

侵染甘薯的 DNA 病毒研究进展

刘起丽¹, 张建新², 李学成³, 石明旺¹, 欧行奇¹

(1. 河南科技学院资源与环境学院, 新乡 453003; 2. 河南师范大学水产学院, 新乡 453007;
3. 河南天方药业有限公司, 驻马店 463000)

摘要 甘薯是重要的粮食作物和食品加工及工业原料。我国是世界上最大的甘薯生产国。病毒病是甘薯上的重要病害, 目前世界上已报道的侵染甘薯的 DNA 病毒主要归属于双生病毒科 *Geminiviridae* 和花椰菜花叶病毒科 *Caulimoviridae*。近年来, 双生病毒等 DNA 病毒严重影响我国甘薯的产量、品质以及食品加工产业。本文简介了甘薯在我国的重要地位和种植情况; 具体介绍了侵染甘薯的菜豆金色花叶病毒属 *Begomovirus*、玉米线条病毒属 *Mastrevirus* 及杆状 DNA 病毒属 *Badnavirus* 的病毒特征、分子变异、分类现状和检测方法。结合甘薯生产的实际情况, 提出了目前甘薯 DNA 病毒研究中存在的问题及思考。本文旨在为我国甘薯 DNA 病毒病的综合防控提供理论依据。

关键词 甘薯; DNA 病毒; 菜豆金色花叶病毒属; 玉米线条病毒属; 杆状 DNA 病毒属

中图分类号: S 435.31 **文献标识码:** A **DOI:** 10.3969/j.issn.0529-1542.2017.03.006

Advances in research of DNA virus infecting sweet potato

Liu Qili¹, Zhang Jianxin², Li Xuecheng³, Shi Mingwang¹, Ou Xingqi¹

(1. College of Resource and Environmental Science, Henan Institute of Science and Technology, Xinxian 453003, China; 2. College of Fisheries, Henan Normal University, Xinxian 453007, China;
3. Henan Top Found Pharmaceutical Co. Ltd, Zhumadian 463000, China)

Abstract Sweet potato is an important food crops and food processing and industrial raw materials. China is the largest producer of sweet potato in the world. Virus diseases were the important diseases on sweet potato. The reported viruses infecting sweet potato mainly belonged to *Geminiviridae* and *Caulimoviridae*. In recent years, begomoviruses and other DNA viruses became serious threats to planting industry of sweet potato in China and influenced the yield, quality of sweet potato and the food processing industry. In order to know more about the DNA viruses infecting sweet potato, the important status and planting situation of sweet potato in China were briefly introduced, and the characteristics, molecular variation, classification situation and detection methods of these viruses belonged to *Begomovirus*, *Mastrevirus* and *Badnavirus* were concretely described in this review. Combining with the actual situation of sweet potato planting in China, the existing problems and thinking in the research of DNA viruses infecting sweet potato were brought up. The objects of this paper were to provide the theoretical basis for the comprehensive prevention and control for sweet potato diseases infected by DNA viruses.

Key words sweet potato; DNA virus; *Begomovirus*; *Mastrevirus*; *Badnavirus*

甘薯 *Ipomoea batatas* 是世界上重要的粮食作物和食品加工及工业原料。据联合国粮农组织 (FAO) 统计, 世界上栽培甘薯的国家一共有 50 多个, 主要分布在亚洲、非洲的多个发展中国家, 其次为拉丁美洲, 欧洲的种植面积极少^[1]。我国是世界上甘薯种植面积最大的国家^[2], 近年来随着双生病

毒科菜豆金色花叶病毒属的病毒等多种 DNA 病毒在世界范围内多种作物上的扩展和肆虐, 我国的甘薯产业也面临着多种 DNA 病毒的威胁, 甘薯产量和品质受到严重影响。鉴于最近几年来国内外报道的侵染甘薯的 DNA 病毒种类不断增多、国际病毒分类委员会 (International Committee on Taxonomy

of Viruses, ICTV) 及病毒分类权威专家关于 DNA 病毒分类标准的不断变化和改进, 本文结合我国甘薯产业的现状和病害发生情况, 对侵染甘薯的 DNA 病毒的种类、特征、分子变异和检测方法等进行了综述, 旨在为我国甘薯 DNA 病毒病的综合防控提供参考和依据。

1 我国的甘薯种植现状

甘薯又称红薯、地瓜、山芋等, 是旋花科 Convolvulaceae 甘薯属 *Ipomoea* 一年生或多年生蔓生草本植物^[3], 总产量居世界粮食产量的第 7 位^[4]。中国一直是世界上最大的甘薯生产国^[2]。21 世纪以来中国甘薯种植总面积缓慢下降, 2001 年为 $5.507 \times 10^6 \text{ hm}^2$, 2010 年为 $3.684 \times 10^6 \text{ hm}^2$, 年递减率约为 5%, 导致中国甘薯种植面积占世界总面积的比例从 60.0% 一直下降到 45.0%^[5-6]。2011 年中国甘薯面积为 $4.6 \times 10^6 \text{ hm}^2$, 占世界总种植面积的 1/2 以上。尽管中国甘薯的种植面积缓慢下降, 但单产量却逐年不断提高, 甘薯产量一直保持在 22.5 t/hm^2 , 鲜薯总产量约为 $1.0 \times 10^8 \text{ t}$ ^[7]。

甘薯在我国的种植范围较广, 从内蒙古自治区到海南岛, 自西藏自治区至浙江省都有种植, 尤其在我国黄河流域和长江流域各省份, 甘薯的集中区域化种植非常突出^[8-9]。据统计, 目前甘薯种植面积超过 $1.0 \times 10^4 \text{ hm}^2$ 的省份约有 16 个^[10-11]。依据耕作制度和气候条件的不同, 我国甘薯主要分为三大主产区^[12]: 北方薯区(主要有河北、山东、安徽、河南和江苏共 5 个省份)、长江流域产区(主要有四川、湖北和重庆共 3 个省、直辖市)和南方薯区(主要有海南、广东和福建共 3 个省份)。

病毒病是甘薯上的重要病害, 在世界各甘薯产区广泛存在^[13]。截至 2012 年, 世界上已报道的能够侵染甘薯的 DNA 病毒一共有 16 种^[14], 分别归属于双生病毒科 *Geminiviridae* 和花椰菜花叶病毒科 *Caulimoviridae*^[14]。其中双生病毒科病毒对甘薯的生长危害较重, 可造成 26%~63% 的产量损失^[15]。

2 侵染甘薯的 DNA 病毒种类

2.1 侵染甘薯的双生病毒科 *Geminiviridae* 病毒

双生病毒科病毒是植物病毒中数目最多的一类 DNA 病毒, 截至 2017 年 3 月 11 日, 经国际病毒分类委员会(ICTV)确定的已达 369 个种^[16-17]。ICTV

第十次病毒分类报告中, 根据双生病毒的基因组结构特征、寄主范围大小和传播介体的不同, 将双生病毒科 *Geminiviridae* 划分为 9 个属^[16], 分别为: 菜豆金色花叶病毒属 *Begomovirus*、玉米线条病毒属 *Mastrevirus*、甜菜曲顶病毒属 *Curtovirus*、番茄伪曲顶病毒属 *Topocuvirus*、伊朗甜菜曲顶病毒属 *Becurtovirus*、芜菁曲顶病毒属 *Turncurtovirus*、画眉草条纹病毒属 *Eragrovirus*、孔雀大戟潜隐病毒属 *Capulavirus* 和葡萄红斑病毒属 *Grablovirus*, 其中孔雀大戟潜隐病毒属 *Capulavirus* 和葡萄红斑病毒属 *Grablovirus* 是新建立的两个属^[18]。已报道的侵染甘薯的双生病毒科病毒仅限于菜豆金色花叶病毒属 *Begomovirus* 和玉米线条病毒属 *Mastrevirus* 的病毒。

2.1.1 菜豆金色花叶病毒属 *Begomovirus*

Begomovirus 是双生病毒科中成员最多的属, 截至 2017 年 3 月 11 日已确立 322 个正式种^[17]。目前已报道的侵染甘薯的双生病毒大部分属于 *Begomovirus*。系统发育分析发现, 侵染甘薯的 *Begomovirus* 病毒分离物聚成一簇, 与旧世界病毒和新世界病毒处于不同分支, 且与侵染其他植物的双生病毒明显分离开来, 因此又被称为“sweepoviruses”^[19]。目前世界上已发现的 sweepoviruses 总共有 11 个种^[17], 分别为: 甘薯曲叶病毒 *Sweet potato leaf curl virus* (SPLCV)、甘薯中国曲叶病毒 *Sweet potato leaf curl China virus* (SPLCCNV)、甘薯乔治亚曲叶病毒 *Sweet potato leaf curl Georgia virus* (SPLCGV)、甘薯加纳利曲叶病毒 *Sweet potato leaf curl Canary virus* (SPLCCV)、甘薯圣保罗曲叶病毒 *Sweet potato leaf curl Sao Paulo virus* (SPLCSPV)、甘薯南卡罗莱纳曲叶病毒 *Sweet potato leaf curl South Carolina virus* (SPLCSCV)、甘薯乌干达曲叶病毒 *Sweet potato leaf curl Uganda virus* (SPLCUV)、甘薯斑驳病毒 *Sweet potato mosaic virus* (SPMoV)、甘薯河南曲叶病毒 *Sweet potato leaf curl Henan virus* (SPLCHnV)、甘薯四川曲叶病毒 1 *Sweet potato leaf curl Sichuan virus 1* (SPLCSiV-1) 和甘薯四川曲叶病毒 2 *Sweet potato leaf curl Sichuan virus 2* (SPLCSiV-2)。

2.1.2 玉米线条病毒属 *Mastrevirus*

双生病毒科中的玉米线条病毒属 *Mastrevirus* 病毒也能够侵染甘薯。目前已报道的仅有甘薯无症病毒 1 *Sweet potato symptomless virus 1* (SPSMV-1)^[14,20]。

2.2 侵染甘薯的花椰菜花叶病毒科 *Caulimoviridae* 病毒

截至 2016 年,已报道的能够侵染甘薯的花椰菜花叶病毒科 *Caulimoviridae* 的病毒有 3 个种^[14],分别为:杆状 DNA 病毒属 *Badnavirus* 的 *Sweet potato badnavirus* A and B (SPBV-A 和 SPBV-B);木薯花叶病毒属 *Cavemovirus* 的 *Sweet potato collusive virus*, 也称为 *Sweet potato caulimo-like virus*;以及 *Solen-dovirus* 属的 *Sweet potato vein clearing virus*。

3 甘薯 DNA 病毒的基因组特征

3.1 Sweepoviruses 的基因组特征及其变异

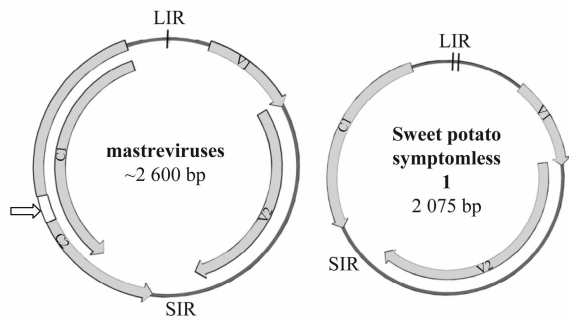
Sweepoviruses 绝大多数都属于典型的旧世界病毒,即只发现了 DNA-A 组分,大小约为 2.8 kb,其病毒正义链包含 2 个 ORFs(编码 AV1 和 AV2 基因);病毒互补链包含 4 个 ORFs(编码 AC1~AC4 基因),大多数学者的研究均未发现 DNA-B 组分以及伴随的卫星 DNA 分子的存在^[21]。但值得关注的是,2013 年 Swapna Geetanjali 等^[22]在 *I. purpurea* 上发现了 SPLCV 的两个不同的 β 卫星(betasatellites): Croton yellow vein mosaic betasatellite (CroYVM β)和 Papaya leaf curl betasatellite (PaL-Cu β),这是目前唯一的发现 sweepoviruses 的基因组伴随有 β 卫星的报道。2016 年, Hassan 等^[23]发现了伴随 sweepoviruses 的 δ 卫星(deltasatellites); Gloria 等^[24]报道了非编码 DNA satellites 的存在。

目前 sweepoviruses 的变异研究相对较多,且主要集中于重组变异。Zhang 等^[15]报道了在美国发现的 1 个自然重组病毒: Sweet potato golden vein-associated virus,重组分析发现,该病毒极有可能由 SPLCV 和 SPLCGoV 两个种自然重组而来,重组位点位于复制起点与 AC2 和 AC4 基因之间。Paprotk 等^[25]认为侵染巴西甘薯的 sweepoviruses 的重组位点主要位于发卡结构的结合处。Albuquerque 等^[26]发现巴西 sweepoviruses 的重组事件主要发生在 IR 区及 AC1 的中间部位。重组位点的多样性表明该类病毒的变异可能发生在不同的位点。

3.2 甘薯无症病毒 1 (SPSMV-1) 的基因组特征

侵染甘薯的甘薯无症病毒 1 (SPSMV-1) 的结构非常独特,与其他 mastreviruses 病毒相比,它有一个比同属病毒小得多的复制酶基因 (replicase

gene)^[14]。Mastreviruses 的 C1 和 C2 蛋白质通过选择性剪接(图 1,在 C2 白色方框所示的内含子的位置),使其具有相同的 N-末端和不同的 C-末端。SPSMV-1 基因组比其他 mastreviruses 基因组小得多,且缺乏选择性剪接的 C2 蛋白。此外,预测在 SPSMV-1 基因组的大型非编码区可能存在两个茎-环结构(图 1)。



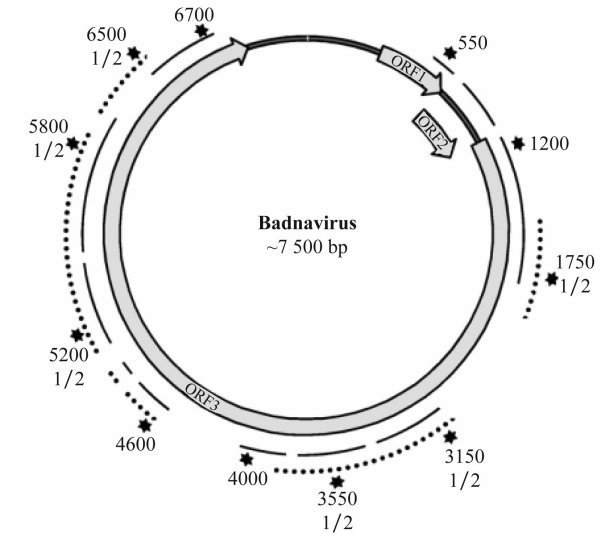
V1(病毒链蛋白1): 移动蛋白; V2(病毒链蛋白2): 外壳蛋白; C1(互补链蛋白1): 复制相关蛋白A; C2(互补链蛋白2): 复制相关蛋白
V1 (viral sense protein 1): Movement protein; V2 (viral sense protein 2): Coat protein; C1 (complementary sense protein 1): Replication-associated protein A; C2 (complementary sense protein 2): Replication-associated protein

图 1 SPSMV-1 与其他玉米线条病毒属病毒基因组结构比较(引自 Clark^[14])

Fig. 1 Comparison of the organization of SPSMV-1 genome with genome typical of other plant mastreviruses (cited from Clark^[14])

3.3 甘薯杆状 DNA 病毒 sweet potato badnavirus 的基因组特征

2009 年,侵染甘薯的杆状 DNA 病毒 (SPBV) 首次被发现。Badnaviruses 病毒是一类环状双链 DNA (double-stranded DNA, dsDNA) 类逆转录病毒 (pararetrovirus)^[27]。病毒粒体杆状,大小为 (25~30) nm × (60~900) nm^[28]。病毒基因组大小约为 7.1~8.0 kb,核酸变异很大^[29-34]。典型的 *Badnavirus* 病毒包含有 3 个 ORFs^[35] (图 2)。侵染甘薯的杆状 DNA 病毒 (SPBV) 包含 SPBV-A 和 SPBV-B^[36]。SPBV-A 和 SPBV-B 均含 5 个 ORFs,前 2 个 ORFs 和最后 1 个 ORF 均编码 3 个小的假定蛋白 (hypothetical protein); ORF3a 编码运动蛋白和外壳蛋白 (SPBV-A: 1 437~5 006 bp; SPBV-B: 1 486~4 998 bp); ORF3b 编码天冬氨酸蛋白酶域 (aspartic protease domain; SPBV-A 的 ORF3b 编码) 或天冬氨酸蛋白酶 (aspartic protease, AP; SPBV-B 的 ORF3b 编码)、逆转录酶 (reverse transcriptase, RT) 和 RNA 酶 H (ribonuclease H, Rnase H)^[36]。



由 siRNA 重叠、组装、拼接而成的各个覆盖基因组的区域用围绕基因组外圈的线表示。围绕 badnavirus 基因组的重叠实线和虚线表示覆盖相同基因组区域的不同序列。星号表示在重叠群序列基础上设计的引物的近似位置(正向和反向); 星号旁边的数字表示引物名称, 1/2 表示以不同的确定序列为基础设计的两个不同引物
The regions of the genomes covered by contigs assembled from siRNAs are indicated by lines on the outside around the genomes. The overlapping solid and dotted lines around the badnavirus genome indicate different sequences found covering the same genomic regions. Stars indicate the approximate position of primers (forward and reverse) designed based on contig sequences. Numbers next to the stars indicate primer name and 1/2 indicated two different primers designed based on the different sequences identified

图 2 杆状 DNA 病毒基因组结构(引自 Kreuze^[36])
Fig. 2 Viral genome structure of badnavirus
(cited from Kreuze^[36])

4 侵染性克隆的构建

构建侵染性克隆是研究病毒致病性的重要途径, 目前侵染甘薯的 DNA 病毒中, 仅有 sweepviruses 侵染性克隆的报道, 其构建原则与双生病毒的侵染性克隆构建原则一致, 即需构建一个具有 1.3~2.0 个拷贝的正向重复的双生病毒基因组重组质粒, 且该正向重复序列中必须包括 2 个完整的 CR 区^[37-38]。目前国内外仅报道了两个侵染性克隆。Trenado 等^[37] 2011 年成功构建了 Sweet potato leaf curl Lanzarote virus (SPLCLaV) 的侵染性克隆, 并研究了该侵染性克隆对不同种类植物及植物品种的致病性和症状表现。2012 年, Bi 等^[38] 构建了甘薯曲叶病毒江苏分离物 (SPLCV-JS) 的侵染性克隆, 农杆菌介导的病毒接种试验发现, 单独的 SPLCV-JS 侵染性克隆只能使本氏烟出现轻微症状和病毒 DNA 的微量积累, 而将该侵染性克隆与一个异源卫星 DNA 分子 TYLCCNV-Y10 的 DNA β 共同接种本氏烟后, 本氏烟发病症状更加明显, 病毒 DNA 的积累量也大

大增加。侵染性克隆为这类病毒的致病性和基因功能的深入研究奠定了基础。

5 甘薯 DNA 病毒的分布

5.1 Sweepviruses 的分布

1985 年, 甘薯曲叶病在中国台湾被发现^[39]。1994 年, 研究者从美国一种观赏甘薯上首次获得了甘薯曲叶病毒 Sweet potato leaf curl virus (SPLCV)^[40]。目前, 以色列^[41]、美国^[40]、日本^[42]、西班牙^[43]、意大利^[44]、秘鲁^[45]、肯尼亚^[46]、韩国^[47]、中国^[48] 和印度^[49] 等国家和地区均有 sweepviruses 研究的报道。Sweepviruses 的多样性和基因组变异已初步被人们认知。在中国, sweepviruses 分离物仅在台湾^[39]、辽宁^[21, 48]、江苏和浙江^[38]、河北^[50]、广东^[51]、四川^[52] 和河南^[53] 等省份或地区有正式的报道, 包括 5 个种: 甘薯中国曲叶病毒 (SPLCCNV)、甘薯曲叶病毒 (SPLCV)、甘薯乔治亚曲叶病毒 (SPLCGV)、甘薯河南曲叶病毒 (SPLCHnV) 和甘薯四川曲叶病毒 1 (SPLCSV-1)。

5.2 甘薯无症病毒 1 (SPSMV-1) 的分布

甘薯无症病毒 1 (SPSMV-1) 已经从采自秘鲁^[36]、坦桑尼亚^[52]、几个中美洲和亚洲国家 (CIP, unpublished) 的甘薯样品上检测到, 但是其检出率远远低于花椰菜花叶病毒科其他杆状 DNA 病毒。坦桑尼亚和秘鲁的 SPSMV-1 分离物的 CP-MP 区域相似性为 100%^[14], 说明该病毒的 CP-MP 区域具有较高的保守性。国内关于甘薯无症病毒 1 的研究和报道非常少。2015 年, Wang 等^[53] 从采自中国 14 个省份的 128 份甘薯样品中, 利用检测 SPSMV-1 的通用引物^[52] 检测到 2 个来自不同省份的阳性样品, 所获得的甘薯无症病毒 1 (SPSMV-1) 核酸序列与秘鲁和坦桑尼亚报道的分离物匹配核酸序列区域的相似性达到了 99%~100%。这是 SPSMV-1 在中国甘薯上的首次报道。

6 甘薯 DNA 病毒的检测方法

6.1 血清学检测

目前尚未有在生产中广泛应用的检测甘薯 DNA 病毒的特异性抗体的报道。乔贞贞等^[54] 2012 年在大肠杆菌中成功高效表达了甘薯曲叶病毒江苏分离物 (SPLCV-JS) 的 CP 基因; 李学成等^[55] 2016 年在大肠杆菌中高效表达了 SPBV-B CP 基因的部分片段, 这些工作为该病毒的抗体制备和血清学检

测方法的建立奠定了基础。

6.2 PCR 检测

目前用于检测甘薯 DNA 病毒各组分的 PCR 引物较多。Briddon 等^[56]设计了 BM-V/BM-C 引物,可扩增至 sweepoviruses 的 DNA-A 组分的基因组近全长序列。对于卫星分子 DNA β 的检测,Briddon 等^[57]根据 SCR 序列设计的通用引物 Beta 01/Beta 02 被研究者们普遍采用。检测甘薯无症病毒 1 的通用引物 SPSMV-1F/SPSMV-1R(目标片段 726 bp)和 MastvKf/MastvsR(目标片段 426 bp)主要用于扩增甘薯无症病毒 1 的运动蛋白和衣壳蛋白部分序列^[52-53]。在甘薯杆状病毒(SPBV)的 PCR 检测方法中,检测 SPBV-A 的通用引物 BadnaBKF/BadnaBsR^[52]和检测 SPBV-B 的通用引物 rt-badB-F/rt-badB-R^[58]已成功应用。

6.3 siRNA 深度测序

siRNA 深度测序技术作为一种新的 DNA 测序技术,能够一次性处理大量样品,大大提高了测序效率。2009 年 Kreuze^[36]在用 siRNA 深度测序时除了获得了 SPFMV 和 SPCSV 病毒序列之外,还获得了 2 个新的杆状 DNA 病毒(sweet potato badnavirus A 和 sweet potato badnavirus B)和 1 个玉米线条病毒(sweetpotato symptomless mastrevirus 1),并且发现这 2 个杆状 DNA 病毒和 1 个玉米线条病毒与之前报道的 badnaviruses 和 mastreviruses 分离物的核酸相似性很高^[36]。在坦桑尼亚,一种新的 PCR 与 siRNA 深度测序相结合的检测技术被用来检测 SPSMV-1 和 SPPV^[52]。siRNA 深度测序的成本也越来越便宜,当前制约 siRNA 深度测序技术的瓶颈主要是样品处理耗时及后期生物信息数据分析方面存在的问题。

7 我国甘薯 DNA 病毒研究存在的问题和展望

(1)一直以来,我国对甘薯病毒病的研究主要集中于甘薯羽状斑驳病毒 *Sweet potato feathery mottle virus* (SPFMV)等 RNA 病毒,对 DNA 病毒则缺乏全面系统的鉴定和研究。分子变异是致病性变异的基础,而中国甘薯 DNA 病毒的种类、分布、分子变异等情况一直都还不清楚,这直接导致了甘薯 DNA 病毒病的预警和防治工作缺乏科学依据。(2)侵染性克隆是研究病毒特性的重要途径,但目前国

际上只有 Trenado 等^[37]构建了 SPLCLaV 的侵染性克隆,国内仅 Bi 等^[38]构建了 SPLCV 的侵染性克隆,其他种类的甘薯 DNA 病毒的侵染性克隆构建及生物学特性研究均尚未见报道。这部分工作亟待深入开展。(3)在检测方法上,目前许多引物在检测甘薯 DNA 病毒的工作中起到了重要作用,但特异性检测甘薯 DNA 病毒的血清学方法研究极少,这可能与近些年来国内外对甘薯病毒病的研究尚不够重视有关;多重 PCR 技术非常适合用来检测复合侵染现象较多的甘薯 DNA 病毒,但是目前已报道的多重 PCR 引物及方法很少;深度测序技术在甘薯 DNA 病毒检测中的应用的报道相对来说还比较少。制备高效的特异性抗体、多重 PCR 和深度测序技术均能够大大提高病毒的检测效率,在大量样品的检测工作中发挥重要作用,是值得重视的研究方向。(4)甘薯种苗的调运与管理对病毒病的防控具有一定意义。在非洲,甘薯种苗在大陆的调运是在 CIP-Sweetpotato Action for Security and Health in Africa (SASHA)项目的指导下进行的,为了保证这项工作的顺利开展,肯尼亚、莫桑比克和加纳检疫中心的检测容量和相关设施都在不断改善。同时,这些检疫中心也建立了甘薯知识门户网站(<http://sweetpotatoknowledge.org/>)^[14],这些好的做法都值得我们学习和借鉴。(5)在防治策略方面,目前对甘薯病毒病最为有效的防治方法就是利用茎尖分生组织培养技术培育脱毒甘薯;江苏、山东、河南等省均对多个主栽品种进行了脱毒研究并大面积示范推广,取得了显著效果^[13]。在培育脱毒甘薯的基础上,大力摸索快速高效的检测方法、加强病毒田间检测;实行甘薯种薯和薯苗严格管理审批、有序调运;做好田间防虫治虫工作、减少病毒传播的介体,这些都将为甘薯病毒病的有效防控起到积极作用。

参考文献

- [1] 吴雨华. 世界甘薯加工利用新趋势[J]. 食品研究与开发, 2003(10): 5-8.
- [2] Tairo F, Mukasa S B, Jones R A C, et al. Unravelling the genetic diversity of the three main viruses involved in sweet potato virus disease (SPVD), and its practical implications[J]. Molecular Plant Pathology, 2005, 6(2): 199-211.
- [3] 陈万祥, 杨金龙. 甘薯生产的现状及开发利用的途径[J]. 农

- 业装备技术, 2008(4): 32-36.
- [4] 刘庆昌. 甘薯在我国粮食和能源安全中的重要作用[J]. 科技导报, 2004(9): 21-22.
 - [5] 农业部科技教育司, 财政部教科文司. 中国农业产业技术发展报告(2009 年度)[R]. 北京: 中国农业出版社, 2010.
 - [6] 农业部科技教育司, 财政部教科文司. 中国农业产业技术发展报告(2010 年度)[R]. 北京: 中国农业出版社, 2011.
 - [7] 马代夫, 李强, 曹清河, 等. 中国甘薯产业及产业技术的发展与展望[J]. 江苏农业学报, 2012(5): 969-973.
 - [8] Zhang Liming, Wang Qingmei, Liu Qingchang, et al. Sweetpotato in China [M]//Loebenstein G, Thottappilly G. Biology and biotechnology of sweetpotato. Netherland: Springer, 2009.
 - [9] Gao Feng, Gong Yifu, Zhang Pinbo. Production and employment of virus-free sweet potato in China[J]. Crop Protection, 2000, 19: 105-111.
 - [10] 陆漱韵, 刘庆昌, 李惟基. 甘薯育种学[M]. 北京: 中国农业出版社, 1998.
 - [11] 江苏省农业科学院, 山东省农业科学院. 中国甘薯栽培学[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 1984.
 - [12] Xie Y P, Xing J Y, Li X Y, et al. Survey of sweetpotato viruses in China [J]. Acta Virologica, 2013, 57(1): 81-84.
 - [13] 张振臣, 马淮琴, 张桂兰. 甘薯病毒病研究进展[J]. 河南农业科学, 2000(9): 19-22.
 - [14] Clark C A, Davis J A, Abad J A, et al. Sweetpotato viruses: 15 years of progress on understanding and managing complex diseases [J]. Plant Disease, 2012, 96: 168-185.
 - [15] Zhang S C, Ling K. Genetic diversity of sweet potato begomoviruses in the United States and identification of a natural recombinant between *Sweet potato leaf curl virus* and *Sweet potato leaf curl Georgia virus*[J]. Archives of Virology, 2011, 156(6): 955-968.
 - [16] Zerbini F M, Briddon R W, Idris A, et al. ICTV virus taxonomy profiles: *Geminiviridae* [J]. Journal of General Virology, 2017, 98: 131-133.
 - [17] ICTV. ICTV-Master-Species-List-2016 [EB/OL] <https://talk.ictvonline.org/files/master-species-lists/m/msl/6776>.
 - [18] Varsani A, Roumagnac P, Fuchs M, et al. *Capulavirus* and *Graeblovirus*: two new genera in the family *Geminiviridae* [J]. Archives of Virology, 2017, doi: 10.1007/s00705-017-3268-6.
 - [19] Clark C A, Valverde R A, Fuentes S, et al. Research for improved management of sweetpotato pests and diseases: cultivar decline [J]. Acta Horticulturae, 2002, 583: 103-112.
 - [20] ICTV. ICTV-Master-Species-List-2013 [EB/OL](2014-06-30). http://talk.ictvonline.org/files/ictv_documents/m/msl/4911.
 - [21] Luan Y S, Zhang J, Liu D M, et al. Molecular characterization of *Sweet potato leaf curl virus* isolate from China (SPLCV-CN) and its phylogenetic relationship with other members of the *Geminiviridae* [J]. Virus Genes, 2007, 35(2): 379-385.
 - [22] Swapna Geetanjali A, Shilpi S, Mandal B. Natural association of two different betasatellites with *Sweet potato leaf curl virus* in wild morning glory (*Ipomoea purpurea*) in India [J]. Virus Genes, 2013, 47(1): 184-188.
 - [23] Hassan I, Orilio A F, Fiallo-Olivé E, et al. Infectivity, effects on helper viruses and whitefly transmission of the deltasaatellites associated with sweepoviruses (genus *Begomovirus*, family *Geminiviridae*)[J]. Scientific Reports, 2016, 6: 30204.
 - [24] Lozano G, Trenado H P, Fiallo-Olivé E, et al. Characterization of non-coding DNA satellites associated with sweepoviruses (genus *Begomovirus*, *Geminiviridae*)-definition of a distinct class of *Begomovirus*-associated satellites [J]. Frontiers in Microbiology, 2016, 7: 162-167.
 - [25] Paprotka T, Boiteux L S, Fonseca M E N, et al. Genomic diversity of sweet potato geminiviruses in a Brazilian germplasm bank [J]. Virus Research, 2010, 149(2): 224-233.
 - [26] Albuquerque L C, Inoue-Nagata A K, Pinheiro B, et al. Genetic diversity and recombination analysis of sweepoviruses from Brazil [J]. Virology Journal, 2012, 9: 241.
 - [27] King A M Q, Adams M J, Carstens E B, et al. Virus Taxonomy-9th Report of the ICTV [R]. San Diego: Elsevier/Academic Press, 2012.
 - [28] Su L, Gao S, Huang Y, et al. Complete genomic sequence of *Dracaena mottle virus*, a distinct badnavirus [J]. Virus Genes, 2007, 35(2): 423-429.
 - [29] 费继锋, 肖火根, 李华平, 等. 香蕉线条病毒病研究进展[J]. 病毒学报, 2001, 17(4): 381-385.
 - [30] Geering A D W, McMichael L A, Dietzgen R G, et al. Genetic diversity among Banana streak virus isolates from Australia [J]. Phytopathology, 2000, 90(8): 921-927.
 - [31] Harper G, Hart D, Moul S, et al. Banana streak virus is very diverse in Uganda [J]. Virus Research, 2004, 100(1): 51-56.
 - [32] Harper G, Hart D, Moul S, et al. The diversity of Banana streak virus isolates in Uganda [J]. Archives of Virology, 2005, 150(12): 2407-2420.
 - [33] Jauferally-Fakim Y, Khorugdharry A, Harper G. Genetic variants of Banana streak virus in Mauritius [J]. Virus Research, 2006, 115(1): 91-98.
 - [34] Muller E, Sackey S. Molecular variability analysis of five new complete Cacao swollen shoot virus genomic sequences [J]. Archives of Virology, 2005, 150(1): 53-66.
 - [35] Tzafrir I, Ayala-Navarrete L, Lockhart B E L, et al. The N-terminal portion of the 216-kDa polyprotein of commelina yellow mottle badnavirus is required for virus movement but not for replication [J]. Virology, 1997, 232(2): 359-368.
 - [36] Kreuze J F, Perez A, Untiveros M, et al. Complete viral genome sequence and discovery of novel viruses by deep sequencing of small RNAs: A generic method for diagnosis, discovery and sequencing of viruses [J]. Virology, 2009, 388(1): 1-7.
 - [37] Trenado H P, Orilio A F, Márquez-Martin B, et al. Sweepo-

- viruses cause disease in sweet potato and related *Ipomoea* spp.: Fulfilling Koch's postulates for a divergent group in the genus *Begomovirus* [J]. PLoS ONE, 2011, 6(11): e27329.
- [38] Bi H, Zhang P. Molecular characterization of two sweepoviruses from China and evaluation of the infectivity of cloned SPL-CV-JS in *Nicotiana benthamiana* [J]. Archives of Virology, 2012, 157(3): 441–454.
- [39] Chung M L, Liao C H, Chen M J, et al. The isolation transmission and host range of sweet potato leaf curl disease agent in Taiwan [J]. Plant Protection Bulletin, 1985, 27: 333–341.
- [40] Lotrakul P, Valverde R A, Clark C A, et al. Detection of a geminivirus infecting sweet potato in the United States [J]. Plant Disease, 1998, 82: 1253–1257.
- [41] Cohen J, Milgram M, Antignus Y, et al. Ipomoea crinkle leaf curl caused by a whitefly-transmitted gemini-like virus[J]. Annals of Applied Biology, 1997, 131: 273–282.
- [42] Onuki M, Hanada K. PCR amplification and partial nucleotide sequences of three dicot-infecting geminiviruses occurring in Japan[J]. Annals of the Phytopathological Society of Japan, 1998, 64: 116–120.
- [43] Banks G K, Bedford I D, Beitia F J, et al. A novel geminivirus of *Ipomoea indica* (Convolvulaceae) from Southern Spain[J]. Plant Disease, 1999, 83: 486.
- [44] Briddon R W, Bull S E, Bedford I D. Occurrence of *Sweet potato leaf curl virus* in Sicily [J]. Plant Pathology, 2006, 55: 286.
- [45] Fuentes S, Salazar L F. First report of *Sweet potato leaf curl virus* in Peru [J]. Plant Disease, 2003, 87: 98.
- [46] Miano D W, LaBonte D R, Clark C A, et al. First report of a begomovirus infecting sweetpotato in Kenya[J]. Plant Disease, 2006, 90: 832.
- [47] Kwak H R, Kim M K, Chung M N, et al. Virus disease incidences of sweet potato in Korea [J]. The Plant Pathology Journal, 2006, 22: 239–247.
- [48] Luan Y S, Zhang J, An L J. First report of *Sweet potato leaf curl virus* in China [J]. Plant Disease, 2006, 90 (8): 1111.
- [49] Prasanth G, Hegde V. Occurrence of *Sweet potato feathery mottle virus* and *Sweet potato leaf curl Georgia virus* on sweet potato in India [J]. Plant Disease, 2008, 92: 311.
- [50] Qin Y H, Zhang Z Z, Qiao Z, et al. First report of *Sweet potato leaf curl Georgia virus* on sweet potato in China [J]. Plant Disease, 2013, 97(10): 1388.
- [51] 汤亚飞, 何自福, 韩利芳, 等. 侵染广东甘薯的甘薯曲叶病毒分子检测与鉴定[J]. 植物保护, 2013, 39(4): 25–28.
- [52] Liu Qili, Zhang Zhenchen, Qi Qiao, et al. Complete genome sequence of a novel monopartite begomovirus infecting sweet potato in China [J]. Virus Genes, 2013, 47(3): 591–594.
- [53] Liu Qili, Zhang Zhenchen, Li Jianqiang et al. Complete genome sequence of a novel monopartite begomovirus infecting sweet potato in China [J]. Archives of Virology, 2014, 159 (6): 1537–1540.
- [54] Mbanzibwa D R, Tairo F, Gwandu C, et al. First report of *Sweet potato symptomless virus 1* and *Sweet potato virus A* in sweetpotatoes in Tanzania[J]. Plant Disease, 2011, 95(2): 224.
- [55] Wang Y J, Zhang D S, Zhang Z C, et al. First Report on *Sweet potato symptomless virus 1* (genus *Mastrevirus* family *Geminiviridae*) in sweetpotato in China[J]. Plant Disease, 2015, 99(7): 1042.
- [56] 乔贞贞, 秦艳红, 乔奇, 等. 甘薯卷叶病毒江苏分离物基因组全长序列测定及其外壳蛋白基因在大肠杆菌中的表达[J]. 河南农业科学, 2012(4): 86–89.
- [57] 李学成, 张振臣, 乔奇, 等. 甘薯杆状 DNA 病毒 B 的分子检测及外壳蛋白 CP 基因的原核表达[J]. 植物保护学报, 2016, 43(2): 345–346.
- [58] Briddon R W, Markham P G. Universal primers for the PCR amplification of dicot-infecting geminiviruses [J]. Molecular Biotechnology, 1994, 1(2): 202–205.
- [59] Briddon R W, Bull S E, Mansoor S, et al. Universal primers for the PCR-mediated amplification of DNA β [J]. Molecular Biotechnology, 2002, 20(3): 315–318.
- [60] Kashif M, Pietilä S, Artola K. Detection of viruses in sweet-potatoes from Honduras and Guatemala augmented by deep-sequencing of small-RNAs[J]. Plant Disease, 2012, 96 (10): 1430–1437.
- (责任编辑: 杨明丽)
-
- (上接 28 页)
- [47] 蒋志强, 郭坚华. 生防菌对土壤微生态影响的风险评估[J]. 微生物学杂志, 2006, 26(1): 85–88.
- [48] 连玲丽, 谢荔岩, 陈锦明, 等. 生防菌 EN5 的定殖能力及其对根际土壤微生物类群的影响[J]. 植物保护, 2011, 37(2): 31–35.
- [49] 余贤美, 侯长明, 王海荣, 等. 枯草芽孢杆菌 Bs-15 在枣树体内和土壤中的定殖及其对土壤微生物多样性的影响[J]. 中国生物防治学报, 2014, 30(4): 497–502.
- [50] 陈雪丽, 王光华, 金剑, 等. 两株芽孢杆菌对黄瓜和番茄根际土壤微生物群落结构影响[J]. 生态学杂志, 2008, 27(11): 1895–1900.
- [51] 陈源, 卜元卿, 单正军, 等. 微生物农药研发进展及各国管理现状[J]. 农药, 2012, 51(2): 83–89.
- [52] 袁善奎, 王以燕. 我国微生物农药标准制定现状[J]. 农药, 2013, 52(8): 612–614.
- [53] Elliott M L, Des Jardin E A, Batson W E, et al. Viability and stability of biological control agents on cotton and snap bean seeds [J]. Pest Management Science, 2001, 57(8): 695–706.
- [54] 陈志谊, 刘郎洲, 刘永锋, 等. 拮抗细菌菌株之间的互作关系及其对生物防治效果的影响[J]. 植物病理学报, 2005, 35(6): 539–544.
- (责任编辑: 杨明丽)