新德里番茄曲叶病毒与媒介昆虫烟粉虱互作关系研究进展

王艳平[1,2] 张梦瑶[1,2] 孙作文[3] 褚 栋[1,2*]

（1. 山东省植物病虫害绿色防控工程研究中心，青岛农业大学植物医学学院，青岛 266109；
2. 山东省生物入侵与生态安全特色实验室，青岛 266109；3. 山东省农业技术推广中心，济南 250000）

摘要：新德里番茄曲叶病毒（tomato leaf curl New Delhi virus，*Begomovirus solanumdelhiense*）隶属于双生病毒科*Geminiviridae*菜豆金色花叶病毒属*Begomovirus*，是一种由烟粉虱*Bemisia tabaci*传播的植物病毒。近年来，该病毒已传入我国多地并在茄科及葫芦科作物上快速蔓延，造成严重的经济损失。该文系统综述了ToLCNDV的基因组结构、遗传分化及其传播途径，重点阐述了烟粉虱传播该病毒的过程以及影响烟粉虱传播ToLCNDV效率的关键因素，主要包括烟粉虱不同隐种的传毒能力、病毒不同支系的特性差异，以及寄主植物的调控作用。并从病毒−媒介−寄主互作机制、检测技术、防控策略方面进行展望，以期深化对ToLCNDV−烟粉虱互作关系的认知，为该新发植物病毒的科学防控提供理论依据与参考。

关键词：新德里番茄曲叶病毒；烟粉虱；病毒−媒介昆虫互作；影响因素；寄主植物

Research advances in the interaction between tomato leaf curl New Delhi virus and its vector *Bemisia tabaci*

Wang Yanping[1,2] Zhang Mengyao[1,2] Sun Zuowen[3] Chu Dong[1,2*]

（1. College of Plant Health and Medicine, Qingdao Agricultural University, Shandong Engineering Research Center for Environment-friendly Agricultural Pest Management, Qingdao 266109, Shandong Province, China; 2. Shandong Provincial Characteristic Laboratory of Biological Invasion and Ecological Security, Qingdao 266109, Shandong Province, China; 3. Shandong Agricultural Technology Extension Center, Jinan 250000, Shandong Province, China）

Abstract: Tomato leaf curl New Delhi virus (ToLCNDV, *Begomovirus solanumdelhiense*), an important member of the family *Geminiviridae* and the genus *Begomovirus*, is a plant virus transmitted by the tobacco whitefly *Bemisia tabaci*. In recent years, it has invaded many regions of China, spreading rapidly in solanaceous and cucurbit crops and inflicting severe economic losses. This review systematically summarizes the genomic structure, genetic differentiation, and multiple transmission routes of ToLCNDV, with a focus on the transmission process of this virus by *B. tabaci*. We also summarize the critical factors influencing the transmission efficiency of ToLCNDV by *B. tabaci*, including the divergent transmission capacities among different cryptic species of *B. tabaci*, the varying transmission efficiencies of different lineages of ToLCNDV in distinct *B. tabaci* cryptic species, and the regulatory effects of host plants on virus transmission behavior of *B. tabaci* based on viral load and plant volatile profiles. In addition, prospects are put forward from the aspects of virus-vector-host interaction mechanisms, detection technologies and prevention strategies, aiming to deepen the understanding of the interaction

基金项目：国家重点研发计划项目（2022YFD1401204），山东省泰山学者工程专项（tstp20221135）

* 通信作者（Author for correspondence），E-mail：chinachudong@qau.edu.cn

收稿日期：2026-05-22

between ToLCNDV and *B. tabaci* and provide theoretical basis and reference for the scientific prevention and control of this emerging plant viral disease.

Key words: tomato leaf curl New Delhi virus; *Bemisia tabaci*; virus-vector insect interaction; influential factor; host plant

新德里番茄曲叶病毒（tomato leaf curl New Delhi virus，ToLCNDV）隶属于双生病毒科*Geminiviridae*菜豆金色花叶病毒属*Begomovirus*，是典型的双组分环状单链DNA病毒。该病毒于1995年在印度茄科作物上被首次发现（Padidam et al.，1995），目前已在亚洲（Zaidi et al.，2017；Chang et al.，2023；Qiao et al.，2026）、非洲（Mnari-Hattab et al.，2015；Sifres et al.，2018；Mnari-Hattab et al.，2022；Radouane et al.，2022）以及欧洲（Orfanidou et al.，2019；Panno et al.，2019；Desbiez et al.，2021；Fidan et al.，2023）等地均有发生，成为各地农业生产的重要威胁。在国内，该病毒于2010年在中国台湾省甜瓜*Cucumis melo*上首次被报道（Chang et al.，2010），2021年传入大陆（Li RC et al.，2023）。迄今为止，已在浙江、上海、江苏、河南、山东、河北等省市发生并造成不同程度危害（Gu et al.，2023；古勤生等，2023；Chen & Li，2026；Qiao et al.，2026）。例如，在浙江省宁波市、宁海市等甜瓜产区，该病毒所致病害的田间发病率高达60%，累计受害面积超600 hm^2，造成直接经济损失逾亿元（Gu et al.，2023；Li RC et al.，2023；杨柳等，2024）。

近年来，在我国发生普遍的番茄黄化曲叶病毒病，其病原为番茄黄化曲叶病毒（tomato yellow leaf curl virus，TYLCV），同样隶属于双生病毒科菜豆金色花叶病毒属，主要寄主为茄科作物（Cao et al.，2024）。TYLCV也可侵染葫芦科作物，对其为害较轻（Moriones & Navas-Castillo，2000）。与TYLCV相比，ToLCNDV除严重为害茄科作物外，还对南瓜*Cucurbita moschata*、黄瓜*Cucumis sativus*、甜瓜等葫芦科作物造成毁灭性危害（Panno et al.，2019；Prasad et al.，2020），并能以反枝苋*Amaranthus retroflexus*、苍耳*Xanthium strumarium*、龙葵*Solanum nigrum*、曼陀罗*Datura stramonium*等20余种杂草作为替代寄主（Juárez et al.，2019；Panno et al.，2019；Farina et al.，2023）。这些杂草寄主在病毒循环和初侵染源形成过程中发挥着关键作用，可在作物休耕期维持病毒种群，成为该病毒田间持续循环的稳定源头。植株受ToLCNDV侵染后会表现出明显症状，且不同生育期感染后引起的症状差异明显：苗期感染后，植株生长受到严重抑制，表现出矮化、叶片卷曲、黄化及斑驳等症状，严重时叶片脱落，幼苗死亡；花期至结果期感染则会导致花器脱落，坐果率下降，果实发育畸形且色泽不均，严重时甚至绝收，给种植户带来巨大的经济损失（Sifres et al.，2018）。

鉴于ToLCNDV已在我国多地快速扩散并定殖，其防控形势日趋严峻（Cai et al.，2023），而国内对其传播流行机制的认识仍有限。为此，本文从ToLCNDV的生物学特性与传播途径入手，重点分析烟粉虱*Bemisia tabaci*隐种、病毒支系及寄主植物等因素对其传播效率的调控作用，以期为深入开展该病毒流行机制研究及绿色防控提供参考。

1 ToLCNDV的基因组结构与遗传分化

ToLCNDV基因组由DNA-A和DNA-B两个约2.8 kb的组分组成，二者含有与复制相关的共同区域，DNA-A可自主复制，DNA-B需与DNA-A协同作用实现病毒系统侵染（Padidam et al.，1995；Hanley-Bowdoin et al.，2013）。其中，DNA-A编码与复制、传播及致病相关的蛋白（Voinnet et al.，1999；Chellappan et al.，2005；Phaneendra et al.，2012；Vu et al.，2013）；DNA-B编码核穿梭蛋白和运动蛋白（Padidam et al.，1995；Hussain et al.，2005；Hanley-Bowdoin et al.，2013），二者共同介导病毒在寄主体内的转运与扩散（Moriones et al.，2017）。

系统发育分析结果表明，ToLCNDV存在明显的遗传分化，可划分为亚洲支系和地中海支系（也称欧洲支系）两大主要类群（Zaidi et al.，2017；Cai et al.，2023）。亚洲支系进一步分为印度次大陆支系和东南亚支系（Cai et al.，2023）；而地中海支系则呈现高度遗传同质性，序列相似性达99%以上，表明可能源于单一引入事件（Fortes et al.，2016；Ruiz et al.，2017；Juárez et al.，2019；Vo et al.，2025a）。不同支系的寄主适应性和致病力存在显著差异，亚洲支系寄主范围较广，以茄科作物为主要寄主，同时对葫芦科作物也表现出较强的致病性（Yamamoto et al.，2021；Vo et al.，2022）。地中海支系则对葫芦科作物的适应性更强，其中侵染西葫芦*Cucurbita pepo*引起的病害尤为严重，但对茄科作物番茄*Solanum lycop-*

ersicum 的侵染力较低(Fortes et al.,2016;Panno et al.,2019;Vo et al.,2022)。我国已发现的ToLCNDV分离物均属于亚洲支系,与印度和巴基斯坦分离物亲缘关系较近,表明它们可能具有相同的来源(Cai et al.,2023;杨柳等,2024;Vo et al.,2025a)。

2 ToLCNDV的传播途径

ToLCNDV的传播途径主要有媒介昆虫传播、种子传播、机械传播和花粉传播(López et al.,2015;Sangeetha et al.,2018;Chang et al.,2023;Sáez et al.,2023)。不同传播途径在病毒扩散过程中发挥的作用存在差异,其中媒介昆虫传播是田间疫情流行的主要途径,对病毒的扩散蔓延起着决定作用,也是防控工作中的重点环节(Vo et al.,2025b)。

烟粉虱是目前被明确证实的ToLCNDV的主要自然传播媒介(Patthamapornsirikul et al.,2026)。该昆虫目前被视为一个包含至少46个隐种的复合种(Venkataravanappa et al.,2023)。ToLCNDV以循环持久型方式在烟粉虱体内完成传播周期:若虫或成虫取食感病植株后,病毒经中肠上皮进入血淋巴,穿越唾液腺屏障,最终随唾液进入健康植株(Sivagnanapazham et al.,2025)。这一过程经历获毒、持毒、传毒3个阶段,病毒在媒介体内无复制现象,但可终身携带并传播(Das et al.,2021;Janssen et al.,2022;Sivagnanapazham et al.,2025)。值得注意的是,循环持久型传播的核心特征在于病毒一旦侵入媒介种群,无需持续依赖外界毒源即可长期维持传播循环,这给田间病毒病的防控带来极大挑战(Czosnek et al.,2017)。

另一类常见粉虱温室白粉虱 *Trialeurodes vaporariorum* 是否具有传播ToLCNDV的能力,目前尚存在争议。有研究报道,印度佛手瓜 *Sechium edule* 上的ToLCNDV分离株可由温室白粉虱传播,该虫获毒4 h后转接到新寄主上24 h可有效传播该病毒(Sangeetha et al.,2018)。但以温室白粉虱为媒介,将ToLCNDV地中海支系西班牙分离株传毒至40株西葫芦上,然而在西葫芦植株中未检测到该病毒(Farina et al.,2023)。这表明温室白粉虱对ToLCNDV的传毒效率极低,甚至不具备传毒能力。

除媒介昆虫传播外,ToLCNDV还存在机械传播、种子传播和花粉传播等多种非媒介途径,但其传播效率及生态学意义仍存在争议。ToLCNDV的机械传播已在佛手瓜和南瓜上得到验证(López et al.,2015;Kil et al.,2020);其花粉传播在番茄和黄瓜上被证实(Chang et al.,2023);而种子传播则因病毒株系和寄主种类而异,一部分研究结果支持该病毒可经种子传播(Sangeetha et al.,2018;Kil et al.,2020;Gomathi Devi et al.,2023;Krishnan et al.,2023),但也有研究持相反结论(Fortes et al.,2023;Sáez et al.,2023)。此外,该病毒还可通过带毒种苗、切花等材料经国际贸易远距离扩散(Farina et al.,2023)。

3 烟粉虱传播ToLCNDV的过程及影响因素

烟粉虱对ToLCNDV的传播方式属于循环持久型,整个传播过程可划分为获毒、持毒、传毒3个阶段;病毒在媒介体内无复制现象,但烟粉虱成虫可终身携毒(Das et al.,2021;Janssen et al.,2022;Sivagnanapazham et al.,2025)。在获毒阶段,烟粉虱通过在感病植株韧皮部取食摄入ToLCNDV,病毒进入中肠后,需与中肠上皮细胞表面的特异性受体结合,才能穿越中肠屏障进入血淋巴。不同烟粉虱隐种的中肠受体亲和力存在差异,这是影响获毒效率的关键因素(Shan et al.,2025;Sivagnanapazham et al.,2025)。成功进入血淋巴后,病毒经血淋巴循环抵达唾液腺,实现跨组织转运与稳定存留。在此过程中,病毒需抵御媒介昆虫免疫系统的攻击,并借助内共生菌产生的伴侣蛋白等保护自身免受降解,从而实现长期稳定存留(Das et al.,2021;Kuzminsky & Ghanim,2025)。最后,ToLCNDV能否顺利突破唾液腺屏障、在唾液腺中有效积累并高效释放至唾液,是决定传毒成败的关键环节(Shan et al.,2025;Sivagnanapazham et al.,2025)。

烟粉虱传播ToLCNDV的效率受多种因子影响,这些因子通过影响烟粉虱获毒、持毒和传毒等环节,进而可能影响ToLCNDV的田间流行格局。

3.1 烟粉虱不同隐种对传播ToLCNDV的影响

烟粉虱不同隐种对ToLCNDV的传毒能力存在显著差异。Shan et al.(2025)在甜瓜上比较了烟粉虱3种隐种获毒48 h后对植株传毒48 h的效率,单头地中海(Mediterranean,MED)隐种的传毒效率为74%,5头同时传毒的效率接近100%;单头Asia II 1隐种的传毒效率为67%,5头同时传毒的效率可达97%;而中东-小亚细亚1(Middle East-Asia Minor 1,MEAM1)隐种的传毒能力极弱,单头MEAM1隐种的传毒效率为0,5头同时传毒的效率也仅为3%(Shan et al.,2025)。在其他植物上也发现MED隐种具有较高的传毒能力。例如,MED隐种在西葫芦

上获毒72 h后，传毒5 min的效率达53%，传毒15~30 min时升至90%，传毒1 h时接近100%，且单头最高传毒效率能达到96%（Janssen et al.，2022）。

烟粉虱不同隐种间的传毒差异可能与其获毒效率相关（卫静等，2015）。Shan et al.（2025）通过实时荧光定量聚合酶链式反应（quantitative real-time polymerase chain reaction，qPCR）检测发现，MED和Asia II 1隐种在感病甜瓜上取食6 h其体内即可检出ToLCNDV，12~24 h获毒量持续上升，48 h获毒率接近100%；而MEAM1隐种在24 h内获毒量极低，48 h时获毒率仅为80%，延长至96 h才提升至约95%。其他研究也发现MED和Asia II 1隐种具有较强的获毒能力，如Roy et al.（2021）通过qPCR检测发现Asia II 1隐种在感病番茄上取食5 min即可在其体内检出ToLCNDV，取食5、10、20 min以及1、2、6、12 h时的获毒量随取食时间延长而增加，取食24 h时达到相对稳定的获毒量。Janssen et al.（2022）通过PCR和qPCR检测发现MED隐种在感病西葫芦上取食5 min其本内即可检出ToLCNDV，取食10、30、60 min时获毒率随取食时间延长而逐步上升，取食6 h时获毒率可达100%。

上述烟粉虱不同隐种获毒能力的差异可能由于其中肠上皮细胞表面受体与ToLCNDV的衣壳蛋白（coat protein，CP）结合亲和力不同，病毒更易穿过MED、Asia I、Asia II 1等受体亲和力高的烟粉虱隐种中肠屏障，这些隐种的获毒效率较高（Shan et al.，2025；Sivagnanapazham et al.，2025）。然而，即便成功获毒，病毒能否在体内顺利完成跨组织循环才是决定传毒成败的关键（Kuzminsky & Ghanim，2025）。ToLCNDV除可在烟粉虱不同隐种中肠富集或定殖外，还可在MED与Asia II 1隐种的血淋巴、唾液腺依次富集，带毒量梯度递增，进而完成体内循环（Shan et al.，2025）。ToLCNDV在Asia I隐种唾液腺内定殖，并以囊泡状结构在组织内富集（Sivagnanapazham et al.，2025），这为其高效传毒提供了基础。

3.2 病毒支系对烟粉虱传播ToLCNDV的影响

ToLCNDV不同支系与烟粉虱不同隐种之间存在特异性的传播适配关系，是影响传毒效率的因素之一。地中海支系高度依赖MED隐种进行传播（Bertin et al.，2018；Janssen et al.，2022；Farina et al.，2023）。印度次大陆支系可被Asia I、Asia II 1、Asia II 5等隐种携带并传播（Venkataravanappa et al.，2023）；东南亚支系（含中国分离株）则主要通过Asia II 1、MED和Asia I等隐种传播（Shan et al.，2025；Patthamapornsirikul et al.，2026）。而MEAM1隐种对亚洲支系的传播效率明显偏低（Gautam et al.，2022；Shan et al.，2025）。这种适配差异的分子基础可能在于ToLCNDV不同支系的CP存在支系特异性氨基酸变异，地中海支系与亚洲支系的CP仅存在8个氨基酸差异（位于第2、29、32、42、143、148、193和194位），这些位点差异直接影响病毒与烟粉虱中肠特异性受体的结合效率，从而决定不同烟粉虱隐种对病毒不同支系的传毒效率（Vo et al.，2022；2023）。

3.3 寄主植物对烟粉虱传播ToLCNDV的影响

不同寄主植物体内的病毒积累量差异悬殊，这直接决定烟粉虱的获毒量，进而影响其传毒效率（Janssen et al.，2022）。在ToLCNDV的不同寄主中，苦瓜*Momordica charantia*植株中病毒的积累量（7.2×10^7 copies/μL）显著高于丝瓜*Luffa cylindrica*和南瓜植株中的积累量（分别为3.4×10^6 copies/μL和1.3×10^6 copies/μL）；黄瓜植株中病毒的积累量（3.08×10^{10} copies/μL）同样远高于番茄植株中的积累量（6.25×10^4 copies/μL）（Janssen et al.，2022；Sivagnanapazham et al.，2025）。此外，ToLCNDV地中海支系对西葫芦的侵染效率及在其体内的积累量显著高于番茄，且在野生葫芦科寄主喷瓜*Ecballium elaterium*体内的积累量显著低于栽培种，这进一步证明寄主背景是决定病毒积累量的关键因素（Fortes et al.，2016；Panno et al.，2019；Farina et al.，2023）。例如，Asia I隐种获毒24 h后，在苦瓜、丝瓜、南瓜上传毒1 h的效率分别为10%、15%、20%，传毒5 h以上则分别为60%、70%、80%（Sivagnanapazham et al.，2025）。

4 讨论与展望

近年来，ToLCNDV在我国葫芦科及茄科作物上快速扩散，已成为威胁我国蔬菜安全生产的重要新发病毒（Gu et al.，2023；Li RC et al.，2023；杨柳等，2024）。尽管国内外已对该病毒的病原鉴定、寄主范围及生物学特性等方面开展了相关研究，但关于其传播与流行机制的认识仍存在争议和不足。

在ToLCNDV的传播途径方面，有些传播途径尚不清晰。除烟粉虱作为媒介昆虫传播外，该病毒是否存在种子传播、机械传播等非媒介传播途径尚不明确；部分研究表明ToLCNDV可通过西葫芦、佛手瓜、黄瓜等作物种子传播（Sangeetha et al.，2018；Kil et al.，2020）；也有研究认为，该病毒仅能附着于种子表面或存在于种子组织中，并不具备真正的种子传播能力（Fortes et al.，2023；Sáez et al.，2023）。

这种分歧可能与种子内病毒量极低，以及不同检测方法的灵敏度差异密切相关。在媒介昆虫层面，温室白粉虱可传播ToLCNDV印度次大陆支系（Sangeetha et al.，2018），但不能传播ToLCNDV地中海支系（Farina et al.，2023）。这种差异可能由病毒分离株（如CP差异）、温室白粉虱地理种群、寄主植物或试验条件（获取时间）等多因素共同作用的结果。

目前，不同烟粉虱隐种间传毒效率差异的内在机制尚不清楚。从媒介本身来看，田间烟粉虱隐种组成差异是决定ToLCNDV区域流行的重要内在因素。我国田间烟粉虱种群包含至少8个隐种，种群结构复杂且地域分布广泛（李洪冉等，2016；Li HR et al.，2023）。已有研究证实，不同隐种对ToLCNDV的传播效能存在显著分化（Roy et al.，2021；Janssen et al.，2022；Sivagnanapazham et al.，2025）；该分化特征与病毒在烟粉虱体内中肠侵染穿透、血淋巴转运及唾液腺富集的完整循回过程密切相关（Das et al.，2021；Shan et al.，2025），但调控这一生物学过程的关键分子机理至今尚未明晰。现阶段仅初步明确了病毒CP、烟粉虱中肠受体及内共生菌可参与传毒特异性调控（Das et al.，2021；Vo et al.，2022），但在其他领域的研究仍为空白，如我国烟粉虱本土隐种体内的*Hamiltonella*共生菌侵染水平远低于MED隐种，其是否依托其他共生菌类群或替代分子通路维系病毒体内循回并助推田间流行，目前尚无明确证据佐证；同时，已报道的中肠膜受体、胞外基质蛋白及囊泡运输相关关键因子在ToLCNDV侵染体系中的功能保守性及隐种特异调控模式亦未得到系统解析（Rana et al.，2019；Zhao et al.，2020）。

ToLCNDV–寄主植物–烟粉虱三者互作机制需进一步研究。ToLCNDV的流行扩散并非仅依赖病毒与媒介昆虫的互作，ToLCNDV–寄主植物–烟粉虱三方间的双向调控机制研究滞后，进一步加剧了流行机制解析的难度。已有研究表明，双生病毒侵染还会改变寄主植物的挥发物谱，进一步影响烟粉虱的取食行为，如葫芦科作物被侵染后会释放特定萜类化合物，增强对烟粉虱的吸引力；而番茄被侵染后其防御性次生代谢物含量升高，导致烟粉虱取食时间减少，从而放大其在不同寄主间的传毒效率差异（Bello et al.，2021；Liang et al.，2025）。同时，植物病毒还可能直接作用于昆虫媒介，诱导烟粉虱发生凋亡性神经退行，造成嗅觉钝化、行为迟钝，从而使病毒和昆虫媒介的关系呈现“寄生调控”的特征（Wang et al.，2020）。然而，在ToLCNDV的研究体系中，病毒如何调控寄主植物生理代谢、如何影响烟粉虱取食与选择行为，以及三者互作是否正向驱动病毒流行扩散等科学问题，仍缺乏直接证据。互作机制的缺失，限制了我国对不同作物体系中ToLCNDV流行成灾规律的全面理解。

为弥补上述研究短板，建议从以下4个方面开展系统研究。一是开发高灵敏度、高通量的多重分子检测技术，提升低载量病毒的检出能力，避免因检测灵敏度不足而低估除烟粉虱外其他传播途径的作用；二是阐明不同烟粉虱隐种的传毒机制，聚焦烟粉虱中肠受体、转运蛋白等关键因子的鉴定，明确传毒特异性的分子基础；三是进一步解析ToLCNDV的CP与效应蛋白的功能，阐明病毒在昆虫体内的转运与逃逸机制；四是探究病毒对寄主挥发物及烟粉虱行为的调控效应，揭示三方互作驱动病害流行的内在机制。解决上述问题不仅有助于系统阐释ToLCNDV的流行机制，而且将为该病毒的高效防控技术与治理对策制订提供理论依据。

参 考 文 献（References）

Bello VH, da Silva FB, Watanabe LFM, Vicentin E, Muller C, de Freitas Bueno RCO, Santos JC, De Marchi BR, Nogueira AM, Yuki VA, et al. 2021. Detection of *Bemisia tabaci* Mediterranean cryptic species on soybean in São Paulo and Paraná States (Brazil) and interaction of cowpea mild mottle virus with whiteflies. Plant Pathology, 70(6): 1508−1520

Bertin S, Luigi M, Parrella G, Giorgini M, Davino S, Tomassoli L. 2018. Survey of the distribution of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) in Lazio region (central Italy): a threat for the northward expansion of tomato leaf curl New Delhi virus (*Begomovirus*: *Geminiviridae*) infection. Phytoparasitica, 46(2): 171−182

Cai LM, Mei YZ, Ye RY, Deng Y, Zhang XJ, Hu ZY, Zhou XP, Zhang MF, Yang JH. 2023. Tomato leaf curl New Delhi virus: an emerging plant begomovirus threatening cucurbit production. aBiotech, 4(3): 257−266

Cao X, Huang MN, Wang SM, Li T, Huang Y. 2024. Tomato yellow leaf curl virus: characteristics, influence, and regulation mechanism. Plant Physiology and Biochemistry, 213: 108812

Chang HH, Gustian D, Chang CJ, Jan FJ. 2023. Seed and pollen transmission of tomato leaf curl new Delhi virus, tomato leaf curl Taiwan virus, and tomato yellow leaf curl Thailand virus in cucumbers and tomatoes. Plant Disease, 107(7): 2002−2008

Chang HH, Ku HM, Tsai WS, Chien RC, Jan FJ. 2010. Identification and characterization of a mechanical transmissible begomovirus causing leaf curl on oriental melon. European Journal of Plant Pathology, 127(2): 219−228

Chellappan P, Vanitharani R, Fauquet CM. 2005. MicroRNA-binding viral protein interferes with *Arabidopsis* development. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of

America, 102(29): 10381−10386

Chen Y, Li FF. 2026. Tomato leaf curl New Delhi virus: an emerging threat to cucurbit crops in China. Virology, 619: 110901

Czosnek H, Hariton-Shalev A, Sobol I, Gorovits R, Ghanim M. 2017. The incredible journey of begomoviruses in their whitefly vector. Viruses, 9(10): 273

Das A, Roy A, Mandal A, Ali Mondal H, Hess D, Kundu P, Das S. 2021. Inhibition of *Bemisia tabaci* vectored, GroEL mediated transmission of tomato leaf curl New Delhi virus by garlic leaf lectin (*Allium sativum* leaf agglutinin). Virus Research, 300: 198443

Desbiez C, Gentit P, Cousseau-Suhard P, Renaudin I, Verdin E. 2021. First report of tomato leaf curl New Delhi virus infecting courgette in France. New Disease Reports, 43(2): e12006

Farina A, Rapisarda C, Fiallo-Olivé E, Navas-Castillo J. 2023. Tomato leaf curl New Delhi virus Spain strain is not transmitted by *Trialeurodes vaporariorum* and is inefficiently transmitted by *Bemisia tabaci* Mediterranean between zucchini and the wild cucurbit *Ecballium elaterium*. Insects, 14(4): 384

Fidan H, Yildiz K, Sarikaya P, Calis O. 2023. First report of tomato leaf curl New Delhi virus in Türkiye. New Disease Reports, 47(2): e12180

Fortes IM, Pérez-Padilla V, Romero-Rodríguez B, Fernández-Muñoz R, Moyano C, Castillo AG, De León L, Moriones E. 2023. Begomovirus tomato leaf curl New Delhi virus is seedborne but not seed transmitted in melon. Plant Disease, 107(2): 473−479

Fortes IM, Sánchez-Campos S, Fiallo-Olivé E, Díaz-Pendón JA, Navas-Castillo J, Moriones E. 2016. A novel strain of tomato leaf curl New Delhi virus has spread to the Mediterranean Basin. Viruses, 8(11): 307

Gautam S, Mugerwa H, Buck JW, Dutta B, Coolong T, Adkins S, Srinivasan R. 2022. Differential transmission of old and new world begomoviruses by Middle East-Asia Minor 1 (MEAM1) and Mediterranean (MED) cryptic species of *Bemisia tabaci*. Viruses, 14(5): 1104

Gomathi Devi R, Jothika C, Sankari A, Lakshmi S, Malathi VG, Renukadevi P. 2023. Seed transmission of begomoviruses: a potential threat for bitter gourd cultivation. Plants, 12(6): 1396

Gu QS, Yan LY, Liu LM, Bao WH, Fang H, Xu JH, Li JF, Kang BS, Wu HJ, Wang K, et al. 2023. First report of tomato leaf curl New Delhi virus infecting several cucurbit plants in China. Plant Disease, 107(8): 2563

Gu QS, Yan LY, Liu LM, Tao XR, Bao WH, Fang H, Xu JH, Li JF, Kang BS, Wang SL, et al. 2023. A new virus of cucurbits: tomato leaf curl New Delhi virus. China Cucurbits and Vegetables, 36(8): 1−4 (in Chinese) [古勤生, 严蕾艳, 刘莉铭, 陶小荣, 包卫红, 方辉, 徐锦华, 李菊芬, 康保珊, 王少丽, 等. 2023. 瓜类作物新病毒: 新德里番茄曲叶病毒. 中国瓜菜, 36(8): 1−4]

Hanley-Bowdoin L, Bejarano ER, Robertson D, Mansoor S. 2013. Geminiviruses: masters at redirecting and reprogramming plant processes. Nature Reviews Microbiology, 11(11): 777−788

Hussain M, Mansoor S, Iram S, Fatima AN, Zafar Y. 2005. The nuclear shuttle protein of tomato leaf curl New Delhi virus is a pathogenicity determinant. Journal of Virology, 79(7): 4434−4439

Janssen D, Simón A, Boulares M, Ruiz L. 2022. Host species-dependent transmission of tomato leaf curl New Delhi virus-ES by *Bemisia tabaci*. Plants, 11(3): 390

Juárez M, Rabadán MP, Martínez LD, Tayahi M, Grande-Pérez A, Gómez P. 2019. Natural hosts and genetic diversity of the emerging tomato leaf curl New Delhi virus in Spain. Frontiers in Microbiology, 10: 140

Kil EJ, Vo TTB, Fadhila C, Ho PT, Lal A, Troiano E, Parrella G, Lee S. 2020. Seed transmission of tomato leaf curl New Delhi virus from zucchini squash in Italy. Plants, 9(5): 563

Krishnan N, Kumari S, Chaubey T, Kumar RV, Chinnappa M, Dubey V, Pandey KK, Singh J, Singh AK. 2023. Study on mosaic disease of sponge gourd (*Luffa cylindrica* L.) caused by tomato leaf curl New Delhi virus. Journal of Plant Pathology, 105(2): 573−580

Kuzminsky I, Ghanim M. 2025. Immunity responses as checkpoints for efficient transmission of begomoviruses by whiteflies. Virology, 605: 110462

Li HR, Jiang ZH, Zhou JC, Liu X, Zhang YJ, Chu D. 2023. Ecological factors associated with the distribution of *Bemisia tabaci* cryptic species and their facultative endosymbionts. Insects, 14(3): 252

Li HR, Pan HP, Tao YL, Jiang DF, Zhang YJ, Chu D. 2016. Species identification of indigenous *Bemisia tabaci* in agricultural areas in China. Journal of Plant Protection, 43(1): 84−90 (in Chinese) [李洪冉, 潘慧鹏, 陶云荔, 姜德锋, 张友军, 褚栋. 2016. 中国部分农区作物上本地烟粉虱隐种的鉴定. 植物保护学报, 43(1): 84−90]

Li RC, Liu Y, Yin CL, Sun K, Zhang PJ. 2023. Occurrence of tomato leaf curl New Delhi virus in tomato (*Lycopersicon esculentum*) in China. Plant Disease, 107(5): 1639

Liang P, Zeng Y, Ning J, Wu XJ, Wang WL, Ren J, Wu QJ, Yang X, Wang SL, Guo ZJ, et al. 2025. A plant virus manipulates both its host plant and the insect that facilitates its transmission. Science Advances, 11(9): eadr4563

López C, Ferriol M, Picó MB. 2015. Mechanical transmission of tomato leaf curl New Delhi virus to cucurbit germplasm: selection of tolerance sources in *Cucumis melo*. Euphytica, 204(3): 679-691

Mnari-Hattab M, Zammouri S, Belkadhi MS, Doña DB, ben Nahia E, Hajlaoui MR. 2015. First report of tomato leaf curl New Delhi virus infecting cucurbits in Tunisia. New Disease Reports, 31(1): 21

Mnari-Hattab M, Zaagueri T, Zammouri S, Rhim T. 2022. First report of tomato leaf curl New Delhi virus infecting pepper in Tunisia. Journal of Plant Pathology, 104(2): 821

Moriones E, Navas-Castillo J. 2000. Tomato yellow leaf curl virus, an emerging virus complex causing epidemics worldwide. Virus Research, 71(1/2): 123−134

Moriones E, Praveen S, Chakraborty S. 2017. Tomato leaf curl New Delhi virus: an emerging virus complex threatening vegetable and fiber crops. Viruses, 9(10): 264

Orfanidou CG, Malandraki I, Beris D, Kektsidou O, Vassilakos N, Varveri C, Katis NI, Maliogka VI. 2019. First report of tomato leaf curl New Delhi virus in zucchini crops in Greece. Journal of Plant Pathology, 101(3): 799

Padidam M, Beachy RN, Fauquet CM. 1995. Tomato leaf curl geminivirus from India has a bipartite genome and coat protein is not essential for infectivity. Journal of General Virology,76(Pt1): 25−35

Panno S, Caruso AG, Troiano E, Luigi M, Manglli A, Vatrano T,

Iacono G, Marchione S, Bertin S, Tomassoli L, et al. 2019. Emergence of tomato leaf curl New Delhi virus in Italy: estimation of incidence and genetic diversity. Plant Pathology, 68(3): 601−608

Patthamapornsirikul A, Desbiez C, Siriwan W, Verdin E. 2026. A brief review on the emerging tomato leaf curl New Delhi virus (ToLCNDV) infecting cucurbits in the Mediterranean Basin. European Journal of Plant Pathology, 174(4): 579−594

Phaneendra C, Rao KRSS, Jain RK, Mandal B. 2012. Tomato leaf curl New Delhi virus is associated with pumpkin leaf curl: a new disease in northern India. Indian Journal of Virology, 23(1): 42−45

Prasad A, Sharma N, Hari-Gowthem G, Muthamilarasan M, Prasad M. 2020. Tomato yellow leaf curl virus: impact, challenges, and management. Trends in Plant Science, 25(9): 897−911

Qiao N, Yang X, Bai ZJ, Cao JQ, Sun ZW, Liu FG, Zang LY, Sun XA, Chen YX. 2026. Occurrence of tomato leaf curl New Delhi virus in three cucurbit crops in northern China and its fast and accurate detection through heat-labile uracil-DNA glycosylase-based LAMP elucidated with lateral flow dipstick. Plant Disease, PDIS07251386RE

Radouane N, Lahlali R, Darif M, Ezrari S, Benjelloun M, Belabess Z, Barka EA, Tahiri A. 2022. Detection and molecular characterization of chickpea chlorotic dwarf virus and tomato leaf curl New Delhi virus in Morocco. Horticulturae, 8(10): 927

Rana VS, Popli S, Saurav GK, Raina HS, Jamwal R, Chaubey R, Ramamurthy VV, Natarajan K, Rajagopal R. 2019. Implication of the whitefly, *Bemisia tabaci*, collagen protein in begomoviruses acquisition and transmission. Phytopathology, 109(8): 1481−1493

Roy B, Chakraborty P, Ghosh A. 2021. How many begomovirus copies are acquired and inoculated by its vector, whitefly (*Bemisia tabaci*) during feeding? PLoS ONE, 16(10): e0258933

Ruiz L, Simon A, Velasco L, Janssen D. 2017. Biological characterization of tomato leaf curl New Delhi virus from Spain. Plant Pathology, 66(3): 376−382

Sáez C, Kheireddine A, García A, Sifres A, Moreno A, Font-San-Ambrosio MI, Picó B, López C. 2023. Further molecular diagnosis determines lack of evidence for real seed transmission of tomato leaf curl New Delhi virus in cucurbits. Plants, 12(21): 3773

Sangeetha B, Malathi VG, Alice D, Suganthy M, Renukadevi P. 2018. A distinct seed-transmissible strain of tomato leaf curl New Delhi virus infecting chayote in India. Virus Research, 258: 81−91

Shan HW, Si YJ, Lu HB, Cai XY, Yan DK, Mao QZ, Zhang CX, Chen JP, Li JM. 2025. Cryptic species-specific transmission of the invasive begomovirus tomato leaf curl New Delhi virus by the whitefly *Bemisia tabaci*. New Plant Protection, 2(4): e70016

Sifres A, Sáez C, Ferriol M, Selmani EA, Riado J, Picó B, López C. 2018. First report of tomato leaf curl New Delhi virus infecting zucchini in Morocco. Plant Disease, 102(5): 1045

Sivagnanapazham K, Karthikeyan G, Pavithran S, Harish S, Murugan M, Latha TKS, Devi HUN. 2025. Transmission dynamics and localization of tomato leaf curl New Delhi virus in cucurbits *via* sweet potato whitefly, *Bemisia tabaci* (Gennadius). Molecular Biology Reports, 52(1): 358

Venkataravanappa V, Kodandaram MH, Prasanna HC, Reddy MK, Lakshminarayana Reddy CN. 2023. Unraveling different begomoviruses, DNA satellites and cryptic species of *Bemisia tabaci* and their endosymbionts in vegetable ecosystem. Microbial Pathogenesis, 174: 105892

Vo TTB, Kil EJ, Tabassum M, Nattanong B, Qureshi MA, Im HJ, Parrella G, Lee TK, Lee S. 2025a. Molecular dissection of symptom determinants in tomato leaf curl New Delhi virus in zucchini through mechanical transmission. Viruses, 17(3): 294

Vo TTB, Lal A, Ho PT, Troiano E, Parrella G, Kil EJ, Lee S. 2022. Different infectivity of Mediterranean and southern Asian tomato leaf curl New Delhi virus isolates in cucurbit crops. Plants, 11(5): 704

Vo TTB, Lal A, Nattanong B, Tabassum M, Qureshi MA, Troiano E, Parrella G, Kil EJ, Lee S. 2023. Coat protein is responsible for tomato leaf curl New Delhi virus pathogenicity in tomato. Frontiers in Plant Science, 14: 1206255

Vo TTB, Tabassum M, Nattanong B, Qureshi MA, Im HJ, Parrella G, Kil EJ, Lee S. 2025b. The insidious threat: assessing the dangers and spread of tomato leaf curl New Delhi virus. Plant Pathology Journal, 41(1): 1−16

Voinnet O, Pinto YM, Baulcombe DC. 1999. Suppression of gene silencing: a general strategy used by diverse DNA and RNA viruses of plants. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 96(24): 14147−14152

Vu TV, Roy Choudhury N, Mukherjee SK. 2013. Transgenic tomato plants expressing artificial microRNAs for silencing the pre-coat and coat proteins of a begomovirus, tomato leaf curl New Delhi virus, show tolerance to virus infection. Virus Research, 172(1/2): 35−45

Wang SF, Guo HJ, Ge F, Sun YC. 2020. Apoptotic neurodegeneration in whitefly promotes the spread of TYLCV. eLife, 9: e56168

Wei J, Wang XW, Liu SS. 2015. Research progress in geminivirus transmission by whiteflies (Hemiptera: Aleyrodidae) and the underlying molecular mechanisms. Acta Entomologica Sinica, 58(4): 445−453 (in Chinese) [卫静, 王晓伟, 刘树生. 2015. 烟粉虱传播双生病毒的特性及分子机制研究进展. 昆虫学报, 58(4): 445−453]

Yamamoto H, Wakita Y, Kitaoka T, Fujishiro K, Kesumawati E, Koeda S. 2021. Southeast Asian isolate of the tomato leaf curl New Delhi virus shows higher pathogenicity against tomato and cucurbit crops compared to that of the Mediterranean isolate. Horticulture Journal, 90(3): 314−325

Yang L, Hu J, Gao XX, Yang F, Sun F, Li S, Ji YH, Gong WR. 2024. Occurrence and research progress of tomato leaf curl New Delhi virus. Plant Quarantine, 38(6): 15−22 (in Chinese) [杨柳, 胡婕, 高晓晓, 杨帆, 孙枫, 李硕, 季英华, 龚伟荣. 2024. 新德里番茄曲叶病毒的发生与研究进展. 植物检疫, 38(6): 15−22]

Zaidi SS, Martin DP, Amin I, Farooq M, Mansoor S. 2017. Tomato leaf curl New Delhi virus: a widespread bipartite begomovirus in the territory of monopartite begomoviruses. Molecular Plant Pathology, 18(7): 901−911

Zhao J, Lei T, Zhang XJ, Yin TY, Wang XW, Liu SS. 2020. A vector whitefly endocytic receptor facilitates the entry of begomoviruses into its midgut cells *via* binding to virion capsid proteins. PLoS Pathogens, 16(12): e1009053

（责任编辑：李美娟）