

双生病毒基因组变异的研究进展

郭小建¹, 张光明², 冯 飞¹, 刘爱荣³, 万小荣¹, 郭春绒^{2*}

(1. 仲恺农业工程学院 生命科学学院, 广东 广州 510225; 2. 山西农业大学 文理学院, 山西 太谷 030801; 3. 河南科技大学 林学院, 河南 洛阳 471003)

摘要: 双生病毒是一类在世界范围内广泛发生的植物单链 DNA 病毒, 在多种重要经济作物上引起危害。综述了双生病毒的基因组结构特点、基因组变异类型以及变异影响因素等方面的国内外研究进展, 以助于了解双生病毒的进化规律, 并为采取有效而稳定的策略控制该病毒引起的病害提供依据。

关键词: 双生病毒; 基因组; 变异

中图分类号: Q754 文献标识码: A 文章编号: 1004-3268(2011)05-0008-03

Research Progress on Genomic Variation of Geminiviruses

GUO Xiao-jian¹, ZHANG Guang-ming², FENG Fei¹, LIU Ai-rong³,
WAN Xiao-rong¹, GUO Chun-rong^{2*}

(1. College of Life Sciences, Zhongkai University of Agriculture and Engineering, Guangzhou 510225, China;
2. College of Arts and Sciences, Shanxi Agricultural University, Taigu 030801, China;
3. College of Forestry, Henan University of Science and Technology, Luoyang 471003, China)

Abstract: Geminiviruses, a group of plant single DNA viruses, distribute widely in the world and cause damage to a variety of important economic crops. The research progress on genomic structure, variation and variation factors of geminiviruses is reviewed, so as to know the evolution law of geminiviral genomes and present the evidence for control strategies for diseases caused by geminiviruses.

Key words: Geminiviruses; Genome; Variation

双生病毒是一类在世界范围内广泛发生的植物单链 DNA 病毒, 在多种重要经济作物上引起危害。目前, 已从我国云南、广西、广东和海南等地的烟草、番茄、番木瓜和杂草上相继发现了多种双生病毒, 并对其基因组结构及变异进行了深入研究。鉴此, 对双生病毒基因组变异的最新研究进展进行综述, 以助于了解我国双生病毒的变异进化规律, 进而为防治由双生病毒引起的植物病害奠定基础。

1 双生病毒的基因组结构

依据基因组结构、昆虫介体、寄主范围的不同, 国际病毒分类委员会将双生病毒科划分为 4 个属: 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*) 和菜豆金色花叶病毒属 (*Begomovirus*)^[1-2]。

玉米线条病毒属、甜菜曲顶病毒属和番茄伪曲顶病毒属病毒为单组分病毒, 基因组大小约 2.6~3.0kb, 含有 4~7 个开放阅读框。前 2 种病毒属病毒都由叶蝉传播, 而后 1 种由树蝉传播。菜豆金色花叶病毒属病毒的基因组多数为双组分基因组, 含有 2 条大小为 2.5~2.8kb 的 DNA 分子, 即 DNA-A 和 DNA-B。该属病毒由粉虱传播。

2 双生病毒基因组的变异类型

变异是基因组复制过程中出现错误而产生的。在所有生物中, 病毒的变异速度最快, 对于双生病毒

收稿日期: 2010-12-20

基金项目: 广东省教育厅优秀青年创新人才培养项目 (LYM08065); 国家自然科学基金项目 (30700002 和 30800077)

作者简介: 郭小建 (1977), 女, 山西运城人, 副教授, 博士, 主要从事分子植物病毒学及植物抗病毒基因工程研究。

E-mail: xjguo2003@126.com

* 通讯作者: 郭春绒 (1961), 女, 山西运城人, 教授, 硕士, 主要从事生物化学和分子生物学研究。E-mail: gcr893@163.com

而言,迄今报道的基因组出错类型有3种:突变,假重组和重组^[3-4]。

2.1 突变

所有病毒都具有产生大量多样性种群的潜能,而突变是种群变异的源头。突变是由于生物繁殖导致后代个体在遗传上与它们的亲代不同的现象。玉米线条病毒各个分离物的序列同源性通常较高,这些同源关系相近的分子往往是由于在玉米线条病毒基因组上普遍发生的点突变引起的。该病毒基因组的突变可遍布整个基因组,但主要是位于基因间隔区(IR),其突变频率为 $(3.8 \sim 10.5) \times 10^{-4[5]}$ 。基因组序列单一位点或多位点突变可导致同种菜豆金色花叶病毒的不同分离物之间在侵染性、症状类型、寄主范围和粉虱传毒等方面产生差异^[6-8]。例如非洲木薯花叶病毒的外壳蛋白基因发生点突变后,基因组虽然能够复制,但却不能产生病毒粒子。这是因为其中一个重要碱基的突变,导致外壳蛋白表达不稳定或被截断而不能组装正常的病毒粒子^[9]。对于单个病毒,基因组点突变是产生多个病毒分离物的主要原因,而基因插入、倒置及重复是导致新病毒出现的直接原因^[10]。

2.2 假重组

假重组一般发生在菜豆金色花叶病毒属同源关系高的病毒之间,因为同源关系高的病毒其DNA-A和DNA-B的IR区含有同样的重复序列,均能与DNA-A编码的复制蛋白相结合指导复制^[11]。同源性越高的病毒,就越容易发生假重组现象。研究发现,同源性高的番茄斑驳病毒与菜豆矮花叶病毒发生假重组后,产生了更强的致病性^[12]。例外的是,甘蓝曲叶病毒和南瓜曲叶病毒IR区相似性虽然只有80%,但甘蓝曲叶病毒的DNA-A和南瓜曲叶病毒的DNA-B也能进行假重组^[13]。病毒间的假重组能影响病毒的致病性从而影响到病毒的进化,但它对病毒种群遗传结构的作用还不清楚。

2.3 重组

双生病毒重组现象已在非洲木薯、巴基斯坦棉花、墨西哥辣椒及美洲、西班牙和意大利番茄等作物上发现。重组不仅在双生病毒的进化过程中起着重要作用,而且直接关系到双生病毒病害的流行。经过重组产生的新病毒与原有的病毒往往形成复合侵染,进一步加重了病毒的危害程度,从而形成了病毒重组与病害流行的恶性循环,给作物生产造成极大的损失。

双生病毒的重组可发生在种内、种间、属间,甚至是与外源寄主植物之间,以获得更强的致病率和更广的寄主范围。

2.3.1 属间重组 甜菜曲顶病毒属的甜菜曲顶病

毒可能是由菜豆金色花叶病毒属和玉米线条病毒属的病毒重组形成的。以复制蛋白构建的系统关系树中,甜菜曲顶病毒归属于菜豆金色花叶病毒属;以外壳蛋白构建的系统关系树中,甜菜曲顶病毒却归属于玉米线条病毒属,而甜菜曲顶病毒属和玉米线条病毒属病毒确实都是由叶蝉传播的。因此,甜菜曲顶病毒可能是由玉米线条病毒的外壳蛋白基因与菜豆金色花叶病毒的外壳蛋白基因进行重组后进化而来。

2.3.2 属内重组 双生病毒的属内重组

最早报道是发生在东非木薯花叶病毒和非洲木薯花叶病毒之间,由这2种病毒重组产生的新病毒株系东非木薯花叶病毒乌干达分离物与非洲木薯花叶病毒的复合侵染引起了乌干达木薯花叶病的暴发,导致该国木薯的毁灭性死亡^[14]。在巴基斯坦的棉花上也发现了双生病毒的属内重组现象,如木尔坦棉花曲叶病毒DNA-A组分与秋葵黄脉花叶病毒的DNA-A组分间有50%的相似性,至今已从该国的棉花上分离到了4种不同DNA-A的重组体^[15]。

另外,国内亦报道了菜豆金色花叶病毒属的属内重组现象。如在云南南瓜上发现的云南南瓜曲叶病毒,被认为是由泰国番茄黄化曲叶病毒和孟加拉辣椒曲叶病毒重组形成的^[16]。观赏植物一品红上的一品红曲叶病毒可能是由孟加拉辣椒曲叶病毒和其他病毒重组形成的^[17]。

双生病毒的属内重组发生频率高,往往会导致双生病毒基因组的多样性并产生新的病毒或株系,进而导致新的病毒病的流行。

2.3.3 与外源植物寄主重组 病毒基因组与植物寄主基因组重组

可能也参与了双生病毒的进化。目前,在一些烟草中发现多个重复的双生病毒DNA序列,且每一重复的双生病毒DNA序列与新世界双生病毒的复制起始和复制酶蛋白基因相似,认为是双生病毒DNA序列整合入烟草基因组的结果^[18]。

3 双生病毒基因组变异的因素

通过对氨基酸序列、DNA序列、血清交叉反应及RFLP结果的比较分析,认为下列因素可能参与了双生病毒基因组的变异。

3.1 地理因素

早在1985年,Harrison等就提出菜豆金色花叶病毒属病毒间的亲缘关系与地理分布相关的理论^[19]。如非洲木薯花叶病毒、番茄黄化曲叶病毒、印度木薯花叶病毒及番茄曲叶病毒是旧世界的双生病毒,它们在进化树上形成了与新世界病毒不同的分支^[20]。

3.2 生物因素

全球气候变暖,经济全球化,交通、旅游、国际间

农产品贸易活动增加,都造成粉虱种群的扩大和不同地理分布的粉虱的传播蔓延,又因为粉虱的食谱广,因此扩大了双生病毒传播的寄主范围,增加了其适应新寄主的频率。另外,植物寄主也可能影响病毒的进化。如 Ooi 等将双生病毒接种于有性和无性泽芸属寄主植物后,分析其种群遗传结构,结果表明,在有性寄主群体中,可能由于进化相关的遗传瓶颈导致其侵染率较低,但其遗传多样性较高,暗示遗传多样性是病毒自身进化出的针对寄主植物群体遗传多样性的一种策略^[21]。

4 结语

对于双生病毒而言,频繁重组是导致病毒快速变异的重要因素。导致双生病毒频繁重组的原因主要有 3 个方面。首先,双生病毒的复合侵染在田间非常普遍,而不同种病毒基因组间的同源性都较高,因而易造成病毒之间发生重组;其次,双生病毒经双链 DNA 中间体利用滚环机制在植物细胞核中进行复制,并产生非常高的拷贝数,因而增加了重组的可能;再次,近年 B 型烟粉虱发生广泛,由于它的食谱广,扩大了病毒传播的寄主范围,增加了病毒适应新寄主的频率。由于重组,双生病毒基因组的多样性不断增加,这不仅为其适应新的生态环境及寄主提供了更多的机会,而且也为其进化提供了选择优势。

参考文献:

- [1] Pringle C R. Virus taxonomy 1999. The universal system of virus taxonomy, updated to include the new proposals ratified by the international committee on taxonomy of viruses during 1998 [J]. Arch Virol, 1999, 144: 421-429.
- [2] Fauquet C M, Bisaro D M, Briddon R W, *et al.* Revision of taxonomic criteria for species demarcation in the family *Geminiviridae*, and an updated list of begomovirus species [J]. Arch Virol, 2003, 148: 405-421.
- [3] Roossinck M J. Mechanisms of plant virus evolution [J]. Annu Rev Phytopathol, 1997, 35: 191-209.
- [4] Aranda M A, Fraile A, Dopazo J, *et al.* Contribution of mutation and RNA recombination to the evolution of a plant pathogenic RNA [J]. J Mol Evol, 1997, 44: 81-88.
- [5] Isnard M, Granier M, Frutos R, *et al.* Quasispecies nature of three maize streak virus isolates obtained through different modes of selection from a population used to assess response to infection of maize cultivars [J]. J Gen Virol, 1998, 79: 3091-3099.
- [6] Stanley J, Townsend R. Characterisation of DNA forms associated with cassava latent virus infection [J]. Nucleic Acids Res, 1985, 13: 2189-2206.
- [7] Lazarowitz S G. Molecular characterization of two bipartite geminiviruses causing squash leaf curl disease: role of viral replication and movement functions in de-

- termining host range [J]. Virology, 1991, 180: 70-80.
- [8] Noris E, Vaira A M, Caciagli P, *et al.* Amino acids in the capsid protein of tomato yellow leaf curl virus that are crucial for systemic infection, particle formation, and insect transmission [J]. J Virol, 1998, 72: 10050-10057.
- [9] Robinson D J, Harrison B D, Sequeira J C, *et al.* Detection of strains of African cassava mosaic virus by nucleic acid hybridisation and some effects of temperature on their multiplication [J]. Ann Appl Biol, 1984, 105: 483-493.
- [10] Harrison B D, Robinson D J. Natural genomic and antigenic variation in whitefly-transmitted geminiviruses (begomoviruses) [J]. Annu Rev Phytopathol, 1999, 37: 369-398.
- [11] Frischmuth T, Roberts S, von Arnim A, *et al.* Specificity of bipartite geminivirus movement proteins [J]. Virology, 1993, 196: 666-673.
- [12] Hou Y M, Gilbertson R L. Increased pathogenicity in a pseudorecombinant bipartite geminivirus correlates with intermolecular recombination [J]. J Virol, 1996, 70: 5430-5436.
- [13] Hill J E, Strandberg J O, Hiebert E, *et al.* Asymmetric infectivity of pseudorecombinants of cabbage leaf curl virus and squash leaf curl virus: Implications for bipartite geminivirus evolution and movement [J]. Virology, 1998, 250: 283-292.
- [14] Zhou X P, Liu Y L, Robinson D J, *et al.* Four DNA-A variants among Pakistan isolates of cotton leaf curl virus and their affinities to DNA-A of geminivirus isolates from Okra [J]. J Gen Virol, 1998, 79: 915-923.
- [15] Zhou X P, Liu Y L, Calvert L, *et al.* Evidence that DNA-A of a geminivirus associated with severe cassava mosaic disease in Uganda has arisen by interspecific recombination [J]. J Gen Virol, 1997, 78: 2101-2111.
- [16] Xie Y, Zhou X P. Molecular characterization of squash leaf curl Yunnan virus, a new begomovirus, and evidence for recombination [J]. Arch Virol, 2003, 148: 2047-2054.
- [17] Ma X Y, Cai J H, Li G X, *et al.* Molecular characterization of a distinct begomovirus infecting *Euphorbia pulcherrima* in China [J]. J Phytopathol, 2004, 152: 215-218.
- [18] Bejarano E R, Khashoggi A, Witty M, *et al.* Integration of multiple repeats of geminiviral DNA into the nuclear genome of tobacco during evolution [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 1996, 93: 759-764.
- [19] Harrison B D. Advances in geminivirus research [J]. Annu Rev Phytopathol, 1985, 23: 55-82.
- [20] Timmermans M C, Das O P, Messings J. Geminiviruses and their uses as extrachromosomal replicons [J]. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol, 1994, 45: 79-112.
- [21] Ooi K, Yahara T. Genetic variation of geminiviruses: comparison between sexual and asexual host plant populations [J]. Mol Ecol, 1999, 8: 89-97.