

非洲菊遗传育种研究进展

祝红艺¹, 张显^{2*}

(1. 西北农林科技大学 资源环境学院, 陕西 杨陵 712100; 2. 西北农林科技大学 园艺学院, 陕西 杨陵 712100)

摘要:回顾了近 20 a 来有关非洲菊在花发育及其基因调控、体细胞突变、保鲜期延长、花色和花型改变、离体雌核发育及其抗性育种等方面的研究进展, 并在此基础上就其今后的研究提出了一些建议和展望。

关键词:非洲菊; 花发育; 育种; 基因

中图分类号:S682.110.3 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-7461(2005)01-0084-05

Research Progress on Heredity and Breeding of *Gerbera jamesonii*

ZHU Hong-yi¹, ZHANG Xian²

(1. College of Resources and Environmental Science, Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi 712100, China

2. College of Horticulture, Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: The research progress of *Gerbera jamesonii* on the aspects of flower growing, gene regulation and control on flower growing, somatic cell mutation, prolonging the time of keeping flower fresh, altering the colour and the figure of flower, in vitro gynogenesis growth and resistance breeding in the latest 20 years are reviewed in this paper. Furthermore, some advices and expectations are put forward.

Key words: *Gerbera jamesonii*; flower growing; breeding; gene

非洲菊(*Gerbera jamesonii*)又名扶郎花,为菊科大丁草属多年生草本花卉。其花朵硕大,花枝挺拔,花色丰富,切花率高,在温暖条件下可周年供应鲜切花,为世界五大切花之一。非洲菊属异花授粉植物($2n=50$)^[1],自交不孕,其种子后代易发生变异,同时,花器构造极为特殊,在生产实践过程中,其切花在瓶插期间易发生颈曲和萎焉。随着生物工程技术的发展及花卉产业“高品质,高效益”发展的客观需要,非洲菊的育种工作也逐步受到更多研究者的青睐,而且,正在由常规的杂交育种转变为杂交育种和基因工程育种相结合。本文在回顾多年来非洲菊遗传育种研究工作的同时,为其今后研究工作的开展提出了一些看法和建议。

1 遗传基础研究

1.1 花器构造

非洲菊的花属完全变态类型,具有特殊的花器

官。它是一个由许多小花组成的单生头状花序,其直径一般可达 9~15 cm;花托下部的总苞片呈卵形或披针形,以鳞状排成数轮,绿色。花序是由两类小花构成,一类为舌状花,形状较大,花冠上部舌状单向伸展,长 3~5 cm,下部连接成一个小管,雄蕊退化,雌蕊从小管内伸出;舌状花着生于花序边缘,排列成一轮至数轮,形成单瓣或重瓣花。另一类小花为管状花,着生于花序中舌状花的内轮,形状相对较小,长 1~2 cm。位于外面几轮的管状花,雌雄蕊发育完全,而中间的管状花只具有雄蕊,雌蕊退化。随着花序的展开,舌状花先行开放,随后,外轮的管状花开放,最后是中间的雄性花开放并撒出花粉。

1.2 花器发育的基因调控

Coen 以模式植物拟南芥及其突变体为试材,通过对同源异型化现象的观察推测出花器官特征决定的 ABC 模型^[2]。该模型的要点是^[3]:调控花器官形成的基因按功能可划分为 ABC 3 组,每组基因均在

收稿日期:2004-03-18

基金项目:陕西省科技攻关项目(2002k02-G5-3)

作者简介:祝红艺(1972-),女,新疆奎屯人,助研,主要从事花卉育种研究。

* 通讯作者:张显。

相邻的两轮器官中起作用,即A组基因控制第1轮花萼和第2轮花瓣;B组基因决定第2轮花瓣和第3轮雄蕊的发育;C组基因调节第3轮雄蕊和第4轮心皮的发育。因而花的每一轮器官均是由1组或相邻两组基因控制。A组基因单独作用于萼片;A组和B组基因决定花瓣的形成;B组和C组共同决定雄蕊发育;C组基因单独决定心皮的形成。该模型还指出:(1)A组和C组基因表达是互相抑制的,A组基因不能在C组基因控制区域内表达,即A组基因只能在花萼和花瓣中表达,反之亦然;(2)这些基因在花器官中有各自的位置效应。基因中任何一个功能缺失或突变都会导致花器官性状的改变。因此,该模型的提出对有关花多样性的研究奠定了基础,也为后来ABCD^[4]、ABCDE^[5]和四聚体模型^[6]的建立打开了通道。

随着ABC模型的发展和成熟,研究人员对非洲菊花发育的基因调控进行了研究。Yu等鉴于同一基因型的花在许多参数(性别表达、对称性、重瓣性及着色)上的差异性,对非洲菊花器官基因调控模式进行了研究。他们分离了6个MADS box基因,经系统发育攀捋分析,这些基因与拟南芥和金鱼草中的调节基因特征相似,因而在进化上是保守的(orthologous)。从这些基因的表达分析来看,它们分别参与了B和C功能;但在A功能的表现上与ABC模型所示有很大的差异;因而该研究在一定程度上与前人的研究结果一致,这可能与所研究植物的特异性有关。试验表明,冠毛可发育成为散布种子而高度改进的萼片;在位置发生同质性变化时,决定边缘舌状花雄蕊退化的是器官的特性而非器官所在的位置^[7]。Mika kotilainen等人发现,GEG(从花冠发育至晚期的非洲菊中分离出的cDNA)参与调节花冠和心皮发育期细胞和器官的形成。其基因产物的氨基酸序列与细胞壁蛋白(也是由GA诱导的基因编码,如番茄中的GAST1,矮牵牛中的GIP,拟南芥中的GASA)有很强的相似性。在那些正组成性表达GEG植株中,随着花冠和心皮细胞纵向伸长的减少,可以观察到花冠变短,花柱(心皮中的部位)缩短且横向增长^[8]。除此之外,Mika kotilainen等人还发现GRCD1参与了由C功能基因完成的雄蕊发育,它是一种AGL2-like保守的MADS box基因,虽然在四轮花中均能检测到,但以处于发育期中的雄蕊和心皮信号最强。借助反义技术抑制GRCD1的表达,通常发生在第3层边缘雌花中的雄蕊退化且败育,由于同质性改变使其变成为花瓣。

这说明它的基因产物在雄蕊发育中是相当活跃的。GRCD1转基因抑制引起的变化与非洲菊C功能基因GAGA1和GAGA2抑制引起的变化相似(除了后者是作用于第3轮花中)。抑制GRCD1的表达不会减少GAGA1和GAGA2的表达,反之亦然。他们认为GRCD1与GAGA1/2基因产物中的某个异源二聚体(heterodimer)对于非洲菊第3轮中C功能的完成是必需的^[9]。

2 育种研究

2.1 杂交育种

杂交育种是运用最早且最为常规的育种手段。在观赏植物上,多集中于花色、花型和花期的改变、保鲜期的延长、抗性育种方面。英国的林期最早进行非洲菊的杂交育种,他将开红橙色花的非洲菊(*G. jamesonii*)与开白花、背面黄色的绿叶非洲菊(*G. viridifolia*)杂交,培育出它们的杂交种。之后,法国和意大利逐步形成了非洲菊的育种和栽培中心。法国的Adnet从1902至1909年间进行了数千次杂交,选育出用于切花的大部分品种。日本樱井元进和松井,在重瓣非洲菊的育种上也颇有成就。现代大花型的非洲菊品种则多由荷兰的Venwijk育成,花朵直径可达15 cm以上^[10]。

此外,切花非洲菊的保鲜问题一直受到许多花卉工作者的关注。应用采后花萼注射ACC^[11]、进行钙处理^[12]或使用保鲜剂的方法固然可以在一定程度上延长它的保鲜效果,但却不能从根本上达到延长保鲜期的目的。因而,有些学者试图通过育种来达到改良非洲菊的保鲜性能,并在这一方面做了初步的尝试。Harding等进行了非洲菊保鲜期的遗传率研究,发现狭义遗传率为0.24~0.38,广义遗传率为0.36~0.46;Wernett等分析研究表明,非洲菊保鲜期的狭义和广义遗传率均为0.28,采用各种非洲菊品种进行杂交,选育出切花保鲜期比亲本平均延长3~4 d的品系^[13]。Jong将12个亲本及其80个后代的非洲菊进行了瓶插试验并测定花瓣萎焉及颈曲的天数。结果发现,茎干较硬的品种不易或根本不发生颈曲;花瓣萎焉天数则存在较大的基因型差异(个别品种可达16~20 d);后代在萎焉天数上表现出的变异有78%归于亲本的选择^[14]。因此,采用保鲜期性状好的亲本进行杂交,经过选择从而改良它的保鲜期是可能的。实验还发现,非洲菊在切花保鲜期育种方面的主要困难是同一无性系的不同花间在瓶插寿命上存在很大的差异^[14]。

2.2 突变育种

突变育种的研究在我国始于 20 世纪 50 年代末,然而,花卉突变育种仅有十多年的历史。通常采用的方法是辐射及卫星搭载空间诱变^[15],前者因其便利的工作环境而被更多的应用,它通常要与不定芽技术和离体培养相结合。在我国,应用该方法培育而成的花卉新品种已达 63 个,涉及月季、荷花、美人蕉、大丽花、菊花和叶子花等 6 种植物^[16]。Laner 用剂量为 20 Gy 的 γ 射线(9.8 Gy/h)照射粉红色非洲菊品种 Rebecca 试管苗的芽部,经继代、生根种植后,发现辐射致使繁殖率每代下降 25%。在 247 个未被污染的初始苗中,有 129 个(52%)产生了无性系后代,表现出开花差异;在 1250 个起源于辐射苗的成熟植株中,187 个(15%)表现为花形(如叶舌的数量、长度及宽度)和花色上的变异。在 187MV₂ 中,6 株(至少开 2 朵花)是可靠的突变品种,其余的 97% 在不同水平上显示出嵌合性,44.4% 的植株有正常且一致的突变花;4.8% 有一致性不同的突变花(植物内嵌合);47.6% 植株有花畸形或花色分区(花序内嵌合);424 朵变异花中,147 朵(35%)是嵌合的。在嵌合性变异的花中,26% 显示的只是单一的形态学变异,13% 只是颜色变异,其余的则显示出综合性状变异。变异涉及 13 个形态学方面和 6 种颜色类型;相比较而言,321 个对照株(由 40 个未经辐射的芽繁育而成)则没有显示出开花变异^[17]。由此可见,突变造成的变异是极其丰富和庞大的。有资料表明,诱变突变率可达千分之几,有时可达 1/30,比自然突变率大 100~1 000 倍^[18]。Jerzy 等人采用离体不定芽技术研究了非洲菊突变育种。他们预先用剂量为 5~25 Gy 的 γ 射线(变幅为 1.92 γ /min)照射叶外植体,再将其置于合适的培养基中。结果表明,辐射的剂量对芽发生的频率及强度均有影响——20 γ 及 25 γ 足以限制叶外植体的再生能力,但是甚至 25 γ 也不能完全减少不定芽的产生^[19]。

2.3 离体雌核发育

在许多植物中,花培(花药及花粉培养的简称)往往是获得单倍体植株的主要途径。然而,在非洲菊中,人们通常采用离体雌核发育(in vitro gynogenesis)来培养它的单倍体植株。它是指在离体条件下由未受精胚囊细胞产生单倍体植株的现象,也是雌雄异株植物得到优良植株较为可行的途径。鉴于非洲菊在花器构造上的特殊性(异花授粉且在花发育过程中出现雄蕊败育),因而也有越来越多的研究者通过花蕾或者花序来获得它的雌性单倍体。

Cagnet-sitbon(1980)证明在非洲菊胚珠离体培养中,MS 比 Knop 或 Heller 培养基优越^[20];采用该方法,Tosca 等人成功地获得了一些盆栽非洲菊单倍体品系,并对 21 个品系进行了愈伤组织诱导和芽再生试验,对其中少数几个品种还进行了胚珠培养温度、光/暗时间及头状花序低温预处理的调查。结果发现,21 个基因型中,9 个没有形成愈伤组织,6 个形成愈伤组织但不形成芽,6 个既形成愈伤组织又形成了小植株^[21]。他认为基因型应该是最相关的因素。在非洲菊子房培养试验中发现,基因型 88274 愈伤组织诱导和芽分化频率都很高;24-2 易于诱导再生组织,但难以分化芽;86122 和 23-6 均难以诱导愈伤组织,但 86122 芽分化频率达 50%,而 23-6 芽分化频率不到 6%,该试验再一次证明了雌性单倍体的培育与基因型有关。除此而外,离体雌核发育还与供体植株的生理状态有关。Tosca 等(1999)在非洲菊胚珠愈伤组织诱导实验中,基因型 24-2 在春季表现最好(诱导率超过 30%);在夏季诱导率与其他基因型相近;在秋季表现最差。基因型 88274 则有不同的反应,在春夏季诱导率最低而秋季诱导率可达 22%。在芽再生过程中,基因型和收集胚珠的日期都有影响,秋季愈伤组织的出芽率最高^[22]。

2.4 基因工程育种

随着分子遗传学的深入研究和生物技术的全面发展,基因工程育种也日益兴盛起来,并逐步渗透到花卉育种的各个领域。利用该法使得花色得以改变的有淡砖红色矮牵牛新品种^[23],花形^[24]和香味^[25]改变的有柠檬天竺葵。有人通过抑制查尔酮合成酶基因在非洲菊花色中的表达,使得 4 株转基因植株中有 2 株的颜色由原来的红色变成淡粉红和乳白色;在 4 株反义二氢黄酮醇-4-还原酶基因的转基因非洲菊中也有 2 株呈粉红色。也有人将同源异型基因用于花型的重新构建上,他们从非洲菊花器官中分离出几个原有的 MADS 盒基因,将反义方向的 ggl(*Gerbera globosa*: ortholog), gdegf(*gerbera deficiens* ortholog), gaga(*Gerbera c-class MADS-box gene*) 和 Rcdl(矮牵牛 ortholog of fbpz) 导入非洲菊,结果使转基因的花结构发生了改变。带有拟南芥 *agamous* 基因的转基因非洲菊也已育成^[26]。

2.5 抗性育种基础

白粉病(*Powdery mildew*)是种植于温室的非洲菊易发病害之一(尤其是温差较大或湿度过高时)。Hausbeck 等对 11 个非洲菊品种对白粉病抗性进行研究,Terrafame 抗性最强(感染株 $\leq 10\%$);Chicago

Germini、Passion、Dino、Orange Dino 和 Amici 感染株 $\leq 20\%$; Demarage 感染株在 $40\% \sim 50\%$ 之间^[27]。Malgorzata 等从发源于非洲菊的番茄斑萎萎焉病毒 (TWSV) 生理小种中获得抗该病毒的外壳蛋白 N 基因, 运用农杆菌介导的基因工程技术将其导入到非洲菊中, 有关感染株再生的观察还在进行中^[28]。Stefan 等从非洲菊中鉴定出一种关键性的酶, 该酶对抗虫和抗病性化合物的生物合成有益。研究发现, 携带有反义 gchs2 基因的植株完全缺乏吡喃酮衍生物 gerberin 和 parasorboside 的生物合成^[29]。这表明, 该酶是非洲菊获得抗虫及抗病性的关键因子。

3 建议与展望

非洲菊作为一种时尚花卉正受到越来越多人的喜爱, 所以, 该种花卉新品种的培育显得尤为重要。笔者认为, 非洲菊的改良与其他众多花卉的育种目标无太大差异, 也多集中于抗性的增强、保鲜期的延长以及花色和花型的改变等, 但也要注重非洲菊自身所固有的特性。比如, 乙烯被认为是致使花衰老的诱导因子, 但也有研究表明, 非洲菊属于对乙烯不敏感蒴苣荬属衰老过程中活性氧代谢活跃, 对外源活性氧敏感性大于外源乙烯^[30]。如果运用基因工程技术将调控乙烯合成和反应的 ACC 合成酶、ACC 氧化酶以及乙烯转导途径中的相关基因导入到非洲菊中是否也能像香石竹那样达到延迟衰老的目的^[38], 目前还不得而知。所以, 任何花卉(不仅仅是非洲菊)都应做到个性与共性的统一。

从模式植物拟南芥和金鱼草的花发育特征决定及基因调控研究中, 人们了解到极其丰富的调控基因家族, 包括花期基因、花分生组织特性基因、花分生组织大小基因、花器官式样基因、花器官类别基因、界标基因、花瓣发育基因、花发育抑制基因、花型基因^[31]。这些基因在许多植物上已经得到应用(如拟南芥^[32]和烟草^[33]), 这就使得按照人们的意愿改造花性状成为可能。然而, 有关这些基因在非洲菊上的应用所见不多。笔者以为, 倘若将这些基因以恰当的方式应用到非洲菊上, 也许可以为非洲菊提供新的花型类别。至于花色的创建, 可以通过两种途径来达到目的, 一种是调节原有基因(包括花青素生物合成基因)的表达; 另一种是导入外来基因使生物合成途径改变^[26]。前者如由花色素苷的抑制作用导致蓝白相间、白色、粉红色和黄色 torenia 获得^[34]; 后者如由金鱼草 CHS 的导入而引发的白色菊花的产生^[35]。另外, 应用株型改造基因 rolC,

对一些不适合盆栽的非洲菊来说, 可能会是一种有益的探索。这在菊花^[36]和矮牵牛^[37]上均已实现。

目前, 在学术领域有关抗性基因的研究也表现得相当活跃, 如抗虫性的苏云金芽胞杆菌 (Bt) 毒蛋白基因、昆虫特异性神经毒素基因; 抗菌性的与病程相关的蛋白类基因——几丁质酶基因和葡聚糖酶基因; 抗病毒性的病毒外壳蛋白基因、抗逆性的超氧化物歧化酶 SOD 基因^[39]、海藻糖合成酶基因 otsA^[40]。上述基因经过笔者严格挑选, 可能会对预防或防止非洲菊在生产过程中易于出现的白粉虱、白粉病、枯萎病和病毒病产生正面的影响。因此, 积极开展有关方面的研究工作是很有必要的。

参考文献:

- [1] Leffring L. Flower production in gerbera: Correlation between shoot, leaf and flower formation in seedlings[J]. Scientia Hort., 1973, 1: 221-229.
- [2] Coen E S, Meyerowitz E M. The war of the whorls: genetic interactions controlling flower development[J]. Nature, 1991, 352: 31-37.
- [3] 华志明. 花发育的基因调控与花性状的改造[J]. 生物技术通报, 1998, (1): 16-20.
- [4] Colombo L, Franken J, Koekje E, et al. The pelunia MADS box gene FBPII determines ovule identity[J]. Plant Cell, 1995, 7: 1859-1868.
- [5] Theissen G. Development of floral organ identity: stories from the MADS house[J]. Corr. Opin. Plant Biol., 2001, 4: 75-85.
- [6] Theissen G, Saedler H. Floral quartets[J]. Nature, 2001, 409: 469-471.
- [7] Yu D, Kotilainen M, Mehto M, et al. Organ identity genes and modified patterns of flower development in *Gerbera hybrida* (Asteraceae)[J]. The Plant Journal, 1999, 17(1): 51-62.
- [8] Kotilainen M, Helariutta Y J. GEG participates in the regulation of cell and organ shape during corolla and carpel development in *Gerbera hybrida* [J]. Plant Cell, 1999, 11(6): 1093-1104.
- [9] Kotilainen M, Elomaa P, Uimari A, et al. GRCD1, an AGL2-like MADS Box gene, participates in the C function during stamen development in *gerbera hybrida* [J]. Plant Cell, 2000, (12): 1893-1902.
- [10] 北京林业大学园林系花卉教研组. 花卉学[M]. 北京: 中国林业出版社, 1988.
- [11] Gerasopoulos D. Effects of scape-injected 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid (ACC) on the vase life of "Testarossa" cut gerberas[J]. J. Amer. Soc. Hort. Sci., 1998, 123(5): 921-924.
- [12] Salukhe D L, Nowak B M. Postharvest biotechnology of flower and ornamental plants [J]. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 1990, 16-17.
- [13] 徐刚. 非洲菊、康乃馨切花保鲜期杂交育种研究[J]. 中国花卉园艺, 2002(7): 22-23.
- [14] Jong J. Breeding for keeping quality in gerbera [R]. ISHS Acta

- Horticulturae 181: III international symposium on postharvest physiology of ornamentals.
- [15] 密士军,郝再彬.航天诱变育种研究的新进展[J].黑龙江农业科学,2002(4):31-33.
- [16] 高健,卢惠萍.花卉辐射研究进展(综述)[J].安徽农业大学学报,2000,27(3):228-230.
- [17] Laneri U, Franconi R, Altavista P. Somatic mutagenesis of *Gerbera Jamesonii* hybr.; irradiation and in vitro culture[R]. ISHS Acta Horticulturae 280: I international symposium on in vitro culture and horticultural breeding. www.actahort.org/books/280/280-64.htm.
- [18] 金清波.作物育种知识讲座[J].生物学通报,1996,31(1):28-31.
- [19] Jerzy M, Lubomski M. In vitro adventitious bud techniques for mutation breeding of *Gerbera Jamesonii*[R]. ISHS Acta Horticulturae 314: II international symposium on propagation of ornamental plants. www.actahort.org/books/314-32.htm-7k.
- [20] Cagnet-sitbon M. Recherches preliminaires sur la production d'haploïdes de *gerbera jamesonii* par culture d'antheres et d'ovules nonfécondes in vitro these de 3e cycle amélon[J]. Plantes, Université Paris sud center d'orsay. 1980.
- [21] Tosca A, Lombardi M, Marinoni L, et al. Genotype response to in vitro gynogenesis technique in *gerbera jamesonii*[R]. ISHS Acta Horticulturae 280: I international symposium on in vitro culture and horticultural breeding. www.actahort.org/books/280/280-57.htm.
- [22] 杨江义,李旭峰.植物雌性单倍体的诱导[J].植物学通报,2002,19(5):552-559.
- [23] 刘小莉,刘飞虎.花卉育种技术研究进展(综述)[J].亚热带植物科学,2003,32(2):64-68.
- [24] Pellegrineschi A. Improvement of ornamental characters and fragrance production in lemon-scented geranium through genetic transformation by *agrobacterium rhizogenes*[J]. Bio/Technology, 1994, 12: 64-68.
- [25] Dudarema N. Evolution of floral scent in *Clarkia*; novel patterns of S-linalool synthase genes expression in the *C. breweri* flowers[J]. Plant Cell, 1996, 8: 1137-1148.
- [26] 任祝三,张慧玲.转基因技术在切花育种中的应用[J].细胞生物学杂志,2000,22(2):67-71.
- [27] Hausbeck M K, Quackenbush W R, Linderman S D. Evaluation of cultivars of African daisy for resistance to powdery mildew[J]. B and C Tests, 2002, 18: 0004.
- [28] Korbin M, Komorowska B, Wawrzyńska D, et al. Studies on introduction of gene resistance to tomato spotted wilt virus (TSWV) to genome of chosen gerbera plants[R]. Session 3-poster, 2003, 32(2):64-68.
- [29] Eckermann S, Schroder G, Schmidt J, et al. New pathway to polyketides in plants[J]. Nature, 1998, 396: 387-390.
- [30] 吴岚芳,黄绵佳,蔡世英.非洲菊切花活性氧代谢的研究[J].园艺学报,2002,30(1):69-73.
- [31] 赵惠恩,陈俊愉.花发育分子遗传学在花卉育种中的应用[J].北京林业大学学报,2001,23(1):81-83.
- [32] 邵寒霜,李继红,郑学勤,等.拟南芥 LFY cDNA 的克隆及转化菊花的研究[J].植物学报,1999,41(3):268-271.
- [33] 苏涣然,张丹,汪清胤,等.花卉基因工程研究进展[J].北方园艺,1996(4):26-28.
- [34] Suzuki K I, Xue H M, Yoshikazu T Y, et al. Flower color modifications of *Torenia* by cosuppression of anthocyanin biosynthesis genes[J]. Molecular Breeding, 2000, 6(3): 239-246.
- [35] Mitiouchkina T Y, Ivanova E P, Taran S A, et al. Chalcone synthase gene from *antirrhium majus* in antisense orientation successfully suppressed the petals pigmentation of *chrysanthemum*[J]. Acta Horticulture, 2000, 000(508): 215-218.
- [36] Dolgov S V. Modification of *chrysanthemum* plant and flower architecture by ROLC gene from *agrobacterium rhizogenes* introduction[J]. Acta horticulture, 2000, 000(508) 163-172.
- [37] Christopher W, David L, Steven A, et al. Iteration of *Petunia* plant form through the introduction of the ROLC gene from *Agrobacterium rhizogenes*[J]. Molecular Breeding, 1999, 5(6): 543-551.
- [38] 何小玲.王金发现观赏花卉的品质基因及其基因工程问题[J].植物生理学通讯,1998,34(6):462-466.
- [39] 侯文胜,郭三堆,路明,等.利用转基因技术进行植物遗传改良[J].生物技术通报,2002(1):10-15.
- [40] 戴秀玉,王忆琴,杨波,等.大肠杆菌海藻糖合成酶基因对提高烟草抗逆性能的研究[J].微生物学报,2001,41(4):427-431.