

烟草病毒病的发生与防治研究进展

马国胜¹, 何博如²

(1. 苏州农业职业技术学院园艺系, 江苏 苏州 215008; 2. 中国烟草总公司郑州烟草研究院, 河南 郑州 450000)

摘要: 对烟草病毒病的发生、危害、流行规律、综合防治、抗病毒基因工程等方面的最新研究进行了综述。并对抗病毒制剂研制及烟草抗病毒基因工程等方面今后的研究方向进行了讨论与展望。建议引入“有害生物生态治理”的观念, 从烟草病毒病的生态位角度出发对烟草病毒病进行有效治理, 加强烟草病毒病流行规律、防治药剂、生态治理策略的研究, 完善烟草病毒病预测预报和综合防治网络体系。

关键词: 烟草病毒病; 发生; 流行规律; 基因工程; 防治

中图分类号: S435.72 **文献标识码:** A **文章编号:** 1004—3268(2005)02—0042—05

Research Advance on Occurrence and Control of Virus Diseases in Tobacco

Ma Guo-sheng¹, He Bo-ru²

(1. Department of Horticulture & Gardening, Suzhou Polytechnical Institute of Agriculture, Suzhou 215008, China;

2. Zhengzhou Tobacco Research Institute of CNTC, Zhengzhou 450000, China)

Abstract: Recent research advances in the foundation, damage, epidemic rules, integrated control, and genetic engineering of anti-virus, etc., in tobacco virus diseases were comprehensively reviewed. The related fields of further studies on development of anti-virus medicaments, and genetic modified tobacco, et al, were discussed and prospected. Taking ecological pests management (EPM) measures to control tobacco virus diseases effectively, enhancing studies on epidemic regularity, control drugs and EPM were recommended. Improvement of the forecast and integrated control network system was also proposed.

Key words: Tobacco virus disease; Occurrence; Prevalent regular; Genetic engineering; Control

烟草病毒病是一类在烟草上普遍发生且危害严重的侵染性病害, 也是世界范围内的重要病害之一。20 世纪 50 年代以来, 烟草病毒病先后在世界各主产烟区相继暴发流行, 并且日趋严重, 引起了世界各产烟国的广泛关注。尤其是自 20 世纪 80 年代以后, 对此类病害的发生与防治研究广泛而深入, 并取得了显著成就。

1 烟草病毒病的发生与危害

烟草病毒病最早是在公元 1857 年由 Swieten

以烟草反常现象为特征而记载的^[1]。1886 年, Mayer 首次将烟草上发生的这种反常病害命名为烟草花叶病“Mosaic”^[1~3]。1898 年, Beijerinck 首次使用了“传染性活液 (Contagium vivumfluidum)”即“病毒 (Virus)”这个词的本意来称谓烟草花叶病病原^[2, 3]。1939 年, 德国科学家 Kausche 等第 1 次观察到烟草花叶病毒粒子^[2, 3]。

20 世纪 50 年代以后, 烟草病毒病先后在世界各国发生危害并时常暴发流行, 给烟草生产造成了不同程度的损失。日本、法国、美国、加拿大、德国、

收稿日期: 2004—09—06
作者简介: 马国胜 (1974—), 男, 安徽定远人, 讲师, 硕士, 主要从事植物保护相关研究与教学工作。
E-mail: goshinema@sina.com

意大利、津巴布韦、南非和中国等主产烟区自 20 世纪 70 年代以来,烟草病毒病相继大面积暴发流行^[4~6],严重威胁烟草生产,挫伤了烟草种植者的积极性。据报道^[9],1989 年,仅烟草马铃薯 Y 病毒(Potato Virus Y, PVY)一种病毒侵染烟草后,给加拿大烟草业造成的直接经济损失就高达 100 万美元,使意大利烟草产量下降了 35%。1995~1996 年间,仅烟草花叶病和烟草番茄斑萎病,给美国北卡罗来纳州的烟草生产就造成了 872 万美元的损失^[7]。1974~1977 年的 4 年间,我国山东烟区有 3 年暴发流行烟草病毒病,其中 1975 年烟草病毒病大流行,重病田减产 20%~50%,夏烟减产 70%以上。1978 年,烟草花叶病在安徽烟区大流行,损失烟叶 1 000 多万 kg,上中等烟叶损失 30%以上^[4],其中仅安徽凤阳县烟叶总产量损失高达 92.3%,引起烟草界的普遍震惊^[8]。据全国烟草侵染性病害调查组对我国烟草上的烟草花叶病(Tobacco Mosaic Virus, TMV)和黄瓜花叶病(Cucumber Mosaic Virus, CMV)发生危害较重的 14 个产烟省区的调查统计,仅 1989~1991 年,TMV 和 CMV 平均每年发生面积达 18.5 万 hm^2 以上,产量损失 8 864.58 万 kg,直接经济损失 2 347.23 万元人民币^[9]。20 世纪 90 年代以后,烟草病毒病在我国烟区危害更加严重,以蚜虫介体传播的 CMV、PVY、烟草蚀纹病毒(Tobacco Etch Virus, TEV)为主的病毒病在烟草上的危害日益猖獗,导致烟草病毒病呈现出连年发生并间歇式暴发的流行态势^[10]。1998~2000 年,烟草病毒病在黄淮烟区大流行。据报道^[11],1998 年安徽烟区烟草脉斑病(PVY)大流行,仅固镇县一个烟区发病率在 20%~50%的田块约 330 hm^2 ,发病率达 50%~80%以上的严重田块 40 hm^2 ,毁灭性田块约 80 hm^2 ,一般田块 PVY 发病率均在 10%左右;2000 年,烟草病毒病在河南烟区发生危害程度达历史之最,全省 10 万 hm^2 烟田几乎 100%发病,绝收面积近 26 700 hm^2 ,严重发病面积 4 万 hm^2 ,直接经济损失超过 4 亿元人民币^[12]。由于烟草病毒病迄今尚无有效的防治措施,目前,烟草病毒病造成的经济损失已大大超过了烟草真菌病害,成为烟草生产上威胁最大的一类灾害^[13]。

2 烟草病毒病流行规律

在可以引发烟草病毒病的病毒中,除 TMV 等个别种类可在土壤中的病株残体上存活 2 年左右外,CMV、TEV、PVX、PVY 等其他病毒均需在活体

内越冬。寄主种类包括蔬菜、马铃薯、多年生树木、杂草活体及繁殖体等^[3,13]。除 TMV、TSV 和 TBRV 仅通过机械摩擦汁液传播外,其余病毒还可通过蚜虫、叶蝉、粉虱等介体传播。资料记载^[13],20 世纪 60 年代以前,我国危害最重的病毒病只有 TMV 1 种,70 年代中期,CMV 迅速上升并大流行,80 年代,PVY 和 TEV 开始蔓延,目前,PVY、TEV、CMV、TMV 已经成为生产上危害最严重的病毒。除 TMV 外,其余 3 种均为蚜传病毒病^[9],可以看出,蚜传病毒病的危害在当前的烟草生产上已经占据绝对重要的地位。蚜传病毒病的发生流行与寄主、环境和蚜虫发生量关系密切。据报道^[11],PVY 的发生流行与马铃薯等茄科植物及蔬菜的大量种植以及蚜虫的大量存在有直接关系。烟田距马铃薯作物越近 PVY 发生越重;蚜虫发生量越大,带毒率越高,PVY 发生就越重。此外,PVY 的发生与品种、育苗方式、施肥水平、移栽期和茬口也有一定关系^[11]。另据报道^[13],大田蚜虫进入迁飞高峰后 10 d 左右病害开始出现高峰。冬春季温暖干旱的气候特征往往使蚜虫越冬基数大,有翅蚜率高,蚜虫连年大发生,是导致蚜传病毒病连年发生并间歇式暴发的原因之一^[10]。适于烟草病毒病发生的温度一般在 20~30 $^{\circ}\text{C}$,温度过高往往会导致隐症或症状不显著,当温度降低后又会重新产生症状。旺长期前后出现温度的波动,如持续 25~28 $^{\circ}\text{C}$ 高温一段时间后再突然下雨或浇灌,田间小气候变化,温度下降,导致寄主抵抗力降低,往往使烟草病毒病症状加重。种植在低洼或遮阴地块的烟草,症状往往较重。大风天多,叶片相互摩擦也能够造成病毒病在田间传播。土壤板结,透气性差,烟草病毒病发生重^[13]。研究^[8,12,14~18]表明,近年来,烟草生产上病毒病害的发生往往是以 2 种以上病毒混合侵染为主。

3 烟草病毒病综合防治

由于植物没有类似脊椎动物的免疫系统,病毒一旦侵染植物后,一般在生长发育的剩余时间内,一直保持感染,条件适宜就会造成流行。因而,对于烟草病毒病防治来说,贯彻“预防为主,综合防治”的植保方针意义尤为重大。

3.1 抗病品种

培育和选用抗病品种是防治病害最经济有效的方法^[22]。研究表明^[10,13],抗病性强的品种,烟草病毒病的发生程度低于非抗病品种,且产生的损失小。抗 TMV 的烟草品种主要有辽烟 8 号、辽烟 10 号、

辽烟 12 号、辽烟 15 号、鄂烟 1 号、鄂烟 2 号、中烟 98、中烟 99、台烟 5 号、台烟 6 号、白肋 21、Coker86、CV87、CV09-2、NC279、9205、转基因 NC89 纯合系等；抗 PVY 的品种主要有 NC744、NCTG52、Virginia SCR、VAM、TN86、PBD6、筑波 1 号、筑波 2 号、日本 F 系列、T90 等；抗 CMV 的品种主要有 NC89、K326、G140 等转基因系列品种和 TT6、TT7 系列烤烟品种等；双抗 TMV 和 CMV 的品种主要是转基因双抗 NC89 纯合系；抗 TEV 的品种主要有高抗品种 TN86、中抗品种 G80、G140、NC89、中烟 90、耐病品种 KY14、KY10、BY21；抗 TLCV 的品种仅有 100-26 (K20×Smyrna)×K20 组合，且为中抗^[13, 19, 20]。

3.2 栽培管理

3.2.1 均衡营养，合理施肥 研究^[10, 21]表明，均衡营养，合理施用氮、磷、钾肥，适当提高钾肥用量，增施有机饼肥可以提高烟株营养抗性，增强烟株自身抗病能力。据报道^[22]，碘对 TMV 活性有特殊作用，当 pH 值高于或低于 5.5~6.0 时，碘可以使病毒活性大大降低。研究^[21]表明，补充适量的锌可以降低烟株内过氧化物同工酶的活性，抑制病毒增殖，提高烟草对花叶病的抗性，减轻发病程度。

3.2.2 强化苗床和田间管理 病株残体是 TMV 的主要初侵染源，应避免施用未彻底腐熟的粪肥，不重茬。CMV、PVY、TEV 等蚜传病毒病应避免与茄科、葫芦科蔬菜邻近种植，苗床更应远离这些作物及村庄，并做好苗床土和营养土的消毒^[10, 11]。烟草种子虽不带毒，但种子表面及混杂在种子间的杂质会带毒，种子消毒非常必要，可采用抗病毒制剂稀释液消毒^[18]。在苗床和田间作业时，每 20 min 将手和操作工具浸泡于牛乳或肥皂液中彻底清洗很有必要^[7]，也可用抗病毒制剂进行消毒^[14]。杜绝在苗床和田间吸烟，农事操作时注意先健株后病株，发现零星病株及时拔除带出田外销毁。注意做好苗床和田间卫生。研究^[15]表明，麦烟套种可以明显减轻烟草病毒病的发生与危害。有利的栽培措施和田间管理可有效预防并减轻烟草病毒病的发生流行，可以作为烟草病毒病的重要预防手段加以应用。

3.3 防治蚜虫，切断传播途径

众多研究^[10, 12, 14, 17, 23, 24]表明，蚜虫发生量大是近年来烟草病毒病大流行的关键因素之一。因此，防治蚜虫、切断传播途径对烟草病毒病的防治意义重大。据资料^[8, 14, 17]报道，苗床期采用银灰膜和 40 目防虫网技术可以驱避蚜虫，大田期采用银灰膜覆

盖栽培措施还可以保水保墒保肥，促进烟草早发，增强抗病力。在蚜虫发生期，可以选用 50% 抗蚜威 WP 3 000 倍、40% 乐果 EC 500~1 000 倍、10% 吡虫啉 WP 3 000~5 000 倍、3% 定虫脒(莫比朗) WP 5 000 倍、灭蚜净、灭蚜宁 500~1 000 倍喷雾防治蚜虫^[11, 12, 17, 23, 24]，重点喷叶片背面、嫩头、叶腋等蚜虫聚集较多的部位。蚜虫天敌种类较多，如蚜茧蜂、瓢虫、草蛉、食蚜蝇等，在选择药剂时优先选用对天敌无毒的品种，以保护利用天敌^[24]。蚜虫的防治指标以 50 头/株最好^[11]。据报道^[24]，用灭蚜签负载杀虫剂，斜插于烟茎中上部，每株 1 根，可以防治蚜虫，同时具有安全、不污染环境、残效期长、保护天敌等优点。

3.4 抗病毒制剂及微量元素等的应用

抗病毒制剂和微量元素的作用机理主要是通过诱导植物产生对病毒侵染与增殖的抗体或抑制病毒活性，同时诱导烟草产生抗性，从而提高烟株的抗病毒能力，起到控制病害的作用^[19, 26]。众多报道^[11, 14, 25, 26]表明，目前生产上应用较好的抗病毒制剂主要有 22% 金叶宝 WP400 倍、1.5% 植病灵 II 号 600 倍、2% 菌克毒克(宁南霉素)水剂 250 倍以及病毒特等，预防效果一般在 40%~60%。个别研究^[27, 28]认为，抗病毒剂 1 号、病毒宁、病毒敌、毒病灵、植病灵也有较好的防效。此外，据报道^[11, 14, 25, 26]，NS-83 增抗剂、病毒 A、菌毒清、病毒清、灭毒双、S52、病毒净等抗病毒制剂对烟草病毒病也有一定的预防效果。在选用抗病毒制剂的同时混配 0.3% KH₂PO₄ 可以起到更好的防治作用^[11]。

关于微量元素对烟草病毒病的作用，有研究^[21, 29, 30]表明，铜、锌和锰对烟草花叶病均具有一定的抑制作用，其中以锌效果最明显。分别于烟草子叶期、移栽前 3 d、还苗期、旺长期和现蕾期叶面各喷施 1 次 0.1% ZnSO₄，对花叶病系统防治效果高达 50% 以上。

水杨酸、蛋白、多糖等具有生理活性的物质诱导烟草对病毒病产生抗性的研究为防治烟草病毒病提供了新途径。有关研究^[31]表明，一种来自梨火疫病菌的多肽物质——康壮素(Harpin)可以诱导烟草产生系统获得抗性，从而明显提高烟株自身对烟草花叶病的抵抗能力。据报道^[32]，人工栽培食用菌等大型真菌的水浸液对烟草花叶病毒具有较好的抑制效果，可延迟系统花叶症状在烟草上出现的时间，降低病情指数，加强病毒在高温下的隐症。分析认为，这种抗病毒活性是蛋白、多糖和核苷类物质共同作用

的结果。报道^[33]认为,水杨酸(Salicylic acid)可能是植物系统信号物质,水杨酸能够模拟植物与病原体互作的原位过敏反应,使植物产生系统获得抗性,并积累病程相关蛋白(Pathogenesis related proteins)。众多研究^[34~36]表明,水杨酸类物质可以诱导烟草对病毒产生抗性。

3.5 烟草抗病毒基因工程

1983年^[37],世界首例转基因植物(烟草)问世。1986年^[38],首次报道通过将TMV外壳蛋白基因(CP)转入烟草,获得对TMV具有很高抗性的转基因抗病毒烟草。此后,基因工程技术很快被应用到CMV、TRV、AMV、PVY等烟草病毒病的研究中。至1998年,国际上已报道近50例转基因抗病毒烟草实验成功的例子^[2,39]。我国自20世纪80年代起开展了烟草抗病毒基因工程研究,并于1992年成为世界上第1个把转基因植物——转基因烟草商业化种植的国家^[40,41]。我国烟草抗病毒基因工程研究迄今已有许多成功的报道^[42],转基因NC89品种对花叶病的抗性强,且产量稳定,烟叶均价和产值明显提高^[41]。

4 讨论与展望

1) 现行的预测预报方法往往受多种因素的影响,特别是介体种群数量的估测、带毒率和传毒效率的准确预测有待于提高。同时,有些烟草病毒的传播途径和传播介体还尚有待于进一步阐明。不同病毒发生的生态环境不尽相同,虽然我国已经明确知道烟草发生的病毒在17种以上,但在某一个生态区域(一个省或一个地区)能造成流行危害的烟草病毒往往只有1~2种,而且并非年年流行,说明病毒在整个生态系统中存在自然平衡,建议引入“有害生物生态防治(Ecological Pests Management, EPM)”观念,从烟草病毒病生态位角度和烟草病毒生态系这个整体出发,首先查明12种主要病毒和介体昆虫的群落消长与环境间的关系,揭示病毒在整个生态系中“平衡”的本质,最大限度地依靠自然力量控制病害流行,完善对烟草病毒病的预测预报和综合防治体系。

2) 植物抗病毒制剂作为烟草病毒病的一种辅助防治方式,迄今为止,还不能像防治真菌病害的药剂那样具有较好的防治效果。生产上所使用的植物抗病毒制剂大多属于营养调理剂和保护剂,或二者的混合物,防治效果普遍不理想,只能起到一定的预防作用,一旦病毒侵入烟草体内,就难以将其清除。

微量元素是各种酶的必要成分和活化剂,在维持植物正常代谢和生长发育方面起积极作用。同时,铜、锌等还是植物超氧化物歧化酶(SOD)的必要成分,在清除活性氧、提高植物抗病方面起着一定作用,在研制植物抗病毒制剂时,适量加入某些微量元素可以提高对病毒病的防效。今后,研究能够直接作用于病毒,阻止或阻断病毒侵染、复制、增殖、潜伏与发病链条中任何环节的药剂、具有明显预防效果的弱毒株系以及能够阻止或阻断蚜虫等传毒介体传毒、诱导烟草过敏性反应或产生系统获得抗性的药剂都将有可能成为提高植物病毒病药剂防治效果的突破口。

3) 由于烟草病毒病迄今还没有效果很好的单一防治措施,病害发生之后缺乏有效的治疗方法,烟草抗病毒基因工程研究虽然已经建成一套比较系统的方法程序,取得了一定的成就,但离大规模生产应用还有很大距离。因此,对烟草病毒病的防治应以预防为主,综合防治,采取以避蚜防病、健身栽培、提高抗性为主的综合防病措施,才能取得较好的防治效果,将损失降低到最低限度。政府、公司和研究机构要进一步加强烟草病毒病的测防体系建设及其数据化、规范化、科学化运行管理,加强烟草病毒病的侵染循环、种属特性、防治药剂、EPM措施的研究,并及时将研究成果应用到生产中。

参考文献:

- [1] Bawden F C. 植物病毒和病毒病害(第三版)[M]. 俞大绂译. 北京: 科学出版社, 1958.
- [2] 谢天恩, 胡志红. 普通病毒学[M]. 北京: 科学出版社, 2002.
- [3] 朱贤朝, 王彦亭, 王智发. 中国烟草病害[M]. 北京: 中国农业出版社, 2002.
- [4] 安徽省地方志编纂委员会. 安徽省志·烟草志[M]. 北京: 方志出版社, 1998. 30—38.
- [5] 钱玉梅, 王凤龙, 王劲波, 等. 山东省烟草病毒病种群发生动态及防治对策[J]. 烟草科技, 2001(2): 43—46.
- [6] 石延霞, 刘学敏, 李杰. 烟草脉带病研究进展[J]. 烟草科技, 2001(10): 44—48.
- [7] Thomas A M, David P. Disease control. In: Flue-cured tobacco information [M]. North Carolina: North Carolina Press, 1997.
- [8] 钱浚, 汪中一, 李平, 等. 安徽省烟草病毒类型及优势种初步研究[J]. 烟草科技, 1988(2): 36—42.
- [9] 陈瑞泰, 朱贤朝, 王智发, 等. 全国16个主产烟省(区)烟草侵染性病害调研报告[J]. 中国烟草科学, 1997, 14(1): 1—7.

- [10] 马国胜, 郭红, 陈娟. 浅析皖北烟草脉斑病连年发生并间歇式暴发原因及对策[J]. 植物保护, 2000, 26(4): 26—28.
- [11] 马国胜, 郭红, 高正良, 等. 固镇县烟草脉斑病流行规律调查研究[J]. 烟草科技, 2000(2): 46—47.
- [12] 李淑君, 王海涛, 陈玉国, 等. 2000 年烟草病毒病大发生概况与原因分析[J]. 烟草科技, 2001(1): 44—46.
- [13] 王凤龙. 烟草病毒病综合防治技术[J]. 烟草科技, 2002(4): 43—45.
- [14] 郑宪滨, 谢德平, 王延晓, 等. 某些因素对烤烟病毒病(PVY、CMV、TMV)发病程度的影响调查[J]. 烟草科技, 1997(4): 40—42.
- [15] 谈文, 刘骏. 烟草病毒病发生流行概况及综合治理的建议[J]. 烟草科技, 1987(2): 33—36.
- [16] 曾嵘, 张拯研, 李立, 等. 曲靖市烟草主要病毒病综合防治技术研究及示范推广初报[J]. 烟草科技, 2000(4): 43—45.
- [17] 孔凡玉, 朱贤朝, 石金开, 等. 我国烟草侵染性病害发生趋势及防治对策[J]. 中国烟草, 1995(1): 31—34.
- [18] 赵钢, 王凤龙, 孔凡玉, 等. 烤烟高抗赤星病气候斑点病普通花叶病新品质 CV87 选育利用研究[J]. 烟草科技, 1999(2): 44—46.
- [19] 董志坚, 郑新章, 刘立全. 烟草无公害防治技术研究进展[J]. 烟草科技, 2002(12): 38—45.
- [20] 谈文, 蒋士君, 刘骏, 等. 烟草个体发育中营养抗病性的研究综述[J]. 烟草科技, 1999(1): 46—48.
- [21] 左天觉. 烟草的生产、生理与生物化学[M]. 朱尊权译. 上海: 上海远东出版社, 1993.
- [22] 蒙世贵, 胡启贤, 吕道林. 灭蚜宁防治烟蚜药效试验[J]. 烟草科技, 2002(8): 47—48.
- [23] 任广伟, 张连涛. 烟蚜和烟青虫的发生与防治[J]. 烟草科技, 2002(5): 43—48.
- [24] 周本国, 高正良, 马国胜, 等. 烟草病毒病(CMV、PVY)药剂防治及挽回损失研究初报[J]. 烟草科技, 1998(3): 44—45.
- [25] 陈彦春, 常剑波, 杨方. 菌克毒克防治烟草花叶病药效初报[J]. 烟草科技, 2001(9): 44—45.
- [26] 王贵, 崔卫东, 张英. 5 种抗病毒剂对烟草花叶病防效的研究[J]. 烟草科技, 1997(5): 45.
- [27] 张满让, 韩李民. 防治烟草花叶病的药剂筛选[J]. 烟草科技, 2000(7): 46—48.
- [28] 谈文, 刘骏, 李鹏昆. 应用硫酸锌系统防治烟草花叶病研究[J]. 烟草科技, 1990(1): 37—39.
- [29] 谈文, 梁金兰. 微量元素防治普通花叶病(TMV)的研究总结[J]. 烟草科技, 1985(2): 51—54.
- [30] 高正良, 马国胜, 周本国, 等. 康壮素对烟叶产质量及综合抗病虫能力的影响[J]. 烟草科技, 1999(5): 43—44.
- [31] 孙慧, 吴祖建, 林奇英, 等. 大型真菌抗烟草花叶病(TMV)活性的初步筛选[A]. 喻子牛. 微生物农药及其产业化[C]. 北京: 科学出版社, 2000. 199—206.
- [32] 王金生. 分子植物病理学[M]. 北京: 中国农业出版社, 1999.
- [33] Raskin I. Role of salicylic acid in plants[J]. Annu Rev Pl Physiol, 1992, 43: 439—463.
- [34] White R F. The effects of aspirin and polyacrylic acid on the multiplication and spread of TMV in different cultivars of tobacco with and without the N-gene[J]. Phytopathol, 1983, 107: 224—232.
- [35] Yaipani N. Endogenous salicylic acid levels correlate with accumulation of Pathogenesis related proteins and virus resistance in tobacco[J]. Phytopathol, 1993, 83 (7): 702—708.
- [36] Zambrysk P. Ti plasmid vector for the introduction of DNA into plant cells without alteration of their normal regulation capacity[J]. Embo J, 1983, (2): 2143—2150.
- [37] Powell-Abel P, Nelson R S, De B, *et al.* Delay of disease development in transgenic plants that express the tobacco mosaic virus coat protein gene[J]. Science, 1986, 232: 738—743.
- [38] Davis D L, Nielsen M T. Tobacco production, chemistry and technology[M]. NK Cambridge: The Cambridge University Press 1999.
- [39] 闫新甫. 转基因植物[M]. 北京: 科学出版社, 2003.
- [40] 程功, 李跃峰, 李新德, 等. 转基因 NC89 品种对花叶病的抗病性研究及主要性状分析[J]. 烟草科技, 1993(5): 44—45.
- [41] 黄文川. 论我国烟草抗病毒基因工程[J]. 安徽师范大学学报(自然科学版), 1999(2): 283—285.