

幽影病毒属病毒的研究现状与展望

李 凡^{1,2}, 林奇英², 陈海如^{1*}, 谢联辉^{2*}

(¹云南农业大学 农业生物多样性与病虫害控制教育部重点实验室 昆明 650201)

(²福建农林大学植物病毒研究所 福州 350002)

摘 要 幽影病毒是一类较为特殊的植物病毒,其基因组不编码外壳蛋白,因此不形成通常的病毒粒体结构。这类病毒可以通过机械摩擦方式传播,在黄症病毒的帮助下也可以通过蚜虫传播。幽影病毒属病毒由 7 个确定种和 3 个暂定成员组成,烟草丛顶病毒是目前国内发现的幽影病毒属唯一成员。幽影病毒的寄主范围较窄,体外抗性也较差。幽影病毒感染病组织中含有大量 dsRNA。有些病毒还含有卫星 RNA。幽影病毒的基因组为单分体的 + ssRNA,编码 4 个非结构蛋白,其中的 ORF3 蛋白在病毒 RNA 的稳定性及寄主体内的长距离运输中起到非常重要的作用。文章综述了国内外幽影病毒的研究现状,并对未来的相关研究趋势和研究领域进行了展望。

关键词: 幽影病毒;黄症病毒;生物学特性;dsRNA;基因组结构

中图分类号:Q939.46 S432.41 文献标识码:A 文章编号:0001-6209(2006)06-1033-05

幽影病毒(umbraviruses)与其它植物病毒的不同之处在于,这类病毒的基因组不含编码外壳蛋白(coat protein,CP)的基因,在感病植株体内不形成病毒粒体结构。自然条件下,幽影病毒感染的植物体内常常发现有黄症病毒(luteoviruses)复合侵染,幽影病毒必须依靠黄症病毒进行蚜虫传播;另外,虽然幽影病毒的基因组为单分体的 + ssRNA,但被其感染的植物体内含有丰富的两条分子量约为 4.5kb 和 1.4kb 的与病毒相关的 dsRNA,根据这些特征,1995 年起将这类特殊的植物病毒归为幽影病毒属(Umbravirus,本文统称为“幽影病毒”)^[1]。幽影病毒的属名 Umbravirus 源自拉丁语的 umbra,即“影子、阴影”,借指幽影病毒在自然界的存活必须依赖一种辅助病毒的存在^[2]。幽影病毒的辅助病毒通常为黄症病毒科病毒(Luteoviridae,本文统称为“黄症病毒”)。因此,自然条件下幽影病毒往往和黄症病毒复合侵染引起植物病害,如花生丛簇病毒(Groundnut rosette virus,GRV)和花生丛簇协助病毒(Groundnut rosette assistor virus,GRAV)复合侵染引起花生丛簇病^[3]。烟草丛顶病毒(Tobacco bushy top virus,TBTV)与烟草扭脉病毒(Tobacco vein distorting virus,TVDV)复合侵染引起烟草丛顶病^[4]。虽然有些幽影病毒的分布有一定的局限性,但病毒感染的往往给当地经济造成了极大的损失,如烟草丛顶病自 1993 年开始在我国云南发生以来,截至 2001 年,已累计发病 51300hm²,直接经济损失高达 2.1 亿元^[5]。虽然幽影病毒引起的植物病害在我国不常见,但由于这些病原物的特殊性,加之病害在局部地区几度流行并造成严重危害,国内外学者对幽影病毒开展了大量研究并取得很大进展,在此对其研究现状作一概述,并就未来幽影病毒及其所致病害的研究趋势和主要研究领域进行展望。

1 幽影病毒属成员

幽影病毒属病毒由 7 个确定种和 3 个暂定成员组成。7 个确定种为:胡萝卜拟斑驳病毒(Carrot mottle mimic virus,CMoMV)、胡萝卜斑驳病毒(Carrot mottle virus,CMoV)、花生丛簇病毒(GRV)、莴苣小斑驳病毒(Lettuce speckles mottle virus,LSMV)、豌豆耳突花叶病毒 2 号(Pea enation mosaic virus-2,PEMV-2)、烟草丛顶病毒(TBTV)和烟草斑驳病毒(Tobacco mottle virus,TMoV),胡萝卜斑驳病毒为该属代表种;而向日葵皱缩病毒(Sunflower crinkle virus,SuCV)、向日葵黄斑病毒(Sunflower yellow blotch virus,SuYBV)和烟草黄脉病毒(Tobacco yellow vein virus,TYVV)为幽影病毒属的暂定成员^[6]。PEMV-2、CMoV 和/或 CMoMV 在很多国家均有发现^[7,8],而其它幽影病毒只在一些局部地区发生,如 GRV 只在一些非洲国家发生^[9]。TBTV 仅非洲和亚洲的部分国家有报道^[10,11],TBTV 也是目前我国所报道的幽影病毒属的唯一成员。

目前幽影病毒属病毒尚未确定科的归属。由于幽影病毒属病毒基因组编码的 ORF2 蛋白的部分氨基酸序列与番茄丛矮病毒科(Tombusviridae)的香石竹斑驳病毒属(Carmovirus)、香石竹病毒属(Dianthovirus)、玉米褪绿斑驳病毒属(Machlomovirus)、坏死病毒属(Necrovirus)以及番茄丛矮病毒属(Tombusvirus)等病毒的 RdRp 的相似性最高,因此, Taliansky 等^[2]认为幽影病毒属病毒可能是番茄丛矮病毒科的成员,或与番茄丛矮病毒科病毒的亲缘关系较近。

2 幽影病毒的生物学特性

幽影病毒可以通过机械接种方式传染,在辅助病毒黄症

基金项目:国家自然科学基金(30060052);云南省自然科学基金(2000C0013Q)

* 通讯作者。陈海如, Tel: 13908854041, 谢联辉, Tel: 86-591-83769714, Fax: 86-591-83769704, E-mail: xielh@fjau.edu.cn

作者简介:李 凡(1970-),男,云南凤庆人,副教授,博士,主要从事植物病毒学研究。E-mail: fanlikm@126.com

收稿日期:2005-12-08,接受日期:2006-01-23,修回日期:2006-04-10

病毒的帮助下还可以通过蚜虫以持久性(循环型,非增殖)方式传播,而单独的幽影病毒不能通过蚜虫传播^[6]。病株粗汁液摩擦接种试验结果表明,GRV在室温或-20℃条件下的保毒期为1d,而在4℃条件下为3~15d,稀释限点为 10^{-2} ~ 10^{-3} ^[12]。在单独感染CMoV的克氏烟(*Nicotiana clevelandii*)叶片或汁液里,-14℃下冻存4h后CMoV的侵染性即丧失,而在CMoV及其辅助病毒胡萝卜红叶病毒(*Carrot red leaf virus*, CRLV)共同感染的细叶芹叶片里,-18℃冻存1个月后CMoV仍然可以保持侵染性^[13]。室温条件下,TBTv的钝化温度为68~70℃,稀释限点为 10^{-4} ~ 10^{-5} ,体外保毒期为5~7d;TBTv的寄主范围较窄,仅限于茄科,未发现粘斑寄主^[14,45]。

与体外抗性较差相反的是,幽影病毒虽然没有外壳蛋白保护,但裸露的病毒基因组RNA却可以在寄主植物体内稳定存在且大量增殖。这些特性显示幽影病毒RNA的稳定性可能与一些能对它们提供保护的结构有关。在CMoV、PEMV-2、GRV、LSMV和TBTv等感染的细胞质、液泡或部分病毒纯化产物中发现一些膜状结构,这些结构可能与病毒的复制有关和/或对裸露的病毒RNA提供保护作用^[6,46-48]。

3 与幽影病毒相关的 dsRNA

从幽影病毒感染的病组织中经常可以检测到丰富的与病毒相关的dsRNA,通常有两条dsRNA:dsRNA-1(4.2~4.8kb)和dsRNA-2(1.1~1.5kb)^[6],这些dsRNA本身没有侵染性,但加热变性后可以侵染植株^[5,49],表明具侵染性的是病毒的ssRNA。从感染GRV的病组织中可以检测到3条主要的dsRNA,分别是4.6kb的dsRNA-1、1.3kb的dsRNA-2和0.9kb的dsRNA-3,其它几条微量的dsRNA也常常出现在感病材料中,而健康植物检测不到这些dsRNA^[12,20]。核酸杂交及生物学接种试验结果表明,dsRNA-1和dsRNA-2可能是GRV基因组、亚基因组ssRNA的双链复制型,而dsRNA-3可能是卫星RNA的双链复制型。缺少dsRNA-3(卫星RNA)的GRV在花生上不产生或仅在叶尖产生短暂的褪绿症状,而dsRNA-1和dsRNA-3同时接种的花生植株则表现出典型持久的丛簇症状,表明卫星RNA在GRV感染的花生植株中对症状的发生发展起着极其重要的作用^[20],而且,不同的卫星RNA分离物可以在植株上产生不同的症状^[21]。卫星RNA(dsRNA-3)对于GRV的蚜虫传播同样起着重要的作用,GRV的蚜虫传播除了必须有GRAV的参与外,GRV卫星RNA的存在也是一个重要的条件,GRV不能被蚜虫从同时感染了GRAV和GRV但缺少卫星RNA的植株传播到其它植株^[22]。然而,并不是每一种幽影病毒的蚜虫传播都必须有卫星RNA的参与,如PEMV-2的RNA被其辅助病毒豌豆耳突花叶病毒1号(*Pea enation mosaic virus-1*, PEMV-1)的CP包裹或蚜虫传播均不需卫星的参与^[23],而且有些幽影病毒如CMoMV至今尚未发现卫星。

有趣的是,在对真菌传的甜菜坏死黄脉病毒(*Beet necrotic yellow vein virus*, BNYVV)的研究中也发现,卫星RNA的存在显著改善了甜菜多粘菌(*Polymyxa betae*)传播BNYVV的效

率^[22]。从GRV和BNYVV的卫星对病毒介体传播的影响来看,卫星虽然对辅助病毒的增殖不是必须的,但对辅助病毒的其它一些重要生物功能还是具有一定的作用。因此,有的卫星和其辅助病毒之间也存在一种相互依赖的关系,GRV和BNYVV或许可以成为研究植物病毒及其卫星相互作用的一种模式病毒。

4 幽影病毒与黄症病毒的特殊关系

在大多数情况下,黄症病毒一些功能的发挥并不需要幽影病毒的存在。但幽影病毒对黄症病毒却是一种绝对的依赖关系,每一种幽影病毒都必须在一种特定的黄症病毒帮助下才能进行蚜虫传播,而蚜虫传播可能是幽影病毒在自然条件下最主要的传播方式。研究发现,黄症病毒可以将幽影病毒的RNA异源包裹进黄症病毒基因组编码的CP组成的衣壳里,从而形成可以被蚜虫传播的杂合病毒颗粒,如CMoV、LSMV的RNA必须被相应的黄症病毒的外壳蛋白包裹后才可以由蚜虫传播^[13,46],而只有GRV的基因组RNA及其卫星RNA同时被GARV的CP包装的情况下,GRV才能被黑豆蚜(*Aphis craccivora*)传播^[22]。正是由于幽影病毒裸露的RNA被黄症病毒的外壳蛋白包裹,才使得幽影病毒的RNA在介体昆虫的消化道和体腔内免受RNA酶的攻击。

对CMoV的研究也显示了黄症病毒的CP对幽影病毒的蚜虫传播的必要性。无论是单独感染还是复合侵染,桃蚜(*Myzus persicae*)都不会传播CMoV和CRLV,但桃蚜却可以传播另外两种黄症病毒——甜菜西方黄化病毒(*Beet western yellows virus*, BWYV)和马铃薯卷叶病毒(*Potato leafroll virus*, PLRV)。令人惊奇的是,当植株中同时感染CMoV和BWYV或PLRV时,桃蚜也可以传播CMoV^[13]。结果暗示,同为黄症病毒的BWYV或PLRV的外壳蛋白可以替代CRLV的外壳蛋白,包裹CMoV的基因组RNA从而被桃蚜传播。这种能够改换辅助病毒和蚜虫介体的能力,实际上扩大了能够传播幽影病毒的介体种类,这些对于幽影病毒在自然条件下的存活和传播都是非常有意义的,当然,这也增加了人们对这类病害进行防治的难度。

5 幽影病毒的基因组结构及其编码蛋白的可能功能

幽影病毒的基因组为单体的线性+ssRNA,目前已有4种幽影病毒的基因组全序列得到测定:分别是PEMV-2(4253nt, U03563)、CMoMV(4201nt, U57305)、GRV(4019nt, Z69910)和TBTv(4152nt, AF402620),它们的基因组结构都比较相似,均包含4个开放阅读框,但不含编码外壳蛋白的ORF,基因组RNA的3'端均无Poly(A)^[23-26]。幽影病毒基因组的5'端有一段非常短的非编码区,ORF1编码31~37kDa的蛋白,已知的这4种幽影病毒的ORF1蛋白氨基酸相似性为22.6%~31.2%,但与其它已报道的病毒或非病毒编码的氨基酸均没有明显的同源性,因此,目前尚不清楚幽影病毒的ORF1编码蛋白的功能。ORF1的3'端与ORF2的5'端稍有重叠,ORF2编码63~65kDa的蛋白,4种已知幽影病毒的ORF2

蛋白氨基酸相似性为 60.2% ~ 69.5% ,该蛋白的部分氨基酸序列与香石竹斑驳病毒属、香石竹病毒属、黄症病毒属 (*Luteovirus*) 玉米褪绿斑驳病毒属、坏死病毒属以及番茄丛矮病毒属病毒 RdRp 的相似性最高,而且正链 RNA 病毒的 RdRp 中所有 8 个保守的基元序列 (motif) 都可以在幽影病毒 ORF2 蛋白中找到,因此,ORF2 蛋白可能是幽影病毒的 RdRp^[2]。ORF2 的 5' 端附近缺乏一个 AUG 起始密码子,但在紧接 ORF1 的终止密码子前有一段 7 个核苷酸的序列,GGAUUUU (PEMV-2、CMoMV 和 TBTv) 或 AAUUUU (GRV),与其它植物病毒和动物病毒中发现的移码滑动位点 (frameshift slippery site) 非常相似,在 CMoMV 的这一段序列的两侧还发现与一些黄症病毒进行读码框漂移 (frameshift) 所必需的茎环结构 (stem-loop) 加之 ORF1 和 ORF2 部分重叠排列的结构,推测 ORF2 蛋白可能是通过 -1 位的读码框漂移而翻译的^[23-26]。在这种移码翻译机制下,ORF1 与 ORF2 通读后产生一 94 ~ 98kDa 的融合多肽,该蛋白可能也是幽影病毒的 RdRp。

ORF2 与 ORF3、ORF4 之间有一段短的间隔区,ORF3 与 ORF4 几乎完全重叠,各自编码 26 ~ 29kDa 的蛋白。ORF3 蛋白与 ORF4 蛋白可能是通过一种亚基因化策略而表达的,而且在感病植株中检测到的与病害相关的 dsRNA-2 可能是包含 ORF3 与 ORF4 以及 3' 端非编码区的亚基因组双链形式^[24-26]。PEMV-2、CMoMV、GRV 和 TBTv 相互间 ORF3 蛋白的氨基酸相似性为 21.0% ~ 38.3% ,但与其它已报道的病毒或非病毒编码的蛋白没有明显的相似性。对 GRV、PEMV-2 或 TMoV 的 ORF3 的研究表明,ORF3 蛋白具有帮助病毒进行长距离运输的功能,而且 ORF3 蛋白可能还可以控制病毒 RNA 进入维管束系统以及控制病毒 RNA 从韧皮部组织进入叶肉细胞进行系统侵染^[27-29]。另外,ORF3 蛋白还参与组成一种丝状的核糖核蛋白 (ribonucleoprotein, RNP) 颗粒,可以保护病毒 RNA 免受 RNA 酶的攻击和抵抗植物的 RNA 沉默反应,而且含有病毒 RNA 的 RNP 可能是病毒在韧皮部运输的一种形式^[2,27]。而且 ORF3 蛋白可能还是一个核穿梭蛋白 (nuclear shuttle protein) 或者 ORF3 蛋白与寄主植物的细胞因子共同参与了核的穿梭^[27]。因此,幽影病毒的 ORF3 是一个多功能蛋白,幽影病毒虽然不编码 CP,但其 ORF3 蛋白除了不具备结构蛋白的功能外,可能具有其它植物病毒 CP 的其它相似功能。

对 GRV 的 ORF3 蛋白氨基酸序列和结构的分析结果显示,在 ORF3 蛋白最保守的中心区分别有一高亲水区和一疏水区,亲水区暴露在 ORF3 蛋白的表面,可能具有结合 RNA 的能力,使得 ORF3 蛋白可以结合幽影病毒的 RNA 并以一种非病毒颗粒形式运送幽影病毒的 RNA,这种运输方式与植物内源大分子物质的运输方式非常相似^[28]。植物病毒的进化过程可能涉及了对寄主植物细胞基因的获得,鉴于幽影病毒 ORF3 序列的独特性 (除幽影病毒之间 ORF3 有一定的相似性外,与其它已知序列没有明显的相似性),ORF3 可能最初来源于操纵植物内部运输系统的一些推测中的植物细胞长距离运输因子。加之 ORF3 与 ORF4 几乎完全重叠,ORF3 可能

是 ORF4 过量复制 (overprinting) 并表达出一些类似于假定的植物细胞长距离运输因子的功能性或结构性产物的结果。因此,Ryabov 等认为,幽影病毒可能是由含通常的 MP 和 CP 基因的病毒进化而来的,一旦幽影病毒的祖先在进化过程中获得了 ORF3 以及在与黄症病毒的协同进化中获得了可以被辅助病毒的 CP 包裹其 RNA 的能力,并进而可以被辅助病毒的介体传播,幽影病毒的 CP 基因就显得多余而浪费了^[28]。

推测的 ORF4 编码产物在 PEMV-2、CMoMV、GRV 和 TBTv 间有 43.4% ~ 62.8% 的相似性,具有其它植物病毒的移动蛋白 (movement protein, MP) 的许多特征^[28,30,31],应该是幽影病毒的 MP,这种 MP 可以结合幽影病毒的 RNA 进行细胞间的运输,只是幽影病毒的 ORF4 蛋白对病毒 RNA 的结合是不完全的,而且也不需要其它蛋白的参与即可完成病毒 RNA 的胞间移动^[31]。

6 展望

幽影病毒属病毒目前在我国仅有 TBTv 方面的报道,由 TBTv 和 TVDV 复合侵染引起的烟草丛顶病也是目前国内报道的唯一一个由幽影病毒属成员引起的病害,该病害曾给我国云南部分地区的烟草生产造成了严重损失。烟草丛顶病在云南早有发现,早期文献认为由植原体引起,病害的名称也一度被称为“烟草丛枝病”。在国家自然科学基金、云南省自然科学基金的支持下,云南农业大学联合云南省烟草科学研究所等多家单位,对云南烟草丛顶病的病原物及病害的综合控制进行了深入研究,排除了植原体致病的可能^[32],并于 2002 年确认云南发生的这类烟草病害与津巴布韦发生的烟草丛顶病是同一种病害^[11]。长期以来烟草丛顶病的病原物并没有得到系统鉴定,2000 年 ICTV 的第 7 次病毒分类报告,将 TBTv 归为幽影病毒属的暂定成员^[33];ICTV 的第 6 次分类报告曾将 TVDV 列为黄症病毒科的暂定成员^[34],但由于很难获得单独的 TVDV,对 TVDV 的研究非常少,因证据不足,在 ICTV 的第 7 次报告中,TVDV 未被作为正式承认的病毒种类列入^[33]。近年来,随着对烟草丛顶病病原物分子生物学的深入,TBTv 和 TVDV 的分类地位已得到确认。对 TBTv 的全基因组序列分析表明,TBTv 与幽影病毒属病毒的同源性最高^[24],而对 TVDV 部分基因组序列分析的结果也显示,TVDV 与黄症病毒科病毒的同源性最高^[35,36]。因此,2005 年 ICTV 的第 8 次病毒分类报告,已正式将 TBTv 归为幽影病毒属的确定成员,将 TVDV 归为黄症病毒科的正式成员,但仍未将 TVDV 划归到相应的属^[6],我们的研究结果认为 TVDV 归为马铃薯卷叶病毒属的可能性最大^[35,36]。

两种甚至多种植物病毒复合体引起一种植物病害的现象虽然不常见,但由于这些病原物的特殊性,加之病害在局部地区几度流行并造成严重危害,进一步深入开展病害的生物学及流行病学、病原物的分子生物学等研究,分析病毒基因编码产物的功能,探明病毒在寄主体内增殖、移动以及致病的分子机理,探明幽影病毒与黄症病毒乃至病毒卫星在病害的生物学及流行病学中的相互关系,明确传播介体对幽影病毒

和黄症病毒的识别和传毒机制等,必将对这类病害的研究和控制提供重要的理论基础。另外,虽然幽影病毒的基因组RNA不编码外壳蛋白,在植物体内不形成通常的病毒颗粒,但在与植物寄主、辅助病毒以及传播介体等的长期协同进化过程中,幽影病毒同样可以象其它植物病毒一样,在植物体内大量复制、移动和增殖并引起植物严重症状,在黄症病毒的协助下还可以通过蚜虫进行植物间的传播扩散。幽影病毒是否可以作为研究植物病毒与植物寄主、植物病毒与传播介体、植物病毒与植物病毒之间相互作用乃至协同进化的一种模式病毒,这是值得进一步研究的领域。

参 考 文 献

- [1] Murrant AF, Robinson DJ, Gibbs MJ. Genus *Umbravirus*. In: Murphy FA, Fauquet CM, Bishop DHL, *et al.* eds. *Virus Taxonomy: Classification and Nomenclature of Viruses*. Sixth Report of the International Committee on Taxonomy of Viruses. Vienna: Springer-Verlag, 1995: 388 - 391.
- [2] Taliansky ME, Robinson DJ. Molecular biology of umbraviruses: phantom warriors. *Journal of General Virology*, 2003, **84**: 1951 - 1960.
- [3] Taliansky ME, Robinson DJ, Murrant AF. Groundnut rosette disease virus complex: biology and molecular biology. *Advances in Virus Research*, 2000, **55**: 357 - 400.
- [4] Gates LF. A virus causing axillary bud sprouting of tobacco in Rhodesia and Nyasaland. *Annals of Applied Biology*, 1962, **50**: 69 - 174.
- [5] 李 凡, 吴建宇, 陈海如. 烟草丛顶病研究进展. *植物病理学报*, 2005, **33**(5): 385 - 391.
- [6] Fauquet CM, Mayo MA, Maniloff J, *et al.* *Virus Taxonomy: Classification and Nomenclature of Viruses*, Eighth Report of the International Committee on Taxonomy of Viruses. New York: Elsevier Academic Press, 2005.
- [7] Skaf JS, de Zoeten GA. Pea enation mosaic virus. *CMI/AAB Descriptions of Plant Viruses*, 2000: 372.
- [8] Vercauteren P, Gibbs M, Tirry L, *et al.* RT-PCR using redundant primers to detect the three viruses associated with carrot mottle dwarf disease. *Journal of Virological Methods*, 2000, **88**: 153 - 161.
- [9] Naidu RA, Kimmins FM, Deom CM, *et al.* Groundnut rosette a virus disease affecting groundnut production in sub-Saharan Africa. *Plant Disease*, 1999, **83**(8): 700 - 709.
- [10] Blancard D, Delon R, Blair BW, *et al.* Major tobacco diseases: virus diseases. In: Davis DL, Nielsen MT, eds. *Tobacco: production, chemistry and technology*. Oxford: Blackwell Science, 1999: 198 - 215.
- [11] Mo XH, Qin XY, Tan ZX, *et al.* First report of tobacco bushy top disease in China. *Plant Disease*, 2002, **86**: 74.
- [12] Reddy DVR, Murrant AF, Raschke JH, *et al.* Properties and partial purification of infective material from plants containing groundnut rosette virus. *Annals of Applied Biology*, 1985, **107**: 65 - 78.
- [13] Waterhouse PM, Murrant AF. Further evidence on the nature of the dependence of carrot mottle virus on carrot red leaf virus for transmission by aphids. *Annals of Applied Biology*, 1983, **103**: 455 - 464.
- [14] 李 凡, 周雪平, 蔡 红, 等. 云南烟草丛枝症病害初步研究. *植物病理学报*, 2001, **31**(4): 372.
- [15] 段玉琪, 秦西云. 烟草丛顶病传毒特性及寄主范围研究. *中国烟草科学*, 2003, **4**: 23 - 26.
- [16] Falk BW, Morris TJ, Duffus JE. Unstable infectivity and sedimentable ds-RNA associated with lettuce speckles mottle virus. *Virology*, 1979, **96**: 239 - 248.
- [17] Cockbain AJ, Jones P, Woods RD. Transmission characteristics and some other properties of bean yellow vein banding virus, and its association with pea enation mosaic virus. *Annals of Applied Biology*, 1986, **108**: 59 - 69.
- [18] 李 凡, 洪 健, 周雪平, 等. 云南烟草丛枝症病害病株的细胞超微结构变化研究. 朱有勇, 李健强, 王惠敏. *植物病理学 研究进展——中国植物病理学会第四届青年学术研讨会论文选编*. 昆明: 云南科技出版社, 1999: 170 - 171.
- [19] Kumar IK, Murrant AF, Robinson DJ. A variant of the satellite RNA of groundnut rosette virus that induces brilliant yellow blotch mosaic symptoms in *Nicotiana benthamiana*. *Annals of Applied Biology*, 1991, **118**: 555 - 564.
- [20] Murrant AF, Rajeshwari R, Robinson DJ, *et al.* A satellite RNA of groundnut rosette virus that is largely responsible for symptoms of groundnut rosette disease. *Journal of General Virology*, 1988, **69**: 1479 - 1486.
- [21] Murrant AF, Kumar IK. Different variants of the satellite RNA of groundnut rosette virus are responsible for the chlorotic and green forms of groundnut rosette disease. *Annals of Applied Biology*, 1990, **117**: 85 - 92.
- [22] Murrant AF. Dependence of groundnut rosette virus on its satellite RNA as well as on groundnut rosette assistor luteovirus for transmission by *Aphis craccivora*. *Journal of General Virology*, 1990, **71**(9): 2163 - 2166.
- [23] Demler SA, Rucker DG, de Zoeten GA. The chimeric nature of the genome of pea enation mosaic virus: the independent replication of RNA 2. *Journal of General Virology*, 1993, **74**: 1 - 14.
- [24] Mo XH, Qin XY, Wu JY, *et al.* Complete nucleotide sequence and genome organization of a Chinese isolate of tobacco bushy top virus. *Archives of Virology*, 2003, **148**(2): 389 - 397.
- [25] Taliansky ME, Robinson DJ, Murrant AF. Complete nucleotide sequence and organization of the RNA genome of groundnut rosette umbravirus. *Journal of General Virology*, 1996, **77**: 2335 - 2345.
- [26] Gibbs MJ, Cooper JI, Waterhouse PM. The genome organization and affinities of an Australian isolate of carrot mottle umbravirus. *Virology*, 1996, **224**(1): 310 - 313.
- [27] Ryabov EV, Oparka KJ, Santa Cruz S, *et al.* Intracellular location of two groundnut rosette umbravirus proteins delivered by PVX and TMV vectors. *Virology*, 1998, **242**: 303 - 313.
- [28] Ryabov EV, Robinson DJ, Taliansky ME. A plant virus-encoded protein facilitates long-distance movement of heterologous viral RNA. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1999, **96**: 1212 - 1217.
- [29] Ryabov EV, Robinson DJ, Taliansky ME. Umbravirus-encoded proteins both stabilize heterologous viral RNA and mediate its systemic movement in some plant species. *Virology*, 2001, **288**: 391 - 400.

- [30] Nurkiyanova KM , Ryabov EV , Kalinina NO , *et al.* Umbravirus encoded movement protein induces tubule formation on the surface of protoplasts and binds RNA incompletely and non-cooperatively. *Journal of General Virology* 2001 **82** 2579 – 2588.
- [31] Ryabov EV , Roberts IM , Palukaitis P , *et al.* Host-specific cell-to-cell and long-distance movements of cucumber mosaic virus are facilitated by the movement protein of groundnut rosette virus. *Virology* ,1999 **260** 98 – 108.
- [32] Li F , Chen HR , Zhou XP , *et al.* A new kind of tobacco disease associated with a small molecular of RNA. Zhou GH , Li HF. Proceeding of the 1st Asian Conference on Plant Pathology. Beijing : Sciencetech Press 2000 ,167.
- [33] Van Regenmortel MHV , Fauquet CM , Bishop DHL , *et al.* Virus Taxonomy : Classification and Nomenclature of Viruses , Seventh Report of the International Committee on Taxonomy of Viruses. San Diego : Academic Press 2000.
- [34] Murphy FA , Fauquet CM , Bishop DHL , *et al.* Virus Taxonomy : Classification and Nomenclature of Viruses , Sixth Report of the International Committee on Taxonomy of Viruses. Vienna : Springer-Verlag ,1995.
- [35] 李 凡 钱宁刚 杨根华 等. 烟草扭脉病毒外壳蛋白基因克隆及序列分析. 云南农业大学学报 2002 **17**(4) 440 – 441.
- [36] 莫笑晗 秦西云 杨 程 等. 烟草脉扭病毒基因组部分序列的克隆和分析. 中国病毒学 2003 **18**(1) 58 – 62.

Current situation and prospect of studies on genus *Umbravirus*

LI Fan^{1,2} , LIN Qi-ying² , CHEN Hai-ru^{1*} , XIE Lian-hui^{2*}

(¹ Key Laboratory of Agricultural Biodiversity for Pest Management of Ministry of Education , Yunnan Agricultural University , Kunming 650201 , China)

(² Institute of Plant Virology , Fujian Agriculture and Forestry University , Fuzhou 350002 , China)

Abstract : Umbraviruses are a group of imperfectly characterized plant viruses , which are distinguished from most other viruses by their genomes lack of a gene for coat protein(CP) , and as a result umbraviruses do not form conventional virus particles. Umbraviruses are mechanically transmissible , and can be aphid transmitted in the persistent manner by an unrelated assistor virus , which is always a member of the family *Luteoviridae* . In nature , each umbravirus depends for survival on one particular luteovirus. The genus *Umbravirus* comprises seven distinct virus specieses and three tentative members. Only *Tobacco bushy top virus*(TBTV) has been reported in China as an umbravirus. Tobacco bushy top disease , caused by TBTV and its helper , *Tobacco vein distorting virus*(TVDV) , which resulted in severe tobacco losses in western of Yunan. Umbraviruses had a restricted host range in nature , and their infectivity and longevity *in vitro* are not so stable. Plants infected umbraviruses contain abundant double-stranded RNA(dsRNA) , and some umbraviruses possess one or more additional dsRNA species associated with the presence of a satellite RNA. The genomes of the umbraviruses consist of one linear segment of positive sense single-stranded RNA(ssRNA) , and the nucleotide sequences possess ORFs for four potential non-structural protein products. The umbravirus-encoded ORF3 proteins play essential roles in stabilization of viral RNA and mediation of its long-distance movement. The current research progresses have been reviewed detailly , and the future research tendency and research fields about umbraviruses and umbravirus-caused diseases are put forward.

Keywords : Umbravirus ; Luteovirus ; Biological characteristics ; dsRNA ; Genome organization