

番茄黄化曲叶病毒对温室白粉虱适合度的影响*

付 雪^{1**} 赵奎军² 赵 娜³ 谭 巍⁴ 裴海英² 闫春秀² 叶乐夫^{2***}

(1. 黑龙江大学农业资源与环境学院 哈尔滨 150086; 2. 东北农业大学农学院 哈尔滨 150030;

3. 哈尔滨市农科院 哈尔滨 150070; 4. 黑龙江省农科院园艺分院 哈尔滨 150069)

摘 要 【目的】温室白粉虱 *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood) 是为害北方地区花卉蔬菜的主要粉虱种类, 烟粉虱 *Bemisia tabaci* (Gennadius) 则在近些年逐渐频繁的花卉贸易活动中扩散至黑龙江省部分地区并取代了白粉虱成为当地温室害虫的优势物种, 番茄黄化曲叶病毒(Tomato yellow leaf curl virus, TYLCV) 是烟粉虱传播的一种重要双生病毒, 对作物的危害十分严重, 然而该病毒对本地白粉虱的影响及对烟粉虱与白粉虱种间竞争关系的影响尚待研究。【方法】本研究观察记录感染番茄黄化曲叶病毒的番茄植株上温室白粉虱和烟粉虱的种群动态及番茄形态和部分生理指标的变化。【结果】结果表明: 1) 有烟粉虱滋生的番茄植株矮小, 根系发达; 2) 有白粉虱滋生的番茄略微矮粗, 影响较小; 3) 感染病毒的番茄矮粗或矮小, 根部无明显变化; 4) 染毒带虫相对于带虫处理而言, 在白粉虱试验中, 番茄植株矮小, 根系生物量也骤减; 与此相反, 在烟粉虱试验中, 番茄的反应相对缓和; 5) 此外, 不同酶类对植株染毒的响应不同: AchE 酶活高不利于植株, 而 GST 酶活高则有利于植株。【结论】总体而言: 烟粉虱单独作用很不利于苗期番茄, 白粉虱对苗期番茄没有明显的直接影响; 而感染病毒会缓解烟粉虱对番茄的强烈刺激, 而加重白粉虱对番茄的作用, 即染毒使带白粉虱的苗期番茄生长发育受到明显抑制。与番茄变化情况相对应的是, 染毒番茄上烟粉虱产卵较少, 但在发育前期(从卵到伪蛹)存活率较高; 染毒番茄上白粉虱产卵较多, 但在前期存活率较低。本研究可为高纬度地区粉虱综合防控提供参考。

关键词 温室白粉虱, 烟粉虱, 双生病毒, 生物量, 种群

Effects of tomato yellow leaf curl virus on the fitness of greenhouse whitefly

FU Xue^{1**} ZHAO Kui-Jun² ZHAO Na³ TAN Wei⁴ PEI Hai-Ying²
YAN Chun-Xiu² YE Le-Fu^{2***}

(1. College of Agricultural Resource and Environment, Heilongjiang University, Harbin 150086, China; 2. Agriculture College, Northeast Agricultural University, Harbin 150030, China; 3. Harbin Academy of Agricultural Sciences, Harbin 150070, China; 4. Department of Horticulture, Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Harbin 150069, China)

Abstract [Objectives] The greenhouse whitefly is a major insect pest of multiple horticultural and vegetable crops in Northern China. The sweet potato whitefly species complex is another pest species that has recently spread into parts of Heilongjiang Province as a result of the flower trade and is rapidly replacing native species to become the new dominant species. The tomato yellow leaf curl virus (TYLCV) is a begomovirus transmitted by the sweet potato whitefly that can cause serious damage to plant crops. There has been little recent research on the effect of this virus on the greenhouse whitefly, or on competition between these two whitefly species. [Methods] We observed the population dynamics of both whitefly species

* 资助项目 Supported projects: 国家自然科学基金青年基金项目(219205); 农业公益性行业科研专项(201303019); 黑龙江省教育厅科学技术研究项目计划(12511404)

**第一作者 First author, E-mail: snowfx@yeah.net

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: yelefuneau@foxmail.com

收稿日期 Received: 2015-01-05, 接受日期 Accepted: 2015-01-15

on infected and un-infected tomato plants and related these to host plant's morphological and physical indices. **[Results]** 1) Tomato plants infested by the sweet potato whitefly became short and thin with more root biomass; 2) Plants infested with the greenhouse whitefly became a little shorter but thicker; 3) Infected plants became shorter and thicker (or thinner), without significant root variance; 4) Compared with infested plants, plants that were both infected with the virus and infested with the greenhouse whitefly became shorter and thinner with a sharp decrease in root biomass, whereas those infested with the sweet potato whitefly showed much reduced symptoms; 5) Different enzymes responded differently to plant infection; higher AchE activity injured plants but higher GST was beneficial. **[Conclusion]** Infestation by the sweet potato whitefly injured tomato seedlings, but the greenhouse whitefly didn't directly affect tomato plants; virus infection reduces the plant response to sweet potato whitefly infestation, but enhances the response to infestation by the greenhouse whitefly, that is to say, the growth and development of infected plants infested by the greenhouse whitefly was significantly suppressed. The sweet potato whitefly laid less eggs with a higher hatching rate on infected tomato plants whereas the greenhouse whitefly laid relatively more eggs with a lower hatching rate. These results have implications for the integrated management of whitefly pests in high latitude areas.

Key words greenhouse whitefly, sweet potato whitefly, begomovirus, biomass, population

温室白粉虱 *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood) 和烟粉虱 *Bemisia tabaci* (Gennadius), 在昆虫分类学上隶属于半翅目 Hemiptera, 粉虱科 Aleyrodidae (Perring, 2001; 徐汝梅和成新跃, 2005)。温室白粉虱起源于南美巴西和墨西哥一带, 是设施农业中的重要害虫 (Hill, 1985; López *et al.*, 2012)。烟粉虱起源于北非、中东一带, 分布范围广泛, 在亚洲、欧洲、非洲、中北美、南美等 90 多个国家和地区都有发生, 能够造成严重危害 (Perring, 2001; 刘树生等, 2005), 是一种世界性重要害虫。新近研究表明, 烟粉虱可能是一个包含 30 个以上隐种的物种复合体 (Dinsdale *et al.*, 2010; De Barro *et al.*, 2011; Hu *et al.*, 2011)。烟粉虱在我国多个省份都有分布, 被认定为危害最大的入侵物种之一 (Brown *et al.*, 1995; 付雪等, 2011; 任顺祥等, 2011)。自 20 世纪 70 年代中期温室白粉虱在华北地区大暴发以来, 中国北方温室中发生的粉虱均为温室白粉虱 (张芝利, 2000), 而近年来烟粉虱在多地逐渐取代了温室白粉虱的地位成为了主要粉虱类害虫 (罗晨等, 2000); 温室白粉虱和烟粉虱常常混合发生, 其种间竞争的生理和行为机制在近些年受到广泛关注 (Arno *et al.*, 2006; 韦姣等, 2014; Zhang *et al.*, 2014a)。

研究表明, 烟粉虱通过多种生理、行为途径与温室白粉虱进行种间竞争, 生物及非生物因素

也影响了两种粉虱的种间竞争 (崔旭红等, 2007; 罗晨等, 2007; 安志兰等, 2008; 戴鹏等, 2014), 其中, 烟粉虱与其携带的植物病毒的协同入侵成为研究的热点 (Ghanim *et al.*, 2014; Maluta *et al.*, 2014; Shi *et al.*, 2014; Zhang *et al.*, 2014b)。番茄黄化曲叶病毒 (*Tomato yellow leaf curl virus*, TYLCV) 是一种重要的双生病毒, 给番茄生产带来巨大的损失 (Thompson *et al.*, 2011), 在我国番茄主产区大范围发生, 并有进一步蔓延的趋势, 已经成为影响番茄生产的主要限制因素之一。TYLCV 可以通过嫁接和扦插传播, 但机械接种传播效率极低; 此外, 该病毒不能经植物种子及植株间汁液接触传播; 此病毒主要通过烟粉虱以持久性方式传播。关于 TYLCV 对媒介昆虫烟粉虱的影响的研究已经较多, 有研究表明, 烟粉虱在番茄黄化曲叶病毒感染的棉花植株上的寿命和产卵量均低于不带毒棉花上的烟粉虱 (Jiu *et al.*, 2007); 携带番茄斑驳病毒 (*Tomato mottle virus*, ToMoV) 烟粉虱在健康番茄上 48 h 的产卵量要显著高于不带毒烟粉虱, 前者约为后者的 1.6 倍 (Liu *et al.*, 2010)。Liu 等 (2009) 的研究则显示, 中国番茄黄化曲叶病毒 (*Tomato yellow leaf curl China virus*, TYLCCNV) 和 TYLCV 侵染番茄对烟粉虱均有不利影响。

近些年, 烟粉虱借助花卉贸易在世界范围内扩散; 而且我国北方冬暖式蔬菜日光温室和塑料

大棚面积迅猛增长,又普遍种植番茄,黄瓜等烟粉虱嗜好寄主植物,全年都为烟粉虱提供充足的繁殖场所和丰富的食物来源,使得有些地区烟粉虱逐渐取代了白粉虱的地位成为温室害虫的优势物种。研究表明,烟粉虱和温室白粉虱具有一定的生态位重叠(付雪等,2011);而在烟粉虱和温室白粉虱混合发生的北方地区,两种粉虱种群消长有明显的季节性规律,在夏天高温季节以烟粉虱种群为主,春秋两季天气趋凉时温室白粉虱种群上升为优势种群(罗晨等,2000)。

已有研究表明,温室白粉虱并不能传播双生病毒,但是双生病毒是否通过影响寄主植物,间接地影响温室白粉虱生存力和繁殖力,双生病毒与烟粉虱协同入侵又是否影响白粉虱与烟粉虱种间竞争尚不清楚。本研究试图检测番茄黄化曲叶病毒对我国高纬度地区设施农业中发生的温室白粉虱和新近入侵的某生物型的烟粉虱适合度的影响,以此探讨该病毒对温室白粉虱与烟粉虱种间竞争的影响,为高纬度地区的粉虱综合防控提供参考。

1 材料与方法

1.1 试验材料

1.1.1 供试昆虫 温室白粉虱 *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood),2013年4月采集于东北农业大学温室番茄植株(东农706),烟粉虱 *Bemisia tabaci* (Gennadius)采集于哈尔滨市农科院2号大型玻璃温室的黄瓜植株上,品种为水果黄瓜2186(哈尔滨农业科学院自主培育)。在室内以市场购买番茄种子育苗为寄主建立试验种群。饲养条件:人工气候箱(温度 $(28\pm 1)^{\circ}\text{C}$; $(23\pm 1)^{\circ}\text{C}$, RH: $60\%\pm 10\%$,光照周期 L:D=14:10)。

1.1.2 供试植物 番茄 *Lycopersicon esculentum* Mill.,品种为美国大红,种子购于黑龙江省农业科学院。

1.1.3 供试病毒 番茄黄化曲叶病毒(*Tomato yellow leaf curl virus*, TYLCV)侵染性克隆由浙江大学生物技术研究所构建并提供,-20℃保存。

1.2 试验方法

1.2.1 寄主植物的种植 2013年6月29日,将番茄种子育苗(草炭土+底肥),幼苗长出2片真叶时移栽至直径11 cm的塑料盆中,人工气候箱内培养(温度 $(28\pm 1)^{\circ}\text{C}$; $(23\pm 1)^{\circ}\text{C}$, RH: $60\%\pm 10\%$,光照周期 L:D=14:10)。

1.2.2 植物病毒的接种 利用接种环蘸取保存的TYLCV侵染性克隆菌种的农杆菌菌液,在LB固体培养基(含50 μg/mL卡那霉素,50 μg/mL利福平)上“S形”划线,28℃培养48 h,获得单菌落。用无菌牙签挑取3~5个单菌落于50 mL LB液体培养基(含50 μg/L卡那霉素,50 μg/mL利福平)中,在28℃,150 r/min培养24 h获侵染性克隆菌液,待OD值(600 nm)2.0时,将菌液4 000 r/min室温离心10 min,弃上清,用50 mL悬浮液(10 mmol/L MgCl₂,10 mmol/L 2-(N-吗啡琳)乙磺酸,200 μmol 乙酰丁香酮)重悬菌体,静置3 h。在5~7叶期番茄的茎部和叶柄韧皮部用1 mL一次性无菌注射器多点注射,每株注射用液约0.2 mL。

1.2.3 粉虱发育进度观测 试验分为8个处理(图1):健康番茄植株、温室白粉虱(烟粉虱)+健康番茄植株、染毒番茄植株、温室白粉虱(烟粉虱)+染毒番茄植株,每个处理12个重复。将套袋套在供试植物上部第3片叶片上,分别取在健康植株上羽化后约一周的温室白粉虱和烟粉虱成虫30头(15头雄虫+15头雌虫),待其产卵24 h后除去成虫。每日观察并记录套袋叶片卵数、若虫数、伪蛹数及成虫数。至试验后期,如发现新羽化成虫则随即去除。

1.2.4 植物样本的收集及叶片酶活与可溶性蛋白含量测定 试验结束后分别测定各处理植株样本株高并记录。试验结束后取各处理植株地上地下部分称量鲜重,并分别存于-20℃备用。称量0.5 g番茄叶片,加0.5 mL蒸馏水研磨,4 000 r/min离心10 min,取上清备用。谷胱甘肽-S转移酶(GST)和乙酰胆碱酯酶(AChE)的测定按照南京建成生物公司试剂盒提供方法测定。可溶性蛋白含量用考马斯亮蓝G250法测定(王孝平和邢树礼,2009)。

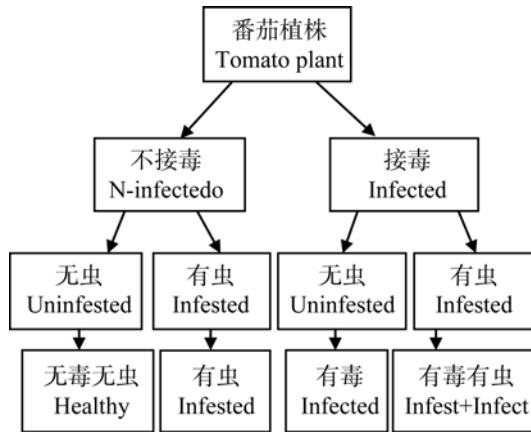


图 1 试验处理示意图

Fig. 1 Experimental arrangement considering two variables: plant virus infection and whitefly infestation

1.3 数据处理

处理间平均值之间的差异显著性判断采用 LSD 检验, 用 SAS6.12 (SAS Institute Inc. USA, 1996) 统计分析软件分析处理间试验数据的显著性差异; 判断白粉虱孵化率等指标在染毒番茄植株上与健康植株比较是否存在显著性差异, 用 SPSS 16.0 (SPSS Inc. Chicago, IL, USA) 进行卡

方检验。

2 结果与分析

2.1 粉虱存活率及发育进度

2.1.1 取食不同番茄粉虱的存活率 取食健康和染毒植株的温室白粉虱各虫态数量动态结果(表 1) 表明, 在卵和成虫阶段, 两组间没有显著差异; 在若虫 ($P=0.0538$) 和伪蛹 ($P=0.0551$) 阶段染毒番茄上的白粉虱种群接近显著地低于健康番茄处理, 种群规模分别为健康植株上白粉虱种群的 50% 和 40%。

结果(表 1, 表 2) 还显示, 烟粉虱成虫在番茄上产卵量远少于温室白粉虱, 仅为后者 1/3; 若虫阶段则为后者 2/3; 伪蛹阶段为后者 70%; 到了成虫阶段两者数量相当。番茄植株染毒对温室白粉虱产卵影响比较小 (76%), 对烟粉虱影响比较大 (46%); 植株染毒对温室白粉虱的若虫和伪蛹阶段的影响大于对烟粉虱的影响; 在成虫阶段对温室白粉虱的影响较小 (86%), 对烟粉虱影响较大 (33%)。

表 1 取食健康和染毒 (TYLCV) 番茄植株的温室白粉虱各阶段存活数 (均值±标准误)

Table 1 The survival number of greenhouse whitefly fed on healthy and TYLCV-infected tomato leaf (mean±SE)

处理 Treatment	卵粒 (粒) Oval	若虫 (只) Nymph	4 龄若虫 (只) 4 th nymph	成虫 (只) Adult
-TYLCV	163±31.3	72±22.2	43±13.4	14±6.7
+TYLCV	124±21.5	36±5.5	17±5.2	12±2.3
比率 Ratio	76%	50%	40%	86%

表 2 取食健康和染毒 (TYLCV) 番茄植株的烟粉虱各阶段存活数 (均值±标准误)

Table 2 The survival number of sweet potato whitefly fed on healthy and TYLCV-infected tomato leaf (mean±SE)

处理 Treatment	卵粒 (粒) Oval	若虫 (只) Nymph	4 龄若虫 (只) 4 th nymph	成虫 (只) Adult
-TYLCV	54±10.4	48±9.7	30±7.7	15±6.5
+TYLCV	25±4.4	27±4.7	22±4.8	5±1.7
比率 Ratio	46%	56%	73%	33%

对两种粉虱在番茄植株的各阶段存活率(表 3, 表 4) 调查表明, 烟粉虱在番茄上的各阶段存活率普遍高于温室白粉虱在该番茄上的存活率(烟粉虱为 89%, 63%, 50%和总 28%; 温室白粉虱为 44%, 60%, 33%和总 9%)。染毒番茄不利于温室白粉虱前期发育存活率(从卵到若虫, 从 44%下降为 29%; 然后到伪蛹, 从 60%下降为 47%), 却有利于后期发育(从伪蛹到成虫, 从 33%上升为 71%), 对从卵到成虫的整体发育没有显著影响; 染毒植株有利于烟粉虱前期发育(从卵到若虫, 从 89%上升为 100%; 从若虫到伪蛹, 从 63%上升为 81%), 却不利于后期发育(从伪蛹到成虫, 从 50%下降为 23%), 对从卵到成虫的整体发育没有影响。

2.1.2 取食不同番茄的粉虱的发育进度 取食染毒植株的温室白粉虱在第 7 天未孵化卵数显著少于健康植株上温室白粉虱($P=0.0048$); 第 19、21、22 天取食染毒植株的温室白粉虱的若虫数量显著低于取食健康植株的温室白粉虱($P=0.0390$, $P=0.0286$, $P=0.0445$), 其他日期处理和对照中虫量没有显著差异。表明染毒番茄植株上面的白粉虱卵孵化时间短, 若虫发育也加

快, 伪蛹和成虫阶段处理与对照没有显著进度差异。染毒植株上的烟粉虱若虫阶段历期约长 2 d, 伪蛹阶段短约 2 d, 整体发育历期与健康植株上的烟粉虱种群比较没有显著性差异。

2.2 番茄生长指标

不同处理番茄株高如图 2 所示, 白粉虱为害番茄导致株高减少 13%, 感染病毒则导致株高减少 14%, 染毒带虫导致株高减少 21%, 染病带虫相比带虫株高减少 9%。在烟粉虱处理中, 烟粉虱为害会导致株高减少 18%, 感染病毒则导致株高减少 8%, 染毒带虫导致株高减少 17%。

不同处理番茄地下(根) 地上生物量变化如图 3 所示, 在白粉虱处理中, 染毒带虫番茄的根生物量降低 54%, 地上生物量降低 30%。染毒带虫番茄植株相比带虫植株根生物量降低 63%, 地上生物量降低 29%。烟粉虱处理如图 4 所示, 烟粉虱危害导致番茄根重增加 88%, 染毒带虫导致番茄根重增加 109%; 烟粉虱危害导致番茄地上生物量降低 52%, 染毒导致地上生物量降低 19%, 染毒带虫导致番茄地上生物量降低 53%。

表 3 取食健康和染毒(TYLCV) 番茄植株的温室白粉虱各阶段存活率比较(卡方检验)

Table 3 Comparison of survival ratio of greenhouse whitefly fed on healthy and TYLCV-infected tomato leaf (Chi-square test)

存活百分率 Survival ratio	卵-若虫 Oval to nymph	若虫-伪蛹 Nymph to 4 th nymph	伪蛹-成虫 4 th nymph to adult	卵-成虫 Oval to adult
-TYLCV	44%	60%	33%	9%
+TYLCV	29%	47%	71%	10%
P-value	0.010	0.227	0.010	0.682

表 4 取食健康和染毒(TYLCV) 番茄植株的烟粉虱各阶段存活率比较(卡方检验)

Table 4 Comparison of survival ratio of sweet potato whitefly fed on healthy and TYLCV-infected tomato leaf (Chi-square test)

存活百分率 Survival ratio	卵-若虫 Oval to nymph	若虫-伪蛹 Nymph to 4 th nymph	伪蛹-成虫 4 th nymph to adult	卵-成虫 Oval to adult
-TYLCV	89%	63%	50%	28%
+TYLCV	100%	81%	23%	19%
P-value	0.001	0.015	0.082	0.582

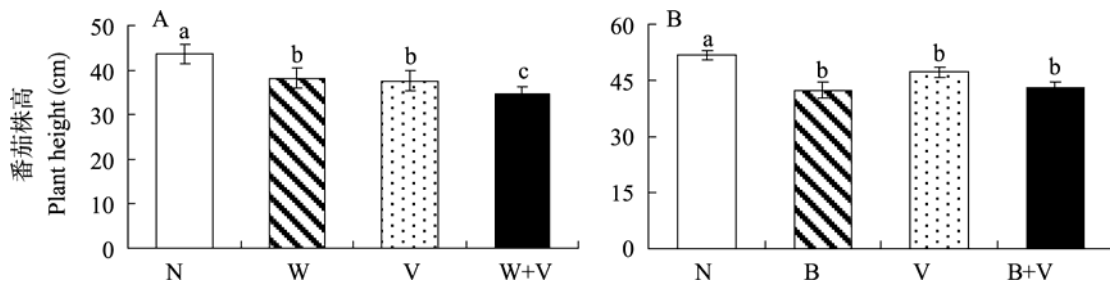


图2 无毒无虫健康植株、有粉虱为害、病毒感染、粉虱为害的染毒植株温室白粉虱处理组 (A) 和烟粉虱处理组 (B) 株高

Fig. 2 Plant height of healthy tomato, tomato with whiteflies, with TYLCV and with whiteflies+virus greenhouse whitefly treatment (A) and sweet potato whitefly treatment (B).

N. 无毒无虫健康植株; W. 有温室白粉虱为害的植株; B. 有烟粉虱为害的植株; V. 病毒感染植株; W+V. 温室白粉虱为害的染毒植株; B+V. 烟粉虱为害的染毒植株。图中数据为平均值±标准误, 柱上标有不同的小写字母表示不同处理之间的差异显著 (LSD 检验, $P < 0.05$)。下图同。

N. Healthy tomato; W. Tomato with whiteflies; B. Tomato with sweet potato whiteflies; V. Tomato with TYLCV; W+V. Tomato with whiteflies+virus; B+V. Tomato with sweet potato whitefly+virus. Data in the figure are mean±SE, and followed by different lowercase letters indicate significant difference among different treatments (LSD test, $P < 0.05$). The same below.

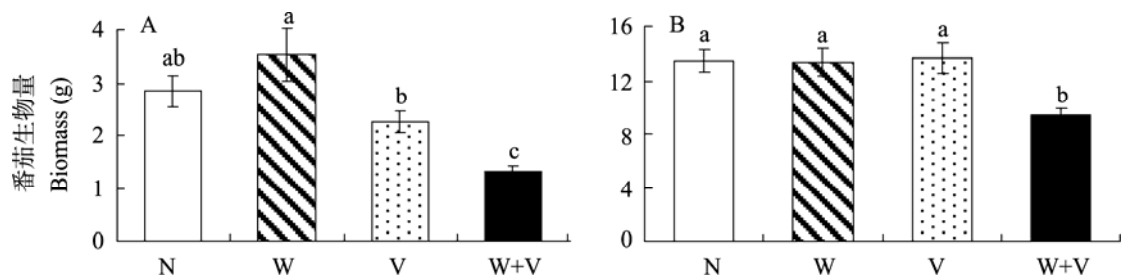


图3 无毒无虫健康植株、有温室白粉虱为害、病毒感染、温室白粉虱为害的染毒植株地下部分 (A) 和地上部分 (B) 生物量

Fig. 3 Underground biomass (A) and aboveground biomass (B) of healthy tomato, tomato with greenhouse whiteflies, with TYLCV and with greenhouse whiteflies+virus

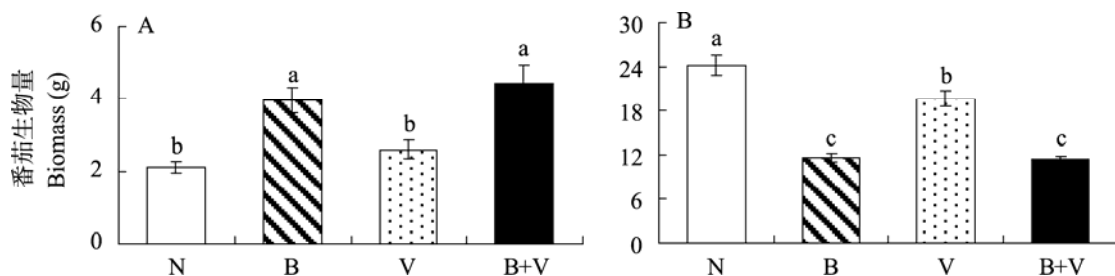


图4 无毒无虫健康植株、有烟粉虱为害、病毒感染、烟粉虱为害的染毒植株地下部分 (A) 和地上部分 (B) 生物量

Fig. 4 Underground biomass (A) and aboveground biomass (B) of healthy tomato, tomato with sweet potato whiteflies, with TYLCV and with sweet potato whiteflies+virus

2.3 番茄叶片抗逆酶活及可溶性蛋白含量

各处理的番茄植株叶片乙酰胆碱酯酶活性和谷胱甘肽-S 转移酶活性分别如图 5 (A, B) 和图 6 (A, B) 所示, 在白粉虱处理中, 染毒番茄 AchE 活性升高 52%, 染毒带虫番茄 AchE 活性升高 31%; 同时, 染毒番茄 GST 活性降低 17%, 染毒带虫番茄 GST 活性降低 14%, 染毒带虫番茄比带虫植株 GST 活性降低 10%。在烟粉虱处理中, 带虫番茄 AchE 活性升高 71%,

染毒番茄 AchE 活性升高 44%, 染毒带虫番茄 AchE 活性升高 35%, 染毒带虫番茄比带虫植株 AchE 活性低 21%; 同时, 染毒番茄 GST 活性降低 18%。

各处理的番茄植株叶片可溶性蛋白含量如图 7 所示, 在白粉虱处理中, 染毒会导致番茄可溶性蛋白含量升高 14%, 染毒带虫番茄的可溶性蛋白含量升高 10%。在烟粉虱处理中, 染毒会导致番茄可溶性蛋白含量升高 25%。

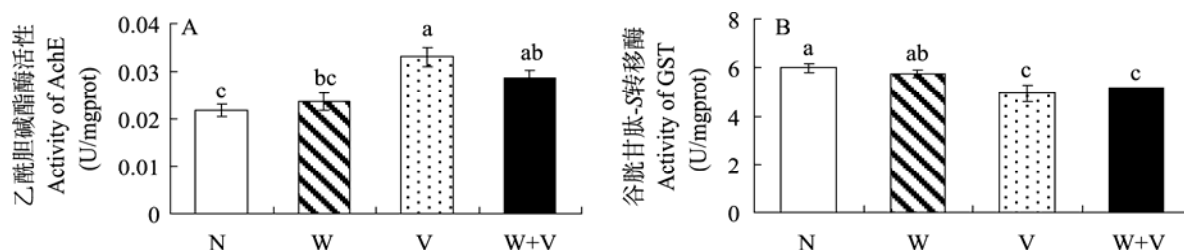


图 5 无毒无虫健康植株、有温室白粉虱为害、病毒感染、温室白粉虱为害的染毒植株叶片乙酰胆碱酯酶 (A) 和谷胱甘肽-S 转移酶活性 (B)

Fig. 5 AchE activity (A) and GST activity (B) of healthy tomato, tomato with greenhouse whiteflies, with TYLCV and with greenhouse whiteflies+virus

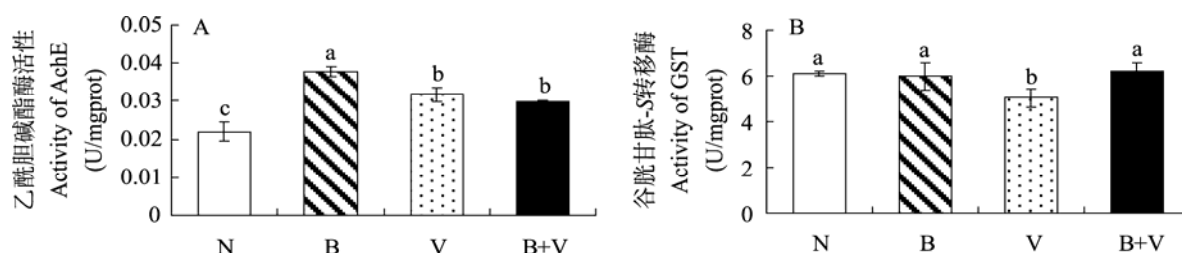


图 6 无毒无虫健康植株、有烟粉虱为害、病毒感染、烟粉虱为害的染毒植株叶片乙酰胆碱酯酶 (A) 和谷胱甘肽-S 转移酶活性 (B)

Fig. 6 AchE activity (A) and GST activity (B) of healthy tomato, tomato with sweet potato whiteflies, with TYLCV and with sweet potato whiteflies+virus

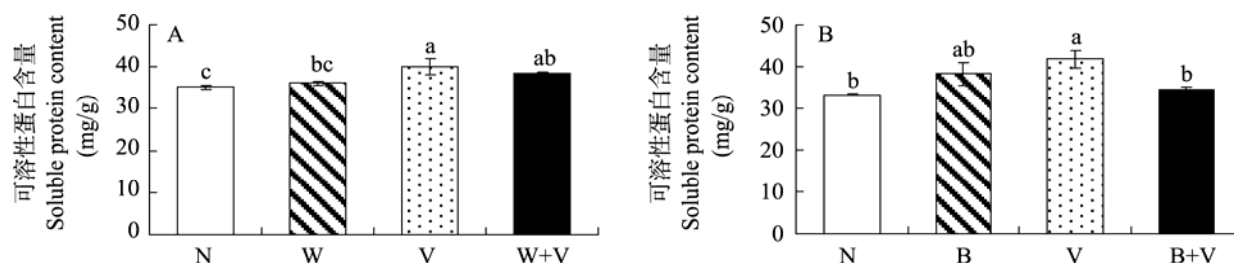


图 7 无毒无虫健康植株、有粉虱为害、病毒感染、粉虱为害的染毒植株温室白粉虱处理组 (A) 和烟粉虱处理组 (B) 叶片的可溶性蛋白含量

Fig. 7 Foliar soluble protein content of healthy tomato, tomato with whiteflies, with TYLCV and with whiteflies+virus greenhouse whitefly treatment (A) and sweet potato whitefly treatment (B)

表 5 番茄的反应变化汇总表 (只标识显著性变化百分率)

Table 5 Summary of tomato plants response to treatment (only significant difference marked)

参数 Parameter	处理 Treatment	带虫 Infested	感病 Infected	带虫感病 Infested+Infected (I+I)	带病感虫：带虫 I+I : Infested
株高 Plant height	温室白粉虱 Greenhouse whitefly	- 13%	- 14%	- 21%	- 9%
	烟粉虱 Sweet potato whitefly	- 18%	- 8%	- 17%	
地下生物量 Underground biomass	温室白粉虱 Greenhouse whitefly			- 54%	- 63%
	烟粉虱 Sweet potato whitefly	+88%		+109%	
地上生物量 Aboveground biomass	温室白粉虱 Greenhouse whitefly			- 30%	- 29%
	烟粉虱 Sweet potato whitefly	- 52%	- 19%	- 53%	
乙酰胆碱酯酶活性 AchE activity	温室白粉虱 Greenhouse whitefly		+52%	+31%	
	烟粉虱 Sweet potato whitefly	+71%	+44%	+35%	- 21%
谷胱甘肽-S 转 移酶活性 GST activity	温室白粉虱 Greenhouse whitefly		- 7%	- 14%	- 10%
	烟粉虱 Sweet potato whitefly		- 18%		
可溶性蛋白含量 Foliar soluble protein content	温室白粉虱 Greenhouse whitefly		+14%	+10%	
	烟粉虱 Sweet potato whitefly		+25%		

3 讨论

植物病毒可以直接影响介体昆虫,也可以通过寄主植物,通过改变昆虫行为等间接影响介体昆虫 (Ghanim *et al.*, 2014; Maluta *et al.*, 2014; Shi *et al.*, 2014; Zhang *et al.*, 2014)。本研究结果表明:粉虱种群对番茄染毒处理的主要反应变化包括,1) 番茄染毒会延长烟粉虱前期发育时间,提高发育前期的阶段存活率,这与 Maluta 等

(2014) 的研究结果,即 TYLCV 加速了烟粉虱的幼虫发育进度的结论正好相反;2) 与此不同的是,番茄染毒会缩短温室白粉虱前期发育时间,降低温室白粉虱的阶段存活率,这与 Maluta 等 (2014) 的研究结果,即 TYLCV 加速了烟粉虱的幼虫发育进度的结论类似;3) 烟粉虱在番茄上的种群初始规模比较小(为温室白粉虱种群的 1/3),但阶段存活率均高于温室白粉虱,最后形成与温室白粉虱相似规模的成虫种群,这与

Rubinstein 和 Czosnek (1997) 的烟粉虱研究得出的结论相似; 4) 当番茄染毒时, 烟粉虱产卵受影响更明显(为白粉虱 1/5, 为健康番茄上 46%), 初始种群规模仍旧是比较小; 5) 番茄染毒时, 在前期发育存活率显著高于健康植株上的烟粉虱, 只在从伪蛹到成虫的阶段存活率陡降, 虽然从卵到成虫的整体存活率没有受到显著影响, 最后形成的成虫种群规模仅为健康植株上的 1/3, 这与 Rubinstein 和 Czosnek (1997) 的烟粉虱研究得出的结论不同。综上所述, 即白粉虱在感毒番茄上的种群表现与之前研究中的烟粉虱的表现相似, 而本试验中烟粉虱的表现与之不同甚至有相反性质的表现, 推测这一现象是由于温室白粉虱和番茄品种都是本地种, 而烟粉虱和植物病毒都是新近入侵本地的物种, 温室白粉虱与番茄寄主已经适应进化, 而烟粉虱和病毒与该番茄品种是初次遭遇, 反应与其他试验中的有所不同。

两种粉虱对染毒番茄的反应必然是与番茄的反应变化紧密关联的, 我们的研究显示: 1) 有烟粉虱滋生的番茄植株矮小, 根系发达。原因可能是烟粉虱滋生会刺激番茄产生较高的酶活(如 AchE), 能量消耗较大。2) 白粉虱只让番茄略微矮粗, 对根重、酶活、可溶性蛋白含量无影响, 说明白粉虱对番茄直接影响较小。推测: 试验采用的本地温室白粉虱与本地普遍种植的番茄品种之间长期适应进化的结果。3) 感毒番茄矮粗或矮小, 根部无变化。此外, 染毒植株 AchE 酶活和可溶性蛋白含量增高, GST 酶活降低。两组独立试验一致表明: AchE 酶活高不利于植株, 而 GST 酶活高则有利于植株。推测不同酶类负责不同代谢反应, 酶活对植株染毒的响应也就不同甚至方向相反。4) 染毒带虫番茄相对于带虫番茄而言, 在白粉虱试验中, 番茄出现明显变化: 地上矮小, 根系骤减, 番茄 GST 酶活显著消减, 推测染毒会加重白粉虱对番茄的不利作用; 在烟粉虱试验中, 番茄 AchE 酶活明显消减, 推测染毒番茄对烟粉虱取食危害反应比较平和, 也可把这种相对平和的反应理解为病毒与烟粉虱通过降低植物防御反应共同增强自身适

合度, 协同侵染寄主植物 (Shi *et al.*, 2014)。

综上所述, 在“番茄-病毒-粉虱”相互作用系统中, 1) 烟粉虱单独作用不利于苗期番茄; 2) 白粉虱对苗期番茄则没有明显直接影响; 3) 染毒番茄对烟粉虱刺激反应迟钝, 而对白粉虱危害反应较健康植株更为强烈, 染毒番茄再遭受白粉虱危害其生长发育会受到明显抑制; 4) 与番茄的变化相对应的情况是, 烟粉虱在染毒番茄上产卵较少, 但前期(从卵到伪蛹)存活率较高; 而染毒番茄上的白粉虱产卵较多, 但是前期存活率较低。

参考文献 (References)

- An ZL, Chu D, Guo DF, Fan ZX, Tao YL, Liu GX, Zhang YJ, 2008. Effects of host plant on activities of some detoxification enzymes in *Bemisia tabaci* biotype B. *Acta Ecol. Sin.*, 28(4): 1536–1543. [安志兰, 褚栋, 郭笃发, 范仲学, 陶云荔, 刘国霞, 张友军, 2008. 寄主植物对 B 型烟粉虱(*Bemisia tabaci*)几种主要解毒酶活性的影响. 生态学报, 28(4): 1536–1543.]
- Arno J, Albajes R, Gabarra R, 2006. Within-plant distribution and sampling of single and mixed infestations of *Bemisia tabaci* and *Trialeurodes vaporariorum* (Homoptera: Aleyrodidae) in winter tomato crops. *J. Econ. Entomol.*, 99(2): 331–340.
- Brown JK, Frohlich DR, Rosell RC, 1995. The sweet potato or silverleaf whiteflies: biotypes of *Bemisia tabaci* or a species complex. *Annu. Rev. Entomol.*, 40: 511–534.
- Cui XH, Chen YH, Xie M, Wan FH, 2007. Survival characteristics of *Bemisia tabaci* B-biotype and *Trialeurodes vaporariorum* (Homoptera: Aleyrodidae) after exposure to adverse temperature conditions. *Acta Entomol. Sin.*, (12): 1232–1238. [崔旭红, 陈艳华, 谢明, 万方浩, 2007. B 型烟粉虱和温室白粉虱在温度逆境下的生存特性比较. 昆虫学报, (12): 1232–1238.]
- Dai P, Liu LZ, Zang LS, Zhang JJ, Ruan CC, Wan FH, 2014. Host feeding and parasitism preference in *Eretmocerus hayati* for nymphs between Q sibling species of *Bemisia tabaci* and *Trialeurodes vaporariorum*. *Chin. J. Biol. Control*, 30(1): 20–25. [戴鹏, 刘林州, 臧连生, 张俊杰, 阮长春, 万方浩, 2014. 海氏桨角蚜小蜂对不同龄期 Q 隐种烟粉虱和温室白粉虱的取食和寄生选择. 中国生物防治学报, 30(1): 20–25.]
- De Barro PJ, Liu SS, Boykin LM, Dinsdale AB, 2011. *Bemisia tabaci*: a statement of species status. *Annu. Rev. Entomol.*, 56: 1–19.
- Dinsdale A, Cook L, Riginos C, Buckley YM, De Barro P, 2010.

- Refined global analysis of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Sternorrhyncha: Aleyrodoidea: Aleyrodidae) mitochondrial cytochrome oxidase 1 to identify species level genetic boundaries. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 103 (2): 196–208.
- Fu X, Ye LF, Wang GQ, Ge F, 2011. Occurrence and development for *Bemisia tabaci* and *Trialeurodes vaporariorum* in Heilongjiang Province. *Chin. J. Appl. Entomol.*, 48(1): 32–37. [付雪, 叶乐夫, 王贵强, 戈峰, 2011. 黑龙江地区烟粉虱和温室白粉虱发生动态. 应用昆虫学报, 48(1): 32–37.]
- Ghanim M, 2014. A review of the mechanisms and components that determine the transmission efficiency of Tomato yellow leaf curl virus (Geminiviridae, Begomovirus) by its whitefly vector. *Virus Res.*, 186(SI): 47–54.
- Hill DS, 1985. Agricultural Insect Pests of Temperate Regions and Their Control. London: Cambridge University Press. 210.
- Hu J, De Barro P, Zhao H, Wang J, Liu SS, 2011. An extensive field survey combined with a phylogenetic analysis reveals rapid and widespread invasion of two alien whiteflies in China. *PLoS ONE*, 6(1): e16061.
- Jiu M, Zhou XP, Tong L, Xu J, Yang X, Wan FH, Liu SS, 2007. Vecto-virus mutualism accelerates population increase of an invasive whitefly. *PLoS ONE*, 2(1): e182.
- Liu J, L IM, Li JM, Huang CJ, Zhou XP, Xu FC, Liu SS, 2010. 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 Uni. Sci. B*, 11(1): 30–40.
- Liu J, Zhao H, Jiang K, Zhou XP, Liu SS, 2009. Differential indirect effects of two plant viruses on an invasive and an indigenous whitefly vector: implications for competitive displacement. *Ann. Appl. Biol.*, 155(3): 439–448.
- Liu SS, Zhang YJ, Luo C, Wan FH, Zheng XB, Guo JY, 2005. *Bemisia tabaci* // Wan FH, Zheng XB, Guo JY(eds.). Biology and Management of Invasive Alien Species in Agriculture and Forestry. Beijing: Science Press. 69–128. [刘树生, 张友军, 罗晨, 万方浩, 郑小波, 郭建英, 2005. 烟粉虱//万方浩, 郑小波, 郭建英主编. 重要农林外来入侵物种的生物学与控制. 北京: 科学出版社. 69–128.]
- López YIA, Martínez-Gallardo NA, Ramírez-Romero R, López MG, Sánchez-Hernández C, 2012. Cross-kingdom effects of plant-plant signaling via volatile organic compounds emitted by tomato (*Solanum lycopersicum*) plants infested by the greenhouse whitefly (*Trialeurodes vaporariorum*). *J. Chem. Phys.*, 38(11): 1376–1386.
- Luo C, Xiang YY, Guo XJ, Zhang F, Zhang ZL, 2007. Comparative on development and reproduction between *Bemisia tabaci* biotype B and *Trialeurodes vaporariorum* on four species of host-plants. *Acta Ecol. Sin.*, 27 (3): 1035–1040. [罗晨, 向玉勇, 郭晓军, 张帆, 张芝利, 2007. 寄主植物对 B 型烟粉虱 (*Bemisia tabaci*) 和温室粉虱 (*Trialeurodes vaporariorum*) 个体发育和种群繁殖的影响. 生态学报, 27(3): 1035–1040.]
- Luo C, Zhang JM, Shi BC, Zhang F, Zhang ZL, 2000. Preliminary investigation of host-plant of *Bemisia tabaci* (Gennadius) in Beijing. *Beijing Agric. Sci.*, S1: 42–47. [罗晨, 张君明, 石宝才, 张帆, 张芝利, 2000. 北京地区烟粉虱 *Bemisia tabaci* (Gennadius) 调查初报. 北京农业科学, S1: 42–47.]
- Maluta NKP, Garzo E, Moreno A, Lopes JRS, Fereres A, 2014. Tomato yellow leaf curl virus benefits population growth of the Q biotype of *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Hemiptera: Aleyrodidae). *Neotrop. Entomol.*, 43(4): 385–392.
- Perring T M, 2001. The *Bemisia tabaci* species complex. *Crop Prot.*, 20(9): 725–737.
- Ren SX, Qiu BL, Ge F, Zhang YJ, Du YZ, Chen XX, Guo JY, Lin KJ, Peng ZQ, Yao SL, Hu YH, Wang LD, Zhang WQ, 2011. Research progress of the monitoring, forecast and sustainable management of whitefly pests in China. *Chin. J. Appl. Entomol.*, 48(1): 7–15. [任顺祥, 邱宝利, 戈峰, 张友军, 杜予州, 陈学新, 郭建英, 林克剑, 彭正强, 姚松林, 胡雅辉, 王联德, 张文庆, 2011. 粉虱类害虫的监测预警与可持续治理技术透视. 应用昆虫学报, 48(1): 7–15.]
- Rubinstein G, Czosnek H, 1997. Long-term association of tomato yellow leaf curl virus (TYLCV) with its whitefly vector *Bemisia tabaci*: Effect on the insect transmission capacity, longevity and fecundity. *J. Gen. Virol.*, 78(Pt10): 2683–2689.
- Shi XB, Pan HP, Zhang HY, Jiao XG, Xie W, Wu QJ, Wang Shl, Fang Y, Chen G, Zhou XG, Zhang YJ, 2014. *Bemisia tabaci* Q carrying tomato yellow leaf curl virus strongly suppresses host plant defenses. *Sci. Rep.*, 4: 5230.
- Thompson WMO, 2011. Introduction: Whiteflies, Geminiviruses and Recent Events. The whitefly, *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae) Interaction with Geminivirus-Infected Host Plants. Springer Netherlands. 1–13.
- Wang XP, Xing SL, 2009. Determination of protein quantitation using the method of coomassie brilliant blue. *Tianjin Chem. Ind.*, 23(3): 40–42. [王孝平, 邢树礼, 2009. 考马斯亮蓝法测定蛋白含量的研究. 天津化工, 23(3): 40–42.]
- Wei J, Lv ZC, Wang R, Wan FH, 2014. Comparative analysis of the copy numbers of hsp70 and hsp90 in *Trialeurodes vaporariorum* and three cryptic species of *Bemisia tabaci* comple (Hemiptera: Aleyrodidae). *Acta Entomol. Sin.*, 57(6): 647–655. [韦皎, 吕志创, 王韧, 万方浩, 2014. 温室粉虱和烟粉虱 3 个隐种中热激

- 蛋白基因 hsp70 和 hsp90 含量的比较分析. 昆虫学报, 57(6): 647–655.]
- Xu RM, Cheng XY, 2005. Insect Population Ecology: Foundation And Frontier. Beijing: Science Press. 149–151. [徐汝梅, 成新跃, 2005. 昆虫种群生态学: 基础与前沿. 北京: 科学出版社. 149–151.]
- Zhang GF, Lovei GL, Hu M, 2014a. Asymmetric consequences of host plant occupation on the competition between the whiteflies *Bemisia tabaci* cryptic species MEAM1 and *Trialeurodes vaporariorum* (Hemiptera: Aleyrodidae). *Pest Manag. Sci.*, 70(12): 1797–1807.
- Zhang WM, Fu HB, Wang WH, Piao CS, 2014b. Rapid spread of a recently introduced virus (tomato yellow leaf curl virus) and its vector *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) in Liaoning province. *J. Econ. Entomol.*, 107(1): 98–104.
- Zhang ZL, 2000. Some thoughts to the outbreaks of tobacco whitefly. *Beijing Agric. Sci.*, SI: 1–3. [张芝利, 2000. 关于烟粉虱大发生的思考. 北京农业科学, SI: 1–3.]