

亚硝酸盐处理对 PVY 和 TuMV 的钝化作用研究

赵凯¹, 王海娟¹, 张芥丹¹, 郭志慧², 赵明敏^{1*} (1. 内蒙古农业大学园艺与植物保护学院, 内蒙古呼和浩特 010019; 2. 乌兰察布市兴和县鄂尔栋镇综合保障和技术推广中心, 内蒙古乌兰察布 012000)

摘要 为了探究化学试剂处理对植物病毒的钝化作用, 以马铃薯 Y 病毒 (potato virus Y, PVY) 和芜菁花叶病毒 (turnip mosaic virus, TuMV) 为试验对象, 在模式植物本氏烟上研究了亚硝酸盐处理对病毒的钝化作用。结果表明, 亚硝酸盐处理 PVY 后, PVY 在本氏烟植株上比清水处理的对照表现出发病症状减轻, 甚至不发病现象。而清水处理的对照烟草对 PVY 病毒比较敏感, 植株逐渐形成系统性侵染并最终坏死。亚硝酸盐处理 TuMV 后, 未观察到病毒感染的症状, 也未检测到 TuMV 病毒。Western blot 技术检测亚硝酸盐处理组病毒含量远低于清水处理组, 接近健康水平。表明亚硝酸盐对 PVY 和 TuMV 具有一定的钝化作用。

关键词 马铃薯 Y 病毒; 芜菁花叶病毒; 亚硝酸盐; 钝化作用

中图分类号 S432.4⁺1 文献标识码 A

文章编号 0517-6611(2022)06-0129-03

doi: 10.3969/j.issn.0517-6611.2022.06.030



开放科学 (资源服务) 标识码 (OSID):

Passivation of PVY and TuMV by Nitrite Treatment

ZHAO Kai, WANG Hai-juan, ZHANG Ji-dan et al (College of Horticulture and Plant Protection, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot, Inner Mongolia 010019)

Abstract In order to explore the inactivation effect of chemical reagents on plant viruses, we used potato virus Y (PVY) and turnip mosaic virus (TuMV) as test objects. The inactivation effect of nitrite treatment on the virus was studied. The results of the study showed that after nitrite treatment of PVY, PVY on Ben's tobacco plants showed a reduction in the onset of symptoms compared with the control treated with water, or even no onset. On the other hand, the control tobacco treated with clean water was more sensitive to PVY virus, and the plant gradually formed a systemic infection and eventually necrosis. After nitrite treatment of TuMV, no symptoms of virus infection were observed, and there was no detected TuMV virus. Western blot technology detected that the virus content of the nitrite treatment group was far lower than that of the water treatment group, which was close to a healthy level. The above results all showed that nitrite had a certain passivation effect on PVY and TuMV.

Key words Potato virus Y; Turnip mosaic virus; Nitrite; Inactivation

马铃薯 Y 病毒 (potato virus Y, PVY) 是马铃薯 Y 病毒科 (Potyviridae) 马铃薯 Y 病毒属 (*Potyvirus*) 中最具代表性的一员^[1]。Smith 于 1931 年首次在马铃薯中发现。其在我国具有分布广、寄主多、危害重的特点。PVY 可以自然侵染茄科、豆科等 9 个科的植物, 其中包括马铃薯、烟草、番茄、辣椒等重要经济作物, 大丽花和矮牵牛花等观赏植物, 以及一些野生杂草^[2], 但又在不同寄主或者相同寄主的不同品种上表现出不同的症状。PVY 被认为是对马铃薯危害最严重的病毒, 自 20 世纪 80 年代以来在欧洲和其他大陆广泛流行^[3], 在 90 年代成为主要烟草病害^[4], 且呈日益严重的趋势。

在生产中 PVY 对烟草产量和品质构成极为严重的威胁^[5], PVY 一旦侵染烟草后, 轻型株系发病初期在新叶上出现“明脉”症状, 然后发展为系统斑驳, 不久之后便形成花叶型斑驳, 随后叶脉间颜色变淡, 叶脉两侧的组织呈深绿色带状; 重型株系侵染的烟株, 叶脉变成深褐色或黑色, 坏死斑常延伸到中脉, 甚至进入茎的维管束组织和髓部, 引起叶片和茎的坏死, 引起产量损失可达 25%~45%^[6], 危害严重的地块, 可造成绝收, 直接导致烟叶质量下降^[7]。

芜菁花叶病毒 (turnip mosaic virus, TuMV) 也属于马铃薯 Y 病毒科马铃薯 Y 病毒属, 为单链正链 RNA 病毒。其最先

发现于美国, 随后迅速向欧洲和亚洲蔓延, 早在 20 世纪 70 年代, TuMV 在我国甘蓝生产上经常发生, 进入 80 年代后在全国各地普遍流行。TuMV 易产生变异, 存在多种株系 (strain) 和致病型 (pathotype)^[8]。植物感染 TuMV 后体内会出现一系列生理生化变化, 包括病变细胞质内分布有大量线形病毒粒子和柱状内含体。叶绿体片层结构发育差, 淀粉粒积累减少, 叶绿素含量、光合速率、气孔导度、蒸腾速率比对照明显降低。后期畸形肿胀, 膜结构破裂直至解体, 酶活性改变, 引起代谢紊乱, 从而影响植物生长发育, 造成作物减产, 严重时减产 50% 以上^[9]。

烟草作为世界上广泛种植的重要经济作物之一, 病害种类多。由于病毒在植物细胞中属于专性寄生, 其自身无能量代谢系统, 然而对寄主植物细胞具有较高的依赖性, 因此人们对植物病毒病的防治尤为困难, 至今尚无完全有效的化学防治药剂^[10]。近年来, 以钝化病毒和诱导植物抗性为理论基础, 病毒钝化剂的研发及应用逐渐成为植物病害防治的新途径。这一类药剂通过钝化病毒活性, 可有效地破坏植物病毒基因和病毒细胞, 抑制病毒复制。它们通过抑制病毒核酸和蛋白质的合成, 控制病毒增殖; 并能在植物体内形成一层“致密的保护膜”, 阻止病毒二次侵染^[11], 从而使病毒侵染能力下降。张秀华等^[12]研究表明亚硝酸盐处理能够降低病毒毒性, 引起碱基脱胺, 使腺嘌呤变为次黄嘌呤, 鸟嘌呤变为黄嘌呤, 胞嘧啶变为尿嘧啶, 从而改变病毒核酸的遗传密码, 使病毒发生变异。

笔者利用亚硝酸盐预先处理常见病毒 PVY 和 TuMV, 之

基金项目 内蒙古农业大学高层次人才引进科研启动项目 (NDGCC-2016-23)。

作者简介 赵凯 (1997—), 男, 内蒙古巴彦淖尔人, 硕士研究生, 研究方向: 植物病毒学。* 通信作者, 教授, 从事植物病毒学研究。

收稿日期 2021-07-09

后在本氏烟上进行摩擦接种,最后检测亚硝酸盐处理对2种病毒的体外钝化作用,以期为化学试剂防治PVY和TuMV提供理论依据。

1 材料与与方法

1.1 试验材料 本氏烟(*Nicotiana benthamiana*)由笔者所在实验室提供。在温度22℃、光照16h/d的温室中进行培养。当生长至4~5片叶龄时,挑选大小一致的植物用于试验。

马铃薯Y病毒(PVY)采用携带有Ros基因的病毒株,由西班牙Jose Antonio Daros教授提供。芜菁花叶病毒(TuMV)采用含GFP标记的病毒株,由中国科学院动物研究所张晓明课题组提供。

2种病毒在本氏烟上扩繁后,将病毒侵染后表现症状明显的烟草系统叶片进行采样,用液氮在研钵中研磨成粉末,在-80℃超低温冷冻保存作为毒源备用。

1.2 试验方法

1.2.1 病毒接种。病毒接种方法采用人工机械摩擦接种方法。称取0.1g毒源加入200μL磷酸缓冲液(PBS,pH=7.2),充分混匀,7000r/min离心10min,即得病毒粗提取液,取上清置于冰盒备用。选取长势一致的4~5叶期本氏烟,在顶端对生的2片功能叶做好接种标记,接种前在待接种叶片上撒600目石英砂(或Al₂O₃)少许,每片叶子接种20μL的PVY粗提液。用左手托着叶片,右手食指在叶片中部轻轻摩擦,摩擦过程中一定要注意力度,切忌反复大力摩擦,使叶片表面细胞造成微伤口,摩擦均匀。完成后用清水喷洒植物以除去叶片上的石英砂,覆上黑膜进行保湿,遮光处理24h后揭膜,在22℃条件下培养,10d后观察其发病情况。

1.2.2 亚硝酸盐处理病毒。参照张秀华等^[12]的方法,用粗提PVY病毒粗悬液2mL,加4mol/LNaNO₂1mL和1mol/L醋酸缓冲液(pH4.0)1mL,使混合液pH维持4.3;处理10~20min。处理完毕后,以0.066mol/L磷酸缓冲液(pH7.0)稀释50~100倍,使反应液pH中和至7.0以终止反应^[13]。然后经实验室接种试验,以清水处理的PVY毒源摩擦为对照。观察各处理烟草症状,并拍照记录。

1.2.3 Western blot 检测病毒含量。将烟草植株发病叶片采集后,研磨成粉末,Western Blot法检测病毒含量。具体步骤:使用UREA缓冲液提取蛋白质,并在12%SDS/PAGE中进行电泳,然后转移至PVDF膜中。通过丽春红染色10min检查蛋白质转移情况,然后通过蒸馏水洗涤将膜完全脱色。将膜放在封闭溶液中,在室温下摇床上封闭2h。用TBS短暂冲洗膜3次,每次10min,然后添加一抗,PVY-CP(1:1000)和GFP抗体(1:5000)在4℃过夜孵育。用TBS缓冲液洗涤3次,每次10min后,在室温下将膜在二抗(山羊抗兔,1:5000)中孵育1h。用TBS缓冲液洗涤3次,每次10min,最后加入ECL显色液,在近红外双色激光和化学发光双功能成像系统上观察蛋白条带。

2 结果与分析

2.1 亚硝酸盐处理对PVY的钝化作用

亚硝酸盐处理

PVY病毒后再接种到24株本氏烟植株上,以清水处理的PVY毒源为对照。接种后分别在5、7、10、14dpi下观察各处理烟草的症状表现,并拍照记录(表1)。10dpi时,亚硝酸盐处理PVY,PVY在烟草植株上没有表现出病毒症状(图1A)。而清水处理的PVY毒源对照在烟草植株发病严重,表现出病毒系统性侵染症状(图1B)。

表1 亚硝酸盐处理PVY后在本氏烟植株上的症状

Table 1 Symptom of nitrite treatment PVY on Ben's tobacco

处理 Treatment	5 dpi	7 dpi	10 dpi	14 dpi
亚硝酸盐 Nitrite	(24/24)-	(24/24)-	(24/24)-	(24/24)-
清水 Clean water	(24/24)-	(15/24)+	(19/24)++	(23/24)+++

注:“-”表示无症状;“+”表示症状轻微;“++”表示症状较重;“+++”表示症状非常严重。括号内数字代表产生症状的植株数量/供试植株数量

Note:“-” indicated asymptomatic;“+” indicated mild symptoms;“++” indicated severe symptoms;“+++” indicated that the symptoms were very serious.The numbers in brackets represented the number of plants with symptoms / the number of plants tested



注:A.亚硝酸盐处理PVY后在本氏烟植株上的症状(10dpi);B.清水处理的PVY在本氏烟植株上的症状(10dpi)

Note:A.Symptoms of PVY treated with nitrite on Ben's tobacco plants (10 dpi);B.Symptoms of PVY treated with water on Ben's tobacco plants (10 dpi)

图1 亚硝酸盐处理PVY病毒后在本氏烟植株上的症状

Fig.1 Symptoms of PVY virus treated with nitrite in Ben's tobacco

当供试植株在温室条件下继续生长到接种PVY病毒后20dpi时,发现亚硝酸处理PVY的植株仍未出现症状,与感染10dpi时无显著区别(图2A)。清水处理的对照组植株表现出明显的病毒侵染症状(图2B)。

供试植株的系统叶片在10和20dpi时进行取样,采用western blot技术检测叶片病毒积累量,结果发现亚硝酸盐处理PVY的系统叶片样品中未检测到病毒含量。然而,清水处理的对照植物中含有大量的PVY(图3)。同时,病毒在20dpi时的含量大于10dpi的病毒含量。这说明随着时间的延长,植株体内病毒含量也在积累,表现为植株系统发病、加

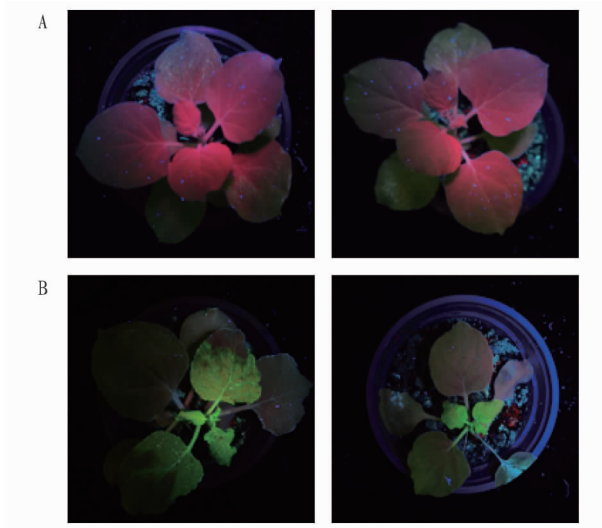


注:A.亚硝酸盐处理 PVY 在本氏烟植株上的症状(20 dpi);B.清水处理的 PVY 在本氏烟植株上的症状(20 dpi)

Note:A.Symptoms of nitrite treated PVY on Ben's tobacco plants(20 dpi);B.Symptoms of water treated PVY on Ben's tobacco plants(20 dpi)

图 2 亚硝酸盐处理 PVY 在本氏烟植株上的症状(20 dpi)

Fig.2 Symptoms of nitrite treated PVY on Ben's tobacco plants(20 dpi)



注:A.亚硝酸盐处理 TuMV 在本氏烟植株上的症状(7 dpi);B.清水处理的 TuMV 在本氏烟植株上的症状(7 dpi)

Note:A.Symptoms of TuMV treated with nitrite on Ben's tobacco plants(7 dpi);B.Symptoms of TuMV treated with water on Ben's tobacco plants(7 dpi)

图 4 亚硝酸盐处理 TuMV 在本氏烟植株上的症状(7 dpi)

Fig.4 Symptoms of TuMV treated with nitrite on Ben's tobacco plants(7 dpi)

速坏死。然而亚硝酸处理组都不含有病毒,说明亚硝酸对 PVY 病毒有一定的钝化作用,预先处理 PVY 后再摩擦接种可以抑制病毒的侵染。

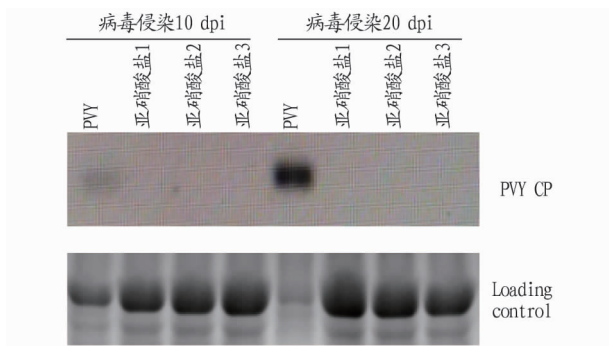


图 3 Western blot 检测 TuMV 病毒含量

Fig.3 The content of TuMV detected by Western blot

2.2 亚硝酸盐处理对 TuMV 的钝化作用 为了进一步研究亚硝酸盐处理对芜菁花叶病毒(TuMV)的钝化作用,将亚硝酸盐与 TuMV-GFP 进行预处理后,摩擦接种到本氏烟植株上。以清水处理的本氏烟作为对照。接种后 7 dpi 时,在便携式双波长荧光蛋白激发光源下可发现对照植株出现绿色荧光标记,并开始出现病毒症状(图 4A)。亚硝酸盐处理的 TuMV 组则未表现出病毒症状,也没有 GFP 荧光(图 4B)。系统叶片采样后以 GFP 为抗体,进行 western blot 检测病毒含量,结果发现亚硝酸盐处理组不含 GFP,不含病毒,对照组植株中检测到大量 GFP 条带(图 5)。表明亚硝酸盐对 TuMV 也具有一定的钝化作用,结果与 PVY 一致。

3 结论与讨论

亚硝酸盐在植物体内是自然存在的。植物生长时会利

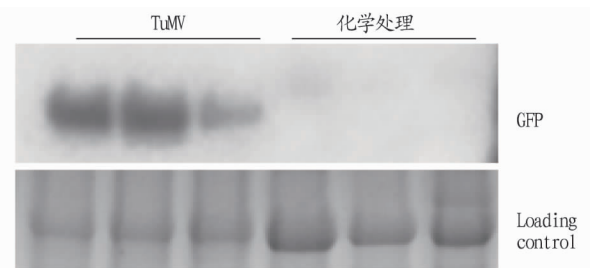


图 5 Western blot 检测 TuMV 病毒含量

Fig.5 The content of TuMV detected by Western blot

用自然界的氮合成氨基酸,在这一过程中会不可避免地生成硝酸盐。植物体内的一些还原酶会把一部分硝酸盐还原成亚硝酸盐。因此,所有植物中都含有硝酸盐和亚硝酸盐,但少量的亚硝酸盐对植物不具备强烈的毒性^[14]。

国内外学者对亚硝酸盐在食品及医学领域研究较多,但在农业科学领域防治植物病毒方面研究很少。亚硝酸盐作为一种小型分子诱导剂,具有钝化植物病毒的作用,可能主要表现在抑制病毒侵染、复制和增殖及症状表达,也有可能是由于诱导植物产生抗病性。对其中任何一部分的抑制均可以减轻病毒的危害^[15]。抗病毒制剂对病毒的抑制作用之一就是病毒粒体的钝化作用,我国目前生产中使用的 NS83、菌毒清以及香菇多胺等药剂均属于这种防治对策的抗病毒剂,这类膜脂化合物或其类似物可以在病毒侵染寄主植物时将病毒暂时或永久钝化,以达到抑制病毒侵染的目的。体外钝化病毒的作用方式比较复杂,主要有以下几方面:①通过使病毒粒子聚集而失去侵染力。部分病毒钝化剂具有多聚阳离子的特性,可以使病毒聚集而丧失和降低侵染性。

(下转第 148 页)

作用减弱,量子产量逐渐下降,荧光产量增加,当热耗散保护机制逐渐失去作用,叶绿素光合机构受损,导致 F_m 逐渐降低, F_m 越高,表明叶绿素受损程度越低,光合特性越好^[24]。在金钗石斛的整个生育期内要合理地使用氮、磷、钾肥,不仅能促进光合作用过程中以碳为主体的各种酶合成光,而且对以碳为主体的电子传递体等合成有促进作用,同时能有效地改善叶片的光合作用功能,达到提高光合同化速率。

参考文献

- [1] 明兴加,李博然,赵纪峰,等.金钗、金钗石斛的名实考证[J].中国中药杂志,2016,41(10):1956-1964.
- [2] 费雯,淳泽,何沁凝,等.金钗石斛总多酚提取工艺及体外抗氧化活性[J].应用与环境生物学报,2015,21(4):623-628.
- [3] 严文津.金钗石斛的种质保存、遗传多样性及叶绿体基因组研究[D].南京:南京师范大学,2015.
- [4] 李晓,冯伟,曾晓春.叶绿素荧光分析技术及应用进展[J].西北植物学报,2006,26(10):2186-2196.
- [5] BUTLER W L. Chlorophyll fluorescence: A probe for electron transfer and energy transfer [M]//TREBST A, AVRON M. Photosynthesis I. Berlin: Springer Verlag, 1997: 149-167.
- [6] BALL M C, BUTTLERWORTH J A, RODEN J S. Applications of chlorophyll fluorescence to forest ecology[J]. Aust J Plant Physiol, 1995, 22(2): 311-319.
- [7] BOLHÄR-NORDENKAMPF H R, ÖQUIST G. Chlorophyll fluorescence as a tool in photosynthesis research [M]//HALL D O, SCURLOCK J M O, BOLHÄR-NORDENKAMPF H R, et al. Photosynthesis and production in a changing environment: London: Chapman & Hall, 1993: 193-206.
- [8] DAU H. Molecular mechanisms and quantitative models of variable photosystem II fluorescence [J]. Photochem Photobiol, 1994, 60(1): 1-23.
- [9] SCHREIBER U, NEUBAUER C. O₂-dependent electron flow, membrane energization and the mechanism of non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence [J]. Photosynth Res, 1990, 25(3): 279-293.
- [10] KRAUSE G H, WEIS E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: The

- basics [J]. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol, 1991, 42: 313-349.
- [11] 张晓敏,孙志蓉,陈龙,等.金钗石斛的化学成分和药理作用研究进展[J].中国现代应用药学,2014,31(7):895-899.
 - [12] 包英华,白音,陈璐霞.金钗石斛生物碱的组织化学定位研究[J].广西植物,2013,33(2):199-202,190.
 - [13] 汪代芳,俞桂新,赵宁毅,等.金钗石斛茎的化学成分研究[J].中草药,2012,43(8):1492-1495.
 - [14] 陈晓梅,肖盛元,郭顺星.铁皮石斛与金钗石斛化学成分的比较[J].中国医学科学院学报,2006,28(4):524-529.
 - [15] 郑晓珂,曹新伟,冯卫生,等.金钗石斛的研究进展[J].中国新药杂志,2005,14(7):826-829.
 - [16] 张永江,侯名语,李存东.叶绿素荧光分析技术及在作物胁迫生理研究中的应用[C]//中国作物学会.作物逆境生理研究进展——中国作物生理第十次学术研讨会文集.北京:科学出版社,2007:289-296.
 - [17] 韩忠明,王云贺,韩梅,等.药用植物防风(*Saposhnikovia divaricata*)不同时期光合作用特性比较[J].生态学报,2009,29(3):1382-1390.
 - [18] 肖智勇,郭圣茂,赵治国.三种菊科药用植物光合特性的初步研究[J].山东林业科技,2009,39(6):14-18.
 - [19] ROHÁČEK K, BARTÁK M. Technique of the modulated chlorophyll fluorescence: Basic concepts, useful parameters, and some applications [J]. Photosynthetic, 1999, 37(3): 339-363.
 - [20] 徐德聪,吕芳德,潘晓杰.叶绿素荧光分析技术在果树研究中的应用[J].经济林研究,2003,21(3):88-91.
 - [21] DEMMIG B, BJÖRKMANN O. Comparison of the effect of excessive light on chlorophyll fluorescence (77K) and photon yield of O₂ evolution in leaves of higher plants [J]. Planta, 1987, 171: 171-184.
 - [22] LICHTENTHALER H K. Applications of chlorophyll fluorescence: In photosynthesis research, stress physiology, hydrobiology and remote sensing [C]//Proceedings of the International Chlorophyll Fluorescence Symposium. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1988: 253-258.
 - [23] BARKER D H, ADAMS W W III, DEMMIG-ADAMS B, et al. Nocturnally retained zeaxanthin does not remain engaged in a state primed for energy dissipation during the summer in two *Yucca* species growing in the Mojave Desert [J]. Plant, cell and environment, 2002, 25: 95-103.
 - [24] 李晶,李双双,付驰,等.密度和施肥水平对小黑麦叶绿素荧光特性的影响[J].麦类作物学报,2011,31(1):143-148.

(上接第 131 页)

②干扰病毒外壳蛋白的聚合过程。减轻病毒对叶绿体的破坏,从而减轻病害发生程度。③与病毒粒体直接作用,破坏其结构。④病毒钝化剂起到类似核酸酶的作用,降解病毒核酸从而减轻病毒的侵染能力。所以植物病毒钝化是一个复杂的病理过程,对病毒侵入点的影响也可以说是钝化作用的影响^[16]。因此,亚硝酸盐对植物病毒的钝化作用也许是多种因素综合作用的结果。

该试验以亚硝酸盐为研究对象,就其对植物病毒的体外钝化作用进行探讨。利用亚硝酸盐预先处理 PVY 和 TuMV 这 2 种病毒,然后接种到正常本氏烟植株。通过对亚硝酸盐处理组和正常毒源组比较试验,发现亚硝酸盐处理组的烟草植株不表现病状,甚至不含病毒。综上所述,该试验初步明确了亚硝酸盐处理对以上病毒具有一定的钝化作用,具体钝化作用机理有待进一步研究。

参考文献

- [1] 佚名.中国农业科学院烟草研究所在烟草马铃薯 Y 病毒抗性基因挖掘方面取得新进展[J].蔬菜,2017(2):39.
- [2] 王振宇.马铃薯 Y 病毒弱毒突变体的筛选及其交叉保护作用[D].泰安:山东农业大学,2014.
- [3] MAKAROVA S, MAKHOTENKO A, SPECHENKOVA N, et al. Interactive responses of potato (*Solanum tuberosum* L.) plants to heat stress and infec-

tion with potato virus Y [J]. Frontiers in microbiology, 2018, 9: 1-14.

- [4] 蔡海林,何命军,谢鹏飞,等.烟草马铃薯 Y 病毒病的生物防治研究进展[J].湖南农业科学,2012(15):76-79.
- [5] 胡新喜,何长征,熊兴耀,等.马铃薯 Y 病毒研究进展[J].中国马铃薯,2009,23(5):293-300.
- [6] 宁金花,周伟,黄松青,等.烟草马铃薯 Y 病毒研究进展[J].安徽农业科学,2010,38(10):5143-5146.
- [7] 何孝兵,曾贤义,杨亚,等.烟草马铃薯 Y 病毒病系统控制技术[J].植物医生,2015,28(5):45-46.
- [8] 吕红豪,邢苗苗,杨丽梅,等.甘蓝抗芜菁花叶病毒育种研究进展[J].园艺学报,2019,46(9):1765-1778.
- [9] 赵建平,周钊美,陈集双,等.芜菁花叶病毒(TuMV)特性的研究进展[J].微生物学通报,2004,31(6):100-104.
- [10] 卢航,王文霞,尹恒,等.亮寡糖对烟草花叶病毒的体外钝化[C]//中国植物保护学会.植物保护科技创新与发展——中国植物保护学会 2008 年学术年会论文集.北京:中国农业科学技术出版社,2008.
- [11] 王迪轩.钝化病毒用菇类蛋白多糖[N/OL].农资导报,2019-01-04 [2021-02-17]. <http://www.nzdb.com.cn/zt/259517.jhtml>.
- [12] 张秀华,李国玄,梁锡娟,等.植物病毒弱毒系及其应用——1.烟花叶病毒番茄弱毒系的诱变和性质的研究[J].植物病理学报,1980,10(1):49-54.
- [13] 崔伯法,王洪祥,翁法令.交叉保护在植物病毒病害防治中作用的概述[J].中国生物防治,1998,14(2):75-77.
- [14] 袁远峰.亚硝酸盐不能撤开剂量谈毒性[J].江苏卫生保健,2015,17(9):37.
- [15] 李在国,黄润秋.植物病毒防治剂的作用机制[J].植物保护,1999,25(3):37-39.
- [16] 商文静.亮寡糖对烟草花叶病毒的诱导抗病作用和体外抑制作用[D].杨凌:西北农林科技大学,2006.