

大豆花叶病毒株系鉴定与分子生物学研究进展

王大刚¹, 张磊¹, 智海剑²

(1. 安徽省农业科学院 作物研究所/安徽省农作物品质改良重点实验室, 安徽 合肥 230031; 2. 作物遗传与种质创新国家重点实验室/南京农业大学大豆研究所/国家大豆改良中心, 江苏 南京 210095)

摘要:大豆花叶病毒(Soybean Mosaic Virus, SMV)病是世界范围内最主要的大豆病害之一,在我国各大豆产区均有发生,严重影响大豆的产量和品质。近几年,国内外在大豆花叶病毒株系划分及分子生物学方面进行了广泛研究并取得较大进展。该文主要综述了大豆花叶病毒的性质与危害、株系划分及 SMV 基因组结构及其编码 11 个蛋白的功能、SMV 基因间的作用及寄主(大豆)基因与大豆花叶病毒基因间的互作、大豆花叶病毒流行的影响因素以及对大豆花叶病毒的综合防控措施,以期为我国从事相关研究人员提供参考。

关键词:大豆花叶病毒;株系;基因组;互作;防控

中图分类号:S565.1 **文献标识码:**A **文章编号:**1000-9841(2012)04-0668-07

Advances in Identification of Strains and Molecular Biology of Soybean Mosaic Virus

WANG Da-gang¹, ZHANG Lei¹, ZHI Hai-jian²

(1. Crop Institute of Anhui Academy of Agricultural Sciences/Key Laboratory of Crop Quality Improvement of Anhui Province, Hefei 230031, Anhui; 2. National Key Laboratory for Crop Genetics and Germplasm Enhancement/Soybean Research Institute of Nanjing Agricultural University/National Center for Soybean Improvement, Nanjing 210095, Jiangsu, China)

Abstract: Soybean Mosaic Virus (SMV) is one of the most worldwide distributed viral diseases in soybean [*Glycine max* (L.) Merr.]. It causes yield loss and seed quality deficiency seriously. In recent years, the research on strains and molecular biology of soybean mosaic virus had made great progresses. This paper provides some information in the biological properties, strains identification, prevalence and control strategies, genome structure and protein interactions between SMV and soybean. This summary is useful for further research on Soybean Mosaic Virus.

Key words: Soybean Mosaic Virus; Strains; Genome; Interactions; Prevention control

大豆花叶病毒(Soybean Mosaic Virus, SMV)病是影响世界大豆生产的主要病害之一,也是目前我国东北、黄淮海、长江流域和南方大豆产区最重要的大豆病害之一。由于其危害面积大,严重影响大豆产量和品质,对 SMV 的研究一直受到国内外学者的重视。最近几年,大豆花叶病毒分子生物学研究发展迅速,在 SMV 基因组结构和功能、株系变异与划分、SMV 基因间的作用和寄主(大豆)基因与大豆花叶病毒基因间的互作以及对大豆花叶病毒的综合防控措施等方面取得显著进展,本文就这些方面的相关研究作一阐述。

1 SMV 的性质与寄主范围

SMV 属马铃薯 Y 病毒科(Potyviridae)Y 病毒属(Potyvirus),大豆花叶病毒种。主要传播方式是种

子带毒,蚜虫为非持久性传播介体。SMV 稀释限点为 $10^{-2} \sim 10^{-4}$,致死温度 $55 \sim 65^{\circ}\text{C}$ (10 min),常温下体外存活期 3~4 d, 0°C 下可达 120 d,温度越低,相对而言存活期越长。大豆花叶病毒粒体为线杆状,柔韧而常有弯曲,长 630~750 nm,宽 13~19 nm。病毒粒子由蛋白质及 RNA 组成,其中蛋白质占 94.7%,RNA 占 5.3%,分子量分别为 $2.60 \times 10^4 \sim 2.65 \times 10^4$ Da 和 $2.9 \times 10^6 \sim 3.2 \times 10^6$ Da。提纯病毒对紫外光有吸收峰,最高值为 258~263 nm,最低值为 240~244 nm。

从寄主范围来看,SMV 主要侵染豆科植物,如大豆(*Glycine max*)、豇豆(*Vigna unguiculata*)、四季豆(*Phaseolus vulgaris*)、豌豆(*Pisum sativum*)和蚕豆(*Vicia faba*)等^[1-3]。中国学者从天南星科(Araceae)植物半夏(*Pinellia ternata*)上分离得到一病毒分离

收稿日期:2012-04-11

基金项目:国家自然科学基金(30571176, 31171574);转基因生物新品种培育重大专项(2008ZX08004-004);国家大豆产业技术体系建设专项资金(CARS-04);南京农业大学青年科技创新基金(KJ2010002);国家成果转化资金项目(2010GB2C300190);国家高技术研究发展计划(863 计划)项目(2011AA10A105)。

第一作者简介:王大刚(1979-),男,助理研究员,博士,研究方向为大豆抗病遗传育种。E-mail:smvwang@163.com。

通讯作者:智海剑(1957-),男,教授,博士生导师,研究方向为大豆抗病遗传育种。E-mail:zhj@njau.edu.cn。

物,经寄主范围、血清学测定及序列分析,认为此病毒为大豆花叶病毒^[4]。这是 SMV 能侵染天南星科植物的首次报道,且在之后的研究中得到证实^[5-6]。

2 SMV 的危害与症状

SMV 侵染大豆后,在田间的主要症状表现为花叶症状,某些品种在特定环境下感染特定株系后,会出现坏死症状。感染 SMV 后的大豆叶片中叶绿素含量及叶质下降,叶面积减小,产量降低^[7]。一般情况下,SMV 可引起 15% ~ 35% 的产量损失,当与其他病毒如菜豆荚斑病毒(Bean pod mottle virus, BPMV)复合侵染大豆或发生年份较重时,引起的产量损失达 65% 以上,甚至绝产^[8-9]。

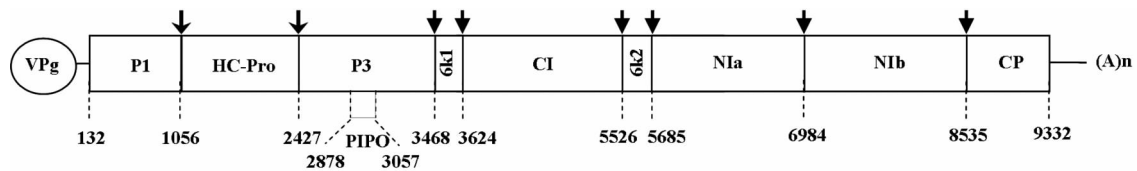
大豆花叶病毒不但导致大豆产量的降低,还影响大豆的品质。感染 SMV 后的大豆病株籽粒会出现褐斑,严重时病粒率达 50% 以上^[10],当与 BPMV 复合侵染大豆时出现斑驳的种子比率高达 96%^[8],严重影响籽粒的外观品质和商品价值。大豆感染 SMV 后,除了在植株和籽粒上产生外部症状外,在感病品种的叶片细胞内也能发现大量成簇的线状

病毒粒子聚集体和柱状内含体^[11-12]。

3 SMV 的基因组

3.1 SMV 的基因组结构

SMV 基因组为单链正义 RNA,全基因组序列分析发现 SMV 全长约 9 600 个核苷酸^[13],5'端有一共价键连接的金属蛋白 Vpg(Virus genome-linked protein, Vpg),3'端有一个 Poly(A) 尾巴。整个基因组只有一个开放阅读框架(Open reading frame, ORF),翻译后产生一个多聚蛋白前体,通过蛋白酶切割加工后形成 11 个不同功能的成熟蛋白^[14]。从 N 端到 C 端依次为第一蛋白(First protein, P1)、辅助组分-蛋白酶(Helper component-proteinase, HC-Pro)、第三蛋白(Third protein, P3)、PIPO(Pretty Interesting Potyviridae ORF)、第一个 6K 蛋白(6K₁)、圆柱形内含体蛋白(Cylindrical protein, CI)、第二个 6K 蛋白(6K₂)、核内含体蛋白 a(Nuclear inclusion body 'a' protein, NIa)、核内含体蛋白 b(Nuclear inclusion body 'b' protein, NIb)、外壳蛋白(Coat protein, CP)^[15-20](图 1)。其中,CP 是唯一的结构蛋白。



两个短的水平线:5'和3'的非编码区;长方框(132-9332):编码多聚蛋白的基因组序列;方框上方箭头:各蛋白产物的切割位点;方框下的数字:各成熟蛋白产物的起始核苷酸位点;PIPO:来自 P3 顺反子的蛋白基因。根据 Gagarinova 等^[17], SMV-L 分离物,略有改动。

Two short horizontal lines represent 5' and 3' untranslated region, respectively. The long box(132-9332): sequence coding polyprotein, numbers above box; the cleavage sites of the proteins, numbers below the box; the first nucleotides of the different products, PIPO derived from a frameshift on the P3 cistron are indicated. According to Gagarinova et al. ^[17], SMV-L isolate with slight changes.

图 1 SMV 的基因组结构示意图

Fig. 1 Genome constructin of soybean mosaic virus

3.2 SMV 基因组各基因的功能

国内外研究人员对 SMV 基因组编码的 10 个基因蛋白功能作了大量的研究^[21-24]。Domier 等^[21]认为,HC-Pro 蛋白可能与寄主的抗性以及蚜虫的传播有关。最近,Soe 等^[25]又发现 HC-Pro 一个氨基酸的改变可以使被侵染的大豆产生不同的症状,因此认为 HC-Pro 也是 SMV 在大豆上产生不同症状的一个作用因子。NIa 功能区域有 2 个活性部分,NIa-VPg 是病毒通过脉管系统运输,系统性侵染植物和与寄主相互作用的区域,而 NIa-Pro 的主要作用就是切割病毒多聚蛋白^[26];NIb 是所有 SMV 基因组编码区域中最保守的蛋白,与病毒复制有重要关系^[26]。

蛋白结构域研究表明,CP 蛋白会影响病毒组装和蚜虫传播病毒的能力^[27]。Spetz 和 Valkonen^[23]研究发现 6K1 和 6K2 两个蛋白能以序列特异性方式与 RNA 结合,并与宿主细胞 RNA 相互作用;CI 酶作为一种 RNA 解旋酶,可使 RNA 解螺旋,对病毒复制和胞间运输有一定作用^[23]。Suehiro 等^[28]研究表明,P3 蛋白是病毒侵染过程的一个重要因素,在一定程度上决定了病毒侵染的寄主范围。Rajamkia 等^[29]研究报道,P1 在决定宿主范围上也起了一定作用。

最近,SMV 基因组的第 11 个蛋白基因,一个额外的嵌入在 P3 蛋白基因顺反子中具有小的开放阅读框蛋白基因 PIPO 在马铃薯 Y 病毒属中被发

现^[14]。研究表明,这个小的蛋白基因 PIPO 仅包含 225 个核苷酸,编码 75 个氨基酸,是 SMV 在寄主中移动时必不可少的一个因子^[30]。

3.3 SMV 蛋白基因间的互作

在对 SMV 的基因组结构及相关功能进行研究的同时,相关学者对 SMV 蛋白基因间的相互作用也进行了研究^[31]。Rajamkia 等^[32]和 Germundsson 等^[33]发现 P1 能增强 HC-Pro 的表达水平,从而辅助 HC-Pro 介导抑制 RNA 沉默^[29]。Ruiz-Ferrer 等^[24,27]发现,HC-Pro 作为蚜传辅助因子,在病毒粒子与蚜虫口器之间具有“桥梁”作用,HC-Pro 二聚体一侧(C 末端)与病毒粒子 CP 发生相互作用,另一侧(N 末端)与蚜虫口器上颚刺针相互作用,二者作用强弱决定了病毒在蚜虫刺针上的结合力。这个研究结果最近被进一步证实^[34],同时该作者还发现蚜传过程中可能有更复杂的分子间的相互作用,而不是 HC-Pro 简单地作为“桥梁”的方式参与。

3.4 SMV 与寄主(大豆)间的互作

研究病毒与寄主的互作有助于揭示寄主抗病性的本质,自从完成基于 SMV 构建的系统侵染性克隆载体后^[19],对 SMV 蛋白基因与大豆抗病基因间的互作研究得到深入发展。Hajimorad 等^[35]和 Eggenger 等^[36]研究表明,特异性蛋白基因 P3 和 HC-Pro 是抗病基因 *Rsv1* 介导的大豆对 SMV 病害反应的 2 个相关因子,而 HC-Pro 在 P3 产生致病性中具有重要的辅助因子作用^[37]。Chowda-Reddy 等^[38]发现,特异性蛋白基因 P3 也是 *Rsv4* 介导的大豆对 SMV 病害反应的一个关键基因,P3 基因单个氨基酸的改变即可使 SMV 对携带 *Rsv4* 抗病基因的大豆具有无毒或致病的作用。

Seo 等^[39]和 Zhang 等^[40]研究表明,CI 蛋白基因是 *Rsv3* 介导的大豆对 SMV 病害反应的一个相关因子,CI 的 N 端区域可能与大豆表现严重感病症状相关,对整个 SMV 序列的遗传分析发现,重组与突变都是 SMV 遗传多样性形成的重要原因^[20]。Seo 等^[18]发现 SMV 株系 G5H 可能是 G5 发生重组,而不是突变产生的一个新的 SMV 分离物。Yang 等^[41]对最新采集的一个 SMV 分离物 4469-4^[42]进行全基因组测序发现,这个分离物可能是传统的 SMV 在 5'端与普通菜豆花叶病毒或类普通菜豆花叶病毒发生重组后形成的一个新型的大豆花叶病毒株系。

以上研究加深了对 SMV 基因组结构以及相关基因在侵染大豆过程中作用的认识,为下一步阐明大豆的抗病基因如何调控大豆对 SMV 的抗性抗病基因的启动子又如何启动抗性提供了帮助,同时也为最终了解大豆抗 SMV 的整个基因网络奠定了基础。

4 SMV 株系的划分

SMV 与寄主共同进化过程中,发生了致病性分化,产生了不同的致病类型,称之为株系。日本学者利用 4 个鉴别寄主将本土的 102 份 SMV 分离物划分为 A~E 共 5 个株系(表 1)^[43]。Cho 和 Goodman^[44]将美国的 98 份 SMV 分离物划分为 7 个株系,命名为 G1~G7(表 1);随后,不同的学者相继采用相同的鉴别寄主,从美国 and 韩国分离的 SMV 样品中陆续划分出新株系 G3A、G5H、G7A、C14、G5HD 和 G7H(表 1)^[45-49]。

表 1 国内外大豆花叶病毒株系划分概况

Table 1 General situation of strain classifications of SMV all over the world

国家	鉴别寄主	株系	参考文献
Countries	Differential hosts	Strains	References
日本 Japan	十胜长叶、奥羽 13 号、白豆、Harosoy	A-E	Takahashi 等 ^[43]
美国 America	Clark、Rampage、Buffalo、Davis、Kwanggyo、Marshall、Ogden、York	G1-G7	Cho 和 Goodman ^[44]
		G3A、G5H	Cho 等 ^[45]
		G7A	Buzzell 和 Tu ^[46]
		C14	Lim ^[47]
韩国 Korea	同上	G5HD	Kim 等 ^[48]
		G7H	Kim 等 ^[49]
中国 China	南农 1138-2、诱变 30(齐黄 10 号)、8101、铁丰 25、Davis、Buffalo、早熟 18、Kwanggyo、齐黄 1 号、科丰 1 号(大白麻)	SC1-SC8	王修强 ^[57]
		SC9、SC10	杨雅麟 ^[58]
		SC11-SC15	郭东全等 ^[59]
		SC16、SC17	王延伟等 ^[60]
		SC18-SC21	Li 等 ^[42]

我国学者也对中国的 SMV 株系划分作了大量的研究报道^[50-53]。但由于各地区、各学者所用鉴别寄主不同,形成了不同的 SMV 株系划分体系^[54-56]。从 2000 年开始,南京农业大学国家大豆改良中心根据国内外曾经使用的鉴别寄主,筛选出 10 个反应稳定、具有明显不同抗谱的大豆品种(南农 1138-2、诱变 30、8101、铁丰 25、Davis、Buffalo、早熟 18、Kwanggyo、齐黄 1 号、科丰 1 号)作为一套新的鉴别寄主体系,将全国 SMV 统一划分为 SC1 ~ SC21 共计 21 个株系(表 1)^[42,57-60]。

李得孝等^[61]用分别来自美国、韩国和中国的 4 个鉴别寄主(Buffalo、Davis、Kwanggyo 和早熟 18),把美国与中国的 SMV 株系进行了初步比较。结果发现 SC1 ~ SC4、SC11、SC14、SC16 和 SC18,这 8 个 SMV 株系与美国的低毒力 G1 ~ G3 株系反应型相同,SC5 与 G4 相似,SC13、SC21 与 G7 相似,SC7 ~ SC10、SC15、SC17、SC19 和 SC20 株系能侵染 *Rsv1*、*Rsv1-y* 和 *Rsv1+3* 控制的抗性,表明这 8 个中国株系比美国株系的毒力更强,验证了许志刚等^[54]关于中国一些 SMV 株系的致病力强于美国株系的推测,且在之后的研究中得到证实^[62]。

鉴于中美在 SMV 株系的划分上采用了不同的鉴别体系,不利于国际上 SMV 研究的交流,虽然有学者做了有关中美 SMV 株系的对应性研究,但还没有系统结论,因此有必要对中美 SMV 株系进行系统比较,以确定其对应关系。

5 SMV 的流行与防控

大豆带毒种子是 SMV 流行的主要初侵染源,蚜虫以非持久性方式传播导致 SMV 的再侵染^[63],大豆早期感染 SMV 比晚期感染损失严重^[64]。陈永萱等^[65]研究表明,迁飞的有翅蚜是春大豆花叶病毒田间传播的主要介体,如果在蚜虫迁飞的高峰期间,即使用常规杀虫药剂防治这类非持久性蚜虫传播的大豆花叶病毒病也无明显效果。而夏大豆花叶病毒的流行程度主要取决于介体蚜虫发生的时期,介体蚜虫的迁飞峰若出现在大豆生育期早期,即使其迁飞量不大也能导致 SMV 的大流行^[66]。

罗瑞梧等^[67]发现 SMV 的流行是大豆品种抗性、初始毒源数量、传毒蚜虫和环境条件等几个因素综合作用的结果,其中大豆品种的抗性和初始毒源数量为病害流行的主导因素。在一定初始毒源的基础上,大豆品种的抗病性则是决定病害流行程度的主导因素。研究还发现,春大豆苗期温度偏高、雨量偏少及夏大豆苗期温度偏低、雨量偏多的情况有利于大豆花叶病的发生^[67]。

由于带毒种子长出的病苗是 SMV 流行的初侵染源,张明厚等^[63]指出采用抗种子传毒的品种、无毒或带毒率低的种子均可降低病害的流行。蚜虫是 SMV 非持久性传播的介体,蚜虫的传毒可造成 SMV 的再侵染。因此,在大豆生长的早期,利用低毒植物杀虫剂杀灭蚜虫可在一定程度上减少 SMV 的流行^[65]。Pfeiffer 等^[68]研究表明,大豆茎上高密度的茸毛虽然不能明显的影响病毒传播速度,却会抑制蚜虫的活动,从而延缓 SMV 达到最大影响程度的时间。

大豆品种的抗病性是决定 SMV 流行程度的主导因素^[67],而品种间对 SMV 的抗性存在明显差异,推广抗病品种可阻止病毒流行,减少产量损失,减轻环境污染,是防治植物病毒病最经济、有效的方法。而基因工程技术的迅速发展为抗病品种的选育提供了新的途径,Wang 等^[69]用农杆菌介导法将 SMV 的 CP 和 3'-UTR 基因转入大豆中,从中筛选到了高抗 SMV 的转基因大豆品系。Steinlage 等^[70]利用 SMV-CP 转化的大豆品系来评估对 SMV 的抗性效果,结果发现该转化品系的 SMV 感染率显著降低,感染率最低的品种其产量最高。

6 展 望

近年来,对 SMV 的研究有了长足的发展,通过对 SMV 全基因组序列的分析逐步阐明了 SMV 的遗传变异途径及其与遗传多样性的关系。SMV 株系的统一划分在中国已经基本完成,如果能实现国际上的统一,将有利于 SMV 研究的交流。对 SMV 的分子生物学研究已经深入到比较功能基因组学水平,各个蛋白基因的功能以及病毒之间、病毒与寄主的互作关系逐渐使我们了解了 SMV 的入侵、自我复制和运输等过程。随着侵染性克隆载体的成功构建、酵母双杂交和生物信息学等在 SMV 研究上的应用,SMV 的研究正在进入到系统研究的阶段,病毒侵染寄主的分子机理和代谢途径将最终被阐明。

参考文献

- [1] Boswell K F, Gibbs A J. Viruses of legumes; descriptions and keys from VIDE[M]. Canberra: The Australian National University Research School of Biological Science, 1983, 77: 107.
- [2] 周雪平, 濮祖芹. 自然侵染豌豆的大豆花叶病毒[J]. 南京农业大学学报, 1990, 13(1): 53-56. (Zhou X P, Pu Z Q. Natural infection of *pisum sativum* by soybean mosaic virus in Nanjing[J]. Journal of Nanjing Agricultural University, 1990, 13(1): 53-56.)
- [3] 周建农, 蒋伶活, 濮祖琴, 等. 大豆花叶病毒的越冬寄主[J]. 江苏农业学报, 1991, 7(2): 56. (Zhou J N, Jiang L H, Pu Z Q, et al. Overwintering hosts of soybean mosaic virus[J]. Jiangsu Jour-

- nal of Agricultural Science, 1991, 7(2): 56.)
- [4] Chen J, Zheng H Y, Lin L, et al. A virus related to *soybean mosaic virus* from *Pinellia ternata* in China and its comparison with local soybean SMV isolates [J]. Archives of Virology, 2004, 149(2): 349-363.
 - [5] Shi Y H, Hong X Y, Chen J, et al. Further molecular characterizations of *potyviruses* infecting aroid plants for medicinal use in China [J]. Archives of Virology, 2004, 150(1): 125-135.
 - [6] Sun H H, Shen T S S, Xue F, et al. Molecular characterization and evolutionary analysis of soybean mosaic virus infecting *Pinellia ternata* in China [J]. Virus Genes, 2008, 36(1): 177-190.
 - [7] 智海剑, 胡蕴珠, 刘天宇. 大豆花叶病毒对大豆生长的影响 [J]. 中国油料, 1996(1): 44-47. (Zhi H J, Hu Y Z, Liu T Y. Effect of SMV on the growth of soybean varieties [J]. Chinese Oil, 1996(1): 44-47.)
 - [8] Quiniones S S, Dunleavy J M, Fisher J W. Performance of three soybean varieties inoculated with soybean mosaic virus and bean pod mottle virus [J]. Crop Science, 1971, 11(5): 662-664.
 - [9] Ren Q, Pfeiffer T W, Ghabrial S A. Soybean mosaic virus incidence level and infection time; interaction effects on soybean [J]. Crop Science, 1997, 37(6): 1706-1711.
 - [10] 刘伟. 大豆花叶病毒病 [J]. 大豆通报, 1998(2): 29. (Liu W. Soybean mosaic virus [J]. Soybean Bulletin, 1998(2): 29.)
 - [11] 智海剑, 盖钧镒, 郭东全, 等. 对大豆花叶病毒不同抗性类型品种的细胞超微结构特征 [J]. 南京农业大学学报, 2005, 28(1): 6-10. (Zhi H J, Gai J Y, Guo D Q, et al. Ultra structural characterization of soybeans with different types of resistance to soybean mosaic virus [J]. Journal of Nanjing Agricultural University, 2005, 28(1): 6-10.)
 - [12] 滕卫丽, 李文滨, 韩英鹏, 等. 大豆抗感品种(系)接种 SMV1 叶片细胞超微结构变化的比较 [J]. 作物杂志, 2008(1): 34-36. (Teng W L, Li W B, Han Y P, et al. Comparison of cellular ultra structure of different soybean varieties infected SMV 1 strain [J]. Crops, 2008(1): 34-36.)
 - [13] Jayaram C H, Hill J H, Miller W A. Complete nucleotide sequences of two soybean mosaic virus strains differentiated by response of soybean containing the *Rsv* resistance gene [J]. The Journal of general virology, 1992, 73(8): 2067-2077.
 - [14] Chung B Y, Miller W A, Atkins J F, et al. An overlapping essential gene in the Potyviridae [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2008, 105(25): 5897-5902.
 - [15] Lim W S, Kim Y H, Kim K H. Complete genome sequences of the genomic RNA of soybean mosaic virus strains G7H and G5 [J]. The Plant Pathology Journal, 2003, 19(3): 129-188.
 - [16] Choi B K, Koo J M, Ahn H J, et al. Emergence of *Rsv*-resistance breaking soybean mosaic virus isolates from Korean soybean cultivars [J]. Virus Research, 2005, 112(1-2): 42-51.
 - [17] Gagarinova A G, Babu M, Poysa V, et al. Identification and molecular characterization of two naturally occurring soybean mosaic virus isolates that are closely related but differ in their ability to overcome *Rsv4* resistance [J]. Virus Research, 2008, 138(1-2): 50-56.
 - [18] Seo J K, Lee H G, Choi H S, et al. Infectious *in vivo* transcripts from a full-length clone of soybean mosaic virus strain G5H [J]. The Plant Pathology Journal, 2009, 25(1): 54-61.
 - [19] Seo J K, Lee H G, Kim K H. Systemic gene delivery into soybean by simple rub-inoculation with plasmid DNA of a soybean mosaic virus-based vector [J]. Archives of Virology, 2009, 154(1): 87-99.
 - [20] Seo J K, Ohshima K, Lee H G, et al. Molecular variability and genetic structure of the population of soybean mosaic virus based on the analysis of complete genome sequences [J]. Virology, 2009, 393(1): 91-103.
 - [21] Domier L L, Shaw J G, Rhoads R E. Potyviral proteins share amino acid sequence homology with picorna-, como-, and caulimo viral proteins [J]. Virology, 1987, 158: 20-27.
 - [22] Sáenz P, Salvador B, Simón-Mateo C, et al. Host-specific involvement of the HC protein in the long-distance movement of potyviruses [J]. Journal of Virology, 2002, 76(4): 1922-1931.
 - [23] Spetz C, Valkonen J P T. Potyviral 6K₂ protein long-distance movement and symptom-induction functions are independent and host-specific [J]. Molecular Plant-Microbe Interactions, 2004, 17(5): 502-510.
 - [24] Ruiz-Ferrer V, Boskovic J, Alfonso C, et al. Structural analysis of Tobacco etch potyvirus HC-Pro oligomers involved in aphid transmission [J]. Journal of Virology, 2005, 79(6): 3758-3765.
 - [25] Seo J K, Sohn S H, Kim K H. A single amino acid change in HC-Pro of soybean mosaic virus alters symptom expression in a soybean cultivar carrying *Rsv1* and *Rsv3* [J]. Archives of Virology, 2011, 156(1): 135-141.
 - [26] Kekarainen T, Savilahti H, Valkonen J P T. Functional genomics on potato virus A: virus genome-wide map of sites essential for virus propagation [J]. Genome Research, 2002, 12(5): 584-594.
 - [27] Ruiz-Ferrer V, Goytia E, Martínez-García B, et al. Expression of functionally active helper component protein of tobacco *etch potyvirus* in the yeast *Pichia pastoris* [J]. Journal of General Virology, 2004, 85(1): 241-249.
 - [28] Suehiro N, Natsuaki T, Watanabe T, et al. An important determinant of the ability of turnip mosaic virus to infect *Brassica* spp. and/or *Raphanus sativus* is in its P3 protein [J]. Journal of General Virology, 2004, 85(7): 2087-2098.
 - [29] Rajamkia M L, Kelloniemi J, Alminaita A, et al. A novel insertion site inside the *Potyvirus* P1 cistron allows expression of heterologous proteins and suggests some P1 functions [J]. Virology, 2005, 342(1): 88-101.
 - [30] Wen R H, Hajimorad M R. Mutational analysis of the putative *pipo* of soybean mosaic virus suggests disruption of PIPO protein impedes movement [J]. Virology, 2010, 400(1): 1-7.
 - [31] Wei T Y, Wang A M. Biogenesis of cytoplasmic membranous vesicles for plant potyvirus replication occurs at endoplasmic reticulum exit sites in a COPI- and COPII-dependent manner [J]. Journal of Virology, 2008, 82(24): 12252-12264.
 - [32] Rajamkia M L, Valkonen J P T. Genome-linked protein (VPg) controls accumulation and phloem loading of a *Potyvirus* in inoculated potato leaves [J]. Molecular Plant-Microbe Interactions, 2002, 15(2): 138-149.
 - [33] Germundsson A, Valkonen J P T. P1- and VPg-transgenic plants show similar resistance to potato virus A and may compromise long distance movement of the virus in plant sections expressing RNA

- silencing-based resistance[J]. *Virus Research*, 2006, 116(1-2): 208-213.
- [34] Seo J K, Kang S H, Seo B Y, et al. Mutational analysis of interaction between coat protein and helper component-proteinase of soybean mosaic virus involved in aphid transmission[J]. *Molecular Plant Pathology*, 2010, 11(2): 265-276.
- [35] Hajimorad M R, Eggenberger A L, Hill J H. Loss and gain of elicitor function of Soybean mosaic virus G7 provoking *Rsv1*-mediated lethal systemic hypersensitive response maps to P3[J]. *Journal of Virology*, 2005, 79(2): 1215-1222.
- [36] Eggenberger A L, Hajimorad M R, Hill J H. Gain of virulence on *Rsv1*-genotype soybean by an avirulent soybean mosaic virus requires concurrent mutations in both P3 and HC-Pro[J]. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2008, 21(7): 931-936.
- [37] Hajimorad M R, Eggenberger A L, Hill J H. Adaptation of soybean mosaic virus avirulent chimeras containing P3 sequences from virulent strains to *Rsv1*-genotype soybeans is mediated by mutations in HC-Pro[J]. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2008, 21(7): 937-946.
- [38] Chowda-Reddy R V, Sun H Y, Chen H Y, et al. Mutations in the P3 protein of soybean mosaic virus G2 isolates determine virulence on *Rsv4*-genotype soybean[J]. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2011, 24(1): 37-43.
- [39] Seo J K, Lee S H, Kim K H. Strain-specific cylindrical inclusion protein of soybean mosaic virus elicits extreme resistance and a lethal systemic hypersensitive response in two resistant soybean cultivars[J]. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2009, 22(9): 1151-1159.
- [40] Zhang C Q, Hajimorad M R, Eggenberger A L, et al. Cytoplasmic inclusion cistron of soybean mosaic virus serves as a virulence determinant on *Rsv3*-genotype soybean and a symptom determinant[J]. *Virology*, 2009, 391(2): 240-248.
- [41] Yang Y Q, Gong J W, Li H W, et al. Identification of a novel soybean mosaic virus isolate in China that contains a unique 5' terminus sharing high sequence homology with bean common mosaic virus[J]. *Virus Research*, 2011, 157(1): 13-18.
- [42] Li K, Yang Q H, Zhi H J, et al. Identification and distribution of soybean mosaic virus strains in southern China[J]. *Plant Disease*, 2010, 94(3): 351-357.
- [43] Takahashi K, Iizuka N. The distinction of the soybean viral disease[J]. *Plant Protection*, 1965, 19(8): 339-342.
- [44] Cho E K, Goodman R M. Strains of soybean mosaic virus: classification based on virulence in resistant soybean cultivars[J]. *Phytopathology*, 1979, 69(5): 467-470.
- [45] Cho E K, Choi S H, Cho W T. Newly recognized soybean mosaic virus mutants and sources of resistance in soybeans[J]. *Research Reports, Office of Rural Development, Korea (SPMU)*, 1983, 25: 18-22.
- [46] Buzzell R I, Tu J C. Inheritance of soybean resistance to soybean mosaic virus[J]. *Journal of Heredity*, 1984, 75(1): 82.
- [47] Lim S M. Resistance to soybean mosaic virus in soybeans[J]. *Phytopathology*, 1985, 75(2): 199-201.
- [48] Kim J S, Lee E J. A new virulent strain of soybean mosaic virus infecting SMV resistant soybean cultivar, Deogyou[J]. *Korean Journal of Plant Pathology*, 1991, 7(1): 37-41.
- [49] Kim Y H, Kim O S, Lee B C, et al. G7H, a new soybean mosaic virus strain: its virulence and nucleotide sequence of CI gene[J]. *Plant Disease*, 2003, 87(11): 1372-1375.
- [50] 濮祖芹, 曹琦, 房德纯, 等. 大豆花叶病毒的株系鉴定[J]. *植物保护学报*, 1982, 9(1): 15-19. (Pu Z Q, Cao Q, Fang D C, et al. Identification of strains of soybean mosaic virus[J]. *Acta Phytophylacica Sinica*, 1982, 9(1): 15-19.)
- [51] 陈永莹, 薛宝娣, 胡蕴珠, 等. 大豆花叶病毒(SMV)两个新株系的鉴定[J]. *植物保护学报*, 1986, 13(4): 221-226. (Chen Y X, Xue B D, Hu Y Z, et al. Identification of two new strains of soybean mosaic virus[J]. *Acta Phytophylacica Sinica*, 1986, 13(4): 221-226.)
- [52] 余子林. 湖北地区大豆花叶病毒的研究[C]. 全国大豆病害学术讨论会论文摘要汇编, 1986. (Yu Z L. The research of soybean mosaic virus in Hubei region[C]. *Soybean Disease Symposium Abstracts in China*, 1986.)
- [53] 罗瑞梧, 杨崇良, 尚佑芬. 山东省大豆花叶病毒株系鉴定[J]. *山东农业科学*, 1990(5): 16-19. (Luo R W, Yang C L, Shang Y F. Identification of strains of soybean mosaic virus in Shandong province[J]. *Shandong Agricultural Sciences*, 1990(5): 16-19.)
- [54] 许志刚, Goodman R M, Polston J E. 大豆花叶病毒株系的鉴定[J]. *南京农业大学学报*, 1983(3): 36-40. (Xu Z G, Goodman R M, Polston J E. Identification of strains of soybean mosaic virus[J]. *Journal of Nanjing Agricultural College*, 1983(3): 36-40.)
- [55] 吕文清, 张明厚, 魏培文, 等. 东北三省大豆花叶病毒(SMV)株系的种类与分布[J]. *植物病理学报*, 1985, 15(4): 225-229. (Lü W Q, Zhang M H, Wei P W, et al. Classification and distribution of strains of soybean mosaic virus in northeast China[J]. *Acta Phytopathologica Sinica*, 1985, 15(4): 225-229.)
- [56] 尚佑芬, 赵玖华, 杨崇良, 等. 黄淮区大豆花叶病毒株系组成与分布[J]. *植物病理学报*, 1999, 29(2): 115-119. (Shang Y F, Zhao J H, Yang C L, et al. Classification and distribution of strains of soybean mosaic virus in Huang-Huai area of China[J]. *Acta Phytopathologica Sinica*, 1999, 29(2): 115-119.)
- [57] 王修强, 盖钧镒, 濮祖芹. 黄淮和长江中下游地区大豆花叶病毒株系鉴定与分布[J]. *大豆科学*, 2003, 22(2): 102-106. (Wang X Q, Gai J Y, Pu Z Q. Classification and distribution of strain groups of soybean mosaic virus in middle and lower Huang-Huai and Changjiang valleys[J]. *Soybean Science*, 2003, 22(2): 102-106.)
- [58] 杨雅麟. 长江中下游地区大豆花叶病毒(SMV)株系组成、分布及抗性研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2002. (Yang Y L. Classification and distribution of strains of soybean mosaic virus in the middle and lower Changjiang river valleys and the resistance to soybean mosaic virus in soybeans[D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2002.)
- [59] 郭东全, 智海剑, 王延伟, 等. 黄淮中北部大豆花叶病毒株系的鉴定与分布[J]. *中国油料作物学报*, 2005, 27(4): 64-68. (Guo D Q, Zhi H J, Wang Y W, et al. Identification and distribution of strains of soybean mosaic virus in middle and northern of Huang Huai Region of China[J]. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2005, 27(4): 64-68.)
- [60] 王延伟, 智海剑, 郭东全, 等. 中国北方春大豆区大豆花叶病毒株系的鉴定与分布[J]. *大豆科学*, 2005, 24(4): 263-268. (Wang Y W, Zhi H J, Guo D Q, et al. Classification and distribu-

- tion of strain groups of soybean mosaic virus in northern China spring planting soybean region [J]. Soybean Science, 2005, 24 (4): 263-268.)
- [61] 李得孝, 陈鹏印, 陈耀锋. 利用美国 SMV 株系初步鉴定中国大豆鉴别寄主的抗性基因 [J]. 西北植物学报, 2009, 29 (10): 2096-2102. (Li D X, Chen P Y, Chen Y F. Inference of resistance genes to soybean mosaic virus in Chinese differential soybean genotypes [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2009, 29 (10): 2096-2102.)
- [62] 廖林, Rajcan I, 陈鹏印, 等. 中国大豆花叶病抗源和抗性鉴别寄主的鉴定与评价 [J]. 大豆科学, 2010, 29 (6): 982-989. (Liao L, Rajcan I, Chen P Y, et al. Evaluation of resistance to soybean mosaic virus (SMV) in soybean differentials and other varieties from China [J]. Soybean Science, 2010, 29 (6): 982-989.)
- [63] 张明厚, 吕文清, 钟兆西, 等. 大豆花叶病种子带毒及介体传播在流行中的作用 [J]. 植物病理学报, 1986, 16 (8): 151-158. (Zhang M H, Lü W Q, Zhong Z X, et al. The importance of the diseased seedlings from SMV infected seeds and the vector of the virus in the epidemic [J]. Acta Phytopathologica Sinica, 1986, 16 (8): 151-158.)
- [64] 孙永吉, 刘玉芝, 胡吉成. 大豆田中蚜虫发生与大豆花叶病毒流行的研究 [J]. 吉林农业科学, 1987 (2): 12-17. (Sun Y J, Liu Y Z, Hu J C. Studies on the relationship between the aphids and epidemic of SMV in the soybean field [J]. Jilin Agricultural Sciences, 1987 (2): 12-17.)
- [65] 陈永萱, 薛宝娣, 张凤如, 等. 蚜虫的消长与春大豆花叶病毒病的田间流行 [J]. 南京农业大学学报, 1988, 11 (1): 60-64. (Chen Y X, Xue B D, Zhang F R, et al. Aphid flight activity and epidemiology of SMV in the spring planted soybean field [J]. Journal of Nanjing Agricultural College, 1988, 11 (1): 60-64.)
- [66] 李尉民, 濮祖芹. 南京地区夏大豆田蚜虫的消长与大豆花叶病毒 (SMV) 病的流行 [J]. 植物保护学报, 1991, 18 (2): 123-126. (Lei W M, Pu Z Q. Studies on the fluctuation of aphids and the epidemic of soybean mosaic virus in *Glycine Max* planted in summer in Nanjing area [J]. Acta Phytophylacica Sinica, 1991, 18 (2): 123-126.)
- [67] 罗瑞梧, 尚佑芬, 杨崇良, 等. 大豆花叶病流行因素和发生预测研究 [J]. 植物保护学报, 1991, 18 (3): 267-271. (Luo R W, Shang Y F, Yang C L, et al. Studies on epidemiology and prediction of soybean mosaic virus [J]. Acta Phytophylacica Sinica, 1991, 18 (3): 267-271.)
- [68] Pfeiffer T W, Peyyala R, Ren Q, et al. Increased soybean pubescence density: yield and soybean mosaic virus resistance effects [J]. Crop Science, 2003, 43 (6): 2071-2076.
- [69] Wang X, Eggenberger A L, Nutter J F W, et al. Pathogen-derived transgenic resistance to soybean mosaic virus in soybean [J]. Molecular Breeding, 2001, 8 (2): 119-127.
- [70] Steinlage T A, Hill J H, Nutter F W. Temporal and spatial spread of soybean mosaic virus (SMV) in soybeans transformed with the coat protein gene of SMV [J]. Phytopathology, 2002, 92 (5): 478-486.

欢迎订阅 2013 年《中国农业科学》中、英文版

《中国农业科学》中、英文版由农业部主管、中国农业科学院主办。主要刊登农牧业基础科学和应用基础科学研究论文、综述、简报等。设有作物遗传育种·种质资源·分子遗传学;耕作栽培·生理生化·农业信息技术;植物保护;土壤肥料·节水灌溉·农业生态环境;园艺;贮藏·保鲜·加工;畜牧·资源昆虫;兽医;农业经济与管理等栏目。读者对象是国内外农业科研(所)、农业大专院校的科研、教学及管理人员。

《中国农业科学》中文版大 16 开,每月 1、16 日出版,国内外公开发行。每期 224 页,定价 49.50 元,全年定价 1188.00 元。国内统一刊号:CN11-1328/S,国际标准刊号:ISSN 0578-1752,邮发代号:2-138,国外代号:BM43。

《中国农业科学》英文版(Agricultural Sciences in China),2002 年创刊,月刊,2012 年更名为《农业科学学报》(Journal of Integrative Agriculture, JIA)。2006 年 1 月起与国际著名出版集团 Elsevier 合作,全文数据在 ScienceDirect 平台面向世界发行。2009 年被 SCI 收录,2012 年 JCR 影响因子为 0.449。

JIA 大 16 开,每月 20 日出版,国内外公开发行。每期 160 页,国内订价 80.00 元,全年 960.00 元。国内统一刊号:CN 10-1039/S,国际标准刊号:ISSN 2095-3119,邮发代号:2-851,国外代号:1591M。

《中国农业科学》中、英文版均可通过全国各地邮局订阅,也可向编辑部直接订购。

地址:(100081)北京中关村南大街 12 号《中国农业科学》编辑部

电话:010-82109808,82106280,82106281,82106282;传真:010-82106247

网址:www.ChinaAgriSci.com;E-mail:zgnykx@mail.caas.net.cn

联系人:林鉴非