

中图分类号: S532 文献标识码: A 文章编号: 1672-3635(2013)02-0100-06

# 马铃薯 A 病毒研究进展

张 维<sup>1,2</sup>, 胡新喜<sup>1,2</sup>, 熊兴耀<sup>1,2</sup>, 聂先舟<sup>3</sup>, 何长征<sup>1,2\*</sup>

( 1. 湖南农业大学园艺园林学院, 湖南 长沙 410128; 2. 湖南马铃薯工程技术研究中心, 湖南 长沙 410128; 3. Potato Research Center, Agriculture and Agri-Food Canada, 850 Lincoln Road, P.O. Box 20280, Fredericton, NB E3B 4Z7, Canada )

**摘要:** 马铃薯 A 病毒(Potato virus A, PVA)是马铃薯生产上危害较严重的病毒之一。PVA 已知的寄主为茄科植物, 在马铃薯上引起的症状与气候条件、马铃薯品种和 PVA 的株系有关。PVA 基因组与其他 PVY 属已知序列的病毒核苷酸序列同源性在 53%~58%之间, 编码的 11 种蛋白在基因组复制、蛋白加工、蚜虫传毒、系统移动以及与寄主组分互作等方面具有各自的功能。马铃薯对 PVA 的抗性分为过敏反应(HR)和极端抗性(ER)两类, 植物对 PVA 的抗性机制主要分为显性基因介导的抗性、隐性基因介导的抗性、RNA 介导的抗性。PVA 的致病机理、PVA 抗性基因挖掘和抗 PVA 转基因新策略将是今后的研究重点。

**关键词:** PVA; 致病症状; 基因组; 抗性

## Research Progress on Potato Virus A

ZHANG Wei<sup>1,2</sup>, HU Xinxi<sup>1,2</sup>, XIONG Xingyao<sup>1,2</sup>, NIE Xianzhou<sup>3</sup>, HE Changzheng<sup>1,2\*</sup>

( 1. College of Horticulture and Landscape, Hunan Agricultural University, Changsha, Hunan 410128, China; 2. Hunan Potato Research Center, Changsha, Hunan 410128, China; 3. Potato Research Center, Agriculture and Agri-Food Canada, 850 Lincoln Road, P.O. Box 20280, Fredericton, NB E3B 4Z7, Canada )

**Abstract:** Potato virus A (PVA) causes serious viral disease in potato production. The host range of PVA is restricted to Solanaceae, and symptoms caused by PVA on potato depend on climatic conditions, potato cultivar and PVA strain. Overall nucleotide sequence of PVA identity compared with other completely sequenced potyvirus genomes is between 53% and 58%. The PVA genome is expressed as a single polyprotein that is subsequently cleaved to 11 mature proteins functioned in DNA replication, protein processing, aphid transmission, systemic movement and interaction with host component. Potato defense against viruses is mainly highly divided into hypersensitive response (HR) and extreme resistance (ER), and the resistance is mediated by dominant gene, recessive gene or RNA. The pathogenic mechanism, resistance gene mining and new transgenic strategies against PVA would be the focus of the future research.

**Key Words:** PVA; pathogenic symptoms; genome; resistance

马铃薯 A 病毒(Potato virus A, PVA)属于马铃薯 Y 病毒属(*Potyvirus*)的成员, 其病毒粒子为丝状, 长约 730 nm, 直径 15 nm<sup>[1]</sup>。1914 年首次报道了关于马铃薯 A 病毒病的病害症状<sup>[2]</sup>, 1932 年被正式命名<sup>[3]</sup>。

PVA 是马铃薯生产上危害较严重的病毒病之一, 马铃薯感染 PVA 后可造成高达 40%的减产<sup>[4]</sup>。由于至少有 7 种蚜虫以非持久性的方式传播 PVA, 而这些蚜虫在我国又比较常见, 因此在我国 PVA 流行的可能性很大, 具有较大风险<sup>[5]</sup>, 2007 年 PVA 被列入

收稿日期: 2013-02-26

基金项目: 湖南省研究生科研创新项目基金(CX2011B307)。

作者简介: 张维(1987-), 男, 硕士, 从事马铃薯病毒检测。

\* 通信作者(Corresponding author): 何长征, 教授, 从事马铃薯分子生物技术研究, E-mail: hecz@hotmail.com。

《中华人民共和国进境植物检疫性有害生物名录》<sup>[6]</sup>。我国关于 PVA 的相关研究报道还很少<sup>[7]</sup>, 因此本文将 PVA 致病症状、基因组结构和功能以及致病与抗病机理等方面的研究进行综述。

### 1 PVA 致病症状研究

PVA 的已知寄主植物为茄科作物, 如醋栗番茄 (*Lycopersicon pimpinellifolium*)、假酸浆 (*Nicandra physalodes*)、普通烟 (*Nicotiana tabacum*)、德伯尼烟 (*N. debneyi*)、特大管烟 (*N. megalosiphon*)、马铃薯 (*Solanum tuberosum*)、马铃薯野生种 (*S. demissum*)、马铃薯种间杂交种 (*S. demissum* × *S. tuberosum*)、树番茄 (*S. betacea*) 等<sup>[8]</sup>。接种 PVA 后, 醋栗番茄表现出局部和系统坏死, 假酸浆出现严重的系统花叶、坏死和矮化, 烟草表现出明脉症状。马铃薯野生种 *S. demissum*、马铃薯种间杂交种 A6 (*S. demissum* × *S. tuberosum* cv. *Aquila*) 的离体叶片接种后出现星状坏死斑点<sup>[6,9]</sup>。

PVA 侵染马铃薯后与马铃薯 Y 病毒病 (PVY) 的症状相似, 在多数品种上引起轻微花叶, 斑驳、叶脉凹陷而使叶面粗糙, 叶脉或脉间呈现不规则的浅色斑, 有些叶缘产生皱褶呈波浪状, 有些敏感的品种表现为顶端坏死, 病株枝条向外弯曲, 呈开散状, 偶尔会表现矮化<sup>[10]</sup>。PVA 引起的花叶症状在强日照季节 (比如夏季) 表现不如在冷凉气候下明显, 有时甚至完全没有症状表现<sup>[11]</sup>, 但 PVA 和马铃薯 X 病毒 (PVX) 复合感染则症状非常明显, 可引起严重皱叶<sup>[9]</sup>, PVA 和 PVY 复合感染也引起严重的花叶症状<sup>[12]</sup>。

PVA 在马铃薯上引起的症状与品种有关, 将 PVA 接种到 12 个马铃薯品种上, ‘Foxton’ 没有被感染, ‘Estima’、‘Pentland Crown’、‘Pentland Ivory’、‘Mariva’ 4 个品种无症状表现, ‘Desiree’ 表现轻微花叶, ‘Maris Bard’ 出现褪绿斑, ‘King Edward’、‘Marisa Piper’、‘Cara’、‘Tomas Condemayta’、‘Yungay’ 5 个品种则表现为顶端坏死<sup>[13]</sup>。不同株系的

PVA 在同一品种的马铃薯上引起的致病症状也不同, 将 PVA 接种到马铃薯品种 ‘King Edward’ 上, 根据 ‘King Edward’ 的反应, 可将 PVA 分成四组: 第一组 (如株系 U、Her) 在植株的上部叶片上引起典型的坏死症状; 第二组 (如株系 Ali) 能引起叶片斑驳, 但不产生坏死症状; 第三组 (如株系 B11, TamMV) 不引起任何病症; 第四组 (如株系 Can, Pen, Pon, A20) 引起植株矮化、叶片发黄<sup>[14]</sup>。

### 2 PVA 的基因组结构和功能研究

PVA 病毒的基因组是由 9565 个核苷酸组成的单链正义 RNA 分子, 包含一个 9177 个碱基的开放阅读框架 (ORF), 编码一个含有 3059 个氨基酸的多聚蛋白, 5'-末端共价结合基因组连接蛋白 (Viral genome-linked protein, VPg), 3'-末端是一个以多聚腺苷酸 (Poly(A)) 结尾的非编码区 (3' NTR)<sup>[15-17]</sup>。多聚蛋白最终裂解成 11 个成熟的功能蛋白<sup>[14]</sup>, 从 N 端到 C 端分别为第一蛋白 (First protein, P1)、辅助成分-蛋白酶 (Helper component-proteinase, HC-pro)、第三蛋白 (Third protein, P3)、第一个 6K 蛋白 (6K1)、圆柱状内含体蛋白 (Cylindrical protein, CI)、第二个 6K 蛋白 (6K2)、VPg、核内含体蛋白 a (Nuclear inclusion body a protein, NIa-pro)、核内含体蛋白 b (Nuclear inclusion body b protein, NIb) 和外壳蛋白 (Coat protein, CP)<sup>[18]</sup>。在马铃薯 Y 病毒属中新发现 P3 蛋白编码区内移码读框翻译形成第十一个蛋白, 命名为 PIPO<sup>[9]</sup>。有关它的功能现在还不清楚<sup>[20]</sup> (图 1)。对 5 个已测全序列的 PVA 病毒分离物 (B11、Her、Ali、U 和 TamMV) 分析得出, 它们核酸序列的同源性为 84%, 多聚蛋白的同源性为 95%, TamMV 的基因组变异最大, 与其它四个分离物的核酸同源性为 84%, 而其它四个分离物的同源性在 97% 以上<sup>[18]</sup>, 这可能与 TamMV 来自树番茄 (*S. betacea*), 而其它 4 个分离物来自马铃薯有关<sup>[14]</sup>。在 PVA 基因组中, CI 蛋白和 6K2 蛋白的氨基酸序列最保守<sup>[14]</sup>, P1 和 P3 蛋白的氨基酸序列最不保守<sup>[15]</sup>。PVA 与其他 PVY 属已知

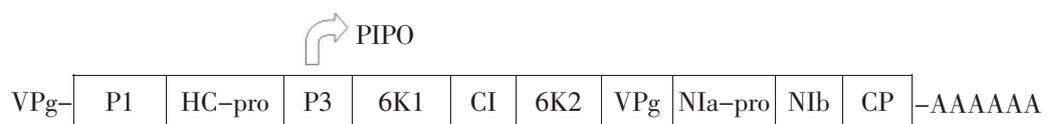


图 1 PVA 基因组结构示意图

Figure 1 Schematic diagram of PVA genome

序列的病毒相比，其核苷酸序列同源性在53%~58%之间，氨基酸序列同源性在65%~71%之间<sup>[15]</sup>。

PVA 编码的蛋白的功能研究报道还很有限，但

就马铃薯 Y 病毒属而言，编码的蛋白的主要功能已有系统总结(表 1)<sup>[21]</sup>。

酵母双杂交试验证明，PVA 的 P1 和 CI、P3 和

表 1 马铃薯 Y 病毒属编码蛋白的主要功能

Table 1 Main functions of proteins encoded by potyviruses

蛋白 Protein	功能 Function
P1	多聚蛋白加工 (蛋白酶)；影响基因组复制；症状表达；序列特异基因沉默的辅助因子。
HC-pro	蛋白酶；基因组扩增；自身互作；系统移动；抑制基因沉默；蚜虫传毒；细胞间及长距离运输；症状表达。
P3	影响基因组复制；症状表达；细胞间运动；抗性。
6K1	与膜结合，参与复制。
CI	RNA 解旋酶，参与复制；细胞间运动；症状产生。
6K2	膜结合功能，参与复制；系统移动。
VPg	基因组扩增；细胞间移动和长距离移动；与真核翻译起始因子 eIF4E 和 eIF(iso)4E 互作。
NIa-pro	蛋白酶。
NIb	依赖 RNA 的 RNA 聚合酶 (RdRp)，参与病毒基因组的扩增。
CP	病毒 RNA 衣壳化；蚜虫传毒；细胞间和长距离运输，病毒基因组扩增调节。
PIPO	功能不清楚。

NIb 之间存在相互作用<sup>[22]</sup>，PVA 功能蛋白的体外相互作用分析也表明，P1、P3 与病毒基因组复制相关的功能蛋白(CI、VPg、NIa-pro、NIb)、P1 与 HC-pro 存在互作<sup>[23]</sup>，因此，可以推测 PVA 的 P1、P3 蛋白可能影响病毒基因组的复制。

HC-pro 蛋白与蚜虫传毒有关，蚜虫传播 PVA 需要HC-pro 蛋白的保守基序 KITC(对应第 52~55 位氨基酸)和基序 PTK(对应第 310~312 位氨基酸)<sup>[24]</sup>，对马铃薯 Y 病毒属的 HC-pro 研究分析，KITC基序促进病毒粒子与蚜虫上额刺针结合，而 PTK 基序与CP N 末端 DAG 基序互作，共同参与蚜虫传毒，PVA 可能也是以此方式进行蚜虫传毒<sup>[25]</sup>。此外，PVA 的 HC-pro 蛋白与马铃薯、烟草的翻译起始因子 eIF4E 及其异构体 eIF(iso)4E 都存在互作，但与 eIF(iso)4E 的互作更强<sup>[24]</sup>，HC-pro蛋白C 端的 4E 结合基序的突变会弱化 HC-pro 和翻译起始因子 eIF(iso)4E的互作和 PVA 对植物的毒性<sup>[24]</sup>，表明 PVA 被蚜虫传播的能力和对寄主的侵染能力都与病毒的HC-pro 蛋白有关。

酵母双杂交试验也证明，CI 与 HC-pro 存在强烈的相互作用<sup>[22]</sup>，电镜观察结果显示，在 PVA 的尖端结构中，CI 可能与 HC-pro 结合在一起，并且这种与运输复合物结合的 CI 可能是 PVA 尖端结构的

主要组分<sup>[26]</sup>。

6K2 蛋白中单个氨基酸替换使 PVA-M (PVA 的一个株系，对假酸浆无侵染能力) 具备维管移动的能力和系统侵染性<sup>[27]</sup>，去除 6K2 蛋白的不同部位或者在不同位置插入 6 个组氨酸残基都会抑制 PVA 对本生烟(*N. benthamiana*)和烟草的系统侵染能力<sup>[28]</sup>，表明 6K2 蛋白与 PVA 的系统移动能力有关。

VPg 蛋白作为 PVA 表达的一种特异调控子，具有促进病毒 RNA 扩增和翻译产物积累的作用<sup>[29]</sup>。VPg蛋白可能是韧皮部蛋白，并在库叶的伴胞中促进病毒卸载<sup>[30]</sup>。VPg 蛋白对于 PVA 系统侵染植物非常重要，VPg 蛋白中单个氨基酸的替换 (Val116Met) 可以使不具侵染能力的 PVA 分离物能够系统侵染假酸浆<sup>[27]</sup>，His118Tyr 则可以使 PVA 能够侵染具有PVA 株系特异性抗性的马铃薯野生种 *S. commersonii* <sup>[31]</sup>。同时 VPg 蛋白与寄主蛋白的互作在 PVA 的侵染中起到了重要作用，VPg 蛋白 C 端氨基酸替换 (Ser185Leu)降低了马铃薯野生种 *S. commersonii* 接种叶片中PVA 的积累并且延迟系统侵染，但在烟草中则没有发现这种现象，这是因为马铃薯野生种 *S. commersonii* 的磷酸化激酶能够区分两种 VPg 蛋白，而烟草的磷酸化激酶则不能<sup>[32]</sup>。研究还发现，PVA 的VPg 蛋白与核仁纤维蛋白存在互作，

抑制本生烟的核仁纤维蛋白基因的表达可以减少 PVA 在本生烟中的积累<sup>[33]</sup>; 寄主的酸性核糖体蛋白 P0 和翻译起始因子 eIF(iso)4E、PVA 的 VPg 蛋白共同促进病毒的翻译<sup>[34]</sup>。

PVA 的 NIa-pro 蛋白既调控顺式裂解, 也调控反式裂解, 但主要是顺式裂解。P3/6K1、CI/6K2 和 VPg/NIa-pro 连接位点的裂解慢, 而 6K1/CI、6K2/VPg、NIa-pro/NIb 和 NIb/CP 连接位点的裂解则很迅速<sup>[35]</sup>。

PVA 的 CP 含有 269 个氨基酸, 与其他通过蚜传的 Y 病毒属病毒的氨基酸序列同源性达到 66% 以上<sup>[15]</sup>。CP 蛋白 N-端第 5~7 位氨基酸序列 Asp-Ala-Gly (DAG) 是蚜虫传播 PVA 所必需的, 如果该序列突变为 Asp-Ala-Ser (DAS), 则 PVA 失去蚜虫传播能力, 且接种叶片中 PVA 的积累增加<sup>[36]</sup>。体外分析表明, 蛋白酶 CK2 催化的磷酸化强烈抑制 PVA CP 和 RNA 的结合<sup>[16]</sup>, PVA 要实现细胞间移动和长距离移动, CP 蛋白必需被 CK2 磷酸化<sup>[37]</sup>。

### 3 植物抗 PVA 的研究

马铃薯对 PVA 的抗性分为过敏抗性(HR)和极端抗性(ER)两类, 具有过敏抗性的马铃薯品种感染 PVA 后表现为坏死性病变, 在植株体内通常能够检测到病毒; 具有极端抗性的马铃薯感染 PVA 后往往无任何症状, 植株中检测不到病毒或者病毒含量极低<sup>[17,38]</sup>。马铃薯中这两类抗性都由单个显性基因控制, 一个极端抗性基因可能对多个病毒株系, 甚至 2~3 种病毒表现出复合抗性, 如 *Rysto* 具有对 PVY、PVA 和马铃薯 V 病毒(PVV)的抗性<sup>[39]</sup>, PVA 的所有极端抗性基因和部分过敏抗性基因也表现出对 PVY 的抗性, 这可能是多个抗性基因连锁在一起, 如 PVA 的极端抗性基因 *Raadg* 和过敏抗性基因 *Naadg* 定位在马铃薯第 11 号染色体上, 与 PVY 的极端抗性基因 *Ryadg*、*Rysto* 所在的区域相连<sup>[17,40]</sup>。

PVA 分离物 PVA-U、PVA-M 在带有 PVA 过敏抗性基因 *Na* 的马铃薯品种上一般产生系统坏死症状, 但在同样具有过敏抗性基因 *Na* 的马铃薯品种 ‘King Edward’ 上, PVA-U 产生系统坏死症状, PVA-M 则产生斑驳症状, 这表明这两种 PVA 的过敏抗性基因并不相同<sup>[17]</sup>。

马铃薯品种 ‘Shepody’ 对 PVA 具有高度抗性, 与其他单基因控制的抗性不同的是, 这种抗性受两对显性互补基因控制<sup>[41]</sup>, 用 PVA 摩擦接种 ‘Shepody’

时, 不产生症状, 表现为极端抗性。但将感染 PVA 的接穗嫁接 ‘Shepody’ 时, 则出现叶片失绿、茎部和薯块出现坏死条纹或坏死斑等症状, 表现出类似过敏性抗性的反应<sup>[42]</sup>, 并伴随着几丁质酶 A 和 B、葡聚糖酶 B 以及 *PR-10a* 等病程相关基因的表达<sup>[43]</sup>。

病毒需要利用寄主的组分和细胞基质才能完成其侵染循环, 因此, 当寄主组分, 即感病因子缺失或者发生突变, 相应的病毒因子就无法识别, 从而导致寄主对病毒的抗性反应, 这种抗性遗传是隐性遗传的<sup>[44]</sup>。很多介导马铃薯 Y 病毒属抗性的隐性基因都是 eIF4E 和 eIF(iso)4E 的等位基因, 已知 PVA 的 VPg 蛋白和 HC-pro 蛋白都与真核生物翻译起始因子 eIF(eIF4E、eIF(iso)4E) 存在互作<sup>[29,24,34]</sup>, 替换真核生物翻译起始因子中的氨基酸就会导致很多植物对包括 PVA 在内的马铃薯 Y 病毒属病毒的隐性抗性<sup>[45]</sup>, 这可能是通过抑制翻译起始、复制以及阻止病毒在细胞间运输等机制来实现的<sup>[44]</sup>。

将来自病毒基因组的基因转化寄主, 能使寄主产生对该病毒的抗性, 这种抗性是由病毒的 RNA 发生沉默而产生的, 由于这种沉默是发生在转录阶段, 所以又称为转录后基因沉默, 这种抗性也称为 RNA 介导的抗性<sup>[46]</sup>。用 PVA 的 5' 非编码区和编码 CP 蛋白序列的表达载体转化本生烟, 获得对 PVA 高水平抗性的植株, 但这种抗性植株不抗 PVY, 被 PVY 侵染后, 其对 PVA 的抗性受到抑制<sup>[47]</sup>, 此外, 用 PVA 基因组的其他基因转化寄主, 如 CI<sup>[48]</sup>、P1<sup>[49]</sup>、VPg<sup>[49]</sup>、HC-pro<sup>[50]</sup> 等, 都能使寄主获得对 PVA 的抗性。这种 RNA 介导的抗性机制在马铃薯以及其他作物对病毒病的抗性改良中具有广泛的应用前景。

### 4 展 望

随着植物病毒研究的深入和研究技术的发展, 作者认为今后 PVA 的研究重点应放在以下三个方面, 一是研究 PVA 蛋白与寄主组分的互作关系, 更深入地了解 PVA 的基因功能及调控, 阐明病毒基因和寄主基因在病毒复制、运动及致病过程中的功能与作用方式, 进一步揭示 PVA 的致病机理。二是利用分子生物学新技术, 挖掘植物抗 PVA 的新基因。三是开展抗 PVA 转基因新策略、新技术的探索, 为抗病毒转基因作物新品种的培育提供理论基础。

## [ 参 考 文 献 ]

- [ 1 ] Fribourg C E, De Z G. Antiserum preparation and partial purification of Potato virus A [J]. *Phytopathology*, 1970, 60(10): 1415–1421.
- [ 2 ] Orton W A. Potato wilt, leaf-roll, and related diseases [M]. *US Dep Agric Bull*, 1914, 64: 1–47.
- [ 3 ] Murphy P A, McKay R. A comparison of some European and American virus diseases of the potato [J]. *Roy Dublin Soc Sci Proc*, 1932, 20: 347–358.
- [ 4 ] Puurand Ü, Valkonen J, Mäkinen K, *et al.* Infectious in vitro transcripts from cloned cDNA of the potato A potyvirus [J]. *Virus Research*, 1996, 40(2): 135–140.
- [ 5 ] 李明福. 马铃薯病毒及其检疫重要性初析[J]. *植物检疫*, 1997, 11(5): 261–264.
- [ 6 ] 张洪峰, 陈阳婷, 孟兴, 等. 马铃薯 A 病毒及其风险分析[J]. *植物检疫*, 2010, 24(4): 48–51.
- [ 7 ] 吴兴泉, 谭晓荣, 陈士华. 马铃薯 A 病毒复制相关蛋白研究进展[J]. *中国马铃薯*, 2006, 20(4): 231–234.
- [ 8 ] Thomas P E. *Nicotiana megalosiphon*, a highly susceptible, new, and useful host for potato virus A [J]. *Plant Disease*, 2004, 88(10): 1160.
- [ 9 ] MacLachlan D S, Larson R H, Walker J C. Potato virus A [J]. *American Journal of Potato Research*, 1954, 31(3): 67–72.
- [ 10 ] 郝艾芸, 张建军, 申集平. 马铃薯病毒病的种类及防治方法[J]. *内蒙古农业科技*, 2007(2): 62–63.
- [ 11 ] 姚文国, 崔茂森. 马铃薯有害生物及其检疫[M]. 北京: 中国农业出版社, 2001.
- [ 12 ] Singh M, Singh R P. *Solanum microdontum* (PI 558098): A diagnostic host plant for potato virus A [J]. *American Journal of Potato Research*, 1994, 71(8): 547–551.
- [ 13 ] Jones R. Strain group specific and virus specific hypersensitive reactions to infection with potyviruses in potato cultivars [J]. *Annals of Applied Biology*, 1990, 117(1): 93–105.
- [ 14 ] Rajamäki M, Merits A, Rabenstein F, *et al.* Biological, serological, and molecular differences among isolates of potato A potyvirus [J]. *Virology*, 1998, 88(4): 311–321.
- [ 15 ] Puurand U, Mäkinen K, Paulin L, *et al.* The nucleotide sequence of potato virus A genomic RNA and its sequence similarities with other potyviruses [J]. *The Journal of General Virology*, 1994, 75: 457–461.
- [ 16 ] Kekarainen T, Savilahti H, Valkonen J. Functional genomics on potato virus A: virus genome-wide map of sites essential for virus propagation [J]. *Genome Res*, 2002, 12(4): 584–594.
- [ 17 ] Valkonen J P T, Puurand U, Slack S A, *et al.* Three strain groups of potato A potyvirus based on hypersensitive responses in potato, serological properties, and coat protein sequences [J]. *Plant Disease*, 1995, 79(7): 748–753.
- [ 18 ] Kekarainen T, Merits A, Oruetebarria I, *et al.* Comparison of the complete sequences of five different isolates of Potato virus A (PVA), genus potyvirus [J]. *Archives of Virology*, 1999, 144(12): 2355–2366.
- [ 19 ] Chung B Y W, Miller W A, Atkins J F, *et al.* An overlapping essential gene in the Potyviridae [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2008, 105(15): 5897–5902.
- [ 20 ] Hafrén A. The viral coat protein is regulated by HSP70 and HSP40 in potato virus A infection [D]. Helsinki: University of Helsinki, 2010.
- [ 21 ] 崔晓艳. 马铃薯 Y 病毒属编码的膜相关蛋白的功能研究[D]. 杨陵: 西北农林科技大学, 2010.
- [ 22 ] Guo D, Rajamäki M L, Saarma M, *et al.* Towards a protein interaction map of potyviruses: protein interaction matrixes of two potyviruses based on the yeast two-hybrid system [J]. *Journal of General Virology*, 2001, 82(4): 935–939.
- [ 23 ] Merits A, Guo D, Järvekülg L, *et al.* Biochemical and genetic evidence for interactions between potato A potyvirus -encoded proteins P1 and P3 and proteins of the putative replication complex [J]. *Virology*, 1999, 263(1): 15–22.
- [ 24 ] Ala-Poikela M, Goytia E, Haikonen T, *et al.* Helper component proteinase of the genus Potyvirus is an interaction partner of translation initiation factors eIF(iso)4E and eIF4E and contains a 4E binding motif [J]. *Journal of Virology*, 2011, 85(13): 6784–6794.
- [ 25 ] Plisson C, Drucker M, Blanc S, *et al.* Structural characterization of HC-pro, a plant virus multifunctional protein [J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2003, 278(26): 23753–23761.
- [ 26 ] Gabrenaite-Verkhovskaya R, Andreev I A, Kalinina N O, *et al.* Cylindrical inclusion protein of potato virus A is associated with a subpopulation of particles isolated from infected plants [J]. *Journal of General Virology*, 2008, 89(3): 829–838.
- [ 27 ] Rajamäki M L, Valkonen J P T. The 6K2 protein and the VPg of potato virus A are determinants of systemic infection in *Nicotiana physaloides* [J]. *Molecular Plant-microbe Interactions*, 1999, 12(12): 1074–1081.
- [ 28 ] Spetz C, Valkonen J P. Potyviral 6K2 protein long-distance movement and symptom-induction functions are independent and host-specific [J]. *Molecular Plant-microbe Interactions*, 2004, 17(5): 502–510.
- [ 29 ] Eskelin K, Hafrén A, Rantalainen K I, *et al.* Potyviral VPg enhances viral RNA translation and inhibits reporter mRNA translation in planta [J]. *Journal of Virology*, 2011, 85(17): 9210–9221.
- [ 30 ] Rajamäki M L, Valkonen J P. Localization of a potyvirus and the viral genome-linked protein in wild potato leaves at an early stage of systemic infection [J]. *Molecular Plant-microbe Interactions*, 2003, 16(1): 25–34.
- [ 31 ] Rajamäki M L, Valkonen J P. Viral genome-linked protein (VPg) controls accumulation and phloem-loading of a potyvirus in inoculated potato leaves [J]. *Molecular Plant-microbe Interactions*, 2002, 15(2): 138–149.
- [ 32 ] Puustinen P, Rajamäki M L, Ivanov K I, *et al.* Detection of the poty-

viral genome-linked protein VPg in virions and its phosphorylation by host kinases [J]. *Journal of Virology*, 2002, 76(24): 12703-12711.

[33] Rajamäki M L, Valkonen J P T. Control of nuclear and nucleolar localization of nuclear inclusion protein a of picorna-like potato virus A in *Nicotiana* species [J]. *The Plant Cell Online*, 2009, 21(8): 2485-2502.

[34] Hafrén A, Eskelin K, Mäkinen K. Ribosomal protein P0 promotes potato virus A infection and functions in viral translation together with VPg and eIF(iso)4E [J]. *Journal of Virology*, 2013, 87(8): 4302-4312.

[35] Merits A, Rajamäki M L, Lindholm P, *et al.* Proteolytic processing of potyviral proteins and polyprotein processing intermediates in insect and plant cells [J]. *Journal of General Virology*, 2002, 83(5): 1211-1221.

[36] Andrejeva J, Puurand U, Merits A, *et al.* Potyvirus helper component-proteinase and coat protein (CP) have coordinated functions in virus-host interactions and the same CP motif affects virus transmission and accumulation [J]. *Journal of General Virology*, 1999, 80(5): 1133-1139.

[37] Ivanov K I, Puustinen P, Gabrenaite R, *et al.* Phosphorylation of the potyvirus capsid protein by protein kinase CK2 and its relevance for virus infection[J]. *The Plant Cell Online*, 2003, 15(9): 2124-2139.

[38] Solomon-Blackburn R M, Barker H. A review of host major gene resistance to potato viruses X, Y, A and V in potato: genes, genetics and mapped locations [J]. *Heredity*, 2001, 86(1): 8-16.

[39] Barker H. Inheritance of resistance to potato viruses Y and A in progeny obtained from potato cultivars containing gene Ry: evidence for a new gene for extreme resistance to PVA [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1996, 93(5-6): 710-716.

[40] Hämäläinen J, Sorri V, Watanabe K, *et al.* Molecular examination of a chromosome region that controls resistance to potato Y and A potyviruses in potato [J]. *TAG Theoretical and Applied Genetics*, 1998, 96(8): 1036-1043.

[41] Singh R, Nie X, Tai G. A novel hypersensitive resistance response against potato virus A in cultivar 'Shepody' [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2000, 100(3): 401-408.

[42] Singh R. High levels of potato virus A resistance in cultivars 'Bake King' and 'Shepody' [J]. *Am Potato J*, 1997, 74: 467.

[43] Nie X, Singh R P. Differential accumulation of potato virus A and expression of pathogenesis-related genes in resistant potato cv. 'Shepody' upon graft inoculation [J]. *Virology*, 2001, 91(2): 197-203.

[44] 聂碧华, 谢从华, 聂先舟. 马铃薯抗病毒机制研究进展[J]. *园艺学报*, 2012, 39(9): 1703-1714.

[45] Charron C, Nicolaï M, Gallois J L, *et al.* Natural variation and functional analyses provide evidence for co-evolution between plant eIF4E and potyviral VPg [J]. *The Plant Journal*, 2008, 54(1): 56-68.

[46] Waterhouse P M, Wang M B, Lough T. Gene silencing as an adaptive defence against viruses [J]. *Nature*, 2001, 411(6839): 834-842.

[47] Savenkov E, Valkonen J. Coat protein gene-mediated resistance to potato virus A in transgenic plants is suppressed following infection with another potyvirus [J]. *Journal of General Virology*, 2001, 82(9): 2275-2278.

[48] Chung B N, Yoon J Y, Palukaitis P. Engineered resistance in potato against potato leafroll virus, potato virus A and potato virus Y [J]. *Virus Genes*, 2013: 1-7.

[49] Germundsson A, Valkonen J. P1- and VPg-transgenic plants show similar resistance to potato virus A and may compromise long distance movement of the virus in plant sections expressing RNA silencing-based resistance[J]. *Virus Research*, 2006, 116(1): 208-213.

[50] Savenkov E I, Valkonen J P. Silencing of a viral RNA silencing suppressor in transgenic plants[J]. *Journal of General Virology*, 2002, 83(9): 2325-2335.

## 关于征集 2013 年中国马铃薯大会代表通讯录广告的通知

为满足广大马铃薯企事业、公司客户的需求，2013 年马铃薯大会代表通讯录继续征集彩色广告。具体事宜如下：

- 1、要求：16 开横幅尺寸(291 cm × 216 cm)，自行设计，画面清晰，300 像素以上。
- 2、价目：封面(巫溪已订 6000 元)，封二 5000 元，封三 4500 元，封四 5500 元，插页 4000 元。
- 3、由于出版时间紧，希望欲定广告的单位，最迟在 6 月 15 日前将设计稿传至中国马铃薯编辑部。

联系人：陆忠诚 电话：13936431480 邮箱：potatobjb@neau.edu.cn

马铃薯专业委员会  
中国马铃薯编辑部