

# 半持久性病毒的介体传播机制研究进展

田晓<sup>1, 2</sup> 李玲娣<sup>1, 2</sup> 刘金香<sup>2</sup>

(1. 西南大学园艺园林学院 南方山地园艺学教育部重点实验室, 重庆 400715;  
2. 中国农业科学院柑桔研究所 国家柑桔工程技术研究中心, 重庆 400712)

**摘要:** 大多数植物病毒依靠昆虫进行传播, 半翅目昆虫是最常见的传播介体。昆虫的传毒特性一般分为非持久性、半持久性和持久性传播。介体与其所传播病毒的相互作用机制复杂, 主要为外壳机制和辅助机制。目前发现的半持久性病毒主要属于长线形病毒科 (Closteroviridae)、花椰菜花叶病毒科 (Caulimoviridae)、曲线病毒科 (Flexiviridae) 和伴生病毒科 (Sequiviridae) 等。近年来昆虫传毒机制尤其是半持久性病毒的传播机制的研究受到越来越广泛的关注, 就该领域的研究进展作一概述。

**关键词:** 半持久性病毒 介体传播 外壳机制 辅助机制

## Research Progress of the Mechanisms of Semipersistent Viruses Transmission by Vectors

Tian Xiao<sup>1, 2</sup> Li Lingdi<sup>1, 2</sup> Liu Jinxiang<sup>2</sup>

(1. Key Laboratory of Horticulture Science for Southern Mountainous Regions, College of Horticulture and Landscape Architecture, Southwest University, Chongqing 400715; 2. National Citrus Engineering Research Center, Citrus Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Chongqing 400712)

**Abstract:** Most of plant viruses are transmitted by insect vectors. Hemipteran is the most common vector which spread viruses in nonpersistent, semipersistent and persistent manner. The complex interactions between vector and virus can be classified into two general mechanisms. One is capsid mechanism and other one is helper mechanism. Semipersistent transmitted viruses mainly belong to *Closteroviridae*, *Caulimoviridae*, *Flexiviridae* and *Sequiviridae*. In recent years, the mechanism of the virus transmission, especially of semipersistent viruses transmission, has attracted an extensive attention. This paper summarizes the research progress of the mechanisms of semipersistent viruses transmission by vectors.

**Key words:** Semipersistent viruses Vector transmission The capsid mechanism The helper mechanism

病毒介体有昆虫、线虫、螨和真菌等, 绝大多数病毒依赖于昆虫传播。传毒昆虫主要集中在同翅目, 其中蚜虫传播植物病毒的能力居病毒媒介昆虫的首位, 是最主要的传毒介体, 而叶蝉和飞虱是仅次于蚜虫的最重要的昆虫介体<sup>[1]</sup>。介体以非持久性方式 (nonpersistent transmission)、半持久性方式 (semipersistent transmission) 和持久性方式 (persistent transmission) 传播植物病毒, 持久性传播又分为增殖型传播 (propagative transmission) 和非增殖型传

播 (nonpropagative transmission) 两种<sup>[2, 3]</sup>。在非持久性传播中, 介体利用口针连续刺穿植物表皮细胞的细胞膜获毒, 故介体获毒时间短暂; 在半持久性传播中, 介体获毒位点一般在韧皮部, 需长时间穿刺, 故介体获毒时间在几分钟到数小时之间; 而在持久循环型传播和持久增值型传播中, 介体获毒时间长达几小时到几天。植物病毒与传播介体的关系, 详见表 1。最近分子生物学、免疫学和细胞生物学技术的应用, 促进了植物病毒介体传播机制的研究。

收稿日期: 2013-02-01

基金项目: 公益性行业 (农业) 科研专项 (201203076-01), 教育部创新团队 (IRT0976), 重庆市自然科学基金项目 (CSTC2012JJA80036), 西南大学基本科研业务费 (XDJK2009C133)

作者简介: 田晓, 女, 硕士研究生, 研究方向: 分子植物病理学; E-mail: lang.mantian@163.com

通讯作者: 刘金香, 女, 副研究员, 硕士生导师, 研究方向: 植物病毒的致病机理; E-mail: ljxinxiang@126.com

国内外已有对非持久性和持久性传播机制的概述，但对于半持久性传播机制的研究比较少，目前国内尚未见这方面的综述报道。本文就半持久性病毒传播机制研究进展作一概述。

表 1 植物病毒与其传播介体的关系

传播特性	非持久性传播	半持久性传播	持久循环型	持久增殖型
滞留位点	口针（Stylet）	前肠或口针	唾液腺	唾液腺
获毒时间	几秒钟到几分钟	几分钟到几小时	几小时至数天	几小时至数天
持毒时间	几分钟	几小时到几天	几天至数周	整个生命期
潜伏期	无	无或短的间隔	几小时至数天	数周
跨龄传播	无	无	是	是
饥饿效应	是	无	无	无
专化性	较差	一般	强	强
存在于血淋巴	否	否	是	是
增殖	否	否	否	是
经卵巢传播	否	否	否	经常

参考马修斯植物病毒学<sup>[4]</sup>

1 半持久性病毒的特性

目前发现的半持久性病毒的种类不多，主要属于长线形病毒科（Closteroviridae）、花椰菜花叶病毒科（Caulimoviridae）、曲线病毒科（Flexiviridae）和伴生病毒科（Sequiviridae）等（表2），这些科的病毒粒体形态呈杆菌状、线状或等轴球状，其基因组有单分体和二分体的DNA和RNA。蚜虫以半持久性方式传播花椰菜花叶病毒（*Cauliflower mosaic virus*, CaMV）、柑橘衰退病毒（*Citrus tristeza virus*, CTV）和甜菜黄化病毒（*beet yellows virus*, BYV）等；叶蝉以半持久性方式传播玉米褪绿矮缩病毒（*Maize chlorotic dwarf virus*, MCDV）、水稻东格鲁球状病毒（*Rice tungro spherical virus*, RTSV）和水稻东格鲁杆状病毒（*Rice tungro badnavirus*, RTBV）等；烟粉虱以半持久性方式传播莴苣侵染性黄化病毒（*Lettuce infectious yellows crinivirus*, LIYV）和长线形病毒属的一些病毒。

2 研究方法

目前研究传播机制的方法主要有免疫印迹和血清学中和试验等，随着各类学科的全⌒面发展，各种技术不断成熟，同时也出现了许多新技术。

2.1 免疫印迹法（immunoblotting）

免疫印迹法是检测蛋白质特性、表达与分布最

常用的方法。Tian等<sup>[5]</sup>应用免疫印迹法分析LIYV病毒粒子，在病毒粒子的抽提液中检测到了外壳蛋白（capsid protein, CP）、小外壳蛋白（minor capsid protein, CPm）、59 kD蛋白（59-kD apparent molecular mass protein, P59）和热休克HSP70同源蛋白（heat shock protein70 homologue, HSP70h）。Satyanarayana等<sup>[6]</sup>合成CPm的多克隆抗体并进行免疫印迹分析证实CTV CPm仅由突变体b（在CTV 5′非翻译区第一个茎环结构的顶端）和突变体e（在CTV 5′非翻译区第二个茎环结构的底部）构成。Drucker等<sup>[7]</sup>将融合表达的P2固定在树脂上，研究CaMV粒子或P3与P2的相互结合发现，只有CaMV和P3同时存在时，病毒与P2才可以相结合，并且CaMV、P3和P2的复合体可以经蚜虫传播。Peremyslov等<sup>[8]</sup>在提纯病毒BYV时发现，CP在梯度离心的最上层，且HSP70h、64 kD蛋白（64-kD protein, P64）、20 kD蛋白（20-kD protein, P20）和CPm在同一密度梯度最亮，并通过与点突变结合分析发现BYV P20虽是病毒粒子组装必需的蛋白但对其他蛋白与病毒粒子的结合不是必需的。Druka等<sup>[9]</sup>为了确定从健康植株及感染RTSV植株中萃取的蛋白是否已被纯化，利用免疫印迹法进行分析发现，麦芽糖结合蛋白（maltose-binding protein, MBP）抗体与这些蛋白均无交叉反应，这说明纯化的蛋白中

表 2 半持久性病毒的特性

科	基因组	属	粒体形态	核蛋白粒体数	寄主范围	介体
花椰菜花叶病毒科	dsDNA	花椰菜花叶病毒属 ( <i>Caulimovirus</i> )	等轴球状	1	窄	蚜虫
		水稻东格鲁病毒属 ( <i>Rice tungro bacilliform-like viruses</i> )	杆菌状	1	窄	叶蝉
		杆状 DNA 病毒属 ( <i>Badnavirus</i> )	杆菌状	1	窄	粉蚧
伴生病毒科	ssRNA (+)	伴生病毒属 ( <i>Sequivirus</i> )	等轴球状	1	窄	蚜虫
		矮化病毒属 ( <i>Waikavirus</i> )	等轴球状	1	窄	叶蝉
		长线形病毒属 ( <i>Closterovirus</i> )	线状	1	窄	蚜虫
长线形病毒科	ssRNA (+)	毛形病毒属 ( <i>Crinivirus</i> )	线状	2	广	粉虱
		葡萄卷叶病毒属 ( <i>Ampelovirus</i> )	线状	1	窄	粉蚧
		香石竹潜隐病毒属 ( <i>Carlavirus</i> )	线状	1	窄 - 中	蚜虫
曲线病毒科	ssRNA (+)	葡萄病毒属 ( <i>Vitivirus</i> )	线状	1	窄 - 中	蚜虫

已不含 MBP。

2.2 血清学侵染性中和分析 (serological infectivity neutralization analyses)

血清学侵染性中和分析是根据抗体能否影响病毒的侵染性而建立的免疫学试验。Tian 等<sup>[5]</sup>发现, LIYV CPm 抗血清几乎完全阻滞了 LIYV 病毒粒子的传播, 推测 CPm 在 LIYV 的粉虱传播中有至关重要的作用。Hibino 等<sup>[10]</sup>以薄膜饲喂法为基础利用血清学试验探究与水稻东格鲁病发生相关的病毒。

2.3 免疫金标记和电镜技术 (immunogold labeling and transmission electron microscopy, IGL-TEM)

结合胶体金探针与病原抗原蛋白达到将病原定位于细胞的目的, 并且灵敏度高、操作步骤简便、检测快速。Satyanarayana 等<sup>[6]</sup>通过标记 CTV 的 CPm 抗体发现, CPm 包裹病毒 5' 端 RNA。Khelifa 等<sup>[11]</sup>在低密度病毒内含体 (electron-lucent viral inclusion bodies, eIBs) 中检测到 CaMV P2 和 P3, 而在高密度病毒内含体 (electron-dense viral inclusion bodies, edIBs) 中只检测到 CaMV P3, 推测 edIBs 中可能有 P3 和病毒粒子复合体, eIBs 可能有 P2、P3 及病毒粒子复合体。

2.4 免疫荧光定位 (Immunofluorescence technique)

免疫荧光技术特异性强、敏感性高、速度快。Chen 等<sup>[12]</sup>利用免疫荧光定位技术发现, LIYV 病毒粒子特异地滞留在烟粉虱的前肠或食窦, 且 CPm 与 LIYV 病毒粒子的传播密切相关。Martinière 等<sup>[13]</sup>用荧光素标记的二抗免疫确定 CaMV 的 P2 和 P3 在感病植株的部位发现, P2 可以和细胞微管结合, 在 P2

存在的情况下, P3 也可以与细胞微管结合, 进一步表明病毒与寄主细胞微管的相互作用有助于病毒的介体传播。

2.5 X 射线晶体学 (X-ray crystallography)

X 射线晶体学是将 X 射线与晶体学联系起来研究各类晶体结构, 特别是蛋白质晶体结构。Francois 等<sup>[14]</sup>利用 X 射线晶体学分析 CaMV 病毒粒子 P3 的结构, 游离的 P3 N 端是 4 个平行的无规则卷曲的四聚体得知未配对 P3 N 末端是四聚物平行螺旋, 并与独特的组织通过二硫键形成反右手超螺旋。

3 传毒机制

3.1 外壳机制

外壳蛋白参与介体传播有两种方式, 一种是只有外壳蛋白决定介体的传播; 另一种是介体的传播需要病毒编码的蛋白的参与, 外壳蛋白与辅助蛋白共同介导介体传播。只有外壳蛋白决定介体传播的最初证据来自于在没有其他蛋白质或因子的情况下提纯的病毒可以在人工饲喂系统上传播, 纯化的 LIYV 粒体能够由烟粉虱在体外获得后以半持久性方式传播, 说明 LIYV 通过外壳机制传播。LIYV 是目前发现的第一个不需要辅助成分就可以通过半持久性方式传播的病毒<sup>[15]</sup>。

Tian 等<sup>[5]</sup>应用免疫胶体金标记分析 LIYV 病毒粒子发现, CP 覆盖 LIYV 基因组的 95%, CPm 仅出现在病毒粒子的一个末端, 覆盖基因组的 5%。Tian 等<sup>[5]</sup>发现 CPm 的抗血清能很大程度地降低传毒率甚至无法传毒。为了进一步研究 LIYV 传播的决定因素, Stewart 等<sup>[16]</sup>构建了 LIYV 突变体发现, CPm

是 LIYV 烟粉虱传播的必需成分。

### 3.2 辅助机制

**3.2.1 辅助因子** 辅助机制研究地比较清楚的半持久性病毒是 CaMV。CaMV 的蚜传非常复杂，其蚜传需要的 3 种成分，包括 P2、P3 和 P4。P2 是 CaMV 编码的 18-kD 非结构蛋白，被称为辅助蛋白，P2 的 N 端与蚜虫口针结合；P3 是 CaMV 编码的 15-kD 蛋白，锚定在 CaMV 病毒粒子上；P4 是 CaMV 主要外壳蛋白<sup>[7]</sup>。史晓斌等和 Uzest 等<sup>[17, 18]</sup>通过绿色荧光蛋白标记发现 P2 的滞留位于蚜虫口针末端。体外覆盖试验及活性鉴定表明 P3 与 P2 的 C 端结合，P3 连接 P4<sup>[19, 20]</sup>，在某种程度上 P3 在 P2 和 P4 间起到桥的作用，CaMV 通过 P2 连接到蚜虫口针上。Moreno 等<sup>[21]</sup>发现 P2 N 端的第六位氨基酸是 CaMV 蚜传的决定因素。CaMV 感染植物时，能诱导形成内含体，内含体中有蚜虫传毒所需的病毒粒子成分——P2、P3 及病毒颗粒。此内含体又被称为传播体（transmission body, TB），对蚜虫传毒有重要作用。根据 P3 的 N 端特性推断，P3 构象变化起到分子开关的作用。P3 处于还原态后，能结合内含体的 P2 或其他成分，若 P3 处于氧化态，则结合位点被封闭，TB 会立刻分解，它的组成成分会分散，从而被蚜虫获得，并推测氧化还原态的改变与蚜虫穿刺植物细胞引起的活性氧相关<sup>[14, 22]</sup>。

MCDV 也是通过辅助成分以半持久性方式经叶蝉传播，但对其传播机制的研究很少。Hunt 等<sup>[23]</sup>推测一种类似辅助成分的蛋白存在于 MCDV 的传播中，但具体成分还未被鉴定。2004 年，Rym 等<sup>[24]</sup>分别抽提在健康植株和感染 MCDV-S 的植株上取食的叶蝉，并利用 MCDV-T、R78、R37 和 R69 的抗体与之进行免疫印迹，只有 R78 与类似 P25 的 25 kD 蛋白反应。但在感染 MCDV-S 的植物抽提液中没有检测到 25 kD 蛋白（25-kD protein, P25），只检测到 35 kD 蛋白（35-kD protein, P35）。但带毒叶蝉体内 P35 的含量没有 P25 丰富，据此推断 P25 在叶蝉中不断地累积，而且叶蝉传毒 48 h 后，体内的 P25 快速消失。推测 P25 可能是 MCDV 的辅助成分。

**3.2.2 辅助病毒** 水稻东格鲁病由分类学上不相关的两种病毒引发，即 RTBV 和 RTSV<sup>[25]</sup>。Hibino<sup>[26]</sup>

提出水稻同时感染 RTBV 和 RTSV 才能表现症状，若只感染 RTSV 只会表现轻微萎缩。Hibino<sup>[27]</sup>发现 RTBV 只有在 RTSV 存在时才能传播。叶蝉取食感染 RTSV 或 RTBV 的植株后传毒，只能在受毒植株中检测到 RTSV 而不能检测到 RTBV。若叶蝉取食感染 RTSV 的植株再取食感染 RTBV 的植株后传毒，则健康植株染病；但若叶蝉先感染 RTBV 再感染 RTSV 后传毒给健康植株，RTBV 仍不能被传播。然这说明 RTSV 是 RTBV 的辅助病毒，也为 RTBV 传播机制的研究提供了有用信息。

峨参黄化病毒（*Anthriscus yellows virus*, AYV）和欧防风黄点病毒（*Parsnip yellow fleck virus*, PYFV）均以半持久性方式经蚜虫传播<sup>[20]</sup>。Murant 等<sup>[28]</sup>在蚜虫前肠中发现 PYFV 及 AYV 病毒粒子。蚜虫取食感染 PYFV 或 AYV 的植株后，在蚜虫体内只检测到 AYV 而没有检测到 PYFV；蚜虫先取食感染 AYV 的植株再应用膜饲喂法人为饲喂蚜虫 PYFV 病毒粒子，则在蚜虫体内同时检测到 AYV 和 PYFV；但若蚜虫先取食健康植株再取食 PYFV 病毒粒子，则在蚜虫体内检测不到 PYFV。这是因为感染了 AYV 的植物可能存在某种辅助成分，这种辅助成分在 PYFV 的蚜传中起到关键作用，这表明 AYV 是 PYFV 的辅助病毒。

## 4 展望

侵染植物的病毒的复杂多样使得介体传播机制各异，目前研究较为深入的是辅助机制和外壳机制。病毒的外壳蛋白参与非持久性黄瓜花叶病毒（cucumber mosaic virus, CMV）和持久性双生病毒科（Geminiviridae）等病毒的传播<sup>[29-31]</sup>，非持久性马铃薯 Y 病毒属（*Potyvirus*）病毒的介体传播需要辅助蛋白（helper component proteinase, HC-Pro）的参与，马铃薯 Y 病毒属病毒 CP 与 HC-Pro 相互作用<sup>[32-34]</sup>。除这两种机制外，其他的传播机制尚不清楚。

半持久性病毒的传播特性介于非持久性病毒和持久性病毒之间，对于其传播机制的研究相对较少，只有 CaMV 和 LIYV 的传播机制研究较深入。很多半持久性病毒的传播机制并不清楚，如长线形属病毒 CTV 和 BYV。近年来，学者们应用分子生物学及实时荧光定量 PCR（Real-time PCR），对蚜虫体内柑



桔衰退病毒进行了定性定量测定<sup>[35]</sup>。虽然对蚜虫传播 CTV 和 BYV 的分子特征、传毒特性、传毒率及影响传毒率的因素等方面进行了研究<sup>[36, 37]</sup>, 但对橘蚜传播机制的研究一直没有深入进展。Albiach-Martí 等<sup>[38]</sup>通过分析发现, 蚜虫会选择性传播 CTV 分离株的基因组 RNA (genomic RNA, gRNA) 变异体及缺陷型 RNA (defective RNA, D-RNA)。Herron 等<sup>[39]</sup>发现 CTV 的 P20 蛋白 (20-kD protein, P20) 抗体可以极大地提高褐色桔蚜传播 T66IH-3 分离株的能力, 但大外壳蛋白 P25 (25-kD protein, P25)、P20 蛋白和小外壳蛋白 P27 (27-kD protein, P27) 抗体对褐色桔蚜在体外传播 CTV3800 和 T66aH 分离株的能力没有明显影响。Barzegar 等<sup>[40]</sup>分析 CTV 的非蚜传及蚜传分离株的 P27 发现, 第 14、238 和 239 位的氨基酸被带不同电荷和极性的新氨基酸替代, 氨基酸的替换可能影响了蚜传效率。He 等<sup>[41]</sup>发现, 与 BYV 21 kD 蛋白 (21-kD protein, P21) 的抗血清相比, BYV 24 kD 蛋白 (24-kD protein, P24) 和 CP 的抗血清抑制了蚜虫对 BYV 的传播, 这表明 P24 和 CP 可能参与 BYV 的蚜传。

荧光标记及血清学试验有助于半持久性病毒传播机制的研究。根据不同的传播机制, 制定行之有效的策略来阻断昆虫介体对植物病毒的传播。除此之外, 病毒、介体和寄主三者相互作用的深入研究, 对于病毒的起源与进化和病毒的流行都具有重要的理论和实际意义。

### 参考文献

- [1] 胡淑霞. 论植物病毒的传播介体及传播方式 [J]. 生物学杂志, 1997, 14 (79): 33-34.
- [2] Gray SM, Banerjee N. Mechanisms of arthropod transmission of plant and animal viruses [J]. Microbiol Mol Biol Rev, 1999, 63 (1): 128-148.
- [3] 梁小波, 鲁瑞芳, 吴云锋, 彭学贤. 植物病毒昆虫介体传播的研究进展 [J]. 生物工程进展, 2001, 21 (4): 11-17.
- [4] 范在丰, 李怀方, 韩成贵, 等译校, 赫尔 R, 著. 马修斯植物病毒学 [M]. 第 4 版. 北京: 北京科学出版社, 2007: 533-586.
- [5] Tian T, Rubio L, Yeh HH, et al. Lettuce infectious yellows virus *in vitro*: acquisition analysis using partially purified virions and the whitefly *Bemisia tabaci* [J]. J Gen Virol, 1999 (80): 1111-1117.
- [6] Satyanarayana T, Goeda S, Ayllón MA, et al. Closterovirus bipolar virion: Evidence for initiation of assembly by minor coat protein and its restriction to the genomic RNA 5' region [J]. PNAS, 2004, 101 (3): 799-804.
- [7] Drucker M, Froissart R, Hébrard E, et al. Intracellular distribution of viral gene products regulates a complex mechanism of cauliflower mosaic virus acquisition by its aphid vector [J]. PNAS, 2002, 99 (4): 2422-2427.
- [8] Peremyslov VV, Andreev IA, Prokhnevsky AI, et al. Complex molecular architecture of beet yellows virus particles [J]. PNAS, 2004, 101 (14): 5030-5035.
- [9] Druka A, Burns T, Zhang SL, Hull R. Immunological characterization of rice tungro spherical virus coat proteins and differentiation of isolates from the Philippines and India [J]. J Gen Virol, 1996 (77): 1975-1983.
- [10] Hibino H, Cabauatan PQ. Infectivity neutralization of rice tungro-associated viruses acquired by vector leafhoppers [J]. Phytopathology, 1987, 77 (3): 473-476.
- [11] Khelifa M, Journou S, Krishnan K, et al. Electron-lucent inclusion bodies are structures specialized for aphid transmission of *Cauliflower mosaic virus* [J]. J Gen Virol, 2007 (88): 2872-2880.
- [12] Chen AYS, Walker GP, Carter D, Ng JCK. A virus capsid component mediates virion retention and transmission by its insect vector [J]. PNAS, 2011 (08): 16777-16782.
- [13] Martinière A, Gargani D, Uzest M, et al. A role for plant microtubules in the formation of transmission-specific inclusion bodies of Cauliflower mosaic virus [J]. Plant J, 2009 (58): 135-146.
- [14] Hoh F, Uzest M, Drucker M, et al. Structural insights into the molecular mechanisms of cauliflower mosaic virus transmission by its insect vector [J]. J Virol, 2010 (84): 4706-4713.
- [15] Ng JCK, Falk BW. Virus-vector interactions mediating nonpersistent and semipersistent transmission of plant viruses [J]. Annu Rev Phytopathol, 2006 (44): 183-212.
- [16] Stewart LR, Medina V, Tian TY, et al. A mutation in the lettuce infectious yellows virus minor coat protein disrupts whitely transmission but not in planta systemic movement [J]. J Virol, 2010 (84): 12165-12173.
- [17] 史晓斌, 谢文, 张发军. 植物病毒病媒介昆虫的传毒特性和机制研究进展 [J]. 昆虫学报, 2012, 55 (7): 841-848.
- [18] Uzest M, Gargani D, Drucker M, et al. A protein key to plant virus

- transmission at the tip of the insect vector stylet [ J ]. PNAS, 2007, 104 ( 46 ): 17959-17964.
- [ 19 ] Leh V, Jacquot E, Geldreich A, et al. Interaction between the open reading frame III product and the coat protein is required for transmission of cauliflower mosaic virus by aphids [ J ]. J Virol, 2001, 75 ( 1 ): 100-106.
- [ 20 ] Plisson C, Uzest M, Drucker M, et al. Structure of the mature p3-virus particle complex of cauliflower mosaic virus revealed by cryo-electron microscopy [ J ]. J Mol Biol, 2005 ( 346 ): 267-277.
- [ 21 ] Moreno A, Hébrard E, Uzest M, et al. A single amino acid position in the helper component of cauliflower mosaic virus can change the spectrum of transmitting vector species [ J ]. J Virol, 2005, 79 ( 21 ): 13587-13593.
- [ 22 ] Blanc S, Uzest M, Drucker M. New research horizons in vector-transmission of plant viruses [ J ]. Microbiology, 2011 ( 14 ): 483-491.
- [ 23 ] Hunt RE, Nault LR, Gingery RE. Evidence for infectivity of *maize chlorotic dwarf virus* and for a helper component in its leafhopper transmission [ J ]. Phytopathology, 1998, 78 ( 4 ): 499-504.
- [ 24 ] Chaouch-Hamada R, Redinbaugh MG, Gingery RE, et al. Accumulation of maize chlorotic dwarf virus proteins in its plant host and leafhopper vector [ J ]. Virology, 2004 ( 325 ): 379-388.
- [ 25 ] Jones MC, Gough K, Dasgupta I, et al. Rice tungro disease is caused by an RNA and a DNA virus [ J ]. J Gene Virol, 1991 ( 72 ): 757-761.
- [ 26 ] Hibino H. Biology and epidemiology of rice viruses [ J ]. Annu Rev Phytopathol, 1996 ( 34 ): 249-274.
- [ 27 ] Hibino H, Roechan M, Sudarisman S. Association of two types of virus particles with prnyakit habang ( tungro disease ) of rice in Indonesia [ J ]. Phytopathology, 1978 ( 68 ): 1412-1416.
- [ 28 ] Murrant AF, Roberts IM, Elnagar S. Association of virus-like particles with the foregut of the aphid *Cavariella aegopodii* transmitting the semipersistent viruses antriscus yellows and parsnip yellow fleck [ J ]. J Gen Virol, 1976 ( 31 ): 47-57.
- [ 29 ] Perry KL, Zhang L, Palukaitis P. Amino acid changes in the coat protein of cucumber mosaic virus differentially affect transmission by the aphids *Myzus persicae* and *Aphis gossypii* [ J ]. Virology, 1998 ( 242 ): 204-210.
- [ 30 ] Liu SJ, He XH, Park G, et al. A conserved capsid protein surface domain of cucumber mosaic virus is essential for efficient aphid vector transmission [ J ]. J Virol, 2002, 76 ( 19 ): 9756-9762.
- [ 31 ] Soto MJ, Chen LF, Seo Y, Gilbertson RL. Identification of regions of the beet mild curly top virus ( family Geminiviridae ) capsid protein involved in systemic infection, virion formation and leafhopper transmission [ J ]. Virology, 2005 ( 341 ): 257-270.
- [ 32 ] Blanc S, López-moya J, Wang RY, et al. A specific interaction between coat protein and helper component correlates with aphid transmission of a Potyvirus [ J ]. Virol, 1997, 231 ( 1 ): 141-147.
- [ 33 ] Savenkov EI, Valkonen JPT. Potyviral helper-component proteinase expressed in transgenic plants enhances titers of *potato leaf roll virus* but does not alleviate its phloem limitation [ J ]. Virology, 2001 ( 283 ): 285-293.
- [ 34 ] Maia IG, Haenni A, Bernardi F. Potyviral HC-Pro : a multifunctional protein [ J ]. J Gen Virol, 1996 ( 77 ): 1335-1341.
- [ 35 ] 李玲娣, 田晓, 刘金香. 蚜虫体内柑桔衰退病毒分子生物学检测研究进展 [ J ]. 中国南方果树, 2012, 41 ( 4 ): 42-46.
- [ 36 ] 刘金香, 周常勇, 周彦, 等. 柑橘衰退病毒研究进展 [ C ] // 中国植物病理学会 2006 年学术年会论文集. 北京 : 中国农业科学技术出版社, 2006 : 164-172.
- [ 37 ] 周彦, 周常勇, 王雪峰, 等. 柑橘衰退病毒分离株分子特征初步研究 [ J ]. 植物病理学报, 2005, 35 ( 6 ): 147-150.
- [ 38 ] Albiach-martí MR, Guerri J, de Mendoza AH, et al. Aphid transmission alters the genomic and defective RNA populations of *Citrus tristeza virus* isolates [ J ]. Virol, 2000, 90 ( 2 ): 134-138.
- [ 39 ] Herron CM, Mirkov TE, da Graca JV, Lee RF. *Citrus tristeza virus* transmission by the *Toxoptera citricida* vector : *In vitro* acquisition and transmission and infectivity immunoneutralization experiments [ J ]. J Virology Methods, 2006 ( 134 ): 205-211.
- [ 40 ] Barzegar A, Rahimian H, Sohi HH. Comparison of the minor coat protein gene sequences of aphidtransmissible and -nontransmissible isolates of *Citrus tristeza virus* [ J ]. J Gen Plant Pathol, 2010 ( 76 ): 143-151.
- [ 41 ] He X, Harper K, Grantham G, et al. Serological characterization of the 3'-proximal encoded proteins of beet yellows closterovirus [ J ]. Arch Virol, 1998 ( 143 ): 1349-1363.

( 责任编辑 狄艳红 )