

# 植物病毒学原理与方法

吴云锋 编著

西安地图出版社

# 植物病毒学原理与方法

吴云锋 编著

西安地图出版社

(陕)新登字 013 号

责任编辑:毛腊梅

封面设计:赵德金

植物病毒学原理与方法

吴云锋 编著

西安地图出版社出版发行

(西安市友谊东路 124 号 邮政编码 710054)

新华书店经销 西北农业大学印刷厂印刷

787×1092 毫米 1/16 开本 15.3 印张 347 千字

1999 年 7 月第 1 版 1999 年 7 月第 1 次印刷

印数 1—1000

ISBN 7—80545—630—5/Q·4

定价: 23.60 元

## 内 容 提 要

全书共分 20 章。在植物病毒学基础知识部分,系统介绍了病毒病的症状与病变,病毒形态与结构、化学组成、介体传播与非介体传播,植物病毒最新分类方案与命名,类病毒、卫星病毒和植原体病害及主要作物病毒病及病毒种类等基本内容。另外,病毒的侵染、增殖、运输、病毒基因组结构与功能、病毒进化与生态学,蚜虫、种子传毒途径及分子机制,植物防卫反应的诱发及抗病性表达过程等最新发展与研究成果也占了相当篇幅。

病毒学研究方法部分,重点介绍了病毒鉴定、诊断的程序与方法、植物病毒的分离与提纯、血清学原理与技术、抗病毒基因工程原理与方法等。书后附录了植物病毒学及分子病毒学名词解释 780 多条、世界植物病毒名录 980 余种、植物病毒基因组结构与功能、病毒的鉴别寄主与昆虫介体等内容。病毒以其结构简单,类病毒只有一条 RNA 链,一直被作为探讨生命起源、物种进化及基因表达调控机理的理想材料。病毒与分子生物学的有机结合,使病毒成为生命科学中最活跃和发展最快的学科之一。

本书可供高等农林院校、科研单位、动植物检疫部门及从事植物病理学及病毒学的教师 and 研究人员参考,也可作为有关生物学、农学、微生物、植物保护和植物病理学等专业的大学生、研究生的教材和参考书。



## 序 言

植物病毒及其所致病害对各种农园作物的为害日趋严重且防治较为困难。为了确保各种作物能进行优质、丰产、持续性的生产与提高,必须重视并做好对植物病毒及其病害加以认真与迫切地研究,了解并开展切实有效的各项防治措施。此外,作为生命科学中一个分支的植物病毒学,它的研究与发展也和整个生命科学的研究与发展密不可分而且是互相促进的。

现代分子生物学、基因工程学及植物病毒学正处于日新月异的蓬勃发展时期,新的理论、新的知识及新的技术不断涌现出来,因而知识更新所需要的时间越来越短暂。目前,不论在植物病毒学的科研、教学及防治工作中均急需一本能较充分反映当前国内外研究水平的植物病毒及病毒病害有关原理、知识及技术的专著或教材。由吴云锋同志编写的“植物病毒学原理与方法”一书正是能满足这种需求的一本书。

“植物病毒学原理与方法”共包括 20 章,系统地介绍了植物病毒及其病害的有关知识,其中还增加了病毒基因组结构与功能,病毒的侵染、运输及复制过程与机制、蚜虫和种子传毒的途径与分子机理、植物防卫反应的诱发及抗病性表达、植物病毒的最新分类方案与命名以及有关分子生物学和基因工程学方面的研究方法等最新进展的研究成果,充分体现了本书具有新颖性的特点。

此外,在书后还编写了四个附录,以便读者备查,十分方便;其中尤其是植物病毒学及分子病毒学名词解释包含了许多新的术语,对读者阅读英文书刊很有帮助。

本书同时还有着简明扼要的优点,适合于广大植物病毒学科研工作者和技术干部,以及农业院校和生物院系师生阅读和参考,特别是宜于作为有关学科研究生的教材。

魏宁生

1999 年 6 月

# 目 录

第一章 绪 论	(1)
一、植物病毒学概述	(1)
二、植物病毒学的发展历史	(1)
三、中国植物病毒学研究历史与发展	(4)
四、植物病毒病在农业生产中的重要性	(15)
第二章 植物病毒病的症状与病变	(16)
一、外部症状	(16)
二、内部症状(细胞的变化)	(18)
三、细胞学影响	(19)
第三章 植物病毒的非介体传播	(22)
一、种子传播	(22)
二、土壤传播	(26)
三、机械接种	(26)
四、菟丝子传染	(27)
五、嫁接传染	(27)
第四章 植物病毒的介体传播	(28)
一、蚜虫传播	(29)
二、线虫传播	(33)
三、真菌传播	(34)
四、叶蝉和灰飞虱传播	(35)
五、粉虱传播	(37)
六、叶甲传播	(37)
七、蓟马传播	(38)
八、螨类传播	(38)
九、椿象传播	(39)
第五章 病毒的形态与结构	(40)
一、病毒形态与结构概述	(40)
二、病毒形态的研究方法	(41)
三、病毒形态、结构及组装过程	(42)
第六章 植物病毒的化学组成	(50)
一、核酸	(50)
二、蛋白质	(56)
三、病毒粒子中的其它组分	(58)

<b>第七章 植物病毒血清学</b> .....	(60)
一、基本原理 .....	(60)
二、抗血清的制备 .....	(62)
三、血清学方法 .....	(63)
<b>第八章 植物病毒的分离与提纯</b> .....	(68)
一、植物病毒的分离与增殖 .....	(68)
二、植物病毒的提纯 .....	(69)
<b>第九章 植物病毒的鉴定与诊断</b> .....	(74)
一、病毒鉴定的主要内容及特性指标 .....	(74)
二、鉴定程序 .....	(75)
三、PCR 检测程序与方法 .....	(78)
四、dsRNA 病毒的诊断方法 .....	(79)
<b>第十章 植物病毒的侵染</b> .....	(80)
一、植物病毒侵染过程 .....	(80)
二、病毒侵染对植物生理代谢的影响 .....	(82)
<b>第十一章 植物病毒的复制</b> .....	(85)
一、植物病毒的基因组 .....	(85)
二、病毒侵染后对植物的利用 .....	(86)
三、病毒的复制过程 .....	(87)
四、(+)RNA 病毒的蛋白合成 .....	(96)
五、病毒基因产物的调控 .....	(97)
六、研究病毒复制的实验系统 .....	(102)
<b>第十二章 植物抗病毒防卫反应原理</b> .....	(103)
一、植物防卫反应的基本过程 .....	(103)
二、植物防卫反应的激发 .....	(107)
三、植物抗病毒基因的结构 .....	(109)
四、小结 .....	(109)
<b>第十三章 植物病毒的运输</b> .....	(111)
一、细胞间的短距离运输 .....	(111)
二、病毒进入和运出韧皮部的长距离运输 .....	(118)
三、影响病毒运输的因素 .....	(119)
四、小结 .....	(120)
<b>第十四章 植物抗病毒基因工程</b> .....	(122)
一、基因工程的原理 .....	(122)
二、DNA 核苷酸序列分析技术 .....	(125)
三、植物表达载体的构建 .....	(126)
四、转化植物 .....	(126)
五、植物抗病毒基因工程研究 .....	(127)

六、植物抗病毒基因工程应用 .....	(134)
<b>第十五章 植物病毒的分类与命名</b> .....	(136)
一、植物病毒分类与命名 .....	(136)
二、病毒分类的依据 .....	(137)
三、世界植物病毒分类概况 .....	(138)
四、植物病毒分类单元 .....	(141)
<b>第十六章 植物类病毒和卫星病毒</b> .....	(148)
一、植物类病毒 .....	(148)
二、卫星病毒 .....	(150)
三、卫星 RNA .....	(151)
<b>第十七章 植原体病害</b> .....	(153)
一、植原体和螺原体病害 .....	(153)
二、植原体病害的鉴定与诊断方法 .....	(154)
<b>第十八章 植物病毒病的防治</b> .....	(156)
一、清除病毒的初侵染源 .....	(156)
二、防治传毒介体 .....	(157)
三、培育和利用抗病及耐病品种 .....	(158)
四、病毒病的药剂防治 .....	(158)
五、农业措施 .....	(160)
<b>第十九章 植物病毒进化与生态学</b> .....	(162)
一、植物病毒的起源 .....	(162)
二、植物病毒的进化 .....	(162)
三、植物病毒的遗传和变异 .....	(163)
四、植物病毒的生态学 .....	(165)
<b>第二十章 主要作物病毒病及病毒种类</b> .....	(167)
一、小麦(Wheat) .....	(167)
二、大麦(Barley) .....	(170)
三、玉米(Maize) .....	(170)
四、水稻(Rice) .....	(172)
五、大豆(Soybean) .....	(174)
六、马铃薯(Potato) .....	(175)
七、甘薯(Sweet potato) .....	(175)
八、番茄(Tomato) .....	(176)
九、菜豆(Bean) .....	(177)
十、蚕豆(Broad bean) .....	(177)
十一、花生(Peanut) .....	(178)
十二、辣椒(Pepper) .....	(178)
十三、烟草(Tobacco) .....	(178)



十四、十字花科蔬菜(Cruciferae) .....	(178)
十五、瓜类(Cucurbitaceae) .....	(179)
十六、苹果(Apple) .....	(180)
十七、柑桔(Citrus) .....	(183)
十八、番木瓜(Papaya) .....	(183)
十九、甘蔗(Sugarcane) .....	(183)
二十、甜菜(Sugarbeet) .....	(183)
二十一、芹菜(Celery) .....	(184)
二十二、葡萄(Grapevine) .....	(184)
附录一 植物病毒基因组结构与功能 .....	(186)
附录二 植物病毒的鉴别寄主与昆虫介体 .....	(193)
附录三 植物病毒学及分子病毒学名词解释 .....	(199)
附录四 世界植物病毒名录 .....	(210)
参考文献 .....	(236)

# 第一章 绪 论

## 一、植物病毒学概述

### 1. 病毒的定义

Beijerinck (1898)和 Baur (1904)先后分别使用“virus”(病毒)一词,主要是以此与细菌区分开来。之后,由于这类病原所致病害的大量发现,都能通过细菌滤器,将这类病原统称为“过滤性病毒”。对大量过滤性病毒再通过嫁接和传播介体区分别。

Lwoff Tournier (1966)提出病毒含有 DNA 或 RNA,利用寄主的核糖体(ribosome)进行蛋白合成。Luria 及 Darnell (1967)对病毒的定义为“病毒是一种实体,其基因组的核酸成分可在生活的细胞中利用细胞的合成系统合成其特有的基因组成分,并能够转移至其它细胞中。”也有学者认为,病毒由核酸和蛋白质等组成,是一种没有细胞结构的分子生物。最新的病毒的定义是 Matthews (1991)提出的。他认为病毒是一组(一种或一种以上)DNA 或 RNA 核酸模板分子,包括在蛋白或脂蛋白外壳内,在合适的寄主细胞借助于寄主蛋白合成体系,以及物质和能量完成复制,伴随核酸突变发生变异。

随着对植物病毒基因组结构、功能和复制有深刻的认识,以及对病毒的致病过程、病毒与植物间的相互作用等的了解,会逐步揭示病毒的本质。

### 2. 植物病毒学的研究对象

植物病毒学是研究植物病毒形态与结构,基因组结构与功能,及其在寄主植物上寄生性和致病性关系的科学。近年来,植物病毒学发展很快,许多领域的研究已进入分子水平,产生了分子病毒学。分子病毒学是在分子水平研究病毒结构与功能的科学。研究内容包括病毒的侵染、增殖、致病过程等的分子基础,以及抗病毒基因工程等。

## 二、植物病毒学的发展历史

### 1. 病害的认识阶段

对植物病毒病的研究是从 19 世纪后期才正式开始的。但在此之前已有了植物病毒病害的记述。通过百年的研究,现在认为最早的是在一首日本诗歌中(Empress Koken, 752 A. D.),大意是“在一个村庄,看起来像秋天来了,夏天里的植物叶子变黄了。”后来确认是由烟草卷叶联体病毒(Tobacco leaf curl geminivirus, TLCV)引起林泽兰(*Eupatorium lindleyanum*)的黄化病。在西欧,最早为 1576 年 Charles de L'Ecluse 和 Carolus Clusius 创作的油画中有郁金香受病毒危害后花瓣碎色的症状。1670 年 *Traite des Tulip* 推测碎色郁金香可能是一种病害。最早的文字记载是 Lawrence 在 1714 年第一次报道了茉莉花

条纹病毒病可通过嫁接传播。18 世纪后半叶, 欧洲发生了马铃薯退化病(以叶卷病为主), 表现茎叶矮缩, 块茎变小给生产上带来了巨大的损失, 引起了人们的重视。1886 年德国麦尔(Adolf Mayer)首先描述了烟草花叶病(Mosaikkrankheit), 并证明能通过汁液传播。1892 年俄国伊万诺夫(Д. И. ИВАНОВАКНИН)将烟草花叶病株汁液经细菌滤器过滤后再接种到健株上同样出现花叶症状, 由于细菌不能通过细菌滤器, 因此, 他将这种未知的病原称为过滤性病毒(filterable viruses)。1898 年荷兰贝杰林克(Marttinus W. Beijerinck)又重复了这一实验。

## 2. 病毒的鉴定和生物学特性研究阶段

从 1900 年到 1935 年是大量植物病毒病的描述时期。主要开展了病毒的寄主范围和症状观察、传播方式、用光学显微镜观察的组织病变等方面的工作。在当时仅知道病毒很小。K. Smith(1931)首先报道了马铃薯退化病(矮缩、皱缩花叶、条纹)是由马铃薯 X 病毒(Potato X potexvirus, PVX)和马铃薯 Y 病毒(Potato Y potyvirus, PVY)两种病毒混合侵染所引起的, 并找出分离方法, 依据 PVY 可由蚜虫传播, PVX 可侵染曼陀罗加以区分。其后证明番茄双条斑病由烟草花叶病毒(Tobacco mosaic tobamovirus, TMV)和 PVX 混合侵染引起。烟草丛缩病(丛缩、茎裂及叶片耳突)由烟草斑驳病毒(Tobacco mottle virus)和烟草脉扭曲病毒(Tobacco vein-distorting virus)侵染引起。1925 年美国卡斯纳(E. S. Carsner)等提出植物病毒存在变异性, 1931 年 Thung 报道了交互保护反应。直到 1935 年斯坦利(W. M. Stanley)首次获得烟草花叶病毒结晶并证明主要是由蛋白质组成的。

在介体传播方面, 1894 年高田(Hashimoto)首先确定电光叶蝉(*Recilia dorsalis*)可传播水稻矮缩病毒(Rice dwarf phyto-reovirus, RDV), 1907 年 Ball 等又指出甜菜叶蝉(*Circulifer tenellus*)能够传播甜菜曲顶病毒(Beet curly top geminivirus, BCTV), Smith 等(1915)加以证实。同时指出单虫带毒经 5 分钟传毒后即可使健株发病。福士(Fukushi)1940 年报道水稻矮缩病毒可经卵在叶蝉中传播数代, 现又知道弹状病毒(Rhabdovirus)和呼肠孤病毒(Reovirus)可在虫体内增殖。休伊特(Hewitt, W. B.)等 1958 年首次报道了线虫传播葡萄扇叶病毒(Grapevine fanleaf nepovirus, GFLV)。Teakle, D. S. 1962 年报道芸苔油壶菌(*Olpidium brassicae*)可传播烟草坏死病毒(Tobacco necrosis necrovirus, TNV)。之后, 发现了其它的病毒介体, 如螨类、线虫等。Smith, K. M. (1931)报道烟草蓟马(*Thrips tabacco*)传播番茄斑萎病毒(Tomato spotted wilt tospovirus, TSWV)。1950 年 Walters, H. A. 报道蝗虫传毒现象。

在测定方法方面, 1929 年 Holmes 报道了 TMV 的局部枯斑测定结果, 后来此方法既用于测定侵染性, 也用来分离混合株系。Beale (1928)及 Gratia (1933)指出 TMV 存在不同病毒株系, Chester (1935)用血清学来测定 TMV。Chester (1936)用血清学区分了 TMV 和 PVX 的不同株系。血清学测定除了用于鉴定之外, 还可用来定量病毒。

在病毒提纯及组成研究方面, 1935 年 Stanley 首先用盐类沉淀法使 TMV 粒子结晶, Sumner (1926)首次提纯了尿酶结晶, 为一种蛋白质。英国鲍登等(F. C. Bawden, 1936)指出从感病材料中获得 TMV 晶体, 测定出病毒粒子包括蛋白和核酸。1937 年 Bernal 和 Fankuchen 等用 X-光射线分析了 TMV 粒子。最早的电镜相片是德国考希(G. A.

Kausche)等 1939 年得到的,他证明了 TMV 的杆状形态。Muller(1942)、Williams 及 Wycoff (1944)发展了重金属喷涂技术,提高了病毒与背景间的反差,大大地提高了电镜的观察效果。1950 年发展了负染法,提高了放大倍数。Markham 及 Smith(1949)分离了芜菁黄色花叶病毒(Turnip yellow mosaic tymovirus, TYMV),发现有两种病毒核蛋白粒子,一种粒子含有 35%的 RNA,一种粒子无 RNA。前者有侵染性,指出 RNA 具有生物学活性。Crick 和 Watson(1950)提出病毒外壳蛋白是由许多蛋白亚基组成的,后来的 X 光晶体学及化学研究证实了这一点。Hershey 及 Chase(1952)指出大肠杆菌(*Escherichia coli*)的噬菌体在侵染时只是 DNA 进入体内,这就进一步指出核酸在病毒增殖中的作用。Fraenkel-Conrat 及 Williams(1955-1956)等人的实验证实了 TMV-RNA 的侵染性和外壳蛋白的保护作用,后又证明 RNA 为单链。很久以来一直认为植物病毒为单链 RNA,但布莱克(L. M. Black, 1963)发现伤瘤病毒(Wound tumor phytoevirus, WTV)和 Miura(1966)等发现水稻矮缩病毒基因组为双链 RNA,谢费尔德(R. J. Shepherd, 1968)确定了花椰菜花叶病毒(Cauliflower mosaic caulimovirus, CaMV)基因组为双链 DNA。另外,也有单链 DNA 植物病毒,如联体病毒属(Geminivirus)、玉米线条病毒(MSV)。1953 年首次分析了胰岛素(insulin)氨基酸的顺序,安德尔等(F. A. Anderer, 1960)、Tsugita 等(1960)和 Wittmann(1966)分析了 TMV 自然系及人工系的外壳蛋白含有 158 个氨基酸,揭示了遗传密码及变异的化学基础。1982 年戈莱特(P. Goelet)等确定了 TMV 的 RNA 核苷酸序列。

Brakke(1951、1953)发展了密度梯度离心法用于病毒提纯。Lister(1966, 1968)用蔗糖密度梯度离心法证明烟草脆裂病毒(Tobacco rattle tabravirus, TRV)为二分体基因组,其后加上聚丙烯酰胺凝胶电泳的分离发现许多病毒有多分体基因组。密度梯度离心法还进一步发现某些病毒的提纯品具有无侵染性的核蛋白体含有亚基因组,它们可能是 mRNAs。

到 20 世纪 60 年代,电子显微镜作为一种主要手段,推动了病毒结构和复制过程的研究。利用电镜可以直接观察到细胞中的病毒粒子(Virion)。Caspar 和 Klug(1966)提出了小 20 面体病毒结构组成的物理学公式。在 20 世纪 70 年代,发展了 X-射线晶体色谱分析,以及蛋白质氨基酸顺序仪的出现。20 世纪 80 年代,发展了以血清学酶联免疫吸附法(ELISA)和核酸杂交技术为基础的病毒诊断技术。

植物病毒在细胞内复制的研究比动物病毒和细菌病毒为少,主要是技术问题。缺少一个所有细胞可同时感染并使病毒同时复制的植物系统,现有接种方法效果太差,汁液接种每个细胞需要  $10^4-10^5$  个病毒。Traenkel-Conrat 及 Williams (1955)和 Bancroft 及 Heibert(1967)已在体外适当的条件下使杆状病毒和小球形病毒的 RNA 和蛋白亚基组装成病毒粒子。Takebe(1977)发展了用原生质体系统研究植物病毒的复制,另外,利用小麦胚进行体外蛋白合成。

Kassanis(1962)发现了卫星病毒(satellite virus),在当时被认为是最小的病毒,它的 RNA 编码了外壳蛋白和一种专化的 RNA 聚合酶。以后发现了卫星 RNA,其增殖依赖于辅助病毒(helper virus)的存在。后来还发现了类病毒,只有 1 条环状单链 RNA 分子,是目前已知的最小的病原物,其复制的分子生物学尚不甚清楚,现已知马铃薯纺锤块茎类病

毒(PSTVd)为单链环状RNA,有359个核苷酸。

在病毒病防治方面,利用热处理和茎尖脱毒培养可取得无毒材料。应用内吸杀虫剂杀虫防治持久性昆虫传播的病毒病。在田间可用油乳剂防治病毒病。而大多数病毒病应采用综合防治。

### 3. 现代植物病毒学研究阶段

以分子生物学技术为特点,利用先进仪器和研究手段,研究和解决植物病毒学中的理论和应用问题。研究病毒与植物的相互作用,阐明病毒侵染、运输和致病过程。分析病毒基因组结构和功能,开展抗病毒基因工程研究,培育抗病毒品种等。

## 三、中国植物病毒学研究历史与发展

中国植物病毒学从1928年何俊发表第一篇论文,1963年裘维蕃教授出版了第一本植物病毒学专著,到现在已有70多年的研究历史。季良等(1991)在回顾中国植物病毒学研究与发展时,将这一研究历史划分为四个阶段,现做一介绍(季良、沈淑琳、张成良,1991)。

### (一)解放前(1928—1949年)

这一阶段是中国植物病毒学的启蒙期。

#### 1. 关于植物病毒的概念及基本知识的介绍

封昌远(1935)以植物病毒病概况,何家泌(1941)和周泳曾(1947)分别以植物之毒素病为题介绍了植物病毒病的一般概念。侯锡瑞(1935)以昆虫与植物Virus病之探讨,刘国士(1943)以昆虫传播植物毒素病之技术研究为题介绍昆虫传毒的知识。由于这些学者的努力把植物病毒学传入了中国。

#### 2. 关于病毒病害调查与研究

俞大绂(1939)在Phytopathology发表了A list of plant virus observed in China,报道了著者于1932—1937年调查的44种作物病毒病,以及主要症状和发生地。其中有苜蓿花叶、菜豆花叶、玉米花叶、豇豆花叶、豌豆花叶、花生花叶、辣椒花叶、西葫芦花叶、萝卜花叶、油菜花叶、大豆花叶、甘蔗花叶、甘薯花叶、烟草环斑、番茄花叶等。此外,何畏冷(1935)、骆君骥(1942)报道了甘蔗病毒病;林亮东(1942)报道了水稻病毒病;沈其益(1942)报道了马铃薯病毒病;余茂勋(1939)、魏景超(1941、1942)、林黎元(1941、1942)、陈瑞泰(1944)等报道了烟草病毒病;刘国士(1943)报道了豆类作物病毒病;魏景超(1944)报道了番茄病毒病;凌立(1939、1940)报道了油菜病毒病;黄亮(1943)、林孔湘(1943、1944)、陈其暴(1945)等报道了柑桔病毒病。

俞大绂在1939年发表了Mild mosaic virus of broad bean的论文,报道了该病毒的寄主范围、体外稳定性、传毒介体等方面的试验结果,这是我国有关植物病毒鉴定的第一篇论文。俞大绂以后还陆续发表了豌豆花叶病毒(1944)、蚕豆斑枯病毒(1947)和豇豆花叶病毒(1946)等论文。此外,何俊(1928)、彭增沂(1929)、李萃农(1934)、朱学曾(1936)等发表了有关桑萎缩病,陈其暴(1943)发表了有关柑桔黄龙病等专题报告。

## (二) 建国初期(1950—1966 年)

这一阶段是我国植物病毒学的奠基期。有二十多个单位陆续开展了植物病毒学研究,在此期间共有 229 名著者发表了 332 篇论文。主要研究有以下几个方面。

### 1. 柑桔黄龙病的研究

黄龙病是一种严重威胁柑桔生产的毁灭性病害,对此病的性质及防治有激烈的争论。林孔湘等(1956)经过试验证实了本病的传染性,认为是病毒所致,主张铲除病树,防治传毒介体,培育无病毒桔苗,加强检疫,以防止扩大蔓延。但因受条件限制,当时对病原体本身一直未能证实。

### 2. 十字花科病毒病的研究

白菜孤丁病和油菜以及其他十字花科蔬菜的花叶病,也是一些毁灭性的病害。据裘维蕃(1957)等人的研究,确认白菜孤丁病为芜菁花叶病毒所致。范怀忠(1957)和魏景超(1958)等证实油菜花叶病的病原除芜菁花叶病毒以外,还有黄瓜花叶病毒(Cucumber mosaic cucumovirus, CMV)和一种烟草花叶病毒(TMV)。后经刘年娟(1962)、张友尚(1964)、张其玖(1965)等对病毒粒子进行理化特性、核酸及外壳蛋白亚基、氨基酸组成等方面与 TMV 的普通株进行比较研究,认为其与 TMV 普通株系有所不同,因而单独命名为油菜花叶病毒(Youcai mosaic virus)。以后经赵淑珍(1985)、康良仪(1984)等对两者的核酸在体外无细胞体系中的翻译产物以及应用 cDNA 进行分子杂交试验,进一步证实了两者区别,因而认为油菜花叶病毒可能是 TMV 属的一个新成员。除病原鉴定以外,还研究了品种抗病性、环境条件与发病的关系,并提出了选用抗病品种,避免十字花科作物连作,采取适期播种、育苗栽培和在苗期集中治蚜等综合防治措施。

### 3. 马铃薯退化病的研究

在马铃薯退化病的病因上也存有同样的争论,苏联专家认为是由于长期无性繁殖引起的种性退化,或当马铃薯块茎形成期遇高温使已萌动的芽眼衰老所致。林传光(1956)和田波(1960)等认为是传染性病毒病所致,他们认为现有种薯已普遍带毒,主要是由土壤高温减弱了植株抗病性有利病毒增殖而加重病情形成退化。季良(1957、1958)等认为从东北或坝上地区新调入的种薯,主要含有马铃薯 X 病毒,而在平原种植后,由于其他病毒的复合侵染,加上高温的影响而加重了病情,并从复合侵染的马铃薯中鉴定出马铃薯 X 病毒以外还分离出马铃薯脉带病毒。认为只有培育无病毒种薯和控制蚜虫传播等途径,才能从根本上解决马铃薯退化问题。并就当时生产条件,提出精选种薯,两季栽培,秋播留种,应用有机磷内吸剂控制蚜虫传播和严格汰除病株等措施为中心的减轻种薯带毒量的采种技术。经生产实践证实了可减缓退化,比对照增产 1.7 倍。范怀忠等(1963)在广东的试验也得到类似结果,并从病株中分离出马铃薯 Y 病毒。

### 4. 禾本科作物病毒病的研究

俞大绂等(1957)证实了粟红叶病是由多种蚜虫持久性传播的病毒病,明确了蚜虫至少需在病株吸食十分钟才能获毒,要吸食八小时才能达到最高传病效能。带毒虫在病株上吸食五分钟即可发病,时间越长发病率越高,吸食两小时发病率达 100%。蚜虫越多发病率越高,但单一蚜虫的传毒率也可达 30%。这是我国关于介体持久性传播病毒的第一篇



论文,为后来稻、麦、玉米等禾本科作物的持久传播病毒的研究打下了基础。此病毒后经裴美云等(1984)的研究证实为大麦黄矮病毒(Barley yellow luteovirus, BYDV)。以外一些著者还报道了水稻黑条矮缩病毒、水稻矮缩病毒、水稻黄矮病毒、水稻条纹叶枯病毒、小麦红矮病毒、玉米条纹矮缩病毒、玉米粗缩病毒等禾谷类病毒病。

#### 5. 烟草病毒病的研究

早在1939年前,俞大绂和余茂勋就报道过烟草花叶病的发生,但没有进行具体鉴定。至1953年高尚荫对TMV病毒粒子的等电点,沉淀系数,碳、氢、磷、氧等元素的含量及苏氨酸,色氨酸,苯丙氨酸和组氨酸等主要氨基酸含量进行了分析,正式证实了烟草病毒。

#### 6. 豆类作物病毒的研究

裘维蕃(1950)报道了可经大豆种传的大豆花叶病毒(Soybean mosaic potyvirus, SMV)。刘仪(1964)通过电镜观察确认大豆花叶病毒为线状病毒,这是我国第一个对植物病毒的电镜观察。韦石泉(1964)报道了可经赤豆、豇豆种传的赤豆花叶病毒,周家炽等(1959)从大豆、小豆、菜豆等种子中分离出一些病毒,这些是我国关于种传病毒的最初报道。范怀忠(1965)从豌豆上发现一种可经蚜虫持久传毒的豌豆黄顶病毒。另外还报道了一种花生丛枝病。但当时未能对这两种病害的病原物做出具体鉴定。

#### 7. 葫芦科作物病毒的研究

陈永萱(1959)、李芳(1962)、徐锡琳(1963)等相继报道了为害黄瓜、甜瓜、丝瓜、冬瓜和西葫芦等瓜类蔬菜的甜瓜花叶病毒和黄瓜花叶病毒,并阐明了其寄主范围、传毒介体种类和病毒体外稳定性。

#### 8. 甜菜病毒病的研究

裘维蕃(1959)等通过实验证实了内蒙古发生的甜菜黄化病是由桃蚜传播的病毒所致,并查明甜菜采种株是主要的毒源,距离采种田越近,大田发病亦越重,提出原料甜菜栽培地与采种田至少应隔十公里以上的防治意见。

#### 9. 果树病毒病的研究

魏宁生(1960)报道了苹果花叶病的症状类型、寄主范围及品种的抗病性。任佩瑜(1964)报道了番木瓜花叶病的寄主范围和传播介体。此外陈延熙(1951)、季良(1951)、李来荣(1955)等还分别报道了苹果锈果病、枣疯病和龙眼鬼帚病,但因当时条件所限均未能阐明病原体。

除上述一些病毒外,柯冲(1965)还报道了番茄黄顶病。总之,这一阶段的工作主要是应用寄主范围、病毒的体外稳定性、传播方式、介体种类等生物学方法对病毒种类的鉴定。总计在这期间共报道了23种病毒病,3种植原体病,1种类立克次氏体病及1种类病毒病,不过当时未能证实这些病原体,均被认为是病毒病。

在其他方面也开展了一些工作。田波(1958、1960)研究了外界条件对病毒在植株体内增殖及对寄主植物的生理活动和抗性的影响,季良等(1957)研究了应用有机磷内吸剂控制蚜虫传播,裘维蕃(1963)研究了放线菌代谢产物对病毒的治疗和保护作用,以及白菜孤丁病、甜菜黄化病等发病与外界条件的关系等,这些都为今后的研究打下基础。

### (三)“文革”期(1967—1976年)

这一阶段是我国植物病毒研究的停滞期。由于大量科研单位和高等院校搬迁、关闭、

科研人员的下放,科研工作基本陷于停滞,在这十年间只有 61 名著者和单位发表了 137 篇论文,鉴定和新报道了稻、麦、玉米等粮食作物的 7 种病毒病。

### 1. 水稻病害

主要研究了水稻萎缩病、水稻黄矮病和水稻黑条矮缩病的毒原鉴定、传毒介体、寄主范围、品种抗性、病害发生流行及防治。

### 2. 麦类病毒病

主要研究了小麦黄矮病、小麦丛矮病、小麦线条花叶病、小麦黄花叶病的病原鉴定、传毒介体、寄主范围及发病流行与防治的调查。

### 3. 玉米病毒

主要是确认了玉米矮花叶病的病原。除此以外,上海生化所(1974)检出了桑萎缩病的病原体,这是我国第一次对植原体的确认。其他方面的研究均无甚进展,使我国植物病毒的研究基本停顿。

## (四)发展期(1977—1989 年)

三中全会后由于党的发展农业“一靠政策二靠科学”的方针,农业科研机构迅速得到恢复,随着农业高等院校重新招生,不断得到新的人员补充,对外开放加强了与国外的科技交流,引进大量先进的科学仪器和技术,科研条件有显著改善,因此,植物病毒的工作不论量上质上均有显著发展,在这 13 年中有 1309 名作者发表了 2525 篇论文,在此期间主要工作有以下几方面:

### 1. 病原鉴定

在此阶段研究的作物有 93 种,其中 70 种是在本期间新开展的,报道的病原除 93 种病毒病以外,还有 6 种类病毒病,51 种植原体病和 4 种类立克次氏体病。

#### (1)粮食作物

新报道的病毒有 6 种作物的 9 种病毒,分别是水稻簇矮病毒,水稻齿矮病毒,水稻东格鲁病毒,水稻瘤矮病毒,小麦梭斑花叶病毒,大麦条纹花叶病毒,燕麦红条花叶病毒,马铃薯卷叶病毒和马铃薯 S 病毒。2 种类病毒,分别是马铃薯纺锤块茎类病毒和小麦黄化类病毒。4 种植原体病,依次是水稻橙叶病,水稻黄萎病,甘薯丛枝病,甘薯黄化病。1 种类立克次氏体病是小麦黄条矮缩病。

#### (2)油料作物

有 3 种作物的 5 种病毒,有大豆矮化病毒(黄瓜花叶病毒大豆株系),花生矮化病毒,花生轻斑驳病毒,花生黄花叶病(黄瓜花叶病毒花生株系),花生芽枯病(番茄斑萎病毒),芝麻黄化花叶病(花生轻斑驳病毒)。2 种植原体病,有大豆丛枝病和芝麻变叶病。1 种类立克次氏体病为大豆顶枯病(RLO)。

#### (3)经济作物

有 8 种作物的 12 种病毒,8 种植原体病,1 种类立克次氏体病。计有甜菜花叶病毒,甜菜坏死黄脉病毒,甜菜潜隐病毒,甘蔗斐济病毒,甘蔗褪绿条纹病毒,烟草坏死病毒,烟草曲叶病毒,烟草曲顶病毒(甜菜曲顶病毒),烟草线条病毒,烟草环斑病毒,烟草褪绿斑驳病毒,烟草脉带花叶病毒;植原体病分别是甜菜黄萎病,甘蔗白叶病,烟草扁茎簇叶病,胡椒

黄化病,橡胶树丛枝病,聚合草矮缩病,茶树黄化病,咖啡丛枝病。橡胶树褐皮病(RLO)。

#### (4)豆科作物

有14种作物的16种病毒、8种植原体病。作物病毒有蚕豆真花叶病毒,蚕豆萎蔫病毒,蚕豆染色病毒,豇豆黄卷叶病(菜豆卷叶病毒),豇豆种传花叶病(黄瓜花叶病毒豇豆株系),豇豆蚜传碎裂病毒,豇豆蚜传花叶病毒,菜豆普通花叶病毒,菜豆畸矮病毒,菜豆和性黄花叶病毒,菜豆黄花叶病毒,菜豆种传花叶病(番茄不孕病毒菜豆株系),菜豆皱缩花叶病(花生丛簇病毒),南方菜豆花叶病毒,豌豆花叶病毒,豌豆种传花叶病毒,赤豆花叶病毒和苜蓿花叶病毒。植原体病害有豇豆丛枝病,猪屎豆丛枝病,巴西苜蓿丛枝病,山蚂蝗丛枝病,暗紫菜豆丛枝病,爪哇大豆丛枝病,笔豆花丛枝病,木豆丛枝病。

#### (5)蔬菜方面

有11种蔬菜的12种病毒、1种类病毒、2种植原体病。它们分别是番茄斑枯病毒,辣椒脉斑病毒,花椰菜花叶病毒,西瓜花叶病毒,南瓜花叶病毒,甜瓜脉坏死病毒,莴苣花叶病毒,蒲公英黄色花叶病毒,洋葱黄矮病毒等。

#### (6)果树

有11种果树的14种病毒、1种类病毒、3种植原体病、2种类立克次氏体病。作物病毒有柑桔衰退病毒,柑桔碎叶病毒,苹果绿皱果病毒,苹果褪绿斑病毒,苹果茎沟病毒,苹果茎麻斑病毒,葡萄扇叶病毒,香蕉束顶病毒,番木瓜畸叶病毒,草莓皱缩病毒,草莓轻型黄边病毒,草莓斑驳病毒,草莓镶脉病毒,荔枝鬼帚病。类病毒是柑桔裂皮类病毒。植原体病有油梨丛枝病,芒果焦枝病,樱桃丛枝病。类立克次氏体病有柿疯病(RLO),葡萄缩叶病(RLO)。

#### (7)花卉及观赏植物

有32种植物的20种病毒、2种类病毒、17种植原体病。作物病毒有仙人掌X病毒,香石竹蚀环病毒,香石竹潜隐病毒,香石竹坏死斑点病毒,香石竹脉斑驳病毒,香石竹斑驳病毒,菊B病毒,建兰花叶病毒,大丽菊花叶病毒,鸢尾花叶病毒,百合隐症病毒,百合丛簇病毒,水仙花叶病毒,水仙黄条病毒,水仙条纹病毒,齿兰环斑病毒,郁金香碎色病毒,牡丹花叶病(烟草脆裂病毒),洋槐花叶病毒,杨树花叶病毒和山茶杂色斑驳病毒。2种类病毒是菊矮化类病毒和美人蕉矮化类病毒。植原体病害有竹丛枝病,月季变叶病,金鱼草丛枝病,百合扁茎簇叶病,杜鹃丛枝病,凤仙花绿瓣病,枫丛枝病,桉丛枝病,长春花变叶病,黄杨丛枝病,苦楝丛枝病,喜树丛枝病,重杨木丛枝病,泡桐丛枝病,香椿带化病,樟树黄化病。

此外还从臭椿、树番茄、败酱、茉莉、曼陀罗、独角莲、西番莲、百合、番红花中分离到一些长短不同的病毒,但未能确认其归属。

#### (8)药用植物

有8种作物的3种病毒、5种植原体病。病毒有人参黄矮病毒,太子参花叶病毒,麦冬烂薯病毒。植原体病有补骨脂变叶病,木麻黄丛枝病,罗汉果丛枝,文冠果萎缩病,西洋参韧皮坏死病。

一般除生物学鉴定外还有病毒粒子形态及血清学鉴定,结果比较可靠。