

贺 振,甘海峰,陈 雯. 植物病毒混合侵染研究进展[J]. 江苏农业科学,2019,47(21):60-63.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2019.21.013

植物病毒混合侵染研究进展

贺 振,甘海峰,陈 雯

(扬州大学园艺与植物保护学院,江苏扬州 225009)

摘要:混合侵染是病毒为害作物时存在的一种普遍现象,给农业生产带来严重威胁,并常造成重大的经济损失。目前,已报道了多种病毒混合侵染的相关研究。本文综述了近年来对植物病毒混合侵染现象以及内在机制的研究现状,从基因沉默抑制子、小 RNA、进化博弈等方面探讨了影响植物病毒混合侵染的因素,以期为病毒病害的有效防控提供依据。

关键词:植物病毒;混合侵染;基因沉默抑制子;进化博弈

中图分类号:S432.4⁺1 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2019)21-0060-03

在农业生态系统中,2 种或者 2 种以上病毒混合侵染作物发生普遍^[1],给农业生产带来严重威胁,并常造成重大的经济损失^[2-4]。病毒混合侵染能够引起病害症状加剧^[5-7],改变病毒的寄主范围^[8]、介体传播效率^[9-10]、细胞定位^[11]以及浓度^[4,10,12-13]等性状特征。因此,对于植物病毒混合侵染的研究显得尤为重要,探索解析植物病毒混合侵染,对于揭示病毒病害流行规律和制定防控策略具有十分重要的意义。本文从植物病毒混合侵染的现象与类型、作用机制以及进化博弈论在病毒混合侵染中的应用 3 个方面进行综述。

1 植物病毒的混合侵染

1.1 植物病毒混合侵染现象

马铃薯 Y 病毒 (potato virus Y, PVY) 和马铃薯 X 病毒 (potato virus X, PVX) 混合侵染烟草 (*Nicotiana tabacum*), 是病毒混合侵染的经典案例^[14]。PVX 是马铃薯 X 病毒属 (*Potexvirus*) 的典型成员,单独侵染烟草时,产生温和的花叶症状,而与 PVY 等马铃薯 Y 病毒属 (*Potyvirus*) 成员混合侵染时,症状明显加剧,PVX 的累积量比单独侵染时提高了 10 倍^[15]。近年来,报道了大量的病毒混合侵染引起作物严重损失的研究,尤其是马铃薯 Y 病毒科 (Potyviridae) 病毒与其他种类病毒混合侵染类型,如芜菁花叶病毒 (turnip mosaic virus, TuMV) 与花椰菜花叶病毒 (cauliflower mosaic virus, CaMV) 混合侵染拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) 时, TuMV 粒体含量的积累增加,而 CaMV 的浓度降低,与单独侵染相比,混合侵染时症状变化不明显^[12]; TuMV 与莴苣侵染性黄花病毒 (*Lettuce infectious yellows virus*, LIYV) 混合侵染本生烟 (*Nicotiana benthamiana*) 时,症状明显加剧,LIYV 在寄主中的浓度显著增加,而 TuMV 浓度的变化不大^[16]; 小麦线条花叶

病毒 (wheat streak mosaic virus, WSMV) 与麦类花叶病毒 (triticum mosaic virus, TriMV) 混合侵染小麦时,在感病品种 (Arapahoe 和 Tomahawk) 中,症状表现加剧,2 种病毒的浓度均增加,而在低温抗病品种 (Mace) 中,症状表现不明显,病毒浓度变化也不显著^[4]。引起甘蔗花叶病的甘蔗花叶病毒 (sugarcane mosaic virus, SCMV)、高粱花叶病毒 (sorghum mosaic virus, SrMV) 和甘蔗线条花叶病毒 (sugarcane streak mosaic virus, SCSMV) 存在广泛的混合侵染现象^[17-18],如在印度蔗区,SCSMV 与 SCMV 混合侵染现象普遍^[19-20];而在我国云南蔗区和国家甘蔗种质资源圃内,SrMV 与 SCSMV 混合侵染现象普遍,也存在 3 种病毒同时混合侵染的现象^[21-24]。

1.2 植物病毒混合侵染类型

通常混合侵染包括 2 种途径:协同侵染 (co-infection) 和重叠侵染 (super-infection)^[25-26]。协同侵染是指 2 个或者更多病毒同时或者在短时间内侵染同一寄主;重叠侵染是指不同的病毒或者病毒株系在不同的时间侵染同一寄主^[3]。在混合侵染中,2 种病毒或者同种病毒的 2 个不同株系间的互作方式多种多样,一般可分为 2 种类型:拮抗作用和协生作用^[3]。拮抗作用是指同种病毒的不同株系先后侵染某寄主时,先侵染病毒株系能够抑制或者降低后侵染的病毒株系^[27-28]。混合侵染同种寄主时,病毒间的拮抗作用可以表现为互斥 (mutual exclusion) 或者交叉保护 (cross-protection)^[3-5]。协生作用是指 2 种病毒混合侵染时,利于 2 种病毒或者至少其中 1 种病毒在寄主体内复制增殖、浓度积累,通常能够引起寄主植物表现出比 2 种病毒症状的简单叠加效应更严重的症状表现^[3-4,8-9,11,14,16]。在自然界中,协生作用在介体传播 (vector-borne) 的病毒间尤为常见,一般表现为一种病毒的存在利于另外一种病毒的介体传播^[3,10,29-30]。病毒间的协生作用与寄主种类^[9,31-32]、寄主品种^[4]密切相关,相同 2 种病毒混合侵染不同寄主时,2 种病毒间的互作关系可能截然不同。

2 混合侵染的互作机制研究进展

2.1 经 RNA 沉默抑制子互作

在病毒与寄主植物长期的进化过程中,寄主植物为应对

收稿日期:2018-07-26

基金项目:国家自然科学基金(编号:31601604);中央本级重大增减支项目(编号:2060302);云南省甘蔗遗传改良重点实验室开放课题(编号:2018DGO18-1);农业农村部热带作物生物学与遗传资源利用重点实验室开放课题(编号:1630052019001)。

作者简介:贺 振(1987—),男,山东临沂人,博士,副教授,研究方向为植物病毒学。E-mail:hezhen@yzu.edu.cn。

病毒侵染,在细胞、组织和植株整体水平上形成了多种不同的防御机制。其中,基因沉默(gene silencing)是植物最重要的抗病毒防卫机制之一^[33]。与之对应的,病毒通过编码多种毒力因子,以抑制基因沉默^[34-35],从而侵染寄主,建立侵染循环完成其生活史。病毒编码的这种不同类型的、具有沉默抑制效应的毒力因子,被称作 RNA 沉默抑制子(RNA silencing suppressors, RSSs)^[36]。目前研究人员认为,病毒间协同侵染效应的机制,主要通过病毒编码的 RSSs 来完成^[6,14,29,37]。

基因沉默的途径包含几个过程,目前的研究证明不同种类病毒混合侵染时编码的 RSSs 可以分别特异性结合基因沉默的不同过程。在马铃薯 Y 病毒属病毒与其他病毒混合侵染发生时,由马铃薯 Y 病毒属病毒编码的辅助成分蛋白酶(helper component - proteinase, HC - Pro)具有抑制转录后基因沉默的功能(posttranscriptional gene silencing, PTGS)^[29,38]。除了抑制 PTGS, TuMV 编码的 HC - Pro 还能够干扰 micro - RNA(miRNA)介导的 mRNA 剪辑^[39]。不同马铃薯 Y 病毒属病毒编码的 HC - Pro 抑制基因沉默的效果不同,相较于 TuMV 和三叶草黄脉病毒(clover yellow vein virus, CIYVV)编码的 HC - Pro, PVY 编码的 HC - Pro 能够更有效地增加 CMV 的浓度^[40]。除了 HC - Pro 具有 RSSs 功能外,最近的研究发现,在禾本科花叶病毒属(*Poacevirus*)的典型种 TriMV 中, P1 蛋白作为 RSSs 抑制基因沉默。在 WSMV 与 TriMV 混合侵染小麦时, TriMV 的 P1 蛋白具有抑制基因沉默的作用;与 PVX 混合侵染本生烟时, P1 蛋白也能够促进 PVX 含量的积累^[6,13,37]。

2.2 经病毒介体传播互作

混合侵染的协同效应除了通过病毒编码的 RSSs 外,还与病毒的介体传播过程相关。幽影病毒属(*Umbravirus*)病毒与黄症病毒科(Luteoviridae)病毒的混合侵染过程清晰地揭示了这一机制^[30]。幽影病毒属病毒缺乏编码外壳蛋白的遗传信息,单独侵染时无法通过蚜虫传播,与黄症病毒科病毒混合侵染时,黄症病毒科病毒作为一种辅助病毒能够编码外壳蛋白,并包被幽影病毒属病毒的基因组,进而可被蚜虫获取传播^[3,30]。在撒哈拉以南的非洲地区,花生丛簇病是花生上的一种毁灭性病害,该病害由幽影病毒属的花生丛簇病毒(groundnut rosette virus, GRV)和其属于黄症病毒科的辅助病毒花生丛簇相关病毒(groundnut rosette assistor virus, GRAV)以及 GRV 的卫星 RNA(satRNA)构成的病原复合体引起。GRV 和 GRAV 在花生植株中独立地复制,并进行细胞间转运和植株体内的长距离运输, satRNA 的复制依赖于 GRV 的 RNA 基因组。自然条件下,只有这 3 个病毒因子同时侵染花生时,才能引起严重症状。GRV 及其 satRNA 经 GRAV 编码的外壳蛋白包被,然后通过蚜虫进行传播^[3,30]。另外一种形式的病毒协同介体传播机制由马铃薯 Y 病毒属编码的 HC - Pro 蛋白完成^[29,41]。马铃薯 Y 病毒属病毒编码的 HC - Pro 蛋白能够作为一个桥梁,一侧结合病毒粒体,一侧结合蚜虫口针内表皮,从而达到蚜传的目的。在混合侵染中,一个病毒编码的 HC - Pro 能够促进另外一种 HC - Pro 缺陷型病毒或者非相关病毒的蚜虫传播^[3,42]。

2.3 经病毒 sRNA 互作

近年来,随着高通量技术的发展,在小 RNA(small RNA, sRNA)水平上探讨病毒混合侵染的机制成为可能。Tatineni

等通过对 WSMV 与 TriMV 混合侵染的小麦的高通量测序结果发现,在混合侵染的植株体内,积累了大量的由病毒产生的小 RNA 分子(virus - derived small interfering RNAs, vsiRNA)^[13]。这一结果证明,混合侵染过程中产生的沉默抑制子并不能抑制 vsiRNA 的形成,即 WSMV 与 TriMV 的协同效应与 vsiRNA 介导的基因沉默无关。Xia 等发现,玉米褪绿斑驳病毒(maize chlorotic mottle virus, MCMV)和 SCMV 协同侵染玉米时,感病玉米植株内来源于 MCMV 的 vsiRNA 显著增加,且玉米植株 DCLs 和 AGOs RNAs 的含量与 vsiRNA 的量具有一定的相关关系^[43],首次从 vsiRNA 的角度阐述了 MCMV 和 SCMV 协同侵染的致病机制。

3 进化博弈论在病毒混合侵染中的应用

在混合侵染的 2 种病毒中,其中任一病毒种群都能够改变寄主的微环境,成为另外一种病毒种群的适合度景观(the fitness landscape)因素^[5,12]。因此,在混合侵染中,任一病毒成功侵染寄主不仅需要该病毒与寄主植物的相互适应,还取决于该病毒与其共侵染病毒的互作机制^[5,12]。病毒混合侵染的现象符合生物演化博弈理论模型,能够根据博弈理论在数学框架内进行分析^[44-45]。在演化博弈理论框架下,病毒选择的演化策略由其遗传特征决定,病毒的适合度(fitness)则表现为演化博弈的收益(payload),收益取决于 2 种病毒所选策略的相互作用。表 1 中显示了博弈双方(Player 与 Opponent),在它们选取的策略(A 与 B)相互作用下的支付矩阵。在该表中, a 、 b 、 c 与 d 代表博弈双方分别选择不同策略时的适合度,比如 Player A 与 Opponent A 互作时, Player A 的适合度为 a ,而与 Opponent B 互作时, Player A 的适合度为 b ;类似地, Player B 分别与 Opponent A 和 B 互作时,适合度分别为 c 与 d 。在一个群体中,当其成员进行随机配对博弈时,可能会产生 4 种结果:当 $a > c$ 且 $b > d$ 时, Player A 主导博弈过程;反之,当 $a < c$ 且 $b < d$ 时, Player B 主导博弈过程;当 $a > c$ 且 $b < d$ 时,和 Player A 互作时, A 策略优于 B 策略,而和 Player B 互作时, B 策略优于 A 策略,这种情形符合严格的纳什均衡,混合种群的进化方向取决于那种策略最先确立,并最终导致形成一个单一的种群;最后一种情形,当 $a < c$ 且 $b > d$ 时, 2 种策略完全对立,混合种群进化趋向于博弈双方共存。Elena 等综述了目前报道的 25 对混合侵染的植物病毒,结果发现,大部分混合侵染的病毒处于相互协作的进化博弈过程中;寄主种类、寄主植物的生长发育期能够影响混合侵染病毒的进化方向;拟定病毒在进化博弈过程中所选取的策略与其混合侵染的病毒类群相关^[5]。Chen 等证明,运用进化博弈模型可以通过依据短时间混合侵染病毒的数据分析,确定长期内混合侵染的 2 种病毒的进化方向^[7]。

表 1 博弈双方相互作用的支付矩阵

Player 选取的策略	Opponent 在不同策略下的适合度	
	A	B
A	a	b
B	c	d

病毒混合侵染现象是解释进化博弈理论天然模型,而通过进化博弈理论研究病毒的混合侵染对揭示病毒互作机制、探索寄主种类、寄主生长发育期对混合侵染病毒进化过程的影响

以及推测混合侵染病毒的进化方向具有十分重要的意义。

参考文献:

- [1] Hull R. Matthew's plant virology[M]. New York: Academic Press, 2014: 184–188.
- [2] Mukasa S B, Rubaihayo P R, Valkonen J P T. Interactions between a crinivirus, an ipomovirus and a potyvirus in coinfecting sweetpotato plants[J]. Plant Pathology, 2006, 55(3): 458–467.
- [3] Syller J. Facilitative and antagonistic interactions between plant viruses in mixed infections[J]. Molecular Plant Pathology, 2012, 13(2): 204–216.
- [4] Tatineni S, Graybosch R A, Hein G L, et al. Wheat cultivar – specific disease synergism and alteration of virus accumulation during co – infection with wheat streak mosaic virus and triticum mosaic virus[J]. Phytopathology, 2010, 100(3): 230–238.
- [5] Elena S F, Bernet G P, Carrasco J L. The games plant viruses play[J]. Current Opinion in Virology, 2014(8): 62–67.
- [6] Tatineni S, Qu F, Li R H, et al. Triticum mosaic poacevirus enlists P1 rather than HC – Pro to suppress RNA silencing – mediated host defense[J]. Virology, 2012, 433(1): 104–115.
- [7] Chen Z, Tan J Y, Wen Y, et al. A game – theoretic model of interactions between *Hibiscus latent* singapore virus and tobacco mosaic virus[J]. PLoS One, 2012, 7(5): e37007.
- [8] García – Cano E, Resende R O, Fernández – Muñoz R, et al. Synergistic interaction between tomato chlorosis virus and tomato spotted wilt virus results in breakdown of resistance in tomato[J]. Phytopathology, 2006, 96(11): 1263–1269.
- [9] Wintermantel W M, Cortez A A, Ancheta A G, et al. Co – infection by two criniviruses alters accumulation of each virus in a host – specific manner and influences efficiency of virus transmission[J]. Phytopathology, 2008, 98(12): 1340–1345.
- [10] Salvaudon L, de Moraes C M, Mescher M C. Outcomes of co – infection by two potyviruses; implications for the evolution of manipulative strategies[J]. Proceedings of the Royal Society B (Biological Sciences), 2013, 280(1756): 2012–2959.
- [11] Wege C, Siegmund D. Synergism of a DNA and an RNA virus: enhanced tissue infiltration of the begomovirus abutilon mosaic virus (AbMV) mediated by cucumber mosaic virus (CMV) [J]. Virology, 2007, 357(1): 10–28.
- [12] Martín S, Elena S F. Application of game theory to the interaction between plant viruses during mixed infections[J]. Journal of General Virology, 2009, 90(11): 2815–2820.
- [13] Tatineni S, Riethoven J J M, Graybosch R A, et al. Dynamics of small RNA profiles of virus and host origin in wheat cultivars synergistically infected by wheat streak mosaic virus and triticum mosaic virus. Virus infection caused a drastic shift in the endogenous small RNA profile[J]. PLoS One, 2014, 9(11): e111577.
- [14] Pruss G, Ge X, Shi X M, et al. Plant viral synergism: the potyviral genome encodes a broad – range pathogenicity enhancer that transactivates replication of heterologous viruses[J]. Plant Cell, 1997, 9(6): 859–868.
- [15] Bance V B. Replication of potato virus X RNA is altered in coinfections with potato virus Y[J]. Virology, 1991, 182(2): 486–494.
- [16] Wang J, Turina M, Medina V, et al. Synergistic interaction between the *Potyvirus*, *Turnip mosaic virus* and the crinivirus, lettuce infectious yellows virus in plants and protoplasts[J]. Virus Research, 2009, 144(1/2): 163–170.
- [17] Perera M F, Filippone M P, Ramallo C J, et al. Genetic diversity among viruses associated with sugarcane mosaic disease in Tucumán, Argentina[J]. Phytopathology, 2009, 99(1): 38–49.
- [18] Xu D L, Park J W, Mirkov T E, et al. Viruses causing mosaic disease in sugarcane and their genetic diversity in southern China[J]. Archive of Virology, 2008, 153: 1031–1039.
- [19] Parameswari B, Bagyalakshmi K, Viswanathan R, et al. Molecular characterization of Indian sugarcane streak mosaic virus isolate[J]. Virus Genes, 2013, 46(1): 186–189.
- [20] Bagyalakshmi K, Parameswari B, Chinnaraja C, et al. Genetic variability and potential recombination events in the *HC – Pro* gene of sugarcane streak mosaic virus[J]. Archives of Virology, 2012, 157(7): 1371–1375.
- [21] He Z, Yasaka R, Li W F, et al. Genetic structure of populations of sugarcane streak mosaic virus in China: comparison with the populations in India[J]. Virus Research, 2016, 211: 103–116.
- [22] He Z, Li W F, Yasaka R, et al. Molecular variability of sugarcane streak mosaic virus in China based on an analysis of the P1 and CP protein coding regions[J]. Archives of Virology, 2014, 159(5): 1149–1154.
- [23] 贺振, 李文凤, 李世访. 云南蔗区甘蔗线条花叶病毒分离物 *Nla* 基因形成新簇[J]. 微生物学报, 2016, 56(11): 1802–1810.
- [24] Li W F, He Z, Li S F, et al. Molecular characterization of a new strain of sugarcane streak mosaic virus (SCSMV) [J]. Archives of Virology, 2011, 156: 2101–2104.
- [25] Miralles R, Ferrer R, Solé R V, et al. Multiple infection dynamics has pronounced effects on the fitness of RNA viruses[J]. Journal of Evolutionary Biology, 2001, 14(4): 654–662.
- [26] Saldaña J, Elena S F, Solé R V. Coinfection and superinfection in RNA virus populations: a selection – mutation model [J]. Mathematical Biosciences, 2003, 183(2): 135–160.
- [27] Ziebell H, Carr J P. Cross – protection: a century of mystery[J]. Advances in Virus Research, 2010, 76: 211–264.
- [28] Folimonova S Y, Robertson C J, Shilts T, et al. Infection with strains of Citrus tristeza virus does not exclude superinfection by other strains of the virus[J]. Journal of Virology, 2010, 84(3): 1314–1325.
- [29] Syller J. The roles and mechanisms of helper component proteins encoded by potyviruses and caulimoviruses[J]. Physiological and Molecular Plant Pathology, 2005, 67(3/4/5): 119–130.
- [30] Syller J. Molecular and biological features of umbraviruses, the unusual plant viruses lacking genetic information for a capsid protein [J]. Physiological and Molecular Plant Pathology, 2003, 63(1): 35–46.
- [31] González – Jara P, Tenllado F, Martínez – García B, et al. Host – dependent differences during synergistic infection by potyviruses with potato virus X[J]. Molecular Plant Pathology, 2004, 5(1): 29–35.
- [32] González – Jara P, Atencio F A, Martínez – García B, et al. A single amino acid mutation in the plum pox virus helper component – proteinase gene abolishes both synergistic and RNA silencing suppression activities[J]. Phytopathology, 2005, 95(8): 894–901.
- [33] Wang M B, Metzlaiff M. RNA silencing and antiviral defense in plants[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2005, 8(2): 216–222.

李昕晏,崔杰,李俊良,等. miRNA 调控植物抗逆机制的研究现状[J]. 江苏农业科学,2019,47(21):63-66.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2019.21.014

miRNA 调控植物抗逆机制的研究现状

李昕晏,崔杰,李俊良,王琮玉,罗成飞

(哈尔滨工业大学,黑龙江哈尔滨 150001)

摘要:逆境胁迫会对植物的生长发育产生负面影响,在漫长的进化中,植物拥有了一套复杂的调控网络以应对不良环境,在这一套调控网络中 miRNA 起到了重要作用。本文对近几年关于 miRNA 及其靶基因调控作用的研究进行了总结,并对 miRNA 的形成过程和作用机制进行了概括,介绍了与抗逆相关的 miRNA 及其靶基因,包括以靶基因为抗逆相关转录因子的 miRNA (miR160/miR167、miR159、miR156 和 miR164) 以及以靶基因为抗逆相关结构基因的 miRNA (miR398 和 miR395),可为利用基因工程手段增强植物的抗逆性提供更有效的改良途径。

关键词:miRNA;逆境胁迫;转录因子;结构基因;靶基因

中图分类号:S332.1;S184 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2019)21-0063-04

1 miRNA 概述

microRNA(miRNA)是小的非编码内源性 RNA(18~24 个核苷酸),首先在线虫(*Caenorhabditis elegans*)中被发现,可在突变的秀丽隐杆线虫中暂时表达,所以 miRNA 最初被称为短时间 RNA(stRNA)^[1]。植物 miRNA 是一类内源性非编码小 RNA,对植物生长发育至关重要。植物 miRNA 主要经过以下几个过程产生:首先编码 miRNA 的基因依赖 RNA 聚合酶 Pol II 复合体形成长约 1 000 bp 的初级转录物,初级转录物呈现不完全配对的茎环结构,随后初级转录物转变为成熟的 miRNA,该过程需要经过 2 个步骤,第 1 步在细胞核中进

行,蛋白酶 DCL1 识别茎环结构并对其进行切割,形成前体 miRNA,前体 miRNA 通过 HASTY 转运蛋白转运到细胞质中;第 2 步在细胞质中进行,ATP 依赖性 RNase III 蛋白 Dicer 识别前体 miRNA 的 2 nt 3'突出端,并从其末端去除约 21 nt 序列形成成熟的 miRNA-miRNA* 双链体^[2]。接着成熟的 miRNA 双链体展开形成 22 nt 的单链成熟 miRNA,其与 Argonaute 蛋白-1(AGO-1)以及其他调节蛋白如 GW182 和聚 A 结合蛋白(PABP)一起形成 RNA 诱导沉默复合物(RISC)。最后,成熟的 miRNA 沉默复合物(RISC)通过与靶 mRNA 转录物 3'端非翻译区(3'UTR)中的区域进行碱基互补配对导致靶 mRNA 翻译抑制或降解。靶 mRNA 被抑制还是被降解取决于其与同源 miRNA 序列的互补程度。在动物中 miRNA 与靶 mRNA 的相互作用是部分互补,会导致蛋白质翻译被抑制,而在植物中是完全互补,会导致靶基因完全降解^[3-4]。

2 miRNA 在植物抗逆过程中的作用方式

2.1 通过靶向应激相关转录因子抗逆

研究表明,一些 miRNA 的靶基因可翻译为与应激相关的

收稿日期:2018-09-28

基金项目:国家自然科学基金(编号:31571731)。

作者简介:李昕晏(1995—),女,湖南长沙人,硕士研究生,主要从事植物抗逆分子生物学研究。E-mail:496349958@qq.com。

通信作者:崔杰,博士,副教授,主要从事植物抗逆分子生物学研究。E-mail:cuijie2006@163.com。

[34] Voinnet O. Induction and suppression of RNA silencing: insights from viral infections[J]. *Nature Reviews Genetics*, 2005, 6: 206-220.

[35] Ding S W. RNA-based antiviral immunity[J]. *Nature Reviews Immunology*, 2010, 10(9): 632-644.

[36] Ding S W, Voinnet O. Antiviral immunity directed by small RNAs[J]. *Cell*, 2007, 130(3): 413-426.

[37] Young B A, Stenger D C, Qu F, et al. Tritimovirus P1 functions as a suppressor of RNA silencing and an enhancer of disease symptoms[J]. *Virus Research*, 2012, 163(2): 672-677.

[38] Urcuqui-Inchima S, Haenni A L, Bernardi F. Potyvirus proteins: a wealth of functions[J]. *Virus Research*, 2001, 74(1/2): 157-175.

[39] Kasschau K D, Xie Z X, Allen E, et al. P1/HC-Pro, a viral suppressor of RNA silencing, interferes with *Arabidopsis* development and miRNA function[J]. *Developmental Cell*, 2003, 4(2): 205-217.

[40] Fukuzawa N, Itchoda N, Ishihara T, et al. HC-Pro, a potyvirus RNA silencing suppressor, cancels cycling of cucumber mosaic virus

in *Nicotiana benthamiana* plants[J]. *Virus Genes*, 2010, 40(3): 440-446.

[41] Brault V, Uezet M, Monsion B, et al. Aphids as transport devices for plant viruses[J]. *Comptes Rendus Biologies*, 2010, 333(6/7): 524-538.

[42] Manoussopoulos I N. Acquisition and retention of potato virus Y helper component in the transmission of potato aucuba mosaic virus by aphids[J]. *Journal of Phytopathology*, 2001, 149(2): 103-106.

[43] Xia Z, Zhao Z, Chen L, et al. Synergistic infection of two viruses MCMV and SCMV increases the accumulations of both MCMV and MCMV-derived siRNAs in maize[J]. *Scientific Reports*, 2016, 6: 20520.

[44] Nowak M A. Five rules for the evolution of cooperation[J]. *Science*, 2006, 314(5805): 1560-1563.

[45] Nowak M A, Sigmund K. Evolutionary dynamics of biological games[J]. *Science*, 2004, 303(5659): 793-799.