

植物病毒分类

Classification of Plant Viruses

张成良 张作芳 李尉民 相 宁等 编著

联合国粮农组织资助技术合作项目

Technical Cooperation Programme Sponsored by
Food and Agriculture Organization of United Nations

中国农业出版社



植物病毒分类

Classification of Plant Viruses

张成良 张作芳 李尉民 相 宁等 编著

联合国粮农组织资助技术合作项目

Technical Cooperation Programme Sponsored by
Food and Agriculture Organization of United Nations

中国农业出版社

植物病毒分类

Classification of Plant Viruses

张成良 张作芳 李尉民 相 宁 等 编著

* * *

责任编辑 魏丽萍

中国农业出版社出版 (北京市朝阳区农展馆北路2号)
新华书店北京发行所发行 北京通县曙光印刷厂印刷

850×1168mm32 开本 10.75 印张 269 千字

1996 年 5 月第 1 版 1996 年 5 月北京第 1 次印刷

印数 1—2000 册 定价 22.00 元

ISBN 7-109-03831-9/Q · 233

内 容 简 介

本书介绍自发现植物病毒的一个世纪以来，病毒分类命名研究历史和现状。病毒分类最基本、最重要的性质是：构成病毒基因组的核酸类型；单链或双链；有无脂蛋白包膜；其次为病毒复制方式、病毒粒体形态、大小、结构、对称形式及生物学特性等。书中描述了以此为标准制定的分类检索和最新分类方案中植物病毒 35 个组（科）的特性，成员名录和典型成员特性。本书还介绍了国际病毒分类与命名组织机构、章程、规则及提出新分类建议的工作程序；国际病毒分类委员会首次公布的类病毒、卫星病毒分类方案和成员；植物菌原体及其分类也有较系统的介绍。书后附有病毒组（科）、病毒、类病毒、卫星病毒、菌原体病害中英文名称对照和国际分类委员会最新消息。

本书可供病毒学、植物病理学、植物检疫、生物学、植物保护和农业技术科研、教学、生产科技工作者参考。也可作为大专院校有关专业高年级学生和研究生参考书。

编著：张成良 张作芳 李尉民 相 宁
朱水芳 田国忠 魏梅生 黄文胜
李明福 张朝华
审校：季 良 田 波

序 言

自从1982年本人将1962年编写的《植物病毒学》一书再版以来，已历10年，在此期间，虽然有人对植物病毒及其相似微生物编写过一些补充资料，但还没有一本比较完整的有关植物病毒及其相关微生物鉴定的书籍，特别是分类的问世。本人很早就想来担当这一任务，但是年龄和手头的资料都不再容许我着手这一繁重的工作。所幸我国后起的植物病毒学者都年青有为，在掌握了现代植物病毒学和分子生物学的基础上，由张成良等人，集中精力，收集了现代正在发展中的新资料，编写完成了植物病毒及其相似微生物包括病毒、类病毒、拟病毒及朊病毒等的分类。此外还论述了有胞型原核微生物如类菌原体、螺原体和类细菌等的特征，以便在鉴定上得以正确地区别于真正的植物病毒。这是非常有参考价值的。此书除了以分子病毒学为基础，还涉及了近年来国际上关于病毒命名条例和方法，因此它的实用性也很强。

植物病毒及其类似微生物的鉴定技术是该门学科的基础。任何生物科学不可能脱离其分类鉴定的基础而能有所发展。所谓无源之水，何以能涓涓不息，无根之木，何以能枝茂叶繁。如果任何一种生物不能分类、鉴定而正名，则对它们其它许多研究也很难深入。因此生物中的动物、植物和菌物三界的有胞型真核生物，都以分类鉴定为基础，有胞型的原核生物如细菌、放线菌、蓝绿藻和某些原生动物，也都以它们的形态特性，作为分类定名的依据。惟独病毒的形态，即使用电镜观察也很简单，难以据此为分类鉴定的标准。早期的植物病毒学者只能依靠植物寄主的反应和传染的方式和介体生物的种类来区别它们。由于病毒本身为一

种分子生物，因此要正确地地区分它们就必须凭其分子结构，以及由此而产生的许多不同的生化反应来区别。当前植物病毒学者在原有的寄主植物反应的基础上，结合其传染介体和传染方式，并利用电镜观察其形态和分子的化学反应特性等，制订出了目前的分类鉴定方法。当然随着科学的进展，这种方案还会或多或少地改进，但是无论如何，这本书有利于当前的植物病毒学研究工作者的参考，本人认为非常及时，非常必要，此书编写详尽，文字可读，希望能早日问世，以有利于学术的进展和生产的需要。为此谨书数语以为序。

中国农业大学一级教授 袁维蕃
中国科学院院士

1994年7月1日于北京

目 录

第一部分 植物病毒发现和研究的重大进展

一、病毒的发现	1
(一) 病毒 (Virus)	1
(二) 类病毒 (Viroid)	1
(三) 拟病毒 (Virusoid)	2
(四) 朊病毒 (Virino)	2
二、植物病毒研究的重大进展	3

第二部分 病毒分类的国际组织机构和法规

一、病毒分类的国际组织机构	7
(一) 病毒命名分会委员会 (SCNV)	7
(二) 国际病毒分类委员会 (ICTV)	8
1. 病毒命名筹备委员会 (PCNV)	8
2. 国际病毒命名委员会 (ICNV)	8
3. 国际病毒分类委员会 (ICTV)	8
(三) ICTV 历届官员	9
(四) ICTV 植物病毒分会委员会官员	9
(五) ICTV 马铃薯 Y 病毒组研究组官员	9
(六) ICTV 病毒数据分会官员	9
二、国际病毒分类委员会 (ICTV) 有关规章	10
(一) ICTV 章程	10
(二) 植物病毒命名及规则	14
1. 植物病毒命名方法	14
2. 病毒命名规则	16

3. 病毒种的划定与命名的指导性条文	18
4. 新的分类建议的提出与工作程序	18
5. 有关名词缩写和术语	20
6. 关于病毒密码程式	22

第三部分 植物病毒分类

一、1966 年以前植物病毒分类与命名方案	31
(一) 1927 年 Johnson 方案	31
(二) 1931 年 Quanjer 方案	31
(三) 1935 年 Johnson 方案	31
(四) 1937 年 Smith 方案	37
(五) 1939 年 Holmes 方案	37
(六) 1942 年 Bawden 方案	37
(七) 1944 年 Holmes 方案	37
(八) 1952 年雷日科夫方案	39
(九) 1954 年 McKinney 方案	39
(十) 1950—1954 年 Ruska 等方案	41
(十一) 1956 年 Hansen 方案	42
(十二) 1959 年 Brandes 方案	43
二、1966 年以后 ICTV 推出的植物病毒分类方案	45
(一) ICTV 莫斯科方案 (1966 年)	45
(二) ICTV 墨西哥城方案 (1970 年)	46
(三) ICTV 马德里方案 (1975 年)	49
(四) ICTV 象牙海岸方案 (1978 年)	50
(五) ICTV 斯特拉斯堡方案 (1981 年)	50
三、ICTV 最新分类方案——柏林方案	51
(一) 病毒分类总体方案	51
(二) 植物病毒科和组最新图解	51
(三) 植物病毒分类检索	53

第四部分 植物病毒组 (科) 的描述

苜蓿花叶病毒组 (Alfalfa mosaic virus Group)	70
--	----

雀麦花叶病毒组 (Bromovirus)	73
线形病毒组 (Capillovirus)	76
香石竹潜隐病毒组 (Carlavirus)	78
香石竹斑驳病毒组 (Carmovirus)	82
花椰菜花叶病毒组 (Caulimovirus)	85
长线形病毒组 (Closterovirus)	89
鸭跖草黄色斑驳病毒组 (Commelina yellow mottle virus Group)	91
豇豆花叶病毒组 (Comovirus)	94
潜隐病毒组 (Cryptovirus)	98
黄瓜花叶病毒组 (Cucumovirus)	102
香石竹环斑病毒组 (Dianthovirus)	105
蚕豆萎蔫病毒组 (Fabavirus)	107
真菌传杆状病毒组 (Furovirus)	110
联体病毒组 (Geminivirus)	113
大麦病毒组 (Hordeivirus)	119
等轴不稳环斑病毒组 (Ilarvirus)	121
黄症病毒组 (Luteovirus)	124
玉米褪绿矮缩病毒组 (Maize chlorotic dwarf virus Group)	127
玉米雷亚朵非罗病毒组 (Marafivirus)	128
烟草坏死病毒组 (Necrovirus)	130
线虫传多面体病毒组 (Nepovirus)	132
欧防风黄点病毒组 (Parsnip yellow fleck virus Group)	137
豌豆耳突花叶病毒组 (Pea enation mosaic virus Group)	139
马铃薯 X 病毒组 (Potexvirus)	140
马铃薯 Y 病毒组 (Potyvirus)	143

植物呼肠孤病毒组 (Phytoreovirus)	152
植物弹状病毒组 (Plant rhabdovirus Group)	158
南方菜豆花叶病毒组 (Sobemovirus)	167
纤细病毒组 (Tenuivirus)	171
烟草花叶病毒组 (Tobamovirus)	173
烟草脆裂病毒组 (Tobravirus)	176
番茄丛矮病毒组 (Tombusvirus)	179
番茄斑萎病毒组 (Tospovirus)	182
芜菁黄花叶病毒组 (Tymovirus)	186

第五部分 植物病毒分类鉴定指南

一、植物病毒分类鉴定指标及应用评价	191
二、植物病毒分类鉴定指南	193
(一) 植物病原鉴定的柯赫氏法则	193
(二) 植物病毒分类鉴定	194
1. 寄主范围和症状表现	194
2. 病毒传播	194
3. 病毒细胞病理学	195
4. 病毒形态结构	196
5. 病毒粒体特性	198
6. 血清学反应	201

第六部分 植物类病毒、卫星病毒及分类

一、植物类病毒及分类	204
(一) 类病毒名称及定义	204
(二) 类病毒的确认	204
(三) 类病毒特性	205
1. 类病毒生物学	205
2. 类病毒理化特性	205
3. 抗原特性	205
4. 类病毒的病理学特性	205

(四) 类病毒复制	206
(五) 类病毒鉴定	207
(六) 类病毒分类	207
(七) 类病毒病害	209
1. 苹果锈果类病毒 (Apple scar skin viroid—ASSVd)	209
2. 马铃薯纺锤形块茎类病毒 (Potato spindle tuber viroid—PSTVd)	209
3. 鳄梨白斑类病毒 (Avocado sunblotch viroid—ASBVd)	211
4. 番茄束顶类病毒 (Tomato bunchy top viroid—TBTVD)	211
二、植物卫星病毒及其分类	212
(一) 卫星病毒	212
1. 卫星病毒的发现	212
2. 卫星病毒性质	213
(二) 卫星 RNA	213
1. 卫星 RNA 的发现	213
2. 卫星 RNA 性质	213
(三) 卫星病毒分类	214
1. A 型卫星	214
2. B 型卫星	214
3. C 型卫星	215
4. D 型卫星	215

第七部分 植物菌原体的分类鉴定

一、菌原体微生物	217
(一) 菌原体微生物的发现	217
1. 菌原体	217
2. 类菌原体	218
3. 螺原体	218
(二) 菌原体分类	218
1. 菌原体系统分类的国际组织机构	218
2. 菌原体的分类系统	219
3. 菌原体分类依据	220
二、与植物病害有关的螺原体和类菌原体分类	221
(一) 螺原体	221

1. 研究历史	221
2. 螺原体科和属的特征	222
3. 螺原体属的种、组和亚组的划分	222
(二) 类菌原体	223
1. 植物、病原和介体之间的相互关系	226
2. 血清学鉴定	230
3. 核酸同源性鉴定	233
4. MLO 与其他原核微生物系统发育关系	238
(三) 建立植物类菌原体属的分类构想	240
三、植物类菌原体和螺原体的鉴定	242
(一) 菌原体和螺原体病原性的确定	242
(二) 植物类菌原体 (MLO) 和螺原体 (SPO) 分类鉴定	244
1. 血清学	244
2. 核酸同源性检测	248
四、国内外重要植物类菌原体病害简介	252

附 录

一、植物病毒科、组名录	278
二、植物病毒英中名称对照	283
三、植物类菌原体英中名录	310
四、国际病毒分类系统中的中国植物病毒	322
五、国际植物病毒分类新近消息	328

第一部分 植物病毒发现和研究的重大进展

一、病毒的发现

(一) 病毒 (Virus) 1892 年 Iwanowski 发现烟草花叶病病原过滤性; 1896 年德国 Adolf Mayer 首先提出烟草花叶病 (Mosaikkrankheit) 的名称, 他将病株汁液注射到健康植株内, 使健株产生同样症状, 证明了用接触的方法可使这种病害传染; 1898 年荷兰的 Beijerinck 发现烟草花叶病病原为“侵染活液”, 称之为过滤性病毒, 确立了只能在寄主细胞内进行复制的一类, 当时认为是最小的微生物——病毒。现在认为: 病毒只含有一种类型的核酸, 即核糖核酸 (RNA) 或脱氧核糖核酸 (DNA), 作为遗传信息的载体, 经过基因复制与表达, 产生子代病毒核酸和蛋白质, 然后再装配成完整的病毒粒体。完整病毒粒体 (Virion) 是指在形态学上成熟的病毒 (Virus) 个体。近百年来, 世界各国学者, 相继从植物上分离鉴定的病毒种类很多, 但经国际病毒分类委员会全体会议讨论通过, 并归入植物病毒分类系统的成员仅 716 种。

(二) 类病毒 (Viroid) 1971 年美国病毒学家 Diener 发现了马铃薯纺锤形块茎病 (Potato spindle tuber viroid——PSTVd), 病原只含小分子量 RNA, 不含蛋白质, 比已知的病毒 RNA 要小得多, 分子量只有约 120KD, 感染性极高, 10 个分子就足以使马铃薯感染, 比植物病毒的感染需要量小得多, 称之为类病毒

(Viroid)。因为类病毒可以引起很多经济植物严重病害，故这方面的研究进展相当迅速。国际病毒分类委员会 1990 年柏林会议讨论通过的报告（1991 年发表）公布了 19 种类病毒。

(三) 拟病毒 (Virusoid) 1981—1983 年，田波等 (1981) 从苜蓿上，Randies 等 (1981) 从绒毛烟、Gould 等 (1981) 从莴苣上发现了新的病毒病原，这类病毒除含有线状病毒基因组 RNA 外，还含有与类病毒相似的环状 RNA 分子，称之为拟病毒（类类病毒）。

(四) 朊病毒 (Virino) 1982 年美国加利福尼亚大学 Prusiner 首先发现羊搔痒病是由分子量 50KD 蛋白质感染引起的，这类病原只有蛋白质，没有核酸，称为蛋白质侵染子 (Prion) 或朊病毒 (Virino)。朊病毒可以聚合成杆状颗粒，并排列成丛。杆状颗粒和丛均有侵染性，但侵染因子本质尚不清楚。已经对朊病毒进行了序列分析并人工合成 cDNA 探针。但在植物上尚未发现这类病原引起的病害。

1983 年 6 月在意大利召开的“病毒、类病毒、拟病毒和朊病毒”国际会议上，正式将类病毒、拟病毒和朊病毒归为亚病毒 (Subviruses)，由核蛋白构成的病毒称为真病毒 (Euviruses) 见表 1。

表 1 病 毒

病 毒 (Virus)	真病毒 (Euviruses)	
	亚病毒 (Subviruses)	类病毒 (Viroid)
		拟病毒 (Virusoids) .
		朊病毒 (Virino) 或蛋白侵染子 (Prion)

二、植物病毒研究的重大进展

近百年来,从植物病毒病原发现,到病毒流行危害、病害病理、生物化学、生物物理特性研究等,直至病毒分子生物学的飞跃发展,体现了现代科学技术各学科互相渗透和综合利用的作用。回顾病毒学的发展史,不仅可以加深对病毒学这门学科的认识,而且可以更准确地把握病毒学未来的发展方向(表2)。

表2 植物病毒学研究重大成果

年份	报道人	记 事
1892	Iwanowski	证实 TMV 的过滤性
1898	Beijerinck	发现 TMV 的过滤性病原,称 TMV 为传染活液
1901	高田鉴三	证明水稻矮缩病毒(Rice dwarf virus)由叶蝉作介体传染
1927	Dvorak	首次研制出植物病毒抗血清
1927	Johnson	首次提出植物病毒分类命名方案
1929	Purdy	证实病毒的抗原性,并认为病毒可能是蛋白质或多糖类物质
1929	Mckinney	提出病毒侵染的系统性
1929	Holmes	提出 TMV 局部侵染的枯斑寄主
1931	T. H. Thung 荷兰精华 膏汤清香	证实病毒株系及其间的交互保护作用
1933	福士贞吉	水稻矮缩病毒的经卵传递传染
1933	Takahashi 和 Rawlings	利用流动复屈折性推断 TMV 为直杆状
1935	Stanley	获得 TMV 次结晶,提出病毒为一种蛋白

(续)

年 份	报 道 人	记 事
1937	Bawden 及 Pirie	证明 TMV 除含蛋白外尚含有 5%RNA
1939	Kausche	最初使用电子显微镜显象病毒成功
1949	Markham 及 Smith	TYMV 具有实心及空心两种粒体的发现
1951	Commoner	发现硫尿嘧啶能抑制 TMV 增殖
1952	J. I. Harris 等	揭示了 TMV 外壳蛋白的化学性质
1955	Fraenkel-Conrat	TMV 的核酸及其亚单位重组合成感染性 TMV
1956	Gierer 及 Schramm	证明 TMV-RNA 分子具有感染性
1958	Gierer 等	通过化学的方法诱变获得 TMV 诱变株
1959	Anderer	阐明 TMV 外壳蛋白变性的可逆性
1959	Harrison 及 Vixon	证明 TRV 多分体性
1960	Tsugita	测定 TMV 外壳蛋白的氨基酸序列
1962	Grace	利用昆虫单层细胞研究病毒
1962	Casfar 等	阐明许多病毒等面体结构
1966	Wildy	1966 年莫斯科举行国际微生物学代表会议, 会上成立国际病毒命名委员会 (ICNV), 1973 年改名为国际病毒分类委员会 (ICTV)
1967	土居养二等	植物类菌原体 (MLO) 病原物的发现
1968	Shepherd	发现花椰菜花叶病毒的核酸为 DNA
1968	建部 (Takebe, I) 等	利用原生质体研究病毒
1971	Diener	发现类病毒病原物