

大白菜芜菁花叶病毒病抗性遗传分析

李巧云 张志刚 刘栓桃 卢金东 赵智中

(山东省农业科学院 蔬菜研究所 国家蔬菜改良中心山东分中心 山东省设施蔬菜生物学重点实验室 山东 济南 250100)

摘要: 为了明确不同感病亲本对大白菜芜菁花叶病毒病抗性遗传规律的影响,以大白菜抗 TuMV 的国家级抗源材料 8407 和高抗 TuMV 的高代自交系材料 73 为亲本之一,分别与 2 个感病材料冠 291 和 06-247 构建 F_1 杂交组合,并制备 F_2 群体。采用摩擦接种法对上述亲本及其 F_1 、 F_2 群体接种 TuMV-C4,采用生物学观察的方法,根据病情分级和归类标准对大白菜 TuMV 抗性进行鉴定。结果表明,以 8407 为抗病亲本,当感病亲本为冠 291 时,表现为由 1 对显性基因控制;当感病亲本为 06-247 时,表现为由 1 对隐性基因控制。以 73 为抗病亲本,当感病亲本为 06-247 时, TuMV 抗性由 1 对隐性基因控制;同一个抗病亲本,当感病亲本为冠 291 时,又表现为由两对隐性基因控制。因此,大白菜 TuMV 的抗性遗传规律十分复杂,同一个抗病材料,当感病亲本不同时,所配制的组合间 TuMV 抗性表现不同。

关键词: 大白菜; 芜菁花叶病毒; 抗性遗传

中图分类号: S435 文献标识码: A 文章编号: 1000-7091(2012)04-0135-05

Inheritance Analysis of Turnip Mosaic Virus Resistance in Chinese Cabbage

LI Qiao-yun ZHANG Zhi-gang LIU Shuan-tao LU Jin-dong ZHAO Zhi-zhong

(Institute of Vegetable Research, Shandong Academy of Agricultural Sciences, National Improvement Center for Vegetable, Shandong Branch Key Laboratory for Biology of Greenhouse Vegetable of Shandong Province, Jinan 250100, China)

Abstract: In order to clear the effect of different susceptible parents to inheritance of TuMV resistance for Chinese cabbage, two resistant (antigenic material 8407 and highly resistant material 73) and two susceptible (Guan291 and 06-247) materials were used to make four F_1 hybrids and their F_2 populations. Plants were inoculated with TuMV-C₄ strain, and TuMV resistance were characterized using the method of visual observation according to the disease classification standard. The results showed: In the hybrid combination of 8407 × Guan291, TuMV resistance was controlled by a single dominant gene. In the combination of 8407 × 06-247, TuMV resistance was controlled by one recessive gene. In the combination of 73 × 06-247, TuMV resistance was also controlled by one recessive gene. But in the combination of 73 × Guan291, the TuMV resistance was controlled by two recessive genes. Therefore, inheritance of TuMV resistance for Chinese cabbage was very complex. The F_2 populations have different resistance to TuMV, which derived from the F_1 plants between the same resistant material and two different susceptible parents. In the breeding of TuMV resistant Chinese cabbage, specific analysis and research should be done to the materials used, so that it can direct the breeding well.

Key words: Chinese cabbage; Turnip mosaic virus; Inheritance of resistance

大白菜 (*Brassica rapa* L. ssp. *pekinensis*) 原产于我国,是我国乃至日本、朝鲜、韩国等国家的重要蔬菜。病毒病是我国大白菜的三大病害之一,平均每年造成 5% 的产量损失,有些年份减产 10% 以上,病害严重的地块几乎绝收。该病防治困难,目前,还没有可以普遍适用的抗病毒药剂或其他行之有效的

控制技术,培育抗病品种仍然是一条最有效且可持续的防治措施。研究表明,我国大白菜病毒病主要是由 3 种病毒单独或复合浸染所致,即芜菁花叶病毒病 (Turnip mosaic virus, 简称 TuMV)、黄瓜花叶病毒病 (Cucumber mosaic virus, 简称 CMV) 和烟草花叶病毒病 (Tobacco mosaic virus, 简称 TMV)。其中,

收稿日期: 2012-05-12

基金项目: 山东省现代农业产业技术体系“大宗蔬菜遗传育种岗位”(SCTX2011); “十二五”国家科技支撑计划(2012BAD02B01)

作者简介: 李巧云(1978-),女,山东聊城人,副研究员,博士,主要从事蔬菜生物技术研究。

通讯作者: 赵智中(1968-),男,山东菏泽人,研究员,博士,主要从事蔬菜育种与生物技术研究。

TuMV 是主要病原,占病毒分离物的 71.9%^[1]。因此,研究大白菜抗 TuMV 的遗传规律对指导今后大白菜抗病毒病育种具有重要意义。

国内外有关大白菜 TuMV 抗性遗传规律的研究很多,但分歧较大。一部分学者认为,大白菜对 TuMV 的抗性为显性基因控制。如中国学者谭其猛^[2]研究结果表明,大白菜对病毒病的抗性不是由简单的 1/2 对基因控制的,抗病性是显性或是不完全显性的,除了基因的累积作用外,杂种抗性的强弱与显性作用和非等位基因间的互作有关。同年,Provvidenti^[3]也发现来自中国和日本的大白菜对 TuMV 的抗性具有株系特异性,一些品种或品系携带有独立的、显性遗传的抗 TuMV 基因。Leung and Wiiliams^[4]报道,大白菜对 TuMV-C1 的抗性遗传受显性基因控制。钮心恪^[5]选用不同抗性材料对 F_1 、 F_2 、 BC_1 群体进行抗性分析时指出,大白菜对病毒病的抗性受 2 对相互独立的显性基因控制,植株只要具有其中之一就表现抗性。Suh 等^[6]指出,大白菜对 TuMV 的抗性因株系和杂交组合的不同分别受 1 对或 2 对显性基因控制。闫瑾琦的研究结果表明,大白菜对 TuMV-C4 的抗性受 1 对显性基因控制。另一部分学者则报道了隐性基因对大白菜 TuMV 抗性遗传的控制^[7]。Yoon 等^[8]报道,大白菜对 TuMV-C4 和 TuMV-C5 的抗性由 2 对隐性基因控制。韩和平^[9]也报道大白菜对 TuMV-C5 的抗性由 1 对隐性基因控制。Rusholme 等^[10]的研究结果显示,白菜对 TuMV-CDN1 的抗性由隐性基因 *retr01* 和显性基因 *ConTR01* 共同控制,且前者对后者具有上位性。本研究室利用 1 对抗、感纯系构建 F_2 群体对 TuMV-C4 的抗性遗传规律进行了研究,结果表明,抗性由 1 对隐性基因控制,这与韩和平针对大白菜对 TuMV-C5 的抗性的研究结果相一致。部分学者报道,大白菜对 TuMV 的抗性受不同病原株系和杂交组合的影响。如 Provvidenti^[3]发现,来自中国和日本的大白菜对 TuMV 的抗性具有株系特异性。Yoon 等^[8]选用对 TuMV C1-C5 株系都产生抗性的自交系 0-2 为抗病材料,证明 TuMV-C4 和 TuMV-C5 的抗性遗传受 2 个隐性基因控制。Suh 等^[6]选用同样的抗性材料 0-2,配合不同的感病材料表明 TuMV 的抗性遗传,因株系或杂交组合的不同而表现为受 1 个或 2 个显性基因的控制,并指出单株系的抗性受 1~2 个显性基因控制,当用混合株系接种时,其抗性受 2 个以上主效基因和几个微效基因控制。Hughes 等^[11]利用 4 份白菜品系对来自欧洲的 3 种 TuMV 分离物的抗性分析结果显示,抗性材料 Jong Bai No. 2 对

TuMV-4 型分离物的抗性由单显性基因控制;抗性材料 PI418957C 和 Jin G 55 对 TuMV-4 型分离物的抗性由单隐性基因控制;其中,PI418957C 对 TuMV-3 型分离物的抗性由 2 个不连锁的隐性基因控制,其中 1 个为上位基因;抗性材料 Jong Bai No. 1 对 TuMV-3 型分离物的抗性由 3 个位点上的等位基因控制,其中任何 2 个之间互为上位基因。还有一部分学者认为,大白菜对 TuMV 的抗性属于数量性状。早在 1988 年,鹿英杰^[12]就指出,大白菜对 TuMV 的抗性遗传符合“加性—显性”模式,且为不完全显性,属数量遗传。最近几年的结果又有这方面的趋势,如潘春清^[13]的结果表明,大白菜对 TuMV-C3 的抗性为加性效应,不完全显性,属于数量性状遗传。张晓伟等^[14]和屈淑平等^[15]分别报道,大白菜对 TuMV-C4 和 TuMV-C3 的抗性符合数量性状遗传特征。张明等^[16]对大白菜抗 TuMV-C4 的研究表明, F_2 单株人工接种 TuMV-C4 后症状表现为连续分布,呈现出数量遗传学特征,符合正态分布,初步认为大白菜对 TuMV-C4 抗性为不完全显性,具有加性效应。

综合以往的研究结果,关于大白菜 TuMV 的抗性遗传,不同的学者报道不一,各持已见。到目前为止,国内对白菜抗性遗传规律的研究大都认为符合“加性—显性”模型。各报道的差异之处,可能是由于病原材料、亲本材料、接种程度、接种苗龄期以及环境条件等差异造成的。为了弄清大白菜抗 TuMV 的遗传规律,本研究结合本研究室所用育种材料,对大白菜 TuMV 的抗性遗传规律进行了深入研究,以期获得规律性的研究结果,以便更好地指导育种实践。

1 材料和方法

1.1 植物材料

分别以抗 TuMV 的大白菜国家级抗源材料 8407、高抗 TuMV 的高代自交系材料 73、高感 TuMV 的大白菜核心种质材料冠 291 和感病的大白菜高代自交系材料 06-247 为亲本,构建 4 对 F_1 及 F_2 群体组合,对大白菜 TuMV 的抗性遗传规律进行研究。

1.2 抗病性鉴定方法

1.2.1 材料准备 分别以抗病材料 8407、73 和感病材料冠 291、06-247 为亲本,构建了 4 个组合的 8 个群体,即 F_1 (8407 × 冠 291)、 F_1 (8407 × 06-247)、 F_1 (73 × 冠 291)、 F_1 (73 × 06-247) 及其 F_2 群体。抗病亲本、感病亲本及其 F_1 、 F_2 代种子,直播于 8 cm 塑料育苗钵中,置于防虫温室内培养。培养条件为:白天温度 20~32℃,夜间温度 15~19℃,半遮光

9 000 ~ 10 000 lx ,湿度为 60% ,及时浇水 ,定期防治蚜虫。用于接种的病毒病毒源为 TuMV 的 C4 株系 ,引自中国农业科学院蔬菜花卉研究所。接种前将 TuMV 毒源在感病材料上繁殖。

1.2.2 病毒接种 待供试材料长至三叶一心时 ,分别对亲本及其 F₁、F₂ 群体接种 TuMV-C4。接种采用摩擦接种法^[17] ,具体如下: 取新鲜病叶 1 份(1 ~ 3 g) 放入高温灭菌过的研钵中 ,加入 3 ~ 5 份磷酸盐缓冲液(0.05 mol/L ,pH 值 7.0) 研磨均匀 ,不锈钢滤网过滤 ,其滤液立即用于接种。接种分 2 次 ,间隔 2 ~ 3 d。第 1 次接种在大白菜幼苗的第 4 片真叶充分展开后进行。接种时 ,先在被鉴定材料(植株的第 2 和第 3 片叶) 正面均匀喷撒一薄层金刚砂 ,然后用手蘸取 TuMV 悬浮液顺叶脉方向轻抹叶片 ,涂抹均匀(即摩擦接种) 。接种后 10 ~ 20 min ,用净水喷洒叶面 ,洗去多余的接种液 ,然后遮荫 24 h。在第 1 次接种后的 2 ~ 3 d ,在第 4 片叶上再重复接种 1 次 ,并将所有接种的叶片做好标记。白天温度控制在 25 ~ 28℃ ,夜间温度 20 ~ 22℃ ,使其发病。

1.2.3 病情调查与分级标准 在第 1 次接种后的 21 d ,开始进行 TuMV 抗性鉴定 ,之后每隔 7 d 再鉴定 1 次 ,共鉴定 3 次。综合分析 3 次的鉴定结果 ,确定每个单株的抗性 ,进而计算群体的病情指数或抗、感单株的分离比例 ,分析其抗性归类及抗性遗传控制。根据病害的轻重 ,分级标准如下:

0 级: 无任何症状; 0.1 级: 接种叶出现个别褪绿斑; 0.5 级: 接种叶出现少数褪绿斑; 1 级: 心叶明脉 ,轻花叶; 3 级: 心叶及中部叶片花叶或心叶皱缩成畸

形; 5 级: 心叶及中、外部叶片花叶 ,少数病叶畸形、皱缩 植株轻度矮化; 7 级: 重花叶 ,多数病叶畸形、皱缩 球叶上出现坏死斑及叶脉轻度坏死 ,植株矮化; 9 级: 植株表现严重花叶和皱缩 ,多数叶片畸形 ,叶脉坏死至整株坏死 ,无商品价值。

根据调查结果 ,计算每株的病情指数:

病情指数 = (病级的代表值 × 该病发病株数) / 调查总株数 × 9(划分级别的最高级代表值) × 100% 。

1.2.4 抗病性归类标准 单株抗病性归类标准: R: 0.00 < DS ≤ 1; MR: 1 < DS ≤ 3; MS: 3 < DS ≤ 5; S: 5 < DS ≤ 9。

其中 ,R 表示抗病 ,MR 表示中抗 ,MS 表示中感 ,S 表示感病 ,DS 表示病级。

材料或群体抗病性归类标准: 高抗(HR) : 病情指数 0.01 ~ 11.11; 抗病(R) : 病情指数 11.12 ~ 33.33; 耐病(T) : 病情指数 33.34 ~ 55.55; 感病(S) : 病情指数 55.56 ~ 77.77; 高感(HS) : 病情指数 77.78 ~ 100。

2 结果与分析

2.1 亲本 TuMV 抗性分析

在大白菜 TuMV 抗性遗传分析研究中 ,所选用的亲本材料必须要有代表性。本研究所选用的 2 个抗病材料分别为大白菜病毒病国家级抗源材料 8407 和高抗病毒病的高代自交系材料 73 ,感病材料分别为高感病毒病的大白菜核心种质材料冠 291 和感病的大白菜高代自交系材料 06-247。上述材料接种 TuMV-C4 后的表现见表 1。

表 1 亲本材料病情指数及抗性归类

Tab. 1 Disease index and resistance classification for the parent materials

材料 Materials	各病级发病次数 Plant numver of each disease level								总株数 Total plants	病情指数 Disease index	抗性归类 Resistance classification
	0	0.1	0.5	1	3	5	7	9			
8407	10	6	4	1	0	0	0	0	21	1.90	HR
73	8	9	7	4	0	0	0	0	28	3.33	HR
冠 291 Guan291	0	0	0	0	0	0	21	5	26	82.05	HS
06-247	0	0	0	0	0	13	8	2	23	66.51	S

从表 1 可以看出 ,国家级抗源材料 8407 各单株的病级均在 1 级以下 ,其中 ,以 0 级最多 ,占 47.6% ,病情指数为 1.90 ,属于高抗(HR) 材料; 抗病材料 73 的各单株病级均在 3 级以下 ,其中以 0.1 级最多 ,占总株数的 32.1% ,病情指数为 3.33 ,也归类为高抗(HR) ; 感病材料冠 291 各单株全部发病 ,病级多为 7 级 ,病情指数为 82.05 ,属于高感(HS) 材料; 感病材料 06-247 的各单株也全部发病 ,23 个单株中 5 级和 7 级各占 56.5% 和 34.8% ,病情指数为 66.51 ,属于感病(S) 材料。

2.2 各组合群体 TuMV 抗性分析

分别以抗病材料 8407、73 和感病材料冠 291、06-247 为亲本 ,构建了 4 个组合的 8 个群体 ,即 F₁ (8407 × 冠 291) 、F₁ (8407 × 06-247) 、F₁ (73 × 冠 291) 、F₁ (73 × 06-247) 及其 F₂ 群体。选取上述组合一定数量的 F₁、F₂ 代群体单株接种 TuMV-C4 ,对大白菜 TuMV 的抗性遗传规律进行研究 ,结果见表 2 ~ 5。

从表 2 和表 3 可以看出 ,第 1 个杂交组合 8407 × 冠 291 的 F₁ 群体中 0 级、0.1 级、1 级、3 级和 5 级

单株均有出现,但以 1 级为主,占 64.3%,病情指数为 14.80,属于抗病(R);F₂ 中以 0 级和 1 级最多,分别占 31.6%和 28.7%,其次是 3 级和 5 级,各占 16.1%和 17.3%,抗、感单株数分别为 261 株和 81 株,符合 3:1 的孟德尔分离比例,因此,推测在该组合中,大白菜 TuMV 的抗性主要由 1 对显性基因控制。在第 2 个组合 8407×06-247 中,F₁ 群体中出现

了 1 级、3 级、5 级和 7 级 4 个病级,其中 5 级最多,占 60.6%,其次是 7 级,占 33.3%,F₁ 病情指数为 61.17,属于感病;F₂472 个单株中,8 个病级均有出现,其中以 7 级最多,189 株(40%),其次是 5 级(141 株,29.9%),抗、感单株数分别为 122 株和 350 株,符合 1:3 的分离比例,因此,推测其抗性主要由 1 对隐性基因控制。

表 2 8407×冠 291 与 8407×06-247 各世代 TuMV 病级次数分布

Tab. 2 Condition level spread of each generation of 8407×Guan291 and 8407×06-247

组合 Combinations	世代 Generations	各病级发病次数 Plant number of each disease level								株数 Total plants
		0	0.1	0.5	1	3	5	7	9	
8407×冠 291	F ₁	2	3	0	18	3	2	0	0	28
8407×Guan291	F ₂	108	0	0	98	55	59	22	0	342
8407×06-247	F ₁	0	0	0	2	4	60	33	0	99
	F ₂	57	4	6	29	26	141	189	20	472

表 3 各世代群体 TuMV 病情指数、抗性归类及抗性基因预测

Tab.3 Disease index of each generation and resistance classification and resistance gene prediction of 73×Guan291 and 73×06-247

组合 Combinations	世代 Generations	病情指数 Disease index	抗性归类 Resistance classification	抗、感单株比例 Resistant/ Susceptible	理论比例 Theoretical ratio
8407×冠 291	F ₁	14.80	R	—	—
8407×Guan291	F ₂	—	—	261:81	3:1
8407×06-247	F ₁	61.17	S	—	—
	F ₂	—	—	122:350	1:3

表 4 73×冠 291 与 73×06-247 各世代 TuMV 病级次数分布

Tab. 4 Condition level spread of each generation of 73×Guan291 and 73×06-247

组合 Combinations	世代 Generations	各病级发病次数 Plant number of each disease level								株数 Total plants
		0	0.1	0.5	1	3	5	7	9	
73×冠 291	F ₁	0	0	0	5	21	25	0	0	51
	F ₂	22	0	0	37	53	84	76	12	284
73×06-247	F ₁	0	0	0	1	1	83	1	3	89
	F ₂	9	0	0	14	80	134	150	16	403

表 5 73×冠 291 与 73×06-247 各世代 TuMV 病情指数、抗性归类及抗性基因预测

Tab.5 Disease index of each generation and resistance classification and resistance gene prediction of 73×Guan291 and 73×06-247

组合 Combinations	世代 Generations	病情指数 Disease index	抗性归类 Resistance classification	抗、感单株比例 Resistant/ Susceptible	理论比例 Theoretical ratio
73×冠 291	F ₁	42.05	T	—	—
73×Guan291	F ₂	—	—	112:172	7:9
73×06-247	F ₁	56.55	S	—	—
	F ₂	—	—	103:300	1:3

从表 4 和表 5 可以看出,在杂交组合 73×冠 291 中,F₁ 51 个单株中出现了 1 级、3 级和 5 级 3 个病级,其中,以 3 级和 5 级为主,分别占总株数的 41.2%和 49%,病情指数为 42.05,属于耐病;F₂ 中除 0.1 级和 0.5 级外,其他病级均有出现,以 5 级和 7 级为主,分别占总株数的 29.6%和 26.8%,根据单株抗性归类标准,F₂ 抗、感单株数分别为 112 株

和 172 株,符合 7:9 的分离比例,因此,推测其抗性由 2 对隐性基因控制;在第 4 个杂交组合 73×06-247 中,F₁ 出现了 5 种病级(1 级、3 级、5 级、7 级和 9 级),但以 5 级为主,占 93.3%,F₁ 病情指数为 56.55,属于感病;F₂ 以 5 级和 7 级为主,分别占 33.3%和 37.2%,抗、感单株数分别为 103 株和 300 株,符合 1:3 的分离比例,因此,推测其抗性由 1 对

隐性基因控制。

3 结论与讨论

3.1 关于大白菜 TuMV 抗性遗传规律

本研究利用 2 个抗病材料 8407 和 73 分别与不同的感病材料配制组合,研究了其 TuMV 抗性遗传规律,有利于在大白菜育种中,利用上述材料进行 TuMV 抗性选择。研究结果表明,在组合 8407 和冠 291 中,抗性表现为单显性基因控制。但同样是以 8407 作亲本,当感病亲本为 06-247 时,则表现为由 1 对隐性基因控制。可见,同一个抗病材料,当感病亲本发生变化时,其抗性遗传也会有所变化。同样的现象在另一个抗病材料中也有发生,在抗病材料 73 和 06-247 组成的群体中,TuMV 抗性表现为由一对隐性基因控制,而在 73 和冠 291 组成的群体中,则表现为由 2 对隐性基因控制。以往的研究也报道过类似的结论。Yoon 等选用对 TuMV C1-C5 株系都产生抗性的自交系 0-2 为抗病材料,证明 TuMV-C4 和 TuMV-C5 的抗性遗传受 2 个隐性基因控制。1995 年 Suh 等^[6]选用同样的抗性材料 0-2,配合不同的感病材料表明,TuMV 的抗性遗传因株系或杂交组合的不同而表现为受 1 个或 2 个显性基因的控制。上述结果表明,大白菜抗 TuMV 遗传规律非常复杂,实际工作中应对所用材料进行具体分析和研究,以便更好地指导育种实践。

3.2 影响 TuMV 接种鉴定的几个主要因素

植物发病或不发病以及发病的程度,决定于寄主和病原物在外界条件影响下相互作用的结果^[12]。影响 TuMV 接种鉴定的因素主要有以下几个方面:第一,适宜的苗龄。过早接种容易造成植株在症状未能充分表现以前死亡,影响调查,接种时期太晚,苗子生长太大,抵抗力增强,不易发病,容易造成假抗性。一般以 2~3 片叶龄期接种为宜^[18]。刘琳^[19]对不结球白菜不同苗龄期接种 TuMV 与成株期抗性的相关性研究结果表明,三叶一心期接种,苗期抗病性与成株期抗病性的相关系数最高,最能反映成株期抗性,因此,认为三叶一心期为最佳接种时期。第二,适宜的毒源浓度。毒源浓度太低,会延迟发病;毒源浓度太高,不仅会造成病毒汁液的浪费,有时还容易导致假阳性,影响鉴定的准确性。刘栩平等^[18]研究结果表明,接种的最佳浓度以病叶汁液浓度稀释 2~8 倍为宜。对此,刘琳^[19]进行了更加细致的研究,结果表明,最佳接种浓度为 150 $\mu\text{g}/\text{mL}$ 。第三,适宜的温度条件。接种后的温度条件影响植株发病,温度太低,会延迟发病或不能充分发病,温度过

高,又会出现隐症,同样会影响鉴定。研究认为,TuMV 发病适宜的温度范围为 25~30℃,且观察期不少于接种后 18 d^[18]。第四,光照条件对 TuMV 发病的影响。研究表明,相对于光照强度,日照率对病毒发病的影响更大,因此,虽然光照强度不如夏季,但日照率相对较高的春季病毒病更容易发病^[18]。

参考文献:

- [1] 冯兰香,徐玲,刘佳,等.北京地区大白菜芜菁花叶病毒株系的鉴定[J].中国蔬菜,1988(12):23-26.
- [2] 谭其猛.蔬菜育种[M].北京:农业出版社,1980.
- [3] Provvidenti R. Evaluation of chinese cabbage cultivars from Japan and the People's Republic of China for resistance to turnip mosaic virus and cauliflower mosaic virus. J. Am[J]. Soc Hortic Sci,1980,105:571-573.
- [4] Leung H,Williams PH. Cytoplasmic male sterile Brassica campestris breeding lines with resistance to culbroot turnip mosaic and downy mildew[J]. Hort Science,1983,18(5):774-775.
- [5] 钮心恪.大白菜抗霜霉病、病毒病原始材料的筛选及抗性遗传的研究[J].中国蔬菜,1984(4):28-32.
- [6] Suh S K,Green S K, Park H G. Genetics of resistance to five strains of turnip mosaic virus in Chinese cabbage[J]. Euphytiea,1995,81:71-77.
- [7] 闰瑾琦.大白菜抗芜菁花叶病毒病基因的 RAPD 分子标记[D].北京:中国农业科学院蔬菜花卉研究所,2000.
- [8] Yoon J Y, Green S K,OPena R T. Inheritance of resistance to turnip mosaic virus in Chinese cabbage[J]. Euphytica,1993,69:103-108.
- [9] 韩和平.大白菜中与芜菁花叶病毒(TuMV)感病基因连锁的 AFLP 标记[J].中国农业科学,2004,37(4):539-544.
- [10] Rusholme R E, Higgins E, Walsh J A *et al.* Genetic control of broad-spectrum resistance to turnip mosaic virus in Brassica rapa (Chinese cabbage) [J]. Journal of General Virology, 2007, 88: 3177-3186.
- [11] Hughes S L, Green S K, Lydiate D J *et al.* Resistance to Turnip mosaic virus in Brassica rapa and B. napus and the analysis of genetic inheritance in selected lines[J]. Plant Pathol, 2002(51):567-573.
- [12] 鹿英杰.大白菜对 TuMV 抗性遗传规律的研究[J].黑龙江农业科学,1988(6):27-31.
- [13] 潘春清.大白菜 AFLP 遗传图谱构建及抗 TuMV-C3 的 QTL 分析[D].吉林:东北农业大学,2007.
- [14] 张晓伟,原玉香,王晓武,等.大白菜 DH 群体 TuMV 抗性的 QTL 定位与分析[J].园艺学报,2009,36(5):731-736.
- [15] 屈淑平,张彤,张俊华,等.大白菜抗 TuMV-C3 的 QTL 分析[J].东北农业大学学报,2009,40(11):33-37.
- [16] 张明,潘春清,张俊华,等.大白菜抗 TuMV-C4 的 QTL 分析[J].中国瓜菜,2011,24(2):1-5.
- [17] 李巧云,张志刚,成文华,等.利用 ELISA 方法鉴定大白菜 TuMV 抗性[J].科技导报,2009,27(1):42-45.
- [18] 刘栩平,刘元凯.大白菜对芜菁花叶病毒: TuMV 的抗病性鉴定和筛选方法研究[J].植物病理学报,1987,17(2):77-78.
- [19] 刘琳.不结球白菜芜菁花叶病毒病抗性机制及其遗传规律研究[D].南京:南京农业大学,2008.