

# 植物病毒志

第一集

上海科学技术出版社

# 植 物 病 毒 志

第 一 集

[英] 联邦真菌研究所 汇编  
应用生物学家学会

复旦大学生物系植物病毒研究室 译

上海科学技术出版社

《植物病毒志》第一集 译、校人员

第 1~20 于善谦 译 王顺德 校  
第 21~40 郑 礼 译 于善谦 校  
第 41~50 张风娣 译 王顺德 校  
第 51~60 盛寿云 译 王顺德 校  
王鸣岐 审校

Descriptions of Plant Viruses

Commonwealth Mycological Institute and  
Association of Applied Biologists

(SET I—II)

植物病毒志

第一集

〔英〕 联邦真菌研究所 汇编  
应用生物学家学会

复旦大学生物系植物病毒研究室 译

上海科学技术出版社出版

(上海瑞金二路 450 号)

新华书店上海发行所发行 无锡县人民印刷厂印刷

开本 787×1092 1/16 印张 10.75 插页 30 字数 248,000

1981 年 5 月第 1 版 1981 年 5 月第 1 次印刷

印数 1—4,500

书号: 13119·898 定价: (科五) 2.45 元

## 译校者的话

《植物病毒志》(Descriptions of Plant Viruses)是英联邦真菌研究所和应用生物学家学会(CMI/AAB)联合发起的,由 B. D. Harrison 及 A. F. Murant 编辑的活页专志。目的是提请世界各国有关专家以统一的规格权威性地撰写各个植物病毒。从1970年开始,按编号顺序以二十个或十五个病毒为一辑,每年陆续出版两辑或一辑。截至1979年6月先后出版十三辑,编号病毒达215个。

目前编写工作仍在继续进行。这215个编号病毒,并不等于记载215个病毒,因为其中有几个新编号的病毒系前面编过号的植物病毒,即包括个别病毒的修订版。例如第1号黄瓜花叶病毒,第3号雀麦花叶病毒,第6号悬钩子环斑病毒,第47号豇豆花叶病毒等,后来都根据新的研究成果仍以上述标题重新撰写,分别编为213号、180号、197号和198号;此外,还有的编号不是记载某某病毒而是编写某某病毒群,如184号是烟草花叶病毒群,214号是芜菁花叶病毒群,215号是雀麦花叶病毒群等,所以实际记载的病毒不是215个而是208个。从这十三辑215个编号的内容中,可以看到国际植物病毒研究在球状或等轴对称病毒中特别重视雀麦花叶病毒、芜菁黄花叶病毒及黄瓜花叶病毒等,在棒状或螺旋对称病毒中则还是烟草花叶病毒占优势。该病毒志对每个编入的病毒都尽可能作出全面的记述,包括主要病害、地理分布、寄主范围(包括诊断寄主、繁殖寄主及测定寄主)和症状、病毒病原(包括株系)、传播方式方法、纯化、血清学、病毒形态结构、质粒组成及其与细胞和组织的关系等,并有一页图版及主要参考文献。文字简练,内容丰富,集中了当前世界各国的有关研究成果,对于病毒,特别是植物病毒的研究、教学及推广普及都具有较大的价值。

解放三十年来,我国植物病毒的研究工作,总的来说有很大的发展,除证实某些国外曾报道过的植物病毒在我国亦有发生外,还发现一些我国首先报道的病毒,如水稻黄矮、枣疯等,尽管后者还有类菌质体的复合感染,但这可能又是一个新的研究方向。随着我国四个现代化建设的高速发展,我们相信我国广大植物病毒工作者在发现和记载我国植物病毒研究方面,不论国外有无报道,必将作出包括参加编写这个国际性植物病毒志和编写中国植物病毒志在内的更大的贡献。当然,在八十年代这个所谓分子生物学时代,更要同细菌病毒、动物病毒研究统一起来,在病毒分子生物学方面下真功夫,下硬功夫。

我们已组织力量陆续翻译这套《植物病毒志》,重新分集出版,以期对鉴定诊断我国的植物病毒,了解有关各个植物病毒的国际研究现况,加强农业现代化中的植物保护工作,发展我国植物病毒生物学及分子生物学有所裨益。现在出版的《植物病毒志》第一集包括原著第一至第三辑,共六十个植物病毒。以后各辑的翻译工作还在继续进行。由于我们水平有限,有不妥甚至错误之处,务请读者批评指正。

译者及校者

1980年12月

KAD 29/63

## 关于本书所用的一些符号说明

——译者

### 一、病毒分类命名的密码程式及符号的含义

病毒的诊断鉴定,有利于病毒的分类;反之,病毒的分类则有助于病毒的诊断鉴定。有关病毒的分类命名,虽然经过多年的争论,但要达到国际上比较统一的想法,可能还需要继续争论一段时间。

本书采用的病毒命名法是“密码法”。根据这一方法,每种病毒有一密码程式,例如烟草花叶病毒的密码程式为R/1:2/5:E/E:S/O。每一密码程式包括四对符号,每对符号的含义具体如下:

第一对符号,核酸类型/核酸链数。核酸类型的符号:R=RNA;D=DNA。核酸链数的符号:1=单链;2=双链。

第二对符号,核酸的分子量(以百万计)/病毒质粒中含核酸的百分率。此项说明病毒质粒的组成。有些病毒的基因组是由许多核酸片段组成的,当不同的片段存在于同一类型的病毒质粒中时,用 $\Sigma$ 这个符号代表诸片段分子量的总和(如三叶草伤瘤病毒为R/2: $\Sigma$ 15/20:S/S:S,I/Au);但当基因组片段存在于同种病毒的不同类型质粒中时,则每一类型的质粒中的成份分别写出,以多项相加表示之(如烟草脆裂病毒为R/1:2.3/5+0.6~1.3/5:E/E:S/Ne)。

第三对符号,病毒质粒外形/病毒核衣壳外形(核衣壳指的是核酸以及包在其外面的蛋白质)。

形状的符号:S=基本为球形;E=长形,具平行边,两端不圆;U=长形,具平行边,一端或两端为圆形;X=形状复杂或不同于上述者;e=有被膜。

第四对符号,感染寄主种类/传播介体种类。寄主种类的符号:I=无脊椎动物;V=脊椎动物;S=种子植物;P=蕨类植物;A=放线菌;B=细菌;F=真菌;AB=蓝绿藻。介体种类的符号:Ac=螨类(蛛螨目);Al=粉虱(半翅目粉虱科);Ap=蚜虫(半翅目蚜虫科);Au=叶蝉(包括飞虱)(半翅目头喙类);Cc=粉介(半翅目介壳虫科);Cl=甲虫(鞘翅目);Di=蝇及蚊(双翅目);Fu=真菌(根肿菌目壶菌科);Ne=线虫(圆形动物);Ps=木虱属(半翅目木虱科);Th=蓟马(缨翅目);Ve=传播介体已知,但不属于上述者;O=无传播介体。

以上各对符号中:\* =病毒的该项性状不详;( ) =括弧内的资料可疑或尚未确认者。

### 二、其他略字符号

RNA=核糖核酸;DNA=脱氧核糖核酸;A=腺嘌呤;G=鸟嘌呤;C=胞嘧啶;U=尿嘧啶;T=胸腺嘧啶;g=重力加速度。用g的倍数表示离心时的离心力,如8000g(8000×g)。

# 目 录

1. 黄瓜花叶病毒	1
2. 芜菁黄花叶病毒	4
3. 雀麦花叶病毒	7
4. 马铃薯X病毒	9
√ 5. 李坏死环斑病毒	12
6. 悬钩子环斑病毒	15
√ 7. 香石竹斑驳病毒	18
8. 芜菁花叶病毒	21
9. 莴苣花叶病毒	24
√ 10. 可可肿枝病毒	26
√ 11. 可可黄花叶病毒	29
12. 烟草脆裂病毒	31
13. 甜菜黄化病毒	34
14. 烟草坏死病毒	36
√ 15. 卫星病毒	39
16. 南芥菜花叶病毒	42
17. 烟草环斑病毒	45
18. 番茄环斑病毒	49
√ 19. 李矮缩病毒	52
20. 蚕豆真花叶病毒	54
√ 21. 香石竹环斑病毒	56
√ 22. 红三叶草脉花叶病毒	58
√ 23. 鸭茅斑驳病毒	61
24. 花椰菜花叶病毒	63
25. 豌豆耳突花叶病毒	65
26. 莴苣坏死黄化病毒	68
√ 27. 建兰花叶病毒	71
√ 28. 葡萄扇叶病毒	73
29. 蚕豆色斑病毒	76
√ 30. 苹果褪绿叶斑病毒	78
√ 31. 苹果茎干沟裂病毒	81
32. 大麦黄矮病毒	84
√ 33. 柑桔速衰病毒	87
√ 34. 伤瘤病毒	89

35. 马铃薯黄矮病毒	93
36. 马铃薯卷叶病毒	96
37. 马铃薯Y病毒	98
38. 番茄黑环病毒	101
39. 番茄斑萎病毒	104
40. 菜豆黄花叶病毒	107
41. 白三叶草花叶病毒	111
42. 土拉苹果花叶病毒	114
43. 南瓜花叶病毒	116
44. 烟草线条病毒	119
45. 水仙花叶病毒	122
46. 苜蓿花叶病毒	124
47. 豇豆花叶病毒	128
48. 小麦线条花叶病毒	132
49. 豇豆褪绿斑驳病毒	135
50. 芹菜花叶病毒	138
51. 大丽菊花叶病毒	140
52. 颠茄斑驳病毒	143
53. 甜菜花叶病毒	145
54. 马铃薯A病毒	147
55. 烟草蚀纹病毒	150
56. 番木瓜花叶病毒	153
57. 南部菜豆花叶病毒	155
58. 仙人掌X病毒	158
59. 鸭茅线条病毒	160
60. 马铃薯S病毒	162
附: 图版 1~60	

# 1. 黄瓜花叶病毒〔图版1〕<sup>\*</sup>

Cucumber mosaic virus R/1:1/18:S/S/S/Ap

Doolittle 和 Jagger (1916) 记述。

## 别名

Cucumber virus 1 (*Rev. appl. Mycol.* 6:501)

*Cucumis* virus 1 (*Rev. appl. Mycol.* 17:52)

*Marmor cucumeris* (*Rev. appl. Mycol.* 28:514)

Spinach blight virus (*J. agric. Res.* 14:1)

Tomato fern leaf virus (*Rev. appl. Mycol.* 9:417)

RNA 病毒, 质粒为等轴对称, 直径约 30 毫微米, 寄主范围广泛, 多种蚜虫以非持续方式传毒, 易于汁液接种。广泛分布于温带地区。

**主要病害** 引起黄瓜和南瓜属的一些植物花叶, 菠菜枯萎, 番茄蕨叶, 芹菜花叶, 鸡蛋果果实(部分)木质化, 多种双子叶和单子叶观赏植物花叶; 病毒还能引起其它许多作物病害。

**地理分布** 广泛分布于全世界, 特别是温带地区。

**寄主范围和症状** 寄主范围广; 有 40 多科双子叶及单子叶植物对病毒易感 (Price, 1940), 易经汁液传毒。

## 诊断寄主

黄瓜(*Cucumis sativus*), 绿色或黄绿色系统花叶(图 1)\*\*。

烟草(*Nicotiana tabacum*)(图 3、4), 心叶烟(*N. glutinosa*) 和克利夫兰烟(*N. clevelandii*), 接种叶无症状或形成褪绿斑或坏死斑; 也可能形成绿色或黄绿色系统花叶或环斑, 但通常无坏死。

番茄(*Lycopersicon esculentum*), 系统花叶, 叶片变窄(蕨叶, 图 6)。

菜豆(*Phaseolus vulgaris*), 在英国, 冬季表现细小的坏死斑, 但夏季无症状出现; 无系统症状(图 5)。

苋色藜(*Chenopodium amaranticolor*) 和苜蓿(*C. quinoa*), 褪绿或坏死病斑; 无系统症状。

豇豆(*Vigna sinensis*), 有些品种表现局部病斑; 多数分离株无系统症状。

## 繁殖寄主

心叶烟或普通烟的 Xanthi-nc 栽培品种适于病毒的培养; 普通烟、克利夫兰烟和西葫芦(*Cucurbita pepo*)是纯化病毒的良好材料。

## 测定寄主

豇豆、菜豆、苋色藜和苜蓿都是有效的局斑寄主, 有些毒株使普通烟发生坏死斑。

**株系** 可以分成若干小的变异株。已知的主要变异株是:

黄化毒株(Price, 1934) 即 Price 毒株 6 号。烟草出现鲜黄色花叶, 百日草(*Zinnia*

\* 本书各病毒的图版均集中在书末。 \*\* 此图系图版 1 中的图 1, 下同。



*elegans*)的接种叶发生坏死斑。源出美国。

Y 毒株(Price, 1934)。烟草上的症状类似于黄化毒株所引起的症状,但通常前者没有后者那么严重。在豇豆上表现系统症状。源出美国。

菠菜毒株(Bhargava, 1951)。烟草发生坏死局部病斑;系统绿花叶或畸形坏死斑,叶脉多少有些坏死。有几种植物出现严重的系统症状。源出英国。

介体传播 有 60 多种蚜虫传毒,主要的是棉蚜(*Aphis gossypii*)和桃蚜(*Myzus persicae*) (Kennedy, Day & Eastop, 1962), 各龄若虫都能传毒。获毒和接种都不超过一分钟,无循环期。获毒介体的传毒时间不超过 4 小时,病毒不能传至子代蚜虫,某些分离株能经一种蚜虫传毒而不能经另一种蚜虫传毒(Badami, 1958)。

种子传播 可能不普遍。例如有人报道 White Acre 豌豆、长豇豆(*Vigna sesquipedalis*)和豇豆(*V. sinensis*)(4~18%)的种子传毒(Anderson, 1957)。

菟丝子传播 至少有 10 种菟丝子能传毒,病毒能侵染菟丝子(Schmelzer, 1956)。

血清学 病毒的免疫原性较弱。0.15M (0.85%)的氯化钠能使病毒沉淀(Francki et al., 1966), 因此不能用氯化钠溶液作沉淀试验的稀释液; 0.05M 磷酸缓冲液(pH8)虽不够理想,但还可使用。用水配制的琼脂糖(1%)适于做凝胶扩散试验。在病毒蛋白的试验中,用 1.5 M 氯化钾作沉淀试验的稀释液和配制琼脂糖较为合适。液体中的血清反应,病毒的特异性沉淀为颗粒状(肉质的)。凝胶扩散试验中,使用肌肉注射法所制备的抗血清,出现两条沉淀带,一条弯带靠近抗原孔(完整的病毒),一条直带更靠近抗血清孔(降解的病毒)。静脉注射所得的抗血清只同扩散较慢的抗原起反应(Scott, 1968)。

亲缘关系 使用狭谱抗血清能把黄瓜花叶病毒的毒株分成两大组。第一组包括 Price 的黄化毒株和 Y 毒株,第二组包括大多数从英国种植的作物及花卉植物中分离到的毒株。使用广谱抗血清时,这两组毒株中有些毒株显示出血清学关系。第二组中有些毒株同从菊属及番茄上获得的番茄不孕病毒毒株的血清学关系较疏远(Brunt, Hollings and Stone, 私人通信; Lawson, 1967)。

在植株保护试验中,毒株彼此有完全或部分保护作用。Price 黄化毒株(使百日草出现坏死病斑)和菠菜毒株(使烟草出现坏死病斑)常作为对抗性病毒。有些研究者证明,黄瓜花叶病毒和番茄不孕病毒相互保护,而另外几种病毒则无。

汁液稳定性 烟草汁液中病毒的热钝化点(10分钟)约 70°C。稀释终点约  $10^{-4}$ , 在 20°C 下侵染性可保持 3~6 天。叶片提出液中加入还原剂(如 0.1% 巯基乙酸)或螯合剂(如 0.01M 二乙基二硫代氨基甲酸钠)能大大地稳定其侵染性。

纯化 用以下两种方法均可。接种的烟草,每公斤叶片可得 100~400 毫克病毒。

1. Scott (1963)法: 用 0.5M 柠檬酸缓冲液(pH6.5; 含 0.1% 的巯基乙酸)和等体积的氯仿研磨组织。液相以 0.005M 硼酸缓冲液(pH 9.0)透析。高速和低速离心反复三次,使病毒沉淀和澄清。以高速离心所得的沉淀再悬浮在硼酸缓冲液中。在 4°C 下操作。

2. Murant (1965)法: 用含 0.1% 巯基乙酸的 0.5M 磷酸缓冲液(pH 7.5)抽提组织。过滤后加入等体积的乙醚,搅动滤液。低速离心。两次高低速离心,使病毒沉淀和澄清,高速离心所得的沉淀再悬浮于 0.06M 磷酸缓冲液(pH 7.5)中。低速离心,将上清液的 pH 调至 5,再低速离心。将沉淀再悬浮于 0.06M 的缓冲液中,低速离心。在 4°C 下操作。

区带电泳可用来清除部分纯化病毒中的寄主成分(Van Regenmortel, 1966)。

质粒特性 高度稀释下沉降系数( $s_{20,w}$ ): 约 98 S。

分子量:  $5.8\sim 6.7\times 10^6$ 。

扩散系数 ( $D_{20}\times 10^{-7}$ 厘米<sup>2</sup>/秒): 1.23。

等电点: 约 pH 4.7。

部分比容(计算): 0.701。

电泳移动率:  $-8\times 10^{-5}$ 厘米<sup>2</sup>/秒/伏, pH7.0, 0.1M 缓冲液(S 毒株); 其它毒株的移动率可能与此不同。

260 毫微米吸收值(1 毫克/毫升, 1 厘米光程): 5.0。

260/280 比值: 1.65。

**质粒结构** 质粒为等轴对称, 直径约 30 毫微米(图 2), 180 个亚基排成五聚体和六聚体的形式; 质粒中空 (Finch et al., 1967)。电镜观察磷钨酸染色的毒株质粒时, 发现大多数质粒破碎, 如果预先固定(例如用 2% 的甲醛, 30 分钟), 便可避免质粒破碎。磷钨酸渗进质粒, 使反差减弱。

#### 质粒组成

RNA: 分子量约  $1\times 10^6$ , 大致为质粒重的 18%, 可能是单链。核苷酸的克分子百分比: G23.4; A24.3; C23.2; U29.1。在 0.02M 磷酸 ( $\text{KH}_2\text{PO}_4$ -NaOH) 缓冲液(pH7.2)中, RNA 的沉降系数( $s_{20,w}$ )是 23S, 但据报道附属成份为 13S 和 26S(Kaper et al., 1965)。

蛋白质: 亚基的分子量约  $3.2\times 10^4$ , 含有 287 个氨基酸残基。氨基酸组成(克分子%): 丙氨酸 6.0; 精氨酸 8.4; 门冬氨酸和门冬酰胺 10.4; 半胱氨酸 0; 谷氨酸 7.1; 甘氨酸 5.6; 组氨酸 1.4; 异亮氨酸 5.5; 亮氨酸 9.2; 赖氨酸 6.3; 甲硫氨酸 2.7; 苯丙氨酸 2.5; 脯氨酸 6.4; 丝氨酸 11.1; 苏氨酸 6.1; 色氨酸 0; 酪氨酸 3.8; 缬氨酸 7.6 (Van Regenmortel, 1967)。

其它成份: 未报道。

**病毒与细胞和组织的关系** 可能除分生组织外能感染所有的组织。未发现内含体。细胞质中发现类似病毒的质粒。

【注】 番茄不孕病毒寄主范围和特性都类似于黄瓜花叶病毒, 但它能使系统感染的心叶烟叶片发生严重畸形, 并发展成耳突。番茄不孕病毒只限于黄瓜和曼陀罗 (*Datura stramonium*) 的接种叶片上, 这与黄瓜花叶病毒不同, 在菊科植物上普遍发现番茄不孕病毒, 而黄瓜花叶病毒却很少见 (Hollings, 1955)。

苜蓿花叶病毒可能与黄瓜花叶病毒混淆。因为它的分布也很广, 在一些寄主上引起相似的症状, 也是经蚜虫以非持续方式传毒。但是苜蓿花叶病毒的多数毒株全年都可使菜豆发生局部病斑, 并且能系统侵染莧色藜和茵藜, 这些都与黄瓜花叶病毒不同。另外苜蓿花叶病毒具有与黄瓜花叶病毒不同的杆菌状质粒。

**参考文献** Anderson, *Phytopathology* 47:515, 1957; Badami, *Ann. appl. Biol.* 46:554, 1958; Bhargava, *Ann. appl. Biol.* 38:377, 1951; Doolittle, *Phytopathology* 6:145, 1916; Finch, Klug & Van Regenmortel, *J. mol. Biol.* 24:303, 1967; Francki, Randles, Chambers & Wilson, *Virology* 28:729, 1966; Hollings, *Ann. appl. Biol.* 43:86, 1955; Jagger, *Phytopathology* 6:148, 1916; Kaper, Diener & Scott, *Virology* 27:54, 1965; Kennedy, Day & Eastop, *A conspectus of aphids as vectors of plant viruses*. London, Commonwealth Institute of Entomology, 1962; Lawson, *Virology* 32:357, 1967; Murant, *Virology* 26:538, 1965; Price, *Phytopathology* 24:743, 1934; Price, *Amer. J. Bot.* 27:530, 1940; Schmelzer, *phytopath. Z.* 28:1, 1956; Scott, *Virology* 20:103, 1963; Scott, *Virology*, 34:79, 1968; Van Regenmortel, *Virology* 23:495, 1966; Van Regenmortel, *Virology* 31:391, 1967.

A. J. Gibbs

B. D. Harrison

## 2. 芜菁黄花叶病毒〔图版2〕

Turnip yellow mosaic virus R/1:1.9/34:S/S:S/Cl

Markham 和 Smith (1949) 记述。

别名

*Brassicavirus octahedron* (Rev. appl. Mycol. 38:677)

RNA 病毒, 质粒为等轴对称, 直径约 28 毫微米。寄主几乎只限于十字花科植物。西欧的几个地区有过报道。病叶中病毒浓度很高, 易汁液传毒, 在田间经跳甲传毒。

**主要病害** 引起各种芸苔属植物的花叶病。

**地理分布** 西欧。

**寄主范围和症状** 寄主几乎只限于十字花科植物。该科中多种植物都能经汁液接种感染 (Broadbent & Heathcote, 1958)。

**诊断寄主**

无明确的诊断寄主。许多毒株使大白菜 (*Brassica pekinensis*) 发生鲜黄或黄绿色花叶 (图 1), 但是还有一些毒株引起的症状较轻 (图 2)。苋色藜 (*Chenopodium amaranticolor*)、黄瓜 (*Cucumis sativus*)、烟草 (*Nicotiana tabacum*) 和菜豆 (*Phaseolus vulgaris*) 都不属于它的寄主。

**繁殖寄主**

大白菜是保存病毒和纯化病毒的良好材料。最适生长温度在 20~25°C。超过 25°C, 病毒增殖量减低。

**测定寄主**

没有真正的局斑寄主。多数毒株在大白菜上根据生长条件不同而发生不同的褪绿局部病斑。接种的幼苗在 15~20°C 下, 经人工光照 8000 勒克司 (或更强) 症状表现很明显。25°C 以上病斑不甚明显。有些毒株, 特别是从花叶的白色部位分离出来的毒株, 使大白菜产生坏死病斑。这些症状在 15~20°C 时最明显。

**株系** 剑桥培育株 (Markham & Smith, 1949)。英格兰剑桥原始培育株系, 是由关系密切的一些毒株混合组成的。花叶的叶片上颜色不同的部位包含着不同的毒株 (图 2)。单纯毒株的分离和保存是不可能的。单个病斑的分离株很快就恢复到和原始培育株系一样的混合株系。

北荣比州分离株 (Broadbent & Heathcote, 1958)。这种分离株与上述的培育株有明显血清学上的差别, 它使大多数寄主表现较轻的症状, 但可使花椰菜、甘蓝和孢子甘蓝出现十分严重的症状。

**株系的分群。** 西欧各地分离的株系根据蛋白质衣壳和 RNA 组成的研究, 可以明显地分成两类 (Symons et al., 1963)。它们主要区别是 RNA 组成中的胞嘧啶核苷酸含量不同 (第一类平均 38.2%, 第二类为 41.6%)。

**介体传播** 各种有咀嚼口器的昆虫能传毒 (Markham & Smith, 1949)。自然传毒最主

要的昆虫可能是跳甲(*Phyllotreta* 和 *Psylliodes* 的一些种类), 取食几分钟后就获毒, 也只要取食几分钟就能使植物感染。辣根猿叶虫(*Phaedon cochleariae*)及其幼虫也能传毒, 幼虫取食 1~3 分钟就能获毒。约经一天的停滞时间, 它们才能传毒。蛹期之后不再保持传毒能力。这些昆虫及其它食叶性昆虫的传毒可能纯属机械过程。

种子传播 未记载, 要进一步试验。

菟丝子传播 未试验。

血清学 核蛋白对兔子是较强的免疫原。蛋白质空壳无此特性。试管沉淀试验或琼脂免疫扩散试验的结果都较好。在沉淀试验中病毒外壳的蛋白质亚基与完整病毒外壳的抗血清无交叉反应。

亲缘关系 该病毒与野黄瓜花叶病毒 (McLeod & Markham, 1963) 及可可黄花叶病毒 (Brunt et al., 1965) 有远缘血清学关系。

汁液稳定性 大白菜汁液在 (pH 6.0) 70°C 下 10 分钟后, 病毒尚有一定的侵染性, 但温度升至 75°C 就完全失活。在 pH 7.5 下比 pH 6.0 下热钝化得更快。pH 6~7, 室温或 4°C 下, 侵染性要一周后才下降。完全发病植物的汁液, 稀释终点一般介于  $10^{-4}$  和  $10^{-6}$  之间。

纯化 易从大白菜植株中分离病毒, 产量较高 (每克鲜组织可得 0.5~2.0 毫克病毒)。Markham 和 Smith (1949) 的乙醇-硫酸铵法或 Matthews (1960) 的 pH 4.8 法都可以用来分离病毒。乙醇-硫酸铵法便于大量制备病毒: 当加入 30% 的乙醇时, 务必使温度保持在 15°C 以下。pH 4.8 法便于小量制备, 特别是几个样品同时制备时尤为方便。纯化的病毒可经氯化铯密度梯度离心, 把质粒分成几类。三分之一饱和度的硫酸铵能析出病毒的八面体结晶 (图 3)。

质粒特性 纯化的病毒含有两类主要的质粒, 无 RNA 的蛋白质空壳 (T) 和感染性的核蛋白 ( $B_1$ )。

高度稀释下沉降系数 ( $s_{20,w}$ ): 53~54 (T); 116~117 ( $B_1$ )。

分子量:  $3.6 \times 10^6$  (T),  $5.4 \times 10^6$  ( $B_1$ )。

扩散系数 ( $D_{20} \times 10^{-7}$  厘米<sup>2</sup>/秒): 1.51 (T), 1.55 ( $B_1$ )。

等电点: pH 3.75 (T 和  $B_1$ )

部分比容: 0.733 (T), 0.661 ( $B_1$ )。

260 毫微米吸收值 (1 毫克/毫升, 1 厘米光程): 0.96 (T), 9.6 ( $B_1$ )

260/280 比值: 0.81 (T), 1.51 ( $B_1$ )。

浮力密度 (克/毫升) (氯化铯中): 1.29 (T), 1.42 ( $B_1$ )。

氯化铯密度梯度纯化的病毒制剂除了 T 和  $B_1$  之外, 至少还有三个次要的核蛋白组份。 $B_2$  组份和  $B_1$  的 RNA 含量差不多, 但  $B_2$  在氯化铯中的浮力密度较高。 $B_0$  组份的 RNA 含量约为完整病毒的三分之二,  $B_{00}$  的 RNA 含量约为三分之一。这三个组份约为  $B_1$  的 1~3%。它们都无侵染性, 也不能增强  $B_1$  的侵染性 (Faed & Matthews, 未发表)。

质粒结构 正 20 面体对称, 直径约 28 毫微米。180 个蛋白质亚基组成 20 个六聚体和 12 个五聚体 (Finch & Klug, 1966)。

病毒负染色的电镜照片上显示 32 个形态亚基 (图 5), RNA 的一部分同它们相连。RNA 在蛋白质的外壳中的详细排列还不清楚 (Kaper, 1968)。

### 质粒组成

RNA: 分子量约为  $1.9 \times 10^6$ , 占质粒重 34%, 单链; 在侵染性病毒中可能是闭环。典型毒株核苷酸的克分子百分比: G17.2, A22.4, C38.3, U22.1。在  $0.01M$  tris 缓冲液中 (pH7.5),  $s_{20,w}$  为 21.8S。RNA 似乎只一个片段; 稍有破碎便失去侵染性。从感病的组织中能分离出一种碱基配对的双链病毒 RNA, 这种双链 RNA 能抗 RNA 酶。

蛋白质: 占质粒重的 66%, 质粒中可能只有一类蛋白质。典型毒株每个蛋白质亚基的分子量为 20,000, 有 189 个氨基酸 (Symons et al., 1963)。氨基酸成分见 Symons (1963)、Harris 和 Hindley (1965) 等工作。

其它成份: 还有一种聚酰胺, 可能是精脒 (约为质粒重的 0.7%)。质粒中无酶和类脂物质。

**病毒与细胞和组织的关系** 病毒存在于大白菜的所有组织, 包括顶端分生组织中, 但以叶片中的浓度最高。然而在花叶的深绿色部位病毒含量很低, 甚至无病毒, 这些部分在细胞学方面基本上是正常的。含病毒的叶肉细胞中, 叶绿体变圆, 并集成大量 X-体 (图 4) (Chalcroft & Matthews, 1966)。电镜揭示了这些叶绿体因不同毒株和侵染后不同时间可出现的各种各样的异常现象。最常见的现象是叶绿体中出现许多大小不同的小泡, 在靠近叶绿体的表面特别多。病毒合成的部位还不够明确, 但成熟的病毒质粒累积在细胞质内。据报道, 在感染的叶片中存在着病毒特异性的 RNA 聚合酶。

【注】芜菁花叶病毒是一种棒状病毒, 使芜菁和大白菜发生类似于芜菁黄花叶的外观症状, 但并不象芜菁黄花叶病毒那样引起叶绿体的异常变化。芜菁皱缩病毒和芜菁丛簇病毒是经机械传毒及跳甲传毒的, 在体外的稳定性也相似。芜菁丛簇病毒有相似的寄主范围, 多半限于十字花科植物, 两种病毒使这些寄主产生颇相似的症状。然而这两种病毒彼此没有亲缘关系, 同芜菁黄花叶病毒也无亲缘关系 (Broadbent & Heathcote, 1958; Symons et al., 1963)。芜菁皱缩病毒与芜菁丛簇病毒的质粒都只有一种沉降成份。芜菁黄花叶病毒侵染的叶片提出物经超离心分析, 只得到一个特有的沉降型 (图 6)。

Matthews 和 Ralph (1966) 对芜菁黄花叶病毒作过广泛的评述。

参考文献 Broadbent & Heathcote, *Ann. appl. Biol.* 46:585, 1958; Brunt, Kenten, Gibbs & Nixon, *J. gen. Microbiol.* 38:81, 1965; Chalcroft & Matthews, *Virology* 28:555, 1966; Finch & Klug, *J. molec. Biol.* 15:344, 1966; Harris & Hindley, *J. molec. Biol.* 13:894, 1965; Kaper, J. M. (1968) in *Molecular Basis of Virology*, Am. chem. Soc. Monograph 164. p. 1. Ed. H. Fraenkel-Conrat, New York: Reinhold; McLeod & Markham, *Virology* 19: 190, 1963; Markham & Smith, *Parasitology* 39:330, 1949; Matthews, *Virology*, 12:521, 1960; Matthews & Ralph. *Adv. Virus Res.* 12:273, 1966; Symons, Rees, Short & Markham, *J. molec. Biol.* 6:1, 1963.

R. E. F. Matthews

### 3. 雀麦花叶病毒〔图版3〕

**Brome mosaic virus R/1:1/22:S/S/S/(Ne)**

McKinney, Fellows 和 Johnston(1942)记述。

别名

Weidelgrasmosaik-Virus (*Rev. appl. Mycol.* 39:589)

Ryegrass streak virus (*Rev. appl. Mycol.* 44:152)

Trespenmosaik-Virus (*Rev. appl. Mycol.* 44:2517)

*Marmor graminis* (*Rev. appl. Mycol.* 23:427)

RNA 病毒, 质粒为等轴对称, 直径约 25 毫微米。易经汁液接种传毒, 能侵染许多单子叶植物和少数双子叶植物, 分布于温带地区, 据报道线虫(*Xiphinema* spp.)能传毒。

**主要病害** 许多禾本科植物发生轻度花叶。

**地理分布** 美国和欧洲。

**寄主范围和症状** 广泛分布于单子叶植物, 包括禾本科的 60 个属; 双子叶植物只限于 5 个科少数几个属(McKinney, 1944; Ohmann-Kreutzberg, 1963)。

**诊断寄主**

玉米(*Zea mays*), 多数甜玉米品种的幼苗发生原发病斑或线条斑(图 1), 继而出现系统坏死和死苗(图 2)。

**繁殖寄主**

大麦(*Hordeum vulgare*), 轻度花叶。

**测定寄主**

大叶藜(*Chenopodium hybridum*)(Rochow, 1959)(图 3)和曼陀罗(*Datura stramonium*)(Chiu & Sill, 1963), 都是局斑寄主。

**株系** 虽然从许多地区分到了病毒及变异株, 但直接地系统比较的资料尚未发表过。美国 McKinney 分离株(McKinney et al., 1942)作为典型毒株, 而 Sill (Chiu & Sill, 1963)的分离株通常认为是不同的另一毒株。

**介体传播** Schmidt, Fritzsche 和 Lehmann(1963)报道了唯一肯定的传毒试验, 认为挖掘线虫 [*Xiphinema paraelongatum* (*X. diversicaudatum*)] 及另外一种线虫(后来鉴定为 *X. coxi*) 为传毒介体。

**种子传播** 无报道。

**菟丝子传播** 不明。

**血清学** 病毒的抗原性一般(Moorhead, 1956)。在 pH 5 时进行琼脂扩散试验可得一条带, 但中性或 pH 更高可得两条或三条带(Hamilton, 1961)。

**亲缘关系** 病毒的所有分离株都进行了血清交叉反应, 定量的差异虽未报道, 但差异可能会有。

**汁液稳定性** 病毒在大麦汁液中, 热钝化点(10 分钟)为 79°C, 稀释终点界于  $1 \times 10^{-5}$  和

$3 \times 10^{-5}$  之间。病毒在风干组织中能存活一年以上。

**纯化** 当大麦汁液中病毒浓度大约为每升 1 克时是非常容易纯化的。根据 Bockstahler 和 Kaesberg (1962) 的方法, 采集接种两周左右的病组织, 在 pH 4.8 的 0.2M 醋酸缓冲液中研碎, 用纱布压榨匀浆物, 滤液在 4°C 下放置几小时直至过夜, 差速离心交替循环 2~3 次, 使病毒进一步纯化和浓缩, 沉淀再悬浮于 pH 5.0 的 0.1M 醋酸缓冲液中, 在 4°C 下贮存。

**质粒特性** 沉降系数( $s_{20,w}$ ): pH 3~6 时为 (87.3~0.47c) S, pH 7 以上时为 (78.7~0.64c) S (Incardona & Kaesberg, 1964), 其中 c 为核蛋白的浓度(毫克/毫升)。pH 3~6 时病毒沉降成分只有一种, 但 pH 7 或 7 以上时, 则因透析时间和离子强度不同, 病毒会发生不同程度的降解, 出现两种或更多的沉降成分。病毒在 pH 7 时失活。

分子量:  $4.6 \times 10^6$  (Bockstahler & Kaesberg, 1962)。

等电点: 离子强度 0.1(典型毒株)时, pH 约为 7.9。

电泳移动率:  $+1.41 \times 10^{-5}$  厘米<sup>2</sup>/秒/伏, pH 6, 离子强度为 0.1(典型毒株)。

260 毫微米吸收值(1 毫克/毫升, 1 厘米光程): 5.2, 未作散射校正。

260/280 比值: 1.7。

浮力密度: 在氯化铯中有两种密度群, 密度平均值接近 1.363 克/毫升。密度小的一群是末端脱掉 250 个核苷酸的 RNA, 并且可能无侵染力。

**质粒结构** 质粒为等轴对称(图 4), 用 pH 4.7 的 1% 醋酸铀染色, 直径约 250 毫微米, 有 180 个结构亚基以六聚体和五聚体方式堆集(Bancroft, Hills & Markham, 1967)。质粒含有小的而有时是显著的电子致密中心, 直径约 5~7.5 毫微米。

#### 质粒组成

RNA: 分子量为  $1 \times 10^6$ ; 在有些质粒中可能还有衍生的 RNA, 分子量为  $0.3 \times 10^6$  和  $0.7 \times 10^6$ 。RNA 为单链。核苷酸的克分子百分比: G28; A27; C21; U24。RNA 为质粒重的 21~22%, 沉降系数( $s_{20,w}$ ) 在 0.1M 氯化钾加  $2 \times 10^{-3}$  M 的二价阳离子溶液中 (pH 5.5), 三类 RNA 分别为 26.8S、22.3 S 和 14S (Bockstahler & Kaesberg, 1965)。

蛋白质: 亚基分子量约 20,300, 含 189 个氨基酸残基 (Stubbs & Kaesberg, 1964)。

**病毒与细胞和组织的关系** 未报道。

【注】病毒在物理特性方面类似于豇豆褪绿斑驳病毒和蚕豆斑驳病毒, 但血清上无关系。这些病毒不感染大麦或甜玉米。

**参考文献** Bancroft, Hills & Markham, *Virology* 31:354, 1967; Bockstahler & Kaesberg, *Biophys. J.* 2:1, 1962; Bockstahler & Kaesberg, *J. molec. Biol.* 13: 127, 1965; Chiu & Sill, *Phytopathology* 53:69, 1963; Hamilton, *Virology* 15: 452, 1961; Incardona & Kaesberg, *Biophys. J.* 4:11, 1964; McKinney, *Phytopathology* 34:993, 1944; WcKinney, Fellows & Johnston, *Phytopathology* 32:331, 1942; Moorhead, *Phytopathology* 46:498, 1956; Ohmann-Kreutzberg, *Phytopath. Z.* 47:1, 1963; Rochow, *Phytopathology* 49:126, 1959; Schmidt, Fritzsche & Lehmann, *Natur-wissenschaften* 50:386, 1963; Stubbs & Kaesberg, *J. molec. Biol.* 8:314, 1964.

J. B. Bancroft

## 4. 马铃薯 X 病毒〔图版 4〕

Potato virus X R/1:2. 1/6:E/E:S/(Fu)

Smith (1931) 记述。

别名

Potato latent virus (*Rev. appl. Mycol.* 11:595)

Potato mild mosaic virus (*Rev. appl. Mycol.* 22:367)

*Solanum* virus 1 (*Rev. appl. Mycol.* 17:52)

RNA 病毒, 质粒长形, 一般长度约 515 毫微米。大多数已知的寄主为茄科植物。主要靠接触传播, 极易经汁液接种传播。广泛分布于种植马铃薯的国家。

**主要病害** 马铃薯轻度花叶(图 5), 番茄花叶及矮化, 烟草斑驳或坏死环斑。

**地理分布** 分布于全世界马铃薯种植地区。

**寄主范围和症状** 极易经汁液接种传毒, 虽然有一些科的植物, 如苋科、藜科等也易感染, 但寄主范围主要限于茄科植物, 各种毒株所引起的症状很不一样。马铃薯的症状可从完全潜隐到严重坏死线条斑。

**诊断寄主**

曼陀罗(*Datura stramonium*) 非常易感。许多毒株使曼陀罗发生褪绿环, 后来变为花叶斑驳(图 4)。

许多毒株使烟草(*Nicotiana tabacum*) 及烟草属的其它植物产生环斑(图 1), 有的毒株也使它们产生斑驳。有些毒株在夏季温室的高温条件下无症状。

**繁殖寄主**

各种烟草和烟属的其它植物。

**测定寄主**

千日红(*Gomphrena globosa*) 是有效的局斑寄主(图 3)。主茎上长有 8~10 片叶子的植株, 中部的叶片最适于作测定之用。

**株系** 主要根据毒株在烟草上引起的症状分为许多小的变异株。根据血清反应可把毒株分成四组(Matthews, 1949), 根据对马铃薯不同品种的侵染性另外分成四组(Cockerham, 1955; Cockerham & Davidson, 1963), 按其热钝化点又可分为 3 组(Köhler, 1962)。

原来由马铃薯上分离出的毒株, 接到烟草上以后就失去再侵染马铃薯的能力 (Bercks, 1953)。

**介体传播** 主要靠接触传播。据报道, 殊种蚱蜢 (*Melanoplus differentialis*) (Walters, 1952) 和 绿丛螽斯 (*Tettigonia viridissima*) (Schmutterer, 1961) 能传毒。病毒可能经昆虫口器的机械作用传播。据报道集合壶菌 (*Synchytrium endobioticum*) 也可传毒 (Nienhaus & Stille, 1965)。

**种子传播** 未报道。

**菟丝子传播** 不能肯定菟丝子是否传毒; 病毒可侵染几种菟丝子 (Schmelzer, 1956)。



**血清学** 病毒的免疫原性强,在寄主植物中一般浓度较高,易用玻片沉淀法进行血清检查,沉淀为丛毛状。用病毒断片可作琼脂扩散试验(Tomlinson & Walkey, 1967)。

**亲缘关系** 马铃薯X病毒株系在血清上可分成四组(Matthews, 1949)。在植物交叉保护试验中,毒株之间有彼此完全保护、部分保护或者毫无保护作用。该病毒与下列长度相等或相似的病毒之间的血清学关系较远,如白三叶草花叶病毒,绣球花环斑病毒,仙人掌X病毒和三叶草黄花叶病毒。因为这些病毒还有另外一些共同特性,所以把它们归并在一起,形成马铃薯X病毒群(Brandes & Bercks, 1965)。

**汁液稳定性** 烟草汁液中病毒的热钝化点(10分钟)为68~76°C之间,因毒株不同而异。稀释终点界于 $10^{-5}$ 和 $10^{-6}$ 之间,20°C下侵染性能保持几周,加甘油可保持一年以上。

**纯化** 有几种较好的方法。病毒有聚集的趋势,为此, Francki 和 McLean (1968) 推荐如下方法:用活性炭及 DEAE-纤维素吸附净化植物汁液,然后经硅藻土过滤,超离心浓缩病毒,沉淀再悬浮于蒸馏水中。悬液用氯仿乳化,水相经超离心沉淀病毒。重复氯仿处理和超离心,病毒再悬浮于蒸馏水中。已发表的其它方法中,不管病毒是否可能聚集,植物汁液常常都用有机溶剂净化,例如 Pfankuch 和 Kausche (1938) 以等体积的水稀释汁液,加七分之一体积的氯仿搅拌 20 分钟。为了研究质粒的特性,净化过程要快,因为有机溶剂与植物汁液接触的时间太长会引起蛋白质亚基降解(Koenig et al., 1970)。

**质粒特性** 高度稀释下沉降系数( $s_{20,w}$ ): 117.7 S。

分子量:  $35 \times 10^6$  (Reichmann, 1959)。

等电点: pH 4.4。

部分比容: 0.73 厘米<sup>3</sup>/克。

电泳移动率:  $-4 \times 10^{-6}$  厘米<sup>2</sup>/秒/伏,用 0.06M 磷酸缓冲液, pH7.0 (Bawden & Kleczkowski, 1959)。

260 毫微米吸收值(1 毫克/毫升, 1 厘米光程): 2.97 (Paul, 1959)。

260/280 比值: 1.20 (Paul, 1959)。

**质粒结构** 质粒为弯曲纤维状(图 2),有螺旋结构,一般长度约 515 毫微米,直径约 13 毫微米 (Brandes, 1964),有横纹结构和直径 3.4 毫微米的空心,螺距 3.4 毫微米 (Varma et al., 1968),每圈约 10 个亚基 (Wilson & Tollin, 1969)。

#### 质粒组成

**RNA:** 分子量  $2.1 \times 10^6$ ,单链。核苷酸克分子百分比: G22; A32; C24; U22。RNA 占质粒重的 6% 左右 (Knight, 1963)。

**蛋白质:** 迅速纯化的病毒蛋白质亚基分子量为  $3.0 \times 10^4$ ;与粗汁液接触时间较长,变为  $2.2 \sim 2.4 \times 10^4$  (Koenig et al., 1970; Miki & Knight, 1968)。Shaw 和 Larson (1962), Shaw, Reichmann 和 Hatt (1962), 及 Miki 和 Knight (1968) 报道了不同毒株蛋白质中的氨基酸组成。环斑毒株(克分子百分比)是:丙氨酸 13.4;精氨酸 6.3;门冬氨酸和门冬酰胺 11.3;谷氨酸和谷酰胺 9.4;组氨酸 1.2;异亮氨酸 5.5;亮氨酸 5.1;赖氨酸 6.4;甲硫氨酸 4.2;苯丙氨酸 7.3;脯氨酸 7.2;丝氨酸 6.4;苏氨酸 13.8;酪氨酸 1.4;缬氨酸 6.2 (Shaw, Reichmann & Hatt, 1962)。

**病毒与细胞和组织的关系** 在侵染的早期阶段,病毒主要出现在曼陀罗和马铃薯的栅状组织细胞中,很少在表皮细胞中。质粒逐步扩散开,或聚集成堆,或成 X-体。聚集体能占