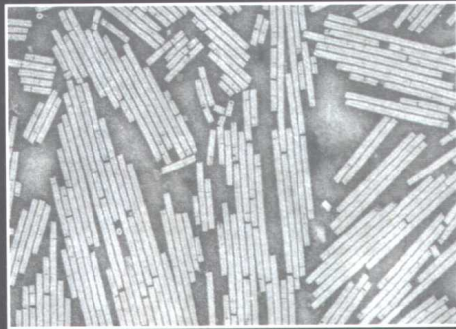
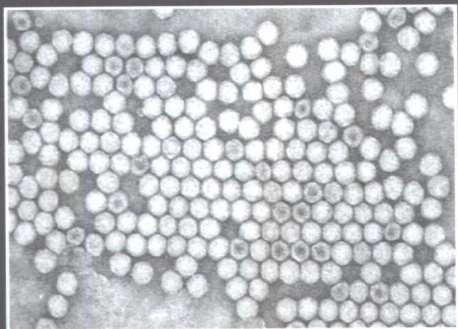


植物病毒 分类图谱

洪 健 李德葆 周雪平 主编



科学出版社

植物病毒分类图谱

洪 健 李德葆 周雪平 主编

科学出版社

2001

内 容 简 介

本书是我国首部植物病毒形态图谱。全书以国际病毒分类委员会 ICTV 的最新病毒分类系统为依据,在收集国际上最新的植物病毒数据资料的基础上,结合作者多年的观察研究成果编写而成,共涉及 15 科、48 属及科未确定的 24 属植物病毒,还包括未分类病毒、植物病毒卫星和类病毒。全书采用图文对照的形式,以 136 幅制作精美、特征明显的电子显微镜照片展示了植物病毒、植物病毒卫星和类病毒的形态结构,以简练的文字介绍了病毒特性、基因组特征、抗原特性、细胞病理、寄主类型、传播途径、地理分布等方面的信息。

本书可供从事病毒学、植物病理学、生物学、植物检疫、电镜的科研教学工作、院校师生和农业科技人员参考。

图书在版编目(CIP)数据

植物病毒分类图谱/洪健,李德葆,周雪平主编.—北京:科学出版社,2001.12

ISBN 7-03-009878-1

I. 植… II. ①洪… ②李… ③周… III. 植物病毒-图谱 IV. S432.4-64

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2001)第 079705 号

科学出版社 出版

北京东黄城根北街16号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

源海印刷厂 印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2001年12月第一版 开本:787×1092 1/16

2001年12月第一次印刷 印张:18 插页:68

印数:1—2 300 字数:628 000

定价:110.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换〈新欣〉)

主 编 洪 健 李德葆 周雪平

编 委 (按姓氏笔画为序)

李德葆 张仲凯 周雪平 国际翔

洪 健 高其康 徐 颖 黎军英

序

科学技术的迅速发展,极大地推动了病毒学的研究进程。关于植物病毒的分类,已从原先以形态学和寄主反应、传播媒介等比较单一的特征为依据,发展到分子生物学和传统生物学手段紧密结合,以病毒的基因组成、形态结构、生理生化特性和血清学等多项特征为依据进行系统分类。在这种情况下,编辑、整理一本全面系统地介绍植物病毒分类及形态结构的图谱专著,对于我国植物病毒的研究工作和生产实践显得十分迫切和必要,这也是我多年来的夙愿。由浙江大学洪健、李德葆、周雪平三位教授主编的《植物病毒分类图谱》一书,以2000年9月国际病毒分类委员会(ICTV)最新发表的病毒分类第七次报告为依据,充分吸收了国内外发表的大量植物病毒文献资料,并结合了自己的研究工作整理而成,为我们提供了一份翔实的资料。

本书的特点是内容丰富、文字简练、图文并茂,系统地描述了植物病毒15个科、72个属以及植物病毒卫星和类病毒的形态特征、基因组特征、抗原特性、细胞病理学特征、生物学特性等。附录中的植物病毒分属检索表和世界植物病毒名录对于读者备查以及统一规范的病毒名称翻译亦是十分有用的。本书拥有的信息量很大,是一本不可多得的工具资料专著,对于从事生物学、农学、植物保护、植物检疫等相关领域的科技人员及生产实践人员都相当实用。

本书的另外一个特点是展示了大量印制精美的电镜照片。据我所知,作者自20世纪80年代起,在应用电子显微镜研究植物病毒形态及细胞病理学方面做了大量工作,对于我国常见的大田作物、蔬菜、果树、花卉、药用植物病毒都有涉及,积累了一批高质量的照片。在本书中作者所拍摄的照片其制作质量完全能与国外专著中的电镜照片相媲美,反映了在电镜的应用技能方面已达很高水平,这是相当令人高兴的事。我国的电镜数量很多,从事电镜工作的人员不少,本书的成功出版,也为电子显微镜在各学科领域的应用提供了借鉴。

毋庸置疑,这本植物病毒分类图谱的出版,对于推动我国植物病毒学发展以及在生产实践中指导植物病毒的诊断鉴定,必将产生重要的影响。我作为同行先睹为快,并欣以为序。

中国科学院院士
中国科学院微生物研究所研究员



2001年11月8日

前 言

1997年10月,在山东泰安召开的全国农林电子显微学学术交流会上,几位长期从事植物病毒研究工作的同志商榷合作编著一本植物病毒的电子显微镜图谱。我国应用电镜研究植物病毒可追溯到20世纪50~60年代,中国科学院微生物研究所、上海生物化学研究所、武汉病毒研究所、中国农业科学院原子能研究所、复旦大学、浙江大学等都是最早涉足该领域的单位,随着后来电镜在各科研院所和高等院校中日益普及,更多的研究者应用了这一工具探索植物病毒的奥秘。多年来大量图片资料的积累,编辑整理一本全面系统介绍植物病毒形态结构及分类的图谱专著,已成为必要。我们实验室从事植物病毒研究40余年,对植物病毒分类有广泛系统的资料积累,同时也比较早地开始了电镜的应用。先后系统观察研究了我国常见的大田作物、蔬菜、果树、花卉、药用植物病毒几十种,建立了一整套植物病毒电镜研究的技术方法,积累了一批高质量的电镜照片,为本书的编写打下了基础。

目前世界植物病毒种类已经达909种,而我国所报道的仅为100多种,有些科、属还没有一例报道,加上仪器和实验技术水平的限制,还缺乏相应的电镜照片。我们从植物病毒分类的角度,结合病毒形态学及病毒-寄主相互作用的超微结构,编写这本《植物病毒分类图谱》,虽然侧重于电子显微镜下的病毒超微形态结构,但希望能较为全面地系统描述植物病毒15个科、72个属及植物病毒卫星和类病毒的特性,为从事生物学、农学、植物保护等相关领域的科技人员及生产实践人员提供一份翔实的资料。

本书以2000年9月国际病毒分类委员会(ICTV)最新发表的病毒分类第七次报告为依据,同时参考了澳大利亚的植物病毒数据库(VIDE,1997年版)和英联邦应用生物学家协会发表的*Descriptions of Plant Viruses*(1998年,2000年光盘版)的资料,充分吸收国内外前人已发表的植物病毒文献资料整理而成。本书所用的电镜照片,大部分是作者在近20年病毒研究工作中拍摄的,有一些由国内其他实验室提供(图版中已标明)。凡是国内已经报道的植物病毒属,我们尽可能采用国内学者的照片。对于一些我国尚未发现报道的病毒属,以及有些我国虽有报道但没有理想电镜照片的病毒属,引用了国外的资料。引用图版主要来源于*Atlas of Plant Viruses*、*Handbook of Plant Virus Infections Comparative Diagnosis*、*The Plant Viruses*、*The Atlas of Insect and Plant Viruses*、*Descriptions of Plant Viruses*等专著或数据库。

书中病毒的中文名称,主要参照《植物病毒名称及其归属》(谢联辉等,1999)、《新英汉病毒学词典》(田波,1997)、《植物病毒分类》(张成良等,1996)、《病毒名称》(朱关福等,1987)等。一些新病毒种名中的植物名称主要依据《新编拉汉英植物名称》、《中国种子植物科属词典》、《拉汉药用植物名称和检索手册》、《英拉汉杂草名称》等,地名主要依据《世界地名翻译手册》等翻译。对于有些原先翻译不够规范或明显有误的名称作了修订,例如:矮牵牛应为碧冬茄(*Petunia*),荷兰石竹应为麝香石竹



(carnation), 石刁柏应为天门冬 (*Asparagus*), 越桔应为乌饭树 (blueberry), 高凉菜应为伽蓝菜 (*Kalanchoe*)。在绿萝病毒属 (*Aureusvirus*) 中仅有一个种 *Pothos latent virus*, 其自然寄主为绿萝 (*Epipremnum aureum*), 据《中国植物志》13卷第2分册29页记载, 绿萝早期曾定名为 *Pothos aurea* 和 *Scindapsus aureus*, 因此 *Pothos* 在此不应称为“石柑子”。另外还有个别病毒种名无法给出恰当的中文名称, 将留待同行们进一步研究确定原名。

本书的编著得到了国家教育部陈至立部长以及浙江省教育厅领导的关心和支持。还得到了田波院士、谢联辉院士、张立人教授、崔星明教授、兰盛银教授、李成研究员等诸多专家同行的指教。除编著者外, 陈剑平研究员、陈集双教授以及薛朝阳、戚益军、蒋军喜、谢艳、陶小荣、徐均焕、蔡红、孔宝华、伦旋等同志参与部分工作或提供了电镜照片。

本书的出版得到浙江省教育厅专项经费资助。相关的研究工作得到国家自然科学基金、浙江省自然科学基金、青年科技人才专项资金、浙江省教育厅重点项目等有关研究经费的支持。

在此一并致谢!

由于编著者的水平有限, 加之植物病毒学研究发展甚快, 书中的疏漏、不当或错误之处在所难免, 敬请广大读者和同行们批评指正!

编著者

2001年5月于杭州华家池
浙江大学生物技术研究所

目 录

序	
前言	
第一章 绪论	(1)
一、概述	(1)
二、植物病毒的形态、结构和组成	(2)
三、植物病毒的分类	(10)
四、植物病毒的诊断和鉴定	(18)
第二章 双生病毒科 <i>Geminiviridae</i>	(28)
一、玉米线条病毒属 <i>Mastrevirus</i>	(29)
二、曲顶病毒属 <i>Curtovirus</i>	(31)
三、菜豆金色花叶病毒属 <i>Begomovirus</i>	(33)
第三章 花椰菜花叶病毒科 <i>Caulimoviridae</i>	(39)
一、花椰菜花叶病毒属 <i>Caulimovirus</i>	(40)
二、碧冬茄脉明病毒属 <i>Petunia vein clearing-like viruses</i>	(42)
三、大豆褪绿斑驳病毒属 <i>Soybean chlorotic mottle-like viruses</i>	(43)
四、木薯脉花叶病毒属 <i>Cassava vein mosaic-like viruses</i>	(44)
五、杆状 DNA 病毒属 <i>Badnavirus</i>	(45)
六、水稻东格鲁杆状病毒属 <i>Rice tungro bacilliform-like viruses</i>	(47)
第四章 伪病毒科 <i>Pseudoviridae</i>	(50)
第五章 转座病毒科 <i>Metaviridae</i>	(53)
第六章 双分病毒科 <i>Partitiviridae</i>	(55)
一、 α -隐潜病毒属 <i>Alphacryptovirus</i>	(56)
二、 β -隐潜病毒属 <i>Betacryptovirus</i>	(57)
第七章 呼肠孤病毒科 <i>Reoviridae</i>	(59)
一、植物呼肠孤病毒属 <i>Phytoreovirus</i>	(60)
二、斐济病毒属 <i>Fijivirus</i>	(64)
三、水稻病毒属 <i>Oryzavirus</i>	(67)
第八章 弹状病毒科 <i>Rhabdoviridae</i>	(71)
一、细胞核弹状病毒属 <i>Nucleorhabdovirus</i>	(75)
二、细胞质弹状病毒属 <i>Cytorhabdovirus</i>	(76)
第九章 布尼亚病毒科 <i>Bunyaviridae</i>	(79)
第十章 伴生病毒科 <i>Sequiviridae</i>	(83)
一、伴生病毒属 <i>Sequivirus</i>	(83)
二、水稻矮化病毒属 <i>Waikavirus</i>	(84)



第十一章 豇豆花叶病毒科 <i>Comoviridae</i>	(87)
一、豇豆花叶病毒属 <i>Comovirus</i>	(89)
二、蚕豆病毒属 <i>Fabavirus</i>	(91)
三、线虫传多面体病毒属 <i>Nepovirus</i>	(93)
第十二章 马铃薯 Y 病毒科 <i>Potyviridae</i>	(98)
一、马铃薯 Y 病毒属 <i>Potyvirus</i>	(100)
二、甘薯病毒属 <i>Ipomovirus</i>	(106)
三、柘橙病毒属 <i>Macluravirus</i>	(107)
四、黑麦草花叶病毒属 <i>Rymovirus</i>	(108)
五、小麦花叶病毒属 <i>Tritimovirus</i>	(109)
六、大麦黄花叶病毒属 <i>Bymovirus</i>	(111)
第十三章 黄症病毒科 <i>Luteoviridae</i>	(115)
一、黄症病毒属 <i>Luteovirus</i>	(117)
二、马铃薯卷叶病毒属 <i>Polerovirus</i>	(119)
三、耳突花叶病毒属 <i>Enamovirus</i>	(120)
第十四章 番茄丛矮病毒科 <i>Tombusviridae</i>	(124)
一、绿萝病毒属 <i>Aureusvirus</i>	(126)
二、燕麦病毒属 <i>Avenavirus</i>	(127)
三、麝香石竹斑驳病毒属 <i>Carmovirus</i>	(128)
四、麝香石竹环斑病毒属 <i>Dianthovirus</i>	(130)
五、坏死病毒属 <i>Necrovirus</i>	(132)
六、玉米褪绿斑驳病毒属 <i>Machlomovirus</i>	(134)
七、黍病毒属 <i>Panicovirus</i>	(136)
八、番茄丛矮病毒属 <i>Tombusvirus</i>	(137)
第十五章 雀麦花叶病毒科 <i>Bromoviridae</i>	(142)
一、苜蓿花叶病毒属 <i>Alfamovirus</i>	(143)
二、雀麦花叶病毒属 <i>Bromovirus</i>	(145)
三、黄瓜花叶病毒属 <i>Cucumovirus</i>	(147)
四、等轴不稳环斑病毒属 <i>Iilarvirus</i>	(150)
五、油橄榄病毒属 <i>Oleavirus</i>	(152)
第十六章 长线形病毒科 <i>Closteroviridae</i>	(156)
一、长线形病毒属 <i>Closterovirus</i>	(157)
二、毛形病毒属 <i>Crinivirus</i>	(160)
第十七章 未归入科的病毒属	(163)
一、矮缩病毒属 <i>Nanovirus</i>	(164)
二、巨脉病毒属 <i>Varicosavirus</i>	(167)
三、纤细病毒属 <i>Tenuivirus</i>	(169)
四、蛇形病毒属 <i>Ophiovirus</i>	(172)
五、南方菜豆花叶病毒属 <i>Sobemovirus</i>	(174)



六、玉米雷亚朵非纳病毒属 <i>Marafivirus</i>	(177)
七、悬钩子病毒属 <i>Idaeovirus</i>	(179)
八、芜菁黄花叶病毒属 <i>Tymovirus</i>	(181)
九、形影病毒属 <i>Umbravirus</i>	(184)
十、欧尔密病毒属 <i>Ourmiavirus</i>	(187)
十一、烟草花叶病毒属 <i>Tobamovirus</i>	(189)
十二、烟草脆裂病毒属 <i>Tobravirus</i>	(193)
十三、大麦病毒属 <i>Hordeivirus</i>	(195)
十四、真菌传杆状病毒属 <i>Furovirus</i>	(198)
十五、马铃薯帚顶病毒属 <i>Pomovirus</i>	(201)
十六、花生丛簇病毒属 <i>Pecluvirus</i>	(203)
十七、甜菜坏死黄脉病毒属 <i>Benyvirus</i>	(206)
十八、发形病毒属 <i>Capillovirus</i>	(209)
十九、纤毛病毒属 <i>Trichovirus</i>	(212)
二十、葡萄病毒属 <i>Vitivirus</i>	(214)
二十一、麝香石竹潜隐病毒属 <i>Carlavirus</i>	(216)
二十二、马铃薯 X 病毒属 <i>Potexvirus</i>	(220)
二十三、青葱 X 病毒属 <i>Allexivirus</i>	(224)
二十四、凹陷病毒属 <i>Foveavirus</i>	(226)
第十八章 未分类的植物病毒	(229)
第十九章 植物病毒卫星	(232)
一、烟草坏死卫星病毒亚组	(232)
二、单链卫星 DNA	(233)
三、大单链卫星 RNA 亚组	(233)
四、小线状单链卫星 RNA 亚组	(234)
五、环状单链卫星 RNA 亚组	(234)
第二十章 类病毒	(237)
一、马铃薯纺锤形块茎类病毒属 <i>Pospiviroid</i>	(240)
二、啤酒花矮化类病毒属 <i>Hostuviroid</i>	(241)
三、椰子死亡类病毒属 <i>Cocadviroid</i>	(241)
四、苹果锈果类病毒属 <i>Apscaviroid</i>	(241)
五、锦紫苏类病毒属 <i>Coleviroid</i>	(242)
六、鳄梨日斑类病毒属 <i>Avsunviroid</i>	(242)
七、桃潜隐花叶类病毒属 <i>Pelamoviroid</i>	(243)
附录一、植物病毒的目、科、属名称来源	(245)
附录二、植物病毒分属检索表	(248)
附录三、世界植物病毒名录	(252)
图版	(277)

第一章 绪 论

一、概 述

病毒 (virus) 是一种由核酸和蛋白质外壳组成的具有侵染活性的细胞内寄生病原体, 也是迄今为止人们在超微世界里所认识的最小生物之一。它一方面具有生物的基本特征, 另一方面又具有化学大分子物质的特性, 纯化后可以形成结晶, 独立存在于空气、土壤或水中。一旦遇到合适的寄主, 就能通过一定的传染途径侵入细胞, 复制自己, 表现出生命来。关于病毒的定义随着人们对病毒性状的了解而不断有所修改, Matthews (1991) 给病毒下的最新定义为: 病毒是一组 (一种或一种以上) DNA 或 RNA 核酸模板分子, 包裹在蛋白或脂蛋白外壳内, 在合适的寄主细胞中借助于寄主蛋白合成体系以及物质和能量完成自我复制, 伴随核酸突变而发生变异。植物病毒作为一类侵染被子植物、裸子植物和蕨类植物的重要病原物, 在全世界范围内引起农作物、果树、花卉、牧草、药用植物的病害, 造成产量和品质的下降, 严重影响人类的生产生活, 因此它是当今世界丰富的生物资源中最重要的生物种类之一。

历史上对植物病毒病的研究始于 19 世纪后期, 但有关植物病毒病的记述则可一直追溯到公元 752 年一首日本诗歌所描绘的, 后来被证实由一种双生病毒引起的林泽兰黄化病。在欧洲, 16 世纪中叶至 17 世纪早期, 荷兰人将病毒感染的碎色花瓣郁金香奉为极品, 一个受感染植株的球茎可以换到数头牲畜、几吨谷物、成千磅干酪, 甚至一个磨坊。1886 年德国的 Mayer 第一次描述了烟草花叶病, 并证明能通过汁液传播。1892 年, 俄罗斯的 Ivanowski 证明了烟草花叶病株的汁液经细菌过滤器过滤后仍保持侵染性, 但仍然认为是由于通过了细菌过滤器裂隙的细菌所造成。1898 年荷兰的 Beijerinck 重复了上述实验结果, 还证实这种病原物能通过琼脂凝胶扩散, 他认为这种病原物不是细菌, 而是一种“侵染性活液”, 并正式提出了“filterable virus”一词。1935 年美国的 Stanley 首先获得了烟草花叶病毒 (TMV) 结晶, 他认为这是蛋白质。1935~1937 年, 英国的 Bawden 和 Pirie 证实了 TMV 的结晶是一种核蛋白。1931 年, 德国柏林工科大学高压实验室的 Ruska 和他的导师 Knoll 一起建立了第一个以电子束成像的电子光学装置, 成为最早电子显微镜雏形, 几年以后商品化的透射电镜在德国西门子公司问世。1939 年, 德国的 Kausche、Pfankuch 和 Ruska 应用最新装备的电子显微镜第一次看到了 TMV 长形粒子 (图版 1.1), 证实了原先用其他实验手段所推断的形态。1953 年, Luria 写了第一本“General Virology” (《普通病毒学》), 1955 年第一卷“Journal of Virology” (《病毒学杂志》) 出版, 从此拉开了现代病毒学研究的历史帷幕。在过去几十年的发展过程中, 以传统的理论和方法为基础, 结合现代生命科学新技术、新方法的应用, 使植物病毒学的研究焕然一新, 在理论和实践上都取得了重大进展。

近些年来, 植物病毒病在世界各国的危害日趋严重, 所发现和报道的病毒种类日益



增多, 国际病毒分类委员会 (International Committee on Taxonomy of Viruses, ICTV) 于 2000 年最新发表的病毒分类第七次报告所收录的植物病毒已达 909 种 (包括确定种和暂定种), 分别归属于 15 个科、72 个属。要控制植物病毒病危害, 病毒的分类和诊断鉴定是首先要做的工作。目前分类的依据和分类系统已开始趋于成熟, 病毒检测技术也正在不断更新和完善中。如同其他病原的检测鉴定一样, 植物病毒检测的基本内容包括形态学特征、理化特性、基因组结构、抗原特性和生物学特性等几个方面, 涉及到生物学测定、血清学测定、生理生化测定、电镜技术、分子生物学技术等多种手段。虽然当今迅速发展的分子生物学技术为我们提供了更为灵敏、简便的病毒检测方法, 但一些传统技术仍是研究工作的基础。随着科学技术的飞速发展, 人们对植物病毒的形态结构、基因组结构及功能、病毒复制过程、病毒与寄主植物之间相互作用的深入了解, 将会逐步揭示病毒的本质, 为最终解决植物病毒病害问题奠定基础。

植物病毒学这门分支学科在其形成与发展历程中, 与现代生物学的核心学科——分子生物学相互交叉, 关系十分密切。事实上, 植物病毒作为最简单的生命单元之一, 以其遗传背景较为简单和便于研究等特点, 对当代生命科学的发展作出了重要贡献。对 TMV 的研究明确了病毒是不同于细菌和真菌的新一类病原物, 从此开创了病毒学的新纪元。TMV 不但是第一个被发现的病毒, 也是首先被提纯、结晶和电镜观察的病毒。通过 TMV 人们又发现了病毒的核蛋白本质、核酸的侵染性, 发现并建立了蛋白亚基规则排列包围核酸的粒子模型, 获得了有关病毒装配的重要知识。TMV 还是首先被用于植物转基因的材料。近年来, 植物病毒作为载体已用于表达外源蛋白, 而马铃薯 X 病毒 (PVX)、烟草脆裂病毒 (TRV) 等已作为研究植物“基因沉默”调控的有力工具。这些在植物病毒学领域中里程碑式的事件将永远载入生命科学的发展史册。

二、植物病毒的形态、结构和组成

(一) 植物病毒的形态结构

植物病毒粒子 (virion) 是指完整成熟的、具有侵染力的病毒, 主要由两类生物大分子即核酸与蛋白质构成。具有侵染性的核酸常称作基因组 (genome), 核酸携带有病毒复制所必需的遗传信息, 被包裹在蛋白质外壳内。起保护作用的蛋白质外壳称为衣壳 (capsid), 衣壳由许多单个蛋白亚基或多肽链组成 (图 1.1), 蛋白亚基又称结构单位 (structure unit)。不同病毒的蛋白亚基排列方式是不同的, 有的病毒中几个亚基可组成形态学单位 (morphologic unit) 或称为壳粒 (capsomer), 有些病毒 (如 TMV) 的壳粒由一个蛋白亚基组成, 即形态学单位等于结构单位。有些病毒粒子 (如弹状病毒科的病毒) 外还具有包膜 (envelope) 或称囊膜, 包被在病毒核蛋白外, 包膜由脂类、蛋白质和多糖组成, 其主要成分来自于寄主的细胞膜或核膜, 包膜内的核蛋白心称为核衣壳 (nucleocapsid)。

1. 病毒的形态

植物病毒的基本形态可以分为以下几种类型 (图版 2, 图版 3):

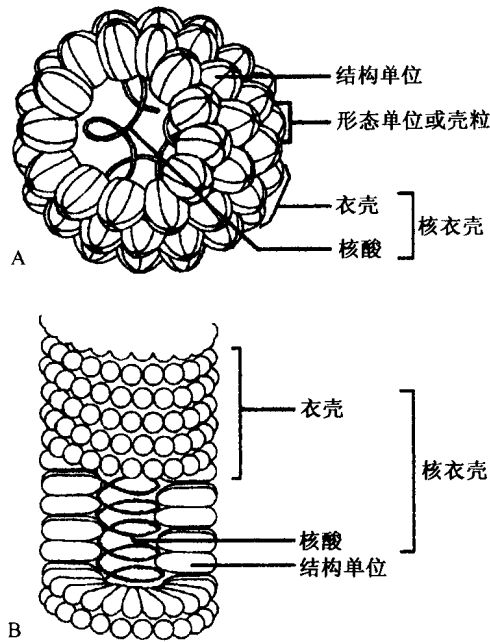


图 1.1 植物病毒两种主要对称结构

A. 等轴对称; B. 螺旋对称

(1) 等轴状 (或称球状): 病毒粒子呈二十面体对称, 直径在 30nm 左右的等轴状病毒有单分体的番茄丛矮病毒科、伴生病毒科、黄症病毒科、南方菜豆花叶病毒属、芜菁黄花叶病毒属、玉米雷亚朵非纳病毒属, 有二分体的豇豆花叶病毒科、悬钩子病毒属以及双分病毒科, 有三分体的雀麦花叶病毒属、黄瓜花叶病毒属、等轴不稳环斑病毒属。另外还有直径大于 50nm 的等轴状病毒, 如花椰菜花叶病毒科中的花椰菜花叶病毒属等 4 个属、番茄斑萎病毒属、呼肠孤病毒科中的植物呼肠孤病毒属等 3 个属。等轴状病毒中最大的粒子直径为 70nm (呼肠孤病毒科), 最小为 17nm (烟草坏死卫星病毒)。

(2) 杆状: 病毒粒子呈螺旋对称的刚直杆状, 中央轴芯清晰可见, 包括 300nm × 18nm 单一长度的烟草花叶病毒属, 有两种长度短杆状粒子的烟草脆裂病毒属、真菌传杆状病毒属、花生丛簇病毒属, 有三种或三种以上长度杆状粒子的大麦病毒属、马铃薯帚顶病毒属和甜菜坏死黄脉病毒属等。

(3) 线状: 病毒粒子呈柔软弯曲或较直的螺旋对称线状, 包括马铃薯 Y 病毒科和长线形病毒科计 8 个属, 以及马铃薯 X 病毒属、发形病毒属、纤毛病毒属、葡萄病毒属、麝香石竹潜隐病毒属、青葱 X 病毒属、凹陷病毒属等, 其中病毒粒子最长的是长线形病毒属, 大小为 2000nm × 12nm。

(4) 杆菌状: 病毒粒子呈两端圆滑、侧边平行的杆菌状, 包括杆状 DNA 病毒属、水稻东格鲁杆状病毒属, 以及具有多种长度粒子的苜蓿花叶病毒属、油橄榄病毒属、欧尔密病毒属等。

(5) 弹状: 病毒粒子为 170~380nm × 55~100nm 左右大小的弹状, 如弹状病毒科的细胞质弹状病毒属和细胞核弹状病毒属。



(6) 双联体：病毒粒子为 18nm×30nm 两两相联的双联体结构，如双生病毒科中的玉米线条病毒属、曲顶病毒属、菜豆金色花叶病毒属。

(7) 细丝状：是一种比较特殊的病毒形态，呈螺旋状、分枝状或环状细丝，如纤细病毒属、蛇形病毒属。

2. 病毒的结构

病毒的基本结构是核蛋白，内部是作为遗传物质的核酸，外面是起保护作用的蛋白质外壳。病毒的外壳蛋白由核酸所编码，病毒的基因组虽然比较小，但仍携带了生命的基本信息。Crick 和 Watson (1956) 首次提出病毒的外壳蛋白是由许多相同的蛋白质亚基组成，并以一定的方式装配，后经 X 射线衍射和电镜观察得到了证实。对多数植物病毒来说，外壳蛋白的主要成分只是少数几种蛋白质，这些蛋白亚基根据物理学及几何学原理装配成一定的衣壳形式，使病毒结构处于自由能最低的状态，因而也最稳定。植物病毒的衣壳结构主要有以下几种类型。

(1) 螺旋对称结构 (helical symmetry)：许多杆状病毒的蛋白亚基装配成螺旋状，TMV 是这类结构的典型代表 (图 1.2)。TMV 粒子长 300nm，直径 18nm，蛋白外壳共有 2130 个亚基以右手螺旋排列，每转一圈有 16 1/3 个亚基，螺距为 2.3nm。每转三圈亚基的位置重复一次，因此螺旋周期为 6.9nm，每一周期含有 49 个蛋白亚基，整个共有 130 圈。圆柱体中心有一直径为 4nm 的轴芯 (axial hole canal)，在电镜下可清楚地看到。病毒的 RNA 链以螺旋形状盘绕在蛋白亚基之中，离中心轴距离为 4nm，每个蛋白亚基结合有 3 个核苷酸，RNA 完全被包被。TMV 的每个蛋白亚基分子质量为 17.5kDa (158 个氨基酸)，核酸长 6.4kb，占病毒粒子重量的 5%~6%。提纯的 TMV 粒子可以首尾相连，形成不同的长度，其长度受到提纯缓冲液 pH、离子强度、温度等因素的影响。

除了烟草花叶病毒属等 8 个杆状病毒属的病毒为螺旋对称结构以外，马铃薯 Y 病毒科、长线形病毒科、马铃薯 X 病毒属、麝香石竹潜隐病毒属、发形病毒属等 9 个线状病毒科或属也都是螺旋对称结构。

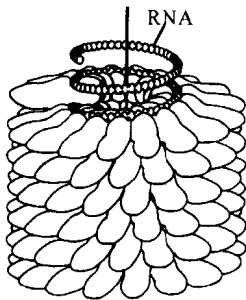


图 1.2 烟草花叶病毒 (TMV) 粒子螺旋对称结构

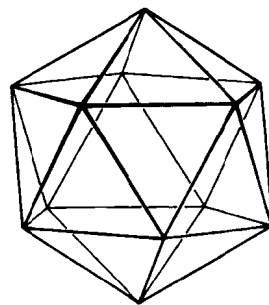


图 1.3 正二十面体模式图

(2) 等轴对称结构 (isometric symmetry)：等轴状病毒粒子外壳蛋白亚基的排列方式基本相似，经 X 射线衍射和电镜观察证明，它们都排列成一种正二十面体对称结构 (icosahedral symmetry)，由 20 个等边三角形面、12 个顶点和 30 条边组成，每个顶点由



五个三角形聚集而成，这些点和边都是对称的（图 1.3）。正二十面体具有 5、3、2 对称性质，共有 6 个五重对称轴、10 个三重对称轴和 15 个二重对称轴。最简单的二十面体病毒外壳由 60 个相同的蛋白亚基组成，每个三角形面上排列有三个亚基，如烟草坏死卫星病毒和线虫传多面体病毒属病毒。但多数二十面体病毒外壳构成并非这样简单，它们的外壳每一面可以划分成较小的亚三角形，亚三角形数目称三角剖分数（triangulation number, T），总共含有的三角剖分数为 $20T$ 。蛋白亚基常以五聚体或六聚体形式组成电镜下可见到的壳粒，有时亚基也可形成二聚体或三聚体。常见的植物病毒多属于 $T=1$, $T=3$ ，例如芜菁黄花叶病毒（TYMV） $T=3$ ，粒子表面有 180 个蛋白结构亚基，32 个壳粒。

一般植物病毒的蛋白亚基只有一种，但豇豆花叶病毒属和蚕豆病毒属等病毒含有两种蛋白亚基。前者的外壳由 60 个蛋白大亚基及 60 个蛋白小亚基组成，其中蛋白大亚基聚集成 20 个壳粒，蛋白小亚基聚集成 12 个壳粒。不同二十面体病毒的核酸在蛋白亚基内排列的方式不同。

(3) 复合对称结构：由等轴对称结构和螺旋对称结构复合而成，如弹状病毒科、呼肠孤病毒科、花椰菜花叶病毒科中的杆状 DNA 病毒属和水稻东格鲁杆状病毒属、双生病毒科和番茄斑萎病毒属等。

（二）植物病毒的化学组成

1. 病毒蛋白质的组成和结构

植物病毒的蛋白质是指成熟病毒粒子中所存在的蛋白质。大多数植物病毒只含有外壳蛋白，且只有一种蛋白亚基，有些外壳蛋白有两种蛋白亚基。有些病毒如花椰菜花叶病毒科以及有包膜病毒含有几种不同的蛋白，其中有些为酶。

(1) 外壳蛋白（coat protein, CP）：病毒外壳蛋白亚基也由 20 种氨基酸组成，目前还没有发现其他特殊氨基酸的存在。氨基酸以共价键连接成多肽分子，组成病毒蛋白的氨基酸中半胱氨酸、甲硫氨酸、色氨酸、组氨酸和酪氨酸等通常较少。在病毒蛋白的一级结构中，几乎所有 CP 的 N 末端都是乙酰化的，而不存在自由氨基，其生物功能还不清楚。病毒的 CP 起着保护核酸的作用，并决定着病毒的不同形态。CP 在病毒的侵染过程中对寄主细胞还具有识别作用，如 TMV 的 CP 能激发在含 N 基因的烟草上产生过敏反应。病毒 CP 还含有抗原决定簇，决定着病毒的抗原特异性。

(2) 其他蛋白：花椰菜花叶病毒科的病毒蛋白质中含有分子质量为 76kDa 的酶，具有 DNA 聚合酶活性。呼肠孤病毒科的病毒含有依赖 RNA 的 RNA 聚合酶（RdRp）。此外，弹状病毒科、番茄斑萎病毒属、纤细病毒属和双分病毒科的病毒也含有 RdRp。

2. 病毒中的其他化学物质

(1) 聚胺：Johnson 和 Markham (1962) 报道在 TYMV 中含有聚胺。将该病毒的 RNA 和蛋白质解离， $2/3$ 的聚胺类是与 RNA 在一起，由于聚胺类物质大量存在于植物组织（如甘蓝）中，TYMV 含有的聚胺可能来自植物。当病毒包壳以前或包壳时与 RNA 结合，可能起到中和病毒核酸负电荷的作用。



(2) 脂类：有包膜的病毒都含有脂类，如番茄斑萎病毒 (TSWV) 含 19% 脂类，马铃薯黄矮病毒含 25% 脂类，一般认为脂类来自于寄主的细胞质膜或核膜。

(3) 金属：Stanley (1936) 发现提纯病毒中含有金属离子。TMV 每个亚基上结合有两个 Ca^{2+} ，有些病毒的稳定性依赖于离子的存在，如南方菜豆花叶病毒 (SBMV) 在 Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 存在时稳定。

(4) 水：一般占病毒粒子总重量的 50%。一般情况下水分不计为病毒的成分。

3. 病毒核酸的组成和结构

每一种植物病毒只含有一种核酸 (DNA 或 RNA)，因此将病毒分为 DNA 病毒和 RNA 病毒两大类。DNA 病毒又可分为双链 DNA (dsDNA) 病毒和单链 DNA (ssDNA) 病毒。RNA 病毒也可分为双链 RNA (dsRNA) 病毒和单链 RNA (ssRNA) 病毒。植物病毒的核酸大多是 ssRNA，少数为 dsRNA、dsDNA 或 ssDNA (表 1.1)。噬菌体的核酸都是 DNA，动物病毒的核酸大多为 DNA，有时既有 DNA 也有 RNA。

表 1.1 植物病毒基因组种类*

	病毒数	百分比/%
正义 ssRNA 病毒	612	67.33
负义 ssRNA 病毒	100	11.0
dsRNA 病毒	48	5.28
ssRNA (RT) 病毒	8	0.88
ssDNA 病毒	107	11.77
dsDNA (RT) 病毒	34	3.74

* 根据 ICTV 病毒分类第七次报告统计

植物病毒中大多为 RNA 病毒，如果植物 RNA 病毒的 RNA 分子极性与 mRNA 极性相同，称正义 RNA，这类 RNA 分子具有侵染性，含有这类 RNA 分子的病毒称正链 RNA 病毒；有些单链 RNA 病毒粒子中的 RNA 分子不具有侵染性，当这类 RNA 分子进入寄主细胞后，必须转录产生 mRNA，然后才能转译病毒的蛋白质，转录所需的转录酶存在于病毒粒子中，含有这类 RNA 分子的病毒称负链 RNA 病毒；有些 RNA 病毒中的 RNA 分子含有某些基因编码区，其互补链上含有另外一些基因的编码区，这类分子称双义 RNA，含有这类 RNA 分子的病毒称双义 RNA 病毒，如 TSWV 的 RNA-M 和 RNA-S 为双义 RNA，RNA-L 为负义 RNA。在植物 RNA 病毒中单链正义 RNA 病毒占了大多数，下面着重介绍这类病毒的基因结构和表达调控。

(1) 基因在 RNA 上的排列方式：大多数正链 RNA 病毒基因组是一条单链 RNA 分子，通常称这类病毒为单分体病毒。有些正链 RNA 病毒的基因组是由几条不同的 RNA 分子组成，含这类基因组的病毒称多分体病毒。多分体基因组的 RNA 分子往往包裹在不同的外壳内，且单一基因组一般没有侵染性，往往需共同存在时才能侵染。多分体基因组中有些 RNA 分子可以包裹在外观不同的外壳内，如 TRV 的不同 RNA 分别包裹在两种不同长度的杆状粒子中。有些 RNA 分子则包裹在外观相同但密度不一的病毒粒子



中(如雀麦花叶病毒 BMV), 所以有时也称为多组分病毒。有些 RNA 分子包裹在外观相同、密度相似的病毒粒子中(如黄瓜花叶病毒 CMV), 有些多组分病毒的几条 RNA 分子包裹在同一外壳内(如 TSWV)。一般每个病毒基因组编码的蛋白质至少在三种以上, 因而所有单分体病毒的基因组 RNA 都是多顺反子(multicistron), 即几个基因依次排列在一条 RNA 分子上。多分体病毒的基因组 RNA 有些是多顺反子, 有些为单顺反子(monocistron), 但几乎所有植物正链 RNA 病毒的基因组 RNA 在功能上都是单顺反子, 只有靠近 5' 端的那个顺反子才能直接翻译蛋白质, 其他顺反子则要通过另外的途径才能作为翻译的模板。如 TMV 通过亚基因化和超读, 烟草蚀纹病毒(TEV)通过多聚蛋白切割加工, TRV 通过分体基因组、亚基因化和超读, 豇豆花叶病毒(CPMV)通过分体基因组和多聚蛋白切割加工, BMV 通过分体基因组和亚基因化表达基因。

(2) 5' 端非编码区结构: 植物正链 RNA 病毒 RNA 的 5' 末端结构可归为两类。一类是帽子结构($m^7 G^5' ppp^5' X^1 pX^2 pX^3 p \dots$), 与几乎所有真核细胞 mRNA 一样, 大多数植物正链 RNA 病毒基因组 RNA 的 5' 端也是帽子结构。已知帽子结构至少有两种功能: 一是促进 mRNA 与核糖体的识别, 有利于翻译起始复合物的形成, 二是防止核酸酶对 mRNA 的降解破坏, 所以帽子结构存在提高了 mRNA 的翻译能力。但病毒 RNA 帽子结构后面紧接着的两个核苷不被甲基化, 将 TMV、BMV RNA 上的帽子结构除去, 则大大影响了 RNA 的体外翻译能力, 病毒 RNA 的致病力消失(只有将 CPMV RNA 5' 端帽子结构去除不影响其翻译效率)。还不清楚 mRNA 和病毒 RNA 帽子结构甲基化上差别的意义。在植物正链病毒 RNA 5' 末端的另一类结构是与 RNA 共价连接的蛋白质, 该蛋白质(3.5~24kDa)由病毒编码, 称为 VPg(viral protein genome-linked)。目前已发现马铃薯 Y 病毒科、黄症病毒科、豇豆花叶病毒属、线虫传多面体病毒属等含有该结构。VPg 可能与病毒 RNA 的复制有关, 有些病毒的 VPg 是侵染必需的(如线虫传多面体病毒属), 主要与 RNA 合成的起始有关。从病毒 RNA 的 5' 末端起至翻译起始信号(通常是 AUG)之间的核苷酸序列称为 5' 端非编码序列, 其长度一般为 10~100 个核苷酸。编码病毒 CP 的亚基因组 RNA 5' 端非编码序列都很短, 5' 端都是帽子结构, 且帽子结构后往往紧跟着 GUA 或 GUU, A、U 两种碱基出现的频率非常高, 这种特征序列在真核生物 mRNA 的 5' 端很少见, 有人将植物病毒 RNA 5' 端这种含 A、U 序列称为 Butler Boxes。

(3) 3' 端非编码序列: 植物正链 RNA 病毒的 3' 端有三种结构, 即 tRNA 状结构、Poly(A) 结构以及无规则序列。目前已发现芜菁黄花叶病毒属、烟草花叶病毒属、大麦病毒属、雀麦花叶病毒属和黄瓜花叶病毒属病毒的 RNA 3' 端能自身折叠形成类似于 tRNA 的三叶草结构, 这些 RNA 3' 端结尾的三个核苷酸都是 CCA, 在体外和体内都能专一地被氨酰 tRNA 合成酶识别, 结合专一的氨基酸。关于 tRNA 状结构的功能目前有三种假设: ①作为氨基酸供体参与蛋白质合成; ②作为病毒 RNA 复制的调节因素; ③通过与氨酰 tRNA 合成酶作用增强病毒 RNA 的翻译能力。确切的功能尚有待于进一步研究。Poly(A) 是真核细胞 mRNA 3' 端的特征性结构, 也存在于马铃薯 Y 病毒科、豇豆花叶病毒属、线虫传多面体病毒属、马铃薯 X 病毒属、发形病毒属、真菌传杆状病毒属等植物病毒中。Poly(A) 的长度通常为 15~200nt, 有时同一病毒的不同分子中 Poly(A) 长度不一。如三叶草黄花叶病毒(CYMV)的 Poly(A) 长为 75~100nt