

特 约 稿 件

Invited Paper

我国玉米病毒病分布及危害

张 超^{1,2}, 战斌慧¹, 周雪平^{1*}

(1. 中国农业科学院植物保护研究所, 植物病虫害生物学国家重点实验室, 北京 100193;

2. 中国农业科学院生物技术研究所, 北京 100081)

摘要 玉米是我国最重要的粮食作物之一, 病毒病害给我国的玉米生产带来了严重损失。本文归纳总结了目前我国玉米上检测到的水稻黑条矮缩病毒、甘蔗花叶病毒、玉米褪绿斑驳病毒等 12 种病毒的生物学特点和分布情况。同时对玉米粗缩病、玉米矮花叶病、玉米鼠耳病、玉米红叶病和玉米致死性坏死病等主要玉米病毒病害的发生流行、症状危害和防治措施作了介绍。

关键词 玉米病毒病; 病害症状; 病害分布; 防治措施

中图分类号: S 435.131 **文献标识码:** A **DOI:** 10.3969/j.issn.0529-1542.2017.01.001

Distribution and damage of maize viral diseases in China

Zhang Chao^{1,2}, Zhan Binhui¹, Zhou Xueping¹

(1. State Key Laboratory for Biology of Plant Diseases and Insect Pests, Institute of Plant Protection,

Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China; 2. Biotechnology Research

Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China)

Abstract Maize is one of the most important crops in China, and maize viral diseases have caused tremendous economic losses in maize. In this review we summarized the types of viruses infecting maize in China and their distributions. We also introduced the epidemics, symptoms and control methods for the most important maize viral diseases such as maize rough dwarf disease, maize dwarf mosaic disease, maize red leaf disease, maize wallaby ear disease and maize lethal necrosis disease.

Key words maize viral disease; symptom; distribution; control measure

玉米在我国粮食生产中占据着越来越重要的地位, 2012 年玉米首次超过稻谷成为我国产量最高的粮食品种。玉米病毒病害是玉米上最严重的病害之一, 全世界已报道的玉米病毒病有 40 多种^[1], 我国玉米产业的发展也受到玉米病毒病害的制约^[2-6]。近年来, 随着农田种植模式的调整及全球气候变暖, 玉米病毒病害的危害呈加重趋势, 尤其是玉米粗缩病、玉米矮花叶病、玉米鼠耳病、玉米红叶病和玉米致死性坏死病^[2-3]。20 世纪 80 年代, 玉米鼠耳病在我国西南地区一度成灾, 玉米红叶病在华北、西北等地区也大面积暴发^[4-6]; 玉米致死性坏死病作为一种毁灭性的玉米病害, 于 2009 年在我国云南地区首次检测到, 且发生有扩大的趋势, 再次为我国玉米的安

全生产敲响了警钟^[7-8]。本文综述了我国玉米病毒病害的病原种类、发生分布情况、危害特征和防治方法, 以期使读者对我国玉米病毒病害有综合全面的了解和认识。

1 侵染玉米的病毒种类

目前我国玉米上检测到的病毒有 12 种, 绝大多数为正链和双链 RNA 病毒, 1 种为单链 DNA 病毒。水稻黑条矮缩病毒(Rice black-streaked dwarf virus, RBSDV)、南方水稻黑条矮缩病毒(Southern rice black-streaked dwarf virus, SRBSDV)和甘蔗花叶病毒(Sugarcane mosaic virus, SCMV)在我国分布广泛, 危害严重, 为玉米上的主要病毒病原物。

收稿日期: 2016-11-27 修订日期: 2016-12-01

基金项目: 中国农业科学院科技创新工程项目

* 通信作者 E-mail: zzhou@zju.edu.cn; xpzhou@ippcaas.cn

随着贸易全球化,对玉米生产危害严重的玉米褪绿斑驳病毒(Maize chlorotic mottle virus, MCMV)也已传入我国。近年,在高通量测序技术的辅助下陆续检测出一些新的玉米病毒。

1.1 水稻黑条矮缩病毒

RBSDV 是我国玉米粗缩病的主要病原^[9]。RBSDV 为呼肠孤病毒科 *Reoviridae* 斐济病毒属 *Fijivirus* 成员^[10-11], 病毒粒子为正二十面体, 有双层外壳, 直径为 70~80 nm^[12-13]。RBSDV 基因组由 10 条线性双链 RNA(dsRNA)组成, 根据片段大小被依次命名为 S1~S10, 且多数为单顺反子, 只有 S7 和 S9 上含有两个 ORF, 该病毒所编码蛋白功能已有初步研究^[14-17]。灰飞虱 *Laodelphax striatellus* Fallén 是 RBSDV 的主要传毒介体, 一经染毒, 终身可传毒, 但不经卵传毒。RBSDV 可侵染多种禾本科植物, 水稻、小麦、玉米等作物均是其自然寄主^[18-19]。

1.2 南方水稻黑条矮缩病毒

SRBSDV 是 2008 年明确的一种新的呼肠孤病毒科斐济病毒属成员^[20]。SRBSDV 具有直径 70~75 nm 的球状病毒粒子, 基因组由 10 条 dsRNA 组成, 共包含 29 124 个碱基。SRBSDV 基因组电泳图谱与 RBSDV 基本相同, 并且与 RBSDV 和玉米粗缩病毒(Maize rough dwarf virus, MRDV)基因组序列最为相似, 具有 70%~80% 的核苷酸序列同一率^[20-22]。田间调查及室内传毒试验表明, 白背飞虱 *Sogatella furcifera* 是 SRBSDV 的主要传毒介体^[20]。SRBSDV 也是我国玉米粗缩病的病原物之一^[23]。

1.3 甘蔗花叶病毒

SCMV 是马铃薯 Y 病毒科 *Potyviridae* 马铃薯 Y 病毒属 *Potyvirus* 成员, 是引起我国玉米矮花叶病的主要病原^[24-27]。SCMV 病毒粒体为线状, 大小约为 (430~750)nm×(13~15)nm。SCMV 基因组为正义单链的 RNA 分子, 大小为 10 kb 左右。5'端有病毒编码的基因组连锁蛋白(viral protein genome-linked, Vpg), 3'末端有 poly A 尾巴。基因组 RNA 通过形成多聚蛋白的策略表达出一个大的蛋白分子, 并通过自身编码的蛋白酶切割产生多个具有不同功能的病毒蛋白^[28-29]。SCMV 寄主范围仅限于禾本科植物, 可通过蚜虫以非持久方式传播^[27]。

1.4 白草花叶病毒

白草花叶病毒(Pennisetum mosaic virus, Pen-

MV)为马铃薯 Y 病毒科 *Potyviridae* 马铃薯 Y 病毒属 *Potyvirus* 成员^[30-31]。该病毒于 1986 年首次在山西省的白草 *Pennisetum centrasiaticum* 上被分离^[31], 2003 年对山西的一个 PenMV 分离物的 3'端碱基进行测序, 经比对分析发现与其他已知的马铃薯 Y 病毒属成员同源性在 70%~80% 之间, 推断其是一种新的病毒, 将其命名为白草花叶病毒^[31]。2004 年首次在自然发病的玉米上分离到该病毒, 目前也是我国引起玉米矮花叶病的病原物之一^[32]。

1.5 玉米褪绿斑驳病毒

MCMV 属于番茄丛矮病毒科 *Tombusviridae* 玉米褪绿斑驳病毒属 *Machlomovirus*, 是该属已报道的唯一病毒成员^[33]。MCMV 是一种单组分正链 RNA 病毒, 全长为 4 436 或 4 437 nt, 5'端含有帽子结构, 3'端无 poly A 尾巴, 病毒粒子为直径 30 nm 的正二十面体^[34]。MCMV 的传播介体包括多种叶甲和蓟马, 它们都以半持久方式进行病毒传播^[35-36]。MCMV 的实验寄主仅限于禾本科植物, 自然寄主为玉米^[37]。MCMV 通常和马铃薯 Y 病毒属病毒复合侵染, 引发玉米致死性坏死病, 严重影响玉米产量甚至造成绝收。2013 年在中国云南田间采集的甘蔗样品中检测到 MCMV, 确定甘蔗是 MCMV 的一种新寄主植物^[38]。

1.6 玉米鼠耳病毒

玉米鼠耳病毒(Maize wallaby ear virus, MW-EV)为双链 RNA 病毒, 基因组包含 10 条 dsRNA, 病毒粒子为球状, 有外膜包裹, 直径约为 85 nm^[39-40]。MWEV 可通过叶蝉取食及根部嫁接传播, 种子、土壤、菟丝子、机械方法及其他昆虫均不能传毒, 我国发生的 MWEV 仅与二点叶蝉 *Cicadulina bipunctella* (Mats.) 及斑翅二室叶蝉 *Balclutha punctata* (Fabricius) 有关^[41]。MWEV 目前还没有明确的分类地位, 但研究结果显示 MWEV 与呼肠孤病毒科斐济病毒属的病毒成员有较多相似性, 例如带毒的玉米和叶蝉提取物可以与 MRDV 特异抗体发生反应, 且两者具有相似的 dsRNA 电泳图谱, 因此推测其可能为该病毒属成员^[42-43]。

1.7 大麦黄矮病毒

大麦黄矮病毒(Barley yellow dwarf virus, BYDV)为黄症病毒科 *Luteoviridae* 黄症病毒属 *Luteovirus* 成员, 侵染玉米后引发玉米红叶病。BYDV 是正单链 RNA 病毒, 基因组长度约为 5 700 nt, 病毒粒子为正二十面球形, 直径为 24~30 nm^[44]。蚜虫是其唯一

传播介体,根据蚜虫宿主种类和血清学关系,大麦黄矮病毒被分为 MAV、PAV、SGV、RPV、RMV 和 GPV 6 个种,其中 GPV 目前只在中国发现。根据基因组结构和血清学特征又将这 6 个种分在黄症病毒属的两个亚组,只有第二亚组的 BYDV 5' 末端连有 Vpg,所有种 3' 末端不含 poly A 尾巴,部分株系含有卫星 RNA。BYDV 可侵染大麦、小麦、玉米等多种单子叶作物和牧草^[45-48]。

1.8 黄瓜花叶病毒

黄瓜花叶病毒(Cucumber mosaic virus, CMV)是雀麦花叶病毒科 *Bromoviridae* 黄瓜花叶病毒属 *Cucumovirus* 的代表成员^[49]。CMV 是一种正链 RNA 病毒,基因组由 3 条链组成,依分子量大小被分别命名为 RNA1、RNA2、RNA3,各条链 5' 端都含有帽子结构,3' 端为 tRNA 结构,无 poly A 尾巴^[50]。CMV 病毒粒子为等轴对称的二十面类球体,在自然界中通过蚜虫以非持久性方式传播。CMV 的寄主范围非常广泛,可侵染 100 多个科 1 200 多种单、双子叶植物。在我国田间种植的玉米植株上也检测到 CMV 侵染,可以在感病植株上产生条纹花叶、斑驳症状^[51-52]。

1.9 留尼旺玉米线条病毒

留尼旺玉米线条病毒(Maize streak reunion virus, MSRV)属于双生病毒科 *Geminiviridae* 玉米线条病毒属 *Mastrevirus*,其基因组为单链环状 DNA,大小约为 2.7 kb,含有 4 个 ORF,在 ORF 间的基因间隔区含有双生病毒复制起始所必需的 9 个保守碱基(TA-ATAATT/AC)^[53]。MSRV 在自然条件下可由叶蝉传播,其寄主范围较窄,多侵染禾本科植物,产生叶片条纹或矮缩症状^[54]。玉米线条病毒主要分布在非洲南部,在印度和东南亚也有报道,2014 年在云南元谋检测到该病毒,为我国首次报道^[55-56]。

1.10 其他玉米病毒

随着高通量测序技术的普及,小 RNA 深度测序成为鉴定和发现植物病毒的有力工具。目前通过该技术,已经在我国云南省和贵州省鉴定出 3 种新的 RNA 病毒,被分别命名为玉米黄化花叶病毒(Maize yellow mosaic virus, MaYMV)、玉米相关的形影病毒(Maize-associated umbravirus, MAUV)、玉米相关的整体病毒 1(Maize-associated totivirus 1, MATV1)。这 3 种病毒分别属于黄症病毒科 *Luteoviridae*、番茄丛矮病毒科 *Tombusviridae*、整体病毒科 *Totiviri-*

dae^[56-58]。我国可能还存在着一些潜在的未知玉米病毒,将会通过小 RNA 深度测序技术被发现。

2 主要玉米病毒病害发生、分布及危害

对我国玉米生产造成严重损失的病毒病害主要有以下 5 种:玉米粗缩病、玉米矮花叶病、玉米鼠耳病、玉米红叶病、玉米致死性坏死病。结合我国主要的玉米种植区,对以上 5 种玉米病害和其他玉米病毒病原物在我国的发生分布情况进行统计(表 1)。

2.1 玉米粗缩病

玉米粗缩病是一种世界性的玉米病害,1949 年在意大利北部首次被发现^[59],该病害于 1954 年在我国新疆南部和甘肃西部首次发生^[60],20 世纪 70 年代和 90 年代曾在我国北方地区暴发和流行^[1, 61]。目前,除玉米种植面积较少的青藏高原玉米种植区外,玉米粗缩病在各大玉米产区均有报道,尤其近年在我国北方玉米产区的发生有明显的上升趋势。

根据病毒鉴定及序列同源性分析表明,目前引起我国玉米粗缩病的主要病毒为 RBSDV,其在我国北方春播玉米区的黑龙江、吉林和辽宁,整个黄淮海夏播区包括山东、河南、河北、山西、陕西、江苏和安徽北部,西南山区玉米种植区的四川、云南、贵州和重庆等均分布,其中尤以山东、河北、河南和四川病害发生严重^[62-66]。RBSDV 也可以侵染水稻,引起水稻黑条矮缩病^[67]。此病害自 1963 年在浙江省余姚县的稻田被发现后,迅速在浙江地区扩散并蔓延至周边稻区^[65]。病毒检测表明,采自浙江、上海、江苏、安徽、湖北、福建和江西的水稻样本中均有此病毒^[67-69]。另外,SRBSDV 也可以侵染玉米引起玉米粗缩病,但目前仅在山东济宁、云南、浙江和福建地区采集的玉米样本中被检测到^[67, 70-71]。SRBSDV 在我国南方的水稻种植区分布广泛,自 2001 年在广东省发现以来,迅速蔓延至浙江、江苏、福建、海南、广东、广西、湖南、湖北、江西等省份^[72]。

植株严重矮化是玉米粗缩病的显著特点,同时节间也会变短,变粗;病株分蘖多,根系减少,易拔出;叶片的典型症状是叶色深绿对生,叶背有蜡白色突起,手感粗糙;顶叶簇生,心叶卷曲变小;常导致不能抽穗结实,产量严重下降^[73-75]。2004 年玉米粗缩病在江苏省大规模暴发,造成严重减产,2009 年,仅山东省发病面积达 73.3 万 hm^2 ^[76]。

2.2 玉米矮花叶病

玉米矮花叶病是我国玉米产区的主要病害之一,该病害具有暴发性、迁移性和间歇性三大特征,对玉米生产造成严重威胁^[3]。玉米矮花叶病自 1968 年在河南新乡暴发以来,已经逐步扩展至各玉米产区。

目前引起我国玉米矮花叶病的优势病毒为 SCMV,该病毒在多个玉米产区均有分布,已报道在北方春播玉米区的辽宁和吉林,黄淮海夏播区的山东、河南、河北、北京、山西和陕西,西南山地玉米区的四川、云南及甘肃,在南方丘陵玉米种植区的浙江、江苏、上海、湖北、海南和广东等省市的玉米矮花叶病玉米植株样本中均能检测到 SCMV,其中在黄淮海夏播玉米区的发病最为严重^[25, 77-79]。另外,在我国的甘蔗产区广西、江西、福建和浙江的甘蔗中也有 SCMV 的分布^[80-83]。据报道 PenMV 也可引起玉米矮花叶病,目前 PenMV 仅在山西和河北省的玉米、高粱、白草及甘肃的白草中被发现^[31, 84-85]。

玉米整个生育期可以感染玉米矮花叶病,但是生长前期对病毒更为敏感。玉米矮花叶病发病前期危

害叶片,椭圆褪绿斑点由叶脉逐渐扩展至全叶,形成黄绿相间的条纹。发病后期植株出现矮化,不能抽穗或者结穗减少,千粒重下降^[86-88]。20 世纪 60 年代起,玉米矮花叶病在我国各个玉米产区均有发生,流行年份造成玉米产量严重下降。90 年代后,该病害又呈加重趋势,据不完全统计,仅 1996 年一年,全国发生面积 250 万 hm^2 ,直接经济损失超过 12 亿人民币^[25, 79, 89]。

2.3 玉米致死性坏死病

玉米致死性坏死病由 MCMV 和 potyvirus 复合侵染玉米引起,该病害于 1973 年在秘鲁首次被发现报道,1978 年在美国堪萨斯州大暴发,自此多在美洲国家流行发生,近年来也逐渐蔓延到非洲和亚洲地区^[7, 35, 90-91]。鉴于该病害对我国玉米生产的潜在威胁,2007 年中国政府将 MCMV 列入我国的进境检疫性有害生物名录。

2009 年青岛市出入境检验检疫局从美国进口的大豆夹杂的玉米种子中首次截获 MCMV^[92]。随后相继在黑龙江、福建、云南等各大口岸进境的玉米种子中截获此病毒。

表 1 我国玉米病毒的分布情况

Table 1 Distribution of maize viruses in China

| 病毒 Virus | 科 Family | 属 Genus | 分布 Distribution | 参考文献 Reference |
|----------------------|---------------------------------|-----------------------------------|---|-------------------|
| 水稻黑条矮缩病毒 RBSDV | 呼肠孤病毒科 <i>Reoviridae</i> | 斐济病毒属 <i>Fijivirus</i> | 黑龙江、吉林、辽宁、河北、山东、河南、安徽、湖北、新疆、甘肃、山西、陕西、天津、重庆、贵州、云南、四川 | [61-66] |
| 南方水稻黑条矮缩病毒 SRBSDV | | | 山东、云南、浙江、福建 | [67,70] |
| 甘蔗花叶病毒 SCMV | 马铃薯 Y 病毒科 <i>Potyviridae</i> | 马铃薯 Y 病毒属 <i>Potyvirus</i> | 辽宁、吉林、北京、浙江、江苏、上海、山东、河南、河北、山西、陕西、甘肃、四川、云南、湖北、广东、海南、新疆 | [25,77-79] |
| 白草花叶病毒 PenMV | | | 河北、山西 | [31,84-85] |
| 玉米褪绿斑驳病毒 MCMV | 番茄丛矮病毒科 <i>Tombusviridae</i> | 玉米褪绿斑驳病毒属 <i>Machlomovirus</i> | 云南、四川 | [7,93] |
| 玉米鼠耳病毒 MWEV | 待定 | 待定 | 四川北部、重庆、贵州 | [4-5] |
| 大麦黄矮病毒 BYDV | 黄症病毒科 <i>Luteoviridae</i> | 黄症病毒属 <i>Luteovirus</i> | 甘肃、陕西、山西、山东、河南等 | [6,96-97] |
| 玉米黄化花叶病毒 MaYMV | | 马铃薯卷叶病毒属 <i>Polerovirus</i> | 云南、贵州 | [56-57] |
| 黄瓜花叶病毒 CMV | 雀麦花叶病毒科 <i>Bromoviridae</i> | 黄瓜花叶病毒属 <i>Cucumovirus</i> | 北京 | [52] |
| 留尼旺玉米线条病毒 MSRV | 双生病毒科 <i>Geminiviridae</i> | 玉米线条病毒属 <i>Mastrevirus</i> | 云南 | [56] |
| 玉米相关的形影病毒 MAUV | 番茄丛矮病毒科 <i>Tombusviridae</i> | 形影病毒属 <i>Umbravirus</i> | 云南 | [56,58] |
| 玉米相关的整体病毒 1 MATV1 | 整体病毒科 <i>Totiviridae</i> | 整体病毒属 <i>Totivirus</i> | 贵州 | [56] |

2009 年,在我国云南省的元谋县首次发现玉米致死性坏死病,这是该病害在我国的首次报道^[7]。目前,我国仅在云南和四川省发现此病害,在已知的

检测样品中,均为 MCMV 和 SCMV 复合侵染或 MCMV、SCMV 和 SRBSDV 复合侵染,尚未发现 MCMV 单独侵染玉米的情况^[7, 93-94]。对我国的 MC-

MV 分离物进行进化分析,表明 MCMV 的大陆分离物与台湾分离物相似性最高,但所有的 MCMV 分离物序列差异不大,应来自同一个祖先。

玉米整个生长时期都对玉米致死性坏死病敏感,早期(3~7 叶期)感染会导致叶片出现黄绿斑驳,边缘开始出现坏死,植株矮化畸形,过早死亡,颗粒无收;后期(14 叶期)感染不会导致矮化,但顶端叶片出现褪绿坏死症状,结穗率降低,千粒重严重下降^[35, 90]。试验表明,MCMV 单独侵染玉米虽然症状较轻,但是对我国多个玉米栽培品种均具有较高的侵染性,一旦与 SCMV 一起流行可能对我国玉米生产造成重大损失。MCMV 和 potyvirus 复合侵染会导致 MCMV 复制量显著增加,病毒粒子在病叶细胞中大量积累,而且 MCMV 与 SCMV 复合侵染对玉米细胞中叶绿体和线粒体造成更严重的损伤,这可能是玉米致死性坏死病症状发生的分子机制之一。

2.4 玉米鼠耳病

玉米鼠耳病最早于 1910 年在澳大利亚昆士兰被发现,因感病玉米叶片症状类似于当地有袋动物耳朵而被形象地称为玉米鼠耳病^[39, 41]。1988 年我国四川南充暴发了一场毁灭性的玉米病害,最终被确认为玉米鼠耳病,该病害才开始受到我国专家的重视。随后在 2001 年贵州省也暴发了此病害。目前玉米鼠耳病主要在我国四川北部、重庆及贵州地区发生^[4-5]。发生玉米鼠耳病的玉米植株矮小,节间缩短,叶片厚小,叶缘内卷,叶被有白色蜡泪状瘿瘤,发病严重时呈交错网格状,心叶卷缩,根系短小,易折断。雌雄穗畸形,花粉与籽粒均少或无^[5, 95]。

2.5 玉米红叶病

玉米红叶病是 BYDV 侵染玉米产生的病害,玉米蚜是该病毒的专化性传播介体^[96]。BYDV 在我国分布广泛,侵染玉米之后引起的玉米红叶病在我国最早于 20 世纪 70 年代在新疆的石河子地区被发现,80 年代在甘肃、陕西、山西、山东、河南等地大面积发生,主要分布在华北和西北地区^[6, 96]。近年,玉米红叶病在我国的发生较轻。另外,BYDV 还可以侵染小麦引起小麦黄矮病,是小麦上发生严重的病毒病,在西北、华北、西南和华东等近 20 个省市地区的麦区均有分布^[97]。玉米红叶病具体症状表现为植株矮缩,根系发育不全,重者雄穗发育不全,轻者结实不饱满。抽穗前由上部叶片开始,由叶尖向下红化或者紫红并干枯,最后整株变红或紫红,严重时

可导致干枯^[97]。玉米红叶病对玉米产量造成的直接损失为 10%~20%,损失严重可达 30%^[6]。

2.6 其他玉米病毒病

除了以上 5 种主要的玉米病毒病害,田间也检测到其他玉米病毒病害的发生,对玉米生产造成损失。例如 CMV 是第一个被报道既可以侵染单子叶植物也可以侵染双子叶植物的病毒,曾在北京田间检测到被 CMV 侵染的玉米植株,叶片表现出轻微的条纹花叶、斑驳症状^[52]。陈莎等利用高通量小 RNA 测序的方法,在云南省和贵州省采集到的多份玉米样品中,检测到了 MSRV,为我国首次发现,同时鉴定出了 3 种新的玉米病毒 MaYMV、MAUV、MATV1^[56-58]。说明在我国玉米上还有很多具有致病性的病毒尚未被发现或者未被重视,值得进一步研究。

3 玉米病毒病害的防控措施

玉米病毒病对我国玉米生产和粮食安全造成严重威胁,一旦发生流行很难控制。因此做好防控工作非常重要。针对不同病毒病害的流行特点,其防控方法也各有侧重。总的来说,应该以种植抗病品种为主,并重点控制相关传毒介体,同时辅以科学的田间管理措施,可以起到较好的防控效果。近年来,抗病毒基因工程方法也为玉米病毒病的防控提供了新的思路。

3.1 培育抗病品种

不同的玉米品种抗病性差异极大,抗病品种的培育和鉴定是最经济、有效、环境安全且操作性强的控制病毒病害流行的措施,结合当地病害流行情况种植适宜的抗病品种会起到事半功倍的效果^[98-100]。但是存在玉米抗病毒病害种质资源缺乏,育种周期较长的缺陷。

3.2 控制传毒介体

各种玉米病毒均可由昆虫介体传播,因此治虫防病显得尤为重要^[101-103]。在介体昆虫盛发期及时喷施农药,压低病毒传染源,并且减少玉米与其他作物之间的连作,防止介体昆虫在不同的寄主之间完成侵染循环。气象条件是影响介体昆虫发生繁衍的重要因素,及时做好气象预报对玉米病毒病的预防具有未雨绸缪的作用^[103-106]。

3.3 田间栽培管理

调整耕作制度和改善田间管理可以有效地减少病毒病的发生和流行^[107]。适当调整玉米播种期,避开昆虫介体传毒高峰期可以适当减轻病害发生;路边田间杂草不仅是昆虫介体越冬越夏的寄主,同时可能

是玉米病毒的直接寄主,因此及时除草做好田间卫生是减少介体昆虫生存繁殖空间,防止病害流行的重要措施;杜绝带毒种子播种,早期覆盖地膜,合理施肥灌溉都是防止病毒病害发生的有效措施^[107-109]。

3.4 抗病毒基因工程

转基因抗病育种与传统育种方式相比目的性更强,且育种周期大大缩短。基因工程技术打破了物种间的遗传屏障,针对玉米病毒的抗性基因的筛选和克隆有可能成为解决玉米病毒病害的最有效手段;RNA 沉默是寄主抵御外源核酸入侵的重要手段,通过转基因表达病毒 dsRNA 来抵御病毒的侵染已经成功运用到玉米抗病毒育种中^[110-111];敲除病毒侵染复制所必需的寄主基因也是获得抗病材料的重要途径之一,TALENs 和 CRISPR-Cas9 基因编辑技术也为该途径的实现提供了有利条件。

参考文献

- [1] 周广和,王锡锋,杜志强.我国玉米病毒病防治研究中有待解决的问题[J].植物保护学报,1996,22(1):32-34.
- [2] 宫源,宋朝玉,杨今胜,等.玉米粗缩病研究进展[J].山东农业科学,2013,45(10):140-145.
- [3] 周伦理.玉米矮花叶病研究进展[J].基因组学与应用生物学,2010,29(2):396-401.
- [4] 邓先明,刘光珍.植物病毒与病毒病防治研究[M].北京:中国农业出版社,1997:228-235.
- [5] 林代福,彭丽娟,李明,等.玉米鼠耳病症状识别与发病因素调查[J].山地农业生物学报,2000,19(4):262-265.
- [6] 吴尔福,王鸣岐.玉米红叶病鉴定诊断及其化学防治[J].自然杂志,1984,7(2):83-86.
- [7] Xie Li, Zhang Jingze, Wang Qiang, et al. Characterization of *Maize chlorotic mottle virus* associated with maize lethal necrosis disease in China [J]. Journal of Phytopathology, 2011,159(3):191-193.
- [8] 饶玉燕,尤扬,朱水芳,等.玉米褪绿斑驳病毒入侵损失指标体系及直接经济损失评估[J].植物检疫,2012,24(2):5-8.
- [9] 张恒木,雷娟利,陈剑平,等.浙江和河北发生的一种水稻、小麦、玉米矮缩病是水稻黑条矮缩病毒引起的[J].中国病毒学,2001,16(3):246-251.
- [10] 方守国,韩成贵,李大伟,等.水稻黑条矮缩病毒基因组片段6编码一种非结构蛋白[J].华北农学报,2007,22(6):5-8.
- [11] Shikata E, Kitagawa Y. Rice black streaked dwarf virus: its properties, morphology and intracellular localization [J]. Virology, 1977, 77(2): 826-842.
- [12] 龚祖坝,沈菊英,陈翼祯,等.我国禾谷类病毒病的病原问题-Ⅷ.玉米粗缩病病原的研究[J].生物化学与生物物理学报,1981,13(1):55-60.
- [13] 郑巧兮,沈菊英,龚祖坝,等.一种新的纯化玉米粗缩病毒的方法及病毒形态的研究[J].生物化学与生物物理学报,1984:16(6):571-575.
- [14] Reddy D, Shikata E, Boccardo G, et al. Coelectrophoresis of double-stranded RNA from maize rough dwarf virus and black-streaked dwarf virus[J]. Virology, 1975,67(1):279-282.
- [15] Zhang H M, Chen J P, Adams M J. Molecular characterisation of segments 1 to 6 of *Rice black streaked dwarf virus* from China provides the complete genome [J]. Archives of Virology, 2001,146(12):2331-2339.
- [16] Isogai M, Uyeda I, Lee B. Detection and assignment of proteins encoded by rice black streaked dwarf fiji virus S7, S8, S9 and S10 [J]. Journal of General Virology, 1998,79(6):1487-1494.
- [17] Liu Huijun, Wei Chunhong, Zhong Yongwang. Rice black-streaked dwarf virus minor core protein P8 is a nuclear dimeric protein and represses transcription in tobacco protoplasts [J]. FEBS Letters, 2007,581(13):2534-2540.
- [18] 周彤,吴丽娟,王英,等.灰飞虱从冷冻病叶获得水稻黑条矮缩病毒方法的研究初报[J].中国水稻科学,2010,24(4):425-428.
- [19] Zhou Tong, Wu Lijuan, Wang Ying, et al. Transmission of rice black-streaked dwarf virus from frozen infected leaves to healthy rice plants by small brown planthopper (*Laodelphax striatellus*) [J]. Rice Science, 2011,18(2):152-156.
- [20] Zhou Guohui, Wen Jingung, Cai Dejiang. Southern rice black-streaked dwarf virus: a new proposed *Fijivirus* species in the family *Reoviridae* [J]. Chinese Science Bulletin, 2008,53(23):3677-3685.
- [21] 孙丽英.水稻黑条矮缩病毒基因组片段 S3 和 S9 编码蛋白的分析[D].北京:中国农业大学,2003.
- [22] 戴兆基. RNA 干扰介导的抗南方水稻黑条矮缩毒研究[D].福州:福建农林大学,2012.
- [23] Yin Xiao, Xu Feifei, Zheng Fangqiang, et al. Molecular characterization of segments S7 to S10 of a Southern rice black-streaked dwarf virus isolate from maize in northern China [J]. Virologica Sinica, 2011,26(1):47-53.
- [24] 程晔,陈剑平,陈炯.一个引起玉米矮花叶病的甘蔗花叶病毒基因组全序列测定及其结构分析[J].中国科学(C辑),2001,31(6):497-504.
- [25] 蒋军喜,陈正贤,李桂新,等.我国12省市玉米矮花叶病病原鉴定及病毒致病性测定[J].植物病理学报,2003,33(4):307-312.
- [26] 范在丰,陈红运,李怀方.玉米矮花叶病毒原北京分离物的分子鉴定[J].农业生物技术学报,2001,9(1):12.
- [27] 高文臣.玉米矮花叶病毒及其相关病毒的鉴定、传播和检测[D].杨凌:西北农业大学,1997.
- [28] Li Yongqiang, Liu Ruiying, Zhou Tao, et al. Genetic diversity and population structure of *Sugarcane mosaic virus* [J]. Virus Research, 2013,171(1):242-246.
- [29] Zhu Min, Chen Yuting, Ding Xinshun, et al. Maize Elongin C interacts with the viral genome-linked protein, VPg, of *Sugarcane mosaic virus* and facilitates virus infection [J]. New Phytologist, 2014,203(4):1291-1304.
- [30] 石银鹿,张琦,王富荣,等.玉米矮花叶病毒的株系鉴定[J].植

物病理学报, 1986, 16(2): 99 - 104.

- [31] Fan Z, Chen H, Cai S. Molecular characterization of a distinct potyvirus from whitegrass in China [J]. Archives of Virology, 2003, 148(6): 1219 - 1224.
- [32] Fan Z F, Wang W J, Jiang X. Natural infection of maize by pennisetum mosaic virus in China [J]. Plant Pathology, 2004, 53(6): 796.
- [33] King A M, Adams M J, Lefkowitz E J, et al. Virus taxonomy: ninth report of the International Committee on Taxonomy of Viruses [M]. Elsevier, 2012.
- [34] Nutter R C, Scheets K, Panganiban L C, et al. The complete nucleotide sequence of the maize chlorotic mottle virus genome [J]. Nucleic Acids Research, 1989, 17(8): 3163 - 3177.
- [35] Nault L R, Styer W E, Coffey M E, et al. Transmission of maize chlorotic mottle virus by chrysomelid beetles [J]. Phytopathology, 1978, 68(7): 1071 - 1074.
- [36] Cabanas D, Watanabe S, Higashi C, et al. Dissecting the mode of maize chlorotic mottle virus transmission (*Tombusviridae*: *Machlomovirus*) by *Frankliniella williamsi* (Thysanoptera; Thripidae) [J]. Journal of Economic Entomology, 2013, 106(1): 16 - 24.
- [37] Bockelman D, Claffin L, Uyemoto J. Host range and seed-transmission studies of maize chlorotic mottle virus in grasses and corn [J]. Plant Disease, 1982, 66(1): 216 - 218.
- [38] Wang Q, Zhou X P, Wu J X. First report of maize chlorotic mottle virus infecting sugarcane (*Saccharum officinarum*) [J]. Plant Disease, 2014, 98(4): 572.
- [39] Grylls N E. Leafhopper transmission of a virus causing maize wallaby ear disease [J]. Annals of Applied Biology, 1975, 79(3): 283 - 296.
- [40] 李祥坤, 邓先明, 梁映鸿, 等. 玉米鼠耳病传毒叶蝉研究[J]. 西南农业大学学报, 1996, 18(6): 599 - 601.
- [41] Fletcher M J, Knight W J. New Australian records for exotic leafhoppers [C]//Abstracts of the 29th Annual General Meeting and Scientific Conference of the Australian Entomological Society, 1998: 41.
- [42] Reddy D V, Grylls N E, Black L M. Electrophoretic separation of dsRNA genome segments from maize wallaby ear virus and its relationship to other phytoeoviruses [J]. Virology, 1976, 73(1): 36 - 42.
- [43] Boccardo G, Hatta T, Francki R I, et al. Purification and some properties of reovirus-like particles from leafhoppers and their possible involvement in wallaby ear disease of maize [J]. Virology, 1980, 100(2): 300 - 313.
- [44] Miller W A, Waterhouse P M, Gerlach W L. Sequence and organization of barley yellow dwarf virus genomic RNA [J]. Nucleic Acids Research, 1988, 16(13): 6097 - 6111.
- [45] 张淑香, 周广和. 一种由麦二叉蚜、禾缢管蚜非专化性传毒的小麦黄矮病毒株系鉴定[J]. 植物病理学报, 1987, 17(2): 102 - 105.
- [46] 李经略, 赵玉霞, 赵君东. 小麦黄矮病(BYDV)寄主范围的研究[J]. 农业科学, 1986, 18(6): 7 - 13.
- [47] 成卓敏, 周广和. 小麦黄矮病毒 GPV 株系的提纯及血清学研
- 究[J]. 病毒学报, 1986, 2(3): 275 - 277.
- [48] 杜志强, 李莉, 王锡锋, 等. 大麦黄矮病毒 PAV 血清型免疫电镜检测[J]. 植物保护学报, 1999, 25(6): 31.
- [49] Hayes R J, Buck K W. Complete replication of a eukaryotic virus RNA *in vitro* by a purified RNA-dependent RNA polymerase [J]. Cell, 1990, 63(2): 363 - 368.
- [50] Ding S W, Li W X, Symons R H. A novel naturally occurring hybrid gene encoded by a plant RNA virus facilitates long-distance virus movement [J]. The EMBO Journal, 1995, 14(23): 5762 - 5772.
- [51] Soards A J, Murphy A M, Palukaitis P, et al. Virulence and differential local and systemic spread of cucumber mosaic virus in tobacco are affected by the CMV 2b protein [J]. Molecular Plant Microbe Interactions, 2002, 15(7): 647 - 653.
- [52] Wang Rong, Wang Nian, Ye Ting, et al. Natural infection of maize by cucumber mosaic virus in China [J]. Journal of Phytopathology, 2013, 161(11/12): 880 - 883.
- [53] Shepherd D N, Martin D P, Van der Walt E, et al. Maize streak virus: an old and complex 'emerging' pathogen [J]. Molecular Plant Pathology, 2010, 11(1): 1 - 12.
- [54] Fenoll C, Black D M, Howell S H. The intergenic region of maize streak virus contains promoter elements involved in rightward transcription of the viral genome [J]. The EMBO Journal, 1988, 7(6): 1589 - 1596.
- [55] Ruschhaupt M, Martin D P, Lakay F, et al. Replication modes of maize streak virus mutants lacking RepA or the RepA-pRB8 interaction motif [J]. Virology, 2013, 442(2): 173 - 179.
- [56] 陈莎. 深度测序鉴定玉米病毒及感病玉米组织中小 RNA 分析 [D]. 杭州: 浙江大学, 2015.
- [57] Chen Sha, Cao Linge, Huang Qingqing, et al. The complete genome sequence of a novel maize-associated totivirus [J]. Archives of Virology, 2016, 161(2): 487 - 490.
- [58] Chen Sha, Jiang Guangzhuang, Wu Jianxiang, et al. Characterization of a novel polerovirus infecting maize in China [J]. Viruses, 2016, 8(5): 120.
- [59] Biraghi A. Histological observations on maize plants affected by dwarfing [J]. Notiz Malatt Plante, 1949(7): 1 - 31.
- [60] 李常保, 宋建成, 姜丽君. 玉米粗缩病及其研究进展[J]. 植物保护, 1999, 25(5): 534 - 537.
- [61] 陈巽祯, 杨满昌, 刘信义, 等. 玉米粗缩病发生规律及综合防治研究[J]. 华北农学报, 1986, 1(2): 90 - 97.
- [62] 耿传宝. 玉米粗缩病发生特点与防治措施[J]. 现代农业科技, 2011(1): 199.
- [63] 王安乐, 王娇娟, 陈朝辉. 玉米粗缩病发生规律和综合防治技术研究[J]. 玉米科学, 2005, 13(4): 114 - 116.
- [64] 李妍妍, 卢秉生, 景小鹏, 等. 辽宁东南沿海地区玉米粗缩病的发生与防治[J]. 杂粮作物, 2010, 30(1): 44 - 45.
- [65] 王凤元. 肥宝一号防治玉米粗缩病的试验研究[J]. 云南农业大学学报, 1995, 10(2): 174.
- [66] 李顺康. 攀枝花市夏玉米病毒病发生危害趋势及防治对策[J]. 四川农业科技, 2010(3): 40 - 41.
- [67] 高瑞珍. 两种水稻黑条矮缩病毒在我国分布及其遗传多样性

- [D]. 扬州:扬州大学,2011.
- [68] 朱凤美,肖庆璞,王法明,等. 江南稻区新发生的几种稻病[J]. 植物保护,1964,2(2/3):100-102.
- [69] 饶黎霞. 三种水稻病毒病在中国的发生分布及分子变异[D]. 杭州:浙江大学,2013.
- [70] 阴筱,许斐斐,郑方强,等. 南方水稻黑条矮缩病毒北方玉米分离物 S7 到 S10 片段的分子特性[J]. 中国病毒学,2011,26(1):47-53.
- [71] 郭荣,吕建平,肖文祥,等. 云南低热河谷地区冬季稻飞虱传播的水稻病毒病调查及防治建议[J]. 植物保护,2013,39(3):131-135.
- [72] 周国辉,许东林,李华平. 广东发生水稻黑条矮缩病病原分子鉴定[C]//中国植物病毒学会2004年学术年会论文集. 北京:中国农业科学技术出版社,2004.
- [73] 陈声祥,洪健,吕永平,等. RBSDV 在玉米叶脉细胞内的侵染状态与灰飞虱传毒活力的关系[J]. 中国病毒学,2004,19(2):153-157.
- [74] 钱幼亭,孙晓平,刘艳. 我国玉米粗缩病发生现状和综合防治策略探讨[M]//中国植物保护研究进展—第三次全国农作物病虫害综合防治学术讨论会. 北京:中国科学技术出版社,1996.
- [75] 王同伟. 山东省玉米粗缩病流行原因分析及防治对策[J]. 植保技术与推广,1997,17(2):16-17.
- [76] 黄强,李晚忱,王振营,等. 玉米粗缩病研究的回顾与展望[J]. 玉米科学,2011,19(2):140-143.
- [77] Chen Jiong, Chen Jianping, Adams M J. Characterization of potyviruses from sugarcane and maize in China [J]. Archive of Virology, 2002,147(6):1237-1246.
- [78] Jiang J X, Zhou X P. Maize dwarf mosaic disease in different regions of China is caused by *Sugarcane mosaic virus* [J]. Archive of Virology, 2002,147(12):2437-2443.
- [79] 李新海,韩晓清,王振华,等. 玉米矮花叶病研究进展[J]. 玉米科学,2000,8(3):67-72.
- [80] 陈炯,陈剑平. 由高粱花叶病毒和甘蔗花叶病毒引发的浙江甘蔗花叶病害[J]. 病毒学报,2002,18(4):362-366.
- [81] 周丰静,黄诚华,李正文,等. 广西蔗区甘蔗花叶病病毒种群分析[J]. 南方农业学报,2015,46(4):609-613.
- [82] 蒋军喜,谢艳,阙海勇. 江西甘蔗花叶病病原的分子鉴定[J]. 植物病理学报,2009,39(2):203-206.
- [83] 姚伟,段真珍,周会,等. 甘蔗花叶病毒福建分离物外壳蛋白基因的克隆及序列分析[J]. 植物病理学报,2006,36(4):378-381.
- [84] 崔小雯. 白草花叶病毒种群遗传结构分析[D]. 泰安:山东农业大学,2012.
- [85] 崔小雯,高波,许斐斐. 白草花叶病毒承德玉米分离物 3'-cDNA 片段序列分析[J]. 植物病理学报,2012,42(1):32-36.
- [86] 姜华,赵延明,白元俊,等. 玉米矮花叶病毒对玉米农艺性状影响的研究[J]. 玉米科学,2000,8(4):79-81.
- [87] 马占鸿. 玉米矮花叶病传播机制的研究[J]. 植物病理学报,1998,28(3):256.
- [88] 王宏伟,郭玉宏,张芳. 玉米矮花叶病抗性育种模式研究初报[J]. 玉米科学,2000,8(2):24-26.
- [89] 高文臣,魏宇生. 玉米矮花叶病研究进展[J]. 西北农业大学学报,2000,28(1):86-91.
- [90] Uyemoto J, Bockelman D, Claflin L. Severe outbreak of corn lethal necrosis disease in Kansas[J]. Plant Disease, 1980,64(1):99-100.
- [91] Mahuku G, Lockhart B E, Wanjala B, et al. Maize lethal necrosis (MLN), an emerging threat to maize-based food security in sub-Saharan Africa [J]. Phytopathology, 2015,105(7):956-965.
- [92] Zhang Yongjiang, Zhao Wenjun, Li Mingfu, et al. Real-time TaqMan RT-PCR for detection of maize chlorotic mottle virus in maize seeds[J]. Journal of Virological Methods, 2011,171(1):292-294.
- [93] Wu Jianxiang, Wang Qiang, Liu Huan, et al. Monoclonal antibody-based serological methods for maize chlorotic mottle virus detection in China [J]. Journal of Zhejiang University Science B, 2003,14(7):555-562.
- [94] 李帅,朱敏,夏子豪,等. 云南省玉溪市玉米致死性坏死病毒原的分子鉴定[J]. 植物保护,2015,41(3):110-114.
- [95] 邓先明. 玉米粗缩病(MRDV)和鼠耳病(MWEV)的发生和研究简况[J]. 国外农学-植物保护,1994,7(3/4):15-18.
- [96] 周广和,张淑香. 玉米红叶病的病源和传播途径[J]. 中国农业科学,1985,18(3):92-93.
- [97] 张文斌,安德荣,任向辉. 中国小麦黄矮病的发生及综合防控研究进展[J]. 麦类作物学报,2009,29(2):361-364.
- [98] 苏加岱,刘汉舒,胡英华,等. 黄淮海流域玉米粗缩病发生原因分析及防治对策[J]. 山东农业科学,2009(9):59-61.
- [99] 许海涛,许波,王友华,等. 玉米粗缩病发生规律及防治方法[J]. 大麦与谷类科学,2009(3):35-36.
- [100] 于洋,何秋月,李旻. 玉米致死性坏死病研究进展[J]. 安徽农业科学,2011,39(20):12192-12194.
- [101] 陈道茂. 浙江省主要玉米产区玉米矮缩病初步调查[J]. 浙江农业科学,1965(5):400.
- [102] 刘国镛,张绪振,孙庆玲,等. 玉米新病害“矮化病”调查简报[J]. 河北农学报,1964,3(2):62-63.
- [103] 苗洪芹,陈翼祯. 河北省玉米粗缩病发生危害与防治[J]. 植物保护,1997,23(6):17-19.
- [104] 杨士华,杨伦伦,张琦,等. 山西省蚜虫消长与玉米矮花叶病流行关系[J]. 植物保护学报,1985,12(2):113-117.
- [105] Govier D, Kassanis B. Virus-induced component of plant sap needed when aphids acquire potato virus Y from purified preparation [J]. Virology, 1974,61(2):420-426.
- [106] 李向东,李怀方,范在丰,等. 玉米矮花叶病毒在蚜虫传毒过程中的作用机制[J]. 植物病理学报,2000,30(3):217-221.
- [107] 苗洪芹,陈翼祯,曹克强,等. 玉米粗缩病的流行因素与预测模型[J]. 河北农业大学学报,2003,26(2):60-64.
- [108] 马文元. 关于石家庄地区玉米粗缩病病原的类型问题[J]. 植物保护,1982(3):18-19.
- [109] 杨本荣,马巧月. 玉米粗缩病病毒寄主范围研究[J]. 植物病理学报,1983,13(3):1-8.
- [110] 白云凤. 利用不同策略获得抗 SCMV 转基因玉米的研究[D]. 北京:中国农业大学,2005.
- [111] 雷海英,孙毅,王志军,等. 病毒复制酶基因诱导玉米抗矮花叶病的研究[J]. 华北农学报,2008,23(5):114-117.