

DOI: 10.3969/j.issn.2095-1787.2020.01.002

检疫性有害生物李痘病毒生物学特性及 预防控制技术

王浩¹, 万方浩^{1,2}, 于翠^{3*}, 武强¹, 张桂芬^{1,2*}

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/农业农村部作物有害生物综合治理重点实验室, 北京 100193; ²农业农村部外来入侵生物预防与控制研究中心, 北京 100193; ³上海海关动植物与食品检验检疫技术中心, 上海 200135

摘要: 李痘病毒最早发现于欧洲东部的保加利亚, 是一种严重危害核果类果树的病毒, 为欧洲和地中海植物保护组织 A2 类检疫性有害生物, 泛非植物检疫理事会和北美植物保护组织检疫性有害生物, 我国于 2007 年将其列入《中华人民共和国进境植物检疫性有害生物名录》。李痘病毒主要通过寄主植物繁殖材料(种苗、砧木、芽条等)的贸易活动进行远距离传播, 或借助带毒媒介蚜虫进行短距离扩散。截至 2018 年, 李痘病毒已在全世界 56 个国家和地区发生, 我国于 2004 年在湖南发现其危害杏树。本文从李痘病毒的生物学特性、传播扩散途径、诊断检测方法及预防控制技术等方面进行阐述, 以期为防止其再次入侵和进一步传播扩散提供参考。

关键词: 李痘病毒; 生物学特性; 传播扩散; 媒介昆虫; 诊断检测; 预防与控制



开放科学标识码
(OSID 码)

Biological characteristics and techniques for prevention and management of *Plum pox virus* (sharka), a quarantine pest of stone fruits

WANG Hao¹, WAN Fanghao^{1,2}, YU Cui^{3*}, WU Qiang¹, ZHANG Guifen^{1,2*}

¹State Key Laboratory for Biology of Plant Diseases and Insect Pests/Key Laboratory of Integrated Pest Management of Crop, Ministry of Agriculture and Rural Affairs of the People's Republic of China, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China; ²Center for Management of Invasive Alien Species, Ministry of Agriculture and Rural Affairs of the People's Republic of China, Beijing 100193, China; ³Technical Center for Animal Plant and Food Inspection and Quarantine, Shanghai Customs, Shanghai 200135, China

Abstract: *Plum pox virus*, first discovered in Bulgaria, Eastern Europe, is one of the most important viruses damaging species of stone fruit trees. This virus is an important quarantine pest in the A2 list of the European and Mediterranean Plant Protection Organization (EPPO), the Inter-African Phytosanitary Council (IAPSC) and North American Plant Protection Organization (NAPPO). In 2007, *Plum pox virus* was included in the List of Imported Plant Quarantine Pests in the People's Republic of China. *Plum pox virus* can be transmitted in long distance with plant propagation materials (such as seedlings, stock, cutting) via intra- and inter-national trade. Aphids are vectors responsible for short-range dispersal. As of 2018, 56 countries and regions have reported the discovery of *Plum pox virus* worldwide. In China, this virus was first detected on the apricot tree in Hunan in 2004. In this paper, biological characteristics, means of movement and dispersal, economic impact, detection and identification methods, prevention and control measures of *Plum pox virus* are introduced. This work should contribute in preventing its invasion and further spreading.

Key words: *Plum pox virus*; biological characteristics; spreading; vector insect; diagnose; prevention and management

收稿日期(Received): 2019-10-18 接受日期(Accepted): 2019-12-25
基金项目: 国家重点研发计划项目(2017YFC1200600); 中国农业科学院科技创新工程项目(caasx-2017-2022)
作者简介: 王浩, 女, 硕士研究生。研究方向: 入侵生物学。E-mail: wh691827@163.com
* 通信作者(Author for correspondence), 于翠, E-mail: yucui22222@163.com; 张桂芬, E-mail: guifenzhang3@163.com

李痘病毒(*Plum pox virus*, PPV)为马铃薯Y病毒科马铃薯Y病毒组成员,位列造成危害最严重和研究热点的十大植物病毒之一(崔晓艳等,2013),在核果类果树上引起巨大的损失。该病毒最先在欧洲东部的保加利亚被发现(Atanassov, 1932),并迅速传播至欧洲大部分地区 and 地中海沿岸区域(OEPP/EPPO, 2006),之后又在南美洲的智利(1992年)(Rosales *et al.*, 1998),以及北美洲的美国(1999年)(Levy *et al.*, 2000b; Promed, 2006; Snover-Clift *et al.*, 2007)、加拿大(2000年)(Thompson *et al.*, 2001)等国家被发现,目前已在56个国家和地区有发生和报道(CABI, 2019)。PPV在核果类果树上的危害已引起各国的高度关注,是欧洲和地中海植物保护组织(European and Mediterranean Plant Protection Organization, EPPO) A2类检疫性有害生物(OEPP/EPPO, 2004),也是加拿大、美国、以色列、阿根廷等国家的限制性有害生物(郑耘等, 2009; Llácer *et al.*, 1985; Wetzels *et al.*, 1991a), 2004年中国湖南发现其危害杏树(Navratil *et al.*, 2005), 2007年我国将其列入《中华人民共和国进境植物检疫性有害生物名录》。

PPV毒力强、株系多、危害大、风险高。本文拟从该病毒的生物学特性、传播扩散途径、诊断检测方法 & 预防控制技术等方面进行阐述, 以期为止止PPV随果树花卉种苗再次传入和进一步传播扩散提供借鉴。

1 生物学特性

1.1 寄主植物

在自然条件下,李痘病毒主要侵染蔷薇科Rosaceae的李属*Prunus*核果类果树,包括杏*P. armenica*、桃/碧桃*P. persica*、欧洲李/杏梅*P. domestica*、李子*P. salicina*、櫻桃李/红叶李*P. cerasifera*、中国李/日本李子*P. salicina*及其杂交种,以及甜櫻桃/欧洲大櫻桃*P. avium*、山桃*P. davidiana*、圆叶櫻桃*P. mahaleb*等(James *et al.*, 2013);亦可偶尔侵染扁桃*P. dulcis*(Llácer & Cambra, 2006)。此外,PPV的其他自然寄主还有刺李/黑刺李*P. spinosa*、贝西櫻桃/西方沙櫻桃*P. besseyi*、毛櫻桃*P. tomentosa*、麦李*P. glandulosa*、郁李*P. japonica*、櫻桃/野櫻桃*P. serotina*、櫻李梅*Prunus × blireiana*、榆叶梅*P. triloba*等(James & Thompson, 2006),以及欧洲女贞*Ligustrum vulgare*和欧洲卫矛*Euonymus europaea*(Polák, 2001)等。

1.2 危害症状

李痘病毒可以在寄主植物的花期、果期以及营养生长期侵染,且叶片、枝条、花瓣、果实、树皮及果核均可表现症状(CABI, 2019; Cambra *et al.*, 2019)。其中,春季桃树叶片上的症状尤为明显,包括褪绿斑点、条斑或环斑,以及脉明甚至畸形,而且有些桃树品种还会出现断花或破花症状(Barba *et al.*, 2011);果实上则常会出现褪绿斑点或环形斑(CABI, 2019; Cambra *et al.*, 2019)。罹病的李子或杏常在叶片和果树上出现典型的痘泡症状,果实畸形、果肉褐变或黑化、未熟先落等;杏和欧洲李子果实的畸形症状与苹果褪绿叶斑病毒*Apple chlorotic leaf spot virus*引起的症状极为相似(Cambra *et al.*, 2019);而在杏核上则会出现灰白色环形斑或斑点,种子褪绿、顶梢枯死等(Dunez, 1987)。通常,PPV的危害症状与发生地点、发病季节以及李属植物的种、品种和侵染的植物组织(叶片或果实)等密切相关(Dosba *et al.*, 1986; Kegler & Hartmann, 1998; Nemchinov *et al.*, 1998a)。

1.3 株系

根据症状学、致病性、宿主范围、媒介蚜虫的传播方式、流行病学、基因组序列等差异,李痘病毒的分离物可分为9个单源株系,即D(Dideron)、M(Marcus)、EA(E1Amar)、C(櫻桃)、W(Winona)、Rec(重组)、T(土耳其)、CR(俄罗斯櫻桃)和An(始祖 Marcus)株系等(James *et al.*, 2013)。其中D和M株系是较为流行的2种株系(CABI, 2019; Cambra *et al.*, 2019)。D株系最早发现于法国杏树上,并在北美洲的美国、南美洲的智利等国家严重危害,但经蚜虫传播后,其侵染植株的能力变弱,而且蚜虫的传毒效率比较低(Levy *et al.*, 2000a)。M株系最早发现于希腊的桃树上,在欧洲广泛分布,且只在桃树上发生,蚜虫对其传播能力较强,侵染植株的能力亦较强,在李痘病毒的9个株系中,该株系是侵染力最强的株系(Cambra *et al.*, 2019; Levy *et al.*, 2000a)。EA株系主要分布于北非地区,可侵染杏树。在埃及,当天气炎热、气温较高时,其侵染症状并不表现(Llácer, 2006);并且EA株系与D和M株系在RNA序列上存在差异(Wetzels *et al.*, 1991a)。一些欧洲国家鉴定出侵染甜櫻桃和酸櫻桃*P. cerasus*的PPV分离物,被分别命名为C株系和CR株系,在意大利、匈牙利、保加利亚、摩尔多瓦等国家均有分布(Cambra *et al.*,

2019; Crescenzi *et al.*, 1995, 1997; Kalashyan *et al.*, 1994; Kölber *et al.*, 1997; Nemchinov & Hadidi, 1996; Nemchinov *et al.*, 1995, 1996, 1998a, 1998b; Topchiiska, 1991, 1996); C 株系在生物学、血清学和分子特性上与其他李痘病毒株系存在显著差异。W 株系于加拿大发现 (James *et al.*, 2003; James & Varga, 2005), 但据报道, 该株系可能起源于欧洲, 且至今在欧洲仍然存在 (Croft *et al.*, 2008)。Rec 株系是 D 株系和 M 株系自然重组形成的重组型株系, 具有共同的系统发育联系, 最早在欧洲东部的斯洛伐克发现 (Glasa *et al.*, 2002, 2004)。T 株系是近期土耳其报道的另外一种重组株系分离物 (Ulubaş *et al.*, 2009)。An 株系推测可能是 M 株系的一个先祖 (Palmisano *et al.*, 2012)。此外, 近年还有人提出了一新的酸樱桃适应性假定株系 (Tat), 该假定株系既非 C 株系亦非 CR 株系 (Chirkov *et al.*, 2016)。

此外, 有报道显示, 在意大利、德国、摩尔多瓦和匈牙利等欧洲国家, PPV 的 C 株系可以自然侵染酸樱桃和甜樱桃/欧洲大樱桃 (Crescenzi *et al.*, 1995, 1997; Nemchinov *et al.*, 1996, 1998a); 并且, 该株系已经借助人工嫁接或媒介昆虫将 PPV 传播给了其他核果类果树 (Crescenzi *et al.*, 1997; Kalashyan *et al.*, 1994; Nemchinov *et al.*, 1996)。此外, 多数野生或观赏型李属种类可以通过蚜虫取食、人工嫁接等方式, 感染 PPV 的 D 株系 (Damsteegt *et al.*, 1997)。

1.4 环境适应性

PPV 喜欢温带—中温带的气候条件 (最冷月平均温度 0~18 °C, 最热月平均温度 10 °C 以上), 对终年潮湿的暖温带气候 (温暖季平均温度 >10 °C, 寒冷季平均温度 >0 °C) 亦能忍受 (CABI, 2019)。PPV 具有比较广的温度适应范围, 最热月平均最高气温 30~40 °C、最冷月平均最低气温 -25~0 °C 的温度范围均适合其发生。此外, 其对降雨量亦无特殊需求, 干旱季节 (月降雨量 <40 mm) 持续时间 1~2 m、年平均降雨量 0~900 mm, 对该病毒发生均无明显不利影响 (CABI, 2019)。

2 传播扩散方式

2.1 介体传播

蚜虫是 PPV 的主要传播媒介, 有翅蚜在染病植株上取食危害后多迁飞到其他植株上继续刺吸取食, 因此, 受 PPV 侵染的植株数量常与有翅蚜的

种群密度密切相关 (CABI, 2019)。Gottwald *et al.* (1995) 分析西班牙东部蚜虫传毒的空间分布格局后认为, 蚜虫可以将 PPV 传播到几株树以外的植株上, 而不是直接传播到紧邻的植株上。蚜虫主要以非持久性方式传播 PPV, 可从感病植株的叶片、花或果实以几秒钟到几分钟的速度快速获取病毒, 并能在几分钟内将病毒传给新的植株, 而且不存在潜伏期 (CABI, 2019)。目前, 已知的能传播李痘病毒的蚜虫共计 14 种, 包括苜蓿蚜 *Aphis craccivora*、黑豆蚜 *A. fabae*、棉蚜 *A. gossypii*、常春藤蚜 *A. hederarum*、绣线菊蚜 *A. spiraeicola*、李薊圆尾蚜 *Brachycaudus cardui*、杏圆尾蚜 *B. helichrysi*、桃黑短尾蚜 *B. persicae*、桃大尾蚜/梅大尾蚜 *Hyalopterus pruni*、桃蚜 *Myzus persicae*、桃卷叶蚜 *M. varians*、忽布疣蚜 *Phorodon humuli*、禾谷缢管蚜 *Rhopalosiphum padi*、麦无网长管蚜 *Metopolophium dirhodum* 等。而这些蚜虫多为世界性分布, 如棉蚜、桃蚜、苜蓿蚜等。

2.2 人为传播

李痘病毒主要通过带毒的种子或砧木、苗木等繁殖材料, 借助人类活动 (种苗流通、嫁接等) 进行远距离传播; 而短距离扩散主要依赖带毒媒介蚜虫 (CABI, 2019)。嫁接传播是疫区病害扩散的最主要方式, 尤其是使用未经认证许可的繁殖材料; 李痘病毒在区域间或国家间的传播, 亦与使用未经认证的繁殖材料密切相关 (Diekmann & Putter, 1996)。如, 在东欧出口到美国的果树材料上时常截获到 PPV (Waterworth, 1994)。

2.3 种子传播

尽管种壳和子叶均可检测到李痘病毒, 但其胚胎组织和幼苗不表现出任何症状, 且酶联免疫吸附 (enzyme-linked immunosorbent assay, ELISA) 和 PCR 检测亦均呈 PPV 阴性。迄今为止, 没有任何 PPV 分离株被发现可以通过种子传播。因此, PPV 从染病母株向其后代垂直传播的可能性很小 (Pasquini & Barba, 2006)。

3 经济影响

李痘病毒对很多国家核果类果树 (杏、李、桃等) 的安全生产存在巨大风险, 而且已经对发生国植物材料的出口认证带来了不利影响。如, PPV 严重影响欧洲的水果产业 (Kegler & Hartmann, 1998; Nemchinov *et al.*, 1998a; Németh, 1994), 尤其是在欧洲的中部和东部区域, 并不断向埃及 (Mazyad *et al.*,

1992; Wetzal *et al.*, 1991a)、西班牙(Llácer *et al.*, 1986)、葡萄牙(Louro & Monte, 1986)以及智利(Herrera *et al.*, 1998)等地中海沿岸国家扩散。特别是核果类果树,一旦被感染便损失惨重,部分高感品种直接产量损失高达 83%~100% (Kegler & Hartmann, 1998; Nemchinov *et al.*, 1998a; Waterworth & Hadidi, 1998)。此外,PPV 危害造成的间接经济损失亦不能小觑;据估算,自 20 世纪 70 年代以来,全球每年用于与李痘病毒防治相关的费用(不包括间接贸易成本)达 100 亿欧元(Cambra *et al.*, 2006)。

4 诊断检测方法

4.1 生物学鉴定

生物学鉴定方法,即通过汁液摩擦或嫁接将 PPV 接种到指示植物/鉴别寄主上,根据鉴别寄主表现特征的不同,从而达到鉴定病毒的目的。迄今,生物学鉴定法依然是病毒鉴定的一种基础方法(谷大军和张琪静, 2013)。李痘病毒的指示植物主要有红叶李栽培品种 GF31、桃砧木品种 GF305,以及李和山桃杂交后的栽培品种 Nemaguard 或毛樱桃等;用于生物学鉴定的指示植物/鉴别寄主的物候期为幼苗期(CABI, 2019)。此外,由红叶李栽培品种 GF31、桃砧木品种 GF305 和毛樱桃杂交种(IR473×IR474)构成的组合鉴别寄主,接种 6~8 周后即能表现症状,可用于区分李痘病毒的 M 株系和 D 株系(CABI, 2019; Damsteegt *et al.*, 1997)。

4.2 免疫学方法

应用最为广泛的免疫学方法是酶联免疫吸附测定法,该方法首次应用于李痘病毒的检测,可明确根、树皮、花、叶、果实或种子中是否带毒(Adams, 1978)。尤其对于大量样本的筛选检测,ELISA 法是首选(Cambra *et al.*, 2019)。此外,利用 PPV 的单克隆和多克隆抗体不仅可以检测鉴定 PPV,还可鉴定其所有的 9 个株系。如,单克隆抗体 5B-IVIA 可有效区分 M、D、EA 和 C 株系(Cambra *et al.*, 1994);同时,该方法还可用于定量检测(Himmler *et al.*, 1987)。此外,基于透射电镜(亦即免疫电镜)(Kerlan *et al.*, 1981)和胶体金染色法(Himmler *et al.*, 1989)亦可用于 PPV 检测。马洁等(2012)研发的由 2 个单克隆抗体混合的酶联免疫吸附 TAS-ELISA(三抗体夹心 ELISA, triple antibody sandwich ELISA)试剂盒可检测 D 和 M 株系,且特异性强,在 PPV 检测鉴定中具有重要作用。

4.3 分子生物学方法

分子生物学技术方法的应用,大大提高了 PPV 检测的灵敏度、准确性和检测效率(郑耘等, 2008)。目前,于 PPV 检测的分子生物学方法主要有 PCR 法、实时荧光反转录 PCR(real-time fluorescent reverse transcription PCR, real time RT-PCR)法、双重 PCR 法(diplex PCR)、环介导等温扩增技术(loop-mediated isothermal amplification, LAMP)(Varga & James, 2006)、基因芯片(DNA chip)技术、新一代测序技术(Rodamilans *et al.*, 2014)等。PCR 技术使 PPV 的检测灵敏度达到了 10 fg 纯化病毒 RNA(Wetzal *et al.*, 1991b);免疫技术与 PCR 技术相结合的免疫 PCR(immuno PCR, IPCR)技术,以及 PPV 高灵敏度生测技术—免疫捕捉 PCR(Immunocapture-PCR, IC-PCR)检测技术也已研发成功(Candresse *et al.*, 1994, 1998)。而后,印记捕获 PCR(imprint capture PCR)替代 IC-PCR 技术,该方法无需样本研磨,且在捕获阶段可以许多蛋白替代 PPV 特异的免疫球蛋白(Candresse *et al.*, 1998)。实时荧光反转录 PCR 技术亦已用于检测 PPV,并可稳定地检测出 0~20 fg 的病毒 RNA(Schneider *et al.*, 2004),并可用于株系鉴定(高雅红等, 2011)。多重 RT-PCR(multiplex RT-PCR)检测技术相较于 ELISA 或分子杂交分析更加灵敏、经济、省时,且能快速区分 PPV 与其他核果类果树病毒(Sánchez-Navarro *et al.*, 2005)。将基于核酸序列的扩增法与快速导流杂交法相接合用于 PPV 检测,其检测灵敏度比 ELISA 法提高 1000 倍(Olmos *et al.*, 2007)。而直接实时 PCR(direct real-time PCR, drtPCR)技术可用于田间样本的规模化检测(Kim *et al.*, 2008)。目前,使用的血清学和分子检测方法一般情况下均可鉴定出 PPV 的 D 和 M 株系(Cambra *et al.*, 2019);陈定虎等(2017)研发的基因芯片检测技术,可快速扩增 6 个株系(即 D、M、EA、C、W 和 Rec 株系)中的任一株系,且检测结果直观、准确,在口岸检疫中具有举足轻重的作用。霍亚云(2018)研究建立的李痘病毒恒温扩增检测技术,不仅特异性好,还能快速区分多种核果类果树病毒,可以在实验室及海关推广使用。

5 预防控制技术

5.1 检疫措施

鉴于李痘病毒可通过种苗传带,一方面要加强口岸检疫,防止该病毒跨境传入我国,尤其以生产

为目的引进果树和花卉种苗,要在海关总署指定的进境口岸入境,且要根据引进目的在隔离检疫圃隔离种植至少 2 个生长季,观察并检测植株是否带毒;另一方面要加强调运检疫,在种苗调运前要进行严格的产地检疫、调运检疫、种苗复检、田间监测等,对湖南等地的李痘病毒进行跟踪监测,防止通过国内花卉苗木的调运进一步传播和扩散蔓延。

5.2 彻底清除感病植株

在新果园建立前应彻底清除李痘病毒侵染过的所有核果类果树,此乃有效清除 PPV 的唯一途径,在轻度感染地区新果园的建设中尤为重要和适用。在已发病果园,采取生长期专业人员检测、彻底销毁阳性发病株及其周边 500 m 内的植株等措施,对 PPV 亦能起到明显的控制作用(谷大军和张琪静,2013; Gougherty, 2011)。

5.3 控制传播媒介

蚜虫是李痘病毒的主要传播媒介。通常,有效的控制方法就是在认证体系下种植健康植株,定期施用杀蚜剂防治蚜虫,并销毁果园中所有的病株,这些方法在法国、意大利等国家常被用于抑制李痘病毒的发生(Barba, 1998; Kegler & Hartmann, 1998),且收效显著。

5.4 选育抗病或耐病品种

借助常规育种或通过转基因选择育种,培育或选育抗病或耐病品种是控制李痘病毒最有效的途径(Câmara *et al.*, 1992; Escalettes *et al.*, 1994; Ravelonandro *et al.*, 1998; Scorza *et al.*, 1998)。通过不同类型或不同 PPV 抗性机制,已经培育或选育出抗 PPV 的李、杏、桃和油桃等新品种(Hartmann, 1998; Kegler & Hartmann, 1998; Lahmatova *et al.*, 1998; Paprštein *et al.*, 1998; Rankovi & Paunovi, 1989; Scorza *et al.*, 2007; Toma *et al.*, 1998)。

5.5 繁育无毒苗木

病毒在染病植株上的分布并非一致。通常,在老叶以及成熟的组织和器官中病毒的含量较高,嫩叶及未成熟的组织和器官中的含量较低,而生长点则几乎不含病毒(陈正华, 1986)。据此,利用微茎尖(<0.2 mm)脱毒原理(曹孜义, 1998)进行脱毒,即可获得无毒苗木。目前,该技术在我国已用于杏的脱毒以及组培快繁(邓成军等, 2005)。

6 展望

李痘病毒仅在我国局部区域分布,但其对核果

类果树的危害严重,潜在威胁巨大,加之 PPV 可以借助李属果树或花卉繁殖材料远距离传播扩散,而我国每年从国外输入的李属果树种子、砧木、芽条以及果实等的数量较大,漏检或假阴性现象时有发生,因此,再次传入我国及进一步传播扩散的可能性极大。而且,我国桃、李、杏等核果类果树和花卉随处可见,适于其侵染的品种也是我国南北方的主栽品种,栽培面积大(郑耘等, 2008)。此外,传播 PPV 的主要媒介蚜虫在我国亦多有分布,且我国的气候类型与 PPV 主要疫区欧洲国家的气候类型非常相似,均为 PPV 在我国的成功定殖乃至暴发成灾提供了可能。因此,应加强口岸进境核果类种子、砧木、芽条等繁殖材料检验检疫工作,杜绝传染源,切断其传入途径,确保我国核果类果树和园林花卉产业的健康发展。

参考文献

- 曹孜义, 1998. 果树花卉无毒苗快繁技术. 兰州: 甘肃科学技术出版社.
- 陈定虎, 何春梅, 苏斐, 冯黎霞, 熊仁广, 郑传发, 陈文聪, 刘运, 方腾奎, 2017. 利用基因芯片技术检测李痘病毒主要株系的研究. 科技创新与应用 (10): 1-4.
- 陈正华, 1986. 木本植物组织培养及其应用. 北京: 高等教育出版社.
- 崔晓艳, 顾和平, 袁星星, 张红梅, 陈华涛, 陈新, 2013. 马铃薯 Y 病毒属 (*Potyvirus*) 研究的文献计量分析. 微生物学通报, 40(5): 891-903.
- 邓成军, 向永枢, 格林, 库娃汗, 2005. 杏的脱毒及组培快繁研究. 北方果树 (3): 7-8.
- 高雅红, 王进忠, 李明福, 李桂芬, 2011. 李痘病毒实时荧光定量 RT-PCR 检测方法的建立. 生物技术通讯, 22(1): 77-80.
- 谷大军, 张琪静, 2013. 核果类果树李痘病毒研究进展. 中国果树 (5): 65-68.
- 霍亚云, 2018. 四种重要植物病原物恒温扩增检测技术的建立. 硕士学位论文. 北京: 中国农业科学院.
- 马洁, 魏梅生, 粟智平, 李桂芬, 2012. 李痘病毒单克隆抗体及 TAS-ELISA 试剂盒的研制. 植物检疫, 26(2): 9-12.
- 张静茹, 2013. 2013 年年我国李产业现状和售价预测. 果树实用技术与信息 (6): 7.
- 郑耘, 杨伟东, 陈枝楠, 王颖, 龙海, 2008. 李痘病毒及其风险分析. 植物保护, 22(4): 239-242.
- ADAMS A N, 1978. The detection of Plum pox virus in *Prunus* species by enzyme-linked immunosorbent assay (ELISA).

- Annals of Applied Biology*, 90(2): 215–221.
- ATANASSOV D, 1932. *Plum pox*. a new virus disease. *Annals of the University of Sofia Faculty of Agriculture and Silviculture*, 11: 49–69.
- BARBA M, 1998. *Virus certification of fruit tree propagative material in western Europe* // HADIDI A, KHETARPAL R K, KOGANEZAWA H. Plant virus disease control. St Paul, USA: APS Press: 288–293.
- BARBA M, HADIDI A, CANDRESSE T, CAMBRA M, 2011. *Plum pox virus* // HADIDI A, BARBA M, CANDRESSE T & JELKMANN W. Virus and virus-like diseases of pome and stone fruits, Chapter 36. St. Paul, MN: APS Press.
- CABI, 2019. Invasive species pest, *Plum pox virus* (sharka). (2019-02-27) [2019-08-29]. <https://www.cabi.org/isc/datasheet/42203>.
- CAMBRA M, ASENSIO M, GORRIS M T, PEREZ E, CAMARASA E, GARCIA J A, MOYA J J, LOPEZ-ABELLA D, VELA C, SANZ A, 1994. Detection of *Plum pox potyvirus* using monoclonal antibodies to structural and non-structural proteins. *Bulletin OEPP*, 24: 569–577.
- CÂMARA M, CAMARA MACHADO A D, MATTANOVICH D, REGNER F, STEINKELLNER H, HANZER V, WEISS H, KNAPP E, KATINGER H, 1992. Transformation and regeneration of plants of *Prunus armeniaca* with the coat protein gene of *Plum pox virus*. *Acta Horticulturae*, 309: 183–189.
- CAMBRA M, CAPOTE N, MYRTA A, LLÁCER G, 2006. *Plum pox virus* and the estimated costs associated with sharka disease. *Bulletin OEPP/EPPO Bulletin*, 36: 202–204.
- CAMBRA M, OLMOS A, CAPOTE N, AFRICANDER N L, LEVY L, LENARDON S L, CLOVER G, WRIGHT D, 2019. 第27号国际植检措施标准限定有害生物诊断规程 DP2: 李痘病毒(*Plum pox virus*). 国际植物保护公约, DP 2-1.
- CANDRESSE T, CAMBRA M, DALLOT S, LANNEAU M, ASENSIO M, GORRIS M T, REVERS F, MACQUAIRE G, OLMOS A, BOSCIA D, QUIOT J B, DUNEZ J, 1998. Comparison of monoclonal antibodies and polymerase chain reaction assays for the typing of isolates belonging to the D and M serotypes of *Plum pox potyvirus*. *Phytopathology*, 88: 198–204.
- CANDRESSE T, MACQUAIRE G, LANNEAU M, BOUSALEM M, WETZEL T, QUIOT-DOUINE L, QUIOT J B, DUNEZ J, 1994. Detection of *Plum pox potyvirus* and analysis of its molecular variability using immunocapture-PCR. *Bulletin OEPP*, 24: 585–594.
- CHIRKOV S, IVANOV P, SHEVELEVA A, ZAKUBANSKIY A, OSIPOV G, 2016. New highly divergent *Plum pox virus* isolates infecting sour cherry in Russia. *Virology*, 502: 56–62.
- CRESCENZI A, NUZZACI M, PIAZZOLLA P, LEVY L, HADIDI A, 1995. *Plum pox virus* (PPV) in sweet cherry. *Acta Horticulturae*, 386: 219–225.
- CRESCENZI A, D'AQUINO L, COMES S, NUZZACI M, PIAZZOLLA P, BOSCIA D, HADIDI A, 1997. Characterization of the sweet cherry isolate of *Plum pox potyvirus*. *Plant Disease*, 81: 711–714.
- CROFT H, MALINOWSKI T, KRIZBAI L, MIKEC I, KAJIC V, REED C, VARGA A, JAMES D, 2008. Use of Luminex xMAP-derived Bio-Plex bead-based suspension array for specific detection of PPV W and characterization of epitopes on the coat protein of the virus. *The Journal of Virological Methods*, 153: 203–213.
- DAMSTEEGT V D, WATERWORTH H E, MINK G I, HOWELL W E, LEVY L, 1997. *Prunus tomentosa* as a diagnostic host for detection of *Plum pox virus* and other *Prunus viruses*. *Plant Disease*, 81: 329–332.
- DOSBA F, LANSAC M, POCHEUR G, TEYSSIER B, PIQUEMAL J P, MICHEL M, 1986. *Plum pox virus* detection by ELISA technique in peach and apricot infected trees at different growing stage. *Acta Horticulturae*, 193: 187–191.
- DUNEZ J, 1987. *Plum pox disease of stone fruit trees*. Rome, Italy: FAO.
- ESCALETTES V, DAHURON F, RAVELONANDRO M, DOSBA F, 1994. Use of transgenic techniques to obtain plum and apricot clones expressing the coat-protein gene of *Plum pox potyvirus*. *Bulletin OEPP/EPPO Bulletin*, 24: 705–711.
- GLASA M, MARIE-JEANNE V, LABONNE G, ŠUBR Z, KUDELA O, QUIOT J B, 2002. A natural population of recombinant *Plum pox virus* is viable and competitive under field conditions. *European Journal of Plant Pathology*, 108: 843–853.
- GLASA M, PALKOVICS L, KOMÍNEK P, LABONNE G, PITNEROVÁ S, KUDELA O, CANDRESSE T, ŠUBR Z, 2004. Geographically and temporally distant natural recombinant isolates of *Plum pox virus* (PPV) are genetically very similar and form a unique PPV subgroup. *Journal of General Virology*, 85: 2671–2681.
- GOTTWALD T R, AVINENT L, LLACER G, MENDOZA A H D E, CAMBRA M, 1995. Analysis of the spatial spread of sharka (*Plum pox virus*) in apricot and peach orchards in eastern Spain. *Plant Disease*, 79: 266–278.
- GOUGHERTY A, 2011. *An epidemiological comparison of the US and Canadian Plum pox virus eradication programs*. Ames: Iowa State University.
- HARTMANN W, 1998. Hypersensitivity—a possibility for breeding sharka resistant plum hybrids. *Acta Horticulturae*,

- 472: 429–432.
- HIMMLER G, LAIMER M, STEMKELLNER H, MATTANOVICH D, GRIESSLER B, KATINGER H, 1987. Production of monoclonal antibodies against *Plum pox virus* for the diagnosis of sharka disease of stone fruit (in German). *Mitteilungen Klosterneuburg*, 37: 251–253.
- HIMMLER G, BRIX U, LAIMER M, MARTANOVICH D, KATINGER H W D, 1989. Goldlabelled-immunosorbent electron microscopy with *Plum pox virus* specific monoclonal antibodies. *Acta Horticulturae*, 235: 133–136.
- JAMES D, THOMPSON D, 2006. Hosts and symptoms of *Plum pox virus*: ornamental and wild *Prunus* species. *Bulletin OEPP/EPPO Bulletin*, 36: 222–224.
- JAMES D, VARGA A, 2005. Nucleotide sequence analysis of *Plum pox virus* isolate W3174: evidence of a new strain. *Virus Research*, 110(1/2): 143–150.
- JAMES D, VARGA A, THOMPSON D, HAYES S, 2003. Detection of a new and unusual isolate of *Plum pox virus* in plum (*Prunus domestica*). *Plant Disease*, 87: 1119–1124.
- JAMES D, VARGA A, SANDERSON D, 2013. Genetic diversity of *Plum pox virus*: strains, disease and related challenges for control. *Canadian Journal of Plant Pathology*, 35: 431–441.
- KALASHYAN Y A, BILKEY N D, VERDEREVSKAYA T D, RUBINA E V, 1994. *Plum pox potyvirus* on sour cherry in Moldova. *Bulletin OEPP/EPPO Bulletin*, 24: 645–649.
- KEGLER H, HARTMANN W, 1998. *Present status of controlling conventional strains of Plum pox virus* // HADIDI A, KHETARPAL R K, KOGANEZAWA H. Plant virus disease control. St Paul, Minnesota, USA: APS Press: 616–628.
- KERLAN C, MILLE B, DUNEZ J, 1981. Immunosorbent electron microscopy for detecting apple chlorotic leaf spot and *Plum pox viruses*. *Phytopathology*, 71: 400–404.
- KIM W S, STOBBS L W, LEHMAN S M, JAMES D, SVIRCEV A M, 2008. Direct real-time PCR detection of *Plum pox virus* in field surveys in Ontario. *Canadian Journal of Plant Pathology*, 30: 308–317.
- KÖLBER M, NEMETH M, TSKÉS G, KRIZBAI L, SZSNYEGI S, IMBER I, BERECKZIKS, PAPP E, KISS E, IMRE P, POCSAI E, HANGYÁL R, VOLLENT, PETE A, TAKÁCS M, BENCZE E, HAJNÓCZY G Y, MERS F, 1997. Five-year study to determine of eventual occurrence of *Plum pox virus* in cherry cultivars in Hungary. *Acta Horticulturae*, 472: 495–502.
- LAHMATOVA I T, VERDEREVSKAYA T D, ZEMTCHIK E Z, JURAVEL A M, 1998. Inheritance of *Plum pox virus* resistance in plum hybrids. *Acta Horticulturae*, 472: 441–445.
- LEVY L, DAMSTEEGT V, SCORZA R, SCORZA R, KÖLBER M, 2000a. *Plum ploxpoty virus* disease of stone fruits. *APSnet Features*. doi: 10.1094/APSnetFeature-2000-0300.
- LEVY L, DAMSTEEGT V, WELLIVER R, 2000b. First report of *Plum pox virus* (Sharka disease) in *Prunus persica* in the United States. *Plant Disease*, 84: 202.
- LLÁCER G, 2006. Hosts and symptoms of *Plum pox virus*: herbaceous hosts. *Bulletin OEPP/EPPO Bulletin*, 36: 227–228.
- LLÁCER G, CAMBRA M, 2006. Hosts and symptoms of *Plum pox virus*: fruiting *Prunus* species. *EPPO Bulletin*, 36: 219–221.
- LLÁCER G, CAMBRA M, LAVINA A, 1985. Detection of *Plum pox virus* in Spain. *Bulletin OEPP/EPPO Bulletin*, 15: 325–329.
- LLÁCER G, CAMBRA M, LAVINA M, ARAMBURA J, 1986. Investigation on *plum pox (sharka) virus* in Spain. *Acta Horticulturae*, 193: 155–158.
- LOURO D, MONTE C L, 1986. Occurrence of sharka in Portugal. *Acta Horticulturae* 193: 183–187.
- MAZYAD H M, NAKHLA M K, ABO ELELA A, EL HAMMADY M H, 1992. Occurrence of *plum pox (sharka) virus* on stone fruit trees in Egypt. *Acta Horticulturae*, 309: 119–124.
- NAVRATIL M, SAFAROVA D, KARESOVA R, PETRZIK K, 2005. First incidence of *Plum pox virus* on apricot trees in China. *Plant Disease*, 89: 338.
- NEMCHINOV L, HADIDI A, 1996. Characterization of the sour cherry strain of *Plum pox virus*. *Phytopathology*, 86: 575–580.
- NEMCHINOV L, HADIDI A, MAISS E, CAMBRA M, CANDRESSE T, DAMSTEEGT V, 1996. Sour cherry strain of *Plum pox potyvirus* (PPV): molecular and serological evidence for a new subgroup of PPV strains. *Phytopathology*, 86: 1215–1221.
- NEMCHINOV L, HADIDI A, KLBER M, NTMETH M, 1998a. Molecular evidence for the occurrence of *Plum pox virus*-cherry subgroup in Hungary. *Acta Horticulturae*, 472: 503–508.
- NEMCHINOV L, HAMMOND J, HADIDI A, 1998b. Nucleotide sequence of the putative replicase gene of the sour cherry strain of *Plum pox potyvirus*. *Archives of Virology*, 143: 2247–2252.
- NEMCHINOV L, HADIDI A, VERDEREVSKAYA T, 1995. Detection and partial characterization of a *Plum pox virus* isolate from infected sour cherry. *Acta Horticulturae*, 386: 226–236.
- NÉMETH M, 1994. History and importance of *Plum pox* in stone-fruit production. *Bulletin OEPP*, 24: 525–536.
- OEPP/EPPO, 2004. Standard PM 7/32 *Plum pox potyvirus*. *Bulletin OEPP/EPPO Bulletin*, 34: 247–256.

- OEPP/EPPO, 2006. A review of *Plum pox virus*. *OEPP/EPPO Bulletin*, 36: 201.
- OLMOS A, BERTOLINI E, CAMBRA M, 2007. Isothermal amplification coupled with rapid flow-through hybridization for sensitive diagnosis of *Plum pox virus*. *Journal of Virological Methods*, 139: 111–115.
- PALMISANO F, BOSCIA D, MINAFRA A, MYRTA A, CANDRESSE T, 2012. An atypical Albanian isolate of *Plum pox virus* could be the progenitor of the Marcus strain. *Petria*, 22: 224.
- PAPRŠTEIN F, KAREŠOVÁ R, NAVRÁTIL M, 1998. Artificial infection of plum germplasm with *Plum pox virus*. *Acta Horticulturae*, 472: 451–454.
- PASQUINI G, BARBA M, 2006. The question of seed transmissibility of *Plum pox virus*. *OEPP/EPPO Bulletin*, 36: 287–292.
- POLÁK J, 2001. European spindle tree and common privet are new natural hosts of *Plum pox virus*. *Acta Horticulturae*, 550: 125–128.
- PROMED, 2006. *Plum pox virus*, plum—USA (New York): 1st report. No. 20060806.2181. [2019-08-29]. <http://www.promedmail.org>.
- RANKOVIC M, PAUNOVIC S, 1989. Further studies on the resistance of *Plums* to *Sharka* (*Plum pox*) virus. *Acta Horticulturae*, 235: 283–290.
- RAVELONANDRO M, DUNEZ J, SCORZA R, LABONNE G, 1998. Challenging transgenic Plums expressing potyvirus coat protein genes with viruliferous aphids. *Acta Horticulturae*, 472: 413–420.
- RODAMILANS B, LE'ON D S, MÜHLBERGER L, CANDRESSE T, NEUMÜLLER M, OLIVEROS J C, GARCÍA J A, 2014. Transcriptomic analysis of *Prunus domestica* undergoing hypersensitive response to *Plum pox virus* infection. *PLoS ONE*, 9: e100477.
- ROSALES M, HINRICHSEN P, HERRERA G, 1998. Molecular characterization of *Plum pox virus* isolated from apricots, plums and peaches in Chile. *Acta Horticulturae*, 472: 401–405.
- SÁNCHEZ-NAVARRO J A, APARICIO F, HERRANZ M C, MINAFRA A, MYRTA A, PALLÁS V, 2005. Simultaneous detection and identification of eight stone fruit viruses by one-step RT-PCR. *European Journal of Plant Pathology*, 111: 77–84.
- SCHNEIDER W L, SHERMAN D J, STONE A L, DAMSTEEGT V D, FREDERICK R D, 2004. Specific detection and quantification of *Plum pox virus* by real-time fluorescent reverse transcription-PCR. *Journal of Virological Methods*, 120: 97–105.
- SCORZA R, CALLAHAN A M, LEVY L, DAMSTEEGT V, RAVELONANDRO M, 1998. Transferring potyvirus coat protein genes through hybridization of transgenic plants to produce *Plum pox virus* resistant plums (*Prunus domestica* L.). *Acta Horticulturae*, 472: 421–427.
- SCORZA R, HILY J M, CALLAHAN A, MALINOWSKI T, CAMBRA M, CAPOTE N, ZAGRAI I, DAMSTEEGT V, BRIARD P, RAVELONANDRO M, 2007. Deregulation of *Plum pox* resistant transgenic plum 'Honey Sweet'. *Acta Horticulturae*, 738: 669–673.
- SNOVER-CLIFT K L, CLEMENT P, JABLONSKI R, TIFFANY M, 2007. The discovery of *Plum pox virus* in New York State. *Phytopathology*, 97: 109–110.
- TOMA S, IVASCU A, BALAN V, 1998. Analysis of level of PPV infection in peach and nectarine trees in southern Romania. *Acta Horticulturae*, 472: 447–450.
- TOPCHISKA M, 1991. *Detection of Plum pox virus by ELISA in Prunus spp. at the different stages of their development* // XVth International Symposium on Virus and Virus Diseases of Temperate Fruit Crops. Vienna, Austria: ISHS.
- TOPCHISKA M, 1996. *Plum pox virus in some Prunus spp. in Bulgaria* // Middle European meeting '96 on *Plum pox*. Budapest, Hungary: 27.
- ULUBAŞ S Ç, CANDRESSE T, SVANELLA-DUMAS L, KRIZBAI L, GAZEL M, ÇAGLAYAN K, 2009. Further characterization of a new recombinant group of *Plum pox virus* isolates, PPV-T, found in the Ankara province of Turkey. *Virus Research*, 142: 121–126.
- VARGA A, JAMES D, 2006. Use of reverse transcription loop-mediated isothermal amplification for the detection of *Plum pox virus*. *Journal of Virological Methods*, 138: 184–190.
- WATERWORTH H E, 1994. Viruses detected in stone fruit germplasm entering the United States. *HortScience*, 29: 917.
- WATERWORTH H E, HADIDI A, 1998. *Economic losses due to plant viruses* // HADIDI A, KHETARPAL R K, KOGAN-EZAWA H. Plant virus disease control. St Paul, Minnesota, USA: APS Press: 1–13.
- WETZEL T, CANDRESSE T, RAVELONANDRO M, DELBOS R P, MAZYAD H, ABOUL-ATA A E, DUNEZ J, 1991a. Nucleotide sequence of the 3'-terminal region of the RNA of the E1 Amar strain of *Plum pox potyvirus*. *Journal of General Virology*, 72: 1741–1746.
- WETZEL T, CANDRESSE T, RAVELONANDRO M, DUNEZ J, 1991b. A polymerase chain reaction assay adapted to *Plum pox potyvirus* detection. *Journal of Virological Methods*, 33: 355–365.