

天然抗烟草花叶病毒大分子物质研究进展

吴艳兵^{1,2*} 颜振敏¹ 谢荔岩² 林奇英² 谢联辉²

(1. 河南科技学院资源与环境学院 新乡 453003)

(2. 福建农林大学植物病毒研究所 福州 350002)

摘要:天然大分子物质主要包括蛋白、核酸和糖类。本文主要阐述了植物、动物和微生物中天然抗烟草花叶病毒大分子物质的研究与应用现状。关于这些大分子物质的抗病毒机理是多方面的,主要包括抑制病毒的侵染、对植物病毒增殖过程中的干扰和抑制作用、诱导植物的抗病性反应等,并对今后的研究进行了展望。

关键词:天然大分子物质,烟草花叶病毒,作用机理

Recent Development in Research of Natural Anti-TMV Big Molecular Substances

WU Yan-Bing^{1,2*} YAN Zhen-Min¹ XIE Li-Yan² LIN Qi-Ying² XIE Lian-Hui²

(1. Department of Resource and Environment, Henan College of Science and Technology, Xinxiang 453003)

(2. Institute of Plant Virology, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002)

Abstract: Natural big molecular substances mainly include protein, nucleic acid and sugars. In this paper, the anti-TMV recent research, application and action mechanism of these big molecular substances from high plants, zoos and microorganisms were reviewed. Antiviral action mechanism of these natural substances had multiple aspects and available results indicated that inhibitory and interference activity of virus multiplication and induced resistance activity.

Keywords: Natural big molecular substances, Tobacco mosaic virus, Action mechanism

烟草花叶病毒(Tobacco mosaic virus, TMV)作为世界上最先发现并确定的病毒,已经有了一百多年的历史,由其引起的烟草花叶病在世界各烟区普遍发生。以我国为例,在我国南北烟区均有发生,尤其南方烟区受害较重,田间株发病率一般 5%~20%,个别田块可高达 90%~100%,早期发病的损失可达 50%~70%,甚至失收。此外,病叶在烤晒后颜色不均,烟味差,品质大为降低。TMV引起的病毒病不

但危害严重,其防治也相当困难。烟草花叶病毒具有寄主范围广、抗逆性强和在生产上造成的危害大等特点。TMV的寄主范围很广,可侵染十字花科、茄科、菊科、藜科及苋科等 36 科 350 种植物,包括烟草、番茄、茄子、辣椒、菠菜等;TMV体外失活温度为 90~93℃,稀释终点为 10⁴~10⁶倍,汁液中的病毒经 75℃ 处理 40 d才失去致病力,干病叶在 120℃ 经 30 min仍不失致病力,干冻贮存 52 年病叶

基金项目:河南科技学院自然科学基金项目(No. 07005021);福建省教育厅专项科学基金项目(No. K04037);福建省科技厅重点资助项目(No. 99-Z-193)

* 通讯作者: Tel: 0373-3040147; E-mail: wuyanbing1980@yahoo.com.cn

收稿日期: 2007-12-10; 接受日期: 2008-01-31

© 中国科学院微生物研究所期刊联合编辑部 <http://journals.im.ac.cn>

中的病毒仍有致病力, 在榨出液中病毒致病力也能维持数年。全世界每年因TMV而造成的经济损失就超过 1 亿美元^[1-3]。由于病毒一旦侵入寄主, 其增殖就与寄主的代谢融为一体, 抑制病毒增殖的药剂很难不伤害寄主, 因此, 该病毒病的防治一直以来是植物病害防治的难点。

从自然界生物中寻找抗植物病毒活性物质是筛选、获取抗病毒物质的重要途径, 这方面的研究一直是植物病毒病防治研究中的热点与难点, 现已取得了很大的进展, 小分子物质^[4-6]、蛋白类、核酸类和糖类等方面都不断有新的报道出现。本文主要综述了天然抗烟草花叶病毒大分子物质蛋白类、核酸类和糖类研究进展。

1 抗烟草花叶病毒蛋白类物质研究

目前国内外的专家学者已从植物、动物和微生物中筛选出大量的蛋白类抗烟草花叶病毒活性物质。其中从植物中筛选并提取的抗病毒物质所占比例较大, 动物源和微生物源抗病毒物质的研究也取得了一定的进展。

1.1 植物源蛋白类物质

蛋白类抑制物是在植物中研究最早、最深入的一类抗植物病毒活性物质, 自 1914 年 Allard 首次报道商陆(*Phytolacca acinosa*)的汁液中存在病毒抑制物, 1925 年 Duggar 等从商陆上发现一种抗病毒物质, 由此引起一系列研究。目前已有多种植物蛋白被报道具有抗烟草花叶病毒作用, 表 1 列出了部分已报

表 1 高等植物蛋白类植物病毒抑制物
Table 1 The plant virus inhibitors from high plant protein

植物Plants	成分Gradient	参考文献References
美洲商陆(<i>Phytolacca americana</i>)	蛋白	Kassanis <i>et al</i> , 1948 Irvin, 1975 Irvin <i>et al</i> , 1980 Barbieri <i>et al</i> , 1982 Park <i>et al</i> , 2002
康乃馨(<i>Carnation sap</i>)	蛋白质	Van <i>et al</i> , 1961
苦朗树(<i>Clerodendrum inerme</i>)	蛋白质	Prasad <i>et al</i> , 1975 Olivieri <i>et al</i> , 1996
黄细心(<i>Boerhaavia diffusa</i>)	蛋白质	Verma <i>et al</i> , 1979
臭茉莉(<i>Clerodendron fragans</i>)	蛋白质	Verma <i>et al</i> , 1979
美国石竹(<i>Dianthus barbatus</i>)	蛋白质	Taniguchi, 1980
菟丝子(<i>Cuscuta reflexa</i>)	蛋白质	Awasthi, 1981
麝香石竹(<i>Diathus caryophyllus</i>)	蛋白质	Stirpe <i>et al</i> , 1981
菠菜(<i>Spinacia oleracea</i>)	蛋白质	Facin & Takeshi, 1987 吴元华等, 1989
弯叶丝兰(<i>Yucca recurvifolia</i> Salisb)	蛋白质	Naofumi <i>et al</i> , 1987
紫茉莉(<i>Mirabilis jalapa</i>)	蛋白质	Kubo <i>et al</i> , 1990
	蛋白质	Yoichi & Shigeru, 1990
鸡冠花(<i>Celosia cristata</i>)	蛋白质	Baranwal & Verma, 1992 Baranwal & Verma, 1997 Balasubrahmanyam <i>et al</i> , 2000
栝楼(<i>Trichosanthes kirilowii</i> Maxim)	蛋白	鲍一明等, 1992
苋色藜(<i>Chenopodium amaranticolor</i>)	蛋白质	De Oliveira <i>et al</i> , 1993
烟草(<i>Nicotianaspp</i>)	蛋白	安德荣, 1994 Orit <i>et al</i> , 1990
楨桐属(<i>Clerodendrum aculeatum</i>)	蛋白质	Verma <i>et al</i> , 1996
苋菜(<i>Amaranthus viridis</i>)	蛋白质	Kwon <i>et al</i> , 1997
落葵(<i>Basella rubra</i>)	蛋白质	Bolognesi <i>et al</i> , 1997 Balasaraswathi <i>et al</i> , 1998
九重葛(<i>Bougainvillea spectabilis</i>)	蛋白质	Bolognesi <i>et al</i> , 1997
夏弗塔雪轮(<i>Silene schafta</i>)	蛋白质	Alexandre <i>et al</i> , 1997
<i>Mirabilis expansa</i>	蛋白质	Jorge & Hector, 1998 Vivanco <i>et al</i> , 1999a
叶子花属(<i>Bougainvillea xbuttiana</i>)	蛋白质	Narwal <i>et al</i> , 2001
豆薯(<i>Pachyrrhizus erosus</i>)	蛋白质	蔡建华等, 2001
接骨木(<i>Sambucus nigra</i>)	蛋白质	Chen <i>et al</i> , 2002
绞股蓝(<i>Gynostemma pentaphyllum</i>)	蛋白质	林毅等, 2003

道的具有抗植物病毒活性的植物蛋白。

1.2 动物和海藻类来源蛋白类物质

动物和藻类来源的抗植物病毒物质的研究相对更少。抗植物病毒蛋白蜂毒肽(melittin)及其类似物对TMV具有高度特异的抑制活性,蜂肽类似物与TMV-CP的一个结构域类似程度多少与抗TMV活性程度有关^[7,8];从动物胸腺中分离到抗TMV组蛋白^[9]。祝雯等^[10]从海洋软体动物河蚬(*Corbicula fluminea*)中分离到一种抗TMV的活性蛋白CFp-a,并对其抗TMV活性进行了研究。从海藻类孔石莼中提取到抗TMV凝集素蛋白^[11,12]。

1.3 微生物源蛋白类物质

食用菌中的抗病毒活性物质主要是多糖,蛋白质类的抗病毒活性物质近年来研究较多。Kobayashi等^[13]从香菇的子实体中获得一个抗植物病毒的子实体蛋白(fruiting body protein, FBP),其对TMV的抑制中浓度为6.3 ppm。Hiramatsu A等也从香菇中获得了植物病毒侵染具有抑制作用的蛋白质。孙慧等^[14]从杨树菇(*Agrocybe aegerita*)中分离纯化了一种抑制TMV侵染的蛋白AAVP,该蛋白亚基分子量为15.8 kD,等电点为3.75,为酸性蛋白;其浓度为200 mg/mL时,对TMV的枯斑抑制率为84.32%。付鸣佳^[15-17]对几种食用菌中的抗病毒蛋白进行了系列研究,分别从榆黄蘑(*Pleurotus citrinopileatus*)、金针菇(*Flammulina velutipes*)、杏鲍菇(*Pleurotus eryngii*)鲜菇中分离到抗TMV蛋白YP46-46、Zb和xb68Ab,其分子量分别为27.4 kD、30 kD和23.7 kD,半叶枯斑法检测Zb蛋白抗TMV活性发现抑制率达50%时该蛋白浓度为4.4 µg/mL,xb68Ab在心叶烟和苋色藜上对TMV侵染的抑制率能够分别达到99.43%和98.9%。吴丽萍等^[18]从新鲜食用菌毛头鬼伞(*Coprinus comatus*)中子实体中分别分离纯化出一种碱性蛋白y3,蛋白活性检测结果显示:当蛋白y3浓度为12.5 µg/mL时,在心叶烟枯斑寄主上对烟草花叶病毒的侵染抑制率达83.0%。

2 抗烟草花叶病毒核酸类物质研究

核酸及其衍生物在抗病毒中作用也得到广泛的关注。1967年Michigan州立大学的Ackland及Shibata等报道蘑菇提取液可以抑制病毒的增殖。1969年日本学者从香菇中分离了一种dsRNA,能刺激机体产生干扰素。它在香菇的子实体、菌丝体和

孢子体内都存在。dsRNA是一种对热很稳定的物质,Ryttee研究了25个香菇品种,23种含有dsRNA,大多数分子量在730 kD,其它在200 kD~500 kD之间,并认为dsRNA的发生率与病毒的侵染有关。目前,在蘑菇、香菇、姬松茸中发现了抗病毒活性的dsRNA。dsRNA在瓜类和萝卜等药用植物中也有发现。1968年Gicherman等利用异质RNA(酵母RNA)提高寄主植物的诱导抗病性,其后Stein等发现双链RNA上的多聚肌苷酸多聚胞苷酸(Polycytidylic acid-polyinosinic acid, PolyC-PolyI)具有诱导抗病作用。

3 抗烟草花叶病毒糖类物质研究

糖类应用于植物病害的研究相对其它方面而言还不多,一般多糖来源是甲壳素脱乙酰基后的衍生物壳聚糖、低聚糖、真菌源寡聚糖等。

Uteh和Johnson报道软腐细菌(*Erwinia carotovora*)、红酵母(*Rhodotorula* sp.)、玉米枯萎杆菌(*Bacterium stewartii*)、枯草芽孢杆菌(*Bacillus subtilis*)、产气杆菌(*Aerobacter aerogens*)等的代谢物质具有抑制或钝化TMV的能力,这种钝化物可用无水乙醇或丙酮抽提出来。根瘤菌、酵母菌都能产生对TMV有一定的钝化作用的多糖。

有许多真菌的代谢物质对植物病毒病害有防治作用。粉霉(*Trichothecium roseum*)产生的多糖类物质-粉霉素(Trichothecin)对TMV有防效。丰田秀吉从番茄凋萎病菌(*Fusarium oxysporum*)的培养液中得到粗抗病毒组份(CAVF),该组分是分子量在70 kD~400 kD的高分子物质。赤霉菌(*Gibberella subinetti*)、黑足根霉(*Rhizopus nigricans*)、菜豆炭疽菌(*Colletotrichum circinans*)、褐腐核菌(*Sclerotinia fructicola*)等的代谢物质都有抑制或钝化TMV的能力。

日本1985年报道食用香菇β-1,3-葡聚糖对TMV,1987年Hatsutori报道伞菌多聚糖和1989年Aoki报道裂褶菌多聚糖对TMV等都具有一定的抑制作用。1993年日本烟草公司Yoichi Mikami等报道,采用多糖F-Ab 10 µg/mL对烟草花叶病毒抑制率达76.6%。2001年日本Tayca公司尾崎等报道采用粗多糖产物(CFERMP-17459)对烟草花叶病防效达50%。日本报道的香菇菌的培养基抽提液,有抑制TMV的活性,主要成分是3种含氮多糖体^[19]。王启

燕和王先彬也证实该物质对病毒有钝化和抑制增殖的作用^[20]。张超等^[21]利用食用菌平菇、金针菇和香菇中提取的多糖,在寄主苋色藜上分别对烟草花叶病毒进行抑制作用试验,结果表明,在不同浓度多糖的寄主上,3种食用菌多糖对TMV有明显的抑制作用。吴艳兵等^[22]报道毛头鬼伞多糖对TMV有显著的控制作用,其中当多糖与病毒混和接种时,其对病毒的抑制率基本都在90%以上。黄金光等从病毒体外钝化、抑制病毒初侵染、抑制病毒增殖和诱导抗性4个方面测定了树舌灵芝菌(*Ganoderma applanatum*)MP-01菌株多糖提取液对烟草花叶病毒(TMV)生物活性的影响,结果表明,MP-01菌株多糖提取液对TMV体外钝化效果显著;对TMV侵染、增殖有一定的抑制作用,且能诱导烟草产生一定的抗病性。

苏小记和贾丽娜^[23]用2.0%氨基寡糖素水剂防治烟草病毒病药效实验表明,在烟草苗期或病毒病发病初期每隔7d连续喷施2.0%氨基寡糖素3~4次,对烟草病毒病的抑制作用明显,防治效果达到72.4%~77.9%,最佳使用浓度为300~400倍液。商文静等^[24]以海洋寡糖中科6号为材料,对寡糖类化合物抗病毒性质进行了研究,室内生测结果表明,烟草用中科6号预防处理24h再接烟草花叶病毒,对烟草花叶病的相对防效为84.73%。赵小明等^[25]总结了氨基寡糖素防治烟草、辣椒及番茄3种作物上烟草花叶病毒病的田间实验结果,表明氨基寡糖防治烟草病毒病防效达77.9%,辣椒病毒病防效77.0%,番茄病毒病防效74.45%,喷雾使用,浓度为稀释300~400倍。

4 天然抗病毒大分子物质的作用机理

天然大分子物质对病毒产生抑制作用的机理还不完全清楚,但从现有的研究结果来看,其对植物病毒增殖过程中的干扰和抑制作用是多方面的。

4.1 抑制病毒的侵染

对于天然大分子而言,不象小分子那样在寄主叶片表面容易被寄主吸收,现在的研究结果更倾向于天然大分子物质在植物的叶片表面形成一层很薄的膜,保护植物免受机械损伤,因此这类物质只有预防作用而无治疗作用,也就是说对于已被病毒亲染的寄主植物无效。Yoshii&Sako证明这些植物病毒抑制物能够改变寄主对病毒的接受位点,使寄主细

胞对病毒的敏感性降低而不能吸附病毒粒子,导致不能成功侵染;而Verma和Baraka则认为一些大分子抑制物占据了植物病毒的接受位点,而使病毒侵染受阻。

但是有些蛋白可以在体外对病毒产生钝化作用,这种钝化作用是多方面的,可以使病毒粒体发生聚集、体外脱衣壳破坏病毒衣壳蛋白或者是破坏病毒粒体的完整性,从而使病毒粒体对寄主植物失去侵染能力。吴丽萍等^[18]从毛头鬼伞子实体中分离的蛋白y3与TMV混合后用RNase处理,测得侵染率为61.74%,比未用RNase处理的对照降低了38.26%,说明y3蛋白对TMV的外壳蛋白具有一定的破坏作用;蛋白y3能抑制TMV-CP在体外的聚合,还能阻止TMV-CP与其抗体的结合;另外电镜观察发现y3可使部分TMV粒体发生裂解,变短。

4.2 抑制病毒的增殖

一种病毒要完成复制,至少要经过病毒吸附、脱壳、核酸复制加工、衣壳蛋白的转录、组装和细胞间病毒的扩散等步骤,任何一个步骤的中断均能抑制病毒的复制。PAP类蛋白能抑制植物病毒在寄主内的复制,它们是一类同功酶,可使真核细胞核糖体活性丧失。正常情况下PAP存在于细胞壁与细胞膜之间的基质中,当病毒侵入植物细胞后,病变的细胞可以使RIPs进入细胞质,由于PAP具有N-糖苷酶活性,可特异地水解去除28S rRNA中一个保守环上特异位点的腺嘌呤,失活自身的核糖体,使受损的核糖体不能依附于延长因子-2,限制了蛋白质合成引起细胞死亡,从而阻止了病毒的繁殖及对周围其它细胞的扩大侵染,而非直接作用于病毒。抗病毒蛋白还可以作为酶抑制剂,特异地抑制与病毒复制相关的蛋白酶,从而抑制病毒复制。

4.3 诱导抗性

活性物质还可以通过间接的方式抑制植物病毒,即作用于植物使植物产生抗病毒物质或提高植物的抵抗力从而干扰病毒的复制或长距离运输。在植物病毒抑制剂中,多糖类、蛋白类、核酸类等都可以诱导寄主产生系统抗病性。

当紫茉莉蛋白MAP用在基部叶片上,而后将TMV接种在上一叶时,烟草可抗TMV,表明MAP可诱导系统抗性^[26]。在黄细心和苦苣树中所获得的抗病毒蛋白也属系统诱导抗性^[27,28]。叶子花属植物 *Bougainvillea xbuttiana* 中产生的一种抗病毒蛋白在

心叶烟能诱导系统抗性^[29]。

多糖,作为一种可以诱导植物产生抗性的物质也受到了相当的瞩目。中科院大连化学物理研究所制备的壳寡糖经诱导烟草枯斑寄主试验表明其对TMV侵染有保护作用,体外对TMV粒子有钝化作用。大连化物所还从真菌DL603的细胞壁中提取寡聚糖对棉花黄萎病的防效比25%多菌灵的防效高出36%^[30]。采用来自赤星病菌弱毒株的糖蛋白可以诱导烟草对赤星病毒毒株的系统抗性增强^[31]。山东农业大学研究发现壳聚糖不仅对烟草黑胫病菌(*Phthophthora parasitica*)有抑制作用还能提高多种防御酶活性从而诱导烟草植株的抗病性^[32]。法国科学家不但研究发现脱氧半乳糖硫酸盐能够提高对TMV的局部和系统性抗性,而且发现将 β -1,3-葡聚糖硫酸酯化后可以诱导烟草等植物上的水杨酸信号传导途径从而提高对TMV侵染的防御反应^[33,34]。南非科学家从分子机制角度通过对从一种革兰氏阴性细菌(*Burkholderia cepacia*)提取的脂多糖(Lipopoly-saccharides, LPS)与悬浮培养的*Nicotiana tabacum* L. 烟草细胞早期感知研究发现它能够使 Ca^{2+} 快速进入细胞质实现信号传导提高植物抗病性^[35]。中科院海洋研究所通过对海洋活性物质氨基多糖进行化学改性研制的烟草专用生长调节剂“农乐二号”不仅能显著提高烟草的产量和品质而且对烟草赤星病和烟草花叶病毒病的防效超过了80%,已申报国家发明专利2项和PCT国际发明专利1项^[36]。杜昱光等^[37]研究壳寡糖对烟草防御酶活性及同工酶谱的影响表明,壳寡糖可导致烟草叶片POD、CAT、PPO、PAL和 β -1,3-葡聚糖酶活性不同程度地提高。吴艳兵等^[38]报道当喷施毛头贵伞多糖CCP60a后,能诱导寄主烟草POD、PPO、PAL、 β -1,3-葡聚糖酶和几丁质酶等防御酶活性的增加,可以诱导寄主体内SA含量的增加,并减轻病毒侵染对寄主叶绿体造成的破坏,从而提高寄主抵御病毒侵染的能力。

5 开发天然抗植物病毒大分子药剂的展望

随着人们对病毒本质认识的深入,药物作用机理的揭示和药物开发水平的提高,抗病毒制剂的研制有了较快的进展,迄今全世界已研制出30多种抗植物病毒制剂并商品化生产,其中以天然大分子物

质为主要活性成分的抗病毒药剂有“Mosanon 水剂”、“0.5%菇类蛋白多糖”、“X-75 制剂”、“农乐二号”、“2.0%氨基寡糖素水剂(中科6号)”等,但是这些对植物病毒活性较高的药剂蛋白质和多糖等大分子物质,其进入植物和在植物体内的运输能力差,尤其是蛋白质,还存在着易变性问题。

随着环境与安全问题的日益严重,化学农药的使用受到越来越多的限制,因而植保工作者把研究重点逐渐放在资源丰富的天然抗病毒物质上。通过对大量来自植物源、微生物源和动物源的天然物质的筛选,寻找和挖掘新的抗植物病毒蛋白和糖类物质。这有利于扩大蛋白类和糖类植物病毒抑制物的筛选谱,获得新的抗植物病毒抑制物,为研制出具有自主知识产权的新型多功能蛋白质和糖类药物打下良好的基础,为我国生物农药的研究开发服务。

参 考 文 献

- [1] Freser RSS. Special aspects of resistance to viruses. *Mechanisms of resistance to plant disease*. Netherlands: Kluwer Academic Publishes, 2000, p. 480.
- [2] 邱并生, 王 敏. 植物病毒学的研究进展. 中国病毒学, 2004, 19(3): 309-312.
- [3] 吴云峰, 曹 让, 魏宁生, 等. 生物病毒农药筛选及应用. 世界农业, 1995, 5: 35-36.
- [4] 刘国坤, 谢联辉, 林奇英, 等. 15种植物的单宁提取物对烟草花叶病毒(TMV)的抑制作用. 植物病理学报, 2003, 33(3): 279-283.
- [5] 沈建国, 吴祖建, 谢联辉, 等. 药用植物抗烟草花叶病毒活性的研究. 中草药, 2006, 37(2): 259-261.
- [6] 陈启建, 刘国坤, 吴祖建, 等. 大蒜精油对烟草花叶病毒的抑制作用. 福建农林大学学报, 2005, 34(1): 30-33.
- [7] Perez-Paya E, Houghten RA, Blondell SE. The role of amphipathicity in the folding, self-association and biological activity of multiple subunit small proteins. *J Biol Chem*, 1995, 270: 1048-1056.
- [8] Marcos JF, Beachy RN, Houghton RA. Inhibition of a plant virus infection by analogs of melittin. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1995, 92(6): 12466-12469.
- [9] Ladygina ME, Sokolovskaia IV, Rubin BA, et al. Comparative study of the antiviral properties of histones of animal and plant origin. *Vopr Virusol*, 1978, 6: 686-90.
- [10] 祝 雯, 林志铿, 吴祖建, 等. 河蚬中活性蛋白 CFp-a 的分离纯化及其活性. 中国水产科学, 2004, 11(4):

- 349–353.
- [11] Wang sheng, Zhong Fudi, Zhang yongjiang, *et al.* Molecular characterization of a new lectin from the marine alga *Ulva pertusa*. *Acta Biochimica et Biophysica Sinica*, 2004, **36**(2): 111–117.
- [12] 刘振宇, 谢荔岩, 吴祖建, 等. 孔石莼(*Ulva pertusa*)中一种抗 TMV 活性蛋白的纯化及其特性(英文). 植物病理学报, 2005, **35**(3): 256–261.
- [13] Kobayashi N, Hiramastu A, Akatuka T. Purification and chemical properties of an inhibitor of plant virus infection from fruiting bodies of *Lentinula edodes*. *Agricultural and Biological Chemistry*, 1987, **51**(3): 883–890.
- [14] 孙 慧, 吴祖建, 谢联辉, 等. 杨树菇(*Agrocybe aegerita*)中一种抑制 TMV 侵染的蛋白质纯化及部分特征. 生物化学与生物物理学报, 2001, **33**(3): 351–354.
- [15] 付鸣佳, 吴祖建, 林奇英, 等. 榆黄蘑中一种抗病毒蛋白的纯化及其抗 TMV 和 HBV 的活性. 中国病毒学, 2002, **17**(4): 350–353.
- [16] 付鸣佳, 吴祖建, 林奇英, 等. 金针菇中一种抗病毒蛋白的纯化及其抗烟草花叶病毒特性. 福建农林大学学报, 2003, **32**(1): 84–88.
- [17] 付鸣佳, 林健清, 吴祖建, 等. 杏鲍菇抗烟草花叶病毒蛋白的筛选. 微生物学报, 2003, **43**(1): 29–34.
- [18] 吴丽萍, 吴祖建, 林奇英, 等. 毛头鬼伞(*Coprinus comatus*)中一种碱性蛋白的纯化及其活性. 微生物学报, 2003, **43**(6): 793–798.
- [19] 前田浩明. 关于植物病毒剂 Retemin. 今月&农业, 1982, **26**(6): 42–47.
- [20] 王启燕, 王先彬. 植物病毒生防制剂-“X-75”的初步研究. 北京农业科学, 1989, **1**: 39–40, 3.
- [21] 张 超, 操海洋, 陈 莉. 食用菌多糖对植物病毒抑制作用的初步研究. 安徽农业大学学报, 2005, **32**(1): 15–18.
- [22] 吴艳兵, 谢荔岩, 谢联辉, 等. 毛头鬼伞多糖抗烟草花叶病毒(TMV)活性研究初报. 中国农学通报, 2007, **23**(5): 338–341.
- [23] 苏小记, 贾丽娜. 2.0%氨基寡糖素水剂防治烟草病毒病药效试验. 陕西农业科技, 2005, **3**: 55–56.
- [24] 商文静, 赵小明, 杜昱光. 壳寡糖诱导植物抗病毒病研究初报. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2005, **33**(5): 73–75.
- [25] 赵小明, 杜昱光, 白雪芳. 氨基寡糖素诱导作物抗病毒病药效试验. 中国农学通报, 2004, **20**(4): 245–247.
- [26] Kubo S, Ikeda T, Imaizumi S. A potent plant virus inhibitor found in *Mirabilis jalapa* L. *Ann Phytopath Soc Japan*, 1990, **56**: 481–487.
- [27] Verma HN, Awasthi LP, Saxena KC. Isolation of the virus inhibitor from root extract of *Boerhaavia diffusa* inducing systemic resistance in plants. *Can J Bot*, 1979, **57**: 1214–1217.
- [28] Prasad V, Srivastava S, Verma VHN. Two basic protein isolated from *Clerodendrum inerme* Gaertn. are inducers of systemic antiviral resistance in susceptible plants. *Plant Science*, 1995, **110**: 73–82.
- [29] Narwal S, Balasubrahmanyam A, Lodha ML. Purification and properties of antiviral proteins from the leaves of *Bougainvillea xbuttiana*. *Indian J Biochem Biophys*, 2001, **38**(5): 342–347.
- [30] 石 瑛, 辛 毅, 白雪芳, 等. 真菌寡糖诱导植物抗性活性成分的分离纯化. 中国生物化学与分子生物学报, 2004, **20**(1): 138–142.
- [31] 商明清, 梁元存, 刘爱新, 等. 烟草赤星病菌糖蛋白诱发子诱导烟草抗病防卫反应. 南京农业大学学报, 2003, **26**(1): 20–23.
- [32] 赵 蕾, 梁元存, 刘延荣. 壳聚糖对烟草抗黑胫病的作用. 应用与环境生物学报, 2000, **6**(5): 436–439.
- [33] Klarzynski O, Descamps V, Plesse B, *et al.* Sulfated fucan oligosaccharides elicit defense responses in tobacco and local and systemic resistance against tobacco mosaic virus. *Mol Plant Microbe Interact*, 2003, **16**(2): 115–122.
- [34] Menard R, Alban S, de Ruffray P, *et al.* Beta-1,3 glucan sulfate, but not beta-1,3 glucan induces the salicylic acid signaling pathway in tobacco and Arabidopsis. *Plant Cell*, 2004, **16**(11): 3020–3032.
- [35] Gerber I B, Zeidler D, Durner J, *et al.* Early perception responses of *Nicotiana tabacum* cells in response to lipopolysaccharides from *Burkholderia cepacia*. *Planta*, 2004, **218**(4): 647–657.
- [36] 海洋生物多糖在提高烟草品质和抗病性方面取得进展 [EB/OL]. 中国科学院网站, 2004-11, <http://www.cas.cn/html/Dir/2004/11/16/5418.htm>.
- [37] 杜昱光, 白雪芳, 赵小明. 壳寡糖对烟草防御酶活性及同工酶谱的影响. 中国生物防治, 2002, **18**(2): 83–86.
- [38] 吴艳兵, 谢荔岩, 谢联辉, 等. 毛头鬼伞多糖对烟草酶活性和同工酶谱的影响. 微生物学杂志, 2007, **27**(5): 29–33.