

大白菜 TuMV 抗性的主基因+多基因混合遗传分析

钱 伟 张淑江 章时蕃 李 菲 张 慧 孙日飞*

(中国农业科学院蔬菜花卉研究所, 北京 100081)

摘 要: 以大白菜抗 TuMV 品种 BP8407 的高代自交系和感 TuMV 品种极早春的高代自交系, 抗 TuMV 品种二青的高代自交系和感 TuMV 品种春大将的高代自交系配制两个 F_2 群体。以 F_2 群体人工摩擦接种 TuMV-C4 后的 ELISA 鉴定的 P/N 值为抗性鉴定指标, 应用 P_1 、 P_2 、 F_1 、 F_2 4 个世代的数量性状主基因+多基因混合遗传分析方法, 分析了大白菜 TuMV 抗性的遗传规律。结果表明: 大白菜 TuMV 的抗性由 2 对主效基因控制, 遗传模型分别为 E-1、E-0, 主基因遗传率分别为 86.51%、77.64%。因此, 大白菜对 TuMV-C4 抗性符合 2 对主基因+多基因的遗传模式, 抗性遗传以主基因为主。

关键词: 大白菜; TuMV; 数量性状; 主基因+多基因混合遗传

中图分类号: S634.1 文献标识码: A 文章编号: 1000-6346 (2012) 12-0016-06

Genetic Analysis on Mixed Main Gene Plus Polyenes for TuMV Resistance in Chinese Cabbage [*Brassica campestris* L. ssp. *pekinensis* (Lour) Olsson]

QIAN Wei, ZHANG Shu-jiang, ZHANG Shi-fan, LI Fei, ZHANG Hui, SUN Ri-fei*

(Institute of Vegetables and Flowers, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China)

Abstract: The Chinese cabbage [*Brassica campestris* L. ssp. *pekinensis* (Lour) Olsson] crosses between TuMV resistant material BP8407 and susceptible material 'Jizaochun', and between TuMV resistant material 'Erqing' and susceptible material 'Chundajiang' were mechanically inoculated with TuMV-C4 isolate. The joint segregation analysis of P_1 , P_2 , F_1 and F_2 populations derived from these 2 crosses was used to study the inheritance in this paper. Each plant of the 4 populations mentioned above was further examined for its resistance to natural population of Chinese cabbage, according to its ELISA P/N per plant. The results indicated that the resistance was controlled by 2 additive-dominant-epistatic major-gene plus polygene. Major-gene heritability for the 2 crosses are 86.51% and 77.64%, respectively. Therefore, Chinese cabbage's resistance to TuMV-C4 accords with the 2 major genes plus polygene. The inheritance for TuMV resistance of Chinese cabbage may provide foundation for its mechanism, coarse and fine resistant gene mapping, resistance breeding and marker assisted selection to TuMV.

Key words: Chinese cabbage [*Brassica campestris* L. ssp. *pekinensis* (Lour) Olsson]; TuMV;

收稿日期: 2012-04-06; 接受日期: 2012-05-02

基金项目: 农业部园艺作物生物学与种质创制重点实验室项目, 中国农业科学院作物科学研究所中央级公益性科研院所基本科研业务费专项 (2060302-02-12), 现代农业产业技术体系建设专项 (CARS-25-A-01)

作者简介: 钱伟, 男, 博士研究生, 专业方向: 蔬菜遗传育种, E-mail: qian0wei@163.com

* 通讯作者 (Corresponding author): 孙日飞, 男, 研究员, 博士生导师, 专业方向: 蔬菜遗传育种, E-mail: rifei.sun@caas.net.cn

Quantitative trait; Mixed inheritance of major gene plus polygene

病毒病是大白菜〔*Brassica campestris* L. ssp. *pekinensis* (Lour) Olsson〕生产中的三大病害之一,严重影响大白菜的生产。经鉴定,芜菁花叶病毒(TuMV)是侵染大白菜的主要病原。我国大白菜生产受TuMV的混合株系感染,其中北京地区的主要株系为TuMV-C4,占分离物的45.2%(冯兰香等,1988)。当前研究结果表明,大白菜TuMV抗性遗传较复杂。Leung和Williams(1983)、钮心恪(1984)、曹光亮和曹寿椿(1995)、Suh等(1995)、Il-Yong Kim(1995)等研究认为大白菜对TuMV的抗性遗传受1对或2对显性基因控制,Yoon等(1993)则认为受2对隐性基因控制。阎瑾琦(2000)通过对F₂群体的研究表明,大白菜对TuMV-C4的抗性表现受1个显性基因控制。韩和平等(2004)亦通过对F₂群体的研究表明,大白菜对TuMV-C5的抗性表现为1对隐性基因控制。Zhang等(2008)通过大白菜DH群体对TuMV-C4抗性进行分析,得到了4个QTLs。张俊华等(2008)利用F₂群体对TuMV-C3的抗性进行分析,得到了4个QTLs。张晓伟等(2009)利用DH系对TuMV-C4抗性进行分析,得到了3个QTLs。

本试验利用P₁、P₂、F₁、F₂4个世代群体,通过苗期人工摩擦接种TuMV-C4株系,以酶联检测(ELISA)的P/N值为抗性鉴定指标,采用主基因+多基因混合模型分析法,初步研究大白菜TuMV抗性遗传规律,探讨大白菜TuMV抗性的遗传机制,为进一步了解大白菜TuMV抗性的遗传基础、抗性基因的定位克隆和分子标记辅助育种奠定基础。

1 材料与方法

1.1 材料

TuMV-C4毒源扩繁材料选用易感TuMV的芥菜材料Tendgreen,由英国华威大学的John Walsh惠赠。选用抗TuMV大白菜品种BP8407、二青的高代自交系,感TuMV大白菜品种极早春、春大将的高代自交系,2008年于中国农业科学院蔬菜花卉研究所构建两个杂交组合即BP8407×极早春、二青×春大将。2009年春播种F₁,人工授粉自交得到2个F₂分离群体,即B90503(BP8407×极早春)、B90524(二青×春大将)。2009年秋将B90503和B90524两个群体的P₁、P₂、F₁、F₂单株播于本所廊坊试验地防虫网室,三叶期时人工摩擦接种,20d后进行ELISA鉴定,其P/N值用于主基因+多基因混合遗传分析。

接种的TuMV毒源为TuMV-C4株系,由本所病理课题组提供。

TuMV-ELISA检测试剂盒及阳性对照购自美国Agdia公司。

1.2 方法

1.2.1 材料培养 B90503和B90524群体单株种植于本所廊坊试验地防虫网室的营养钵内,白天温度20~30℃,夜间15~19℃,及时浇水,定期防治蚜虫。

1.2.2 TuMV接种 TuMV接种的具体方法参考阎瑾琦(2000)、韩和平等(2004)、李巧云等(2009)的方法。在易感TuMV的芥菜Tendgreen三叶期接种TuMV-C4株系,进行毒源扩繁,接种20d后收集已发病的叶片以供进一步群体接种使用。

在大白菜三叶期(幼苗的第3片真叶充分展开)进行第1次接种。接种时,取扩繁的Tendgreen上的新鲜病叶1g,放入高温灭菌过的研钵中,加入磷酸盐缓冲液(0.05 mol·L⁻¹, pH 7.0)5 mL,研磨成浆,用双层纱布滤出病毒汁液,立即用于人工摩擦接种。人工摩擦接种时,先在待鉴定植株(第2和第3片叶)正面均匀喷撒少许金刚砂,左手托住叶背,右手食指沾病毒汁液在叶面轻轻往返摩擦2~4次,随后立即用清水冲洗叶面,遮荫24 h。在第1次人工摩擦接种1~2d后再重复接种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 20~22 ℃, 21 d 后进行 TuMV 抗性鉴定。

1.2.3 ELISA 检测 人工摩擦接种 21 d 后, 取大白菜植株的心叶, 采用 ELISA 方法检测病毒的含量, 进行抗病性鉴定。TuMV-ELISA 鉴定方法参考韩和平等 (2004)、李巧云等 (2009) 的方法, 详细步骤及过程参照 TuMV-ELISA 检测试剂盒内的说明书。

ELISA 检测结果的 P/N 值, 一般可作为植株抗病判断标准。ELISA 结果采用酶标仪 (BioTek, ELx800808) 测定法进行检测, 通过 405 nm 下各孔的 OD 值进行测定植株内病毒的含量, 并计算 P/N 值: 临界值 $(P/N) = (\text{样品 OD} - \text{空白 OD}) / (\text{阴性 OD} - \text{空白 OD})$ 。阴性对照为仅用磷酸盐缓冲液接种的植株 (韩和平等, 2004; 李巧云等, 2009)。

1.2.4 主基因+多基因混合遗传模型分析 P_1 、 P_2 、 F_1 和 F_2 或 $F_{2:3}$ 4 个世代的主基因+多基因混合遗传模型分析软件来自南京农业大学 (章元明等, 2000), 分析原理及方法参考盖钧铭等 (2003) 的方法。

2 结果与分析

2.1 P_1 、 P_2 、 F_1 和 F_2 ELISA 检测的 P/N 值的次数分布

B90503 群体 (P_1 , BP8407; P_2 , 极早春) 和 B90524 群体 (P_1 , 二青; P_2 , 春大将) 中, 亲本 BP8407、二青抗病, ELISA 检测的 P/N 值基本为 0 (图 1, 2); 亲本极早春和春大将感病, 其病毒含量比较高, ELISA 检测的 P/N 值 > 21 (图 1, 2); B90503- F_1 、B90524- F_1 均感病, 其病毒含量较高, ELISA 检测的 P/N 值 > 21 (图 1, 2); B90503- F_2 、B90524- F_2 群体分离, P/N 值均呈多峰分布 (图 3, 4), 故大白菜 TuMV 抗性的表型可能由主基因和微效多基因共同控制。

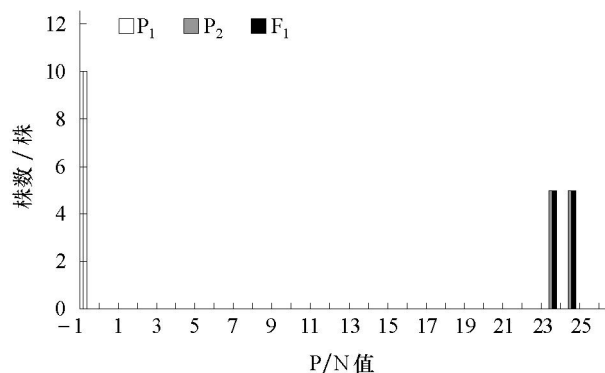


图 1 B90503 群体中 P_1 、 P_2 和 F_1 的 P/N 值分布图

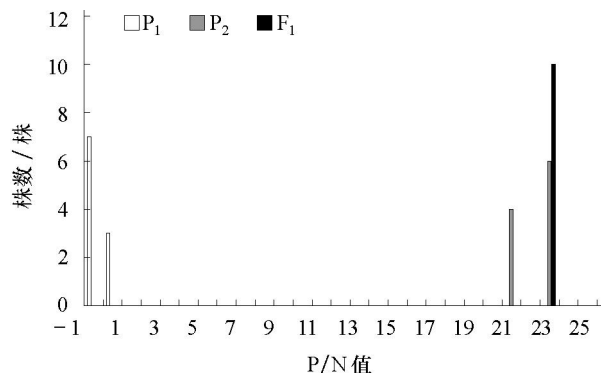


图 2 B90524 群体中 P_1 、 P_2 和 F_1 的 P/N 值分布图

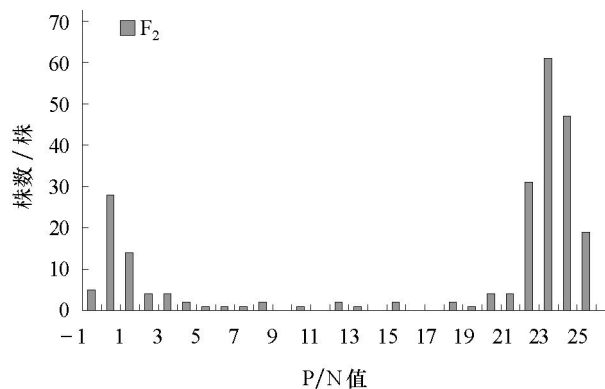


图 3 B90503 群体中 F_2 的 P/N 值分布图

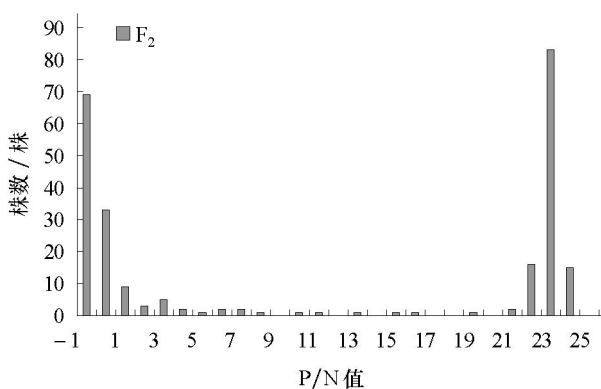


图 4 B90524 群体中 F_2 的 P/N 值分布图

2.2 大白菜 TuMV 抗性的遗传分析

利用四世代联合分离分析方法, 采用 EM 算法 (Zhang et al., 2003) 计算出 ELISA 检测的 P/N 值 5 类 24 种遗传模型的 AIC 值 (表 1、2)。AIC 值小的遗传模型为可能最佳模型。选择 AIC 值最小的 4 个模型, 作为备选模型, 用 U_1^2 、 U_2^2 、 U_3^2 、 nW^2 和 Dn 5 个统计量进行适合性检验, 以选择最优遗传模型。

对 ELISA 检测的 P/N 值进行遗传模型分析, B90503 群体中 AIC 值较低的模型为 E-1、E-0、B-1、E-5; B90524 群体中 AIC 值较低的模型为 B-1、E-0、E-1、D-0。在各群体模型适合性检验中, 选择统计量差异显著最少的模型, 将其作为较适合的遗传模型。通过适合性检验 (表 3、4) 可以看出, B90503 群体较适合模型为 E-1 模型, 即 2 对加性-显性-上位性主基因+加性-显性多基因模型, B90524 群体较适合模型为 E-0 模型, 即 2 对加性-显性-上位性主基因+多基因模型。

B90503 群体 E-1 模型和 B90524 群体 E-0 模型的一阶参数最小二乘估计值和二阶参数估计值见表 5。从二阶遗传参数来看, B90503 群体中, F_2 群体主基因遗传率为 86.51%; B90524 群体中, F_2 群体主基因遗传率为 77.64%。因此, 本试验中大白菜 TuMV 抗性以主基因遗传为主。

表 1 B90503 群体联合分离分析的遗传模型及其 AIC 值

模型	AIC	模型	AIC
A-1	1 459.614 624	B-1	1 322.608 765
A-2	1 983.645 996	B-2	1 450.296 631
A-3	2 025.712 524	E-0	1 290.423 584
A-4	1 499.655 518	E-1	1 222.409 302
D-0	1 383.216 309	E-3	1 661.961 304
D-1	1 381.276 733	E-4	1 820.480 591
D-2	1 831.281 616	E-5	1 373.278 442
D-3	1 379.276 733	E-6	1 823.292 725
D-4	1 831.291 870		

表 2 B90524 群体联合分离分析的遗传模型及其 AIC 值

模型	AIC	模型	AIC
A-1	1 558.056 152	B-1	1 331.224 609
A-2	1 991.471 558	B-2	1 557.496 460
A-3	2 056.943 848	B-3	1 991.444 336
A-4	1 557.644 043	B-4	2 127.749 512
D-0	1 495.622 559	B-5	2 053.898 926
D-1	1 514.052 002	E-0	1 360.401 367
D-2	2 041.048 096	E-1	1 370.544 312
D-3	2 041.057 617	E-2	1 509.482 422
D-4	2 041.058 228	E-3	1 808.377 686
C-0	1 981.786 987	E-4	2 026.125 977
C-1	2 039.049 194	E-5	1 504.740 112

表 3 B90503 遗传模型的适合性检验

模型	世代	统计量				
		U_1^2	U_2^2	U_3^2	nW^2	Dn
E-1	P ₁	0.031 (0.860 5)	1.102 (0.293 8)	12.381 (0.000 4) *	0.778 0*	0.504 2 (n=10, CD _(0.05) =0.480 8) *
	P ₂	0.041 (0.838 7)	0.054 (0.816 1)	2.955 (0.085 6)	0.314 7	0.370 0 (n=10, CD _(0.05) =0.480 8)
	F ₁	0.005 (0.945 6)	0.778 (0.377 9)	14.375 (0.000 1) *	0.482 7*	0.421 7 (n=10, CD _(0.05) =0.480 8)
	F ₂	0.008 (0.930 4)	0.024 (0.877 9)	0.076 (0.782 2)	0.083 0	0.054 2 (n=241, CD _(0.05) =0.088 0)
E-0	P ₁	0.000 (1.000 0)	0.779 (0.377 6)	12.458 (0.000 4) *	0.775 3*	0.488 1 (n=10, CD _(0.05) =0.480 8) *
	P ₂	0.000 (1.000 0)	0.189 (0.663 7)	3.026 (0.082 0)	0.313 6	0.352 6 (n=10, CD _(0.05) =0.480 8)
	F ₁	0.000 (1.000 0)	0.906 (0.341 1)	14.502 (0.000 1) *	0.484 0*	0.416 0 (n=10, CD _(0.05) =0.480 8)
	F ₂	0.110 (0.739 6)	0.004 (0.948 5)	1.059 (0.303 4)	0.451 8	0.115 2 (n=241, CD _(0.05) =0.088 0) *
B-1	P ₁	1.345 (0.246 1)	3.564 (0.059 1)	9.359 (0.002 2) *	0.924 5*	0.601 7 (n=10, CD _(0.05) =0.480 8) *
	P ₂	1.526 (0.216 7)	0.443 (0.505 7)	4.501 (0.033 9) *	0.448 8	0.469 2 (n=10, CD _(0.05) =0.480 8)
	F ₁	0.013 (0.909 4)	0.139 (0.709 4)	3.730 (0.053 4)	0.240 6	0.316 2 (n=10, CD _(0.05) =0.480 8)
	F ₂	0.000 (0.982 2)	0.016 (0.899 8)	0.348 (0.555 1)	0.125 8	0.068 6 (n=241, CD _(0.05) =0.088 0)
E-5	P ₁	0.004 (0.949 1)	0.673 (0.412 1)	12.448 (0.000 4) *	0.775 7*	0.493 9 (n=10, CD _(0.05) =0.480 8) *
	P ₂	0.005 (0.941 2)	0.256 (0.613 1)	3.016 (0.082 4)	0.313 8	0.359 2 (n=10, CD _(0.05) =0.480 8)
	F ₁	0.001 (0.980 3)	0.951 (0.329 4)	14.485 (0.000 1) *	0.483 9*	0.418 2 (n=10, CD _(0.05) =0.480 8)
	F ₂	0.182 (0.669 8)	0.000 (0.983 8)	2.467 (0.116 3)	1.350 0*	0.176 3 (n=241, CD _(0.05) =0.088 0) *

注: *表示差异显著 ($\alpha=0.05$), nW^2 的 5% 显著值为 0.461, U_1^2 、 U_2^2 和 U_3^2 括号内数字为理论分布值; 下表同。

表 4 B90524 遗传模型的适合性检验

模型	世代	统计量				
		U_1^2	U_2^2	U_3^2	nW^2	Dn
B-1	P ₁	0.180 (0.671 7)	0.648 (0.420 7)	2.494 (0.114 3)	0.318 8	0.373 2 ($n=10$, $CD_{(0.05)}=0.480 8$)
	P ₂	0.798 (0.371 8)	0.003 (0.952 8)	10.384 (0.001 3)*	0.760 2*	0.544 4 ($n=10$, $CD_{(0.05)}=0.480 8$)*
	F ₁	4.842 (0.027 8)*	4.908 (0.026 7)*	0.115 (0.734 4)	0.620 8*	0.473 7 ($n=10$, $CD_{(0.05)}=0.480 8$)
	F ₂	0.120 (0.728 5)	0.275 (0.600 2)	0.566 (0.451 8)	0.962 8*	0.129 1 ($n=249$, $CD_{(0.05)}=0.086 5$)*
E-0	P ₁	0.294 (0.587 9)	0.052 (0.819 4)	1.406 (0.235 7)	0.421 5	0.459 2 ($n=10$, $CD_{(0.05)}=0.480 8$)
	P ₂	0.000 (0.999 5)	0.728 (0.393 6)	11.662 (0.000 6)*	0.572 4*	0.447 1 ($n=10$, $CD_{(0.05)}=0.480 8$)
	F ₁	0.156 (0.692 6)	1.369 (0.241 9)	9.919 (0.001 6)*	0.429 0	0.433 0 ($n=10$, $CD_{(0.05)}=0.480 8$)
	F ₂	0.237 (0.626 4)	0.320 (0.571 4)	0.143 (0.705 2)	1.059 7*	0.125 7 ($n=249$, $CD_{(0.05)}=0.086 5$)*
E-1	P ₁	0.010 (0.918 8)	0.001 (0.970 2)	0.296 (0.586 4)	0.360 6	0.405 5 ($n=10$, $CD_{(0.05)}=0.480 8$)
	P ₂	1.604 (0.205 3)	0.261 (0.609 3)	8.185 (0.004 2)*	0.719 8*	0.546 5 ($n=10$, $CD_{(0.05)}=0.480 8$)*
	F ₁	0.444 (0.505 3)	2.159 (0.141 7)	10.878 (0.001 0)*	0.463 4*	0.462 8 ($n=10$, $CD_{(0.05)}=0.480 8$)
	F ₂	0.600 (0.438 4)	0.875 (0.349 5)	0.549 (0.458 8)	1.092 9*	0.123 8 ($n=249$, $CD_{(0.05)}=0.086 5$)*
D-0	P ₁	0.294 (0.587 9)	0.052 (0.819 4)	1.406 (0.235 7)	0.421 5	0.459 2 ($n=10$, $CD_{(0.05)}=0.480 8$)
	P ₂	0.000 (0.999 5)	0.728 (0.393 6)	11.662 (0.000 6)*	0.572 4*	0.447 1 ($n=10$, $CD_{(0.05)}=0.480 8$)
	F ₁	0.156 (0.692 6)	1.369 (0.241 9)	9.919 (0.001 6)*	0.429 0	0.433 0 ($n=10$, $CD_{(0.05)}=0.480 8$)
	F ₂	0.345 (0.556 9)	0.183 (0.668 6)	0.317 (0.573 6)	1.876 7*	0.150 7 ($n=249$, $CD_{(0.05)}=0.086 5$)*

表 5 遗传模型的遗传参数估计值

群体	模型	一阶参数	估计值	二阶参数	估计值	群体	模型	一阶参数	估计值	二阶参数	估计值
B90503	E-1	$m (ml)$	11.857 026	σp^2	97.706 56	B90524	E-0	$m (ml)$	11.606 155	σp^2	130.476 9
		da	-9.118 399	σe^2	0.182 84			m^2	25.672 924	σe^2	0.358 8
		db	2.377 423	σmg^2	84.527 51			m^3	11.104 819	σmg^2	101.305 9
		ha	6.173 822	σpg^2	12.996 20			m^4	11.913 809	σpg^2	28.812 1
		hb	-0.067 974	$hmg^2/\%$	86.511 60			da	-11.586 160	$hmg^2/\%$	77.642 8
		i	0.067 973	$hpg^2/\%$	13.301 30			db	-0.000 016	$hpg^2/\%$	22.082 2
		jab	-2.377 423					ha	-0.000 018		
		jba	-7.631 447					hb	-0.000 019		
		l	5.156 628					i	0.000 016		
		$[d]$	-5.259 754					jab	0.000 017		
		$[h]$	1.238 21					jba	-11.586 120		
								l	-1.828 450		

注: m , 群体均方; da , 第 1 对主基因的加性效应; ha , 第 1 对主基因的显性效应; db , 第 2 对主基因的加性效应; hb , 第 2 对主基因的显性效应; $[d]$, 多基因加性效应; $[h]$, 多基因的显性效应; σp^2 , 表型方差; σpg^2 , 多基因方差; σmg^2 , 主基因方差; σe^2 , 环境方差; hmg^2 , 主基因遗传率; hpg^2 , 多基因遗传率。

3 结论与讨论

以往的大白菜 TuMV 抗性鉴定多采用生物学目测观察法, 该方法虽然简单易行、成本低, 但其检测速度慢, 受季节限制, 获得检测结果所需时间长, 灵敏度比较低 (施曼玲和周雪平, 2000; 李巧云 等, 2009)。大白菜 TuMV 抗性遗传分析, 若采用目测分级进行鉴定, 由于人为原因等可能存在误差, 不能准确的鉴定植株的抗感类型, 尤其对于耐病植株不能给出准确的鉴定。基于抗原—抗体特异性反应原理的 ELISA 方法直接检测人工摩擦接种后植株体内的病毒水平, 操作简单、客观, 可以用于分离群体的抗病性鉴定 (李巧云 等, 2009)。

四世代遗传模型是章元明等 (2000)、盖钧镒等 (2003)、Zhang 等 (2003) 提出的, 主要用于分析大豆等自交作物。本试验采用的亲本材料均是高代自交系, F₁ 人工授粉自交得到 F₂ 群体, 首次利用四世代遗传模型对大白菜进行遗传模型分析、探讨。利用 ELISA 检测的 P/N 值为抗性

鉴定指标进行遗传分析, 对大白菜 TuMV 抗性遗传规律进行探讨, 得出大白菜 TuMV 抗性由主基因控制, 相对于分级鉴定分析法更准确。

本试验对 B90503 和 B90524 两个群体的 TuMV 抗性进行四世代遗传模型分析得出: TuMV-C4 抗性是由 2 对主基因控制, 其主基因遗传率分别为 86.51% 和 77.64%, 表现出较高的遗传力, 可以在早期进行抗性选择。根据 ELISA 推测的 P/N 值的次数分布图, 可以看出两个群体中均有明显的多峰, 故其存在 1 对或 2 对主基因控制, 其与四世代遗传模型分析结果一致。大白菜对 TuMV 抗性性状存在相似的遗传规律, 呈明显的主基因效应。Zhang 等 (2008) 利用 DH 群体得到了 TuMV-C4 抗性的 4 个 QTLs (苗期 58.2%, 14.7%; 成株期 48.5%, 32.0%), 张俊华等 (2008) 利用 F₂ 群体得到了 TuMV-C3 抗性的 4 个 QTLs (29.05%、16.75%、8.35%、6.25%), 张晓伟等 (2009) 利用 DH 群体得到了 TuMV-C4 抗性的 3 个 QTLs (21.9%、10.5%、14.5%)。当前研究皆表明: 大白菜对 TuMV 抗性性状存在明显的主基因效应。II-Yong Kim (1995) 曾经采用同一种抗病亲本 (O-2) 和不同的感病亲本 (SE, SS) 配制群体进行研究, 发现两个群体的遗传规律不相同, 故同一抗病亲本上可能存在着多个不同的抗性位点, 同一抗病亲本对 TuMV 的抗性遗传规律亦受不同的感病亲本的影响。因此, 在 TuMV 抗性育种中, 可以对抗性性状进行早期选择, 在分子标记辅助选择育种中可以聚合多个抗病位点, 从而得到综合抗性材料, 进行品种选育。

参考文献

- 曹光亮, 曹寿椿. 1995. 不结球白菜抗病育种研究. 南京农业大学学报, 18 (1): 106-108.
- 冯兰香, 徐玲, 刘佳. 1988. 北京地区大白菜芜菁花叶病毒株系的鉴定. 中国蔬菜, (4): 23-25.
- 盖钧镒, 章元明, 王建康. 2003. 植物数量性状遗传体系. 北京: 中国科学出版社: 169-223.
- 韩和平, 孙日飞, 张淑江, 李菲, 章时蕃, 钮心恪. 2004. 大白菜中与芜菁花叶病毒 (TuMV) 感病基因连锁的 AFLP 标记. 中国农业科学, 37 (4): 539-544.
- 李巧云, 张志刚, 成文华, 赵智中. 2009. 利用 ELISA 方法鉴定大白菜 TuMV 抗性. 科技导报, 27 (1): 42-45.
- 钮心恪. 1984. 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. 中国蔬菜, (4): 28-32.
- 施曼玲, 周雪平. 2000. 植物病毒的诊断技术. 微生物学通报, 27 (2): 149-151.
- 阎瑾琦. 2000. 大白菜抗芜菁花叶病毒的 RAPD 分子标记 [硕士论文]. 北京: 中国农业科学院.
- 张俊华, 屈淑平, 崔崇士. 2008. 大白菜抗芜菁花叶病毒的 QTL 分析. 植物病理学报, 38 (2): 178-184.
- 张晓伟, 原玉香, 王晓武, 孙日飞, 武剑, 谢从华, 蒋武生, 姚秋菊. 2009. 大白菜 DH 群体 TuMV 抗性的 QTL 定位与分析. 园艺学报, 36 (5): 731-736.
- 章元明, 盖钧镒, 张孟臣. 2000. 利用 P₁、P₂、F₁ 和 F₂ 或 F_{2:3} 世代联合的数量性状分离分析. 西南农业大学学报, 22 (1): 6-9.
- Leung H, Williams P H. 1983. Cytoplasmic male sterile *Brassica campestris* breeding lines with resistance to culbroot, turnip mosaic, and downy mildew. Horticultural Science, 18 (5): 774-775.
- Suh S K, Green S K, Park H G. 1995. Genetics of resistance to five strains of turnip mosaic virus in Chinese cabbage. Euphytica, 81 (1): 71-77.
- Yoon J Y, Green S K, Opena R T. 1993. Inheritance of resistance to turnip mosaic virus in Chinese cabbage. Euphytica, 69: 103-108.
- Zhang F L, Wang M, Liu X C, Zhao X Y, Yang J P. 2008. Quantitative trait loci analysis for resistance against Turnip mosaic virus based on a doubled-haploid population in Chinese cabbage. Plant Breeding, 127: 82-86.
- Zhang Y M, Gai J Y, Yang Y H. 2003. The EIM algorithm in the joint segregation analysis of quantitative traits. Genetics Research, 81 (2): 157-163.
- II-Yong Kim. 1995. Genetics and screening of resistance to turnip mosaic virus in Chinese cabbage [*Brassica campestris* spp. *pekinensis*: (Master thesis)]. Korea: Seoul National University: 31-34.