

95,10(1)
1-7第10卷 第1期
1995年3月中国病毒学
VIROLOGICA SINICAVol. 10 No. 1
Mar. 19959110(1)
1-40

植物病毒病化学防治的研究进展

江山 韩熹莱

(北京农业大学农业应用化学系, 北京 100094)

S432.41

S48

Advances in Chemical Control of Plant Viral disease

Jiang Shan Han Xilai

(Department of Applied Agricultural Chemistry, Beijing Agricultural University, Beijing 100094)

关键词 抗植物病毒剂, 化学防治, 膜脂类似物, 碱基类似物

植物病害, 病毒病

Key words Virucide for plant, Chemical control, Membrane lipid analogues, Base analogues

病毒病害是农业生产中愈来愈突出的问题。由于病毒对寄主植物细胞的绝对寄生性和植物没有动物那样完整的免疫代谢系统, 使得植物一旦被病毒侵染就终生处在被病毒危害的状态。这使得植物病毒病的防治较其它植物病害的防治更为困难, 也给高选择性的化学抗植物病毒剂的研究与开发带来了很大的困难。在相当长的一段时间里, 抗植物病毒剂的研究一直没有大口实用价值。随着植物病毒学、病毒分子生物学和抗病毒剂毒理学研究的深入, 也使抗植物病毒剂的发展步入了一个崭新的发展阶段。一些能防治植物病毒病的保护剂、治疗剂和对植物抗性有诱导作用的药剂已开始实际应用。本文将从(1)目前植物病毒病防治的几种对策;(2)如何提高防治效果;(3)抗植物病毒剂研究策略等三个方面对抗植物病毒剂的进展进行一些评价和探讨。由于在植物病毒中RNA类的病毒占了绝大多数(93%), 而且危害严重的植物病毒也都是RNA类病毒, 因此本文集中讨论RNA型植物病毒的化学防治。

1 目前植物病毒病化学防治中采用的几种对策

1.1 保护膜

1976年Kasugai等人开发的抗植物病毒剂“Monsanon”^[1]以及在美国等地使用的脱脂牛奶, 可作为这种防治对策的代表。这类物质通常很难被植物吸收, 它们在植物的叶子表面形成一层很薄的膜。这种由多糖或蛋白质形成的膜对通过机械摩擦后汁液传播的病毒, 如烟草花叶病毒(TMV), 有一定的抑制侵染作用。对已经被病毒侵染的植物或经昆虫传播的病毒, 如黄瓜花叶病毒(CMV), 就没有多少抗病毒作用。由于这类抗病毒剂的抗病毒谱有限, 从而大大限制了这些药剂的使用范围。

1.2 病毒钝化

我国目前广泛使用的NS83、菌毒清, 德国开发的E30等药剂都属于这种防治对策的抗病

毒剂。这类药剂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。它们在结构上的特点是它们都属于膜脂化合物或其类似物。体内的钝化作用较体外的钝化作用更具有实际意义,它不仅对病毒的初侵染(Primary infection),而且对病毒在寄主体内运动,对未被侵染部分的二次侵染(Secondary infection)也有一定的防治意义。NS83和E30经实验证明在植物体内对病毒有一定的钝化作用^[2,3]。

NS83和菌毒清对TMV、CMV等病毒的防治效果一般在30%—50%之间,有时田间防效可达60%以上。E30除了对TMV、CMV表现出相当的防治作用外,还对马铃薯X病毒(PVX)、马铃薯Y病毒(PVY)、马铃薯A病毒(PVA)^[3],甜菜坏死黄脉病毒(BNYVV)^[4],番茄花叶病毒(ToMV)^[5],红三叶草斑驳病毒(RCMV)、黄瓜绿斑驳花叶病毒(CGMMV)^[6]等病毒表现出很好的防效(40%—60%),它对TMV和CMV的二次侵染防治效果可达70%—90%^[5]。E30容易被生物降解,是一种很有希望的植物病毒钝化药剂。

1.3 抑制病毒增殖

这类药剂多为植物病毒治疗剂。它们通过对病毒RNA复制过程和病毒相关蛋白表达过程的抑制或干扰,实现它们的抗病毒活性。目前已经实际应用的这类药剂有DHT(2,4-dioxohydro-1,3,5-triazine),病毒唑(1-β-D-ribofuranosyl-1,2,4-triazole-3-carboxamide, Virazole或Ribavirin)和盐酸吗啉呱(Moroxy-dinihydrochloridum)。这些药剂多为碱基类似物或是碱基前体类似物。

DHT作为一种广谱的抗植物病毒剂,是由德国Schuster等人研究开发的第一种植物病毒治疗剂^[7,8]。多年的研究结果表明它对PVX、PVY、PVA^[7,8],马铃薯S病毒(PVS)、马铃薯M病毒(PVM)、TMV、BNYVV、黄瓜绿斑驳病毒(CGMMV),西瓜花叶病毒(WMV)、RCMV、CMV、马铃薯卷叶病毒(PLRV)、烟草脆裂病毒(TRV)和紫色坏死环斑病毒(PNRV)^[9],CGMMV^[5],草莓皱缩病毒(SCrV)、草莓斑驳病毒(SMV)^[10]等植物病毒有治疗作用。DHT对不同病毒的防治效果有很大的差异,如:对PVX的防效要远比对TMV的防效好。DHT的作用机理被认为是作用于病毒复制的前期阶段^[11]。作为尿嘧啶的类似物,可能是干扰UMP的形成,进而抑制病毒RNA的复制。³²P标记实验证明DHT可抑制病毒RNA的合成,而对植物RNA的合成没有多少影响。DHT的作用机理还有待于更进一步的研究来揭示,DHT对动物的毒性很小,对植物没有药害,在自然界中容易被降解^[12,13]。作为RNA类植物病毒治疗剂,有很好的应用前景。

病毒唑最初是作为人和动物体内病毒抑制剂被研究开发的^[14]。后来证明它对许多植物病毒也有抗病毒活性,如:它对PVX、TMV、RCMV、豇豆花叶病毒(CpMV)、CMV、PVY、PVS、豇豆绿斑驳病毒(CCMV)、芜菁花叶病毒(TYMV)^[9],雀麦花叶病毒(BMV)^[15],PVM^[16],苹果花叶病毒(ApMV)^[17],烟草坏死病毒(TNV)^[18],柑桔裂皮病毒(CEV)^[19]等十种植物病毒有程度不同的防治效果。防效一般在30%—60%之间。研究表明,病毒唑对病毒增殖过程的干扰和抑制作用是多方面的。它的一磷酸化产物RMP对IMP脱氢酶(IMP dehydrogenase)的反馈抑制能力是GMP的1000倍^[20],结果是细胞中GMP的生物合成量急剧降低,继而导致GDP和GTP的枯竭,并使病毒RNA的复制受到抑制。它的三磷酸化产物RTP对N⁷-甲基转移酶(N⁷-methyltransferase)和鸟苷转移酶(guanylttransferase)有很强的抑制作用^[21,22]。作为一种广谱的抗植物病毒剂,病毒唑具有良好的应用前景。但是,由于病毒唑对植物有一定的药害、原药价格昂贵等因素,限制了它在我国的应用范围。

2 如何提高抗病毒剂的防治效果

纵观目前使用的抗植物病毒剂,它们的大田防效多在 30%—60%之间,这对植物病毒病来说已是非常好的防治结果了。但从生产实践中讲,还是期望有更高防治效果的药剂出现。

开发新的活性更高的抗病毒物质是提高药剂防治效果的最根本出路,但这决不是说到即可做到的事情。

选用合理的复配制剂,是目前改进提高病毒病防治效果比较现实的方法之一。例如:DHT 与病毒唑复合使用后,不仅药剂的活性有了很大的提高,还使药剂的使用剂量和使用成本有了很大的降低。防治马铃薯病毒病,每亩的有效成份使用量仅为 1.0 克^[5]。脱落酸(Abscisic acid)与病毒唑混用,可以有效地减轻病毒唑对植物的药害^[9]。E30 与 DHT 或病毒唑混用也可以提高抗病毒制剂的防治效果^[9]。NS83 也是一种比较成功的复合制剂。

合理的剂型也是改进抗病毒药剂防效的有效途径。有实验证明 DHT 的颗粒剂和它的喷雾剂型在防治不同病毒时的防治效果有很大差异^[5]。在防治土传病毒病时,使用颗粒剂的效果比使用喷雾剂型要好^[9]。

适时防治也是充分发挥药剂效果的重要因素。实验证明,不论是保护性抗病毒剂,还是病毒病治疗剂,在病毒侵染寄主以前使用都比在病毒侵染后使用的效果好,在病毒侵染初期防治比在病毒侵染后期防治效果要好。这可能与药剂在植物体内的传导、药剂在细胞内的有效作用时间、以及药剂在细胞内的活性分子数目等因素有关。鉴于病毒在寄主植物细胞内处于一种不断增殖的状态,植物体内未被侵染的细胞所承受的病毒侵染压也在不断地增大,而实验表明许多药剂只有在病毒侵染压适当时才能表现出比较显著的药剂效果。在高或较高的病毒侵染压下,如病毒病发病后期,多数药剂都会失去功效。在抗病毒剂田间实验实施时,常会出现因防治时期不对所造成的药剂防效不明显的情况。因此,抗植物病毒剂应当尽量选择植物未被病毒侵染之前使用。一般从苗期就开始病毒病的第一次防治。重复 3—4 次使用药剂是克服药剂迅速被代谢失活的有效方法。

3 新的抗植物病毒制剂研究策略探讨

抗病毒剂毒理学和病毒分子生物学研究表明,在病毒增殖全过程的许多环节上,药剂与病毒或植物的相互作用,都可能会干扰或抑制病毒的增殖。例如:(1)在病毒进入寄主细胞前后,药剂对病毒的体内外钝化作用;(2)干扰病毒的脱衣壳过程,使病毒粒子不能释放出有侵染活性的病毒 RNA,或使其在多聚核糖体形成之前就已经部分脱去衣壳蛋白,致使病毒 RNA 容易受到寄主体内 RNase 的水解而失去它的侵染活性;(3)干扰病毒初侵染时多聚核糖体的形成,进而表现出增加 RNase 对病毒核酸的进攻机会或对病毒 RNA 表达蛋白质的抑制作用;(4)抑制病毒复制过程中有关酶的活性;(5)干扰病毒的亚基因化过程,使病毒不能表达出相关的病毒蛋白质,中止病毒的增殖;(6)干扰病毒粒子的装配过程,使病毒不能组装成完整的病毒粒子,增加了 RNase 的进攻机会,或增加了衣壳蛋白对病毒核酸复制的反馈抑制作用;(7)抑制病毒在寄主体内的胞间扩散及长距离运动等等。众多可供选择的进攻靶标为抗植物病毒剂的深入研究提供了广阔的研究领域。下述几个方面可能为抗植物病毒剂的开发提供较好的机遇。

3.1 高选择性的抗病毒剂 对病毒增殖表现出高的抑制活性,而对植物没有药害或药害很小的高选择性抗植物病毒剂,这是抗植物病毒剂发展的基本趋势之一。表 1 列出了近年来这方面的一些研究进展。

表1 近年来抗植物病毒剂的一些研究进展

Table 1 Recent progress in the study of virucide for plant

物质名称 Substance	靶标病毒 Target-virus	物质名称 Substance	靶标病毒 Target-virus
9-(2,3-二羟基丙基腺嘌呤) DHPA(9-(2,3-dihydroxy- propyl)adenine)	TMV, PVX, CCMV[29]	硫代嘧啶衍生物 Thioxopyrimidine deriv.	PVX[20]
激动素(6-糠胺基嘌呤) Kinetin(6-furfurylamino- purine)	PVX[24]	咪唑和苯咪唑衍生物 Imidazole & benzimidazole deriv.	PVX[20]
乙烯基硫氰酸酯取代物 Substitute vinylthio- cyanates	PVX, TMV[25]	苯并噻二唑衍生物 Benzothiadiazole deriv.	PVX[30]
二硫脲金属复合物 Bis-tiourea metal complex	PVX[26]	二胺基二苯乙炔取代物 Substitute diaminotolane	PVX[31]
乙基硫氨酸 Ethionine	PVX[27]	甜菜碱磺酸盐 Betaine sulfonate	PVX, PVY, TMV[32]
		5-氟乳清酸 5-Fluorocrotic acid	PVX[33]

由于病毒脱衣壳和病毒粒子装配是病毒所特有的生物学过程,所以对病毒脱衣壳及多核糖体形成过程的高度抑制,对病毒装配过程的高度抑制作用,以及对病毒表达的有关核酸复制酶或核酸复制酶亚基的高亲和性抑制反应,从毒理学角度上讲,都可能会为抗植物病毒剂带来高的选择性。这与以往认为只有作为病毒增殖过程中有关酶的竞争或非竞争性底物抑制有关酶的活性,才能使药剂获得高的选择性的观点有所不同。

已知某些膜脂类似物对病毒的脱衣壳及多核糖体形成过程有干扰作用^[34]。目前最为紧迫的工作是从毒理学上弄清楚这些有苗头的药剂的主导作用机制,并用这些结果去指导新药剂的设计与开发。

3.2 多作用点抗病毒剂 药剂对病毒危害全过程中多个环节的进攻,对大田农业生产中病毒病的防治有十分现实的意义。同时抗病毒剂的发展表明,作用点单一的药剂不仅药剂功效有限,而且病毒容易对它产生抗药性。采用多作用点的抗病毒剂和不同作用点抗病毒剂的合理复配,可以使抗病毒制剂具有多作用点的特点。从目前的研究结果来看,多数的抗植物病毒剂对病毒的侵染和增殖过程都具有一种以上的作用方式。例如,对碱基类似物 DHT 和病毒唑的毒理学研究发现,它们除了具有与相应的碱基在病毒核酸复制过程中发生竞争性反应外,还具有植物激动素的作用^[35]。膜脂类似物则具有碱基类似物所不具有的作用,如:钝化病毒的作用。NS83 对植物和病毒也具有多种多样的作用^[36]。这两类药剂合理地复配使用,可保证抗病毒剂对病毒的侵染和增殖全过程具有多种作用方式。

3.3 对植物的抗性诱导 自从 Gianinazzi 和 Kassanis^[37]发现聚丙烯酸诱导植物对病毒产生高度抗性以来,这个领域的研究一直很活跃。后来发现乙烯利(Ethrel)、阿斯匹林、水杨酸和苯甲酸^[38]也有这种作用。进一步的研究发现,在诱导植物产生高水平抗性的同时,总伴有大量的致病相关性蛋白(Pathogenesis-related proteins, PRs)生成。在如何解释 PR 蛋白与植物诱导抗性之间的关系时,不同的研究结果使人们产生了两种不同的学术见解。基因工程的研究结果证明,单一 PR 蛋白的转基因植物所表达的 PR 蛋白,与植物的诱导抗性没有相关性^[39]。植物生理生

化的研究则表明,PR 蛋白的有限制病毒扩展的作用^[40]。在施用诱导物 2—4 天后 PR 蛋白开始大量生成,在 7—10 天左右达到最大含量^[41],与诱导抗性的水平呈一定的相关性。最新的研究表明,有的 PR 蛋白具有几丁质酶的功能^[42],有的具有葡聚糖酶的活性^[43],还有的具有过氧化物同功酶的作用^[44]。究竟 PR 蛋白有没有抵御病毒侵染的作用,或它能不能作为植物诱导抗性产生的检验标志,还有待于更深入的研究来判断。不论 PR 蛋白的作用如何,用化学药剂可诱导植物产生抗性却是没有争议的事实。研究药剂诱导抗性的机理,有助于这类药剂的开发和改进。用化学药剂来诱导植物产生抗性可以有效地延长药剂的作用时间,在生产实践中有很现实的意义。DHT、E30 等药剂的抗病毒二次侵染作用,可能也与植物的诱导抗性有关^[45]。

3.4 覆盖性生长策略 长期的生产实践表明,良好的营养条件可以提高植物的抗病能力。可增强植物对病毒的忍受能力,使病毒危害的症状减轻或推迟发生。研究表明,许多植物激素或其类似物都具有一定的抗病毒活性。如:赤霉素(Gibberellic acid)对 CMV、TMV 和苜蓿花叶病毒(AMV)等病毒有一定的防治作用^[9]。但在施用赤霉素的植物组织内,发现病毒的含量并没有减少,甚至在某些实验中病毒的含量还有所增加,但病症减轻,而且感病作物的产量与未施药的对照相比有所增加^[9]。其它的生长激素及类似物也有相似的结果^[45]。植保灵可以认为是这种策略比较成功的新型药剂之一。

这类抗病毒剂在开发和使用中应充分注意它不抑制病毒增殖所带来的可能的危害。在与治疗剂同时使用时,可以在一定程度上克服它的这一缺陷。如:赤霉素、植物激动素(Kinetin)、乙烯利等药剂与病毒唑复合使用不仅可以使病毒的增殖得到抑制,而且还可克服病毒唑对植物的危害^[6]。但在这样使用前,必须有充分试验的结果来证明这种复配的合理性。

不论今后的抗植物病毒剂具有怎样的作用方式或多么高的抗病毒活性,在实际应用中,都不可能完全阻止病毒的侵染和增殖。因为(1)病毒的侵染方式是多样的,无论采用什么样的防治手段都无法完全克服病毒对寄主植物的侵染性;(2)一般来说,一旦病毒的第一个复制循环完成,就无法从植物体内将病毒铲除;(3)在药剂活性浓度低于它的防治阈值浓度以后,那些未受到药剂影响的病毒粒子又可以开始新的病毒复制过程。因此,要求抗植物病毒剂达到类似杀虫剂和除草剂那样高的防治效果,从一定意义上说是十分困难的。只有坚持“预防为主,综合治理”的方针,综合农业、生物和化学的防治措施进行病毒病防治,才能充分发挥抗植物病毒剂的作用,达到克服病毒危害的目的。

参 考 文 献

- 1 Kasugae H. *et al.* Virucide Composition. Japan Kokai 78, 75, 325 (Cl. A01N9/0R) 04 July 1978 Appl. 76/151, 406, 16 Dec. 1976, p6
- 2 雷新云,李怀芳,裘维善. 植诱导抗性对病毒侵染的作用及诱导物质 NS83 机制的探讨. 中国农业科学学报, 1987, 20(4): 1—5
- 3 Schuster, G. Inhibition of plant viruses by membrane lipid analogs under special regard of alkane monosulfonates. J. Phytopath. 1987; 118: 109—122
- 4 Schuster G, Iwanowa A. Remarkable suppression of the formation of cystosori of *polymyza betae* by two systemical transportable compounds with activity against beet necrotic yellow vein virus. Tag—Her. Aked. Landwirtschaft—Wiss DDR. Berlin 1990, 291, 253—256
- 5 Schuster G. Necessities, problems and results of the development and application of antiphytoviral substanes against tobacco virus. Acta Phytopathol Entomol. Hung. 1986; 21: 15—22

- 6 Mazati, M. El, Kroll, J, Schuster G. Inhibition of Red Clover Mottle Virus (RCMV) and Cucumber Green Mottle Mosaic Virus (CGMMV) by 5-azadihydrouracil, Alkane Mono-sulfonate and Gyanoguanidine. *Zentralbl. Mikrobiol.* 1990, 145, 31—35
- 7 Schuster G, Horigklee W, Winter, H. *et al.* Dioxohexa-hydrotriazine, eine neue voll synthetische antiphytovirale Verbindung. *Zentralbl. Bakteriol. Mikrobiol. Hyg.* 1979a, [II] 134, 64—69
- 8 Schuster G, Horigklee W, Winter, H. *et al.* Antiphytoviral activity of 2, 4-dioxohexahydrotriazine. *Acta Virol.* 1979b, 23, 412—420
- 9 Schuster G. Synthetic Antiphytoviral Substances. *Applied Virol Research.* 1988, 1, 265—283
- 10 Kondakova V, Schuster G. Elimination of strawberry mottle virus and strawberry crinkle virus from isolated apices of three strawberry varieties by the addition of 2, 4-dioxo-hexahydro-1, 3, 5-triazine (5-azadihydrouracil) to the nutrient medium. *J Phytopathol.* 1991, 132, 84—86
- 11 Schuster G, Huber S. Evidence for the Inhibition of Potato Virus X Replication at Two Stages Dependent on the Concentration of Ribavirin, 5-Azadihydrouracil as 1, 5-Diacety-5-azadihydrouracil. *Biochem Physiol Pflanzen.* 1991, 187, 429—438
- 12 Schuster G. Der Stand der Kenntnisse über die Antiphytovirale Verbindung 2, 4-Dioxohexahydro-1, 3, 5-triazine (5-Azadihydrouracil). *Wiss. Z. Karl-Marx-Univ. Leipzig, Math. Naturwiss. B.* 1982, 31 (4), 295—312
- 13 Byhan O, Liebert A, Schuster G. Uptake, Transport, and Persistence of the Antiphytoviral Substance 2, 4-Dioxo-hexahydro-1, 3, 5-triazine (DHT) in *Nicotiana tabacum* L. "Samaun". *Biochem. Physiol. Pflanzen.* 1981, 176, 557—583
- 14 Sidwell R W, Huffman J H, Khare G P. *et al.* Broad-spectrum antiviral activity of Virazole, 1-β-D-ribofuranosyl-1, 2, 4-triazole-3-carboxamide. *Science.* 1972, 177, 705—706
- 15 Schuster G. Antiphytoviral compounds with guanidine structure. *Phytopathol. Z.* 1982, 103 (4), 323—328
- 16 Bittner H. Relationship between the efficiency of antiphytoviral substances, the degree of quantitative resistance of cultivars, and the virulence of virus isolates in virus/host system of potato. *J Phytopathol.* 1990, 128 (4), 315—320
- 17 Cheplick S M, Agrios G N. Effect of injected antiviral compounds on apple mosaic scar skin and dapple-apple diseases of apple trees. *Plant Disease.* 1983, 63 (10), 1130—1133
- 18 Lerch B. On the inhibition of plant virus multiplication by ribavirin. *Antiviral Res.* 1987, 7 (5), 257—270
- 19 Belles J M, Hansen, A J, Granell A, *et al.* Ativiroid effects of ribavirin on citrus exocortis viroid infection in *Citrus aurantifolia* DC. *Physiol Mol Plant Pathol.* 1986, 28 (1), 61—65
- 20 Streeter D G, Witkowski J T, Khare G P. *et al.* Mechanism of Action of 1-β-D-ribofuranosyl-1, 2, 4-triazole-3-carboxamide (Virazole), a New Broad-Spectrum Antiviral Agent. *Proc. Natl Acad. Sci. USA.* 1973, 70, 1174
- 21 Goswami B B, Borek E, Sharma O K, *et al.* The Broad Spectrum Antiviral Agent Ribavirin Inhibits Capping of mRNA. *Biochem. Biophys Res Commun.* 1979, 89, 830
- 22 Goswami B B, Sharma O K, Borek E. *et al.* Inhibition of methylation of vaccinia virus-specific mRNA by the broad-spectrum antiviral agent ribavirin. *Current Chemotherapy and Immunotherapy.* 1981, 2, 1075
- 23 Schuster G, Holy A. Inhibitory effects of 9-(2, 3-dihydropropyl)adenine and 3-(adenin-9-yl)-2-hydroxypropanoic acid 2-methylpropylester on potato virus X replication. *Antiviral Res.* 1988, 329—334
- 24 Schuster G, Huber S. Kintin (5-Furfurylpaminopurine) Inhibits the Replication Cycle of Potato Virus X at a Distinct Event. *Biochem Physiol Pflanzen.* 1990, 186, 403—407.
- 25 Schuster G, Schulze B. Antiphytoviral activity of substituted vinylthiocyanate. *J Plant Disease and Protection.* 1991, 98 (3), 250—257
- 26 Devarski K A, Schuster G, Vassilev G N. Bis-thiourea Metal Complexes with Enhanced Antiphytoviral Activity. *J Phytopathol.* 1989, 125, 133—138
- 27 Schuster G. Investigation on the Inhibition of Potato Virus X by Some Amino acid analogues. *Biochem Physiol Pflanzen.* 1992, 188, 195—201
- 28 Kluge S, Briel D, Wagner G. Thioxopyrimidine derivatives as agrochemical virucides for crops. *Ger (East) DD281, 111 (C1, AO1N43/54) 01 Aug. 1990, Appl. 327, 278, 05 Apr. 1989, p5*
- 29 Schuster G, Devarski K, Vassilev G. Agrochemical virucides containing imidazole or benzimidazole derivatives as active agents

- or synergists for DHT. Ger(East)DD271, 257(C1,A01N43/48)30, Aug. 1989, Appl. 314,446,06 Apr. 1988,p5
- 30 Kunz W, Schuster R. Preparation of 1,2,3-benzothiadiazole derivatives and their use for protecting plants against disease. (Ciba-Geigy, A. G.) Eur Pat Appl. EP420,803(C1,C07D258/14)03 Apr. 1991, CH. Appl. 89/3,480,26, Sept. 1989
- 31 Hofferek H, Noll B, Keil S, et al. Virucides containing 4,4'-dinitro-or 4,4'-diaminotolane-2,2'-disulfonates or stilbene-2,2'-disulfonates. DD280,030(C1,A01N41/04)27, June 1990, Appl. 326,009,24 Feb. 1989,p5
- 32 Schuster G. Augmentation of the inhibitory activity of an antiphytoviral alkane betaine sulfonate by coergists and the effect of corresponding preparations against potato viruses. J Plant Disease and Protection, 1992; 99(5), 460-468
- 33 Schuster G, Arenhovel C, Golovinsky E. Analogues of pyrimidine base precursors as antipoviral agents. Antiviral Research, 1987; 7, 179-184
- 34 Kiho Y, Abe T, Ohashi Y. Disassembly of Tobacco Mosaic Virus by Membrane Lipid Isolated from Tobacco Leaves and Polyornithine. Microbiol Immunol, 1979; 23, 735-748
- 35 Hohne C, Schuster G, Frommhold J. Growth Regulatory Effects of 5-Azadihydrouracil and Ribavirin. Biochem Physiol Pflanzen, 1987; 182; 375-384
- 36 李怀芳, 雷新云, 袁维著. 耐病毒诱导剂 NS83 生物活性的测定. 植物病理学报, 1987; 17(3), 147-151
- 37 Gianinazzi S, Kassanis B. Virus resistance induced in plants by polyacrylic acid. J Gen Virology, 1974; 23, 1-9
- 38 White R F, Antoniw J F. Direct Control of Virus Disease. Virology, 1983; 99, 410-412
- 39 Linthorst H J M, et al. Constitutive expression of pathogenesis-related proteins PR-1, GRP and PR-Sin tobacco has no effect on virus infection. The Plant Cell, 1989; 1, 285-291
- 40 Van Loon L C. Pathogenesis-related proteins. Plant Mol Biol, 1985; 4; 111-116
- 41 Stinzi A, et al. Identification of a basic pathogenesis-related thaumatin-like protein of virus-infected tobacco as osmotin. Physiol. Mol Plant Pathol, 1991; 28; 137-146
- 42 Lengrand M, Kaufmann S, Geffroy P, et al. Biological function of pathogenesis-related proteins; Four tobacco pathogenesis-related proteins are chitinases. Pro. Natl. Acad. Sci. USA, 1987; 84, 6750-6754.
- 43 Kauffmann S, Lengrand M, Geffroy P, et al. Biological function of pathogenesis-related proteins; Four tobacco PR proteins have 1,3-B-glucanase activity. EMBO, 1987; (5-6), 3209-3212
- 44 Bowles D J, Curr S J, Scollan E, et al. Local and systemic change in plant gene expression following root infection by cyst nematodes. In: Biochem. and Mol. Biol. of Plant-Pathogen Interactions, Edited by C. J. Smith. Clarendon press, Oxford, 1991, 225-236
- 45 大岛信行. Recent Studies of Antiphytoviral Substances. 植物防疫, 1993; 47(3), 25-29
- 46 Huber S, Schuster G. On the influence of synthetic auxins on the multiplication of potato virus X. Arch Phytopathol Pflanz. Berlin, 1991; 27(1), 81-83