

四、蚜蟲傳播植物病毒

(一)、蚜蟲

蚜蟲在昆蟲分類屬半翅目(Hemiptera)、胸吻亞目(*Sternorrhyncha*)、常蚜科 Aphididae)。已知至少1000種植物病毒中之275種，經由192種蚜蟲媒介傳播(Fauquet *et al.* 2005)。

- 1.口器：蚜蟲為刺吸式口器(piercing-sucking type)。大小顎特化為四根長針；上唇甚小呈三角形；下唇特化成分節之向外伸延的長錐管狀喙(proboscis)，自第一對足基節開口。喙外(上)表面有一條溝縫，內包裹二對口針，大顎針在外，其尖端具齒狀凸起，取食時司管穿刺寄主植物組織細胞；食道(food channel)及唾液管(salivary duct)由小顎形成，小顎口針具彎曲性司吸取寄主汁液(圖一)。
- 2.取食行為：蚜蟲開始取食時口針會分泌一滴膠狀唾液，口針迅速穿刺物表皮進行勘探(probing)，蚜蟲可能暫時性取食(非適宜寄主)；如遇適宜寄主口針會在勘探時沿細胞間分泌唾液鞘，順著唾液鞘繼續往深層穿越，直到韌皮部篩管(需時數分~數小時)。到達韌皮部篩管時僅小顎口針順細胞間穿入，藉由植物細胞壁的壓縮使口針尖張開而使食道管或唾液管暴露於篩管中吸取寄主植物汁液。
- 3.生活史：在溫帶地區蚜蟲冬、春季常於第一寄主(primary host)，夏、秋季在第二寄主(second host)輪迴寄生，並有多態蟲型產生。桃蚜(*Myzus persicae*)是植物病毒的重要媒介昆蟲，它以桃(*Prunus* spp.)為第一寄主，與超過50科植物之第二寄主輪迴寄生完成生活環(life cycle)。在台灣一年四季都有蚜蟲發生，主要行胎生以繁衍後代，當棲群密度高時會產生有翅型進行遷移。在高緯度或低溫季節會有產卵現象。

(二)、傳播病毒的型式

1.非持續性傳播(non-persistent or stylet borne transmission)

大多數蚜蟲以非持續性方式(non-persistent manner)傳播植物病毒。這些病毒包括Alfavirus, Caulimovirus, Cucumovirus, Fabavirus, Macluravirus及Potyvirus等，有關各屬(群)病毒之理、化性可參考附表一及附圖一。

(1)獲毒時間(acquisition feeding period)：通常是數秒鐘。此時間內蚜蟲口針穿入表皮細胞進行短促刺探(short probing)，即蚜蟲口針在寄主植物表皮細胞汁液吸取樣品(sampling)，以辨識寄主植物，若非寄主植物，可再行近距遷移，直到找到寄主為止。如刺探植物是病毒之罹病植物，則蚜蟲可能因此而獲毒。

(2)保毒時間(retention time)：蚜蟲在獲毒取食後隨即開始消失其傳毒的能力，並無潛伏期及保毒時間；換言之，蚜蟲在獲毒取食後立即取

食健康植物即將病毒傳播。在一定試驗條件下，保毒時間的長短受溫度、接種植物、蚜蟲種類及蟲型等之影響。在國內，方懷聖(1986)於室內進行桃蚜傳播菸草脈綠嵌紋病毒(*Tobacco vein banding mosaic virus*, TVBMV)試驗獲悉桃蚜獲毒前飢餓0秒~1小時會提升傳毒蟲率；最短獲毒時間5秒，獲毒時間1~3分鐘傳毒蟲率最高為60~70%，延長至10小時遞減為4%；保毒時間0~30分鐘傳毒蟲率為75~77%；0.5~6小時傳毒蟲率劇減。8~24小時除12及14小時分別出現12.5及10%之傳毒蟲率外，其餘時間則無法傳毒。單隻帶毒桃蚜每10秒接種一次，連續六次測試結果單隻桃蚜帶毒後可連續傳毒1~4次，但以一次者居多，且發病株多集中在測試之第1株。各期蚜蟲均可傳播病毒，若蟲之傳毒力隨齡期增加而增強，4齡若蟲之傳毒蟲率高達80%；脫皮後1日齡成蟲傳毒力最高，7日齡成蟲傳毒力漸減。

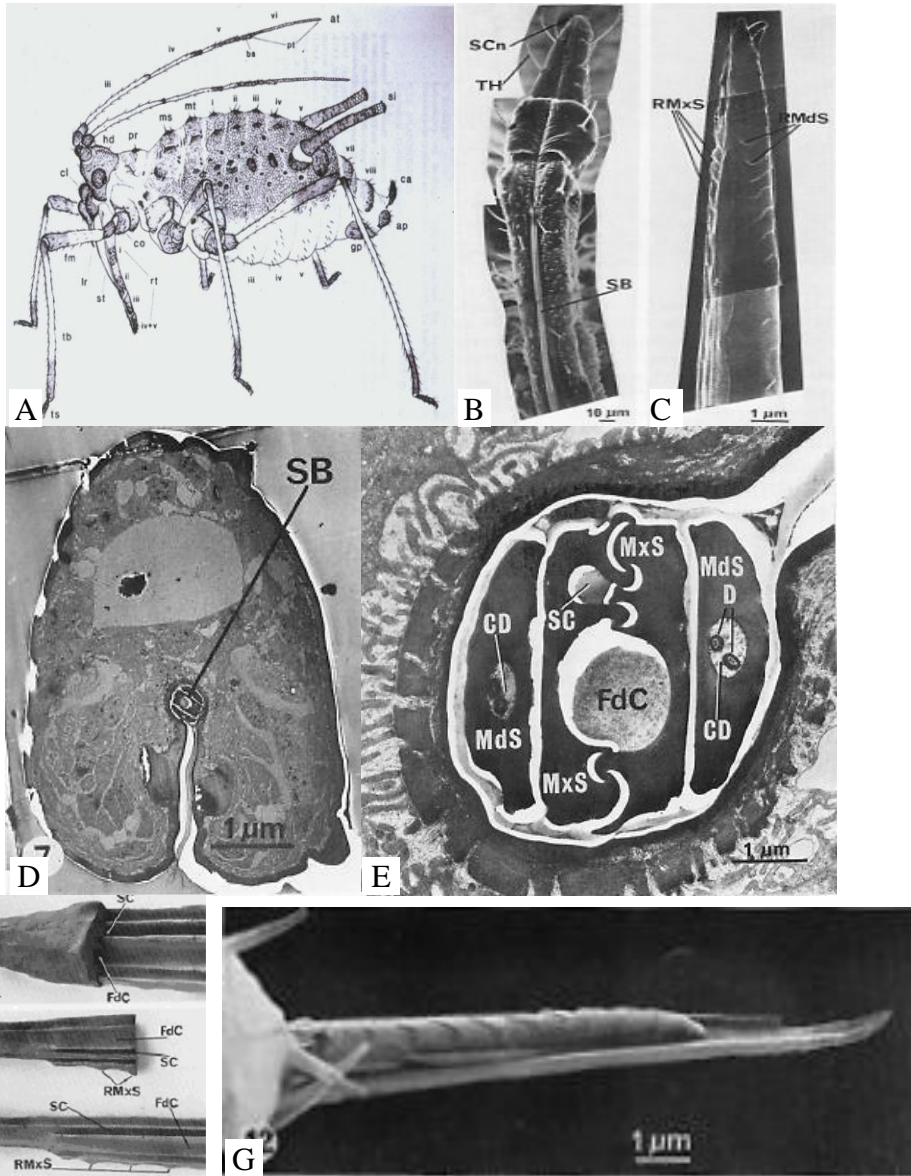
- (3)保毒位置：蚜蟲在罹病植物吸取汁液樣品(sap sampling)時，口針尖端、食道管及前腸部位有可能沾染病毒。這些位置最適宜當蚜蟲在取食獲毒後之另一次刺探時，病毒混合唾液傳入健康植物。
- (4)病毒的釋出(release)：非持續性傳播，病毒從蚜蟲口針結合位置釋出(傳播)到健康植物的機制不詳。但有三種假說被提出(a)口針單純的接種(機械性)(Kennedy *et al.*, 1962)，(b) ingest-egestion理論，病毒隨蚜蟲取食刺探而獲毒；隨唾液回流而接種至健康植物(Harris, 1977)，(c)病毒在蚜蟲食道管及唾液管會合處，即小顎針近尖端處與唾液混合，並隨唾液將病毒釋出(Martin *et al.*, 1997)。

植物病毒的傳播與傳毒原理

表一、植物病毒與其媒介昆蟲間之相互關係

傳播型式			傳播特性						
存在媒介昆蟲之位置	傳播型式	病毒產物與與媒介昆蟲之交互作用	獲毒時間	保毒時間	蛻皮病病毒消失	病毒存在體液	潛伏期	蟲體內繁殖	經卵傳播
外生病毒 Externally borne	非持續性傳播 (口針帶毒, stylet-borne)	核鞘蛋白輔助因子	數秒~數分鐘	數分鐘	是	無	無	無	無
	半持續性傳播 (前腸帶毒, foregut-borne)	核鞘蛋白輔助因子	數分~數小時	數小時~數日	是	無	無	無	無
內生病毒 Internally borne	持續性循環型		數小時~數天	數天~數週	否	是	數小時~數天	無	無
	持續性繁殖型		數小時~數天	終生	否	是	數天~數週	是	經常

引用自 Hull (2002)。



圖一、蚧蟲的口器

說明：蚧蟲的口器(A)蚧蟲外形，(B)下唇四節含口針束(SB)，(C)大顎針在外，外觀具有脊起(RMdS)，(D)口器橫切面，下唇含口針束(SB)，(E)口針束橫切面放大圖；大顎針在外(MdS)，小顎針在內(MxS)，小顎形成食道管(FdC)及唾管(SC)，(F)模式圖：桃蚧的二小顎針內面是相扣，並形成食道管(FdC)及唾管(SC)，(G)模式圖：桃蚧大顎口針自下唇尖端伸出。(圖(A)引用自Minks and Harrewijn (1987), p.2；圖(B)~(G)引用自Harris and Maramorosch (1977) p.86-91。

(5)病毒與媒介昆蟲間分子層次之交互作用：蚜蟲以非持續性方式傳播植物病毒時，病毒與媒介昆蟲間的交互作用關係可區分為兩個階段：一為獲毒後病毒保留(保毒)在特殊位置；另一為病毒釋出。保毒階段(retention phase)被鑑定有二種型式的交互作用，其一為病毒核鞘蛋白與病毒在蚜蟲保存位置之直接交互作用；另一種是非結構性病毒蛋白(non-structural virus-encoded protein)的基因產物直接控制病毒傳播，成為蚜蟲傳播病毒的輔助因子(helper component, helper factor, aphid transmission factor)。

A.核鞘蛋白與蚜蟲保毒位置之直接作用：蚜蟲傳播苜蓿嵌紋病毒(*Alfalfa mosaic virus*, AMV)與胡瓜紋病毒(*Cucumber mosaic virus*, CMV)時，AMV及CMV之病毒核鞘蛋白在媒介蚜蟲體內病毒結合位直接作用。Gera *et al.*(1979)以高蚜蟲傳播(highly apid-transmitted, HAT)及弱蚜蟲傳播(poorly apid-transmitted, PAT)之CMV病毒系統(isolate)的基因與病毒核鞘蛋白(CP)做異質合成，顯示蚜蟲傳播效率與CP來源有關，即HAT與PAT之CP互換，HAT變成蚜蟲不能傳播；PAT與HAT之CP互換後，PAT變成蚜蟲可以傳播，證明CP是直接影響蚜蟲傳播的因子。上述PAT與HAT之CP分子量相同，且傳播系統輔助因子並無通讀蛋白現象(read through)。

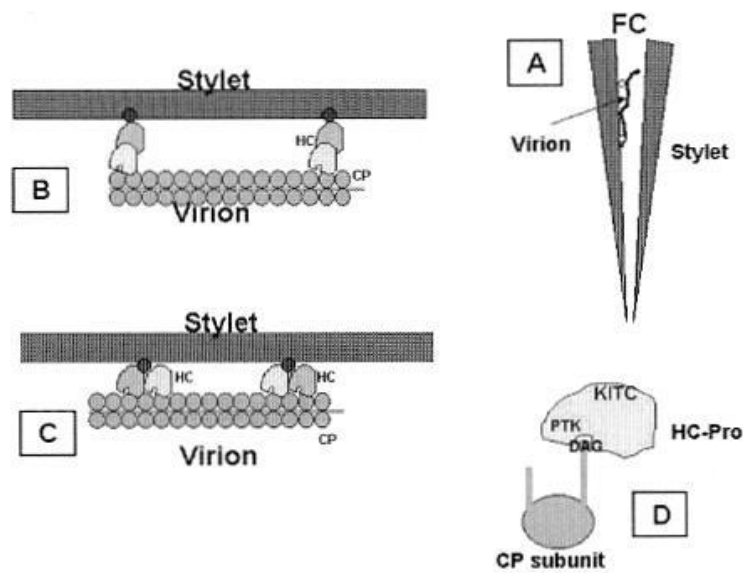
B.核鞘蛋白涉及輔助因子之間接作用：Kassanis and Govier(1971)觀察到蚜蟲傳播木瓜嵌紋病毒(*Papaya mosaic virus*, PAMV)時，須先獲起*Potato virus Y* (PVY)，換言之，蚜蟲須先取食PVY罹病株，再取食PAMV罹病株，方能傳播PAMV，此為輔助因子(helper component)觀念之起源。輔助因子(helper factors)是helper virus的特殊基因產物，它是蚜蟲傳播potyviruses所不可缺少的要素。

(6)病毒與口針結合之假說：Potyviruses的蚜蟲傳播協助因子(helper components, HC)的分子量介於53kDa (*Tobacco vein mottling virus*, TVMV)及58 kDa (PVY)。HC是由聚合蛋白(polyprotein)裂解而來，是一種病毒的基因產物。HC除了有輔助因子的功能外，它尚具有切割酶(protease)的功能，故簡稱HC-Pro。有關協助因子(HC-Pro)、蚜蟲口針與Potyviruses核鞘蛋白間之交互的作用假設模式示如圖二。

2.半持續性傳播(foregut borne or semi-persistent transmission)

蚜蟲以半持續性方式傳播植物病毒之特性包括獲毒時間數分鐘至數小時、保毒時間數小時，其它傳播性質詳見表一。經由蚜蟲以此種方式傳播之病毒包括 caulimoviruses, closteroviruses, sequiviruses,

carlaviruses 等，其傳播性質介於 non-persistent 和 circulative system 之間。這些病毒中研究最清楚的是 caulimoviruses 及 closteroviruses (*Beet yellows virus*, BYV 及 *Citrus tristeza virus*, CTV)。Caulimoviruses (dsDNA；球形，直徑 50nm) 病毒存在於罹病植物各型細胞，但 closteroviruses (彎曲絲狀；寬 12nm，長 1250-2000nm) 則局限存在韌皮部細胞內。蚜蟲傳播 sequiviruses 也牽連 helper components。蚜蟲 (*Cavariella aegopodii*) 以半持續性方式傳播 *Anthriscus yellow virus* (AYV) 及 *Parsnip yellow fleck virus* (PYFV)。AYV 及 PYFV (二者均為 ssRNA 病毒，球形，直徑 30nm)。在傳毒時，蚜蟲必需先攜帶有 AYV 時，才能從 PYFV 罹病植物獲取 PYFV 病毒，並將之傳播。AYV 保毒位置為蚜蟲之前腸部位。蚜虫傳播 caulimoviruses、carlaviruses 及 closteroviruses 亦牽涉輔助因子。



圖二、輔助因子、蚜蟲口針與 potyvirus 核鞘蛋白間之可能交互作用之假設模式。
說明：(A) 病毒顆粒附著在食道管之前端，(B) 假設之結合型式：1 分子的 HC-Pro 連結口針之受位 (receptor)，第 2 個 HC-Pro 分子結口病毒 CP (subunit)，病毒與蚜蟲口針之間形成結合橋 (bridge)，(C) 假設之結合型式：HC-Pro (dimer) 即 2 分子同時連結口針之受位，另 HC-Pro (dimer) 2 分子同時與 CP 的 subunits 結合，病毒與蚜蟲口針之間形成結合橋 (bridge)，(D) 假設之結構性結合型式：HC-Pro 與口針及病毒之結合，病毒鞘蛋白 (CP) 之 N 端是 DAG-motif (motif 譯為功能區，它對蚜蟲傳播很重要) 會與 HC-Pro 的 PTK motif 結合；HC-Pro 的 KITC motif 會與口針受位結合 (引用自 Roger Hull (2002) p.499)

3. Bimodal transmission

一種蚜蟲傳播同一種植物病毒兼有 non-persistent 及 semi-persistent 兩種特性。Blanc *et al.* (2001) 認為 virus-vector interaction 及 transmission system 應從傳播的分子策略去分類，因此認為此一名詞是不需要的。

4. 持續型傳播 (persistent transmission)

以此種型式傳播之蚜蟲及病毒種類較少。蚜蟲傳播持續性病毒 (persistent virus) 重要特性包括獲毒時間數小時至數日；保毒時間數天至數週，其它性質詳見表一。蚜蟲以持續性方式傳播植物病毒又區分為 (1) 循環型病毒 (circulative viruses) 及 (2) 繁殖型病毒 (propagative viruses)。

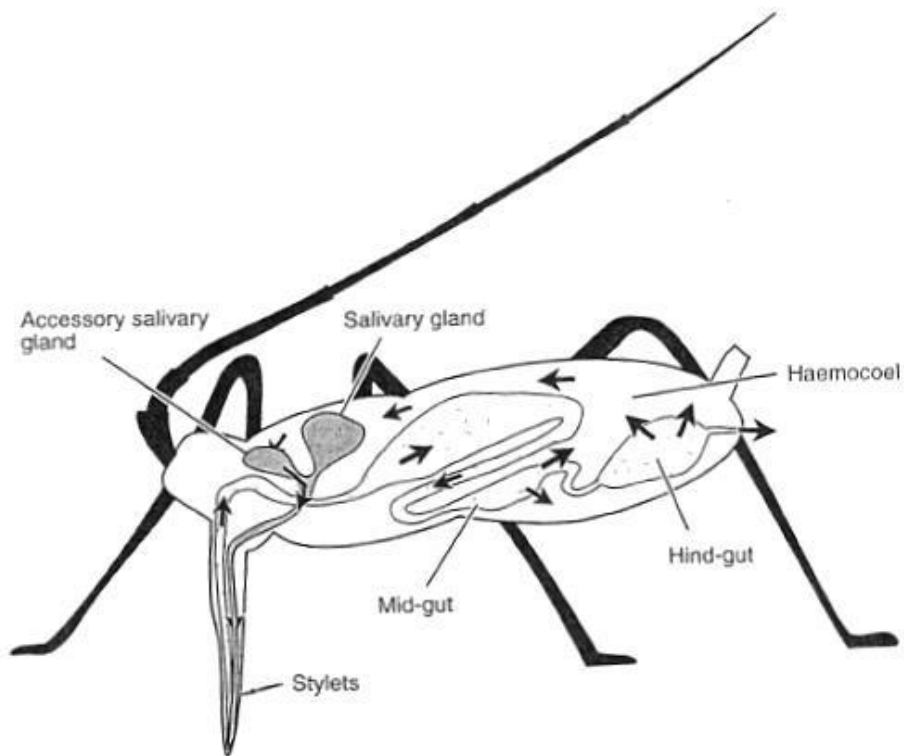
(1) 循環型病毒 (circulative viruses)：

A. luteoviruses：蚜蟲以循環型傳播之植物病毒中以 luteoviruses 研究最為清楚。luteoviruses 為 ssRNA 病毒，球形，直徑 25nm，具一種 21-23kDa 核鞘蛋白。它可引起穀類、馬鈴薯、甜菜、甘薯、豆類、花生及瓜類等多種經濟作物病毒病害。蚜蟲最短獲毒時間為 5 分鐘，通常為數小時；潛伏期至少 12 小時；接種時間 (inoculation access time) 10-30 分鐘；保毒時間至少數日。luteoviruses 病毒局限存在於罹病植物之韌皮組織，因此蚜蟲必需吸食含有病毒之韌皮組織方能獲取病毒。此類病毒不能以機械方式傳播。蚜蟲傳播 luteoviruses，於獲毒後至少經過兩道障礙 (腸道及唾腺) 方能傳播病毒。稻麥蚜 (*Rhopalosiphon padi*) 傳播 *Cereal yellow dwarf virus-RPV* (CYDV-RPV) 之路徑為蚜蟲獲毒後，病毒顆粒進到中腸及後腸腔，藉由吞噬作用機制經腸壁表皮細胞進入體腔 (體液)，病毒顆粒結合到副唾腺細胞 (accessory salivary gland cells)，穿越後進入唾腺管腔，當取食時病毒隨唾液進入健康植物 (感染)。有關 luteoviruses 病毒顆粒在蚜蟲體內之移行路徑示如圖三。

B. Nanoviruses

Nanoviridae 科 *Nanovirus* 及 *Babuvirus* 屬均經由蚜蟲以持續性循環型方式 (persistent circulative manner) 傳播。蚜蟲傳播 *Nanovirus* 屬之 *Faba bean necrotic yellows virus* (FBNYV) 最短獲毒時間 15-30 分鐘；傳播 *Babuvirus* 屬 *Banana bunch top virus* (BBTV) 最短獲毒時間 < 4 小時；二種病毒之接種取食時間 (inoculation access period) 均為 5-15 分鐘，二種病毒經蚜蟲獲毒後均可終生保毒。蚜蟲傳播此二病毒均呈斷續性傳播 (試驗時，例如每日接種一次，試驗期間蚜蟲並非每日傳播病毒，而係呈斷續傳播現象)，此可能與病毒的多元成分特性 (multicomponent nature) 有關 (按 BBTV 具六條基因體 (genomes)，每一基因體會轉譯鞘蛋白

而獨立形成一種球形病毒顆粒(直徑約17-18nm)，六基因體有六種病毒顆粒；此六種病毒顆粒共同組成BBTV，蚜蟲至少要有五種以上病毒顆粒同時存在的情況下，始能傳播病毒。另外，蚜蟲不能傳播純化FBNYV，此可能意味它需要輔助因子(helper factor)。在國內有一實例，孫守恭教授(1959)曾對香蕉蚜蟲(*Pentalonia nigronervosa*)傳播BBTV進行室內傳播試驗，指出蕉蚜最短獲毒吸食時間為2小時(24小時以上獲毒率升高)；最短接種吸食時間2小時(48-96小時最佳)；潛伏期30-70天(高溫期)、50-131天(低溫期)；保毒期可達13天。



圖三、Luteovirus 病毒顆粒在蚜蟲體內傳播運行路徑。

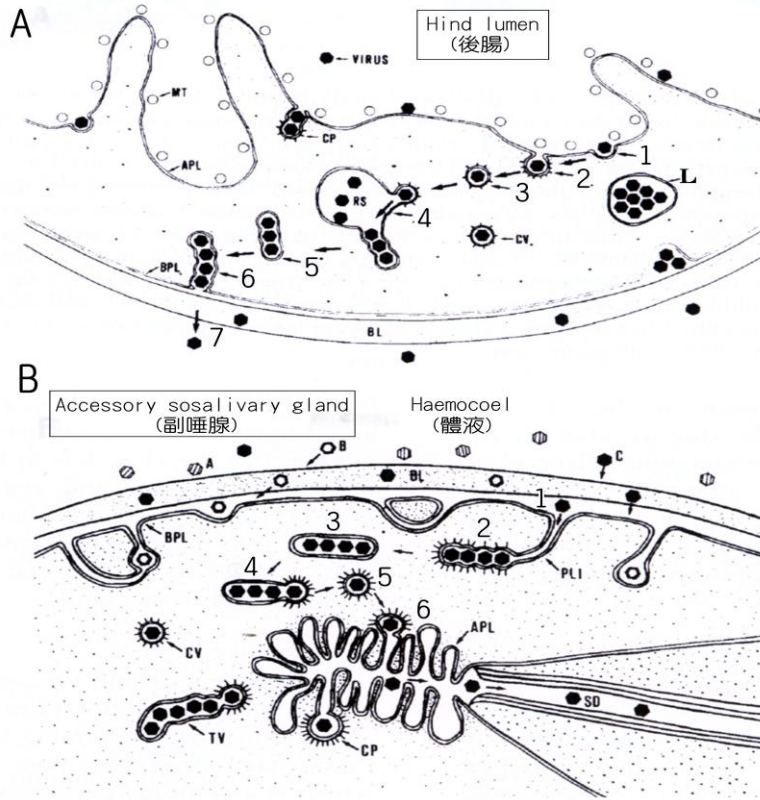
說明：箭頭表示病毒顆粒移動路徑。蚜蟲取食罹病植物時於韌皮部吸取含病毒顆粒之汁液，經口針進入腸道。在蜜露排泄物含大量之病毒顆粒。另外病毒顆粒從中腸(PLRV)或後腸(BYDV、CTDV及SbDV)吸收進入體液。其過程之最後，病毒顆粒會結合副唾腺細胞進入唾腺管，並於下次取食時注入新植物的韌皮組織(引用自Reavy and Mayo, 2002)。

(2)繁殖型病毒(propagative viruses)

蚜蟲以持續繁殖型方式傳播病毒的實例較少。蚜蟲(*Hyperomyzus lactucae*)即以此種方式傳播 *Rhabdoviridae*(*Sowthistle yellow vein virus*, SYVV及 *Lupin yellow vein virus*, LYVV) rhabdoviruses病毒顆粒呈子彈形(bacilliform)。SYVV在蚜蟲體內潛伏期長，潛伏期之長短主要取決於溫度。病毒可於蚜蟲之細胞核及細胞質內發現(腦、食道下神經節、唾腺、卵巢、脂肪體、懷菌細胞及肌肉)，此為病毒繁殖之證據，Rhabdoviruses病毒是在細胞核內複製。此類病毒可經卵傳播，亦即可經蚜蟲(*H. lactucae*)有性世代卵傳播到若蟲(1%)。

(三)、國內發生概況

- 1.非持性傳播：國內蚜蟲傳播之植物病毒多數是以非持續性方式(non-persistent manner)傳播。例如嚴重為害瓜類、花卉及其他多種作物之胡瓜嵌紋病毒(*Cucumber mosaic virus*, CMV)；為害煙草之煙草脈綠嵌紋病毒(*Tobacco vein-banding mosaic virus*, TVBMV)；為害馬鈴薯之 *Potato virus Y* (PVY)；為害木瓜之木瓜輪點病毒(*Papaya ringspot virus*, PRV)；為害瓜類之矮南瓜黃化嵌紋病毒(*Zucchini yellow mosaic virus*, ZYMV)等重要經濟作物病毒病害都可多種蚜蟲傳播如桃蚜、棉蚜、黑豆蚜、小桔蚜、桃粉蚜、稻麥蚜、玉米蚜及無肘脈蚜等(方懷聖(1986)、王惠亮等(1981)、陳慶忠等(2001)、趙佳鴻等(1990)。
- 2.半持續性傳播：國內尚無蚜蟲以半持續性方式(semi-persistent manner)傳播植物病毒之實例。
- 3.持續性傳播：香蕉萎縮病毒(BBTV)是國內唯一報告經由蕉蚜(*Pentalonia nigronervosa*)以持續性循環型方式傳播之病毒。BBTV於1950-60年代在中部地區所種植之北蕉發生相當嚴重，並逐漸蔓至南部，嚴重威脅當時之台蕉生產(孫守恭, 1959；蔡雲鵬等1986)。



圖四、蚜蟲以持續循環型方式傳播 luteovirus 病毒顆粒在蟲體內之移動運行機制。

說明：A. 病毒穿越蚜蟲腸壁表皮細胞：

1. luteoviruses 辨識腸細胞頂原生質膜 (apical plasmalemma, APL) 與接受分子 (蛋白) 結合，病毒被原生質膜內噬 (invagination)。2. 進入泡洞 (coated pits, CP)。洞外圍由 clatherin 蛋白形成之被膜。被膜泡洞發芽脫離 APL，而成含病毒之被膜小泡 (coated vesicles, CV)，能在細胞質內移動。3. 多個 CV 結合進入由內質網 (endoplasmic reticulum) 形成之無膜大泡 (uncoated vesicles)，稱為 receptosome (RS)，CV 原有之被膜被內質網包覆；有一部分 receptosomes 成熟形成溶酶體 (lysosome)，二者均為集中病毒。4. 含病毒顆粒呈線形排列之管狀泡 (tubular vesicles, TV) (receptosomes)。5. TV 將病毒移動到腸細胞基底原生質膜 (basal plasmalemma, BPL)。6. 病毒顆粒與 BPL 融合，藉由 exocytotic 作用將病毒自腸細胞釋出進入體液。在此交互作用中部分 receptosomes (endosome, 內噬體) 成熟轉換成溶酶體 (lysosome)，任何存在 lysosome 之病毒可能被酵素分解。

B. 病毒與蚜蟲副唾腺之交互作用：

懸浮在體液中之 Luteoviruses，首先遭遇一層包圍副唾腺 (accessory salivary glands (ASG) 之細胞外基底膜片 (basal lamina, BL)。BL 是蚜蟲傳播 luteovirus 的一道障礙。能否突破此道障礙取決於蚜蟲的生物型 (biotype) 及 luteovirus 的專一性。A. 病毒顆粒可能被阻穿越 BL；B. C. 病毒顆粒穿過 BL 到達副唾腺 (ASG) 基底原生質膜 (BPL)。另一道障礙是 ASG 的 BPL。B. Luteovirus 病毒顆粒不能辨識 BPL (接受位) 而被阻在 ASG 細胞外。C. Luteoviruses 能辨識假設之 BPL 病毒接受位。1. 病毒能辨識 BPL，被原生質膜內噬 (plasmalemma invagination, PLI) 形成被膜泡洞 (coated pits)。2. 病毒聚集於細胞質內之管狀泡 (TV)。3. TV 移動接近由頂原生質膜形成內襯絨毛之唾腺管 (microvilli-lined canals)，並發芽形成被膜小泡 (CVs)。4. CVs 含單一病毒，移動。5. 病毒接近唾腺管，並與 APL 融合。6. 形成泡洞 (CP)，釋出病毒進入唾腺管 (salivary duct, SD) 內，隨蚜蟲唾液分泌將之傳播。