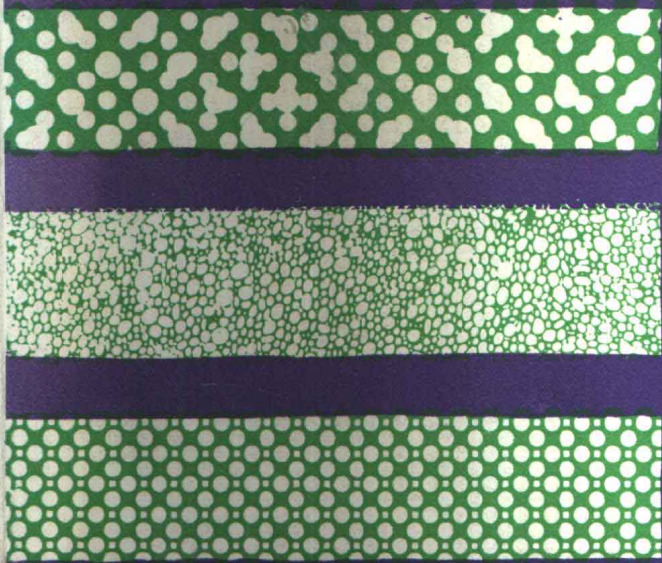




植物病毒 比较诊断 指南

〔加〕 E. 库尔斯塔克 主编

裴美云 译 田波 校



农 业 出 版 社

植物病毒比较诊断指南

[加] E. 库尔斯塔克 主编

裴美云 译 田 波 校

农 业 出 版 社

HANDBOOK OF PLANT VIRUS INFECTIONS
COMPARATIVE DIAGNOSIS

Edited by
EDOUARD KURSTAK

Elsevier/North-Holland Biomedical Press
1981

植物病毒比较诊断指南

〔加〕E.库尔斯塔克 主编

裴美云 译 田 波 校

* * *

责任编辑 胡志江

农业出版社出版（北京市朝阳区农展馆北路2号）
新华书店北京发行所发行 兰州新华印刷厂印刷

787×1092mm 16开本 42印张 1028千字
1991年7月第1版 1991年7月甘肃第1次印刷
印数 1—810册 定价 33.90 元
ISBN 7-109-01339-1/Q·66

内 容 简 介

本书是至今最系统的一本植物病毒鉴定的专著。它把国际病毒分类委员会1982年报告中所承认的25个病毒组，都作了详细综述。内容包括6部分，共27章。第一部分，植物病毒分类；第二部分，无包被RNA植物病毒，有14章；第三部分，有包被RNA植物病毒，有2章；第四部分，长形RNA植物病毒，有7章；第五部分，DNA植物病毒，有2章；第六部分，植物类病毒，有1章。

本书把每个组内的许多病毒作了比较诊断的叙述，内容不仅有生物学性状，还包括生物化学和分子生物学特性。使它成为比较完整的一本植物病毒巨著。它还非常注意实用的诊断和防治方法的叙述，也具有较大的实用性。

本书可供病毒学、植物病理学和生物学教学和科研工作者、植物保护和农业技术人员作为植物病毒教学、科研和防治的参考。

序

病毒的侵染严重降低世界各地，尤其是发展中国家的粮食和纤维作物的产量和质量，这一现实表明病毒病害的重要性。

没有一个国家能免除植物病毒的侵染所造成的损失。例如在肯尼亚，90%以上的木薯都感染木薯花叶病毒，致使这一重要作物减产75%之多。广泛分布的由蚜虫媒介的柑桔特里斯德察病毒，主要在非洲和南美洲连续摧毁几百万株柑桔。在加纳，由于肿枝病毒的侵染，损失了100万株以上的可可树。这些事例说明植物病毒对人类社会的发展不断起着重大的经济影响。不能听任世界人口中高比率遭受慢性营养不良的困苦局面。

1980年12月由国际比较病毒学机构(ICVO)和为世界生产足够粮食而奋斗的一些发起者，在内罗毕联合举办了病毒性病害对发展中非洲和中东国家影响的第二届国际讨论会。这是为控制病毒病害所作的关注和努力的结果。通过建立病毒学中心，专门致力于培养病毒学家，致力于快速诊断和控制侵染，主要在第三世界，迫切需要制定一个控制和防治病毒病的国际规划。

在ICVO的倡议下，出版的这本书不仅阐明了比较病毒学的新的统一概念及其对植物病毒侵染的实用价值，也指出详细和综合性论文的必要性。这一卷包括植物病毒的各个方面，特别注重比较诊断学。众所周知，不了解比较生物学、抗原性和病毒所包括的物理化学特性，就难于特异地快速诊断病毒的侵染。这些都是植物病毒侵染的重要证据。

根据病毒分类学国际委员会的分类，书内列出植物病毒全部组群的新资料及其寄主范围。重点放在预防病毒侵染和诊断技术的最新发展。并与经典方法比较这些技术的特异性、快速和可靠性。也描述了产生典型症状，用于检索病毒侵染的指示植物。生物测定的检索方法仍有相当的价值，但它们代价昂贵，费时又繁琐。另外，症状随许多因素以及造成寄主反应混乱的病毒毒株而变化。为此讨论和介绍了用于诊断特定病毒侵染的方法学。

这本书的撰稿者都是植物病毒学的带头专家。他们在各自的主题方面作出富有见解性的、有充分资料依据的论述。其中大部分在以前未曾发表的个人假设和结论不仅提供大量信息，并且获得这个领域内研究和诊断的新发现和新方向的焦点。我们希望这本书有益于活跃在田间和实验室工作，特别是在发展中国家的植物病理学家和病毒学家。

编者在此向作者表示衷心的感谢。他们为撰写这些章节作了精心努力。感谢 R. I. B. Francki教授和 M. H. V. van Regenmortel，国际比较病毒学组织顾问委员会会员们的有价值的建议，同时感谢 Elsevier/North-Holland 生物—医学出版社在本书出版中的作

国际比较病毒学组织主席 Edouard Kurstak

编 著 人 员

- M.BAR-JOSEPH 以色列农业部, 植物保护研究所
O.E.BRADFUTE 美国俄亥俄州农业研究和发展中心, 植物病理系
A.A.BRUNT 英国温室作物研究所
T.O.DIENER 美国农业中心, 植物保护所植物病毒实验室
J.E.DUFFUS 美国农业研究站, 甘蔗生产研究单位
J.R.EDWARDSON 美国佛罗里达州大学, 农学系
R.I.B.FRANCKI 澳大利亚阿德兰特大学维特农业研究所, 植物病理系
R.W.FULTON 美国威斯康星—麦迪逊大学, 植物病理系
R.E.GINGERY 美国俄亥俄州农业研究和发展中心, 植物病理系
R.M.GOODMAN 美国伊利诺斯州大学, 农学院植物病理系
D.T.GORDON 美国俄亥俄州农业研究和发展中心, 植物病理系
B.D.HARRISON 英国苏格兰园艺研究所
T.HATTA 澳大利亚阿德兰特大学, 维特研究所, 植物病理系
M.HOLLINGS 英国温室作物研究所
R.HULL 英国约翰, 英纳斯研究所, 病毒研究系
A.O.JACKSON 美国珀杜大学, 植物学和植物病理系
J.M.KAPER 美国农业部, 贝尔特斯维尔农业研究中心, 植物保护研究所, 植物病毒学试验室
E.W.KITAJIMA 巴西巴利西亚大学, 生物学系
R.KOENIG 联邦德国生物土地和森林学院, 植物病毒研究所
L.C. LANE 美国内布拉斯加—林肯大学, 农业和自然资源研究所, 植物病理系
R.H.LAWSON 美国农业部, 贝尔特斯维尔农业研究中心
D.E.LESEMAN 联邦德国生物土地和森林学院, 植物病毒研究所
R.M.LISTER 美国珀杜大学, 植物学和植物病理学研究室
G.P.MARTELLI 意大利巴利大学, 蔬菜病理研究所
R.C.MILNE 意大利国家研究协会, 应用植物病毒学实验室
A.F.MURANT 英国苏格兰园艺研究所
L.R.NAULT 美国俄亥俄州农业研究和发展中心, 昆虫研究室
D.PETERS 荷兰瓦吉宁根农业大学, 病毒学研究室
L.PINCK 法国国家科学研究中心, 分子生物学和细胞学研究所
D.E.PURCIFULL 美国佛罗里达州大学, 粮食和农业科学研究所, 植物病理系
D.I.ROBINSON 英国苏格兰园艺研究所
W.F.ROCHOW 美国康乃尔大学, 纽约州农业和生命科学学院, 植物病理系
O.P.SEHGAL 美国密苏里—哥伦比亚大学, 农学院, 植物病理系
R.J.SHEPHERD 美国加利福尼亚大学, 植物病理系
E.SHIKATA 日本北海道大学, 农学院, 植物学系

R.STACE-SMITH 加拿大农业研究站

J.K.UYEMOTO 美国堪萨斯州立大学, 植物病理系

M.H.V. VAN REGENMORTEL 法国国家科学研究中心, 分子生物学和细胞学研究
所

H.E.WATERWORTH 美国农业部, 植物引进试验站

C.WETTER 联邦德国萨第大学, 植物学系

目 录

序

第一部分 分类学	1
一、植物病毒分类学	1
第二部分 无包被RNA植物病毒	11
二、玉米褪绿矮化病毒	11
三、芜菁黄花叶病毒组	19
四、番茄丛矮病毒组	41
五、南方菜豆花叶病毒组	63
六、烟草坏死和卫星病毒	84
七、黄化病毒组和黄化病	99
八、豇豆花叶病毒组	115
九、线虫传多面体病毒组	131
十、豌豆耳突花叶病毒	161
十一、黄瓜花叶病毒组	173
十二、雀麦花叶病毒组	232
十三、等轴不稳环斑病毒组	264
十四、苜蓿花叶病毒	288
十五、呼肠孤病毒组	294
第三部分 有包被RNA植物病毒	314
十六、弹状病毒组	314
十七、番茄斑萎病毒	339
第四部分 长形RNA植物病毒	356
十八、烟脆裂病毒组	356
十九、烟花叶病毒组	373
二十、大麦病毒组	391
二十一、马铃薯X病毒组	436
二十二、香石竹潜病毒组	491
二十三、马铃薯Y病毒组	518
二十四、长线病毒组	574
第五部分 DNA植物病毒	600
二十五、花椰菜花叶病毒组	600
二十六、双生病毒组	623
第六部分 植物类病毒	645
二十七、类病毒	645

第一部分 分类学

一、植物病毒分类学

R.I.B.Francki

经过一个漫长的时期，标本和现象的形成和积累迫使人们尝试分类（Pirie, 1955）。

（一）序言

已经描述了数百种性质不同的病毒，它们是侵染范围广泛的真核和原核生物。新的病毒不断地被发现。实际上为人所了解的病毒几乎只代表自然界中存在的一部分。到目前为止，研究者集中研究导致人类、家畜和经济作物罹病的那些病毒。很难使人相信，对人重要性极小的有机体是那些众多的病毒。因此我们能期待在一个长时期内，各种病毒的名单会继续拖长。我们称之为病毒学的分支学科，假使需要什么指令的话，一个病毒分类系统是头等重要的。一个好的分类系统必须建立在完善命名的基础上，并能形成稳固的分类学。不仅要满足严密的设想，还能提供一个有条理、容纳相当数据、对从事病毒病害工作实际有用的系统。

不容置疑，病毒分类不应根据它们侵染何种有机体作出的初步归类进行寄主定位化。Lwoff和Tournier（1966）曾提到：“根据寄主的分类学地位来分类病毒是生硬或是僵化，至少是欠缺的”；他还指出：“病毒超越寄主和病害”。虽然作者毫无保留地同意这些观点，但在此还是把讨论限定在生活史中的一段，即侵染植物的那些病毒及其分类问题。这样做在于病毒学家按照病毒寄生的宿主的特定类型，把他们自己分成不同的类群。本书主要论述涉及植物病毒病的那些病毒，但是决不能认为它们不是寄生其他细胞生物的病毒的总体部分。

（二）历史背景

当援引“微生物命名法和分类”文章时，Andrewes（1930）写道：“在此我们的愚昧几乎达到了完全的地步：它们（病毒）可能是一个异源的种群，是我们不能看得见的群体，在多数情况下，只是靠推论知道它们的存在。从一般意义来说，讨论它的分类问题是没有用处的”。多么明智的见解。但是植物病毒学家还是开始去分类。当病毒的概念还是作为一个热心推测和讨论的主题时，在第一个病毒被提纯和部分鉴定（Stanley, 1935; Bawden等, 1936）的前十年，Johnson（1927）已认识到需要并提出植物病毒的一个分类系统。随之而来有介绍各种各样的命名法和分类系统的许多企图。神圣的烟草花叶病毒被冠以各种名称（表1—1）就是这种事例。无论如何，这是一个唯一以它的粗朴的动植物俗名被大家和继续普遍承认的名字。

直至这个世纪的后半期，所有提出的分类系统都是依据病毒的生物学性质。有些系统用数码（Johnson, 1927; Smith, 1937），另一些用双名法。这些精心推敲出来的大多数系统都属于由Holmes（1948）设计的一种林奈双名法。它不仅包括植物病毒，而且也包括动物病毒和细菌病毒。这个系统，由于刊于Bergey细菌鉴定手册第六版上获得体面的托辞，

表 1—1 烟草花叶病毒在不同命名系统中所用的几个名称

名 称	文 献
<i>Strangyloplasma iwanowskii</i>	Palm (1922)
Tobacco Virus 1	Johnson (1927)
Nicotiana Virus 1	Smith (1937)
<i>Marmor tabaci</i>	Holmes (1939)
<i>Musivum tabaci</i>	Valleau (1940)
<i>Phytovirus nicomosaicum</i>	Thornberry (1941)
<i>Nicotianavir communae</i>	Fawcett (1942)
<i>Minchorda nicotianae</i>	Hansen (1957)
<i>Protovirus tabaci</i>	Lwoff 和 Tournier (1966)
<i>Vironicotum maculans</i>	Thornberry (1968)
<i>Virothrix iwanowskii</i>	Procenko (1970)

受到一些主要从事植物病毒工作的病毒学家的赞赏，但是也遭到许多动物病毒学家的批评。Andrewes (1955) 是那些人中批评最刻薄的一个，他写道“激起病毒分类和命名的巨大兴趣的荣誉要归于Holmes博士的功劳：他的行动已变为毫无价值，只是作为不知如何分类病毒的一个炫耀事例。”Holmes发展其分类学的年代，对病毒的本质了解非常之少，因此，他的系统不可避免地基于病毒的生物学性质，首先是它们的症状学和寄主范围，也根据诸如传染方式和媒介体的专一性等特性。考虑病毒本身的物理性质的唯一尝试，是利用病毒的热钝化点。由Johnson (1929) 引作病毒特征的一个标准。

Holmes (1939, 1948) 和另外一些人 (McIsinney, 1944; Andrewes, 1952) 解决病毒分类所采取的途径注定要不可避免的失败。当时不仅采用分类标准是贫乏的，由于对绝大多数病毒了解甚少，把所有描述过的病毒都包罗进去的一个完整系统未能确立起来。人们很少注意死去的先知所作的建议。Bawden (1939) 曾写道“把病毒类归集在任何持久的分类系统中的看法应该建立在病毒本身内在特性的基础上，而不是它们的寄主植物的看法是充分合理的”。他认为“分类最可靠的依据是提纯病毒的血清学、物理化学特性，而症状和寄主范围作为区别具有相同的血清、物理和化学特性的那些病毒的一个方法，才变得有价值”。把这样好的忠告置若罔闻犹如聋子的耳朵。似乎是Bawden (1939)，最早建议将了解得不充分的病毒暂时指定为一个组群，相当于“半知菌”。真菌学家过去和依旧这样处理了解不充分的真菌的令人满意的分类地位。

1951年在里约热内卢进行的国际微生物学会议对病毒分类的探讨有了明显的转折。一方面病毒基本性质的知识迅速发展；另一方面Holmes (1948) 引起争论的工作激发了各类病毒学家对分类的兴趣。在这个会议上，表达了将病毒的分类问题与细菌和较高等的有机体分开的必要，并成立了以Christopher Andrewes为主席的病毒命名分会委员会 (SCNV) (Anon, 1951)。这个分会委员会推荐对于病毒分类有用的 8 条标准，按其重要性列出如下：

1. 形态和复制方法；
2. 化学成分和物理性质；
3. 免疫学性质；
4. 对物理和化学因子的敏感性；

5. 自然传播方式;
6. 寄主、组织和细胞向性;
7. 包括内含体形成在内的病理学;
8. 症状学。

这些建议的革新, 在于把生物学特别是症状学特性降为相对不重要的标准。这个标准曾是所有早期分类学的基础。

Brandes和Wether (1959) 的工作是以里约热内卢会议精神指导分类植物病毒的早期尝试的一个。他们利用形态学和抗原性的特性将长形颗粒的病毒归为一个组。他们指出的这个组至今仍能保持原样 (Matthews, 1979)。与此同时, 动物病毒学家为现代的病毒分类学也积极地拟订了一个完整的基本原则 (Andrewes和Smith, 1959; Andrewes, 1961)。

里约热内卢会议SCNV所责成的工作与细菌和病毒命名的国际密码相符合, 但不久发现要使工作得以进展, 病毒需要有它们自己的密码。这样, 经他们自己的请求解散了SCNV, 代之以国际病毒命名委员会 (ICNV)。在建立这个委员会的准备工作中, 国际微生物科学协会执行委员会指定一个筹备委员会 (PCNV), 筹备1966年在莫斯科召开第九届国际微生物学会议时成立ICNV。它的职能只是提出主张和倡议。1965年在巴黎召开了仅有的一次PCNV, 它所发表的倡议引起许多争论和兴趣。经过1966年莫斯科会议的研讨, 情况趋于明朗。一个具有广泛性的关于病毒分类学的观点在病毒学家中得到支持, 有些人支持PCNV的主张, 赞成根据Lwoff等 (1962) 所作的拉丁双名的命名法和阶层式分类的建议。随后发展成LHT系统 (Lwoff和Tournier, 1966)。它具有与先前为动物病毒提出的系统的相似性 (Copper, 1961)。另一些人赞成Hansen (1957, 1966) 提出的分类系统。其他的双命名系统基于三个特性: 病毒粒子的形态, 病害的发生和传染方式。Gibbs建议根据需要应保留动植物俗名的看法与当时所持的绝对反对任何双名系统介入的观点一致。Gibbs还把病毒分类的显著特征概括成密码形式 (VAC系统)。尽管对于病毒分类应如何进行还没有一致的看法, 还是部分接受了PCNV的倡议并同意了若干法则 (Wildy等, 1967)。支持VAC系统 (Gibbs和Harrison, 1968; Gibbs, 1969) 和支持LHT系统 (Lwoff, 1967; Lowoff和Tournier, 1971) 的两个主要派别的代表之间的争论仍继续进行。

自ICNV1973年改成国际病毒分类委员会 (ICTV) 以来, 其目标是向着发展出一个适用于所有病毒的分类法。这个委员会受到绝大多数病毒学家的广泛赞赏。回顾开创时期的风波, 这是一个惊人的功绩, 它相当于集思广义的智囊团。1970年在墨西哥召开的第十届国际微生物学会议后, 委员会出版了它的第一个报告 (Wildy, 1971)。1975年在马德里、1978年在海牙召开了第三届和第四届国际病毒学会议, 各自提出了相应的报告。每隔三年召开一次国际病毒学会议, 与之同时召开的每次国际病毒分类学委员会, 会后都作出一个报告是ICTV的意图。

ICNV及其随后改革为ICTV以来, 委员会和它的工作通过组织和法规的变动得到发展, 这些会议的历次报告都列为正式文件 (Wildy, 1971; Fenner, 1976; Matthew, 1979)。一些分组委员会推动ICTV的绝大部分的分类工作。植物病毒分组委员会 (PVS) 代表植物病毒学家, 细菌病毒、脊椎动物病毒、无脊椎动物病毒、真菌病毒以及法规与资料分组委员会则代表其余各个部分。ICTV主席也是协调小组委员会的主席, 该委员会掌管那些多个小组感兴趣的那些问题。以下是目前在ICTV领导下通过的法规:

- 第一条：细菌命名法规不用于病毒；
第二条：病毒命名法应为国际性的；
第三条：命名法应普遍用于所有的病毒；
第四条：向拉丁化命名而努力；
第五条：现有拉丁化名称，凡可用者应予保留；
第六条：不遵守优先律；
第七条：只要缩并字对这一领域中的工作者具有意义，且为国际病毒研究小组所建议者，缩并字可被接纳为病毒或病毒群的名称；
第八条：不得使用人名；
第九条：名称应有国际性的意义；
第十条：名称及别名的缀字法（orthography）规则；列于国际命名法规第三章、第六章（见1966年莫斯科会议纪要，附录D）；
第十一条：为了实用目的，“种”被认为是具有相同特性的收藏病毒；
第十二条：数字、字母或其复合体，它可以被接纳组成种名；
第十三条：在上述符号前，可冠以选定寄主拉丁属名的通用缩写字，需要的话也可冠以全名；
第十四条：“属”是一群具有某些共同特性的“种”；
第十五条：病毒属名的语尾是“……virus”；
第十六条：“科”是一群具有共同特征的“属”，病毒科名的语尾是“……viridae”。

（三）现状

目前处理病毒分类问题缺乏一致的途径，而植物病毒学家宁愿把病毒分成松散的特定组群，其他病毒学家则为建立科和属下功夫（Matthews, 1979）。包括在弹状病毒科和呼肠孤病毒科的那些侵染植物的一些病毒，是植物病毒的组群近似分类仅有的例外的例子。这两个科能侵染植物、脊椎动物和节肢动物的病毒。在呼肠孤病毒科中建立了二个植物病毒属：植物呼肠孤病毒属（Phytoreovirus）和非济病毒属（Fijivirus）。虽然目前大多数植物病毒学家宠爱分类中的组群近似，有一些人表示支持由从事动物和细菌病毒的同行确立的趋向。例如最近建议目前分布在7个组的长形颗粒的植物病毒应该并行分成4个科9个属（Veerisetty, 1979）。虽然这些建议似乎有足够的逻辑，看来比现存分类有些优点，实用植物病毒学出于实用观点可以提前接受。植物病毒学家对于分类学抱着相当谨慎的态度，可能是由于他们同行早期过分热心的一种反应。

现已被分类的植物病毒划分为23个组和2个科（图1—1），ICTV已通过17个组的名称，其余6个组还等待命名。暂时用它们代表成员的名称表示（Matthews, 1979），采用病毒的所有已知的性状是分类的必需的一个方法（Gibbs, 1969）。由于采用了50个以上的各种性状，导致1971年建立了16个组（Harrison等, 1971），1975年4个组（Shepherd等, 1971；Fenner, 1976），1978年3个组（Matthews, 1979）的结果。但是现已发现把病毒确证为特殊组的成员只需要相当少数几个性状。那些核酸基因组不是ss-RNA的成员以及具有ss-RNA基因组，但其颗粒有包囊的二个组是最可辨认的。根据这些成员的特征性的颗粒形态就可区分这五个组，其中二个有科的地位（图1）。

具有ss-RNA基因组，颗粒无包囊的病毒占侵染植物的绝大多数（图1）。可以把它们

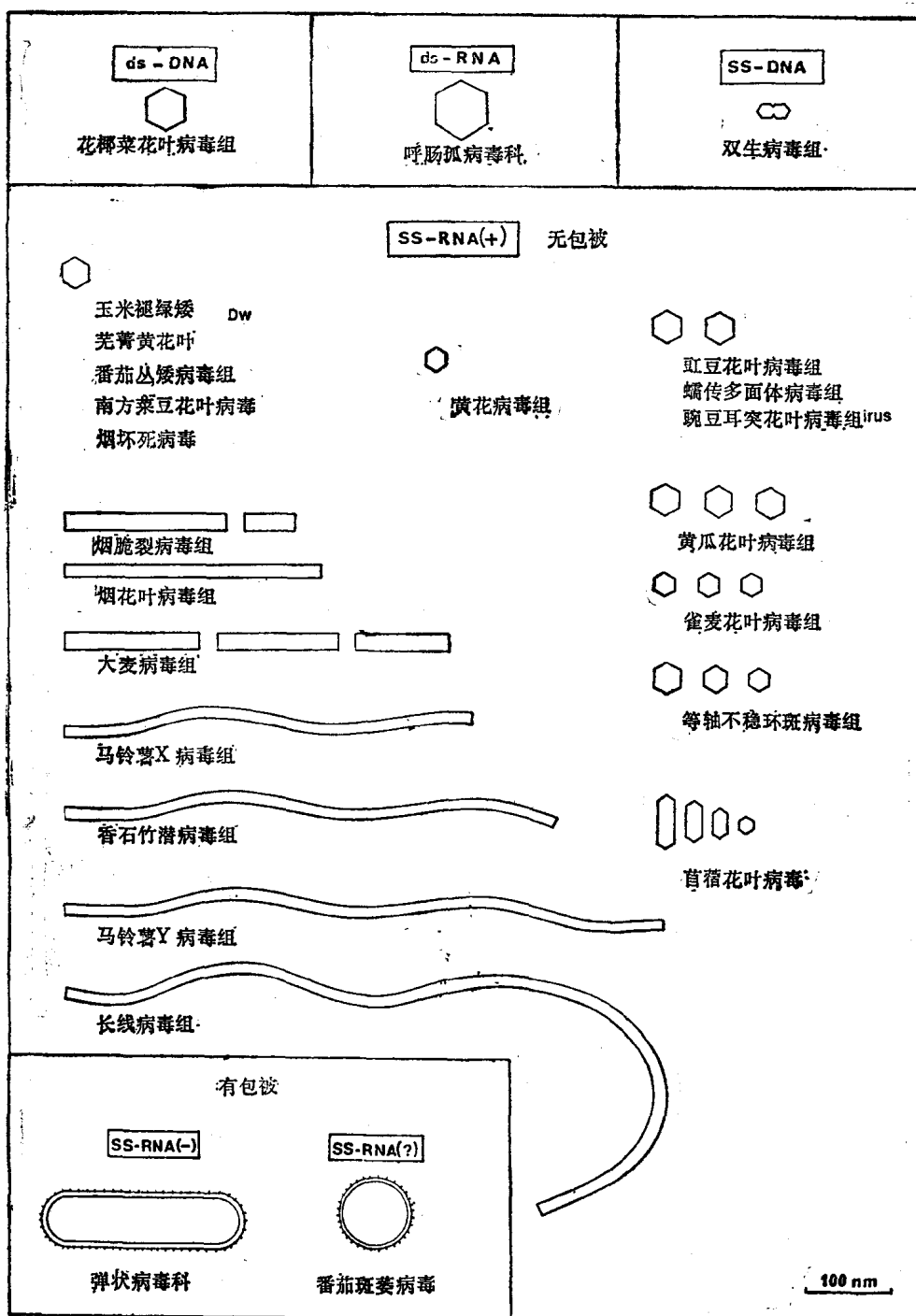


图 1—1 ICTV (Matthews, 1979) 通过的植物病毒的科和组的颗粒形态和相对大小, 以及基因组特性的模式图。粗体字的名字是 ICTV 通过的, 细体字的名字是 ICTV 通过建立的组, 但尚未通过组名的代表成员。ds 表示双链; ss 为单链; (+) 为基因组 RNA 为正链 (即含有编码三联体, 在核糖体上能翻译); (-) 为基因组 RNA 为负链 (即对正链有互补序列的链)

概括地分成蛋白外壳以螺旋对称排列,形成杆状颗粒的一类病毒和等轴对称排列,颗粒是球形的一类病毒。虽然可以把已知长形颗粒的病毒中的大多数分属于已建立的7个组中的一个(图1—1,表1—2),但仍有困难。例如不能把Pleese等(1979)最近描述的Machlura mosaic virus加以分类,它的长约670nm的纤维棒状颗粒与线形病毒组的颗粒性状一致。但是病毒在感病细胞中引致针状—风轮状内含体,这是马铃薯Y病毒组(Edwardsen, 1974)特有的性状。病毒的抗原性质和由PEAG电泳测出外壳蛋白亚单位的分子量无助于将它分到任何已建立的组群中去。同样,诸如冰草花叶(Agropyron mosaic)、黑麦草花叶(Ryegrass mosaic)和小麦线条(Wheat streak)这些病毒的分类地位都未得到解决。这些病毒都具有马铃薯Y病毒组那样的颗粒,以及在感病细胞中产生风轮状内含体。但与通常由蚜虫传染的马铃薯Y病毒组不同,它们的媒介是蜘蛛(Brakke, 1971; Slykhuis, 1972、1973)。问题在于介体的特异性差别是否足以把病毒从马铃薯Y病毒组中排挤出来。另外,一些组中作为临时性成员的一些病毒,尚未确定它们的分类地位。诸如暂时包括在烟草花叶病毒组的马铃薯帚顶病毒(Potato mop top virus)。马铃薯帚顶病毒和土传的小麦花叶病毒,在颗粒方面与烟草花叶病毒组有同等宽度,并有非常远缘的血清学关系(Kassianis等, 1972; Powell, 1979),是争辩把它归在烟草花叶病毒组内的仅有特征性的性状。

至今,有13个组的植物病毒以等轴对称构成颗粒,其中12个组的病毒颗粒是等轴的。苜蓿花叶病毒是杆状的(图1—1),但其颗粒都是由一种二十面体组成(Hull, 1969)。等轴颗粒的直径从25到35nm。这种差别多数比实际更属于表面性质。由于测量所用的技术,包括所用显微镜校正方面的细微差别都可产生这种结果。根据基因组特性,可把病毒组归成几个簇群;用其他特性区分任何一簇群的病毒组。例如,根据病毒颗粒较小,沉降呈单一组分,局限于感病组织的韧皮部组织,蚜虫持久性传毒,汁液接种不能传染等特性,能把黄化病毒组与芜菁黄化花叶病毒组区分开来。另一方面,芜菁黄化花叶病毒沉降呈二个主要组分(顶部组分无RNA,底部组分由核蛋白组成),它们侵害寄主的绝大部分的营养组织,蚜虫介体传毒,汁液接种也能传染(Matthews, 1979)。目前,具有小的单一组分的ss-RNA基因组的等轴颗粒的病毒的分类是十分不理想的。有些分在番茄丛矮病毒组、南方菜豆花叶病毒和烟草坏死病毒组。主要差别在它们的外壳蛋白和生物学性状(Matthews, 1979)。但是其他许多性状不符合这些组的特点(Harrison和Murant, 1970—1979)。在充分讨论它们的特性之前,它们仍将处于难以分类的状态。Hull(1977)提出希望建立另外的组以适应这些病毒的一些情况。

二分体基因组的许多病毒已顺应地分成3个病毒组(图1—1,表1—3)。

根据物理、化学和生物学性状,二分体基因组的许多病毒很容易地分属于三个已成立的组中(表1—3,图1—1)。但是其中有些的分类地位尚不清楚,它们放在某个病毒组是暂时的,诸如线虫传多面体病毒组中的草莓潜环斑病毒,豇豆花叶病毒组中的蚕豆萎蔫病毒(Matthews, 1979)。蚕豆萎蔫是另一病毒,其介体特异性不同于这个组的代表成员。用蚜虫叶饲法可以传染豇豆花叶病毒组的绝大多数病毒(Bruening, 1978),而蚕豆萎蔫病毒是蚜虫传染(Taylor和Stubbs, 1972)。已经确定香石竹环斑病毒是二分体基因组(Dodds等, 1977),但它的性质不象线虫传多面体病毒组、豇豆花叶病毒组和豌豆耳突花叶病毒(表1—3)中的其他成员。因此提出是否应该建立新的病毒组的问题。最近已经证

表 1—2 长形颗粒的植物病毒组别*

病 毒 组	代表成员	颗粒大小 (nm)	颗粒形态
烟草裂病毒组	烟草裂病毒	180—215和46—114×22	刚 杆 状
烟草花叶病毒组	烟草花叶病毒	近似300×18	刚 杆 状
大麦条纹花叶病毒组	大麦条纹花叶病毒	100—150×20	刚 杆 状
马铃薯X病毒组	马铃薯X病毒	470—580×13	纤维杆状
香石竹潜隐病毒组	香石竹潜隐病毒	620—700×13	纤维杆状
马铃薯Y病毒组	马铃薯Y病毒	620—900×11	纤维杆状
长线病毒组	甜菜黄化病毒	600—2000×10	纤维杆状

* 根据Matthews (1979) 描述这些组中的病毒的详细性质

表 1—3 具有ss-RNA基因组和等轴颗粒植物病毒的组别*

病毒组别	代表成员	基 因 组
一**	玉米褪绿矮缩病毒	一分体— 3×10^6 d
芜菁黄化花叶病毒	芜菁黄化花叶病毒	一分体— 2×10^6 d
番茄丛矮病毒组	番茄丛矮病毒	一分体— 1.5×10^6 d
—	南方菜豆花叶病毒	一分体— 1.5×10^6 d
—	烟草坏死病毒	一分体— 1.5×10^6 d
黄化病毒组	大麦黄矮病毒	一分体— 2×10^6 d
豇豆花叶病毒组	豇豆花叶病毒	二分体
线虫传多面体病毒	烟草环斑病毒	二分体
—	豌豆耳突花叶病毒	二分体
黄瓜花叶病毒组	黄瓜花叶病毒	三分体
雀麦花叶病毒组	雀麦花叶病毒	三分体
等轴不稳病毒组	苜蓿花叶病毒***	三分体

* 根据Matthews (1979) 描述的各病毒组的详细性质

** ICTV通过成立了组, 但未通过组的名称

*** 颗粒是杆菌状, 但由等轴结构组成 (Hull, 1969)

实红三叶草坏死花叶病毒与香石竹环斑病毒有些相似, 也是分段基因组病毒 (Gould等, 1980)。

ss-RNA三分体基因组, 颗粒为二十面体对称的, 许多病毒根据物理、化学和生物学特性分为四个病毒组 (图 1—1, 表 1—3)。黄瓜花叶病毒组和雀麦花叶病毒组中的病毒与属于等轴不稳环斑病毒组中的苜蓿花叶病毒 (Van Vloten-Doting等, 1977) 有许多类似性。

(四) 几个问题和未来的展望

在过去十年中, 病毒分类几乎由十分混乱的局面发展成为对病毒学家、研究工作者、教师或诊断工作者都有用的状况。由于厌恶接受属和科的分类单位, 植物病毒学家保留一些与病毒分类学的普遍原则不一致的地方。到将来, 在重新确定尚是科和属中“非规范组别”以达到与病毒分类一致方面可能有些价值。考察植物病毒学家对新近在呼肠孤病毒科中建立二个植物病毒属的反应有可能估计这一步骤的潜在意义。

这几年个别工作者提出若干等级的病毒分类的建议, 但是选择用于划分的特性很不相同。例如有些工作者建议含有DNA或RNA, 应是将病毒划分为二个分类单位的基本特性

(Cooper, 1961; Lwoff等, 1962; Lwoff和Tournier, 1966; Becker, 1966), 而Matthews (1975、1977) 认为应采用有无包囊的特性, 建议采用进一步区分的标准则更是多种多样。看来最终应该协商或通过一个病毒等级分类, 但它的建立不是一件强求的事情。事实上, 在牢固建立科以下的较完善和稳定的分类之前, 还是推迟这一进程为好。

改进病毒“属”或“组”水平以下的分类学, 仍有许多工作要做。俗名命名法决不能适用于名称, 即使它们能提供一点点关于病毒的信息。例如莴苣花叶病毒, 这个名称只告诉我们病毒引起莴苣的花叶病。它没有告诉我们, 病毒属于马铃薯Y病毒组或者它与诸如菜豆黄花叶病毒有很近的血清学关系 (Moghal和Francki, 1976)。有些俗名甚至把人引入歧途, 例如百合无症病毒侵染百合属的一些种都有症状 (Allen, 1972)。在缓和这个难题过程中, 提出俗名与密码联合使用的企图 (Gibbs和Harrison, 1968; Gibbs, 1969), 对植物病毒学家会带来一些好处。但由于诸如有些病毒具有分段基因等发现增加问题的复杂性以及认识上尚不充分, 使得无法普遍采用这种做法。最近ICTV认为密码的价值已经陈旧。在未来的ICTV报告中不会采用它们。林奈双名命名法系统比俗名系统有利, 具有说服力。主要的优点在于二个名字实际上具有对应性。属的名字表明相互关系, 而种的名称表示与其亲属的差别。但是充分利用这些优点, 双名命名法必需基于健全的分类。只有充分了解要分类的对象才能获得健全的分类 (Mayr, 1953)。由于缺乏这些知识, 由Holmes (1939、1949) 等的早期分类系统都招致失败。除非对进行分类的对象有充分的认识, 分类中的不断变更是必定的以及新的知识可加以利用。在双名系统中, 分类中的任何变化随之一定带来属或种以及二者名称的变化, 这样, 特别对于不是从事分类的专家, 会引起许多混乱。使用俗名系统, 病毒名称不随分类的变化而改变; 病毒的俗名单纯地组合到科、属或组。

把用于较高等生物的林奈法引导到病毒分类, 许多病毒学家看到有二个主要障碍: 即接受种的概念和注重种系发生, 把它放在分类的整体部分。对于高等生物, 变种间杂交是供专一性的最终试测。例如, Mayr (1970) 规定种的定义是“自然群体变种间杂交的组合, 这种组合再分离繁殖”。这一概念不能直接引用于病毒。对任何无性繁殖复制的生物体也都不能套用。为此, 建立一个有效的病毒分类的双名系统有赖于确定病毒种的令人满意的概念。目前, 由ICTV批准病毒命名法则第十一条“为了实用目的, ‘种’被认为是具有相同特性的收藏病毒”, 很难成为发展明确种的概念的牢固基础。

分类学的一个通行定义是“不同种类的生物有机体的科学分类要能检验和意味着种系发生的相互关系” (Mayr, 1953)。由于一般都承认关于病毒进化的思想纯属推理性的, 把它用作病毒分类的基础将是无益的。但是Matthews指出: “用于高等生物分类学的林奈双名系统优于一个多世纪以来的进化的任何理论, 这个系统可以用于病毒分类而摆脱对病毒进化的任何考虑。

从以上简要的讨论可以明白用俗名命名法作为目前的病毒分类的途径, 总的说来是不能令人满意的。它缺乏一定的规范, 引起许多病毒的同物异名的后果。因此一个更为严密的途径对于病毒分类学会有相当有利之处。但是采用一个不加修正的用于高等生物分类的林奈系统显然也是愚蠢的。看来我们应该争取一个完全摆脱有关种系发生的任何考虑并在健全的概念基础上的双名系统, 这种发展是至关重要的。

参 考 文 献

- Allen, T.C. (1972). CMI/AAB Descriptions of Plant Viruses No.96.
- Andrewes, C.H. (1952). *Annu. Rev. Microbiol.* 6, 119-138.
- Andrewes, C.H. (1955). *J. Gen. Microbiol.* 12, 358-361.
- Andrewes, C.H., Burnet, F.M., Enders, J. F., Gard, S., Hirst, G.K., Kaplan, M. M. and Zhdanov, V.M. (1961). *Virology* 15, 52-55.
- Andrewes, C.H. and Sneath, P.H.A. (1958). *Nature* 182, 12-14.
- Andrewes, F.W. (1930). *A System of Bacteriology* 1, 292. (Stationery Office, London).
- Anonymous (1951). *Int. Bull. Bacteriol. Nomencl. Taxon.* 1, 1-3.
- Anonymous (1965). *Ann. Inst. Pasteur* 109, 625-637.
- Bawden, F.C. (1939). *Plant Viruses and Virus Diseases*. 272 pp. Chronica Botanica Co., Leiden.
- Bawden, F.C., Pirie, N.W., Bernal, J.D. and Fankuchen, I. (1936). *Nature* 138, 1051-1052.
- Becker, Y. (1966) *Nature* 210, 1019-1021.
- Brakke, M.K. (1971) CMI/AAB Descriptions of Plant Viruses No. 48.
- Brandes, J. and Wetter, C. (1959). *Virology* 8, 99-115.
- Bruening, G. (1978) CMI/AAB Descriptions of Plant Viruses No. 199.
- Cooper, P.D. (1961) *Nature* 190, 302-305.
- Dodds, J.A., Tremaine, J.H. and Ronald, W.P. (1977). *Virology* 83, 322-328.
- Edwardson, J.R. (1974). *Florida Agric. Exp. Stn. Monogr. Ser. No. 4*.
- Fawcett, H.S. (1942). *Chron. Bot.* 7, 7-8.
- Fenner, F. (1976). *Intervirology* 7, 1-115.
- Gibbs, A. (1969). *Adv. Virus Res.* 14, 263-328.
- Gibbs, A.J. (1977). CMI/AAB Descriptions of Plant Viruses No. 184.
- Gibbs, A.J. and Harrison, B.D. (1968). *Nature* 218, 927-929.
- Gibbs, A.J., Harrison, B.D., Watson, D.H. and Wildy, P. (1966). *Nature* 209, 450-454.
- Gould, A.R., Francki, R.I.B., Hatta, T. and Hollings, M. (1980). *Virology* 107, in the press.
- Hansen, H.P. (1957). *Kgl. Vet.-og. Landbohøjsk. Arsskr.* 1956, 108-137.
- Hansen, H.P. (1966). *Kgl. Vet.-og. Landbohøjsk. Arsskr.* 1966, 191-206.
- Harrison, B.D., Finch, J.T., Gibbs, A.J., Hollings, M., Shepherd, R.J., Valenta, V. and Wetter, C. (1971). *Virology* 45, 356-363.
- Harrison, B.D. and Murrant, A.F. (1970-79). CMI/AAB. Descriptions of Plant Viruses Nos. 1-215.
- Holmes, F.O. (1939). *Handbook of Phytopathogenic Viruses*. 221 pp. Burgess Pub. Co., Minneapolis.
- Holmes, F.O. (1948). in *Bergeys Manual of Determinative Bacteriology* (Breed, R.S., Murray, E.G.D. and Hitchens, A.P., eds.), Baillière, Tindall and Cox, London. pp. 1127-1286.
- Hull, R. (1969). *Adv. Virus Res.* 15, 365-433.
- Hull, R. (1977). *J. Gen. Virol.* 36, 289-295.
- Johnson, J. (1927). *Wis. Agric. Exp. Sta. Bull.* 76, 1-16.