

真菌传播的 植物病毒

陈剑平等 编著



科学出版社
www.sciencep.com

真菌传播的植物病毒

陈剑平 等 编著

科学出版社
北京

内 容 简 介

本书是我国第一本介绍真菌传播的植物病毒专著,是作者在多年研究禾谷多黏菌及其传播的麦类病毒成果的基础上,结合国内外真菌传植物病毒研究现状编著而成。全书共分14章,第1章是总论,第2~9章介绍由真菌传播的30多种植物病毒的生物学、血清学、分子生物学和防治知识,第10~14章对目前已知的真菌介体特征、培养和操作方法、传播病毒特性和平传播病毒分子基础进行描述。书后还附了172版制作精美、特征明显的病害症状彩色照片和病毒粒子、真菌介体超微结构电子显微镜照片。

全书基本上反映了目前真菌传播的植物病毒研究历史和全貌,可供从事植物病毒学、植物病理学、真菌学、生物学、分子生物学、植物检疫和电子显微镜的科研教学工作者、高等院校师生和农业生产技术人员参考。

图书在版编目(CIP)数据

真菌传播的植物病毒/陈剑平等编著.一北京:科学出版社,2005

ISBN 7-03-015413-4

I. 真... II. 陈... III. 植物病毒—传播—研究
IV. S432.4

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2005)第 037467 号

责任编辑:张 璞/责任校对:连秉亮

责任印制:刘 学/封面设计:一 明

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>

南京理工出版信息技术有限公司照排

常熟市华通印刷有限公司印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2005年4月第一版 开本:889×1194 1/16

2005年4月第一次印刷 印张:40 3/4 插页 86

印数:1—1 500 字数:1 486 000

定价:230.00 元

《真菌传播的植物病毒》编辑委员会

主 编：陈剑平

编著人员：陈剑平 陈 炯 张恒木

郑红英 林 林 程 眥

郑 潘 史雨红

序一

植物病毒是一类重要的植物病原物,因其只能在寄主活细胞中增殖、主要借助生物介体传播,且不能在光学显微镜下观察,加上种类多、株系分化快、化学防治措施对其本身无效等特点,早期曾将植物病毒病害视为植物的“不治之症”。自从20世纪40年代有了电镜,植物病毒形态鉴定、病害流行规律和防治技术研究有了较多进展。但是,大量的报道都是在昆虫传播的植物病毒方面,而真菌传播的植物病毒研究,因传毒介体是难以培养的低等真菌以及介体带毒率低等原因进展缓慢。鉴于真菌传植物病毒病害经济和学术的重要性,国际植物病理学会于1988年组织成立了国际真菌传植物病毒研究会。现代生物技术的发展大大推动了真菌传植物病毒的病原学、血清学、细胞病理学和分子生物学等方面研究的进程。

浙江省农业科学院植物病毒学实验室以陈剑平博士为首的一群青年科学家,在欧盟和国家杰出青年科学基金等项目的支持下,在不断学习和总结前人经验的基础上,知难而上,团结奋进,通过近20年的孜孜不倦刻苦钻研,在禾谷多黏菌与其传播麦类病毒的内在关系及病毒基因组突变的分子机制等方面陆续取得了一个个突破性进展,前后发表有关学术论文165篇,其中被《SCI》收录56篇。与此同时,他们还深入研究了禾谷多黏菌传主要麦类病毒病田间发病规律,筛选了大量抗源供抗病育种利用,建立的病害综合防治技术在全国病区大面积推广应用,取得了显著控病、增产和增收的效果。他们的研究成果受到国内外同行专家的高度赞扬。

《真菌传播的植物病毒》一书除了系统阐述陈剑平博士和他的助手、学生们在近20年的时间内在大麦黄花叶病毒属、真菌传杆状病毒属、禾谷多黏菌超微结构及与其所传播的植物病毒内在关系等方面的研究所取得的丰硕成果外,还全面介绍了国内外有关花生丛簇病毒属、马铃薯帚顶病毒属、甜菜坏死黄脉病毒属、巨脉病毒属、蛇形病毒属和番茄丛矮病毒科等其他真菌传植物病毒和真菌介体的研究进展。全书共分14章计145万字,书后还精选了172版病害彩色照片和病毒、真菌电子显微镜照片,内容十分丰富,集知识技术与文献价值于一体,反映了当代真菌传播的植物病毒全貌,也显示了我国学者在该研究领域的贡献和实力。本书也是国内真菌传播的植物病毒研究领域出版的第一部著作,相信它的出版将对国际学术交流以及有关科研与教学工作都会有很大的推动作用。

中国工程院院士
中国农业科学院植物保护研究所研究员

邵予元

2005年1月

序二

植物病毒学是一门有着悠久历史的学科。早在 100 多年前,烟草花叶病毒(TMV)就已经是植物病理学中一种经典的病害。1898 年荷兰 M. W. Beijerinck 曾经用 TMV 病株周围的土壤作为毒源,发现种植在该土中的健株也可以产生 TMV 的症状。当时他认为 TMV 可以由土壤传播。虽然这个结论证据并不确凿,但揭开了病毒病传染源研究的序幕。60 年后的 1958 年,美国的 W. B. Hewitt 首先证实了土壤中的线虫可以传播植物病毒,同年新西兰的 P. R. Fry 也证实了土壤中的真菌可以传播植物病毒。这样植物病毒病的传播途径就由很早就确定的接触传播扩大为昆虫传播、线虫传播和真菌传播。这些传播的细节在其后的 30 多年中逐渐得以明确。以真菌传播为例,虽然在 20 世纪 60 年代就已知禾谷多黏菌(*Polymyxa graminis*)可以传播大、小麦的多种花叶病毒,但有关真菌介体与其传播病毒之间的内在关系尚未明确,直到 1991 年才由以本书作者陈剑平博士为首的研究组研究确定。这项成果被认为是真菌传植物病毒 40 年研究中的一个重大突破,在我国曾被评为“1992 年全国十大科技成就”之一,曾获得我国多项国家级和省、部级科技成果奖。大、小麦花叶病毒是我国豫、冀、鲁、浙、苏、沪、鄂、陕、川等省、市大、小麦生产中的重要病害,发病面积达 3 000 万~4 000 万亩,每年减产约 10 亿~15 亿千克。这一突破使得大、小麦花叶病的预防,特别是抗病品种的选育取得迅速发展。

本书是以陈剑平博士为首的研究组近 20 年研究成果的浓缩。作者在出版《禾谷多黏菌传麦类病毒研究》论文集(浙江科学技术出版社 2001)和《植物病毒种类分子鉴定》专著(科学出版社 2003)的基础上又撰写了《真菌传播的植物病毒》一书。全书共分 14 章。第 1 章是总论。第 2~9 章介绍了由真菌传播的 30 多种植物病毒,其中有作者进行多年研究取得丰硕成果的大麦黄花叶病属和真菌传杆状病毒属,也包括了花生丛簇病毒属、马铃薯吊顶病毒属、甜菜坏死黄脉病毒属、巨脉病毒属、蛇形病毒属和番茄丛矮病毒科有关属的真菌传播的植物病毒,涉及病毒生物学、血清学、分子生物学和防治方面的内容。第 10~14 章对目前已知可传播植物病毒的两个真菌目的介体(壶菌目 Chytridiales 中的油壶菌属 *Olpodium* 和根肿菌目 Plasmodiophorales 中的多黏菌属 *Polymyxa* 及粉孢菌属 *Spongopora*)特征、培养和操作方法、传播病毒特性和传播病毒分子基础等方面进行了描述。本书的出版是以陈剑平博士为首的研究组多年高水平研究和辛勤劳动的结晶,内容丰富、资料详实,反映了当代真菌传植物病毒的最新进展。本书的出版将对我国植物病毒学和植物病理学的发展起到推动作用。

在本书出版之际,谨向以陈剑平博士为首的研究组的科学家表示敬意,并祝愿他们在未来的岁月中与时俱进,在这一领域的研究中取得新的突破性进展。

中国工程院院士

中国农业科学院茶叶研究所研究员

陈宗懋

2005 年 1 月

前　　言

早于 20 世纪初,在美国小麦上发生了一种花叶病毒病。但因当时知识和研究技术的局限,人们并不认识这种病毒病是由土壤中的真菌传播的。后经大量的生物学实验,至 50 年代人们才初步认识这种小麦花叶病毒和后来发现的莴苣巨脉病毒是分别由土壤中的禾谷多黏菌和芸薹油壺菌传播的。在此后的 20 年间,国际上陆续发现了 30 多种由土壤中真菌传播的植物病毒,且绝大多数危害重要的粮食或经济作物,其中由甜菜多黏菌传播的甜菜坏死黄脉病毒和禾谷多黏菌传播的大、小麦花叶病毒成为世界各国甜菜和禾谷类作物的重要病害,每年造成巨大的经济损失。譬如,大、小麦黄花叶病于 70 年代在我国各地零星发生以来,目前已流行蔓延到冬麦区山东、陕西、河南、河北、江苏、浙江、上海、湖北、四川等九省市,估计每年发病面积在 200 万 hm^2 左右,导致大、小麦减产 150 万 t。同样,甜菜坏死黄脉病也成为我国东北和西北各省区甜菜生产的重要威胁。由于这类病毒由土壤中的真菌介体传播,而真菌介体寄主范围大、分布广泛,其厚壁休眠孢子又能在土壤中长期存在,某一地区一旦传入该类病毒,病害就会长期发生。已经证明轮作和化学防治对真菌传播的植物病毒病害控制作用不显著,生产上惟一有效的防治途径是应用抗病品种。但是,由于这类病毒种类多、株系分化复杂,抗病育种显得十分困难。

国内外对于这类病害的研究虽然已有近百年历史,但 20 世纪 90 年代以前主要集中在病毒种类生物学鉴定、病害流行学和防治技术等方面的研究。自 90 年代以后,随着分子生物学知识及其先进技术的应用,促进了病毒分子生物学、真菌传播病毒分子机制和分子抗病育种工作的迅速发展。但与由昆虫传播的植物病毒相比,无论在研究的水平上还是在已形成的知识体系方面,真菌传植物病毒病研究仍然处于落后状态。鉴于这些植物病毒研究在学术上和经济上的重要性,国际著名真菌传植物病毒学家、加拿大皇家学会会员、加拿大 Alberta 大学教授 C. Hiruki 博士于 1988 年在日本京都召开的第五届国际植物病理学大会上组织成立了国际真菌传植物病毒研究会(The International Working Group on Plant Viruses with Fungal Vectors, IWGPVF),旨在将全世界真菌传植物病毒研究者组织起来,每三年举行一次学术研讨会,通过交流合作以促进国际真菌传植物病毒各研究领域的深入发展。研究会曾在德国(1990 年)、加拿大(1993 年)、苏格兰(1996 年)、美国(1999 年)、瑞士(2002 年)举行了 5 次学术研讨会,下一次研讨会将于 2005 年在意大利举行。这种形式的研讨会为各国同行进行学术交流和寻求合作伙伴提供了一个很好的平台,对国际真菌传植物病毒研究的发展起到了巨大的推动作用。我有幸出席了前 3 次学术研讨会,这对我在该研究领域建立一些国际合作关系,开展一些有益、有效的工作和促进个人业务上的进步具有重要作用。

我在 1985 年毕业于浙江农业大学植物保护系,然后分配到浙江省农业科学院工作,师从阮义理研究员开展大、小麦黄花叶病毒研究。1989~1990 年应国际真菌传植物病毒研究会秘书长、英国洛桑试验站 M. J. Adams 教授的邀请,到洛桑试验站进修一年。在 Adams 教授指导下,我选择了以禾谷多黏菌介体与其传播的植物病毒之间内在关系为研究课题。由于阐明这一内在关系是建立真菌传植物病毒病防治新体系的基础,具有重大的科学意义和应用价值,自 20 世纪 60 年代以来国内外不少学者试图加以探明,但都未果。我在总结继承前人工作的基础上,通过不断改正研究材料和技术,经过上万个菌体超薄切片的电镜观察,终于在禾谷多黏菌体内发现了大麦和性花叶病毒。有关结果在英国 *Annals of Applied Biology* 杂志上发表后,得到国际同行的高度评价。该成果后来被国家科委等单

位评为 1992 年全国十大科技成就之一,获 1992 年度农业部科技进步一等奖和 1995 年度国家科技进步一等奖。

1990 年底进修期满,我按时回到浙江省农业科学院继续从事大、小麦黄花叶病研究。1992 年我应邀再次赴英,在苏格兰作物研究所师从著名分子植物病毒学家 T. M. A. Wilson 教授开展土传小麦花叶病毒遗传不稳定性和分子变异研究。经过 3 年时间的探索,我阐明了土传小麦花叶病毒遗传物质缺失突变过程、突变环境因子和突变分子机制,发现病毒缺失突变体不由禾谷多黏菌传播,并鉴定了病毒基因组中控制禾谷多黏菌传播特性的基本片段,对真菌介体与植物病毒内在关系的认识又深化了一步。有关研究结果在美国 *Virology* 和 *Phytopathology* 杂志上发表后,已被国外同行引用近百次。

1995 年我在英国丹迪大学获得博士学位,带着 2 个欧盟研究项目再次回到浙江省农业科学院。科技部、农业部、国家自然科学基金委员会和浙江省科技厅支持我继续在禾谷多黏菌传播的麦类病毒病研究领域进行深入探索,浙江省农业科学院的领导也非常关心我,为我配备了程晔、郑滔两名得力助手,随后浙江大学和复旦大学聘我为兼职教授、博士生导师,因而先后在两校招收了叶荣、朱洪庆、刁爱坡、徐磊、陈炯、杨建平、张恒木等 10 多位博士研究生与我一起开展真菌传播的麦类病毒病研究。这些同事和学生个个都很聪颖、勤奋学习、刻苦工作,且相互团结、相互帮助,充满着友谊和活力。我与他们朝夕相处,心情非常愉快。由于大伙的努力,科研工作进展很快,在 10 年时间里取得了 8 项研究成果,主要包括:一是搞清了禾谷多黏菌生态学、传毒特性、侵染潜力和各发育阶段的超微结构特征,在休眠孢子体内首次发现大麦黄花叶病毒,充实了该菌与其传播的植物病毒内在关系的资料。二是探明世界范围内由该菌传播的麦类病毒有大麦黄花叶病毒、大麦和性花叶病毒、小麦黄花叶病毒、小麦梭条斑花叶病毒、土传小麦花叶病毒、燕麦花叶病毒、燕麦金色条纹病毒、中国小麦花叶病毒、土传禾谷类花叶病毒等 9 种病毒,其中后两种是由我们鉴定的新种。同时,测定了部分病毒基因组全序列,占国际上已登录的同类病毒序列总数的 56.3%,并研究了这些病毒的血清学特性、抗原决定簇差异以及亲缘和分类关系。明确我国大面积发生的是大麦黄花叶病毒、大麦和性花叶病毒、小麦黄花叶病毒和中国小麦花叶病毒 4 种,并鉴定了它们的不同株系,研究了这些病害的发生规律和互作关系。三是筛选出首批 9 个高抗多黏菌的球茎大麦、5 个抗大麦黄花叶病毒和大麦和性花叶病毒的大麦新抗源、47 个抗小麦黄花叶病毒和 4 个抗中国小麦花叶病毒的小麦新抗源。令人高兴的是,这些抗源被育种家们利用,业已培育出若干个优质、高产、抗病的大、小麦品种,付诸于生产实践。四是建立了病害综合防治技术体系,并在浙江、江苏、河南、安徽、山东等省大面积应用,挽回大量的经济损失,对病害的发生具有持续有效的控制作用。期间发表相关的研究论文 70 余篇,其中 35 篇被《SCI》收录,有关成果分别获得 1998 年农业部科技进步一等奖,2000 年、2002 年和 2004 年浙江省科技进步一等奖,2001 年浙江省科技进步二等奖和 2001 年国家科技进步二等奖。

光阴如梭,一晃我从事禾谷多黏菌传麦类病毒的学习和研究已有 20 个年头。回忆这些年的科学历程,我热情奔放,激情燃烧,于是就产生了一个念头,想把这 20 年的研究实践和研究结果总结一下,出版一本专著,以向所有关心支持我的单位和同仁们作一汇报,与同行作一交流。但在整理自己的研究成果过程中,又出现了一个新的思路:在自己的工作实践的基础上,运用国内外真菌传植物病毒其他领域的进展资料编著一本较系统全面介绍这一重要领域的研究实践和研究成果的《真菌传播的植物病毒》。于是,便将这思路与在实验室一起工作的陈炯和张恒木两位青年研究员合计,得到他俩的赞同和支持,接着商讨了全书的框架和章节,组织整个课题组的成员协同执笔编写。我撰写第 1 和 11~14 章,与陈炯合写第 2、3 章,史雨红撰写第 4 章,林林撰写第 5 章,郑红英撰写第 6 章,张恒木撰写第 7、8、9 章,郑滔撰写第 10 章。此外,杭州师范学院的施农农博士也为我提供了一些有关大麦黄花叶病毒的研究资料。最后由我对全书进行修改补充、统稿定稿。同时,还整理了 172 版来自国内外真菌介体及其传播的植物病毒侵染寄主植物所致的症状彩色照片以及真菌介体和病毒粒子的电子显

微镜照片,刊印于书后。其中,有关禾谷多黏菌及其传播的麦类病毒照片基本上是我们 20 年来研究积累的,其他真菌介体及其传播的病毒照片由众多国外同行学者提供。程晔副研究员花了大量的精力,认真且不厌其烦地进行文字输入和修改以及照片的剪辑和排版。因此,这本书的出版可以说是我们课题组各位同志共同努力的结果,是团队合作精神的展示。我不仅因为能在一年时间里完成这本书稿的撰写和修改,实现我的心愿而感到高兴,更为我们课题组高效、合作的团队精神感到欣慰。

在本书的编写过程中,得到郭予元、陈宗懋两位院士的鼓励和支持,并欣然答应为本书作序。此外,还得到浙江省农业科学院黄达晶先生的指教和帮助,以及浙江省财政厅和浙江省自然科学基金委员会的出版资助。同时,在本书的出版过程中,科学出版社的张臻编辑提出了许多宝贵的修改意见。在此,我谨向课题组全体同仁以及张臻女士、郭予元先生、陈宗懋先生、黄达晶先生、浙江省财政厅和浙江省自然科学基金委员会表示衷心感谢。也借此机会向阮义理研究员、Adams 教授、Wilson 教授以及所有曾经关心支持过我的单位、前辈、同仁表示衷心地感谢,没有你们长期的关心和支持,不可能有我今天的事业,更不可能有这本书的问世。

由于白天工作比较忙,没有撰写书稿的完整时间,在这一年中我基本上利用晚上、周末和节假日时间进行这项工作。而这一年,正是我妻子滨梅怀孕和女儿诗源出生,我对她俩一直没有很好地照顾。值此,我也要向滨梅表示感谢,向女儿表示歉意。

这本书写作时间比较仓促,思考不够缜密,加上我们业务水平有限,书中一定存在不少疏漏、不当或舛误之处,敬请同行和广大读者批评指正!

陈剑平谨识

2005 年 1 月 18 日

于杭州艮山福居

目 录

序一

序二

前言

1 概述	1
1.1 引言	1
1.2 土壤中真菌介体及其传播的病毒	1
1.2.1 真菌介体及其传播的病毒种类	1
1.2.2 真菌介体的分离、培养、保存及利用	5
1.3 土壤中线虫介体及其传播的植物病毒	8
1.3.1 线虫介体及其传播的病毒种类	8
1.3.2 线虫介体的取样、分离、鉴定和繁殖	10
1.3.3 传播的检测	12
1.4 土壤中非介体传播的病毒	14
1.4.1 土壤中非介体传播的病毒种类及其可能的传播机制	14
1.4.2 非介体传播试验	15
1.5 结论	16
参考文献	16
2 大麦黄花叶病毒属	23
2.1 引言	23
2.2 大麦黄花叶病毒和大麦和性花叶病毒	24
2.2.1 生物学特性	26
2.2.2 病害流行学	28
2.2.3 大麦品种对病毒和禾谷多黏菌的反应	30
2.2.4 分子生物学	41
2.2.5 病毒株系	54
2.2.6 大麦抗性基因	64
2.2.7 防治	70
2.3 小麦黄花叶病毒和小麦梭条斑花叶病毒	71
2.3.1 生物学特性	72
2.3.2 病害流行学	75
2.3.3 北美洲、欧洲和日本小麦品种对我国 WYMV 和 CWMV 的反应	80
2.3.4 病毒株系	88

2.3.5 分子生物学	89
2.3.6 WYMV 和 WSSMV 的关系	101
2.4 燕麦花叶病毒	103
2.4.1 生物学特性	103
2.4.2 病毒株系	104
2.4.3 分子生物学	104
2.4.4 种质资源抗病性	112
2.5 水稻坏死花叶病毒	112
2.5.1 生物学特性	112
2.5.2 病毒粒子的理化性质	113
2.5.3 分子生物学	113
2.6 血清学特性	114
2.6.1 血清学技术	114
2.6.2 大麦黄花叶病毒属成员之间的血清学关系	116
2.6.3 大麦黄花叶病毒属成员与其他线状病毒的血清学关系	117
2.6.4 病毒在大麦病株中的分布	117
2.7 一些基因的结构和功能	118
2.7.1 外壳蛋白差异分析	118
2.7.2 非编码区序列分析	119
2.7.3 P3 蛋白	122
2.7.4 7K 和 14K 蛋白	123
2.7.5 各编码蛋白间的相互作用	124
2.7.6 病毒缺失突变及其致病性	124
2.8 结论	128
参考文献	129
3 真菌传杆状病毒属	137
3.1 前言	137
3.2 土传小麦花叶病毒	138
3.2.1 生物学特性	138
3.2.2 血清学特性	141
3.2.3 危害	143
3.2.4 病毒株系	144
3.2.5 分子生物学	144
3.2.6 种质资源抗病性	159
3.3 中国小麦花叶病毒	160
3.3.1 病毒粒子的提纯	160
3.3.2 病毒粒子的理化性质	160
3.3.3 寄主范围	161

3.3.4 血清学特性	161
3.3.5 分子生物学	163
3.4 土传禾谷类花叶病毒(欧洲小麦花叶病毒和土传黑麦花叶病毒)	171
3.4.1 欧洲小麦花叶病毒	171
3.4.2 土传黑麦花叶病毒	177
3.5 燕麦金色条纹病毒	178
3.5.1 生物学特性	178
3.5.2 基因组结构特征	179
3.5.3 分类地位	184
3.6 高粱褪绿花叶病毒	186
3.6.1 生物学特性	186
3.6.2 基因组全序列	186
3.6.3 分类地位	191
3.7 水稻条纹坏死病毒	191
3.7.1 症状与危害	193
3.7.2 传播	193
3.7.3 病毒粒子的理化性质	193
3.7.4 血清学特性	194
3.8 猫儿菊花叶病毒	194
3.8.1 寄主范围与症状	194
3.8.2 传播	195
3.8.3 病毒粒子的理化性质	195
3.8.4 血清学特性	195
3.9 植物病毒被通读的终止密码子上下游序列特征分析	195
3.10 讨论	196
参考文献	199
4 花生丛簇病毒属	203
4.1 前言	203
4.2 生物学特性	203
4.2.1 症状	203
4.2.2 寄主范围	204
4.2.3 传播	204
4.2.4 细胞病理学	205
4.2.5 病毒侵染后对花生产量和品质的影响	205
4.2.6 病毒粒子的提纯	205
4.2.7 病毒粒子的理化性质	205
4.3 血清学特性	206
4.4 分子生物学	206

4.4.1 基因组结构及同源性分析	206
4.4.2 病毒的生活周期	223
4.5 病毒的检测	224
4.5.1 RT-PCR 检测	224
4.5.2 cDNA 探针检测	224
4.5.3 ELISA 检测	224
4.6 防治	225
4.7 绒毛烟草花叶病毒	225
4.7.1 生物学特性	225
4.7.2 病毒粒子的提纯及其理化性质	226
4.7.3 分子生物学	226
4.7.4 亲缘关系	226
4.8 结论	226
参考文献	227
5 马铃薯帚顶病毒属	230
5.1 引言	230
5.2 马铃薯帚顶病毒	230
5.2.1 分布	230
5.2.2 生物学特性	231
5.2.3 病毒粒子的提纯及其理化性质	234
5.2.4 病毒株系	234
5.2.5 血清学特性	235
5.2.6 诊断与检测	236
5.2.7 基因组结构	236
5.2.8 一些基因功能的最新进展	247
5.2.9 防治	250
5.3 蚕豆坏死病毒	255
5.3.1 分布	255
5.3.2 生物学特性	255
5.3.3 病毒粒子的提纯及其理化性质	255
5.3.4 血清学特性	256
5.3.5 基因组结构	256
5.4 甜菜土传病毒	262
5.4.1 生物学特性	263
5.4.2 分子生物学	263
5.5 甜菜 Q 病毒	272
5.5.1 生物学特性	272
5.5.2 基因组特征	272

5.5.3 分类和进化关系	280
5.6 结论	281
参考文献	281
6 甜菜坏死黄脉病毒属	290
6.1 前言	290
6.2 甜菜坏死黄脉病毒	291
6.2.1 生物学特性	291
6.2.2 病害流行学	295
6.2.3 分布	299
6.2.4 病毒株系	300
6.2.5 血清学特性	303
6.2.6 分子生物学	306
6.2.7 检测	320
6.2.8 防治	322
6.2.9 一些与 BNYVV 表现症状相似的病害	326
6.3 甜菜土传花叶病毒	326
6.3.1 症状	326
6.3.2 分布	327
6.3.3 病毒粒子的特性	327
6.3.4 BSBMV 与 BNYVV 及相关病毒间的相互作用	327
6.3.5 基因组结构	328
6.4 牛蒡斑驳病毒	334
6.5 水稻条纹坏死病毒	335
6.6 结论	335
参考文献	336
7 巨脉病毒属	345
7.1 引言	345
7.2 生物学特性	345
7.2.1 莴苣巨脉病毒	345
7.2.2 烟草矮化病毒	347
7.2.3 其他暂定的莴苣巨脉病毒属成员	348
7.3 莴苣巨脉病毒的分子生物学特性	349
7.3.1 基因组极性的确定	349
7.3.2 基因组全序列及分析	351
7.3.3 莴苣巨脉病毒基因的表达策略	359
7.3.4 系统进化和分类	362
7.4 结论	363

参考文献	363
------------	-----

8 蛇形病毒属	367
8.1 引言	367
8.2 柑橘鳞皮病毒	367
8.2.1 症状与寄主范围	368
8.2.2 传播	369
8.2.3 病毒粒子的提纯及其形态特征	369
8.2.4 病毒株系	370
8.2.5 血清学特性	371
8.2.6 分子生物学	372
8.3 密诺菲奥瑞莴苣病毒	384
8.3.1 分布、寄主范围及传播	384
8.3.2 病毒粒子的提纯及其形态特征	385
8.3.3 外壳蛋白及其血清学特性	386
8.3.4 分子生物学	386
8.4 毛茛白斑驳病毒	396
8.4.1 病毒粒子的提纯及其形态特征	397
8.4.2 外壳蛋白及其血清学特性	397
8.4.3 基因组	398
8.5 郁金香轻型斑驳花叶病毒	401
8.5.1 症状、宿主范围及传播	401
8.5.2 病毒粒子的稳定性	401
8.5.3 病毒粒子的提纯及其形态特征	401
8.5.4 血清学特性	402
8.6 蛇形病毒的分子检测和鉴定	402
8.7 蛇形病毒属之间以及与其他属病毒之间的比较	404
8.7.1 蛇形病毒属成员之间的比较分析	404
8.7.2 蛇形病毒属成员与其他属病毒之间的比较	405
8.8 讨论	406
参考文献	408
9 油壶菌传播的番茄丛矮病毒科成员	412
9.1 引言	412
9.2 黄瓜叶斑点病毒	414
9.2.1 生物学特性	414
9.2.2 血清学特性	415
9.2.3 分子生物学	416
9.3 红三叶草坏死花叶病毒	424

9.3.1 生物学特性	425
9.3.2 血清学特性	426
9.3.3 分子生物学	427
9.4 甜瓜坏死斑点病毒	446
9.4.1 生物学特性	447
9.4.2 血清学特性	449
9.4.3 分子生物学	449
9.5 黄瓜坏死病毒	454
9.5.1 生物学特性	455
9.5.2 分子生物学	456
9.6 烟草坏死病毒及其卫星病毒	463
9.6.1 生物学特性	464
9.6.2 血清学特性	465
9.6.3 分子生物学	466
9.7 讨论	484
参考文献	485
10 真菌介体	494
10.1 引言	494
10.2 油壺菌	494
10.2.1 分类与种类	494
10.2.2 寄主范围	495
10.2.3 形态及生理特性	495
10.2.4 生活史	496
10.2.5 超微结构	496
10.2.6 防治	498
10.3 根肿菌	499
10.3.1 多黏菌	500
10.3.2 粉痂菌	511
10.4 讨论	516
参考文献	516
11 真菌介体的培养、接种和保存	520
11.1 引言	520
11.2 真菌介体的培养条件	520
11.2.1 引诱植物	521
11.2.2 培养基质	522
11.2.3 真菌介体小种的分离和纯化	523
11.3 真菌介体的培养	524

11.4 真菌介体的接种	526
11.4.1 游动孢子的接种	526
11.4.2 休眠孢子(堆)的提取	533
11.4.3 寄主植物对真菌介体的敏感性	537
11.5 真菌介体的保存	540
11.6 真菌介体的脱毒处理	541
11.7 结论	542
参考文献	543
12 环境因子对真菌介体及其传播的植物病毒的影响	546
12.1 引言	546
12.2 温度	546
12.3 湿度	547
12.4 pH	548
12.5 光照	548
12.6 土壤结构	549
12.7 化合物	549
12.8 土壤生物群	550
12.9 结论	550
参考文献	551
13 真菌介体传播病毒的特性	554
13.1 引言	554
13.2 胞外传播	556
13.2.1 胞外传播的证据	556
13.2.2 不同真菌分离物之间传毒能力的差异	559
13.2.3 病毒黏附于游动孢子的特性	566
13.3 胞内传播	567
13.3.1 胞内传播的证据	568
13.3.2 病毒的获得及传播特性	570
13.4 病害流行学	578
13.4.1 香石竹斑驳病毒属	579
13.4.2 番茄丛矮病毒属、非介体土传病毒和水传播的病毒	579
13.4.3 坏死病毒属	580
13.4.4 香石竹环斑病毒属	580
13.4.5 水田芥病毒	580
13.4.6 萎苣巨脉病毒和相似的病原物	580
13.4.7 根肿菌纲真菌传播的植物病毒	581
13.4.8 禾谷类作物的明亮褪色病	581