

防疫檢疫重要植物病毒之媒介昆蟲與傳毒原理

陳慶忠

行政院農業委員會台中區農業改良場

內容

一、前言	21
二、昆蟲傳播植物病毒常用的術語	22
三、昆蟲傳播植物病毒的型式	23
四、蚜蟲傳播植物病毒	24
五、粉蝨及木蝨傳播植物病毒（原）	34
六、飛蝨、葉蟬及角蟬傳播植物病毒	37
七、薊馬傳播植物病毒	47
八、其它刺吸型昆蟲、甲蟲類及授粉昆蟲傳播植物病毒	50
九、螨類傳播植物病毒	52
十、線蟲傳播植物病	53
十一、真菌傳播植物病毒	55
十二、植物病毒經機械、種子、嫁接及花粉傳播	57
十三、如何在田間辨識植物病毒與尋找媒介昆蟲	59
十四、參考文獻	60

一、前言

植物病毒，一種絕對寄生病原能長期活存於自然界，它必須仰賴媒介者傳播，方能經常地從一植物傳播到另一植物。迄目前已知植物病毒超過1000種，分屬於78屬（genus）（Fauquet *et al.*, 2005）。這些病毒主要藉由生物（節足動物昆蟲、螨蟬、線蟲、真菌等）或機械、種子等方法在自然界傳播擴散。在媒介生物中，昆蟲綱分類地位屬半翅目（Hemiptera）、頸吻亞目（Auchenorrhyncha）、蠟蟬總科（Fulgoroidea）的葉蟬科（Cicadellidae）及飛蝨科（Delphacidae）；胸吻亞目（Sternorrhyncha）的常蚜科（Aphididae）及粉蝨科（Aleyroididae）以及纓翅目（Thysanoptera）薊馬科（Thripidae）

是經濟作物病毒病害發生流行最重要的媒介者。至於機械傳播在自然界並無自然發生者，但因為作物栽培管理、繁殖、運輸等作業包括耕犁、中耕、除草、剪枝、摘心、切花等以手或農器具等；或因嫁接、組織培養；或因種苗運輸過程，在植體製造傷口、使用帶毒繁殖體而傳播病毒，此一類傳播方式如菸草嵌紋病毒（*Tobacco mosaic virus*, TMV）感染菸草、花卉及多種經濟作物；蘭花之齒舌蘭輪斑病毒（*Odontoglossum ringspot virus*, ORSV）及蕙蘭嵌紋病毒（*Cymbidium mosaic virus*, CymMV）感染各種蘭類花卉即為經由此種途徑傳播。此外，機械接種技術在實驗室是研究植物病毒的一種重要手段。有關病毒從一植物藉由媒介者傳佈到另一植物的知識相當重要，其主要原因有二，其一為病毒需能快速從一植物傳佈到另一植物方具有經濟重要性；另一為充分明瞭病毒生存及在田間傳佈的方法與途徑；以及病毒與其媒介生物間的交互作用的關係，從科學的觀點是相當有趣地，且是發展病毒病害防除策略可依循探索的重要線索。

本文就植物病毒的傳播方法（生物及非生物），特別著重昆蟲傳播植物病毒的类型、病毒與媒介昆蟲間之交互作用，以及影響傳播之因子等內容加以介紹；此外，為期更易了解媒介昆蟲傳播病毒的行為，對其口器構造、生活史及取食習性亦做簡單介紹。過去國內從事昆蟲傳播植物病毒的研究不多，且多著重傳播現象的探討，攸關傳播機制或分子層次的研究幾乎未見涉及。本文內容主要以 R. Hull（2002）編 Matthews' Plant Virology 第 11、12 章為基架，參考 Plumb and Callow（2002）"Plant Virus Vector Interactions"及 Harris and Maramorosch（1977）"Aphids as Virus Vectors"，再融入部份國內研究的實例，期能提供有興趣於此學門者的入門參考。由於個人才疏學淺，稿件準備又嫌匆促，相關研究資料的蒐集，難免遺漏，特予致歉；文中所使用中譯術語不當之處亦請賜教。撰稿期間國立中興大學植病系陳煜焜博士、詹富智博士對植物病毒；台中場同仁林大淵先生對昆蟲構造協助釋疑，在此一併致謝。

二、常用的術語

Acquisition feeding period（獲毒吸食時間）：媒介昆蟲伸出口針去吸食罹病植物的時間。試驗時，需配合解剖顯微鏡觀察口針的吸食動作。

Acquisition access period（獲毒停留時間）：試驗時，讓媒介昆蟲在罹病植物上停留的時間；昆蟲的行為可能包含接近、停留、走動及伸出口針

去吸食，也可能試驗期間媒介昆蟲根本未吸食罹病植物。

Latent period (潛伏期)：媒介昆蟲自罹病植物獲毒至開始能有效傳播病毒所需之時間。本術語在持續性循環型及繁殖型另有詮釋，詳見內文。

Retention period (保毒期)：媒介昆蟲獲毒後開始能有效傳播病毒，病毒被保存在蟲體內且能有效被傳播的時間之久暫。

inoculation access period (接種停留時間)：試驗時，讓獲毒且開始有效傳播病毒之媒介昆蟲在欲接種之植物上停留接種的時間。

Viruliferous insect (帶毒蟲)：媒介昆蟲獲毒、帶毒，且具有傳播病毒之能力的蟲體稱之。

Inoculativity (接種能力)：帶毒媒介昆蟲能將病毒有效傳播至健康植物而使其感染的能力。

Probe (取食刺探)：蚜蟲在取食前會對欲取食之植物進行刺探動作（表皮層），如遇適宜寄主，口針會繼續往前伸至取食部位。前階段刺探的動作稱之。

Transovarial transmission (經卵傳播)：許多飛蟲類傳播之植物病毒會經雌性飛蟲將病毒經由卵傳播到子代。

三、昆虫傳播植物病毒的型式

主要有兩個分類系統用以闡述媒介昆蟲（如蚜蟲、飛蟲及葉蟬類）與植物病毒間之交互作用關係。其一是根據媒介昆蟲保毒時間的長短；另一則根據媒介昆蟲攜帶病毒的位置及病毒在蟲體內運行的方式。Watson and Roberts (1939) 最早建議使用 "persistent" viruses 及 "non-persistent" viruses 等術語，主要是以蚜蟲於獲毒後能有效傳播病毒之時間的久暫做為依據，以陳述蚜蟲與病毒間的相互關係。其後 Watson 與其同事認為使用 "non-persistent transmission" 比 "non-persistent" viruses 一辭更為恰當貼切，它意涵著蚜蟲於數秒~數分鐘獲取病毒，亦於數分鐘~數小時傳播病毒，並喪失傳毒能力等之傳播行為。換言之，蚜蟲迅速完成獲毒及接種所需的時間即是蚜蟲能將口針插入表皮細胞刺探（probing）所需之時間。Non-persistent transmission 與 persistent transmission 間有一明顯的異點是後者蚜蟲一旦獲毒，若蟲脫皮仍不喪失病毒，且病毒會進入蚜蟲之中腸、體液及唾腺。隨著對昆蟲與病毒間的交互作用現象有更多了解，Kennedy *et al.* (1962) 根據病毒在蟲體內保持的位置（site/s）及運行的路徑（route/s），

建議改用"stylet-borne"及"circulative"。stylet-borne 取代 non-persistent，此一術語含括 Bradley and Gabong (1955) 之試驗理念，即利用抗病毒劑 (antiviral agents) 如 Formalin 或 UV 處理蚜蟲帶毒小顎口針，可以去除口針末端部位攜帶之病毒（尤其是末尖 15 μm 內之口針部位）；circulative 取代 persistent，更能闡述病毒在蚜蟲體內移動的路徑；即病毒被蚜蟲吸取、經小顎食道管、中腸、體腔（體液）、運行、最後到唾腺，在唾液管病毒與唾液混合，並藉由取食吞噬作用機制，將病毒接種到植物。循環型病毒可以在媒介蟲體內繁殖者稱 circulative-propagative viruses。有關使用之術語仍因對病毒與昆蟲間的交互作用有更多的了解，一旦有新的研究發現時，原使用之術語往往又存在著矛盾，因而一再被修改。目前最被廣泛接受的術語是 non-persistent transmission (stylet-borne 及 foregut-borne (semi-persistent)) 及 persistent transmission (含 circulative 及 propagative)。另外，"externally borne"及"internally borne"是以病毒在媒介昆蟲存在的位置作為根據，它也最能說明病毒基因產物涉及二者間的交互作用關係（表一）。

四、蚜蟲傳播植物病毒

（一）蚜蟲

蚜蟲的分類地位屬半翅目 (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)。

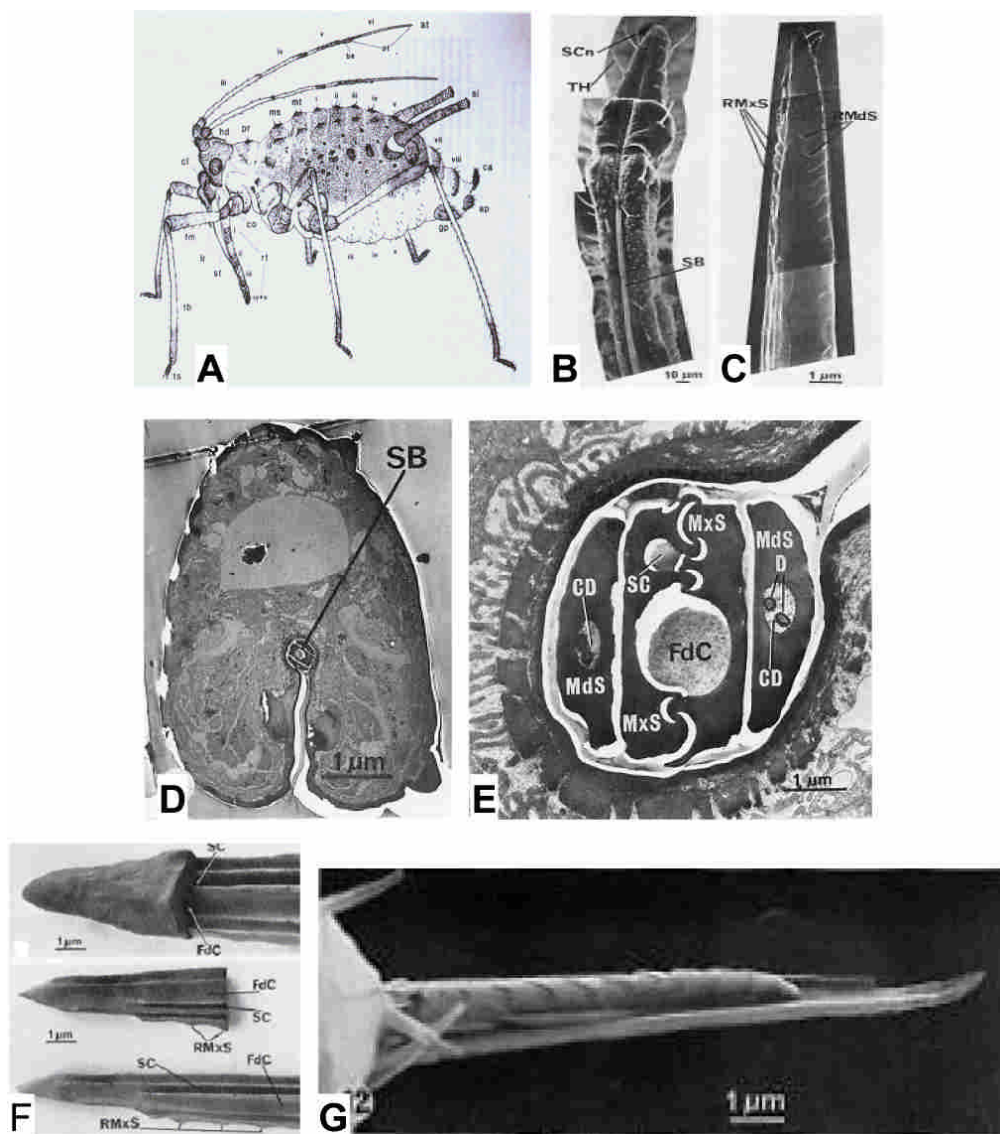
1. 口器：蚜蟲為刺吸式口器 (piercing-sucking type)。大小顎特化為四根長針；上唇甚小呈三角形；下唇特化成分節之向外伸延的長錐管狀喙 (proboscis)，自第一對足基節開口。喙外（上）表面有一條溝縫（圖五-8），內包裹二對口針，大顎針在外，其尖端具齒狀凸起，取食時司管穿刺寄主植物組織細胞；食道 (food channel) 及唾液管 (salivary duct) 由小顎形成，小顎口針具彎曲性司吸取寄主汁液（圖一）。
2. 取食行為：蚜蟲開始取食時口針會分泌一滴膠狀唾液，口針迅速穿刺植物表皮組織進行勘探 (probing)，蚜蟲可能暫時性取食（非適宜寄主）；如遇適宜寄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

表一、植物病毒與其媒介昆蟲間之相互關係

Table 1. Relationships between plant viruses and their vectors

Virus transmission group			Transmission characteristics						
Site in vector	Type of transmission	Virus product interacting with vector	Acquisition time (max dose)	Retention time (half-life)	Transtadial passage	Virus in vector hemolymph	Latent period	Virus multiples in vector	Transovarial transmission
Externally borne	Non-persistently transmitted, stylet-borne	Capsid Helper factor	Seconds to minutes	Minutes	No	No	No	No	No
	Non-persistently transmitted, foregut-borne (semi-persistent)	Capsid Helper factor	Minutes to hours	Hours	No	No	No	No	No
Internally borne	Persistent, circulative		Hours to days	Days to weeks	Yes	Yes	Hours to days	No	No
	Persistent, propagative		Hours to days	Weeks to months	Yes	Yes	Weeks	Yes	Often

引用自 Hull (2002) p.493



圖一、蚜蟲的口器。(A) 蚜蟲外形。(B) 下唇四節構成口針束 (SB)。(C) 大顎針在外，外觀具有脊起 (RMds)。(D) 口器橫切面，下唇形成之口針束 (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：桃蚜的二小顎針內面相扣，並形成食道管 (FdC) 及唾管 (SC)。(G) 模式圖：桃蚜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。)

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 *Alfamovirus*, *Caulimovirus*, *Cucumovirus*, *Fabavirus*, *Macluravirus* 及 *Potyvirus* 等，有關各群（屬）病毒之形態、核酸及鞘蛋白可參考表六及圖六、七、八。

- （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。如刺探植物是罹染病毒之植物，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（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 小時會提升傳毒率；最短獲毒時間 5 秒，獲毒時間 1~3 分鐘傳毒率最高為 60~70%，延長至 10 小時遞減為 4%；保毒時間 0~30 分鐘傳毒率為 75~77%；0.5~6 小時傳毒率劇減。8~24 小時除 12 及 14 小時分別出現 12.5 及 10% 之傳毒率外，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，若蟲之傳毒率隨齡期增加而增強，4 齡若蟲之傳毒蟲率高達 80%；脫皮後 1 日齡成蟲傳毒率最高，7 日齡成蟲傳毒率漸減。

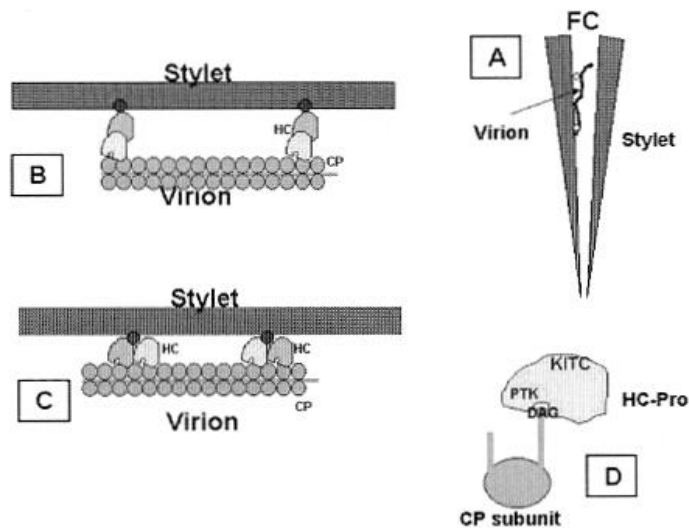
- （3）保毒位置：蚜蟲在罹病植物吸取汁液樣品（sap sampling）時，口針尖端、食道管及前腸部位有可能沾染（附著）病毒。這些

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，病毒隨回流液 (regurgitation) 及唾液進入健康植物 (Harris and Maramorosch, 1977)，(c) 食道管及唾液管在小顎針近尖端處開口，蚜蟲傳播非持續性病毒即藉由唾液在此將病毒釋出 (Martin *et al.*, 1997)。
- (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 aphid-transmitted, HAT) 及弱蚜蟲傳播 (poorly aphid-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，證明病毒 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 53 kDa (*Tobacco vein mottling virus*, TVMV) 及 58 kDa (*Potato virus Y*, 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。



圖二、輔助因子、蚜蟲口針與 potyvirus 核鞘蛋白間之可能交互作用的假設模式。(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 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 Hull (2002), p. 499)

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 及 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 50 nm) 病毒存在於罹病植物各型細胞，但 closteroviruses (彎曲絲狀；寬 12 nm，長 1250-2000 nm) 則局限存在韌皮部細胞內。蚜蟲傳播 sequiviruses 也涉及 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 30 nm) 在傳播時，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。蚜蟲傳播 caulimoviruses、carlaviruses 及 closteroviruses 亦牽涉輔助因子。

3. Bimodal transmission

Chalfant and Chapman (1962) 報告指出偽菜蚜 (*B. brassicae*) 傳播 Cabbage virus B (*Cauliflower mosaic virus*, CIMV) 兼有 non-persistent 及 circulative 之傳播特性；但桃蚜傳播 CIMV 則為 non-persistent。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。

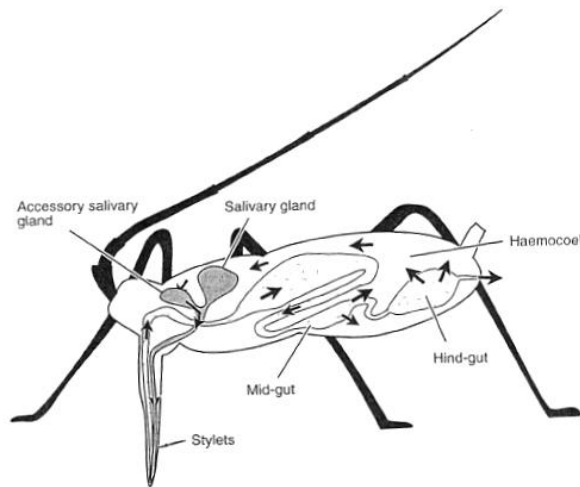
4. 持續型傳播 (persistent transmission)

蚜蟲以此種型式傳播病毒的實例較少。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)：

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 25 nm，具一種 21-23 kDa 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

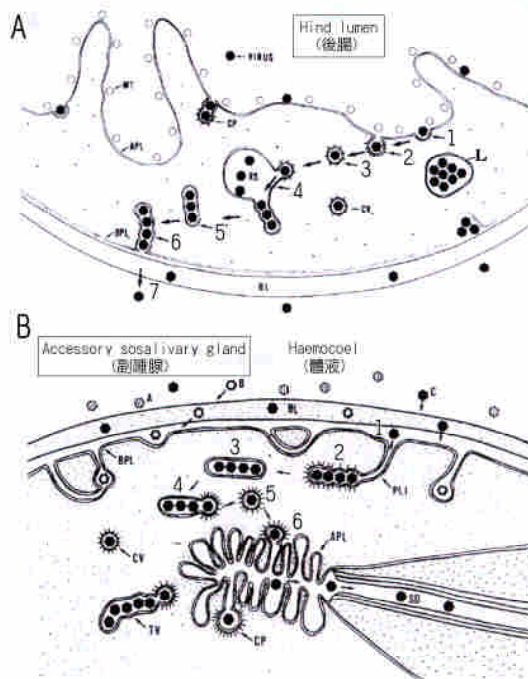
時間為 5 分鐘，通常為數小時；潛伏期至少 12 小時；接種時間（inoculation access time）10-30 分鐘；保毒時間至少數日。luteoviruses 病毒局限存在於罹病植物之韌皮組織，因此蚜蟲必需吸食含有病毒之韌皮組織方能獲取病毒。此類病毒不能以機械方式傳播。蚜蟲傳播 luteoviruses，於獲毒後至少經過兩道障礙（腸道及唾腺）方能傳播病毒。稻麥蚜（*Rhopalosiphon padi*）傳播 *Cereal yellow dwarf virus-RPV*（CYDV-RPV）之路徑為蚜蟲獲毒後，病毒顆粒進到中腸及後腸腔，藉由內噬作用機制經腸壁上表細胞進入體腔（體液），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；移動運行機制示如圖四。



圖三、Luteovirus 病毒顆粒在蚜蟲體內移行路徑。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, p. 24）

B. Nanoviruses

Nanoviridae 科 *Nanovirus* 及 *Babuvirus* 屬之病毒均經由蚜蟲以持續性循環型方式（persistent circulative manner）傳播。*Nanovirus* 為 ssDNA 病毒，球形，直徑 17-20 nm。蚜蟲傳播



圖四、蚜蟲以持續循環型方式傳播 luteoviruses 病毒顆粒在蟲體內移動運行（接受位介機制, receptor-mediated endocytosis）模式圖。A. 病毒穿越蚜蟲腸壁表皮細胞（傳播障礙一）。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），稱為受體蛋白體（receptosome, RS），CV 原有之被膜被內質網包覆；有一部分 RS 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）；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.** Luteovirus 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。能否突圍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（Hull, 2002）。

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 17-18 nm），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，此可能暗示它需要輔助因子 (helper factor)。在國內有一實例，孫 (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。

(2) 繁殖型病毒 (propagative viruses)

蚜蟲以持續性繁殖型方式傳播病毒的實例較少。*Hyperomyzus lactucae* 即以此種方式傳播 *Rhabdoviridae* (*Sowthistle yellow vein virus*, SYVV 及 *Lupin yellow vein virus*, LYVV)。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被偵測到 (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. 非持續性傳播：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。例如嚴重危害瓜類、花卉及其他多種作物之胡瓜嵌紋病毒 (*Cucumber mosaic virus*, CMV)；危害煙草之煙草脈綠嵌紋病毒 (*Tobacco vein-banding mosaic virus*,

TVBMV)；危害馬鈴薯之 *Potato virus Y* (PVY)；危害木瓜之木瓜輪點病毒 (*Papaya ringspot virus*, PRV)；危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均可由蚜蟲傳播。傳播病毒之蚜蟲種類如桃蚜、棉蚜 (圖五)、黑豆蚜、小桔蚜、桃粉蚜、稻麥蚜、玉米蚜及無肘脈蚜等 (方 (1986)、王等 (1981)、陳等 (1998, 2001)、趙等 (1990))。

2. 半持續性傳播：國內尚無蚜蟲以半持續性方式傳播植物病毒之實例。
3. 持續性傳播：香蕉萎縮病毒 (BBTV) (*Nanovirus*) 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，並逐漸蔓延至南部，嚴重威脅當時之台蕉生產 (孫, 1959；蔡等, 1986)。

五、粉蝨、木蝨傳播植物病毒 (原)

(一) 粉蝨傳播植物病毒

Begomoviruses (*Geminiviridae*)、criniviruses (*Closteroviridae*) 及部分 closteroviruses (*Closteroviridae*) 等三屬的病毒是經由粉蝨 (whiteflies, *Aleyrodidae*) 媒介傳播。其中 begomoviruses 僅由菸草粉蝨 (*Bemisia tabaci*) 傳播。closteroviruses 及 criniviruses 則經由溫室粉蝨 (*Trialeurodes vaporariorum*) 傳播。溫室粉蝨傳播 *Beet pseudoyellow virus* (BPYV)、*Tomato infectious chlorosis virus* (TICV) 及 *Cucurbit chlorotic spot virus* (CCSV)；*T. abutilonea* 傳播 *Diodea vein chlorosis virus* (DVCV) 及 *Anthriscus yellow virus* (AYV)；*B. tabaci* 傳播 *Cucurbit yellow stunting disorder virus* (CYSDV)；銀葉粉蝨 (*B. argentifolia*) 傳播 *Lettuce chlorosis virus* (LCV)。上述媒介粉蝨中由於 *B. tabaci* 傳播數個較具經濟重要性之作物病毒病害，因此相關之研究亦較多。

1. 粉蝨

- (1) 口器：粉蝨屬半翅目、胸吻亞目。其口器為刺吸式與蚜蟲相似。
- (2) 取食行為：取食時會分泌唾液形成唾液鞘。菸草粉蝨 (*B. tabaci*) 之成蟲及未熟蟲均以刺吸口器吸食寄主植物之韌皮部。

- (3) 生活史：粉蝨除卵孵化後之 1 齡蟲會走動（稱 crawler）找尋取食寄主，移動距離不遠。其他齡期若蟲均固定在寄主植物上吸食，故若蟲真正扮演病毒傳播者的角色小。成蟲具翅，活動性強，對傳播病毒扮演重要角色。菸草粉蝨（*B. tabaci*）取食韌皮部，其 B-type 銀葉粉蝨在國內年可發生 10 餘代。

2. 傳播病毒的型式

- (1) 持續性傳播（persistent transmission）：Begomoviruses（*Geminiviridae*）是一種雙生病毒，以聖誕紅捲葉病毒（*Poinsettia leaf curl virus*, PLCV）為例，其個別病毒顆粒大小為 16-18 × 30-32 nm。多數之 begomoviruses 是經由菸草粉蝨（*B. tabaci*）以持續性循環型方式（persistent, circulative manner）傳播。粉蝨獲毒時間數小時或更長；潛伏期 24 小時。病毒不能在蟲體內繁殖。唯一例外是 *B. argentifolia* 傳播 *Tomato yellow leaf curl virus*（TYLCV-IS，以色列分離株），病毒可經卵傳播，但病毒在體內繁殖的證據仍缺。病毒可於粉蝨腸道表皮細胞及唾腺偵測到，一般認為病毒循環路徑與蚜蟲傳播之 luteoviruses 相似。Rosell *et al.*（1999）以 PCR 方法偵測 *Squash leaf curl virus*（SLCV）DNA 在媒介菸草粉蝨及非媒介粉蝨（*Trialeurodes vaporariorum*）的蟲體抽出物、唾腺、蜜露、體液的存在情形。供試蟲在罹病植物上獲毒取食時間 0.5~96 hr，當粉蝨獲毒時間延長時，粉蝨吸取 SLCV 的量會增加。SLCV 之 DNA 可同時在媒介及非媒介粉蝨之蜜露偵測到，顯示病毒顆粒或病毒 DNA 或上述二者會進到消化系統。SLCV 的 DNA 在 *B. tabaci* 唾腺及體液均可偵測到，但在非媒介粉蝨則偵測不到。雖然媒介粉蝨及非媒介粉蝨均可吸取 SLCV 進入腸道，但 SLCV 只能穿越媒介粉蝨（*B. tabaci*）之腸道障礙（gut barrier）進入體液及唾腺系統。
- (2) 半持續性傳播（semipersistent transmission；Foregut borne virus）：*Trialeurodes vaporariorum*、*T. abutilonea* 及 *B. tabaci* 等三種粉蝨以半持續性方式傳播 criniviruses（*Closteroviridae*）。粉蝨獲毒與接種時間僅需數秒~數分鐘。以 *Beet pseudo-yellow virus* 為例，*T. vaporariorum* 獲毒時間為 1 小時，潛伏期 < 6 小時，保毒時間數日~數週。病毒被認為附著在前腸幾丁質襯套（表皮）（cuticular lining of the foregut），若蟲蛻皮會使病毒喪失。

- (3) 非持續性傳播（non-persistent transmission）：Carlaviruses 及 2 種 potyviruses 是經由粉蝨以非持續性方式傳播。粉蝨傳播這些病毒之獲毒、保毒時間為數分鐘~數小時，無明顯潛伏期。*B. tabaci* 是唯一傳播 carla-like viruses 及 poty-like viruses 之媒介昆蟲。

3. 國內發生狀況

國內記錄粉蝨傳播之病毒包括菸草粉蝨（*Bemisia tabaci*）傳播聖誕紅捲葉病毒（*Poinsettia leaf curl virus*）（Tsai *et al.*, 1997）及番茄捲葉病毒（*Tomato leaf curl virus*）（Green *et al.*, 1983）。

（二）木蝨傳播植物病原菌

木蝨並無傳播植物病毒的記錄。木蝨科（Psyllidae）昆蟲中已知六種木蝨能媒介傳播三種植物病害。在國內，由於其傳播黃龍病及可能傳播梨衰弱病，且該二病害分別對台灣柑橘及梨產業造成威脅，故在此特予提及。*Cacopsylla pyricola*, *C. pyri* 及 *C. pyrisuga* 傳播梨衰弱病（由 Phytoplasma 引起）；*Trioza erythrae* 及柑橘木蝨（*Diaphorina citri*）傳播黃龍病（由細菌引起）；*Trioza nigricornis* 傳播 Proliferation disease of carrot（由 Phytoplasma 引起）。

1. 木蝨

- (1) 口器：木蝨屬胸吻亞目，刺吸式口器與蚜蟲相似。
- (2) 取食行為：木蝨若蟲、成蟲以刺吸式口器刺吸寄主植物芽、嫩梢、葉及幼果，取食篩管組織。
- (3) 生活史：以黔梨木蝨（*Cacopsylla qianli*）為例。一年發生多代，世代重疊。成、幼蟲主要棲息於梨花，以成蟲在樹枝的裂縫、雜草、落葉或土隙中越冬。柑橘木蝨歷經卵、若蟲及成蟲三個階段，若蟲 5 齡，各齡蟲均能自由活動。卵期 2~4 天，若蟲期 11~15 天，完成一個世代需時 15~47 天

2. 傳播病原的型式

柑橘黃龍病主要藉由柑橘木蝨以持續性繁殖型方式傳播。柑橘木蝨從罹病株上獲取黃龍病病原菌（*Candidatus Liberibacter asiaticus*，一種細菌）所需時間為 30 分鐘；潛伏期約 7 天；取食接種時間為 5~7 小時。電顯切片發現黃龍病菌必需先穿過中腸上皮細胞並於中腸細胞內進行增殖，接著進入體腔，並移行至其他組織包括血球細胞、神經、脂肪體、氣管上皮細胞及肌肉等

繼續繁殖，最後抵達唾腺（時間約需 7 天）。柑橘木虱成蟲及 4、5 齡若蟲經 8~12 天之潛伏期可傳播病原菌，1~3 齡若蟲則無法傳播黃龍病菌（洪 2006; Huang et al., 1984）。

3. 國內發生概況：

梨木虱（*Cacopsylla pyricola*）在歐洲是梨衰弱病（pear decline）的媒介昆蟲。台中縣東勢、和平地區亦有類似梨衰弱病發生，懷疑是經由黔梨木虱（*Cacopsylla qianli*）傳播，唯尚缺試驗證明（陳等，2001）。另外，柑橘木虱（*Diaphorina citri*）能傳播柑橘黃龍病（*Candidatus Liberibacter asiaticus*），其傳播生態學亦有詳盡研究（洪 2006；Huang et al., 1984）。

六、飛蟲、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（Hashimoto）懷疑稻萎縮病（rice dwarf）與葉蟬有關。1895 年，Takata 試驗證實 *Recilia dorsalis* 是傳播稻萎縮病毒（rice dwarf virus, RDV）的媒介昆蟲。目前約有 60 種植物病毒是經由飛蟲及葉蟬類昆蟲傳播，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）及持續性循環型病毒（persistent circulative viruses），唯多數是持續性繁殖型病毒。有關半翅目昆蟲傳播植物病毒之情形列如表二。

（一）飛蟲與葉蟬

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）與傳播病毒有密切關係，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植物汁液。
3. 生活史：飛蝨、葉蟬類昆蟲生活史明顯較蚜蟲單純，卵孵化後若蟲經數次蛻皮為成蟲。通常一年可發生數世代。在台灣冬季無越冬現象，各種蟲期之蟲體均可發現。

（二）傳播病毒的类型

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。茲以 RTV 為例說明，RTV 是菲律賓國際稻米研究所（IRRI）歐士璜博士於 1963 年首次在菲律賓發現。1966 同服務於 IRRI 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。日人 Hibino *et al.* (1978) 在印尼採集病徵嚴重之 RTV 病株，純化發現所謂 RTV 病毒，事實上含有兩種病毒顆粒，一種為直徑 30 nm 之球形病毒顆粒稱之為 *Rice*

表二、半翅目昆蟲傳播植物病毒數目之分佈

Table 2. Distribution of plant virus vectors among selected Hemiptera families

Order, suborder, family	Common name of insect group	Approx. no. species described	No. vector species	No. viruses transmitted
Hemiptera				
Auchenorrhyncha 頸吻亞目				
Cicadidae 蟬科	Cicada	3200	0	0
Membracidae 角蟬科	Treehopper	4500	1	1
Cercopidae 沫蟬科	Spittlebug	3600	0	0
Cicadellidae 葉蟬科	Leafhopper	15000	49	31
Fulgoroidea 飛蝨科	Planthopper	19000	28	24
Sternorrhyncha 胸吻亞目				
Psyllidae 木蝨科	Psyllid	2000	0	0
Aleyroididae 粉蝨科	Whitefly	1200	3	43
Aphididae 蚜蟲科	Aphid	4000	192	275
Pseudococcidae 粉介殼蟲科	Mealybug	6000	19	10

引用自 Hull (2002) p. 487.

tungro spherical virus (RTSV); 另一種大小 $35 \times 150\text{-}350$ nm 之子彈形病毒顆粒稱之為 *Rice tungro bacilliform virus* (RTBV)。RTSV 及 RTBV 主要存在稻韌皮組織 (phloem)，但 RTBV 也同時會存在於木質部 (xylem)。健康水稻蟲接 RTBV 會表現溫和的黃化病徵 (Tungro 病徵)，但蟲接種 RTSV 則無病徵表現。如蟲接 RTBV+RTSV 則會引起嚴重的黃褐色病徵。黑尾葉蟬 (*N. virescens*) 不能單獨傳播 RTBV，它必須先吸食 RTSV 和 RTBV 共同感染之罹病水稻，或先吸食 RTSV 罹病水稻後，再獲取 RTBV 才能將 RTSV 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，較長之獲毒及接種時間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 (含獲毒取食時間)。病毒在蟲體內之保毒時間 < 5 或 6 日。媒介昆蟲傳播病毒的接種能力 (inoculativity) 會因蛻皮 (moulting) 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) 之 *Mastrevirus* 屬 8 種病毒及 *Curtovirus* 屬 3 種病毒共計 11 種病毒是經由葉蟬類 (cicadellid leafhoppers) 昆蟲以持續性循環型方式傳播。另一種 *Geminivirus* (*Tomato pseudo-curly top virus*, TPCTV) 則是經由角蟬 (membracid treehopper, *Micrutalis* sp.) 以持續性循環型方式傳播。以下舉二例說明，*Maize streak virus* (MSV) 可經由三種 *Cicadulina* spp. 葉蟬類昆蟲傳播。*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。有關飛蝨、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) 藉由受位仲介吞噬作用 (receptor-mediated endocytosis) 進入體液，再到唾腺。

一種角蟬 (*Micrutalis malleifera*) 傳播 *Tomato pseudo-curly top virus* (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，為持續性循環型傳播方式。媒介昆蟲注射 TPCTV 罹病植物汁液或部分純化病毒汁液可以傳播病毒。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 protein) 如與葉蟬及粉蝨傳播之 geminiviruses 比較，則與葉蟬傳播之 geminiviruses 較相似。這意涵 geminiviruses 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)

至少有四群 (科) (groups 或 Family) 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。此類病毒在台灣記錄的至少有 7 種分屬於 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。部分飛蝨及葉蟬傳播之病毒尚可經卵傳播。一般而言，繁殖型病毒比較循環型病毒所需潛伏期 (latent period) 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 reoviruses。Plant reoviruses 有 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 (圖六)。國內 plant reovirus 有記錄者二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 之傳毒率平均為 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 時獲毒率較低，20~35°C 獲毒率高。在室溫潛伏期為 3~31 日，但在 15°C 時為 9~74 日（陳, 1985; Chen *et al.* 1986; Chen *et al.* 1989）。

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原抗體反應、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，餵食 *N. lugens*，再讓之吸食罹病水稻會抑制其傳播病毒（意指 *N. lugens* 餵食細菌表現後之 39-kDa 核鞘蛋白，媒介蟲之細胞膜的病毒接受位已被佔盡；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) 即由黑尾葉蟬類昆蟲 (*Nephotettix spp.*) 傳播之一種 rhabdovirus。RTYV 呈鎗彈型 (bullet-shaped)，寬度 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（陳、四方, 1971）。RTYV 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) 報告病毒在 *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。Hsieh *et al.* (1969) 報告 *N. nigropictus* 最短獲毒時間為 5 分鐘，最短接

種時間為 5~10 分鐘。陳（1979）報告溫度對 *N. cincticeps* 及 *N. nigropictus* 之獲毒及傳病有明顯之影響，在 25 及 30℃ 獲毒蟲率較低溫時為高，潛伏期較短。17℃ 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。試驗觀察顯示 RTYV 對 *N. cincticeps* 生育有明顯的不良影響。陳、四方（1971）電顯觀察 *N. cincticeps* 蟲體之唾腺、腸道可發現 rhabdoviruses。

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 grassy stunt virus*, RGSV 之一系統)、*Rice stripe virus* (RSV) 及 *Maize stripe virus* (MSStV) 即為 *Tenuivirus* 所引起。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（陳等，1996）。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。斑飛蟲若蟲及成蟲均可獲毒傳病，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（Hsieh, 1973）。RSV 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的影響包括降低繁殖能力、雌蟲壽命減短、卵死及若蟲早齡死亡等。

（3）繁殖型病毒之傳播路徑及障礙（Ammar and Nault, 2002）

繁殖型病毒之潛伏期被認為是媒介昆蟲獲毒，病毒在蟲體不同器官繁殖後，並移行至唾腺唾液所需之時間；而循環型病毒的潛伏期則是從媒介昆蟲獲毒到接種病毒 (inoculation) 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。循環繁殖型病毒的傳播路徑 (a) 吸取病毒，(b) 病毒進入中腸繁

殖，(c) 病毒自中腸細胞釋出進入體液，隨循環系統進入各組織器官繁殖，(d) 病毒進入唾腺，(e) 病毒釋入唾液，(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) 探討玉米條紋病毒 (*Maize stripe virus*, MSStV) 在玉米飛蟲 (*P. maidis*) 之繁殖傳播指出 MSStV 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；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障礙：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

中腸的上皮細胞層，在腸道面有很多微絨毛突起 (microvilli)；在體液腔面則為具小孔之基底膜 (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，中腸感染的病毒界限濃度 (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。獲毒界限也意涵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) 從黑條黑尾葉蟬 (*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) 已經獲得證實。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 *P. maidis* 傳播 *Sorghum stripe virus*（MStV 之一分離株）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伏期只有 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（包括中腸細胞感染病毒及釋出病毒），但其作用機制不詳。

B. 繁殖障礙（dissemination barrier）

Perkinsiella saccharicida（一種飛蟲）之 1、2 或 3 齡若蟲能從 *Fiji disease virus*（FDV）之罹病甘蔗獲毒，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。此可能是媒介昆蟲的取食行為無法與罹病組織相配合。換言之，罹病植物病毒濃度高，但媒介昆蟲獲毒能力低，媒介昆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 A 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（B 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之細胞系差。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葉蟬（*Nephotettix cincticeps*）之 RDV 分離株其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。許多繁殖型病毒被媒介昆蟲傳播時都呈間隙性傳播，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。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 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 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唾腺侵入障礙（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，否則卵殼會再形成另一道侵入之障礙。許多 tenuiviruses 經卵傳播的比率很高，例如斑飛蟲（*Laodelphax striatellus*）傳播 *Rice stripe virus* (RSV) 可連續經卵傳播 23~40 代，且傳播蟲率均達 90%。而在 rhabdoviruses 僅少數可經卵傳播。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。

（4）影響繁殖型病毒傳播的因子

- A. 蟲齡：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 Wheat American striate mosaic virus（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*）傳播水稻縞葉枯病毒之經卵傳播效率。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：黑尾葉蟬類昆蟲（*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（RRSV）（陳與邱, 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（MStV）（趙等, 1988）。

3. 角蟬：國內尚無角蟬類昆蟲傳播植物病毒的記錄。

* 有關台灣常見飛蟲、葉蟬類媒介昆蟲及其傳播之病毒的形態請參閱圖五、六。

七、薊馬傳播植物病毒

（一）薊馬

1. 口器及消化系統：薊馬為吸收式口器（圖五）。喙（rostrum）呈圓錐狀，位於頭部腹下表面，由左大顎、小顎、舌、上唇及下唇等構成。上唇構成口錐之前面部，右大顎退化，左大顎發達司取食時戳破寄主植物組織細胞。小顎口針短，相互嵌合，司吸食經大顎戳破之細胞汁液。其消化系統包括咽喉、食道、前腸、中腸（前：Mg 1、中：Mg 2、後：Mg 3）及後腸。前、後腸是由外胚層內陷形成之表皮層，腸壁厚且無滲透性；中腸由內胚層發育形成，柔軟且具滲透性（此為病毒由中腸穿越的原因）。唾腺由二瓣狀腺（lobular glands）及二管狀腺（tubular glands）組成，後二者相當於其他昆蟲之副唾腺（accessory gland）。二管狀腺連接 Mg 1；Mg 1 也以薄絲狀韌帶（ligament）與瓣狀腺相連接。
2. 取食行為：薊馬為雜食性昆蟲，寄主範圍廣泛。成、幼蟲吸食寄主植物葉片下表皮細胞即吸食柵狀組織內含物。
3. 生活史：幼蟲較不活動，成蟲活動性強。成蟲可活存約 20 日，在國內南黃薊馬年約可發生 10 餘代。

（二）傳播特性

1. 傳播病毒的型式

番茄斑萎病毒屬（*Tospovirus*）在植物病毒分類屬於 *Bunyaviridae* 科的一個屬，並以番茄斑萎病毒（*Tomato spotted wilt virus*, TSWV）為其代表種。*Tospovirus* 屬病毒為一種球形病毒，直徑約在 80~110 nm 之間。病毒顆粒具有一酯質蛋白套膜（lipoprotein envelope），其核心為三條不同大小線形單股基因體 RNA 分子，分別與核鞘蛋白（nucleocapsid protein, N protein）緊密結合而成假球形結構。是目前植物病毒中唯一經由薊馬類（Thrips）昆蟲以永續性方式傳播的病毒。目前已知至少 10 種薊馬能傳播 tospoviruses，它們皆屬纓翅目（Thysanoptera），薊馬科（Thripidae）（表三）。西方花薊馬

表三、媒介傳播 tospoviruses 之薊馬種類及其傳播之病毒

Table 3. Thrips vector species and the tospoviruses they transmit

Species	Tospovirus
<i>Frankliniella occidentalis</i> (西方花薊馬)	<i>Tomato spotted wilt virus</i> <i>Impatiens necrotic spot virus</i> <i>Groundnut ringspot virus</i> <i>Tomato chlorotic spot virus</i> <i>Chrysanthemum stem necrosis virus</i>
<i>Frankliniella schultzei</i> (棉芽花薊馬)	<i>Tomato spotted wilt virus</i> <i>Groundnut ringspot virus</i> <i>Impatiens necrotic spot virus</i> <i>Tomato chlorotic spot virus</i>
<i>Frankliniella fusca</i> (褐花薊馬)	<i>Tomato spotted wilt virus</i>
<i>Frankliniella intonsa</i> (台灣花薊馬)	<i>Tomato spotted wilt virus</i> <i>Impatiens necrotic spot virus</i> <i>Tomato chlorotic spot virus</i> <i>Groundnut ringspot virus</i>
<i>Frankliniella bispansa</i>	<i>Tomato spotted wilt virus</i>
<i>Frankliniella zucchini</i>	<i>Zucchini lethal chlorosis virus</i>
<i>Thrips tabaci</i> (蔥薊馬)	<i>Tomato spotted wilt virus</i> <i>Iris yellow spot virus</i>
<i>Thrips setosus</i> (日本菸草薊馬)	<i>Tomato spotted wilt virus</i>
<i>Thrips palmi</i> (南黃薊馬)	<i>Melon yellow spot virus</i> <i>Watermelon silver mottle virus</i> <i>Watermelon bud necrosis virus</i>
<i>Scirtothrips dorsalis</i> (小黃薊馬)	<i>Peanut chlorotic fan-spot virus</i> <i>Peanut yellow spot virus</i> <i>Peanut bud necrosis virus</i>

Cite from Reavy and Mayo (2002)

type) 及缺凸起 (spikes) 構造之分離株 (envelope-deficient isolate)，結果只有當薊馬獲取完整病毒顆粒 (含 glycoproteins) 時才具有傳毒力。類似的情況，缺乏凸起的分離株 (envelope-deficient isolate) 及移去外膜核鞘蛋白之野生型則不能感染 *F. occidentalis* 之培養細胞，以上觀察顯示媒介薊馬中腸具有毒醣蛋白受體結合位 (binding site for a receptor)。 *F. occidentalis* 之 50-kDa 及 94-kDa 蛋白會結合 TSWV 的毒醣蛋白。利用膠金免疫標示 (immuno-gold-labeling) 鑑定薊馬之 50-kDa 蛋白出現於薊馬幼蟲的中腸。在 *F. occidentalis* 及 *T. tabaci* 鑑定到一種分子量 94-kDa 蛋白會與 TSWV 結合，而在非媒介昆蟲桃蚜 (*M. persicae*) 則無。這種薊馬蛋白結合 TSWV 之 G2-毒醣蛋白在薊馬體內到處存在。此兩種薊馬蛋白與病毒毒醣蛋白結合的特性推測與接受位 (receptor sites) 有關。

3. 病毒在蟲體內循環路徑

Nagata (1999) 利用免疫螢光染色方法追蹤 *F. occidentalis* 幼蟲獲毒 (TSWV) 後不同時間之病毒出現變化。結果顯示幼蟲獲毒後 24 hr, (Mg 1) 中腸表皮；幼蟲後期 (獲毒後 24 hr 供試薊馬為幼蟲後期) 病毒在中腸環狀及縱狀肌組織；成蟲期 (獲毒後 24 hr 供試薊馬已發育為成蟲) 中、後腸內臟肌均發現被感染。獲毒後 72 小時唾腺發現感染，同一時間中腸連接唾腺之韌帶亦被感染。在體液及中腸基部角質板 (basal lamina) 則無 TSWV 蹤跡。因此推論 TSWV 是經絲狀韌帶 (ligment) 連接 Mg 1 到達唾腺部位。此與一般持續性病毒 (persistent viruses)，從腸細胞移入體液到唾腺的路徑並不相同。

(三) 國內發生概況

在國內已記錄南黃薊馬 (*Thrips palmi*) 傳播西瓜銀斑病毒 (*Watermelon silver mottle virus*, WSMoV) (圖五、六) (Yeh *et al.*, 1992) 及彩色海芋黃斑病毒 (*Calla lily chlorotic spot virus*, CCSV) (Chen *et al.*, 2005)；小黃薊馬 (*Scirtothrips dorsalis*) 傳播花生扇斑病毒 (*Peanut chlorotic fan-spot virus*, PCFV) (Chen and Chiu, 1996)；蝴蝶蘭 *Capsicum chlorosis virus* (CaCV) 之媒介薊馬種類不詳 (Chen *et al.*, 2003)。其中 WSMoV 在瓜類 (西瓜、香瓜、冬瓜) 發生嚴重；CaCV 在部分蝴蝶蘭園發生亦相當嚴重。

八、其它刺吸型昆蟲、甲蟲類及授粉昆蟲傳播植物病毒

(一) 介殼蟲類

能傳播病毒的介殼蟲類，分類地位屬於半翅目 (Hemiptera) 介殼蟲總科 (Coccoidea) 及粉蚧殼蟲總科 (Pseudococcoidea)。介殼蟲類較蚜蟲、飛蟲或葉蟬類昆蟲移動性低，為傳播效率較低的媒介昆蟲。介殼蟲取食寄主之韌皮部。Badnaviruses、數種 closteroviruses (*Grapevine leafroll-associated virus 3* (GLRaV-3)、*Lettuce chlorosis virus* (LCV)、*Pineapple mealybug wilt-associated virus* (PMWaV) 及 trichoviruses (*Grapevine virus A* (GVA)、*Grapevine virus B* (GVB)) 即經由介殼蟲媒介傳播。*Pseudococcus njalensis* 傳播 *Cucumber chlorotic spot virus* (CCSV) 之獲毒時間為 20 分鐘；病毒在蟲體內保毒時間 < 3 小時，此種傳播模式類似蚜蟲非持續性傳播。病毒可能攜

帶於介殼蟲之口針部位。PMWaV (closterovirus) 經由鳳梨嫡粉介殼蟲 (*Dysmicoccus brevipes*) 及鳳梨灰粉介殼蟲 (*D. neobrevipes*) 傳播，其 2、3 齡蟲較 1 齡蟲或雌性成蟲獲毒效率高。GLRaV-3 在 *Planococcus citri* 之保毒時間約 24 小時，被認為是半持續性傳播 (semi-persistent transmission)。

（二）椿象類

能傳播植物病毒的椿象類昆蟲為盲椿象科 (Miridae) 及姬軍配蟲科 (Piesmatidae)。盲椿象 (*Cyrtopeltis nicotianae*) 是 Velvet tobacco mottle virus (VTMoV)、Southern bean mosaic virus (SBMV) 及數種 sobemoviruses 的媒介昆蟲。其最短獲毒時間為 1 分鐘，屬於典型之非持續性傳播方式；媒介昆蟲的傳播效率隨取食時間增長而升高，又類似是半持續性或循環型傳播；但並無病毒在蟲體內繁殖的證據。VTMoV 病毒顆粒可在 *C. nicotianae* 之腸道、體液及排泄物 (獲毒後 6 天) 偵測到，但唾腺則無。Piesmatid bug (*Piesma quadratum*) 以持續性繁殖型方式傳播 Beet leaf curl virus (BLCV)，但無經卵傳播的證據。

（三）甲蟲類

甲蟲類昆蟲能傳播 Tymovirus、Comovirus、Bromovirus 及 Sobemovirus 等四群病毒。這四群病毒均為小形球形病毒，直徑 25~30 nm，性質安定，容易機械傳播。這些傳播病毒的甲蟲就如同其傳播之病毒，其寄主範圍狹窄。甲蟲能迅速獲毒，即使啃上一口都有可能獲毒，但獲毒效力是隨獲毒時間延長而升高。有些甲蟲傳播病毒，在罹病株獲毒後會很快就能在體液中偵測到病毒，有些則不能。保毒時間 1~10 天，端視甲蟲種類而異，但在冬季休眠期甲蟲保毒時間甚至達數個月之久。獲毒後病毒在甲蟲體內無潛伏期，也沒有證據顯示病毒可在蟲體內繁殖，此類病毒被認為是外生病毒 (externally borne virus)，即非持續性或半持續性病毒。

Gergerich *et al.* (1983) 認為回流液 (regurgitant fluid) 是決定甲蟲媒介傳播病毒的關鍵因子。試驗是模仿甲蟲取食時在寄主葉片造成傷口，即利用傷口技術 (gross wounding technique) 在供試葉片剪洞，並在玻璃培養皿污染回流液混合物，當病毒混合回流液時，只有傳播病毒之甲蟲能傳播病毒，非媒介甲蟲則不能傳毒。如用一般拭擦機械方法傳播上述病毒與回流液混合液則不具感染性。從數種葉食性甲蟲之回流液發現含有活性胰島酵素 (RNase)。這些酵素當用於 gross

wounding technique 接種時會抑制非甲蟲傳播之 TMV，但不會抑制一般甲蟲傳播之病毒。Gergerich and Scott (1988) 進一步發現甲蟲傳播之病毒能運行於木質部 (xylem)，因此，能感染非傷組織是甲蟲傳播的另一種特色。

(四) 授粉昆蟲

Raspberry bushy dwarf virus (RBDV) 及其他多種病毒經由昆蟲感染花粉而傳播。假設昆蟲受粉之寄主植物亦是病毒的寄主植物，在此前題下病毒可能是由受粉昆蟲所傳播。田間試驗顯示 *Blueberry leaf mottle virus* (BLMV) 是經由蜜蜂搜索花粉時所攜帶傳播。野外誘捕之蜜蜂用 ELISA 偵測時，幾乎有一半的蜜蜂其花粉籃的花粉攜帶有病毒，進一步網罩試驗證明蜜蜂及感染病毒的花粉都是病毒新感染不可缺的要素。除蜜蜂外，薊馬攜帶花粉亦可以傳播 carmoviruses (球形，32~35 nm)，ilarviruses (球形，32~35 nm 及子彈型 19 nm) 及 sobemoviruses (球形，30 nm)。

(五) 國內發生概況

國內尚無介殼蟲、椿象、甲蟲及受粉昆蟲傳播病毒的記錄。

九、蟎類傳播植物病毒

傳播植物病毒的蟎類分類地位屬於癭蟎科 (*Eriophyidae*) 及葉蟎科 (*Tetranychidae*)，它們的體型很小 (長度分別為 0.2 mm 及 0.8 mm)，以口針刺入植物細胞並吸起細胞內含物。口針被包覆在喙 (rostrum) 的溝內，且吻板的兩個墊 (pad) 具有輸送唾液的功能。癭蟎類寄主植物範圍狹窄，為害植物芽及幼葉。已知癭蟎類傳播 rymoviruses 病毒 (*Potyviridae*; ssRNA 病毒，具單一鞘蛋白 29 kDa；病毒顆粒為長絲狀，直徑 11-15 nm，長度 690-720 nm)。此外，癭蟎類可傳播 6 種植物病毒，其中以鬱金香銹癭蟎 (*Aceria tulipae* Keifer) 傳播小麥條嵌紋病 (*wheat streak mosaic virus*, WSMV) 及小麥斑嵌紋病 (*Wheat spot mosaic virus*, WSMV) 研究較為清楚。*A. tulipae* 傳播 WSMV 之獲毒及傳毒接種時間為 15~30 分鐘，蛻皮仍能保毒，保毒時間 6~9 日。癭蟎若蟲可獲毒，但成蟲取食罹病植物不能獲毒。*A. tulipae* 個別傳播 WSMV 之比例約 30%。沒有證據顯示 WSMV 能在媒介蟎體內繁殖。病毒顆粒可在 *A. tulipae* 之中腸、體腔及唾腺觀察到，因此推測其傳播型式為持續性循環型。另一分類地位不明之病毒 *Panicum*

mosaic virus (PMV) (*Tombusviridae*) 則經由葉蟎傳播，唯其傳播證據仍遭質疑。

十、線蟲傳播植物病毒

Nepovirus 和 *Tobravirus* 兩屬病毒可經由線蟲傳播。*Nepovirus* (*Comoviridae* 科, ssRNA 病毒, 具 1~2 種鞘蛋白, 球形, 直徑 28 nm) 可藉劍線蟲屬 (*Xiphinema*) 及針線蟲屬 (*Longidorus*) 的線蟲傳播。*Tobravirus* (*Tobacco rattle virus*, TRV; ssRNA 病毒, 具兩種直桿狀顆粒, 長者大小約 191×25 nm, 短者大小約 80×25 nm, 需大小顆粒同時存在始具有感染力) 可藉殘根線蟲 (*Trichodorus*) 及擬針線蟲 (*Paratrichodorus*) 屬線蟲傳播。有關傳播植物病毒之線蟲的分類地位列如表四。

傳播病毒之線蟲均為外寄生。由於線蟲體型小且對土壤濕度、溫度及土壤種類等條件的要求較為挑剔，線蟲傳播病毒的實驗系統較難建立。欲建立線蟲傳播病毒的實驗系統，宜注意五點規範 (a) 必須展現線蟲可感染誘釣植物 (bait plant) 的證據、(b) 實驗所用的媒介線蟲必須是逐一手挑的線蟲個體 (hand-picked nematodes)、(c) 要有適當的實驗對照 (appropriate controls)、(d) 線蟲種類必須經鑑定、(e) 病毒性質必須充分闡明。常見的檢測線蟲傳播病毒的方法乃是先選定合適誘釣植物種植於病土中，以便讓帶毒線蟲取食誘釣植物的根後將病毒傳入誘釣植物，並讓病毒在誘釣植物上複製。再自上述誘釣植物之根、葉組織萃取粗汁液，機械接種於指示

表四、媒介傳播植物病毒之線蟲分類地位及其傳播植物病毒之種類

Table 4. Nematodes vector taxa and the viruses their transmitted

目(Order)	<i>Dorylaimida</i>	<i>Triplonchida</i>
科(Family)	<i>Longidoridae</i> (375 spp)	<i>Trichodoridae</i> (80 spp)
屬(Genus)	<i>Longidorus</i> (8 spp) 針線蟲屬	<i>Trichodorus</i> (4 spp) 殘根線蟲屬
	<i>Paralongidorus</i> (1 spp) 擬針線蟲屬	<i>Paratrichodorus</i> (7 spp) 擬殘根線蟲屬
	<i>Xiphinema</i> (7 spp) 劍線蟲屬	
可傳播的病毒 (Viruses being transmitted)	<i>Nepovirus</i> (icosahedron)	<i>Tobravirus</i> (rigid rods)

植物。線蟲是否攜帶病毒，有用免疫吸附電顯法（immunosorbent electron microscopy, ISEM）偵測者，亦有用 RT-PCR 方法偵測者，後者如偵測殘根線蟲（trichodorids）體攜帶 TRV。但要切記，能在線蟲的蟲體上偵測到病毒並不能證明該線蟲即能傳播該病毒。

（一）線蟲的取食行為

針線蟲屬（*longidorids*）的線蟲為具有長型（60-250 μm ）中空取食口針（long hollow feeding stylets）的大型線蟲（長 2-12 mm），其口針能插入根尖部位（root tips）取食。此類線蟲的口針由前齒刺（odontostyle）刺穿根尖細胞；後齒刺有神經組織接近食道管。食道與口針連接處有一肌肉唧筒可吸吮植物細胞內含物經過一單向閥門推送進入腸道。

（二）病毒與線蟲之關係

Brown and Weischer（1998）將線蟲傳播病毒分成七個階段：攝取（ingestion）、獲毒（acquisition）、吸附（absorption）、保毒（retention）、釋放（release）、轉移（transfer）及確立感染（establish）。攝取（ingestion）是線蟲從罹病植物吸取病毒顆粒，在此階段線蟲與病毒間並無專一性交互關係（specific interaction）。在獲毒階段（acquisition phase），吸取之病毒以完整的顆粒狀態（intact state）藉由顆粒表面的特性與線蟲取食器官的接受位（receptor site）相結合而相吸附（absorption）。一旦吸附，病毒即可在線蟲體內保留數月至數年，但線蟲蛻皮病毒會消失。線蟲釋出（release）病毒的機制被推測為：當線蟲開始取食新寄主時，由於植物 pH 的改變而導致唾液（含病毒）流入植體。在轉移（transfer）及感染確立（establish）階段，病毒顆粒進入植物細胞開始複製並引起感染。線蟲一旦獲毒，飢餓的針線蟲（*Longidorus*）可保持傳播病毒的能力約 12 週；*Xiphinema* 則約 1 年；而殘根線蟲（*Trichodorus*）則可達 1 年以上。病毒顆粒未曾在線蟲細胞內被觀察到，因此推測病毒在線蟲體並無繁殖現象，亦無證據顯示病毒可經卵傳播。電子顯微鏡超薄切片觀察顯示 *Nepovirus* 病毒顆粒存在不同種之 *Longidorus* 線蟲體的齒刺（odontostylet）內表皮。在 *Xiphinema species* 則保毒在齒器（odontophore）及腸道的表皮內層（cuticular lining）。線蟲傳播病毒具有某種程度的專一性，此可由某些病毒分離株是專由某種線蟲傳播看出端倪。13 種殘根線蟲能傳播 tobnaviruses，但其中僅

1~2 種線蟲能傳播全部的 tobnaviruses。

（三）病毒與線蟲之分子關係

決定 nepoviruses（例如 *Tomato black ring virus*, TBRV）可被線蟲傳播的遺傳因子存在病毒的 RNA 2 上。Nepovirus 的 RNA 2（長度 3.4–7.2 kb）可表現病毒的外鞘蛋白（coat protein, CP）和移動蛋白（movement protein, MP），其中 CP 即為可被線蟲傳播的決定因子。而 tobnaviruses 能被線蟲傳播的遺傳因子亦位於病毒的 RNA 2，tobnavirus 的 RNA 2 長度有很大的變化（1.8–4.0 kb），其上除 CP 基因外，尚有 1-3 個（視 RNA 2 長度而定）與傳播相關的基因。實驗證明，除 CP 外，另有其他與傳播有關的基因產物（32.8 kDa 和 40 kDa 蛋白）參與線蟲傳播 tobnaviruses 的機制。有學者推測，這些與線蟲傳播有關的病毒基因產物，可能與蚜蟲傳播時之輔助蛋白（helper component protein, HcPro）類似。

（四）國內發生概況

國內並無線蟲傳播植物病毒的記錄。

十一、真菌傳播植物病毒

多種植物病毒是由土棲真菌傳播，其中瓶菌綱 *Chytridiomycetes* 的 *Olpidium* 傳播球形病毒；根瘤菌綱（*Plasmodiophoromycetes*）的 *Polymyxa* 及 *Spongospora* 屬則傳播桿狀或絲狀病毒（表五）。瓶菌綱的媒介真菌（*Olpidium brassicae* 及 *O. bornavarum*）具有尾生單鞭毛的游走孢子（posteriorly uniflagellate zoospores）；根瘤菌綱的媒介真菌（*Polymyxa graminis*, *P. betae* 及 *Spongospora subterranean*）的游走孢子則具有雙鞭毛（biflagellate）。

表五、媒介傳播植物病毒之真菌種類及其傳播之植物病毒

Table 5. Fungus vector taxa and the viruses they transmitted

Division	<i>Myxomycota</i>	<i>Eumycota</i>
Class	<i>Plasmodiophoromycetes</i>	<i>Chytridiomycetes</i>
Genus	<i>Polymyxa</i>	<i>Olpidium</i>
	<i>Spongospora</i>	
Virus being transmitted	Rod-shaped or filamentous particles	Isometric particles

這些媒介真菌均為土棲（soil-borne），絕對寄生於寄主植物的根部。媒介真菌以休眠孢子存活於不同期作間，休眠孢子發芽產生游走孢子以感染寄主。侵入寄主後，游走孢子發展成菌體存在於寄主植物根部細胞的細胞質內。初期菌體以薄膜區隔自身與寄主細胞的細胞質，後期則形成細胞壁。之後整個菌體（entire thallus）轉變成無性的游走孢子囊（vegetative sporangia）或休眠孢子（resting spores）。

（一）真菌傳播病毒的型式

媒介真菌傳播病毒的方式有二種，稱之為生體外傳播（*in vitro* transmission）及生體內傳播（*in vivo* transmission）。

1. 生體外的真菌傳播（*in vitro* fungal transmission）

此種傳播方式發生於 *Tombusviridae*（球形病毒）與 *Olpidium* spp. 之間。*Olpidium* 的游走孢子悠游於含有 tombusviruses 的土壤水中，病毒顆粒因而吸附於游走孢子表面，當游走孢子欲侵入寄主植物的根部細胞而收縮鞭毛時，病毒即進入游走孢子之細胞質。但病毒從游走孢子細胞質進入寄主植物之細胞質的過程目前尚無定論，一般推測是發生在游走孢子感染根部細胞之早期。實驗證明，將不能經由 *O. bornavarius* 傳播的 *Tobacco necrosis virus*（TNV）的 CP 基因和能經由 *O. bornavarius* 傳播的 *Cucumber necrosis virus*（CuNV）的 CP 基因相互交換後，可使 TNV 被真菌傳播而 CuNV 則失去被真菌傳播的特性，顯示病毒的外鞘蛋白與病毒能否吸附於游走孢子表面有關。在 CuNV 的 CP 上已有一個胺基酸被鑑定是與病毒被 *O. bonavarius* 傳播有關。

2. 生體內的真菌傳播（*in vivo* fungal transmission）

此種傳播方式則發生於 *Bymovirus*、*Furovirus* 及 *Varicosavirus* 等 3 屬桿狀病毒與 *O. brassicae* 及 3 種根瘤菌綱的媒介真菌之間。這種傳播模式的提出主要是根據觀察 *O. brassicae* 傳播 *Lettuce big-vein virus*（LBVV）以及 *P. graminis* 傳播 *Soil-borne wheat mosaic virus*（SBWMV）的結果所得。游走孢子（zoospores）從無性的游走孢子囊或休眠孢子釋出時即已帶有病毒，當游走孢子在新寄主根部侵入並立足時，新寄主即受病毒感染。游走孢子獲取病毒及釋出病毒的过程目前仍不詳。由研究 bymoviruses 及 benyviruses 的結果推測，病毒的 CP 基因之一段氨基酸序列與病毒能否被真菌傳播有關，因為病毒的 CP 基因若能通毒蛋白（read-through）產生一段通毒蛋白區域

（read-through domain）則病毒能被真菌傳播；若無法產生該通毒蛋白區域的病毒則不能被真菌傳播。*Beet necrotic yellow vein virus*（BNYVV）的 RNA 3 及 RNA 4 透過調控病毒在根部的擴散與累積，對於真菌傳播此病毒亦有間接的影響。

（二）國內發生概況

洋桔梗壞疽病毒（*Lisianthus necrosis virus*, LNV）經 *Olpidium* spp. 傳播（Iwaki *et al.*, 1987）。彰化縣永靖鄉栽培之洋桔梗、北斗鎮栽培之彩色海芋均有 LNV 發生，並經證實經土壤傳播（Chen *et al.*, 2000）。LNV 原被歸類 *Necrovirus* 屬（Iwaki *et al.*, 1987），晚進經核酸解序被訂正為 *Tombusvirus* 屬（Chang *et al.*, 2006）。

十二、植物病毒經機械、種子、嫁接及花粉傳播

（一）機械傳播

機械傳播植物病毒在自然界並無自然發生者。但在田間作物因栽培作業如耕作、剪枝、切花等藉由手、剪具、耕作器具等對植物造成傷口而導致其感染病毒。機械傳播的技術在植物病毒的研究卻是一項非常有效且被廣泛應用的技術。

（二）種子傳播

已知植物病毒中，約有 1/7 的病毒至少在其一種罹病寄主植物，可經由種子傳播。種子傳播可在作物生育初期即帶入病毒，而成為田間病毒病害發生之第一次感染源。一旦田間有合適的傳播方法（如媒介昆蟲、田間管理操作等）則可能造成田間第二次感染，而引起作物經濟損失。已知有 25 病毒群（科、屬）可經由種子傳播，其中較重要者如 *Carmovirus*、*Comovirus*、*Cryptovirus*、*Cucumovirus*、*Ilavirus*、*Nepovirus*、*Potexvirus*、*Potyvirus*、*Tobamovirus*、*Tobravirus* 及 Viroids 等。種子傳播一般可區分 2 種類型（a）種子污染：如 TMV 在番茄種子傳播主要因機械方法污染種子，此種外在附著之病毒極易藉由處理（如消毒等）而去除，（b）病毒存在胚組織：胚發育時感染病毒即合子（gametes）在授精前感染稱為間接胚侵入或合子傳播；另一種情況是授精後直接侵入。

（三）無性繁殖體、嫁接及莖絲子傳播

1. 無性繁殖體：任何罹染病毒之無性繁殖植體如塊莖（tubers）、球莖

(bulbs、corms)、走莖(runner)或插條(cuttings)等都會永久攜帶病毒。只要上述罹病材料被用為繁殖體，其發育之植株即為罹病株。如馬鈴薯 PVX 是經塊莖傳播的一個實例。

2. 嫁接：基本上嫁接也是無性繁殖的一種型式，如果接穗(scion)及砧木(stock)或其中之一為罹病體，則長出罹病之新梢(shoots)。國內梨衰弱病(一種 Phytoplasma)之發生可能與引進罹病接穗有關。

3. 菟絲子：菟絲子(*Cuscuta* spp.)會形成吸器(haustoria)而連接兩種寄主之維管束組織。菟絲子可經由原生質絲短暫連接到菌絲頂(hyphal tips)而與寄主的細胞質相連，就如此地將病毒從罹病植物傳播到另一植物。室內試驗菟絲子常被用為傳播媒介材料。

(四) 花粉傳播：苜蓿嵌紋病毒(*Alfalfa mosaic virus*, AMV)經花粉傳播的效率比經胚珠(ovules)高。相反，萵苣嵌紋病毒(*Lettuce mosaic virus*, LMV)在萵苣約 5% 經胚珠傳播，<0.5% 是經由花粉傳播。自花授粉之罹病植株的種子感染病毒比例，會高於當只有一個配子(gametes)(一個精子或卵子)來自罹病植物。雜交健康及罹病之 *arabidopsis* 植物顯示 *Tomato top necrosis virus* (TYMV) 可以經由母本或父本侵入種子。但 TMV 只經由母本組織侵入種子。花粉傳播可能有二機制：(a) 胚珠的配子感染，(b) 母本直接感染。免疫膠金標示法(Immuno-gold labeling)顯示 AMV 病毒顆粒普遍分佈於胚珠、花粉及花藥(雄蕊之花粉管)。此種病毒感染卵細胞，可能經由精子或經由精核(sperm nucleus)而來，相反 *Prunus necrotic ringspot virus* (PNRSV) 病毒顆粒只發現於營養細胞的原生質，而非生殖細胞，表示胚珠的感染並非源自精細胞。罹病植物之成熟花粉的精子細胞壁外層可以感染多種病毒，其中 TMV 感染的濃度就很高。這種觀察點出花粉傳播的另一種機制，即長自罹病植物花粉粒的精子管可能帶有病毒顆粒，但也有經由機械方法而使之感染的。帶毒之精子也會將病毒帶到胚珠或卵子，cryptoviruses 以此種方式不尋常地高效率經由花粉和種子傳播，而非以機械、嫁接、或無脊椎動物媒介傳播。以上資料顯示病毒感染花粉與其侵入分生組織區域的能力有關。*Raspberry bushy dwarf virus* (RBDV) 在木莓是經由罹病花粉自然傳播，而無其他傳播方法。蔥薊馬(*Thrips tabaci*)及其他多種薊馬涉及多種病毒的花粉傳播。帶有 *Tobacco streak virus* (TSV) 的花粉是經由薊馬體內及體外攜帶病毒，再藉由薊馬取食造成傷口而傳播。

十三、如何在田間辨識病毒及尋找媒介昆蟲

欲在田間辨識植物病毒及尋找媒介昆蟲就筆者的經驗分別做下列建議：

（一）如何在田間辨識新的植物病毒：

- 1.發現某一種可疑植物病毒時，如欲進一步探討，須先查閱該植物已記錄的病毒種類、病徵及病毒的性質等。
- 2.電子顯微鏡技術，陰染法或超薄切片法是探索病毒種類先期的一利器。
- 3.血清學或核酸技術（如 ELISA, Western blot；RT-PCR）是初步辨識病毒種類的快速鑑定方法之一。利用 2、3 項技術排除已知之病毒種類。
- 4.熟練的接種技術及合適的接種條件是病毒分離成功的要件（如機械接種技術、接种植物、接種季節、接種緩衝液種類及 pH 值、接種溫度、濕度）。仔細、經常觀察接种植物的病徵反應。接種一定要有耐心，千萬不能試一次就丟棄材料。如有原植株病徵又可檢視到病毒，而老是接不出病徵來，別忘了換換試驗方法、接种植物等。切記有許多如飛蟲、葉蟬類傳播之植物病毒是不能機械傳播的。
- 5.回接試驗是鑑定新病毒不可缺少之步驟。
- 6.新病毒一旦經初步確認，緊接是建立偵測技術及完成完整報告所須的各項試驗工作。

（二）媒介昆蟲方面：

1. 媒介昆蟲種類之鑑定，並認識其習性。
2. 建立室內能連續飼養昆蟲的技術（如養蟲設備、養蟲環境條件等）
3. 在已知病毒，卻不知經由何種媒介昆蟲傳播的情況下，最好先查明已記錄病毒之媒介昆蟲種類（如蚜蟲、飛蟲類等）。先從野外罹病植物上棲息的昆蟲加以懷疑、探討；次為周遭之植物。亦可於野外罹病植物附近以燈光、粘板誘集可疑昆蟲並利用血清學或核酸技術或其他偵測方法初步偵測媒介昆蟲攜帶病毒情形。
4. 昆蟲傳播試驗之接种植物不能以肉眼判別病徵；所有接种植物均需經血清學、核酸技術或其他偵測方法加以確認。

十四、參考文獻

1. 王惠亮、王金池、邱人彰 1981 台灣木瓜輪點病之蚜蟲媒介研究。植保會刊 23: 229-233。
2. 方懷聖 1986 蚜蟲傳播菸草脈綠嵌紋病毒之研究。國立台灣大學植物病蟲害研究所博士論文。116 pp.
3. 洪士程 2006 柑橘木虱傳播黃龍病之生態研究。國立台灣大學昆蟲研究所博士論文。164 pp.
4. 孫守恭 1959 香蕉萎縮病之研究。「松本巍教授教國立台灣大學 30 週年紀念論文集」國立台灣大學農學院專刊第 10 號：82-109。
5. 陳脉紀、四方英四郎 1971 水稻黃葉病病原毒素之電子顯微鏡觀察。邱人璋主編之"農復會稻作病害專題研討會講稿集"。pp. 179-197。
6. 陳慶忠 1979 水稻黃葉病之黑尾浮塵子媒介傳播及流行學研究。國立中興大學昆蟲研究所碩士論文。61 pp.
7. 陳慶忠 1985 稗草皺縮矮化病及其與水稻皺縮矮化病之比較研究。國立中興大學植物病理學研究所博士論文。150 pp.
8. 陳慶忠、邱人璋 1981 皺縮矮化病及其對水稻之影響。植保會刊 23: 67-75。
9. 陳慶忠、林靜宜、柯文華、詹富智 2003 罹病康乃馨之 *Carnation mottle virus* 的分離與鑑定。植病會刊 12: 199-208。
10. 陳慶忠、曹淑麗、徐惠迪 2001 利用光學顯微鏡、電子顯微鏡及血清學技術診斷洋桔梗壞疽病毒。植病會刊 10: 105-114。
11. 陳慶忠、趙佳鴻、陳煜焜、蔡希灼 1996 台灣發生之三種 tenuiviruses 部份性質比較。台中區農業改良場研究彙報 50: 29-43。
12. 陳慶忠、劉添丁、林長平、郭克忠 2001 臺灣疑似梨衰弱病問題之探討。植保會刊 43: 1-5。
13. 趙佳鴻、陳慶忠 1990 傳播矮南瓜黃化嵌紋病毒之蚜蟲種類鑑定。台中區農業改良場研究彙報 26: 11-16。
14. 趙佳鴻、陳慶忠、江華瑋、王玉沙 1988 台灣玉米條紋毒素病之發生研究。台中區農業改良場研究彙報 21: 23-31。
15. 蔡雲鵬、黃明道、陳新評、劉盛興 1986 香蕉蚜蟲傳播香蕉萎縮病及其藥劑防治研究。植保會刊 28: 147-153。
16. Ammar, E. D., and Nault, L. R. 2002. Virus Transmission by leafhoppers, planthoppers and treehoppers (Auchenorrhyncha, Homoptera). In: Plant virus vector interactions (eds. By Plumb, R. T., and Callow, J. A.). Adv. Bot. Res. 36: 141-167. Academic Press, New York.
17. Blanc, S., Hébrard, E., Drucker, M., and Froissart, R. 2001. Molecular basis

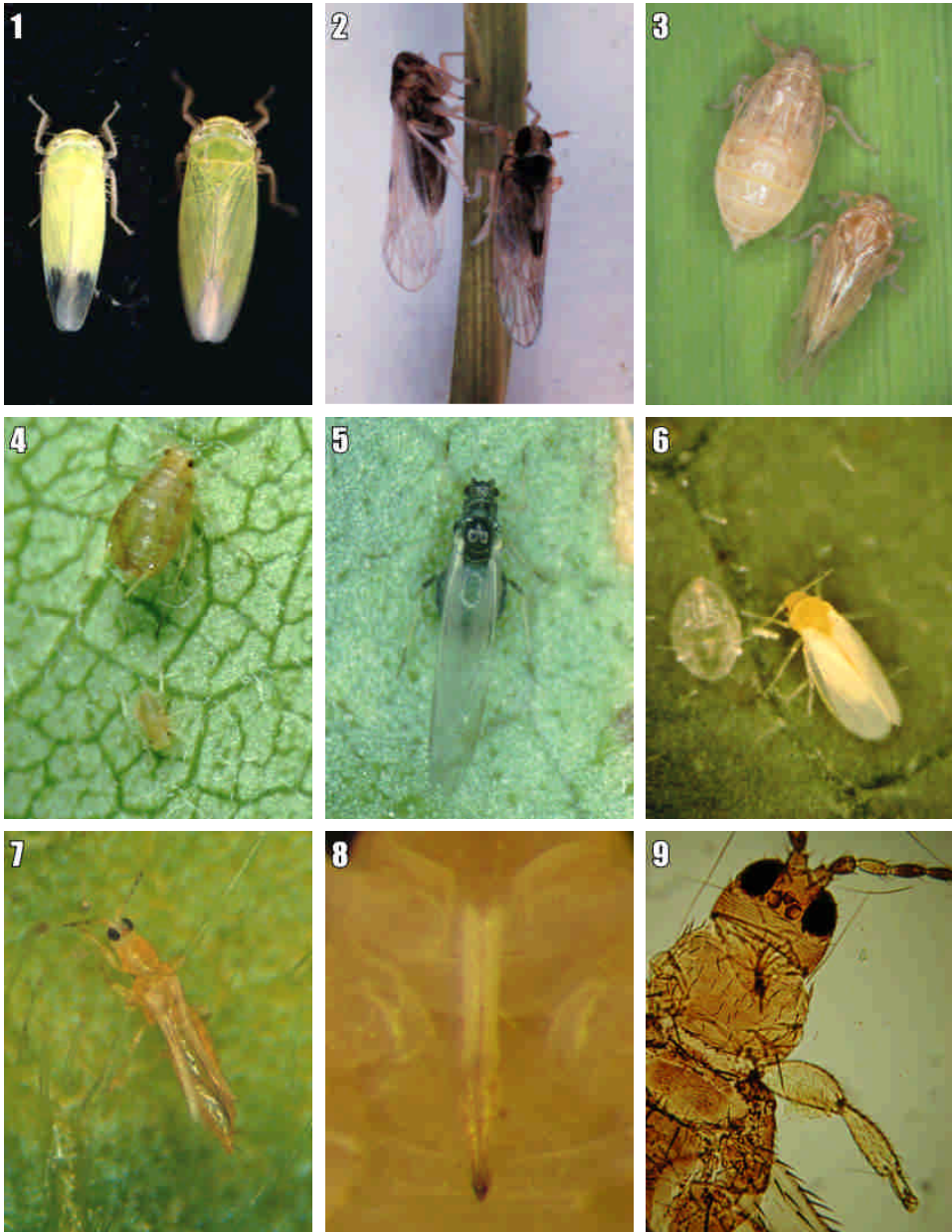
- of vector transmission: caulimovirus. In: K. Harris, J. E. Duffus and O. P. Smith (eds) *Virus-Insect-Plant Interactions*. pp. 143-166. Academic Press, San Diego.
18. Bradley, R. H. E., and Gang, R. Y. 1955. Some effects of formaldehyde on *Potato virus Y in vitro*, and ability of aphids to transmit the virus when their stylets are treated with formaldehyde. *Can. J. Microbiol.* 1: 783-793.
 19. Briddon, R. W., Bedford, I. D., Tsai, J. H., and Markham, P. G. 1996. Analysis of the nucleotide sequence of the treehopper-transmitted geminivirus, *Tomato pseudo-curley top virus*, suggests a recombinant origin. *Virology* 219: 387-394.
 20. Brown, D. J. F., and Weischer, B. 1998. Specificity exclusivity and complementarity in the transmission of plant viruses by plant parasitic nematodes: an annotated terminology. *Fund. Appl. Nematol.* 21: 1-11.
 21. Chalfant, R. B., and Chapman, R. K. 1962. Transmission of cabbage viruses A and B by the cabbage aphid and the green peach aphid. *J. Econ. Entomol.* 55: 584-590.
 22. Chang, C. H., Yeh, S. D., Chen, C. C., and Jan, F. J. 2006. Complete genome sequence and genetic organization of *Lisianthus necrosis virus* suggests it should be re-delineated from Necrovirus into Tombusvirus. *Arch. Virol.* (in press)
 23. Chen, C. C., and Chiu, R. J. 1996. A tospovirus infecting peanut in Taiwan. *Acta. Hortic.* 431: 57-67.
 24. Chen, C. C., Chen, M. J., and Chiu, R. J. 1986. Echinochloa ragged stunt: Symptomatology, host range and transmission. *Plant Prot. Bull.* 28: 371-381.
 25. Chen, C. C., Chen, M. J., Chiu, R. J., and Hsu, H. T. 1989. Morphological comparisons of Echinochloa ragged stunt and rice ragged stunt viruses by electron microscopy. *Phytopathology* 79: 235-241.
 26. Chen, C. C., Chen, T. C., Lin, Y. H., Yeh, S. D., and Hsu, H. T. 2005. A chlorotic spot disease on calla lilies (*Zantedeschia* spp.) is caused by a tospovirus serologically but distantly related to *Watermelon silver mottle virus*. *Plant Dis.* 89: 440-445.
 27. Chen, C. C., Chen, Y. K., and Hsu, H. T. 2000. Characterization of a virus infecting lisianthus. *Plant Dis.* 84: 506-509.
 28. Chen, C. C., Ko, W. F., Zheng, Y. X., and Jan, F. J. 2003. Isolation of a tospovirus causing chlorotic and necrosis spots symptoms on moth orchids (*Phalaenopsis* spp.). *Plant Pathol. Bull.* 12: 293.
 29. Chiu, R. J., Jean, J. H., Chen, M. H., and Lo, T. C. 1968. Transmission of transitory yellowing virus of rice by two leafhoppers. *Phytopathology* 58: 740-745.
 30. Chiu, R. J., Jean, J. H., and Chen, M. H. 1966. Transmission of yellow

- dwarf of rice by two leafhoppers in Taiwan. Plant Prot. Bull. (Taiwan) 8: 275-286.
31. Fauquet, C. M., Mayo, M. A., Maniloff, J., Desselberger, U., and Ball, L. A. 2005. Virus Taxonomy: Classification and Nomenclature of Virus. Eighth Report of the International Committee on Taxonomy of Viruses. Virology Division, International Union of Microbiological Societies. 1259 pp.
 32. Gera, A., Loebenstein, G., and Raccah, B. 1979. Protein coats of two strains of *cucumber mosaic virus* affect transmission by *Aphis gossypii*. Phytopathology 69: 396-399.
 33. Green, S. K., Sulyo, Y., and Lee, D. R. 1983. Investigation of tomato leafcurl disease in Taiwan. Plant Prot. Bull (Taiwan) 25: 311.
 34. Gergerich, R. C., Scott, H. A., and Fulton, J. P. 1983. Egurgitant as a determinant of specificity in the transmission of plant viruses by beetles. Phytopathology 73: 936-938.
 35. Gergerich, R. C., and Scott, H. A. 1988. Evidence that virus translation and virus infection of nonwounded cells are associated by transmissibility by leaf-feeding beetles. J. Gen. Virol. 69: 2935-2938.
 36. Harris, K. F., and Maramorosch K. 1977. Aphids as virus vectors. Academic Press. 559 pp.
 37. Hibino, H., Roechan, M., and Sudarisman, S. 1978. Association of two types of virus particles with penyakit habang (tungro disease) of rice in Indonesia. Phytopathology 68: 1412-1416.
 38. Hsieh, C. Y. 1973. Transmission of *rice stripe virus* by *Laodelphax striatellus* Fallen in Taiwan. Plant Proc. Bull. (Taiwan) 15: 153-162.
 39. Hsieh, S. P. Y., Chiu, R. J., and Chen, C. C. 1969. Transmission of rice transitory yellowing virus by *Nephotettix impicticeps*. Phytopathology 60: 1534.
 40. Huang, C. H., Tsai, M. Y., and Wang, C. L. 1984. Transmission of citrus likubin by a psyllid, *Diaphorina citri*. J. Agric. Res. China 33: 65-72.
 41. Hull, R. 2002. Matthews' Plant Virology. Academic Press. 1001 pp.
 42. Inoue, H., and Omura, T. 1982. Transmission of rice gall dwarf virus by the green rice leafhopper. Plant Dis. 66: 57-59.
 43. Iwaki, M., Hanada, K., Maria, E. R. A., and Onogi, S. 1987. *Lisianthus necrosis virus*, a new necrovirus from *Eustoma rusellianum*. Phytopathology 77: 867-870.
 44. Jaspars, E. M. J. 1977. Tobravirus (*Tobacco rattle virus*) group. In Maramorosch, K. (ed) "The Atlas of insect and plant viruses" pp. 215-219. Academic Press, New York.
 45. Kassanis, B., and Govier, D. A. 1971. New evidence on the mechanism of

- aphid transmission of potato C and potato aucuba mosaic viruses. J. Gen. Virol. 10: 99-101.
46. Kennedy, J. S., Day, M. F., and Eastop, V. F. 1962. A conspectus of aphids as vectors of plant viruses. Commonwealth Institute of Entomology, London.
 47. Lesemann, D. E., and Koenig, E. 1977. Potexvirus (*Potato virus X*) Group. In Maramorosch, K. (ed) "The Atlas of insect and plant viruses" pp. 331-345. Academic Press, New York.
 48. Ling, K. C. 1966. Nonpersistence of the tungro virus of rice in its leafhopper vector *Nephotettix impicticeps*. Phytopathology 56: 1252-1256.
 49. Loesch-Fries, L. S., Halk, E. L., and Fulton, R. W. 1977. Ilarvirus (Necrotic Ringspot) Group, Subgroup B. In Maramorosch, K. (ed.) "The Atlas of insect and plant viruses" pp. 371-373. Academic Press, New York.
 50. Markham, P. G. 1992. Transmission of *Maize streak virus* by *Cicadulina* species. XIXth International Congress of Entomology, 28 June-4 July, Beijing, China, p. 345.
 51. Martin, B., Collar, L. J., Tjallingii, W. F., and Fereres, A. 1997. Intracellular ingestion and salivation by aphids may cause the acquisition and inoculation of non-persistently transmitted plant viruses. J. Gen. Virol. 78: 2701-2705.
 52. Minks, A. K., and Harrewijn, P. 1987. Aphids their Biology, Natural enemies and Control. Vol. A. Elsevier. 450 pp.
 53. Nagata, T. 1999. Competence and specificity of thrips in the transmission of *Tomato Spotted Wilt Virus*. PhD thesis, University of Wageningen.
 54. Nault, L. R. 1994. Transmission biology, vector specificity, and evolution of planthopper-transmitted viruses. In: R. F. Denno and T. J. Perfect eds. Planthoppers, their Ecology and Management, pp. 429-448. Chapman and Hall, New York.
 55. Nault, L. R., and Gordon, D. T. 1988. Multiplication of *Maize stripe virus* in *Perregrinus maidis*. Phytopathology 78: 991-995.
 56. Plumb, R. T., and Callow, J. A. 2002. Plant virus vector interactions. Advances in Botanical Research 36: 221 pp. Academic Press, New York.
 57. Reavy, B., and Mayo, M. A. 2002. Persistent transmission of luteoviruses by aphids. In: Plant virus vector interactions (eds by Plumb, R. T., and Callow, J. A.). Adv. Bot. Res. 36: 21-46. Academic Press, New York.
 58. Rochow, W. F., and Israel, H. W. 1977. Leuteovirus (Barley yellow dwarf virus) group. In Maramorosch, K. (ed) "The Atlas of insect and plant viruses" pp. 311-321. Academic Press, New York.
 59. Hull, R. 2002. Matthews' Plant Virology (4 th edition). Academic Press. pp.

485-531.

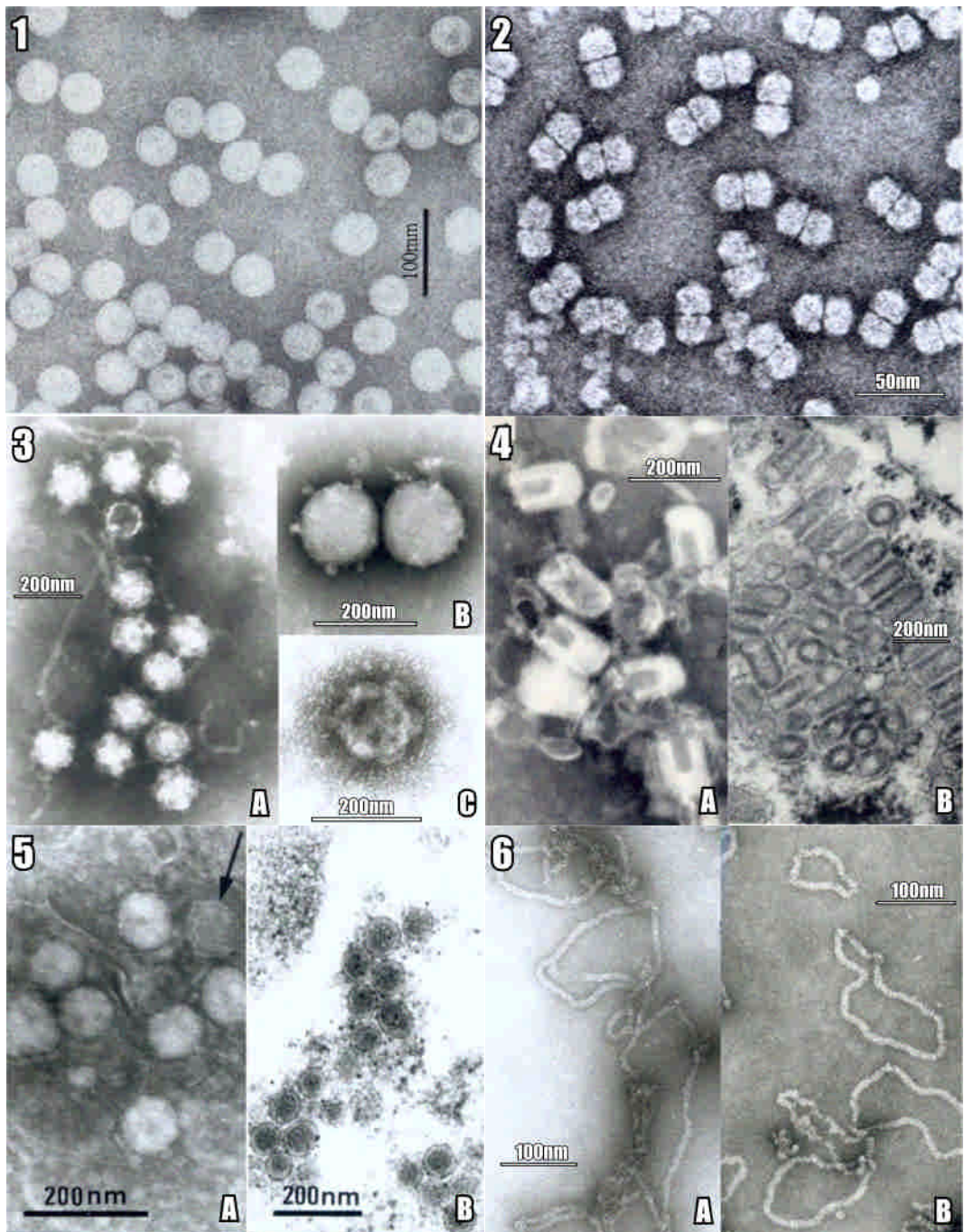
60. Rosell, R. C., Torres-Jerez, I., and Brown, J. K. 1999. Tracing the geminivirus-whitefly transmission pathway by polymerase chain in whitefly extracts, saliva, hemolymph, and honeydew. *Phytopathology* 89: 239-246.
61. Shepherd, R. J. 1977. *Cauliflower mosaic virus* (DNA virus of higher plants). In Maramorosch, K. (ed) "The Atlas of insect and plant viruses" pp. 159-166. Academic Press, New York.
62. Sinha, R. C. 1963. Effect of age of vector and of abdomen puncture on virus transmission. *Phytopathology* 53: 1170-1173.
63. Teakle, D. S., and Pares, R. D. 1977. Potyvirus (*Potato virus Y*) Group. In Maramorosch, K. (ed) "The Atlas of insect and plant viruses" pp. 159-166. Academic Press, New York.
64. Tsai, M. C., Lin, C. S., and Su, H. J. 1997. Poinsettia leaf curl, a new disease caused by a geminivirus. *Phytopathologische Zeitschrift*. 145: 347-350.
65. van Regenmortel, M. H., Fauquet, C. M., Bishop, D. H. L., Carsterns, E. B., Estes, M. K., Lemon, S. M., Maniloff, J., Mayo, M. A., McGeoch, D. J., Pringle, C. R., and Wickner, R. B. 2000. Virus Taxonomy: Classification and Nomenclature of Viruses. Seventh Report of the International Committee on Taxonomy of Viruses. Virology Division, International Union of Microbiological Societies. 1162 pp.
66. Watson, M. A., and Roberts, F. M. 1939. A comparative study of the transmission of *Hyocymus virus* 3, *Potato virus Y* and *cucumber mosaic virus* by the vector *Myzus persicae* (Sulz), *M. circumflexus* (Buckton) and *Macrosiphum gei* (Koch). *Proc. R. Soc. London B* 127: 543-576.
67. Yeh, S. D., Lin, Y. C., Cheng, Y. H., Jih, C. L., Chen, M. J., and Chen, C. C. 1992. Identification of tomato spotted wilt-like virus on watermelon in Taiwan. *Plant Dis.* 76: 835-840.
68. Zhou, G., Lu, X., Lu, H., Lei, J., Che., S. and Gong, Z. 1999. Rice ragged stunt oryzavirus: role of the viral spike protein in transmission by the insect vector. *Ann. Appl. Biol.* 135: 573-578.



圖五、台灣常見傳播植物病毒之媒介昆蟲。1. 黑尾葉蟬 (*Nephotettix cincticeps*) 傳播水稻黃葉病毒 (陳慶忠提供)。2. 斑飛蟲 (*Laodelphax striatellus*) 傳播水稻縞葉枯病毒 (陳慶忠提供)。3. 褐飛蟲 (*Nilaparvata lugens*) 傳播水稻皺縮矮化毒及水稻萎凋矮化病毒 (黃守宏提供)。4. 桃蚜 (*Myzus persicae*) 傳播多種 potyviruses (王文哲提供)。5. 棉蚜 (*Aphis gossypii*) 傳播多種 potyviruses (王文哲提供)。6. 銀葉粉虱 (*Bemisia argentifolia*) 傳播 geminiviruses (白桂芳提供)。7. 南黃薊馬 (*Thrips palmi*) 傳播西瓜銀斑病毒 (王文哲提供)。8. 桃蚜之下唇口鞘外觀 (林大淵提供)。9. 南黃薊馬之口器外觀 (王文哲提供)。

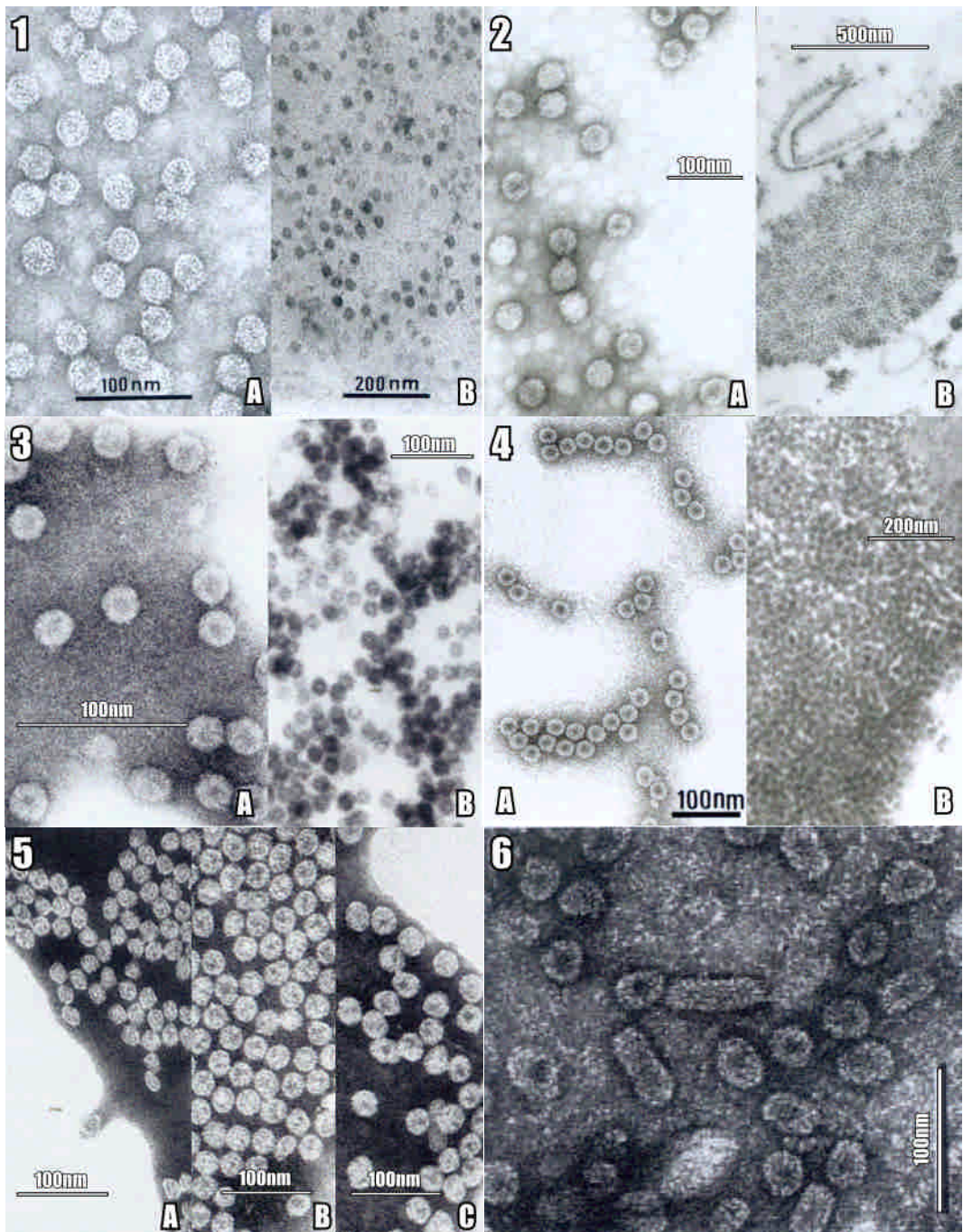
圖六、重要植物病毒之形態電顯圖。

1. *Caulimovirus* (ssDNA(+), 球形, 直徑 50 nm)。純化自罹染 *Cauliflower mosaic virus* 之白菜 (*Brassica campestris*) 的病毒顆粒 (圖引用自 Shepherd, 1977)。
2. *Geminivirus* (ssRNA(-), 雙生, 不完全球形, 18 × 30 nm)。陰染罹病 *Digitaria* 之病毒顆粒 (圖引用自 Hull, 2002)。
3. Plant reovirus (*Reoviridae*, dsRNA(+), 球形, 直徑 70 nm 其中三屬感染植物)。A. 水稻皺縮矮化病毒 (*Rice ragged stunt virus*, RRSV) (*Oryzavirus* 屬) 之純化病毒顆粒, B. 完整 RRSV 病毒顆粒 (雙層核鞘蛋白, 外層具 A-spikes), C. RRSV 亞粒子 (外層核鞘蛋白剝落, 內層核鞘蛋白具 B-spikes) (陳慶忠提供)。
4. *Rhabdovirus* (*Rhabdoviridae*, ssRNA(+), 病毒顆粒子彈形具外膜)。A. 水稻黃葉病毒 (*Rice transitory yellowing virus*, RTYV) (*Nucleorhabdovirus* 屬) 之純化病毒顆粒 (平均 96 nm 寬 × 129 nm 長), B. 超薄切片 RTYV 罹病水稻葉肉細胞病毒於核內形成核內含體 (圖引用自陳、四方, 1971)。
5. *Tospovirus* (*Bunyaviridae*, ssRNA(+), 球形, 直徑 70-105 nm)。A. 西瓜銀斑病毒 (*Watermelon silver mottle virus*, WSMoV) 之陰染病毒顆粒, 完整病毒顆粒具外膜, B. 超薄切片罹病西瓜葉肉細胞, WSMoV 病毒顆粒分布於細胞質內 (陳慶忠提供)。
6. *Tenuivirus* (*Tenuivirus* 屬, ssRNA(+), 核鞘蛋白呈環形, 長絲狀螺旋狀構造, 直徑 6-12 nm)。A. 水稻縞葉枯病毒之純化病毒顆粒 (10 nm × 200-250 nm), B. 玉米條紋病毒之純化病毒顆粒 (12 nm × 200-350 nm) (陳慶忠提供)。



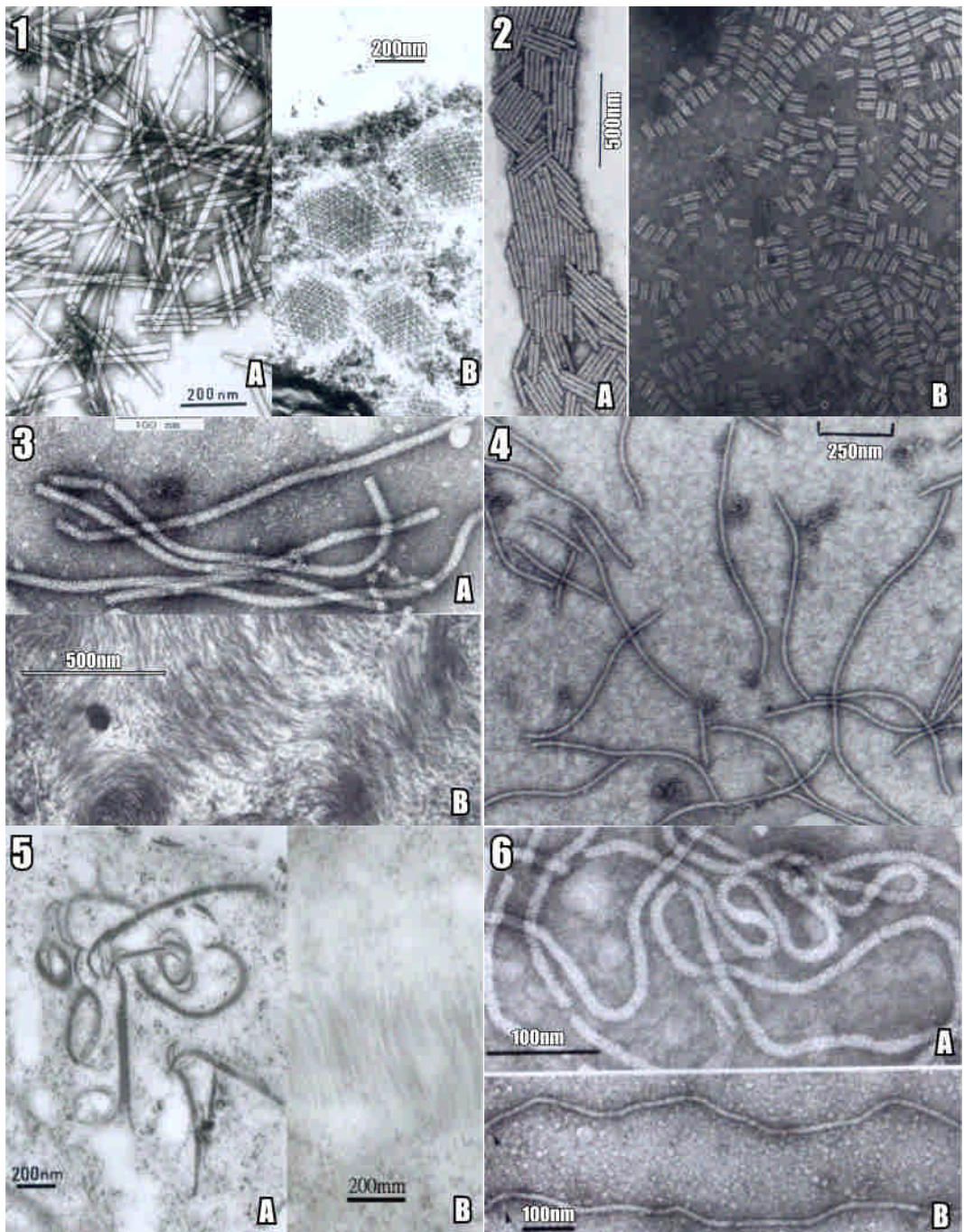
圖七、重要植物病毒之形態電顯圖（續）。

1. Carmovirus (*Tombusviridae*, ssRNA(+), 球形, 直徑 32-35 nm)。A. *Carnation mottle virus* (CarMV) 之純化病毒顆粒 (32-33 nm), B. 罹病康乃馨葉肉細胞超薄切片電顯圖 (陳慶忠提供)。
2. Tombusvirus (*Tombusviridae*, ssRNA(+), 球形, 直徑 32-35 nm)。A. *Lisianthus necrosis virus* (LNV) 純化病毒顆粒 (32 nm), B. 彩色海芋感染 LNV 之葉肉細胞超薄切片電顯圖 (陳慶忠提供)。
3. Leuteovirus (*Leuteoviridae*, ssRNA(+), 球形, 直徑 25-30 nm)。A. *Barley yellow dwarf virus* 之純化病毒顆粒, B. 超薄切片電顯圖。(圖引用自 Rochow and Israel, 1977)
4. Cucumovirus (*Bromoviridae*, ssRNA(+), 球形, 直徑 28 nm)。A. *Cucumber mosaic virus* 之純化之病毒顆粒, B. 超薄切片電顯圖 (陳慶忠提供)。
5. Ilavirus (*Bromoviridae*, *Ilavirus*, *Ilavirus* subgroup 3, ssRNA(+), 病毒由三種不同大小球形病毒組成)。蘋果嵌紋病毒 (*Apple mosaic virus*) 之純化病毒顆粒 A. 上層病毒顆粒, B. 中層病毒顆粒, C. 下層病毒顆粒 (圖引用自 Loesch-Fries *et al.* 1977)
6. Ilavirus (*Bromoviridae*, *Ilavirus*, Subgroup 4, 球形, 直徑 30 nm; 偶有子彈形病毒顆粒)。Prune dwarf virus 之陰染電顯圖 (圖引用自 van Regenmortel *et al.*, 2000)



圖八、重要植物病毒之形態電顯圖(續)。

1. Tobamovirus (*Tobamovirus*, ssRNA(+), 直桿狀, 直徑 18 nm, 長度 300-310 nm, 中央軸溝 2.3 nm)。菸草嵌紋病毒 (*Tobacco mosaic virus*, TMV): A. 分離自洋桔梗 TMV 的純化病毒顆粒, B. 分離自洋桔梗的 TMV 感染葵藜之葉肉細胞超薄切片電顯圖 (陳慶忠提供)。
2. Tobravirus (*Tobravirus*, ssRNA(+), 直桿狀, 直徑 21.3-23.1 nm; 兩種長度 L 180-215 nm; S 46-115 nm)。Tobacco rattle virus: A. 長病毒顆粒, B. 短病毒顆粒 (圖引用自 Jaspars, 1977)。
3. Potato virus-X (Potexvirus group, ssRNA(+), 彎曲絲狀, 長度 470-580 nm, 寬度 13 nm)。A. PVX 罹病菸草葉片粗汁液陰染之病毒顆粒, B. 感染 *Cactus virus X* (CaVX) 葵藜之薄壁細胞超薄切片 (引用自 Lesemann and Koenig, 1977)。
4. Potyvirus (*Potyviridae*, ssRNA, 彎曲絲狀, 長 680-700 nm, 寬 11-13 nm)。純化自 Sugarcane mosaic virus 之病毒顆粒 (圖引用自 Teakle and Pares, 1977)。
5. 分離自蝴蝶蘭一種 Potyvirus。A. 病毒內含體, B. 罹病葵藜之葉肉組織超薄切片電顯圖 (陳慶忠提供)。
6. Closterovirus (*Closteroviridae*, ssRNA(+), 彎曲絲狀, 長度 1250-2000 nm, 寬 12 nm)。A. *Closterovirus* 代表種柑橘萎縮病毒 (*Citrus tristeza virus*) 之陰染電顯圖, B. *Beet yellow virus* 之陰染電顯圖 (圖引用自 van Regenmortel, 2000)。



表六、重要植物病毒群之病毒顆粒形態、核酸及鞘蛋白

Fig. 6. Morphology, nucleic acid and capsid protein of the groups` of plant viruses

Group name	Type member	Particles		Nucleic acid		Capsid protein	
		Shape ¹	Size (nm)	Type ²	Number of segments	Number of proteins	Molec. weight (thousands)
Tobnavirus	Tobacco rattle virus	E	180-215x22	sR	2	1	22
Tobamovirus	Tobacco mosaic virus	E	46-114x22	sR	1	1	17, 18
Hordevirus	Barley stripe mosaic virus	E	300x18	sR	2-4	1	21
Potexvirus	Potato virus X	E	100-150x20	sR	1	1	18, 27
Carlavirus	Carnation latent virus	E	470-580x13	sR	1	1	30
Potyvirus	Potato virus Y	E	620-700x13	sR	1	1	32, 34
Closterovirus	Beet yellows virus	E	680-900x11	sR	1	1	23
Maize chlorotic dwarf virus		E	600-2000x10	sR	1	1	
Tymovirus	Turnip yellow mosaic virus	I	30	sR	1	1	20
Tombusvirus	Tomato bushy stunt virus	I	29	sR	1	1	41
Sobomovirus	Southern bean mosaic virus	I	30	sR	1	1	30
Tobacco necrosis virus	Tobacco necrosis virus	I	28-30	sR	1	1	23
Luteovirus	Barley yellow dwarf virus	I	28	sR	1	1	24
Comovirus	Cowpea mosaic virus	I	25	sR	2	2	25, 44
Nepovirus	Tobacco ringspot virus	I	28	sR	2	2	55-60
Pea enation mosaic virus		I	28	sR	2	2	22, 28
Dianthovirus	Carnation ringspot virus	I	31-34	sR	2	1	40
Cucumovirus	Cucumber mosaic virus	I	28	sR	3	1	24
Bromovirus	Brome mosaic virus	I	26	sR	3	1	20
Harvirus	Tobacco streak virus	I	26-35	sR	3	1	25
Alfalfa mosaic virus		B	28-58x18	sR	3	1	24
Plant Rhabdovirus (Rhabdoviridae family)	Lettuce necrotic yellows virus	BE	(160-380)x(50-95)	sR	1	5	19-171
Tomato spotted wilt virus		IE	85	sR	4	5	27-90
Plant Reovirus (Reoviridae family)	Wound tumor virus	I	70	dR	12	7	35-160
Phytoreovirus genus	Fiji disease virus	I	71	dR	10	7	64-139
Fijivirus genus	Maize streak virus	I	18x30	sD	1	1	28-34
Geminivirus	Cauliflower mosaic virus	I	50	dD	1	1	37

¹E: elongate; I: isometric; B: bacilliform;

²R: RNA; D: DNA; s: single strand; d: double strand.

3.本表由陳煜焜博士整理提供