

马铃薯转基因研究进展

王永锋 栾雨时*

(大连理工大学生物工程系, 大连 116024)

摘 要: 简要介绍马铃薯转基因技术方法, 着重对已获得的转抗真菌病基因、抗病毒基因、抗虫基因、改良品质基因的马铃薯的特征特性, 以及将马铃薯作为植物生物反应器来生产有用蛋白质和疫苗等方面的研究成果进行了综述, 同时还对转基因马铃薯的生物安全性作了评价和展望。

关键词: 马铃薯; 转基因; 安全性

中图分类号: S532 **文献标识码:** A **文章编号:** 1672-3635 (2004) 04-0227-05

马铃薯是世界上继小麦、水稻和玉米之后的第四大粮食作物, 其单位面积和单位时间的产量均高

于其他作物。我国是世界上马铃薯生产第一大国, 马铃薯产量的高低和品质的优劣对我国马铃薯产业的发展至关重要。目前, 我国在马铃薯生产上还存在诸多问题, 如病虫害严重、品质不佳等, 致使种植业者的收入微薄、积极性不高。近年来, 随着植物基因工程技术的发展, 陆续培育出了一些优质、

收稿日期: 2004- 06- 04

作者简介: 王永锋 (1978-), 男, 大连理工大学硕士, 研究方向为分子生物学。

* 通讯作者: luan yushi@yahoo.com.cn

件使染色体突变率的增强, 若再增设人工诱导突变剂, 提高了变异率, 所以组织培养在马铃薯育种是一种很有潜力的方法^[13]。

从 20 世纪 90 年代至今, 随着细胞分子领域的深入, 基因 DNA 序列的测定, 人类对生命的微生理化, 为现代生物技术辅助育种成为可能, 至今有许多作物成功地进行基因转移、表达基因调控、体细胞无性系杂交、细胞器移植、花粉单倍体培养、单倍体加倍纯合等, 而这些辅助育种手段都离不开组织培养。

可见, 21 世纪开展马铃薯及其它作物育种, 应用组织培养技术势在必行, 前景美好。

参 考 文 献

- [1] 谢开云, 屈冬玉. 中国马铃薯育种进程[A]. 中国马铃薯年会论文集[C]. 哈尔滨: 哈尔滨工程大学出版社, 2002. 5-9.
- [2] 李竞雄, 宋同明. 植物细胞遗传学[M]. 北京: 科学出版社, 1997. 307-348.
- [3] 程家胜. 植物组织培养与工厂化育苗技术[M]. 北京: 金盾出版

社, 2003. 1-70.

- [4] 王纪方, 金波. 蔬菜组织培养[M]. 上海: 上海科技出版社, 1993. 3-20.
- [5] 汤芳德, 刘耀宗. 马铃薯大全[M]. 北京: 海洋出版社, 1992. 151-209.
- [6] 崔微, 桂耀林. 经济作物的组织培养与快速繁殖[M]. 北京: 农业出版社, 1985. 15-40.
- [7] 杨乃博. 试管植物名录[J]. 植物生理学通讯, 1982, (4): 61-80; (5): 59-71.
- [8] 周美瑛. 植物组织培养和细胞培养的研究和应用[J]. 中国农学通讯, 1985, (5): 41-43.
- [9] 蒋卫杰, 刘伟. 蔬菜无土栽培技术[M]. 北京: 金盾出版社, 2001. 43-74.
- [10] 徐振华, 白志英. 月季试管苗的形态解剖学观察[J]. 园艺学报, 1998, 25(4): 405-407.
- [11] 赵惠祥. 梨茎尖离体培养[J]. 植物学报, 1982, 24(3): 392-394.
- [12] 邵莉楣, 孟小雄. 植物生长调节剂应用手册[M]. 北京: 金盾出版社, 2000. 5-24.
- [13] 西北农学院. 作物育种学[M]. 北京: 农业出版社, 1991. 66-78.

抗病虫害的转基因新品种,特别是利用马铃薯作为生物反应器来生产有用的蛋白质和疫苗,从而增加其价值,这些都为马铃薯的研究、开发和生产带来了曙光。

1 马铃薯转基因研究的技术方法

植物转基因的方法有很多种,如基因枪法,农杆菌法,PEG法,超声波法,硅化纤维法,脂质体介导法,激光转化法,花粉管介导转化法等等。在马铃薯的转基因操作中,目前较常用且转化效率较高的是农杆菌介导法。其主要技术环节是:剪取适当大小的叶盘,放入工程农杆菌培养液中浸泡4~5 min,使根癌农杆菌侵染叶盘。用滤纸吸干叶盘上多余菌液后将其接种于培养基上,适时进行继代培养。经过1~2个月的脱分化和再分化诱导,得到再生苗,进一步对其进行筛选鉴定,便可获得转基因材料。

最近,付道林等^[1]采用微束激光穿刺技术转化马铃薯,获得了经分子检测证明的再生苗。同常规农杆菌介导方法相比,该法更为简便有效,细胞损伤小,为马铃薯遗传转化提供了一个外源基因直接导入的新途径。

2 马铃薯转基因的主要研究成果

2.1 抗真菌病的研究

马铃薯真菌病种类繁多,其中最主要的是晚疫病,1980年以来,在世界各地频频发生,给种植者带来了很大的经济损失。几丁质(chitin)和葡聚糖(glucosan)是多数真菌细胞壁的主要成分。利用几丁质酶(EC3.2.1.14)和烟草 β 1,3葡聚糖酶基因(EC3.2.1.39)转化的植物,具有降解真菌细胞壁的特性,可以防止真菌类病害的发生。付道林等^[1]将携带有I型烟草 β 1,3葡聚糖酶基因和I型菜豆几丁质酶基因的pBLGC质粒导入马铃薯品种“津引8号”中,获得的再生苗经分子检测呈阳性。但尚不清楚是否具有抗真菌的能力。

李汝刚等^[2]将缺失C端信号肽序列的Osmotin基因和在第96位氨基酸处发生琥珀突变的Osmotin基因置于CaMV双35S启动子驱动下转化马铃薯,获得NPTII抗性植株。经对20株NPTII抗性植株的Southern blot检测和对55株NPTII抗性植株的Northern blot检测分析,证实了Osmotin基因的插

入和转录。对21株转Osmotin基因和17株转琥珀突变Osmotin基因植株的抗病性测定,分别筛选出8株和10株较对照有显著差异($\alpha=0.05$)的转基因植株。对8株转Osmotin基因植株的Dot blot和Western blot分析,证明Osmotin蛋白胞外分泌能够赋予转基因植株叶片抗晚疫病的能力。

甄伟等^[3]将从黑曲霉中PCR扩增克隆的葡萄糖氧化酶(GO)基因与马铃薯病原诱导型启动子PrpI-I融合构建植物表达载体pCAMGO,经农杆菌介导转化获得转基因马铃薯。Southern blot证明了外源基因在受体基因组中的整合。用马铃薯晚疫病*Phytophthora infestans*复合生理小种侵染的结果,转基因马铃薯中病原诱导型启动子可受晚疫病原的诱导;获得的转基因植株对晚疫病的抗性水平各不相同,多数表现发病时间推迟和病症明显减弱,其中4株表现出明显的抗性,一株表现高度抗性。表明病原诱导型启动子驱动GO基因表达在马铃薯抗真菌病基因工程中有很好的应用前景。

Ali等^[4]将人工合成的4种阳离子肽基因导入马铃薯并对马铃薯病原真菌和细菌的抗菌活性进行了测试,主要包括马铃薯晚疫病、叶斑病、细菌性软腐病菌等。所获得的转基因植株对相应病原菌的抗性都得到增强。

2.2 抗病毒的研究

近年来,通过植物基因工程手段获得了一批转基因材料,为培育抗病毒新品种提供了保障。

曹晓风等^[5]构建了植物表达中间载体,转化马铃薯,获得了大量转基因植株。分子检测证明PVY外壳蛋白基因已在马铃薯中表达,但未给出抗病毒试验的结果。

宋艳茹等^[6,7]报道了将PVY中国分离株的外壳蛋白基因转入马铃薯的生产品种“Favorita”、“虎头”和“克4”,在获得大量再生植株的基础上经过PCR检测和Southern blot证明,大部分株系中PVY外壳蛋白基因的表达框架已完整整合到马铃薯的染色体上。人工接种PVY病毒(20 mg/L)后一些转基因株系对PVY病毒的侵染表现较强的抗性,同时其单株结薯数和平均薯重有所增加。在田间实验中,转基因马铃薯植株生长良好而且部分转基因株系产量高于未转基因的脱毒马铃薯。从这些株系中有希望得到抗病性好而且高产的马铃薯品系。他们还在克隆了PVX、PVY和PLRV的外壳蛋白基因

的基础上, 构建同时包含 PVX 和 PVY 与 PLRV 两个外壳蛋白基因植物表达框架的表达载体, 转化了生产上常用的几个马铃薯优良品种: “Favorita”、“虎头”、“克 4”。经 PCR 检测证明外源基因已整合到马铃薯的染色体上, 得到批量转基因植株。

张鹤龄等^[8,9]将 PLRV 外壳蛋白 (CP) 基因导入马铃薯品种 Desiree、Favorita、虎头、乌盟 601 中, Southern blot 和 Northern blot 证明了外源基因的整合, 转基因植株接种实验证明, 转基因工程植株中的 PLRV 滴度显著低于未转基因的对照。蚜虫传播实验证明, 转基因植株可以显著降低蚜虫在田间传播 PLRV 的效率, 限制了 PLRV 的传播, 减少田间植物发病的机会。将表达 PVX 和 PVY 的双价外壳蛋白基因的马铃薯虎头和克新 4 号, 用机械摩擦法同时接种 PVX 和 PVY, 通过症状观察, 植株中 PVX 和 PVY 的 ELISA 检测结果表明, 转基因马铃薯虎头和克新 4 号的多数株系的平均病毒含量均明显低于对照。不同时期病毒测定结果表明, 许多株系病毒积累缓慢, 延迟发病, 说明转基因马铃薯 PVX 和 PVY 复合侵染发生不同程度的抗性和保护作用。

赵福宽等^[10,11]以表达 PLRV 外壳蛋白 (CP) 基因的转基因马铃薯植株为供试材料, 接种病毒后续发感染的情况下观察鉴定转基因株系的田间发病率, 发病时间和发病指数, 结果表明, 转基因马铃薯株系延迟发病时间, 降低发病率和发病指数。并在随后的实验里, 在接种病毒后续发感染条件下提取转基因植株 DNA 和 RNA, 用克隆的病毒 CP 基因 cDNA 为探针进行 Southern blot 和 Northern blot 分析, 证明了外源 CP 基因在马铃薯基因组的稳定整合。

2.3 抗虫性的研究

马铃薯抗虫基因的种类主要有: 从苏云金杆菌中分离出的杀虫结晶蛋白基因-Bt 基因、植物凝集素基因 (lectin gene)、昆虫蛋白酶抑制基因-如豇豆胰蛋白酶抑制基因 (cptI) 等。

植物凝集素具有一定的抗昆虫活性。Bell 等^[12]将雪花莲凝集素 (*Galanthus nivalis agglutinin*, GNA) 编码基因导入马铃薯, 所获得的转基因植株对鳞翅目夜蛾科 (*Lacanobia oleracea*) 的昆虫表现出抗性。Down 等^[13]报道转豆类几丁质酶基因的马铃薯也可对夜蛾科的昆虫产生抗性。

氢过氧化物裂解酶 (*hydroperoxide lyase*, HPL) 催化脂肪氢过氧化物裂解产生挥发性醛, 涉及植物防御害虫和微生物侵染, 还具有体外抗微生物的活性。Vancanneyt^[14]报道将 HPL 基因导入马铃薯, 转基因植株表现出叶片中的 13-脂肪酸氢过氧化物降解, 以耗尽 HPL 的转基因植物饲喂蚜虫, 蚜虫的产卵能力增加了两倍多, 因此认为催化 HPL 产生 C6 醛的导入可能对蚜虫具有防治作用。

Hwang 等^[15]证明来自植物自身的番茄抗线虫的 Mi 基因对马铃薯蚜虫也同样有效。Mi 基因是第一例具有不同抗性功能的基因, 其抗虫机理还不清楚。

2.4 改良品质的研究

宋东光等^[16]将人体必需氨基酸蛋白基因 (HEAAE) 导入马铃薯以改善其主食地区人们的蛋白质营养。经过 PCR 和 RT-PCR 分析, HEAAE 与 GUS 融合基因在马铃薯块茎专一性高表达 class I patatin 基因启动子驱动下在转基因马铃薯中获得了稳定表达。于静娟等^[17]为了提高马铃薯的贮藏蛋白的含硫氨基酸水平, 用水稻 10 KD 富硫醇溶蛋白基因 cDNA (PLG) 转化马铃薯, 经 NPTII 酶活检测、PCR 及 Southern blot, Western blot 证明, 目的基因已整合到马铃薯基因组中并已正确表达。李雷等^[18]将玉米 10 KU 醇溶蛋白基因导入马铃薯得到的转基因植株含硫氨基酸量明显提高。

Alisdair R. Fernie 等^[19]人用反义基因方法来抑制马铃薯中的葡萄糖磷酸变位酶的活性。葡萄糖磷酸变位酶促进了转基因马铃薯淀粉的生物合成和增加了其含量。

Marcin Lukaszewicz 等^[20]将 14-3-3 蛋白转入马铃薯中, 用化学发光 (chemiluminescence method) 法检测出 14-3-3 蛋白有助于提高马铃薯的抗氧化活性。对转基因植株块茎表皮的 14-3-3 蛋白的表达分析显示, 抗氧化活性比对照高 45%。

玉米黄质 (*Zeaxanthin*) 是一种重要的类胡萝卜素, 但是在食物中含量很少。S. Romer 等^[21]人用编码玉米黄质环氧酶的正义和反义基因转化两种不同的马铃薯, 使玉米黄质向的转化得到抑制。两种方法 (反义和共抑制) 均使马铃薯块茎的玉米黄质含量得到了提高, 幅度为 4~130 倍。而且大多数的转化植株的类胡萝卜素总量也得到了提高, 某些植株的叶黄素含量降低。

Maciej Stobiecki 等^[22]将编码二氢黄酮醇 4-还原酶 (DFR) 的 DNA 片段导入马铃薯, 得到的转基因植株块茎中花青素含量增加, 花色素衍生物含量增加 4 倍。这些物质有抗衰老的功能。

2.5 作为生物反应器的研究

以植物作为生物反应器可以大大降低生产成本, 简化储存方式, 现已成为各国科学家研究的一个热点。而且多以马铃薯为试验材料。

Scheller 等^[23]将棒络新妇 (*Nephila clavipes*) 蛛丝蛋白基因导入马铃薯, 获得的重组蛋白与天然蛋白具有 90% 的同源性。在马铃薯块茎中蛛丝蛋白的表达量可达总可溶性蛋白的 2%。

Palatinose 是蔗糖的一个结构异构体, 它和蔗糖有非常相似的物理-化学性质。它不龋齿, 热量低, 是食品加工中蔗糖的理想替代品。Palatinose 在工业上的规模生产是用固定的细菌细胞对蔗糖进行酶促重组得到。为了开发转基因植物作为 Palatinose 生产的一种替代方法, Frederik Bornke 等^[24]将来自 *Erwinia rhapsontici* 的一个含块茎特异表达启动子的嵌合蔗糖异构酶基因导入马铃薯。该酶催化蔗糖转变为 Palatinose。 *pall* 基因在马铃薯块茎中的表达引起蔗糖转化为 Palatinose。块茎中可溶的糖类发生了改变, 但是转基因植株和对照植株生长情况并无差异。所以, 来自细菌的蔗糖异构酶在转基因植株中的表达为 Palatinose 的大量生产提供了一个重要的途径。

赵倩等^[25]将牛生长激素基因导入马铃薯得到再生植株。经 NPT 活性、PCR 和 Southern blot 检测证明目的基因已整合到马铃薯基因组中。RNA 点杂交和 Western blot 检测表明牛生长激素基因已在转基因马铃薯块茎中转录和表达。

近年来, 人们利用植物生产食用疫苗, 不仅免去了加工提纯和冷藏保鲜, 而且在食用的过程中即可完成疫苗的摄取, 激发人体产生特异性免疫应答, 获得持久抵抗疾病的能力。

目的轮状病毒引起的婴幼儿腹泻病, 在发展中国家有较高的发病率和病死率, 因此研制安全有效的轮状病毒疫苗成为当务之急。朱进等^[26]制备农杆菌转化载体 pSBII1-VP4, 对马铃薯组织细胞进行转化。经 Western blot 检测, 具有免疫活性及良好的抗原性。

宋长征等^[27]利用转基因马铃薯表达禽流感病毒

血凝素疫苗。将含有禽流感病毒血凝素序列的表达载体导入农杆菌, 再感染马铃薯的幼茎外植体。Western blot 分析表明, 83% 的转化植株在其块茎组织中表达了重组血凝素, 表达量占总蛋白量的 0.03%~0.04%, 结果显示用马铃薯生产口服禽流感疫苗是可行的。

以上研究结果表明, 利用转基因技术不仅可以改良马铃薯原有品种的品质和抗病虫害特性, 而且还可以考虑进行多个基因的同时转化, 这样可以使转基因材料更加完善。

3 转基因马铃薯的生物安全性评价和展望

近年来, 随着转基因研究中发现的问题及人们对转基因生物安全性的关注, 转化植物必须考虑安全性问题和防止对环境造成污染。Fuches 等^[28]从形态及农艺性状、所表达蛋白质及重要的营养和抗营养因子等方面对转基因马铃薯和对照品种作了实质等同性分析。他们选出的 7 个株系的产量水平、长势、薯块性状均与对照品种相同, 薯块中表达的 Bt 蛋白质与市售微生物制品所含的 Bt 蛋白质相同, 具有相同的特异杀虫活性、相似的分子量和相似的免疫反应。并证明表达的 Bt 蛋白质对人、畜安全。蛋白质、脂肪、碳水化合物、可食性纤维、灰分和重要的维生素及矿物质含量与对照相同, 两者的抗营养因子茄碱含量也相当。用转基因和非转基因的生薯添加到饲料中饲喂大鼠 28 d, 两者在进食、生长速度和器官毛重等方面均无明显区别。

随着基因工程的发展, 现在研究者导入受体植株的一般都是重组分子, 尤其倾向于导入线性片段以取代以前的环型质粒载体, 力求发掘新的高抗基因, 实现导入的外源基因高效、多用途表达。将一些有益的基因连在质粒载体上导入受体, 去除了不必要的基因, 可以更好的避免其他不希望的基因或核酸片段进入受体植物。这样就在一定程度上解决了引起公众广泛关注的生物安全性问题。基因来源得到大大丰富, 来源于其他植物、动物或微生物的有益基因均可被导入一些重要的农作物, 得到抗虫、抗病毒、抗细菌的后代。这样给育种工作者提供了更加广泛的选择。相信随着研究的深入, 转基因体系和相关理论将更加完善, 生物安全性得到提高, 会有更多的转基因产品投向社会, 造福于人类。

参 考 文 献

- [1] 付道林, 王兰岚, 蓝海燕, 等. 将抗真菌病基因导入马铃薯的研究[J]. 激光生物学报, 2000, 9(3): 189-193.
- [2] 李汝刚, 伍宁丰, 范云六, 等. 表达Osmotin蛋白的转基因马铃薯对晚疫病的抗性分析[J]. 生物工程学报, 1999, 15(2): 135-140.
- [3] 甄伟, 陈溪, 梁浩博, 等. 转基因马铃薯中病原诱导GO基因的表达及其对晚疫病的抗性[J]. 科学通报, 2000, 45(10): 1071-1075.
- [4] Ali G S, Reddy A S. Inhibition of fungal and bacterial plant pathogens by synthetic peptides: in vitro growth inhibition, interaction between peptides and inhibition of disease progression[J]. Mol Plant Microbe Interact, 2000, 13(18): 847-859.
- [5] 曹晓风, 杨美珠, 朱玉贤, 等. 马铃薯Y病毒外壳蛋白基因在转基因马铃薯中的表达[J]. 植物学报, 1996, 38(5): 417-420.
- [6] 宋艳茹, 马庆虎, 侯林林, 等. 转PVY外壳蛋白基因马铃薯及其田间实验[J]. 植物学报, 1996, 38(9): 711-718.
- [7] 宋艳茹, 李枞, 侯林林, 等. 双价外壳蛋白基因植物表达载体的构建及马铃薯转基因植株的鉴定[J]. 植物学报, 1994, 36(11): 842-848.
- [8] 张鹤龄, 宋艳茹, 彭学贤, 等. 表达马铃薯X病毒和Y病毒的双价外壳蛋白基因的转基因马铃薯植株的抗病性[J]. 病毒学报, 1996, 12(4): 360-366.
- [9] 张鹤龄, 李天然, 额尔敦, 等. 抗卷叶病毒(PLRV)转基因马铃薯栽培种及其抗病性研究[J]. 病毒学报, 1995, 11(4): 342-350.
- [10] 赵福宽, 张鹤龄, 李天然, 等. 病毒外壳蛋白基因在马铃薯基因组中的整合与转录表达[J]. 北京农学院学报, 1999, 14(3): 7-10.
- [11] 赵福宽, 张鹤龄, 李天然, 等. 表达PLRV CP基因的转基因马铃薯抗病性田间鉴定[J]. 北京农学院学报, 1997, 12(3): 17-19.
- [12] Bell H A, E C Fitches, G C Marris, et al. Transgenic GNA expressing potato plants augment the beneficial biocontrol of *Leucania oleracea* by the parasitoid *Eulophus pennicornis* [J]. Transgenic Res, 2001, 10(1): 35-42.
- [13] Down R E, L Ford, S J Bedford, et al. Influence of plant development and environment on transgenic expression in potato and consequences for insect resistance [J]. Transgenic Res, 2001, 10(3): 223-236.
- [14] Vancanneyt G, C Sanz, T Farmaki, et al. Hydroperoxide lyase depletion in transgenic potato plants leads to an increase in aphid performance[J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2001, 98(14): 8139-8144.
- [15] Hwang C F, A V Bhakta, G M Truesdell, et al. Evidence for a role of the N terminus and leucine-rich repeat region of the Mi gene product in regulation of localized cell death[J]. Plant Cell, 2000, 12(8): 1319-1329.
- [16] 宋东光, 于滢, 王惠珍, 等. 人体高必需氨基酸编码蛋白转基因马铃薯的获得及RT-PCR分析[J]. 生物学杂志, 2002, 19(6): 16-19.
- [17] 于静娟, 敖光明. 水稻10 KD富硫醇溶蛋白基因在马铃薯中的表达[J]. 植物学报, 1997, 39(4): 329-334.
- [18] 李雷, 刘松海, 胡弋雷, 等. 导入玉米10 KU醇溶蛋白基因提高马铃薯块茎中含硫氨基酸的含量[J]. 科学通报, 2000, 45(12): 1313-1317.
- [19] Alisdair R Fernie, Anna Swiedrych, Eva Tauberger, et al. Potato plants exhibiting combined antisense repression of cytosolic and plastidial isoforms of phosphoglucosyltransferase surprisingly approximate wild type with respect to the rate of starch synthesis. Plant Physiol [J]. Biochem. 2002, 40: 921-927.
- [20] Marcin Lukaszewicz, Iwona Matysiak-Kata, Anna Aksamit, et al. 14-3-3 Protein regulation of the antioxidant capacity of transgenic potato tubers [J]. Plant Science, 2002, 163: 125-130.
- [21] Romer S, J L Ubeck, F Kauder, et al. Genetic engineering of a zeaxanthin-rich potato by antisense inactivation and co-suppression of carotenoid epoxidation [J]. Metabolic Engineering, 2002, 4: 263-272.
- [22] Maciej Stobiecki, Iwona Matysiak, Rafa Fran, et al. Monitoring changes in anthocyanin and steroid alkaloid glycoside content in lines of transgenic potato plants using liquid chromatography/mass spectrometry [J]. Phytochemistry, 2003, 62: 959-969.
- [23] Scheller J, K Guhes, F Grosse, et al. Production of spider silk proteins in tobacco and potato [J]. Nat Biotechnol, 2001, 19(6): 573-577.
- [24] Frederik Bornke, Mohammad Hajirezaei, Uwe Sonnewald. Potato tubers as bioreactors for palatinose production. Journal of Biotechnology, 2002, 96: 119-124.
- [25] 赵倩, 敖光明, 刘淑兰, 等. 牛生长激素基因在马铃薯中的表达[J]. 植物学报, 1995, 37(11): 842-847.
- [26] 朱进, 张云, 唐家祺, 等. 轮状病毒抗原基因在马铃薯细胞中的表达和活性检测[J]. 细胞与分子免疫学杂志, 2001, 17(5): 468-469.
- [27] 宋长征, Hugh S Mason. 禽流感病毒血凝素疫苗在转基因马铃薯中的表达[J]. 生物技术, 2001, 11(5): 3-4.
- [28] Fuchs M, R Provvidenti J, L Slightom, et al. Evaluation of transgenic potato plants expressing the coat protein gene of cucumber mosaic virus strain WL under field conditions [J]. Plant Dis, 80: 270-275.

