

十字花科蔬菜抗黑腐病育种研究进展

张黎黎^{1,2}, 刘玉梅^{2,*}, 田自华¹, 方智远², 杨丽梅², 庄木², 张扬勇²,
李占省², 舒金帅²

(¹ 内蒙古农业大学农学院, 呼和浩特 010018; ² 中国农业科学院蔬菜花卉研究所, 北京 100081)

摘要: 综述了十字花科蔬菜黑腐病病原菌的生物学特性和致病机理、病原菌的鉴定方法与生理小种划分、黑腐病接种方法和抗性鉴定方法、植物抗病性与生理生化指标变化、黑腐病抗性的遗传与抗病基因研究、抗源材料的筛选及抗病育种等研究进展, 探讨了今后应加强研究的问题。

关键词: 十字花科蔬菜; 黑腐病; 抗性; 育种

中图分类号: S 63

文献标识码: A

文章编号: 0513-353X (2012) 09-1727-12

Advances of Research on Breeding of Resistance to Black Rot in Crucifer

ZHANG Li-li^{1,2}, LIU Yu-mei^{2,*}, TIAN Zi-hua¹, FANG Zhi-yuan², YANG Li-mei², ZHUANG Mu²,
ZHANG Yang-yong², LI Zhan-sheng², and SHU Jin-shuai²

(¹ College of Agronomy, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot 010018, China; ² Institute of Vegetables and Flowers, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China)

Abstract: Advance in the crucifers black rot disease pathogen biological characteristics and pathogenic mechanism, pathogen identification method and physiological races of division, black rot inoculation method and identification method of resistance, plant disease resistance and the changes of physiological and biochemical indexes, black rot resistant heredity and resistance gene research, the screening of resistant materials and the breeding of disease-resistant have been reviewed in this paper. Meanwhile, the problems present were also discussed and prospects of breeding for black rot resistance in the future.

Key words: crucifer; black rot; resistance; breeding

十字花科蔬菜黑腐病是由野油菜黄单胞菌野油菜致病变种 [*Xanthomonas campestris* pv. *campestris* (Pam.) Dowson] 引起的 (Williams et al., 1972), 20 世纪 50 年代末最先发生在中国华北地区, 到 80 年代全国普遍发生, 危害逐年加重 (樊护民, 1989), 不但造成减产, 而且严重影响蔬菜的品质, 并且扩展感染了十字花科以外的多种蔬菜 (李树德, 1995)。

黑腐病主要发生在秋季, 平均气温 15 ~ 21 °C, 十字花科重茬, 多雨时节, 地势低排水不良, 早播, 虫害重的地块发病严重。常规的药剂防治方法不但消耗大量的人力和财力, 且收效甚微。提高作物自身的抗病能力, 培育抗病品种无疑是防治黑腐病最有效的途径。前人在十字花科蔬菜抗黑

收稿日期: 2012-07-21; **修回日期:** 2012-09-03

基金项目: 国家大宗蔬菜产业技术体系项目 (CARS-25-A); 农业部园艺作物遗传改良重点开放实验室项目

* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: liuym@mail.caas.net.cn; Tel: 010-82108756)

腐病育种研究中开展了大量工作,取得了一些研究进展。

1 黑腐病病原菌的生物学特性和致病机理

野油菜黄单胞菌野油菜致病变种 *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* (简称 Xcc) 为短杆菌,革兰氏染色阴性,细胞大小为 $(0.4 \sim 0.5) \mu\text{m} \times (0.7 \sim 3.0) \mu\text{m}$,单极生鞭毛,菌体单生或链生,有荚膜,无芽孢。在 PDA 培养基上初期呈淡黄色,后期变蜡黄色,形成粘稠状近圆形菌落。生长最适温度 $23 \sim 30^\circ\text{C}$,最高 39°C ,最低 5°C ,致死温度 51°C ,最适湿度为 $80\% \sim 100\%$ (Swings & Civerolo, 1993),在干燥环境下仍可存活 12 个月 (Massomo et al., 2004),最适 pH 6.4。

黑腐病病原菌在适宜的温湿度条件下通过水孔和伤口侵入植物,能迅速进入维管束,在质外体空间增殖,分泌 β -甘露聚糖酶,羧甲基纤维素酶和 β -半乳糖苷酶,作用于寄主细胞壁 (罗宽, 1983),产生大量的胞外多糖、黄原胶 (xanthan) (欧杰 等, 2003)。增殖的病菌和产生的多糖堵塞木质部导管,进而限制了水分的运输,形成“V”字型病斑,随病斑扩大,叶脉也会变黑,故称为黑腐病。黑腐病病原菌的侵染往往会导致其他病菌的再侵染发生,从而造成病害的大流行。种子带菌是黑腐病传播的主要方式,对种子进行处理可起到控制黑腐病病原菌传播的效果。Bandyopadhyay 和 Chattopadhyay (1985) 认为黑腐病的作用点在水孔区域,其发生与环境的湿度有很大关系。在适合的温度范围内湿度越高黑腐病发病越快 (李明远和武东繁, 1995)。

2 病原菌的鉴定方法与生理小种划分

病原细菌的鉴定方法很多,比较传统的方法有形态学、生理学和生态特征鉴定,而血清学试验、噬菌体分型、氨基酸顺序、蛋白质分析和分子杂交等都是较新的鉴定方法 (陶文沂, 1997)。随着计算机和分子生物学领域先进技术的快速发展,快速鉴定和自动化分析技术取得了突破性进展,一系列商品化自动鉴定系统相继推出并在应用中取得了理想效果,其中细胞脂肪酸分析的 MIDI 系统、碳源利用分析的 BIOLOG 系统与 DNA 序列分析的 16S rRNA 基因进化发育系统已经成为国际上细菌多相分类鉴定常用的技术手段 (Raphailong et al., 1997; Paboo & Gealt, 1998; Kim et al., 2004)。MIDI 系统是对组成相对稳定的磷脂脂肪酸进行气相色谱分析来鉴定微生物的种属,指示的是微生物群落中“存活”的群体 (章家思 等, 2004),可通过单次试验准确地将微生物鉴定到种 (王秋红 等, 2007)。BIOLOG 系统是依据细菌利用碳源进行呼吸作用时形成的特征性反应模式或“指纹图谱”与数据库中菌株特征数据进行匹配,来确定其属或种的分类地位 (程池 等, 2006)。细菌的 16S rDNA 有多个高度保守区段,可设计通用引物来扩增 16S rDNA 片段,16S rDNA 还含有可变区,根据可变区的差异可以区分不同属的细菌,但无法准确鉴定到种 (Sogin & Gunderson, 1987; Lee et al., 1997)。

黑腐病病原菌几乎能侵染所有十字花科植物,因而生理小种的分化也十分复杂 (表 1)。有关 1、4 和 6 号生理小种的报道是最为频繁的 (Vicente, 2004)。目前国际上常用的是 Vicente 等 (2001) 的生理小种划分标准。中国在黑腐病病原菌致病力分化方面研究较多。李经略等 (1990) 对采自北京、重庆、哈尔滨、陕西杨凌的黑腐病病原菌进行研究,发现各地区的病原菌致病力有明显的分化,以陕西杨凌分离的 YL-1 和 YL-2 致病力最强。王述彬和王元珪 (1992) 对南京、苏州、常州等地的黑腐病病原菌的致病性进行研究发现,常州的病菌致病力最弱,接种后发病率不足 50%,其他各地病菌发病率均在 80% 以上。张玉勋和徐月军 (1999) 对 7 个萝卜黑腐病病原菌的致病力进行研究发现,不同菌株的致病力强弱差异较大,其中 x-6A 和 x-h-v 菌株的致病力最强,以 x-6A 为菌源,发现在不同的栽培品种间有致病型分化现象。芦燕 (2008) 将采自陕西省不同地区的 35 个大白菜黑腐

病病原菌菌株接种在不同抗性的植物上，根据植物的抗病性反应将 35 个菌株划分为 I ~ VI 类致病型。翟文慧等（2010）从我国 11 个地区收集黑腐病样，分离后选择代表性菌株 61 株进行鉴定，均为 *Xcc*，生理小种 1 占 54.1%，生理小种 4 占 36.1%，生理小种 3 占 6.6%，未发现生理小种 2、5 和 6；我国北方地区生理小种 1 和 4 所占比例相近，南方、沿海和西南地区以生理小种 1 为主。

表 1 黑腐病病原菌生理小种划分标准比较
Table 1 The classification standard of black rot physiological races of comparison

参考文献 Reference	生理小种划分标准 Classification standard of physiological races											
	0	1			2	3	4	5	6	7	8	9
		1a	1b	1c								
Kamoun et al., 1992	+		+		+	+	+	-	-	-	-	-
Vicente et al., 1998	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-
Vicente et al., 2001	-		+		+	+	+	+	+	-	-	-
Fargier & Manceau, 2007	-		+		+	+	+	+	+	+	+	+
Jensen et al., 2010	-		+		-	-	+	+	+	+	-	-

注：+ 为划分标准，- 为非划分标准。
Note: + is the classification standard, - is non-standard of classification.

3 接种黑腐病病原菌的方法和对黑腐病抗性的鉴定方法

对黑腐病抗性鉴定常用接种方法有种子侵染接种(Bain, 1952)、幼苗期剪叶接种(吴国顺, 1994)、幼苗期喷雾接种(张玉勋 等, 2000)、针刺接种(吴国顺, 1994)、叶脉接种(吴国顺, 1994)、水孔接种(龚静 等, 2001)、吐水法(肖崇刚, 1994)和离体叶法(Jun et al., 1991)等 10 余种接种方法。

种子侵染接种较受国外学者青睐, Bain(1952)首先通过此法筛选出了‘富士早生’和‘Hugenot’两个甘蓝品种, 但此法条件难以控制, 受影响因素也较多。幼苗期剪叶接种和喷雾接种是国内外均采用方法。喷雾接种后, 病原菌在水孔处繁殖, 通过水孔侵入, 不仅能鉴定寄主抗扩展能力, 还能反映抗侵入特性, 较剪叶法更能全面地反映寄主所具有的抗病性。有试验表明, 剪叶接种后, 各材料间抗性差异小, 群体表现为感病, 与田间成株期抗病性不一致(李永镐和徐丽波, 1990)。伤口接种在抗病和感病植株上均形成“V”字型病斑, 而水孔接种只在感病品种上形成“V”字形病斑, 在抗病品种上则形成坏死型病斑(Staub & Williams, 1972)。而后许多研究也证实了这一点(肖崇刚, 1994; 张玉勋 等, 2000)。

幼苗期喷雾接种由于侵入途径的局限, 常出现菌体不能进入水孔的现象, 造成感病品种也不发病(李永镐和徐丽波, 1990; 肖崇刚, 1994)。发病与保湿关系密切, 在保湿条件下, 病菌悬液不会在短期变干, 菌体能通过水膜进入水孔; 而在不保湿条件下, 菌体还未进入水孔可能已经变干, 使细菌不能侵入植株, 出现漏接现象。吐水接种法是病原菌通过吐水水滴进入水孔, 能真实反映病原菌的侵入方式, 但此方法费时费力。在大量品种筛选中可采用喷雾法初选, 用吐水法复选(肖崇刚, 1994)。此外, 叶脉接种比水孔接种具有更高的发病率(Staub & Williams, 1972)。离体接种易操作, 不受季节时间限制和外界环境影响(简元才和钉贯靖久, 1994)。王超等(2000)在甘蓝黑腐病研究中对比了 5 种接种方法, 认为离体剪叶法更适用于甘蓝黑腐病的苗期鉴定。目前有关离体接种的研究较少, 其前景广阔。

植物抗病性鉴定的方法很多, 可以在群体、个体、组织乃至细胞和分子水平进行鉴定, 一般根据病症、侵染类型、流行病学标准和产量等不同的要求进行鉴定(马唯雷, 1992)。对黑腐病抗性的快速鉴定方法主要有活体子叶法、离体子叶法和离体叶片法。活体子叶的发病时间慢, 统计时间长,

后期可能由于植株生长、子叶衰败对病情统计有所影响。离体子叶由于不再供给子叶营养，黑腐病则有充足的养分，发病时间较活体子叶快，受环境因素影响小，能较好地反映抗性，统计时间较短，但子叶的生理活性不同于成株期叶片，可能对其抗性鉴定有所影响。离体叶片的面积小，容易控制，对温度、菌液浓度反应敏感，短期内就可统计结果，方便快捷（卢燕，2008）。通常因试验材料不同，其抗性鉴定方法亦不同，因此对不同抗性鉴定方法的结果的一致性存在争议。

4 植物对黑腐病的抗性及其生理生化指标的变化

植物受到病原菌侵染后，在抗病机制的作用下会发生一系列独特的生理生化指标变化。彭锐（2003）在“高抗”、“抗病”、“耐病”和“感病”4类甘蓝品种中分别取材，进行黑腐病病原菌接种和不接种处理，分别测定其SOD、POD、EC值和可溶性糖含量，结果表明，“抗病”品种比“感病”品种保持了较高的酶活性，电导率低，可溶性糖含量降幅较小。吴晓丽等（2005）以两个黑腐病抗性不同的花椰菜为材料进行研究发现，抗病品种干物质积累的降幅明显低于感病品种，这与Kingsley等（1992）的研究结论一致。但可溶性糖含量是抗病品种的增幅低于感病品种；接种后抗病品种叶片的可溶性蛋白含量逐渐降低，IAA含量升高，而感病品种可溶性蛋白含量增加，ABA含量降低，这与其他作物上的研究结果（Arnon，1949；Bradford，1976；Vanderplank，1984）一致。2010年，吴晓丽等（2010）在对花椰菜幼苗叶片超微结构的研究中发现，黑腐病病原菌侵染后，叶片细胞质壁分离，质膜断裂，叶绿体变形，片层结构零乱，线粒体膜破坏，最后膜系统破坏，细胞器解体，细胞死亡；但抗病材料叶绿体膜系统受损较晚且程度较轻，比感病品种的膜系统更能抵抗黑腐病病原菌的破坏。

5 抗黑腐病性状遗传规律研究

植物抗病性遗传不仅取决于植物本身的基因型，还与病原菌的基因型有关，是寄主和病原菌互作的结果。同时，对黑腐病的抗性具有遗传多样性（赵新亮和马强，2006；李广军等，2008；张月娟等，2008），研究结果不尽相同。现对目前取得的研究成果进行总结（表2）。总结研究结果发现，

表 2 十字花科蔬菜抗黑腐病性状的遗传规律研究
Table 2 The law of black rot resistant inheritance in crucifer

参考文献 Reference	试验材料 Experimental material	研究结论 Conclusion
Bain, 1955	甘蓝 Cabbage	抗性受一个或多个显性基因控制
Vicente et al., 2002	甘蓝, 甘蓝型油菜 Cabbage, <i>B. napus</i> L.	抗性受显性单基因控制
Williams, 1980	甘蓝 Cabbage	三基因遗传模式：即抗性受一对隐性主基因（ <i>ff</i> ）控制，同时受一对显性（ <i>BB</i> ）和一对隐性（ <i>aa</i> ）修饰基因影响
Dickson & Hunter, 1987	甘蓝 Cabbage	抗性受一个隐性基因控制，在另一耐黑腐病的株系中发现一个或两个修饰基因
Jamwal & Sharma, 1986	花椰菜 Cauliflower	通过 F ₁ 和 F ₂ 群体的抗黑腐病反应，证明花椰菜 SN445 携带抗黑腐病的显性基因
刘松 等, 2002	花椰菜 Cauliflower	花椰菜种质 C712 对黑腐病生理种 BJ 的抗性由一对显性基因（ <i>RxC</i> ）控制
巩振辉 等, 1996	白菜、白芥 Chinese cabbage, White mustard	白芥携带的抗黑腐病基因为显性基因，白菜 × 白芥杂种也携带这种显性基因
Guo et al., 1991	甘蓝型油菜、芸薹、甘蓝 <i>B. napus</i> L., <i>Brassica campestris</i> , Cabbage	抗性遗传受一个或多个显性基因控制
李红双和李锡香, 2009	萝卜 Radish	抗性遗传受一对主效基因控制，符合“一对加性—显性主基因”遗传模型，且受环境因素影响较大
Buell & Somerville, 1997	拟南芥 <i>Arabidopsis</i>	抗性受一个主基因和两个修饰基因的控制

在十字花科蔬菜黑腐病的抗性遗传中，不同作物的不同抗源材料对同一种病害的抗性遗传机制不尽相同（Bain, 1955; Williams, 1980; Dickson & Hunter, 1987），因此，针对特定的抗源材料进行抗性遗传规律研究具有重要意义，不同抗源对于同一种病害可能存在不同的抗性基因，随着更多的具有不同遗传背景的抗黑腐病基因的挖掘和利用，将大大提高十字花科蔬菜对黑腐病的持久抗性。

6 抗黑腐病基因的研究

Flor（1971）提出了“基因对基因”（gene-for-gene）的抗病学说，认为植物对病原的特异性取决于它是否具有相应的抗性基因，而病原物的专一致病性取决于它是否具有无毒基因，就是说寄主植物分别含有感病基因（*r*）和抗病基因（*R*），而病原物分别含有相应的有毒基因（*Vir*）和无毒基因（*Avr*），只有当植物的抗病基因与病原物的无毒基因相遇时，才会激发植物的抗病反应，其他情况下二者表现为亲和，使得植物表现为感病。前人对十字花科蔬菜抗黑腐病基因的研究（表 3）大都是 QTL 定位和分子标记的筛选，主要集中在甘蓝和花椰菜上。

这些研究成果为深入进行抗黑腐病的遗传机理、抗黑腐病基因的克隆和分子标记辅助育种等提供了理论支持和技术指导，将加快十字花科蔬菜细菌性病害的研究进程。

表 3 十字花科蔬菜黑腐病抗性基因的研究
Table 3 The research of black rot resistance gene in crucifer

参考文献 Reference	试验材料 Material	研究结论 Conclusion
Camargo et al., 1995	甘蓝、青花菜, Cabbage	用甘蓝与抗病青花菜杂交的 F ₃ 家系构建 RFLP 遗传图谱，定位了 3 个抗黑腐病 QTL，解释了 46% 的表型变异
Ignatov et al., 1998	甘蓝 Cabbage	发现显性基因 <i>R1</i> 控制对黑腐病生理小种 1 的抗性，隐性基因 <i>r5</i> 主要控制生理小种 5
张峰 等, 1999	甘蓝 Cabbage	采用 AFLP 技术找到一个与黑腐病基因紧密连锁的分子标记，该标记与拟南芥的抗黑腐病基因有很高的同源性
Vicente et al., 2002	甘蓝 Cabbage	在甘蓝 DH 株系中发现显性抗性基因 <i>Xca3</i>
刘松 等, 2002	花椰菜 Cauliflower	用 RAPD 法找到一个与抗黑腐病基因紧密连锁的标记，遗传距离为 (4.5 ± 1.37) cM
郝肇 等, 2009	花椰菜 Cauliflower	发现 5 个花椰菜抗黑腐病差异片段，其中两个可转化成特异的 SCAR 标记，田间验证其准确率高达 96%
古瑜 等, 2007	花椰菜 Cauliflower	从花椰菜抗黑腐病近等基因系分离得到了 NBS-LRR 型抗性基因的同源序列，获得了一个 RGA330-7 克隆，该序列可为克隆抗病基因提供候选基因
Soengas et al., 2007	白菜 Chinese cabbage	对 F ₂ 群体进行 QTL 定位，找到了两个抗生理小种 4 的 QTLs，发现 F ₂ 代对生理小种 1 和 4 的抗性具有相关性
李红双和李锡香, 2009	萝卜 Radish	对 F ₂ 群体进行 QTL 定位，发现 2 个 QTLs 位点，累积贡献率达 71.9%，证实了对萝卜黑腐病的抗性遗传符合“主基因 + 多基因”遗传模型
朱妍和王超, 2010	甘蓝 Cabbage	发现 8 条 ESTs 与甘蓝和拟南芥的抗病基因类似物有部分同源性，应该是参与甘蓝抗黑腐病反应的重要基因
朱妍和王超, 2010; 江汉民 等, 2010	甘蓝、花椰菜 Cabbage, Cauliflower	构建抗黑腐病的抑制差减文库，研究抗病基因和抗病机制，获得的 EST 序列主要涉及物质和能量代谢、信号转导、转录调控、苯丙氨酸代谢及防卫反应等
Doullah et al., 2011	青花菜 Broccoli	用感病和抗病 DH 株系获得的 F ₂ 群体构建了包含 35 对 CAPS 标记和 57 对 SRAP 标记的遗传连锁图谱，共 10 个连锁群，覆盖 320.5 cM，平均遗传图距为 3.56 cM
王少伟, 2011	萝卜 Radish	用 cDNA-AFLP 方法得到了 153 个差异表达条带，对 25 个测序条带分析表明其主要涉及信号转导、蛋白质代谢、抗病防御及转运等

7 黑腐病抗源材料的筛选及抗病育种研究

甘蓝抗性材料筛选工作开展较早。Bain（1952）研究发现甘蓝品种‘富士早生’和‘Hugent’对黑腐病有高水平的抗性。此后，前人又通过试验筛选出了苗期和成株期抗性一致的甘蓝材料 PI436609

(Dickson & Hunter, 1987)。Taylor 等 (2002) 鉴定了芸薹属不同植物对黑腐病的抗性: 甘蓝几乎对所有生理小种感病, 大白菜和油菜高抗小种 4, 黑芥和埃塞俄比亚芥兼抗小种 1 和 4, 芥菜型油菜抗性最高, 高抗小种 1 和 4。

我国在 20 世纪 80 年代以前, 抗性鉴定主要采用田间自然发病的方法, 1983 年蔬菜抗病育种被列入国家重点科技攻关计划后, 系统地开展了苗期人工接种鉴定。简元才 (1994) 采用离体剪叶法对 24 份甘蓝材料进行鉴定, 筛选出 ‘91-306’、‘91-304’ 和 ‘91-316’ 3 份抗病材料。同年, 李经略和干正荣 (1994) 在 249 份甘蓝材料中筛选出对 TuMV 和黑腐病兼抗的材料 50 份。随后刘佳等 (1988) 采用分株接种和同株不同部位接种两种方法对甘蓝的抗 TuMV 和黑腐病性状进行鉴定, 两种方法的鉴定结果基本一致, 筛选出 5 份对 TuMV 和黑腐病兼抗的材料。蔡岳松等 (1990) 对 140 份甘蓝材料进行 TuMV 和黑腐病人工接种鉴定, 得到抗黑腐病材料 4 份, 耐病材料 75 份, 感病材料 61 份; 其中兼抗材料只有 1 份, 高抗 TuMV 而耐黑腐病的材料有 15 份, 说明甘蓝中抗 TuMV 材料较多且易被筛选。龚静等 (2001) 对 38 份甘蓝自交系进行筛选, 获得 12 份中抗黑腐病材料。张恩慧等 (2005) 对 815 份甘蓝自交系的初步筛选, 获得抗 3 种病害 (TuMV、黑腐病、CMV) 抗源材料 4 份。

其他十字花科蔬菜黑腐病抗源筛选研究也取得一些进展。简元才等 (1993) 对 34 份青花菜进行抗 TuMV 和黑腐病的鉴定, 综合田间自然发病和人工接种鉴定筛选出 7 份抗 TuMV、2 份抗黑腐病的材料, 其中 3 份抗 TuMV 耐黑腐病, 1 份抗黑腐病耐 TuMV。刘玉梅等 (1996) 对 80 余份青花菜采用人工接种和田间鉴定结合的方法筛选出 1 份抗 TuMV 兼抗黑腐病的抗源材料和 1 份抗 TuMV 耐黑腐病的材料。杨竹莹 (2007) 得到综合性状优良、高抗黑腐病的青花菜杂交组合 J9806B58-4 × B68, 即 ‘申绿 2 号’。张凤兰 (1994) 在 49 个白菜品种中发现 ‘八叶齐’ 和 ‘60 早大’ 两个品种对黑腐病表现抗病。曲士松等 (2001) 对国家种质库中 “八五” 初评的 78 份大白菜进行鉴定, 筛选出 3 份较好的抗性材料。张玉勋等 (2000) 对 970 份萝卜材料进行苗期人工接种鉴定, 发现仅 1 份材料黑腐病发病率最小, 为 78%, 其中抗性强的材料 3 份, 中等抗性 19 份, 耐病材料 81 份, 其余 867 份皆不抗病。曲士松等 (2002) 还对 120 份萝卜材料进行评价与鉴定, 得到高抗材料 82 份, 抗病材料 16 份, 中抗材料 18 份, 同时筛选出 3 份优异萝卜种质材料, 其中 ‘向阳红’ 和 ‘秦菜 2 号’ 为抗病育种材料, ‘玉田早’ 为高品质育种材料。

近几年, 我国从日本引进了甘蓝新品种 ‘铁头’, 其丰产抗病, 特别是对甘蓝黑腐病、根腐病等有较强抗性 (巩振辉 等, 1996)。程伯瑛等 (2002) 采用苗期人工接种鉴定和成株期田间鉴定结合的方法, 选育了对黑腐病表现高抗或抗的甘蓝新品种 ‘惠丰 3 号’ 和 ‘惠丰 1 号’。花椰菜抗黑腐病育种中, Honma (1983) 用 Eain 筛选出的 ‘富士早生’ 与花椰菜杂交, 从分离群体中获得了花椰菜和青花菜两种抗病材料, 再将青花菜抗病材料与青花菜品种 ‘Spartan Early’ 杂交, 育成了性状优良、抗黑腐病的青花菜 ‘Solohead’。秦文斌等 (2004) 收集国内外花椰菜材料进行连续多代自交纯化, 筛选出抗黑腐病的优良品种 ‘玉雪’。白菜抗黑腐病育种中, 张凤兰等 (2006) 采用游离小孢子技术和苗期人工接种鉴定结合的方法, 育成高抗黑腐病的杂种 ‘京翠 70 号’。张凤兰等 (2007) 又用两个自交不亲和系 ‘85 (2-289)’ 和 ‘秦大’ 杂交育成综合抗性较好, 抗黑腐病的优良品种 ‘京秋 65 号’。余阳俊等 (2005) 用引自日本的两个白菜自交不亲和系 ‘9191’ 和 ‘9188’ 杂交育成极早熟品种 ‘京春 99’, 苗期接种鉴定表现出良好的对黑腐病的抗性。此外, 一些育种工作者还通过远缘杂交创新了种质资源。王桂香等 (2011) 对花椰菜—黑芥体细胞杂种的自交及回交后代进行连续 3 年的抗黑腐病鉴定, 获得高抗株系 12 个, 抗性株系 17 个; 对其中 3 个形态偏花椰菜且高抗黑腐病的植株进行基因组原位杂交发现, 其分别为花椰菜染色体组附加了 2、7 和 8 条黑芥染色体的异附加系材料。这些植株可进一步利用获得抗黑腐病的单体附加系或渐渗系。Muhammet 等 (2004)

利用胚挽救技术分别对两个芥菜型油菜‘19182’和‘19183’与甘蓝栽培种进行杂交, 获得了 26 株‘19182’和甘蓝的种间雄性不育的杂种植株, 将其作为母本进行回交, 经验证所得杂交和回交植株均抗黑腐病生理小种 1 和 4 号。

利用国内外种质资源, 通过系统选育, 杂交育种, 结合田间鉴定和苗期人工接种鉴定与筛选、游离小孢子的培养以及分子生物学技术, 是选育高产抗黑腐病蔬菜品种的主要途径。

8 问题与展望

在黑腐病原菌的研究上, 虽然对其致病机理进行了一定程度的研究, 但不同作物的发病症状不尽相同, 究其原因是病原菌在不同作物上的致病过程不完全相同, 因此致病机理的研究要与相应作物结合才能更好地为抗病育种研究服务。中国在黑腐病生理小种分化上的研究还鲜见报道, 之前的报道主要集中在黑腐病病原菌致病力分化研究上, 今后应加强生理小种分化上的研究, 明确我国各地区的黑腐病病原菌生理小种类型, 有针对性地进行抗源材料的筛选和抗病育种研究。

在对黑腐病抗性鉴定方法上, 我国研究者主要以苗期人工喷雾接种和成株期田间调查为主, 而关于离体叶片鉴定研究很少, 细胞组织培养鉴定、生化鉴定、分子水平鉴定还未见报道, 今后应加强这方面研究。

在植物抗性的生理生化变化研究上, 植物的防御酶系、保护性物质含量及保护组织结构变化间接地反应了植物的抗病性, 深入此方面的研究可进一步明确对黑腐病的抗病机制, 同时也可作为抗黑腐病鉴定提供生理生化鉴定方法。

在抗黑腐病性状遗传研究上, 国外开展得较早, 但其结论存有争议, 可能是不同作物的抗性基因和抗病机制不同所致。应加强对不同作物的抗性遗传研究, 明确其遗传规律。

在抗性基因的研究上, 我国十字花科蔬菜, 特别是甘蓝类作物高抗黑腐病的材料很少, 所以应该重视抗性基因的挖掘和利用。虽然前人研究已经获得了一些十字花科蔬菜的抗性分子标记, 但育种工作仍主要集中在引种、系统选育、配制组合上, 这难于解决某些长远和复杂的遗传问题。今后应加强分子生物学、远缘杂交等技术在育种中的利用, 才能加快抗源材料的创新和品种选育的进程。随着更多的具有不同遗传背景的抗黑腐病等位基因源的挖掘和利用, 将大大提高十字花科蔬菜对黑腐病的持久抗性。

References

- Arnon D I. 1949. Copper enzymes in isolated chloroplasts polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. *Plant Physiol*, 24 (1): 1 - 15.
- Bain D C. 1952. Resistance of *Brassica* seedling to black rot. *Phytopathology*, (42): 497 - 500.
- Bain D C. 1955. Resistance of cabbage to black rot. *Phytopathology*, (45): 35 - 37.
- Bandyopadhyay S, Chattopadhyay S B. 1985. Incidence of black rot of cabbage and cauliflower under different conditions of infection. *Indian Journal Agricultural Science*, 55 (5): 350 - 354.
- Bradford M M. 1976. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein dye binding. *Anal Biochem*, 72: 248 - 254.
- Buell C R, Somerville S C. 1997. Use of *Arabidopsis* recombinant inbred lines reveals a monogenic and a novel digenic resistance mechanism to *Xanthomonas campestris* pv. *campestris*. *The Plant Journal*, 12 (1): 21 - 29.
- Cai Yue-song, Tong Nan-kui, Qu Zhu-rong, Chen Shi-ru, Li Cheng-qiong, Song Ming. 1990. Assessment of multiresistance of seedling cabbage against *Turnip mosaic virus* and cabbage black rot. *Journal of Southwest Agricultural University*, (1): 4. (in Chinese)
- 蔡岳松, 童南奎, 曲竹蓉, 陈世儒, 李成琼, 宋 明. 1990. 甘蓝品种 (系) 对芜菁花叶病毒和甘蓝黑腐病的抗性鉴定. *西南农业大学学报*, (1): 4.

- Camargo L E A, Williams P H, Osborn T C. 1995. Mapping of quantitative trait loci controlling resistance of *Brassica oleracea* to *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* in the field and green house. *Genetics*, 85 (10): 1296 - 1300.
- 程伯瑛, 武永慧, 王翠仙, 武峻新. 2002. 惠丰甘蓝对黑腐病的抗性鉴定研究. *北方园艺*, (6): 48 - 49.
- Cheng Chi, Yang Mei, Li Jin-xia, Yao Su, Hu Hai-rong. 2006. Biolog microbial identification system—Study on the operating regulation of bacteria identification. *Food and Fermentation Industries*, 32 (5): 50 - 54. (in Chinese)
- 程 池, 杨 梅, 李金霞, 姚 粟, 胡海蓉. 2006. Biolog 微生物自动分析系统——细菌鉴定操作规程的研究. *食品与发酵工业*, 32 (5): 50 - 54.
- Dickson M D, Hunter J E. 1987. Inheritance of resistance of cabbage to black rot. *HortScience*, 22 (1): 23 - 28.
- Doullah M A U, Mohsin G M, Ishikawa K, Hori H, Okazaki. 2011. Construction of a linkage map and QTL analysis for black rot resistance in *Brassica oleracea* L. *International Journal of Natural Sciences*, 1 (1): 1 - 6.
- Fan Hu-min. 1989. Occurrence and control of Yanggu County cabbage black rot. *Plant Protection*, (4): 45. (in Chinese)
- 樊护民. 1989. 阳谷县大白菜黑腐病发生与防治情况. *植物保护*, (4): 45.
- Fargier E, Manceau C. 2007. Pathogenicity assays restrict the species *Xanthomonas campestris* into three pathovars and reveal nine races within *X. campestris* pv. *campestris*. *Plant Pathology*, 56: 805 - 818.
- Flor H H. 1971. Current status of the gene-for-gene concept. *Annu Rev Phytopathology*, 9: 275 - 296.
- Gong Jing, Hu Yu-ying, Wu Xiao-guang. 2001. Study on the screening of resistant materials and inoculation method in cabbage black rot. *Shanghai Agricultural Science and Technology*, (4): 87. (in Chinese)
- 龚 静, 朱玉英, 吴晓光. 2001. 甘蓝黑腐病抗性材料筛选及接种方法的研究. *上海农业科技*, (4): 87.
- Gong Zhen-hui, Wang Ming, He Yu-ke. 1996. Studies on transfer genes of black rot resistance from *Sinapis alba* L. to *Brassica campestris*. *Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica*, 5 (3): 59 - 64. (in Chinese)
- 巩振辉, 王 鸣, 何玉科. 1996. 白芥抗黑腐病基因导入白菜的研究. *西北农业学报*, 5 (3): 59 - 64.
- Guo H, Dickson M H, Hunter J E. 1991. *Brassica napus* sources of resistance to black rot in crucifers and inheritance of resistance. *HortScience*, 26: 1545 - 1547.
- Gu Yu, Zhao Qian-cheng, Liu Song, Wang Chun-guo, Sun De-ling, Song Wen-qin. 2007. Isolation and cloning of black rot resistance gene analogs in cauliflower (*Brassica oleracea* var. *botrytis*). *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Nankaiensis*, 40 (2): 62 - 66. (in Chinese)
- 古 瑜, 赵前程, 刘 松, 王春国, 孙德岭, 宋文芹. 2007. 花椰菜 (*Brassica oleracea* var. *botrytis*) 黑腐病抗性基因同源序列分离及克隆的研究. *南开大学学报: 自然科学版*, 40 (2): 62 - 66.
- Hao Bo, Wang Chun-guo, Jiang Han-min, Yu Xue-mei, Yao Xing-wei, Song Wen-qin, Sun De-ling. 2009. Screening and application of specific molecular marker for black rot resistance in cauliflower//The Crop Science Society of China. Abstracts of the National Plant Molecular Breeding Seminar, 88. (in Chinese)
- 郝 攀, 王春国, 江汉民, 于雪梅, 姚星伟, 宋文芹, 孙德岭. 2009. 花椰菜抗黑腐病特异分子标记的筛选及应用//中国作物学会. 全国植物分子育种研讨会摘要集, 88.
- Honma S. 1983. Breeding for resistance to *Xanthomonas campestris* in cauliflower and broccoli. *Cruciferae Newsteller*, (8): 24.
- Ignatov A, Kuginuki Y, Hida K. 1998. Race-specific reaction of resistance to black rot in *Brassica oleracea*. *European J of Pl Path*, 104: 821 - 827.
- Jamwal R S, Sharma P P. 1986. Inheritance of resistance to black rot (*Xanthomonas campestris* pv. *campestris*) in cauliflower (*Brassica oleracea* var. *botrytis*). *Euphytica*, 35: 941 - 943.
- Jensen B D, Vicente J G, Manandhar H K, Roberts S J. 2010. Occurrence and diversity of *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* in vegetable *Brassica* fields in Nepal. *Plant Disease*, 94 (3): 298 - 305.
- 简元才. 1994. 甘蓝类蔬菜的黑腐病及其防治. *北京农业科学*, 36 (6): 19 - 21.
- 简元才, 钉贯靖久. 1994. 甘蓝黑腐病抗病性材料的鉴定及筛选. *北京农业科学*, 12 (3): 29 - 30.
- 简元才, 郝立新, 贾翠莹. 1993. 青花菜对芜菁花叶病毒病 (TuMV) 和黑腐病抗病性材料的鉴定及筛选. *北京农业科学*, 11 (5): 25 - 27.
- Jiang Han-min, Hao Bo, Yu Xue-mei, Li Ai, Wang Chun-guo, Sun De-ling, Song Wen-qin. 2010. Construction and analysis of subtractive cDNA library of cauliflower with resistance to black rot. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Nankaiensis*, 43 (2): 15 - 22. (in Chinese)
- 江汉民, 郝 攀, 于雪梅, 李 爱, 王春国, 孙德岭, 宋文芹. 2010. 花椰菜抗黑腐病消减 cDNA 文库的构建和分析. *南开大学学报*:

自然科学版, 43 (2): 15 - 22.

- Jun Tsuji, Shauna C, Somerville R Hammerschmidt. 1991. Identification of a gene in *Arabidopsis thaliana* that controls resistance to *Xanthomonas campestris* pv. *campestris*. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, (38): 57 - 65.
- Kamoun S, Tola E, Kamdar H, Kado C I. 1992. Rapid generation of directed and unmarked deletions in *Xanthomonas*. *Mol Microbiol*, 6: 809 - 816.
- Kim C H, Lee J H, Heo J H, Kwon O S, Kang H A, Rhee S K. 2004. Cloning and expression a novel esterase gene *CPoA* from *Burkholderia cepacia*. *Journal of Applied Microbiology*, 96 (6): 1306 - 1316.
- Kingsley K A, Dan Iel H P, Carroll P V, Peter H G. 1992. Dinitrogen fixation, nitrogen and drymatter accumulation, and nodulation in white lupine. *Crop Science*, 32: 1197 - 1202.
- Lee I M, Bartoszyk I M, Gundersen-Rindal D E, Davis R E. 1997. Phylogeny and classification of bacteria in the genera *Clavibacter* and *Rathayibacter* on the basis of 16S RNA gene sequence analyses. *Appl Environ Microbiol*, 63 (7): 2631 - 2636.
- Li Guang-jun, Cheng Li-guo, Zhang Guo-zheng, He Xiao-hong, Zhi Hai-jian, Zhang Yuan-ming. 2008. Mixed major-gene plus polygenes inheritance analysis for resistance in soybean to bean pyralid (*Lamprosema indicata* Fabricius). *Soybean Science*, 27 (1): 33 - 37. (in Chinese)
- 李广军, 程利国, 张国政, 何小红, 智海剑, 章元明. 2008. 大豆对豆卷叶螟抗性的主基因 + 多基因混合遗传. *大豆科学*, 27 (1): 33 - 37.
- Li Hong-shuang, Li Xi-xiang. 2009. Genetic analysis of black rot resistance in radish resistant resource // Cruciferous Branch of Chinese Society for Horticultural Science. *Advances in Crucifer vegetables of China*. Beijing: China Agriculture Science and Technology Press: 124 - 127. (in Chinese)
- 李红双, 李锡香. 2009. 萝卜抗源抗黑腐病性状的遗传分析 // 中国园艺学会十字花科蔬菜分会. 中国十字花科蔬菜研究进展. 北京: 中国农业科学技术出版社: 124 - 127.
- Li Jing-lue, Gan Zheng-rong. 1994. The study on the identification of seedling resistance to the TuMV and black rot for cabbage. *Shaanxi Journal of Agricultural Sciences*, (1): 19 - 21. (in Chinese)
- 李经略, 干正荣. 1994. 甘蓝对 TuMV 和黑腐病苗期兼抗性平行鉴定研究. *陕西农业科学*, (1): 19 - 21.
- Li Jing-lue, Zhao Xiao-ming, Li Hui-lan. 1990. Research on the differentiation of black rot pathogen in Chinese cabbage seedling. *Shaanxi Journal of Agricultural Sciences*, (3): 26 - 27. (in Chinese)
- 李经略, 赵晓明, 李惠兰. 1990. 甘蓝苗期黑腐病菌致病性分化研究. *陕西农业科学*, (3): 26 - 27.
- Li Ming-yuan, Wu Dong-fan. 1995. Effect of temperature on the infection and disease development of Chinese cabbage bacterial black rot. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, (10): 92 - 94. (in Chinese)
- 李明远, 武东繁. 1995. 温度对白菜黑腐病浸染与发病影响的研究. *华北农学报*, (10): 92 - 94.
- Li Shu-de. 1995. *Advances in main vegetable crops breeding for diseases resistance in China*. Beijing: Science Press. (in Chinese)
- 李树德. 1995. 中国主要蔬菜抗病育种进展. 北京: 科学出版社.
- Liu Jia, Feng Lan-xiang, Cai Shao-hua, Fang Zhi-yuan, Sun Pei-tian. 1988. Identification of resistance on cabbage TuMV and black rot. *Plant Protection*, (6): 3. (in Chinese)
- 刘佳, 冯兰香, 蔡少华, 方智远, 孙培田. 1988. 结球甘蓝对 TuMV 和黑腐病的抗性鉴定. *植物保护*, (6): 3.
- Liu Song, Song Wen-qin, Zhao Qian-cheng, Chen Cheng-bin, Sun De-ling, Chen Rui-yang. 2002. Identification of a RAPD marker linked to the black rot resistance locus in cauliflower (*Brassica oleracea* ssp. *botrytis*). *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Nankaiensis*, 35 (1): 126 - 128. (in Chinese)
- 刘松, 宋文芹, 赵前程, 陈成彬, 孙德岭, 陈瑞阳. 2002. 与花椰菜 (*Brassica oleracea* ssp. *botrytis*) 抗黑腐病基因连锁的 RAPD 标记. *南开大学学报: 自然科学版*, 35 (1): 126 - 128.
- Liu Yu-mei, Sun Pei-tian, Fang Zhi-yuan, Yang Li-mei, Hou A-fu, Wang Xiao-wu, Liu Jia, Feng Lan-xiang. 1996. The evaluation and utilization of resistant materials in broccoli. *China Vegetables*, (6): 23 - 26. (in Chinese)
- 刘玉梅, 孙培田, 方智远, 杨丽梅, 侯安福, 王晓武, 刘佳, 冯兰香. 1996. 青花菜抗源材料的筛选和利用. *中国蔬菜*, (6): 23 - 26.
- Li Yong-gao, Xu Li-bo. 1990. Study on screening method for resistance to black rot of cabbage in seedling stage. *Journal of Northeast Agricultural University*, 21 (2): 125 - 129. (in Chinese)

- 李永镐, 徐丽波. 1990. 甘蓝黑腐病苗期抗病性鉴定方法的研究. 东北农学院学报, 21 (2): 125 - 129.
- Luo Kuan. 1983. Research on crucifer black rot disease. China Vegetables, (3): 51 - 54. (in Chinese)
- 罗 宽. 1983. 十字花科黑腐病的研究. 中国蔬菜, (3): 51 - 54.
- Lu Yan. 2008. Study on the pathogenic bacteria identification and resistance identification method of black rot of in Chinese cabbage[M. D. Dissertation]. Northwest A & F University. (in Chinese)
- 芦 燕. 2008. 大白菜黑腐病病原菌的鉴定和抗病性鉴定方法研究[硕士论文]. 西北农林科技大学.
- Massomo S M S, Mortensen N C, Mabagala R B, Newman M A, Hockenhull J. 2004. Biological control of black rot (*Xanthomonas campestris* pv. *campestris*) of cabbage in Tanzania with *Bacillus* strains. Plant Pathology, 152 (2): 98 - 105.
- Ma Wei-lei. 1992. The black rot pathogen detection and identification of seeds of cruciferous vegetables. Beijing Agricultural Sciences, (3): 44. (in Chinese)
- 马唯雷. 1992. 十字花科蔬菜种子中黑腐病原的检测及鉴定. 农业新技术, (3): 44.
- Muhammet T, Phillip D, Griffiths. 2004. Development of black rot resistant interspecific hybrids between *Brassica oleracea* L. cultivars and *Brassica* accession A 19182, using embryo rescue. Euphytica, 136: 313 - 318.
- 欧 杰, 李柏林, 金 淼, 黄晓清. 2003. 甘蓝黑腐病黄单胞菌胞膜离子通道透性对黄原胶生物合成的影响. 食品科学, 24 (1): 43 - 48.
- Paboo V M, Gealt M A. 1998. Gene sequences of the PCPB gene of pentachloro rop henol-degrading sphingomonas chlorophenolica found in nondegrading bacteric. Canadian Journal of Microbiology, 44: 667 - 675.
- Peng Rui. 2003. Study on seedling stage resistance identification in cabbage (*Brassica oleracea* L.) black rot. Southwest Horticulture, (3): 97 - 99. (in Chinese)
- 彭 锐. 2003. 甘蓝黑腐病苗期抗病性鉴定研究. 西南园艺, (3): 97 - 99.
- Qin Wen-bin, Pan Yue-ping, Dai Zhong-liang, Xiao Yan. 2004. Cauliflower varieties compare test. Vegetable, (1): 32 - 33. (in Chinese)
- 秦文斌, 潘跃平, 戴忠良, 肖 燕. 2004. 花椰菜品种比较试验. 蔬菜, (1): 32 - 33.
- Qu Shi-song, Zhang Yan-guang, Zhan Yun, Liang Yan, Zhang Yu-xun, Huang Bao-yong, Sun Jin-bin. 2001. The evaluation and identification of outstanding germplasm resources on Chinese cabbage. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 29 (5): 642 - 645. (in Chinese)
- 曲士松, 张炎光, 詹 云, 梁 燕, 张玉勋, 黄宝勇, 孙晋斌. 2001. 大白菜优异种质资源的鉴定与评价. 安徽农业学, 29 (5): 642 - 645.
- Qu Shi-song, Zhang Yan-guang, Zhang Yu-xun, Sun Jin-bing, Chen Guang-xia. 2002. The evaluation and identification of outstanding germplasm resources on radish (*Raphanus sativus*). Heilongjiang Agricultural Science, (2): 16 - 18. (in Chinese)
- 曲士松, 张炎光, 张玉勋, 黄玉勇, 孙晋斌, 陈广侠. 2002. 萝卜优异种质资源的鉴定与评价. 黑龙江农业科学, (2): 16 - 18.
- Raphailong W, van Gestel M, Fleet G H, Heard G M. 1997. Evaluation of the biology system for the identification of food and beverage yeasts. Letters in Applied Microbiology, 24: 455 - 459.
- Soengas P H, Vicente J G, Pole J M, Pink D A C. 2007. Identification of quantitative trait loci for resistance to *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* in *Brassica rapa*. Theor Appl Genet, 114: 637 - 645.
- Sogin M L, Gunderson J H. 1987. Structural diversity of eukaryotic small subunit ribosomal RNAs. Evolutionary implications. Acad Sci, 503: 125 - 139.
- Staub T, Williams P H. 1972. Factors influencing black rot lesion development in resistant and susceptible cabbage. Phytopathology, 62 (7): 722 - 728.
- Swings J G, Civerolo E L. 1993. *Xanthomonas*. London: Chapman & Hal: 1 - 55.
- Tao Wen-yi. 1997. The industrial microbial physiology and genetic breeding. Beijing: China Light Industry Press. (in Chinese)
- 陶文沂. 1997. 工业微生物生理与遗传育种学. 北京: 中国轻工业出版社.
- Taylor J D, Conway J, Roberts S J, Astley D, Vicente J G. 2002. Sources and origin of resistance to *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* in *Brassica* genomes. Phytopathology, 92 (1): 105 - 111.
- Vanderplank J E. 1984. Resistance in plants. London: Academic Press: 117 - 121.
- Vicente J G, Ignatov A, Conway J, Roberts S J, Taylor J D. 1998. Development of an improved *Brassica* differential series for the identification of races of *Xanthomonas campestris* pv. *campestris*. Plant Pathol, 7: 22 - 71.

- Vicente J G, Conway J, Roberts S J, Taylor J D. 2001. Identification and origin of *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* races and related pathovars. *Phytopathology*, 91: 492 - 499.
- Vicente J G, Taylor J D, Sharpe A G, Parkin I A P, Lydiate D J, King G J. 2002. Inheritance of race-specific resistance to *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* in *Brassica* genomes. *Phytopathology*, 92: 1134 - 1141.
- Vicente J G. 2004. A podridão negra das crucíferas//Lopes G. COTHN Centro Operativo e Tecnológico Hortofruticola Nacional. Alcobaça, Portugal: 102.
- Wang Chao, Wu Shi-chao, Qin Zhi-wei, Liu Jian-dong. 2000. Study on the methods of screening for multiple disease resistance in cabbage seedling. *Journal of Northeast Agricultural University*, 31 (2): 152 - 159. (in Chinese)
- 王超, 吴世超, 秦智伟, 刘建栋. 2000. 甘蓝苗期多抗性鉴定技术研究. *东北农业大学学报*, 31 (2): 152 - 159.
- Wang Gui-xiang, Yan Hong, Zeng Xing-ying, Sheng Xiao-guang, Tang Yu, Han Shuo, Zong Mei, Lu Kun, Liu Fan. 2011. New alien addition lines resistance to black rot generated by somatic hybridization between cauliflower and black mustard. *Acta Horticulturae Sinica*, 38 (10): 1901 - 1910. (in Chinese)
- 王桂香, 严红, 曾兴莹, 盛小光, 唐宇, 韩硕, 宗梅, 陆坤, 刘凡. 2011. 花椰菜—黑芥体细胞杂交获得抗黑腐病异附加系新材料. *园艺学报*, 38 (10): 1901 - 1910.
- Wang Qiu-hong, Lan Jiang-lin, Zhu Yu-jing, Xiao Rong-feng, Ge Ci-bin, Lin Ying-zhi, Chen Liang, Liu Bo. 2007. Fatty acid methyl ester fingerprint analysis and its applications in microbial study. *Fujian Journal of Agricultural Sciences*, 22 (2): 213 - 218. (in Chinese)
- 王秋红, 蓝江林, 朱育菁, 肖荣凤, 葛慈斌, 林营志, 陈亮, 刘波. 2007. 脂肪酸甲酯图谱分析方法及其在微生物学领域的应用. *福建农业学报*, 22 (2): 213 - 218.
- Wang Shao-wei. 2011. Differential expression of resistance-related genes to *Xcc* (*Xanthomonas campestris* pv. *campestris*) in different radish (*Raphanus sativus* L.) germplasm [M. D. Dissertation]. Chinese Academy of Agricultural Sciences. (in Chinese)
- 王少伟. 2011. 不同萝卜抗源抗黑腐病相关基因差异表达比较研究 [硕士论文]. 中国农业科学院.
- Wang Shu-bin, Wang Yuan-gui. 1992. Studies on pathogenicity, host range and transmission of black rot pathogen of cauliflower and cabbage. *Jiangsu Journal of Agricultural Sciences*, (4): 31. (in Chinese)
- 王述彬, 王元珪. 1992. 花菜、甘蓝黑腐病菌的致病性、寄主范围及传播途径. *江苏农业学报*, (4): 31.
- Williams P H. 1980. Black rot: Continuing threat to world crucifers. *Plant Disease*, 64 (8): 736 - 742.
- Williams P H, Staub T, Sutton J C. 1972. Inheritance of resistance in cabbage to black rot. *Phytopathology*, 62: 247 - 252.
- Wu Guo-shun. 1994. Study on several vegetables disease resistance identification method in Japan. *China Vegetables*, (1): 59 - 60. (in Chinese)
- 吴国顺. 1994. 日本对几种蔬菜病害抗病性鉴定方法的研究. *中国蔬菜*, (1): 59 - 60.
- Wu Xiao-li, Li Jian-min, Duan Liu-sheng, Tian Xiao-li, Wang Bao-ming, He Zhong-pei, Li Zhao-hu. 2005. Changes of anti-oxidative system in cauliflower seedlings infected by black rot and their relationships with the resistance to black rot. *Acta Phytopathologica Sinica*, (6): 509 - 513. (in Chinese)
- 吴晓丽, 李建民, 段留生, 田晓莉, 王保民, 何钟佩, 李召虎. 2005. 花椰菜幼苗抗叶片抗氧化酶系统的与抗黑腐病关系的研究. *植物病理学报*, (6): 509 - 513.
- Wu Xiao-li, Li Qiao-yun, Xie Bei-tao, Wu Hui-ling. 2010. Effects of *Xanthomonas campestris* on the ultra structure of leaf tissue of resistant and susceptible cauliflower cultivars. *Crops*, (2): 11 - 14. (in Chinese)
- 吴晓丽, 李巧云, 解备涛, 吴慧玲. 2010. 黑腐病菌对抗感不同花椰菜品种叶片超微结构的影响. *作物杂志*, (2): 11 - 14.
- Xiao Chong-gang. 1994. A new inoculated method of cabbage black rot. *Plant Protection*, (5): 35. (in Chinese)
- 肖崇刚. 1994. 一种甘蓝黑腐病接种新方法. *植物保护*, (5): 35.
- Yang Zhu-ying. 2007. The research on the technology of high-yield cultivation and seed production of the middle-late matured new variety with black-rot resistance of Shenglv Erhao of broccoli [M. D. Dissertation]. Northwest A & F University. (in Chinese)
- 杨竹莹. 2007. 中晚熟抗黑腐病青花菜新品种种子生产与高产栽培技术研究 [硕士论文]. 西北农林科技大学.
- Yu Yang-jun, Chen Guang, Xu Jia-bing, Zhang Feng-lan, Sun Ji-zhi, Zhao Xiu-yun, Zhang De-shuang. 2005. A new Chinese cabbage F₁ hybrid—'Jingchun 99'. *China Vegetables*, (10 - 11): 8 - 9. (in Chinese)
- 余阳俊, 陈广, 徐家炳, 张凤兰, 孙继志, 赵岫云, 张德双. 2005. 春大白菜新品种京春 99 的选育. *中国蔬菜*, (10 - 11): 8 - 9.

- Zhai Wen-hui, Zhang Tao-tao, Hu Jun, Zhang Feng-lan, Yan Hui. 2010. Humidity test of Chinese cabbage black rot identification and correlation analysis of its seedling and adult-plant resistance. *China Vegetables*, (10): 59 - 63. (in Chinese)
- 翟文慧, 张涛涛, 胡 俊, 张凤兰, 严 红. 2010. 大白菜黑腐病鉴定的湿度试验及其苗期与成株期抗性的相关分析. *中国蔬菜*, (10): 59 - 63.
- Zhang En-hui, Xu Zhong-min, Cheng Yong-an, Wang Yuan-ni, Ma Qing-shan. 2005. Screening for J8806 resistant sources to three diseases and analysis of breeding effects. *Journal of Anhui Agricultural University*, 32 (3): 377 - 380. (in Chinese)
- 张恩慧, 许忠民, 程永安, 王妍妮, 马青山. 2005. 优质甘蓝三抗抗源 J8806 的选育及其利用. *安徽农业大学学报*, 32 (3): 377 - 380.
- Zhang Feng-lan. 1994. Indoor identification method and screening of resistant materials in Chinese cabbage anti-black rot. *Beijing Agricultural Sciences*, 12 (4): 28 - 29. (in Chinese)
- 张凤兰. 1994. 白菜对黑腐病抗性的室内鉴定方法及抗源筛选. *北京农业科学*, 12 (4): 28 - 29.
- Zhang Feng-lan, Xu Jia-bing, Yu Yang-jun, Zhang De-Shuang, Zhao Xiu-yun, Lu Gui-xiang. 2006. A new Chinese cabbage F₁ Hybrid— 'Jingcui No. 70'. *China Vegetables*, (11): 27 - 28. (in Chinese)
- 张凤兰, 徐家炳, 余阳俊, 张德双, 赵岫云, 卢桂香. 2006. 中熟青麻叶大白菜新品种京翠 70 号. *中国蔬菜*, (11): 27 - 28.
- Zhang Feng-lan, Xu Jia-bing, Yu Yang-jun, Zhang De-Shuang, Zhao Xiu-yun, Lu Gui-xiang. 2007. A new Chinese cabbage F₁ hybrid — 'Jingqiu No. 65'. *China Vegetables*, (5): 27 - 28. (in Chinese)
- 张凤兰, 徐家炳, 余阳俊, 张德双, 赵岫云, 卢桂香. 2007. 中熟大白菜新品种京秋 65 号的选育. *中国蔬菜*, (5): 27 - 28.
- Zhang Feng, Song Wen-qin, Li Ling, Li Xiu-lan, Chen Rui-yang, Sun De-ling. 1999. Isolation of the DNA markers linked to the cabbage black rot (*Xanthomonas campestris* pv. *campestris*) resistance using AFLP silver staining method. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Nankaiensis*, 32 (3): 178 - 180. (in Chinese)
- 张 峰, 宋文芹, 李 凌, 李秀兰, 陈瑞阳, 孙德岭. 1999. 利用 AFLP - 银染法筛选与抗甘蓝黑腐病性状连锁的分子标记. *南开大学学报: 自然科学版*, 32 (3): 178 - 180.
- Zhang Jia-si, Cai Yan-fei, Gao Ai-xia, Zhu Li-xia. 2004. Review on laboratory methods for soil microbial diversity. *Soils*, 36 (4): 346 - 350. (in Chinese)
- 章家思, 蔡燕飞, 高爱霞, 朱丽霞. 2004. 土壤微生物多样性实验研究方法概述. *土壤*, 36 (4): 346 - 350.
- Zhang Yue-juan, Zhu Xiu-xiu, Chen Xin, Zhao Ting-chang. 2008. Advances in the avirulence genes in *Pseudomonas syringae* pv. *tomato*. *Plant Protection*, 34 (4): 12 - 17. (in Chinese)
- 张月娟, 朱秀秀, 陈 新, 赵廷昌. 2008. 番茄细菌性斑点病菌无毒基因研究进展. *植物保护*, 34 (4): 12 - 17.
- Zhang Yu-xun, Xu Yue-jun. 1999. Preliminary study on radish *X. campestris* pv. *campestris* pathogenicity determination and method of seedling resistance identification. *Shandong Agricultural Sciences*, (2): 34 - 35. (in Chinese)
- 张玉勋, 徐月军. 1999. 萝卜黑腐病菌致病性测定及苗期抗性鉴定方法的初步研究. *山东农业科学*, (2): 34 - 35.
- Zhang Yu-xun, Qu Shi-song, Huang Bao-yong, Sun Jin-bin, Zhang Yan-guang. 2000. The identification of resistance to black rot in radish germplasm resources. *Shandong Agricultural Sciences*, (6): 33 - 34. (in Chinese)
- 张玉勋, 曲士松, 黄宝勇, 孙晋斌, 张炎光. 2000. 萝卜种质资源抗黑腐病鉴定. *山东农业科学*, (6): 33 - 34.
- Zhao Xin-liang, Ma Qiang. 2006. Optimization of SRAP system in maize. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 34 (15): 3619 - 3620. (in Chinese)
- 赵新亮, 马 强. 2006. 玉米 SRAP 反应体系的建立与优化. *安徽农业科学*, 34 (15): 3619 - 3620.
- Zhu Yan, Wang Chao. 2010. Studies on isolation of resistance related-genes to black rot by suppression subtractive hybridization in *Brassica oleracea*. *China Vegetables*, (10): 20 - 24. (in Chinese)
- 朱 妍, 王 超. 2010. 利用 SSH 技术分离甘蓝抗黑腐病相关基因的研究. *中国蔬菜*, (10): 20 - 24.