

# 小西葫芦黄花叶病毒甜瓜分离物的基因组及其侵染性克隆

刘莉铭<sup>1,2</sup>, 彭斌<sup>1</sup>, 康保珊<sup>1,2</sup>, 吴会杰<sup>1,2</sup>, 刘茜<sup>1,2</sup>, 古勤生<sup>1,2</sup>

(1. 河南省果树瓜类生物学重点实验室·中国农业科学院郑州果树研究所 郑州 450009;  
2. 中国农业科学院中原研究中心 河南新乡 453500)

**摘要:** 病毒侵染性克隆是病毒与寄主互作研究的有力工具, 分析了小西葫芦黄花叶病毒(zucchini yellow mosaic virus, ZYMV)甜瓜分离物 CH-87 的基因组序列和分子变异, 构建了具有侵染性的全长 cDNA 克隆。结果显示, CH-87 分离物基因组全长为 9592 nt, 与其他分离物的全基因组核苷酸和多聚蛋白氨基酸的序列一致性平均值分别为 91.42%、96.45%。基于 CP 蛋白和多聚蛋白氨基酸序列的系统进化分析显示, CH-87 分离物与美国的 BL-67 南瓜分离物亲缘关系最近, 与中国的 CN:Lc:17 丝瓜分离物亲缘关系次之, 均聚于亚组 V 中。接种试验显示, CH-87 分离物的克隆具有侵染性, 能系统侵染甜瓜、黄瓜、西瓜和西葫芦, 经接种产生的病毒后代也具有侵染性。

**关键词:** 小西葫芦黄花叶病毒; 甜瓜分离物; 基因组; 侵染性克隆

中图分类号: S652 文献标志码: A 文章编号: 1673-2871(2023)12-009-07

## The genome and infectious clone of zucchini yellow mosaic virus melon isolate

LIU Liming<sup>1,2</sup>, PENG Bin<sup>1</sup>, KANG Baoshan<sup>1,2</sup>, WU Huijie<sup>1,2</sup>, LIU Xi<sup>1,2</sup>, GU Qinsheng<sup>1,2</sup>

(1. Henan Key Laboratory of Fruit and Cucurbit Biology/Zhengzhou Fruit Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Zhengzhou 450009, Henan, China; 2. Zhongyuan Research Center, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Xinxiang 453500, Henan, China)

**Abstract:** Viral infectious clone is a powerful tool for studying the interaction between virus and host. In this study, the genome sequence of zucchini yellow mosaic virus (ZYMV) melon isolate CH-87 was cloned and analyzed, and its full-length cDNA clone was constructed. The results showed that the genome of isolate CH-87 was 9592 nt in length, and the average nucleotide and amino acid sequence identities between CH-87 and other isolates were 91.42% and 96.45%, respectively. Phylogenetic analysis based on CP and polyprotein amino acid sequences showed that CH-87 was most closely related to isolate BL-67 from The United States, followed by isolate CN:Lc:17 from China, and they all clustered in subgroup V. The inoculation showed that the infectious clone was successfully constructed, and it could systematically infect melon, cucumber, watermelon and zucchini. The progeny produced from the clone was infectious by mechanical inoculation.

**Key words:** Zucchini yellow mosaic virus; Melon isolate; Genome; Infectious clone

小西葫芦黄花叶病毒(zucchini yellow mosaic virus, ZYMV)属于马铃薯 Y 病毒属(*Potyvirus*), 通过蚜虫、机械接触和种子进行传播, 主要侵染甜瓜、黄瓜、西瓜、西葫芦等瓜类作物, 引起植株生长缓慢、矮化、花叶、蕨叶、新叶变小、果实畸形等, 造成巨大经济损失, 严重制约瓜果产业的可持续发展。该病毒于 1981 年在意大利首次发现<sup>[1]</sup>, 1991 年在我国新疆首次报道<sup>[2]</sup>, 目前在世界范围内广泛分布<sup>[3-4]</sup>。

获得 ZYMV 不同分离物的序列信息, 分析其系统进化关系, 可以了解它们的发生、起源及变异规律, 为防控病害发生提供重要理论依据<sup>[5-15]</sup>。病毒侵染性克隆的获得使 RNA 病毒能够在 DNA 水平上应用基因工程手段研究病毒各基因功能及致病机制。前期笔者团队(中国农业科学院郑州果树研究所西瓜甜瓜病虫害防控课题组)从河南临颖的甜瓜发病植株中分离获得 ZYMV 分离物 CH99/87(CH-87), 并对

收稿日期: 2023-08-15; 修回日期: 2023-11-01

基金项目: 河南省科技攻关项目(202102110075); 国家现代农业产业技术体系(CARS-25-2023-G20); 中国农业科学院科技创新工程(CAAS-ASTIP-2022-ZFRI-09)

作者简介: 刘莉铭, 女, 助理研究员, 主要从事西甜瓜病害研究。E-mail: liuliming@caas.cn

通信作者: 古勤生, 男, 研究员, 主要从事西甜瓜病害绿色防控研究。E-mail: guqinsheng@caas.cn

其外壳蛋白基因进行了克隆和序列分析<sup>[16]</sup>。笔者在此基础上拟通过扩增获得该分离物的全基因组序列,以分析与其他 ZYMV 分离物之间的序列一致性和系统进化关系,为深入开展该病毒的遗传多样性分析和进化机制研究奠定基础。同时通过构建全长 cDNA 克隆,分析该克隆在不同瓜类作物上的侵染性,为在瓜类作物上开展该病毒的分子致病性和寄主抗病性等研究提供参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料

试验于 2021 年 4—9 月在中国农业科学院郑州果树研究所进行,ZYMV 分离物 CH-87 分离自甜

瓜发病植株,由中国农业科学院郑州果树研究所西瓜甜瓜病虫害防控课题组鉴定和保存。

### 1.2 载体构建

取约 0.1 g 甜瓜发病叶片,提取叶片总 RNA 并合成 cDNA,具体操作参照 RNAsimple 总 RNA 提取试剂盒和 PrimeScript™ RT reagent Kit with gDNA Eraser 说明书。根据 NCBI 数据库中已知 ZYMV 分离物的全基因组序列信息,设计 4 对引物 HF-Z-1F/Z-1R、Z-2F/Z-2R、Z-3F/Z-3R、Z-4F/HF-Z-4R(表 1),以 cDNA 为模板,对分离物 CH99/87 的全基因组进行分段扩增。利用 NE-Builder 高保真 DNA 组装预混液将获得的 4 个 PCR 产物与经 *Stu* I 和 *Sma* I 双酶切处理的植物表

表 1 试验所用引物

Table 1 Primers used in the study

引物名称	序列(5'-3')	用途
HF-Z-1F	GTTTCATTTTCATTTGGAGAGGAAATTGAAACAAATCACAAAGACTAC	构建 pXT1-ZYMV
Z-1R	CATGTACTCGGGTCGTGAT	构建 pXT1-ZYMV
Z-2F	ATCACGACCCGAGTACATG	构建 pXT1-ZYMV
Z-2R	TGRCATTGAACGTGCACTCC	构建 pXT1-ZYMV
Z-3F	GGAGTGCACGTTCAATGYCA	构建 pXT1-ZYMV
Z-3R	GATCCATTCCACAGACCCYTT	构建 pXT1-ZYMV
Z-4F	AARGGTCTGTGGAATGGATC	构建 pXT1-ZYMV
HF-Z-4R	TGGAGATGCCATGCCGACCCTTTTTTTTTTTTTTTTTTTTTTTTAGGCTTGCAAACGGAGTC	构建 pXT1-ZYMV
Z-8284F	GAGGCTATTGCGCTGCGA	RT-PCR 检测和探针合成
Z-T7-9337R	TAACATCACGTGCAGTGTGC	RT-PCR 检测和探针合成
Z-8927F	GGTGCATTGAAAATGGCACG	RT-PCR 检测和探针合成

达载体 pXT1(由南京农业大学陶小荣教授馈赠)进行同源重组、转化、菌液 PCR 筛选、测序验证,最终获得含有 CH-87 全基因组的 cDNA 克隆 pXT1-ZYMV。

### 1.3 序列分析

对 pXT1-ZYMV 进行测序、拼接,获得 CH-87 分离物的全基因组序列。利用 Mega X 中的 Clustal W 对 CH-87 分离物与 NCBI 数据库中已知 ZYMV 分离物的序列进行比对,再用 BioEdit 软件进行序列一致性分析<sup>[17]</sup>。以西瓜花叶病毒(watermelon mosaic virus, WMV, AY437609)为外组,分别基于 CP 蛋白和多聚蛋白的氨基酸序列,利用 Mega X 软件中的邻接法(Neighbor-Joining, NJ)对 ZYMV 分离物进行系统进化分析<sup>[18]</sup>。

### 1.4 侵染性分析

试验于 2021 年 6—8 月在中国农业科学院郑州果树研究所西瓜甜瓜病虫害防控课题组温室进行。其中,甜瓜品种为白玫,由新疆农业科学院哈密瓜研

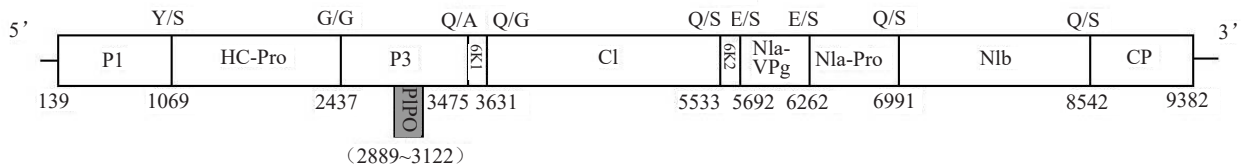
究中心提供;黄瓜品种为津研 4 号,种子购自天津科润农业科技股份有限公司;西瓜品种为郑抗 2 号,由中国农业科学院郑州果树研究所提供;西葫芦品种为欧诺,种子购自太谷区雨润谷禾种业有限公司。当以上瓜类作物植株培养至子叶完全展开时用于试验。将 pXT1-ZYMV 利用液氮冻融法转入农杆菌 GV3101 菌株中,利用菌液 PCR 筛选获得阳性克隆,随后进行扩大培养和接种检测,并将发病叶片进一步进行摩擦接种分析,每次接种甜瓜、黄瓜、西瓜、西葫芦各 8 株,3 次重复,以接种诱导缓冲液的植株为对照,具体农杆菌培养、诱导和接种方法参照刘莉铭等<sup>[19]</sup>。待接种 28 d 后,利用引物 Z-8284F/Z-T7-9337R 对发病叶片进行 RT-PCR 扩增,分析 pXT1-ZYMV 在不同瓜类作物中的侵染性,以 Z-8927F/Z-T7-9337R 为引物,对 CH-87 分离物基因组的 8927~9337 nt 区域进行扩增,PCR 产物经体外转录获得地高辛标记的 RNA 探针,利用 dot blot 方法进一步检测植株叶片中 ZYMV 的侵染情况。

## 2 结果与分析

### 2.1 ZYMV 分离物 CH-87 的基因组

CH-87 基因组全长为 9592 nt, 它的 5'UTR 和 3'UTR 分别对应基因组的 1~138 nt 和 9382~9592 nt, 全基因组编码 1 个由 3080 个氨基酸组成的多聚蛋白 (139~9381 nt, 9243 nt), 经蛋白酶切割, 形成 10 个成熟的蛋白质, 包括 P1 (139~1068 nt, 930 nt, 310 aa)、HC-Pro (1069~2436 nt, 1368 nt, 456 aa)、P3 (2437~

3474 nt, 1038 nt, 346 aa)、6K1 (3475~3630 nt, 156 nt, 52 aa)、CI (3631~5532 nt, 1902 nt, 634 aa)、6K2 (5533~5691 nt, 159 nt, 53 aa)、Nla-VPg (5692~6261 nt, 570 nt, 190 aa)、Nla-Pro (6262~6990 nt, 729 nt, 243 aa)、Nlb (6991~8541 nt, 1551 nt, 517 aa) 和 CP (8542~9378 nt, 837 nt, 279 aa), P3 编码区内部通过 +2 移码产生 PIPO (2889~3122 nt, 234 nt)。其具体基因组结构如图 1 所示, GenBank 登录号为 MN296124。



注:方框下面的数字代表不同区域的第一核苷酸位置,方框上方的大写字母表示预测的裂解位点。

图 1 ZYMV 分离物 CH-87 的基因组结构示意图

Fig. 1 Schematic representation of ZYMV isolate CH-87 genome organization

### 2.2 分离物 CH-87 序列分析

序列一致性分析表明,分离物 CH-87 与其他分离物的全基因组核苷酸序列一致性平均值为 91.42%, 与美国 BL-67 分离物一致性最高, 为 97.60%, 与韩国分离物 KR-PE 和 KR-PS 一致性次之, 与澳大利亚分离物 Gld-1 和 Knx-22 一致性最低 (表 2)。分离物 CH-87 与其他分离物的多聚蛋白氨基酸序列一致性平均值为 96.45%, 与美国 BL-67 分离物一致性最高, 为 99.30%, 与韩国分离物 BR1 一致性次之, 与新加坡分离物 Singapore 一致性最低 (表 2)。

基于 ZYMV CP 蛋白氨基酸序列的系统进化分析结果显示, 供试 45 个 ZYMV 分离物可以分为 A、B 两组, A 组由来自 17 个国家的 40 个分离物组成, B 组由来自新加坡和澳大利亚的西葫芦和西葫芦分离物组成 (图 2)。其中, A 组进一步聚类为 5 个亚组 I~V。亚组 I 由来自斯洛伐克、印度、捷克、西班牙、埃及、阿根廷、伊朗、土耳其、伊拉克、以色列、澳大利亚和中国台湾的西葫芦、大豆、西印度黄瓜、笋瓜、南瓜、黄瓜和甜瓜分离物组成, 亚组 II 由来自澳大利亚和日本的西瓜、黄瓜、西葫芦、帽儿瓜分离物组成, 亚组 III 由来自意大利、澳大利亚和特立尼达和多巴哥的西葫芦、甜瓜和南瓜分离物组成, 亚组 IV 由来自土耳其、韩国和中国的西葫芦和南瓜分离物组成, 亚组 V 由来自韩国、中国和美国的甜瓜、南瓜、丝瓜和芝麻分离物组成。而笔者获得的

CH-87 分离物与美国南瓜分离物 (BL-67) 亲缘关系最近, 与中国丝瓜分离物 (CN:Lc:17)、芝麻分离物 (zz) 和韩国的 3 个南瓜分离物 (BR1、KR-PE、KR-PS) 亲缘关系次之, 它们均聚于亚组 V 中 (图 2)。

基于 ZYMV 多聚蛋白氨基酸序列的系统进化分析结果显示, 供试 ZYMV 分离物也可以分为 2 组 (图 3), 与图 2 系统进化分析结果相比, 两者的 B 组分离物成员一致, A 组亚组成员组成中有所差异, 其中, CH-87 分离物与美国南瓜分离物 (BL-67) 亲缘关系最近, 与中国丝瓜分离物 (CN:Lc:17) 亲缘关系次之, 而与中国芝麻分离物 (zz) 和韩国的 3 个南瓜分离物亲缘关系稍远。

### 2.3 分离物 CH-87 全长 cDNA 克隆的侵染性

将 CH-87 的全长 cDNA 克隆 pXT1-ZYMV 经农杆菌介导的方法接种甜瓜、黄瓜、西瓜和西葫芦植株。接种后 1 周左右, 甜瓜接种植株开始产生花叶症状, 接种后 2 周左右, 甜瓜花叶明显, 黄瓜、西瓜和西葫芦接种植株开始产生症状 (图 4-A)。随着接种时间的延长, 甜瓜、西瓜和西葫芦接种植株发病逐渐严重, 植株矮化明显, 叶片花叶严重、畸形、叶缘呈锯齿状 (图 4-B)。利用一步 RT-PCR 方法对发病植株中 ZYMV 的侵染情况进行检测, 并经 dot blot 进一步分析, 确认发病植株均被 ZYMV 所侵染 (图 4-C~D)。将甜瓜发病叶片通过摩擦接种方式进一步接种

表2 ZYMV分离物CH-87与其他分离物全基因组核苷酸和氨基酸的序列一致性  
Table 2 The identity of nucleotide sequences and amino acid sequences of complete genome between ZYMV isolate CH-87 and other isolates

编号	GenBank 登录号	分离物名称	来源	全基因组核苷酸一致性/%	多聚蛋白氨基酸一致性/%
1	AB188115	Z5-1	日本	92.40	97.00
2	AB369279	RDA	韩国	93.90	97.30
3	AF014811	Singapore	新加坡	83.20	90.90
4	AY278998	KR-PA	韩国	94.20	97.60
5	AY278999	KR-PE	韩国	96.30	97.70
6	AY279000	KR-PS	韩国	96.30	97.90
7	DQ124239	Kuchyna	斯洛伐克	92.10	97.10
8	EF062582	NAT	以色列	92.20	97.40
9	JN183062	ZYMV-Fars	伊朗	91.60	97.00
10	KF976712	H	捷克	92.20	97.40
11	KF976713	SE04T	斯洛伐克	92.30	97.40
12	KT598222	10itSDE	阿根廷	91.80	96.50
13	KT778297	AP Gherkin	印度	91.50	96.90
14	KU198853	SANRU	伊朗	91.90	96.60
15	KU528623	IKA	伊朗	91.10	95.20
16	KX421104	zz	中国	93.90	97.70
17	KX499498	Vera	西班牙	92.40	97.30
18	KX664482	ZYMV-WS	中国	93.40	97.30
19	MF072712	ZYMV-Trini1	特立尼达和多巴哥	91.20	96.40
20	MF072713	ZYMV-Trini2	特立尼达和多巴哥	91.10	96.40
21	MF072714	ZYMV-Trini3	特立尼达和多巴哥	91.10	96.40
22	MF072715	ZYMV-Trini4	特立尼达和多巴哥	91.20	96.40
23	MF684760	Kurdistan	伊朗	92.10	97.10
24	MG967620	SB02	印度	91.10	96.20
25	MH042024	BR1	韩国	95.70	99.00
26	MK033873	CN: Cm:17	中国	92.20	97.00
27	MK033874	CN: Lc:17	中国	95.60	98.90
28	MK124612	BL-67	美国	97.60	99.30
29	MK956829	Z-104	意大利	92.40	97.40
30	MN296124	Cvn-1	中国	91.70	96.70
31	MN598562	Cvn-5	澳大利亚	91.70	96.70
32	MN598564	Cvn-14	澳大利亚	91.70	96.90
33	MN598565	Cvn-17	澳大利亚	91.70	96.90
34	MN598567	Gld-1	澳大利亚	81.20	91.30
35	MN598571	Knx-22	澳大利亚	81.20	91.20
36	MN598572	Knx-23	澳大利亚	81.30	91.20
37	MN598577	Per-1	澳大利亚	81.30	91.20
38	MN598579	Qld-5	澳大利亚	91.60	96.90
39	MN598580	Qld-6	澳大利亚	92.10	97.00
40	MT383108	Egz	埃及	91.30	95.20
41	MT882336	ZYMV-Iq	伊拉克	93.10	97.80
42	MW345248	Demre	土耳其	91.70	96.90
43	MW345249	Y21	土耳其	94.50	97.50
44	MW345250	ER2-8	土耳其	91.80	96.90
45	NC_003224	TW-TN3	中国台湾	92.20	97.30
平均值				91.42	96.45

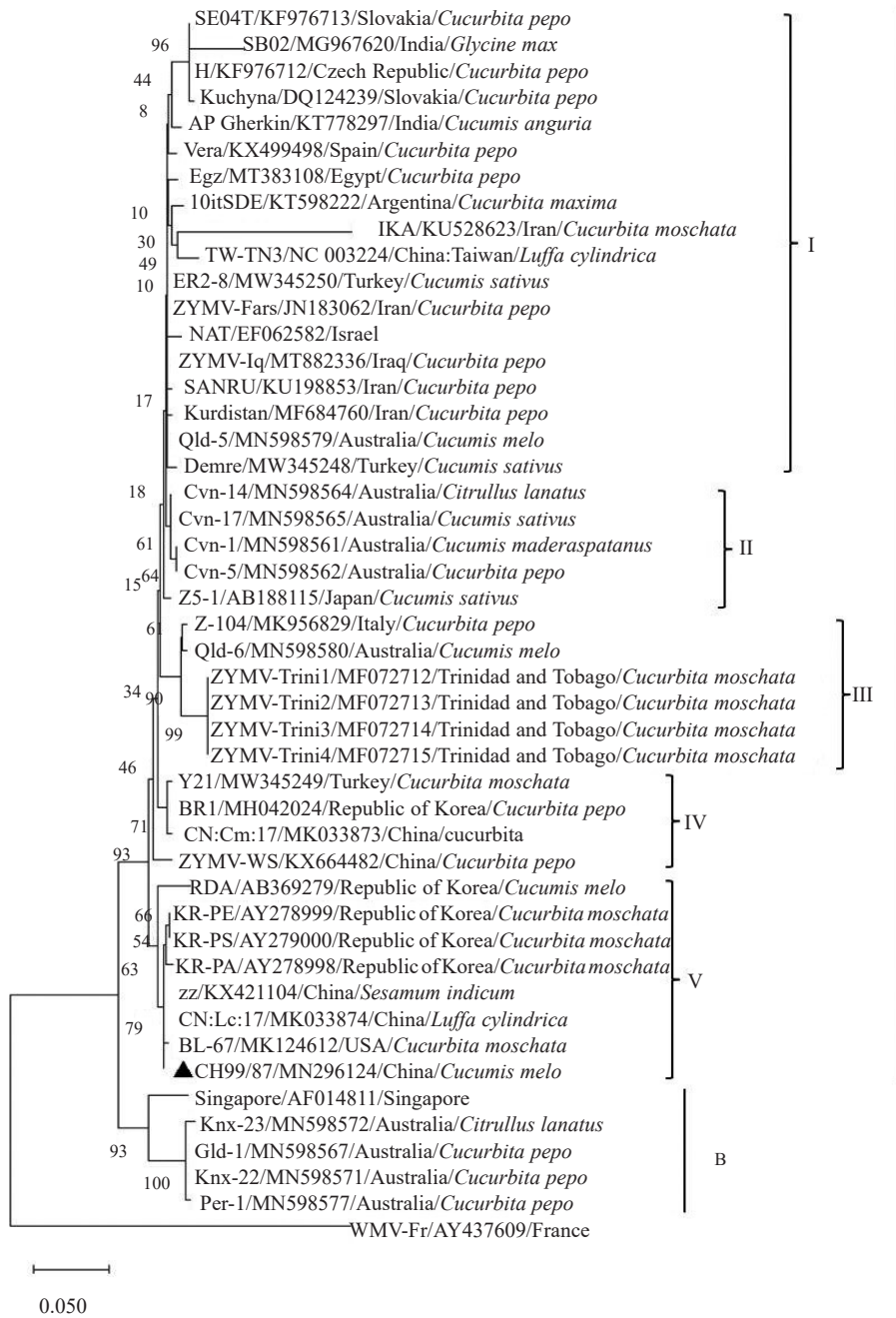


图 2 基于 CP 蛋白氨基酸序列的 ZYMV 分离物系统进化分析  
 Fig. 2 Phylogenetic analysis of ZYMV isolates based on the amino acid sequences of CP

甜瓜和西瓜植株,在接种后 1~2 周,所有接种植株也均可发病,经 PCR 分析进一步证实了 ZYMV 的侵染。以上结果说明分离物 CH-87 的侵染性克隆构建成功,该克隆在 4 种供试瓜类作物上均可系统侵染,并产生典型的花叶症状。

### 3 讨论与结论

笔者基于 CP 蛋白和多聚蛋白的氨基酸序列对 ZYMV 进行了系统进化分析,发现亚洲的日本、新加坡、韩国、以色列、伊朗、印度、中国、伊拉克、

土耳其分离物分散分布于 A 组中的 3 个或 4 个亚组和 B 组中,欧洲的斯洛伐克、捷克、西班牙、意大利分离物分布于 A 组中的 2 个亚组中,而来自不同国家和地区多个寄主分离物则分散分布于 A 组各亚组或 B 组中,即各组是有多个来自不同寄主的分离物组成,而并非由单个寄主分离物组成,说明 ZYMV 在进化上与地域差异和寄主范围不相关,与付晶晶等<sup>[11]</sup>报道一致。另外,通过对比本研究的两组系统进化分析结果,发现 CH-87 分离物与 zz、KR-PA、KR-PS、KR-PE 等这些分离物的

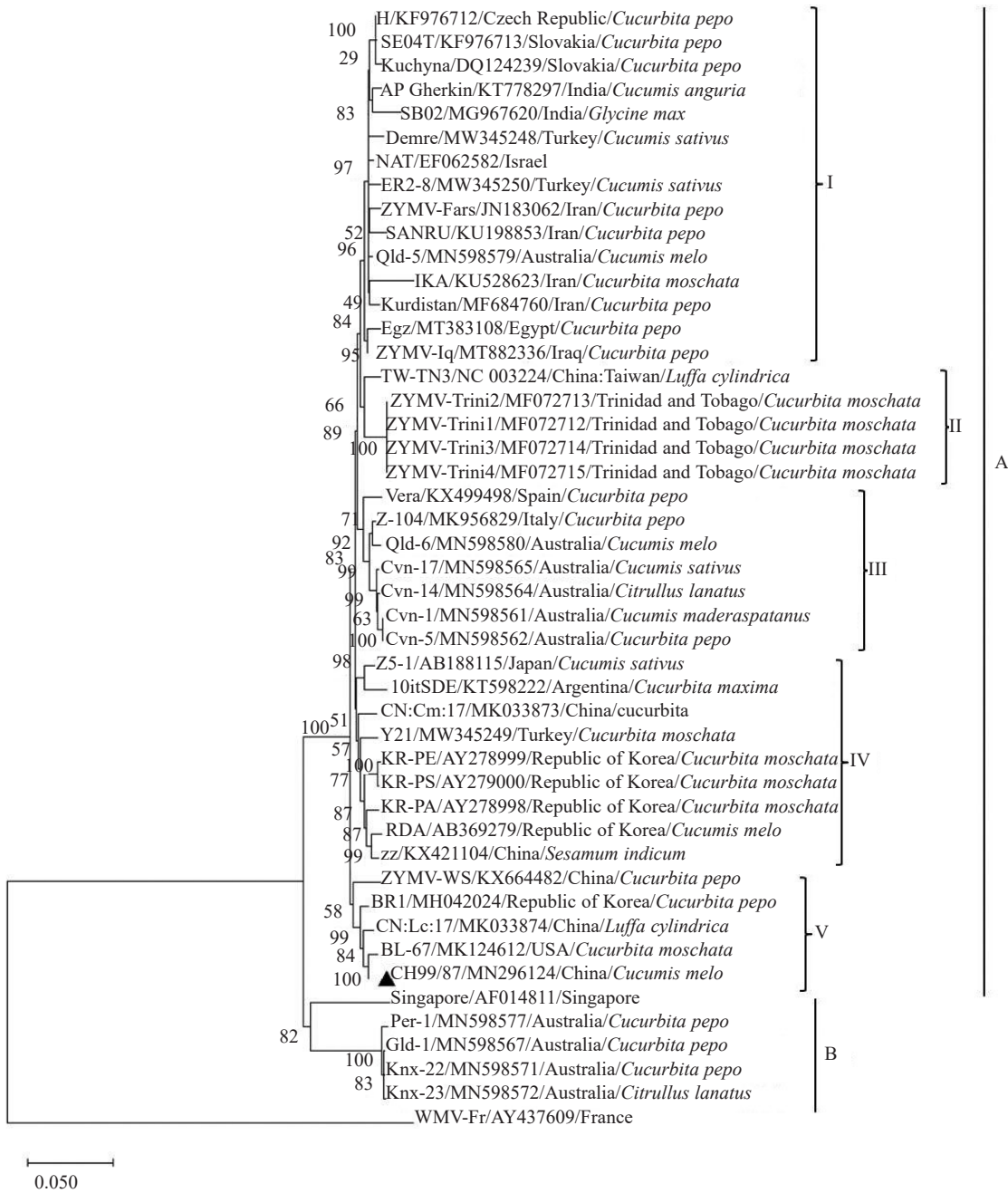


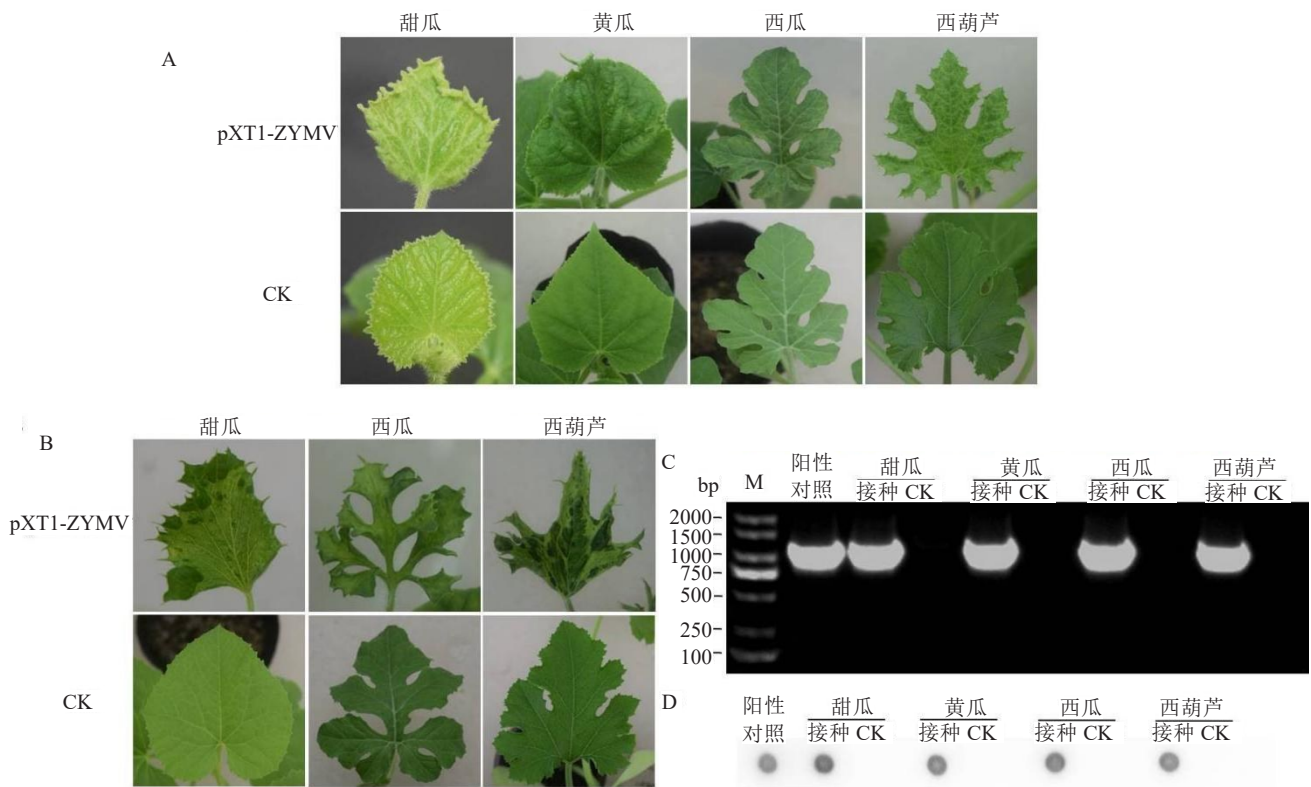
图3 基于多聚蛋白氨基酸序列的 ZYMV 分离物系统进化分析

Fig. 3 Phylogenetic analysis of ZYMV isolates based on the amino acid sequences of ployprotein

亲缘关系远近有所差异。已有研究者发现,基于单一区域序列的分析难以准确反映马铃薯 Y 病毒属成员的系统进化关系<sup>[13, 20-21]</sup>,笔者在本研究中进一步证实了基于单一区域序列进行进化分析的局限性。

针对 ZYMV 序列进行的多项研究表明,不同分离物之间存在不同程度的序列差异,其中尤以 P1 保守性最差<sup>[12-13, 22]</sup>。ZYMV 侵染性克隆的获得使人们可以开展该病毒分子致病性相关工作,以揭示不同分离物之间的序列差异在病毒致病性中

所起的作用及对寄主范围的影响。目前已有 ZYMV 侵染性克隆成功构建的报道<sup>[23-25]</sup>,笔者在本研究中针对甜瓜分离物 CH-87 进行了侵染性克隆的构建,并通过接种试验证实了该克隆在 4 种瓜类作物上的适用性。另外,在此侵染性克隆的基础上,笔者已成功表达了 eGFP 报告基因<sup>[19]</sup>。笔者的试验对该分离物的基因组信息的详细描述和系统分析为更好地将该分离物的侵染性克隆和 eGFP 重组克隆应用于瓜类作物相关研究提供了基础。



注:A.甜瓜、黄瓜、西瓜和西葫芦接种 pXT1-ZYMV 15 d 后所产生的症状;B.甜瓜、西瓜和西葫芦接种 pXT1-ZYMV 28 d 后所产生的症状;C和D.甜瓜、黄瓜、西瓜和西葫芦发病叶片的 PCR 检测和斑点杂交结果。

图4 ZYMV 分离物 CH-87 cDNA 克隆的侵染性

Fig. 4 Infectivity of ZYMV isolate CH-87 cDNA clone

参考文献

[1] LISA V, BOCCARDO G, DELLAVALLE G, et al. Characterization of a potyvirus that causes zucchini yellow mosaic[J]. Phytopathology, 1981, 71(7):667-672.

[2] 郑光宇,董涛. 在新疆发生的小西葫芦黄化花叶病毒的研究初报[J]. 植物病理学报, 1991, 21(1):72.

[3] 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.

[4] YANG X L, LI Y Z, WANG A M. Research advances in potyviruses: From the laboratory bench to the field[J]. Annual Review of Phytopathology, 2021, 59:1-29.

[5] GLASA M, SVOBODA J, NOVÁKOVÁ S. Analysis of the molecular and biological variability of Zucchini yellow mosaic virus isolates from Slovakia and Czech Republic[J]. Virus Genes, 2007, 35(2):415-421.

[6] SPADOTTI D M, WASSANO D T, REZENDE J A M, et al. Biological and molecular characterization of Brazilian isolates of Zucchini yellow mosaic virus[J]. Scientia Agricola, 2015, 72:187-191.

[7] 王志江,杨海燕,向本春,等. 小西葫芦黄花叶病毒石河子分离物的分子变异[J]. 石河子大学学报(自然科学版), 2015, 33(6):677-682.

[8] NASR-ELDIN M A, ABDELKADER H S, ABO-SENNA A S, et al. Characterization and phylogenetic analysis of Zucchini yellow mosaic virus infecting Cucurbita pepo in Egypt[J]. Journal of American Science, 2016, 12(3):93-104.

[9] 赵芹,谢大森,何晓明,等. 广东地区冬瓜感染的小西葫芦黄花叶病毒检测及其外壳蛋白基因多样性分析[J]. 园艺学报, 2016, 43(1):151-160.

[10] 刘嘉裕,戴良英,刘勇,等. 长沙地区南瓜的小西葫芦黄花叶病毒检测及其分子进化分析[J]. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2017, 43(3):274-281.

[11] 付晶晶,杨彩霞,韩彤,等. 小西葫芦黄花叶病毒辽宁分离物的鉴定与序列分析[J]. 福建农林大学学报(自然科学版), 2017, 46(5):488-494.

[12] MAGHAMNIA H R, HAJIZADEH M, AZIZI A. Complete genome sequence of Zucchini yellow mosaic virus Strain Kurdistan, Iran[J]. 3 Biotech, 2018, 8(3):147.

[13] 王健,冀树娴,王莹,等. 小西葫芦黄花叶病毒山东南瓜和丝瓜分离物全基因组序列分析[J]. 园艺学报, 2019, 46(4):784-796.

[14] BUBICI G, NAVARRO B, CARLUCCIO A V, et al. Genomic sequence variability of an Italian Zucchini yellow mosaic virus isolate[J]. European Journal of Plant Pathology, 2020, 156(1):325-332.

[15] CHINNARAJA C, MOUNIKA K, ADESH R, et al. Genome characterization of zucchini yellow mosaic virus infecting cucurbits reveals the presence of a new genotype in Trinidad and Tobago in the Caribbean region[J]. Archives of Virology, 2021,

(下转第 32 页)