DOI:10.15933/j.cnki.1004-3268.2010.06.015

作物种传病毒研究进展

陈继峰*,宗凯丽,汪丽刚,孙 宁
(郑州大学 生物工程系,河南 郑州 450001)

摘要:概述了种传病毒的危害,种子传毒机制与传毒率,种传病毒与传毒率的检测方法,病毒在作物种子中的分布与种传率的检测等。旨在对作物种传病毒引以重视,杜绝使用、传播携带病毒的种子,防治人为因素造成病毒的扩散。

关键词:种传病毒;传毒机制;传毒率;检测方法
中图分类号:S432.4+1 文献标识码:A 文章编号:1004-3268(2010)06-0160-05

在植物的众多病害中,病毒病的危害很大,而且很难防治。能造成作物产量和品质下降,甚至造成毁灭性危害。长期以来,植物病毒病是影响农业生产的主要病害之一。作物病毒病的发生大多以种子携带病毒,并通过种子传播病毒。种子携带病毒可以为病毒的再次侵染提供毒源,经昆虫等媒介的二次传播造成病毒病的流行与危害。由于种传病毒可随种质资源的交流,远距离携带到新的地区,人为造成病毒的传播;加之,病毒变异性逐渐增多,所以危害性呈逐渐加重的趋势。然而,迄今为止,还没有特效药物能够控制病毒病的发生与蔓延,最有效的方法是切断侵染源,对种子实行严格检疫,不引进和出售携带病毒的种子,并对发病植株做到早期诊断、提早检测,杜绝带病毒的种子用于生产与交换。因此,对植物种子上携带的病毒与检测方法的研究就显得尤为重要。

1 种传病毒研究的重要性

1.1 种子传毒的发现与危害

Reddick 等首次报道了菜豆普通花叶病毒(Bean common mosaic virus, BCMV)可以经菜豆种子传播,传毒率可达 50%以上[1]。随着研究的深入,发现种传病毒的种类越来越多,已知有 166 种,约占已知植物病毒的 18%。据估计,有 1/3 的植物病毒至少在一种寄主上是以种子传毒[2]。即使极少量的带毒种子,也会在下一代植株群中建立初次感染源,并由媒介生物的二次传染造成病害的快速流行,进而危害生产。如莴苣花叶病毒(Lettuce mosaic virus, LMV),在种子带毒率不足0.1%情况下,加上蚜虫传播即可造成严重减产[3]。种传病毒的种传特性对于寄主范围狭窄或缺乏的病毒是维持其族群能否持续繁衍的关键。近年来,世界各国在植物种质交换上日趋频繁,种子常携带病毒,种传病毒常随种质资源的交流传入新区,如入境甜瓜种子携带南瓜花叶病毒(Squash mosaic virus, SqMV)[4]、豇豆种子携带南方豇豆花叶病毒(Southern cow pea mosaic virus, SCPMV)和南方菜豆花叶病毒(Southern bean mosaic virus, SBMV)[5]。种传特性也是造成病毒通过带毒种子广泛传播的主要原因之一,我国早已将一些病毒列为检疫性种传病毒[6,7]。这说明,对种传病毒在作物生产上的危害性及重要性已引起重视。

种传病毒的含义:一是狭义的种传病毒,即只通过种子传代的病毒;二是广义的种传病毒,即凡是通过繁殖材料(包括种子、无性繁殖的块茎、鳞茎、块根、接穗、砧木、苗木、试管苗)传播的病毒[6]。由于植物种子的体积小,耐储运性好,便于流通与交换,是种质交流、生产的主要形式;许多农作物、瓜果、蔬菜等是通过种子进行生产的。然而,种子的带毒率很高,如河北的紫芸豆单粒种子带毒率高达 100%,而在不同地理来源的种质中,种子带毒率也超过 50%,表明菜豆种子已普遍为 BCMV 所侵染[8]。种传病毒不仅可以通过种子传毒,并且为病毒的再次侵染提供病毒来源,如豇豆蚜传花叶病毒(Cowpea

收稿日期:2010-01-13
基金项目:郑州市科技项目(0910SGYG23257-3)
作者简介:陈继峰(1967-),女,河南南召人,副教授,博士,主要从事植物病毒检测方法与微生物应用技术研究。 *为通讯作者。
E-mail: chenjifeng@zzu.edu.cn

?1994-2016 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

aphid borne mosaic virus, CABMV)的唯一初次侵染源是豇豆的种子,通过种子传病毒给下一代植株,然后由蚜虫进行二次快速转染[9]。所以,种子携带病毒,对病毒病的发生、传播、危害影响很大。

1.2 种子传毒机制与种传率

种传病毒均为系统侵染,主要寄主为豆科、葫芦科、菊科植物,而茄科植物较少。多数植物种子可以传带一种或数种病毒。种传的主要特点:母株早期受侵染,病毒侵染花器,进入种胚产生带毒种子。对大多数病毒来讲,仅种皮或胚乳带毒通常不能通过种子传毒,但烟草花叶病毒(Tobacco mosaic virus, TMV)感染种皮可传毒。TMV 可以通过出苗或移苗过程中造成的微伤进入幼苗而使其感染病毒。随着种子的逐渐成熟,种子脱水,病毒钝化,种子中携带病毒的活性逐渐降低;刚采收的种子带毒率高,经贮存后逐渐降低。种传病毒在寄主种子内存活的时间相当长。Pierce 等发现,BCMV 在种子中,30a 后还有侵染能力[10]。作为种传病毒,它们必须能经得起种子成熟过程中种胚脱水干燥的严峻考验而保持其侵染活力,才能完成种子传播的过程。张景凤等对豌豆种子脱水过程中豌豆种传花叶病毒(Pea seed-borne mosaic virus, PSbMV)在子叶内的稳定性和分布进行研究发现,新鲜、未成熟胚的子叶细胞中病毒粒体的外壳蛋白(CP)受到部分降解,病毒粒体在细胞内呈环核状分布,而在成熟、干燥胚的子叶细胞中,病毒的 CP 未受任何降解,病毒粒体位于细胞质边缘的多聚体中,认为该存在方式可能有助于 PSbMV 在脱水种子胚细胞内的稳定与存活[11]。

种子之所以能传播植物病毒,是特定的病毒与植物组合的结果。但种子传毒与植物组合随病毒株系、植物品种的不同而异,即植物能否传毒和传毒率的高低与病毒株系、植物品种有关[12]。同一病毒的不同株系或分离物在同一寄主上表现出不同的种子传毒能力[13,14],表明病毒的基因型对寄主的种子传毒能力起决定作用。如 PSbMV 的 P—1 株系的种传率很高,而 P—4 株系的种传率较低[15];同样,大麦条纹花叶病毒(Barley stripe mosaic virus, BSMV)毒株 ND18 以种子传毒,而 CV17 不通过种子传毒[16],具有 12K 基因的豌豆早期褐化病毒(Pea early browning virus, PEBV)以种子传毒[17]。对南方菜豆花叶病毒(Southern bean mosaic virus, SBMV)的种传和非种传株系的种子传毒研究表明,SBMV 的非种传株系不侵染大麦的雌、雄配子,也不直接侵染正在发育的胚,相反种传株系则侵染雌、雄配子[18]。雌、雄配子感染李属坏死环斑病毒(Prunus necrotic ringspot virus, PNRSV)能造成果实感染病毒,并传于下一代[19]。同一病毒在植物的不同品种中的传毒情况也不同。菠菜的父母本感染黄瓜花叶病毒(Cucumber mosaic virus, CMV)而成为病毒的传染源[20]。但 CMV 能通过野生黄瓜(Micrampelis lobata)种子传毒,却不能通过栽培品种的黄瓜种子传毒[21]。土豆栽培品种 Santana 易感烟草脆裂病毒(Tobacco rattle virus, TRV),而栽培品种 Roxy 和 Saturna 对 TRV 不敏感[22]。此外,Gallo 等对 19 个豌豆栽培品种的研究表明,所有品种都易感 PSbMV,种子传毒率为 1.9% ~ 32.7%[23]。LMV 在莴苣品种间的传毒率为 1% ~ 8%[24]。朝鲜蓟黄化环斑病毒(Artichoke yellow ringspot virus, AYRSV)在洋葱上的种传率达 20%[25]。一般来说,感病时期对种子传毒率的影响很大。病毒在幼苗期和授粉前侵染母株可以产生较高的种子传毒率,其传毒率随着病毒侵染时间的推迟而降低[26]。烟草环斑病毒(Tabacco ringspot virus, TRSV)在早期感染大豆种子,具有很高的种传百分率,可达 100%[27]。菜豆开花前不论何时接种 SBMV,胚感染率均达 100%,开花后 4d 接种还可引起胚的感染,而在开花 7d 后接种则不能造成感染[28]。此外,温度条件对种子传毒率也有影响[29],但有关此方面的研究较少。

总之,种子带毒与传毒率不仅受病毒本身影响,还受作物品种、感病时间、环境条件以及病毒与品种之间的交互作用等的影响。植物病毒通过种子传播需经历 3 个关键阶段:(1)病毒侵入寄主中正在发育的胚;(2)病毒在寄主胚组织中发育和在种子贮存过程中保持侵染活力;(3)在种子的萌芽过程中,再次侵染幼苗。所以,寄主经历了从分生生长—生殖生长—分生生长,也就是经过双倍体—单倍体—双倍体变化的过程,寄主生理特性和遗传特性都发生了很大的变化,使得研究的难度加大,需要病毒学、植物学和植物胚胎学等方面的知识。因此,种子传播病毒的研究是一个跨学科的研究领域。

2 种传病毒与种传率检测研究

2.1 种传病毒的检测方法

目前,对种传病毒的检测方法主要有生物学鉴定法(种植观察、鉴别寄主反应)、电子显微镜观察、血清学方法(主要是 ELISA)、分子生物学检测法(主要是核酸分子杂交、RT—PCR)等方法。生物学

?1994-2016 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

鉴定法虽然耗时费力，但是随着种子的萌发以及幼苗的生长，经过复制后的病毒数量大大增加，植物在一定的生长阶段可以表现出感病症状，但需要足够的温室空间与管理人员；并且对于症状不明显或多病症及一病多症情况无法准确判断，但能为进一步检测提供足够的材料。免疫吸附电子显微镜法也是一种快速检测植物病毒的方法[30]，尽管该方法不便用于大批量的样品检测，但也能从 1 000 粒种子中将 1 粒感病种子区分出来[31]。

如果缺乏病毒在植物体内分布的资料，播种后对幼苗的叶片进行 ELISA 分析，可获得准确的种传率。Maury 等指出，基于敏感性、方便性与经济性考虑，属于血清学技术范畴的 ELISA 适于种传率的测定[32]。它可以检测单粒种子和种子中不同部位上所携带的病毒[33]。许多国家已经将其发展成为接近于全自动的检测系统，除了样品的采样需借助于有经验的工作人员外，其他步骤均已进入全自动机械化操作系统，检测结果以数字化形式呈现，并借助电脑系统记录、分析与储存；并且可以进行大批量的样品检测，应用 DAS－ELISA（Double antibody sandwich ELISA）可以从 7000 粒种子中检测出 1 粒带毒种子[34]。绝大多数作物病毒的种传率低于 1%，当检测其种子的种传率时，必须尽量增加样品的重复数，以提高检测结果的可靠性。当样品数量增加时，需要采用检测效率高的技术才能满足实际检测的需求。所以，自动化的 ELISA 已成为现阶段大批量检测作物病毒种传率的有效手段。

血清学检测方法（如 DAS－ELISA），对于无交叉反应的感病材料，其结果为阳性基本可以判定样品中含有特定病毒；反之，则无法进行最终判定。陈青等对从进境豇豆中所携带的 SCPMV 和 SBMV 用 DAS－ELISA 和 RT－PCR 分别检测表明，对交叉感染的病毒材料检测时，需要在血清学初始筛选的基础上，应用分子生物学检测手段进行进一步鉴定[5]。此外，使用类似 ELISA 的免疫组织印迹法检测发芽的种子，此项技术可省略 ELISA 所需的病毒提取步骤，直接将发芽的种子胚轴挤压于可吸附蛋白质的硝酸纤维膜上，然后进行与 ELISA 相同的免疫检测程序。但此技术呈现的结果需要人肉眼判断，人为因素易造成误差。

近年来，应用比 ELISA 更加灵敏的 RT－PCR 对带毒种子的检测越来越多，如用此检测豌豆种子的 PSbMV[35]，羽扇豆种子的 CMV[36]，大豆种子中的大豆花叶病毒（Soybean mosaie virus，SMV）[37]，菜豆种子中的 BCMV[18]，洋葱中的 AYRSV[25]，菠菜中的 CMV[20] 等。但在实际应用上，该检测技术不仅成本偏高，而且需要有专业技术人员进行检测，乃是在生产上广为应用的限制因素。另外，当检测种子时，需要经过繁琐与昂贵的核酸提取步骤，导致成本增加。虽然，推出了免疫与 PCR 相结合的检测技术，即 IC－RT－PCR（immunocapture RT－PCR）[38]；以及免疫捕获巢式 RT－PCR，即 IC－nested RT－PCR（Immuno-capture nested RT－PCR），对大豆种传病毒菜豆荚斑驳病毒（Bean pod mottle virus，BPMV）进行了检测[39]，这些改进了的方法可以省略病毒核酸的提取步骤，直接进行 RT－PCR 扩增，节省检测种子所需的时间与成本，但检测结果的重复性、敏感性有待提高。如果 RT－PCR 在检测效率、成本与 ELISA 相同或相近，其检测敏感度的优势将备受青睐，成为检测作物带毒种子种传率的主流。

2.2 病毒在种子内的分布与种传率检测

种子上带有病毒并不表示最后发芽后会形成感染病毒的幼苗[40]，因此，从病害管理与生产安全的角度考虑，需要应用相应的技术检测出种子传毒率（即种子发芽后幼苗的感染率）。事实上不管能否造成种传现象，绝大多数病毒在感染过程中均传播到种皮或胚乳组织，而决定一种病毒是否具有种传现象在于此病毒能否以直接或间接方式成功入侵胚组织[40,41]。甘蔗花叶病毒（Sugar cane mosaic virus，SCMV）在玉米种子中的分布及其种子传毒的关系表明，病毒存在于种皮、胚乳的糊粉层和胚内，胚内的病毒可通过发芽传递给下一代幼苗，完成病毒的种子传播过程；而在种皮内没有检测到具有侵染活力的病毒，在胚乳的淀粉层内未检测到病毒[42]。同样，芜菁黄化花叶病毒（Turnip yellow mosaic virus，TYMV）感染拟南芥种子时，种皮上感染病毒并不能传毒，而胚上携带病毒才能通过种子传毒[43]。

众多研究表明，胚带毒与种子传毒直接相关。因此，在检测种子传毒率时，不可将整粒种子一起研磨，而必须将种胚与种皮分开后进行检测，方能获得准确的种传率[40,41]。检测大豆种子中的大豆花叶病毒（Soybean mosaic virus，SMV）[44]、花生种子中的花生斑驳病毒（Peanut mottle virus，PMoV）[45] 种传率时，单独检测种胚的结果与种子发芽后幼苗的感染率有很高的相关性。但也有报告指出，部分病毒，如黑眼豇豆花叶病（Blackeye cowpea mosaic vi-

?1994-2016 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

rus, BICMV)入侵种胚后有时仅分布于子叶组织而不入侵胚轴, 而且当种子逐渐成熟, 存在于子叶中的病毒会逐渐失去活性, 最后失去侵染幼苗的能力[32]。对不同基因型的豌豆感染 PSbMV 的研究表明, 能够种传的品种, PSbMV 能直接入侵未成熟的种胚, 并在种胚的成熟过程中繁殖; 而不具种传特性的品种, 病毒不能入侵未成熟的种胚[46]。因此, 唯有当其侵染寄主能够入侵胚轴组织时, 才能导致种子传毒。所以, 在检测种子时, 若将种胚(含胚轴与子叶)取出用血清学方法检测, 常会出现假阳性, 与真正的幼苗发病率不一致, 因此, 必须将种子的胚轴与子叶分开进行检测方能获得准确的种传率[32, 47]。但是, 一些研究表明, 在一些作物与病毒的组合中, 当种子成熟后种皮或胚乳上并没有病毒的积累。例如, 感染花生的条纹病毒(Peanut strip virus, PStV)[48] 与 PMoV[49]、感染 LMV 的莴苣种子[50] 均有类似的情况。此种情况可将整粒种子同时研磨、检测, 也可以得到准确的种传率。

总之, 病毒的侵染、存在部位与种传率的关系比较复杂。一般来讲, 在进行种子传毒率检测时, 首先考虑病毒在种子内的分布情况, 更重要的是弄清所检测的信息是否为具有感染能力的活病毒[43, 51]。为了分辨病毒的活性, 检测种传率时还需要分析病毒感染率, 以确定所得结果的正确性[32]。由此看来, 对于种传病毒及种传率的检测仍有许多地方有待深入研究。随着科学技术的发展, 对植物种传病毒认识的深入, 检测手段的提高, 方法的改进, 对种子上携带病毒的检测会更经济、更准确, 从而达到控制病毒传播源头的目的, 杜绝使用、传播携带病毒的种子, 进而控制病毒的传播与危害。

参考文献:

[1] Reddick D, Stewart V B. Transmission of bean mosaic in seed and observation on the termal death point of seed and virus [J]. Phytopathology, 1919, 9: 445.

[2] Johansen E, Edwards M C, Hampoton R O. Seed transmission of viruses: Current perspectives[J]. Annuals Review of Phytopathology, 1994, 32: 363-386.

[3] German-Retana S, Walter J, Le Gall O. Lettuce mosaic virus: from pathogen diversity to host interactors[J]. Mol Plant Pathol, 2008, 9(2): 127-136.

[4] 陈京, 胡伟贞, 宋淑敏, 等. 进口甜瓜种子中的南瓜花叶病毒的分离鉴定[J]. 植物检疫, 1996(2): 65-67.

[5] 陈青, 林石明, 陈红运, 等. 进境豇豆种子携带种传病毒的检测与鉴定[J]. 植物病理学报, 2009, 39(1): 91-94.

[6] 季良. 种传病毒的检疫[J]. 植物检疫, 1993(4): 288-302.

[7] 郭京泽, 陈建宏, 谷建富, 等. 检疫危险性植物种传病毒[J]. 天津农业科技, 1997(2): 24-26.

[8] 王杰, 王晓鸣. 菜豆种子中菜豆普通花叶病毒的 RT-PCR 检测[J]. 植物保护学报, 2006, 33(4): 345-350.

[9] Néya B J, Zabré J, Millogo R J, *et al*. Effect of cowpea seeds contamination rate by the cowpea aphid borne mosaic virus on epidemics development[J]. Pak J Biol Sci, 2007, 10(24): 4365-4374.

[10] Pierce W H, Hungerford C W. A note on the longevity of the bean mosaic virus[J]. Phytopathology, 1929, 19(6): 605-606.

[11] 张景凤, 刘坤凡, 文玉香, 等. 种子脱水改变豌豆种传花叶病毒在子叶细胞中的稳定性与分布方式[J]. 植物学报, 1999, 41(8): 825-828.

[12] 谢联辉, 林奇英. 植物病毒学[M]. 2 版. 北京: 中国农业出版社, 2004.

[13] Hampton R O, Francki R I B. RNA-1 dependent seed transmissibility of cucumber mosaic virus in phaseolus vulgaris[J]. Phytopathology, 1992, 82: 127-130.

[14] Hanada K, Harrison B D. Effects of virus genotype and temperature on seed transmission of nepoviruses [J]. Annals of Applied Biology, 1977, 85: 79-92.

[15] Johansen I E, Dougherty W G, Keller K E, *et al*. Multiple viral determinants affect seed transmission of pea seed-borne mosaic virus in pisum sativum[J]. J Gen Virol, 1996, 77(12): 3149-3154.

[16] Edwards M C. Mapping of the seed transmission determinants of barley stripe mosaic virus[J]. Mol Plant Microbe Interact, 1995, 8(6): 906-915.

[17] Wang D, MacFarlane S A, Maule A J. Viral determinants of pea early browning virus seed transmission in pea[J]. Virology, 1997, 234(1): 112-117.

[18] Carroll T W. Seedborne viruses: Virus-host interactions [M]// plant diseases and vectors: ecology and epidemiology. New York: Acdemic, 1981: 293-317.

[19] Amari K, Burgos L, Pallas V, *et al*. Vertical transmission of Prunus necrotic ringspot virus: hitch-hiking from gametes to seedling[J]. J Gen Virol, 2009, 90(7): 1767-1774.

[20] Yang Y, Kim K S, Anderson E J. Seed transmission of cucumber mosaic virus in spinach[J]. Phytopathology, 1997, 87(9): 924-931.

[21] 裘维蕃. 植物病毒学[M]. 北京: 科学出版社, 1985.

[22] Hoek J, Zoon F C, Molendijk L P. Transmission of tobacco rattle virus (TRV) via seed potatoes[J]. Commun Agric Appl Biol Sci, 2006, 71(3): 887-896.

[23] Gallo J, Jurík M. Susceptibility of some pea cultivars to pea seed-borne mosaic virus infection and virus transmis-

?1994-2016 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

sion by seeds[J]. Acta Virol, 1995, 39(5-6): 283-286.

[24] Grogan R G, Bardin R. Some aspects concerning the seed transmission of lettuce mosaic virus [J]. Phytopathology, 1950, 40: 965.

[25] Maliogka V I, Dovas C I, Lesemann D E, *et al*. Molecular identification, reverse transcription-polymerase chain reaction detection, host reactions, and specific cytopathology of artichoke yellow ringspot virus infecting onion crops [J]. Phytopathology, 2006, 96(6): 622-629.

[26] Ren Q, Pfeiffer T W, Ghabrial S A. Soybean mosaic virus incidence level and infection times: interaction effects on soybean [J]. Crop Science, 1997, 37: 1706-1711.

[27] Athow K L, Baneroft J B. Development of transmission of tobacco ringspot virus in soybean[J]. Phytopathol, 1959, 49: 697-701.

[28] Crowley N C. Studies on the time of embryo infection by seed transmitted viruses[J]. Virology, 1959, 8: 116-123.

[29] Singh G P, Arny D C, Pound G S. Studies on the stripe mosaic of barley, including effects of temperature and age of host on disease development and seed infection[J]. Phytopathology, 1960, 50: 290-296.

[30] 郑光宇, 王志民, 孙怡, 等. 新疆哈密瓜病毒病的免疫电子显微镜诊断[J]. 植物病理学报, 1984, 14(1): 47-50.

[31] Lange L, Tien P, Begtrup J. The potential of ELISA and ISEM in seed health testing[J]. Seed Science and Technology, 1983, 11: 477-490.

[32] Maury Y, Duby C, Khetarpal R K. Seed certification for viruses[M] // Plant virus disease control. Hadidi A, Khetarpal R K, Koganezawa H, *et al*. St Paul, Minnesota, USA: APS Presse, 1998.

[33] 张成良, 张作芳, 胡伟贞, 等. 酶联免疫吸附法(ELISA)检测豆类种传病毒的研究[J]. 植物保护学报, 1982, 9(1): 9-13.

[34] Maury-Chovelon C. Recherches sur la détection du virus de la mosaïque de la laitue par la méthode immuno enzymatique: adaptation au contrôle de l'état sanitaire des graines[M]. Avignon, France: INRA, 1984.

[35] Kohnen P D, Dougherty W G, Hampton R O. Detection of Pea seedborne mosaic potyvirus by sequence specific enzymatic amplification[J]. J Virol Methods, 1992, 37: 253-258.

[36] Wylie S, Wilson C R, Jones R A C, *et al*. A polymerase chain reaction assay for cucumber mosaic virus in lupin seeds[J]. Aust J Agric Res, 1993, 44: 41-51.

[37] 王杰, 王晓鸣, 黄丽丽. 大豆干种子中大豆花叶病毒的 RT-PCR 检测[J]. 植物病理学报, 2005, 35(3): 214-220.

[38] Phan T T H, Khetarpal R K, Lee T A H, *et al*. Comparison of immunocapture-PCR and ELISA in quality control of pea seed borne mosaic virus[M] //Seed Health Testing Towards the 21st Century. Cambridge, U K, 1996: 5-8.

[39] 于翠, 杨翠云, 宋绍祎, 等. 进口大豆上菜豆荚斑驳病毒的免疫捕获巢式 RT-PCR 检测[J]. 植物检疫, 2004(4): 201-204.

[40] Jensen S G, Wysong D S, Ball E M, *et al*. Seed transmission of maize chlorotic mottle virus[J]. Plant Dis, 1991, 75: 497-498.

[41] Mink G I. Pollen and seed transmitted viruses and viroids [J]. Annu Rev Phytopathol, 1993, 31: 375-402.

[42] 李莉, 王锡锋, 郝宏京, 等. 甘蔗花叶病毒在玉米种子中的分布及其与种子传毒的关系[J]. 植物病理学报, 2004, 34(1): 37-42.

[43] de Assis Filho F M, Sherwood J L. Evaluation of seed transmission of turnip yellow mosaic virus and tobacco mosaic virus in arabidopsis thaliana[J]. Phytopathology. 2000, 90(11): 1233-1238.

[44] Maury Y, Bossennec J M, Boudazin G, *et al*. The potential of ELISA in testing soybean seed for soybean mosaic viru [J]. Seed Sci & Technol, 1983, 11: 491-503.

[45] Bharathan N, Reddy D V R, Rajeshwari R, *et al*. Screening peanut germplasm lines by enzyme-linked immunosorbent assay for seed transmission of peanut mottle virus [J]. Plant Dis, 1984, 68: 757-758.

[46] Wang D, Maule A J. Early embryo invasion as a determinant in pea of the seed transmission of pea seed-borne mosaic virus[J]. J Gen Virol, 1992, 73 (7): 1615-1620.

[47] Gillaspie Jr A G, Hopkins M S, Pinnow D L. Relationship of cowpea seed part infection and seed transmission of blackeye cowpea mosaic potyvirus in cowpea[J]. Plant Dis, 1993, 77: 875-877.

[48] Xu Z, Chen K, Zhang Z, *et al*. Seed transmission of peanut stripe virus in peanut[J]. Plant Dis, 1991, 75: 723-726.

[49] Adams D B, Kuhn C W. Seed transmission of peanut mottle virus in peanut[J]. Phytopathology, 1977, 67: 1126-1129.

[50] Grogan R G. Lettuce mosaic virus control by use of virus indexed seeds[J]. Seed Sci &Technol, 1983, 11: 1043-1049.

[51] Maury Y, Duby C, Bossennec J M, *et al*. Group analysis using ELISA: determination of the level of transmission of soybean mosaic virus in soybean seed[J]. Agronomie, 1985, 5: 405-415.

?1994-2016 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net