

菜豆金色花叶病毒属病毒的研究进展

冯细华^{*}, 郭安平^{*}, 陈绵才

(1. 中国热带农业科学院生物技术研究所, 海南海口 571101; 2. 海南省农业科学院农业环境与植物保护研究所, 海南海口 571100)

摘要 Begonovirus 病毒属双生病毒科、菜豆金色花叶病毒属, 在热带和亚热带地区已成为植物病毒最具破坏力的种群, 其流行的主要原因是农业的集约化及其传播介体——粉虱种群的增长。综合前人的研究, 报道了 Begonovirus 病毒在其进化、危害及对其控制方面所取得的一些进展。

关键词 菜豆金色花叶病毒属病毒; 粉虱; 双生病毒; 重组; 进化

中图分类号 S436.43 文献标识码 A 文章编号 0517-6611(2008)12-05065-04

Research Progress in Begonoviruses

FENG Xi-hua et al (Biotechnological Institute, CATAS, Haikou, Hainan 571101)

Abstract Begonoviruses (Family Geniviridae, Genus Begonovirus) have been co-evolving with their dicotyledonous plant hosts for millennia and become the most destructive group of plant virus in the tropical and subtropical region of the world. Agricultural intensification has been proposed as one of the main causes, together with the increment in populations of their vector Bemisia tabaci. On the basis of other researchers' studying, the begonovirus evolution, damage and implication for sustainable control were described in this paper.

Key words Geniviruses; Bemisia tabaci; Twin-virus; Recombination; Evolution

公元750年, 人类最早记载的一种植物病毒病是由 Begonovirus 病毒(双生病毒科, 菜豆金色花叶病毒属)引起的^[1]。在过去的200年, Begonovirus 病毒又变成热带和亚热带地区危害最为严重的植物病毒群, 它们导致了农作物的巨大损失^[2-4]。Begonovirus 病毒病的暴发主要由农业集约化引起^[5]。从20世纪60年代起, 人们开始使用肥料、杀虫剂、农耕灌溉系统来大量繁殖单一品种作物。这些措施增加了介体种群在世界范围内的分布。另外, 病毒强变异种的出现、感病植株的转移、抗病性弱植物的引入也为 Begonovirus 病毒病的出现创造了一定的条件^[4]。

有报道称^[4, 6], 在西半球和欧洲, Begonovirus 病毒的流行与粉虱种群——B生物型的增长密切相关, 这种生物型通过宽广的寄主范围和多样的取食来增加 Begonovirus 病毒的传播, 特别在栽培种和野草之间容易发生, 这为新植物病毒的相互作用提供了便利条件, 并且通过重组促进新病毒变异种的出现^[7]。然而, B型烟粉虱并不是引起一些最严重的 Begonovirus 病毒病流行的主要原因, 因为在当地这种生物型的增长是一个普遍现象。

在重组病毒的研究方面, 周雪平等首次报道了 Begonovirus 的重组病毒, 他们认为一种命名为 EACMV 的重组病毒与木薯花叶病的流行密切相关^[8]。重组病毒危害非常严重, 从20世纪80年代末开始, 这种植物流行病已逐渐传播到东非, 导致乌干达地区每年10亿~20亿美元的损失和严重的食物短缺^[9]。

尽管有不少文献报道了导致 Begonovirus 病毒病流行的潜在原因^[3, 6]。但这些文章都没有详细地介绍导致更多病毒重组变异或产生更丰富遗传多样性的原因。随着研究的不断深入, 影响 Begonovirus 病毒进化的机制及有效的控制策略越来越清楚。

1 Begonovirus 病毒的进化

1.1 进化的基础 对病毒而言, 进化的两个主要形式是突变和重组^[10]。Begonovirus 病毒的进化基础为遗传变异。遗传变异是基因组复制过程中产生错误引起的。Begonovirus 病毒利用寄主 DNA 聚合酶在感染的植物细胞核内复制, 通过简单的突变、重组和假重组, 单链环状 DNA 基因组发生变异。

1.1.1 突变。在没有选择压力的情况下, 小分子单链环状 DNA 植物病毒的突变率是未知的^[11]。通过选择后, 在 MSV 内产生的突变分布在整个基因组中, 发生频率大约为 $10^{-4} \sim 10^{-5}$ ^[12]。对于 Begonovirus 病毒, 选择后高突变频率会发生在野生和人工培养的寄主植物中^[13]。

对 DNA 病毒而言, DNA 聚合酶的阅读活性所预算的突变频率应该低于 RNA 病毒的突变, 然而, 已有报道表明, DNA 病毒突变频率与 RNA 病毒相同。研究结果显示, Begonovirus 病毒并不能运行常规的寄主 DNA 甲基化错配修复机制, 这说明了 Begonovirus 病毒的突变是允许非删除突变保存的^[14]。

1.1.2 假重组。假重组描述了 Begonovirus 病毒 DNA A 和 DNA B 组分之间的交换。这种交换在这个属的“旧世界”和“新世界”病毒里都有报道^[15-16]。1980年, Begonovirus 病毒之间相互交换遗传物质的观点已经被证明^[17], 这有助于理解两种病毒之间的假重组。

对于一些 Begonovirus 病毒, 把它们同时接种到寄主植物上时, 它们的 DNA A 与 DNA B 组分能够建立相互关系并导致感染^[18]。在田间试验条件下, 一些单组分 Begonovirus 病毒能够长久地获得一个 DNA B 组分而转变成双组分病毒^[19]。

1.1.3 重组。重组是复制时不同遗传变株的核苷酸链间交换遗传信息片段的过程。重组事件在植物病毒里很常见。在植物 RNA 病毒里, 36个 RNA 病毒种中就有12个病毒发生重组^[20]。最近有报道称, Begonovirus 病毒基因组分之间也存在重组^[21-22]。从这些报道中可知, 重组展现了单链环状 DNA 病毒正常而非特别的进化机制。在双生病毒科里, 经常

基金项目 国家自然科学基金(30360057)。

作者简介 冯细华(1981-), 女, 湖南岳阳人, 硕士研究生, 研究方向: 生物化学与分子生物学。* 通讯作者。

收稿日期 2008-02-26

能发现病毒重组的例子^[23], 通过这些重组可以修复 SSDNA 由于突变引起的缺陷, 所以有优势的重组子在种群中占到绝大部分。

田间条件下, 首次对 Begonovirus 病毒之间重组的报道是关于有不同特征的病毒 DNA A 组分之间的重组^[24]。弗朗西斯科等报道了 TYLCSV 与 TYLCV 之间的重组^[25]。还有很多关于由重组形成的 Begonovirus 病毒的报道, 但关于它们的亲本和重组连接处的研究还是个空白^[26-27]。

有报道表明, 重组事件也发生在 Begonovirus 病毒 DNA A 与 DNA B、卫星 DNA 和不同的卫星 DNA 分子之间^[28-29]。

1.2 进化的原因

1.2.1 变异种产生的驱动力。

在 Begonovirus 病毒中, 尽管有不少人研究了其突变、重排, 但是对操纵和驱使此属病毒进化的选择压力还知之甚少。病毒作为一种独立的生物群体, 也遵从达尔文适者生存的进化规律^[14]。

选择压力是随着寄主和传播介体种群变化而变化的, 而且, 在混合感染的情况下, 病毒的相互作用对其也有一定的影响, 不同的选择压力对植物病毒起到一定的作用^[14, 30]。病毒种群中一旦产生变异种或重组子, 致病性发生的频率将受它们相对应条件的影响, 基因漂流也影响病毒进化。具有高突变率的小的无性繁殖种群会因不适应而被淘汰, 而 Begonovirus 病毒的变异种能生存下来是由于通过重组, 它们已经有了混合的繁殖系统。拥有这种系统的病源就有了更多的进化机会, 因为病毒会将基因之间新的相互作用提供的选择优势保留下来^[30]。病毒种群的大小也会影响变异种存活的机会, 在它们未受到威胁之前, 病毒数量会一直增加。

介体传毒过程中, 只能获得有限的病毒, 并且只能传播寄主中少数的病毒种群。在不同植物上取食的介体所获得的病毒是能够累积的, 例如, 粉虱就能传播不同寄主的病毒。

1.2.2 介体的选择。

B 型烟粉虱是目前知道的唯一能传播 Begonovirus 病毒的介体, 因此 Begonovirus 病毒全球性的分布与此种烟粉虱紧密相关。成年 B 型烟粉虱以半持久循环方式在整个生命周期中传播 Begonovirus 病毒, 尽管随着时间的推移传播效率会降低^[31]。

形态上差别不大的 B 型烟粉虱种群有不同的寄主取食偏好和病毒传播属性^[32-33]。在一个地区内, B 型烟粉虱某种生物型的流行会影响 Begonovirus 病毒的存在, 大部分生物型能传播几种病毒, 其传播效率依赖于病毒类型和不同的介体^[32-33]。

传播介体和病毒是能够相互适应的。有文献^[34]阐述了 3 种包含局部 mt COI 基因序列的亚种, 对于 B 型烟粉虱, 仅有一种存在于旁遮普邦中, 旁遮普邦为棉花曲叶病发生地之一。与巴基斯坦棉花曲叶病相关的 Begonovirus 病毒主要由一个特定的介体种群所传播, 而与寄主或地理起源没有关系^[34]。

1.2.3 寄主的选择。

母烟粉虱产卵的数量是随种群、寄主植物种类和环境等条件的改变而变化的^[35]。植物寄主或变异种的生长和时间等因素对特定介体种群的传毒都很重要, 因此病毒株也随着这些种群共同进化。在印度, 已有报道表明存在不同的木薯和甘薯生物型^[36]。作物选择也会直接影

响不同病毒的流行, 因为不同的 Begonovirus 病毒或不同病毒株型, 具有不同的寄主植物特异性^[37]。

复杂的选择压力的相互作用会影响 Begonovirus 病毒的遗传多样性, 复杂的植物-病毒-介体相互作用会导致植物病毒病的流行, 例如东非木薯花叶病的暴发^[38]。

2 Begonovirus 病毒的起源及其种群多样性

2.1 起源

一些研究指出双生病毒科病毒可能起源于细菌的复制子^[39], 它通过与农杆菌或相关的细菌相整合而侵染进入植物^[4]。科学家还在烟草中发现了古老的整合的双生病毒序列, 而这种整合事件在 20 亿年前烟草物种形成过程中至少发生过两次^[40]。

人们认为双组分的 Begonovirus 病毒是通过组分复制和新的遗传物质的获得从单组分的 Begonovirus 病毒进化而来的^[41]。DNA A 组分与 DNA B 组分之间的同源性充分支持这一观点^[42]。

DNA 分子可能来源于多种组分, DNA 分子丰富的多样性说明它们不是最近才产生的, 它们有一个明显不同的进化优势^[43]。尽管“旧世界”的 DNA 组分的进化时间还未明确, 但在日本, 人们认为它们可能开始于公元 752 年^[1]。

相关的 DNA A 和 DNA B 组分通常包括配对的重复制子, 这些重复制子对 Begonovirus 病毒是特异的, 能够保证它们的复制蛋白在病毒 DNA 起始过程中与之结合^[44], DNA 卫星分子上没有此类复制子, 与 DNA 分子相关的过程还未知。卫星分子和它们的辅助病毒之间的相互作用没有 DNA A 和 DNA B 组分之间的相互作用那么关键^[29]。在印度, 不同的 Begonovirus 病毒种导致了棉花曲叶病, 这些病毒都与相关的 DNA 分子有很高的同源性(83%~99%)^[45-46]。

DNA 分子在病毒传播过程中起着重要的作用, 与巴基斯坦和印度暴发的棉花曲叶病相关的特定 DNA 分子促成了一种选择优势, 这种选择优势能够使此属病毒拓展它们的寄主范围。

2.2 种群多样性

在种群之间和种群之内, 一个种群的遗传结构涉及遗传多样性的数量和分布^[30], 能形成新的遗传变异种的 Begonovirus 成员会导致更大的遗传多样性, 从而使病毒更快地适应变化的选择压力。1997 年, Oiet 等证明了野生植物与栽培种能感染更多不同的 Begonovirus 病毒株型, 他们研究了感染烟草、番茄、野生泽兰和忍冬属植物的 TYLCV, 发现在一个单独的植物内, 5 个 0.9 kb 的克隆子序列彼此之间核苷酸同源性只有 78%~90%^[47]。后来, 在受感染的栽培的巴基斯坦棉花和草本植物体内发现, 引起棉花曲叶病的 Begonovirus 病毒也有很丰富的分子多样性^[13], 甚至在 Begonovirus 病毒多样性低的欧洲国家, 也发现 TYLCSV 的 IR 基因 30 种、C2 基因 6 种和 V2 基因 7 种^[48]。

3 Begonovirus 病毒的危害及控制

3.1 危害

在热带和亚热带地区, Begonovirus 病毒已成为植物病毒最具破坏力的种群, TYLCVIs 已经从中东传播到美国、地中海、日本和北非。在美国, 导致的经济损失 1992 年就达到 5 000 亿美元。老病毒不断进化出新病毒^[49], 这对目前的抗病毒措施是一个严峻的挑战。研究显示, 病毒进化主要由一些关键因素起作用, 例如, 它们所具有的小的基因组结

构、大的种群尺寸和短的生殖周期等^[50]。

3.2 控制 对 Begonovirus 和介体所引起的损失,已有文献介绍^[4],通过生物、化学和物理方法来寻求有效降低病毒接种物和介体种群水平的控制措施,这在一定程度上能抵抗或忍耐病毒或介体。

在寄主植物内,通过限制病毒种群的多样性来控制 Begonovirus 病毒病^[30]。因为大的病毒种群比小的种群有更强的进化能力,而且相对于小的种群,遗传漂变对大种群的影响较小。

目前主要通过3种途径来控制 Begonovirus 病毒。采用非连续农耕系统。在农耕系统中,对受病毒侵染的寄生植物进行非连续的培养,通过这种方法控制了佛罗里达的 TOMDV 病^[6]。对于连续的农耕系统,在作物生长的主要季节有利于传播介体 B 型粉虱的繁殖,而且在热带气候中, Begonovirus 病毒适应了新的寄主,这会增加控制此病毒的难度^[51]。另外,在连续农耕系统中,总是对称地种植作物,所以在发芽阶段,作物易被相邻老作物上的病毒感染。发展对 Begonovirus 病毒有抗性或耐受性的作物。保证引进的物种为非易感物种。

4 结论

Begonovirus 病毒遗传多样性表明,最大的农耕系统会影响介体和病毒种群的大小和遗传结构, Begonovirus 病毒获得其他 Begonovirus 病毒或其他属病毒的基因后会快速进化为致病能力更强的变异种,到目前为止还没有找到一种简单的能控制这些病毒病的方法,人类只能通过限制或改变一些会导致这些病毒和它们的传播介体种群的措施来最大限度地降低此属病毒的危害。

新 Begonoviruses 病毒的增加与农业集约化有关。主要是因为单培养、灌溉、杀虫剂和肥料的过度使用,移动植物和作物生产,导致 B 型粉虱种群的增加。增加它们传播病毒的速度及其相关病毒的传播和混合病毒的感染,混合病毒感染能为假重组提供合适的条件。感染了 Begonovirus 病毒的植物能增加其传播介体粉虱的取食范围,并且可能产生持续的“阳性取食反馈”条件,从而导致高浓度的病毒和其引起的病相关的介体种群的出现。流行病学模式和病毒进化研究的结果都显示,更强的 Begonovirus 变异种和更丰富的粉虱种群都存在共同进化。

因此,希望未来的农耕计划集中在降低传播介体和减少引起更多的致病 Begonovirus 变异种的选择压力上。目前,是不可能推荐固定的耕作措施的,因为还没有足够的田间资料说明农耕措施对 Begonovirus 病毒和粉虱种群选择的影响的大小。

为了更清楚地了解 Begonovirus 病毒,首先,需要知道 B 型粉虱种群是怎样影响 Begonovirus 病毒的分布和传播,以及不同介体种群如何产生生殖分离。作物生长、粉虱的取食偏好、混合侵染的出现和有更强侵染力的病毒重组子的形成,它们彼此也有相互的联系。历史上,由于缺少对 B 型粉虱的分子追踪方法,研究进展较缓慢^[52],有待于进一步了解粉虱的生活史特征。其次,需要进一步研究 Begonovirus 病毒和它们的卫星分子之间的相互作用。实际上卫星或有缺陷的分

子的调节能增加植物的病情程度,分子生物学家、病毒学家、流行病生物学家都在关注变异种致病力的加强和卫星 DNA 分子选择的关系。尽管此类研究能促进对 B 型粉虱和 Begonovirus 病毒流行的了解,但所采用的任何控制措施其目标都是降低介体数量和病毒接种量。

一个国家新作物或品种的引进都必须估计他们的耐病性,小规模内,无性繁殖植物材料的引入是需要特别注意的。B 型粉虱和 Begonovirus 病毒在这些材料上的迁移会给当地作物带来毁灭性的后果^[4]。引种后应该发展和引用有效的、有抗病性的寄主,引用能最小化引起抗突破病毒变异种进化的农耕措施,无论在空间和时间上都应该消除选择压力的存在,避免单种作物栽培。

总之,混合的相互作用驱使了 Begonovirus 病毒流行病的发生,就像东非木薯花叶病^[53]。目前对 Begonovirus 病毒分子水平的研究已有较大进步,已能研究病毒-介体-寄主-农耕系统复杂的相互作用,它们与卫星 DNA 分子、B 型粉虱、寄主引诱剂和基因沉默防御机制有一定的关系。

参考文献

- [1] SAUNDERS K, BEDFORD D, YAHARA T, et al. The earliest recorded plant virus disease[J]. *Nature*, 2003, 422: 831.
- [2] BROWN J K. The status of *Bemisia tabaci* (Genn.) as a pest and vector in world agroecosystems[J]. *FAO Hart Rpt Bull*, 1994, 42: 3-32.
- [3] MORALES F J, ANDERSON P K. The emergence and dissemination of whitefly-transmitted geminiviruses in Latin America[J]. *Arch Virol*, 2001, 146: 415-441.
- [4] VARMA A, MALATH V G. Emerging geminivirus problems: A serious threat to crop production[J]. *Ann Appl Biol*, 2003, 142: 145-164.
- [5] MAISON P A, PARTON W J, POWER A G, et al. Agricultural intensification and ecosystem properties[J]. *Science*, 1997, 277: 504-509.
- [6] POLSTON J E, ANDERSON P L. The emergence of whitefly transmitted geminiviruses in tomato in the Western Hemisphere[J]. *Hart Dis*, 1997, 81: 1358-1369.
- [7] RIBEIRO S G, AMBROZEMCIUS B, AML A C, et al. Distribution and genetic diversity of tomato infecting begonoviruses in Brazil[J]. *Arch Virol*, 2003, 148: 281-295.
- [8] ZHOU X P, LIU Y, CALVERT L, et al. Evidence that DNA A of a geminivirus associated with severe cassava mosaic disease in Uganda has arisen by interspecific recombination[J]. *J Gen Virol*, 1997, 78: 2101-2111.
- [9] THRESH J M, OIIMNAPE G W, THANKAPPAN M, et al. The mosaic diseases of cassava in Africa and India caused by whitefly-borne geminiviruses[J]. *Rev Hart Pathol*, 1998, 77: 935-945.
- [10] DRAKE J W, CHARLESWORTH B, CHARLESWORTH D, et al. Rates of spontaneous mutation[J]. *Genetics*, 1998, 148: 166-168.
- [11] GARCIA A F, McDONALD B A. An analysis of the durability of the resistance to plant viruses[J]. *Phytopathology*, 2003, 93: 941-952.
- [12] ISNARD M, GRANIER M, FRUTOS R, et al. Quasispecies nature of three maize streak virus isolates obtained through different nodes of selection from a population used to assess response to infection of maize cultivars[J]. *J Gen Virol*, 1998, 79: 3091-3099.
- [13] SANZ AI, FRAILE A, GALLEGO J M, et al. Genetic variability of natural populations of cotton leaf curl geminivirus, a single-stranded DNA virus[J]. *J Mol Evol*, 1999, 49: 672-681.
- [14] ROOSINCK M J. Mechanisms of plant virus evolution[J]. *Annu Rev Phytopathol*, 1997, 35: 191-209.
- [15] GARRIDO RAMIREZ E R, SUDARSHANA M R, GILBERSON R L. Bean golden yellow mosaic virus from Chiapas, Mexico: Characterization, pseudorecombination with other bean-infecting geminiviruses and germplasm screening[J]. *Phytopathology*, 2000, 90: 1224-1232.
- [16] RAMOS P L, GUEVARA-GONZALEZ R G, PERAL R, et al. Tomato mottle Taimo virus pseudorecombines with PYM but not with TOMV: Implications for the delimitation of cis- and trans-acting replication specificity determinants[J]. *Arch Virol*, 2003, 148: 1697-1712.
- [17] STANLEY J, TOWNSEND R, CURSON S J. Pseudorecombinants between cloned DNAs of two isolates of cassava latent virus[J]. *J Gen Virol*, 1985, 66: 1055-1061.
- [18] KARTHKEYAN A S, VANITHARAN R, BALAJI V, et al. Analysis of an iso-

- late of Mungbean yellow mosaic virus (MYMV) with a highly variable DNA B component[J]. Arch Virol, 2004, 149:1643 - 1652.
- [19] CHAKRABORTY S, PANDEL P K, BANERJEE M K, et al. Tomato leaf curl Gujarat virus, a new begomovirus species causing a severe leaf curl disease of tomato in Varanasi, India[J]. Virology, 2003, 93:1485 - 1496.
- [20] CHARE E R, HOLMES E C. A phylogenetic survey of recombination frequency in plant RNA viruses[J]. Arch Virol, 2006, 151:933 - 946.
- [21] HARRISON B D, ZHOU X, OILMNAPE G W, et al. Role of a novel type of double infection in the geminivirus-induced epidemic of severe cassava mosaic in Uganda[J]. Ann Appl Biol, 1997, 131:437 - 448.
- [22] VADIVUKARASI T, GRISH K R, USHA R. Sequence and recombination analyses of the geminivirus replication initiator protein[J]. J Biosci, 2006, 32:17 - 29.
- [23] PADIDAM M, SAWYER S, FAUQUET C M. Possible emergence of new geminiviruses by frequent recombination[J]. Virology, 1999, 265:218 - 224.
- [24] SANZ A I, FRAILE A, GARCIA ARENAL F, et al. Multiple infection, recombination and genome relationships among begomovirus isolates found in cotton and other plants in Pakistan[J]. J Gen Virol, 2000, 81:1839 - 1849.
- [25] MONI F, SANCHEZ CAMPOS S, NAVAS-CASTILLO J, et al. A natural recombinant between the geminiviruses tomato yellow leaf curl virus and tomato yellow leaf curl virus exhibits a novel pathogenic phenotype and is becoming prevalent in Spanish population[J]. Virology, 2002, 303:317 - 326.
- [26] GALVAO R M, MARIANO A C, LUZ D F, et al. A naturally occurring recombinant DNA A of a typical bipartite begomovirus does not require the cognate DNA B to infect Nicotiana bertholiana systemically[J]. J Gen Virol, 2003, 84:715 - 726.
- [27] XIE Y, ZHOU X P. Molecular characterization of squash leaf curl Yunnan virus, a new begomovirus and evidence for recombination[J]. Arch Virol, 2003, 148:2047 - 2054.
- [28] SAUNDERS K, BEDFORDI D, STANLEY J. Pathogenicity of a natural recombinant associated with agram yellow vein disease: Implications for begomovirus evolution and disease aetiology[J]. Virology, 2001, 282:38 - 47.
- [29] BRIDDON R W, BULL S E, AMINI, et al. Diversity of DNA A, a satellite molecule associated with some monopartite begomoviruses[J]. Virology, 2003, 312:106 - 121.
- [30] MCDONALD B A, LINDE C. Pathogen population genetics, evolutionary potential, and durable resistance[J]. Annu Rev Phytopathol, 2002, 40:349 - 379.
- [31] COHEN S, HARPAZ I. Periodic, rather than continual acquisition of a new tomato virus by its vector, the tobacco whitefly (Bemisia tabaci Gennadius) [J]. Entomol Exp Appl, 1964, 7:155 - 166.
- [32] BEDFORDI D, BRIDDON R W, BROWN J K, et al. Geminivirus transmission and biological characterisation of Bemisia tabaci (Genn.) biotypes from different geographic regions[J]. Ann Appl Biol, 1994, 125:311 - 325.
- [33] MCGRATH P F, HARRISON B D. Transmission of tomato leaf curl geminiviruses by Bemisia tabaci: Effects of virus isolate and vector biotype[J]. Ann Appl Biol, 1995, 126:307 - 316.
- [34] SIMON B, CENS J L, BEHIA F, et al. Genetic structure of field populations of begomoviruses and of their vector Bemisia tabaci in Pakistan[J]. Phytopathology, 2003, 93:1422 - 1429.
- [35] GERLING D, HOROWITZ A R, BAUMGARTNER J. Autoecology of Bemisia tabaci. In: Proceedings of a symposium on Bemisia tabaci ecology and control: XVII international congress of entomology[J]. Hamburg, FRG. Agric Ecosyst Environ, 1986, 17:15 - 20.
- [36] LISHA V S, ANTONY B, PALANISWAMI M S, et al. Bemisia tabaci (Genn.) biotypes in India[J]. J Econ Entomol, 2003, 96:322 - 327.
- [37] MORIONES E, NAVAS-CASTILLO J. Tomato yellow leaf curl virus, an emerging virus complex causing epidemics world wide[J]. Phytopathology, 2000, 71:123 - 134.
- [38] COLVIN J, OILMNAPE G W, HOLT J, et al. Factors driving the current epidemic of severe cassava mosaic disease in East Africa[C]// VIII international plant virus epidemiology symposium plant virus epidemiology: Current status and future prospects, Aquadulce (Aronia). Spain: International Society of Plant Pathology, 1999:76 - 77.
- [39] RIGDEN J E, DRYI B, KRAKE L R, et al. Plant virus DNA replication processes in Agrobacterium: Insight into the origins of geminiviruses[J]. Proc Natl Acad Sci USA, 1996, 93:10280 - 10284.
- [40] MRAD L, BIELAWSKI J P, MATYASEK R, et al. The origin and evolution of geminivirus-related DNA sequences in Nicotiana[J]. Hereditas, 2004, 92:352 - 358.
- [41] MANSOOR S, BRIDDON R W, ZAFAR Y, et al. Geminivirus disease complexes: an emerging threat[J]. Trends Plant Sci, 2003, 8:128 - 134.
- [42] KIKUNO R, TOH H, HAYASHIDA H, et al. Sequence similarity between putative products of geminiviral DNAs[J]. Nature, 1984, 308:562.
- [43] BULL S E, TSAI W S, BRIDDON R W, et al. Diversity of begomovirus DNA-satellites of non-malvaceous plants in east and southeast Asia[J]. Arch Virol, 2004, 149:1193 - 1200.
- [44] EAGLE P A, OROZCO B M, HANLEY-BOWDON L. A DNA sequence required for geminivirus replication also mediates transcriptional regulation[J]. Plant Cell, 1994, 6:1157 - 1170.
- [45] CHOWDAREDDY R V, MUNYAPPA V, COLVIN J, et al. A distinct begomovirus found in cotton showing leaf curl disease symptoms in Bangalore, south India[J]. Plant Pathol, 2005, 54:570.
- [46] KRISHNAN, PRIYADARSHINI C. P., SHARMA P, et al. Genetic variability of begomoviruses associated with cotton leaf curl disease originating from India[J]. Arch Virol, 2004, 149:2047 - 2057.
- [47] OGET K, GSHTA S, IZUMI I, et al. Molecular phylogeny of geminivirus infecting wild plants in Japan[J]. J Plant Res, 1997, 110:247 - 257.
- [48] SANCHEZ CAMPOS S, DIAZ J A, MONI F, et al. High genetic stability of the begomovirus tomato yellow leaf curl virus in southern Spain over an 8 year period[J]. Phytopathology, 1999a, 92:842 - 849.
- [49] Alice Kazuko Imoue-Nigata, Daren Patrick Martin. New species emergence via recombination among isolates of the Brazilian tomato infecting Begomovirus complex[J]. Resq Agropec Bras, Brasilia, 2006, 41(8):1329 - 1332.
- [50] ELENA S F, RAFAEL SANJUAN. Virus evolution: Insights from an experimental approach[J]. Annu Rev Ecol Syst, 2007, 38:27 - 52.
- [51] HMMS L, BROWN J H. Domains of diversity[J]. Science, 2004, 304:831 - 833.
- [52] BROWN J K. Molecular markers for the identification and global tracking of whitefly vector-Begomovirus complexes[J]. Virus Res, 2000, 71:233 - 260.
- [53] COLVIN J, OMONGO C A, MARUTH M N, et al. Dual begomovirus infections and high Bemisia tabaci populations: Two factors driving the spread of a cassava mosaic disease pandemic[J]. Plant Pathol, 2004, 53:577 - 584.

(上接第5064页)

ng/L; 氟铃脲是昆虫几丁质合成抑制剂, LC_{50} 为 46.748 8 ng/L, 其相对毒力指数为 6.56, 对稻纵卷叶螟活性中等; 毒力最高的为阿维菌素, LC_{50} 达 0.221 0 ng/L, 相对毒力指数达 1 387.44; 氟虫腈对稻纵卷叶螟的 LC_{50} 为 306.624 2 ng/L, 仅次于阿维菌素。以上 7 种药剂对稻纵卷叶螟毒力的高低顺序为阿维菌素 > 氟虫腈 > 毒死蜱 > 氟铃脲 > 三唑磷 > 丙溴磷 > 杀虫单。

3 结论与讨论

杀虫单对稻纵卷叶螟活性很低, 现在已很少使用; 丙溴磷和三唑磷对稻纵卷叶螟的室内活性也不高, 但在田间应用中, 丙溴磷对稻纵卷叶螟的防效较好, 如 40% 丙溴磷乳油 480 g(a.i)/ hm^2 , 药后 10 d 防效达 81.72%; 阿维菌素、氟虫腈、氟铃脲对稻纵卷叶螟的田间防效均较好, 该试验中, 1.8% 阿维

菌素乳油用量 8.1 g(a.i)/ hm^2 , 药后 10 d 防效达 86.68%, 阿维菌素属生物农药范畴, 但其对人毒性为中等; 氟虫腈对稻纵卷叶螟田间防效较好, 持效期长, 是防治稻纵卷叶螟的优良药剂, 但其对水生生物的毒性较高, 在水产养殖地区使用应注意安全; 氟铃脲是昆虫几丁质合成抑制剂, 田间防效较好, 且具有优良的环保性能, 但由于速效性不如氟虫腈、阿维菌素、丙溴磷、三唑磷等药剂, 建议生产中与这些药剂混配, 以达到较好的防治效果。此外, 应尽量减少单一药剂的频繁使用, 将几种防效较好的药剂轮换、混配使用, 以减少或延缓昆虫抗药性的发生。

参考文献

- [1] 龙丽萍, 邓业成, 林明珍, 等. 稻纵卷叶螟对几种杀虫剂敏感性研究[J]. 广西农业科学, 1996(5):240 - 242.
- [2] 沈晋良, 吴义东. 棉铃虫抗药性及其治理[M]. 北京: 中国农业出版社, 1995.
- [3] 黄国洋. 农药试验技术与评价方法[M]. 北京: 中国农业出版社, 2000.