

“十一五”国家重点图书

ZHIWUBINGYUANBINGDUXUE

谢联辉 主编

植物  
病原

病毒学

中国农业出版社



■ “十一五” 国家重点图书

ZHIWU BINGYUAN BINGDUXUE

# 植物病原病毒学

谢联辉 主编

中国农业出版社

图书在版编目 (CIP) 数据

植物病原病毒学/谢联辉主编. —北京: 中国农业出版社, 2007. 12

ISBN 978 - 7 - 109 - 12366 - 3

I. 植… II. 谢… III. 植物—病原微生物—病毒学  
IV. S432

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2007) 第 170844 号

中国农业出版社出版

(北京市朝阳区农展馆北路 2 号)

(邮政编码 100125)

责任编辑 张洪光

中国农业出版社印刷厂印刷 新华书店北京发行所发行

2008 年 7 月第 1 版 2008 年 7 月北京第 1 次印刷

开本: 787mm×1092mm 1/16 印张: 21.5 插页: 6

字数: 490 千字 印数: 1~1 500 册

定价: 120.00 元

(凡本版图书出现印刷、装订错误, 请向出版社发行部调换)

## 内 容 简 介

植物病原病毒学是植物病原学的一个重要分支学科，也是植物病理学的一个重要组成部分。全书共十五章，包括病毒的本质及其相关理论和方法——病毒的特征，RNA 与 DNA 病毒的分子生物学，病毒的起源、变异与进化，病毒的分离提纯，病毒的侵染、增殖，病毒与寄主的互作以及类病毒、卫星病毒与卫星核酸——病毒的诊断鉴定与病害的科学管理（控制）。

本书可供从事植物病原学、微生物学、植物病理学和生命科学研究的科技工作者，有关专业的高等院校师生以及植物检疫、农业技术推广人员阅读参考。

# 编著人员

---

主 编 谢联辉

副主编 林奇英 周雪平 吴祖建

编著人员 (以姓氏笔画为序)

刘斯军 (Department of Entomology, 410 Science II, Iowa State University, Ames, IA50011, USA)

李 凡 (云南农业大学植物病毒研究室)

李华平 (华南农业大学植物病毒研究室)

李如慧 (USDA - ARS, National Gerplasm Resources Laboratory, Beltsville, MD 20705, USA)

吴祖建 (福建农林大学植物病毒研究所)

林丽明 (福建农林大学植物病毒研究所)

林含新 (福建农林大学植物病毒研究所;  
Department of Pathology and Molecular Medicine,  
McMaster University, Canada)

林奇英 (福建农林大学植物病毒研究所)

周雪平 (浙江大学生物技术研究所)

范在丰 (中国农业大学植物病毒研究室)

翁自明 (Division of Plant Pathology and Microbiology, Department of Plant Science, Arizona University, USA)

谢联辉 (福建农林大学植物病毒研究所)

# 前 言

---

植物病原病毒从发现伊始就处于病毒学的前沿，也是植物病原学、植物病理学乃至整个生命科学中最为活跃的研究领域之一。时至今日，可以认为植物病原病毒学作为病毒学的一个重要组成部分，仍是生命科学的前沿学科。病原病毒和病原真菌、细菌、线虫，并列为植物病害的四大病原，其危害性仅次于病原真菌，而其重要性不亚于病原真菌，它能侵染几乎所有的植物种群，也几乎没有一个国家或地区能幸免于难，常常给植物造成毁灭性的损失。为此，我们从教学、科研和生产的需要出发，组织编著了《植物病原病毒学》这本书。《植物病原病毒学》着重介绍植物病原病毒的本质及其相关理论和方法，不仅比较全面地反映了病毒的分子生物学、植物病毒与寄主植物的互作、植物病毒的起源与进化等方面取得的最新成就，而且为使理论密切联系实际，还比较详细地介绍了病毒的诊断鉴定、寄主反应与寄主范围等内容，并就病毒的传播、流行与病害管理作了重点介绍。

需要说明的是，有些英文名词有多种译法，如 *geminiviruses* 有译联体病毒、双联病毒、双生病毒等，本书一律以我国最常出现的译名为准，采用“双生病毒”；*virus vector* 有译病毒介体、病毒媒介等，本书一律采用“病毒介体”；*virus virion* 有译病毒粒体、病毒粒子等，本书一律采用“病毒粒体”。关于病毒英文名称的书写，包括病毒目、科、亚科、属和病毒种名及其缩写，本书一律遵循 ICTV (International Committee on Taxonomy of Viruses) 所定规则书写。

本书力求能够反映植物病原病毒学的最新进展，包括理论与应用，但这一学科的研究着实十分活跃，学科发展十分迅速，科学文献多如牛毛，加上个人的知识十分有限，不可能无所不知，无所不精，尽管有四名主编、副主编，且有十几位在各个领域的专家撰写他们各自精通的领域，但挂一漏万或

者错误在所难免，因此敬请同仁和读者不吝指正。

“病毒不仅是动植物的重要问题，而且是整个生物科学的一个中心问题，其中包括病毒在进化中的地位，病毒和寄主间的特殊生理特性，病毒和遗传性等方面。揭发（揭示）有关这些方面任何的客观规律，将改变对生物学的一些看法和提高理论性的及应用的生物科学。为探索和阐明这些问题，以及使理论能切合实用，植物病理学工作者，站在有利于工作的岗位上，似应负一大部分的责任”<sup>①</sup>，俞老四十多年前的这段话一直激励着我们关注病毒，特别是作为一名植病工作者，责任更大。

我们期望有志加入这一学科领域的青年学子，在攻克这一科学堡垒过程中，敬业乐群，务实求真，既重视植物病原病毒研究，也重视植物病毒病理研究；既重视病毒的分子生物学技术，也重视病毒的经典生物学技术；既重视实验室实验分析，也重视田间现场调查研究，只有这样，我们才能更好地站在学科的前沿，把握病毒学发展方向和控制病毒病害，从而更好地完成人类赋予我们植病工作者所肩负的历史使命。

参加本书编著的有谢联辉（第一、六、十五章），周雪平（第二、三、十、十五章），翁自明（第四章），林含新（第五章），吴祖建（第四、六章），李华平（第七、十四章），李凡（第八、十二章），范在丰（第九章），李如慧（第十一章），林奇英（第十二章），刘斯军（第十三章），林丽明（第十五章）。全书书稿完成后，由谢联辉、林奇英、周雪平、吴祖建负责统稿。为了增加可读性，还专门组织了福建农林大学植物病毒研究所的青年教师和部分在读博士生先行试读，征求意见。在本书编撰过程中，福建农林大学植物病毒研究所谢荔岩同志负责部分照片的拍摄与整理，何敦春同志始终以饱满的热情协助书稿的组织、管理、文秘和校订工作，中国农业出版社张洪光编审给予热心的支持和指导，并对书稿进行细致的审核，谨此一并致以衷心的感谢。

谢联辉

2007年2月1日

<sup>①</sup> 录自俞大绂1961年在《植物病理学问题和进展》一书（科学出版社出版）“中文译本的前记”的一段话。

# 目 录

---

## 前言

<b>第一章 绪论</b> .....	1
第一节 病原病毒的发现 .....	1
第二节 病原病毒及其本质 .....	2
第三节 植物病原病毒与病毒病害 .....	3
第四节 植物病原病毒学的内容 .....	5
<b>第二章 植物病毒的特征</b> .....	7
第一节 植物病毒的形态与结构 .....	7
一、病毒的形态 .....	7
二、病毒粒体的结构 .....	9
第二节 植物病毒的化学组成 .....	12
一、病毒的核酸 .....	12
二、病毒的蛋白质 .....	13
三、病毒中的其他化学物质 .....	13
第三节 植物病毒的基因组特征 .....	14
一、单链正义 RNA 病毒 .....	14
二、单链负义 RNA 病毒 .....	17
三、双链 RNA 病毒 .....	18
四、单链及双链 DNA 病毒 .....	18
第四节 病毒编码的蛋白质种类及其功能 .....	18
一、外壳蛋白 .....	20
二、复制蛋白和复制增强蛋白 .....	20
三、与运动有关的病毒蛋白及功能 .....	22
<b>第三章 DNA 病毒的分子生物学</b> .....	26
第一节 双生病毒科的分子生物学 .....	26
一、双生病毒科的基因组结构 .....	26
二、双生病毒科的复制 .....	29
三、双生病毒科的转录 .....	32
第二节 矮缩病毒科的分子生物学 .....	33



第三节 花椰菜花叶病毒科的分子生物学 .....	35
一、花椰菜花叶病毒科的基因组结构 .....	36
二、花椰菜花叶病毒的复制 .....	38
第四章 RNA 病毒的分子生物学 .....	43
第一节 RNA 病毒基因组的组成和结构 .....	43
一、基因组组成和结构的一般特性 .....	43
二、正链 RNA 病毒基因组的组成和结构 .....	44
三、负链 RNA 基因组病毒的组成和结构 .....	69
四、双链 RNA 病毒基因组的组成和结构 .....	70
第二节 RNA 病毒的基因表达和调控 .....	71
一、mRNA 合成 .....	71
二、真核生物蛋白质合成系统 .....	73
三、植物病毒 RNA 表达策略 .....	73
四、植物 RNA 病毒使用多种策略表达基因组编码的基因 .....	79
五、植物病毒翻译过程的调控 .....	80
第三节 RNA 病毒的复制 .....	83
一、RNA 复制酶 .....	83
二、构成复制酶复合体的各蛋白质之间的相互作用和复制酶的组装 .....	87
三、模板识别和复制起始 .....	87
四、RNA 复制从起始到延长的转换 .....	92
五、病毒 RNA 在细胞内膜上的复制 .....	93
六、gRNA 复制与 sgRNA 转录的关系和调控 .....	94
七、RNA 翻译（蛋白质合成）与 RNA 复制的调控 .....	95
八、正负链 RNA 的不对称合成 .....	95
第五章 植物病毒的变异、进化和起源 .....	113
第一节 植物病毒的变异 .....	114
一、植物病毒变异概述 .....	114
二、植物病毒种群的准种结构 .....	115
第二节 病毒变异的分子基础 .....	117
一、突变 .....	117
二、重组 .....	118
三、重排 .....	119
四、基因重复 .....	120
五、基因重叠 .....	121
第三节 病毒在种群中的分子进化机制 .....	122
一、分子进化的理论模型 .....	122
二、遗传漂移 .....	123
三、选择 .....	125

四、互补作用·····	127
第四节 病毒的模块进化·····	127
一、微观进化和宏观进化·····	127
二、模块进化理论·····	128
三、病毒基因组中的功能模块及其进化·····	128
第五节 病毒的起源·····	132
一、退化论·····	133
二、起源于最原始的能自我复制的分子·····	133
三、起源于寄主-细胞 RNA 和/或 DNA 组分·····	134
第六章 植物病毒的分类与命名·····	141
第一节 病毒分类进程·····	141
第二节 病毒分类和命名准则·····	143
第三节 病毒名称缩写原则·····	145
第四节 病毒分类依据·····	146
第五节 植物病毒分类系统·····	147
第七章 植物病毒的分离与提纯·····	155
第一节 病毒分离提纯的基本原理·····	155
第二节 病毒的分离·····	155
第三节 病毒的毒源繁殖·····	156
第四节 病毒的提纯·····	158
一、抽提介质的准备·····	158
二、植物组织和细胞破碎·····	159
三、植物病毒的粗提纯·····	160
四、病毒的精提纯·····	161
五、提纯病毒的保存·····	162
第八章 植物病毒的侵染与增殖·····	164
第一节 病毒的侵染·····	164
一、吸附和侵入·····	164
二、脱壳·····	165
第二节 病毒的增殖·····	166
一、病毒核酸的复制·····	166
二、病毒蛋白的合成·····	167
第三节 病毒的装配·····	167
一、装配·····	168
二、成熟·····	169
第四节 病毒的扩散、运输与分布·····	169
一、病毒在细胞间的移动·····	169
二、病毒的长距离运输·····	173

三、病毒在寄主体内的分布·····	174
<b>第九章 植物病毒与寄主植物的互作</b> ·····	178
<b>第一节 致病性与抗病性</b> ·····	178
一、致病性与抗病性的类型·····	178
二、致病性与抗病性的基础·····	179
<b>第二节 基因沉默及其抑制</b> ·····	180
一、基因沉默作用·····	180
二、基因沉默的抑制·····	183
三、避免 PTGS 的其他机制·····	185
<b>第三节 诱导抗性和信号转导</b> ·····	186
一、局部获得性抗性·····	186
二、系统获得抗性 with 信号转导·····	186
<b>第四节 抗性遗传</b> ·····	190
一、抗病毒基因·····	191
二、病毒在初侵染细胞中复制的能力·····	193
三、病毒从第一个细胞迁移出的能力·····	194
四、TMV 在 N 基因烟草中诱发的 HR·····	194
五、其他病毒—寄主过敏性反应·····	195
<b>第五节 病毒对寄主基因表达的调控</b> ·····	197
一、病毒侵染对寄主细胞中核酸与蛋白质的影响·····	197
二、发生过敏性反应的寄主中蛋白质的变化·····	198
三、病毒侵染对寄主细胞的其他影响·····	199
四、病毒与植物在分子水平上的互作·····	200
<b>第十章 类病毒、卫星病毒及卫星核酸</b> ·····	207
<b>第一节 类病毒</b> ·····	207
一、类病毒的生物学特性·····	207
二、类病毒的种类及分子结构·····	208
三、类病毒 RNA 的复制与剪切加工·····	211
四、类病毒的移动·····	212
五、类病毒的检测与防治·····	213
<b>第二节 卫星病毒</b> ·····	214
<b>第三节 卫星核酸</b> ·····	215
一、卫星 DNA·····	216
二、卫星 RNA·····	218
<b>第十一章 植物病毒的诊断与检测</b> ·····	224
<b>第一节 生物学测定法</b> ·····	225
一、侵染性测定·····	225
二、指示植物测定·····	226

三、寄主范围测定	227
四、传播方式测定	227
五、细胞内含体测定	227
第二节 电子显微镜测定法	228
一、负染色法	228
二、超薄切片法	229
三、免疫电镜法	229
第三节 血清学测定法	230
一、抗原和抗体	230
二、植物病毒抗血清的制备	231
三、酶联免疫吸附测定法	232
四、免疫印迹法	233
五、免疫试条法	233
第四节 分子生物学测定法	234
一、双链 RNA 技术	234
二、核酸分子杂交	234
三、多聚酶链式反应	235
第十二章 植物病毒的寄主反应与寄主范围	241
第一节 植物病毒病的症状	241
一、症状类型	241
二、局部症状和系统症状	244
三、病毒病症状的复杂性	244
四、病毒引起植物症状的分子机理	245
第二节 植物病毒的细胞病理学	246
一、寄主植物的细胞病变	246
二、病毒内含体	247
第三节 植物病毒的病理生理学	249
第四节 植物病毒的寄主范围	250
第十三章 植物病毒的传播	253
第一节 病毒传播的方式	253
第二节 病毒的介体传播	254
一、昆虫介体	256
二、线虫介体	257
三、真菌介体	258
四、脊椎动物传毒介体	258
五、寄生性种子植物	258
第三节 病原病毒介体传播的基本模式	258
一、病毒介体的传毒模式	259

二、介体特异性传毒的机制·····	260
第四节 病毒介体昆虫传播的分子基础·····	262
一、黄瓜花叶病毒属·····	263
二、马铃薯 Y 病毒属·····	263
三、花椰菜花叶病毒·····	264
四、其他非循环式病毒·····	265
五、黄症病毒属·····	265
六、双生病毒·····	267
七、其他非增殖型病毒·····	267
八、循环式增殖型病毒·····	268
第五节 介体线虫和真菌传播病毒的分子基础·····	269
一、线虫传病毒·····	269
二、真菌传病毒·····	271
第六节 植物病毒的种子和花粉传播·····	273
第七节 结语·····	277
第十四章 植物病毒的生态学与流行病学·····	291
第一节 植物病毒生态学·····	291
第二节 植物病毒流行病学·····	292
一、病毒病害流行的时间动态·····	292
二、病害流行的空间动态·····	293
第三节 影响植物病毒传播和流行的因素·····	294
一、生物因子对病毒传播和流行的影响·····	294
二、非生物因子对病毒传播和流行的影响·····	300
第四节 植物病毒病害的流行模式和梯度·····	301
一、流行模式·····	301
二、病害梯度·····	301
第十五章 植物病毒病害的管理·····	305
第一节 病毒病害管理的基本原则·····	305
第二节 病毒病害管理的基本途径·····	305
一、宏观生态管理·····	305
二、微观生态管理·····	313
第三节 抗病毒基因工程·····	314
一、抗病毒基因工程策略·····	314
二、植物抗病毒基因工程的安全性·····	319
第四节 抗病毒活性物质·····	321

# 第一章 绪 论

## 第一节 病原病毒的发现

病毒病害早已有之，早在公元前 10 世纪就有关于天花的记载。天花在被消灭之前，是一种分布极广、传染性极强的流行病，其致死率高达 40%~50%。除天花外，最早记载的动物病毒病是狂犬病和家蚕脓病。在公元前 4 世纪至公元 2 世纪，就有人先后记述了患狂犬病的病犬和病人的种种症状表现；在 12 世纪中叶就有关于家蚕脓病（高节、脚肿）的记载（陈勇，1149）。在植物病毒病中，最早见之于记载的是林泽兰（*Eupatorium lindleyanum*）的一种黄化病（Osaki et al., 1985），亦名黄脉病（Saunder et al., 2003），它出现在公元 752 年日本皇太后共幸（Koken）的一首诗中描述的林泽兰夏天叶子变黄的景象。

尽管最早受到注意并见于文字记载的是人和动物的病毒病（天花和狂犬病），但其病原病毒的发现却是始于植物病毒——烟草花叶病毒（*Tobacco mosaic virus*, TMV）。

在揭示烟草花叶病的病原病毒的过程中，有三位学者的开创性工作是值得特别重视的。第一位是德国学者 A. E. Mayer (1843—1942)，他从 1879 年开始研究被他称之为花叶病（mosaikkrankheit）的一种烟草病害，1886 年报道其研究结果：将烟草花叶病株的汁液用毛细管玻璃针注射到健康烟草的叶脉中，能引起发病，证明其具有传染性，而将病株汁液煮沸，则失去传染性（Mayer, 1886）；第二位是俄国学者 D. Ivanowski (1864—1920)，他把患有花叶病的烟草汁液通过细菌过滤器，取其滤液接种健康烟草，仍能引起发病，即使进一步反复继代感染，也能出现相同的症状（Ivanowski, 1892）；第三位是荷兰学者 M. W. Beijerinck (1851—1931)，他不仅证实了病株汁液（包括通过细菌过滤器的病株汁液）的传染性，而且设计了一个试验：将病株汁液置于琼脂凝胶表面，发现感染物质能在凝胶中扩散，而细菌则不能。于是使他确信烟草花叶病的致病因子具有三种特性——能通过细菌滤器，能通过琼脂扩散，只能在感染的细胞内增殖，而不能在机体外培养。根据这些特性，他果断认为这种致病因子不是细菌，而是一种新的“传染活液”（contagium virum fluidum），并将其称为病毒（virus）（Beijerinck, 1898）。

三位学者的工作，揭开了病毒病的致病因子或其病原是病毒的新篇章，但他们的贡献是不同的。Mayer 和 Ivanowski 的实验方法完全正确，富有创新，且有很好的实验结果，但却受到当时传统认识的局限，没有引申出应有的正确结论，都认为烟草花叶病的致病因子是细菌或细菌毒素所致，而始终没有认识到自己工作的重要意义。Beijerinck 的工作，

不但重复了他们的实验，得到同样的结果，而且进一步设计了琼脂扩散试验，得出了烟草花叶病的致病因子与其他病原物（细菌）有本质区别的结论，从而标志着一种新的致病因子——病原病毒的发现，也标志着病毒学的萌生。因此，人们把 Beijerinck 尊为“病毒学之父”，也就十分自然。这里给我们的启示是，在科学实践中，严谨的科学态度和严格的科学方法，是十分必要的，务必加以坚持。但这还是不够，同样不可或缺的是，敢不敢或能不能面对自己的实验结果，通过严密的科学思维，做出客观的科学判断，得出合理的科学结论。只有这样，才能更好地揭示问题的本质，从而推动科学的发展。

## 第二节 病原病毒及其本质

病原病毒的含义随着人们对病毒本质认识的不断深入而不断深化。Beijerinck (1898) 确认烟草花叶病的病原是病毒时，把它看成是一种“传染活液”，提出了无胞活分子的概念。也有根据其可通过细菌不能通过的滤器，而将其看成是“微生物的一个可滤性阶段” (Smith, 1924; Hoggan, 1927)。自 Stanley (1935) 和 Bawden 及 Pirie (1937) 从烟草花叶病毒 (TMV) 中先后获得蛋白晶体和核酸物质后，人们便认为病毒是一种由蛋白和核酸构成的具感染性的寄生物。之后，随着国内外对病毒生物学、生物化学、遗传学和分子生物学的深入研究，学者们对病毒性质的了解也逐步深入，因此对病毒的认识也日趋深化。最明显的是 Luria 等人，他们原先认为病毒“是一种能在细胞内繁殖的亚显微实体” (1953)，25 年后便认为病毒是“分子水平上的寄生物” (1978)。在这个过程中，Lwoff (1957) 提出，“病毒是具有感染性的、严格寄生于寄主细胞内的、潜在的致病实体，其特点是只有一种核酸，只增殖遗传物质，不能生长也不经二均分裂，且无产酶系统”。Bawden (1964) 认为这一定义太专业、太严格，因而提出“病毒是亚显微的、具感染性的、仅在寄主细胞内增殖的和潜在的病原”。Gibbs 和 Harrison (1976) 则认为这些定义都不理想，从而提出“病毒是能传染的寄生物，其核酸基因组的分子量小于  $3 \times 10^8$  u，同时出于自身的增殖，需要寄主细胞的核蛋白体或其他成分”。之后我国学者裘维蕃 (1984) 认为，病毒是由蛋白质和核酸组成的、具有生命的无胞型的有机体。黄祯祥 (1986) 认为“病毒是指那些在化学组成和繁殖方式上独具特点的，只能在寄主细胞内进行复制的微生物或遗传单位”。高尚荫 (1986) 认为“病毒是在代谢上无活性，有感染性而不一定有致病性的因子，它们小于细胞，但大于大多数大分子，它们无例外地在生活细胞内繁殖，它们含有一个蛋白质或脂蛋白外壳和一种核酸，DNA 或 RNA”。侯云德 (1990) 则概括为“病毒是一类具有生命特征的遗传单位”。最近国外学者 Matthews (1991) 和 Hull (2002) 认为病毒是一套（一个或一个以上）核酸 (RNA 或 DNA) 模板分子，由 1 个或 1 个以上的蛋白或脂蛋白组成的保护性衣壳所包裹，在合适的寄主细胞中依赖于寄主的蛋白合成机制或物质及能量来完成复制，并通过核酸的各种变化产生变异。Cann (2005) 认为，病毒是亚显微的细胞内寄生物，有特定的粒体，其自身不能生长与分裂，且无编码与产生能量及蛋白质合成有关装置的遗传信息。

以上列举的一些有代表性的学者关于病毒含义的表述，有简有繁，都从不同视角展示了病毒的内涵，且随着时间的推移，研究的不断深入，对其阐述也不断完善。但在这里需

要特别指出的是，把基因组大小作为病毒定义的组成部分似有不妥。因为情况在不断变化，譬如最近发现的巨病毒 (*Mimivirus*) (Suhre, 2005; Fauquet et al., 2005)，其基因组就大大突破了原先已有病毒的核酸基因组。

科学在发展，研究在深入，随着人们对病毒本质认识的不断深化，病毒的含义将会更加准确，更加科学。就目前看来，我们认为给病毒下这样一个定义还是比较合适的，即病毒是一类极其原始、极其简单的非细胞结构的分子生物，它是由一个或几个核酸分子 (RNA 或 DNA) 组成的基因组，有一层或两层蛋白或脂蛋白的保护性衣壳；它缺乏内源性代谢系统，却能在特定寄主细胞中完成复制、转录与蛋白的合成，并能在适应不同寄主过程中发生变异；当它存在于环境之中、游离于细胞之外时，不能复制，不表现生命形式，只有当它进入寄主细胞之后，才能控制细胞，使其听从生命活动的需要，表现其生命形式。

### 第三节 植物病原病毒与病毒病害

引起植物病害的病毒为植物病原病毒，由植物病原病毒所致的病害，为植物病毒病害。

病毒作为病原的致病微生物，因其侵染寄主不同而有植物病毒、动物病毒 (兽医病毒)、人类病毒 (医学病毒)、细菌病毒、真菌病毒等等之分。作为植物病原病毒，它通常具有侵染性、潜隐性、多分体性、致病性、暴发性和抗原性以及依赖寄主植物细胞进行增殖、遗传与变异等特性 (参见谢联辉和林奇英, 2004)。

植物病原病毒不同于病原真菌和病原细菌，其主要区别见表 1-1。

表 1-1 植物病原病毒与真菌及细菌主要特性的比较

病原体	人工培养	二均裂殖	兼具 RNA 与 DNA	核糖体	胞壁酸	抗生素反应	干扰素反应
病毒	-	-	-	-	-	-	+
真菌	+	+	+	+	+	+	-
细菌	+	+	+	+	+	+	-

注：“-”代表不能或没有，“+”代表可以或有。

众所周知，曾经属于病原病毒中的植原体 (*Phytoplasma*)、螺原体 (*Spiroplasma*)、立克次氏体 (*rickerttsia* organism)、类病毒 (viroid) 和拟病毒 (virusoid，是一类伴原体，即卫星 RNA)，现已独立开来而分属于原核生物和亚病毒 (subvirus)；现代意义上的病毒，属真病毒 (euvirus)。真病毒与这些原属病毒的原核生物及亚病毒病原体 (简称类似病毒病原体) 的主要区别见表 1-2 (梁训生和谢联辉, 1994)。

表 1-2 真病毒与类似病毒病原体的主要特性比较

病原体	在寄主体内的部位	可见性	细胞类型、形态和大小 (nm)	细胞壁	核酸类型	核糖核蛋白体	人工培养	繁殖方式	对广谱抗菌素	对青霉素
病毒	多在薄壁细胞中	在电镜下可见	无细胞型，大小在 17~100 (球状)；12×2000 (线状)；100×300 (杆状)，巨病毒例外	无	RNA 或 DNA	无	不能	复制	不敏感	不敏感



(续)

病原体	在寄主体内的部位	可见性	细胞类型、形态和大小 (nm)	细胞壁	核酸类型	核糖核蛋白体	人工培养	繁殖方式	对广谱抗菌素	对青霉素
类病毒	在薄壁细胞中	在电镜下难见到	无细胞型, 是一种单链环状 RNA	无	RNA	无	不能	复制	不敏感	不敏感
拟病毒	在薄壁细胞中 (与粒体内的线状 RNA 共同起作用)	在电镜下难见到	无细胞型, 是一种类似类病毒的单链 RNA	无	RNA	无	不能	依赖大分子量 RNA 才能复制	不敏感	不敏感
植原体	局限于韧皮部	在光学镜下可见	原核细胞, 多型性。大小在 100~1 000	无	RNA 和 DNA	有	难	裂殖	敏感	不敏感
螺原体	局限于韧皮部	在光学镜下可见	原核细胞, 多型性, 在一定生长阶段呈螺旋状。大小在 3~15×200~250	无	RNA 和 DNA	有	可以	裂殖	敏感	不敏感
立克次氏体	木质部或韧皮部	在光学镜下可见	原核细胞, 一般呈杆菌状; 也有多型的。大小在 200~500×1 000~4 000	有, 常有波状突起	RNA 和 DNA	有	可以, 有几种已完成柯赫法则	裂殖	敏感	敏感

植物病毒病害给世界各地, 特别是发展中国家的粮食作物和经济作物造成重大损失。据估计, 全世界仅粮食作物一项每年即因此损失高达 200 亿美元 (Anjaneyulu et al., 1995), 而整个植物因病毒危害造成的损失, 每年更是高达 600 亿美元 (Cann, 2005), 其重要性可见一斑。这里我们引用 Hull (2002) 的一组数据 (表 1-3), 似可更具体地说明一些问题。

表 1-3 由病毒引起作物损失的一些例证

作物	病毒	国家及地区	经济损失/年
水稻	东格鲁病毒 (RTV)	东南亚	15 亿美元
	齿矮病毒 (RRSV)	东南亚	1.4 亿美元
	白叶病毒 (RHBV)	南美	900 万美元
大麦	黄矮病毒 (BYDV)	英国	600 万英镑
小麦	黄矮病毒 (BYDV)	英国	500 万英镑
马铃薯	卷叶病毒 (PLRV)	英国	3 000 万~5 000 万英镑
	Y 病毒 (PVY)	英国	
	X 病毒 (PVX)	英国	
甜菜	黄化病毒 (BYV)	英国	500 万~5 000 万英镑
	轻型黄化病毒 (BMYV)	英国	
柑橘	衰退病毒 (CTV)	全世界	900 万~2 400 万英镑
木薯	非洲木薯花叶病毒 (ACMV)	非洲	2 亿美元
多种作物	番茄斑萎病毒 (TSWV)	全世界	1 亿美元
可可	肿枝病毒 (CSSV)	加纳	1.9 亿株树*

\* 系 40 年内被砍掉的可可树, 平均每年被砍 475 万株。

植物病毒病害在我国农业生产上造成的损失也是很大的。例如水稻矮缩病 (由 *Rice dwarf virus*, RDV 所致), 于 1971—1972 年在浙江与水稻黄矮病 (由 *Rice yellow stunt virus*, RYSV 所致) 并发流行, 结果发病约 66 万  $hm^2$ , 损失稻谷达 26 万 t, 1972—1973 年在上海、苏南大面积发生 (阮义理等, 1981), 至今仍是江南稻区的重要病害; 水稻条