

黄瓜花叶病毒和马铃薯 Y 病毒混合侵染烟株 对烟蚜取食行为的影响

何应琴 吴佳星 唐元满 谷纪涛 蔡 璘 丁 伟*

(西南大学植物保护学院, 重庆 400716)

摘要: 为探究黄瓜花叶病毒(*Cucumber mosaic virus*, CMV)、马铃薯 Y 病毒(*Potato virus Y*, PVY) 混合侵染烟株对烟蚜取食行为的影响, 利用刺探电位图谱(electrical penetration graph, EPG)技术记录了烟蚜在健康烟株与 CMV、PVY 混合侵染后不同发病级别烟株上的取食波形。结果显示: 烟蚜在健康烟株上的刺探次数最少, 在感病烟株上的 C 波总持续时间均显著长于健康烟株; 第 1 次到达韧皮部前的刺探次数, 健康植株上仅为 4.00 次, 3 级感病烟株上的为健康烟株上的 2 倍; 在健康烟株上 E2 波总持续时间为 120.65 min, 极显著大于 2 级和 3 级感病烟株; 刺探过程中, 感病烟株上的 pd 波出现次数均高于健康烟株, 且 pd 波 II-1 和 II-3 亚波的持续时间也显著高于健康烟株。研究表明, CMV、PVY 混合侵染烟株可降低寄主对烟蚜的适合度, 且能促进烟蚜对病毒的传播。

关键词: 黄瓜花叶病毒; 马铃薯 Y 病毒; 烟蚜; 刺探电位图谱; 取食行为

Feeding behaviour of *Myzus persicae* (Sulzer) on healthy and mixed infected tobaccos with *Cucumber mosaic virus* and *Potato virus Y*

He Yingqin Wu Jiaxing Tang Yuanman Gu Jitao Cai Lin Ding Wei*

(College of Plant Protection, Southwest University, Chongqing 400716, China)

Abstract: To explore the effects of tobacco mixed infected by *Cucumber mosaic virus* (CMV) and *Potato virus Y* (PVY) on the feeding behavior of green peach aphid *Myzus persicae* (Sulzer), the feeding waveform of *M. persicae* on healthy and mixed infected tobaccos with different pathological grades were recorded by using electrical penetration graph technique. The results showed that the count probe times of *M. persicae* on healthy tobacco was the least among the different treatments. The total duration of C waveform of the infected tobacco was significantly longer than that of the healthy tobacco. Number of probes to the 1st saliva secretion on phloem level three infected tobacco was double that of healthy individuals. The duration in passive ingestion (E2 waveform) was 120.65 min on healthy plants, which was significantly longer than those of levels two and three infected plants. In the process of probe, the number of pd waveform of all infected plants was more than those of healthy tobaccos. The mean duration of pd II-2 and pd II-3 waveforms were also significantly increased. The results indicated that mixed infected tobacco could reduce the fitness of *M. persicae* and promote the aphid for virus transmission.

Key words: *Cucumber mosaic virus* (CMV); *Potato virus Y* (PVY); *Myzus persicae*; electrical penetration graph (EPG); feeding behavior

基金项目: 重庆烟草有害生物综合治理重大专项(NY20140401070001)

* 通讯作者(Author for correspondence), E-mail: dingw@swu.edu.cn

收稿日期: 2015-09-03

黄瓜花叶病毒(*Cucumber mosaic virus*, CMV)隶属雀麦花叶病毒科 *Bromoviridae* 黄瓜花叶病毒属 *Cucumovirus*, 是寄主最多、分布最广的植物病毒之一(沈小英等, 2013)。马铃薯 Y 病毒(*Potato virus Y*, PVY)是马铃薯 Y 病毒科 *Potyviridae* 马铃薯 Y 病毒属 *Potyvirus* 的典型成员, 广泛分布于世界各地(李凡和陈海如, 2001)。大多数植物病毒均依赖特定的媒介昆虫进行传播, 在长期的进化过程中, 媒介昆虫与病毒之间形成了复杂的互作关系, 如 CMV 和 PVY 主要通过烟蚜 *Myzus persicae* (Sulzer) 进行传播, 且在田间二者多为混合侵染。

研究表明, 一些病毒可通过直接或间接的方式改变媒介昆虫的取食行为(何文波, 2014)。如携带番茄黄化曲叶病毒(*Tomato yellow leaf curl virus*, TYLCV)的烟粉虱 *Bemisia tabaci* (Gennadius) 完成整个刺探取食行为的平均时间显著大于未带毒烟粉虱, 表明 TYLCV 能促进烟粉虱唾液分泌和韧皮部取食(王昱超等, 2013); Luan et al. (2011) 认为烟草被中国番茄黄曲叶病毒(*Tomato yellow leaf curl China virus*, TYLCCNV)侵染后, 植物体内茉莉酸和萜类化合物的释放减少, 从而导致了烟草对烟粉虱的适合性增加; 此外, 马铃薯卷叶病毒(*Potato leaf roll virus*, PLRV)侵染的马铃薯也可影响烟蚜的取食行为(Alvarez et al., 2007)。目前, 国内外学者关于昆虫与病毒的互作机制报道多集中于对某种单一病毒的研究, 而关于 2 种或 2 种以上病毒混合侵染的报道较少。

昆虫摄取和传播植物病毒与其取食行为密切相关, 刺吸式口器昆虫的取食行为可利用刺探电位图谱(electrical penetration graph, EPG)技术来研究, EPG 是目前研究刺吸式口器昆虫刺吸行为的重要工具, 它可准确地记录昆虫口针在寄主植物组织内的动作和位置(Tjallingii, 1985; 2001)。目前, EPG 技术已广泛应用于蚜虫、烟粉虱、叶蝉、蓟马、椿等刺吸式昆虫取食行为的研究。烟蚜是传播多种植物病毒的重要媒介昆虫。对于持久性病毒而言, 蚜虫传毒、获毒的效率与 E1、E2 波所持续的时间成正比(Liu et al., 2012); 而非持久性病毒的传播则主要与电位落差(potential drop, pd)波相关(罗晨等, 2005), 如棉蚜 *Aphis gossypii* Glover 获得 CMV 需要 pd 波的发生, 且获毒效率与 pd 波次数呈正相关(张鹏飞等, 2001)。研究表明, 蚜虫传毒主要发生在胞内刺探的 pd II-1 亚波, 而获毒发生在 pd II-3 亚波(Powell, 2005; Moreno et al., 2012)。烟蚜对 CMV 和 PVY 的传毒方式均为非持久式。

本试验通过 EPG 技术研究了烟蚜在健康烟株与 CMV、PVY 混合侵染烟株上的刺探取食波形差异, 探究混合侵染后烟株对其取食行为的影响, 此外通过分析与非持久性病毒传播有关的 pd 亚波的变化, 以期为进一步揭示烟蚜传毒的行为机理奠定理论基础。

1 材料与方法

1.1 材料

供试植物: 烟草品种为云烟 87, 由云南玉溪中烟种子有限责任公司提供。试验所用 CMV、PVY 混合侵染毒源由西南大学植物保护学院病理研究室提供。将云烟 87 的种子播于育苗盘上, 待幼苗长出后, 移至 6 cm × 8 cm × 10 cm 塑料花盆中, 每个花盆移栽 1 株烟苗, 置于培养条件为白天温度为 25℃、夜晚温度为 20℃、光照为 16 L: 8 D、相对湿度为 (60 ± 10)% 的温室内培养。

供试虫源: 红色型烟蚜来自西南大学温室内长期饲养的烟蚜种群, 置于 50 cm × 50 cm × 50 cm 养虫笼内以云烟 87 为寄主饲养续代, 在白天温度为 25℃、夜晚温度为 20℃、光照为 16 L: 8 D、相对湿度为 (60 ± 10)% 条件下饲养。

供试仪器: DC-EPG Giga-4 刺探电位图谱记录仪由荷兰 Wageningen 大学昆虫实验室研制。

1.2 方法

1.2.1 毒源植株的制备

当烟苗生长至 5、6 叶时, 参照 Shrestha et al. (2014) 的方法对烟苗进行接种。待发病症状明显时, 按《烟草病虫害分级及调查方法》(YC/T39—1996) 将感病烟株进行分级。分级标准为: 0 级: 全株无病; 1 级: 心叶脉明或轻微花叶, 或上部 1/3 叶片花叶但不变形, 植株无明显矮化; 2 级: 1/3 至 1/2 叶片花叶, 或少数叶片变形, 或主脉变黑, 植株矮化为正常株高的 2/3 以上; 3 级: 1/2 至 2/3 叶片花叶, 或变形或主侧脉坏死, 或植株矮化为正常株高的 2/3 至 1/2。

1.2.2 EPG 参数测定

采用 DC-EPG Giga-4 刺探电位图谱记录仪分别记录烟蚜在健康烟株与 CMV、PVY 混合侵染烟株上的取食行为。选择大小一致的无翅成蚜与烟苗分别连入生物电流放大器的昆虫电极和植物电极, 昆虫电极是一段长 2 ~ 3 cm、直径为 15 μm 的金丝, 末端用水溶性导电银胶粘在烟蚜的前胸背板上, 植物电极则直接插在烟苗生长的塑料花盆中。供试烟蚜试

验前饥饿处理 1 h。每次试验同时记录健康烟株与不同发病级别烟株,健康烟株与 1~3 级感病烟株在法拉第笼内随机排列。每头烟蚜连续记录 6 h,取有效重复数 15 次进行统计。试验均在约 25℃ 的室温下进行,1 头烟蚜和 1 株烟苗只用于 1 次试验记录。

EPG 波形参照 Ren et al. (2015) 记录的烟蚜 9 种典型取食波形:其中 np 波为非刺探波形;路径波(包括 A 波、B 波、C 波、pd 波、F 波)表示烟蚜口针位于寄主植物表皮与微管束之间,烟蚜 pd 波由 pd I、pd II 和 pd III 共 3 部分构成,其中 pd II 又分为 II-1、II-2 和 II-3 亚波;E 波反映了口针刺探韧皮部筛管的过程,分为 E1、E2 两个亚波,E1 波为口针到达筛管后分泌水溶性唾液的相关波形,E2 波为韧皮部被动吸食汁液的波形;G 波是烟蚜在木质部主动吸食的波形。将连续记录的 EPG 按 9 种典型取食波形进行分类统计。参考阎凤鸣(2000)和胡想顺等(2008)方法对 EPG 各项指标进行测定。

1.3 数据分析

使用 Stylet Version 1.2 软件对 EPG 数据进行记

录和分析。试验数据采用 SPSS 13.0 软件进行统计分析,应用最小显著差异(LDS)法进行差异显著性检验。

2 结果与分析

2.1 烟蚜口针到达韧皮部取食前的刺探行为比较

烟蚜在健康烟株上的刺探次数最少,仅为 7.00 次,与 3 级感病烟株差异显著;3 级感病烟株上烟蚜非刺探波 np 的总时间最长,为 125.45 min,显著长于其它烟株;第 1 次刺探出现时间和持续时间,健康烟株与感病烟株间均无显著差异,但第 1 次到达韧皮部前的刺探次数在 3 级感病烟株上为 8.10 次,显著高于健康烟株上的 4.00 次;刺探过程中,烟蚜 C 波总持续时间在健康烟株上最短,并极显著小于 2、3 级感病烟株;烟蚜在健康烟株上的 E2 波总持续时间为 120.65 min,极显著大于 2 级和 3 级感病烟株。表明随发病严重度的增加,烟蚜口针在韧皮部外组织停留时间延长,可能在不断地寻找合适的取食位点(表 1)。

表 1 烟蚜在健康烟株与感病烟株上的 EPG 指标

Table 1 The EPG variables of *Myzus persicae* on healthy and infected tobaccos

指标 Variable	健康烟株 Healthy tobacco	感病烟株 Infected tobacco		
		1 级 Level 1	2 级 Level 2	3 级 Level 3
刺探次数 Count probes	7.00 ± 1.64 Ab	8.13 ± 1.23 Aab	8.87 ± 1.85 Aab	12.80 ± 2.26 Aa
非刺探总时间 Sum time of np (min)	73.57 ± 15.94 Ab	71.75 ± 13.18 Ab	75.58 ± 17.64 Ab	125.45 ± 16.45 Aa
第 1 次刺探出现时间 Time to 1st probe from start of EPG (min)	14.66 ± 5.59 Aa	21.18 ± 7.56 Aa	18.04 ± 12.62 Aa	13.38 ± 4.73 Aa
第 1 次刺探持续时间 Duration of 1st probe (min)	23.52 ± 7.29 Aa	50.18 ± 22.57 Aa	66.30 ± 23.04 Aa	37.00 ± 18.21 Aa
第 1 次到达韧皮部前的刺探次数 Number of probes to the 1st E1	4.00 ± 0.60 Ab	5.25 ± 1.04 Aab	5.67 ± 1.71 Aab	8.10 ± 2.33 Aa
第 1 次 C 波至第 1 次 pd 波的时间 Duration from 1st C to 1st pd (min)	3.91 ± 1.92 Aa	5.31 ± 3.25 Aa	3.38 ± 1.08 Aa	7.26 ± 3.50 Aa
pd 次数 Number of pd	63.53 ± 7.70 Ab	102.33 ± 11.93 Aa	115.20 ± 15.11 Aa	101.67 ± 12.17 Aa
pd 波平均持续时间 Mean duration of pd (s)	6.54 ± 0.52 Ab	8.53 ± 0.20 Aa	8.30 ± 0.34 Aa	8.27 ± 0.38 Aa
短暂刺吸次数(小于 3 min) Number of short probes	2.53 ± 1.00 Aa	2.73 ± 0.59 Aa	3.20 ± 1.17 Aa	4.73 ± 1.43 Aa
C 波总持续时间 Total duration of C (min)	88.18 ± 20.98 Bb	148.91 ± 16.20 ABa	166.94 ± 17.65 Aa	165.15 ± 19.31 Aa
F 波次数 Number of F	0.60 ± 0.27 Aa	0.53 ± 0.24 Aa	0.60 ± 0.26 Aa	0.47 ± 0.27 Aa

续表 1 Continued

指标 Variable	健康烟株 Healthy tobacco	感病烟株 Infected tobacco		
		1 级 Level 1	2 级 Level 2	3 级 Level 3
F 波总持续时间 Duration of F (min)	54.91 ± 22.96 Aa	39.21 ± 17.92 Aa	47.93 ± 19.63 Aa	32.41 ± 18.38 Aa
G 波次数 Number of G	0.13 ± 0.09 Ab	0.14 ± 0.09 Ab	1.53 ± 0.60 Aa	1.33 ± 0.55 Aa
G 波总持续时间 Duration of G (min)	0.39 ± 0.23 Ac	4.46 ± 2.03 Abc	19.31 ± 6.47 Aab	22.40 ± 10.07 Aa
E1 波次数 Number of E1	3.87 ± 1.23 Aa	1.53 ± 0.34 Aa	1.53 ± 0.60 Aa	2.55 ± 0.94 Aa
E1 波总持续时间 Total duration of E1 (min)	21.34 ± 5.43 Aab	24.26 ± 5.89 Aa	10.70 ± 5.00 Aab	8.58 ± 2.23 Ab
E2 波次数 Number of E2	2.13 ± 0.66 Aa	1.06 ± 0.30 Aa	1.13 ± 0.36 Aa	1.00 ± 0.40 Aa
第 1 次刺吸至第 1 次 E2 波 的时间 Time from 1st probe to 1st E2 (min)	95.50 ± 22.45 Ab	144.61 ± 25.50 Aab	165.34 ± 36.01 Aab	184.83 ± 31.51 Aa
E2 波持续次数 Number of sustained E2 (大于 10 min)	1.20 ± 0.38 Aa	1.00 ± 0.26 ABab	0.53 ± 0.22 ABab	0.33 ± 0.21 Bb
E2 波总持续时间 Total duration of E2 (min)	120.65 ± 23.08 Aa	72.25 ± 21.07 ABab	40.42 ± 14.67 BCbc	5.30 ± 2.05 Cc
第 1 次韧皮部持续取食时 间 Duration of 1st E (min)	45.14 ± 14.12 Aa	39.09 ± 15.10 Aab	20.66 ± 13.45 Aab	5.21 ± 1.51 Ab

表中数据为平均数 ± 标准误。同行数据后不同大、小写字母分别表示经 LSD 法检验在 $P < 0.01$ 和 $P < 0.05$ 水平差异显著。Data in the table are mean ± SE. Different uppercase or lowercase letters in the same row indicate significant difference at $P < 0.01$ or $P < 0.05$ level by LSD test, respectively.

刺探过程中,烟蚜在感病烟株上 pd 波出现次数均显著高于健康烟株,且感病烟株上的 pd 波持续时间均达 8.00 s 以上,健康烟株上为 6.54 s,差异显著(表 1)。健康烟株与感病烟株上烟蚜 pd II 的 3 个亚波持续时间也存在差异,感病烟株上 pd II-1 亚波持续时间与健康烟株差异显著;pd II-2 亚波持续时间在 1 级感病烟株上最长,为 2.28 s,在健康烟株上最短,为 1.64 s,二者差异极显著,2、3 级感病烟株上的 pd II-2 亚波持续时间也显著长于健康烟株;感病烟株上的 pd II-3 亚波持续时间均极显著长于健康烟株(图 1)。

2.2 烟蚜口针在韧皮部、木质部的刺探行为

E1 波总持续时间在 3 级感病烟株上最短,为 8.58 min,在 1 级感病烟株上的持续时间最长,为 24.26 min,二者间差异显著。烟蚜 E1 波和 E2 波次数在健康烟株与感病烟株间均无显著差异。第 1 次刺吸至第 1 次出现 E2 波的时间,在 3 级感病烟株上为 184.83 min,显著长于健康烟株的 95.50 min。健康烟株上的 E2 波持续次数极显著高于 3 级感病烟株,但二者与其它烟株均无显著差异。健康烟株上 E2 波总持续时间最长,为 120.65 min,3 级烟株上最短,仅为 5.30 min,其中健康烟株与 2、3 级感病烟株间差异达极显著水平。烟蚜第 1 次韧皮部持续取

食时间在健康烟株上为 45.14 min,而在 3 级感病烟株上仅为 5.21 min,二者差异显著(表 1)。

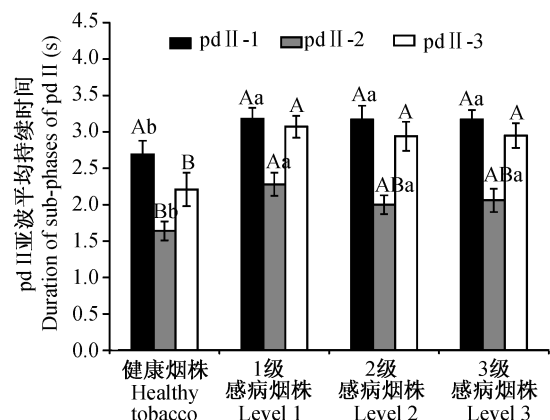


图 1 烟蚜在健康与感病烟株上 pd II-1、pd II-2 和 pd II-3 各亚波持续时间

Fig. 1 Duration of sub-phases of pd II-1, pd II-2 and pd II-3 of *Myzus persicae* on healthy and infected tobaccos

图中数据为平均数 ± 标准误。同色柱上不同大、小写字母分别表示经 LSD 法检验在 $P < 0.01$ 和 $P < 0.05$ 水平差异显著。Data are mean ± SE. Different uppercase or lowercase letters on the same color bars indicate significant difference at $P < 0.01$ or $P < 0.05$ level by LSD test, respectively.

烟蚜在烟株木质部的刺吸参数表明,在 2、3 级感病烟株上的 G 波次数分别为 1.53 次和 1.33 次,均显著高于健康烟株;烟蚜在 3 级感病烟株上的 G 波总持续时间为 22.40 min,显著长于健康烟株上的 0.39 min 和 1 级感病烟株上的 4.46 min,但与 2 级感病烟株无显著差异,表明 CMV、PVY 混合侵染烟株后,与健康烟株相比,烟蚜在感病烟株上需要更多的水分和无机盐。另外,随着感病烟株发病严重度的增加,烟蚜在木质部吸食的时间呈增长趋势(表 1)。

2.3 烟蚜口针在各个阶段吸食所占时间比例

烟蚜口针在健康烟株与感病烟株各阶段吸食所花费的时间不同。健康烟株上 C 波所占总时间的比例为 45.67%,3 级感病烟株上为 75.22%,二者间差异极显著;烟蚜在健康烟株与感病烟株上的 E1 波、F 波所占比例均无显著差异;G 波所占比例在 3 级感病烟株上最高,为 7.63%,与健康烟株和 1 级感病烟株差异显著;健康烟株上 E2 波所占比例为 30.36%,极显著高于 2 级感病烟株上的 8.23% 和 3 级感病烟株上的 2.32% (表 2)。

表 2 烟蚜在健康与感病烟株上各 EPG 波形占总时间的百分比

Table 2 EPG-recorded probing behaviour of *Myzus persicae* on healthy and infected tobaccos, shown as percentage of stylet activities

指标 Variable	健康烟株 Health tobacco	感病烟株 Infected tobacco			%
		1 级 Level 1	2 级 Level 2	3 级 Level 3	
C 波所占百分比 The percentage of waveform C	45.67 ± 6.84 Aa	58.83 ± 5.66 ABab	66.11 ± 6.14 ABb	75.22 ± 6.76 Bb	
F 波所占百分比 The percentage of waveform F	16.29 ± 6.63 Aa	15.46 ± 7.07 Aa	15.75 ± 6.24 Aa	12.02 ± 6.69 Aa	
G 波所占百分比 The percentage of waveform G	0.60 ± 0.07 Ab	1.35 ± 0.95 Ab	5.93 ± 2.83 Aab	7.63 ± 2.94 Aa	
E1 波所占百分比 The percentage of waveform E1	7.54 ± 3.23 Aa	8.56 ± 4.54 Aa	3.76 ± 1.81 Aa	3.46 ± 1.50 Aa	
E2 波所占百分比 The percentage of waveform E2	30.36 ± 7.43 Aa	16.31 ± 6.44 ABb	8.23 ± 5.68 Bb	2.32 ± 0.98 Bb	

表中数据为平均数 ± 标准误。同行数据后不同大、小写字母分别表示经 LSD 法检验在 $P < 0.01$ 和 $P < 0.05$ 水平差异显著。Data in the table are mean ± SE. Different uppercase or lowercase letters in the same row indicate significant difference at $P < 0.01$ or $P < 0.05$ level by LSD test, respectively.

3 讨论

昆虫的取食行为是寄主适应性的重要指标之一,因此采用 EPG 技术研究昆虫的刺探取食行为是揭示寄主适应性的有力工具。蚜虫降落到寄主植物表面后,首先会对寄主植物的表面物质进行识别,以判断是否需作进一步刺探(Liu et al., 2004; 苗进等, 2011)。本研究第 1 次刺探出现时间表明 CMV、PVY 混合侵染后烟株外部形态虽发生改变,但这并不影响烟蚜对寄主的表面物质进行识别。何晓婵等(2015)研究发现,与健康水稻植株相比,非介体褐飞虱 *Nilaparvata lugens* (Stål) 在感染南方水稻黑条矮缩病毒 (Southern rice black-streaked dwarf virus, SRBSDV) 水稻上取食的路径波 Nc (N2 + N3) 总持续时间显著延长, Nc 波形持续时间占总监测时间的百分数也显著提高。本研究也得到类似结果, CMV、

PVY 混合侵染后,感病烟株可显著延长烟蚜到达取食位点的时间。由此可知,感染病毒的寄主均可对非介体或介体昆虫的刺探路径波产生影响,但具体机制有待进一步研究探索。

本试验结果显示,烟蚜口针接触到健康烟株后能很快进入到韧皮部吸食,而在感病烟株上则需花较长时间,表明感病烟株可降低寄主对烟蚜的适合度。任广伟等(2006)试验显示,烟蚜在感染 PVY 病株上蜜露排泄量增大、种群数量增加,证明感染 PVY 的烟株对烟蚜取食是有利的;张玲等(2007)认为感染 CMV 的烟草对烟蚜存活率和繁殖力均有显著影响,与健康烟株相比,感染 CMV 病株造成烟蚜成活率降低。研究表明,感染病毒的植株可提高其对介体蚜虫的适合度(González et al., 2002; Sauge et al., 2002)。本研究结果却与之相反,当 CMV、PVY 混合侵染时,烟蚜在感病烟株上路径波的总持续时

间显著延长,韧皮部取食总持续时间则减少,但 1 级感病植株对烟蚜的取食行为影响不大,仅显著延长了其到达取食位点的时间,而 2、3 级感病烟株则可显著降低寄主对烟蚜的适合度,产生上述差异的原因可能是由于 CMV、PVY 两种病毒相互作用所引起的。

既然绝大多数植物病毒依赖特定的媒介昆虫传播,那么昆虫的取食行为对植物病毒的传播有重要的生态学和进化方面的意义(Stafford et al., 2012)。Martín et al. (1997) 研究表明,蚜虫口针在胞内刺吸和唾液分泌可能会引起非持久性植物病毒的传播,植物病毒为有利自身传播,通常会以间接或直接的方式诱导介体昆虫取食行为发生改变,从而提高介体昆虫获毒与传毒概率。感染玉米条纹病毒(*Maize streak virus*, MSV) 的寄主会使二点叶蝉 *Cicadulina bipunctella* 取食行为发生改变,导致其带毒率提高(Pinner et al., 1993); 西花蓟马 *Frankliniella occidentalis* 感染番茄斑萎病毒(*Tomato spotted wilt virus*, TSWV) 后,其雄成虫取食频率的提高可使其能更有效地传播病毒(Stafford et al., 2011)。本研究结果显示,刺探取食过程中,烟蚜在感病烟株上 pd 波出现次数均显著高于健康烟株,表明感病烟株上烟蚜口针与细胞间的接触频率更高,提高了传毒概率。pd 波各亚波持续时间上,感病烟株上 pd 波 II-1 和 II-3 亚波的持续时间也显著增加,推测 CMV、PVY 混合侵染能促进烟蚜对病毒的传播。

参 考 文 献 (References)

- Alvarez AE, Garzo E, Verbeek M, Vosman B, Dicke M, Tjallingii WF. 2007. Infection of potato plants with *Potato leafroll virus* changes attraction and feeding behaviour of *Myzus persicae*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 125(2): 135–144
- González WL, Ramírez CC, Olea N, Niemeyer HM. 2002. Host plant changes produced by the aphid *Sipha flava*: consequences for aphid feeding behavior and growth. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 103(2): 107–113
- He WB. 2014. An investigation of the effect of *Tomato yellow leaf curl China virus* on the feeding behavior of the whitefly *Bemisia tabaci* using electrical penetration graph techniques. Master Thesis. Hangzhou: Zhejiang University (in Chinese) [何文波. 2014. 应用刺吸电位图谱技术探讨中国番茄黄化曲叶病毒对烟粉虱取食行为的影响. 硕士学位论文. 杭州: 浙江大学]
- He XC, Xu HX, Zhou XJ, Su YJ, Lü ZX. 2015. Effects of *South-ern rice black-streaked dwarf virus* on the feeding behavior of non-vector brown planthopper *Nilaparvata lugens* (Stål). *Journal of Plant Protection*, 42(1): 25–30 (in Chinese) [何晓婵, 徐红星, 周小军, 孙裕建, 吕仲贤. 2015. 南方水稻黑条矮缩病株对非介体稻飞虱—褐飞虱取食行为的影响. *植物保护学报*, 42(1): 25–30]
- Hu XS, Zhao HY, Hu ZQ, Li DH, Zhang YH. 2008. EPG comparison of *Sitobion avenae* (Fab.) feeding behaviors on three wheat varieties. *Scientia Agricultura Sinica*, 41(7): 1989–1994 (in Chinese) [胡想顺, 赵惠燕, 胡祖庆, 李东鸿, 张宇红. 2008. 麦长管蚜在 3 个小麦品种上取食行为的 EPG 比较. *中国农业科学*, 41(7): 1989–1994]
- Li F, Chen HR. 2001. Studies on plant viruses associated with tobacco diseases. *Journal of Yunnan Agricultural University*, 16(2): 160–166 (in Chinese) [李凡, 陈海如. 2001. 引起烟草病毒病害种类的研究. *云南农业大学学报*, 16(2): 160–166]
- Liu BM, Yan FM, Chu D, Pan HP, Jiao XG, Xie W, Wu QJ, Wang SL, Xu BY, Zhou XG, et al. 2012. Difference in feeding behaviors of two invasive whiteflies on host plants with different suitability: implication for competitive displacement. *International Journal of Biological Sciences*, 8: 697–706
- Liu XD, Zhang XX, Zhai BP. 2004. Host biotypes and their formation causes in aphids. *Acta Entomologica Sinica*, 47(4): 499–506
- Luan JB, Li JM, Varela N, Wang YL, Li FF, Bao YY, Zhang CX, Liu SS, Wang XW. 2011. Global analysis of the transcriptional response of whitefly to *Tomato yellow leaf curl China virus* reveal the relationship of coevolved adaptations. *Journal of Virology*, 85(7): 3330–3340
- Luo C, Yue M, Xu HF, Zhang ZL. 2005. Application of electrical penetration graph (EPG) in entomological studies and new findings. *Acta Entomologica Sinica*, 48(3): 437–443 (in Chinese) [罗晨, 岳梅, 徐洪富, 张芝利. 2005. EPG 技术在昆虫学研究中的应用及进展. *昆虫学报*, 48(3): 437–443]
- Martín B, Collar JL, Tjallingii WF, Fereres A. 1997. Intracellular ingestion and salivation by aphids may cause the acquisition and inoculation of non-persistently transmitted plant viruses. *Journal of General Virology*, 78(10): 2701–2705
- Miao J, Wu YQ, Yu ZX, Duan Y, Jiang YL, Li GP. 2011. Comparative of feeding behaviors of *Sitobion avenae*, *Sitobion graminum* and *Rhopalosiphum padi* (Homoptera: Aphididae) using electrical penetration graph (EPG). *Acta Ecologica Sinica*, 31(1): 175–182 (in Chinese) [苗进, 武予清, 郁振兴, 段云, 蒋月丽, 李国平. 2011. 基于 EPG 的麦长管蚜、麦二叉蚜和禾谷缢管蚜取食行为比较. *生态学报*, 31(1): 175–182]
- 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
- Pinner MS, Medina V, Plaskitt KA, Markham PG. 1993. Viral in-

- clusion in monocotyledons infected by maize streak and related geminiviruses. *Plant Pathology*, 42(1): 75–87
- Powell G. 2005. Intracellular salivation is the aphid activity associated with inoculation of non-persistently transmitted viruses. *Journal of General Virology*, 86(2): 469–472
- Ren GW, Wang FL, Wang XF, Wang Y. 2006. Effect of virus-infected tobacco plants on population and honeydew of *Myzus persicae*. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 21(2): 118–120 (in Chinese) [任广伟, 王凤龙, 王秀芳, 王永. 2006. 感染病毒的烟草对烟蚜种群及蜜露排泄的影响. *华北农学报*, 21(2): 118–120]
- 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
- Sauge MH, Lacroze JP, Poëssel JL, Pascal T, Kervella J. 2002. Induced resistance by *Myzus persicae* in the peach cultivar Rubira. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 102(1): 29–37
- Shen XY, Song S, Luo J, Zhang X, An DR. 2013. Polysaccharides inhibiting *Cucumber mosaic virus* and its effects on of tobacco defense enzyme activities. *Acta Microbiologica Sinica*, 53(8): 882–888 (in Chinese) [沈小英, 宋双, 罗晶, 张鑫, 安德荣. 2013. 抗烟草黄瓜花叶病毒多糖筛选及其对烟草防御酶活性的影响. *微生物学报*, 53(8): 882–888]
- Shrestha D, Wenninger EJ, Hutchinson PJ, Whitworth JL, Mondal S, Eigenbrode SD, Bosque-Perez NA. 2014. Interactions among potato genotypes, growth stages, virus strains, and inoculation methods in the *Potato virus Y* and green peach aphid pathosystem. *Environmental Entomology*, 43(3): 662–671
- Stafford CA, Walker GP, Ullman DE. 2011. Infection with a plant virus modifies vector feeding behavior. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(23): 9350–9355
- Stafford CA, Walker GP, Ullman DE. 2012. Hitching a ride: vector feeding and virus transmission. *Communicative & Integrative Biology*, 5(1): 43–49
- Tjallingii WF. 1985. Electrical nature of recorded signals during stylet penetration by aphids. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 38(2): 177–186
- Tjallingii WF. 2001. Comparison of AC and DC systems for electronic monitoring of stylet penetration activities by homopterans. // Walker GP, Backus EA. Principles and applications of electronic monitoring and other techniques in the study of homopteran feeding behaviour. Lanham: Thomas Say Publications, pp. 41–69
- Wang YC, Mu CQ, Guo XJ, Wang S, Tian ZF, Yao J, Luo C, Sun YX. 2013. Probing and feeding behaviors of the MED cryptic species of *Bemisia tabaci* (Gennadius) effected by TYLCV. *Journal of Environmental Entomology*, 35(4): 415–421 (in Chinese) [王昱超, 穆常青, 郭晓军, 王甦, 田兆丰, 姚晶, 罗晨, 孙跃先. 2013. 番茄黄化曲叶病毒对烟粉虱 MED 隐种取食行为的影响. *环境昆虫学报*, 35(4): 415–421]
- Yan FM. 2000. Role of glucosinolates in the host plant part preferences by the cabbage aphid, *Brevicoryne brassicae*. *Acta Entomologica Sinica*, 43(3): 297–304 (in Chinese) [阎凤鸣. 2000. 芥子油苷在甘蓝蚜寄主部位选择行为中的作用. *昆虫学报*, 43(3): 297–304]
- Zhang L, Liu YH, Ma LN, Duan H. 2007. Development and reproduction of *Myzus persicae* (Sulzer) feeding on tobacco infected *Cucumber mosaic virus* at different temperature. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 23(6): 341–344 (in Chinese) [张玲, 刘映红, 马丽娜, 段航. 2007. 温度及烟草 CMV 病株对烟蚜生长发育的影响. *中国农学通报*, 23(6): 341–344]
- Zhang PF, Chen JQ, Zhang X, Wang B, Jiang QF. 2001. The feeding behavior and the acquisition of CMV by the cotton aphid *Aphis gossypii*. *Acta Entomologica Sinica*, 44(4): 395–401 (in Chinese) [张鹏飞, 陈建群, 张闲, 王斌, 蒋群峰. 2001. 棉蚜获得黄瓜花叶病毒的行为与取食过程的关系. *昆虫学报*, 44(4): 395–401]

(责任编辑:王璇)