



刘国霞, 李娇娇, 张安盛. 番茄褪绿病毒对 Q 型烟粉虱重要生物学参数及保护酶和解毒酶活力的影响 [J]. 环境昆虫学报, 2021, 43 (5): 1237 - 1243.

番茄褪绿病毒对 Q 型烟粉虱重要生物学参数及保护酶和解毒酶活力的影响

刘国霞^{1,2}, 李娇娇¹, 张安盛^{1*}

(1. 山东省农业科学院植物保护研究所, 济南 250100; 2. 山东省农业科学院生物技术研究中心, 济南 250100)

摘要: 为明确番茄褪绿病毒 (ToCV) 对其传毒介体烟粉虱 *Bemisia tabaci* 主要生物学特性的影响, 本文研究了携带 ToCV 的 Q 型烟粉虱在非病毒寄主植物棉花 *Gossypium* spp 上的生物学指标, 并测定了带毒和无毒烟粉虱主要保护酶和解毒酶活性。结果表明, 在棉花植株上, 带毒烟粉虱在发育历期、产卵量、成虫寿命方面与无毒烟粉虱无显著差异, 但雌虫体长明显短于无毒烟粉虱。相对于无毒烟粉虱, 带毒烟粉虱体内过氧化氢酶 (catalase, CAT) 活性明显提高, 是无毒烟粉虱的 3.36 倍 ($P < 0.001$), 超氧化物歧化酶 (superoxide dismutase, SOD) 和过氧化物酶 (peroxidase, POD) 活性无显著差异。解毒酶中, 带毒烟粉虱羧酸酯酶 (carboxylesterase, CarE) 活性明显下降, 是无毒烟粉虱活性的 54%, 谷胱甘肽 S 转移酶 (glutathione-s-transferase, GST) 和乙酰胆碱酯酶 (acetylcholinesterase, AChE) 活性无显著差异。

关键词: 烟粉虱; 番茄褪绿病毒; 生物学; 保护酶; 解毒酶

中图分类号: Q968.3; S433

文献标识码: A

文章编号: 1674-0858 (2021) 05-1237-07

Impact of ToCV on important biological parameters, and activities of protective and detoxification enzymes in *Bemisia tabaci* Q

LIU Guo-Xia^{1,2}, LI Jiao-Jiao¹, ZHANG An-Sheng^{1*} (1. Plant Protection Institute, Shandong Academy of Agricultural Sciences, Jinan 250100, China; 2. Biotechnology Research Center, Shandong Academy of Agricultural Sciences, Jinan 250100, China)

Abstract: To explicit the impact of *Tomato chlorosis virus* (ToCV) on main biological traits of its vector *Bemisia tabaci*, the biological parameters of *B. tabaci* Q infected by ToCV were detected on cotton (a non-host of the virus), and activities of main protective and detoxification enzymes were detected in *B. tabaci* Q virus infected and non-infected one. The results showed that the developmental period, fecundity and longevity were not different apparently between infected and non-infected *B. tabaci*. The body size of female adult of infected ones was shorter than non-infected ones. Compared to non-infected *B. tabaci*, activities of catalase (CAT) in infected *B. tabaci* increased to 3.36 times ($P < 0.001$), while activity of superoxide dismutase (SOD) and peroxidase (POD) in infected *B. tabaci* didn't change significantly. In detoxification enzymes, carboxylesterase (CarE) activity in infected *B. tabaci* decreased significantly and which was only 54% of that of non-infected ones. Glutathione-s-transferase (GST) and acetylcholinesterase (AChE) showed no difference between infected and non-infected *B. tabaci*.

Key words: *Bemisia tabaci*; *Tomato chlorosis virus*; biology; protective enzyme; detoxification enzyme

基金项目: 山东省现代农业产业技术体系烟草产业创新团队 (SDAIT-25-03)

作者简介: 刘国霞, 女, 硕士, 主要从事有害生物防控工作, E-mail: girlgx@sina.com

* 通讯作者 Author for correspondence: 张安盛, 博士, 研究员, 主要从事农业昆虫与防治工作, E-mail: zhangansheng2003@163.com

收稿日期 Received: 2020-04-01; 接受日期 Accepted: 2021-01-20

近年来番茄褪绿病毒病 (*Tomato chlorosis virus*, ToCV) 在番茄 *Lycopersicon esculentum* 产区普遍发生, 成为继番茄黄化曲叶病毒病之外又一严重病害。发病植株表现叶脉间变黄, 叶脉颜色加深, 叶片增厚变脆, 果实小、颜色偏白, 产量和品质受到严重影响 (刘永光等, 2014)。番茄褪绿病毒在美国首次报道 (Wisler *et al.*, 1998), 随后在欧洲 (Accotto *et al.*, 2001; Dovas *et al.*, 2002)、地中海地区 (Segev *et al.*, 2004) 以及我国台湾地区 (Tsai *et al.*, 2004) 相继发现。我国最早于 2012 年在北京检测到 ToCV (Zhao *et al.*, 2013), 随后在山东 (Zhao *et al.*, 2014)、江苏 (Karwitha *et al.*, 2014) 等地迅速扩散, 而且带毒率呈快速增长趋势 (郑慧新等, 2016), 给番茄生产带来巨大威胁。

烟粉虱 *Bemisia tabaci* 属半翅目 Hemiptera、粉虱科 Aleyrodidae, 是番茄褪绿病毒重要传毒介体, 研究表明 Q 型烟粉虱对 ToCV 的传播扩散具有重要作用 (Shi *et al.*, 2018)。病毒对媒介昆虫的生物学和生理指标可能产生有利、中性或有害的影响 (Stout *et al.*, 2006), 如携带番茄黄化曲叶病毒 (*Tomato yellow leaf curl virus*, TYLCV) 的 B 型烟粉虱存活率、产卵量、成虫寿命和体长明显降低或缩短, 而携带该病毒的 Q 型烟粉虱相应指标未受影响, 说明 TYLCV 对 B 型烟粉虱具有不利影响, 而对 Q 型烟粉虱影响偏中性 (Pan *et al.*, 2013)。研究发现在携带 ToCV 的番茄上取食的 Q 型烟粉虱产卵量增加, 发育历期缩短, 存活率和寿命未受影响, 而且带毒 Q 型烟粉虱更喜好取食健康番茄, 有助于病毒扩增 (Shi *et al.*, 2018)。而 Li 等 (2018) 研究结果显示 Q 型烟粉虱在携带 ToCV 的番茄上取食, 其产卵量、雌虫寿命和产卵期显著下降, 而发育历期增加 (Li *et al.*, 2018)。内共生菌组成对 Q 型烟粉虱传播 ToCV 也有重要影响 (Bello *et al.*, 2019)。

解毒酶和保护酶是昆虫体内重要的两类酶系, 对于抗逆和生理适应具有重要作用, 是昆虫生理适应性的重要指标 (Lozinskaya *et al.*, 2004)。烟粉虱取食感染 TYLCV 的番茄导致体内三大保护酶系过氧化物酶 (POD)、超氧化物歧化酶 (SOD) 和过氧化氢酶 (CAT) 活性持续升高, 解毒酶羧酸酯酶 (CarE) 和谷胱甘肽 S 转移酶 (GST) 活性先提高后下降, 保护酶、解毒酶活性的变化对于烟粉虱在带毒番茄上的适应性有重要作用 (曹

增等, 2015)。本文对携带 ToCV 的 Q 型烟粉虱在非病毒寄主植物棉花上的发育历期、产卵量、成虫寿命和体长进行研究, 并测定了带毒和无毒烟粉虱主要保护酶和解毒酶生物活性, 以期明确 ToCV 对烟粉虱种群扩张的影响, 为了解 ToCV 传播扩散的流行病学机制奠定基础。

1 材料与方法

1.1 供试虫源与植物

供试虫源: 无毒烟粉虱采自山东省农科院植保所实验农场棉花植株, 接到日光温室中健康番茄 (奔六) 苗上, 在温度 $26^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$, 相对湿度 $60\% \pm 5\%$, 光周期 L:D = 16 h:8 h 的条件下饲养。烟粉虱经以 *mtCOI* 为基础的 CAPS 方法鉴定为 Q 型 (刘国霞等, 2014)。

供试毒源: 病毒植株采自寿光市稻田镇西稻田村日光温室, 将病毒植株移栽到山东省农科院植保所日光温室盆栽种植, 接入 Q 型烟粉虱成虫, 定期添加番茄带毒植株和健康番茄苗, 同时移出衰老死亡番茄植株, 保证番茄植株持续带毒。经 PCR 检测烟粉虱带毒率超过 90%。

供试植物: 取 5~7 叶期棉花 (鲁棉研 37) 用于生物学实验。

1.2 烟粉虱携带 ToCV 病毒检测

采集被 ToCV 感染的番茄植株上烟粉虱成虫及初羽化成虫各 10 头, 参照李娇娇等 (2018) 单头虫体采用 Trizol 方法提取 RNA, 利用 RT-PCR 检测烟粉虱携带 ToCV 情况。烟粉虱在棉花上产卵 24 h 后, 收集虫体利用同样方法提取 RNA, 检测烟粉虱带毒情况。

1.3 ToCV 对烟粉虱生物学指标的影响

1.3.1 发育历期和后代体长的测定

用内径 2 cm、高 0.5 cm 的有机玻璃管和 120 目防虫网自制微虫笼, 取 10 对带毒和无毒烟粉虱分别置于微虫笼中, 固定在棉花 (6~7 叶期) 叶片背面, 放于人工气候箱中 (温度 26°C , 相对湿度 60%, 光周期 L:D = 14 h:10 h), 24 h 后除去烟粉虱和微虫笼, 在叶片上做好标记, 解剖镜 (Nikon, C-DSS230) 下统计产卵数量。每天检查由卵发育到 1 龄、2 龄、3 龄、4 龄和成虫的数量 (罗晨等, 2006)。初羽化成虫在解剖镜下区分雌

雄, 用测微尺测量虫体体长。实验设 10 个重复。

1.3.2 产卵量和成虫寿命

取带毒和无毒烟粉虱初羽化成虫 1 对, 分别接于 1% 琼脂保湿的棉花叶片的玻璃管中, 倒置放于人工气候箱中 (温度 26℃, 相对湿度 60%, 光周期 L:D=14 h:10 h), 每 3 d 记录产卵量, 成虫转移至新叶片。每天观察成虫存活情况, 若雄虫死亡则补充, 直至雌虫死亡。重复 30 次。

1.4 ToCV 对烟粉虱重要保护酶和解毒酶活力的影响

1.4.1 烟粉虱体内保护酶活力测定

分别取 100 头带毒和无毒烟粉虱雌虫, 加 500 μ L 生理盐水冰浴匀浆, 8 000 rpm 离心 20 min 取上清液备用。采用考马斯亮蓝 G250 法测定酶源样品的蛋白含量。

采用过氧化物酶 (POD) 试剂盒、超氧化物歧化酶 (SOD) 试剂盒和过氧化氢酶 (CAT) 试剂盒 (均为南京建成生物工程研究所生产) 按照试剂盒操作要求测定带毒烟粉虱和无毒烟粉虱体内 POD、SOD 和 CAT 活力。活性单位均采用试剂盒规定的单位每毫克蛋白 (U/mgprot)。每个处理重复 3 次。

1.4.2 烟粉虱体内解毒酶活力测定

分别取 100 头带毒和无毒烟粉虱雌虫, 按照羧酸酯酶 (CarE) 试剂盒要求制备样品, 用于测定谷胱甘肽 S 转移酶 (GST) 试剂盒和乙酰胆碱酯酶 (AChE) 的样品制备方法同 1.3.1。按试剂盒 (均为南京建成生物工程研究所生产) 说明书测定带毒烟粉虱和无毒烟粉虱体内 CarE、GST 和 AChE 活力。活性单位均采用试剂盒规定的单位/每克蛋白 (U/mgprot)。每个处理重复 3 次。

1.5 数据分析

采用 SPSS 17.0 统计软件中独立样本 *t* 检验进行处理间实验数据的差异性分析。重复数据计算其平均值和标准差 (SD)。

2 结果与分析

2.1 烟粉虱携带 ToCV 病毒情况

采集生物学实验中带毒烟粉虱同一片叶子上的烟粉虱成虫, 检测带毒率发现, 除 1 头雌成虫未扩增到特异条带外, 其余 7 头雌虫和 1 头雄虫均

能扩增到 ToCV 病毒特异条带 (图 1-A), 带毒率为 88.89%, 说明带毒烟粉虱可用于随后的生物学实验和酶活性分析。带毒烟粉虱在棉花上取食产卵 24 h 后, 取 24 头烟粉虱检测带毒情况, 发现有 62.5% 的烟粉虱携带 ToCV (图 1-B)。说明烟粉虱在棉花上取食 24 h 期间, 大部分依然带毒。

在 ToCV 感染的番茄上, 初羽化烟粉虱 7 头雌虫和 3 头雄虫均扩增到 ToCV 病毒特异条带 (图 1-A), 1 头雄虫扩增带较弱, 说明初羽化成虫携带病毒率为 100%。说明在 ToCV 感染的番茄上初羽化烟粉虱可用于测定产率量和雌虫寿命试验。

在健康番茄上取食的烟粉虱未检测到 ToCV。

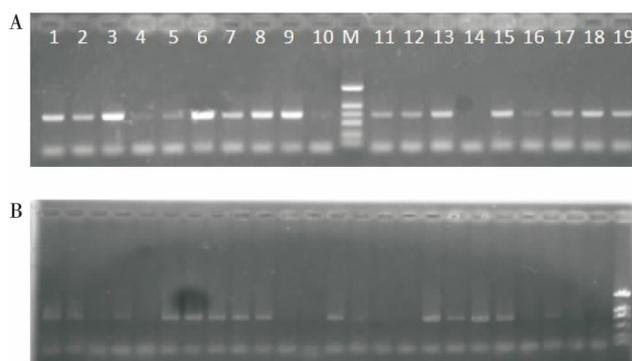


图 1 烟粉虱携带 ToCV 病毒 RT-PCR 检测

Fig. 1 ToCV detection in *Bemisia tabaci*

注: A, 在 ToCV 感染的番茄上的烟粉虱 (1~7: 初羽化雌虫, 8~10: 初羽化雄虫, 11~18: 雌虫, 19: 雄虫) ToCV 扩增; B, 在棉花上取食 24 h 后烟粉虱 ToCV 扩增; M, DL2000。Note: A, ToCV detection in *B. tabaci* feed on ToCV infected tomato (1~7: newly-emerged female, 8~10: newly-emerged male, 11~18: female, 19: male); B, ToCV detection in *B. tabaci* feed on cotton for 24 h; M, DNA marker DL2000.

2.2 ToCV 对烟粉虱生物学指标的影响

带毒和无毒烟粉虱在棉花上各龄期的发育历期见表 1。由表 1 可知, 卵和 4 龄若虫发育期最长, 为 6.35 d 左右, 其次为 1 龄, 为 3.5~3.9 d, 卵到成虫整个发育历期为 21 d 左右。带毒烟粉虱在 1 龄若虫历期较无毒烟粉虱长, 但差异不显著, 其它龄期历期及整个发育历期与无毒烟粉虱相比未表现出差异。

利用解剖镜测量了带毒和无毒烟粉虱在棉花上产卵羽化的后代体长, 雌虫约 0.8 mm, 雄虫约 0.74 mm。带毒烟粉虱雌虫长度比无毒雌虫短

($P < 0.05$), 雄虫体长无差异。单雌产卵量约 80 粒, 寿命约 18 d, 带毒和无毒烟粉虱在棉花上的单雌产卵量和寿命无明显差异。

表 1 带毒和无毒烟粉虱的发育历期

Table 1 Developmental period of ToCV-infected and non-infected *Bemisia tabaci*

虫态 Stage	带毒烟粉虱(d) Virus-infected	无毒烟粉虱(d) Non-infected
卵 Egg	6.43 ± 0.28	6.31 ± 0.12
1 龄若虫 1 st instar nymph	3.97 ± 0.39	3.58 ± 0.24
2 龄若虫 2 nd instar nymph	2.31 ± 0.15	2.32 ± 0.19
3 龄若虫 3 rd instar nymph	2.16 ± 0.25	2.37 ± 0.17
4 龄若虫 4 th instar nymph	6.37 ± 0.50	6.38 ± 0.34
卵到成虫 Egg to adult	21.22 ± 0.71	20.96 ± 0.53

注: 数值为平均数 ± 标准误。Note: Values were mean ± SE.

2.3 ToCV 对烟粉虱重要解毒酶和保护酶活性的影响

采用考马斯亮蓝蛋白定量方法制定标准曲线, 对提取的带毒和无毒样品蛋白含量进行测定, 样品浓度在 0.25 ~ 0.30 mg/mL。

携带 ToCV 的烟粉虱和无毒烟粉虱体内保护酶和解毒酶含量见表 3。带毒烟粉虱体内超氧化物歧化酶 (SOD) 活性高于无毒烟粉虱, 但差异不显著 ($P > 0.05$)。带毒烟粉虱过氧化氢酶 (CAT) 活性是无毒烟粉虱的 3.36 倍, 差异极显著 ($P < 0.01$)。带毒烟粉虱过氧化物酶 (POD) 活性降低, 差异不显著。

解毒酶中, 带毒烟粉虱羧酸酯酶 (CarE) 活力降低, 为无毒烟粉虱的 54%, 差异显著 ($P < 0.05$)。带毒烟粉虱谷胱甘肽 S-转移酶 (GST) 和乙酰胆碱酯酶 (AChE) 活力带毒烟粉虱略低于无毒烟粉虱, 差异不显著。

表 2 带毒和无毒烟粉虱成虫体长、产卵量和雌虫寿命

Table 2 Adult body size, fecundity and female longevity of virus-infected and non-infected *Bemisia tabaci*

	成虫体长 (μm) Adult body size		产卵量 (粒) Fecundity	雌虫寿命 (d) Female longevity
	雌虫 Female	雄虫 Male		
带毒烟粉虱 Virus-infected	791.34 ± 6.21*	744.79 ± 5.32	76.42 ± 5.72	18.16 ± 0.56
无毒烟粉虱 Non-infected	812.58 ± 5.60	739.36 ± 5.40	84.77 ± 5.25	18.23 ± 0.62

注: 数值为平均数 ± 标准误, * 表示处理间差异显著 ($P < 0.05$)。Note: Values were mean ± SE, * indicated significant difference between treatments at $P < 0.05$ level.

表 3 带毒和无毒烟粉虱体内保护酶和解毒酶活力

Table 3 Activity of protective and detoxification enzymes of virus-infected and non-infected *Bemisia tabaci*

	带毒烟粉虱 Virus-infected	无毒烟粉虱 Non-infected
保护酶 Protective enzyme	超氧化物歧化酶 (SOD)	73.71 ± 9.68
	过氧化物酶 (POD)	7.57 ± 1.35
	过氧化氢酶 (CAT)	22.29 ± 3.31**
解毒酶 Detoxification enzyme	羧酸酯酶 (CarE)	0.13 ± 0.02*
	谷胱甘肽 S-转移酶 (GST)	207.47 ± 36.09
	乙酰胆碱酯酶 (AChE)	0.21 ± 0.02

注: 数值为平均数 ± 标准差, * 或者 ** 表示处理间差异显著 ($P < 0.05$) 或极显著 ($P < 0.01$)。Note: Values were mean ± SD, * or ** in the same line indicated significant difference between treatments at $P < 0.05$ or $P < 0.01$ level.

3 结论与讨论

ToCV 是韧皮部限制性病毒, 自然条件下只能

依靠媒介昆虫粉虱传播 (王富等, 2016), B 型烟粉虱和纹翅粉虱 *Bemisia striata* 传毒效率较高 (Wintermantel and Wisler, 2006)。近年来研究发现 Q 型烟粉虱也可有效传播 ToCV (李娇娇等,

2018), 番茄 ToCV 发病率随 Q 型烟粉虱种群数量增加和取食时间延长而升高 (代惠洁等, 2016)。因此推测 ToCV 的广泛传播与 Q 型烟粉虱的发生危害有密切关系。病毒对寄主的影响分为直接影响和间接影响, Li 等 (2018) 研究了 ToCV 对 Q 型烟粉虱的间接影响, 发现 Q 型烟粉虱在感染 ToCV 的番茄上产卵量、产卵天数和雌虫体长显著降低, 认为 ToCV 侵染对 Q 型烟粉虱有不利影响, 可能跟 ToCV 侵染促使番茄释放更多的萜类化合物有关 (Fereses *et al.*, 2016)。本试验研究了 ToCV 对 Q 型烟粉虱的直接影响, 发现在 ToCV 的非寄主植物棉花上, 带毒烟粉虱在发育历期、产卵量、雌虫寿命方面和无毒烟粉虱无显著差异, 仅后代雌虫体长明显短于无毒烟粉虱, 说明 ToCV 对 Q 型烟粉虱生长发育和种群增长的直接影响较小。携带 TYLCV 的 Q 型烟粉虱在非寄主植物棉花上的各项生物学指标影响不大 (Pan *et al.*, 2013), 跟本研究 ToCV 对 Q 型烟粉虱生物学的影响结果一致。棉花和番茄都是烟粉虱的适宜寄主 (张永军等, 2003), 在棉花上带毒烟粉虱随着时间延长体内 ToCV 病毒逐渐消失, 研究发现雌虫最长持毒时间为 7 d (Wei *et al.*, 2019), 因此在本实验中烟粉虱生物学参数基本没有受到病毒的影响, 雌虫体长的减小可能对于 Q 型烟粉虱种群增长有一定影响。

保护酶是清除自由基的重要物质, SOD、CAT 和 POD 是昆虫体内主要的保护酶系, 其中 SOD 将部分自由基催化成 H_2O_2 , CAT 和 POD 可催化分解 H_2O_2 成为 H_2O 和 O_2 , 从而使细胞内自由基维持在低水平, 保护机体免受伤害 (Krishn and Kodrik, 2006)。研究证实保护酶活性跟烟粉虱寄主适应性相关 (周奋启等, 2011)。携带 ToCV 的 Q 型烟粉虱 SOD 和 POD 活性与无毒烟粉虱无显著差异, CAT 活性是对照的 3.36 倍, 差异达到极显著水平, 说明取食 ToCV 侵染的番茄使机体产生了大量的 H_2O_2 , Q 型烟粉虱通过提高 CAT 活性而提高分解 H_2O_2 的能力, 从而保护机体免受自由基毒害。本研究结果与曹增等 (2015)、陈晨等 (2016) 研究结果一致, B 型烟粉虱在 TYLCV 感病番茄上取食 3 种保护酶 (SOD、CAT 和 POD) 活性持续升高, 而 Q 型烟粉虱取食 72 h 后 SOD 和 POD 活性升高, 取食 30 d 后 CAT 和 POD 活性比对照显著升高

(曹增等, 2015), 白背飞虱 *Sogatella furcifera* (Horváth) 取食南方水稻黑条矮缩病毒 (*Southern rice black-streaked dwarf virus*, SRBSDV) 后这 3 种保护酶活性显著提高 (陈晨等, 2016)。

CarE 是烟粉虱体内对杀虫剂进行解毒代谢的重要解毒酶, 田间抗性品系 CarE 活性明显高于敏感品系 (何玉仙等, 2007)。AChE 是昆虫中枢神经系统中主要神经递质 - 乙酰胆碱的分解酶, 同时也是有机磷和氨基甲酸酯类杀虫剂的靶标酶 (冷欣夫等, 1996), GST 可催化内源性谷胱甘肽与化学杀虫剂中具有毒理作用的亲电基团结合而排出体外 (周奋启等, 2011), 对于烟粉虱抗性也有重要作用 (杨秀清等, 2001)。本研究中, 带毒烟粉虱体内 CarE 活性明显低于无毒烟粉虱, GST 和 AChE 活性也有所降低, 但差异不显著, 这跟烟粉虱取食感染 TYLCV 的番茄和感染 TYLCCNV 的烟草 *Nicotiana tabacum* L. 后解毒酶活性降低的研究结果一致 (Luan *et al.*, 2013; 曹增等, 2015)。烟粉虱取食 TYLCV 侵染的番茄后解毒酶活性被诱导, 但 30 d 后 CarE 和 GST 活性降低 (曹增等, 2015), 推断烟粉虱可能通过降低解毒酶活性减少能量消耗而增加在寄主植物上的适合度 (Luan *et al.*, 2013)。烟粉虱 CarE 和 GST 活性随寄主嗜好性而改变, 在嗜好寄主上酶活性降低, 在非嗜好寄主上升高, CarE 和 GST 活性在一定程度上可作为烟粉虱对寄主适应性的参考指标 (周福才等, 2010), 因此本研究中带毒 Q 型烟粉虱 CarE 活性降低说明 Q 型烟粉虱对 ToCV 侵染的番茄适应性较好。

参考文献 (References)

- Accotto GP, Vaira AM, Vecchiati M, *et al.* First report of *Tomato chlorosisvirus* in Italy [J]. *Plant Disease*, 2001, 85: 1208.
- Bello VH, Watanabe LFM, Santos BR, *et al.* Evidence for increased efficiency of virus transmission by populations of Mediterranean species of *Bemisia tabaci* with high Hamiltonella prevalence [J]. *Phytoparasitica*, 2019, 47: 293 - 300.
- Cao Z, Wang JN, Zhang YJ, *et al.* Effects of feeding on TYLCV - infected tomato on detoxification enzyme and protective enzymes of *Bemisia tabaci* (Gennadius) [J]. *Plant Protection*, 2015, 41 (6): 103 - 108. [曹增, 王金娜, 张友军, 等. 烟粉虱取食感染 TYLCV 番茄对其解毒酶和保护酶活性的影响 [J]. 植物保护, 2015, 41 (6): 103 - 108]
- Chen C, Jiang DC, Yang H, *et al.* Effects of *Southern Rice Black*

- Streaked Dwarf Virus* on defense enzymes in brown planthopper and white-backed planthopper [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2016, 38 (1): 113–118. [陈晨, 蒋德春, 杨洪, 等. 南方水稻黑条矮缩病对褐飞虱和白背飞虱体内三种保护酶活性的影响 [J]. 环境昆虫学报, 2016, 38 (1): 113–118]
- Dai H, Liu Y, Zhu X, et al. *Tomato chlorosis virus* (ToCV) transmitted by *Bemisia tabaci* biotype Q of Shouguang in Shandong Province [J]. *Journal of Plant Protection*, 2016, 43 (1): 162–167. [代惠洁, 刘永光, 竺晓平, 等. 山东寿光地区 Q 型烟粉虱对番茄褪绿病毒的传播 [J]. 植物保护学报, 2016, 43 (1): 162–167]
- Dovas CI, Katis NI, Avgelis AD. Multiplex detection of criniviruses associated with epidemics of a yellowing disease of tomato in Greece [J]. *Plant Disease*, 2002, 86: 1345–1349.
- Fereres A, Peñaflor MF, Favaro CF, et al. Tomato infection by whitefly-transmitted circulative and non-circulative viruses induce contrasting changes in plant volatiles and vector behavior [J]. *Viruses*, 2016, 8, 225.
- He YX, Huang J, Yang XJ, et al. Pyrethroid resistance mechanisms in *Bemisia tabaci* (Gennadius) [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2007, 50 (3): 242–247. [何玉仙, 黄建, 杨秀娟, 等. 烟粉虱对拟除虫菊酯杀虫剂的抗性机理 [J]. 昆虫学报, 2007, 50 (3): 242–247]
- Karwitha M, Feng Z, Yao M, et al. The complete nucleotide sequence of the RNA1 of a Chinese isolate of *tomato chlorosis virus* [J]. *Journal of Phytopathology*, 2014, 162: 411–415.
- Krishnan N and Kodrik D. Antioxidant enzymes in *Spodoptera littoralis* (Boisduval): Are they enhanced to protect gut tissues during oxidative stress [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2006, 52 (1): 11–20.
- Leng XF, Tang ZH, Wang MC. *Molecular Toxicology of Insecticides and Insect Resistance* [M]. Beijing: China Agriculture Press, 1996. [冷欣夫, 唐振华, 王萌长. 杀虫剂分子毒理学及昆虫抗药性 [M]. 北京: 中国农业出版社, 1996]
- Luo C, Guo XJ, Yue M, et al. Host plant effects on the morphological and biological characteristics of *Bemisia tabaci* (Gennadius) biotype B [J]. *Biodiversity Science*, 2006, 14 (4): 333–339. [罗晨, 郭晓军, 岳梅, 等. 寄主植物对 B 型烟粉虱形态学和生物学特性的影响 [J]. 生物多样性, 2006, 14 (4): 333–339]
- Li J, Ding TB, Chi H, et al. Effects of *Tomato chlorosis virus* on the performance of its key vector, *Bemisia tabaci*, in China [J]. *Journal of Applied Entomology*, 2018, 142: 296–304.
- Li J, Yu Y, Zhang X, et al. Transmission of *Tomato chlorosis virus* (ToCV) by *Bemisia tabaci* biotype Q adults [J]. *Journal of Plant Protection*, 2018, 45 (2): 228–234. [李娇娇, 于毅, 张秀霞, 等. Q 型烟粉虱成虫传播番茄褪绿病毒的能力 [J]. 植物保护学报, 2018, 45 (2): 228–234]
- Liu GX, Gao CS, Fu HB, et al. Variation of *mtCOI* gene in *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) cryptic species Q and B and its effects on cryptic species identification based on cleavage amplified polymorphic sequence (CAPS) markers [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2014, 57 (10): 1238–1244. [刘国霞, 高长生, 付海滨, 等. 烟粉虱 Q 与 B 隐种 *mtCOI* 基因的遗传变异及其对利用 CAPS 标记进行隐种鉴别的影响 [J]. 昆虫学报, 2014, 57 (10): 1238–1244]
- Liu YG, Wei JP, Qiao N, et al. Outbreak of *Tomato chlorosis virus* in Shandong Province and its control measures [J]. *China Vegetables*, 2014, 5: 67–69. [刘永光, 魏家鹏, 乔宁, 等. 番茄褪绿病毒在山东的暴发及其防治措施 [J]. 中国蔬菜, 2014, 5: 67–69]
- Lozinskaya YL, Slepneva IA, Khramtsov VV, et al. Changes of the antioxidant status and system of generation of free radicals in hemolymph of *Galleria mellonella* larvae at microsporidiosis [J]. *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*, 2004, 40 (2): 119–125.
- Luan JB, Wang YL, Wang J, et al. Detoxification activity and energy cost is attenuated in whiteflies feeding on *Tomato yellow leaf curl China virus* - infected tobacco plants [J]. *Insect Mol. Biol.*, 2013, 22 (5): 597–607.
- Pan H, Chu D, Liu B, et al. Differential effects of an exotic plant virus on its two closely related vectors [J]. *Scientific Reports*, 2013, 3: 2230.
- Segev L, Wintermantel WM, Polston JE, et al. First report of *Tomato chlorosis virus* in Israel [J]. *Plant Disease*, 2004, 88: 1160.
- Shi XB, Tang X, Zhang X, et al. Transmission efficiency, preference and behavior of *Bemisia tabaci* MEAMI and MED under the influence of *Tomato chlorosis virus* [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 8, 2271.
- Stout MJ, Thaler JS, Thomma BPHJ. Plant - mediated interactions between pathogenic microorganisms and herbivorous arthropods [J]. *Annual Review of Entomology*, 2006, 51, 663–689.
- Tsai WS, Shih SL, Green SK, et al. First report of the occurrence of *Tomato chlorosis virus* and *Tomato infectious chlorosis virus* in Taiwan [J]. *Plant Disease*, 2004, 88: 311.
- Wei K, Li J, Ding T, 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.
- Wintermantel WM and Wisler GC. Vector specificity, host range, and genetic diversity of *Tomato chlorosis virus* [J]. *Plant Disease*, 2006, 90: 814–819.
- Wisler GC, Li RH, Liu HY, et al. *Tomato chlorosis virus*: A new whitefly-transmitted, phloem limited, bipartite closterovirus of tomato [J]. *Phytopathology*, 1998, 88: 402–409.
- Yang X, Gao X, Zheng B. Comparison of the activity of the enzymes related to insecticide resistance in *Trialeurodes vaporariorum* and *Bemisia tabaci* [J]. *Chinese Journal of Pesticide Science*, 2001, 3 (4): 38–43. [杨秀清, 高希武, 郑炳宗. 烟粉虱与温室白粉虱羧酸酯酶、谷光甘肽转移酶和乙酰胆碱酯酶性质的比较研究 [J]. 农药学报, 2001, 3 (4): 38–43]

- Zhang YJ, Liang GM, Ni YX, *et al.* Selection of the adults of *Bemisia tabaci* (Gennadius) on different plants [J]. *Plant Protection*, 2003, 29 (2): 20-22. [张永军, 梁革梅, 倪云霞, 等. 烟粉虱成虫对不同寄主植物的选择性 [J]. 植物保护, 2003, 29 (2): 20-22]
- Zhao LM, Li G, Gao Y, *et al.* Molecular detection and complete genome sequences of *Tomato chlorosis virus* isolates from infectious outbreaks in China [J]. *Journal of Phytopathology*, 2014, 162 (10): 627-634.
- Zhao RN, Wang R, Wang N, *et al.* First report of *Tomato chlorosis virus* in China [J]. *Plant Disease*, 2013, 97 (8): 1123.
- Zheng HX, Xia JX, Zhou XM, *et al.* Be on alert of rapid diffusion of *Tomato chlorosis virus* transmitted by whitefly in China [J]. *China Vegetables*, 2016, 4: 22-26. [郑慧新, 夏吉星, 周小毛, 等. 警惕烟粉虱传播的番茄褪绿病毒病在我国快速扩散 [J]. 中国蔬菜, 2016, 4: 22-26]
- Zhou FC, Li CM, Zhou GS, *et al.* Responses of detoxification enzymes in *Bemisia tabaci* (Gennadius) to host shift [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30 (7): 1806-1811. [周福才, 李传明, 周桂生, 等. 烟粉虱体内几种抗性酶对寄主转换的响应 [J]. 生态学报, 2010, 30 (7): 1806-1811]
- Zhou F, Lu Y, Yao Y, *et al.* Effect of host plants on protective enzymes and detoxification enzymes of *Bemisia tabaci* populations [J]. *Jiangsu Journal of Agriculture Science*, 2011, 27 (1): 57-61. [周奋启, 陆艳艳, 姚远, 等. 不同寄主植物对 B 型烟粉虱种群保护酶和解毒酶的影响 [J]. 江苏农业学报, 2011, 27 (1): 57-61]