

警惕新德里番茄曲叶病毒在我国的传播和危害

杨秀玲¹, 王亚琴², 梅玉振², 黄宏坤³, 王晓亮⁴,
刘万学¹, 张辉^{5*}, 周雪平^{1,2*}

(1. 中国农业科学院植物保护研究所, 植物病虫害综合治理全国重点实验室, 农业农村部植物检疫性有害生物监测防控实验室, 北京 100193; 2. 浙江大学生物技术研究所, 杭州 310058; 3. 农业农村部农业生态与资源保护总站, 北京 100125; 4. 全国农业技术推广服务中心, 北京 100125; 5. 上海市农业科学院设施园艺研究所, 上海 201403)

摘要 新德里番茄曲叶病毒(tomato leaf curl New Delhi virus, ToLCNDV)是双生病毒科菜豆金色花叶病毒属病毒,由烟粉虱 *Bemisia tabaci* 以循环持久性方式传播,能对茄科和葫芦科等多种作物造成毁灭性的危害。近年来,ToLCNDV 不断扩散蔓延至新的国家和地区。我国于 2021 年在浙江的温室番茄上发现了 ToLCNDV 的危害。本文综述了 ToLCNDV 的发生分布、基因组结构与进化、传播方式和寄主范围,提出了防范 ToLCNDV 在我国进一步传播和危害的防控建议。

关键词 新德里番茄曲叶病毒; 分布; 基因组结构; 传播方式; 寄主范围; 防控措施

中图分类号: S 436.412.1 **文献标识码:** A **DOI:** 10.16688/j.zwbh.2022788

Alert for the spread and damage of tomato leaf curl New Delhi virus in China

YANG Xiuling¹, WANG Yaquin², MEI Yuzhen², HUANG Hongkun³, WANG Xiaoliang⁴,
LIU Wanxue¹, ZHANG Hui^{5*}, ZHOU Xueping^{1,2*}

(1. State Key Laboratory for Biology of Plant Diseases and Insect Pests, Key Laboratory of Surveillance and Management for Plant Quarantine Pests of Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China; 2. Institute of Biotechnology, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China; 3. Rural Energy and Environment Agency, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Beijing 100125, China; 4. National Agro-Tech Extension and Service Center, Beijing 100125, China; 5. Horticulture Research Institute, Shanghai Academy of Agriculture Sciences, Shanghai 201403, China)

Abstract Tomato leaf curl New Delhi virus (ToLCNDV), belonging to the genus *Begomovirus* of the family *Geminiviridae*, has been causing devastating damage to many crops such as solanaceous and cucurbitaceous crops. It is transmitted by *Bemisia tabaci* in a circulative and persistent manner. In the past few years, ToLCNDV has been spreading to new countries and geographic regions. ToLCNDV was reported to infect greenhouse tomato plants in Zhejiang province of China in 2021. In this review, we provide a profile of the distribution, genome organization and phylogenetic evolution, transmission, and host range of ToLCNDV. We also propose management strategies for the control of ToLCNDV to prevent the spread of ToLCNDV in China.

Key words tomato leaf curl New Delhi virus; distribution; genome organization; transmission; host range; management strategies

新德里番茄曲叶病毒(tomato leaf curl New Delhi virus, ToLCNDV)是一种对番茄 *Solanum lycopersicum* 等作物造成毁灭性危害的双生病毒。

该病毒最早于 1995 年在印度发现^[1],而后迅速蔓延至印度的大多数地区以及巴基斯坦、孟加拉国、泰国等亚洲国家。2012 年以来,ToLCNDV 向西传播扩

收稿日期: 2022-10-15

修订日期: 2022-12-15

基金项目: 国家重点研发计划(2022YFD1401200, 2022YFC2602204, 2021YFC2600400)

* 通信作者 E-mail: 张辉 zhanghui@saas.sh.cn; 周雪平 zzhou@zju.edu.cn

散至伊朗和西班牙等国,对黄瓜 *Cucumis sativus*、西葫芦 *Cucurbita pepo* 和西瓜 *Citrullus lanatus* 等葫芦科作物造成严重危害,被欧洲和地中海植物保护组织(European and Mediterranean Plant Protection Organization, EPPO)列入警戒名单^[2-4]。2021 年 Li 等在我国浙江的温室番茄上发现了 ToLCNDV 的危害^[5]。鉴于 ToLCNDV 的媒介昆虫烟粉虱 *Bemisia tabaci* 在我国广泛发生^[6],需高度警惕该病毒在我国的发生与蔓延。本文综述了 ToLCNDV 的发生分布、基因组结构与进化关系、传播方式和危害特征等内容,并提出了防范 ToLCNDV 在我国进一步传播和危害的建议。

1 ToLCNDV 的发生分布

ToLCNDV 最早于 1995 年在印度被报道危害番茄^[1]。1996 年—1998 年,研究者们发现除了番茄外,ToLCNDV 还危害泰国的甜瓜 *Cucumis melo*、黄瓜、葫芦 *Lagenaria siceraria* 和丝瓜 *Luffa aegyptiaca* 以及巴基斯坦的龙葵 *Solanum nigrum*^[4,7]。与此同时,ToLCNDV 扩散到印度各个地区,寄主范围不断扩大^[8-9]。随后,该病毒被报道在印度和巴基斯坦危害胡萝卜 *Daucus carota* var. *sativa* 和苦瓜 *Momordica charantia* 等作物^[3,10-11]。2012 年—2013 年,ToLCNDV 被证实与西班牙葫芦曲叶病相关^[12]。2013 年—2015 年,巴基斯坦报道了 ToLCNDV 与棉花曲叶病的发生相关^[13]。随后,ToLCNDV 被报道在突尼斯的黄瓜、甜瓜和西葫芦以及意大利的西葫芦上引起了严重的危害^[14-15]。2021 年,我国浙江约 0.5 hm² 的温室番茄出现叶片卷曲的症状,经高通量测序和分子生物学鉴定,发现引起该病害的病原是 ToLCNDV^[5]。根据 EPPO 的最新数据,ToLCNDV 已经在亚洲、非洲、欧洲和地中海地区的 19 个国家被发现并报道^[1-3,5,7,12,14-24](表 1)。

表 1 新德里番茄曲叶病毒在全球的发生分布情况¹⁾
Table 1 Distribution of tomato leaf curl New Delhi virus around the world

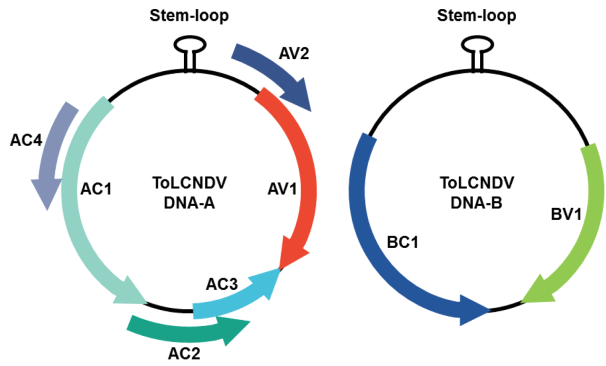
洲 Continent	国家 Country	首次发现的年份 Year of discovery	参考文献或数据来源 Reference or origin of data
亚洲 Asia	印度	1995	[1]
	泰国	1996	[7]
	巴基斯坦	1996—1998	[2-3]
	孟加拉国	2003	[16]

续表 1 Table 1(Continued)			
洲 Continent	国家 Country	首次发现的年份 Year of discovery	参考文献或数据来源 Reference or origin of data
亚洲 Asia	印度尼西亚	2008	[17]
	伊朗	2012	[18]
	菲律宾	NA	[2]
	斯里兰卡	2014	[19]
	中国	2021	[5]
非洲 Africa	突尼斯	2015	[14]
	摩洛哥	2017	[20]
	塞舌尔	2017	[21]
	阿尔及利亚	2018	[22]
欧洲 Europe	西班牙	2012	[12]
	意大利	2015	[15]
	希腊	2018	[23]
	葡萄牙	2019	[2]
	法国	2020	[24]
	捷洛伐克	2022	[2]

1) NA:没有相关数据;统计数据来源于已发表的文献以及欧洲和地中海植物保护组织(EPPO)网站(<https://gd.epppo.int/taxon/TOLCND/distribution>)。
NA:No data available, Data are derived from published references and the European and Mediterranean Plant Protection Organization (EPPO) Global Database (<https://gd.epppo.int/taxon/TOLCND/distribution>)。

2 ToLCNDV 的基因组结构与系统进化关系

ToLCNDV 是一种双组分的菜豆金色花叶病毒属病毒,基因组为单链环状 DNA,包含两个大小均约为 2.7 kb 的 DNA-A 和 DNA-B 组分(图 1)。DNA-A 组分含有 6 个 ORF,分别为病毒链的 AV1 和 AV2 以及互补链的 AC1、AC2、AC3 和 AC4。AV1 编码病毒的外壳蛋白,AV2 可能作为 RNA 沉默抑制子抑制 RNA 沉默介导的防御反应,AC1 编码病毒复制相关蛋白,AC2 编码转录激活蛋白,AC3 编码复制增强蛋白,AC4 是症状决定因子和 RNA 沉默抑制子。DNA-B 组分含有 2 个 ORF,即病毒链的 BV1 和互补链的 BC1,分别编码病毒的核穿梭蛋白和运动蛋白。DNA-A 和 DNA-B 的病毒链和互补链由共同区(common region, CR)隔开,CR 包含病毒复制所需的茎环结构和 9 碱基保守序列(TAATATT↓AC)。与大多数的双生病毒相似,ToLCNDV 编码的大多数蛋白具有多功能的特性,通过利用寄主因子完成复制、转录、运动等生活史或通过不同方式逃脱植物的抗病毒防御反应而促进病毒侵染^[25-28]。



不同的颜色表示DNA-A和DNA-B组分的病毒链和互补链上所包含的开放阅读框。Stem-loop表示病毒的茎环结构。
Open reading frames of the genomic components of DNA-A and DNA-B are shown in different colors. Stem-loop indicates the stem-loop structure of virus.

图 1 新德里番茄曲叶病毒 (ToLCNDV) 的基因组结构
Fig. 1 Genomic organization of tomato leaf curl New Delhi virus (ToLCNDV)

对 ToLCNDV DNA-A 的全长序列进行分析,发现 ToLCNDV 的序列具有较高的遗传多样性。根据国际病毒分类委员会的分类建议^[29],现有的 ToLCNDV 至少可以分为 7 个不同的株系。大多数来源于亚洲的 ToLCNDV 分离物聚为一类,相似性在 94% 以上;来源于地中海地区的 ToLCNDV 分离物聚为一类,序列相似性在 99% 以上,但是与目前报道的其他 ToLCNDV 分离物相比,序列相似性在 94% 以下,被认为是 ToLCNDV 新株系,命名为 ToLCNDV-ES。此外,一部分来源于印度和巴基斯坦的 ToLCNDV 分离物聚为另外一类^[3-4]。重组是驱动双生病毒进化的重要因素,分析发现 ToLCNDV 的不同株系是由 ToLCNDV 与别的病毒重组产生的^[3]。

3 ToLCNDV 的传播方式

ToLCNDV 在自然条件下由烟粉虱以循环持久性方式传播,即烟粉虱取食带毒植株后病毒随唾液进入到肠道,渗透过肠壁进入血淋巴,最后循环回到唾液腺,再取食其他植物时病毒随唾液进入植物体内。虽然 ToLCNDV 不能在烟粉虱体内增殖,但是烟粉虱一旦获毒可终身带毒并传毒。病毒除随烟粉虱传播,也可通过寄主和非寄主植物以及切花和新鲜草药等材料,经国际贸易远距离传播。与其他双生病毒相比,ToLCNDV 与烟粉虱互作方面的研究报道还比较少。另有报道表明,感染 ToLCNDV 的西葫芦可

以通过带毒种子传播^[30-31],但也有研究发现感染 ToLCNDV 的甜瓜种子可带毒,但是不传播病毒^[32]。

4 ToLCNDV 的危害特征

ToLCNDV 寄主范围很广,可侵染茄科 Solanaceae、葫芦科 Cucurbitaceae、番木瓜科 Caricaceae、豆科 Fabaceae、锦葵科 Malvaceae 和罂粟科 Papaveraceae 等 17 科 55 种作物、花卉和杂草^[2],常见的寄主有番茄、西葫芦、黄瓜、西瓜等茄科和葫芦科植物(表 2)。ToLCNDV 危害番茄主要引起叶片卷曲、皱缩、脉明和黄斑驳等症状,在侵染后期引起节间缩短,影响坐果和产量(图 2a);危害南瓜等葫芦科作物引起叶片卷曲、矮缩等症状(图 2b)。ToLCNDV 的不同分离物对不同寄主植物的适应性以及所导致的症状可能不同^[3-4]。例如,ToLCNDV 印度分离物在番茄上具有很强的适应性并诱导番茄植株产生明显的症状,但是来源于地中海地区的 ToLCNDV-ES 株系主要危害葫芦科作物,而对番茄的侵染性很低^[12,33]。在自然界中,ToLCNDV 可与双生病毒卫星 DNA 如 alpha 卫星和 beta 卫星相结合。Alpha 卫星和 beta 卫星大小均约 1.3 kb。Beta 卫星是很多单组分双生病毒诱导寄主产生症状所必需的,其互补链上编码的 β C1 蛋白可通过不同作用方式从 DNA 水平、RNA 水平到蛋白质水平破坏寄主的抗病毒防御反应而促进病毒侵染^[34]。模拟接种试验发现,beta 卫星加重 ToLCNDV 侵染后寄主的症状并且扩大 ToLCNDV 的寄主范围^[35-37]。ToLCNDV 还与其他双生病毒如番茄黄曲叶病毒(tomato yellow leaf curl virus, TYLCV)、泽兰黄脉花叶病毒(bhendi yellow vein mosaic virus)、棉花曲叶病毒(cotton leaf curl virus)等病毒复合侵染,引起更加严重的症状或者产生新的致病类型^[13, 34, 38-41]。

表 2 新德里番茄曲叶病毒的寄主范围¹⁾

科 Family	寄主植物 Host plant
茄科 Solanaceae	番茄 <i>Solanum lycopersicum</i>
	马铃薯 <i>Solanum tuberosum</i>
	茄子 <i>Solanum melongena</i>
	辣椒 <i>Capsicum annuum</i>
	黄灯笼辣椒 <i>Capsicum chinense</i>
	曼陀罗 <i>Datura stramonium</i>
	小酸浆 <i>Physalis minima</i>
	龙葵 <i>Solanum nigrum</i>

续表 2 Table 2(Continued)

科 Family	寄主植物 Host plant
葫芦科 Cucurbitaceae	甜瓜 <i>Cucumis melo</i>
	黄瓜 <i>Cucumis sativus</i>
	葫芦 <i>Lagenaria siceraria</i>
	丝瓜 <i>Luffa aegyptiaca</i>
	广东丝瓜 <i>Luffa acutangula</i>
	西瓜 <i>Citrullus lanatus</i>
	西葫芦 <i>Cucurbita pepo</i>
	云南木鳖 <i>Momordica subangulata</i> subsp. <i>renigera</i>
	苦瓜 <i>Momordica charantia</i>
	冬瓜 <i>Benincasa hispida</i>
	瓜叶栝楼 <i>Trichosanthes cucumerina</i>
	佛手瓜 <i>Sechium edule</i>
	笋瓜 <i>Cucurbita maxima</i>
	南瓜 <i>Cucurbita moschata</i>
	喷瓜 <i>Ecballium elaterium</i>
	红瓜 <i>Coccinia grandis</i>
锦葵科 Malvaceae	陆地棉 <i>Gossypium hirsutum</i>
	秋葵 <i>Abelmoschus esculentus</i>
	大麻槿 <i>Hibiscus camarinus</i>
番木瓜科 Caricaceae	番木瓜 <i>Carica papaya</i>
豆科 Fabaceae	瓜儿豆 <i>Cyamopsis tetragonoloba</i>
	大豆 <i>Glycine max</i>
	兵豆 <i>Vicia lens</i>
	三叶草 <i>Trifolium repens</i>
罂粟科 Papaveraceae	罂粟 <i>Papaver somniferum</i>
大戟科 Euphorbiaceae	热带铁苋菜 <i>Acalypha indica</i>
	麻风树 <i>Jatropha</i>
	飞扬草 <i>Euphorbia hirta</i>
	蓖麻 <i>Ricinus communis</i>
	守宫木 <i>Sauropus androgynus</i>
夹竹桃科 Apocynaceae	圆果牛角瓜 <i>Calotropis procera</i>
	长春花 <i>Catharanthus roseus</i>
苋科 Amaranthaceae	藜 <i>Chenopodium album</i>
	杖藜 <i>Chenopodium giganteum</i>
菊科 Asteraceae	野菊 <i>Chrysanthemum indicum</i>
	大丽花 <i>Dahlia pinnata</i>
	鳢肠 <i>Eclipta prostrata</i>
	银胶菊 <i>Parthenium hysterophorus</i>
	苦苣菜 <i>Sonchus oleraceus</i>
	万寿菊 <i>Tagetes erecta</i>
鸭跖草科 Commelinaceae	饭包草 <i>Commelina benghalensis</i>
旋花科 Convolvulaceae	田旋花 <i>Convolvulus arvensis</i>
爵床科 Acanthaceae	十字爵床 <i>Crossandra in fundibuli formis</i>
伞形科 Apiaceae	野胡萝卜 <i>Daucus carota</i>
木樨科 Oleaceae	茉莉 <i>Jasminum multi florum</i>
叶下珠科 Phyllanthaceae	珠子草 <i>Phyllanthus niruri</i>
蓼科 Polygonaceae	齿果酸模 <i>Rumex dentatus</i>

1) 统计数据来源于欧洲和地中海植物保护组织(EPPO)网站(<https://gd.eppo.int/taxon/TOLCND/hosts>)。Data are adapted from the European and Mediterranean Plant Protection Organization (EPPO) Global Database (<https://gd.eppo.int/taxon/TOLCND/hosts>).



a: ToLCNDV与番茄黄曲叶病毒、番茄褪绿病毒复合侵染番茄的症状;
b: ToLCNDV危害南瓜的症状。
a: Symptoms induced by mixed infection of ToLCNDV with tomato yellow leaf curl virus and tomato chlorosis virus on tomato plants; b: Symptoms induced by ToLCNDV on a *Cucurbita moschata* plant.

图 2 新德里番茄曲叶病毒(ToLCNDV)的危害症状
Fig. 2 Symptoms induced by tomato leaf curl New Delhi virus (ToLCNDV)

5 监测与防控

ToLCNDV 在印度发现并对印度番茄具有极大的破坏性。近年来该病毒已经传播扩散至不同的国家和地区,对茄科和葫芦科等作物的生产造成了严重影响。与 ToLCNDV 相似的番茄黄曲叶病毒(TYLCV)也属于双生病毒科菜豆金色花叶病毒属,可由烟粉虱传播。TYLCV 自 2006 年首次入侵我国以来,已在我国 24 个省、直辖市、自治区危害番茄、辣椒和烟草等 25 种植物,造成巨大损失^[42]。鉴于该类病毒的传播特性和烟粉虱在我国的广泛分布,且发生后基本无药剂可用的现状,需遵循“预防为主、综合防控”的植保方针^[43],强化对 ToLCNDV 的检疫监测预警,明确 ToLCNDV 的侵染循环和流行规律,加强抗性品种选育研究,控制 ToLCNDV 在我国的传播和危害。

5.1 加强对 ToLCNDV 的检疫预警

鉴于该病毒威胁巨大,土耳其等国已通过 WTO/SPS 评议对进口的寄主植物种子提出了检疫要求(<http://www.tbtsps.gov.cn/tbcx/getTbcx-Content.action?mid=27178&TBType=5>),预计还将有更多的国家将其列入检疫性有害生物管理。我国可根据目前 ToLCNDV 的发生和分布信息,开展风险分析,明确 ToLCNDV 在我国的适生区和潜在危害损失,评估将其作为我国进境和全国农业植物检疫性有害生物管理的必要性和可行性。

5.2 加强对 ToLCNDV 的监测与防控

开展普查和重点监测,明确 ToLCNDV 在我国

的发生分布范围。强化对重点种子苗木基地的监测,开发快速检测试剂盒或者试纸条,在病害发生初期尽早和精准检测出病毒,提升末端早发现、早处置的能力。此外,轮作以及避开烟粉虱发生高峰期种植作物对于控制 ToLCNDV 的发生有一定效果。在没有烟粉虱或者在保护性设施中烟粉虱种群数量低的情况下,拔除感染病毒的植株。在发生区,可使用防虫网、黄色粘虫板等物理屏障驱避烟粉虱,并且结合生物防治和化学防治等有害生物综合治理策略来降低烟粉虱的种群数量,从而抑制病毒的传播^[44]。

5.3 选育抗性品种

从长远来说,ToLCNDV 抗性品种的培育是一项艰巨的工作,但却是控制 ToLCNDV 最经济有效的手段。近期研究发现,抗性基因 *Ty-2* 和 *Ty-3* 联合使用能够增强番茄对 ToLCNDV 的抗性^[45], *Sw5a*能够提高番茄对 ToLCNDV 的抗性^[46-47]。下一步,需要对我国广泛种植的茄科和葫芦科作物的抗性进行评估,加强对 ToLCNDV 的致病机制和植物抗病毒机制的研究,挖掘针对 ToLCNDV 的抗性基因,为利用基因工程技术研发培育 ToLCNDV 的抗性品种提供靶标和策略。

参考文献

- [1] MAHY B W J, VAN REGENMORTEL M H V. Encyclopedia of virology [M]. London: Elsevier, 2008; 124–133.
- [2] EPPO; Tomato leaf curl New Delhi virus. EPPO datasheets on pests recommended for regulation [EB/OL]. [2022–10–15]. <https://gdeppoint> 2022.
- [3] MORIONES E, PRAVEEN S, CHAKRABORTY S. Tomato leaf curl New Delhi virus: an emerging virus complex threatening vegetable and fiber crops [J/OL]. Viruses, 2017, 9(10): 264. DOI: 10.3390/v9100264.
- [4] ZAIDI S S, MARTIN D P, AMIN I, et al. Tomato leaf curl New Delhi virus: a widespread bipartite begomovirus in the territory of monopartite begomoviruses [J]. Molecular Plant Pathology, 2017, 18(7): 901–911.
- [5] LI Ruichen, LIU Yi, YIN Chuanlin, et al. Occurrence of tomato leaf curl New Delhi virus in tomato (*Lycopersicon esculentum*) in China [J/OL]. Plant Disease, 2022. DOI: 10.1094/PDIS-06-22-1427-PDN.
- [6] GUO Chenliang, ZHU Yongzhe, ZHANG Youjun, et al. Invasion biology and management of sweetpotato whitefly (Hemiptera: Aleyrodidae) in China [J]. Journal of Integrated Pest Management, 2021, 12(1): 1–16.

- [7] ITO T, SHARMA P, KITTIPAKORN K, et al. Complete nucleotide sequence of a new isolate of tomato leaf curl New Delhi virus infecting cucumber, bottle gourd and muskmelon in Thailand [J]. Archives of Virology, 2008, 153(3): 611–613.
- [8] KUMAR R V, SINGH A K, SINGH A K, et al. Complexity of begomovirus and betasatellite populations associated with chilli leaf curl disease in India [J]. Journal of General Virology, 2015, 96(10): 3143–3158.
- [9] PRATAP D, KASHIKAR A R, MUKHERJEE S K. Molecular characterization and infectivity of a tomato leaf curl New Delhi virus variant associated with newly emerging yellow mosaic disease of eggplant in India [J/OL]. Virology Journal, 2011, 8: 305. DOI: 10.1186/1743-422X-8-305.
- [10] SIVALINGAM P N, SUMIYA K V, MALATHI V G. Carrot as a new host for a begomovirus: yellow mosaic disease of carrot reported in India [J]. New Disease Reports, 2011, 23(1): 34.
- [11] TAHIR M, HAIDER M S. First report of tomato leaf curl New Delhi virus infecting bitter melon in Pakistan [J]. Plant Pathology, 2005, 54(6): 807.
- [12] FORTES I M, SANCHEZ-CAMPOS S, FIALLO-OLIVÉ E, et al. A novel strain of tomato leaf curl New Delhi virus has spread to the Mediterranean Basin [J/OL]. Viruses, 2016, 8(11): 307. DOI: 10.3390/v8110307.
- [13] ZAIDI S S, SHAFIQ M, AMIN I, et al. Frequent occurrence of tomato leaf curl New Delhi virus in cotton leaf curl disease affected cotton in Pakistan [J/OL]. PLoS ONE, 2016, 11(5): e0155520. DOI: 10.1371/journal.pone.0155520.
- [14] MNARI-HATTAB M, ZAMMOURI S, BELKADHI M S, et al. First report of tomato leaf curl New Delhi virus infecting cucurbits in Tunisia [J]. New Disease Reports, 2015, 31(1): 21.
- [15] PANNO S, IACONO G, DAVINO M, et al. First report of tomato leaf curl New Delhi virus affecting zucchini squash in an important horticultural area of southern Italy [J]. New Disease Reports, 2016, 33(1): 6.
- [16] MARUTHI M N, REKHA A R, CORK A, et al. First report of tomato leaf curl New Delhi virus infecting tomato in Bangladesh [J]. Plant Disease, 2005, 89(9): 1011.
- [17] MIZUTANI T, DARYONO B S, IKEGAMI M, et al. First report of tomato leaf curl New Delhi virus infecting cucumber in central Java, Indonesia [J]. Plant Disease, 2011, 95(11): 1485.
- [18] YAZDANI-KHAMENEH S, GOLNARAGHI A R, RAKHS-HANDEHROO F. Report of a new begomovirus on melon in Iran [J]. New Disease Reports, 2013, 28(1): 17.
- [19] BANDARANAYAKE W, WICKRAMARACHCHI W, WICKRAMASINGHE H, et al. Molecular detection and characterization of begomoviruses associated with Cucurbitaceae vegetables in Sri Lanka [J]. Journal of the National Science

- Foundation of Sri Lanka, 2014, 42(3): 265–271.
- [20] RADOUANE N, TAHIRI A, EL GHADRAOUI L, et al. First report of tomato leaf curl New Delhi virus in Morocco [J]. New Disease Reports, 2018, 37(1): 2.
- [21] SCUSSEL S, CLAVERIE S, HOAREAU M, et al. First report of tomato leaf curl New Delhi virus and the whitefly *Bemisia tabaci* Asia1 species on tomato in the Seychelles [J]. New Disease Reports, 2018, 38(1): 2.
- [22] KHEIREDDINE A, SIFRES A, SÁEZ C, et al. First report of tomato leaf curl New Delhi virus infecting cucurbit plants in Algeria [J]. Plant Disease, 2019, 103(12): 3291.
- [23] ORFANIDOU C G, MALANDRAKI I, BERIS D, et al. First report of tomato leaf curl New Delhi virus in zucchini crops in Greece [J]. Journal of Plant Pathology, 2019, 101(3): 799.
- [24] DESBIEZ C, GENTIT P, COUSSEAU-SUHARD P, et al. First report of tomato leaf curl New Delhi virus infecting courgette in France [J/OL]. New Disease Reports, 2021, 43(2): e12006. DOI: 10.1002/ndr2.12006.
- [25] CHOWDHURY S, MUKHERJEE A, BASAK S, et al. Disruption of tomato TGS machinery by ToLCNDV causes reprogramming of vascular tissue-specific *TORNADO1* gene expression [J/OL]. Planta, 2022, 256(4): 78. DOI: 10.1007/s00425-022-03985-1.
- [26] PRASAD A, SHARMA N, CHIROM O, et al. The sly-miR166-*SlyHB* module acts as a susceptibility factor during ToLCNDV infection [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2022, 135(1): 233–242.
- [27] VINUTHA T, VANCHINATHAN S, BANSAL N, et al. Tomato auxin biosynthesis/signaling is reprogrammed by the geminivirus to enhance its pathogenicity [J/OL]. Planta, 2020, 252(4): 51. DOI: 10.1007/s00425-020-03452-9.
- [28] AGUILAR E, GARNELO G B, LOZANO-DURAN R. Recent advances on the plant manipulation by geminiviruses [J]. Current Opinion in Plant Biology, 2020, 56: 56–64.
- [29] FIALLO-OLIVÉ E, LETT J M, MARTIN D P, et al. ICTV virus taxonomy profile: *Geminiviridae* 2021 [J/OL]. Journal of General Virology, 2021, 102(12): 001696. DOI: 10.1099/jgv.0.001696.
- [30] SANGEETHA B, MALATHI V G, ALICE D, et al. A distinct seed-transmissible strain of tomato leaf curl New Delhi virus infecting chayote in India [J]. Virus Research, 2018, 258: 81–91.
- [31] KIL E J, VO T T B, FADHILA C, et al. Seed transmission of tomato leaf curl New Delhi virus from zucchini squash in Italy [J/OL]. Plants, 2020, 9(5): 563. DOI: 10.3390/plants9050563.
- [32] FORTES I, PÉREZ-PADILLA V, ROMERO-RODRÍGUEZ B, et al. The begomovirus tomato leaf curl New Delhi virus is seed-borne but not seed-transmitted in melon [J]. Plant Disease, 2023. DOI: 10.1094/PDIS-09-21-1930-RE.
- [33] RUIZ L, SIMON A, VELASCO L, et al. Biological characterization of tomato leaf curl New Delhi virus from Spain [J]. Plant Pathology, 2017, 66(3): 376–382.
- [34] YANG Xiuling, GUO Wei, LI Fangfang, et al. Geminivirus-associated betasatellites: exploiting chinks in the antiviral arsenal of plants [J]. Trends in Plant Science, 2019, 24(6): 519–529.
- [35] VENKATARAVANAPPA V, REDDY C N L, SHANKARAPPA K S, et al. Association of tomato leaf curl New Delhi virus, betasatellite, and alphasatellite with mosaic disease of spine gourd (*Momordica dioica* Roxb. Willd) in India [J/OL]. Iranian Journal of Biotechnology, 2019, 17(1): e2134. DOI: 10.21859/ijb.2134.
- [36] SIVALINGAM P N, VARMA A. Role of betasatellite in the pathogenesis of a bipartite begomovirus affecting tomato in India [J]. Archives of Virology, 2012, 157(6): 1081–1092.
- [37] SHAHID M S, MANSOOR S, BROWN J K, et al. Interaction of a tomato leaf curl New Delhi virus with a betasatellite enhances symptom severity in field-infected tomato plants [J]. Tropical Plant Pathology, 2021, 46(2): 169–174.
- [38] VENKATARAVANAPPA V, LAKSHMINARAYANA R C N, JALALI S, et al. Association of tomato leaf curl New Delhi virus DNA-B with bhendi yellow vein mosaic virus in okra showing yellow vein mosaic disease symptoms [J]. Acta Virologica, 2015, 59(2): 125–139.
- [39] SINGH A K, CHATTOPADHYAY B, CHAKRABORTY S. Biology and interactions of two distinct monopartite begomoviruses and betasatellites associated with radish leaf curl disease in India [J/OL]. Virology Journal, 2012, 9(1): 43. DOI: 10.1186/1743-422X-9-43.
- [40] KANAKALA S, JYOTHSNA P, SHUKLA R, et al. Asymmetric synergism and heteroencapsidation between two bipartite begomoviruses, tomato leaf curl New Delhi virus and tomato leaf curl Palampur virus [J]. Virus Research, 2013, 174(1): 126–136.
- [41] CHAKRABORTY S, VANITHARANI R, CHATTOPADHYAY B, et al. Supervirulent pseudorecombination and asymmetric synergism between genomic components of two distinct species of begomovirus associated with severe tomato leaf curl disease in India [J]. Journal of General Virology, 2008, 89(3): 818–828.
- [42] LI Fangfang, QIAO Rui, YANG Xiuling, et al. Occurrence, distribution, and management of tomato yellow leaf curl virus in China [J/OL]. Phytopathology Research, 2022, 4(1): 28. DOI: 10.1186/s42483-022-00133-1.
- [43] ROJAS M R, MACEDO M A, MALIANO M R, et al. World management of geminiviruses [J]. Annual Review of Phytopathology, 2018, 56: 637–677.

- [12] 金京, 谢榕, 李霞, 等. 3 种不同寄主植物对黄脊竹蝗取食偏好性和生长发育的影响[J]. 浙江农林大学学报, 2020, 37(6): 1143–1148.
- [13] 张守科, 张威, 舒金平, 等. 黄脊竹蝗趋泥行为激发与氮素收支的关系[J]. 生态学杂志, 2019, 38(10): 228–234.
- [14] FACKNATH S, LALLJEE B. Effect of soil-applied complex fertiliser on an insect-host plant relationship: *Liriomyza trifolii* on *Solanum tuberosum* [J]. Entomologia Experimentalis et Applicata, 2005, 115(1): 67–77.
- [15] 吕茂翠, 阮永明, 王媛媛, 等. 寄主植物对扶桑绵粉蚧生长发育和繁殖的影响[J]. 浙江师范大学学报(自然科学版), 2013, 36(2): 213–216.
- [16] SALGADO A L, SAASTAMOINEN M. Developmental stage-dependent response and preference for host plant quality in an insect herbivore [J]. Animal Behaviour, 2019, 150: 27–38.
- [17] JU Ruiting, WANG Feng, WAN Fanghao, et al. Effect of host plants on development and reproduction of *Rhynchophorus ferrugineus* (Olivier) (Coleoptera: Curculionidae) [J]. Journal of Pest Science, 2011, 84(1): 33–39.
- [18] 沈登荣, 何超, 张睿, 等. 6 种寄主对异迟眼蕈蚊生长发育和繁殖力的影响[J]. 西南师范大学学报(自然科学版), 2021, 46(2): 62–66.
- [19] HASSELL M P, SOUTHWOOD T R E. Foraging strategies of insects [J]. Annual Review of Ecology and Systematics, 1978, 9(1): 75–98.
- [20] COCROFT B, RODRIGUE R L, HUNT R E. Host shifts and
- signal divergence: mating signals covary with host use in a complex of specialized plant-feeding insects [J]. Biological Journal of the Linnean Society, 2010, 99(1): 60–72.
- [21] SHOBANA K, MURUGAN K, KUMAR A N. Influence of host plants on feeding, growth and reproduction of *Papilio polytes* (the common mormon) [J]. Journal of Insect Physiology, 2010, 56(9): 1065–1070.
- [22] TATE C D, HELLMICH R L, LEWIS L C. Evaluation of *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera: Crambidae) neonate preferences for corn and weeds in corn [J]. Journal of Economic Entomology, 2006, 99(6): 1987–1993.
- [23] ZALUCKI M P, CLARKE A R, MALCOLM S B. Ecology and behavior of first instar larval Lepidoptera [J]. Annual Review of Entomology, 2003, 47(1): 361–393.
- [24] 张娜, 郭建英, 万方浩, 等. 甜菜夜蛾对不同寄主植物的产卵和取食选择[J]. 昆虫学报, 2009, 52(11): 1229–1235.
- [25] 袁志华, 郭井菲, 王振营, 等. 亚洲玉米螟幼虫对不同寄主植物的取食选择性[J]. 植物保护学报, 2013, 40(3): 205–210.
- [26] GRIPENBERG S, MAYHEW P J, PARNELL M, et al. A meta-analysis of preference-performance relationships in phytophagous insects [J]. Ecology Letters, 2010, 13(3): 383–393.
- [27] SHIKANO I, AKHTAR Y, ISMAN M B. Relationship between adult and larval host plant selection and larval performance in the generalist moth, *Trichoplusia ni* [J]. Arthropod-Plant Interactions, 2010, 4(3): 197–205.

(责任编辑: 杨明丽)

(上接 18 页)

- [44] RODRIGUEZ E, TELLEZ M M, JANSSEN D. Whitefly control strategies against tomato leaf curl New Delhi virus in greenhouse zucchini [J/OL]. International Journal of Environmental Research and Public Health, 2019, 16(15): 2673. DOI: 10.3390/ijerph16152673.
- [45] PRASANNA H C, SINHA D P, RAI G K, et al. Pyramiding *Ty-2* and *Ty-3* genes for resistance to monopartite and bipartite tomato leaf curl viruses of India [J]. Plant Pathology, 2015, 64(2): 256–264.
- [46] SHARMA N, SAHU P P, PRASAD A, et al. The *Su5a* gene

confers resistance to ToLCNDV and triggers an HR response after direct AC4 effector recognition [J/OL]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2021, 118(33): e2101833118. DOI: 10.1073/pnas.2101833118.

- [47] SHARMA N, PRASAD A, PRASAD M. Role of the *Su5* gene cluster in the fight against plant viruses [J/OL]. Journal of Virology, 2022, 96(5): e0208421. DOI: 10.1128/jvi.02084–21.

(责任编辑: 杨明丽)

(上接 59 页)

- [35] 张晓龙. 云南松及其近缘种树皮挥发性成分及原花青素分布式样研究[D]. 昆明: 云南大学, 2015.
- [36] XIA Yihan, ZHANG Yanan, HOU Xiaoqing, et al. Large number of putative chemoreception and pheromone biosynthesis genes revealed by analyzing transcriptome from ovipositor-pheromone glands of *Chilo suppressalis* [J/OL]. Scientific Reports, 2015, 5: 7888. DOI: 10.1038/srep07888.

- [37] KLINNER C F, CHRISTOPHER K, CHRISTINE M, et al. Functional olfactory sensory neurons housed in olfactory sensilla on the ovipositor of the hawkmoth *Manduca sexta* [J/OL]. Frontiers in Ecology and Evolution, 2016, 4: 130. DOI: 10.3389/fevo.2016.00130.

(责任编辑: 杨明丽)