

2000, 15(1)

1-7
水体环境的植物病毒及其生态效应

郑耀通, 林奇英, 谢联辉

(福建农业大学植物病毒研究所, 福州 350002)

S432.41

X172

Plant Viruses and Their Ecological Effects in Water

ZHENG Yao-tong, LIN Qi-ying, XIE Lian-hui

(Institute of Plant Virology, Fujian Agricultural University, Fuzhou 350002, China)

关键词: 水体; 植物病毒; 生态效应**Key words:** Water; Plant virus; Ecological effect**中图分类号:** S432.41; X172 **文献标识码:** A **文章编号:** 1003-5125(2000)01-0001-07

人和动物病毒污染水体的研究已有多年,并取得了可喜的成果,其研究已从单纯的环境监测和卫生评价向机制和规律等纵深方向发展。分子生物学方法已深入到水病毒学领域,利用基因探针和扩增技术检测水体病毒已成为重要的研究方法^[1]。然而针对水体植物病毒污染及其环境效应的研究就显得很薄弱。事实上水体中也有众多的植物病毒,并有可能导致严重的植物病毒病流行,如1994年福建省三明地区因“5.2”大洪水,水中带有大量的烟草病毒,导致烟草花叶病大爆发,仅宁化县就损失烟叶10多万担。本文将讨论水体植物病毒的浓缩、检测及可能来源,存在的状态,以及介水传播植物病毒病、特别是那些缺乏介体但高稳定性和侵染性植物病毒的重要性。

1 水体环境中植物病毒的浓缩和检测

检测水体病毒,水样浓缩是关键。人与动物病毒的浓缩已有不少的方法^[2],如微孔滤膜吸附技术;多价金属氢氧化物或盐沉淀;玻璃粉或不溶多聚电解质吸附;透析袋浸泡于高分子吸水剂中脱水以及超速离心、冷冻、超滤、电泳等。理想的浓缩水体病毒方法应具有回收率高且稳定;不受水质尤其是浊度的限制;可处理大量的水样;操作过程简易、价廉且尽可能快和适于现场应用等优点。早期的沙布包法和目前常用的膜吸附-洗脱法、正负电荷玻璃粉吸附-洗涤法等均不能满足上述要求。浓缩水体植物病毒曾用多孔滤膜过滤^[3]、超速离心浓缩少量水样甚至低速离心浓缩植物病毒^[4-8]。我们在选择浓缩水体病毒的方法时,如能优化病毒聚集吸附及分散条件,采用简易的化学絮凝法,显得十分有意义。就条件而言,该法无需昂贵的不

收稿日期:1998-09-18,修回日期:1998-12-21

作者简介:郑耀通(1965年-),男,浙江省丽水市人,讲师,1994年毕业于浙江大学环境工程系,获硕士学位。

现主要研究方向:环境生物技术。

锈钢过滤装置和空气压缩机,也省去进口的阳电滤膜,还可避免水样浊度对有过滤程序浓缩方法的制约,避免堵塞滤膜、耗时过长并造成大量病毒丢失,无法处理大量水样的缺陷。若能优化规范聚凝浓缩条件,化学聚凝法对一般基层病毒学实验室研究水体病毒不失为理想的首选方法。

检测水体植物病毒,多采用指示植物法,如将浓缩水样摩擦接种于昆诺藜(*Chenopodium quinoa*)^[3-5,7,9-12]、苋色藜(*C. amaranticolor*)^[4,10,13]、墙生藜(*C. murale*)、心叶烟(*Nicotiana glutinosa*)和克利夫兰烟(*N. clevelandii*)^[4,13]。指示植物法检测可靠且能反映病毒侵染活性,但所需时间较长,有时还很难找到指示植物,并受环境条件限制和影响较大。如用病毒抗体,葡萄球菌 A 蛋白及其酶标记物组成酶联免疫吸附试验(SPA-ELISA)检测,就兼有 ELISA 的优点,同时又克服其缺点,并且其灵敏度和特异性均有提高,是目前较理想的检测植物病毒方法^[14]。另外采用葡萄球菌协同凝集试验(SA-test)检测植物病毒,简单省时且灵敏度高,既不需要纯化抗体,也不需要自己制备酶标抗体及第二种动物特异抗体,就可得到很好的结果,还可制备成可长期保存和使用的固相金葡萄菌抗体,易于商品化推广。如能通过组织培养,建立病毒的离体培养体系与之配套的接种方法,并系统研究接种侵染后培养物所表现出来规律性的形态学、病毒学等方面的效应,可望建立一类似指示植物鉴定但却比其高效经济的离体鉴定系统。目前应用的 PCR 法快速敏感,常规 PCR 的发展如简并引物 PCR,可根据同属植物病毒的同源序列设计引物来对病毒进行鉴定及分子生物学研究,但其技术复杂,花费昂贵且不能确定阳性结果是否具有侵染性。若将 PCR 方法同植物病毒组织培养法或指示植物检测法相结合,就能同时发挥两者的优势,是植物病毒检测的发展方向。另外由于所取水样有限及指示植物的选择性和浓缩方法的缺陷,水体环境中植物病毒的种类和数量可能远远高于目前我们检测到的规模,并且针对浓缩水体中植物病毒介体(如线虫、真菌及休眠孢子)以了解水体被植物病毒污染的状况,显然还没有引起足够的重视。

2 水体环境中植物病毒的来源

了解水体植物病毒的来源,是明确植物病毒污染水体的途径及切断污染源的基础,也是控制水体不受或少受植物病毒污染的前提。水体植物病毒可能来自感病植物根的释放、受损或腐烂植物残体及污水废物。植物病毒从侵染植物根释放,最初发现烟草坏死病毒、烟草花叶病毒可由植物根释放到环境水体中^[15]。黄瓜坏死病毒、碧冬茄星状花叶病毒(*petunia asteroid mosaic virus*)、番茄丛矮病毒、烟草花叶病毒、南方菜豆花叶病毒均可从种植感染植物的农田退水中分离到^[16]。黄瓜坏死病毒、南方菜豆花叶病毒、番茄丛矮病毒即使在浓度很低的情况下也能释放到无土壤的营养液中,由此说明这些病毒能够从未受损、非坏死的植物根释放到环境中^[16]。后来研究表明番茄丛矮病毒^[17,18]、香石竹环斑病毒^[19]、番茄花叶病毒和黄瓜绿斑驳花叶病毒^[20]、建兰环斑病毒、烟草脆裂病毒^[21]等均有类似现象。从植物病残体中释放病毒已在实验室和自然条件下得到证实,感染番茄花叶病毒的番茄^[22,23]和感染有黄瓜绿斑驳花叶病毒的葫芦^[24]残体,很久以来就已知道是下季作物的重要毒源。水体植物病毒的另一个重要来源是污水废物, Tomlinson(1984)最先认识到污水废物是植物病毒的重要毒源。Kegler(1984)还指出通过污水废物、人粪尿传播植物病毒的可能性。

3 水体环境中植物病毒的生态

水体病毒是环境病毒学的核心,其基础是病毒生态学,它研究病毒离开宿主后在水环境中

的生存、传播及消长现象和规律;探讨病毒与环境相互作用机理以及病毒传播对人类和社会的影响。水体病毒作为水环境生态系统中的一个组成部分,其生存与水质因子密切相关。条件适宜时,病毒存活时间长;反之,病毒发生变异,以适应新环境或者因环境条件变化过于剧烈,病毒被灭活。影响水体中病毒存活的因素很多,也很复杂。归纳起来主要有:(1)水温。这是自然条件下影响病毒存活诸多因素中最重要的因素。大多数动植物病毒不耐热,但对低温不敏感。不同病毒对温度的敏感性不一样,这同病毒本身结构和特性有关。值得注意的是地下水水温低且不见阳光,其中的病毒存活时间较其它水体长,这对大量病毒通过土壤远距离传播并导致地下水污染显得十分重要。(2)病毒对固体悬浮物质的吸附以及病毒粒体本身彼此间的聚集。吸附和聚集是病毒在水体中长期存活而不被灭活的一个十分重要的因素,这方面研究最多,其中限制病毒传播的一个重要因素就是病毒对土壤颗粒的吸附^[25,26]。影响病毒对土壤颗粒的吸附因素已进行了广泛的研究^[27-30]。病毒的吸附明显决定于病毒本身的特性,如病毒粒体蛋白质结构、等电点和粒径。Dowd S 等^[31]研究表明,病毒的等电点可作为确定病毒吸附性能的首选因素,而当病毒粒体粒径大于 60 nm 时,病毒粒径特性对吸附效果影响不大。病毒的吸附也取决于吸附物质如有机颗粒、金属阳离子氢氧化物沉淀物的物理化学特性^[25]。Sobsey 等研究发现,不同 pH 的粘土及有机化合物可有效地吸附病毒,特别是在低 pH 环境下更为明显。吸附和聚集保护了水体病毒的灭活作用,同时给水消毒学带来了困难,也给水体中病毒的监测造成误差。(3)水质化学因素的影响。水体中含有的某些可溶性化学物质也明显影响病毒的活性,如洗涤剂、氨、微生物代谢产物及其它能影响病毒生存的物质,它们在水环境中的存在都能影响病毒的存活。(4)生物因素。某些微生物群落及高等水生生物可产生影响病毒活性的物质,阻止病毒的生存或直接吞食病毒。迄今为止,水环境中病毒生态及灭活机理研究多以动物病毒为研究对象,针对植物病毒的研究不多,但植物病毒具有相似的结构与核蛋白组成,其生存规律也应该类似于动物病毒。

Piazolla(1986)发现水体中的植物病毒可由低速离心浓缩,如果水样经预过滤,以去除病毒赖以吸附的载体颗粒物质,单位体积水样形成的枯斑数将大大减少。这表明植物病毒也能吸附到某些颗粒物质表面。现已明确水体中的病毒多数情况是聚集或吸附到固体颗粒,如陶土、硅酸盐或有机物碎片、细菌和藻类等物体上。聚集或吸附作用大大减少了植物病毒的灭活机率,这是植物病毒离开寄主后在水环境中存活的重要原因。植物病毒在水环境中的聚集或吸附到颗粒物质而被保护也已被证实^[32]。另外植物残体的存在也具有保护植物病毒的作用^[22]。反映烟草花叶病毒属(*Tobamovirus*)成员在土壤中的稳定性和滞留性,主要是由于这类病毒存在于植物残体中而使其侵染率大大增加,如黄瓜绿斑驳花叶病毒^[24]、番茄花叶病毒^[23];而栽培措施和耕作等人为干预,加速了植物残体的腐烂,可减少下季作物的病毒病发病率^[23]。聚集和吸附作用保护植物病毒免受物理及化学因子的灭活作用不仅仅存在于土壤环境中,也同样存在于水体环境中。不少学者能从水体中分离到在外界环境中相当不稳定的黄瓜花叶病毒,主要是由于病毒吸附和被沉淀所保护。植物病毒对有机或无机物质的吸附强度随不同的植物病毒、不同性质的吸附物质、不同的环境条件(如 pH 和盐)及是否有其它物质存在等而异。但迄今为止,我们对植物病毒在水环境中的生存条件、灭活机理、消长规律等还知之甚少,而这是控制介水传播植物病毒的基础,因此,对植物病毒和水环境构成的生态系统中植物病毒的生态学研究,将是今后环境病毒学研究的一个重要发展方向。

一般而言,存在于水体中的植物病毒有可能导致植物病毒病,给农业生产带来不良影响。然而某些低等植物(藻类)病毒却有望用于有害藻类的微生物防治,如蓝藻病毒(也叫噬蓝藻体、噬藻体),真核藻病毒和病毒类粒子(VLPs)^[33]。早在70年代就对原核藻病毒进行了较细致的研究,如溶解鞘丝藻属(*Lyngbya*)、织线藻属(*Plectonema*)、席藻属(*Phormidium*)三类藻分布最广的“LPP型”噬藻体;感染组囊藻(*Anacystis nidulans*)和聚球藻属(*Synechococcus*)的“AS型”噬藻体,已有多年的研究积累,并已用于消除水中的藻类^[34];真核藻病毒或VLPs虽自70年代初发现至今已有多年的研究,但进展不大,然而最近几年来已引起人们的普遍关注,这与VLPs在水体中具有特殊的生态意义有关。目前利用藻类病毒对水华的控制和抑制有毒藻类的生长正越来越受到关注,相信随着对藻类病毒研究的不断深入,利用病毒控制日益严重的由于含氮、磷化合物排放急剧增加而导致水体富营养化而出现的水华现象会有突破性进展^[33]。

4 已从水体环境中分离到的植物病毒

纵观水体植物病毒的研究,已从水体中分离到的杆状或线状病毒有烟草花叶病毒属(*Tobamovirus*)的黄瓜绿斑驳花叶病毒^[35,38](引起黄瓜、西瓜和甜瓜重大经济损失的病害),烟草花叶病毒^[5,7,10,13,36,37,38](广泛侵染茄科植物和多种果蔬、经济植物,也使许多观赏植物隐潜感染),番茄花叶病毒^[11,37,38](导致番茄花叶病且具广泛寄主),长叶车前花叶病毒(*Ribgrass mosaic virus*)^[38](在车前上引起斑驳、条纹和环斑,烟草上引起坏死);烟草脆裂病毒属(*Tobravirus*)的烟草脆裂病毒^[38](引起烟叶等多种作物和水仙、牡丹等多种花卉发病);马铃薯Y病毒属(*Potyvirus*)的马铃薯Y病毒(引起马铃薯等多种植物发病),玉米矮花叶病毒,李痘病毒,烟草蚀纹病毒(引起马铃薯暗脉花叶病、辣椒斑驳病和烟草蚀纹病),西瓜花叶病毒1号^[6,39];黄症病毒属(*Luteovirus*)的大麦黄矮病毒^[39](产生大、小麦黄矮病,玉米红叶病);香石竹潜隐病毒属(*Carlavirus*)的马铃薯S病毒^[39](产生马铃薯轻花叶病);马铃薯X病毒属(*Potexvirus*)的西格河病毒(*Sieg River virus*)等^[4]。分离到的球状病毒有坏死病毒属(*Necrovirus*)的烟草坏死病毒^[3,5](导致大豆坏死病、哈密瓜坏死病),芫色藜坏死病毒^[3];番茄丛矮病毒属(*Tombusvirus*)的番茄丛矮病毒^[3,39],葡萄潜隐病毒(*Grapevine latent virus*)和碧冬茄星状花叶病毒(*Petunia asteroid mosaic virus*)^[5,12],拉托河病毒(*Lato River virus*)^[7](有3~5科植物受感染,引起花叶或坏死),内卡河病毒(*Neckar River virus*)^[38](有3~9科植物受感染,引起叶片系统褪绿或局部坏死);香石竹斑驳病毒属(*Carmovirus*)的香石竹斑驳病毒^[4];黄瓜花叶病毒属(*Cucumovirus*)的黄瓜花叶病毒^[6,7,36,37],苜蓿花叶病毒属(*Alfamovirus*)的苜蓿花叶病毒^[6,39]以及归属不明的小西葫芦黄花叶病毒(*Zucchini yellow mosaic virus*)^[6]等。对分离监测水环境中由线虫、真菌传播的植物病毒还没有引起重视。事实上线虫的5个属能传播大约20多种植物病毒,其中长针线虫科(*Longidoridae*)的一些属,如长针线虫属(*Longidorus*)、异长针线虫属(*Paralongidorus*)及剑线虫属(*Xiphinema*)的一些种主要传多面体病毒,如:烟草环斑病毒、番茄环斑病毒、覆盆子环斑病毒、番茄黑环病毒、樱桃卷叶病毒、椰子花叶病毒、葡萄扇叶病毒和其它一些病毒如南芥菜花叶病毒、菊芋意潜病毒、桑环斑病毒、草莓潜环斑病毒等。而毛刺线虫属(*Trichodorus*)和异毛刺线虫属(*Paratrachodorus*)线虫能传播烟草脆裂病毒、辣椒环斑病毒和豌豆早枯病毒。为害植物根系的油壶菌(*Olpidium*)至少可以传播黄瓜坏死病毒、烟草坏死病毒、烟草坏死卫星病毒、甜瓜坏死斑病毒、红三叶草坏死花叶病毒、莴苣巨脉病毒、烟草矮化病毒等13种植物病毒。另一种真菌,禾谷多粘菌(*Polymyxa graminis*)能携带大

麦黄花叶病毒、甜菜坏死黄脉病毒、水稻条纹坏死病毒、花生丛簇病毒、燕麦花叶病毒、小麦土传花叶病毒等 10 多种植物病毒。马铃薯粉痂菌 (*Spongospora subterranea*) 能携带马铃薯帚顶病毒、马铃薯 X 病毒、水田芥黄斑病毒等 4 种植物病毒。另外甜菜多粘菌能传甜菜土传病毒、蚕豆坏死病毒等 3 种植物病毒。这些植物病毒有些明显存在于真菌休眠孢子和游动孢子内, 另一些则存在于孢子的表面。可能使其在水体环境中的生存能力也因此而异。依靠线虫、真菌等病毒介体, 这些植物病毒能在水环境中长期生存, 并可远距离迁移, 不仅因为介体的保护而大大提高了在环境中的生存能力, 而且也能远距离传播。同时目前对线虫、真菌传毒研究不多, 也不够深入, 可能由这些介体传播的植物病毒比我们现在了解的要多。因此水体环境中的植物病毒种类和数量可能远比我们想象的要多, 且不一定只有在体外稳定的病毒才能在水体中存活。

5 水体植物病毒对农业生产的潜在危险性

水体中植物病毒对农业生产的潜在威胁到底有多大, 有时很难作出估计, 但病毒通过植物根或种子侵染植物已得到肯定。早在 1898 年 Beijerinck 就在《传染活液》论著中对烟草花叶病毒通过烟草根吸收已作了详细论述, 后来的研究主要针对其介体是真菌或线虫的土传病毒。现已知道许多植物病毒侵染无需介体的参与, 用病毒悬液喷淋健康植物根而使其感染的例子已很多, 如烟草花叶病毒、马铃薯 X 病毒、番茄丛矮病毒^[40]、番茄花叶病毒和建兰环斑病毒^[22]、红三叶草坏死花叶病毒、牛膝菊花叶病毒 (*Galinsoga mosaic virus*)^[41]、香石竹环斑病毒^[24]、藜草花叶病毒 (*Sowbane mosaic virus*)、南方菜豆花叶病毒、香石竹斑驳病毒^[42] 等。番茄花叶病毒和黄瓜绿斑驳花叶病毒可通过营养膜技术从营养液中吸收^[24], 在消毒的砂中感染番茄丛矮病毒、香石竹环斑病毒比在消毒的营养液中更有效, 说明病毒可通过受伤的根须在根生长过程中形成的微伤进入植物。侵染红三叶草坏死花叶病毒可因芸苔油壶菌 (*Olpidium brassicae*) 游动孢子的存在而增加, 但没有这种真菌也能引起侵染。菜豆种子暴露于病毒感染的土壤或含病毒的液体能获得南方菜豆花叶病毒^[42], 种子表皮破损感染病毒率远高于完好的种子, 也说明植物病毒侵染发芽种子的机制无需介体的参与。所有这一切都增加了植物感染水体植物病毒的机率。

6 结语

植物病毒在水体环境中的数量可能相当大, 甚至可在少量水样中检测到, 而且因受试植物的选择性及检测病毒的机制如机械传染率等原因, 水体中的植物病毒仅仅只有很小一部分被检测到。从水体中分离的植物病毒大多具有某些共性: 缺乏能使其长距离传播的空中介体; 在侵染植物体内大量增殖; 从感染植物根中大量释放, 非常稳定; 可通过根侵染植物而无需介体的参与, 具有广泛的寄主范围; 一旦感染植物很容易通过机械接触或重新通过土壤传播邻近的植物。因此即使是非常少量的病毒粒体, 一旦由植物根释放并通过水体也能引起远距离传播, 在自然条件下局限区域的植物病毒 (如番茄花叶病毒) 的远距离传播, 已说明少量感染植物也可导致严重的病毒病流行^[22]。这类病毒的实际寄主范围可能比我们了解的要广得多。病毒进入动物或人体的消化道后, 由于其高稳定性, 在脊椎动物的消化道中不会被灭活, 也可导致远距离传播。人类的活动如灌溉、施用液态人粪尿、食用生蔬菜和水果、堆积农业废物和园艺废品等均可促进这类水体植物病毒的传播。

水体环境植物病毒学的研究在我国还没有引起足够的重视, 目前还没起步或刚刚起步。

然而研究开发简易准确的水体植物病毒浓缩和检测方法、植物病毒在水体环境中的生态学及对农业生产的危险因素预测等已十分迫切。研究植物病毒在水体中的迁移、生存和富集规律、灭活条件,是对水体植物病毒消毒净化并防止因污水灌溉及污泥农用、施用人粪尿和水灾而导致植物病毒病流行的基础。防止水源被病毒污染及灌溉用水的有效灭活或去除植物病毒的净化工艺研究,是防止介水传播植物病毒病大规模流行的主要手段。另外对传毒介体(如线虫和真菌)在水环境中的迁移、存活和富集规律,及其传病作用的研究,通过监测水体中的线虫、真菌及其休眠孢子,以了解水体被植物病毒污染的状况和传播植物病毒的可能隐患,已经十分必要。

参 考 文 献

- [1] Joseph L. Viruses and environment [M]. New York: Academic Press, 1978. 203~226
- [2] G. 比顿(美)著,王小平等译,环境病毒学导论[M].北京:中国环境出版社,1986.98~113
- [3] Tomlinson J A., Faithfull E M, Webb M T W. Chemopodium necrosis: A distance tive strain of tobacco necrosis virus isolated from river water [J]. Ann Appl Biol, 1983, 102(1):135~147
- [4] Koenig R, Lesemann D E. Plant viruses in German rivers and lakes. I. Tombasviruses, a potervirus and carnation mottle virus [J]. Phytopathology, 1985, 112(1):105~116
- [5] Fuch E, Gruntzig M. On the occurrence of plant pathogenic viruses in water in the region of Halle [J]. Archives of Phytopathology and Plant Protection, 1994, 28(2):133~141
- [6] Erdiller G, Akara B. Plant viruses in Ankara rivers and lakes [J]. J of Turkish Phytopathology, 1994, 23(3):119~126
- [7] Piazzolla P, Castellano M A, Stradis A D. Presence of plant viruses in some rivers of southern Italy [J]. J Phytopathol Z, 1986, 116(3):244~246
- [8] Polak Z. Tobacco rattle virus is isolated from surface waters in the Czech Republic [J]. Ochana Rostlin, 1994, 30(2):91~97
- [9] Tomlinson J A. Studies on the occurrence of tomato bushy stunt virus in English rivers [J]. Ann Appl Biol, 1984, 104(3):485~495
- [10] Plese N, Juretic N, Mamula D. Plant viruses in soil and water of forest ecosystems in Croatia [J]. Phytion, 1996, 36(1):135~143
- [11] Jacobi V, Castello J D. Isolation of tomato mosaic virus from waters draining forest stands in New York State [J]. Phytopathology, 1991, 81(10):1112~1117
- [12] Fuchs E, Schlufter C, Kegler H. Occurrence of a plant virus in the northern sea[J]. Archives of Phytopathology and Protection, 1996, 30(4):365~366
- [13] Tosic M, Tosic D. Occurrence of tobacco mosaic virus in water of the Danube and Sava rivers [J]. Phytopathol Z, 1984, 109(3):200~202
- [14] 陆家珏,张成良,张作芳等.A 蛋白酶联法检测植物病毒的研究[J]. 植物检疫, 1990, 4(3):161~163
- [15] Yarwood G E. Release and preservation of virus by boots [J]. Phytopathology, 1960, 50(1):111~114
- [16] Smith P R, Campbeu R N. Isolation of plant viruses from surface water [J]. Phytopathology, 1969, 59(15):1678~1687
- [17] Kerler G, Kleinhempel H, Kegler H. Investigation on the soil transmissibility of tomato bushy stunt virus [J]. Arch Phytopathol Pflanzenschutz, 1980, 16(2):73~76
- [18] Kleinhempel H, Gruber G. Transmission of tomato bushy stunt virus without vectors [J]. Acta Phytopathol Acad Sci Hung, 1982, 15(3):107~111
- [19] Kegler G, Kerler H. On vectorless transmission of plant pathogenic viruses [J]. Arch Phytopathol Pflanzenschutz, 1981, 17(5):307~323

- [20] Keglér H, Kleinh Empel H, Stanrus A. Evidence of infectious plant viruses after passage through the rodents alimentary tract [J]. *Arch Phytopathol Pflanzenschutz*, 1984, 20(2): 189~193
- [21] Barchend G, Keglér H. Detection of tobacco rattle virus in soil [J]. *Arch Phytopathol Pflanzenschutz*, 1984, 20(1): 97~100
- [22] Broadbent L. The epidemiology of tomato mosaic XI. seed-transmission of TMV [J]. *Ann Appl Biol*, 1965, 55(2): 177~205
- [23] Lanter J M, Goode M J, McGuire J M. Persistence of tomato mosaic virus in tomato debris and soil under field conditions [J]. *Plant Dis*, 1982, 66(7): 552~555
- [24] Rao A L N, Varma A. Transmission studies with cucumber green mottle mosaic virus [J]. *Phytopathol Z*, 1984, 109(4): 325~331
- [25] Gerba C P, Yates M V, Yates S R. Quantitation of factors controlling viral and bacterial transport in the subsurface. In: C J Hursted ed. *Modeling of the environmental fate of microorganism* [M]. American Society for Microbiology, Washington D C. 1991. 77~88
- [26] Yates M V, Yates S R. Modeling microbial fate in the subsurface environment [J]. *Crit Rev Environ Control*, 1988, 17(2): 307~344
- [27] Burge W D, Enkiri N K. Virus adsorption by five soils [J]. *J Environ Qual*, 1978, 7(1): 73~76
- [28] Goyal S M, Gerba C P. Comparative adsorption of enteroviruses, simian rotavirus and selected bacteriophages to soil [J]. *Appl Environ Microbiol*, 1979, 38(1): 241~247
- [29] Moore R S, Taylor D H, Sturman L S *et al*. Poliovirus adsorption by 34 minerals and soils [J]. *Appl Environ Microbiol*, 1981, 42(3): 936~975
- [30] Moore R S, Taylor D H, Reddy M M. Adsorption of reovirus by minerals and soils [J]. *Appl Environ Microbiol*, 1982, 44(2): 825~859
- [31] Dowd S E, Pillai S D. Delineating the specific influence of virus isoelectric point and size on virus adsorption and transport through sandy soils [J]. *J Virol*, 1998, 64(2): 405~410
- [32] Koenig R, Gibbs A. Serological relationships among tombusvirus [J]. *J Gen Virol*, 1986, 67(1): 75~82
- [33] 赵以军, 石正丽. 真核藻类的病毒和病毒类粒子[J]. *中国病毒学*, 1996, 11(2): 93~102
- [34] 罗明典. 病毒应用于农业的一些进展[J]. *病毒学杂志*, 1986, 1(3): 3~12
- [35] Vani S, Varma A. Properties of cucumber green mottle mosaic virus isolated from water of river Jamuna [J]. *India Phytopathology*, 1993, 46(2): 118~122
- [36] Polak Z, Branisova H. Plant virus isolations from water of an irrigation ditch[J]. *Ochrana Rost lin*, 1992, 28(3): 167~169
- [37] Polak Z. Plant virus isolated from surface waters in the Czech Republic [J]. *Zachradnictvi*, 1995, 31(3): 113~119
- [38] Mamula D, Plese N, Juretic N. Plant viruses in soil and water in Croatia [J]. *Periodicum Biologorum*, 1994, 96(4): 381~382
- [39] Pocsai E, Horvath J. The occurrence of plant virus in water [J]. *Nö vényvédelem*, 1997, 33(2): 69~76
- [40] Roberts F M. The infection of plant by viruses through boots [J]. *Ann Appl Biol*, 1950, 37(3): 385~396
- [41] Shukla D D, Shanks G J. Mechanical transmission of Galinsoga mosaic virus in soil [J]. *Aust J Biol Sci*, 1979, 32(3): 267~276
- [42] Tekle D S, Morris T J. Transmission of southern bean mosaic virus from soil to bean seeds [J]. *Plant Dis*, 1981, 65(7): 599~600