

文章编号: 1004-0374(2010)11-1112-06

媒介昆虫—病毒—植物互作加剧生物入侵的过程 和生理机制

李 萌, 栾军波, 刘树生*

(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)

摘 要: 烟粉虱 (*Bemisia tabaci*) 及其传播的双生病毒是全球性重大入侵生物, 给农业生产造成了严重损失。媒介昆虫—病毒—植物互作是决定病害流行和昆虫种群动态的重要因子, 但其在生物入侵中所起的作用一直未受到关注。入侵烟粉虱与双生病毒通过寄主植物所形成的间接互惠共生关系可能是其广泛入侵并取代土著近缘生物的一个重要生态机制。现已从植物生理变化、昆虫共生细菌生理功能和昆虫生理反应三个方面综合探讨这种互惠共生关系的生理机制及分子机制, 以期深入揭示媒介昆虫与病毒互作在生物入侵中的作用, 为发展高效的预警和治理技术体系提供理论基础。

关键词: 媒介昆虫—病毒—植物互作; 生物入侵; 生理机制

中图分类号: S432.41; Q948.13 **文献标识码:** A

Processes and physiological mechanisms of the vector-begomovirus-plant interactions in accelerating biological invasions

LI Meng, LUAN Jun-bo, LIU Shu-sheng*

(Ministry of Agriculture Key Laboratory of Molecular Biology of Crop Pathogens and Insects, Institute of Insect Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310029, China)

Abstract: *Bemisia tabaci* and the begomoviruses it transmits are important invasive pests worldwide, which have caused enormous damage to crops. Vector-begomovirus-plant interactions are potentially important determinants of disease epidemics and population dynamics of insects; however, their roles in biological invasions are poorly understood. Our investigations indicate that an indirect mutualistic relationship between *B. tabaci* and begomoviruses may be established via their shared host plants and such an indirect mutualism may accelerate the process of biological invasions. We have also been investigating the physiological and molecular mechanisms of the indirect mutualism, including the physiological changes of host plants, functions of endosymbionts associated with vector insects and physiological reactions of the insects. Our objectives are to reveal the roles of vector-begomovirus-plant interactions in biological invasions and provide fundamental information for the development of more effective forewarning and management systems.

Key words: vector-begomovirus-plant interactions; biological invasion; physiological mechanisms

在全球经济一体化的背景下, 随着国际贸易、旅游业和交通业蓬勃发展, 人员、物资及交通工具在世界各地间的频繁往来使得外来生物入侵的机率大大增加。近二十年来生物入侵迅速加剧, 已造成大量的经济损失和生态灾难^[1-3]。由于生物入侵可在全球范围内各种尺度和方向上发生, 就必然导致全

球生物区系逐步同质化, 加速土著物种的灭绝和生物多样性的丧失^[2, 4-7]。由于生物入侵的机率在今后较长时期内将有增无减, 同时入侵的生物会繁殖、

收稿日期: 2010-05-07

基金项目: 国家自然科学基金项目(30730061)

*通讯作者: E-mail: shshliu@zju.edu.cn

扩散和暴发, 并在此过程中不断进化并适应新的环境^[2, 8-10]。因此, 生物入侵对经济发展、生态安全和人体健康的危害将是巨大的、长远的。

生物入侵是一个包括到达新区域、定居、建群, 而后扩散、暴发的复杂链式过程。对于生物入侵, 预防比控制显然更为经济。然而, 即使检疫体系不断完善, 生物的入侵也会不断发生, 而且一个新的入侵种, 一旦被发现已在较大范围发生并造成严重危害, 它就已经在新地区扎住了根, 再想根除它往往是不可能的, 我们可有的选择就是如何按照生态学规律对其进行持续治理, 控制其危害。显然, 深入揭示生物入侵过程的动态规律和调控机制, 将有助于发展高效的预警和治理技术体系。此外, 从进化生物学和生态学的基础研究而言, 生物入侵给系统探索种间互作等许多生态现象的过程和机理提供了独特机遇。

然而, 虽然对入侵生物学研究的理论和实践意义多有共识, 但这一领域研究的进展却显得艰难。至今为止, 对于“什么样的物种更易成为入侵种”以及“什么样的群落更易被入侵”这类生物入侵的核心科学问题的探索, 争论多于结论。主要原因是对于典型生物入侵的过程和机理的实验研究太少^[3, 7]。生物入侵的链式过程本身极其复杂, 且往往又与人类活动频繁交叉, 使得入侵生物种群时空动态及其调控机理的研究极为复杂。尽管如此, 一些典型例证的研究还是大大促进了入侵生物学的学科发展, 近年来陆续提出了“多样性阻抗假说”、“天敌逃避假说”和“生态位机遇假说”等假说, 明显地深化了对生物入侵过程和机理的认识^[2]。一个有重要影响和意义的假说的提出, 往往主要是基于几个典型生物入侵过程及其机理的深入研究^[4, 6, 8, 9]。因此, 抓住典型生物入侵过程, 深入探索其行为、生理及分子机理, 往往可明显促进入侵生物学的学科发展。

1 媒介昆虫—病原体—植物互作对生物入侵的意义

媒介昆虫—病原体—寄主植物三者间的互作由各种直接、间接的关系所构成^[11]。媒介昆虫与病原体之间的直接互作包括媒介昆虫对病原体的传播, 病原体通过存在于媒介体内并繁殖而对后者的影响, 以及媒介昆虫与病原体对共有寄主资源的共享。间接互作包括一方诱导植物产生反应进而改变了植物作为另一方寄主的适合性。已有的研究表明, 媒介昆虫与病原体之间通过直接或间接互作给对方的影

响可随物种组合不同而异, 既可以是有益的, 也可以是有害的^[12-15]。对这些互作的有利或有害作用的定量研究, 大多局限在个体或小实验群的水平, 有关这种作用对媒介昆虫、病原体及寄主植物种群数量时空动态的影响则还很少定量研究。尽管如此, 已有的例证表明, 这种互作产生的有利或有害作用可显著影响一方或多方的种群数量动态^[11]。例如, 一些蚜虫、蓟马与其所传的病毒之间可表现出互惠共生关系, 且这种互惠共生关系往往既有利于媒介昆虫的种群增长, 也有利于病毒的流行^[15]。

Williamson^[16]通过收集大量数据, 进行归纳和统计, 提出了生物入侵过程中的所谓“十分之一法则”(tens rule), 即生物的入侵过程大致要经过三次转换, 每次转换成功的概率大致为10%, 所以成功的入侵是极小概率事件。这提示, 各种不同生物类群中, 能成为入侵种的应该是少数或极少数, 这少数或极少数种类可能都具有某些有利于入侵的生活史特征, 这就为我们探讨“什么样的物种更易成为入侵种”提供了启示。在大量的病毒媒介昆虫中, 目前发现能与病毒发生互惠共生关系的只有其中少数种^[11], 但在这少数媒介昆虫中, 却包括了几种危害性极大的入侵种, 如西花蓟马(*Frankliniella occidentalis*)、马铃薯甲虫(*Leptinotarsa decemlineata*)、烟粉虱(*Bemisia tabaci*)等, 它们往往与其所传病毒之间有明显的互惠共生关系^[15, 17-19], 这提示媒介昆虫与病毒间的互惠共生关系可能是生物入侵中的一个重要机制, 起码这一推测值得广泛、深入的实验研究。

2 烟粉虱及其传播双生病毒的危害

烟粉虱属半翅目(Hemiptera), 粉虱科(Aleyrodidae), 广泛分布于除南极洲外各大洲, 是热带、亚热带及相邻温带地区木薯、棉花、多种蔬菜及园林花卉植物的重要害虫^[20-22]。烟粉虱种包含了多个形态相似, 但生殖上隔离或部分隔离的遗传型, 这些遗传型在同工酶谱、基因序列等生化特性及寄主范围、生活史、传播病毒能力等生物学特性上均有明显差异, 习惯上被称为不同的“生物型”, 目前已命名的生物型已达33个^[20, 23, 24]。近年来大量的分子标记测定、系统发育分析和种群间杂交试验证明, 许多遗传型之间的差异已达到种的水平, 这些遗传型是不同的隐种(cryptic species), 即烟粉虱是一个包含了多个隐种的复合种(species complex)^[24, 25]。由于烟粉虱复合种的系统分类研究正在进行之中, 本文中

所涉及的烟粉虱遗传型还按以往习惯称为生物型。

烟粉虱通过三种方式危害寄主植物，一是直接刺吸植物汁液，造成植株衰弱、干枯，并可引起生理异常；二是分泌蜜露，诱发煤污病；三是传播双生病毒，诱发植物病毒病，所造成的危害比前两者要严重得多^[20, 26]。从20世纪80年代后期开始，烟粉虱在世界许多地方暴发成灾。大量的田间观察表明，烟粉虱的暴发往往伴随双生病毒的流行成灾，而且烟粉虱的大暴发都出现在外来烟粉虱已入侵的地区，该地区内土著烟粉虱的数量往往迅速下降并常被入侵烟粉虱完全取代^[20, 22, 27]。

烟粉虱所传的双生病毒(geminiviruses)是世界范围内广泛发生的一类植物单链DNA病毒，包括200多个独立种^[28]，大多数具有经济重要性的双生病毒属于菜豆金色花叶病毒属(*Begomovirus*)。近年来，这类病毒已在热带、亚热带地区许多作物上引起严重病害^[29]。鉴于这类病害在全球范围内日趋猖獗成灾，*Science*杂志曾以“双生病毒严重威胁作物生产”为标题作了专门报道^[30]。

我国烟粉虱最早记录于1949年^[26]，由于危害很小，随后的近半个世纪并未引起人们关注。自1997年首次报道B型烟粉虱在上海发生危害以来，B型烟粉虱已广泛入侵至我国各地并给农业生产造成了严重损失，成为当前我国最重要的农业害虫之一^[22, 31-33]。2003年以来，Q型烟粉虱也开始在全国各地入侵，西南、华南、华北、东北及长江中下游地区各省均有Q型烟粉虱发生，不少地区Q型烟粉虱甚至取代了较早入侵的B型烟粉虱，成为当地惟一或主要的烟粉虱种群^[34, 35]。本项目大量田间调查和分子检测表明，在浙江，除入侵的B型和Q型烟粉虱外，还有土著的ZHJ1型烟粉虱、ZHJ2型烟粉虱、ZHJ3型烟粉虱，它们相互之间，以及与入侵的B型或Q型之间在生殖上是隔离的，B型和Q型烟粉虱入侵后正在迅速取代土著烟粉虱。在B型或Q型烟粉虱近年入侵我国后猖獗危害的同时，双生病毒的危害亦呈现逐年加重的趋势，并已在番茄、烟草、南瓜、番木瓜上流行成灾。这些观察表明，外来烟粉虱的入侵暴发和双生病毒的流行成灾之间有着密切的联系。

3 烟粉虱—病毒—植物互作加剧生物入侵

3.1 烟粉虱—病毒—植物互作对双生病毒病害流行的影响

番茄黄曲叶病毒(tomato yellow leaf curl virus,

TYLCV)最早在以色列番茄上发生危害^[36]，该病毒引起的番茄黄曲叶病已经成为热带、亚热带及相邻温带许多国家和地区的主要番茄病害之一。TYLCV原先在我国没有发生，自本课题组首次报道TYLCV危害上海番茄以来^[37]，全国许多番茄产区发生了严重的番茄黄曲叶病毒疫情，并且有迅速加剧的趋势。

本课题组对入侵、土著烟粉虱—TYLCV—番茄组合进行了互作研究。研究表明，尽管在获取、存留TYLCV DNA上入侵烟粉虱和土著ZHJ2型烟粉虱没有差异，但入侵的B型或Q型烟粉虱的传毒效率明显高于ZHJ2型烟粉虱^[38]。番茄受TYLCV侵染后，其对入侵的B型或Q型烟粉虱和土著的ZHJ2型烟粉虱的适合性未显著变化，但由于番茄对入侵烟粉虱的适合性较高而对ZHJ2型烟粉虱较低，我们推测入侵烟粉虱可能对TYLCV在我国及世界其他地区的流行中起了重要作用^[39]。随着入侵烟粉虱的进一步扩散，TYLCV等双生病毒对农业生产的威胁可能会更加严重。

此外，本课题组还就入侵烟粉虱对TYLCV和中国番茄黄曲叶病毒(tomato yellow leaf curl China virus, TYLCCNV)的水平和垂直传播进行了研究，结果表明，双生病毒可通过烟粉虱交配和产卵在烟粉虱个体之间达到水平传播和垂直传播，但概率都很低，且经卵垂直传播获得病毒DNA的后代不具备传毒能力，故病毒的这种水平传播和垂直传播对其流行蔓延没有重要影响^[40]。

3.2 烟粉虱—双生病毒—植物互作对外来烟粉虱入侵能力的影响

本课题组的研究表明，与在健康植株上相比，B型烟粉虱在感染TYLCCNV和烟草曲茎病毒(tobacco curly shoot virus, TbCSV)烟草上的寿命和产卵量成倍提高，而土著ZHJ1型烟粉虱在健康和发病烟草上的寿命及产卵量差异不大^[19]。尽管不能传播TYLCCNV，Q型烟粉虱在感染TYLCCNV烟草上的寿命和产卵量较其在健康烟草上的也有大幅提高，而土著ZHJ2型烟粉虱在健康和发病植物上的表现无显著差异^[41]。本课题组还以浙江省大面积种植的番茄品种合作903为寄主植物，研究了TYLCV和TYLCCNV两种病毒对番茄侵染后，土著ZHJ1型及入侵B型烟粉虱所受到的影响，得到了与在烟草上不同的结果。B型烟粉虱在发病番茄上的寿命、产卵量及若虫存活率等生物学特性与在健康植物上类似，而土著ZHJ1型烟粉虱在感染

TYLCCNV 和 TYLCV 番茄上的寿命和产卵量均显著低于在健康植株上的寿命和产卵量, ZHJ1 型烟粉虱若虫在感染 TYLCCNV 的番茄上甚至不能存活^[42]。

以上研究显示, 入侵、土著烟粉虱在与病毒及植物的互作中存在明显不同, 入侵烟粉虱可通过不同途径从中获得竞争的优势。当植物适合性不高, 通过传播病毒提高植物对其适合性, 但不提高对土著烟粉虱的适合性; 而当植物对其适合性高而对土著烟粉虱不高时, 传播病毒又不影响植物对其适合性, 而植物对土著烟粉虱的适合性则下降。我们推测, 入侵烟粉虱在物种互作中所获得的这种优势是它们广泛入侵并取代土著烟粉虱的一个重要生态机制。

4 烟粉虱—病毒间接互惠共生关系的生理机制

鉴于烟粉虱—病毒间接互惠共生关系的重要生态学意义, 以 B 型烟粉虱—TYLCCNV—烟草为模式组合, 从植物生理变化、昆虫共生细菌生理功能和昆虫生理反应为切入点, 对烟粉虱—病毒间接互惠共生关系的分子及生理机制进行了探讨。

4.1 植物感染双生病毒后对其营养生理和抗性的影响

由于烟粉虱主要取食韧皮部汁液, 韧皮部是植物运输同化物的组织, 而与植物抗性相关的次生物质和蛋白质很少在韧皮部组织中表达, 因此测定的重点是韧皮部营养组分的变化。定性定量测定未感病植株、已感病植株中含氮化合物和碳水化合物的组分、含量, 详细了解每种植物不同品种感染 TYLCCNV 或 TYLCV 后与烟粉虱取食密切相关的主要营养组分的变化。

由于目前有关植物对刺吸式口器昆虫的防御机制还不完全清楚, 直接研究发病植株防御烟粉虱的抗性物质或抗性酶的活性存在一定难度。因此, 课题组改变思路, 从病毒侵染导致的植物基因表达水平变化入手, 应用基因芯片、转录组等技术研究烟粉虱取食及病毒侵染对植物防御相关基因转录水平的影响, 而后应用转基因技术构建一批沉默或过表达基因的植株来验证这些基因对烟粉虱的防御作用, 以期从分子水平阐释烟粉虱—双生病毒间接互作的抗性机制。

4.2 入侵烟粉虱和土著烟粉虱体内共生细菌的功能比较

以 B 型烟粉虱和 ZHJ1 型烟粉虱为主要研究对象, 根据研究进展再考虑是否将 Q 型烟粉虱、ZHJ2

型烟粉虱纳入到这一内容的研究。通过野外广泛采集和室内筛选鉴定, 必要时辅以在室内用特定抗生素饲喂处理, 对 B 型烟粉虱、ZHJ1 型烟粉虱各建立体内共生细菌不同的品系 2~3 个, 测定同一生物型烟粉虱不同品系在未感病、已感病植物上的生态学特性和种群增长潜能。

由于技术难题, 未能建立起同一烟粉虱生物型体内共生细菌不一的品系。自 2009 年起, 课题组采用 Illumina 技术对不同生物型烟粉虱的转录组进行了测序, 通过对转录组数据分析比较, 确定入侵烟粉虱和土著烟粉虱内生共生细菌的组成及其异同。入侵烟粉虱、土著烟粉虱在健康或发病植株上内生共生细菌基因的表达水平的比较正在进行之中, 分析结果将有助于明确共生细菌在烟粉虱—双生病毒间接互作中的部分功能。

4.3 入侵烟粉虱和土著烟粉虱营养生理和生殖生理的异同

对入侵烟粉虱和土著烟粉虱蜜露中含氮化合物和碳水化合物的组分、含量进行定性定量分析, 并结合健康、感病植株中含氮化合物和碳水化合物的组分、含量的研究结果, 比较入侵或土著烟粉虱是否在利用健康或发病植株韧皮部汁液营养成分上存在差异, 并分析这种差异是否与入侵、土著烟粉虱与双生病毒的不同间接互作关系相关。

入侵烟粉虱在发病植株上的产卵量比其在健康植株上的显著高, 表明病毒对植物的侵染可能对烟粉虱的生殖有某种促进作用。课题组首先对烟粉虱卵黄蛋白的合成与摄取动态做了分析, 初步结果表明, 发病植株上取食的 B 型烟粉虱的卵巢发育速度比在健康植株上的显著快。目前已克隆到 B 型烟粉虱卵黄蛋白受体的部分 cDNA 序列, 正在采用 Illumina 技术比较健康烟草和感染病毒烟草上发育的烟粉虱体内与生殖相关的基因表达水平的变化。

5 小结

烟粉虱及其传播双生病毒的迅速入侵为深入探讨生物入侵的生态学机制提供了独特机遇, 本研究以探讨烟粉虱—双生病毒—植物互作对外来烟粉虱入侵能力的影响为切入点, 针对多个有代表性的烟粉虱—双生病毒—寄主植物组合进行了实验研究。结果显示, 入侵烟粉虱和土著烟粉虱在与病毒及植物的互作中存在明显的不同, 入侵烟粉虱可通过不同途径从中获得竞争的优势。当植物本身适合性不高时, 通过传播双生病毒可提高植物对其的适合

性,但不提高对土著烟粉虱的适合性;而当一种植物对其适合性高而对土著烟粉虱不高时,传播双生病毒又不影响植物对其的适合性或影响不大,而植物对土著烟粉虱的适合性则下降^[19, 39, 41, 42]。入侵烟粉虱在物种互作中所获得的这种优势是它们能广泛成功入侵并取代土著烟粉虱的一个重要机制。

寄主植物介导的介体昆虫和病原物间的互作关系已有较多报道,但这些互作关系的生理机制的深入研究却不多见。本研究以课题组近期有关“入侵烟粉虱与双生病毒间互惠共生从而加剧入侵”的新发现为起点,从植物生理变化、昆虫共生细菌生理功能和昆虫生理反应三个方面综合探讨这种互惠共生的生理机制。初步研究结果表明,与健康植物相比,发病植物韧皮部汁液中氨基酸、糖类含量和组分均有较大改变;同时,发病植物的防御激素、防御相关基因表达水平也与健康植物的显著不同。昆虫生理方面,取食健康和发病烟草的烟粉虱卵黄蛋白的合成与摄取动态、内共生细菌基因及烟粉虱体内代谢和生殖相关基因表达水平的变化正在分析之中;应用 HPLC 技术分析了取食健康和发病烟草的烟粉虱蜜露中氨基酸、糖分含量和组分,试验数据也正在分析之中。这些试验结果不仅有助于从生理及分子生物学角度揭示入侵生物学领域中的物种互作机制,而且对植物防御生理、烟粉虱营养和生殖生理,以及介体—病毒分子互作等研究领域也有重大理论意义。

[参 考 文 献]

- [1] Pimentel D. Biological invasions: economic and environmental costs of alien plant, animal, and microbe species [M]. London and New York: CRC Press, 2002
- [2] Sax DF, Stachowicz JJ, Gaines SD. Species invasions: insight into ecology, evolution, and biogeography [M]. Massachusetts: Sinauer Associates, Inc. Publishers, 2005
- [3] Lockwood JL, Hoopes MF, Marchetti MP. Invasion ecology [M]. Oxford: Blackwell Publishing, 2007
- [4] Lövei GL. Biodiversity: global change through invasion. *Nature*, 1997, 388(6643): 627-8
- [5] Sakai AK, Akkendorf FW, Holt JS, et al. The population ecology of invasive species. *Annu Rev Ecol Syst*, 2007, 32: 305-32
- [6] Bais HP, Vepachedu R, Gilroy S, et al. Allelopathy and exotic plant invasion: from molecules and genes to species interactions. *Science*, 2003, 301(5638): 1377-80
- [7] 徐汝梅, 叶万辉. 生物入侵: 理论与实践[M]. 北京: 科学出版社, 2003
- [8] Kolbe JJ, Glor RE, Schettino LR, et al. Genetic variation increase during biological invasion by a Cuban lizard. *Nature*, 2004, 431(7005): 177-81
- [9] Phillips BL, Brown GP, Webb JK, et al. Invasion and the evolution of speed in toads. *Nature*, 2006, 439(7078): 803
- [10] Strauss SY, Lau JA, Carroll SP. Evolutionary responses of natives to introduced species: what do introductions tell us about natural communities? *Ecol Lett*, 2006, 9(3): 357-74
- [11] Stout MJ, Thaler JS, Thomma BPHJ. Plant-mediated interactions between pathogenic microorganisms and herbivorous arthropods. *Annu Rev Entomol*, 2006, 51: 663-89
- [12] Kluth S, Kruess A, Tscharnkte T. Insects as vectors of plant pathogens: mutualistic and antagonistic interactions. *Oecologia*, 2002, 133(2): 193-9
- [13] Johnson SN, Douglas AE, Woodward S, et al. Microbial impact on plant-herbivore interactions: the indirect effects of a birch pathogen on a birch aphid. *Oecologia*, 2003, 134(3): 388-96
- [14] Belliure B, Janssen A, Maris PC, et al. Herbivore arthropods benefit from vectoring plant viruses. *Ecol Lett*, 2005, 8(1): 70-9
- [15] Colvin J, Omongo CA, Govindappa MR, et al. Host-plant viral infection effects on arthropod-vector population growth, development and behaviour: management and epidemiological implications. *Adv Virus Res*, 2006, 67: 419-52
- [16] Williamson M. Biological invasions [M]. London: Chapman & Hall, 1996
- [17] Hare JD, Dodds JA. Survival of the Colorado potato beetle on virus-infected tomato in relation to plant nitrogen and alkaloid content. *Entomol Exp Appl*, 1987, 44(1): 31-5
- [18] Maris PC, Joosten NN, Goldbach RW, et al. Tomato spotted wilt virus infection improves host suitability for its vector *Frankliniella occidentalis*. *Phytopathology*, 2004, 94(7): 706-11
- [19] Jiu M, Zhou XP, Tong L, et al. Vector-virus mutualism accelerates population increase of an invasive whitefly. *PLoS ONE*, 2007, 2(1): e182
- [20] Brown JK, Frohlich DR, Rosell RC. The sweetpotato/silverleaf whiteflies: biotypes of *Bemisia tabaci* or a species complex? *Annu Rev Entomol*, 1995, 40: 511-34
- [21] Perring TM. The *Bemisia tabaci* species complex. *Crop Prot*, 2001, 20(9): 725-37
- [22] Liu SS, De Barro PJ, Xu J, et al. Asymmetric mating interactions drive widespread invasion and displacement in a whitefly. *Science*, 2007, 318(5857): 1769-72
- [23] Boykin LM, Shatters RG Jr, Rosell RC, et al. Global relationships of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) revealed using Bayesian analysis of mitochondrial COI DNA sequences. *Mol Phylogenet Evol*, 2007, 44(3): 1306-19
- [24] Xu J, De Barro PJ, Liu SS. Reproductive incompatibility among genetic groups of *Bemisia tabaci* supports the proposition that the whitefly is a cryptic species complex. *Bull Entomol Res*, 2010, 100(3): 359-66
- [25] Dinsdale A, Cook L, Riginos C, et al. Refined global analysis of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Sternorrhyncha: Aleyrodoidea: Aleyrodoidea) mitochondrial cytochrome oxidase 1 to identify species level genetic boundaries. *Ann Entomol Soc Am*, 2010, 103(2): 196-208
- [26] 刘树生, 张友军, 罗晨, 等. 烟粉虱[M]//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
- [27] Rekha AR, Maruthi MN, Muniyappa V, et al. Occurrence of three genotypic clusters of *Bemisia tabaci* and the rapid spread of the B-biotype in south India. *Entomol Exp Appl*, 2005, 117(3): 221-33
- [28] Fauquet CM, Stanley J. Revising the way we conceive and name viruses below the species level: a review of geminivirus taxonomy calls for new standardized isolate descriptors. *Arch Virol*, 2005, 150(10): 2151-79
- [29] Seal SE, van den Bosch F, Jeger MJ. Factors influencing Begomovirus evolution and their increasing global significance: implications for sustainable control. *Crit Rev Plant Sci*, 2006, 25(1): 23-46
- [30] Moffat AS. Geminiviruses emerge as serious crop threat. *Science*, 1999, 286(5446): 1835
- [31] 陈连根. 烟粉虱在园林植物上为害及其形态变异. *上海农学院学报*, 1997, 15(3): 186-9
- [32] 罗晨, 姚远, 王戎疆, 等. 利用 mtDNA *CO I* 基因序列鉴定我国烟粉虱的生物型. *昆虫学报*, 2002, 45(6): 759-63
- [33] Ma DY, Gorman K, Devine G, et al. The biotype and insecticide-resistance status of whiteflies, *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae), invading cropping systems in Xinjiang Uygur Autonomous Region, northwestern China. *Crop Prot*, 2007, 26(4): 612-7
- [34] Ahmed MZ, Shen Y, Jin GH, et al. Population and host plant differentiation of the sweetpotato whitefly, *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae), in East, South and South-west China. *Acta Entomol Sin*, 2009, 52(10): 1132-8
- [35] Wan FH, Zhang GF, Liu SS, et al. Invasive mechanism and management strategy of *Bemisia tabaci* (Gennadius) biotype B: Progress report of 973 Program on invasive alien species in China. *Sci Chn Series C: Life Sci*, 2009, 52(1): 88-95
- [36] Cohen S, Lapidot M. Appearance and expansion of TYLCV: A history point of view [M] // Czosnek H. Tomato yellow leaf curl virus disease: management, molecular biology, breeding for resistance. Dordrecht, the Netherlands: Springer, 2007: 1-12
- [37] Wu JB, Dai FM, Zhou XP. First report of tomato yellow leaf curl virus in China. *Plant Dis*, 2006, 90(10): 1359
- [38] Li M, Hu J, Xu FC, et al. Transmission of tomato yellow leaf curl virus by two invasive biotypes and a Chinese indigenous biotype of the whitefly *Bemisia tabaci*. *Int J Pest Manage*, 2010, 56(3): 275-80
- [39] Li M, Liu J, Liu SS. Tomato yellow leaf curl virus infection of tomato does not affect the performance of the Q and ZHJ2 biotypes of the viral vector *Bemisia tabaci*. *Insect Sci*, 2010, 17, doi: 10.1111/j.1744-7917.2010.01354x
- [40] Wang J, Zhao H, Liu J, et al. Low frequency of horizontal and vertical transmission of two begomoviruses through whiteflies exhibits little relevance to the vector infectivity. *Ann Appl Biol*, 2010, 157(1): 125-33
- [41] Liu J, Li M, Li JM, et al. Viral infection of tobacco plants improves the performance of *Bemisia tabaci* but more so for an invasive than for an indigenous biotype of the whitefly. *J Zhejiang Univ: Sci B*, 2010, 11(1): 30-40
- [42] 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. *Ann Appl Biol*, 2009, 155(3): 439-48