 在摩擦接种后第 1 周和第 4 周健康和发病的菜豆植株上, B 型烟粉虱的寄主选择和产卵偏好性有显著的差别。摩擦接种后第 1 周时, B 型烟粉虱喜好在 CPMMV 感染的植株上停留和产卵; 然而, 摩擦接种后第 4 周时, B 型烟粉虱偏好健康的植株上停留和产卵。这些数据表明, CPMMV 侵染菜豆对于传播媒介 B 型烟粉虱选择寄主植物的偏好性影响具有时间效应。本试验的目

的是探究半持久性/非持久性传播的病毒 CPMMV 侵染寄主菜豆后的不同时间对于媒介昆虫 B 型烟粉虱寄主选择行为和产卵行为的影响。当前, 仅 Legarrea 等 (2015) 的研究发现, TYLCV 侵染番茄植株对于 B 型烟粉虱的寄主选择行为和适合度的影响具有时间效应。然而, 到目前为止, 还没有关于半持久性/非持久性传播的病毒侵染寄主植物的不同时期对于传毒昆虫是否具有时间效应的报道。本研究表明, 在摩擦接种后第 1 周和第 4 周的健康和感染 CPMMV 的植株上, B 型烟粉虱的寄主选择行为和产卵偏好性有显著的差别。已有的研究表明, 嗅觉线索在昆虫对寄主植物的选择过程中发挥着重要作用, 而这与植物的次生代谢产物密切相关 (Kessler *et al.*, 2001; Chen *et al.*, 2007; Su *et al.*, 2018)。次生代谢产物包括萜烯类化合物、黄酮类化合物、苯丙素类、酚类物质、蜡质、其它硫化物/含氮化合物等 (Karban *et al.*, 1999; Yang *et al.*, 2020)。在植物的抗病反应中, 次生代谢产物不仅可以作为生化壁垒抵抗病原物的侵染, 还能作为信号物质参与植物的抗病反应。次生代谢产物通常还决定着植物的颜色、气味和味道, 从而使植物对昆虫具有趋避或吸引作用 (Karban *et al.*, 2014; Su *et al.*, 2018)。另外, CPMMV 侵染菜豆后可能会影响其营养物质如游离氨基酸、碳水化合物、氮磷钾等发生变化 (Jiao *et al.*, 2012; 2018; Guo *et al.*, 2019), 进而影响 B 型烟粉虱的寄主选择和生物学特性。因此推测, 在病毒侵染寄主的不同时间点, 烟粉虱对于寄主的选择偏好性差异可能与寄主次生代谢产物和营养物质种类与含量变化有关。这些推测需要进一步的挥发物检测、营养物质含量变化试验以及转录组信息来加以验证。另外, 这些结果还表明, 单凭在一个时间点获得的病原物与宿主昆虫互作的结论是有局限性的。今后, 在研究不同组合的寄主植物、植物病毒及传毒昆虫的互作时, 时间因子必须要考虑进去, 这样得到的结论才更为可信。此外, 本试验的结果有助于更好的理解相关因子 (如感染病毒后的不同时间) 如何驱动烟粉虱传播的 CPMMV 的暴发流行。

本研究表明, 在摩擦接种 CPMMV 后 1 周和 4 周的植株上, B 型烟粉虱在健康和感染 CPMMV 的植株上的产卵量和存活率均无差别。但有趣的是, 摩擦接种后 1 周, 较健康植株, B 型烟粉虱在 CPMMV 感染的植株上的产卵量和存活率相对高

些; 而摩擦接种后 4 周, B 型烟粉虱在健康和 CPMMV 感染的植株上的产卵量和存活率相对持平。这些数据表明, CPMMV 侵染菜豆植株对传播媒介昆虫 B 型烟粉虱的生物学特性影响具有较弱的时间效应。感染病毒的植物可以影响传毒昆虫的生物学, 很多研究表明传毒昆虫在健康和感病植株上的生物学特性有差异。目前, 病毒感染寄主植物对于媒介昆虫的适合度研究是在很多昆虫、病毒及寄主植物的不同组合下开展的 (Stout *et al.*, 2006; Wei *et al.*, 2019; Li *et al.*, 2019; Wan *et al.*, 2020), 但遗憾的是, 在几乎所有的三者互作试验中, 仅选用了病毒侵染寄主植物后的一个时间点去研究。然而, 因病毒侵染寄主植物后的不同时期, 寄主植物在表型、气味、营养以及防御机制等方面都会不同, 那么, 早期的研究就不能全面并系统的弄清楚病毒侵染寄主植物后到底是对媒介昆虫有利、中性或有害。如 TYLCV 侵染番茄植株对于 B 型烟粉虱的选择和发育的影响具有时间效应。较健康植株, B 型烟粉虱喜好在 TYLCV 侵染 6 周的番茄上停留和产卵, 而对于 TYLCV 侵染 3 周和 12 周的植株, B 型烟粉虱的停留和产卵均无偏好性 (Legarrea *et al.*, 2015)。

CPMMV 的寄主植物范围广泛, 今后开展更多的关于 CPMMV、B 型烟粉虱以及不同寄主植物的互作研究, 比较不同组合条件下互作关系的异同, 可为 CPMMV 的暴发流行提供更多的实验证据。

参考文献 (References)

- Antignus Y, Cohen S. Purification and some properties of a new strain of *Coupea mild mottle virus* in Israel [J]. *Annals of Applied Biology*, 1987, 110 (3): 563–569.
- Brito M, Fernándezrodríguez T, Garrido MJ, *et al.* First report of *Coupea mild mottle carlavirus* on yardlong bean (*Vigna unguiculata* subsp. *sesquipedalis*) in Venezuela [J]. *Viruses*, 2012, 4 (12): 3804–3811.
- Brown JK, Czosnek H. Whitefly transmission of plant viruses [J]. *Advances in Botanical Research*, 2002, 36 (2): 65–76.
- Brunt AA, Kenten RH. *Coupea mild mottle*, a newly recognized virus infecting cowpea (*Vigna unguiculata*) in Ghana [J]. *Annals of Applied Biology*, 1973, 74 (1): 67–74.
- Chen G, Pan HP, Xie W, *et al.* Virus infection of a weed increases vector attraction to and vector fitness on the weed [J]. *Scientific Reports*, 2013, 3: 2253.
- Chen G, Su Q, Shi X, *et al.* Odor, not performance, dictates *Bemisia tabaci*'s selection between healthy and virus infected plants [J]. *Frontiers in Physiology*, 2017, 8: 146.
- El-Hassan SM, Naidu RA, Ahmed AH, *et al.* A serious disease of

- groundnut caused by *Cowpea mild mottle virus* in the Sudan [J]. *Journal of Phytopathology*, 1997, 145 (7): 301–304.
- Fang Y, Jiao XG, Xie W, et al. Tomato yellow leaf curl virus alters the host preferences of its vector *Bemisia tabaci* [J]. *Scientific Reports*, 2013, 3: 2876.
- Gaspar JO, Belintani P, Almeida AMR, et al. A degenerate primer allows amplification of part of the 3'-terminus of three distinct *Carlavirus* species [J]. *Journal of Virology Methods*, 2008, 481: 283–285.
- Gilbertson RL, Batuman O, Webster CG, et al. Role of the insect supervectors *Bemisia tabaci* and *Frankliniella occidentalis* in the emergence and global spread of plant viruses [J]. *Annual Review of Virology*, 2015, 2 (1): 67–93.
- Guo L, Su Q, Yin J, et al. Amino acid utilization may explain why *Bemisia tabaci* Q and B differ in their performance on plants infected by the *Tomato yellow leaf curl virus* [J]. *Frontiers in Physiology*, 2019, 10: 489.
- Jiao X, Xie W, Wang S, et al. Host preference and nymph performance of B and Q putative species of *Bemisia tabaci* on three host plants [J]. *Journal of Pest Science*, 2012, 85 (4): 423–430.
- Jiao X, Xie W, Zeng Y, et al. Lack of correlation between host choice and feeding efficiency for the B and Q putative species of *Bemisia tabaci* on four pepper genotypes [J]. *Journal of Pest Science*, 2018, 91 (1): 133–143.
- Karban R, Agrawal AA, Thaler JS, et al. Induced plant responses and information content about risk of herbivory [J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 1999, 14: 443–447.
- Karban R, Yang LH, Edwards KF. Volatile communication between plants that affects herbivory: A meta-analysis [J]. *Ecology Letters*, 2014, 17: 44–52.
- Kessler A, Baldwin IT. Defensive function of herbivore-induced plant volatile emissions in nature [J]. *Science*, 2001, 291: 2141–2144.
- King A. Virus Taxonomy: Ninth Report of the International Committee on Taxonomy of Viruses [M]. San Diego: Academic Press, 2012: 855–881.
- Legarrea S, Barman A, Marchant W, et al. Temporal effects of a *Begomovirus* infection and host plant resistance on the preference and development of an insect vector, *Bemisia tabaci*, and implications for epidemics [J]. *PLoS ONE*, 2015, 10: e0142114.
- Li J, Ding T, Chu D. Differential effects of two plant viruses on performance and biocontrol efficiency of *Encarsia formosa* fed on *Bemisia tabaci* [J]. *Biological Control*, 2019, 142: 104166.
- McKenzie C, Bethke J, Byrne F, et al. Distribution of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) biotypes in North America after the Q invasion [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2012, 105: 753–766.
- Mink GI, Keswani CL. First report of *Cowpea mild mottle virus* on bean and mung bean in Tanzania [J]. *Plant Disease*, 1987, 71 (6): 557.
- Naidu RA, Gowda S, Satyanarayana T, et al. Evidence that whitefly-transmitted *Cowpea mild mottle virus* belongs to the genus *Carlavirus* [J]. *Archives of Virology*, 1998, 143 (4): 769–780.
- Omondi AB, Obeng-Ofori D, Kyerematen RA, et al. Host preference and suitability of some selected crops for two biotypes of *Bemisia tabaci* in Ghana [J]. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2005, 115: 393–400.
- Pan HP, Chu D, Ge DQ, et al. Further spread of and domination by *Bemisia tabaci* biotype Q on field crops in China [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2011, 104: 978–985.
- Pan HP, Chu D, Yan WQ, et al. Rapid spread of *Tomato yellow leaf curl virus* in China is aided differentially by two invasive whiteflies [J]. *PLoS ONE*, 2012, 7 (4): e34817.
- Polston JE, De Barro P, Boykin LM. Transmission specificities of plant viruses with the newly identified species of the *Bemisia tabaci* species complex [J]. *Pest Management Science*, 2014, 70 (10): 1547–1552.
- Reddy DVR. Crop profile. Groundnut viruses and virus diseases: Distribution, identification and control [J]. *Review of Plant Pathology*, 1991, 70: 665–678.
- Salem NM, Ehlers JD, Roberts PA, et al. Biological and molecular diagnosis of seedborne viruses in cowpea germplasm of geographically diverse sub-Saharan origins [J]. *Plant Pathology*, 2010, 59 (4): 773–784.
- Stout MJ, Thaler JS, Thomma BPHJ. Plant-mediated interactions between pathogenic microorganisms and herbivorous arthropods [J]. *Annual Review of Entomology*, 2006, 51: 663–689.
- Su Q, Chen G, Mescher MC, et al. Whitefly aggregation on tomato is mediated by feeding-induced changes in plant metabolites that influence the behaviour and performance of conspecifics [J]. *Functional Ecology*, 2018, 32 (5): 1180–1193.
- Tavassoli M, Shahraeen N, Ghorbani S. Serological and RT-PCR detection of *Cowpea mild mottle carlavirus* infecting soybean [J]. *Journal of General & Molecular Virology*, 2009, 1 (1): 7–11.
- Thouvenel J C, Monsarrat A, Fauquet C. Isolation of cowpea mild mottle virus from diseased soybeans in the Ivory Coast [J]. *Plant Diseases*, 1982, 66 (4): 336–337.
- Wan Y, Hussain S, Merchant A, et al. *Tomato spotted wilt orthotospovirus* influences the reproduction of its insect vector, western flower thrips, *Frankliniella occidentalis*, to facilitate transmission [J]. *Pest Management Science*, 2020, 76 (7): 2406–2414.
- Wei KK, Li J, Ding TB, et al. Transmission characteristics of *Tomato chlorosis virus* (ToCV) by *Bemisia tabaci* MED and its effects on host preference of vector whitefly [J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2019, 18 (9): 2107–2114.
- Wei ZY, Wu GW, Ye ZX, et al. First report of *Cowpea mild mottle virus* infecting soybean in China [J]. *Plant Disease*, 2020, 104 (9): 2534.
- Yang J, Xie W, Liu B, et al. Phenolics, rather than glucosinolates, mediate host choice of *Bemisia tabaci* MEAM1 and MED on five cabbage genotypes [J]. *Journal of Applied Entomology*, 2020, 144 (4): 287–296.