

侵染番茄的苜蓿花叶病毒分子特征及其基因序列分析

李 淳¹, 刘学辉¹, 卜昶栋², 姚胜军², 王莉爽¹

(1. 贵州省农业科学院植物保护研究所 贵阳 550006; 2. 贵州医科大学生物与工程学院 贵阳 550025)

摘要: 为明确侵染贵州番茄的菜豆金色黄花叶病毒属(*Begomovirus*)病毒种类及其变异分化情况, 将采自贵州省关岭县的番茄病毒病样品提取 DNA, 用 *Begomovirus* 通用引物 BegoAFor1/BegoARev1 进行 PCR 检测, 并用 J4F/J4R 引物扩增并克隆该分离物的 DNA-A 全长序列, 用 RaMV-B-F/RaMV-B-R 扩增并克隆该分离物的 DNA-B 全长序列, 所获序列用 MEGA 软件构建系统进化树, 分析其亲缘关系。结果表明, 该分离物序列与已报道 *Ramie mosaic virus* (苜蓿花叶病毒, RaMV) 序列相比, 其 DNA-A 的核苷酸一致性在 94.7%~95.5% 之间, DNA-B 核苷酸一致性在 90.4%~92.4% 之间。从系统进化树分析, RaMV-GZ 的 DNA-A 和 DNA-B 与中国其他地区的 RaMV DNA-A 和 DNA-B 序列都聚在一支。综上可知, 侵染贵州番茄的 *Begomovirus* 为苜蓿花叶病毒, 且其与中国不同省份的 RaMV 亲缘关系较近。

关键词: 番茄; 苜蓿花叶病毒; 检测; 序列分析

中图分类号: S641.2

文献标志码: A

文章编号: 1673-2871(2022)01-009-07

Molecular characteristics and gene sequence analysis of *Ramie mosaic virus* infecting tomato

LI Chun¹, LIU Xuehui¹, BU Changdong², YAO Shengjun², WANG Lishuang¹

(1. Institute of Plant Protection, Guizhou Academy of Agricultural Sciences, Guiyang 550006, Guizhou, China; 2. College of Biology and Engineering, Guizhou Medical University, Guiyang 550025, Guizhou, China)

Abstract: In order to clarify the species, variation and differentiation of *Begomovirus* infecting tomato in Guizhou, DNA was extracted from tomato viral disease samples collected from Guanling County, Guizhou Province, and detected by PCR with *Begomovirus* universal primers BegoAFor1/BegoARev1. The full-length DNA-A sequence of the isolate was amplified and cloned with J4F / J4R primers, and the full-length DNA-B sequence of the isolate was amplified and cloned with RaMV-B-F / RaMV-B-R, the obtained sequence was used to construct a phylogenetic tree with MEGA software and analyzed its genetic relationship. The results showed that compared with the reported RaMV sequences, the nucleotide similarities of DNA-A and DNA-B was 94.7% -95.5% and 90.4% -92.4% respectively. From the phylogenetic tree analysis, the DNA-A and DNA-B sequences of RaMV-GZ were clustered in one branch with RaMV DNA-A and DNA-B sequences in other regions of China. It indicated that *Begomovirus* infecting tomato in Guizhou is *Ramie mosaic virus*, and it was closely related to RaMV in different provinces of China.

Key words: Tomato; *Ramie mosaic virus*; Detection; Sequence analysis

番茄是贵州发展蔬菜产业的重要作物之一, 而病毒病是危害番茄生产的重要病害。目前, 危害我国番茄生产的主要 DNA 病毒有番茄黄化曲叶病毒(*Tomato yellow leaf curl virus*, TYLCV)^[1]、广东番茄黄化曲叶病毒(*Tomato yellow leaf curl Guangdong virus*, ToYLCGDV)^[2]、中国番茄黄化曲叶病毒(*Tomato yellow leaf curl China virus*, TYLCCNV)^[3]、泰

国番茄黄化曲叶病毒(*Tomato yellow leaf curl Thailand virus*, TYLCTHV)^[4]、海南番茄曲叶病毒(*Tomato leaf curl Hainan virus*, ToLCHNV)^[5]、中国番茄曲叶病毒(*Tomato leaf curl China virus*, ToLCCNV)^[6]、台湾番茄曲叶病毒(*Tomato leaf curl Taiwan virus*, ToLCTWV)^[7]、烟草曲茎病毒(*Tobacco curly shoot virus*, TbCSV)^[8]和中国番木瓜曲叶病毒(*Papaya*

收稿日期: 2021-04-01; 修回日期: 2021-10-22

基金项目: 黔农科院青年基金[2018]81 号; 黔农科院青年科技基金[2020]01 号

作者简介: 李 淳, 男, 助理研究员, 主要从事植物病害研究。E-mail: 1029317480@qq.com

通信作者: 王莉爽, 女, 副研究员, 主要从事植物病害研究。E-mail: wwllss520@163.com

leaf curl China virus, PaLCuCNV)^[9] 9种。而目前我国尚未有苾麻花叶病毒(*Ramie mosaic virus*, RaMV)危害番茄的报道。因此,对这一新的番茄病毒的危害,应予以足够的重视以确保我国番茄产业的健康良性发展。按照 ICTV 最新分类标准,苾麻花叶病毒是双生植物真菌病毒目(*Geplafuvirales*)、双生病毒科(*Geminiviridae*)、菜豆金色黄花叶病毒属(*Begomovirus*)成员^[10],大多数菜豆金色花叶病毒属病毒具有双组分的基因组,即 DNA-A 和 DNA-B,大小在 2.5~2.8 kb 之间。国内外对双生病毒的研究主要集中在基因组结构、传毒介体、传播途径与寄主的互作等方面。Chen 等^[11]报道了苾麻花叶病毒在中国广东地区侵染西番莲。Peng 等^[12]研究发现,苾麻花叶病毒对地中海型烟粉虱行为的改变存在性别差异,雌性烟粉虱的传毒效率明显高于雄性。SHEN 等^[13]研究发现,蛋白激酶 SnRK1 的过量表达能使植物对双生病毒的抗性增强,沉默 SnRK1 会增加双生病毒的易感性,SnRK1 还能直接磷酸化双生病毒蛋白以减少感染。Kanakala 等^[14]研究报道,烟粉虱亲环素 B(CypB)和热休克 70 蛋白(hsp70)在病毒传播途径上与 TYLCV 在烟粉虱中肠内相互作用并共位点定位,这 2 种蛋白在病毒传播过程中都有重要作用。目前,国内尚未见到苾麻花叶病毒侵染番茄的相关报道,明确该病毒的株系和变异情况对制定相关的防控策略具有重要的指导作用。笔者运用 PCR 扩增得到了 RaMV 的 DNA-A 和 DNA-B,分析了该分离物与其他地区及其他作物上分离物的系统进化关系,并分析了不同地区 RaMV 各基因的核苷酸一致性,以期科学防控 RaMV 提供依据。

1 材料与方法

1.1 材料

1.1.1 感病样品采集与试验 疑似番茄病毒病样品于 2019 年秋季采自贵州省关岭县,品种为金石头番茄 D6689(来源于贵阳粒丰种子有限公司代理)。保存在-80℃冰箱。以未发病的健康番茄植株叶片作为阴性对照。试验于 2020 年 6—7 月在贵州省植物保护研究所植物病理实验室进行。

1.1.2 试剂 TransStart® FastPfu DNA Polymerase、pEASY®-Blunt Simple Cloning Kit、EasyPure® Quick Gel Extraction Kit、2×Easy Taq®PCR SuperMix(Transgen biotech, AS111)、Trans2K® Plus DNA Marker 购自北京全式金生物有限公司;其他生化试剂及普

通化学试剂均为进口或国产分析纯试剂。

1.2 方法

1.2.1 总 DNA 提取 番茄叶片样本总 DNA 提取采用 CTAB 法。

1.2.2 PCR 扩增与测序 采用刘勇等^[15]报道的 *Begomovirus* 通用引物 BegoAFor1 (5'-TGYGARG-GICCITGYAARGTYCARTC-3') 和 BegoARev1 (5'-ATHCCMDCHATCKTBCTITGCAATCC-3') 进行番茄疑似病毒病样品扩增,酶采用 2×Easy Taq®PCR SuperMix。反应程序为 95℃ 3 min; 95℃ 15 s, 50℃ 15 s, 72℃ 1 min 12 s, 35 个循环; 72℃ 5 min。

采用 Li 等^[16]设计的 RaMV 的 DNA-A 特异性引物 J4F (5'-CATGTATCGGAAGCCCAAGATG-3') 和 J4R (5'-ATGGGCCTGTACGTCCAAGC-3') 扩增 DNA-A, 体系为 Template 2 μL, Forward Primer (10 μmol·L⁻¹) 1 μL, Reverse Primer (10 μmol·L⁻¹) 1 μL, TransStart® FastPfu DNA Polymerase 1 μL, 5X TransStart® FastPfu Buffer 10 μL, Nuclease-free Water 35 μL, Total volume 50 μL。反应程序为 95℃ 3 min; 95℃ 15 s, 50℃ 15 s, 72℃ 3 min, 35 个循环; 72℃ 5 min。

设计了 RaMV 的 DNA-B 特异性引物 RaMV-B-F (5'-TGATCAAGTCCCAGAGGAGATT-GAATGC-3') 和 RaMV-B-R (5'-AAGGACGAT-GATAAGAATGGACTGTAC-3') 扩增 DNA-B, 体系为 Template 2 μL, Forward Primer (10 μmol·L⁻¹) 1 μL, Reverse Primer (10 μmol·L⁻¹) 1 μL, TransStart® FastPfu DNA Polymerase 1 μL, 5 × TransStart® FastPfu Buffer 10 μL, Nuclease-free Water 35 μL, Total volume 50 μL。反应程序为 95℃ 3 min; 95℃ 15 s, 50℃ 15 s, 72℃ 3 min, 35 个循环; 72℃ 5 min。

PCR 扩增产物经回收纯化后克隆到 pEASY®-Blunt Simple Cloning Kit 载体,转化到大肠杆菌 DH5α 感受态细胞中,经过菌落 PCR 鉴定后,选取阳性克隆进行测序,引物合成及测序由重庆擎科兴业生物科技有限公司完成。

1.2.3 序列分析 利用 DNAMAN 和 BioEdit 对不同地区,不同作物上的 RaMV 的 DNA-A 和 DNA-B 及其编码的各基因进行核苷酸序列相似性比较。运用 MEGA 7.0 的邻接法(Neighbor-joining, NJ)构建基于 DNA-A 和 DNA-B 全长核苷酸序列的系统发育进化树,构建 DNA-A 和 DNA-B 系统发育进化树采用的双生病毒分离物序列来源见表 1 和表 2。

表 1 不同地区 *Begomovirus* DNA-A 分离物及其在国际基因库中收录的情况

GeneBank 登录号	分离物	来源	寄主	年份
EU596959	RaMV-Hainan	中国海南	苜蓿	2008
NC_010791	RaMV-Hainan	中国海南	苜蓿	2008
KC171650	RaMV-Guangdong	中国广东	苜蓿	2012
EF125190	RaMV-Fujian	中国福建	烟草	2006
FN396969	RaMV-Jiangsu	中国江苏	苜蓿	2009
FN396971	RaMV-Zhejiang	中国浙江	苜蓿	2009
KX885030	RaMV-Fujian	中国福建	苜蓿	2016
KC171652	RaMV-Guangdong	中国广东	苜蓿	2012
NC_030699	Ramie mosaic Yunnan virus	中国云南	苜蓿	2016
NC_004044	Tomato yellow leaf curl China virus	中国北京	番茄	2002
JF502373	Cotton leaf curl Burewala virus	印度	棉花	2011
NC_003722	Tobacco curly shoot virus	美国	番茄	2002
NC_003896	Tomato leaf curl virus	澳大利亚	番茄	2002
FM877473	African cassava mosaic virus	布基纳法索	木薯	2008
NC_038963	Tomato latent virus	美国	番茄	2014
NC_014510	Tomato leaf deformation virus	西班牙	番茄	2009
NC_038469	Tomato interveinal chlorosis virus	美国	番茄	2011
KC706535	Sida micrantha mosaic virus	巴西	番茄	2013
NC_038438	Abutilon golden mosaic Yucatan virus	美国	苘麻	2012
NC_019569	Bean chlorosis virus	西班牙	菜豆	2011
KT214373	Alfalfa leaf curl virus	法国	苜蓿	2015

表 2 不同地区 *Begomovirus* DNA-B 分离物及其在国际基因库中收录的情况

GeneBank 登录号	分离物	来源	寄主	年份
KC171651	RaMV-Guangdong-Hn	中国广东	苜蓿	2012
KC171653	RaMV-Guangdong-GD	中国广东	苜蓿	2012
FN396972	RaMV-Zhejiang-Z1	中国浙江	苜蓿	2009
FJ874926	RaMV-Fujian	中国福建	烟草	2009
FN396970	RaMV-Jiangsu-J4	中国江苏	苜蓿	2009
HQ317135	Clerodendrum golden mosaic virus	中国云南	赅桐	2009
NC_011347	Clerodendrum golden mosaic China virus	中国	合欢	2008
FN668379	African cassava mosaic virus	民主刚果	木薯	2010
JX244177	Mungbean yellow mosaic virus	越南	绿豆	2012
NC_003709	Watermelon chlorotic stunt virus	美国	西瓜	1998
NC_019568	Bean chlorosis virus	西班牙	菜豆	2011
MK087039	Tomato interveinal chlorosis virus	巴西	番茄	2018
NC_001508	Tomato golden mosaic virus	美国		2000
MH836314	Squash leaf curl China virus	印度	西葫芦	2018
NC_001933	Indian cassava mosaic virus	印度	木薯	1993
NC_004825	Loofa yellow mosaic virus	越南	丝瓜	2002

注:NC_001508 在 GeneBank 中未标明寄主,且原始文献中亦未标明寄主,故不可查。

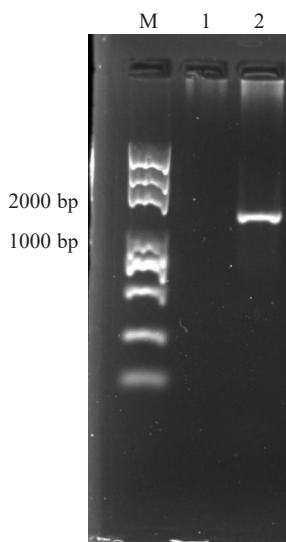
2 结果与分析

2.1 疑似双生病毒感染的样品检测

用双生病毒通用引物 BegoAFor1/BegoARev1 对提取的总 DNA 进行扩增,得到 1200 bp 产物(图 1),回收后连接至 T 载体,克隆后送样测序,经过 Blast 比对,确认其为 RaMV 序列。

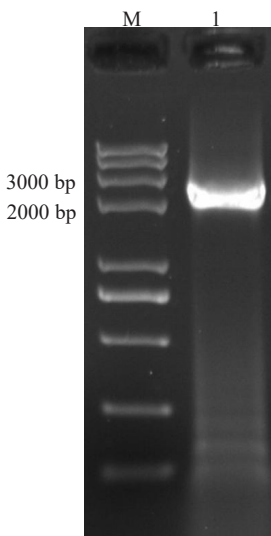
2.2 RaMV 的 DNA-A 和 DNA-B 的全长基因组的克隆与序列分析

以 J4F/J4R 扩增 DNA-A,得到大小 2737 bp 的条带(图 2),以 RaMV-B-F/RaMV-B-R 扩增 DNA-B,得到大小 2709 bp 的条带(图 3),产物经回收、连接、克隆后送样测序,比对结果表明,其序列为 RaMV 序列,具有菜豆金色花叶病毒属病毒基因结构的典型特征。图 4 显示,该病毒 DNA-A 基因组具有 6 个开放阅读框,病毒链上有 AV1(编码外壳蛋白 CP)和 AV2(编码移动相关蛋白),互补链上 AC1(编码 Rep 蛋白,转录激活及复制相关),AC3



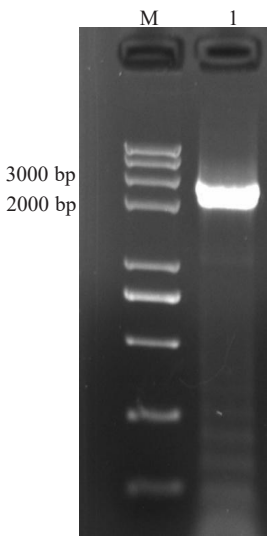
注:M 为 2 kb plus marker;1 为阴性对照;2 为样品。

图 1 番茄疑似 *Begomovirus* 样品检测



注:M 为 2 kb plus marker;1 为样品。

图 2 *RaMV*-GZ DNA-A 基因组扩增



注:M 为 2 kb plus marker;1 为样品。

图 3 *RaMV*-GZ DNA-B 基因组扩增

(编码 REn 蛋白,增强复制)和 AC4(沉默抑制子);图 5 显示,DNA-B 具有 2 个开放阅读框,病毒链有 BV1(编码核穿梭蛋白 NSP),互补链有 BC1(编码运动蛋白 MP)。

对病毒编码的 DNA-A 和 DNA-B 及各个基因进行核苷酸序列相似性比较(表 3、4),结果表明,其 DNA-A 与各地的分离物的相似性相差不大,一致

性在 94.7%~95.5% 之间,与 *RaMV*- Zhejiang- Z1 (FN396971)、*RaMV*- Jiangsu- J4 (FN396969) 和 *RaMV*-Fujian (EF125190) 的一致性都是 95.5%;而体现在基因方面,则在 AC2 最为保守,一致性在 96.3%~98.0%之间,与 *RaMV*-Guangdong(KC171652) 的一致性最高,达到了 98%;在 AV2 变异性最高,一致性在 91.9%~96.7% 之间,*RaMV*- Guangdong

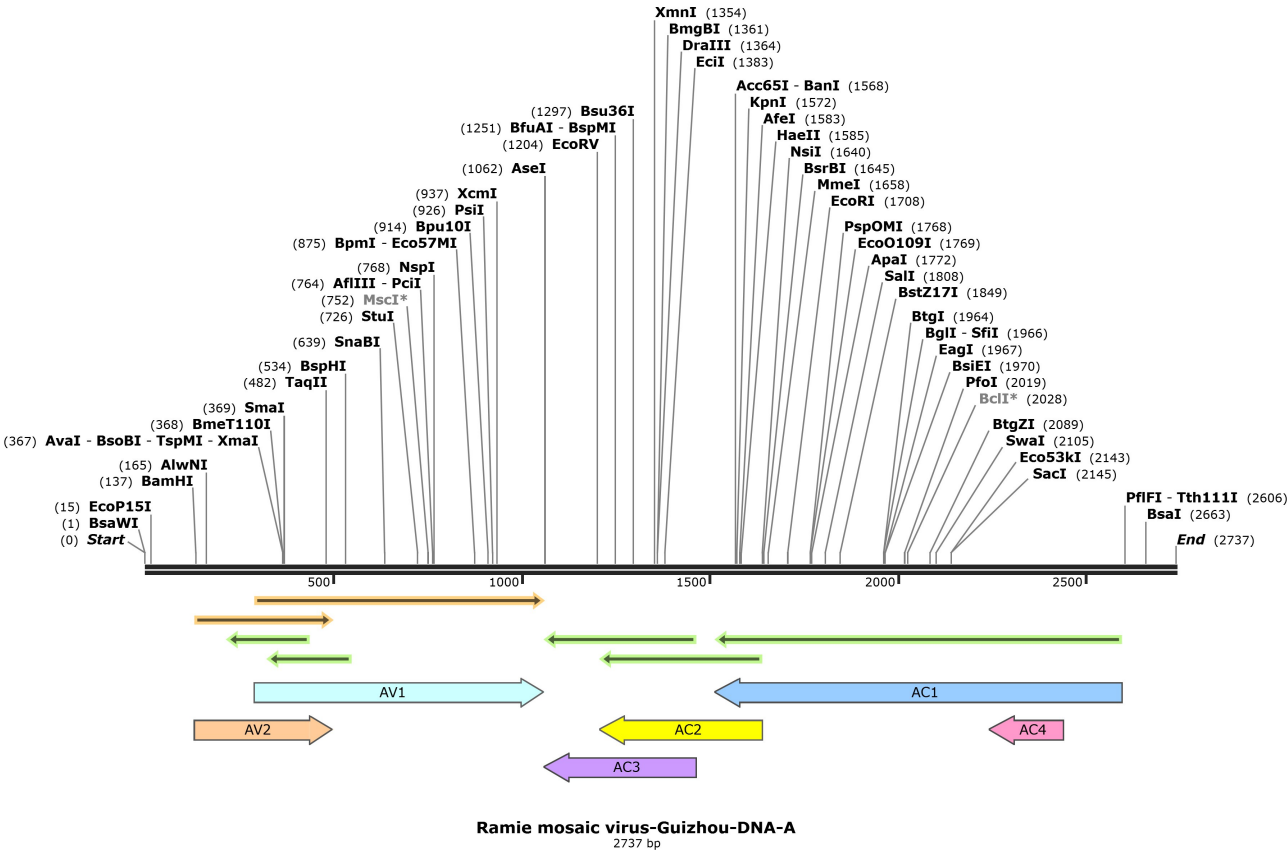


图 4 SnaGene DNA-A 全序列分析图

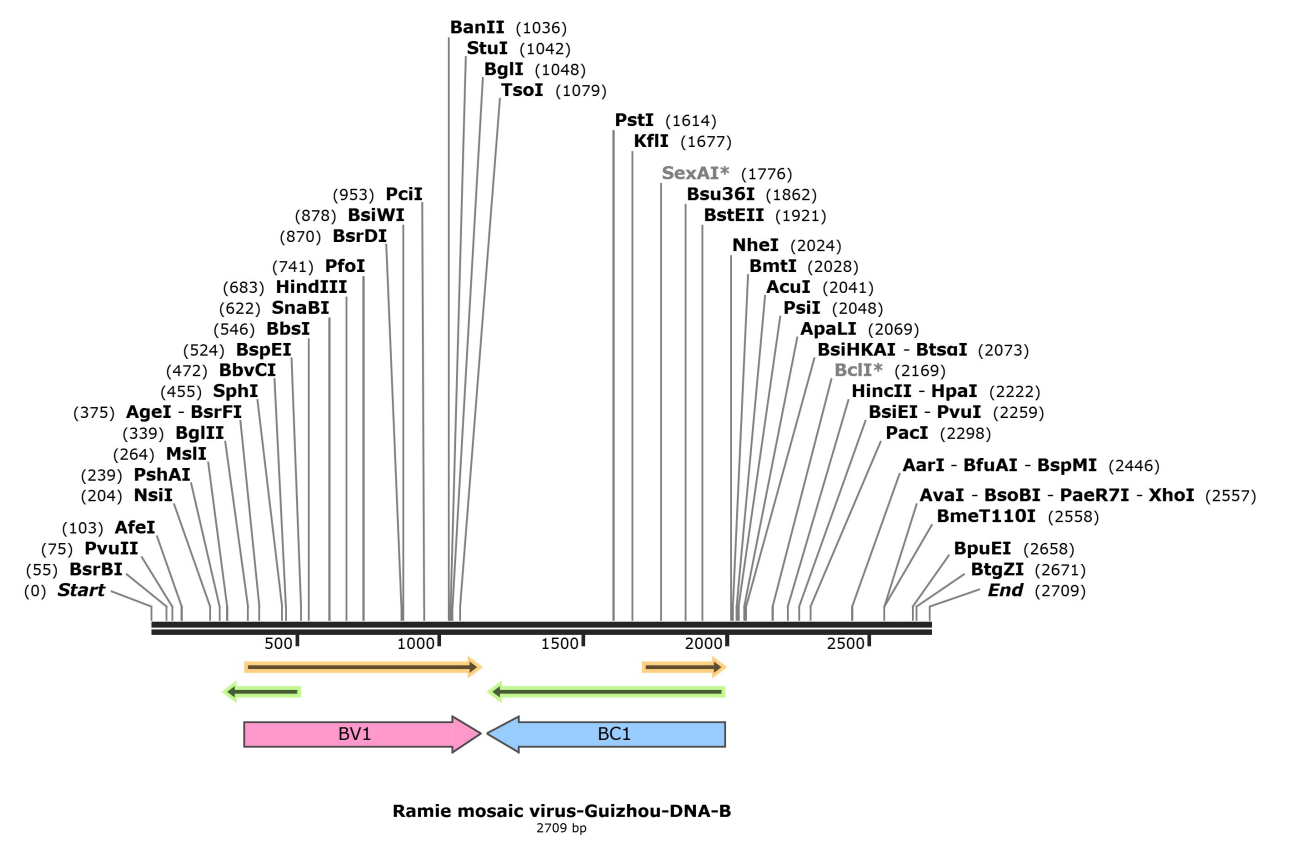


图5 SnaGene DNA-B 全序列分析图

表3 DNA-A 及其编码基因序列相似性比较								%
分离物名称及登录号	分离地点	DNA-A	AC1	AC2	AC3	AC4	AV1	AV2
RaMV-Jiangsu-J4(FN396969)	江苏	95.5	95.0	97.8	96.5	93.4	94.8	96.5
RaMV-Zhejiang-Z1(FN396971)	浙江	95.5	96.4	96.8	96.0	96.5	94.7	96.7
RaMV-Fujian(EF125190)	福建	95.5	95.6	97.0	96.5	96.5	95.0	93.8
RaMV-Fujian(KX885030)	福建	95.1	94.4	97.8	96.3	94.4	95.3	96.7
RaMV-Guangdong(KC171652)	广东	94.7	95.0	98.0	97.0	95.5	93.9	91.9
RaMV-Hainan(EU596959)	海南	94.9	94.7	96.3	97.3	92.9	94.8	94.0
RaMV-Guangdong(KC171650)	广东	95.2	95.3	97.0	97.8	96.5	94.4	94.9
RaMV-Hainan(NC_010791)	海南	94.9	94.7	96.3	97.3	92.9	94.8	94.0

表4 DNA-B 及其编码基因序列相似性比较					%
分离物名称及登录号	分离地点	DNA-B	BC1	BV1	
RaMV-Fujian(FJ874926)	福建	91.3	91.6	92.4	
RaMV-Guangdong-GD(KC171653)	广东	90.6	92.2	91.8	
RaMV-Guangdong-Hn(KC171651)	广东	92.4	93.4	93.1	
RaMV-Jiangsu-J4(FN396970)	江苏	90.8	91.2	91.6	
RaMV-Zhejiang-Z1(FN396972)	浙江	90.4	92.2	91.6	

(KC171652)的变异性最高,一致性为91.9%。DNA-B的相似性则相对低一些,一致性在90.4%~92.4%之间,最高为RaMV- Guangdong- Hn (KC171651);BC1和BV1的一致性分别为91.2%~

93.4%和91.6%~93.1%,一致性最高的都是RaMV-Guangdong-Hn(KC171651)。

2.3 RaMV的DNA-A和DNA-B的系统发育进化树分析

为进一步分析贵州番茄RaMV-GZ分离物与已经报道的各RaMV分离物及其他Begomovirus的亲缘关系,选取了来自国内8个地区的RaMV的DNA-A分离物,同时选取了国内外不同地区已经报道其他13类Begomovirus的DNA-A作为外组利用MEGA7.0软件构建系统进化树(图6)。结果显示,RaMV-GZ的DNA-A与中国其他地区的

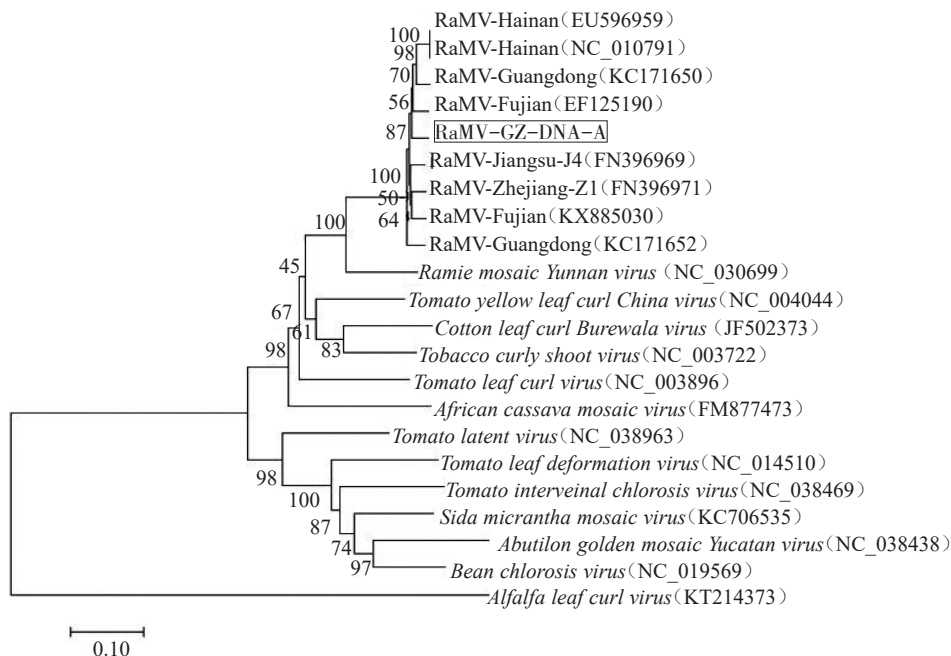


图 6 基于 *Begomovirus* DNA-A 相似性构建的系统发育进化树

RaMV DNA-A 序列都聚在一个小的分支上。同时，RaMV-GZ 的 DNA-A 与 *Ramie mosaic Yunnan virus* 的 DNA-A 亲缘关系也较近。

选取了来自国内 5 个地区的 RaMV 的 DNA-B

分离物，以及国内外 11 类 *Begomovirus* 的 DNA-B 作为外组构建系统进化树(图 7)。结果显示，RaMV-GZ 的 DNA-B 与中国不同地区的 RaMV 的 DNA-B 的序列都聚在一个小的分支上，其与 *Clero-*

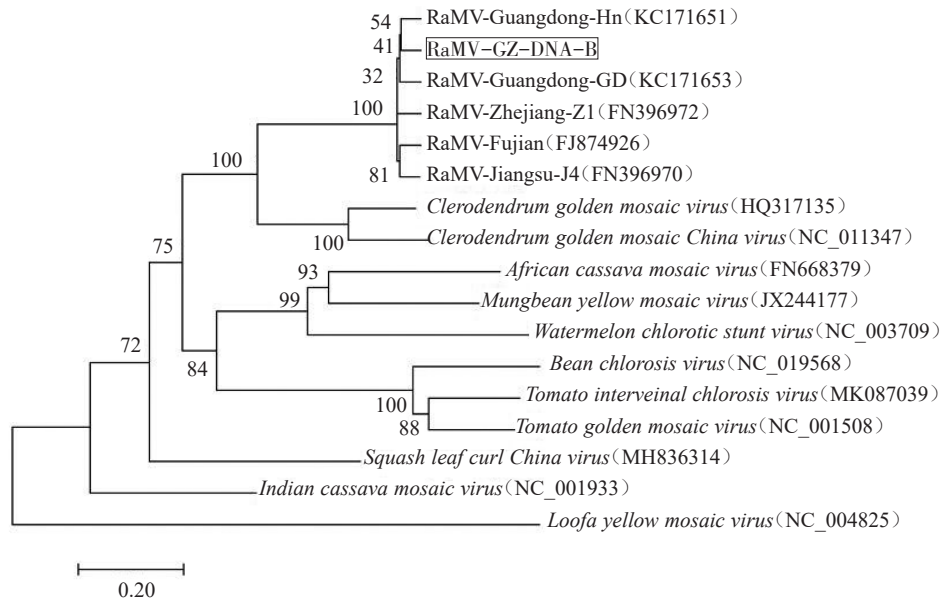


图 7 基于 *Begomovirus* DNA-B 相似性构建的系统发育进化树

dendrum golden mosaic virus 及 *Clerodendrum golden mosaic China virus* 的亲缘关系也较近。结合 DNA-A 的系统发育进化树分析结果，贵州侵染番茄的 RaMV 与中国不同地区不同寄主的 RaMV 分离物的亲缘关系较近，且地域差异不明显。

3 讨论与结论

据报道，RaMV 的寄主有苧麻和烟草^[16]及西番莲^[11]，而该病毒侵染番茄在我国未见报道。从结果分析，RaMV-GZ 的 DNA-A 与已报道的 RaMV 分

离物的一致性在 94.7%~95.5%, DNA-B 的一致性为 91.2%~93.4%。在双生病毒科病毒同源性比较中, 同源性大于 89%被认为是同一病毒的不同株系, 在此基础上, 基因组序列同源性大于 94%, 则被认为是同一株系的不同分离物^[17]。因此, 可以认为 RaMV-GZ 的 DNA-B 的变异较大, 其能侵染番茄也可能是由于 DNA-B 的变异引起的, 具体的机制有待进一步研究。

我国已报道的 RaMV 主要分布于江苏、浙江^[16]、广东^[11]等地, 而在贵州番茄上的发现是属于在新的地区新的作物上发现了该病毒。笔者通过 PCR 扩增得到了 RaMV-GZ 的 DNA-A 和 DNA-B 全长, 并阐明了其基因组结构, 通过 Blast 比对发现 DNA-A 与 RaMV- Zhejiang- Z1 (FN396971)、RaMV- Jiangsu- J4 (FN396969) 和 RaMV- Fujian (EF125190) 的一致性都是 95.5%, DNA-B 与 RaMV- Guangdong- Hn (KC171651) 一致性为 92.4%, 通过构建系统进化树确定该分离物 DNA-A 和 DNA-B 都属于 RaMV。从地域性差异来说, 比较的几个 RaMV 分离物虽然属于不同地区, 但相似性都比较高, 都在 90%以上, 说明这些分离物可能有共同的来源。本试验结果对贵州乃至西南地区 RaMV 的防控、抗病育种等工作具有重要意义。

双生病毒的复合侵染是其遗传重组的重要来源, 同时也能加重侵染的症状。田间调查显示非洲木薯花叶病毒 (*African cassava mosaic virus*, ACMV) 和东非木薯花叶病毒乌干达毒株 (*East African cassava mosaic virus*, EACMV-UG) 复合侵染, 2 种病毒的协同作用引起木薯花叶病的大流行, 导致了巨大的经济损失^[18]。而 RNA 病毒和 DNA 病毒的复合侵染也会导致症状的加重, 如番茄褪绿病毒 (*Tomato chlorosis virus*, ToCV) 与 TYLCV 在山东及江苏番茄上复合侵染导致番茄病毒病症状加重^[19-20], 且烟粉虱可同时携带这 2 种病毒传播^[21]。在本试验中笔者未发现 DNA 病毒或 RNA 病毒的复合侵染, 但在同地区的其他样品中检测出了 TYLCV 和 ToCV (本文中未显示结果), 不排除有复合侵染的可能性, 应对此予以重视。

笔者首次对侵染贵州番茄的 RaMV 进行分子鉴定和序列分析, 明确 RaMV 贵州分离物的分子特征, 为 RaMV 在我国的传播扩散、自然寄主鉴定和遗传进化分析等方面研究提供了基础, 同时也为番茄抗病新品种的选育提供了科学依据。

参考文献

- [1] WU J B, DAI F M, ZHOU X P. First report of *tomato yellow leaf curl virus* in China[J]. Plant Disease, 2006, 90(10): 1359.
- [2] 何自福, 虞皓, 罗方芳. 广东番茄曲叶病毒 G3 分离物基因组 DNA-A 的分子特征[J]. 植物病理学报, 2005, 35(3): 208-213.
- [3] CUI X F, TAO X R, XIE Y, et al. A DNA β associated with *tomato yellow leaf curl China virus* is required for symptom induction[J]. Journal of Virology, 2004, 78(24): 13966-13974.
- [4] GUO W, YANG X L, XIE Y, et al. *Tomato yellow leaf curl Thailand virus*-[Y72] from Yunnan is a monopartite *begomovirus* associated with DNA β [J]. Virus Genes, 2009, 38(2): 328-333.
- [5] ZHANG H, HU G J, ZHOU X P. Molecular characterization of *tomato leaf curl Hainan virus*, a new *begomovirus*, and evidence for recombination[J]. Journal of Phytopathology, 2010, 158(11/12): 829-832.
- [6] YANG X L, GUO W, MA X Y, et al. Molecular characterization of *tomato leaf curl China virus*, infecting tomato plants in China, and functional analyses of its associated betasatellites[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2011, 77(9): 3092-3101.
- [7] MUGHIRA R B, LIU S S, ZHOU X. *Tomato yellow leaf curl virus* and *tomato leaf curl Taiwan virus* invade south-east coast of China[J]. Journal of Phytopathology, 2008, 156(4): 217-221.
- [8] 李正和, 李桂新, 谢艳, 等. 云南番茄曲叶病是由烟草曲茎病毒引起的[J]. 病毒学报, 2002, 18(4): 355-361.
- [9] ZHANG H, MA X Y, QIAN Y J, et al. Molecular characterization and infectivity of *papaya leaf curl China virus* infecting tomato in China[J]. Journal of Zhejiang University Science B (Biomedicine and Biotechnology), 2010, 11(2): 109-114.
- [10] 洪健, 谢礼, 张仲凯, 等. ICTV 最新十五级分类阶元病毒分类系统中的植物病毒[J]. 植物病理学报, 2021, 51(2): 143-162.
- [11] CHEN L J, SUN D L, LU Y L, et al. First report of *ramie mosaic virus* on passion fruit in Guangdong, southern China[J]. Journal of Plant Pathology, 2020, 102(4): 1305.
- [12] PENG J, XIE G, ZHANG S B, et al. Higher *ramie mosaic virus* transmission efficiency by females than by males of *Bemisia tabaci* MED[J]. Scientific Reports, 2020, 10(1): 525.
- [13] SHEN W, HANLEY-BOWDOIN L. SnRK1: a versatile plant protein kinase that limits *geminivirus* infection[J]. Current Opinion in Virology, 2021, 47: 18-24.
- [14] KANAKALA S, KONTSEDALOV S, LEBEDEV G, et al. Plant-mediated silencing of the whitefly *bemisia tabaci* cyclophilin B and heat shock protein 70 impairs insect development and virus transmission[J]. Frontiers in Physiology, 2019, 10: 557.
- [15] 刘勇, 李凡, 李月月, 等. 侵染我国主要蔬菜作物的病毒种类、分布与发生趋势[J]. 中国农业科学, 2019, 52(2): 239-261.
- [16] LI J, ZHANG X Y, QIAN Y J, et al. Molecular characterization of *ramie mosaic virus* isolates detected in Jiangsu and Zhejiang provinces, China[J]. Acta Virologica, 2010, 54(3): 225-228.
- [17] 姜静, 王银磊, 李亚茹, 等. 江苏省及其他地区番茄黄化曲叶病毒的分子鉴定及序列分析[J]. 江苏农业学报, 2018, 34(1): 238-240.
- [18] ZINGA I, CHIROLEU F, LEGG J P, et al. Epidemiological assessment of cassava mosaic disease in central African republic reveals the importance of mixed viral infection and poor health of plant cuttings[J]. Crop Protection, 2013, 44: 6-12.
- [19] 赵黎明, 李刚, 刘永光, 等. 番茄褪绿病毒与番茄黄化曲叶病毒复合侵染的分子鉴定[J]. 中国蔬菜, 2014(12): 15-20.
- [20] 吴淑华, 李廷芳, 赵文浩, 等. 江苏省番茄黄化曲叶病毒和褪绿病毒复合侵染的分子检测[J]. 园艺学报, 2016, 43(1): 89-99.
- [21] 代惠洁, 程琳, 竺晓平, 等. 烟粉虱传播的番茄褪绿病毒和番茄黄化曲叶病毒对不同番茄品种的复合侵染[J]. 植物保护学报, 2017, 44(3): 453-459.