维普资讯 http://www.cqvip.com

第17卷 4期
2002年11月

中 国 病 毒 学
VIROLOGICA SINICA

17(4):344-349
November 2002

大麦黄花叶病毒属成员UTR系统进化树分析及编码蛋白跨膜结构推测*

陈 炯[1,2], 陈剑平[1**]

(1.浙江省农业科学院,浙江杭州 310021;2.浙江大学生命科学学院,浙江杭州 310029)

Phylogenetic Tree Analysis of UTR and Transmembrane Structure Prediction of Proteins of Genus *Bymovirus*

CHEN Jiong[1,2], CHEN Jian-ping[1**]

(1. *Virology Laboratory, Zhejiang Academy of Agricultural Sciences, Hangzhou* 310021, *China*;
2. *College of Life Sciences, Zhejiang University, Hangzhou* 310029, *China*)

Abstract: Homology and phylogenetic tree analysis of genus *Bymovirus* suggested that the 5′-UTR of RNA1 and RNA2 of the same virus were more similar than those of the same RNAs of different viruses, but the instance of 3′-UTR was opposite. Secondary structure analysis on polypoteins showed that P3 and 14K encoded by RNA1 contained transmembrane(TM) stuctures. TM region in P3 protein of BaMMV ALS1 isolates was toxic to the *E. coli*. By analogy to other members of family *Potyviridae*, these structures were predicted to have the function as attachment to the membranes. P2 protein encoded by RNA2 also contained two TM regions. Some BaMMV isolates which were maintained mechanically for a long period of times occurred deletions in these regions and were not transmitted by *Polymyxa graminis*. It was suggested that the TM structures were closely related to vector transmission.

Key words: Genus *Bymovirus*; Phylogenetic tree analysis; Transmembrane structure; Vector transmission

摘要:对大麦黄花叶病毒属成员的同源性和系统进化树分析表明,同一病毒RNA1和2基因组5′-UTR区域在进化上的相关性高于不同病毒同一RNA组分间的关系,而3′-UTR则相反。蛋白质二级结构分析显示RNA1编码的P3和14K蛋白存在跨膜结构。BaMMV ALS1分离物P3蛋白跨膜结构在大肠杆菌中原核表达时有致死作用。类比Potyviridae科其它属成员功能,此2个蛋白可能与膜附着功能相关。RNA2编码的P2蛋白存在两个结构保守的跨膜区域,一些摩擦接种保存的大麦和性花叶病毒(BaMMV)分离物和燕麦花叶病毒(OMV) P2蛋白此两个结构(或一个)缺失后,不能由介体禾谷多粘菌(P. graminis)传播,揭示P2蛋白跨膜结构与禾谷多粘菌传播能力相关。

关键词:大麦黄花叶病毒属;系统进化树分析;跨膜结构;介体传播

中图分类号:S432.41 **文章标识码**:A **文章编号**:1003-5125(2002)04-0344-06

大麦黄花叶病毒属(genus *Bymovirus*)成员由土壤中的禾谷多粘菌(*Polymyxa graminis*)传播[1,2]。和马铃薯Y病毒科(family *Potyviridae*)其他属不同的是该属成员具两种长度的病毒粒子,基因组为双组分单链正义RNA。目前已知的*Bymovirus*属成员包括大麦黄花叶病毒(*Barley yellow mosaic virus*, BaYMV)、大麦和性花叶病毒(*Barley mild mosaic virus*, BaMMV)、燕麦花叶病毒(*Oat*

收稿日期:2002-01-31,修回日期:2002-03-06

* 基金项目:浙江省青年科技人才专项资金(RC9604);浙江省重点实验室专项资助(001107557);浙江省科技重大攻关项目(011102181)

作者简介:陈 炯(1975-),男,浙江绍兴籍,博士,主要从事线状植物病毒基因组学研究。

** 通讯作者:陈剑平(1963-),男,浙江鄞县籍,研究员,博士,主要从事植物病毒分子生物学研究。Correspondence author.

维普资讯 http://www.cqvip.com

mosaic virus, OMV)、水稻坏死花叶病毒(*Rice necrosis mosaic virus*, RNMV)、小麦梭条斑花叶病毒(*Wheat spindle streak mosaic virus*, WSSMV)和小麦黄花叶病毒(*Wheat yellow mosaic virus*, WYMV)。由于基因组结构和传播方式上的特殊性,使得该属成员在研究病毒基因组组分分化和介体传播分子机制上具有重要的意义。然而,由于研究难度大,进展缓慢。本文通过分析 EMBL/DDBJ/GenBank 数据库中登录的该属成员序列,探讨了 UTR 及一些编码蛋白的结构和可能功能。

1　材料与方法

1.1　序列数据

用于分析的 *Bymovirus* 属成员序列引自《植物病毒描述》光盘版数据库,包括 2002 年 1 月前释放的该属所有成员序列[3]。

1.2　序列分析

序列同源性及系统进化树分析主要采用 Wisconsin (GCG) 软件包 10.0 版本中程序[4]。

1.3　蛋白质跨膜结构分析

蛋白质跨膜结构采用 DAS 和 TopPred2 (斯德哥尔摩大学)[5,6]、HMMTOP (匈牙利科学院)[7]、PredictProtein (哥伦比亚大学)[8]、SOSUI (东京农工大学)[9]、TMAP (瑞典卡罗林斯卡研究所)、TMHMM(丹麦科技大学生物序列分析中心)[10]和 TMpred (欧洲分子生物学网络)[11]等程序进行分析,不同程序预测的跨膜结构在长度和位置上有差异的以 TMHMM 程序预测结果为准[12]。

2　结果

2.1　UTR 结构及系统进化

比较所有 *Bymovirus* 属成员的序列发现,不同病毒 RNA1 的 5′-UTR 长分别为 147 - 149 (BaMMV)、171 - 173 (BaYMV)、176(OMV)和 161 - 163 (WYMV)个核苷酸,RNA2 的 5′-UTR 长 139 - 142 (BaMMV)、154 - 155 (BaYMV)、77(OMV)和 169 - 173 (WYMV)个核苷酸,RNA1 的 3′-UTR 长分别为 337 - 338 (BaMMV)、228 - 233 (BaYMV)、257 - 259 (WYMV)、165 (RNMV)、351 (OMV)和 231 - 237 (WSSMV),RNA2 的 3′-UTR 长分别为 696 - 702 (BaMMV)、755 - 757 (BaYMV)、767 - 768 (WYMV)和 1193 (OMV),同一病毒不同分离物间相应区域的长度差异很小。但该属成员两个 RNA 组分的 3′-UTR 长度差异很大,RNA1 的 3′-UTR 长度与其他 *Potyviridae* 科成员相似,但 RNA2 的 3′-UTR 比 RNA1 长许多,分析表明 OMV 和 BaMMV-UKM RNA2 的 3′-UTR 存在重复序列。*Bymovirus* 属成员基因组 UTR 的核苷酸序列同源性分析表明,同一病毒两个 RNA 组分的 5′-UTR 序列同源性高于不同病毒同一 RNA 组分间的同源性;而同一病毒不同 RNA 组分的 3′-UTR 区域同源性低于不同病毒同一 RNA 组分(表 1)。系统进化树分析显示:同一病毒 RNA1 和 RNA2 的 5′-UTR 总是位于同一进化分支,3′-UTR 分析则相反,不同病毒同一 RNA 组分总是成簇出现(图 1)。

表 1　大麦黄花叶病毒属成员非编码区的同源性比较(%)

Table. 1　Comparison on nucleotide sequences of 3′-untranslated regions of some *Bymoviruses* (%)

	BaMMV RNA2	WYMV RNA1	WYMV RNA2	BaYMV RNA1	BaYMV RNA2	OMV RNA1	OMV RNA2
5′-UTR							
BaMMV RNA1	54	41	37	42	43	46	39
BaMMV RNA2		41	41	50	47	51	42
WYMV RNA1			60	43	44	44	40
WYMV RNA2				45	44	44	40
BaYMV RNA1					87	51	42
BaYMV RNA2						51	40
OMV RNA1							60
3′-UTR							
BaMMV RNA1	35	46	43	42	43	37	-
BaMMV RNA2		41	37	35	38	39	-
WYMV RNA1			39	67	36	50	-
WYMV RNA2				42	57	39	-
BaYMV RNA1					37	44	-
BaYMV RNA2						41	-

维普资讯 http://www.cqvip.com

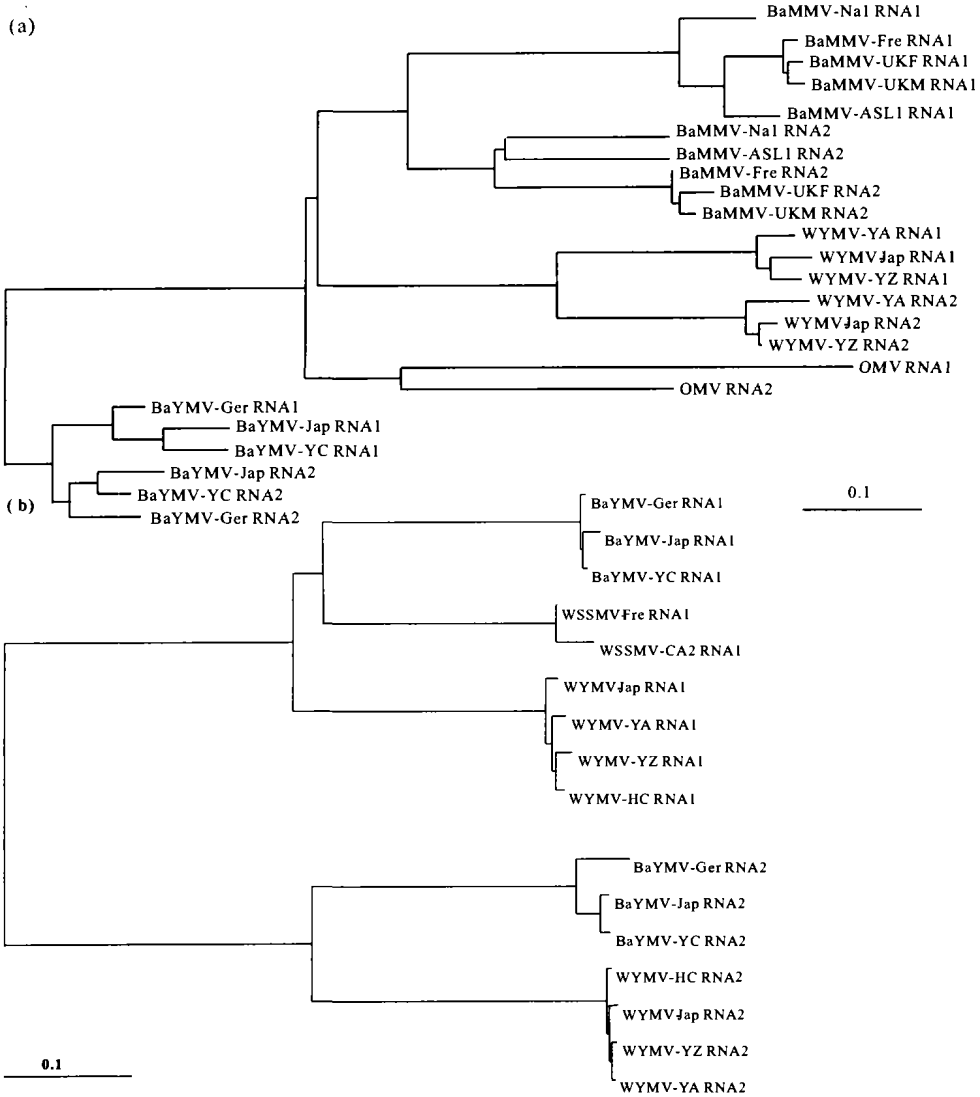

图1 大麦黄花叶病毒属所有已知成员RNA1和RNA2的UTR核苷酸序列系统进化树分析

(a):5′-UTR; (b):3′-UTR(OMV、RNMV和BaMMV 3′-UTR序列差异太大而忽略)。

Fig.1 Phylogenetic tree analysis on nucleotide sequences of RNA1 and RNA2 UTR of bymoviruses

(a):5′-UTR; (b):3′-UTR(omitted OMV, RNMV and BaMMV)

序列登录号分别为BaMMV[Na1:D83408(RNA1)和D83409(RNA2); Fre: L49381(RNA1)和X82625(RNA2); UKF:Y10973(RNA1)和X90904(RNA2); UKM:Y10974(RNA1)和X84802(RNA2); ASL1:AJ242725(RNA1)和X75933(RNA2)]、BaYMV[Jap:D01091(RNA1)和D01092(RNA2); Ger:X69757(RNA1)和D01099(RNA2); YC: AJ132268(RNA1)和AJ132269(RNA2)]、OMV[AJ306718(RNA1)和AJ306719(RNA2)]、WYMV[HC: AF067124(RNA1)和AF041041(RNA2); Jap:D86634(RNA1)和D86635(RNA2); YZ:AJ131981(RNA1)和AJ131982(RNA2); YA:AJ239039(RNA1)和AJ242490(RNA2)]和WSSMV[Fre: X73883(RNA1部分序列)和CA2:AB010578(RNA1部分序列)](b)

Fig.1 Phylogenetic tree analysis on nucleotide sequences of RNA1 and RNA2 UTR of bymoviruses (a) 5′-UTR; (b) 3′-UTR(omitted OMV, RNMV and BaMMV) Accession number of these sequence: BaMMV[Na1:D83408(RNA1) and D83409(RNA2); Fre: L49381(RNA1) and X82625(RNA2); UKF:Y10973(RNA1) and X90904(RNA2); UKM:Y10974(RNA1) and X84802(RNA2); ASL1:AJ242725(RNA1) and X75933(RNA2)]、BaYMV[Jap:D01091(RNA1) and D01092(RNA2); Ger:X69757(RNA1) and D01099(RNA2); YC: AJ132268(RNA1) and AJ132269(RNA2)]、OMV[AJ306718(RNA1) and AJ306719(RNA2)]、WYMV[HC: AF067124(RNA1) and AF041041(RNA2); Jap: D86634(RNA1) and D86635(RNA2); YZ:AJ131981(RNA1) and AJ131982(RNA2); YA: AJ239039(RNA1) and AJ242490(RNA2)] and WSSMV[Fre: X73883(RNA1 partial sequence) and CA2:AB010578(RNA1 partial sequence)]

维普资讯 http://www.cqvip.com

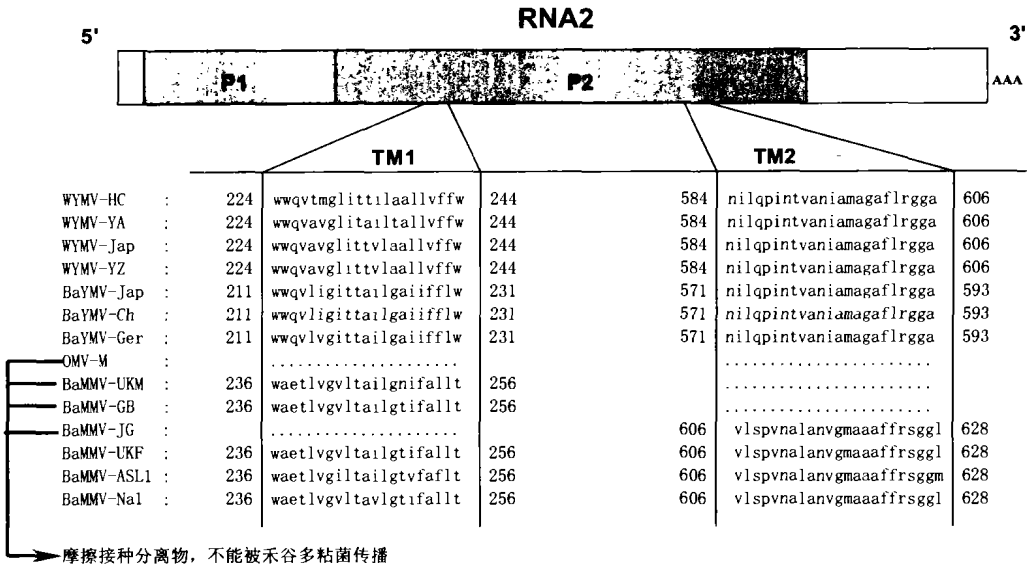

图 2　推测的 *Bymovirus* 属成员 P2 蛋白的跨膜结构序列及其位置

分离物序列登录号参看图 1 表 3。

Fig.2　Predicted transmembrane structures and locations of P2 protein encoded by bymoviruses RNA2

The accession numbers of these isolates were showed in Figure 1 and Table 3.

2.2　RNA1 编码蛋白结构及跨膜推测

Bymovirus 属成员 RNA1 编码一个分子量为 263～270kD 的多聚蛋白,随后酶解生成 P3(30～40kD)、7K(7～8kD)、CI(70～75kD)、14K(7～14kD)、NIa～VPg(20～22kD)、NIa-Pro(24～25kD)、NIb(59～61kD)和 CP(25～35kD),各蛋白裂解位点双氨基酸残基通常为 Q//A(或 S),但 7K2/NIa-Vpg 和 NIa-VPg/NIa-Pro 连接处为 E//G(或 A)。

RNA1 编码的多聚蛋白二级结构分析表明,所有成员 P3 和 14K 蛋白均存在高度疏水的 α-螺旋,形成典型的跨膜结构,但仅 BaMMV 的 7K 蛋白存在一个 α-螺旋(表 2)。不同病毒 P3 蛋白中跨膜结构位置和数目有所差异,但 14K 蛋白跨膜结构较为保守。跨膜结构推测表明,所有成员的"14K"蛋白均为单链一次跨膜蛋白,N-端位于胞外,C-端位于胞内。

2.3　RNA2 编码蛋白结构及跨膜推测

Bymovirus 属成员基因组 RNA2 编码两个功能性成熟蛋白,P1(25～30kD)和 P2 蛋白(70～75kD),连接位点双氨基酸序列为 G//A(或 S,OMV 中为 N)。

序列分析表明,一些长期摩擦接种保存的病毒分离物 RNA2 存在缺失。缺失主要发生在 P2 蛋白编码区的 3′-端,特别是一个摩擦接种保存多年的 OMV 英国分离物 P2 蛋白编码区域几乎完全缺失,仅余 N-末端 29 个和 C-终端的 27 个氨基酸,BaMMV-JG 分离物缺失发生在 P2 蛋白编码区的 N-端(表 3)。

表 2　大麦黄花叶病毒属成员 RNA1 编码蛋白跨膜结构推测

Table.2　Prediction of transmembrane regions of the polyprotein encoded by RNA1 of *Bymoviruses*

	跨膜结构位置[1] Postion of transmemberane region[1]		
	P3 蛋白	7K 蛋白	14K 蛋白
BaYMV	262－284,291－313	－	34－51
BaMMV	208－225, 232－254, 264－283	7－24	34－53
WYMV	264－283, 298－315	－	34－51
OMV	234－256, 272－291	－	32－54
WSSMV	－[2]	－	34－51

1,数目从该蛋白第一个氨基酸残基算起;2,序列未知。

跨膜结构预测显示,*Bymovirus* 属成员野生型 P2 蛋白均存在两个由疏水氨基酸残基组成的 α-螺旋,能形成两个跨膜结构。其中主要跨膜结构(TM2)存在于蛋白的 C-末端,次要跨膜结构(TM1)位于 N-端 1/3 长度区域处(表 3,图 2)。序列同源性分析表明 BaYMV、WYMV 和 WSSMV 三者 TM2 结构的氨基酸序列同源性为 100%,与 BaMMV 的 TM2 同源性也达 47%,而前三者整个 P2 蛋

维普资讯 http://www.cqvip.com

白的同源性仅为56%－59%，与BaMMV仅为22%－25%。摩接保存的BaMMV分离物缺失区域总是包含这两个TM结构之一(图2)。

表3 大麦黄花叶病毒属成员P2蛋白大小、报道的序列缺失部位及跨膜结构(TM)位置

Table.3 Sizes of P2 protein of *Bymoviruses*, reported deletions and positions[1] of transmembrane regions

缩写 Acronym	大小 Size[2]	缺失 Deletions	跨膜结构[1] TM1	跨膜结构[2] TM2
BaMMV	665	UK-M:296－659[3]	236－256	606－628
		GB:383－652[5]		
		ASL1a: 443－652[5]		
		JG: 178－310[5]		
BaYMV	645		211－231	571－593
WSSMV	635		219－239	579－601
WYMV	649		224－244	584－606
OMV[4]	56(?)		－	－

1,P2蛋白起始氨基酸为1计算;2,总长(氨基酸残基数目);3,实验证实不能菌传;4,仅有摩擦接种保存的分离物并且存在大片段的缺失(和其他成员比较);5,序列未登录,引自[3]。

3 讨论

一般认为,病毒基因组的末端结构包含转录、复制及病毒粒子包装所必需的信息。3′-UTR最重要的功能是在负链RNA合成的起始过程中与复制复合物相互作用,并防止病毒RNA的降解。也有报道认为3′-UTR的二级结构能影响烟草脉斑驳病毒(*Tobacco vein mottling virus*, TVMV)侵染植株的症状表现强弱[13]。5′-UTR具转录增强子的作用,也是基因组RNA不依赖于5′-帽子结构的翻译模式所必需的[14]。Subr等通过分析BaMMV基因组RNA1和2的UTR结构,认为其UTR中两个短的基序可能是聚合酶的识别位点[15]。但本文分析并没有发现其他病毒也存在类似的保守基序。*Bymovirus*属成员UTR的分析揭示同一病毒RNA1和RNA2的3′-UTR进化相关性低于不同病毒间同一RNA组分间的关系,而同一病毒RNA1和RNA2的5′-UTR之间的进化相关性要高于不同病毒同一RNA组分间的关系。推测可能5′-UTR主要以一级结构形式被病毒特异性的复制酶复合物识别,差异较大的病毒3′-UTR序列有可能主要以二级结构被寄主核糖体识别而起始翻译。倘将RNA1(去除其3′-UTR)拼接在RNA2(去除其5′-UTR)的5′-末端,则*Bymovirus*属成员与*Potyviridae*科其他5属成员基因组结构基本一致,但其双组分RNA基因组的分化仍有待研究证实。

RNA1编码的P3蛋白以及两个小分子量疏水蛋白(7K和14K蛋白)在该属成员生活周期中的意义至今仍不清楚,但BaMMV ASL1分离物原核表达的缺失突变分析证明其P3蛋白第210－250位氨基酸对于大肠杆菌有毒害作用[15],该区域恰好是BaMMV P3蛋白主要跨膜结构区,因此毒性有可能是跨膜结构引起的。Rodriguez-Cerezo等制备了TVMV的P3蛋白抗体并作免疫金标分析,发现免疫金颗粒几乎都分布在柱状内含体附近[16]。但Langenberg和Zhang按Rodriguez-Cerezo等方法来确定TEV P3蛋白定位却得出了不同结论,免疫金颗粒分布在植物细胞核仁、核或核内含体附近,P3蛋白从核仁迁移到核基质,在侵染过程中相关核基质成为核内含体的一部分,因此认为TEV P3蛋白是形成核内含体的第3种病毒编码蛋白(前2种分别为NIa-VPg和NIb)[17]。P3定向到核内可能起暂时抑制寄主基因的表达的作用,类似脊髓灰质炎病毒属(*genus Poliovirus*)编码的2A蛋白功能[18],且该蛋白通常和病毒RNA复制相关蛋白(如CI、NIb、和VPg)一起,因此有可能和该属成员的基因组RNA复制相关。但P3蛋白还可能具有其他功能,Rodriguez-Cerezo和Shaw研究表明TVMV P3蛋白存在于病毒侵染细胞的细胞膜碎片提取物中[19],但我们的分析表明,TVMV P3蛋白不含有跨膜结构,文献结果可能是由于P3和6K2蛋白的不完全水解引起的,后者具有一个典型的跨膜结构。小分子量的疏水蛋白(TGB3)在马铃薯X病毒属(genus *Potexvirus*)、香石竹潜隐病毒属(genus *Carlavirus*)、大麦病毒属(genus *Hordeivirus*)和甜菜坏死黄脉病毒属(genus *Benyvirus*)等成员中均存在,参与病毒的细胞间运动,主要起到协助运动复合物定向到膜上的作用[20]。*Bymovirus*属成员的14K蛋白结构类似,可能具相似作用。

P2蛋白为*Bymovirus*属成员特有的介体传播蛋白,不同于相对应的*Potyviridae*科其他5属成员介体传播蛋白HC-Pro,后者不存在跨膜结构,这可能是由于禾谷多粘菌介体获取*Bymovirus*属成员病毒的过程需要病毒进行跨膜运动(穿越真菌介体细胞膜),而其他属成员是以蚜虫或飞虱等以非持久性方式作传播,病毒直接经由介体刺针式口器进出植物细胞,传播过程不需要病毒的跨膜。摩擦接种保存的分离物通常缺失P2蛋白区域跨膜区域,这些缺失分离物不能再被禾谷多粘菌传播[21~23],但该属成员P2蛋白不影响实验室条件下的病毒复制、包装和寄主植物的症状表现等。迄今为止仍没有田间*Bymovirus*属成员自发缺失体的报道,这可

维普资讯 http://www.cqvip.com

能是由于自然界存在介体传播选择压力。该属成员机械传播困难,且不能种传,因此缺失突变体在自然条件下无法长期存活;但实验室条件下,缺失突变体可以经由人工摩接接种而存活并积累变异,并逐渐取代野生型而成为主要类型。类似的现象在其他一些菌传病毒属如真菌传棒状病毒属(genus *Furovirus*)、花生丛簇病毒属(genus *Pecluvirus*)和 *Benyvirus* 成员中也均有报道[24~28]。

参考文献

[1] Adams M J. Fungally-transmitted mosaic viruses of barley[A]. UK Cereal Pathogen Virulence Survey, 1997 Annual Report [C]. Cambridge: UK Cereal Pathogen Virulence Survey Committee, 1998. 83 - 85.

[2] Estes A P, Brakke M K. Correlation of *Polymyxa graminis* with transmission of soil-borne wheat mosaic virus[J]. Virology, 1966, 28: 772 - 774.

[3] Antoniw J, Adams M J. DPV on CD-ROM version[M/CD]. 10. 8. 2001, CDM department IACR-Rothamsted, Harpenden, Herts, AL5 2JQ, UK

[4] Genetics Computer Group. Wisconsin Package version[M/CD]. 10.0. 1998, 575 Science Drive, Madison, Wisconsin 53711, USA

[5] Cserzo M, Wallin E, Simon I, *et al*. Prediction of transmembrane alpha-helices in procariotic membrane proteins: the Dense Alignment Surface method[J]. Prot Eng, 1997, 10: 673 - 676.

[6] Von Heijne G. Membrane protein structure prediction, hydrophobicity analysis and the positive-inside rule[J]. J Mol Biol, 1992, 225: 487 - 494.

[7] Tusnády G E, Simon I. The HMMTOP transmembrane topology prediction server[J]. Bioinformatics, 2001, 17: 849 - 850.

[8] Ros B. P H D: predicting one-dimensional protein structure by profile based neural networks[J]. Meth in Enzym, 1996, 266: 525 - 539.

[9] Hirokawa T, Boon-Chieng S, Mitaku S. SOSUI: Classification and Secondary Structure Prediction System for Membrane Proteins[J]. Bioinformatics, 1998, 14: 378.

[10] Krogh A, Larsson B, von Heijne G, *et al*. Predicting transmembrane protein topology with a hidden Markov model: Application to complete genomes[J]. J Mol Biol, 2001, 305: 567 - 580.

[11] Hofmann K, Stoffel W. TMbase·A database of membrane spanning proteins segments[J]. Biol. Chem. Hoppe - Seyler, 1993, 374: 166.

[12] Moller S, Croning M D R, Apweiler R. Evaluation of methods for the prediction of membrane spanning regions[J]. Bioinformatics, 2001, 17: 646 - 653.

[13] Rodriguez-Cerezo E, Klein P G, Shaw J. G. A determinant of disease symptom severity is located in the 3′-terminal noncoding region of the RNA of a plant virus[J]. Pro Natl Aca Sci USA, 1991, 88: 9863 - 9867.

[14] Niepel M, Gallie D R. Identification and characterization of the functional elements within the tobacco etch virus 5′ leader required for cap-independent translation[J]. J Virol, 1999, 73: 9080 - 9088.

[15] Subr Z, Fomitcheva V W, Kuhne T. The complete nucleotide sequence of RNA1 of barley mild mosaic virus (ASL1) and attempts at bacterial expression of the P3 protein[J]. J Phytopath, 2000, 148: 461 - 467.

[16] Rodriguez-Cerezo E, Ammar E D, Pirone T P, *et al*. Association of the non-structural P3 viral protein with cylindrical inclusions in potyvirus-infected cells[J]. J Gen Virol, 1993, 74: 1945 - 1949.

[17] Langenberg W G, Zhang L. Immunocytology shows the presence of tobacco etch virus P3 protein in nuclear inclusions[J]. J Str Bio, 1997, 118: 243 - 247.

[18] Wang D, Maule A J. Inhibition of host gene expression associated with plant virus replication[J]. Science, 1995, 267: 229 - 231.

[19] Rodriguez-Cerezo E, Shaw J G. Two newly detected nonstructural viral proteins in potyvirus-infected cells[J]. Virology, 1991, 185: 572 - 579.

[20] Solovyev A G, Stroganova T A, Zamyatnin A A, *et al*. Subcellular sorting of small membrane-associated triple gene block proteins: TGBp3-assisted targeting of TGBp2[J]. Virology, 2000, 269: 113 - 127.

[21] Jacobi V, Peerenboom E, Schenk P M, *et al*. Cloning and sequence analysis of RNA2 of a mechanically transmitted UK isolate of barley mild mosaic bymovirus (BaMMV)[J]. Virus Res, 1995, 37: 99 - 111.

[22] Peerenboom E, Jacobi V, Antoniw J F, *et al*. The complete nucleotide sequence of RNA-2 of a fungally-transmitted UK isolate of barley mild mosaic bymovirus (BaMMV) and identification of amino acid combinations possibly involved in fungus transmission[J]. Virus Res, 1996, 40: 149 - 159.

[23] Adams M J, Antoniw J F, Mullins J. Plant virus transmission by plasmodiophorid fungi is associated with distinctive transmembrane regions of virus-encoded proteins[J]. Arch Virol, 2001, 146: 1139 - 1153.

[24] Chen J, MacFarlane S A, Wilson T M A. Detection and sequence analysis of a spontaneous deletion mutant of soil-borne wheat mosaic virus RNA2 associated with increased symptom severity[J]. Virology, 1994, 202: 921 - 929.

[25] Chen J, Macfarlane S A, Wilson T M A. An analysis of spontaneous deletion sites in soil-borne wheat mosaic virus RNA2[J]. Virology, 1995, 209: 213 - 217.

[26] Diao A, Chen J, Gitton F, *et al*. Sequences of European wheat mosaic virus and oat golden stripe virus and genome analysis of the genus *Furovirus*[J]. Virology, 1995, 261: 331 - 339.

[27] Manohar S K, Guilley H, Dollet M, *et al*. Nucleotide sequence and genetic organization of peanut clump virus RNA 2 and partial characterization of deleted forms[J]. Virology, 1993, 195: 33 - 41.

[28] Koenig R. Deletions in the KTER-encoding domain, which is needed for *Polymyxa* transmission, in manually transmitted isolates of Beet necrotic yellow vein benyvirus[J]. Arch Virol, 2000, 145: 165 - 170.