

高 乐,刘 渝,胡尊瑞,等. 侵染我国黄瓜病毒种类的研究进展[J]. 江苏农业科学,2024,52(17):20–26.
doi:10.15889/j.issn.1002–1302.2024.17.003

侵染我国黄瓜病毒种类的研究进展

高 乐¹, 刘 渝², 胡尊瑞¹, 周 博¹, 郑志勇¹, 任俊达²

(1. 北京农业职业学院园艺系, 北京 102442; 2. 北京农学院农业农村部华北都市农业重点实验室, 北京 102206)

摘要:黄瓜(*Cucumis sativus* L.)是一种重要的园艺蔬菜作物,具有重要的食用和经济价值,然而病毒病严重影响我国黄瓜的产量和品质。近年来,我国科研人员对不同地区黄瓜病毒病的流行情况开展了广泛深入的研究,本文梳理整合了前人的研究结果,发现在全国范围内采集的黄瓜样品中检出的病毒达到 20 种之多,涉及 10 个科、11 个属,其中以马铃薯 Y 病毒属(*Potyvirus*)的病毒数量最多,达到了 7 种,并且除 TYLCV 为 DNA 病毒以外,其余均为 RNA 病毒,说明 RNA 病毒导致的黄瓜病毒病在我国占据绝对主导地位,其中又以 *Potyvirus* 病毒对我国黄瓜的侵染最为广泛,是威胁黄瓜生产的最大病毒种群。进一步,通过分析病毒种类的地理分布,说明在全国范围内须加强对 CMV、CCYV、CGMMV 以及 *Potyvirus* 中 PRSV 和 WMV 的防治工作和抗病育种研究;其中,黄淮海流域和长江流域应重点针对 CMV 以及 *Potyvirus* 中的 WMV 和 ZYMV;此外,江苏、甘肃、重庆、海南的黄瓜病毒病较为严重,各地区应予以重视。随着科学技术的进步,新兴的小 RNA 深度测序技术已被广泛应用于病毒的鉴定当中,打破了传统方法只能检测已知病毒的局限性,未来将会成为一种常规高效的病毒检测手段,具有广阔的应用前景。

关键词:黄瓜;病毒;分布;检测

中图分类号:S436.421.1 **文献标志码:**A **文章编号:**1002–1302(2024)17–0020–07

黄瓜(*Cucumis sativus*)别称胡瓜、青瓜,为葫芦科(Cucurbitaceae)一年生蔓生或攀缘草本植物,是一种重要的园艺蔬菜作物^[1]。黄瓜是我国主要的保护地栽培和大规模栽培的蔬菜种类,在各地蔬菜供应中起着关键作用,具有重要的食用和经济价值^[2]。近年来,由于农业生产环境的变化和耕作模

式的改变,黄瓜病毒病呈现出多发的态势,对黄瓜的产量和品质造成严重影响,威胁着我国黄瓜产业的健康发展。黄瓜感染病毒以后,初期心叶出现明脉现象,之后逐渐产生花叶、重花叶、皱缩、卷曲等症状,最终导致果实凹凸不平、螺旋状扭曲、果肉僵硬、苦涩等^[3]。近年来,我国科研人员对不同地区黄瓜病毒病的流行情况开展了广泛深入的研究,取得了大量的进展。本文梳理整合了前人的研究结果,综合概述了侵染我国黄瓜的病毒种类、地理分布、优势毒源及其检测方法,以期为我国黄瓜病毒病的防治工作和抗病育种研究提供参考。

1 侵染病毒的种类

近年来的研究表明,在全国范围内采集的黄瓜样品中检出的病毒达到 20 种之多(表 1)^[4],包括马

收稿日期:2023–09–20

基金项目:北京市教育委员会科技计划(编号:KM202212448003、KM202312448004);北京农业职业学院院级项目(编号:XY–YF–22–02、XY–KJ–22–07);国家自然科学基金(编号:32001571)。

作者简介:高 乐(1987–),男,河北石家庄人,博士,副教授,从事植物抗病毒基因工程研究。E-mail:gaole@bvca.edu.cn。

通信作者:郑志勇,硕士,教授,主要从事园艺植物栽培研究, E-mail:zhengzhiyong@bvca.edu.cn;任俊达,博士,副教授,主要从事植物病理学研究, E-mail:renjd@bua.edu.cn。

[39] Chaubell M J, Yueh S H, Dunbar R S, et al. Improved SMAP dual-channel algorithm for the retrieval of soil moisture[J]. IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing, 2020, 58(6): 3894–3905.

[40] 吴立新,齐 源,毛文飞,等. 多波段多极化被动微波遥感地震应用研究进展与前沿方向探索[J]. 测绘学报,2022,51(7):1356–1371.

[41] Kang C S, Zhao T J, Shi J C, et al. Global soil moisture retrievals from the Chinese FY–3D microwave radiation imager[J]. IEEE

Transactions on Geoscience and Remote Sensing, 2021, 59(5): 4018–4032.

[42] 王 舒. 基于被动微波遥感的地表粗糙度及土壤水分反演研究[J]. 测绘学报,2021,50(10):1419.

[43] 胡建东,李林泽. 介电特性土壤水分测定方法研究进展[J]. 河南农业大学学报,2021,55(4):1241–1249.

[44] 蒋瑞瑞,甘甫平,郭 艺,等. 土壤水分多源卫星遥感联合反演研究进展[J]. 自然资源遥感,2024,36(1):1–13.

铃薯 X 病毒(PVX)、黄瓜花叶病毒(CMV)、甜瓜黄斑病毒(MYSV)、番茄斑萎病毒(TSWV)、瓜类褪绿黄化病毒(CCYV)、南瓜花叶病毒(SqMV)、蚕豆萎蔫病毒 2 号(BBWV2)、葫芦内源 RNA 病毒(LsEV)、番茄黄化曲叶病毒(TYLCV)、南瓜蚜传黄化病毒(CABYV)、甜瓜蚜传黄化病毒(MABYV)、番

木瓜环斑病毒(PRSV)、花生条纹病毒(PStV)、马铃薯 Y 病毒(PVY)、芜菁花叶病毒(TuMV)、西瓜花叶病毒(WMV)、西葫芦虎纹花叶病毒(ZTMV)、小西葫芦黄花叶病毒(ZYMV)、黄瓜绿斑驳花叶病毒(CGMMV)、烟草花叶病毒(TMV)。

表 1 我国范围内采集的黄瓜样品中检出的 20 种病毒

序号	科	属	种	缩写
1	甲型线形病毒科	马铃薯 X 病毒属	马铃薯 X 病毒	PVX
2	雀麦花叶病毒科	黄瓜花叶病毒属	黄瓜花叶病毒	CMV
3	布尼亚病毒科	番茄斑萎病毒属	甜瓜黄斑病毒	MYSV
4	布尼亚病毒科	番茄斑萎病毒属	番茄斑萎病毒	TSWV
5	长线形病毒科	毛形病毒属	瓜类褪绿黄化病毒	CCYV
6	豇豆花叶病毒科	豇豆花叶病毒属	南瓜花叶病毒	SqMV
7	豇豆花叶病毒科	蚕豆病毒属	蚕豆萎蔫病毒 2 号	BBWV2
8	内源 RNA 病毒科	内源 RNA 病毒属	葫芦内源 RNA 病毒	LsEV
9	双生病毒科	菜豆金色花叶病毒属	番茄黄化曲叶病毒	TYLCV
10	黄症病毒科	马铃薯卷叶病毒属	南瓜蚜传黄化病毒	CABYV
11	黄症病毒科	马铃薯卷叶病毒属	甜瓜蚜传黄化病毒	MABYV
12	马铃薯 Y 病毒科	马铃薯 Y 病毒属	番木瓜环斑病毒	PRSV
13	马铃薯 Y 病毒科	马铃薯 Y 病毒属	花生条纹病毒	PStV
14	马铃薯 Y 病毒科	马铃薯 Y 病毒属	马铃薯 Y 病毒	PVY
15	马铃薯 Y 病毒科	马铃薯 Y 病毒属	芜菁花叶病毒	TuMV
16	马铃薯 Y 病毒科	马铃薯 Y 病毒属	西瓜花叶病毒	WMV
17	马铃薯 Y 病毒科	马铃薯 Y 病毒属	西葫芦虎纹花叶病毒	ZTMV
18	马铃薯 Y 病毒科	马铃薯 Y 病毒属	小西葫芦黄花叶病毒	ZYMV
19	帚状病毒科	烟草花叶病毒属	黄瓜绿斑驳花叶病毒	CGMMV
20	帚状病毒科	烟草花叶病毒属	烟草花叶病毒	TMV

上述 20 种病毒归属为 10 个科、11 个属(表 2 和图 1):包括甲型线形病毒科(Alphaflexiviridae)马铃薯 X 病毒属(*Potexvirus*)的 PVX^[5];雀麦花叶病毒科(Bromoviridae)黄瓜花叶病毒属(*Cucumovirus*)的 CMV^[6];布尼亚病毒科(Bunyaviridae)番茄斑萎病毒属(*Tospovirus*)的 MYSV^[7]和 TSWV^[8];长线形病毒科(Closteroviridae)毛形病毒属(*Crinivirus*)的 CCYV^[9];豇豆花叶病毒科(Comoviridae)豇豆花叶病毒属(*Comovirus*)的 SqMV^[10]和蚕豆病毒属(*Fabavirus*)的 BBWV2^[11];内源 RNA 病毒科(Endornaviridae)内源 RNA 病毒属(*Endornavirus*)的 LsEV^[12];双生病毒科(Geminiviridae)菜豆金色花叶病毒属(*Begomovirus*)的 TYLCV^[13];黄症病毒科(Luteoviridae)马铃薯卷叶病毒属(*Polerovirus*)的 CABYV^[14]和 MABYV^[15];马铃薯 Y 病毒科(Potyviriidae)马铃薯 Y 病毒属(*Potyvirus*)的 PRSV、

PStV、PVY、TuMV、WMV、ZTMV、ZYMV^[16-22];帚状病毒科(Virgaviridae)烟草花叶病毒属(*Tobamovirus*)的 CGMMV^[23]和 TMV^[24]。由此可见,在检出的 20 种病毒当中,几乎所有的科属仅包含其中的 1~2 种,而 *Potyvirus* 病毒数量明显高于其他科属,达到了 7 种(表 2 和图 1)。此外,检出的病毒几乎均为 RNA 病毒,仅 TYLCV 为 DNA 病毒(表 2)。

2 侵染病毒的地理分布

2.1 松辽流域

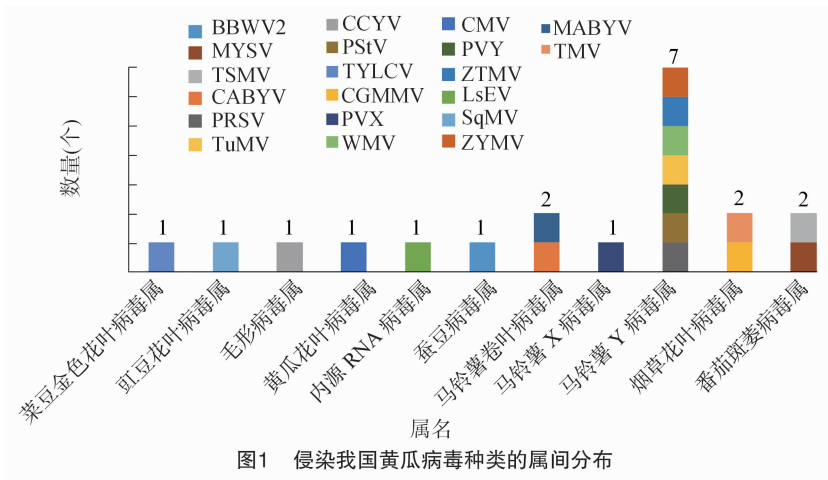
松辽流域地跨黑龙江、吉林、辽宁 3 省的全部,以及内蒙古和河北省的一部分,该流域的辽宁省在黄瓜上检出病毒 1 种^[25],为 CMV(表 3、图 2 至图 4)。

2.2 黄淮海流域

黄淮海流域地跨北京、天津、山东 3 省(市)的

表 2 侵染我国黄瓜的病毒种类

序号	科	属	病毒种类	基因组
1	甲型线形病毒科	马铃薯 X 病毒属	PVX	RNA
2	雀麦花叶病毒科	黄瓜花叶病毒属	CMV	RNA
3	布尼亚病毒科	番茄斑萎病毒属	MYSV、TSWV	RNA
4	长线形病毒科	毛形病毒属	CCYV	RNA
5	豇豆花叶病毒科	豇豆花叶病毒属	SqMV	RNA
		蚕豆病毒属	BBWV2	RNA
6	内源 RNA 病毒科	内源 RNA 病毒属	LsEV	RNA
7	双生病毒科	菜豆金色花叶病毒属	TYLCV	DNA
8	黄症病毒科	马铃薯卷叶病毒属	CABYV、MABYV	RNA
9	马铃薯 Y 病毒科	马铃薯 Y 病毒属	PRSV、PStV、PVY、TuMV、WMV、ZTMV、ZYMV	RNA
10	帚状病毒科	烟草花叶病毒属	CGMMV、TMV	RNA



全部,河北和河南 2 省的大部分,以及江苏和安徽 2 省的淮北地区,是我国重要的蔬菜生产基地。该流域在黄瓜上共检出病毒 8 种,包括 CABYV、CCYV、CGMMV、CMV、PRSV、TMV、WMV、ZYMV^[26-33](表 3 和图 2 至图 4),其中北京市检出病毒 3 种,分别为 CMV、WMV、ZYMV;天津市检出病毒 3 种,分别为 CMV、TMV、WMV;山东省检出病毒 4 种,分别为

CMV、PRSV、WMV、ZYMV;江苏省北部地区检出病毒 8 种,分别为 CABYV、CCYV、CGMMV、CMV、PRSV、TMV、WMV、ZYMV。进一步可以看出,在北京、山东、江苏北部均检出了 CMV、WMV、ZYMV(表 3 和图 4),由此可见,在黄淮海流域侵染黄瓜的优势毒源为 CMV、WMV、ZYMV。

表 3 我国不同流域及地区检出的病毒种类

流域	地区	病毒种类
松辽流域	辽宁	CMV
黄淮海流域	北京	CMV、WMV、ZYMV
	天津	CMV、TMV、WMV
	山东	CMV、PRSV、WMV、ZYMV
	江苏省北部	CABYV、CCYV、CGMMV、CMV、PRSV、TMV、WMV、ZYMV
长江流域	甘肃	CMV、PRSV、SqMV、WMV、ZYMV
	重庆	CMV、SqMV、TuMV、WMV、ZYMV
	湖北	CMV
	江苏南部	CABYV、CCYV、CGMMV、CMV、PRSV、WMV、ZYMV
珠江流域	广东	CMV、PRSV、WMV
其他	海南	CCYV、CGMMV、CMV、MYSV、TMV

2.3 长江流域

长江流域地跨川、甘、鄂、青、藏、滇、渝、湘、赣、皖、苏、沪等地,同时涵盖部分云贵高原,包括渝东西、渝东北、鄂西、湘西、云南、贵州等地区,是我国重要的蔬菜种植区^[29]。该流域在黄瓜上共检出病

毒 9 种,包括 CABYV、CCYV、CGMMV、CMV、PRSV、SqMV、TuMV、WMV、ZYMV(表 3 和图 2 至图 4),其中甘肃省检出病毒 5 种^[30],分别为 CMV、PRSV、SqMV、WMV、ZYMV;重庆市检出病毒 5 种^[31],分别为 CMV、SqMV、TuMV、WMV、ZYMV;湖北省检出病

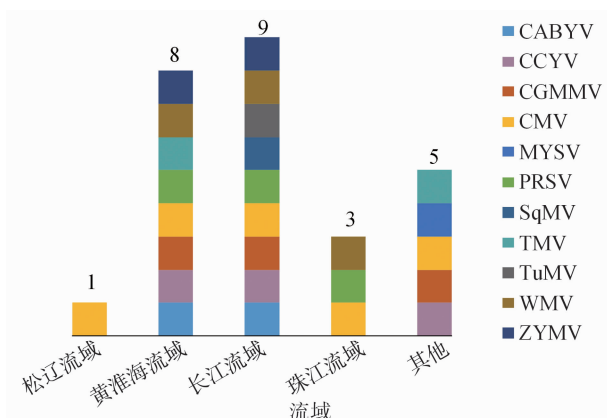


图2 我国不同流域检出的病毒种类

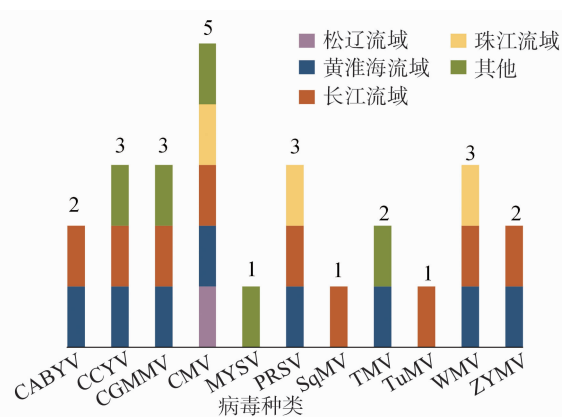
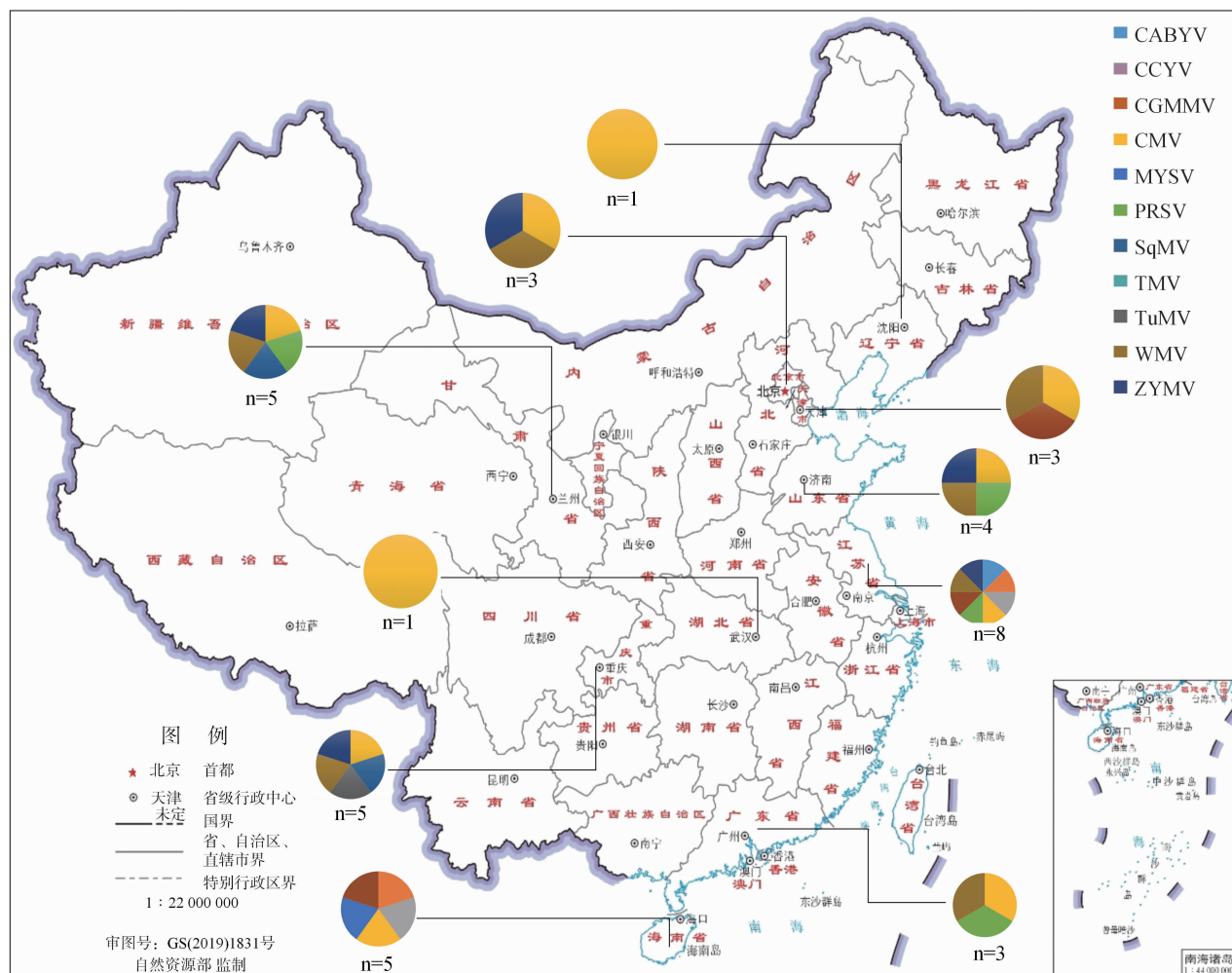


图3 侵染我国黄瓜病毒种类的流域分布



毒 1 种^[32], 为 CMV; 江苏省南部地区检出病毒 7 种^[28], 分别为 CABYV、CCYV、CGMMV、CMV、PRSV、WMV、ZYMV。进一步可以看出, 在甘肃、重庆、江苏南部均检出了 CMV、WMV、ZYMV (表 3 和图 4), 由此可见, 在长江流域侵染黄瓜的优势毒源同黄淮海流域一致, 为 CMV、WMV、ZYMV。

2.4 珠江流域

珠江流域地跨滇、黔、桂、粤、湘、赣等地区, 该流域的广东省在黄瓜上检出病毒 3 种^[26], 分别为 CMV、PRSV、WMV (表 3 和图 2 至图 4)。

2.5 其他

黄瓜是海南省冬季种植的重要蔬菜作物, 主要生产区域包括三亚、澄迈、万宁等市(县), 共检出病毒 5 种^[33], 分别为 CCYV、CGMMV、CMV、MYSV、TMV (表 3 和图 2 至图 4)。

3 侵染病毒的检测方法

3.1 酶联免疫吸附分析

酶联免疫吸附分析 (ELISA) 又称为免疫学测定或血清学测定, 具有简便、快速、灵敏度高、特异性强等优点, 广泛应用于植物病毒的检测当中^[34]。该项技术的原理是借助化学方法使酶与抗体结合形成酶标抗体, 进而与相应的抗原底物特异性结合发生化学反应, 在酶的催化作用下显色, 生成的有色化合物的量与病原物的含量成正比, 反应液在 405 nm 波长下有吸收峰值 ($D_{405\text{ nm}}$), 可通过酶标仪测定 $D_{405\text{ nm}}$, 从而对病毒进行定性和定量分析^[35]。随着科学技术的不断进步, ELISA 也在不断地向更快捷、更方便、更高效的方向优化, 但仍存在一些局限性^[36]: (1) ELISA 主要利用病毒外壳蛋白的抗原性来进行检测分析, 因此无法检测缺乏外壳蛋白的病毒; (2) 阳性与阴性样品的区分受到季节性不确定问题的影响; (3) 检测周期受到病毒在植株体内分布不均匀以及病毒分离物多样性的限制; (4) 病毒的检出率受到病毒间血清学关系远近的影响。

3.2 聚合酶链式反应

聚合酶链式反应 (PCR) 是通过检测病毒的特异性核苷酸序列来确定病毒的种类, 由于该项技术是在 DNA/RNA 水平上对病毒进行鉴定, 因此灵敏度极高, 病毒滴度可以低至 pg 级甚至 fg 级, 也是纯化病毒基因片段的必备手段^[36]。该项技术的原理是根据病毒的核苷酸序列信息设计特异性引物, 提取病毒基因组之后进行 PCR 扩增反应, 通过琼脂糖

凝胶电泳对目标基因条带进行纯化回收, 将纯化的基因片段连接至克隆载体并转化至大肠杆菌感受态 DH5 α 进行扩繁培养, 最后通过测序及序列比对分析鉴定病毒的种类。对于 DNA 病毒而言, 可以直接通过 PCR 技术进行快速体外扩增; 对于 RNA 病毒而言, 可以通过反转录 PCR (RT-PCR) 的方法进行病毒检测, 即先将病毒的 RNA 反转录成 cDNA, 再进行 PCR 扩增反应^[36]。PCR 技术兼具成本低廉、重复性好、精确度高等优点, 但试验结果容易被近缘病毒干扰。

3.3 小 RNA 深度测序

小 RNA 深度测序 (SRDS) 是一种新兴的病毒检测技术, 可以不依赖于病毒的核苷酸序列信息, 具有灵敏度高、效率高、数据处理简便、能够探索未知病毒等优点^[37-39]。该项技术基于寄主对病毒的 RNA 干扰原理, 即病毒在植物体内复制的过程中, 会产生小的双链 RNA (dsRNA), 寄主通过 Dicer-like 酶识别 dsRNA 并加工生成许多小的干扰 RNA (siRNA), siRNA 能够识别、结合与其序列互补的病毒并对其切割, 从而导致病毒的降解^[38]。因此, 提取发病植株样本的总 RNA 并构建 RNA 文库, 利用 SRDS 技术进行测序, 对测序数据进行质控分析, 能够检出与侵染病毒序列高度一致的小 RNA 片段, 并完成病毒 RNA 序列的组装、比对、分析等, 从而最终确定侵染的病毒种类^[37-38]。

4 展望

黄瓜是我国广泛栽培种植的重要园艺蔬菜作物, 病毒病给黄瓜的产量和品质带来严重危害, 明确黄瓜病毒病的流行情况, 鉴定侵染的病毒种类、地理分布以及优势毒源, 对我国黄瓜病毒病的防治工作和抗病育种研究具有重要意义。前人的研究表明, 在全国范围内采集的黄瓜样品中检出的病毒达到 20 种之多 (表 1), 涉及 10 个科、11 个属 (表 2 和图 1), 包括 *Begomovirus* (TYLCV)、*Comovirus* (SqMV)、*Crinivirus* (CCYV)、*Cucumovirus* (CMV)、*Endornavirus* (LsEV)、*Fabavirus* (BBWV2)、*Polerovirus* (CABYV 和 MABYV)、*Potexvirus* (PVX)、*Potyvirus* (PRSV、PsTV、PVY、TuMV、WMV、ZTMV、ZYMV)、*Tobamovirus* (CGMMV 和 TMV)、*Tospovirus* (MYSV 和 TSWV)。进一步可以看出, 在检出的所有病毒当中, 除 TYLCV 为 DNA 病毒以外, 其余均为 RNA 病毒, 并且以 *Potyvirus* 病毒数量最多, 达到了 7 种, 明

显高于其他科属(表 2 和图 1),说明 RNA 病毒引致的黄瓜病毒病在我国占据绝对主导地位,其中又以 *Potyvirus* 病毒对我国黄瓜的侵染最为广泛,是威胁黄瓜生产的最大病毒种群。因此,我国黄瓜病毒病的防治工作和抗病育种研究应重点面向 RNA 病毒类型,尤其要针对其中的 *Potyvirus* 病毒。

就病毒分布而言,CMV 分布最为广泛,存在于所有 5 个流域,其次为 CCYV、CGMMV、PRSV、WMV,均分布于 3 个流域(表 3 和图 3),可见危害我国黄瓜生产的优势毒源为 CMV、CCYV、CGMMV、PRSV、WMV;就流域而言,黄淮海流域和长江流域检出的病毒种类最多、多样性最高,分别达到了 8 种和 9 种(表 3 和图 2),并且在这 2 个流域中的绝大部分地区均检出了 CMV、WMV、ZYMV(表 3 和图 4),说明该 2 个流域的优势毒源均为 CMV、WMV、ZYMV;就具体地区而言,江苏检出的病毒种类最多,达到了 8 种,其次为甘肃、重庆、海南,均为 5 种(表 3 和图 4)。综上所述,通过分析侵染我国黄瓜病毒种类的地理分布可知,在我国范围内须加强对 CMV、CCYV、CGMMV 以及 *Potyvirus* 中 PRSV 和 WMV 的防治工作和抗病育种研究;其中,黄淮海流域和长江流域应重点针对 CMV 以及 *Potyvirus* 中的 WMV 和 ZYMV 加强病毒病的防控;此外,我国江苏、甘肃、重庆、海南的黄瓜病毒病较为严重,各地区应予以重视。需要注意的是,我国大部分地区的黄瓜都存在 2 种或 2 种以上病毒复合侵染的现象,甚至存在 7 种病毒同时侵染的现象^[40]。病毒复合侵染不仅能加重对寄主的危害,还可能发生病毒重组导致新病毒株系的出现,从而给黄瓜生产带来更大的威胁^[41]。此外,种植区域内的杂草也可能成为病毒的中间寄主,促进病毒的扩散传播^[31]。因此,在黄瓜病毒病的防治工作和抗病育种研究中,要兼顾多种重要的病毒种类,并且及时清理潜在的中间寄主。

随着科学技术的进步,病毒的检测方法日益丰富,包括 ELISA、PCR、SRDS 等,其中新兴的 SRDS 技术已被广泛应用于病毒的鉴定当中^[42]。相较于 ELISA 和 PCR 等传统的病毒检测手段,SRDS 不需要富集病毒,不依赖于已知病毒的基因组序列信息,具有更高的灵敏度,数据处理更加便捷,能够在发病植株的混合样品中对已知和未知病毒的 RNA 序列进行全面扫描,尤其是适合于发现新病毒,打破了传统方法只能检测已知病毒的局限性。然而,

该项技术在一定程度上会受到病毒含量以及小 RNA 长度的影响,从而导致误判,因此运用 ELISA 和 PCR 进行相互验证,将此 3 种检测技术进行有机结合,可以弥补各自的不足,从而最大限度地保证试验的准确性和全面性。随着测序技术的不断发展、成本不断降低,SRDS 将会成为一种常规高效的病毒检测手段,具有广阔的应用前景。

参考文献:

- [1] Che G, Zhang X L. Molecular basis of cucumber fruit domestication [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2019, 47: 38–46.
- [2] 李怀智. 我国黄瓜栽培的现状及其发展趋势[J]. *蔬菜*, 2003 (8): 3–4.
- [3] 郑棚峻, 张宇, 张松柏, 等. 葫芦科作物重要种传病毒研究进展[J]. *江苏农业科学*, 2017, 45(3): 5–9.
- [4] 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.
- [5] He M, He C Q, Ding N Z. Evolution of potato virus X[J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2022, 167: 107336.
- [6] Vitti A, La Monaca E, Sofo A, et al. Beneficial effects of *Trichoderma harzianum* T-22 in tomato seedlings infected by cucumber mosaic virus (CMV) [J]. *BioControl*, 2015, 60(1): 135–147.
- [7] Sugiyama M, Okuda M, Sakata Y. Evaluation of resistance to melon yellow spot virus in a cucumber germplasm collection [J]. *Plant Breeding*, 2009, 128(6): 696–700.
- [8] Olaya C, Fletcher S J, Zhai Y, et al. The tomato spotted wilt virus (TSWV) genome is differentially targeted in TSWV-Infected tomato (*Solanum lycopersicum*) with or without *Sw-5* gene [J]. *Viruses*, 2020, 12(4): 363.
- [9] Jailani A K, Iriarte F, Hochmuth R, et al. First report of cucurbit chlorotic yellows virus affecting watermelon in USA [J]. *Plant Disease*, 2021, 106: 774.
- [10] Liu L M, Xie K L, Tsekpuia A R, et al. Construction and biological characterization of an *Agrobacterium*-mediated infectious cDNA of squash mosaic virus [J]. *Virus Research*, 2019, 274: 197766.
- [11] Seo J K, Kwak H R, Choi B, et al. Movement protein of broad bean wilt virus 2 serves as a determinant of symptom severity in pepper [J]. *Virus Research*, 2017, 242: 141–145.
- [12] Kwon S J, Tan S H, Vidalakis G. Complete nucleotide sequence and genome organization of an endornavirus from bottle gourd (*Lagenaria siceraria*) in California, U. S. A. [J]. *Virus Genes*, 2014, 49(1): 163–168.
- [13] Shteinberg M, Mishra R, Anfoka G, et al. Tomato yellow leaf curl virus (TYLCV) promotes plant tolerance to drought [J]. *Cells*, 2021, 10(11): 2875.
- [14] Vidal A H, Lacorte C, Sanches M M, et al. Characterization of cucurbit aphid-borne yellows virus (CABYV) from passion fruit in Brazil: evidence of a complex of species within CABYV isolates [J]. *Viruses*, 2023, 15(2): 410.

- [15] Zhang S K, Zhao T Y, Shi X, et al. Development of polyclonal antisera against movement proteins from three poleroviruses infecting cucurbits[J]. *Phytopathology Research*, 2020, 2(1): 22.
- [16] Le N T, Tran H T, Bui T P, et al. Simultaneously induced mutations in *eIF4E* genes by CRISPR/Cas9 enhance PVY resistance in tobacco[J]. *Scientific Reports*, 2022, 12(1): 14627.
- [17] Peng B, Liu L M, Wu H J, et al. Interspecific recombination between zucchini Tigre mosaic virus and papaya ringspot virus infecting cucurbits in China[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2021, 12: 773992.
- [18] Parmar N, Thakur A K, Kumar P, et al. Molecular characterization of turnip mosaic potyvirus (TuMV) – infecting radish (*Raphanus sativus* L.) crop in India[J]. *3 Biotech*, 2017, 7(6): 382.
- [19] Dewir S, Sipahioglu M H. The Effect of arbuscular mycorrhizal fungus (AMF) on zucchini yellow mosaic virus (ZYMV) in summer squash cultivars [J]. *The Journal of Turkish Phytopathology*, 2016(1/2/3): 11–21.
- [20] Elbeshehy E K F, Metwali E M R, Almaghrabi O A. Antiviral activity of *Thuja orientalis* extracts against watermelon mosaic virus (WMV) on *Citrullus lanatus* [J]. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 2015, 22(2): 211–219.
- [21] Vargas – Mejía P, Vega – Arreguín J, Chávez – Calvillo G, et al. Differential accumulation of innate – and adaptive – immune – response – derived transcripts during antagonism between papaya ringspot virus and papaya mosaic virus [J]. *Viruses*, 2020, 12(2): 230.
- [22] Gunasinghe U B, Flasiński S, Nelson R S, et al. Nucleotide sequence and genome organization of peanut stripe potyvirus [J]. *The Journal of General Virology*, 1994, 75(9): 2519–2525.
- [23] Crespo O, Robles C, Ruiz L, et al. Antagonism of cucumber green mottle mosaic virus against tomato leaf curl New Delhi virus in zucchini and cucumber [J]. *Annals of Applied Biology*, 2020, 176(2): 147–157.
- [24] Samavat S, Ghelichi Zokhano V. The anti – viral studies of plant extracts of *Bunium persicum* and *Zataria multiflora* on *Nicotiana glutinosa* and *N. tabacum* against tobacco mosaic virus (TMV; Tobamovirus, Virgaviridae) in Iran [J]. *Archives of Phytopathology and Plant Protection*, 2021, 54(19/20): 1914–1925.
- [25] 徐千惠. 辽宁省蔬菜病毒病调查与鉴定[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2016.
- [26] 史利雪, 张圣平, 苗 晗, 等. 北京、山东和广东黄瓜病毒检测[J]. *中国蔬菜*, 2018(4): 48–52.
- [27] 李淑菊, 王惠哲, 霍振荣, 等. 利用 RT – PCR 对黄瓜病毒病原种类进行检测[J]. *华北农学报*, 2004, 19(3): 100–102.
- [28] 杨 柳, 况佳颖, 任春梅, 等. 江苏省主要葫芦科作物病毒种类及分布[J]. *江苏农业学报*, 2022, 38(1): 65–72.
- [29] 别之龙. 长江流域设施蔬菜产业发展现状与思考[J]. *长江蔬菜*, 2018(8): 24–29.
- [30] 文朝慧, 南志标. 甘肃省河西地区瓜类作物病毒病的病原鉴定[J]. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2013, 41(12): 131–137.
- [31] 熊 艳, 孙 森, 王鹤冰, 等. 重庆黄瓜病毒病原分子鉴定及序列分析[J]. *农业生物技术学报*, 2017, 25(4): 650–658.
- [32] 张艳超, 侯明生, 蔡 丽. 湖北省蔬菜病毒病主要毒原种类检测[J]. *华中农业大学学报*, 2017, 36(6): 31–38.
- [33] 车海彦, 曹学仁, 贺延恒, 等. 海南岛黄瓜病毒病种类鉴定及其发生分布研究[J]. *热带作物学报*, 2020, 41(11): 2280–2284.
- [34] Webster C G, Wylie S J, Jones M G K. Diagnosis of plant viral pathogens [J]. *Current Science*, 2004, 86(12): 1604–1607.
- [35] 周雪平, 濮祖芹. 应用斑点法检测植物病毒的研究[J]. *病毒学杂志*, 1990, 5(3): 317–321.
- [36] 袁小环, 李 青. 血清学方法和分子生物学方法检测植物病毒研究进展[J]. *热带农业科学*, 2001, 21(6): 63–68.
- [37] 李 洋, 王 昊, 张 晨, 等. 基于小 RNA (sRNA) 深度测序技术进行病毒鉴定和发现的研究进展[J]. *病毒学报*, 2015, 31(4): 457–462.
- [38] 张 丽, 于沛侠, 齐永红, 等. 小 RNA 深度测序技术分析西瓜花叶病毒蜀葵分离物[J]. *中国生物化学与分子生物学报*, 2019, 35(3): 324–332.
- [39] 赵小慧, 刘 冲, 郁 凯, 等. 利用小 RNA 深度测序技术鉴定江苏盐城辣椒病毒种类[J]. *江苏农业学报*, 2023, 39(1): 37–43.
- [40] 青 玲, 包凌云, 周常勇, 等. 重庆南瓜病毒病病原 ELISA 检测及 CMV 变异分析[J]. *园艺学报*, 2010, 37(3): 405–412.
- [41] Murphy J F, Bowen K L. Synergistic disease in pepper caused by the mixed infection of cucumber mosaic virus and pepper mottle virus [J]. *Phytopathology*, 2006, 96(3): 240–247.
- [42] 范旭东, 董雅凤, 张尊平, 等. 阳光玫瑰葡萄病毒小 RNA 测序鉴定及 RT – PCR 检测[J]. *植物病理学报*, 2019, 49(6): 749–755.