187—194 12075(2)

第9卷 第3期 中国病毒学 Vol. 9 No. 3
1994年9月 VIROLOGICA SINICA Sep. 1994

黄瓜花叶病毒的株系鉴定研究进展

李华平[1] 胡晋生[2] 范怀忠[1]

[1](华南农业大学植保系,广州 510642)
[2](夏威夷大学植病系,美国夏威夷 96822)

S432.41

Advances in Identification of Cucumber Mosaic Virus Strains

Li Huaping[1] John S Hu[2] Faan Hweichong[1]

[1](*Dept. of Plant Protection, South China Agricultural University. Guangzhou* 510642)
[2](*Dept. of Plant Pathology, University of Hawaii, USA* 96822)

关键词 黄瓜花叶病毒,株系种类,株系鉴定
Key words Cucumber Mosaic Virus, Strain species, Identification of strains

1 引 言

黄瓜花叶病毒(Cucumber Mosaic Virus, CMV)是黄瓜花叶病毒组中的典型成员。最早是由Doolitte(1916)和Jagger(1916)报道为黄瓜花叶病的病原,随后发现此病毒具有极广的寄主范围,天然寄主有67科、470种植物,加上人工接种的共有85科、365属、775种植物[1]。

黄瓜花叶病毒的许多方面已有综述:Martyn(1968)列出了CMV的7个其它名称,11个同义词和23个株系;Lapierre和Spire(1969)以及Sommereyns(1967)按照物理、化学和生物学性质来分类CMV和数百种其它病毒;Gibbs和Harrison(1970)简要地叙述了CMV的各个方面;Smith(1972)描述了CMV在30种重要粮食和观赏植物上的症状;Kaper(1975)总结了CMV结构化学的解离和装配;Neergaard(1977)列出了CMV可经种子传播的18个植物种;Kaper和Waterworth(1981)着重综述了黄瓜花叶病毒组(Cucumovirus)各成员的诊断和鉴定;田波(1986)叙述了黄瓜花叶病毒组的卫星RNA。但是,关于CMV株系鉴定的研究,除了Kaper和Waterworth(1981)的综述涉及较详外,其它鲜见报道。

CMV株系的鉴定,是开展病毒学、株系间交互保护、遗传育种等研究工作的基础,特别是现代株系间遗传交互保护的研究,使株系鉴定尤为重要[2]。目前利用CMV三个株系(CMV-C,-D,-WL)的基因已获得了转基因植物,这些工程植物对不同CMV株系表现了从高抗到感病的不同程度的抗性[3-5],而且这种抗性的变化也表现在其它植物病毒上[2]。因此,利用植物病毒基因来源来获得转基因植物的基因工程的工作,其第一步就应该是病毒株系的鉴定和筛选,从而得到优势株系以进行基因分离和克隆等下一部分工作。只有这样,才有可能获得应用于田间生产的表现较强抗性的转基因植物。

本文在Kaper和Waterworth(1981)关于CMV株系鉴定的基础上,对国内外十多年来CMV

• 本文于1993年9月2日收到,12月13日修回

维普资讯 http://www.cqvip.com

株系鉴定的研究作一概述。

2 现有株系种类

CMV 存在极多的株系，Martyn(1968)列出了 23 个株系，Noordam(1973)列出了 50 个株系，Kaper 和 Waterworth(1981)列出了 59 个株系。1981 年以来据不完全统计已有 60 篇文献共报道了 63 个株系或分离物，其名称分别为：B；Bm-1，Bm-2，Bm-3；BM-312；Bm-L，BM-0；C，C1，C2；Ca；CA；Ch；Chi；CL；Cp；EM；Fny；117F；Fb；Fp；GC，GCM；H；K；K8；J；J-83，Jv；L；Lny，L3；Lp；M27，M48；Mm；Ns；NT2，NT9；OL；Peet；Pf；PF1，Pf2；Rm；S；SB；Sc；Sf；Sfi；Sp；Ss；T；Tn；TL，To；U；V；WG；WL；WT；Wv；Z。

CMV 有如此众多的株系，主要的原因在于株系的命名没有统一的标准。株系间的差异，一方面可来自于非病毒因素，如实验室操作、实验植物生长条件、实验所用品种以及对症状的描述，另一方面来自于病毒本身，即病毒株系遗传物质存在差异。自从 1976 年 Kaper 等发现 CMV 部分株系存在卫星 RNA，随后发现病毒 RNA 组分随病毒接种源的繁殖寄主不同而发生变化，这种相对比例的变化，直接影响病毒的增殖效率、症状表现以及侵染性的强弱。同时也发现，大多数种类的卫星 RNA 具有减轻协助病毒引起植物症状的能力，但也有少数种类的卫星 RNA 可以加重、甚至产生卫星 RNA 所独有的症状[6,7]，可见，卫星 RNA 的存在与其不同的生理功能使得株系鉴定工作更趋复杂化。但目前许多研究者没有在统一的实验条件下进行统一的实验项目工作，因此许多作者所报道的株系很难相互比较。从这点来看，目前所划分的众多的株系很难一一成立。

尽管如此，大量的研究结果表明 CMV 的确存在较多的株系，株系差异的基础是株系间 RNA 组分和 RNA 组分上核苷酸序列的差异。具有或不具有卫星 RNA 的株系，其核酸组成含量明显不同。CMV 按照血清学[8]、衣壳蛋白肽链图谱[9]、核苷酸杂交实验[8]、PCR 扩增产物 MspI 限制性图谱[10]等可将众多的 CMV 株系划分为两个亚组，亚组间核苷酸序列同源率：RNA1 为 70%[11]、RNA2 为 71%[12]、RNA3 为 75%[13]，同亚组株系核苷酸序列同源率各 RNA 组分都达 90－99%[5,13]。可见，核酸组成和核苷酸序列的差异导致了株系间具有不同的生物学和生物化学的各种特征。

这里还需要说明的是，CMV 属 3 分体病毒，具有 4 分段或 5 分段 RNA 片段，除了各个 RNA 片段发生碱基突变造成新的株系产生外，不同株系混合侵染同一植株，也可能发生不同株系间完整 RNA 片段的交换而导致新株系的产生[14]。这种多分体病毒的完整 RNA 片段的交换而产生新的株系已在流感病毒中发现并证明[13]，在植物病毒中，RNA 片段的体外重组已在 Bromoviruses[15]、Cucumoviruses[16]、Dianthoviruses[17]和 Nepoviruses[18]中获得成功，但到目前为止，尚未在自然界中发现和证明这种重组现象。因此，CMV 一些株系是否由不同株系在侵染同一植株后通过不同 RNA 片段交换而形成的，有待今后研究证实。

3 株系鉴定的依据和方法

株系鉴定的依据和方法较多。不同作者限于实验条件从不同(或部分相同)的角度进行了探讨，其依据涉及宏观水平到分子水平，其方法涉及传统方法到现代高新技术等各个层次。众多的作者对株系的划分主要涉及以下几个方面。

3.1 所分离株系在寄主上的症状特点

植物病毒病害的症状特点是由三个因素，即不同病毒或同种病毒的不同株系、不同寄主

维普资讯 http://www.cqvip.com

品种或同一品种的不同生育期以及不同的环境条件相互作用的结果。因此,在自然界中,同一寄主上一定生育期发现存在不同症状,如果通过选择的寄主范围或血清学实验等方法排除是由不同病毒造成的,则可能是同种病毒不同株系所引致的结果。目前已鉴定和命名众多的CMV株系主要是在不同寄主或同种寄主依据不同症状表现来分离而获得的。

3.2 选择的寄主范围和症状特点

从不同寄主或同一寄主依据不同症状分离和获得CMV株系后,就要进行选择的寄主范围的测定。通过这一试验,一方面可排除其它病毒的可能性,另一方面可初步确定CMV株系的种类和数目。选择寄主的数目从几种[9]到十几种甚至几十种[8,19],包括禾谷类、蔬菜、观赏植物及杂草等单子叶和双子叶植物。CMV株系除了能侵染一些共同的寄主显示类似的症状外,不同株系往往能侵染各自的特定寄主,例如大多数株系不侵染花生(*Arachis hypogaea*)、玉米(*Zea mays*)、长春花(*Vinca rosea*)、向日葵[1],而CMV-CA引致花生矮化、明脉、花叶和皱叶[20],CMV-NT2、-1003引致玉米不同严重度花叶[19],向日葵株系(Sf)导致向日葵花叶[21]。在曼陀萝(*Datura stramonium*)上,大多数株系产生系统褪绿斑[1],而CMV-C、-D产生坏死斑[22],CMV-EM-61、-J、-CL等株系[22]以及CMV-Peet、-M48、Bcm株系[19]却不侵染;菜豆(*Phaseolus vulgaris*)是大多数株系的枯斑寄主[1],而CMV-8、-Le、F等[23]、CMV-CA[20]却引致系统花叶,而CMV-B却不侵染[19]。因此,在一定的寄主上症状不同,往往表明了接种的分离物中存在不同的株系。

CMV株系通过一系列实验已明确区分为两个亚组,一些作者试图通过寄主范围的测定来划分CMV株系的亚组。Marrou等(1975)调查了12个CMV株系的寄主范围和症状,发现在选择的寄主上可将12个CMV株系划分为四组。Edwards和Gonsalves(1983)选择两种莴苣(*Lactuca saligna* 和 *L. serriola*)和番茄(*Lycopersicon esculentum*),依据症状特点可将七个株系划分为两组(四个属第I亚组,三个属第II亚组)。Almad和Scott(1985)选择菜豆、豇豆(*Vigna unguiculata*)、苋色藜(*Chenopodium amaraticolar*)、普通烟(*Nicotiana tobacum*)、黄瓜(*Cucumis sativus*)和曼陀萝将12个CMV株系划分为三组。Wahyuni等(1992)选择了14种寄主对属于亚组I的7个株系、属于亚组II的9个株系进行了测定,揭示区别两亚组的相对较好的寄主为两种烟草(*Nicotiana edwardsonii*, *N. tobacum* cv. Xanth n. c.)和辣椒(*Capsicum frutescens* cv. Giant Bell),症状变化最大的寄主为曼陀萝和莴巨(*Lactuca sativa* cv. Salinas),症状变化最小的寄主为白肋烟(*N. tobacum* cv. White Burley)和蕃茄。从这些结果以及其它作者[19,23]的试验,我们可以看出,目前可能尚未找到较好的区别两亚组的寄主范围,众多的株系引致寄主症状范围宽广的变化有时使我们很难将某一株系归为其中的一亚组,因此目前企图通过寄主范围的测定来划分CMV两个亚组可能是困难的。

3.3 血清学关系

植物病毒株系间的差异,可以部分反映在粒子的衣壳蛋白上,而衣壳蛋白的差异可通过血清学的测定来实现。对于CMV株系血清学的研究,自1981年以来文献报道的着重点在于两个亚组间血清学关系的研究。最早将CMV株系进行较为完整和详细的血清学分类的是Devergne和Cardin(1973),他们通过琼脂免疫双扩散观察有无刺突的形成,将10个CMV株系分成DTL、ToRS和Co三个主要血清型,其代表株系分别为CMV-D、-S和-Co。大多数株系属于DTL和ToRS血清型,Co型只有一个株系。随后Devergne和Cardin(1975),Devergne等(1981)确定了三种血清型的血清学差异指数(SDI),DTL和ToRS的SDI为1-2,DTL或ToRS与Co的

维普资讯 http://www.cqvip.com

SDI 为 3。此后，许多作者通过不同血清学方法将众多的 CMV 株系进行了血清学分类。Takanami 和 Tomaru(1969)，Maeda 和 Inouye(1987)将日本 CMV 株系分为血清型 Y 和 P，Richer(1983)将德国 CMV 株系分为血清型 U 和 N，这些都相当于 DTL 和 ToRS 两种血清型。采用 ELISA 法，Edwards 和 Gonsalves(1983)将 4 个株系分为两组；Wahyuni 等(1992)将 16 个株系分为两组。采用琼脂免疫双扩散法，Ahmad 和 Scott(1985)将 12 个株系分为两组；Wahyuni 等(1992)将 16 个株系中 15 个分为两组，只有一个例外。通过单克隆抗体技术进行 CMV 株系血清型分类也进行了尝试[8,24]，其中两个单克隆抗体 L1(DTL 型)和 21.4(ToRS 型)能完全专化性地与各自亚组的株系发生反应。

对于同一血清型的 CMV 株系的划分，目前可行的方法是通过株系专化的单克隆抗体和利用多克隆抗体的 ELISA 法[25,26]以及多克隆抗体的免疫电泳法[1]。株系专化的单克隆抗体固然最好，但对于具有极其众多的 CMV 株系而言，这种方法显得工作量太大而不实际，因此后两种方法，特别是 ELISA 法得到较多的应用。

3.4 衣壳蛋白肽链图谱

蛋白质的结构是由各种氨基酸组成的肽链按照一定空间构型所构成的，在一定酶解液中通过不同蛋白酶消化，蛋白质可分解成一系列肽链，经过聚丙烯酰胺凝胶电泳分离后就组成了肽链图谱。这一技术是由 Cleveland 等(1977)建立的，然而最早应用于植物病毒进行分类的是 Koenig 等(1981)，他们比较了 Tymovirus 衣壳蛋白的肽链图谱，并与血清学方法比较，认为其结果稳定性优于血清学。Guerri 等(1990)应用这一技术对柑桔衰退病毒(Citrus tristeza virus)株系进行分类，认为这一方法简便易行。Edwards 和 Gonsalves(1983)应用这一技术将 7 个 CMV 株系衣壳蛋白进行了分析，发现按其肽链图谱可分为明显不同的两组，这一结果与血清学和核酸杂交结果相一致。综合有关文献，我们认为衣壳蛋白肽链图谱分析对 CMV 株系鉴定而言，可能具有其它一些鉴定方法无法比拟的优点，一是结果稳定性强；二是灵敏度高，用银染色法可达毫微克(ng)水平；三是操作简单、方便，不需要特殊仪器和试剂。而 CMV 寄主范围和症状测定往往易受环境条件和卫星 RNA 等影响[27]；血清学方法一是免疫原性低，二是其抗血清由于所用兔子的个体差异而易改变其专化性[1]；核酸杂交法较为繁琐，且花费较高[8]。因此，肽链图谱技术在 CMV 株系鉴定中具有重要的作用。

3.5 核酸组成、核酸杂交及核苷酸序列分析

CMV 属三分体基因组，至少具有四种 RNA 组分，部分株系含有第五种 RNA 组分，即卫星 RNA[1]。株系不同，RNA 各组分的相对含量往往不同，特别是具有卫星 RNA 的株系，其组分的相对含量受卫星 RNA 的影响而变化更大[19,28]。到目前止许多株系探测到了卫星 RNA 的存在，而且多于 25 种卫星 RNA 得到了系统研究以及序列分析[6,29]。

核酸竞争杂交是探讨核苷酸序列同源性的一种有效方法。Gonda 和 Symons(1978)最早将这一方法用于 CMV 株系鉴定，他们比较了 CMV 三个株系(Q、M 和 P)，认为 Q 与 M 的 RNA1 只有部分序列同源性，而 Q 和 P 的 4 种 RNAs 序列几乎完全相同。Piazzolla 等(1979)利用 CMV-S 和 CMV-WT 两个株系的^{3}H-标记的 ssRNA 和 dsRNA1，2，3(去除了 RNA4 和 RNA5)与 18 个 CMV 株系的 ssRNA 杂交，发现 18 个株系可明显区分为 CMV-S 亚组和 CMV-WT 亚组，CMV-S 亚组的三个株系的核苷酸序列同源率在 89－95%，CMV-WT 亚组 14 个株系的同源率在 78－92%，两亚组间的同源率仅 0－14%，只有一个株系 CMV-IX 与 CMV-S 无同源率，与

维普资讯 http://www.cqvip.com

CMV-WT 也仅有 43%同源率。Owen 和 Palukaitis(1988)调查了 12 个 CMV 株系与其中两个病毒株系 RNA3 的 cDNA 互补杂交的关系,揭示了 8 个株系属于第一亚组,4 个株系属于另一亚组。Wahyuni 等(1992)利用 Fny 和 Lny(分属两个不同亚组)两个株系的 cDNA 探针与 16 个株系的 RNAs 杂交,发现与 Fny(亚组 I)发生反应的有 7 个株系,而与 Lny(亚组 II)发生反应的有 9 个株系。Rizos 等(1992)将 20 个 CMV 株系的衣壳蛋白基因通过反转录聚合酶链反应(RT-PCR)扩增,用 MspI 酶消化,根据消化产物也可明显将 CMV 株系分成两个亚组,可见这些结果从分子水平上表明:CMV 的确可分为两个亚组。

为了更进一步区分亚组内株系分子水平的差异,Owen 和 Palukaitis(1988)利用了 RNA 酶保护分析法。他们反转录合成 Fny 株系(亚组 I)全长 RNA3 的 cDNA,与同一亚组的 7 个 CMV 株系 RNA3 杂交,通过 RNAase 消化,电泳分离消化产物后进行检测,结果表明同亚组内株系间其同源性表现明显变化,与 Fny 关系紧密的有 Pf、T、D 和 Sny 株系,较少相关的有 K、B 和 G 株系。其中衣壳蛋白基因比 3a 基因保守,而 3a 基因中株系 D、Fny、Pf 和 Sny 高度同源,株系 B、G、K 和 T 含有部分变异的序列。Kurath 和 Palukaitis(1989)采用 RNA 酶保护分析法探测了几种不同卫星 RNA 的自然种群内的核苷酸变化位点,结果显示 WL1-Sat. RNA 的 7 个种群没有主要位点的变化(包括分离于四个不同寄主植物的种群);B1-Sat. RNA 的 9 个种群分为三种变化方式,每一方式中种群间变化相同;D-Sat. RNA 的 5 个种群的每一种群都在第 225 位核苷酸上(全长核苷酸为 335 个)发生变化,这一变化是 D-Sat. RNA 种群的一个特征。

核苷酸序列分析是区分和鉴定株系的最根本的方法。到目前止,CMV 整个基因组已进行序列分析的有 3 个株系,即 Q 株系[30-32]、Y 株系[33-35]以及 Fny 株系[11-13]。此外部分 RNA 组分和基因被序列分析的有:0 株系[36]和 M 株系[13]的 RNA3,D 株系[3]、WL 株系、C 株系[6]、117F 株系[27]和 JV 株系[32]的衣壳蛋白基因。一般两亚组间核苷酸序列同源性在 70—80%,同一亚组内其同源性在 90%以上。关于卫星 RNA,田波(1986)认为是一类核苷酸序列非常近似的分子群体,其变化局限于分子的少数高度特异位点。但随着更多的卫星 RNA 被发现以及进行序列分析,发现部分卫星 RNA 序列具有较大的变化。迄今卫星 RNA 序列长度多数在 333—342 个核苷酸(nt),但有少数卫星 RNA 却大大超过这一长度,如 Y-Sat. RNA 有 368nt[39],Ym-Sat. RNA 有 386nt[40]。不管卫星 RNA 长度如何,其 5′ 端的头 10 个核苷酸和 3′ 端的头 8 个核苷酸相同。除 Y 和 Ym 卫星 RNA 外,大多数卫星 RNA 序列变化多发生在距 3′ 端 129—190 和 318 的区段和位点上[29,41]。Garcia-Arenal 等(1987)比较了 12 个卫星 RNA 的核苷酸序列,其中 11 个卫星 RNA 的序列同源率为 84—97%,仅 Y-Sat. RNA 和其它卫星 RNA 同源率仅为 75—80%。Kurath 和 Palukaitis(1989)认为,即使是同一种群的卫星 RNA 也可能由于其繁殖寄主不同而发生微小的序列变化。可见在卫星 RNA 中,也可能表现序列变化的多样性。

3.6 株系鉴定的其它依据和方法

株系鉴定的其它依据和方法包括:粒子电泳相对迁移率、传播途径和传毒效率、物理性状、在一定寄主上的抗性表现以及繁殖和运转速度等。

粒子电泳相对迁移率,反映了 CMV 粒子的大小及粒子衣壳蛋白氨基酸的组成及空间分布状况。早在 1976 年,Lot 和 Kaper 比较了 CMV 3 个株系(O、R 和 S)的粒子电泳相对迁移率,发现它们的迁移率不同,特别是在低电压、长时间的电泳条件下,迁移率区别更大。随后一些作者[1]利用此方法进行了部分株系的分类。但由于此方法可用电镜和血清学方法替代,因而此方

维普资讯 http://www.cqvip.com

法在株系鉴定中没有得到广泛应用。

传播途径和传毒效率也可用来区分CMV株系。尽管CMV主要是由蚜虫和接触传播，但株系不同，其传毒效率也可不同[14,42,43]，而且通过突变已获得了丧失蚜传能力的CMV-M株系[44]。CMV除了蚜虫和接触传播外，还发现了一些株系具有种传的方式[45,46]。

依据粒子的部分物理性状(稀释终点、致死温度和体外成活期)来鉴定株系，一些作者也进行了探讨[47]，但由于这些结果易受实验条件影响而不稳定，因此鉴定株系的可靠性差。

此外，在一定寄主上不同株系侵染力不同[48]、繁殖和运转速度不同[49]，这些也可以作为鉴定CMV株系的依据。

4 结 论

在自然界中，虽然CMV具有较多的株系，但由于一些作者在株系鉴定时没有在统一的实验条件下进行，不同作者的结果很难比较，因而现有的部分不同株系实质上可能是相同的株系。为了尽量减少这一问题的发生，在试验中特别是在生物学测定中，统一实验条件是非常必要的。如果能在实验中将两个分属不同亚组的标准株系作为鉴定对照，那么其结果可能会更加可靠。

CMV株系鉴定的方法和依据尽管是多种多样，但最基本的还是寄主范围及症状的测定、血清学关系及粒子大小的观察。如果再辅以其它的一些鉴定方法，则一般可确定其鉴定的株系种类。

核酸杂交和核苷酸序列分析是鉴定CMV株系的最可靠的方法。特别是核苷酸序列分析可以将具有极其微小差异的两个或多个株系分开，而且从根本上解决了生物学等多种方法实验条件难于统一，使其结果相对不可靠，以及不同作者所命名的株系难于比较的问题。可以相信在不久的将来，随着基因工程技术的发展和普及，众多的CMV株系将在分子水平上得到广泛的研究，这样将会使现有的株系鉴定和命名的混乱状况得以澄清，从而为抗病育种、株系间交互保护和现代基因工程遗传交互保护奠定坚实的基础。

参 考 文 献

1 Kaper J M, Waterworth H E. Cucumoviruses. In: Handbook of Plant Virus Infections and Comparative Diagnosis, Kurstak E ed. Elsevier/North-Holland Biomedical Press, 1981: 257-332

2 Beachy R N, Loesch-Fries S, Tumer N E. Coat protein-mediated resistance against virus infection. Ann Rev Phytopathol, 1990; 28: 451—474

3 Cuozzo M, O'Conell K, Kaniewski W, *et al*. Viral Protection in transgenic tobacco plants expressing the cucumber mosaic virus coat protein or its antisense RNA. Bio/techology, 1988; 6: 549—557

4 Namba S, Ling K, Gonsalves C, *et al*. Expression of the gene encoding the coat protein of cucumber mosaic virus (CMV) strain WL appears to provide protection to tobacco plants against infection by several different CMV strains. Gene, 1991; 107: 181—188

5 Quemada H D, Gonsalves D, Slightom J C, *et al*. Expression of coat protein gene from cucumber mosaic virus strain C in tobacco: Protection against infections by CMV strains transmitted mechanically or by aphids. Phytopathol, 1991; 81: 794—802

6 Deric M, Jeagle M, Baulcombe D, *et al*. Cucumber mosaic virus satellite RNA (strain Y): Analysis of sequences which affect systemic necrosis on tomato. J Gen Virol, 1990; 71: 1443—1449

7 Sleat D E, Palukaitis P. Induction of tobacco chlorosis by certain cucumber mosaic virus satellite RNAs is specific to subgroup II helper strains. Virology, 1990; 176: 292—295

维普资讯 http://www.cqvip.com

8 Wahyuni W S, Dietzgen R'G, Hanada K, *et al*. Serological and biological variation between and within subgroup I and II strains of cucumber mosaic virus. Plant Pathology, 1992; 41; 282—297

9 Edwards M C, Gonsalves D. Grouping of seven biologically defined isolates of cucumber mosaic virus by peptide mapping. Phytopathol, 1983; 73:1117—1120

10 Rizos H. Differentiation of cucumber mosaic virus isolates using the polymerase chain reaction. J Gen Virology, 1992; 73:2099—2103

11 Rizzo T M, Palukaitis P. Nucleotide sequence and evolutionary relationships of cucumber mosaic virus strains: CMV RNA1. J Gen Virol, 1989;70:1—11

12 Rizzo T M, Palukaitis P. Nucleotide sequence and evolutionary relationships of cucumber mosaic virus strains: CMV RNA2. J. Gen Virol, 1988;69; 1777—1787

13 Owen J, Shintaku M, Aeschleman P, *et al*. Nucleotide sequence and evolutionary relationships of cucmber mosaic virus (CMV) strains: CMV RNA3. J Gen Virol, 1990; 71:2243—2249

14 Perry K L, Franck R I B. Insect-mediated transmission of mixed and reassorted cucumovirus genomic RNAs. J Gen Virol, 1992; 73:2105—2144

15 Allison R F. infectious in vitro transcripts from cowpea chlorotic mottle virus cDNA clones and exchange of individual RNA components with brome mosaic virus. Journal of Virology, 1988; 62:3581—3588

16 Habili N, Francki R I B. Comparative studies on tomato aspermy and cucumber mosaic viruses. 1. Physical and chemical properties. Virology, 1974; 57:392—401

17 Osman T A M. RNA2 of red clover necrotic mosaic virus determines lession morphology and systemic invasion in cowpea. J Gen Virol, 1986; 67; 203—207

18 Doz B, Quiot J B. Caraterisiques et role du RNA3, RNA satellite du virus des anneaux noirs de la tomate. Annales de Virologie, 1980; 131:489—499

19 Hsu Y H, Lin F, Hu C, *et al*. Host reaction, serology and RNA pattern of cucumber mosaic virus isolated. Plant Prot Bull (Taiwan), 1989; 31:51—59

20 Xu Z, Barnett O W. Identification of a cucumber mosaic virus strain from naturally infected peanut in China. Plant Dis, 1984; 68:386

21 Sanger R B S, Rai M K. A mosaic disease of sanflower from Satpura region of India. Farm Science Journal, 1980; 3; 185—187

22 Ahman I B, Scott H A. Identification and serotyping of cucumber mosaic virus and peanut stunt viruses from Arkansas. Plant Disease, 1985; 69:891—893

23 Davis R F, Hampton R O. Cucumber mosaic virus isolates seedborne in *Phaseolus vulgaris*: serology, host pathogen relationships, and seed transmission. Phytopathol, 1986; 76:999—1004

24 Porta C, Devergne J C, Cardin L, *et al*. Serotype specificity of monoclonal antibodies to cucumber mosaic virus. Arch Virol, 1989; 104:271—285

25 毋谷穆,田波.用A蛋白夹层酶联免疫吸附法对黄瓜花叶病毒的血清学鉴定.微生物学报,1988; 29:211—215

26 陈永萱.A蛋白间接酶联免疫吸附法检测二种西瓜花叶病毒病(WMV-2 & CMV)的研究.病毒学杂志,1988; 3:357—363

27 Masuta C, Takanami Y. Determination of sequence and structural requirements for pathogenicity of a cucumber mosaic virus satellite RNA(Y sat. RNA). Plant Cell, 1989; 1:1165—1173

28 Piazzolla P. Spectroscopic studies on purified particles and isolated RNA of cucumber mosaic virus. J Gen Virol, 1986; 67:69—74

29 Sleat D E. Nucleotide sequence of a new satellite RNA of cucumber mosaic virus, Nucleic Acids Res, 1990; 18:3416

30 Davies C, Symons R H. Further implications for the evolutionary relationships between tripartite plant viruses based on cucumber mosaic virus RNA3. Virology, 1988; 165:216—224

31 Rezaian M A, Williams R H V, Gordon K H J, *et al*. Nucleotide sequence of cucumber mosaic virus RNA2 reveals a translation production significantly homologous to corresponding proteins of other viruses. Eur J Biochen, 1984; 143:277—284

维普资讯 http://www.cqvip.com

32 Rezaian M A, Williams R H V, Symons R H, *et al*. Nucleotide sequence of cucumber mosaic virus RNA1. Presence of a sequence complementary to part of the viral satellite RNA and homologies with other viral RNAs. Eur J Biochem, 1985; 150: 331—339

33 Kataoka J, Masuta C, Takanami Y. Complete nucleotide sequence of RNA1 of cucumber mosaic virus Y strain and evolutionary relationships among genome RNAs of the virus strains. Annals of the Phytopathol Society of Japan, 1990;56:501—507

34 Kataoka J, Masuta C, Takanami Y. Complete nucleotide sequence of RNA2 of cucumber mosaic virus Y strain. Annals of the phytopathol Society of Japan, 1990; 56,495—500

35 Nitta N, Masuta C, Takanami Y. Comparative studies on the nucleotide sequence of cucumber mosaic virus RNA3 between Y strain and Q strain. Annals of the Phytopathol Soceity of Japan, 1988; 54:516—522

36 Hayakawa T, Mizukami M, Nakajima M, *et al*. Complete nucleotide sequence of RNA3 from cucumber mosaic virus strain O: Comparative study of nucleotide sequence and amino acid sequence among CMV strains O,Q,K and Y. J Gen Virol, 1989; 70: 499—504

37 Noel M J T, Tahar S B. Nucleotide sequence of the coat protein gene and flanking regions of cucumber mosaic virus strain 117F. Nucleic Acids Research, 1989; 17:10492

38 叶寅,田波.一个黄瓜花叶病毒强毒株系的衣壳蛋白基因的合成、克隆、序列分析和表达.科学通报,1989; 36:1340—1344

39 Garcia-Arenal F, Zaitlin M, Palukaitis P. Nucleotide sequence analysis of six satellite RNAs of cucumber mosaaic virus: Primary sequence and secondary structure alternation do not correlate with difference in pathogenicity. Virology, 1987; 158:339—347

40 Kaper J M, Duriat A S, Tousignant M E. The 386-nucleotide satellite of cucumber mosaic virus strain Y from Japan does not cause lethal necrosis in tomato. J Gen Virol, 1986; 67:2241—2246

41 Kurath G, Palukaitis P. RNA sequence heterogeneity in natural populations of three satellite RNAs of cucumber mosaic virus. Virology, 1989; 173:231—240

42 Zitter T A, Gonsalves D. Differentiation of pseudorecombinants of two cucumber mosaic virus strains by biological properties and aphid transmission. Phytopathol, 1991; 81; 139—143

43 Hughes M A, Eastop V F. Aphids associated with damage to banana plants and a corrected identity for a banana mosaic virus vector. Aust Entomol Soc, 1991; 30;278

44 Chen B, Fancki R I B. Cucumovirus transmission by the aphid *Myzus persicae* is determined solely by the viral coat protein. J Gen Virol, 1990;71; 939—944

45 Hampton R O, Francki R I B. RNA1 dependent seed transmissibiligy of cucumber mosaic virus in *Phaseolus vulgaris*. Phytopathol. 1992; 82;127—130

46 Jones R A C, McKirdy S J. Seed-borne cucumber mosaic virus infection of subterranean clover in Western Australia. Annals of Applied Biology, 1990; 116;73—86

47 Gera A, Cohen J. Occurrence of cucumber mosaic virus in phlox in Israel. Plant Pathology, 1990; 39:558—560

48 Pink D A, Walkey D G A. Resistance in marrow (*Cucurbita pepo L.*) to different strains of cucumber mosaic virus. J Agric Sci, 1984; 103:519—521

49 Roossinck M J. Temperature-sensitive replication of cucumber mosaic virus in muskmelon (*Cucumis melon* cv. Iroqquois) maps to RNA1 of a slow strain. J Gen Virol, 1991; 72; 1747—1750