

六、飛蝨、葉蟬及角蟬傳播植物病毒

昆蟲傳播植物病毒最早的發現是1883年，一日本農夫懷疑稻萎縮病(rice dwarf)與黑尾葉蟬有關。20年後，試驗證實黑尾葉蟬(*Nephotettix cincticeps*)是傳播稻萎縮病毒(*rice dwarf virus*)的媒介昆蟲。目前約有60種植物病毒是經由飛蝨及葉蟬類昆蟲傳播，其中90%感染單子葉植物，包括多種重要禾穀類作物(水稻、小麥、玉米、燕麥)。此一類昆蟲傳播之植物病毒並無非持續性病毒(non-persistent virus)，但有半持續型病毒(semi-persistent 或foregut-borne viruses)及持續循環型病毒(circulative viruses)，但主要還是持續繁殖型病毒(persistent transmission of propagative viruses)。有關半翅目昆蟲傳播植物病毒之數目列如表二。

(一)、飛蝨與葉蟬

- 1.口器：飛蝨、葉蟬及角蟬類昆蟲的口器是後口式，可以活動。基本的構造與蚜蟲相似。飛蝨及葉蟬之唾腺(salivary glands)與傳播病毒有重要關係，是由四瓣唾腺及一副唾腺(accessory gland)組成，並含五型腺泡(acini)。
- 2.取食行為：取食時口針順著唾液鞘穿刺至韌皮部吸取寄主汁液。
- 3.生活史：飛蝨、葉蟬類昆蟲生活史明顯較蚜蟲單純。卵孵化為若蟲、若蟲經數次蛻皮羽化為成蟲。通常一年可發生數世代至十餘代。在台灣冬季無越冬現象，各種蟲期之蟲體均可發現。

表二、部分半翅目昆蟲傳播植物病毒數目之分佈

分類地位	普通名稱	種數目	媒介蟲數	傳播病毒數
半翅目 (Hemiptera)				
<i>Auchenorrhyncha</i> (頸喙亞目)				
<i>Cicadidae</i> (蟬科)	Cicada	3200	0	0
<i>Membracidae</i> (角蟬科)	Treehopper	4500	1	1
<i>Cercopidae</i> (沫蟬科)	Spittlebug	3600	0	0
<i>Cicadellidae</i> (葉蟬科)	Leafhopper	15000	49	31
<i>Fulgoroidea</i> (飛蝨科)	Planthopper	19000	28	24
<i>Sternorrhyncha</i> (胸喙亞目)				
<i>Psyllidae</i> (木蝨科)	Psyllid	2000	0	0
<i>Aleyroididae</i> (粉蝨科)	Whitefly	1200	3	43
<i>Aphididae</i> (蚜蟲科)	Aphid	4000	192	275
<i>Pseudococcidae</i> (粉介殼蟲科)	Mealybug	6000	19	10

引用自 Hull (2002) p.487.

(二)、傳播病毒的型式

1. 半持續性傳播(semipersistent transmission ; Foregut borne virus)

Rice tungro virus (RTV)及*Maize chlorotic dwarf virus* (MCDV)是經由葉蟬類以半持續性方式(semi-persistent manner)傳播的兩種禾本科植物病毒。以RTV為例說明，RTV是任職於國際稻米研究所(IRRI)國人歐士璜博士於1963年首次在菲律賓發現。1966年服務於IRRI之國人林克治博士證明黑尾葉蟬(*Nephotettix virescens*)以半持續性方式傳播RTV (Ling, 1966)。RTV在1960~1970年代為東南亞國家嚴重為害水稻之重要病毒病害。1987日人Hibino *et al.*在印尼採集病徵嚴重之RTV病株，純化發現RTV病毒事實上含有兩種病毒顆粒，一種為直徑30nm之球形病毒顆粒稱之為*Rice tungro spherical virus* (RTSV)；另一種大小35×150-350nm之子彈形病毒顆粒稱之為*Rice tungro bacilliform virus* (RTBV)。RTSV及RTBV主要存在於稻韌皮組織(phloem)，但RTBV也同時會存在於木質部(xylem)。健康水稻蟲接RTBV會表現溫和之病徵，但接種RTSV則無病徵表現；RTBV會引起Tungro病徵，但RTBV+RTSV會引起嚴重的病徵。*N. virescens*不能單獨傳播RTBV，它必須是媒介黑尾葉蟬先吸食RTSV和RTBV共同感染之罹病水稻，或先吸食RTSV罹病水稻，再獲取RTBV才能將RTV傳播於健康水稻。*N. virescens*傳播RTSV的最短獲毒及接種時間分別為30及15分鐘，較長之獲毒及接種會提升媒介昆蟲的傳播效率。無明顯的潛伏期(latent period)，通常媒介葉蟬在獲毒後2小時會傳播病毒(含獲毒取食間)。病毒在蟲體內之保毒時間<5或6日。媒介昆蟲傳播病毒的能力(inoculativity)會因蛻皮(moulting)而消失，換言之，病毒會因蛻皮而消失。

2. 持續性傳播(persistent transmission)

(1) 循環型病毒(circulative viruses)

雙星病毒科(Geminiviridae) *Mastrevirus*屬8種病毒及*Curtovirus*屬3種病毒等共計11種病毒是經由葉蟬類(cicadellid leafhoppers)昆蟲以持續性循環型方式媒介傳播。另一種*Geminivirus* (*Tomato pseudo-curly top virus*, TPCTV)則是經由角蟬(membracid treehopper, *Micrutalis* sp.)傳播。以下舉二例說明。*Maize streak virus* (MSV)可經由三種*Cicadulina* spp.媒介傳播。*Cicadulina mbila*傳播MSV最短獲毒時間為15秒；最短接種時間為5分鐘；獲毒至傳播病毒之潛伏期(latent period) 4-19小時，蛻皮不會喪失接種能力(inoculativity)，但病毒不能經卵傳播。有關飛蟲、葉蟬傳播之循環型病毒的循環路徑，Markham (1992)報告指出MSV從*C. mbila*腸道經由濾室及中腸

的胃前位細胞(anterior cells of the ventriculus, midgut)藉由受位介吞嚥機制(receptor-mediated endocytosis)進入體液，再到唾腺。

一種角蟬 (*Micrutalis malleifera*) 傳播 TPCTV (*Curtovirus*, *Geminiviridae*)之獲毒及接種時間<1小時，潛伏期24-48小時，保毒時間與獲毒時間成正比例；在獲毒6小時的情況下，傳毒接種時間約15小時，屬持續性循環型傳播方式(persistent, circulative)。媒介昆蟲注射TPCTV罹病植物汁液或部分純化病毒液可以傳播病毒。成、若蟲傳播TPCTV效率高，若蟲接種能力不因蛻皮而喪失。Briddon *et al.* (1996) 指出 TPCTV 的基因體 (genome) 與 Mastreviruses 及 Curtoviruses 病毒相似；但其核鞘蛋白(coat proein)如與葉蟬及粉蝨傳播之 geminiviruses 比較，則與葉蟬傳播之 geminiviruses 較相似。這意含 geminiviruse 的媒介昆蟲傳播專一性，主要決定於病毒的核鞘蛋白。

(2) 繁殖型病毒(Propagative viruses)

至少有四科(群)之41種植物病毒是經由葉蟬及飛蝨類昆蟲以持續性繁殖型方式傳播。此類病毒在臺灣記錄的至少有7種屬於3科(群) (*Reoviridae*, *Rhabdoviridae*及*Tenuivirus*)，也是國內在昆蟲傳播方面做比較清楚探討的植物病毒。此類病毒昆蟲獲毒時間數分鐘至數小時，潛伏期約2-3週，潛伏期長短可能與病毒在蟲體內繁殖有關，其傳播力可持續至蟲體死亡為止。部分飛蝨及葉蟬如斑飛蝨 (*Laodelphax striatellus*) 傳播稻縞葉枯病毒(*rice stripe virus*)、稻黑條萎縮病毒及黑尾葉蟬(*Nephotettix cincticeps*) 傳播稻萎縮病毒(*rice dwarf virus*)，病毒尚可經卵傳播(transovarial transmission) (Shikata, 1979)。一般而言，繁殖型病毒比較循環型病毒所需潛伏期(latent period)較長。Nault (1994) 計算四群繁殖型病毒之潛伏期為 368 ± 41 小時比較三群十種循環型病毒之 23 ± 4.1 小時長。茲以國內發生之繁殖型病毒為例說明如下：

A. *Reoviridae*

飛蝨或葉蟬類昆蟲以持續性繁殖型方式傳播 plant reovirus。Plant reovirus 群內含3屬即 *Phytoreovirus*, *Fijivirus* 及 *Oryzavirus*。*Phytoreovirus* 由葉蟬類昆蟲傳播；*Fijivirus* 及 *Oryzavirus* 由飛蝨類昆蟲傳播。完整之 plant reovirus 病毒粒子，直徑約80 nm，具雙層鞘蛋白。內外層鞘蛋白均具有12個突起，內、外層鞘蛋白分別稱為B-spikes及A-spikes。國內 plant reoviruses 記錄兩種即水稻皺縮矮化病毒(*Rice ragged stunt virus*, RRSV)及稗草皺縮矮化病毒(*Echinochloa ragged stunt virus*, ERSV)，RRSV 及 ERSV 是 *Oryzavirus* 屬的二成員。RRSV 及 ERSV 分別經由水稻褐飛蝨(*N.*

lugens)及擬白背飛蝨(*Sogatella vibix*)以持續性繁殖型方式傳播。褐飛蝨傳播RRSV之傳病蟲率平均為22%。病毒在蟲體內之潛伏期平均7.6日(5~14日)。媒介昆蟲一旦獲毒開始傳毒即能終生保持傳毒能力。在病株上最短獲毒時間為2小時，帶毒蟲最短接種取食時間為1小時，病毒不能經卵傳播。褐飛蝨於15~35°C均可獲毒，15°C時獲毒蟲率較低，20~35°C獲毒蟲率高。在室溫潛伏期為3~31日，但在15°C時為9~74日。

過去證明植物病毒在媒介蟲體內繁殖多以plant reoviruses在葉蟬做試驗，蟲體內繁殖主要證據包括經卵傳播、病毒稀釋至 10^{-18} 注射試驗葉蟬蟲體仍能有效傳播病毒、病毒複製之生長曲線與抗源抗體反應、病毒在昆蟲體內器官之分佈(唾腺、前腸、中腸、馬氏管、脂肪體、腦、複眼、皮膚、貯精囊及肌肉等)。RRSV 39- kDa (spikes)核鞘蛋白可能與媒介昆蟲傳播有關。Zhou *et al.* (1999)將RRSV病毒顆粒的突起39-kDa核鞘蛋白在細菌表現後，喂食*N. lugens*，再讓之吸食罹病水稻會抑制其傳播病毒(意指*N. lugens*喂食細菌表現後之39- kDa核鞘蛋白，媒介蟲之細胞膜的接受位已被佔盡；再吸食罹病水稻獲取RRSV，也因細胞膜的接受位已被先前之39-kDa核鞘蛋白佔盡，而無法通過中腸進入體液)。RRSV 39-kDa核蛋白會結合媒介蟲之細胞膜之32-kDa蛋白，被認為是病毒的接受位(receptor site)。

B. Rhabdoviridae

Rhabdoviridae科中有15種植物病毒經由飛蝨類或葉蟬類昆蟲以持續性繁殖型方式媒介傳播。1960年代台灣嚴重發生之水稻黃葉病(Rice transitory yellow virus, RTYV；後改名為*Rice yellow stunt virus*, RYSV)即由黑尾葉蟬(*Nephotettix spp.*)傳播之rhabdovirus。RYSV呈鎗彈型(bullet-shaped)，寬度為96 nm，長度約為20~140 nm，中心具有寬約45 nm之軸溝(axial canal)，粒子表面佈滿高約7 nm之小突起。RYSV可經由三種黑尾葉蟬(*Nephotettix cincticeps*, *N. nigropictus*及*N. virescens*)以持續性方式傳播。Chiu *et al.* (1968)報告RTYV在*N. nigropictus*蟲體內之潛伏期為3~29日，在*N. cincticeps*為21~34日，在*N. virescens*為4~20日。*N. nigropictus*最短獲毒時間為5分鐘，最短接種時間為5~10分鐘。三種媒介昆蟲傳播黃葉病的能力分別為62%、41%及65%。溫度對*N. cincticeps*及*N. nigropictus*之獲毒及傳病有明顯之影響，在25及30°C獲毒蟲率較低溫時為高，潛伏期較短。17°C為媒介昆蟲獲毒後完成潛伏期之臨界溫度。*N. cincticeps*若蟲獲毒傳病能力較成蟲高，而雄蟲又較雌蟲高，但*N. nigropictus*性別間無差異(陳，1979)。試驗觀

察顯示RTYV對*N. cincticeps*生育有明顯的不良影響(陳、關, 1980)。在*N. cincticeps*蟲體之唾腺、腸道可發現rhabdoviruses(陳、四方, 1971)。

C. Tenuiviruses

飛蟲類昆蟲以持續性繁殖型方式媒介傳播tenuiviruses。國內發生之Rice wilted stunt virus (RWSV)、*Rice stripe virus* (RSV)及*Maize stripe virus* (MStV)其病毒即為tenuiviruses所引起(Chen &Chiu, 1982; Chen et al., 1993; 謝式、邱, 1969)。純化之RSV呈螺旋狀構造(helix structure), 寬度約10 nm。外形呈不規則環狀、彎曲線狀或絲狀, 有時可見分枝狀。長度100~600 nm不等。斑飛蟲(*Laodelphax striatellus*)為RSV主要媒介昆蟲。在日本*Unkanodes sapporonus*及*Ribautodelphax albifascia*亦經試驗證實可以傳播RSV。斑飛蟲若蟲及雄蟲均可獲毒傳病。病毒在蟲體內潛伏期為5~26日(多數9~12日)。媒介昆蟲最短獲毒及接種取食時間分別為5及10分鐘。傳毒蟲在開始具傳病能力之最初二週傳毒能力最強, 老齡蟲傳毒能力明顯減退。雌蟲傳毒能力比雄蟲強。病毒可以經由昆蟲卵傳播至子代(95-100%), 經卵傳播之若蟲於孵化後第8日開始具有傳毒能力。Tenuiviruses能感染斑飛蟲之腦、腸道、呼吸道、卵巢、唾腺、馬氏管、腿肌及脂肪體。病毒對媒介昆蟲會有不良之影響包括減低繁殖能力、雌蟲壽命減短、卵死及若蟲早齡死亡。

(3)繁殖型病毒之傳播路徑與障礙(Ammar and Nault (2002))

繁殖型病毒之潛伏期被認為是媒介昆蟲獲毒後, 病毒在蟲體不同器官繁殖、移行至唾腺, 隨唾液有效接種(inoculation)至寄主植物所需之時間; 而循環型病毒的潛伏期則是從媒介昆蟲獲毒到接種病毒所需之時間。繁殖型病毒與循環型病毒另一不同點是前者可以經卵傳播, 後者不能。循環繁殖型病毒的傳播路徑: (a)吸取病毒(b)病毒進入中腸(c)病毒自中腸細胞釋出進入體液(d)病毒進入唾腺(e)病毒混入唾液(f)帶毒媒介昆蟲取食感受性寄主將病毒傳入植體, 如此始能完成獲毒→潛伏期→接種感染程序。Nault and Gordon (1988)利用血清定量法(quantitative serology)探討玉米飛蟲(*P. maidis*)傳播玉米條紋病毒(*Maize stripe virus*, MStV)時病毒之繁殖情形指出MStV之ELISA讀值自玉米飛蟲獲毒後2~23天明顯地相對增加; 在獲毒後第7天, 中腸比卵巢感染讀值高, 在第7~9天唾腺尚偵測不到病毒; 但在第16及23天, 上述三器官在大部份之測試樣品都能偵測到病毒。繁殖型病毒傳播過程在媒介昆蟲體內病毒會遭遇四道傳播障礙即

感染中腸障礙、中腸繁殖及唾腺感染障礙、唾腺釋出障礙、經卵傳播障礙。

A. 病毒感染中腸障礙

中腸主要由單層表皮細胞組成，在腸腔面有很多乳頭狀突起(microvilli)；在體液腔面則是有具小孔之基底膜(porous basal lamina)。中腸的形態在飛蟲、葉蟬、蚜蟲及粉蟲等昆蟲有很大的差別。在蚊子傳播之數個arboviruses，中腸感染的界限病毒濃度(thresholds of virus concentration)已經闡明。獲毒界限(acquisition threshold)通常被視為媒介昆蟲成為有效傳播病毒之帶毒蟲(viruliferous)取食病株所需最短時間。獲毒界限也意含昆蟲口針到達可以吸取病毒之植物組織部位，如葉肉(mesophyll)或韌皮部(phloem)等。病毒界限濃度(threshold titre)就是媒介昆蟲在獲毒時必須要獲(吸)取足以能有效傳播(繁殖)病毒之最低濃度的病毒量。有許多研究均指出繁殖型病毒其媒介昆蟲在罹病植物上獲毒時間愈長，其傳播效率愈高。Inoue and Omura (1982)以黑條黑尾葉蟬(*Nephotettix nigropictus*)傳播水稻癭矮病毒(*Rice gall dwarf virus*, RGDV)試驗得知，當媒介昆蟲取食病株時間由4小時延長到12小時，其傳播效率由12%升至96%，但其潛伏期13.6~14.6天的差異不顯著。中腸障礙在數個葉蟬昆蟲傳播之繁殖型病毒包括 *Wound tumor virus* (WTV)、*Maize mosaic virus* (MMV) 及 *Maize rayado fino virus* (MRFV) 已獲得證實。WTV之傳播效率是隨在罹病株獲毒後蟲齡的增加而降低。Sinha (1963)利用在WTV之媒介昆蟲腹部穿洞(abdominal puncture)及螢光抗體技術(fluorescent antibody techniques)偵測證實中腸皮膜細胞(mid-gut epithelial cells)對病毒之感受性(susceptibility)及腸滲透性(permeability)是隨媒介昆蟲蟲齡增加而降低，此也正解釋葉蟬類媒介昆蟲何以在傳播繁殖型病毒時，於若蟲期在罹病植物獲毒比在成蟲期獲毒之傳播效率高。舉例說玉米飛蟲(*Peregrinus maidis*)傳播高粱條紋病毒(*Sorghum stripe virus* 是MStV的一分離株)時，一齡若蟲獲毒率(64%)比2~4齡蟲(50%)及成蟲(33%)傳播效率高。另外，傳播MMV之玉米飛蟲如以微針將病毒注射蟲體，再以ELISA偵測，其傳播效率為85%，比媒介昆蟲在罹病株上獲毒之42%高。另外，*Iranian maize mosaic virus* (IMMV)在自然界是經由 *Ribautodelphax notabilis* 傳播，但在實驗室IMMV若以 *P. maidis* 去獲毒取食之獲毒率僅為0.4~1.6%；但當利用注射法將IMMV病毒注射到 *P. maidis* 之體液，則傳毒效率可提升到64%。兩種飛蟲(*Toya propinquu*及

Sogatella vibix)以自然取食病株獲毒不能傳播Maize rough dwarf virus (MRDV)，但若將媒介昆蟲在獲毒前腸道穿洞，隨後再讓其取食病株，則能傳播病毒。在*P. maidis*傳播MMV及MRFV時，以微針注射的蟲體之潛期只有4天，但取食病株獲毒之媒介昆蟲所需潛伏期則長達12.3天。以上結果均說明病毒傳播時遭遇中腸障礙(包括中腸細胞感染毒及釋出病毒)，但其作用機制不詳。

B. 繁殖障礙(disemination barrier)

Perkinsiella saccharicida 之1、2或3齡若蟲能從Fuji disease virus (FDV)之罹病植物獲毒，但成蟲則不能。讓*P. saccharicida*在罹病甘蔗飼養三代，只有6%供試蟲傳播FDV。此可能是媒介飛蟲的取食行無法與罹病組織相配合。換言之，罹病植物病毒濃度高，但媒介飛蟲獲毒能力低；媒介飛蟲無法將病毒有效接種到感受性植物，此可能與中腸繁殖障礙有關。利用超顯微構造及免疫血清學研究顯示WTV在傳播效率高之媒介昆蟲(*Agallia constricta*)的各器官，病毒累積濃度均高；但在傳播效率低之*Agalliopsis novella*的各器官病毒濃度則甚低，在唾腺則無法偵測到病毒。在多種病毒傳播效率高之媒介昆蟲潛伏期比傳播效率低者短，推測傳播效率高之媒介昆蟲，病毒在其組織內之複製及運行均較迅速。MStV在玉米飛蟲(*P. maidis*)之病毒濃度低，潛伏期也相對較長。馬鈴薯黃萎病毒(Potato yellow dwarf virus, PYDV)經由葉蟬類傳播。PYDV之一系統(strain)經由*Aceratagallia sanguinolenta*及另一*Aceratagallia* spp.傳播，但不經由*Agallia constricta*傳播；而PYDV另一個系統則經由*A. constricta*傳播，而不經*A. sanguinolenta*傳播。但PYDV的上述二系統對媒介與某些非媒介葉蟬的培養細胞系(monolayer)的感受性則無差異。在PYDV之另一非媒介葉蟬(*Dalbulus elimatus*)的培養細胞系，*A. constricta*傳播的病毒系統則無法複製，而*A. sanguinolenta*傳播的病毒系統則能複製，唯其複製的效率則明顯比媒介葉蟬之培養細胞系差。這顯示在某些非媒介葉蟬是存在著PYDV之複製障礙。G-蛋白(glycosylated protein)可能與葉蟬選擇性傳播PYDV有關，rhabdoviruses病毒顆粒外膜凸出之G-蛋白，可能在rhabdovirus感染媒介昆蟲初期扮演辨識媒介昆蟲原生質位置並附著的功能。WTV在組織培養之單細胞層(monolayer)之繁殖能力也供為媒介昆蟲傳播專一性研究的材料，*A. constricta*及*A. novella*兩種媒介昆蟲葉蟬之培養細胞系很容易感染病毒，但非媒介昆蟲*A. sanguinolenta*之培養細胞系則很難感染，另一非媒介昆蟲*D. elimatus*之培養細胞系則無法感染。

WTV長期以寄主植物嫁接繁殖，則能傳播病毒之葉蟬會轉變成不能傳播，且WTV也轉變成不能在培養細胞系繁殖。此與病毒分離株之12段dsRNA基因體的第2及5段基因體有關，此二段基因體的代謝產物是WTV在媒介昆蟲體繁殖所不能缺的，在寄主植物則無此種現象。此二基因體之產物包括形成病毒之核蛋白外殼(out capsid shell)，推測這些鞘蛋白可能於病毒侵入時具有辨識媒介昆蟲細胞的功能。如用蛋白質酵素(protease)移去這些病毒的外殼，並不會喪失病毒感染媒介昆蟲培養細胞系的能力，因此推測第2及第5基因段可能是執行病毒複製的功能。晚近試驗顯示不能感染黑尾葉蟬(*Nephotettix cincticeps*)之RDV分離株其鞘蛋白電泳後發現非感染株之WTV缺乏第2基因段對應產生的P₂外殼蛋白。因此推測P₂蛋白是病毒感染媒介昆蟲培養細胞系所不可缺的要素，它會影響媒介昆蟲傳播RDV的能力。

C. 唾腺侵入障礙

飛蟲、葉蟬及其他半翅目昆蟲之唾腺形態及超顯微構造有明顯的差異。許多繁殖型植物病毒被媒介昆蟲傳播時都呈間隙性傳播(例如不能每天傳播病毒)。黑尾葉蟬(*N. cincticeps*)傳播RTYV時在15~20°C及25~30°C時，低溫會出現更多每日不能傳播的現象，且保毒時間有延長現象。*Rice gall dwarf virus* (RGDV)的感染鑑定顯示RGDV之病毒力價到吸食後40天都保持高水準，但傳播效率仍隨蟲齡增大而降低。*Dulbulus* spp.葉蟬置於*Maize rayado fino virus* (MRFV)罹病植物，約80%蟲體可以用ELISA檢測到病毒，但只有10~24%蟲體可以傳播病毒。更直接的證據是*P. maidis*傳播MStV，31隻*P. maidis*的唾腺可用ELISA偵測到正反應，但其中24隻並不能將病毒傳播到寄主植物。WTV在其媒介葉蟬的不同唾腺葉之繁殖並不相同，檢測抗原發現主要是在唾腺前葉(Anterior lobes)繁殖。檢視*P. maidis*之中腸外層膜、表皮、脂肪體、神經細胞及副唾腺，發現MMV病毒顆粒主要是在內核膜出芽(bud)(病毒複製後經細胞內膜或外膜而使病毒顆粒帶有外膜)並累積於核的周圍。但在唾腺*Maize mosaic virus* (MMV)病毒顆粒主要在核原生質膜(plasma membrane)發芽，病毒累積在細胞間或細胞外之空間。這些空間明顯與細胞外之液胞及微導管連接，這是MMV進入唾腺細管或唾腺管之唾液的路徑。此可能為某些病毒克服媒介昆蟲侵入唾腺障礙(escape barrier)之一機制。

D. 經卵傳播障礙

病毒經卵傳播，病毒侵入體液後，必先穿越卵巢、卵巢管鞘及有泡囊之上皮，然後侵入卵母細胞，侵入卵母細胞必須在卵子發生之早期，否則卵殼會再形成一道侵入之障礙。許多tenuiviruses經卵傳播的比率很高，例如斑飛蟲(*Laodelphax striatellus*)傳播Rice stripe virus (RStV)可連續經卵傳播23~40代，且傳播蟲率均達90%。另外僅少數rhabdoviruses可經卵傳播。經卵傳播會因病毒、甚至病毒系統(virus isolates)及媒介昆蟲種類或同種昆蟲之生理小種(races)不同而異，WTV經由*A. novella*傳播之經卵傳播比率為2~10%，但WTV經由*A. constricta*之經卵傳播比率為80%。*European wheat striate mosaic virus* (EWSMV)經由*Javesella pellucida*傳播，如果*J. pellucida*於成蟲期獲毒，幾乎無經卵傳播之現象，但在若蟲期獲毒則多數之子蟲在孵化後即可傳播病毒。雌蟲卵巢可偵測到病毒並不代表該病毒可經卵傳播，MMV病毒可在雌性*P. maidis*的卵巢囊胞及雄蟲射精管檢測到，但MMV並不能經由*P. maidis*的卵傳播。*P. maidis*可以經卵傳播MStV，在多數供試蟲之卵巢、輸卵管及交尾腔都含有MStV抗體，甚至病毒亦可在單一卵檢測到。這些研究再再顯示涉及經卵傳播障礙。

(5) 影響繁殖型病毒傳播的因子

- A. 虫齡：多種葉蟬類若蟲較成蟲傳播效率高。試驗資料顯示蟲齡愈大，其腸道愈抗拒病毒感染，即獲毒後病毒停留在消化道的濾室(filter chamber)，而無法進入體腔。
- B. 感染後時間(time after infection)：*Endria inimical* (葉蟬)開始傳播WASMV後，經過一段時間其傳播能力會喪失。有些蟲體會呈間隙性傳播，但其傳播力不超過72天。
- C. 溫度：*A. constricta*葉蟬傳播Wound tumor virus (WTV)在高溫36°C時，病毒會被抑制而無法從腸道傳佈到體液、唾腺。溫度也會影響斑飛蟲(*Laodelphax striatellus*)傳播縞葉枯病毒(Rice stripe virus, RSV)之經卵傳播效率。在17.5°C，83%之帶毒雌蟲會將RSV傳給子代，而其子代蟲>90%會帶毒傳播；但在32.5°C，只有12.5%的雌蟲會經卵傳播RSV。
- D. 遺傳變異：同一種媒介昆蟲(species)之不同品系(lines or races)傳播病毒的效率可能有很大的差異。另外，一蟲媒病毒長期在一植物機械接種，可能會導致原媒介昆蟲喪失傳播病毒的能力。

(三)、國內發生概況

1. 葉蟬類：黑尾葉蟬(*Nephotettix* spp.)傳播水稻黃葉病(Chiu *et al.* 1968)及水稻黃萎病(一種Phytoplasma)(Chiu *et al.* 1966)

2. 飛蟲類：褐飛蟲(*N. lugens*)傳播水稻皺縮矮化病毒(陳慶忠、邱人璋(1981))；斑飛蟲(*L. striatellus*)傳播水稻縞葉枯病毒(RSV)(Hsieh,1973)；擬白背飛品蟲(*Sogatella vibix*)傳播稗草皺縮矮化病毒(ERSV)(Chen *et al.* (1986)))及玉米飛蟲(*Perrgrinus maidis*)傳播玉米條斑病毒(*Maize stripe virus*)(趙佳鴻等(1988))
3. 角蟬：國內尚無角蟬類昆蟲傳播植物病毒的記錄。