

# 棉铃虫不同地理种群 滞育诱导的光敏感性的比较

陈元生<sup>1,2</sup> 陈超<sup>1</sup> 刘兴平<sup>1</sup> 匡先钜<sup>1</sup> 薛芳森\*

(1. 江西农业大学 昆虫研究所 江西 南昌 330045; 2. 江西环境工程职业学院 江西 赣州 341000)

**摘要:** 为探明棉铃虫(*Helicoverpa armigera*) 滞育诱导的光敏感性的地理变异, 本文系统调查了棉铃虫江西永修种群、山东泰安种群和辽宁喀佐种群幼虫在 20 °C 交替接受长光周期(L16:D8) 和短光周期(L12:D12) 下的滞育诱导的光敏感阶段。当用 5 d 长光周期干扰生长在短光周期(L12:D12) 背景条件下的幼虫时, 最高光敏感期: 永修种群出现在 4 龄第 4 天至 5 龄第 3 天(77.5%~93.7% 个体发育), 泰安种群出现在 3 龄第 5 天至 5 龄第 1 天(64.06%~89.55% 个体发育), 喀佐种群出现在第 6 龄(57.69%~60.78% 个体发育)。当泰安和喀佐种群幼虫分别饲养在交替的短光周期(L12:D12) 和长光周期(L16:D8) 时, 泰安种群幼虫光敏感龄期主要出现在 5 龄前, 而喀佐种群幼虫光敏感龄期主要出现在 4 龄后。这些结果揭示了棉铃虫滞育诱导的光敏感性存在地理变异。

**关键词:** 棉铃虫; 滞育; 光周期; 诱导; 敏感虫期; 地理种群

中图分类号: Q965 文献标志码: A 文章编号: 1000-2286(2012)02-0288-06

## Comparisons of Photosensitivity of Diapause during Larval Development among Different Geographic Populations of *Helicoverpa armigera*

CHEN Yuan-sheng<sup>1,2</sup>, CHEN Chao<sup>1</sup>, LIU Xing-ping<sup>1</sup>,  
KUANG Xian-ju<sup>1</sup>, XUE Fang-sen<sup>1\*</sup>

(1. Institute of Entomology, Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045, China; 2. Jiangxi Environmental Engineering Vocational College, Ganzhou 341000, China)

**Abstract:** In order to understand whether there is geographic variation of photosensitive larval instar for diapause induction in *Helicoverpa armigera*, the sensitive stage for photoperiodic induction of pupal diapause was investigated by transferring larvae between long photoperiod (L16:D8) and short photoperiod (L12:D12) under the condition of 20 °C in 3 different geographic populations (Yongxiu, 29.04°N, 115.82°E; Taian, 36.15°N, 116.59°E; Kazuo, 41.34°N, 120.27°E). When the photoperiodic background of L12:D12 was interrupted by 5 × L16:D8 at different larval stages, the most photosensitive stage occurred in the L4/4 to the L5/3 stages for Yongxiu population, the L3/5 to the L5/1 stages for Taian population and the L6 stage for Kazuo population. When Taian population and Kazuo population were exposed to alternating short photoperiod and long photoperiod, respectively, Taian population showed the most photosensitive stage before the fifth instar, Kazuo population showed the most photosensitive stage after the fourth instar. These results reveal that the most photosensitive stages are different in different geographic populations in *H. armigera*.

收稿日期: 2011-11-21 修回日期: 2012-01-09

基金项目: 国家自然科学基金项目(31060243)

作者简介: 陈元生(1967—) 男 副教授 博士生 主要从事昆虫生物学和滞育生理生态研究 E-mail: srzycys@163.com;

\* 通讯作者: 薛芳森 教授 E-mail: xue\_fangsen@hotmail.com。

**Key words:** *Helicoverpa armigera*; diapause; photoperiod; induction; sensitive stage; geographic population

棉铃虫(*Helicoverpa armigera* Hübner) 是亚洲、澳大利亚、非洲和欧洲作物上为害最严重的害虫之一, 寄主植物有 200 多种, 给农业生产造成了严重影响。棉铃虫是以蛹越冬兼性滞育的多化性昆虫, 其滞育是由短日照和低温诱导的<sup>[1-2]</sup>。关于棉铃虫滞育诱导的敏感虫期, 国内外很多学者进行了研究, 但得出的结果并不一致。Kurban 等<sup>[3]</sup>认为日本冈山的棉铃虫光期诱导的最敏感期是幼虫 5 龄初期。国内学者一般认为诱导滞育的敏感虫期是幼虫 4~5 龄或 5~6 龄期<sup>[4]</sup>。蒋明星等<sup>[5]</sup>认为 5~6 龄幼虫为江苏丰县棉铃虫主要敏感虫期。王方海等<sup>[6]</sup>从生理角度分析了采自河南郑州的棉铃虫, 推测 5~6 龄幼虫是产生滞育的主要敏感虫期, 而 6 龄幼虫是最敏感虫期。吴孔明等<sup>[1]</sup>认为河南新乡棉铃虫整个幼虫期是感受滞育信号的敏感虫态, 而且不同虫龄间感受程度差别不大。导致这些研究结果不一致的原因是什么? 有人认为是由于诱导环境的差异造成的<sup>[7]</sup>, 也有人推测可能是由于地理种群适应性不同所致<sup>[8]</sup>。Danks<sup>[9]</sup>认为绝大多数以蛹滞育的昆虫都是在幼虫期对滞育诱导敏感, 蛹滞育的表达主要是受到幼虫期实验环境条件的影响, 敏感虫期的变异取决于整个生活史环境条件正常变化比率, 也与昆虫所处的纬度有关。为此, 笔者采集中国不同纬度的棉铃虫开展了光敏感虫期研究, 以期探明棉铃虫滞育诱导的光敏感性是否存在地理变异。研究棉铃虫不同地理种群滞育诱导的光敏感性差异, 对了解该害虫的生态适应性具有重要意义。

## 1 材料与方法

### 1.1 供试虫源

供试棉铃虫分别于 2010 年 7—8 月采自江西永修(以下简称为 YX, 29.04°N, 115.82°E)、山东泰安(以下简称为 TA, 36.15°N, 116.59°E) 玉米田和辽宁喀佐(以下简称为 KZ, 41.34°N, 120.27°E) 棉花田, 采集的均为高龄幼虫, 采集幼虫不少于 100 头。幼虫在室内用人工饲料(参照 Wu<sup>[10]</sup>的方法)、在 25℃、L16:D8 的光周期条件下饲养, 3 龄前在 24 孔板内群养, 3 龄后在 21 孔冰格板内单养, 成虫用复合维生素糖水饲喂<sup>[11]</sup>, 连续繁殖 3 代后的幼虫用于试验。

### 1.2 试验方法

1.2.1 方法一 在恒温 20℃ 条件下(各种群在此温度下滞育率高, YX 种群高于 22℃ 时不滞育, 所以选择 20℃ 作为测试温度), 在幼虫发育的不同阶段, 即幼虫孵化后的当天开始, 每隔 2 d 分别用 5 d 长光照(L16:D8)(非滞育诱导的光周期) 干扰生长在短光照(L12:D12)(滞育诱导的光周期) 背景下的幼虫, 共 14 个处理(图 1) 3 次重复; 或用 5 d 短光照(L12:D12) 干扰生长在长光照(L16:D8) 背景下的幼虫, 共 14 个处理(图 2) 3 次重复。

1.2.2 方法二 在恒温 20℃ 条件下, 将不同龄期或连续若干个龄期的幼虫进行长光照(L16:D8) 和短光照(L12:D12) 不同组合的交替处理, 共 22 个处理(表 1) 3 次重复。

以上实验均在新苗光照培养箱 GZX-250BS-Ⅲ 中进行, 光照强度为 500~700 lx, 箱内的温度变化为 ±0.5℃。观察记录各组幼虫的龄期及化蛹情况, 统计滞育率。

### 1.3 滞育蛹的判断

棉铃虫滞育蛹的判断依据蛹的眼点移动情况判断, 在 20℃ 下, 化蛹后 15 d 眼点位置仍无变化的蛹判定为滞育个体<sup>[12]</sup>。

### 1.4 数据分析

试验数据中各处理间滞育率的差异分析采用 SPSS13.0 软件中的 Crosstabs(交叉表) 法中的卡方检验法(Chi-square)。种群间差异性用 one-way ANOVA 进行方差分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同地理种群幼虫最高光敏感期的比较

在这个实验中, 在恒温 20℃、短光周期(L12:D12) 条件下, 永修种群的滞育率为 93.75%, 泰安和喀佐种群的滞育率均为 100%; 在恒温 20℃、长光周期(L16:D8) 条件下, 3 个种群的滞育率均为 0.00%。

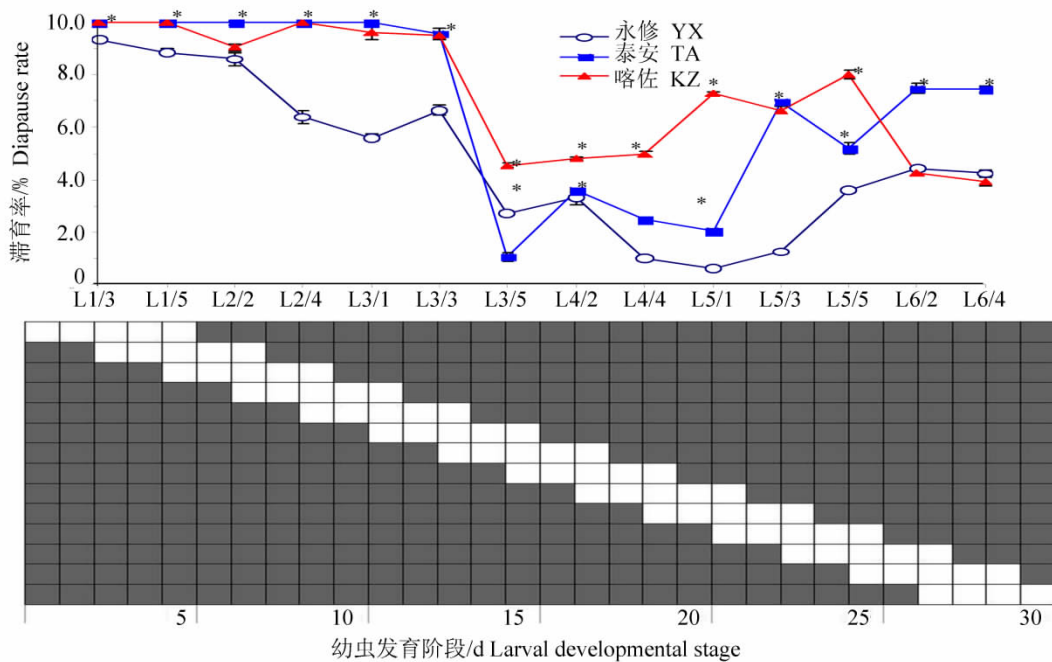


图 1 永修(YX)、泰安(TA)和喀佐(KZ)3个不同地理种群棉铃虫在幼虫发育不同阶段用5 d长光周期(L16:D8)干扰以短光周期L12:D12为背景的光敏感反应。“\*”表示同一干扰位点上不同地理种群滞育率差异显著(one-way ANOVA,  $P < 0.05$ )；图表中1格代表1天,灰色代表短光周期(L12:D12),白色代表长光周期(L16:D8),L1/3表示幼虫第1龄的第3天(图2及表1相同)。各点的样本数为:35~97。

Fig. 1 Response of photosensitivity at different developmental stages after receiving 5 long photoperiod (L16:D8) which interrupted the background photoperiod of short photoperiod L12:D12 in Yongxiu, Taian and Kazuo populations of *H. armigera*. \* indicates significantly difference in diapause rate at the same interrupting point in different populations (one-way ANOVA,  $P < 0.05$ ); One cell in chart represents 1 day, gray bars represent short photoperiod L12:D12, white bars represent long photoperiod L16:D8. L1/3 means the third day of the first instar (the same in Figure 2 and Table 1).  $n = 35 \sim 97$  for each point.

当每隔2 d分别用5 d长光周期(L16:D8)干扰生长在短光周期(L12:D12)背景条件下的幼虫时,3个地理种群滞育率在各个干扰位点均存在显著差异( $P < 0.05$ ),最高光敏感阶段也不同(图1)。永修(YX)种群以幼虫孵化后的19~23 d(相应的4龄第4天至5龄第3天)对光最敏感,滞育被最有效地抑制了,滞育率仅为6.33%~12.50%。泰安(TA)种群以幼虫孵化后的15~20 d(相应的3龄第5天至5龄第1天)光干扰对滞育的抑制效果最好,分别抑制了64.06%~89.55%的滞育。喀佐(KZ)种群则以幼虫孵化后的26~30 d(相应的6龄)光干扰对滞育的抑制效果最好,分别抑制了57.69%~60.78%的滞育。从图1还可看出,在大多数光干扰位点,滞育抑制的效果南方种群高于北方种群。

当每隔2 d分别用5 d短光周期(L12:D12)干扰生长在长光周期(L16:D8)背景条件下的幼虫时,虽然3个地理种群滞育的诱导率都很低(图2),但光敏感阶段与图1基本相似。YX种群以幼虫孵化后的23 d(相应的5龄第3天)光干扰最有效地诱导了滞育(2.74%)。TA种群以幼虫孵化后的19 d(相应的4龄第4天)光干扰最有效地诱导了滞育(4.55%)。KZ种群则以幼虫孵化后的26~28 d(相应6龄)光干扰最有效地诱导了滞育(分别为1.56%和1.96%)。

比较图1和图2可看出,5 d长光周期可明显抑制滞育的发生,但5 d短光周期不足以诱导滞育或滞育率极低,表明长光周期比短光周期有更强烈的作用效果。

## 2.2 不同地理种群交替感受短光周期和长光周期的光敏感性比较

表1比较了在恒温20℃条件下泰安和喀佐种群在幼虫期交替感受短光周期(L12:D12)和长光周期(L16:D8)滞育的发生。从表1可见,这两个地理种群感应光周期的敏感性明显不同。TA种群在第1龄、1~2龄、1~3龄、1~4龄幼虫期接受长光周期(L16:D8)处理,滞育均不同程度被抑制(见表1处理7、12、16和19),随着处理龄期的增加,滞育率由77.17%降至0.00%,表明TA种群幼虫光敏感龄期主

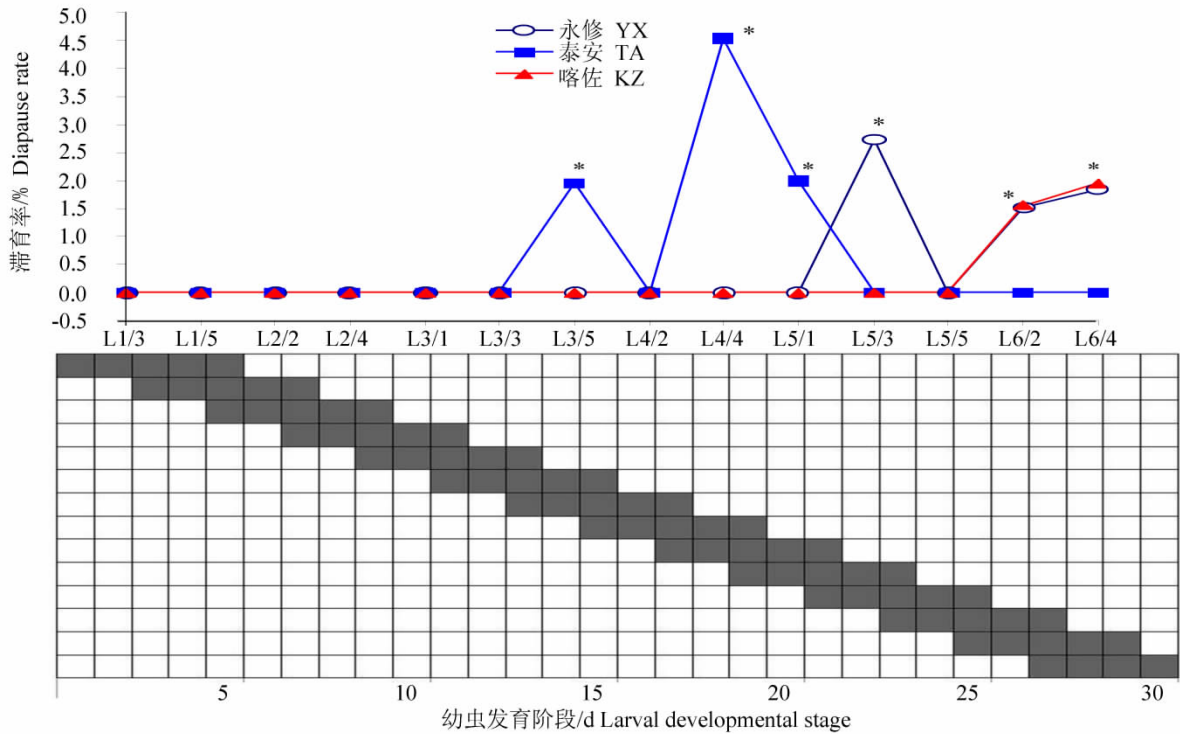


图 2 永修(YX)、泰安(TA)和喀佐(KZ) 3 个不同地理种群棉铃虫在幼虫发育不同阶段用 5 d 短光照(L12:D12) 干扰以长光照 L16:D8 为背景的光敏感反应. 各点的样本数为: 41~88.

Fig. 2 Response of photosensitivity at the different developmental stages after receiving 5 short photoperiod (L12:D12) which interrupted the background photoperiod of long photoperiod L16:D8 in Yongxiu, Taian and Kazuo populations of *H. armigera*.  $n = 41 \sim 88$  for each point.

要出现在 5 龄前; 而 KZ 种群在第 1 龄、1~2 龄、1~3 龄幼虫期接受长光周期(L16:D8) 处理时, 滞育没有受到影响(100%), 1~4 龄幼虫接受长光周期处理的滞育率亦达到 80%, 表明 KZ 种群幼虫光敏感龄期主要出现在 4 龄后。

从表 1 还可看出, TA 种群需要接受连续 4 个龄期的短光周期处理才能诱导 50% 以上的个体滞育(见表 1 处理 2、3 和 7), 而 KZ 种群仅在 5~6 龄幼虫接受了短光周期处理就诱导了 80% 个体滞育(见表 1 处理 19), 在 6 龄幼虫接受了长光周期处理抑制了 73.81% 个体滞育(表 1 处理 2), 进一步表明 KZ 种群感应光周期最敏感阶段为 6 龄幼虫。

### 3 讨论

大多数以蛹滞育的昆虫, 感应光周期的敏感阶段多出现在幼虫期<sup>[9, 13-14]</sup>。Danks<sup>[9]</sup>认为, 昆虫对滞育诱因的敏感性及其变异取决于整个生活史环境条件正常变化比率, 也与昆虫所处的纬度、习性和季节有关<sup>[15]</sup>。本试验首次揭示了棉铃虫不同地理种群蛹滞育诱导的光敏感性存在差异。当用 5 d 长光周期(L16:D8) 干扰生长在短光周期(L12:D12) 背景条件下的幼虫时, 最有效的滞育抑制永修种群出现在 4 龄第 4 天至 5 龄第 3 天(77.5%~93.7% 个体发育), 泰安种群出现在 3 龄第 5 天至 5 龄第 1 天(64.06%~89.55% 个体发育), 喀佐种群出现在 6 龄(57.69%~60.78% 个体发育)(图 1)。当用 5d 短光周期(L12:D12) 干扰生长在长光周期(L16:D8) 背景条件下的幼虫时, 虽然 3 个地理种群滞育的诱导率均很低(图 2), 但光敏感阶段与图 1 基本相似。在恒温 20℃ 条件下, 泰安和喀佐种群在幼虫期交替感受短光周期(L12:D12) 和长光周期(L16:D8) 的试验也表明, 泰安种群幼虫光敏感龄期主要出现在 5 龄前, 而喀佐种群幼虫光敏感龄期主要出现在 4 龄后。

目前, 关于棉铃虫滞育诱导的敏感虫期, 国内外学者研究的结果并不一致, 其中的原因除了与实验条件的不一致(如不同的温度、不同的光周期) 有关外, 也可能与所研究的地理种群有关。在笔者的实验中, 将采自 3 个不同地理纬度的棉铃虫, 分别在 25℃、L16:D8 条件下饲养 3 代后统一在 20℃ 条件下, 通过幼虫在长光周期(L16:D8) 与短光周期(L12:D12) 之间交替从而导致滞育诱导或滞育抑制来判断

表 1 幼虫 20 °C 下交替感受光周期 L12: D12 和 L16: D8 的滞育反应

Tab. 1 The diapause rate after receiving photoperiod of L12 : D12 and L16 : D8 at larval stages at 20 °C

处理 Treatments	幼虫龄期 Larval instars						滞育率/% Diapause rate ( Mean ± SD. )	
	1 龄 1 <sup>st</sup>	2 龄 2 <sup>nd</sup>	3 龄 3 <sup>rd</sup>	4 龄 4 <sup>th</sup>	5 龄 5 <sup>th</sup>	6 龄 6 <sup>th</sup>	TA	KZ
1	-	-	-	-	-	-	83.33 ± 2.99 a	100 ± 0.00 b
2	-	-	-	-	-	-	64.71 ± 1.07 b	26.19 ± 0.87 a
3	-	-	-	-	-	-	57.14 ± 1.61 b	11.54 ± 0.62 a
4	-	-	-	-	-	-	0.00 ± 0.00 a	11.54 ± 0.48 b
5	-	-	-	-	-	-	0.00 ± 0.00 a	11.54 ± 0.55 b
6	-	-	-	-	-	-	0.00 ± 0.00 a	0.00 ± 0.00 a
7	-	-	-	-	-	-	77.17 ± 3.05 a	100 ± 0.00 b
8	-	-	-	-	-	-	28.57 ± 0.91 a	25.00 ± 0.93 a
9	-	-	-	-	-	-	19.35 ± 0.67 a	16.67 ± 0.33 a
10	-	-	-	-	-	-	0.00 ± 0.00 a	9.09 ± 0.26 b
11	-	-	-	-	-	-	0.00 ± 0.00 a	0.00 ± 0.00 a
12	-	-	-	-	-	-	39.47 ± 1.23 a	100 ± 0.00 b
13	-	-	-	-	-	-	33.33 ± 0.97 b	16.67 ± 0.81 a
14	-	-	-	-	-	-	3.17 ± 0.44 b	16.67 ± 0.74 a
15	-	-	-	-	-	-	0.00 ± 0.00 a	0.00 ± 0.00 a
16	-	-	-	-	-	-	25.00 ± 0.53 a	100 ± 0.00 b
17	-	-	-	-	-	-	6.82 ± 0.37 a	9.09 ± 0.77 a
18	-	-	-	-	-	-	3.33 ± 0.28 a	0.00 ± 0.00 a
19	-	-	-	-	-	-	0.00 ± 0.00 a	80.00 ± 2.16 b
20	-	-	-	-	-	-	0.00 ± 0.00 a	0.00 ± 0.00 a
21	-	-	-	-	-	-	0.00 ± 0.00 a	19.60 ± 0.59 b
22	-	-	-	-	-	-	0.00 ± 0.00 a	0.00 ± 0.00 a

同一行不同字母表示同一行数据差异显著 ( one - way ANOVA ,  $P < 0.05$  ) , 各处理样本数为 30 ~ 94.

Values in the same row followed by different letters are significantly different by Duncan's multiple range test and one - way analysis of variance ( one - way ANOVA ,  $P < 0.05$  ) .  $n = 30 \sim 94$  for each treatment.

滞育的光敏感龄期。即 实验是在相同的实验条件下进行的 , 排除了环境、季节和寄主植物的影响。因此 我们的研究结果真实反映了棉铃虫滞育诱导的光敏感虫期存在地理变异。

有些昆虫滞育诱导的敏感期或多或少贯穿幼虫发育的始终 , 其滞育是由光周期的累积量所决定的<sup>[9]</sup> , 如几种实夜蛾属 ( *Heliothis* ) 昆虫<sup>[12, 16-21]</sup> , 每个阶段对光周期变化或多或少均有反应 , 并呈现一个积累的过程。我们的实验也证明了棉铃虫蛹滞育的诱导是由幼虫期接受的短光周期的累积量所决定 , 即仅用 5 d 的短光周期 ( L12: D12 ) 是不足以引起滞育发生或滞育率极低 , 需要连续若干个龄期感受短光周期才能有效诱导滞育。我们还发现 棉铃虫滞育诱导需求的短光周期循环数亦存在地理变异 , 如 KZ 种群在第 5 和 6 龄幼虫接受短光周期处理 , 滞育率高达 80% ( 表 1 处理 19 ) ; 而 TA 种群在第 2 龄至第 6 龄接受短光周期处理 , 滞育率才达到 77.17% ( 表 1 处理 7 ) 。显然 , TA 种群滞育的诱导需要更多的短光周期循环数。

参考文献:

[1] 吴孔明, 郭予元. 棉铃虫滞育的诱导因素研究 [J]. 植物保护学报, 1995, 22(4): 331-336.  
 [2] 薛芳森, 尹益寿, 赵凤霞, 等. 棉铃虫江西种群化性的研究 [J]. 江西农业大学学报, 2000, 22(3): 331-333.  
 [3] Kurban A, Yoshida H, Izumi Y, et al. Pupal diapause of *Helicoverpa armigera*: sensitive stage for photoperiodic induction [J]. Applied Entomology and Zoology, 2005, 40(3): 457-460.  
 [4] 何忠, 席瑞华, 张丽英. 棉铃虫滞育敏感虫期的研究 [J]. 动物学集刊, 1995, 12: 40-43.  
 [5] 蒋明星, 谢立群, 张孝羲. 棉铃虫的滞育诱导特性 [J]. 应用生态学报, 1999, 10(1): 60-62.  
 [6] 王方海, 龚和. 滞育和非滞育棉铃虫血淋巴类固醇蜕皮素含量变化的比较 [J]. 昆虫学报, 1997, 40(3): 261-264.

- [7]郭予元. 棉铃虫的研究[M]. 北京: 中国农业出版社, 1998: 32.
- [8]杨燕涛, 谢宝瑜, 高增祥, 等. 棉铃虫滞育与抗逆性研究进展[J]. 昆虫知识, 2001, 38(4): 246-251.
- [9]Danks H V. Insect dormancy: an ecological perspective[M]. Ottawa: Biological Survey of Canada, 1987: 70-82.
- [10]Wu K J, Gong P Y. A new and practical artificial diet for the cotton bollworm[J]. Entomologia Sinica, 1997, 14(3): 277-282.
- [11]梁革梅, 谭维嘉, 郭予元. 人工饲养棉铃虫技术的改进[J]. 植物保护, 1999, 25(2): 15-17.
- [12]Cullen J M, Browning T O. The influence of photoperiod and temperature on the induction of diapause in pupae of *Heliothis punctigera* [J]. Journal of Insect Physiology, 1978, 24(8/9): 595-601.
- [13]Tauber M J, Tauber C A, Masaki S. Seasonal adaptations of insects[M]. Oxford: Oxford University Press, 1986: 411.
- [14]Xue F S, Spieth H R, Li A Q, et al. The role of photoperiod and temperature in determination of summer and winter diapause in the cabbage beetle *Colaphellus bowringi* (Coleoptera: Chrysomelidae) [J]. Journal of Insect Physiology, 2002, 48: 279-286.
- [15]孙莉, 何海敏, 薛芳森. 昆虫滞育的地理变异[J]. 江西农业大学学报, 2007, 29(6): 922-927.
- [16]Adkisson P L, Roach S H. A mechanism for seasonal discrimination in the photoperiodic induction of pupal diapause in the bollworm *Heliothis zea* (Boddie) [M]. National Academy of Science, Washington D C, 1971: 662.
- [17]Benschoter C A. Influence of light manipulation on diapause of *Heliothis zea* and *H. virescens* [J]. Annals of the Entomological Society of America, 1968, 65(5): 1272-1274.
- [18]Benschoter C A. Culturing *Heliothis* species (Lepidoptera: Noctuidae) for investigation of photoperiod and diapause relationships [J]. Annals of the Entomological Society of America, 1970, 63(3): 699-701.
- [19]Phillips J R, Newsom C D. Diapause in *Heliothis zea* and *Heliothis virescens* (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. Annals of the Entomological Society of America, 1966, 59(1): 154-159.
- [20]Roach S H, Adkisson P L. Role of photoperiod and temperature in the induction of pupal diapause in the bollworm, *Heliothis zea* [J]. Journal of Insect Physiology, 1970, 16(8): 1591-1597.
- [21]Wellso S G, Adkisson P L. A long-day short-day effect in the photoperiodic control of the pupal diapause of the bollworm, *Heliothis zea* (Boddie) [J]. Journal of Insect Physiology, 1966, 12(12): 1455-1465.

~~~~~

(上接第 269 页)

- [14]Tan Z Y, Wada Y, Chen J S, et al. Inter- and intralinear recombinants are common in natural populations of *Turnip mosaic virus* [J]. General Virology, 2004, 85(9): 2683-2696.
- [15]Wang H Y, Liu J L, Gao R, et al. Complete genomic sequence analyses of *Turnip mosaic virus* basal-BR isolates from China [J]. Virus Genes, 2009, 38(3): 421-428.
- [16]Tian Y P, Zhu X P, Liu J L, et al. Molecular characterization of the 3' terminal region of *Turnip mosaic virus* isolates from Eastern China [J]. Phytopathology, 2007, 155(6): 333-341.
- [17]Suehiro N, Natsuaki T, Watanabe T, et al. An important determinant of the ability of *Turnip mosaic virus* to infect *Brassica* spp. and/or *Raphanus sativus* is in its P3 protein [J]. General Virology, 2004, 85(7): 2087-2098.
- [18]Jenner C E, Wang X W, Tomimura K, et al. The dual role of the potyvirus P3 protein of turnip mosaic virus as a symptom and a virulence determinant in brassicas [J]. Molecular Plant-Microbe Interactions, 2003, 16(9): 777-784.
- [19]Chung B Y, Miller W A, Atkins J F, et al. An overlapping essential gene in the Potyviridae [J]. The National Academy of Sciences, 2008, 105(15): 5897-5902.
- [20]宋云枝, 李玲玲, 朱常香, 等. 芜菁花叶病毒山东分离物外壳蛋白基因的克隆及序列分析 [J]. 中国农业科学, 2005, 38(3): 504-510.
- [21]庄木, 王晓武, 李艳双, 等. 芜菁花叶病毒外壳蛋白基因的克隆与序列分析 [J]. 中国蔬菜, 2006(3): 6-8.
- [22]Petrzik K, Lehmann P. Classification of *Turnip mosaic virus* isolates according to the 3'-untranslated region [J]. Acta Virologica, 1996, 40(3): 151-155.
- [23]施曼玲. 芜菁花叶病毒欧亚分离物 HC-Pro 基因的克隆和序列分析 [J]. 植物病理学报, 2007, 37(4): 383-389.
- [24]Urcuqui-Inchima S, Haenni A L, Bernardi F. Potyvirus proteins: a wealth of functions [J]. Virus Research, 2001, 74(1): 157-175.
- [25]Tan Z Y, Gibbs A J, Tomitaka Y, et al. Mutations in *Turnip mosaic virus* genomes that have adapted to *Raphanus sativus* [J]. General Virology, 2005, 86(2): 501-510.
- [26]Jenner C E, Tomimura K, Ohshima K, et al. Mutations in *Turnip mosaic virus* P3 and cylindrical inclusion proteins are separately required to overcome two brassica napus resistance genes [J]. Virology, 2002, 300(1): 50-59.