

几种重要花生病毒研究新进展

许泽永, 陈坤荣, 晏立英

(中国农业科学院油料作物研究所 油料作物遗传改良农业部重点实验室, 武汉 430062)

摘要: 花生病毒病是影响花生生产的重要病害。近 10 年来,花生矮化病毒(PSV)、花生条纹病毒(PStV)和番茄斑萎病毒属(*Tospovirus*)病毒分子生物学研究进展,极大地丰富了对上述病毒基因组结构、遗传变异、进化的认识,以及病毒种、亚组和株系的科学划分。对 PSV 来说,提出了 2 个亚组的划分,而我国 PSV 株系血清学和 RNA3 全序列的分析,明确它们独自构成第 3 个新的亚组。对我国和东南亚国家 PStV 株系 CP 基因序列同源性的分析,说明在这些国家和地区 PStV 是单独进化的,形成不同症状类型的株系。*Tospovirus* 属病毒分子生物学研究的深入使得该属病毒从番茄斑萎病毒(TSWV)1 种增加到 13 种,其中侵染花生的病毒达 5 种,分布于不同的国家和地区。

关键词: 花生病毒; 花生矮化病毒; 花生条纹病毒; 番茄斑萎病毒属病毒; 分子生物学

Progress on research of some major viruses infecting peanut XU Ze-yong, CHEN Kun-rong, YAN Li-ying (Ministry Key Laboratory of Genetic Improvement for Oil Crops, Oil Crop Research Institute of Chinese Academy of Agricultural Sciences, Wuhan 430062, China)

Abstract: Peanut virus diseases are economically important to peanut production. In recent 10 years, great progress has been made in researches on molecular biology of *Peanut stunt virus* (PSV), *Peanut stripe virus* (PStV) and *Tospoviruses* infecting peanut, which made better understanding of the genome, genetic diversity, evolution and determination of species, subgroup and strain of the viruses. Following molecular characterization of two subgroups of PSV, a third subgroup was established from PSV Chinese strains based on serology and sequence analysis of RNA3. It was demonstrated that PStV strains with symptom diversity were evolved independently in China and some Southeast Asian countries based on comparison of sequence homology of coat protein gene. The progress in molecular biology of *Tospovirus* has increased the viruses from *Tomato spotted wilt virus* (TSWV) alone to 13 species in past 10 years, among which 5 species infect peanut.

Key words: viruses infecting peanut; *Peanut stunt virus*; *Peanut stripe virus*; *Tospoviruses*; molecular biology

中图分类号: S435.652; S432.41

文献标识码: A

文章编号: 0412-0914(2004)01-0001-07

花生是我国主要油料和经济作物。2000 年全国花生种植面积首次突破 460 万 hm^2 , 总产达到 1 444 万吨,创历史最高纪录。我国已成为世界最大花生生产国和重要出口国,总产约占世界花生总产 40%,出口居世界前列^[1]。

花生病毒指一类自然侵染花生的植物病毒,至今国内外报道的有 18 种,经济上重要的 9 种。我

国花生病毒病一般年份引起花生减产 5%~10%,大流行年份能引起减产 20%~30%。20 世纪 70 年代以来,花生病毒病在北方产区多次爆发大流行,给生产带来严重损失。国内报道为害花生的有 4 种病毒,分别是花生矮化病毒(*Peanut stunt virus*, PSV)、花生条纹病毒(*Peanut stripe virus*, PStV)、黄瓜花叶病毒(*Cucumber mosaic*

收稿日期: 2003-06-25; 修回日期: 2003-10-16

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30170606)

第一作者: 许泽永(1943—),男,安徽休宁人,研究员,博士生导师,主要从事植物病毒和作物抗性基因工程研究。

virus, CMV)和一种番茄斑萎病毒属(*Tospovirus*)病毒。前3种病毒主要在北方花生产区流行为害;而后一种病毒发生在南方花生产区,病毒尚未得到充分的鉴定^[2]。随着近年来病毒分子生物学研究的深入,本文重点对 PSV、PSV 和侵染花生的 *Tospovirus* 病毒基因组,种类鉴定,亚组和株系划分以及变异、进化方面取得的研究进展作一综述。因篇幅所限,本文不涉及病害流行和防治。花生条纹病毒病流行和防治研究进展,可参考董炜博等近年的综述^[3]。

1 花生矮化病毒(PSV)

PSV 于 1966 年在美国首次报道。PSV 自然侵染花生、大豆、菜豆、刺槐、烟草、豌豆以及三叶草等多种豆科牧草,发生遍及世界各地。PSV 虽在世界各花生产区均有报道,但 20 世纪 60 年代仅在美国花生上流行。国内已报道 PSV 自然侵染花生、刺槐、菜豆和紫穗槐,PSV 在北方花生产区广泛发生,20 世纪 70 年代以来在河北、河南、江苏和山东等省流行,给生产带来很大损失^[4]。

PSV 属于雀麦花叶病毒科(*Bromoviridae*)黄瓜花叶病毒属(*Cucumovirus*)。20 世纪 90 年代初日本 Karasawa 等首次完成 PSV-J 株系核酸全序列分析。PSV-J RNA1 全长 3355 nt, RNA2 为 2946 nt, RNA3 为 2186 nt, 亚基因组 RNA4 为 1010 nt^[5,6]。和 CMV 一样,PSV 病毒颗粒内包裹着卫星 RNA(satRNA)。Naidu 等于 1991 年分析了 3 种 PSV satRNA, 它们长度相似(391~393 nt), 具有很高的同源性。PSV satRNA 和 CMV satRNA 同源性很低^[7]。

PSV 存在广泛的株系分化现象。从 1969 年美国首次报道 PSV-W 株系以来,国外报道的 PSV 株系多数归入 PSV-E 和 PSV-W 为代表的 2 个血清组^[8]。1986 年, Xu 等将 15 个 PSV 美国分离物明确划分为 E 和 W 2 个血清组(group), 并在 E 血清组内发现 3 个不同的血清型(type)^[8]。1997 年 Hu 等完成 PSV-ER 和 PSV-W 株系 RNA3 克隆和序列分析, PSV-ER 和已报道的 J 株系 RNA3 之间同源性达 91%, 而它们与 W 株系同源性仅 80.4%~80.5%; ER 和 J 株系 CP 基因序列同源性为 86.7%, 而与 W 株系同源性仅为 75.0%和 77.5%。随后完成 PSV-ER 和 W 株系 RNA1 和

RNA2 全序列分析, PSV-ER 和 J 株系之间 RNA1 和 RNA2 的序列同源性分别为 90%和 94%, 它们和 PSV-W RNA1 和 RNA2 的序列同源性分别为 79%和 76%, 从而首次依据分子遗传亲缘关系将 PSV E 和 W 2 个血清组进一步归属为 PSV 2 个亚组^[9]。

国内 20 世纪 80 年代中期,作者和陈永萱等相继报道我国花生上发生的 PSV^[10,11]。对我国不同地区花生、刺槐、菜豆和紫穗槐上分离的 PSV 分离物与美国 PSV-E 和 W 2 个典型株系比较试验表明:参试的我国 PSV 分离物寄主反应相似、血清学关系十分亲近,而在莢色藜等寄主植物上反应和血清学关系与 PSV-E 和 W 株系存在明显差异。对花生上致病力不同的 PSV-Mi 和 S 株系 CP 基因克隆和序列分析表明, 2 个株系之间 CP 基因核苷酸序列同源性为 99.1%; 与亚组 I PSV-ER、J 株系 CP 基因序列同源性仅为 75.7%~77.8%, 与亚组 II PSV-W CP 基因序列同源性为 74.3%和 74.6%, 鉴于我国 PSV 株系血清学性质, 以及 CP 基因序列同源性已报道的 PSV 2 个亚组的明显差异, 确立了我国 PSV 株系独自构成一个新亚组, 即 PSV 亚组 III^[12,13]。最近完成的 PSV-Mi 基因组全序列分析表明: RNA1、2 和 3 全长分别为 3347、2966 和 2170 个核苷酸, 和 ER 株系序列同源性分别为 78.7%、75.2%和 77.7%, 与 W 株系同源性分别为 79.6%、74.3%和 76.7% (未发表资料), 为确立我国 PSV 株系独自构成一个新亚组提供了进一步的证据。

虽然我国 PSV 株系血清学性质和 CP 基因序列同源性相似, 但对花生的致病力存在很大差异, 依据花生症状严重程度可以划分为强、弱毒力 2 种类型株系。在河南病区, PSV 弱毒力株系占据优势, 而河北唐山地区, 强毒力株系占据优势^[14]。毒力株系的划分可以用于指导抗病育种工作。

至今已有的 ER、J 和 W 株系 RNA 全序列和其它株系部分序列的分析表明, PSV 基因组 RNA 遗传变异大于 CMV。不仅目前划分的 3 个亚组存在比较大的遗传变异, 在亚组 I 内 ER 和 J 株系 RNA3 序列有 9%的变异, 也显著高于 CMV 亚组内株系间 5%以内的变异性。除去基因突变(mutation)和重组(recombination)以外, *Cucumovirus* 属病毒不同 RNA 片段重合(reassortment)是该属病

毒变异、新株系产生的原因之一。White 等通过 Northern 分子杂交试验发现菜豆上分离的 CMV-PA 株系 RNA1 和 RNA2 来源于 PSV,而 RNA3 来源于 CMV,CMV-PA 侵染花生和豇豆引起和 PSV 相似的症状^[15]。PSV 也存在着亚组间 RNA 重合的株系。Northern 杂交试验和 RNA 序列分析证明 PSV BV-15 株系 RNA1 来源于亚组 II 株系, RNA2、3 来源于亚组 I 株系, BV-15 株系是自然发生的亚组 I 和 II 株系 RNA 重合的病毒^[16]。而 PSV-I(伊朗)株系 RNA3 来源于亚组 II 株系, RNA1 和 2 均不同于亚组 I、II 株系,可看作是来源于亚组 II RNA3 和尚未鉴定亚组的 RNA1 和 2 的重合病毒^[17]。我国北方花生产区, PSV 和 CMV 常在田间造成花生的复合感染,花生上的 PSV 和 CMV 株系是否有核酸重组或重合现象,以及在它们进化中的作用,有待对 2 种病毒基因组全序列分析予以明确。

2 花生条纹病毒(PStV)

PStV 是我国花生上流行最广的一种病毒,并在印尼、泰国等东南亚国家花生上广泛发生。近年通过花生种质资源交换传入美国、印度和非洲等主要花生生产国,引起国际社会的关注。该病毒于 1983 年由 Xu 等首次报道为引起花生轻斑驳的新病毒^[18],随后美国、日本科学家相继报道,予病毒以不同名字。为避免混淆,1988 年经国际有关专家协商命名为花生条纹病毒^[19,20]。

PStV 属于马铃薯 Y 病毒科(*Potyviridae*)中的马铃薯 Y 病毒属(*Potyvirus*)。1994 年美国 Gunasinghe 等首次报道病毒基因组全序列,除去 Poly(A) 尾端, PStV 基因组全长 10059 nt^[21]。PStV 存在株系分化,1990 年 Wongkaew 等依据在花生上的症状,将 8 个国家的 24 个 PStV 分离物划分为 7 个症状类型株系。这些株系血清学上没有明显差异,不同症状类型株系和地区来源没有相关性^[22]。国外划分的 7 种症状类型株系过于细化,应用上不易掌握。国内陈坤荣等将我国大陆 PStV 划分为轻斑驳(mild mottle)、斑块(blotch)和坏死(necrosis)3 种症状类型株系,斑块株系引起花生症状重于轻斑驳株系。前 2 种、特别是轻斑驳株系在田间最为普遍^[23]。台湾地区报道有 PStV 坏死和 PStV 大豆株系^[24]。

虽然上述 PStV 株系在血清学上没有明显差异,但它们 CP 基因和 3'端非编码区域序列同源性存在明显差异,反映了遗传亲缘关系及进化上的差异。Higgins 等对来源于泰国、印尼、中国、美国和南非等国家和地区的 28 个不同症状类型 PStV 株系 RNA 3'端 CP 基因和非编码区域序列同源性分析表明, PStV 株系遗传变异地域间明显大于地域内。以 CP 核苷酸序列变异为例,地域间最大差异为 7.3%,地域内最大差异为 3.1%。地域间,如泰国和印尼为 4.9%~7.3%,中国和泰国为 4.5%~6.3%,中国和印尼为 2.3%~3.1%,都存在比较大的变异。地域内变异相对较低,中国为 0%~0.5%,印尼为 0%~2.1%,泰国为 0.1%~3.3%。PStV 在中国、印尼和泰国发生普遍,历史也很长,上述分析表明 PStV 在上述国家是独立进化的。同时发现 PStV 印尼株系 CP/3'UTR 区域存在着与其它 BCMV 株系重组的 RNA 序列。PStV 于近年传入美国和非洲。PStV 中国和美国株系 CP 基因序列同源性差异仅 0.5%~1.3%,与南非分离物也十分接近,证实了 PStV 由中国传入美国,由美国传入南非^[25]。

陈坤荣等对武汉花生上分离的 PStV-W1(轻斑驳)和 W2(斑块)分离物以及广州花生上分离的 PStV-G(斑块)CP 基因进行克隆和序列分析, W1 和 W2 株系序列同源性为 100%,与 G 株系序列同源性为 99.5%^[23]。毕玉平等报道 PStV 山东株系 CP 基因序列, PStV 山东株系 CP 基因与 W1 和 W2 株系序列同源性 99.4%,与 G 株系序列同源性 99.2%,说明我国南北不同地区 PStV 株系 CP 基因序列同源性在 99%以上,遗传亲缘关系十分密切^[26]。这与 PStV 有较高种传率(1%~5%),随着新品种推广,花生种子频繁调运,随种子广泛传播相关。

PStV 不同症状类型株系 CP 基因有高度的序列同源性,说明 CP 基因可能与 PStV 的致病性变异相关性不大, PStV 不同症状类型株系形成的分子机理还有待深入研究。由于不同症状类型株系和血清学性质及 CP 基因和 RNA 3'端非编码区域序列同源性关系不大,作者认为在抗病育种中应以症状类型株系为参考,同时可考虑寻求其它可用作株系区分的指示植物。

早在 1992 年, McKern 等依据高分辨率的液相色谱对 22 个菜豆普通花叶病毒(BCMV)分离物

以及黑眼豇豆花叶病毒(BICMV)、赤豆花叶病毒(AzMV)、PStV的CP多肽组成分析,提出划分为2种病毒,在BCMV B亚组内的包括BCMV部分株系以及PStV、BICMV和AzMV,仍称作BCMV。另一些包含在BCMV A亚组,称为菜豆普通花叶坏死病毒(BCMVN)。这是首次提出将PStV划为BCMV一个株系的报道^[27]。Shukla等曾对Potyvirus属现有病毒和株系的CP蛋白氨基酸序列同源性进行比较研究,提出该属病毒种和株系划分标准:种间同源性在38%~71%,株系间同源性在90%~99%,而同源性在75%~89%仍然认为是不同的病毒^[28]。Higgins等比较PStV斑块株系以及BCMV、AzMV、BICMV等病毒CP氨基酸序列同源性为90%左右,而CP/3'UTR核苷酸序列同源性高于90%。因此,根据Shukla分类标准,可以将PStV划作BCMV的一个株系。但对上述病毒遗传系谱进化树的分析,所有PStV株系构成独立起源的系谱,而不同于BCMV其它株系^[25]。作者认为PStV处于以CP氨基酸序列同源性作为株系划分的下限,在进化上构成独立起源的系谱,同时在寄主范围上与BCMV有较大的差异,暂作为一个独立的病毒种为好。PStV归属还要通过与BCMV等相关病毒基因组全序列的比较,考虑其遗传进化关系,最终由国际病毒分类委员会综合科学家的意见来定夺。

3 Tospovirus 属病毒

Tospovirus属病毒是影响花生生产的主要病毒。近年来番茄斑萎病毒(Tomato spotted wilt virus, TSWV)在美国南部花生生产州重新流行为害,上升为花生主要病害。花生芽枯病毒(Peanut bud necrosis virus, PBNV)长期在印度花生产区广泛流行,给生产造成重大损失。另有一种正在鉴定的Tospovirus病毒在我国南方花生产区普遍发生,在部分地块造成损失^[29]。

TSWV是Tospovirus属典型病毒,寄主范围广泛,除花生外,还受害番茄、莴苣、豌豆、辣椒、马铃薯、烟草等作物以及各种花卉,是经济上非常重要的病毒。TSWV被蓟马以持久性方式传播。TSWV粒体球状,直径80~110 nm,外层有脂状包膜,含G1和G2 2种脂蛋白。病毒基因组有3个组分,单链RNA,被大量的核衣壳蛋白(N)亚基和少量的大(L)蛋白紧密包裹^[30]。De Haan等于20

世纪90年代初完成TSWV基因组全序列分析^[31]。

近10几年来,随着Tospovirus属病毒分子生物学的深入,重新改变了对该属病毒的认识,该属病毒已从TSWV 1种,增加到13种。已报道的自然侵染花生的病毒也从TSWV 1种增加到PBNV,花生环斑病毒(Groundnut ring spot virus, GRSV),花生黄斑病毒(Peanut yellow spot virus, PYSV)和花生褪绿扇斑病毒(Peanut chlorotic fan-spot virus, PCFV),共5种^[32]。除PYSV侵染花生仅引起叶片黄斑局部症状外,多数病毒侵染花生引起叶片褪绿斑、环斑、黄斑,叶片、叶柄、茎坏死,受感染植株严重矮化等相似症状。

20世纪80年代中期以来,通过应用N蛋白单、多克隆抗血清和G1、G2蛋白单克隆抗体,陆续将该属病毒划分为5个血清组(Serogroup)^[30]。血清组I包含TSWV 1种病毒,血清II组包含GRSV和番茄褪绿斑病毒(Tomato chlorotic spot virus, TCSV),血清组III包含凤仙花坏死斑病毒(Impatiens necrotic spot virus, INSV)。血清组IV和V是90年代以来发现的新血清组。1992年,Reddy等依据ELISA血清试验和Western blots试验结果首次明确花生芽枯病毒(PBNV)为一种新病毒^[33]。PBNV与血清I、II、III组成员N蛋白氨基酸序列同源性仅32%~35%,因此构成新的血清组IV^[34]。此外,血清组IV还包括西瓜银叶斑驳病毒(Watermelon silver leaf mottle virus, WSMV)和最近报道的西瓜芽枯病毒(Watermelon bud necrosis virus, WBNV)^[35]。血清组V由花生黄斑病毒(Peanut yellow spot virus, PYSV)构成,PYSV S RNA全长2970 nt,推断与其它Tospovirus病毒N蛋白氨基酸序列同源性24%~28%^[36]。2001年Chu等报道在台湾地区发生的侵染花生新的Tospovirus病毒,定名为花生褪绿扇形斑病毒(PCFV),并完成了PCFV S RNA全序列分析^[32]。

考虑到血清组I和II病毒存在血清学关系,而新的Tospovirus不断增加,Chu和Moyer建议以病毒来命名血清组。将现有的血清组重新划分为TSWV血清组,含TSWV, GRSV, TCSV, 菊茎坏死病毒(Chrysanthemum stem necrosis virus, CSNV)和菜瓜致死褪绿病毒(Zucchini lethal chlorosis virus, ZLCV) 5种病毒; WSMoV

血清组,含 WSMoV、PBNV 和 WBNV 3 种病毒;以及 INSV、PYSV、PCFV、瓜类黄斑病毒 (*Melon yellow spot virus*, MYSV) 和鸢尾花黄斑病毒 (*Iris yellow spot virus*, IYSV) 5 个由单一病毒构成的血清组。同一血清组内病毒 N 基因序列同源性的 72.7%~81.3%,推导 N 蛋白氨基酸序列同源性为 72.5%~86.2%。而不同血清组间病毒 N 基因序列同源性为 40.9%~63.4%,推导 N 蛋白氨基酸序列同源性为 22.5%~67.5%^[32]。侵染花生的 *Tospovirus* 病毒基本情况见下表。

作者曾于 1986 年首次对我国南方花生上的 *Tospovirus* 病毒作了初步报道。与印度芽枯分离物相比,该分离物对豆科植物侵染力较弱,不侵染大豆、豌豆,仅局部侵染绿豆、菜豆和短豇豆;和印度分离物抗血清起弱阳性反应。基于当时研究条件,归属于当时 *Tospovirus* 组唯一的 TSWV^[29]。最近我们提取了病毒 dsRNA,以 WSMoV 和 PBNV S RNA 保守区段设计引物,RT-PCR 扩增获得病毒 cDNA,完成病毒 S RNA 3' 端片段 813 个核苷酸序列分析。该病毒片段与 WSMoV 和 PBNV S RNA 相应片段序列同源性在 80% 左右;与 PSWV、MYSV、IYSV、PCFV、TSWV、PYSV 序列同源性在 39%~65% 之间。初步结果说明该病毒分离物可能为 *Tospovirus* 属的一种新病毒,属于 WSMoV 血清组,暂定名为花生黄斑坏死病毒 (*Peanut yellow-spot necrosis virus*, PYNV)^[37]。

4 结束语

4.1 近 10 年来,花生病毒分子生物学研究进展深入到病毒基因组结构和功能的分子水平,极大地丰富了对病毒株系变异、进化的认识,以及对病毒种、亚组和株系的科学划分。对 PSV 来说,在血清组划分基础上,提出了相应 2 个亚组的划分;而对我国 PSV 血清学和 RNA 3 全序列的分析,明确了独自构成一个新的亚组。我国和泰国、印尼 PStV 株系 CP 基因序列同源性的比较,说明这 3 个 PStV 长期在花生上发生的国家,每个国家内 PStV 株系,尽管存在不同症状的类型,但遗传亲缘关系相近;而不同国家,尽管引起相似的症状类型,遗传亲缘关系相远。*Tospovirus* 病毒分子生物学研究对该属病毒的认识带来了深刻的变化,在短短的 10 年内,该属病毒从 TSWV 1 种增加到 13 种;并有 5 种侵染花生。这 5 种病毒分布于不同国家和地区,对花生的侵染,是与花生互作、相适应、长期进化的结果。我们正在完成我国花生上 PYNV S RNA 全序列分析,以最终确定其在 *Tospovirus* 属内的归属。

4.2 近 10 年来,随着对花生病毒核酸分子结构、基因功能认识的深化,有力地促进了花生病毒病害诊断、流行病学、致病和抗性机理及防治等病害领域的研究。因篇幅所限,本文未能涉及。值得提出的是在病毒基因工程抗性研究领域,美国佐治亚大学 Ozias-Akins 实验室成功地将 TSWV N 基因导入

Table Six *Tospoviruses* infecting peanut around the world

Virus names	RNA sequence analysis completed	Serogroups	Geographical distribution	Reference
<i>Tomato spotted wilt virus</i> (TSWV)	Full genome	TSWV	U. S. , Brazil, Australia	De Haan ^[31]
<i>Groundnut ring spot virus</i> (GRSV)	N gene	TSWV	South Africa	Chu ^[32]
<i>Peanut bud necrosis virus</i> (PBNV)	Full genome	WSMoV	South and South-East Asia	Reddy ^[33]
<i>Peanut chlorotic fan-spot virus</i> (PCFV)	S RNA	PCFV	Taiwan, China	Chu ^[32]
<i>Peanut yellow spot virus</i> (PYSV)	S RNA	PYSV	South and South-East Asia	Satyanarayana ^[36]
<i>Peanut yellow-spot necrosis virus</i> (PYNV)*	S RNA 3' end 821 nt	WSMoV	China	Chen Kun-rong ^[37]

* Not fully characterized and not included in *Tospovirus* genus, and tentatively named as *Peanut yellow-spot necrosis virus* (PYNV).

花生,获得抗 TSWV 的转基因花生。而澳大利亚昆士兰农业生物技术中心也用 PSStV CP 基因转化花生,获得抗 PSStV 的转基因花生。TSWV 作为一种模式病毒,被广泛地用于植物病毒抗性分子机制的研究,并取得可喜的进展。本实验室也已将 PSStV CP 基因导入花生,正在开展转基因花生针对 3 种主要病毒广谱抗性的研究。

参考文献

- [1] 全国农业技术推广服务中心粮油处. 大力推动我国花生产业化发展;近年我国花生发展回顾及前景预测(全国花生产业化暨第三届学术研讨会论文集)[J]. 花生科技,1999,(增刊):13-16.
- [2] 许泽永. 国内外花生病毒病研究概况[J]. 中国油料,1994,16(1):82-85.
- [3] 董炜博,严敦余. 花生条纹病毒病研究进展[J]. 中国油料,1997,19(1):85-89.
- [4] 许泽永,张宗义. 我国花生病毒病类型区域分布和病毒血清鉴定[J]. 中国油料,1988,(2):56-61.
- [5] Karasawa A, Nakaho K, Kakutani T, *et al.* Nucleotide sequence of RNA 3 of peanut stunt cucumovirus[J]. Virology,1991,185:464-467.
- [6] Karasawa A, Nakaho K, Kakutani T, *et al.* Nucleotide sequence analyses of peanut stunt cucumovirus RNAs 1 and 2[J]. Journal of General Virology,1992,73(3):701-707.
- [7] Naidu R A, Collins G B, Ghabrial S A. Symptom-modulating properties of peanut stunt virus satellite RNA sequence variants[J]. Molecular Plant-Microbe Interactions,1991,4:268-275.
- [8] Xu Z, Barnett O W, Gibson P B. Characterization of peanut stunt virus strains by host reactions, serology, and RNA patterns[J]. Phytopathology,1986,76(4):390-395.
- [9] Hu C-C, Aboul-Ata A E, Naidu R A, *et al.* Evidence for the occurrence of two distinct subgroups of peanut stunt cucumovirus strains; molecular characterization of RNA3[J]. Journal of General Virology,1997,78(4):929-939.
- [10] 许泽永,张宗义. 花生矮化病毒一个新株系—轻型株系的研究[J]. 中国油料,1985,(2):68-72.
- [11] 陈永萱,施志新. 花生矮化病毒(PSV)的研究[J]. 植物病理学报,1987,17(4):199-203.
- [12] Xu Z, Higgins C M, Chen K, *et al.* Evidence for a third taxonomic subgroup of peanut stunt virus from China[J]. Plant Disease,1998,82(9):992-998.
- [13] 许泽永,Dietzgen R G,陈坤荣,等. 我国花生矮化病毒(PSV)株系的血清学和壳蛋白基因序列分析[J]. 农业生物技术学报,1998,6(1):15-21.
- [14] 许泽永,张宗义,陈坤荣,等. 花生矮化病毒株系寄主反应及对花生致病力研究[J]. 中国油料,1992,(4):25-29.
- [15] White P S, Morales F, Roossinck M J. Interspecific reassortment of genomic segments in the evolution of cucumoviruses[J]. Virology,1995,207(1):334-337.
- [16] Hu C C, Ghabrial S A. Molecular evidence that strain BV-15 of peanut stunt cucumovirus is a natural reassortment between subgroup I and II strains[J]. Phytopathology,1998,88:92-97.
- [17] Hajimorad M R, Hu C C, Ghabrial S A. Molecular characterization of an atypical old world strain of *Peanut stunt virus* [J]. Arch. Virol., 1999, 144 (8): 1587-1600.
- [18] Xu Z, Yu Z, Liu J, *et al.* A virus causing peanut mild mottle in Hubei Province, China [J]. Plant Disease,1983,67:1029-1032.
- [19] Demski J W, Reddy D V R, Sowell G, *et al.* Peanut stripe virus - a new seed-borne potyvirus from China infecting groundnut (*Arachis hypogaea*). Ann. Appl. Biol., 1984, 105(3): 495-501.
- [20] Demski J W, Reddy D V R, Wongkaew S, *et al.* Naming of peanut stripe virus [J]. Phytopathology, 1988, 78(6):631-632.
- [21] Gunasinghe U B, Flasiński S, Nelson R S, *et al.* Nucleotide sequence and genome organization of peanut stripe virus [J]. Journal of General Virology,1994,75:2519-2526.
- [22] Wongkaew S, Dollet M. Comparison of peanut stripe virus isolates using symptomatology on particular hosts and serology [J]. Oleagineux,1990,45(6):267-278.
- [23] 陈坤荣,许泽永,张宗义,等. 花生条纹病毒株系的生物学特性和壳蛋白基因序列分析[J]. 中国油料作物学报,1999,21(2):55-59.
- [24] Chang C A, Purcifull D E, Zettler F W. Comparison of two strains of peanut stripe virus in Taiwan [J]. Plant Disease,1990,74:593-596.
- [25] Higgins C M, Dietzgen R G, Akin H M, *et al.* Biological and molecular variability of peanut stripe potyvirus [J]. Current Topics in Virology,1999,1:1-26.
- [26] 毕玉平,李广存,王秀丽,等. 花生条纹病毒外壳蛋白基因 cDNA 的合成、克隆及全序列测定 [J]. 农业生物技术学报,1999,7(3):211-214.
- [27] McKern N M, Shukla D D, Barnett O W, *et al.* Coat protein properties suggest that azuki bean mosaic virus, blackeye cowpea mosaic virus, peanut stripe virus and three isolate from soybean are all

- strains of the same potyvirus [J]. Intervirology, 1992, 33: 121—134.
- [28] Shukla D D, Ward C W, Brunt A A. The Potyviridae [M]. Wallingford, U. K.: CAB International, 1994.
- [29] 许泽永, 张宗义, 黄立新, 等. 我国南方花生上发生一种由番茄斑萎病毒引起的新病害 [J]. 病毒学报, 1986, 2(3): 271—274.
- [30] Peters D, Goldbach R. The Biology of *Tospovirus*: In Volume Viruses & Viroids, Pathogenesis and Host Specificity in Plant Diseases [M]. London, U. K.: Elsevier Science Ltd., 1995.
- [31] de Haan P, Kormelink R, Resende R de O, *et al.* Tomato spotted wilt virus L RNA encodes a putative RNA polymerase [J]. J. Gen. Virol., 1991, 72(9): 2207—2216.
- [32] Chu F H, Chao C H, Peng Y C, *et al.* Serological and molecular characterization of *Peanut chlorotic fan-spot virus*, a new species of the genus *Tospovirus* [J]. Phytopathology, 2001, 91(9): 856—863.
- [33] Reddy D V R, Ratna A S, Sudarshana M R, *et al.* Serological relationship and purification of bud necrosis virus, a tospovirus occurring in peanut [J]. Annals of Applied Biology, 1992, 120: 279—286.
- [34] Satyanarayana T, Mitchell S E, Brown S, *et al.* Peanut bud necrosis virus S RNA: complete nucleotide sequence, genome organization and homology to other tospovirus [J]. Archives of Virology, 1995, 140: 254—260.
- [35] Jain R K, Pappu H R, Pappu S S, *et al.* Watermelon bud necrosis tospovirus is a distinct virus species belonging to serogroup IV [J]. Archives of Virology, 1998, 143(8): 1637—1644.
- [36] Satyanarayana T, Gowda S, Reddy K L, *et al.* Peanut yellow spot virus is a member of a new serogroup of Tospovirus genus based on small (S) RNA sequence and organization [J]. Archives of Virology, 1998, 143(2): 353—364.
- [37] 陈坤荣, 许泽永, 晏立英, 等. 一种侵染花生的新 *Tospovirus* 病毒鉴定初报 [J]. 中国油料作物学报, 2003, 25(2): 82—85.

责任编辑: 林春芽

欢迎订阅《草地学报》

《草地学报》于1991年创刊,是中国草学会主办、中国农业大学草地研究所承办的草学领域综合性高级学术刊物;主要刊登国内外草地科学研究的新成果、新理论、新进展;辟有综合评述、研究论文、研究简报等栏目;为从事草地学、草地生态、草地畜牧业和草坪业等领域及其相关学科的高校师生、科研人员及管理和技术干部服务。本刊已成为“中国期刊全文数据库(CJFD)全文收录期刊”,“中国学术期刊综合评价数据库(CAJCED)统计源期刊”,同时为《中国学术期刊文摘》收录,并荣获首届《CAJCD规范》执行优秀期刊奖。

《草地学报》为季刊,大16开本,彩色四封,每季末出版,国内外公开发行人,每期定价10元,全年共40元;从2004年开始通过邮局订阅,邮发代号:80—135;若错过邮订时间,可直接向本刊编辑部订阅。

汇款请寄——北京市海淀区圆明园西路2号中国农大中国草学会《草地学报编辑部》

邮编:100094 银行汇款——开户名:中国草学会

开户银行:北京市海淀区东北旺农信社农大分社

开户帐号:0407030103000000056

联系电话:010-62892754 62892799 62893894

E-mail:cdxb@cau.edu.cn