

中图分类号: S532 文献标识码: A 文章编号: 1672-3635(2022)03-0236-20
DOI: 10.19918/j.cnki.1672-3635.2022.03.006

综 述

马铃薯病毒及类病毒传毒介体研究进展

赵 竞¹, 张 磊¹, 孙平平¹, 张 斌², 李正男^{1*}

(1. 内蒙古农业大学园艺与植物保护学院, 内蒙古 呼和浩特 010018; 2. 内蒙古师范大学生命科学与技术学院, 内蒙古 呼和浩特 010028)

摘 要: 病毒和类病毒的发生给马铃薯产业带来了毁灭性的影响, 因此, 马铃薯病毒和类病毒的防控研究迫在眉睫。研究表明绝大部分马铃薯病毒和类病毒都是由介体传播开的, 因此, 防控马铃薯病毒病和类病毒的关键是防控传播介体。为了给马铃薯病毒和类病毒的防控提供指导, 该综述系统归纳整理了前人在马铃薯病毒和类病毒传播介体方面的研究, 总结了传播不同马铃薯病毒和类病毒的介体种类、传播方式等, 为马铃薯病毒病和类病毒防治提供思路, 促进马铃薯产业的发展。

关键词: 马铃薯; 病毒; 类病毒; 介体; 防控

Advances in Studies of Vectors for Potato Virus and Viroid Transmission

ZHAO Jing¹, ZHANG Lei¹, SUN Pingping¹, ZHANG Bin², LI Zhengnan^{1*}

(1. College of Horticulture and Plant Protection, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot, Inner Mongolia 010018, China;
2. College of Life Science and Technology, Inner Mongolia Normal University, Hohhot, Inner Mongolia 010028, China)

Abstract: The occurrence of virus and viroid diseases has caused destructive impacts on potato industry. Therefore, it is extremely urgent to conduct research on potato virus and viroid diseases. It is reported that most potato viruses and viroids are transmitted by vectors, and the key to prevent and control the diseases is the management of vectors. To provide guidance for prevention and control of potato viruses and viroids, the relevant publications of the vectors were systematically reviewed, and the vector species, transmission process of different potato viruses and viroid were summarized. The work may offer ideas for the prevention and control of potato virus and viroid diseases and promote the development of potato industry.

Key Words: potato; virus; viroid; vector; control

马铃薯(*Solanum tuberosum* L.)是茄科茄属一年生作物^[1], 具有成熟期短、安全性高、营养物质丰富、能量充足等特性, 与玉米、小麦、水稻一起合称为世界四大粮食作物^[2,3], 在世界范围内

广泛种植。2015年中国提出了“马铃薯主粮化”战略, 马铃薯种植面积进一步扩大, 产量显著提高^[4,5], 马铃薯已经成为产区农民收入最重要的来源。

随着马铃薯种植面积的扩大, 病毒病日益发

收稿日期: 2022-06-13

基金项目: 内蒙古自治区科技计划项目(2021GG112); 内蒙古自治区高教项目(NJZY21458, NJZY22521); 内蒙古自治区第十一批“草原英才”项目(CYYC11029); 内蒙古农业大学高层次人才科研启动金项目(NDYB2018-3, NDYB2018-14, NDYB2019-1)。

作者简介: 赵竞(1999-), 女, 硕士研究生, 研究方向为园艺作物病害病原生物学及综合防控。

*通信作者(Corresponding author): 李正男, 博士, 教授, 研究方向为园艺作物病害病原生物学及综合防控, E-mail: lizhengnan@imau.edu.cn。

展成为制约马铃薯产业发展的瓶颈。研究表明, 马铃薯病毒病可造成马铃薯减产 30%~50%, 如果不同病毒混合侵染, 甚至可造成马铃薯减产 80% 以上^[1,6]。目前, 研究发现可侵染马铃薯的病毒及类病毒有 40 多种^[7,8], 主要有: 马铃薯 Y 病毒 (Potato virus Y, PVY)、马铃薯卷叶病毒 (Potato leaf roll virus, PLRV)、马铃薯 A 病毒 (Potato virus A, PVA)、马铃薯 X 病毒 (Potato virus X, PVX)、马铃薯奥古巴花叶病毒 (Potato aucuba mosaic virus, PAMV)、马铃薯 M 病毒 (Potato virus M, PVM)、马铃薯 S 病毒 (Potato virus S, PVS)、苜蓿花叶病毒 (Alfalfa mosaic virus, AMV)、黄瓜花叶病毒 (Cucumber mosaic virus, CMV)、马铃薯纺锤块茎类病毒 (Potato spindle tuber viroid, PSTVd) 等^[9-14]。虽然这些病毒带来的马铃薯病毒病因为马铃薯脱毒种薯的使用得到了有效控制, 但因为传毒介体的存在, 又导致这些病毒在脱毒种薯种植

后在种植区传播开。因此, 对于马铃薯病毒病的防控除了种植脱毒种薯外, 对传毒介体的防控也非常关键, 但是防控的前提是明确每种病毒的传毒介体种类。本文对马铃薯病毒及类病毒的传播介体进行综述, 旨在为马铃薯病虫害传播与防治提供参考。

1 马铃薯病毒及类病毒

马铃薯病毒可通过介体、接触、种薯、种子等传播^[14,15], 其中介体传播占主要地位。介体种类包括昆虫、线虫、真菌等, 昆虫介体包括蚜虫、蓟马、叶蝉、粉虱、跳甲、盲椿等^[16]。昆虫介体以非持久性和持久性两种传播方式传毒^[17,18], 线虫介体有毛刺线虫、拟毛刺线虫、长针线虫、剑线虫等, 真菌介体包括马铃薯癌肿病菌、马铃薯粉痂病菌、甘蓝壶菌等。本文对 23 种马铃薯病毒及 1 种马铃薯类病毒的传播介体进行了综述(表 1)。

表 1 侵染马铃薯的病毒及类病毒
Table 1 Virus and viroid infecting potatoes

序号 Number	病毒或类病毒名称 Virus or viroid name	简称 Referred
1	马铃薯 Y 病毒 (Potato virus Y, PVY)	PVY
2	马铃薯卷叶病毒 (Potato leaf roll virus, PLRV)	PLRV
3	马铃薯 A 病毒 (Potato virus A, PVA)	PVA
4	马铃薯 X 病毒 (Potato virus X, PVX)	PVX
5	马铃薯奥古巴花叶病毒 (Potato aucuba mosaic virus, PAMV)	PAMV
6	马铃薯 M 病毒 (Potato virus M, PVM)	PVM
7	马铃薯 S 病毒 (Potato virus S, PVS)	PVS
8	苜蓿花叶病毒 (Alfalfa mosaic virus, AMV)	AMV
9	黄瓜花叶病毒 (Cucumber mosaic virus, CMV)	CMV
10	马铃薯纺锤块茎类病毒 (Potato spindle tuber viroid, PSTVd)	PSTVd
11	番茄斑萎病毒 (Tomato spotted wilt virus, TSWV)	TSWV
12	番茄环纹斑点病毒 (Tomato zonate spot virus, TZSV)	TZSV
13	烟草脆裂病毒 (Tobacco rattle virus, TRV)	TRV
14	番茄黑环病毒 (Tomato black ring virus, TBRV)	TBRV
15	纽约马铃薯黄矮病毒 (Sanguinolenta yellow dwarf virus, SYDV)	SYDV
16	新泽西马铃薯黄矮病毒 (Constricta yellow dwarf virus, CYDV)	CYDV
17	甜菜曲顶病毒 (Beet curly top virus, BCTV)	BCTV
18	甜马铃薯卷叶病毒 (Sweet potato leaf curl virus, SPLCV)	SPLCV
19	马铃薯黄脉病毒 (Potato yellow vein virus, PYVV)	PYVV
20	马铃薯黄花叶病毒 (Potato yellow mosaic virus, PYMV)	PYMV
21	安第斯马铃薯潜隐病毒 (Andean potato latent virus, APLV)	APLV
22	安第斯马铃薯斑驳病毒 (Andean potato mottle virus, APMV)	APMV
23	马铃薯帚顶病毒 (Potato mop-top virus, PMTV)	PMTV
24	烟草坏死病毒 (Tobacco necrosis virus, TNV)	TNV

2 昆虫和马铃薯病毒的传播

2.1 蚜虫和马铃薯病毒的传播

蚜虫(Aphid)是植食性、刺吸式口器昆虫,种类繁多,主要生活在温带地区。研究表明至少有259种蚜虫可以传播植物病毒^[12],昆虫携带的病毒中57%是由蚜虫传播的^[19]。蚜虫拥有细长的喙,喙中的口针束可以刺入马铃薯的叶片内吮吸汁液,并传播病毒^[20,21]。蚜虫传播病毒对马铃薯植株的危害远超过蚜虫吸食植株汁液造成的伤害^[22]。

每种蚜虫介体传播的马铃薯病毒不同(表2)。其中持久性传播的病毒如PLRV通常是被长期生活在马铃薯植株上的蚜虫传播;非持久性传播的病毒PVY、PVA、PAMV、PVM、PVS、AMV、CMV、PSTVd、PVV等传播介体多样,首先可以同持久性传播的病毒一样被长期生活在马铃薯上的蚜虫传播,其次也可借助其他短期停留在马铃薯上的物种在寻找其次生寄主植物的同时被携带传播^[47]。

2.1.1 桃蚜(*Myzus persicae*)

桃蚜又称烟蚜、菜蚜,属半翅目、蚜科、瘤蚜属。桃蚜的寄主植物约352种,包括桃树、海棠等。桃蚜在寄主植物上大多以卵或若虫的形式越冬,在气候温和的地区可以孤雌胎生方式繁殖越冬^[20,48];次年春天桃蚜的卵孵化形成无翅雌虫(第一代),通过孤雌生殖产生干雌(第二代),后产生有翅蚜(第三代)飞到第二寄主上危害。大多数桃蚜栖息于马铃薯植株叶背上,繁殖产生有翅蚜传播病毒病害;无翅蚜则在马铃薯植株间繁殖蔓延进行危害^[12]。桃蚜可通过其喙针传播约107种植物病毒^[12,49]。桃蚜在马铃薯田间可以非持久性传毒的方式传播PVY、PVA、PAMV、PVM、PVS、AMV、CMV、PSTVd等,其中桃蚜获取PAMV所需的时间短,有时10 s即可完成,但传播PAMV时必须由PVA或者PVY感染所诱导的辅助因子存在才可顺利进行^[33];桃蚜还采用持久性传毒的方式传播PLRV^[36],通常23℃最适宜桃蚜取食和传播PLRV^[22],桃蚜通过喙针吸食1.6 min便可获取PLRV,PLRV普遍潜伏期为1 d左右,后经桃蚜的喙针注入健康马铃薯的叶片后,经过3~6 d到达马铃薯茎部,1~2周后到达块茎^[19,50]。研究表明

马铃薯的苗龄越小,PLRV在其上的传播速度就越快^[28]。

2.1.2 棉蚜(*Aphis gossypii*)

棉蚜又称瓜蚜、腻虫,属半翅目、蚜科、蚜属^[51]。棉蚜在世界范围内至少有700个寄主植物,除了棉花外,还可以危害薯类、豆类、柑橘类、核果类等植物。棉蚜一年发生20多代,以卵越冬;次年春天当气温达到6℃左右^[52],棉蚜在越冬寄主上进行孤雌生殖,产生有翅蚜和无翅蚜,有翅蚜迁飞到第二寄主上繁殖和为害,其中典型的第二寄主便是马铃薯^[53]。棉蚜通过取食植株汁液和传播植物病毒影响植物的生长,可以以非持久性传毒方式传播PVY、PVA、PVX;以持久性传毒的方式传播PLRV。

2.1.3 马铃薯长管蚜(*Macrosiphum euphorbiae*)

马铃薯长管蚜又称大戟长管蚜^[54],属半翅目、蚜科。主要寄主为几种蔷薇科植物,也可对马铃薯产生危害。马铃薯长管蚜以卵在第一寄主上越冬,次年孵化成有翅蚜后迁移到第二寄主上,马铃薯是其主要的第二寄主之一。马铃薯长管蚜是危害马铃薯的蚜虫中体型最大的一种,有翅的马铃薯长管蚜到达马铃薯植株上的时间晚于桃蚜,常栖息于马铃薯植株的生长点上,尤其在马铃薯植株上部可大量繁殖。马铃薯长管蚜可以非持久性传毒的方式传播PVY、PVA、PVM、PVS、AMV等;以持久性传毒的方式传播PLRV^[36],适宜马铃薯长管蚜取食传播PLRV病毒活动的温度为27℃^[22]。马铃薯长管蚜虽然比生活在马铃薯上的其他蚜虫更活泼,但传毒效率不高^[39]。

2.1.4 鼠李马铃薯蚜(*Aphis nasturtii*)

鼠李马铃薯蚜属半翅目、蚜科,可以危害马铃薯。该蚜以卵在鼠李上越冬,次年春天卵孵化逐渐产生有翅蚜,这些有翅蚜迁飞到第二寄主上,其中包括马铃薯。鼠李马铃薯蚜是危害马铃薯的蚜虫中体型最小的一种,在合适的气候条件下,可以每周繁殖一代,常出现在马铃薯中部和底部的叶片上。除极干旱的情况,该蚜可在整个马铃薯田间大量繁殖为害^[55]。鼠李马铃薯蚜可通过非持久性传毒的方式传播PVY、PVA、PVM、PVS,以持久性传毒的方式传播PLRV^[36]。

表2 传播马铃薯病毒的蚜虫种类
Table 2 Aphids responsible for the transmission of potato viruses

序号 Number	病毒名称 Virus name	传播介体 Transmission vector	参考文献 Reference
1	PVY	桃蚜(<i>Myzus persicae</i>)	[18,23-28]
2	PVY	棉蚜(<i>Aphis gossypii</i>)	[23,25-27]
3	PVY	马铃薯长管蚜(<i>Macrosiphum euphorbiae</i>)	[18,23,24,27,29]
4	PVY	鼠李马铃薯蚜(<i>Aphis nasturtii</i>)	[23]
5	PVY	茄无网蚜(<i>Acyrtosiphon solani</i>)	[29]
6	PVY	麻疣额蚜(<i>Phorodon humuli</i>)	[18,28]
7	PVY	豆蚜(<i>Aphis craccivora</i>)	[18]
8	PVY	禾谷缢管蚜(<i>Rhopalosiphum padi</i>)	[23,30]
9	PVY	月季长管蚜(<i>Macrosiphum rosirvorum</i>)	[20]
10	PVY	苹草缢管蚜(<i>Rhopalosiphum insertum</i>)	[18,31]
11	PLRV	桃蚜(<i>Myzus persicae</i>)	[22,23,27,32,33]
12	PLRV	棉蚜(<i>Aphis gossypii</i>)	[34]
13	PLRV	马铃薯长管蚜(<i>Macrosiphum euphorbiae</i>)	[22,24,27,29,35]
14	PLRV	鼠李马铃薯蚜(<i>Aphis nasturtii</i>)	[23,24,35]
15	PLRV	马铃薯囊管蚜(<i>Rhopalosiphoninus latysiphon</i>)	[36,37]
16	PLRV	茄无网蚜(<i>Acyrtosiphon solani</i>)	[23,24,29,35]
17	PLRV	月季长管蚜(<i>Macrosiphum rosirvorum</i>)	[20]
18	PLRV	冬葱瘤蚜(<i>Myzus ascalonicus</i>)	[23,35,38]
19	PVA	桃蚜(<i>Myzus persicae</i>)	[23,24,39,40]
20	PVA	棉蚜(<i>Aphis gossypii</i>)	[39]
21	PVA	马铃薯长管蚜(<i>Macrosiphum euphorbiae</i>)	[23,24,29,39]
22	PVA	鼠李马铃薯蚜(<i>Aphis nasturtii</i>)	[24,39]
23	PVA	茄无网蚜(<i>Acyrtosiphon solani</i>)	[29]
24	PVA	月季长管蚜(<i>Macrosiphum rosirvorum</i>)	[20]
25	PVX	棉蚜(<i>Aphis gossypii</i>)	[20]
26	PVX	月季长管蚜(<i>Macrosiphum rosirvorum</i>)	[20]
27	PAMV	桃蚜(<i>Myzus persicae</i>)	[23]
28	PVM	桃蚜(<i>Myzus persicae</i>)	[23,24,31]
29	PVM	马铃薯长管蚜(<i>Macrosiphum euphorbiae</i>)	[18,23,24,31,40]
30	PVM	鼠李马铃薯蚜(<i>Aphis nasturtii</i>)	[18,23,24,31,40]
31	PVM	月季长管蚜(<i>Macrosiphum rosirvorum</i>)	[20]
32	PVS	桃蚜(<i>Myzus persicae</i>)	[18,23,27,31,41]
33	PVS	马铃薯长管蚜(<i>Macrosiphum euphorbiae</i>)	[18,31]
34	PVS	鼠李马铃薯蚜(<i>Aphis nasturtii</i>)	[18,19,41]
35	AMV	桃蚜(<i>Myzus persicae</i>)	[23,31,35]
36	AMV	马铃薯长管蚜(<i>Macrosiphum euphorbiae</i>)	[23,31,35]
37	AMV	豌豆蚜(<i>Acyrtosiphon pisum</i>)	[23,31,35]
38	CMV	桃蚜(<i>Myzus persicae</i>)	[28,31,42-44]
39	CMV	马铃薯囊管蚜(<i>Rhopalosiphoninus latysiphon</i>)	[36,37]
40	PSTVd	桃蚜(<i>Myzus persicae</i>)	[45,46]

2.1.5 马铃薯囊管蚜(*Rhopalosiphoninus latysiphon*)

马铃薯囊管蚜又称偏囊管蚜, 属半翅目、蚜科、囊管蚜属。寄主植物包括郁金香、马铃薯等^[56]。该蚜属于不全周期蚜虫, 一般生活在气候较冷凉的温带地区, 通常在贮藏的球茎作物或马铃薯上越冬。马铃薯囊管蚜可以传播植物病毒, 研究表明该蚜可以非持久性传毒的方式传播CMV, 偶尔也可以通过持久性传毒的方式传播PLRV^[37,38]。

2.1.6 茄无网蚜(*Acyrtosiphon solani*)

茄无网蚜又称茄沟无网蚜, 属半翅目、蚜科、无网蚜属。该蚜寄生于茄科蔬菜、豆类等作物上。茄无网蚜在马铃薯植株上很常见, 可以若虫或卵的形式在温室或蔽荫处越冬, 次年春天卵孵产生无翅蚜和有翅蚜, 有翅蚜飞到马铃薯和其他植物上, 甚至在马铃薯出苗以前就开始发生有翅蚜, 影响马铃薯生长。该蚜对马铃薯植株幼叶的影响大于对完全展开叶的影响, 为害植株老叶后产生的病症与叶蝉为害后类似, 易使几种病毒病的症状难以分辨^[39]。茄无网蚜可产生类似桃蚜产生的毒素, 危害马铃薯植株, 部分少量该蚜对马铃薯顶叶的危害超过大量桃蚜的危害^[36]; 该蚜还可通过非持久性传毒的方式传播PVY、PVA等, 以持久性传毒的方式传播PLRV。

2.1.7 麻疣额蚜(*Phorodon humuli*)

麻疣额蚜又称忽布疣(额)蚜, 属半翅目、蚜亚科、疣蚜属。该蚜可以危害桃、蛇麻草、马铃薯等植物。麻疣额蚜可以通过非持久性传毒的方式传播PVY, 影响马铃薯的生长^[29]。

2.1.8 豆蚜(*Aphis craccivora*)(与*Aphis medicaginis*相同)

豆蚜又称黑豆蚜、菜豆蚜、苜蓿蚜(与大豆蚜分属不同种)等, 属半翅目、蚜科、蚜属^[57]。寄主植物有绿豆、蚕豆、豇豆及花生等豆科植物。豆蚜1年发生20~30代, 7 d左右完成1代, 以无翅若蚜、成蚜及卵的形式越冬, 第2年春天开始繁殖, 有翅蚜会飞到第二寄主上进行危害。豆蚜的发生轻重与气候条件有关, 气候干旱, 该蚜容易繁殖; 气候湿润, 不宜繁殖, 发生就轻。豆蚜可以通过非持久性传毒的方式传播PVY。

2.1.9 禾谷缢管蚜(*Rhopalosiphum padi*)

禾谷缢管蚜又称粟缢管蚜, 属半翅目、蚜科、缢管蚜属。寄主植物有小麦、玉米等。该蚜每年发生10~20代, 以卵越冬, 最适生长温度为25℃, 李属植物可作为禾谷缢管蚜的越冬寄主, 第2年繁殖产生有翅蚜后, 迁飞到玉米等第二寄主植物上繁殖危害^[58]。禾谷缢管蚜对于PVY有一定的传播能力, 可以通过非持久性传毒的方式传播^[31], 影响马铃薯的生长发育, 但该蚜不能在马铃薯上生活。

2.1.10 月季长管蚜(*Macrosiphum rosivorum*)

月季长管蚜又称蚰虫, 属同翅目、蚜科、长管蚜属, 可以危害月季、马铃薯、蔷薇等植物。该蚜年生10~20代, 以卵、成虫、若虫形式在寄主上越冬, 20℃左右最利于该蚜发生, 产生的有翅蚜可飞到第二寄主植物上为害。月季长管蚜可以传播PVY、PVA、PVX、PVM等病毒, 采用的是非持久性传毒的方式, 也可以持久性传毒的方式传播PLRV。

2.1.11 苹草缢管蚜(*Rhopalosiphum insertum*)

苹草缢管蚜属半翅目、蚜科、缢管蚜属。该蚜的原生寄主为苹果等蔷薇科植物, 也可对马铃薯产生危害。苹草缢管蚜以卵越冬, 次年4月卵开始孵化成为无翅蚜, 产生有翅蚜后迁移到次生寄主, 一般在次生寄主的根部以及枝叶基部为害^[20]。苹草缢管蚜可以通过非持久性的传毒方式传播PVY。

2.1.12 冬葱瘤蚜(*Myzus ascalonicus*)

冬葱瘤蚜也称为冬葱瘤额蚜、囊瘤蚜, 属蚜科、瘤蚜属, 是中国进境植物检疫潜在危险性害虫。主要寄主是石竹科植物, 可以危害草莓、洋葱等植物, 也可以在马铃薯上建立种群。冬葱瘤蚜每年可发生3代左右的有翅蚜, 一般以孤雌蚜在洋葱、温室和蔽荫处越冬, 次年3、4月出现第一代有翅蚜, 在夏季可迁移到生长茂盛的马铃薯上进行危害。该蚜与桃蚜有翅蚜迁移时间相近, 若冬季天气较寒冷, 则第2年该蚜的数量就较少^[55]。冬葱瘤蚜主要发生在马铃薯叶片背面, 可传播多种病毒, 是PLRV在马铃薯田间持久性传播的重要介体之一^[36], 且还可能在贮藏期间危害

马铃薯种薯幼芽。

2.1.13 豌豆蚜(*Acyrtosiphon pisum*)

豌豆蚜又称豌豆无网长管蚜、豌豆蚜等, 属半翅目、蚜科、无网长管蚜属。豌豆蚜在世界范围内广泛存在, 寄主植物包括豌豆、扁豆等豆科植物。豌豆蚜年生多代, 成虫、若虫的形式均可越冬, 到次年的3月左右即可繁殖为害。该蚜可作为30多种植物病毒的传播介体。AMV是广泛存在于豆科植物中的一种植物病毒, 可由豌豆蚜传播到马铃薯上, 再由桃蚜和大戟长管蚜以非持久性传

毒的方式从马铃薯的病株传播到健康的植株上^[24]。

2.2 蓟马和马铃薯病毒的传播

蓟马(Thrips)是缨翅目、杂食性、锉吸式口器昆虫, 世界范围内广泛分布^[59]。统计显示, 全球的蓟马种类高达7 700种, 在中国有600种左右^[60,61]。蓟马可以吮吸植株汁液, 也可以传播植物病毒。研究发现TSWV和TZSV可以侵染马铃薯植株, 影响马铃薯植株的正常生长, 在干热的气候条件下, TSWV和TZSV可以在马铃薯田中广泛传播^[62,63], 传播介体详见表3。

表3 传播马铃薯病毒的蓟马种类

Table 3 Thrips responsible for the transmission of potato viruses

序号 Number	病毒名称 Virus name	传播介体 Transmission vector	参考文献 Reference
1	TSWV	西花蓟马(<i>Frankliniella occidentalis</i>)	[63-65]
2	TSWV	花蓟马(<i>Frankliniella intonsa</i>)	[63-65]
3	TSWV	烟蓟马(<i>Thrips tabaci</i>)	[63-65]
4	TSWV	棕榈蓟马(<i>Thrips palmi</i>)	[63,65-67]
5	TSWV	梳缺花蓟马(<i>Frankliniella schultzei</i>)	[64,65,68]
6	TZSV	西花蓟马(<i>Frankliniella occidentalis</i>)	[63,69,70]
7	TZSV	花蓟马(<i>Frankliniella intonsa</i>)	[63]
8	TZSV	烟蓟马(<i>Thrips tabaci</i>)	[63,71]
9	TZSV	棕榈蓟马(<i>Thrips palmi</i>)	[63,72]

2.2.1 西花蓟马(*Frankliniella occidentalis*)

西花蓟马又称苜蓿蓟马, 属缨翅目、蓟马科、花蓟马属。该蓟马有200多种寄主植物^[73], 包括马铃薯、烟草等。西花蓟马年生10~15代, 15~35℃为其发育的合适温度, 中国85.97%的地区为西花蓟马的适生区。西花蓟马可以传播病毒, 是TSWV最主要也是最有效的传播介体^[74]。西花蓟马在马铃薯植株上可以持久式传毒的方式传播TSWV和TZSV^[63]。西花蓟马传播TSWV大多数传毒是由其带毒若虫发育而成的成虫取食传播^[75], 取食染病的植株时, TSWV表面的糖蛋白与西花蓟马中肠上皮细胞膜的一种受体蛋白结合^[76], 在虫体内繁殖, 当TSWV达到一定阈值后, 进入蓟马的唾液腺, 当西花蓟马再次取食健康马铃薯植株时, TSWV随蓟马唾液进入马铃薯植株体内,

完成TSWV的传播。但只有蓟马成虫才可传毒^[77], 一旦带毒, 传毒能力便可维持一生^[72]。研究发现, 蓟马更喜欢取食带毒的马铃薯植株, 且西花蓟马雄成虫的传毒效率比雌成虫传毒效率更高^[78]。

2.2.2 花蓟马(*Frankliniella intonsa*)

花蓟马又称台湾花蓟马、欧洲花蓟马, 属缨翅目、蓟马科、花蓟马属。该蓟马可以危害马铃薯、番茄等植物^[79]。花蓟马可依靠其锉吸式口器传播植物病毒^[80]; TSWV和TZSV在云南马铃薯春作区和冬作区传播时, 花蓟马是主要的优势种之一^[63], 在马铃薯田间可通过口针传播病毒, 危害马铃薯。花蓟马只有1~2龄若虫可以获毒, 获毒后便可终生传毒, 没有获毒的蓟马成虫在取食染病植株时不能获毒^[81], 且花蓟马优先在染病植株上取食和繁殖^[82]。

2.2.3 烟蓟马(*Thrips tabaci*)

烟蓟马又称葱蓟马、棉蓟马, 属于蓟马科、蓟马属, 是中国本地物种。寄主植物约有150多种, 包括烟草、大葱等^[65], 马铃薯可作为其主要的次生寄主之一^[79]。烟蓟马在25℃发育最快, 适宜湿度为60%左右, 高温干旱时, 烟蓟马15 d左右便可繁殖1代^[83]。烟蓟马可通过锉吸式口器传播多种植物病毒^[78], 在马铃薯田间自然发生TSWV和TZSV时, 该蓟马便可作为TSWV和TZSV持久性传播的重要介体^[63]。摄取过TSWV病毒的蓟马成虫可在中肠腔和上皮细胞中找到病毒粒子, 但TSWV只有在介体幼虫期才能穿过其中肠并进入血腔后进行传播^[31]。

2.2.4 棕榈蓟马(*Thrips palmi*)

棕榈蓟马又称瓜蓟马, 属缨翅目、蓟马科、蓟马属^[84], 是中国本地种。棕榈蓟马可危害茄科、葫芦科等植物。该蓟马是马铃薯田中传播TSWV和TZSV的有效介体^[63], 棕榈蓟马以持久性传毒的方式传播TSWV和TZSV, 由若虫或成虫依靠口器获毒, 在虫体内进行增殖, 后转移到其唾液腺通过成虫取食健康植株时排出的唾液进行传播。棕

榈蓟马的传毒能力可维持几天甚至终生, 由最初获毒的数量决定对马铃薯植株进行连续侵染或者间隔侵染^[85], 且该蓟马还可以对马铃薯组培苗造成危害。

2.2.5 梳缺花蓟马(*Frankliniella schultzei*)

梳缺花蓟马又称棉芽蓟马、番茄蓟马, 属缨翅目、蓟马科、花蓟马属^[65]。主要寄主植物包括豌豆、菠萝等, 马铃薯虽不是其寄主植物, 但也受到该蓟马的危害。梳缺花蓟马完成一代大约需要12.6 d^[86]。该蓟马的成虫和若虫都以花粉和花组织为食; 也可传播病毒间接危害植物^[87], 有研究表明梳缺花蓟马在马铃薯田中可以有效地传播TSWV^[86]。

2.3 叶蝉和马铃薯病毒的传播

叶蝉(Leafhopper)又称为浮沉子、跳蝉^[88], 世界上有大约1万种, 在中国约有1 000多种。叶蝉具有刺吸式口器, 可危害植物^[89]; 叶蝉也可传播病毒, 具有传毒特性的叶蝉大约有33种, 其中部分可在马铃薯植株上传播病毒(表4)。高温有利于病毒在马铃薯田中传播, 干旱情况下迫使介体向马铃薯田迁飞。

表4 传播马铃薯病毒的叶蝉种类

Table 4 Leafhoppers responsible for the transmission of potato viruses

序号 Number	病毒名称 Virus name	传播介体 Transmission vector	参考文献 Reference
1	PSTVd	马铃薯叶蝉(<i>Empoasca fabae</i>)	[90]
2	SYDV	三叶草叶蝉(<i>Aceratagllia sanguinaenta</i>)	[91-95]
3	SYDV	狭缩广头叶蝉(<i>Agallia quadripunctata</i>)	[93,96]
4	SYDV	<i>Aceratagallia curvata</i>	[96]
5	SYDV	<i>Aceratagallia lyrata</i>	[96]
6	SYDV	<i>Aceratagallia obscura</i>	[96]
7	CYDV	圆痕叶蝉(<i>Agallia constricta</i>)	[91-95]
8	CYDV	狭缩广头叶蝉(<i>Agallia quadripunctata</i>)	[93,95,96]
9	BCTV	甜菜叶蝉(<i>Circulifer tenellus</i>)	[29,97-99]

2.3.1 马铃薯叶蝉(*Empoasca fabae*)

马铃薯叶蝉属半翅目、叶蝉科, 常发生于美国和加拿大, 且对苜蓿作物危害严重^[100]。马铃薯叶蝉为杂食性昆虫, 有200多种寄主植物^[101], 包

括马铃薯、大豆、葡萄等。马铃薯叶蝉常以成虫的形式在常绿树上或杂草上越冬。马铃薯叶蝉幼虫尤其喜食甜物^[102], 可以作为PSTVd在马铃薯田中传播的介体^[100]。

2.3.2 三叶草叶蝉(*Aceratagallia sanguinaenta*)

三叶草叶蝉又称车轴草叶蝉, 属半翅目、叶蝉科^[88]。三叶草叶蝉以成虫的形式越冬, 可在三叶草和马铃薯田中生活^[62]。三叶草叶蝉在马铃薯田中可通过持久性传毒的方式有效地传播 SYDV^[92]。越冬叶蝉成虫是比较活跃的传播 SYDV 的介体^[62], 且病毒会在虫体内繁殖^[94]。靠近三叶草田的马铃薯田是 SYDV 的高发地, 马铃薯留种田必须要远离三叶草田。

2.3.3 狭缩广头叶蝉(*Agallia quadripunctata*)

狭缩广头叶蝉属半翅目、叶蝉科, 可以危害马铃薯。狭缩广头叶蝉的成虫和若虫均可以通过持久性传毒的方式传播 SYDV 和 CYDV, 但是该叶蝉传播 CYDV 的效果较传播 SYDV 的效果好^[94], 且 SYDV 和 CYDV 可以在该叶蝉体内增殖, 同时病毒也可以在无食物的情况下在叶蝉成虫体内越冬。

2.3.4 *Aceratagallia curvata*

Aceratagallia curvata 属半翅目、叶蝉科^[103], 是南美一种重要的苜蓿叶蝉。在干旱缺水情况下, *Aceratagallia curvata* 通常在紫花苜蓿上捕食和繁殖^[103]; 且该叶蝉是植物病毒的重要载体, 在马铃薯田中可以持久性传毒的方式传播 SYDV^[96]。

2.3.5 *Aceratagallia lyrata*

目前为止, 对于传毒介体 *Aceratagallia lyrata* 的研究还不够深入, 其生物学特性以及具体传毒机制尚不明确, 有待进一步深入研究。不过可以明确 *Aceratagallia lyrata* 可在马铃薯植株上传播 SYDV。

2.3.6 *Aceratagallia obscura*

Aceratagallia obscura 可以危害马铃薯、苜蓿等植物。目前为止, 对介体 *Aceratagallia obscura* 的研究同 *Aceratagallia lyrata* 类似, 其生物学特性以及具体传毒机制尚不明确, 有待进一步深入研究。但是可以确定 *Aceratagallia obscura* 可以作为 SYDV 在马铃薯植株上传播的重要介体。

2.3.7 圆痕叶蝉(*Agallia constricta*)

圆痕叶蝉属半翅目、叶蝉科, 可以危害马铃薯、苜蓿等植物。圆痕叶蝉可以通过持久性传毒的方式传播 CYDV^[93,95,103], 该病毒可以在虫体内增殖^[94], 潜伏期最短为 6 d^[93]。

2.3.8 甜菜叶蝉(*Circulifer tenellus*)

甜菜叶蝉属半翅目、叶蝉科, 可以对马铃薯、甜菜、番茄等植物造成危害。甜菜叶蝉在美国加利福尼亚州年生 3 代左右, 在美国一些南方地区甚至可发生 5 代, 秋季该叶蝉从寄生的甜菜上迁飞到杂草中越冬。甜菜叶蝉可直接危害植株, 也可传播病毒对植株造成间接危害。在美国, 甜菜叶蝉是 BCTV 唯一的自然传毒介体^[97], 在马铃薯田中可以作为 BCTV 的传播介体, 以持久性方式传毒^[99], 造成马铃薯矮化、黄花、曲顶等。

2.4 粉虱和马铃薯病毒的传播

粉虱(Whitefly)是半翅目粉虱科的一种昆虫, 其成虫和若虫可通过口器刺吸植株汁液, 可以促进煤污病的发生^[104]; 同时也可以传播植物病毒(表 5)。

2.4.1 烟粉虱(*Bemisia tabaci*)

表 5 传播马铃薯病毒的粉虱种类

Table 5 Whiteflies responsible for the transmission of potato viruses

序号 Number	病毒名称 Virus name	传播介体 Transmission vector	参考文献 Reference
1	SPLCV	烟粉虱(<i>Bemisia tabaci</i>)	[105]
2	PYMV	烟粉虱(<i>Bemisia tabaci</i>)	[106-108]
3	PYVV	温室白粉虱(<i>Trialeurodes vaporariorum</i>)	[109,110]

烟粉虱又称为棉虱、甘薯粉虱, 属半翅目、粉虱科, 是一种世界性的害虫^[3]。寄主植物包括马铃薯、番茄、黄瓜等。烟粉虱一般以各种虫

态在温室植株上越冬, 可全年繁殖。烟粉虱可作为 70 多种病毒在不同植物中的传播介体。烟粉虱的成虫和若虫都能携带病毒, 在获毒 24 h 后

便可以传毒, 且病毒会在烟粉虱的整个生命周期中保留下来, 温度高、降水少利于烟粉虱繁殖及传毒^[111], 研究表明烟粉虱可以传播 SPLCV 和 PYMV^[105,108]。

2.4.2 温室白粉虱(*Trialeurodes vaporariorum*)

温室白粉虱又称小白蛾子, 属半翅目、粉虱科。寄主植物繁多, 马铃薯、茄子等均可受其危害^[112]。该粉虱最适生长温度为 18~21℃, 通常每月可以繁殖 1 代, 在北方温室年生 10 多代, 成虫的寿命大概为 12~59 d, 且会随温度的升高而降低^[113]。温室白粉虱可以传播植物病毒, 是 PYVV 的自然传播媒介, 在马铃薯田中采用半持久传毒

的方式传播 PYVV, 且 15℃ 时传毒效率最高^[109]。

2.5 跳甲和马铃薯病毒的传播

马铃薯跳甲(*Psylliodes affinis*)属鞘翅目、叶甲科。寄主植物包括马铃薯、烟草等(表 6)。马铃薯跳甲成虫一般在作物残屑上越冬, 随着春天温度的上升, 跳甲逐渐活跃起来, 以植物的根、匍匐茎和块茎为食^[3]。马铃薯跳甲缺少特殊机能的唾腺, 其可刺穿马铃薯块茎, 通过咬食植物时胃内的物质反吐的同时将所携带的病毒传播出去^[114]。马铃薯跳甲可作为 APLV 和 APMV 的传播介体, 但是对 APLV 的传播效率比较低^[115]。

2.6 盲椿和马铃薯类病毒的传播

表 6 传播马铃薯病毒的跳甲种类

Table 6 Flea beetles responsible for the transmission of potato viruses

序号 Number	病毒名称 Virus name	传播介体 Transmission vector	参考文献 Reference
1	APLV	马铃薯跳甲(<i>Psylliodes affinis</i>)	[3]
2	APMV	马铃薯跳甲(<i>Psylliodes affinis</i>)	[3]

牧草盲椿(*Lygus pratensis*)也被称为无泽盲椿, 属半翅目、盲椿科。牧草盲椿为植食性昆虫, 寄主植物有苜蓿、棉花、大麻等。牧草盲椿的成虫、若虫有刺吸式口器^[116], 可以刺吸染病植株携

带类病毒进行传播(表 7)。实验证明, 牧草盲椿可作为 PSTVd 在马铃薯中的传播介体^[108,117], 但传播效率非常低^[119]。

表 7 传播马铃薯类病毒的盲椿种类

Table 7 Miridae responsible for the transmission of potato viroid

类病毒名称 Viroid name	传播介体 Transmission vector	参考文献 Reference
PSTVd	牧草盲椿(<i>Lygus pratensis</i>)	[108,117,118]

3 线虫和马铃薯病毒的传播

线虫(Nematode)又称圆虫, 是假体腔动物, 属线虫动物门, 可寄生于许多动植物; 线虫也可作为植物病毒的传播介体, 同真菌一样在土壤中栖息。属于毛线虫属、长线虫属、剑线虫属中的 28 种线虫可传播多种植物病毒^[31], 其中长线虫属和剑线虫属可作为部分球体病毒的传播介体。线

虫传播病毒的距离较短, 一般在 0.3~0.6 m^[120]; 且线虫在干燥的土壤中不易存活, 因此便失去传毒能力^[108]。研究指出, TRV 侵染马铃薯植株会造成植株块茎产生局部坏死斑或坏死条纹^[121,122]; TBRV 侵染马铃薯会引起植株产生系统性坏死斑点或环斑, 且易通过块茎传播到后代马铃薯植株上^[123]。TRV 和 TBRV 在马铃薯田中的传播介体详见表 8。

表8 传播马铃薯病毒的线虫种类
Table 8 Nematodes responsible for the transmission of potato viruses

序号 Number	病毒名称 Virus name	传播介体 Transmission vector	参考文献 Reference
1	TRV	原始毛刺线虫(<i>Trichodorus primitivus</i>)	[124-129]
2	TRV	厚皮拟毛刺线虫(<i>Paratrichodorus pachydermus</i>)	[125,126,130,131]
3	TRV	光滑拟毛刺线虫(<i>Paratrichodorus teres</i>)	[125,130,131]
4	TRV	葱拟毛刺线虫(<i>Paratrichodorus allius</i>)	[132-135]
5	TRV	具毒毛刺线虫(<i>Trichodorus viruliferus</i>)	[129-131,136]
6	TRV	圆筒毛刺线虫(<i>Trichodorus cylindricus</i>)	[126,129,130]
7	TRV	<i>Trichodorus naus</i>	[136,137]
8	TBRV	浙狭长针线虫(<i>Longidorus attenuatus</i>)	[130,131,138-140]
9	TBRV	移去长针线虫(<i>Longidorus elongatus</i>)	[130,138-140]

3.1 原始毛刺线虫(*Trichodorus primitivus*)

原始毛刺线虫属毛刺线虫属, 寄主植物包括马铃薯、烟草等。原始毛刺线虫可直接取食植株的根部; 也可以成虫和若虫的形式传播病毒, 但蜕皮后便不再具有传毒能力^[121]。原始毛刺线虫采用半持久、非循环的传毒方式在马铃薯田间传播 TRV^[136,141], 使马铃薯受害产生条斑^[137]。原始毛刺线虫将 TRV 吸附在其食道壁以及食道和肠连接的瓣门上^[142], 不经过中肠壁和唾腺壁^[31], 且毛刺上也不携带 TRV^[143], 在线虫取食健康植株时 TRV 随线虫的唾液一起被分泌到健康植株的根细胞^[121], 完成 TRV 的传播。在低温、潮湿、无寄主植物的环境中, 原始毛刺线虫的持毒时间可达 8~12 个月, 有足够的条件进行远距离传毒^[141]。

3.2 厚皮拟毛刺线虫(*Paratrichodorus pachydermus*)

厚皮拟毛刺线虫属拟毛刺线虫属, 寄主植物有马铃薯、银莲花等。该线虫食性杂, 可以直接取食危害植株; 而且具有传毒能力, 主要通过带根苗木、土壤及介质土传播病毒, 在马铃薯植株上可以显著地传播 TRV^[144,145]。

3.3 光滑拟毛刺线虫(*Paratrichodorus teres*)

光滑拟毛刺线虫也称为圆筒拟毛刺线虫, 属拟毛刺线虫属, 首先在英国发现, 其寄主植物有马铃薯、甜菜等^[142]。该线虫通过取食植株可抑制植物发育和扭曲植物的根^[146]; 也可以作为 TRV 在马铃薯植株上的传播介体^[147]。

3.4 葱拟毛刺线虫(*Paratrichodorus allius*)

葱拟毛刺线虫属拟毛刺线虫属, 最早发现于美国的洋葱上, 寄主植物广泛, 包括马铃薯、小麦等作物。该线虫喜湿不耐低温, 在 16℃ 时不繁殖, 在适宜的条件下, 该线虫可以在马铃薯植株上大量繁殖^[148]。葱拟毛刺线虫传播病毒, 许多研究表明该线虫可以在马铃薯田间传播 TRV, 且持毒时间长^[135]。

3.5 具毒毛刺线虫(*Trichodorus viruliferus*)

具毒毛刺线虫又称带毒毛刺线虫, 属毛刺线虫属。马铃薯、烟草等是其主要的寄主植物。该线虫在 15~20℃ 条件下生长 45 d 左右便可以完成 1 代。具毒毛刺线虫主要在植株根尖后 1~3 mm 处取食; 也可以作为马铃薯田中 TRV 的传播介体引起马铃薯块茎斑驳病的发生^[136]。

3.6 圆筒毛刺线虫(*Trichodorus cylindricus*)

圆筒毛刺线虫是毛刺线虫属的一种昆虫。该线虫一般生活在沙质土壤中, 寄主植物包括马铃薯、莴苣、草莓等。该线虫作为病毒传播介体仅可以传播 TRV^[130], 可在一个或几个种群内以及种群间传播 TRV^[137,149,150], 圆筒毛刺线虫传播病毒同其他线虫一样, 所传带病毒吸附在整个食道壁及食道和肠连接的瓣门上, 在毛刺上没有病毒颗粒^[127]。

3.7 *Trichodorus naus*

Trichodorus naus 可以传播 TRV, 但是传毒的

效率非常低。通常情况下, 该线虫存在于烟草上, 但当烟草在自然土壤中与该线虫一起种植一个月后, 该线虫便消失。当存在大量的染病植株供该线虫取食时, 线虫的传染性也并不会增加^[136,137]。

3.8 移去长针线虫(*Longidorus elongatus*)

移去长针线虫也称甜菜长针线虫、延伸长针线虫, 是长针线虫属的一种昆虫。该线虫寄主植物有马铃薯、樱桃等。移去长针线虫是重要的植物寄生线虫; 该线虫的成虫和若虫均可传毒, 但病毒不可由成虫传给其后代, 在脱皮后不再持毒, 持毒能力可维持9周左右^[151]。该线虫可传播8种病毒^[130], 在马铃薯田中, 可作为TBRV的传播介体^[152]。移去长针线虫在染病植株上取食时便可以将病毒粒子吸附到其口针上, 当在另一健康植株上取食时将病毒传播。在冬季, 移去长针线虫在几个月内失去侵染性, 到春季可再次获毒进行传播^[36]。

3.9 浙狭长针线虫(*Longidorus attenuatus*)

浙狭长针线虫也称浙细长针线虫、细长针线虫, 属于长针线虫属。寄主植物有马铃薯、大麦等。该线虫大多喜欢生活在持水、保水性好的土

壤中, 通常为沙土和沙壤土^[108]。浙狭长针线虫具有口针, 可通过其口针在染病马铃薯植株上取食, 同时可将口针中所含的病毒传播到健康植株上。但该线虫持毒时间较短, 通常为8周左右^[31], 危害后引起植株根尖肿大、扭曲, 以至于植株根部畸形^[153]。在马铃薯田中, 浙狭长针线虫是TBRV的有效介体^[154]。

4 真菌和马铃薯病毒的传播

真菌(Fungus)是一种可通过无性生殖和有性生殖方式产生孢子且没有叶绿体的真核生物, 常存在于土壤中, 可以传播多种植物病毒。许多土壤传毒实际上便是真菌介体传毒, 真菌携带的病毒在其存在的土壤干燥后仍可传播; 但真菌作为传毒介体(表9), 必须在染病植株体内生长发育^[155]。当真菌寄生在染病植株上时, 其形成的游动孢子的表面和内部均可携带病毒, 表面携带的病毒可由游动孢子表面的蛋白结构决定, 内部携带的病毒由游动孢子的原生质与病毒的亲和程度决定^[62]。同时真菌的迁移率由所处土壤中的含水量决定^[120]。

表9 传播马铃薯病毒的真菌种类

Table 9 Fungi responsible for the transmission of potato viruses

序号 Number	病毒名称 Virus name	传播介体 Transmission vector	参考文献 Reference
1	PVX	马铃薯癌肿病菌(<i>Synchytrium endobioticum</i>)	[155,156]
2	PMTV	马铃薯粉痂病菌(<i>Spongospora subterranea</i>)	[95,156,157]
3	TNV	芸薹油壶菌传毒(<i>Olpidium birassicae</i>)	[155]

4.1 马铃薯癌肿病菌(*Synchytrium endobioticum*)

马铃薯癌肿病菌属壶菌目、集壶菌科、集壶菌属, 是一种专性寄生菌, 马铃薯是其唯一的栽培寄主。该病菌以休眠孢子囊的形式在病残植株和土壤中越冬^[158], 在土壤中可以存活20多年^[159], 该病菌也是PVX传播的有效真菌介体^[62]。马铃薯癌肿病菌的游动孢子囊和休眠孢子囊位于癌瘤组织外层, 当马铃薯植株感染PVX后, 这些孢子囊中也存在病毒微粒^[155], 包含PVX的游动孢子可在土壤中移动^[160], 并将其侵入管侵入健康马铃薯植

株的根细胞传播病毒^[62]。

4.2 马铃薯粉痂病菌(*Spongospora subterranea*)

马铃薯粉痂病菌属根肿菌目、白锈科、粉痂菌属。马铃薯是马铃薯粉痂病菌唯一重要的自然寄主植物^[161], 该病菌在土壤中至少可以存活5年^[159], 通常在适合其生存生长的冷凉、阴湿的条件下传播PMTV^[162], 马铃薯粉痂菌通常寄生在马铃薯块茎、茎、根部, PMTV存在于马铃薯粉痂菌休眠孢子中, 最少可在休眠孢子中生存2年^[108], 而后马铃薯粉痂病菌的游动孢子携带PMTV并且释

放, 借助马铃薯块茎或者土壤完成PMTV的传播, 侵染马铃薯植株的根部^[36,163]。当土壤温度达到18~20℃、土壤湿度达90%时最易传播^[164]。且常伴随马铃薯粉痂病发生^[162]。

4.3 甘蓝壶菌(*Oplidium brassicae*)

甘蓝壶菌又称芸薹油壶菌, 属壶菌目、壶菌科、油壶菌属。TNV便是以该菌为介体进行传播。甘蓝壶菌的游动孢子通过接触可吸附染病植株根部释放的病毒以此具有传毒能力, 其质膜及鞭毛上携带病毒, 通常侵染寄主植株的根部^[31], 且游动孢子不一定在侵染的块茎上生长发育^[62]。当以马铃薯植株作为对象传播TNV时, 甘蓝壶菌的游动孢子接触马铃薯的块茎, 在其鞭毛收缩的同时TNV进入游动孢子的原生质内^[31], 后在块茎上产生症状^[62]。自然条件下, 带毒的甘蓝壶菌可随雨

水或者灌溉水移动, 侵染健康的植株^[165]。

5 潜在介体与马铃薯病毒的传播

综上, 详细概述了可以明确在马铃薯田中传播23种马铃薯病毒和1种马铃薯类病毒的传播介体。但是仍然有一些种类的传毒介体在马铃薯上很常见, 以马铃薯为主要寄主, 但迄今为止, 还没有证据表明这些介体是马铃薯病毒在马铃薯田间得以传播的载体。还有一些种类的传毒介体已被证明可以在其他植株上传播马铃薯病毒, 但没有证据表明其可在马铃薯田间传播马铃薯病毒。但是, 这并不排除他们是马铃薯田间潜在的传毒载体。下面介绍一些潜在的以马铃薯为主要寄主的潜在马铃薯病毒载体, 且需要进一步研究证明(表10、11)。

表10 传播马铃薯病毒的潜在线虫介体

Table 10 Potential nematode vectors for the transmission of potato viruses

序号 Number	病毒名称 Virus name	介体种类 Vector type	传播介体 Transmission vector	参考文献 Reference
1	TRV	线虫	多变拟毛刺线虫(<i>Paratrichodorus divergens</i>)	[130]
2	TRV	线虫	西班牙拟毛刺线虫(<i>Paratrichodorus hispanus</i>)	[130]
3	TRV	线虫	较小拟毛刺线虫(<i>Paratrichodorus minor</i>)	[131]

6 讨 论

随着马铃薯产业发展的日益蓬勃, 人们对马铃薯病毒的研究越来越深入, 众多研究表明, 植物病毒的传播效率大多是由病毒与介体的关系决定的, 介体的寄生范围影响病毒的寄生范围。截止到现在, 全国乃至世界上对马铃薯田中传播马铃薯病毒的介体综述较少, 本文对马铃薯病毒的传播介体进行了介绍。经过研究发现, 传播马铃薯病毒的介体种类非常多, 同一种介体既可以作为某种病毒的传播介体在马铃薯田中传播该病毒, 同时也可作为该病毒的传播介体在其他作物间传播病毒。对病毒传播介体的研究对其病毒病害的防控具有指导意义。

马铃薯病毒病严重影响马铃薯产业发展, 为了控制马铃薯病毒病, 其载体昆虫、线虫、真菌

的防治可谓重中之重。增强植物对病虫害的抗性是防治传毒介体危害的根本。培育抗病虫害的优势品种是首要任务。其次, 利用抗病毒植物保护剂也是农业发展的新途径之一。研究发现NK0238是一种防治植物病毒病的高效药剂, 且对鸟类、鱼类、蜜蜂和蚕无急性毒性, 但是NK0238的大规模合成途径还有待继续研究^[170]。随着科学技术的发展、农业可持续发展的要求、农业害虫多样性的增加, 中国政府推动了国家监测预警系统(NMEWS)的建设^[171], 结合遥感观测、雷达监测、生态建模、计算机信息等先进的科学技术对农作物病虫害展开监测和预警, 以实现综合控制植物病虫害的目的^[172]。依据基因编辑技术的发展, 可对传毒介体的基因进行编辑, 通过引入少量转基因介体将突变传播到整个种群, 最终对介体种群进行持续抑制甚至替代^[173], 减少植物病毒传

表 11 传播马铃薯病毒的其他潜在介体
Table 11 Other potential vectors for the transmission of potato viruses

序号 Number	病毒名称 Virus name	介体种类 Vector type	传播介体 Transmission vector	参考文献 Reference
1	PVY	蚜虫	萝卜蚜(<i>Lipaphis erysimi</i>)	[25,166]
2	PVY	蚜虫	菊小管蚜(<i>Maceosiphoniella samborni</i>)	[25]
3	PVY	蚜虫	旋沟无网蚜(<i>Aulacorthum circumflexum</i>)	[24]
4	PVY	蚜虫	欧洲防风二尾蚜(<i>Cavariella pastinaceae</i>)	[24]
5	PVY	蚜虫	饰瘤蚜(<i>Myzus ornatus</i>)	[24]
6	PVY	蚜虫	甜菜蚜(<i>Aphis fabae</i>)	[24,32]
7	PVY	蚜虫	李短尾蚜(<i>Brachycaudus helichelichrysi</i>)	[29]
8	PLRV	蚜虫	新瘤蚜(<i>Neomyzus circumflexus</i>)	[25]
9	PLRV	蚜虫	马铃薯长须蚜(<i>Aulacorthum solani</i>)	[24]
10	PLRV	蚜虫	旋沟无网蚜(<i>Aulacorthum circumflexum</i>)	[24]
11	PLRV	蚜虫	禾谷缢管蚜(<i>Rhopalosiphum padi</i>)	[31]
12	PVA	蚜虫	新瘤蚜(<i>Neomyzus circumflexus</i>)	[25]
13	PVA	蚜虫	百合新瘤蚜(<i>Aulacorthum circumflexum</i>)	[40]
14	PVA	蚜虫	旋沟无网蚜(<i>Aulacorthum circumflexum</i>)	[24]
15	PVM	蚜虫	药炭鼠李蚜(<i>Aphis frangulae</i>)	[18,32]
16	PVM	蚜虫	棉蚜(<i>Aphis gossypii</i>)	[24]
17	PVS	蚜虫	新瘤蚜(<i>Neomyzus circumflexus</i>)	[18,32]
18	CMV	蚜虫	棉蚜(<i>Aphis gossypii</i>)	[43,167]
19	CMV	蚜虫	甘蓝蚜(<i>Brevicoryne brassicae</i>)	[29,43]
20	CMV	蚜虫	豆蚜(<i>Aphis craccivora</i>)	[43,168]
21	CMV	蚜虫	茄无网蚜(<i>Acyrtosiphon solani</i>)	[43]
22	CMV	蚜虫	豌豆蚜(<i>Acyrtosiphon pisum</i>)	[43]
26	CMV	蓟马	褐花蓟马(<i>Frankliniella fusca</i>)	[64]
23	CMV	蚜虫	修尾蚜(<i>Megoura viciae</i>)	[168]
24	CMV	蚜虫	萝卜蚜(<i>Lipaphis erysimi</i>)	[29,43]
25	TSWV	蓟马	首花蓟马(<i>Frankliniella cephalica</i>)	[64]
27	TSWV	蓟马	禾花蓟马(<i>Frankliniella tenuicornis</i>)	[64]
28	TSWV	蓟马	佛罗里达花蓟马(<i>Frankliniella bispinosa</i>)	[64]
29	TSWV	粉虱	烟粉虱(<i>Bemisia tabaci</i>)	[169]
30	TZSV	蓟马	梳缺花蓟马(<i>Frankliniella schultzei</i>)	[63]
31	BCTV	叶蝉	<i>Agallia albidula</i> 【只传染巴西株系】	[29]
32	BCTV	叶蝉	<i>Agallia ensigera</i> 【只传染阿根廷株系】	[29]
33	TRV	线虫	银莲花拟毛刺线虫(<i>Paratrichodorus anemones</i>)	[130]
34	TRV	线虫	短小拟毛刺线虫(<i>Paratrichodorus nanus</i>)	[130]
35	TRV	线虫	突尼斯拟毛刺线虫(<i>Paratrichodorus tunisiensis</i>)	[130]
36	ToRSV	线虫	美洲剑线虫(<i>Xiphinema americanum</i>)	[130]
37	ToRSV	线虫	塔筒剑线虫(<i>Xiphinema tarjanense</i>)	[130]
38	ToRSV	线虫	里弗斯剑线虫(<i>Xiphinema rivesi</i>)	[130]
39	ToRSV	线虫	加州剑线虫(<i>Xiphinema californicum</i>)	[130]
40	ToRSV	线虫	考克斯剑线虫(<i>Xiphinema coxi</i>)	[130]

播^[174]。

优化作物的布局, 利用屏障种植, 如混合种植、间作作物、边界作物、覆盖作物、有机地膜等, 这些均可以保护马铃薯免受昆虫传播的病毒疾病危害^[175]。Mannan^[176]研究证明马铃薯与小麦的混种模式可以显著降低PLRV在马铃薯田中的传播。还有研究表明, 马铃薯和芹菜、马铃薯与洋葱间作可以显著降低蚜虫对马铃薯的侵害, 提高收益。Difonzo等^[177]研究发现利用大豆、高粱等作为作物边界来降低马铃薯田中病毒的发病率。亦有研究发现, 秸秆覆盖可以伪装成马铃薯植株, 使马铃薯免受蚜虫的侵袭, 减少马铃薯田中病毒病的发生^[178]。大多数蚜虫在寻找寄主的过程中更容易被黄色和绿色所吸引^[179]。他们通过对比土壤的黄色与植株的绿色来确定寄主植物的位置, 在寄主植物间铺设绿色屏障物, 可以有效地减少进入田间的传毒介体数量, 降低病毒的传播率^[175]。闷棚处理配合施加有机物质以及轮作和农田淹水可以有效减少线虫的危害。且适当调整作物的播种期, 尽可能避开介体高发期, 对于马铃薯生长也极为重要。

虽然广谱农药的使用存在许多弊端, 但到目前为止, 化学药剂的处理仍被认为是防治介体最有效的途径, 喷洒适当浓度的杀虫剂, 如新烟碱类杀虫剂、多菌灵、拟除虫菊酯等, 可以有效减轻介体昆虫的传毒危害。但是许多昆虫对杀虫剂产生了抗药性, 如桃蚜对有机磷、氨基甲酸酯和拟除虫菊酯有明显的抗药性^[180]。研究发现矿物油会改变蚜虫喙针的表面结构, 干扰蚜虫的持毒能力, 因此利用油喷雾剂可以降低病毒的传播效率。但是矿物油也可能降低作物质量和产量^[177]。阿维菌素和乙基多杀菌素对烟粉虱防治效果明显^[181]。使用熏蒸剂可以有效地防治土壤中的线虫危害, 如二氯丙烷-二氯乙烯、甲基溴等, 以及非熏蒸剂, 如脞-氨基甲酸酯、有机磷和氨基甲酸甲酯等。利用杀菌剂可减少病原真菌的影响, 如三唑类杀菌剂、甲氧基丙烯酸酯类杀菌剂。

生物防治对于传毒介体的控制作用也极为显著, 利用介体昆虫的天敌, 如瓢虫和草蛉等, 可将蚜虫的数量减少到经济阈值水平以下^[182]。蚜虫

寄生蜂也是各种作物系统中蚜虫种群生物控制的重要组成部分^[183], 蚜虫胡蜂(*Aphidius colemani*)是温室作物中最成功的商业生物控制剂之一, 可以有效地控制桃蚜和棉蚜的发生。蜡蚧(*Lecanicillium muscarium*)是一种昆虫病原真菌, 可作为生物防治工具, 用于防治蚜虫、蓟马、粉虱等昆虫。将蚜虫胡蜂与蜡蚧结合防治, 可以提高对传毒介体的防治水平^[184]。利用捕食蝽、捕食螨、寄生蜂和病原线虫及真菌等可有效防治蓟马, 如斯氏小绥螨、小花蝽、中华草蛉、葱蓟马姬小蜂、芜菁夜蛾斯氏线虫、球孢白僵菌等^[185]。可以利用捕食线虫真菌、内寄生真菌等对线虫展开生物防治, 部分植物提取物如大蒜提取物, 对于线虫的防治也有一定功效。

[参 考 文 献]

- [1] 陈莹, 田艳珍, 王芳, 等. 浙江省马铃薯病毒病检测分析[J]. 植物保护, 2020, 46(5): 110-115, 121.
- [2] 杨庆余, 王妍文, 李芮芷, 等. 马铃薯食品研究进展[J]. 食品工业科技, 2021, 42(9): 420-426.
- [3] Campos H, Ortiz O. The potato crop: its agricultural, nutritional and social contribution to humankind [M]. Berlin: Springer Nature, 2020.
- [4] 中华人民共和国农业农村部. 农业部关于推进马铃薯产业开发的指导意见 [EB/OL]. (2017-11-26). http://www.moa.gov.cn/nybg/2016/disanqi/201711/t20171126_5919565.htm.
- [5] 杨雅伦. 主粮化背景下的马铃薯比较效益研究 [D]. 北京: 中国农业科学院, 2017.
- [6] 范国权, 白艳菊, 高艳玲, 等. 中国马铃薯主要病毒病发生情况调查与分析[J]. 东北农业大学学报, 2013, 44(7): 74-79.
- [7] 吴畏. 重庆马铃薯病毒病病害调查及病原鉴定 [D]. 重庆: 西南大学, 2015.
- [8] 高源, 杨洪一. 马铃薯纺锤形茎块类病毒防治与检测研究进展[J]. 黑龙江农业科学, 2020(4): 135-138.
- [9] 秦亚南. 呼和浩特周边地区马铃薯病毒病的田间调查及分子鉴定 [D]. 呼和浩特: 内蒙古大学, 2018.
- [10] 陈金莉. 马铃薯病毒病的发生及防治措施[J]. 农业灾害研究, 2018, 8(4): 80-81, 83.
- [11] 司怀军, 王蒂, 戴朝曦, 等. 我国马铃薯组织和细胞培养研究进

- 展 [J]. 中国马铃薯, 2000, 14(4): 220-224.
- [12] 宋伯符, 唐洪明. 用种子生产马铃薯 [M]. 北京: 中国农业科技出版社, 1988.
- [13] 邱彩玲, 申宇, 高艳玲, 等. 中国马铃薯种薯生产及质量控制 [J]. 中国马铃薯, 2019, 33(4): 249-254.
- [14] 胡淑霞. 论植物病毒的传毒介体及传播方式 [J]. 生物学杂志, 1997(5): 34-35.
- [15] 杨茹薇, 邢斌德, 刘易, 等. 马铃薯病毒病原研究 [J]. 安徽农学通报, 2021, 27(9): 96-97, 146.
- [16] 徐进, 朱杰华, 杨艳丽, 等. 中国马铃薯病虫害发生情况与农药使用现状 [J]. 中国农业科学, 2019, 52(16): 2800-2808.
- [17] 胡伟贞. 南方菜豆花叶病毒 [J]. 植物检疫, 1986(1): 52-54.
- [18] 王文重, 李学湛, 白艳菊, 等. 国内外有关马铃薯蚜虫防治技术 [C]/陈伊里, 屈冬玉. 马铃薯产业与冬作农业. 哈尔滨: 哈尔滨工程大学出版社, 2006.
- [19] Radcliffe E B, Ragsdale D W. Aphid-transmitted potato viruses: the importance of understanding vector biology [J]. American Journal of Potato Research, 2002, 79(5): 353-386.
- [20] 高歌. 马铃薯潜在害蚜种类、传毒能力及其对常用药剂的敏感性 [D]. 南京: 南京农业大学, 2019.
- [21] 卜庆国, 庞保平, 张若芳, 等. 呼和浩特市地区马铃薯田蚜虫的种群动态 [J]. 生态学杂志, 2013, 32(1): 135-141.
- [22] 黑龙江省农业科学院马铃薯研究所. 中国马铃薯栽培学 [M]. 北京: 中国农业出版社, 1994.
- [23] 季正端. 蚜虫传播的马铃薯病毒及其防治 [J]. 园艺与种苗, 1984(3): 22-26.
- [24] 梅家训, 丁习武. 组培快繁技术及其应用 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2003.
- [25] Hoof H. Aphid vectors of potato virus Y^N [J]. European Journal of Plant Pathology, 1980, 86(3): 159-162.
- [26] Singh R P, Boiteau G. Necrotic lesion host for potato virus Y useful in field epidemiological studies [J]. Plant Disease, 1984, 68(9): 779-781.
- [27] 农文协. 新版蔬菜病虫害诊断原色图谱 [M]. 长春: 吉林科学技术出版社, 2001.
- [28] 杜进平, 王兰珍. 烟草病毒病介体昆虫的研究现状与展望 [J]. 中国烟草, 1991(2): 17-21.
- [29] 毛彦芝, 刘卫平, 夏平, 等. 控制黑龙江省马铃薯病毒病传播的建议 [J]. 中国马铃薯, 2006, 20(2): 115-116.
- [30] 马骏, 冯黎霞, 赵立荣, 等. 植物检疫性病毒传毒介体的传毒特征及检疫防控策略 [J]. 植物检疫, 2015, 29(1): 1-7.
- [31] 刘莹静, 李正跃, 张宏瑞. 防治蚜虫控制云南马铃薯病毒病传播的对策 [J]. 中国马铃薯, 2005, 19(4): 242-246.
- [32] 史晓斌, 谢文, 张友军. 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.
- [33] Heuvel J F V D, Verbeek M, Wilk F V D. Endosymbiotic bacteria associated with circulative transmission of potato leaf roll virus by *Myzus persicae* [J]. Journal of General Virology, 1994, 75(10): 2559-2565.
- [34] Naga K C, Buckseth T, Subhash S, et al. Transmission efficiency of potato leaf roll virus (PLRV) by potato aphid *Aulacorthum solani* and green peach aphid *Myzus persicae* [J]. Indian Journal of Entomology, 2020, 82(1): 68-71.
- [35] de Bokx J A. 马铃薯病毒和种薯生产 [M]. 北京: 农业出版社, 1981.
- [36] Blackman R L, Eastop V F. Aphids on the world's crops: an identification guide [J]. Oriental Insects, 1984, 35(1): 104.
- [37] Blackman R L, Eastop V F. Aphids on the world's crops: an identification and information guide [M]. Hoboken: John Wiley & Sons Ltd., 2000.
- [38] 谢开云. 马铃薯三代种薯体系与种薯质量控制 [M]. 北京: 金盾出版社, 2011.
- [39] 韩黎明, 童丹, 安志刚, 等. 马铃薯科学与技术丛书 马铃薯质量检测技术 [M]. 武汉: 武汉大学出版社, 2015.
- [40] 贺莉萍, 禹娟红. 马铃薯科学与技术丛书 马铃薯病虫害防控技术 [M]. 武汉: 武汉大学出版社, 2015.
- [41] 黄萍, 颜谦, 丁映. 贵州省马铃薯S病毒的发生及防治 [J]. 贵州农业科学, 2009, 37(8): 88-90.
- [42] 覃瑞, 程旺元. 黄瓜花叶病毒研究进展 [J]. 中南民族大学学报: 自然科学版, 2004, 23(2): 33-37.
- [43] Palukaitis P, Roossinck M J, Dietzgen R G, et al. Cucumber mosaic virus [J]. Advances in Virus Research, 1992, 41: 281-348.
- [44] 刘英杰. 马铃薯卷叶病毒介导的桃蚜生理应答、取食与防御行为研究 [D]. 泰安: 山东农业大学, 2017.
- [45] Van Bogaert N, Olivier T, Bragard C, et al. Assessment of poospiviroid transmission by *Myzus persicae*, *Macrolophus pygmaeus* and *Bombus terrestris* [J]. European Journal of Plant Pathology, 2016, 144(2): 289-296.
- [46] Schumann G L, Tingey W M, Thurston H D. Evaluation of six

- insect pests for transmission of potato spindle tuber viroid [J]. *American Potato Journal*, 2008, 57(5): 205–211.
- [47] Sigvald R. The relative efficiency of some aphid species as vectors of potato virus Y° (PVY°) [J]. *Potato Research*, 1984, 27(3): 285–290.
- [48] 罗燕, 刘云, 罗庆怀, 等. 贵阳十字花科蔬菜害虫冬季田间调查 [J]. *长江蔬菜*, 2007(1): 22–23.
- [49] 冯士杰. 马铃薯主要病虫害及防治技术 [J]. *世界热带农业信息*, 2021(4): 42–44.
- [50] 任广伟, 王凤龙, 彭世阳. 马铃薯Y病毒与介体蚜虫传毒的关系研究进展 [J]. *烟草科技*, 2006(10): 56–61.
- [51] 李向永, 胡奇, 隋启君, 等. 云南高原地区马铃薯田有翅蚜种类及迁飞动态 [J]. *环境昆虫学报*, 2015, 37(1): 8–13.
- [52] 陈金翠, 王泽华, 金桂华, 等. 6种农药对瓜蚜的毒力测定及田间药效 [J]. *植物保护*, 2016, 42(5): 230–233.
- [53] 强建军. 棉花种植技术和病虫害防治措施分析 [J]. *农村·农业·农民(B版)*, 2020(5): 63.
- [54] 周晓榕, 卜庆国, 庞保平. 温度对桃蚜和马铃薯长管蚜实验种群生命表参数的影响 [J]. *昆虫学报*, 2014, 57(7): 837–843.
- [55] 张新宇. 马铃薯病毒和蚜虫及防治措施 [J]. *科技致富向导*, 2013(18): 293, 313.
- [56] 乔格侠, 张广学. 九种检疫性蚜虫概说(续)(同翅目: 蚜虫类) [J]. *植物检疫*, 2001, 15(6): 344–350.
- [57] 文礼章. 国外豆蚜研究概述 [J]. *植物保护*, 1987, 13(4): 47–49.
- [58] 程雄彬. 禾谷缢管蚜与麦长管蚜种群动态预测 [D]. 北京: 中国农业科学院, 2018.
- [59] 杨磊, 邵雨, 李芬, 等. 缨翅目害虫蓟马生物防治的研究进展 [J]. *中国生物防治学报*, 2021, 37(3): 393–405.
- [60] Mirab-balou M, Tong X, Feng J, *et al.* Thrips (Insecta: Thysanoptera) of China [J]. *Check List*, 2011, 7(6): 720–744.
- [61] 谢春霞, 杨雄, 赵彪, 等. 马铃薯蓟马综合防治技术 [J]. *云南农业科技*, 2018(5): 44–47.
- [62] 刘玲玲. 马铃薯科学与技术丛书 马铃薯种薯繁育技术 [M]. 武汉: 武汉大学出版社, 2015.
- [63] 杜霞, 吴阔, 刘霞, 等. 云南省马铃薯病毒及蓟马优势种发生趋势 [J]. *中国农业科学*, 2020, 53(3): 551–562.
- [64] Wijkamp I, Almarza N, Goldbach R, *et al.* Distinct levels of specificity in thrips transmission of tospoviruses [J]. *Phytopathology*, 1995, 85(10): 1069–1074.
- [65] 谢永辉, 张宏瑞, 刘佳, 等. 传毒蓟马种类研究进展(缨翅目, 蓟马科) [J]. *应用昆虫学报*, 2013, 50(6): 1726–1736.
- [66] Premachandra W, Borgemeister C, Maiss E, *et al.* *Ceratothripoides claratris*, a new vector of a capsicum chlorosis virus isolate infecting tomato in Thailand [J]. *Phytopathology*, 2005, 95(6): 659–663.
- [67] Fujisawa I. Tomato spotted wilt virus transmissibility by three species of thrips, *Thrips setosus*, *Thrips tabaci* and *Thrips palmi* [J]. *Annals of the Phytopathological Society of Japan*, 1988, 54: 392.
- [68] Sakimura K. A comment on the color forms of *Frankliniella schultzei* (Thysanoptera: Thripidae) in relation to transmission of the tomato spotted wilt virus [J]. *Pacific Insects*, 1969, 11: 761–762.
- [69] Dong J H, Cheng X F, Yin Y Y, *et al.* Characterization of tomato zonate spot virus, a new tospovirus in China [J]. *Archives of Virology*, 2008, 153(5): 855–864.
- [70] Zheng X, Xu J, Chen Y, *et al.* Comparative analyses of the toxic effects of imidacloprid and spirotetramat on *Frankliniella occidentalis* (Pergande), the vector of tomato zonate spot virus: a laboratory assay [J]. *International Journal of Pest Management*, 2014, 60(3): 196–200.
- [71] Chen Y, Zheng X, Wei H, *et al.* A plant virus mediates interspecific competition between its insect vectors in *Capsicum annuum* [J]. *Journal of Pest Science*, 2021, 94(1): 17–28.
- [72] 刘宇艳, 张洁, 陈勇, 等. 番茄环纹斑点病毒的研究进展 [J]. *山东农业科学*, 2021, 53(8): 138–142.
- [73] 刘晨, 李英梅, 魏佩瑶, 等. 西花蓟马发生特点及综合防治 [J]. *西北园艺(综合)*, 2021(3): 56.
- [74] Inoue T, Sakurai T, Murai T, *et al.* Accumulation and transmission of TSWV at larval and adult stages in six thrips species: distinct patterns between *Frankliniella* and *Thrips* [C]// *Thrips and tospoviruses: proceedings of the 7th international symposium on thysanoptera*. Canberra: Australian National Insect Collection, 2002: 59–65.
- [75] Van de W F, Goldbach R, Peters D. Transmission of tomato spotted wilt virus by *Frankliniella occidentalis* after viral acquisition during the first larval stage [J]. *Tospoviruses and Thrips of Floral and Vegetable Crops*, 1995: 350–366.

- [76] Bandla M D, Campbell L R, Ullman D E, *et al.* Interaction of tomato spotted wilt tospovirus (TSWV) glycoproteins with a thrips midgut protein, a potential cellular receptor for TSWV [J]. *Phytopathology*, 1998, 88(2): 98–104.
- [77] Moritz G, Kumm S, Mound L. Tospovirus transmission depends on thrips ontogeny [J]. *Virus Research*, 2004, 100(1): 143–149.
- [78] 董丽娜. 两种蓟马的田间监测及TSWV对西花蓟马生殖力的影响 [D]. 保定: 河北农业大学, 2020.
- [79] Jones D R. Plant viruses transmitted by thrips [J]. *European Journal of Plant Pathology*, 2005, 113(2): 119–157.
- [80] 包文学, 王春慧, 褚乌日罕, 等. 呼和浩特地区花蓟马对九种杀虫剂的敏感性研究 [J]. *绿色科技*, 2021, 23(13): 141–143.
- [81] De Assis Filho F M, Deom C M, Sherwood J L. Acquisition of tomato spotted wilt virus by adults of two thrips species [J]. *Phytopathology*, 2004, 94(4): 333–336.
- [82] Maris P C, Joosten N N, Goldbach R W, *et al.* Tomato spotted wilt virus infection improves host suitability for its vector *Frankliniella occidentalis* [J]. *Phytopathology*, 2004, 94(7): 706–711.
- [83] 高慧敏. 华北地区常见蓟马种类及防治方法 [J]. *现代农村科技*, 2020(11): 33.
- [84] 侯海霞, 刘永杰, 于毅, 等. 棕榈蓟马传播番茄斑萎病毒属病毒研究进展 [J]. *山东农业科学*, 2016(2): 157–160.
- [85] 赵钢. 蔬菜棕榈蓟马灾变规律及监控技术研究 [D]. 扬州: 扬州大学, 2003.
- [86] Seal D R, Kumar V, Kakkar G. Common blossom thrips, *Frankliniella schultzei* (Thysanoptera: Thripidae) management and groundnut ring spot virus prevention on tomato and pepper in Southern Florida [J]. *Florida Entomologist*, 2014, 97(2): 374–383.
- [87] Sakurai T. Transmission of tomato spotted wilt virus by the dark form of *Frankliniella schultzei* (Thysanoptera: Thripidae) originating in tomato fields in Paraguay [J]. *Applied Entomology and Zoology*, 2004, 39(1): 189–194.
- [88] 李典友. 常见中草药高效种植与采收加工 [M]. 郑州: 河南科学技术出版社, 2019.
- [89] 尹益寿. 叶蝉的食性、为害及为害状探讨 [J]. *江西农业大学学报*, 1992(1): 30–34.
- [90] Schumann G L, Tingey W M, Thurston H D. Evaluation of six insect pests for transmission of potato spindle tuber viroid [J]. *American Potato Journal*, 1980, 57(5): 205–211.
- [91] Black L M. Specific transmission of varieties of potato yellow-dwarf virus by related insects [J]. *American Potato Journal*, 1941, 18(8): 231–233.
- [92] Nault L R. Arthropod transmission of plant viruses: a new synthesis [J]. *Annals of the Entomological Society of America*, 1997, 90(5): 521–541.
- [93] Black L M. Potato yellow dwarf virus [J]. *EPPO Bulletin*, 1980, 10(1): 41–46.
- [94] Chiu R J, Liu H Y, MacLeod R, *et al.* Potato yellow dwarf virus in leafhopper cell culture [J]. *Virology*, 1970, 40(2): 387–396.
- [95] 倪礼传. 马铃薯的三种检疫性病害 [J]. *植物检疫*, 1989(4): 272–273.
- [96] Black L M. Some viruses transmitted by agallian leafhoppers [J]. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 1944, 88(2): 132–144.
- [97] 贺达汉. 美国甜菜病毒病传毒害虫的研究 [J]. *中国甜菜*, 1989(1): 60–62.
- [98] 邓峰. 甜菜病毒病害的生态控制 [J]. *中国甜菜*, 1989(3): 37–42.
- [99] Soleimani R, Matic S, Taheri H, *et al.* The unconventional geminivirus beet curly top Iran virus: satisfying Koch's postulates and determining vector and host range [J]. *Annals of Applied Biology*, 2013, 162(2): 174–181.
- [100] Taylor R A J, Shields Elson J. Revisiting potato leafhopper, *Empoasca fabae* (Harris), migration [J]. *American Entomologist*, 2018, 64(1): 44–51.
- [101] Lamp W O, Nielsen G R, Danielson S D. Patterns among host plants of potato leafhopper, *Empoasca fabae* (Homoptera: Cicadellidae) [J]. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 1994: 354–368.
- [102] 丁梅娟. 野生马铃薯具有抗虫害的能力 [J]. *科技简报*, 1980(5): 24.
- [103] Nielson M W, Toles S L. Observations on the biology of *Acinopterus angulatus* and *Aceratagallia curvata* in Arizona (Homoptera: Cicadellidae) [J]. *Annals of the Entomological Society of America*, 1968, 61(1): 54–56.
- [104] 吴时英, 徐颖. 城市森林病虫害图鉴 [M]. 2版. 上海: 上海科学

- 技术出版社, 2019.
- [105] Simmons A M, Ling K S, Harrison H F, *et al.* Sweet potato leaf curl virus: efficiency of acquisition, retention and transmission by *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) [J]. *Crop Protection*, 2009, 28(11): 1007–1011.
- [106] Chirinos D T, Geraud-Pouey F, Fernandez C E, *et al.* Genomic characterization and transmission efficiency by its vector *Bemisia tabaci* of a novel recombinant strain of potato yellow mosaic virus [J]. *Tropical Plant Pathology*, 2020, 45(1): 91–95.
- [107] Rojas M R, Macedo M A, Maliano M R, *et al.* World management of geminiviruses [J]. *Annual Review of Phytopathology*, 2018, 56: 637–677.
- [108] 姚文国, 崔茂森. 马铃薯有害生物及其检疫 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2001.
- [109] Gamarra H, Carhuapoma P, Cumapa L, *et al.* A temperature-driven model for potato yellow vein virus transmission efficacy by *Trialeurodes vaporariorum* (Hemiptera: Aleyrodidae) [J]. *Virus Research*, 2020, 289: 198109.
- [110] Salazar L F, Mller G, Querci M, *et al.* Potato yellow vein virus: its host range, distribution in South America and identification as a crinivirus transmitted by *Trialeurodes vaporariorum* [J]. *Annals of Applied Biology*, 2015, 137(1): 7–19.
- [111] Yule S, Chiemsombat P, Srinivasan R. Detection of tomato yellow leaf curl Thailand virus transmitted by *Bemisia tabaci* Asia I in tomato and pepper [J]. *Phytoparasitica*, 2019, 47(1): 143–153.
- [112] 李金堂. 番茄病虫害防治 [M]. 济南: 山东科学技术出版社, 2016.
- [113] 王运强, 郭凤领, 张兴中. 甜瓜绿色高效栽培技术 [M]. 武汉: 湖北科学技术出版社, 2018.
- [114] 郑礼. 传播植物病毒的介体简述 [J]. *植物保护*, 1984(4): 15–16.
- [115] 李济宸. 马铃薯病害及其防治 [M]. 石家庄: 河北科学技术出版社, 1992.
- [116] 张永仁. 自然野趣大观察·昆虫 [M]. 福州: 福建科学技术出版社, 2016.
- [117] Van Bogaert N, Olivier T, Bragard C, *et al.* Assessment of pospiviroid transmission by *Myzus persicae*, *Macrolophus pygmaeus* and *Bombus terrestris* [J]. *European Journal of Plant Pathology*, 2016, 144(2): 289–296.
- [118] Schumann G L, Tingey W M, Thurston H D. Evaluation of six insect pests for transmission of potato spindle tuber viroid [J]. *American Journal of Potato Research*, 1980, 57(5): 205–211.
- [119] Schuman G L, Tingey W M, Thurston H D. 对六种害虫传播马铃薯纺锤块茎类病毒的评价 [J]. *国外农学-杂粮作物*, 1982(2): 34–36.
- [120] 吉布斯, 哈里森. 植物病毒学概要 [M]. 上海: 上海科学技术出版社, 1982.
- [121] 田沂民, 朱雅君, 印丽萍, 等. 第十届中国花博会中烟草脆裂病毒生物学特性及检测监控技术应用 [J]. *园林*, 2021, 38(7): 44–48.
- [122] 郑寨生. 马铃薯块茎感染烟草脆裂病毒贮藏期条纹状的研究 [J]. *国外农学-杂粮作物*, 1995(1): 51–53.
- [123] Salazar L F, Harrison B D. Host range and properties of potato black ringspot virus [J]. *Annals of Applied Biology*, 1978, 90(3): 375–386.
- [124] Dale M F B, Solomon R M, 陈一华. 马铃薯品种对烟草脆裂病毒感病性的温室测试法 [J]. *国外农学-杂粮作物*, 1989(2): 37–40.
- [125] Hoek J, Zoon F C, Molendijk L P. Transmission of tobacco rattle virus (TRV) via seed potatoes [J]. *Communications in Agricultural and Applied Biological Sciences*, 2006, 71(3): 887–896.
- [126] Alphey T J W, Cooper J I, Harrison B D. Systemic nematicides for the control of triebodoriid nematodes and of potato spraing disease caused by tobacco rattle virus [J]. *Plant Pathology*, 1975, 24(2): 117–121.
- [127] 吴蓉. 进出境种苗花卉检验检疫与标准化建设 [M]. 北京: 中国科学技术出版社, 2014.
- [128] 全国农业技术推广服务中心. 植物检疫性有害生物图鉴 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2005.
- [129] 刘国坤, 谢联辉, 林奇英, 等. 介体线虫传播植物病毒专化性的研究进展 [J]. *福建农业大学学报*, 2003(1): 55–60.
- [130] 李芳荣, 龙海, 谢泳桂, 等. 38种我国进境植物检疫性传毒线虫简介 [J]. *中国植保导刊*, 2015, 35(5): 68–71.
- [131] 杜宇, 朱水芳, 周剑, 等. 中国进境植物检疫性传毒线虫评价 [J]. *植物检疫*, 2008(5): 300–305.
- [132] Brown C R, Mojtahedi H, Crosslin J M, *et al.* Characterization of

- resistance to corky ringspot disease in potato: a case for resistance to infection by tobacco rattle virus [J]. *American Journal of Potato Research*, 2009, 86(1): 49–55.
- [133] Mojtahedi H, Crosslin J M, Santo G S, *et al.* Pathogenicity of Washington and Oregon isolates of tobacco rattle virus on potato [J]. *American Journal of Potato Research*, 2001, 78(3): 183–190.
- [134] Quick R A, Cimrhak L, Mojtahedi H, *et al.* Elimination of tobacco rattle virus from viruliferous *Paratrichodorus allius* in greenhouse pot experiments through cultivation of castle russet [J]. *Journal of Nematology*, 2020, 52: 11.
- [135] Yan G P, Plaisance A, Huang D, *et al.* First report of the stubby root nematode *Paratrichodorus allius* on potato in North Dakota [J]. *Plant Disease*, 2016, 100(6): 1247.
- [136] Sanger H L. Characteristics of tobacco rattle virus [J]. *Molecular and General Genetics*, 1968, 101(4): 346–367.
- [137] Van Hoof H A. Transmission of tobacco rattle virus by *Trichodorus* species [J]. *Nematologica*, 1968, 14(1): 20–24.
- [138] 龟谷满朗, 王焕玉. 线虫传植物病毒病 [J]. *植物检疫*, 1991 (5): 376–380.
- [139] Taylor C E, Murrant A F. Transmission of strains of raspberry ringspot and tomato black ring viruses by *Longidorus elongatus* (de Man) [J]. *Annals of Applied Biology*, 1969, 64 (1): 43–48.
- [140] Harrison B D, Mowat W P, Taylor C E. Transmission of a strain of tomato black ring virus by *Longidorus elongatus* (Nematoda) [J]. *Virology*, 1961, 14(4): 480–485.
- [141] 赵立荣, 武目涛, 冯黎霞, 等. 植物寄生线虫体内病毒检测方法研究进展 [J]. *植物检疫*, 2016, 30(2): 12–15.
- [142] Decraemer W. The family Trichodoridae: stubby root and virus vector nematodes [M]. Berlin: Science and Business Media, 2013.
- [143] 陈吴健, 吴蓉, 林晓佳. 毛刺属线虫传毒种及其研究进展 [J]. *浙江林业科技*, 2010, 30(4): 94–98.
- [144] 宋绍祚, 刘静远, 徐沈裕, 等. 德国进境海棠树根际中厚皮拟毛刺线虫的鉴定 [J]. *上海农业学报*, 2017, 33(1): 79–83.
- [145] Kumari S. Description of *Paratrichodorus pachydermus* (Nematoda: Trichodoridae) from the Czech Republic [J]. *Helminthologia*, 2010, 47(3): 196–198.
- [146] Kuiper K, Loof P A A. *Trichodorus flevensis* n. sp. (Nematoda: Enoplida) a plant nematode from new polder soil [J]. *Versl PZiekt Dienst*, 1962(136): 193–200.
- [147] Ilieva-Makulec K, Rybarczyk-Mydłowska K, Winiszewska G, *et al.* Morphological and molecular analysis of *Paratrichodorus teres* (Hooper 1962) (Nematoda: Trichodoridae): a groundwork for discussion on the phylogeny and pathogenicity of *Paratrichodorus* species [J]. *European Journal of Plant Pathology*, 2017, 148 (4): 907–917.
- [148] Ayala A, Allen M W, Noffsinger E M. Host range, biology, and factors affecting survival and reproduction of the stubby root nematode [J]. *The Journal of Agriculture of the University of Puerto Rico*, 1970, 54(2): 341–369.
- [149] Ploeg A T, Brown D J F, Robinson D J. The association between species of *Trichodorus* and *Paratrichodorus* vector nematodes and serotypes of tobacco rattle tobnavirus [J]. *Annals of Applied Biology*, 1992, 121(3): 619–630.
- [150] Ploeg A T, Brown D J F, Robinson D J. Acquisition and subsequent transmission of tobacco rattle virus isolates by *Paratrichodorus* and *Trichodorus* nematode species [J]. *Netherlands Journal of Plant Pathology*, 1992, 98(5): 291–300.
- [151] 朱贤朝. 中国烟草病害 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2002.
- [152] Harrison B D, Mowat W P, Taylor C E. Transmission of a strain of tomato black ring virus by *Longidorus elongatus* (Nematoda) [J]. *Virology*, 1961, 14(4): 480–485.
- [153] 李怀方. 面向21世纪课程教材: 园艺植物病理学 [M]. 北京: 中国农业大学出版社, 2001.
- [154] Komobis F W, Susulovska S, Susulovsky A, *et al.* Morphological and molecular characterisation of *Paralongidorus rex* Andrassy, 1986 (Nematoda: Longidoridae) from Poland and Ukraine [J]. *European Journal of Plant Pathology*, 2015, 141(2): 385–395.
- [155] Lange L, 陈永康. 马铃薯癌肿病和马铃薯X病毒 [J]. *植物检疫*, 1983(2): 14–18.
- [156] 汪沛, 熊兴耀, 雷艳, 等. 马铃薯土传病害的研究进展 [J]. *中国马铃薯*, 2014, 28(2): 111–116.
- [157] 杨小龙, 陈细红, 蔡伟, 等. 福建省福清地区马铃薯病毒病原的分子检测 [J]. *植物保护*, 2019, 45(3): 201–205.
- [158] 王守聪, 钟天润. 全国植物检疫性有害生物手册 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2006.
- [159] 靳福, 崔杏春. 马铃薯脱毒繁育与二季栽培技术 [M]. 郑州: 中

- 原农民出版社, 2001.
- [160] 张增福, 王琦, 蒋旭东. 农业植物检疫性有害生物识别与检疫 [M]. 银川: 宁夏人民出版社, 2009.
- [161] 中华人民共和国动物植物检疫局. 中国进境植物检疫有害生物选编 [M]. 北京: 中国农业出版社, 1997.
- [162] 庞淑敏. 怎样提高马铃薯种植效益 [M]. 北京: 金盾出版社, 2006.
- [163] 邱强, 罗禄怡. 新编原色蔬菜病虫图谱 [M]. 北京: 中国科学技术出版社, 1995.
- [164] 彭湘松. 蔬菜病虫害防治 [M]. 郑州: 河南人民出版社, 1980.
- [165] 郭普. 植保大典 [M]. 北京: 中国三峡出版社, 2006.
- [166] 张抒, 白艳菊, 范国权, 等. 马铃薯病毒病传播介体蚜虫的危害及防治 [J]. 黑龙江农业科学, 2017(3): 59-63.
- [167] 吴云峰, 杜菊花, 魏宁生. 三种非持久性病毒蚜虫传播专化性研究 [J]. 西北农业学报, 1996(1): 39-42.
- [168] 田兆丰, 刘伟成, 罗晨, 等. 不同蚜虫对黄瓜花叶病毒(CMV)亚组 I、II 分离物传播效率比较研究 [J]. 华北农学报, 2011, 26(5): 234-238.
- [169] Pittman H A. Spotted wilt of tomatoes [J]. Australian Journal of the Council of Scientific and Industrial Research, 1927, 1: 74-77.
- [170] Xu Wentao, Tian H, Song H, *et al.* Route development, antiviral studies, field evaluation and toxicity of an antiviral plant protectant nk0238 [J]. Frontiers of Agricultural Science and Engineering, 2022, 9(1): 10.
- [171] Isard S A, Russo J M, Magarey R D, *et al.* Integrated pest information platform for extension and education (iPiPE): progress through sharing [J]. Journal of Integrated Pest Management, 2015, 6(1): 15.
- [172] Wu Q, Zeng J, Wu K. Research and application of crop pest monitoring and early warning technology in China [J]. Frontiers of Agricultural Science and Engineering, 2022, 9(1): 19-36.
- [173] Esvelt K M, Smidler A L, Catteruccia F, *et al.* Emerging technology: concerning RNA-guided gene drives for the alteration of wild populations [J]. Elife, 2014, 3: e03401.
- [174] Huang H, Junmin L I, Zhang C, *et al.* Hemipteran-transmitted plant viruses: research progress and control strategies [J]. Frontiers of Agricultural Science and Engineering, 2022, 9(1): 12.
- [175] Hooks C, Fereres A. Protecting crops from non-persistently aphid-transmitted viruses: a review on the use of barrier plants as a management tool [J]. Virus Research, 2006, 120(1-2): 1-16.
- [176] Mannan M A. Some aspects of integrated management of potato aphid, *Myzus persicae* (Sulz.) (Homoptera: Aphididae) [J]. Thai Journal of Agricultural Science, 2003, 36(2): 97-104.
- [177] Difonzo C D, Ragsdale D W, Radcliffe E B, *et al.* Crop borders reduce potato virus Y incidence in seed potato [J]. Annals of Applied Biology, 1996, 129(2): 289-302.
- [178] Fereres A. Barrier crops as a cultural control measure of non-persistently transmitted aphid-borne viruses [J]. Virus research, 2000, 71(1-2): 221-231.
- [179] Moericke V. Über die lebensgewohnheiten der geflügelten blattläuse (Aphidina) unter besonderer berrick-sintigung des verhaltens beiinlanden [J]. Zeitschrift für Angewandte Entomologie, 1955, 37: 29-91.
- [180] Bose A, Murugan M, Shanthi M, *et al.* Prevalence of neonicotinoid resistance in cotton aphid *Aphis gossypii* (Glover) [J]. Indian Journal of Entomology, 2020, 82(1): 110-114.
- [181] 曹娜, 赵小云, 宋鲜梅, 等. 阿维菌素与常用杀虫剂复配对 Q 型烟粉虱的增效作用及田间防效 [J]. 农药, 2019, 58(11): 849-855, 858.
- [182] Materu C L, Masumbuko L, Mbanzibwa D, *et al.* Survey of potato aphid (*Myzus persicae*) from selected on-farm potato growing areas in Mbeya and Njombe regions of Tanzania [J]. Journal of Biology, Agriculture and Healthcare, 2014, 4(10): 25-30.
- [183] Pan M Z, Liu T X. Suitability of three aphid species for *Aphidius gifuensis* (Hymenoptera: Braconidae): parasitoid performance varies with hosts of origin [J]. Biological Control, 2014, 69: 90-96.
- [184] 谢文, 鄧军锐, 周叶鸣. 蜡蚧菌防治小型害虫研究与应用进展 [J]. 中国植保导刊, 2020, 40(7): 31-37.
- [185] 杨磊, 邵雨, 李芬, 等. 缨翅目害虫蓟马生物防治的研究进展 [J]. 中国生物防治学报, 2021, 37(3): 393-405.