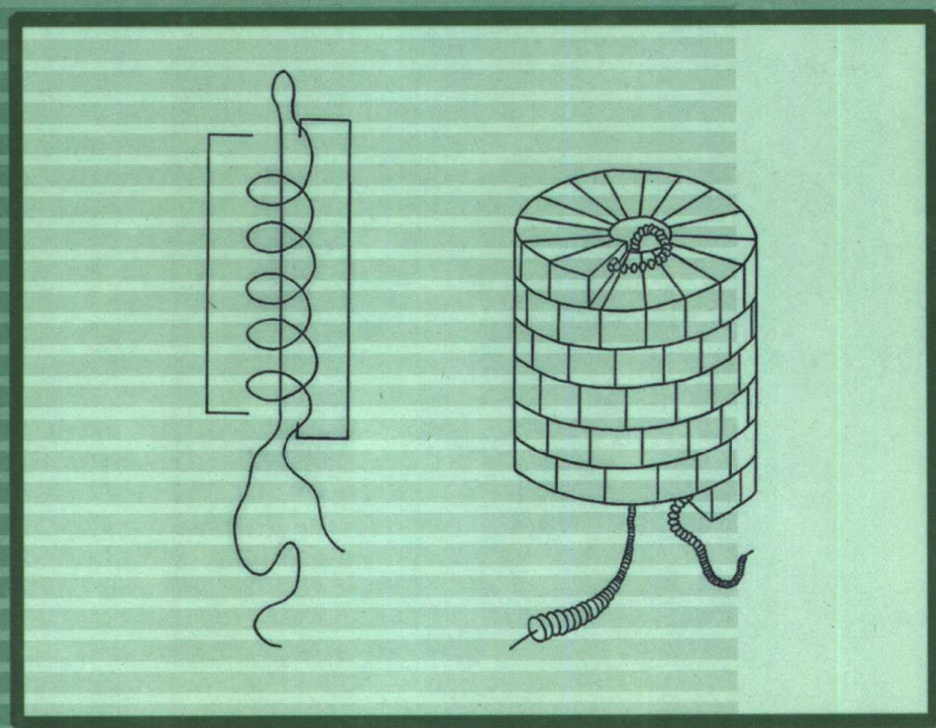


云南植物病毒

张仲凯 李 毅 编著



科学出版社

云南植物病毒

张仲凯 李 毅 编著

科学出版社

2001

内 容 简 介

本书以详尽的文字和直观的图版阐述了云南烟草、马铃薯、玉米、水稻及花卉等植物的主要病毒病原种类 20 余种,覆盖 11 科 20 属,占我国已报道的植物病毒总数的一半以上,展示了我国云南病毒遗传资源多样性。全书共分 12 章,前两章概述了植物病毒的研究现状和实验技术;第三章至第十一章系统论述了云南目前发现的植物病毒的生物学和分子生物学基本特征、侵染症状与病原、地理分布;最后一章介绍了植物病毒的防治原理和方法。

本书可供从事生物学、农学、植物保护等专业及其相关领域研究、教学及生产实践的人员参考。

图书在版编目(CIP)数据

云南植物病毒/张仲凯,李毅编著. -北京:科学出版社,2001.4
ISBN 7-03-008930-8

I. 云… II. ①张… ②李… III. 植物病毒-云南省 IV. S432.4

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2000)第 56898 号

科学出版社 出版

北京东黄城根北街 16 号
邮政编码:100717

中国科学院印刷厂 印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2001 年 4 月第 一 版 开本:787×1092 1/16

2001 年 4 月第一次印刷 印张:9 3/4 插页:68

印数:1—1 500 字数:219 000

定价:158.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换〈科印〉)

前 言

植物病毒是云南丰富遗传资源多样性的重要组成部分。国际病毒分类委员会 (ICTV) 第四次报告中将植物病毒划分为 27 个组群。我国报道的有 21 个组群。经近十余年的初步研究,发现云南植物病毒种类覆盖 12 个组群,占我国已报道组群的一半以上,云南复杂多样的气候类型和丰富的植物资源是导致植物病毒种类繁多的主要原因,为研究植物病毒病及其遗传进化提供了天然的资源库。

本书是笔者从事植物病毒学研究十余年工作的初步总结,以期同行由此书窥见云南植物病毒种类之一斑,谨作抛砖之资。在研究过程中,得到了田波教授、黄兴奇研究员、陈海如教授、许志刚教授、杨莉教授、周雪平教授、国际马铃薯中心 (CIP) Salazar 博士、加拿大阿尔伯坦大学 Hiruki 教授、夏立群高级农艺师、何云昆研究员、樊永言研究员、郑伟军研究员等诸多前辈和同行的支持,并在吴自强研究员和蒯元章教授的亲自指导下完成。除编著者外,参与本项研究工作的还有方琦、丁铭、魏春红、彭潞波、俞立、张丽珍、吴秋豫等同志。钱均祥、王晖、赵永昌等同志编排了书稿,在采样过程中得到了云南各基层单位的大力帮助。

本书的研究工作得到国家自然科学基金项目 (39960005)、云南省自然科学基金 (93C058、98C072M)、云南省跨世纪中青年学术和技术带头人后备人才培养项目、省科技攻关 (95A4-2)、省院省校科技合作项目 (B9803G)、省国际合作项目等有关专项研究经费的支持。

编著过程中,引用了英国应用生物学家协会主编的 *Description of Plant Viruses* 的部分描述及数据,以及参考和引用了相关病毒种类的有关著作 (见参考文献)。

在此一并致谢!

由于编著者水平有限,书中错讹之处难免,敬请同行批评指正!

张仲凯 李 毅

2000 年 6 月

10.12.3 / 0.1

目 录

前 言

第一章 导论	(1)
1.1 植物病毒学研究进展	(1)
1.2 植物病毒学对相关学科发展的影响	(9)
1.3 植物病毒是云南丰富的生物遗传资源多样性的重要组成部分	(10)
第二章 植物病毒实验技术	(13)
2.1 植物病毒的生物测定	(13)
2.2 电子显微技术	(16)
2.3 植物病毒分离提纯及抗血清制备	(20)
2.4 血清学测定	(25)
2.5 分子植物病毒学实验技术	(29)
第三章 烟草病毒	(33)
3.1 烟草花叶病毒	(33)
3.2 黄瓜花叶病毒	(39)
3.3 马铃薯 Y 病毒	(45)
3.4 马铃薯 X 病毒	(45)
3.5 烟草脉带花叶病	(46)
3.6 番茄斑萎病毒	(49)
3.7 烟草蚀纹病毒	(58)
3.8 烟草环斑病毒	(60)
3.9 烟草坏死病毒	(66)
3.10 烟草曲叶病毒	(69)
3.11 烟草脉斑驳病毒	(72)
3.12 烟草条斑病毒	(73)
3.13 国内外报道的从烟草分离的其他病毒	(75)
第四章 马铃薯病毒	(77)
4.1 马铃薯 Y 病毒	(77)
4.2 马铃薯 X 病毒	(84)
4.3 马铃薯卷叶病毒	(87)
4.4 烟草脆裂病毒	(92)
4.5 马铃薯 M 病毒	(99)
4.6 侵染马铃薯的其他病毒	(103)
第五章 番茄病毒	(105)
5.1 烟草花叶病毒	(105)



5.2	黄瓜花叶病毒·····	(105)
5.3	番茄花叶病毒·····	(106)
5.4	国内外报道的从番茄分离的其他病毒·····	(108)
第六章	辣椒病毒 ·····	(111)
第七章	玉米病毒 ·····	(113)
7.1	玉米粗缩病毒·····	(113)
7.2	玉米矮花叶病毒·····	(115)
7.3	国内外报道的从玉米中分离的其他病毒·····	(117)
第八章	水稻病毒 ·····	(119)
8.1	水稻哲黄病毒·····	(119)
8.2	水稻矮缩病毒·····	(120)
8.3	水稻条纹叶枯病毒·····	(122)
8.4	国内外报道的从水稻分离的其他病毒·····	(122)
第九章	麝香石竹病毒 ·····	(125)
9.1	麝香石竹斑驳病毒·····	(125)
9.2	麝香石竹蚀环病毒·····	(127)
9.3	麝香石竹潜隐病毒·····	(128)
9.4	麝香石竹坏死斑点病毒·····	(129)
9.5	国内外报道的其他麝香石竹病毒·····	(131)
第十章	魔芋病毒 ·····	(133)
第十一章	其他植物病毒 ·····	(135)
11.1	大麦条纹花叶病毒 ·····	(135)
11.2	三七病毒 ·····	(136)
11.3	玫瑰花叶病毒 ·····	(137)
11.4	菜豆普通花叶病毒 ·····	(137)
11.5	大蒜黄线条病毒 ·····	(137)
11.6	小麦花叶矮化病 ·····	(137)
11.7	香蕉束顶病毒 ·····	(138)
11.8	勿忘我皱缩病 ·····	(139)
第十二章	植物病毒的防治 ·····	(141)
12.1	农业措施 ·····	(141)
12.2	介体防治 ·····	(141)
12.3	病毒抑制剂 ·····	(142)
12.4	应用弱毒株系的交互保护作用 ·····	(142)
12.5	脱毒种的应用 ·····	(143)
12.6	抗病毒基因工程育种 ·····	(145)
主要参考文献	·····	(148)
图版	·····	(149)

第一章

导 论

云南素有“植物王国”与“动物王国”之美称，是中国动植物多样性的研究基地，复杂多样的气候造就了这里生物遗传资源的多样性，微生物的种类亦极其丰富。而植物病毒，这个与植物相生相伴的生物种类在云南的发生也极具特色。根据初步的研究，我国报道的大部分类群都可在云南不同植物上找到，且由于立体气候的原因，野生寄主植物周年生长以及随着寄主作物的常年种植，其病毒病原也常年发生。对于常发性的病毒种类，几乎在每个季节不同的地区都可采集到不同病毒。植物病毒学家对此有浓厚的兴趣，他们推测云南很可能存在新的种类或株系。云南这个神奇的生物资源王国同样为植物病毒的研究提供了一个天然的试验温室。

1.1 植物病毒学研究进展

自从 1892 年 Ivanovski 发现烟草花叶病毒 (tobacco mosaic virus, TMV) 以来，植物病毒研究已经历 1 个世纪多的历史，但“病毒学 (Virology)”这个名词至 1920 年才问世。1953 年，S. E. Luria 出版了第一本普通病毒学 (*General Virology*)，1955 年第一卷病毒学杂志 (*Journal of Virology*) 出版。病毒学作为一门独立的学科仅有半个多世纪，而植物病毒学作为病毒学的一门分支学科，它的历史还要短得多。病毒学在生命科学中虽然是一门新兴学科，但由于病毒是目前已知的最简单的生命体，在其发展过程中又与现代生物学的核心学科——分子生物学交叉发展，因此现代病毒学的若干研究热点已成为当代生命科学研究的前沿，如基因组及其功能，基因沉默、病原与寄主靶细胞的相互作用等，而以植物病毒作为载体进行外源目的基因产物的植物工厂化生产亦是当代生物技术研究与应用热门领域。

1.1.1 植物病毒的分类

长期以来，植物病毒并没有严格的分类。在 1982 年国际病毒分类委员会 (ICTV) 第四次报告中，将植物病毒划分为 25 个病毒组，2 个病毒科。1995 年 ICTV 第五次报告中将 789 种植物病毒分为 11 个病毒科及 47 个病毒属。1997 年澳大利亚的植物病毒数据库 (VIDE) 将植物病毒划分为 1 个病毒目及 14 个病毒科和 69 个病毒属，包括 1 个卫星病毒属 (satellite virus) 以及 1 个卫星 RNA (未归属)，典型成员为黄瓜花叶病毒卫星 RNA (cucumber mosaic virus satellite RNA)。1998 年版的英联邦应用生物学家协会发表的《植物病毒描述》(*Descriptions of plant viruses*) 则将植物病毒划分为 12 个科及 66 个属和 4 个未完全确定分类地位的病毒，尚有许多植物病毒未划类到科属中。



有的病毒学家主张将病毒划为生物种类之一界“病毒界”，但目前发表的分类状况看仅到目，如负单链 RNA 病毒目 (Mononegavirales)。总体来看，植物病毒分类按拉丁命名发展为明显趋势。有关详尽的分类在相关文献已有报道，在此仅对 ICTV 的两次报告及最新的分类方法作简单的比较。

(1) 分类的基本线索仍是核酸类型，ICTV 第四次报告中划分为双链 DNA (ds DNA)、双链 RNA (ds RNA)、单链 DNA (ss DNA)、单链 RNA (ss RNA) (其中有有囊膜和无囊膜的区分)。ICTV 第五次报告中将 ss RNA 分为负单链 RNA (negative ss RNA) 与正单链 RNA (positive ss RNA) 及未归入科的单链 RNA 病毒几大类。

(2) ICTV 第五次报告中更接近动物病毒科属的划分，其中有 4 个科既有动物病毒，也有植物病毒，分别是呼肠孤病毒科 (Reoviridae)、分体病毒科 (Partitiviridae)、弹状病毒科 (Rhabdoviridae)、布尼亚病毒科 (Bunyaviridae)。侵染植物的分别是呼肠孤病毒科中的斐济病毒属 (*Fijivirus*)、水稻病毒属 (*Oryzavirus*)、植物呼肠孤病毒属 (*Phytoreovirus*)；分体病毒科中的 α 潜隐病毒属 (*Alphacryptovirus*)、 β 潜隐病毒属 (*Betacryptovirus*)、弹状病毒科中的细胞质弹状病毒属 (*Cytorhabdovirus*)、细胞核弹状病毒属 (*Nucleorhabdovirus*)，布尼亚病毒科中的番茄斑萎病毒属 (*Tospovirus*)。其中弹状病毒科属于负单链 RNA 病毒目尚未归入科的有 26 属及 1 个卫星 RNA (satellite RNA)。

(3) 组与科、属、种名称比较，种、属名称主要来源于组，而以国际名称拉丁化以规范，如花椰菜花叶病毒组 (cauliflower mosaic virus group)，国际名称为 Caulimovirus，在科属分类中为花椰菜花叶病毒科 (Caulimoviridae) 花椰菜花叶病毒属 (*Caulimovirus*) 和杆状 DNA 病毒属 (*Badnavirus*)，有一定的延续性，同时在组的基础上进一步细化了，而种名则仍然引用习惯用法。兹将 ICTV 第四次报告与第五次报告及最新分类的名称列表比较于表 1.1 (资料来源截止于 1998 年底)。

表 1.1 病毒组与科、属名称比较

核酸类型	组名	目和科	属	典型成员及代表种
双链 DNA ds DNA	花椰菜花叶病毒组 Caulimovirus	花椰菜花叶病毒科 Caulimoviridae	花椰菜花叶病毒属 <i>Caulimovirus</i>	花椰菜花叶病毒 cauliflower mosaic virus, CaMV ^①
			杆状 DNA 病毒属 <i>Badnavirus</i>	鸭跖草黄斑驳病毒 commelina yellow mottle virus, ComYMV
			“豆科植物侵染性病毒” “ <i>Legume-infecting viruses</i> ”	大豆退绿斑驳病毒 soybean chlorotic mottle virus, SCMV
			“类木薯脉斑驳病毒” “ <i>Cassava vein mottle virus- like</i> ”	木薯脉斑驳病毒 cassava vein mottle virus, (CaVMV) ^②
			“类碧冬茄明脉病毒” “ <i>Petunia vein clearing virus-like</i> ”	碧冬茄明脉病毒 petunia vein clearing virus, PeVCV
			“类水稻东格鲁杆状病毒” “ <i>Rice tungro bacilliform virus-like</i> ”	水稻东格鲁杆状病毒 rice tungro bacilliform virus, RTBV



续表

核酸类型	组名	目和科	属	典型成员及代表种
单链 DNA ss DNA	双生病毒组 Geminivirus	环状 DNA 病毒科 Circoviridae	矮缩病毒属 <i>Nanovirus</i>	香蕉束顶病毒 banana bunchy top virus, BBTV
				地三叶矮化病毒 subterranean clover stunt virus, SCSV
		双生病毒科 Geminiviridae	菜豆金色花叶病毒属 <i>Begomovirus</i>	菜豆金色花叶病毒 bean golden mosaic virus, BGMV
			曲顶病毒属 <i>Curtovirus</i>	甜菜曲顶病毒 beet curly top virus, BCTV
双链 RNA ds RNA	呼肠孤病毒亚组 Reovirus	呼肠孤病毒科 Reoviridae	玉米条纹病毒属 <i>Mastrevirus</i>	玉米条纹病毒 maize streak virus, MSV
			植物呼肠孤病毒属 <i>Phytoreovirus</i>	水稻齿叶矮缩病毒 rice ragged stunt virus, RRSV
			斐济病毒属 <i>Fijivirus</i>	甘蔗斐济病毒 Fiji disease virus, FDV
			水稻病毒属 <i>Oryzavirus</i>	三叶草伤瘤病毒 wound tumor virus, WTV
	植物呼肠孤病毒 亚组 1 Phytoreovirus	双分病毒科 Partitiviridae	α 潜隐病毒属 <i>Alphacryptovirus</i>	白三叶草潜隐病毒 1 号 white clover cryptic virus1, WCCV-1
			β 潜隐病毒属 <i>Betacryptovirus</i>	white clover cryptic virus2, WCCV-2
			巨脉病毒属 <i>Varicosavirus</i>	莴苣巨脉病毒 lettuce big-vein virus, LBVV
负单链 RNA negative ss RNA	弹状病毒组 Bullet-shaped virus group	负单链 RNA 病毒 目 Mononegavirales	细胞质弹状病毒属 <i>Cytorhabdovirus</i>	莴苣坏死黄化病毒 lettuce necrotic yellow virus, LNYN
		弹状病毒科 Rhabdoviridae	细胞核弹状病毒属 <i>Nucleorhabdovirus</i>	马铃薯黄矮病毒 potato yellow dwarf virus, PYDV
		布尼亚病毒科 Bunyaviridae	番茄斑萎病毒属 <i>Tospovirus</i>	番茄斑萎病毒 tomato spotted wilt virus, TSWV
	番茄斑萎病毒组 Tospovirus	未分科 No family	纤细病毒属 <i>Tenuivirus</i>	水稻条纹病毒 rice stripe virus, RSV
		未分科 No family	蛇皮病毒属 <i>Ophiovirus</i>	柑橘鳞皮病毒 citrus psorosis virus, CPV
正单链 RNA positive ss RNA	苜蓿花叶病毒组 Alfavirus	雀麦花叶病毒科 Bromoviridae	苜蓿花叶病毒属 <i>Alfavirus</i>	苜蓿花叶病毒 alfalfa mosaic virus, AMV



续表

核酸类型	组名	目和科	属	典型成员及代表种
	雀麦花叶病毒组 Bromovirus		雀麦花叶病毒属 <i>Bromovirus</i>	雀麦花叶病毒 brome mosaic virus, BMV
	黄瓜花叶病毒组 Cucumovirus		黄瓜花叶病毒属 <i>Cucumovirus</i>	黄瓜花叶病毒 cucumber mosaic virus, CMV
	等轴不稳环斑病毒组 Ilarvirus		等轴不稳环斑病毒属 <i>Ilarvirus</i>	烟草条斑病毒 tobacco stripe virus, TSStV
			油橄榄病毒属 <i>Oleavirus</i>	油橄榄潜隐病毒 2 号 olive latent virus 2, OLV-2
	线形病毒组 Closterovirus	长线病毒科 Closteroviridae	长线病毒属 <i>Closterovirus</i>	甜菜黄化病毒 beet yellows virus, (BYV)
			毛病毒属 <i>Crinivirus</i>	莴苣侵染性黄化病毒 lettuce infectious yellows virus, (LIYV)
	豇豆花叶病毒组 Comovirus	豇豆花叶病毒科 Comoviridae	豇豆花叶病毒属 <i>Comovirus</i>	豇豆花叶病毒 cowpea mosaic virus, CPMV
	蠕传多角体病毒组 Nepovirus		蠕传多角体病毒属 <i>Nepovirus</i>	烟草环斑病毒 tobacco ring spot virus, TRSV
			蚕豆病毒属 <i>Fabavirus</i>	蚕豆萎蔫病毒 broad bean wilt virus, BBWV
	黄症病毒组 Luteovirus	黄症病毒科 Luteoviridae	黄症病毒属 <i>Luteovirus</i>	大麦黄矮病毒(MAV 株系) barley yellow dwarf virus, (MAV strain)
	豌豆耳突花叶病毒组 Pea enation mosaic virus group		马铃薯卷叶病毒属 <i>Polerovirus</i>	马铃薯卷叶病毒 potato leaf roll virus, PLRV
			耳突花叶病毒属 <i>Enamovirus</i>	豌豆耳实花叶病毒 1 号 pea enation mosaic virus-1, (PEMV-1)
			未指定分属	有 7 种, 未有典型成员
	马铃薯 Y 病毒组 Potyvirus	马铃薯 Y 病毒科 Potyviridae	马铃薯 Y 病毒属 <i>Potyvirus</i>	马铃薯 Y 病毒 Potato virus Y, PVY
			大麦黄花叶病毒属 <i>Bymovirus</i>	大麦黄花叶病毒 barley yellow mosaic virus, BYMV
			柘橙病毒属 <i>Macluravirus</i>	柘橙花叶病毒 maclura mosaic virus, MMV
			甘薯病毒属 <i>Spomovirus</i>	甘薯轻型斑驳病毒 sweet potato mild mosaic virus, SPMV
			黑麦草花叶病毒属 <i>Rymovirus</i>	黑麦草花叶病毒 ryegrass mosaic virus, RGMV



续表

核酸类型	组名	目和科	属	典型成员及代表种
			小麦花叶病毒属 <i>Tritimovirus</i>	小麦条纹花叶病毒 wheat streak mosaic virus, WSMV
		伴生病毒科 Sequiviridae	伴生病毒属 <i>Sequivirus</i>	欧防风黄点病毒 parsnip yellow fleck virus, PYFV
			矮化病毒属 <i>Waikavirus</i>	水稻东格鲁球状病毒 rice tungro spherical virus, RTSV
	番茄丛矮病毒组 Tomato bushy stunt virus group	番茄丛矮病毒科 Tombusviridae	番茄丛矮病毒属 <i>Tombusvirus</i>	番茄丛矮病毒 tomato bushy stunt virus, TBSV
			绿萝病毒属 <i>Aureusvirus</i>	石柑子潜隐病毒 pothos latent virus, PoLV
			燕麦病毒属 <i>Avenavirus</i>	燕麦退绿矮化病毒 oat chlorotic stunt virus, OCSV
			麝香石竹斑驳病毒属 <i>Carmovirus</i>	麝香石竹斑驳病毒 carnation mottle virus, CarMV
	玉米退化矮化病毒组 Maize chlorotic dwarf virus group		玉米退绿斑驳病毒属 <i>Machlomovirus</i>	玉米退绿斑驳病毒 maize chlorotic mottle virus, MCMV
			荷兰石竹环斑病毒属 <i>Dianthovirus</i>	麝香石竹环斑病毒 carnation ring spot virus, CarRSV
	烟草坏死病毒组 Tobacco necrosis virus group		坏死病毒属 <i>Necrovirus</i>	烟草坏死病毒 tobacco necrosis virus, TNV
			稷病毒属 <i>Panicovirus</i>	稷花叶病毒 panicum mosaic virus, PMV
		未归入科的病毒 No family	阿勒克赛病毒属 <i>Allexivirus</i>	香葱 X 病毒 shallot virus X, SVX
			甜菜坏死黄脉病毒属 <i>Benyvirus</i>	甜菜坏死黄脉病毒 beet necrotic yellow vein virus, BNYSV
			发样病毒属 <i>Carpilovirus</i>	苹果茎沟病毒 apple stem grooving virus, ASGV
	麝香石竹潜隐病毒组 Carlavirus		麝香石竹潜隐病毒属 <i>Carlavirus</i>	麝香石竹潜隐病毒 carnation latent virus, CarLV
			凹隐病毒属 <i>Foveavirus</i>	苹果茎痘病毒 apple stem spitting virus, ASPV
			真菌传杆状病毒属 <i>Furovirus</i>	土传小麦花叶病毒 soil-borne wheat mosaic virus, SBWMV



续表

核酸类型	组名	目和科	属	典型成员及代表种
	大麦条纹花叶病毒组 Barley stripe mosaic virus group		大麦病毒属 <i>Hordeivirus</i>	大麦条纹花叶病毒 barley stripe mosaic virus, BSMV
			悬钩子病毒属 <i>Idaeovirus</i>	悬钩子丛矮病毒 raspberry bushy dwarf virus, RBDV
			玉米细条病毒属 <i>Marafivirus</i>	玉米细条病毒 maize rayado fino virus, MRFV
			欧尔密病毒属 <i>Ourmiavirus</i>	甜瓜欧尔密病毒 Ourmia melon virus, OMV
			花生丛簇病毒属 <i>Pecluvirus</i>	花生丛簇病毒 peanut clump virus, PCV
			马铃薯帚顶病毒属 <i>Pomovirus</i>	马铃薯帚顶病毒 potato mop top virus, PMTV
	马铃薯 X 病毒组 Potexvirus		马铃薯 X 病毒属 <i>Potexvirus</i>	马铃薯 X 病毒 potato virus X, PVX
	南方菜豆花叶病毒组 Sobemovirus		南方菜豆花叶病毒属 <i>Sobemovirus</i>	南方菜豆花叶病毒 southern bean mosaic virus, SBMV
	烟草花叶病毒组 Tobamovirus		烟草花叶病毒属 <i>Tobamovirus</i>	烟草花叶病毒 tobacco mosaic virus, TMV
	烟草脆裂病毒组 Tobaravirus		烟草脆裂病毒属 <i>Tobaravirus</i>	烟草脆裂病毒 tobacco rattle virus, TRV
			纤毛病毒属 <i>Trichovirus</i>	苹果退绿叶斑病毒 apple chlorotic leaf spot virus, ACLSV
	芜菁花叶病毒组 Tymovirus		芜菁花叶病毒属 <i>Tymovirus</i>	芜菁黄花叶病毒 turnip yellow mosaic virus, TYMV
			形随病毒属 <i>Umbravirus</i>	胡萝卜斑驳病毒 carrot mottle virus, CMoV
			葡萄病毒属 <i>Vitivirus</i>	葡萄 A 病毒 grapevine virus A, GVA

① 1998 年版数据库中的典型成员,但未分科;② 为未规范简写,以括号表示

(4) 与植物病毒相关的病原,有卫星 RNA、卫星病毒及类病毒,在有的分类中将卫星 RNA 与卫星病毒划归植物病毒分类中,为便于参阅,将其分类介绍如下:

- i. 卫星 RNA, 目前报道有 9 种卫星 RNA, 代表成员为黄瓜花叶病毒卫星 RNA (cucumber mosaic virus satellite RNA)、南芥菜花叶病毒卫星 RNA (arabis mosaic virus satellite RNA)、菊苣黄斑驳病毒卫星 RNA (chicory yellow mottle virus satellite RNA)、葡萄扇叶病毒卫星 RNA (grapevine fanleaf virus satellite RNA)、



- 花生丛簇病毒卫星 RNA (groundnut rosette virus satellite RNA)、草莓潜环斑病毒卫星 RNA (strawberry latent ring spot virus satellite RNA)、烟草环斑病毒卫星 RNA (tobacco ring spot virus satellite RNA)、番茄黑环病毒卫星 RNA (toma-to black ring virus satellite RNA) 和绒毛烟斑驳病毒卫星 RNA (velvet tobacco mottle virus satellite RNA)。
- ii. 卫星病毒，共报道确定的有 24 种有卫星病毒，代表成员是烟草坏死卫星病毒 (tobacco necrosis satellite virus)。
 - iii. 类病毒，目前报道有 44 种类病毒，其中 29 种划归 2 科 3 亚科 7 属，见表 1.2。

表 1.2 类病毒科属分类

科	属	典型成员
鳄梨日斑类病毒科 Avsunviroidae	鳄梨日斑类病毒属 <i>Avsunviroid</i>	鳄梨日斑类病毒 avocado sunblotch viroid, ASBVd
	桃潜隐花叶类病毒属 <i>Pelamoviroid</i>	桃潜隐花叶类病毒 peach latent mosaic viroid, PLMVd
马铃薯纺锤块茎类病毒科 Pospiviroidae		
苹果锈果类病毒亚科 Apscaviroinae	苹果锈果类病毒属科 <i>Apscaviroid</i>	苹果锈果类病毒 apple dimple fruited viroid, ADFVd
五彩苏类病毒亚科 Coleviroinae	五彩苏类病毒属 <i>Coleviroid</i>	五彩苏类病毒 1 号 coleus blumei viroid 1, CbVd-1
马铃薯纺锤块茎类病毒亚科 Pospiviroinae	椰子死亡类病毒属 <i>Cocadviroid</i>	椰子死亡类病毒 coconut cadang-cadang viroid, CCCVd
	啤酒花矮化类病毒属 <i>Hostuviroid</i>	啤酒花矮化类病毒 hop stunt viroid, HSVd
	马铃薯纺锤坏茎类病毒属 <i>Pospiviroid</i>	马铃薯纺锤坏茎类病毒 potato spindle tuber viroid, PSTVd

1.1.2 植物病毒的检测鉴定

植物病毒的检测鉴定技术随着分子生物学的发展在日益更新和完善，但如同其他病原检测鉴定一样，其基本原理来自生物学 (Biology)、血清学 (Serology) 和分子生物学 (Molecular biology) 三个方面，且无论后两者技术如何发展，生物学测定仍然是基础的方法。植物病毒学界倾向于应遵循柯赫氏法则 (Koch Postulates)，国际马铃薯中心 (CIP) 的 Luis Salazar 博士将 Koch Postulates 在植物病毒病原检测鉴定中的应用归纳如下：

- i. 必须在大量的感病植物中检测到病因。
- ii. 病因必须从单一侵染的寄主中能被分离，并对其特性进行描述。
- iii. 将病因接种同种植物，产生的症状应与田间观察到的症状相符。



iv. 病因必须从被侵染的植物中再次被分离, 其特征与 ii 描述相符。

(1) 生物学方法

包括系列鉴别寄主上引起的症状、寄主范围、传染方式、电子显微镜下的病毒颗粒形态、光学和电子显微镜的细胞病理学 (Cytopathology)、交叉保护试验 (cross protection) 以及“体外性状”, 其中“体外性状”包括热钝化点 (TIP)、体外存活期 (LIV) 和稀释限点 (DEP) 由于缺乏充分的分类依据, 近年来已很少采用。

(2) 血清学方法

包括沉淀反应、免疫吸附电镜 (immunorsorbent electron microscopy, IEM)、酶联免疫吸附试验 (enzyme-linked immunosorbent assay, ELISA) 等, 其中目前普遍使用的是 ELISA 方法, 而胶体金标记结合单克隆抗体 (McAb) 的 IEM 已被用于植物病毒株系鉴定以及研究病毒在寄主细胞中的装配及细胞间的运动, 近年来技术上又有新的发展。

(3) 分子生物学方法

包括病毒基因组结构及其功能, 外壳蛋白分子结构, 其他结构蛋白与非结构蛋白的分子量及其功能, 其中病毒基因序列测定可精确地测定株系, ^{32}P 标记的核酸杂交 (nucleic probe)、聚合酶链式反应 (polymerase chain reaction, PCR), ELISA-PCR, PCR 扩增为基础的杂交双链核酸分子迁移率分析 (HMA) 均应用于植物病毒种或其株系的鉴定中。但有时基因序列的同源性高低不能完全代表种差异程度, 如 TMV 与番茄花叶病毒 (tomato mosaic virus, ToMV) RNA 序列同源性高达 90% 以上, 只能通过接种烤烟将其区分, 前者产生系统花叶、后者产生坏死症状, 黄瓜花叶病毒株系间 RNA 序列同源性相差则达到 30% 以上。

现代植物病毒的鉴定与其他病原不同的是必须系统诊断鉴定, 至少有生物学、血清学、分子生物学三个方面的检测结果。对于病毒粒体形态特殊及特定寄主上产生特征症状的病毒, 曾有报道认为依据症状及病原形态即可鉴定, 如番茄斑萎病毒 (tomato spotted wilt virus, TSWV), 在 1990 年以前是番茄斑萎病毒属 (*Tospovirus*) 的惟一成员, 但番茄斑萎病毒属现已报道的有 7 个确定成员, 2 个可能成员, 因此对种的鉴定仍需系统鉴定。

1.1.3 分子植物病毒学

分子植物病毒学在 20 世纪 90 年代的发展可谓日新月异, 目前绝大部分植物病毒属的典型成员核酸序列都已被测定, 病毒基因组结构与功能研究取得了显著进展, 外壳蛋白基因、复制酶基因、运动蛋白基因及介体传毒相关基因相继被确定。当前的研究热点已转向病毒基因组产物——蛋白质功能及与寄主细胞的相互作用。应用植物病毒基因组为载体, 克隆入报告基因, 为研究植物病毒在细胞间及植株中的运动从而探索致病分子机理开拓了新的途径。采用植物病毒为载体在寄主体内高效表达的特点, 通过基因工程重组目的基因, 可在寄主植物体内快速高效地生产目的基因产物, 美国、日本已有成功的报道。植物病毒株系变化与寄主品种演化的相互关系是分子植物病毒学研究的又一热点, 可望部分地揭示病毒致病性与寄主抗病性的相互关系, CIP 已在来自四川的两个品种上定位了抗 PVX 与 PVY 的基因。

1.1.4 植物病毒的控制

植物病毒危害多种粮食经济作物及林木果树，到目前为止仍然没有一种特效的抗病毒剂。在这一领域脱毒种的应用在无性繁殖的作物及林木上取得了巨大的成功，如荷兰的脱毒组培花卉和马铃薯种苗种薯已发展成为本国的支柱产业，世界上较发达国家目前马铃薯种薯基本上实现了脱毒化，美国的脱毒水果和蔬菜已成为优质出口农产品，高质量脱毒种苗的增产幅度为 50%~80%。另一途径是植物抗病毒育种，又分为两种主要方法，一种是经过抗病毒基因的识别定位和标记，应用分子标记辅助育种方法将抗病毒基因杂交入新品种中；另一种是抗病毒基因工程育种，该领域在当代农业生物技术中占有重要的比重，研究中的比例为 30% 以上，大田试验为 10.1%，但目前获得商业化许可的仅有美国的抗病毒基因工程西葫芦和番木瓜以及我国北京大学的抗病毒基因工程甜椒和番茄。

在当前生产上植物病毒控制中，综合防治是重要的方法，包括无病毒壮苗的培育、传毒介体的物理和化学防治，使用抗病毒制剂等，技术简便，操作易行，在生产中具有较强的实用性。

1.2 植物病毒学对相关学科发展的影响

植物病毒学在形成与发展的历史进程中，与之关系最为密切的是分子生物学，同时植物病毒学的发展，丰富了农业科学与微生物学，从目前的分科上将“植物病毒”的研究划归为微生物学科，而将“作物病毒病害”划归为农业科学中的植物保护学科，但二者是紧密相连的，很难严格的加以划分，对于植物病毒分子生物学研究，则习惯归属于分子生物学。事实上，植物病毒作为最简单的生命单元之一，由于其遗传背景较为简单和便于研究，对当代生命科学的发展作出了重要的贡献，目前植物基因工程技术广泛使用的 35S 启动子即从花椰菜花叶病毒（cauliflower mosaic virus, CaMV）中分离，近年来应用 PVX 全基因组 cDNA 克隆突变体研究植物内源基因和外源基因共抑制的机理，试图揭示转基因植物中“基因沉默”的现象，应用植物病毒作为载体将外源基因导入植物中已有成功的报道，如 CaMV、CMV 作为载体在植物中生产抗体等，将葡萄糖苷酶（GUS）基因和绿色荧光蛋白（GFP）基因克隆到 PVX 全基因组 cDNA 克隆突变体以追踪病毒在寄主体内的运动已获得成功，植物病毒载体的成功应用将推动植物基因工程产业化发展的进程，应用其机械摩擦接种的方法使外源基因导入技术大大简化了。

1998 年，美国科学家 John G. Karen 和 Millton Zaitlin 出版了《烟草花叶病毒——对病毒学贡献的一百年》（*Tobacco Mosaic Virus: One Hundred Years of Contribution to Virology*），著述了一种植物病毒对一门学科发展的影响。同样，以 TMV 研究的几个里程碑（见表 1.3）为例，可窥见植物病毒学对相关学科发展的贡献之一斑。



表 1.3 TMV 研究的几个重要阶段

作者	年份	主要贡献
Ivanovski	1892	TMV 的病原滤过性
Berjerinck	1898	TMV 是传染性活性物质
W. S. Stanley	1935	TMV 蛋白质结晶
F. C. Bawden	1937	TMV 晶体为核蛋白
W. J. Kosohe	1939	电镜下观察到 TMV
J. I. Harris et al.	1952	揭示了 TMV 外壳蛋白的化学性质
H. Fraenkel	1955	TMV 核酸和蛋白质重组具有侵染性
Conrat et al.	1956	证明 TMV-RNA 分子具有单独感染性
A. Gierer et al.	1958	通过化学诱变获得 TMV 突变株
F. A. Anderer	1959	阐明了 TMV 外壳蛋白变性的可逆性
A. Tsugita et al.	1960	测定了 TMV 外壳蛋白的氨基酸序列
Beach et al.	1986	TMV-U1 株 CP 基因导入烟草(转基因植物问世?)
Carr Zaitlin	1991	TMV 编码的 54kDa 蛋白基因导入烟草

植物病毒对人类生活的影响并非只有负面的效应,除前述介绍的对分子生物学和植物基因工程领域的有益贡献之外,应用寄生专化性和致病性较强的植物病毒可防治杂草的危害;应用弱毒株系交互保护原理可预防强毒株系的危害,日本已有成功应用,我国田波教授诱导的 TMV 和 CMV 弱毒株系对强毒株系亦有很强抗性。此外,有的植物病毒在长期进化中与寄主植物建立了协同共生关系,不造成危害,人们在未知的情况下已应用矮化型病毒培育矮化品种,应用当代基因工程技术进一步证明了这一现象,例如将水稻矮缩病毒(rice dwarf virus, RVV)的部分基因导入受体亲本中,后代出现明显的矮化性状,但其生长势、分蘖数与成穗数反较受体亲本增强。因此,从“资源”的角度研究和开发利用植物病毒将更有助于推动人类科学技术的进步。

1.3 植物病毒是云南丰富的生物遗传资源多样性的重要组成部分

云南省位于北纬 $21^{\circ}9' \sim 29^{\circ}15'$ 和东经 $97^{\circ}39' \sim 106^{\circ}12'$ 之间。全省面积为 39.4 万平方公里,不到全国国土面积的 3%。全省土地面积的 84% 是山地、约 10% 是高原、6% 为盆地和河谷(称“坝子”)。海拔相对高差大,最高点是滇西北的梅里雪山,海拔 6 740 m,最低点是滇东南的河口,海拔为 76.4 m,相差达 6 663.6 m。从南到北有北热带、南亚热带、中亚热带、北亚热带、南温带、中温带、北温带、高山苔原及雪山冰漠等气候类型,其中又分为潮湿、湿润和半干旱气候,热量状况相当于从海南岛到东北,水分差异相当于从东南沿海到甘肃一带。复杂的气候造就了动植物及微生物的多样性,其中野生动物和食用菌种类占到全国总数的 45% 以上,高等植物有 274 科 2 076 属 13 000 多种,占全国种类的一半以上。有许多特有物种,如野生稻等。

植物种类和气候类型的多样性同样造就了植物病毒种类的多样性,根据 ICTV 第四次报告的植物病毒组群划分,其中 27 个组群中我国已报道的有 21 个组群。根据近十年来的初步研究,云南已发现的种类分属 12 个组群,为全国报道的组群的一半以上,且有一组群为我国大陆未正式报道,按科属分类分属 11 科 20 属。事实上,云南绝大部分植物病毒尚未得到研究,实际存在的种类远不止 12 个组群。



云南植物病毒的发生状况不同于中国其他地方的显著特点是一年四季在不同的地方均有发生, 主要原因是寄主作物和野生寄主植物的常年分布, 如烟草有夏季种植, 也有冬、春季节种植, 如马铃薯的种植季节在高海拔地区夏秋季节为“正季”, 而低海拔地区的“正季”则在冬、春季节, 随着海拔高差的不同, 几乎每个月在不同的地方都有种植马铃薯, 而马铃薯的病毒亦如同其寄主分布一样, 低至海拔 300 m, 高至海拔 3700 m 以上的地区均有发生。有的学者曾认为高寒冷凉地区病毒病发生较轻, 但云南也有例外。在中甸 3700 m 以上海拔的青稞种植区, 黄矮病的发生几乎造成毁灭性的产量损失, 由亩^①产 100~150 kg 下降到 35~40 kg。马铃薯受病毒感染严重退化的在高海拔地区产量亦降至每亩 300~500 kg, 而脱毒种或受病毒感染较轻的种薯在同等栽培条件下亩产量可达 3000 kg 左右。相对而言, 在温热湿润的地区, 病毒发生的种类较多, 危害亦较严重。

云南植物病毒发生的另一特点是有较多国内其他地区不发生或发生较少的病毒, 如烟草脉带花叶病毒 (tobacco vein banding mosaicvirus, TVBMV)、番茄斑萎病毒 (tomato spotted wilt virus, TSWV)、烟草曲叶病毒 (tobacco leaf curl virus, TLCV)、烟草脆裂病毒 (tobacco rattle virus, TRV) 等。在病毒株系上亦有明显的不同, 如在昆明发生的 RDV 既不同于福建分离株, 亦不同于日本分离株, 其遗传进化关系更为原始。

一些到过云南的植物病毒学家经过初步的调查研究, 认为在云南肯定存在新的植物病毒种类或株系, 但由于研究条件的限制, 云南的分子植物病毒学研究尚处于起步阶段, 云南丰富的植物病毒遗传资源正有待于进一步研究发掘和开发利用。

① 1 亩 = 1/15 公顷。