

## SAT2 型口蹄疫分子病原学与分子流行病学研究进展

李国秀<sup>1,2</sup>, 丁耀忠<sup>1,2</sup>, 李茜<sup>2</sup>, 马炳<sup>2</sup>, 代军飞<sup>2</sup>, 刘磊<sup>1\*</sup>, 张杰<sup>2\*</sup>

(1. 甘肃农业大学动物医学院, 甘肃兰州 730070; 2. 中国农业科学院兰州兽医研究所, 家畜疫病病原生物学国家重点实验室, 甘肃兰州 730046)

**摘要** 口蹄疫是由口蹄疫病毒引起的一种人畜共患的高度接触性传染病。现已确定有 7 种病毒血清型, 即 O、A、C 型, SAT1, SAT2, SAT3 和 Asia 1 型, SAT2 至少由 14 个遗传拓扑型和 3 个血清亚型组成, SAT2 主要流行于撒哈拉沙漠以南的非洲地区, 主要感染野生动物尤其是非洲水牛, 给发病地区的畜牧业带来了巨大的经济损失。主要从分子病原学和分子流行病学对 SAT2 口蹄疫研究情况进行综述, 为 SAT2 型口蹄疫的防控提供了理论依据。

**关键词** SAT2 型口蹄疫; 分子病原学; 分子流行病学

中图分类号 S85 文献标识码 A

文章编号 0517-6611(2019)19-0004-03

doi: 10.3969/j.issn.0517-6611.2019.19.002



开放科学(资源服务)标识码(OSID):

### Advances in Study of Molecular Etiology and Epidemiology for SAT2 Foot-and-mouth Disease

LI Guo-xiu<sup>1,2</sup>, DING Yao-zhong<sup>1,2</sup>, LI Qian<sup>2</sup> et al (1. College of Veterinary Medicine, Gansu Agricultural University, Lanzhou, Gansu 730070; 2. State Key Laboratory of Veterinary Etiological Biology, Lanzhou Veterinary Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Lanzhou, Gansu 730046)

**Abstract** Foot-and-mouth disease is a highly contagious infectious disease caused by foot-and-mouth disease virus. Seven virus serotypes have been identified, namely, O, A, C, SAT1, SAT2, SAT3 and Asia 1. SAT2 consists of at least 14 genetic topologies and 3 serum subtypes. SAT2 is mainly popular in sub-Saharan Africa, mainly infected wild animals especially African buffalo. It brought huge loss to the animal husbandry of epidemic area. Therefore, the paper mainly reviewed the research on SAT2 FMD from the aspects of molecular etiology and molecular epidemiology, and provided theoretical basis for the prevention and control of SAT2 FMD.

**Key words** SAT2 FMD; Molecular etiology; Molecular epidemiology

口蹄疫(foot-and-mouth disease, FMD)是由口蹄疫病毒(foot-and-mouth disease virus, FMDV)引起的一种急性、烈性、高度接触性传染病。该病毒主要感染偶蹄兽,对畜牧养殖业及全球的国际贸易造成严重的经济损失,并且严重危害人类健康。国际兽疫局(OIE)将其定义为 A 类动物疾病之首,我国将口蹄疫列为一类传染病。FMDV 有 7 种病毒血清型,即 O、A、C、SAT1、SAT2、SAT3 和 Asia1,极易变异,但 7 种血清型之间几乎无交叉反应,即感染或接种一种血清型疫苗并不会对其他血清型产生免疫力。因此,必须对引起疫情的病毒进行分离,并对其进行特征描述,以便选择合适的疫苗<sup>[1-3]</sup>。口蹄疫病毒的 7 个血清型在全球流行范围并不均匀,其中南非型口蹄疫(southern African territory foot and mouth disease, SAT)主要在非洲和亚洲流行<sup>[4]</sup>,A 和 O 在世界上广泛分布,Asia1 型主要分布在亚洲。近年 SAT2 已经出现了跨境传播的危险,其已从撒哈拉沙漠以南经北非传至巴勒斯坦等国家,并在中东地区开始蔓延<sup>[5-6]</sup>,从而增大了我国暴发 SAT2 的风险。目前,我国在口蹄疫方面的研究只局限于 O、A、C、Asia 1 型,缺乏对 SAT2 型口蹄疫的检测技术及疫苗的研究<sup>[7]</sup>。笔者主要针对 SAT2 型口蹄疫的分子病原学与流行病学进行综述,旨在为 SAT2 型口蹄疫的防控提供理论基础。

## 1 分子病原学

**1.1 病毒基因组的结构** 南非型口蹄疫同其他 FMD 一样,同属于微 RNA 病毒科,口蹄疫病毒属,是单股正链小 RNA 病毒,完整的基因组 RNA 具有感染性,进入细胞之后可以复制出感染性病毒。基因组全长约有 8 500 个核苷酸,分为 3 个主要区域:5' UTR 区、ORF 区和 3' UTR 区<sup>[8]</sup>。3' 末端连接多聚腺苷酸尾巴,并且 FMDV 基因组的 3' 末端非翻译区在病毒复制中起着至关重要的作用,病毒 poly(A) 尾的茎环结构与其结合蛋白 PABP 作用后,病毒才开始启动转录与翻译<sup>[9]</sup>。5' UTR 长约 1 300 个核苷酸,占全长基因组的 12%,有多个“三叶草”二级结构,通过第一个核苷酸 U 与一个 23~24 个氨基酸组成的基因组连接蛋白 VP<sub>g</sub>(3B) 共价连接,5' UTR 能够稳定病毒基因组结构和调节病毒的生命周期<sup>[10]</sup>。ORF 编码一个多聚蛋白,大约有 7 000 nt,病毒蛋白酶将多聚蛋白切割成不同肽段,主要编码 L 蛋白、P1 结构蛋白、P2 和 P3 非结构蛋白。P1 结构蛋白在后期的病毒翻译和修饰过程中被 3C<sub>pro</sub> 蛋白酶裂解为 3 个主要的病毒结构蛋白 VP0、VP1 和 VP3<sup>[11]</sup>。P2 和 P3 在 3C 蛋白酶的作用下产生非结构蛋白 2A、2B、2C、3A、3B、3C、3D。在病毒粒子的装配过程中,VP0、VP1 和 VP3 先组装成 5S 聚集体再形成 14S 颗粒体,最后由 12 个 14S 颗粒体组装成 75S 病毒的壳蛋白体<sup>[12]</sup>。

**1.2 病毒形态结构特征** 电子显微镜观察,口蹄疫的病毒粒子呈圆形,表面光滑,直径为 27~30 nm,沉降系数为 146S,无囊膜,呈二十面体对称,由蛋白衣壳包裹基因组 RNA 组成核衣壳。衣壳由 60 个 VP1、VP2、VP3 和 VP4 分子组成。病毒 P1 蛋白主要编码病毒的衣壳蛋白,其中 VP1 编码的 1D 蛋白大部分裸露于病毒粒子表面,是决定病毒抗原的主要成

**基金项目** 国家重点研发计划(2017YFD0501800);甘肃省国际科技特派员项目(17JR7WA030);中国农业科学院基本科研业务费项目(2016YFD0501500)。

**作者简介** 李国秀(1996—),女,青海海东人,硕士,从事动物传染病研究。\*通信作者,刘磊,教授,博士,硕士生导师,从事兽医微生物学与免疫学研究;张杰,研究员,博士,从事人畜共患病与公共卫生研究。

**收稿日期** 2019-05-05

分<sup>[8]</sup>。VP1 中大约 10 个氨基酸残基凸出于衣壳表面所组成得 G-H 环, G-H 环包含有精氨酸-甘氨酸-天门冬氨酸序列 (RGD), 是病毒与细胞受体的主要结合位点, 也是与中和抗体的主要结合位点。研究表明, SAT2 型口蹄疫病毒至少有 2 个抗原位点, 1 个位于 RGD 基序下游的 VP1 的 G-H 循环中, 另 1 个位于 VP1 的 C 端 210 残基处<sup>[13]</sup>。由于 FMDV 的 VP1 分子的变异性最高, 所以在病原调查、流行病学研究、基因工程疫苗研发等方面, VP1 蛋白的研究具有重要的意义。VP0 被 3Cpro 蛋白酶进一步裂解为 VP2 和 VP4, VP4 位于衣壳内部, 3C 蛋白酶能够调控宿主细胞蛋白的转录和翻译, 导致干扰素等多种抗病毒因子的低水平表达, 从而逃避宿主细胞的抗病毒防御反应。而在口蹄疫非结构蛋白中, 3C 基因、L 基因和 2A 基因这 3 种蛋白水解酶, 也一定程度上参与了多聚蛋白的裂解并对病毒复制中病毒衣壳的组装也发挥着重要作用<sup>[14]</sup>。此外, SAT2 型口蹄疫病毒有较强的耐热性, 其热稳定性在 48~54 °C<sup>[15]</sup>。

## 2 流行病学

### 2.1 分子流行病学特征

FMD 最早发生于意大利, 17—19 世纪, 在英国、法国等欧洲国家多次流行。1967 年英国暴发口蹄疫, 导致 42 万头牲畜被扑杀。2001 年英国口蹄疫再次暴发, 波及范围之广, 蔓延速度之快前所未有, 为了控制疫情, 593 万头动物被扑杀, 给英国造成的直接和间接损失高达 200 亿英镑。SAT1~SAT3 在亚撒哈拉地区占有重要地位, 南非地区 1931—1990 年的 350 次口蹄疫暴发中, 南非型占 73%。1962—1965 和 1969—1970 年 SAT1 型侵入中东地区<sup>[16]</sup>, 1990 年也门出现了 SAT2 病例, 2000 年科威特和沙特国家暴发 SAT2 型, 2003 年利比亚暴发 SAT2 型口蹄疫。2012 年, 口蹄疫在埃及暴发<sup>[17]</sup>, 并蔓延到全国各地, 造成了巨大的损失, 年轻动物的死亡率高达 50%<sup>[18-21]</sup>。SAT2 型在东非、南非、中非、西非表现出明显的拓扑型, 来自喀麦隆的 SAT2 菌株属于第 VII 拓扑型, 在地理上分布非常广泛。Lycett 等<sup>[22]</sup>对 334 个 SAT2 型口蹄疫序列进行时间分辨的系统地理分析, 结果表明 SAT2 型口蹄疫的拓扑型具有多样性, 与 A 型相比, SAT2 型与最近的共同祖先的时间较长, 意味着 SAT2 血清型在非洲已经传播了至少几个世纪。第 VII 拓扑型在东非似乎有一个共同的祖先, 而喀麦隆 2012—2013 年的最新分离株似乎都与 2000 年的分离株有一个共同的祖先, 但显然它们并不是直接后代。此外, Lycett<sup>[22]</sup>利用 BEAST 分析评估 SAT2 第 I、IV、VII 拓扑型的分子进化率和空间扩散速率, 数据表明, SAT2-VII 比其他拓扑型有更广的空间分布和更快的进化速度。

### 2.2 SAT2 的流行传播特点和防控现状

在发展中国家, 口蹄疫分布广泛, 具有独特的流行病学模式, 尤其是非洲与亚洲。在非洲, SAT2 型口蹄疫主要感染水牛, 此外还涉及野生动物, 在南非地区, 家畜和野生动物与 3 种南非血清型 (即 SAT1、SAT2、SAT3) 具有多种拓扑类型, 从而增加水牛之间感染的机会<sup>[23]</sup>。撒哈拉沙漠以南的口蹄疫控制依赖于在高风险地区对易感动物进行定期接种、在野生动物和家畜交界处

设置隔离围栏、限制动物的行动和定期监测<sup>[24]</sup>。Brito 等<sup>[25]</sup>对赞比亚西 (KAZA) 和林波波区 (GL) 两大野生动物保护区交界处水牛和家牛之间的传播动态进行研究, 研究表明, SAT2 型口蹄疫病毒偶尔会从 KAZA 传播到 GL, 并且家畜的暴发源头通常是野生水牛, 但家牛偶尔也会传播给水牛; 此外, 该项研究还表明, 近 10 年来, 水牛感染 SAT2 型口蹄疫的基因多样性有所下降, 这项研究有助于了解 SAT2 型口蹄疫传播和遗传变异的主要动态, 最终有助于制定控制口蹄疫传播的有效战略。口蹄疫是乌干达的地方病, Namatovu 等<sup>[26]</sup>调查了在乌干达牛群中流行的口蹄疫病毒的血清型, 研究结果显示, 乌干达地区的 SAT2 型口蹄疫的血清中和抗体水平较高, 针对 VP1 编码区域测序表明该病毒属于 SAT2 血清型中的谱系 I。

2012 年 2 月, 埃及暴发了一场新的大规模口蹄疫疫情, 检测表明该分离株与 2012 年巴勒斯坦和利比亚的分离株的关系比较密切, 它们之间的同源性为 88.1%~90.3%<sup>[27]</sup>。2012 年 8 月, 肯尼亚纳库鲁县一个大型奶牛场发生 SAT2 口蹄疫疫情, 该项研究主要评估口蹄疫对临床乳腺炎和扑杀率的影响, 结果表明, 口蹄疫的暴发与临床乳腺炎之间存在相关性<sup>[28]</sup>。

2013—2015 年, 从尼日利亚北部 4 个州 (卡杜纳、克瓦拉、高原、包奇) 分离出 SAT2 型口蹄疫, 与利比亚病毒亚型关系最为密切。Nsamba 等<sup>[29]</sup>对 SAT 型 FMDV 分离株的非结构蛋白氨基酸异质性的研究显示, 其氨基酸变异在 29%~62%。Bertram 等<sup>[30]</sup>调查了喀麦隆地区跨界贸易牛在 FMDV 流行病学中的作用, 研究表明, 喀麦隆的病毒与来自西非、东非和北非的病毒有共同之处, 系统发育分析显示了喀麦隆与邻国之间存在区域性的持续传播模式, 但传播方向尚不清楚。

2015—2016 年, 在埃及北部的牛群中发现了 FMDV 的暴发, 通过血清学与病毒学方法的检测, SAT2 的检出率最高, 为 18.5%。研究发现, 2 组不同的 O 型口蹄疫病毒 (拓扑型为 EA-3) 的血清与苏丹境内流行的病毒以及 SAT2 (拓扑型 VII 型) 的 FMDV 毒株关系较为密切。检测到的 SAT2 菌株在 VII 型中分枝聚集, 表明有新的入侵, 因此要及时建立主动检测系统, 以确定新出现的病毒株<sup>[31]</sup>。据 OIE 报道, 2017—2018 年期间, 非洲的部分国家再次发生 SAT2 型口蹄疫, 分别是南非、津巴布韦、纳米比亚、莫桑比克、马拉维、博茨瓦纳等国家, 造成数千头牛被扑杀, 其中大部分是通过放牧、饮水或与野生动物接触而导致的。所以控制野生动物宿主对于这些国家的口蹄疫防控具有非常重要的作用。

## 3 结语

由于我国尚未暴发过 SAT2 型口蹄疫, 所以对其研究较少。目前, 国外疫情有了新的变化, SAT2 型口蹄疫有抬头的趋势, 并且在发病国家的周边国家都有发生, 应给予高度重视和警戒。FMDV SAT2 作为一种重要的动物疫病, 其病原结构和流行病学复杂。随着我国经济的快速增长, 与世界各国的贸易往来也日益频繁, 而且, 中东地区已相继出现 SAT2 型口蹄疫疫情, 这增大了我国暴发 FMDV SAT2 的风险; 同

时,该病具有传播速度快、传播途径多、呈世界范围内流行的趋势。因此,开展对 FMDV SAT2 的相关研究,尤其是防控和检测方法、病原学以及流行病学研究显得尤为重要,这将为我国 FMDV SAT2 的防控奠定理论基础,提供数据支撑。

### 参考文献

- [1] RODRIGUEZ L L, GAY C G. Development of vaccines toward the global control and eradication of foot-and-mouth disease[J]. Expert review of vaccines, 2011, 10(3): 377-387.
- [2] JAMAL S M, BELSHAM G J. Foot-and-mouth disease: Past, present and future[J]. Veterinary research, 2013, 44: 1-14.
- [3] BISWAL J K, JENA S, MOHAPATRA J K, et al. Detection of antibodies specific for foot-and-mouth disease virus infection using indirect ELISA based on recombinant nonstructural protein 2B[J]. Archives of virology, 2014, 159(7): 1641-1650.
- [4] ELHAIG M M, ELSHEERY M N. Molecular investigation of foot-and-mouth disease virus in domestic bovids from Gharbia, Egypt [J]. Trop Anim Health Prod, 2014, 46(8): 1455-1462.
- [5] LIU Y L, DING Y Z, DAI J F, et al. Development of a new RT-PCR with multiple primers for detecting Southern African territories foot-and-mouth disease viruses[J]. Journal of veterinary research, 2018, 62(4): 431-437.
- [6] VALDAZO-GONZÁLEZ B, KNOWLES N J, HAMMOND J, et al. Genome sequences of SAT 2 foot-and-mouth disease viruses from Egypt and Palestinian Autonomous Territories (Gaza Strip) [J]. Journal of virology, 2012, 86(16): 8901-8902.
- [7] 林祥梅, 邓俊花, 王彩霞, 等. 南非II型口蹄疫主要抗原表位串联基因的表达及抗原性分析[J]. 中国畜牧兽医, 2011, 38(10): 55-58.
- [8] 刘亚丽, 丁耀忠, 马小元, 等. 南非 2 型口蹄疫病毒 VP1 基因的核苷酸及其氨基酸序列分析[J]. 黑龙江畜牧兽医, 2016(9): 22-26.
- [9] GARCÍA-NUÑEZ S, GISMONDI M I, KONIG G, et al. Enhanced IRES activity by 3'UTR element determines the virulence of FMDV isolates[J]. Virology, 2013, 448: 303-313.
- [10] 袁天罡. 2C 蛋白 T135I 替换对口蹄疫病毒复制的促进作用及其分子基础[D]. 北京: 中国农业科学院, 2017.
- [11] 姚怀兵, 赵毅, 李金娜, 等. 口蹄疫病毒 P1 结构蛋白和 3A 非结构蛋白研究进展[J]. 动物医学进展, 2017, 38(6): 66-70.
- [12] 赵宝磊, 刘运超, 陈玉梅, 等. O 型口蹄疫病毒 VP0 和 VP1 蛋白的可溶性表达与反应原性分析[J]. 河南农业科学, 2017, 46(2): 105-110.
- [13] OPPERMAN P A, ROTHERHAM L S, ESTERHUYSEN J, et al. Determining the epitope dominance on the capsid of a serotype SAT2 foot-and-mouth disease virus by mutational analyses [J]. J Virol, 2014, 88(15): 8307-8318.
- [14] MASON P W, GRUBMAN M J, BAXT B. Molecular basis of pathogenesis of FMDV[J]. Virus Res, 2003, 91(1): 9-32.
- [15] SCOTT K A, MAAKE L, BOTHA E, et al. Inherent biophysical stability of foot-and-mouth disease SAT1, SAT2 and SAT3 viruses [J]. Virus Res, 2019, 264: 45-55.
- [16] KNOWLES N J, DAVIES P R, SAMUEL A R, et al. Molecular epidemiology of foot-and-mouth disease virus [J]. Virus research, 2003, 91(1): 65-80.
- [17] ELDAGHAYES I, DAYHUM A, KAMMON A, et al. Exploiting serological data to understand the epidemiology of foot-and-mouth disease virus serotypes circulating in Libya[J]. Open Vet J, 2017, 7(1): 1-11.
- [18] AHMED H A, SALEM S A H, HABASHI A R, et al. Emergence of foot-and-mouth disease virus SAT 2 in Egypt during 2012[J]. Transboundary and emerging diseases, 2012, 59(6): 476-481.
- [19] KANDEIL A, EL-SHESHENY R, KAYALI G, et al. Characterization of the recent outbreak of foot-and-mouth disease virus serotype SAT2 in Egypt [J]. Archives of virology, 2013, 158(3): 619-627.
- [20] EL-SHEHAWY L I, ABU-ELNAGA H I, RIZK S A, et al. Molecular differentiation and phylogenetic analysis of the Egyptian foot-and-mouth disease virus SAT2[J]. Archives of virology, 2014, 159(3): 437-443.
- [21] BISWAL J K, JENA S, MOHAPATRA J K, et al. Detection of antibodies specific for foot-and-mouth disease virus infection using indirect ELISA based on recombinant nonstructural protein 2B[J]. Archives of virology, 2014, 159(7): 1641-1650.
- [22] LYCETT S, TANYA V N, HALL M, et al. The evolution and phylodynamics of serotype A and SAT2 foot-and-mouth disease viruses in endemic regions of Africa [J]. Scientific reports, 2019, 9(1): 5614.
- [23] AYEBAZIBWE C, MWIINE F N, TJØRNEHØJ K, et al. The role of African buffalos (*Syncerus caffer*) in the maintenance of foot-and-mouth disease in Uganda[J]. BMC Vet Res, 2010, 6(4): 1-13.
- [24] JORI F, CARON A, THOMPSON P N, et al. Characteristics of foot-and-mouth disease viral strains circulating at the wildlife/livestock interface of the Great Limpopo Transfrontier conservation area[J]. Transbound Emerg Dis, 2016, 63(1): e58-e70.
- [25] BRITO B P, JORI F, DWARKA R, et al. Transmission of foot-and-mouth disease SAT2 viruses at the wildlife-livestock interface of two major transfrontier conservation areas in Southern Africa[J]. Frontier in microbiology, 2016, 7: 1-10.
- [26] NAMATOVU A, TJØRNEHØJ K, BELSHAM G J, et al. Characterization of foot-and-mouth disease viruses (FMDVs) from ugandan cattle outbreaks during 2012-2013: Evidence for circulation of multiple serotypes [J]. PLoS One, 2015, 10(2): 1-17.
- [27] LAILA I, MOHAMED A A, FAWZY H G, et al. Molecular differentiation and phylogenetic analysis of the Egyptian foot-and-mouth disease virus SAT2[J]. Arch Virol, 2014, 159(3): 437-443.
- [28] LYONS N A, ALEXANDER N, STÅRK K D C, et al. Impact of foot-and-mouth disease on mastitis and culling on a large-scale dairy farm in Kenya[J]. Veterinary research, 2015, 46: 1-11.
- [29] NSAMBA P, DE BEER T A P, CHITRAY M, et al. Determination of common genetic variants within the non-structural proteins of foot-and-mouth disease viruses isolated in sub-Saharan Africa[J]. Veterinary microbiology, 2015, 177(1/2): 106-122.
- [30] BERTRAM M R, DE RUEDA C B, GARABED R, et al. Molecular epidemiology of foot-and-mouth disease virus in the context of transboundary animal movement in the far north region of Cameroon[J]. Front Vet Sci, 2018, 5: 1-14.
- [31] AL-HOSARY A A, KANDEIL A, EL-TAWEEL A N, et al. Co-infection with different serotypes of FMDV in vaccinated cattle in Southern Egypt [J]. Virus genes, 2019, 55(3): 304-313.

### (上接第 3 页)

- [19] 刘云强. 椴树扦插繁殖技术及生根机理的研究[D]. 保定: 河北农业大学, 2004.
- [20] 庞晓慧. 翅果油树扦插繁殖技术及生根机理研究[D]. 保定: 河北农业大学, 2007.
- [21] 王雪娇. 蓝莓组培苗扦插繁殖技术与生根机理的研究[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2016.
- [22] 徐笑玥. 中华金叶榆嫩枝扦插繁殖技术和生根机理的研究[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2016.
- [23] 郭素娟, 凌宏勤, 李凤兰. 白皮松插穗生根的生理生化基础研究[J]. 北京林业大学学报, 2004(2): 43-47.
- [24] 蔡喜彦. 细柄蕈树扦插繁殖及生根机理研究[D]. 南京: 南京林业大学, 2013.
- [25] 王东光. 闽楠嫩枝扦插繁殖技术及生根机理研究[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2013.
- [26] 董然然. 抗寒梅花嫩枝扦插技术及其生根机理研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2016.
- [27] 郝木征. 美国红枫‘红点’硬枝扦插生根机理及扦插繁殖技术[D]. 泰安: 山东农业大学, 2014.
- [28] 凡莉莉, 薛磊, 荣俊冬, 等. 绿竹侧枝扦插生根机理研究[J]. 浙江林业科技, 2018, 38(1): 20-26.
- [29] 凡莉莉, 薛磊, 赖金莉, 等. 大头典竹扦插过程中营养物质和氧化酶活性变化研究[J]. 竹子学报, 2018, 37(1): 54-59.
- [30] 谷星. 茶树组培和扦插快繁体系的建立及扦插不定根发生相关因素探究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2017.
- [31] 郭英超. 兴安圆柏扦插繁殖技术及插穗生根生理基础的研究[D]. 保定: 河北农业大学, 2007.
- [32] 孙文全. 黄化作用与插条生根[J]. 植物生理学通讯, 1990(4): 77-80.
- [33] 欧阳菁. 晚松萌蘖机理及扦插技术研究[D]. 南昌: 江西农业大学, 2012.
- [34] 刘卫东, 周莹, 孙汉洲. 桉树扦插生根过程中抑制物的研究[J]. 经济林研究, 1998(4): 16-19, 73.
- [35] 李海东. 红叶石楠扦插繁殖技术与其生理生化研究[D]. 昆明: 昆明理工大学, 2017.
- [36] 韦东山, 张秋良, 常金宝. 美国薄荷嫩枝扦插繁殖及生根机理研究[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2018, 42(5): 39-45.