

甘蓝抗芜菁花叶病毒育种研究进展

吕红豪, 邢苗苗, 杨丽梅, 庄 木, 张扬勇, 王 勇, 方智远*

(中国农业科学院蔬菜花卉研究所, 农业部园艺作物生物学与种质创制重点实验室, 北京 100081)

摘 要: 芜菁花叶病毒 (TuMV) 是危害甘蓝生产的主要病毒。从甘蓝对 TuMV 的抗性鉴定方法、抗源材料筛选、抗性遗传解析、抗性基因的挖掘与利用以及抗病品种选育等方面综述了甘蓝抗 TuMV 育种的研究进展, 总结了取得的成绩和存在的问题, 同时也对下一步研究提出了建议。

关键词: 甘蓝; 芜菁花叶病毒; 抗病育种

中图分类号: S 635

文献标志码: A

文章编号: 0513-353X (2019) 09-1765-14

Research Progress of TuMV Resistance Breeding for *Brassica oleracea*

LÜ Honghao, XING Miaomiao, YANG Limei, ZHUANG Mu, ZHANG Yangyong, WANG Yong, and FANG Zhiyuan*

(Institute of Vegetables and Flowers, Chinese Academy of Agricultural Science; Key Laboratory of Biology and Genetic Improvement of Horticultural Crops, Ministry of Agriculture, Beijing 100081, China)

Abstract: Turnip mosaic virus (TuMV) is the main virus threatening the production of *Brassica oleracea*, while cultivation and application of resistance varieties is the main way of disease management. Herein, we summarize the research progress of TuMV resistance breeding for *Brassica oleracea*, in terms of resistance evaluation method, resistance resources identification, inheritance analysis, mining and application of the resistance genes, as well as cultivation of resistant varieties. Also, the achievements, existing problems, and suggestions for future work are presented.

Keywords: *Brassica oleracea*; turnip mosaic virus; resistance breeding

甘蓝 (*Brassica oleracea*) 在世界各地广泛栽培, 中国的年栽培面积约为 90 万 hm^2 (方智远, 2008; 杨丽梅 等, 2016)。危害甘蓝生产的主要病害有病毒病、黑腐病和枯萎病等, 而病毒病中又以芜菁花叶病毒 (TuMV) 造成的损失最为严重 (李经略 等, 1985; 陈延阳 等, 2010)。1921 年, TuMV 最先发现于美国 (Gardner & Kendrick, 1921; Schultz, 1921), 随后迅速向欧洲和亚洲蔓延, 严重时导致作物减产 50% 以上 (Smith, 1935; Ling & Yang, 1940; Tomlinson, 1987; Walsh & Jenner, 2002)。在中国, 早在 20 世纪 70 年代, TuMV 在甘蓝生产上就时有发生, 进入 80 年代后在全国各地普遍流行, 特别是对夏秋甘蓝的危害日益严重。据调查, 在 TuMV 病害流行的年份甘蓝发病率达到 30% ~ 50%, 严重时可使产量减少 40% (刘佳和冯兰香, 1994; 李树德, 1995)。被 TuMV 侵染的甘蓝植株初期表现局部侵染 (Local lesions), 如花叶 (Mosaic)、明脉、褪绿斑 (Chlorosis)、皱

收稿日期: 2019-06-04; **修回日期:** 2019-07-01

基金项目: 国家重点研发计划项目 (2017YFD0101804); 中国农业科学院科技创新工程项目 (CAAS-ASTIP-IVFCAAS); 国家现代农业产业技术体系建设专项资金项目 (CARS-23)

* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: fangzhiyuan@caas.cn)

缩等;后期出现系统侵染(Systemic infection),如枯斑(Veinal necrosis)、畸形、矮化、生育期推迟、叶球内外黑斑等症状,严重影响产量和品质(Hunter et al., 2002)。

TuMV 属于马铃薯 Y 病毒科马铃薯 Y 病毒属,为单链正链 RNA 病毒,由 9 800 多个核苷酸组成(Walsh & Jenner, 2002)。TuMV 寄主范围广泛,能够侵染 43 个双子叶植物科的 318 种植物,甚至还侵染一些单子叶植物,其中对甘蓝等芸薹属作物的危害尤为严重(Provvidenti, 1980; Shattuck, 1992)。TuMV 易产生变异,存在多种株系(Strain)和致病型(Pathotype)(Walkey & Pink, 1988)。早期报道,基于鉴别寄主的抗性反应分别将来自北美、亚洲等地的分离物划分为 C1 ~ C5 株系、Tu1 ~ Tu7 株系等(Provvidenti, 1980; Green & Deng, 1985; 国家蔬菜抗病育种课题 TuMV 株系研究协作组, 1989; 冯兰香 等, 1990)。Jenner 和 Walsh (1996)进一步将来自世界各地的菌株划分为 12 个致病型(Pathotype 1 ~ Pathotype 12),并以 1、3 和 4 致病型为主。近年来,基于核酸序列变异的种群划分方法得到了应用。例如,Ohshima (2007)将从世界各地搜集的 76 个分离物划分为 4 个类群: Basal-B、World-B、Basal-BR 和 Asian-BR。各国学者利用类似方法发现了一些新的致病型,为实现病毒的快速鉴定和明确分化类型提供了支撑(Tian et al., 2007; Nguyen et al., 2013; Guerret et al., 2017)。TuMV 的主要传播途径有蚜虫传播、汁液传播和机械传播等,以蚜虫的非持久性传播作用为主。据统计, TuMV 可由至少 89 种蚜虫传播(Walsh & Jenner, 2002)。TuMV 的传播方式和其广泛变异导致其防控非常困难,传统的依赖化学杀虫剂防治效果不明显,且对环境危害大,故培育和推广抗病良种是防治 TuMV 最经济有效的措施。

随着抗病育种技术、分子生物学以及基因工程技术的发展,研究者围绕甘蓝抗性资源鉴定评价、抗性遗传解析、抗性基因的挖掘与利用等方面开展了大量的研究工作,极大地促进了甘蓝抗 TuMV 的育种进程。

1 甘蓝抗 TuMV 材料的筛选鉴定

1.1 TuMV 抗性鉴定方法

目前主要采用摩擦接种法进行甘蓝 TuMV 抗性的苗期筛选鉴定(王超 等, 2000)。一般在幼苗生长至 2 ~ 3 片真叶时接种。提高接种成功率的关键因素有:(1)接种后遮荫 24 h,并在第 1 次人工磨擦接种 1 ~ 2 d 后再重复接种 1 次;(2)接种后白天温度控制在 25 ~ 28 °C,夜间温度 20 ~ 22 °C,同时可增加光照时间来缩短发病的潜育期;(3)合理安排调查时间,根据 TuMV 发病情况,潜育期 20 ~ 30 d 后,发病即开始调查鉴定,此时甘蓝幼苗形态约为 6 片真叶。

早期的病情调查多采用生物学目测观察的方法,该方法简单易行、成本低,但检测速度慢、准确率较低。目前基于酶联免疫吸附测定(Enzyme linked immunosorbent assay, ELISA)的检测方法已在抗性鉴定中广泛应用,人工磨擦接种 20 d 后,取植株心叶检测病毒含量,鉴定抗性。ELISA 鉴定的 P/N 值(在 405 nm 波长下,样品吸光度与对照的比值)用于抗病性判定, $P/N \geq 2.0$ 时,植物表现为阳性即感病; $P/N < 2.0$ 时,植物表现为阴性即抗病。Qian 等(2013)、王晓伟等(2016)利用 ELISA 检测技术及目测观察方法对白菜类蔬菜抗感材料和 F_2 代分离群体进行鉴定,发现 ELISA 检测结果与目测病情调查结果一致,证明了其可靠性。

1.2 TuMV 抗原筛选

为培育抗 TuMV 的甘蓝品种,研究者均大规模开展了甘蓝抗 TuMV 种质资源的挖掘工作。1980

年, Walkey 和 Neely (1980) 对 88 份甘蓝种质资源进行抗性筛选, 虽然没有发现免疫材料, 但很多品种对 TuMV 的抗性达到高抗水平, 如 ‘Hybrid RI’、‘Dutch Late Green Ballhead’ 和 ‘Superette’ 等。Walkey 和 Pink (1988) 测试了 4 个甘蓝品种对 4 个不同来源 TuMV 株系的抗性, 发现其中 3 个品种 ‘Decema Extra’、‘Vitala’ 和 ‘Winter White III’ 对 4 个株系均表现高抗。Nyalugwe 等 (2015) 利用致病型 8 对 100 多份甘蓝和其他芸薹属材料进行 TuMV 抗性鉴定, 其中部分甘蓝材料表现高抗甚至免疫, 如 ‘Golden Acre’、‘Sugarloaf’ 和 ‘Sweet eureka’ 等。

在中国, 通过多年的努力已获得一批抗病、抗逆性突出的育种材料并在育种中利用 (方智远 等, 2002)。王超和许蕊仙 (1991) 利用摩擦法对 200 多份甘蓝品系进行了人工接种抗病性鉴定, 筛选出 ‘B2’ 和 ‘84-1162’ 等 5 份高抗 TuMV 材料。蔡岳松和李成琼 (1992) 对甘蓝品系 ‘84025’ 进行接种鉴定表明, 其对来自中国南、北方的 11 个 TuMV 分离物均表现高抗或者抗病, 因此可作为抗性育种的优良材料。在复合抗性鉴定方面, 国外多针对单一 TuMV 抗性进行抗源筛选, 而国内常采用苗期 TuMV 和黑腐病复合抗性鉴定, 提高了筛选效率, 获得了一批兼抗材料。例如, 刘佳等 (1988) 率先采用摩擦法和剪叶法同时进行甘蓝的 TuMV 和黑腐病抗性鉴定, 筛选出 ‘8020-2’ 和 ‘8364’ 等 5 份对 TuMV 免疫的材料, 还筛选出 ‘23202’ 和 ‘20-2-5’ 等 5 份对 TuMV、黑腐病兼抗的材料。许蕊仙等 (1992) 对 500 多份甘蓝材料进行 TuMV、黑腐病的抗病性筛选, 获得同时高抗两种病的优良材料 1 份 ‘89-1077’, 兼抗两种病害的材料 72 份。以上抗源材料为 20 世纪后期抗 TuMV 甘蓝品种的选育奠定了坚实基础。进入 21 世纪, 研究者进一步改良了接种方法, 并建立了 3 种抗性的多抗性鉴定技术。王超等 (2000) 利用基于摩擦法和喷雾法的苗期多抗性鉴定技术对多份甘蓝材料进行了 TuMV、CMV 和黑腐病抗性鉴定, 发现甘蓝自交系 ‘103-1’、‘A20’ 和 ‘84-1038-1186’ 等 5 份材料无论是病毒病还是黑腐病发病均较轻, 有可能成为多抗性育种的材料。张恩慧等 (2005) 对 815 份甘蓝种质材料进行抗性鉴定, 利用基于摩擦法和喷雾法的室内甘蓝苗期 TuMV、黑腐病和 CMV 的多抗性鉴定, 结合田间自然抗病性鉴定的方法, 鉴定筛选出 ‘H8501’、‘B8502’、‘B9505’ 和 ‘J8806’ 等 4 份抗源材料; 进一步选用不同致病力的毒原和菌原, 筛选育成了对 3 种病害均表现高抗的优良自交系 ‘J8806’。这些抗源材料的获得为抗性遗传解析、抗性基因挖掘以及抗病品种培育奠定了基础。

2 甘蓝抗 TuMV 遗传规律解析

有关甘蓝抗 TuMV 遗传规律的报道较多。总体来看, 甘蓝的 C 基因组 TuMV 抗性多符合显性遗传, 由单基因或者多基因控制 (表 1)。

Pound 和 Walker (1945) 率先对甘蓝的 TuMV 抗性进行了研究, 指出其抗性遗传表现为不完全显性, 推断可能由多基因控制。Pink 等 (1986) 报道抱子甘蓝对 TuMV 的抗性至少受 4 对基因控制。崔继哲 (1989) 对甘蓝抗病自交系 ‘1162’ 和感病材料 ‘引 9-3’ 构建的 6 世代群体进行苗期人工接种鉴定和遗传分析, 发现甘蓝对 TuMV 的抗性表现为数量性状, 其遗传规律符合加性-显性模式, 遗传效应以加性作用为主; 抗性的正、反交效应显著, 表现为较明显的母性遗传。Pink 和 Walkey (1990) 进一步利用筛选出的 3 份甘蓝抗性材料进行遗传分析, 结果表明甘蓝的 TuMV 抗性遗传力为 41% ~ 48%。王超等 (1991) 利用抗病甘蓝 ‘20-2-5’ 和 ‘B2-1-1’ 建立 F₂ 以及回交世代群体并进行抗病鉴定, 遗传分析表明甘蓝对 TuMV 的抗性为完全显性, 受两对独立的显性基因控制, 细胞质效应不明显。曹必好等 (2002) 以抗 TuMV 甘蓝自交系 ‘84075’ 和感病自交系 ‘9797’ 及其构建的分离群体为材料鉴定其抗病性, 结果表明甘蓝抗 TuMV 性状符合孟德尔遗传规律, 为单显

性基因控制。由上述研究结论可见，对 TuMV 的不同分离物，甘蓝类作物的不同品系中呈现出多种遗传特性。这些抗性遗传规律的解析为 TuMV 抗性育种提供了理论依据。

表 1 甘蓝 TuMV 抗性遗传研究
Table 1 Inheritance of TuMV resistance in *Brassica oleracea*

抗源类别 Type of resistant resource	抗源材料名称 Name of resistant material	遗传分析结论 Result of genetic analysis	TuMV 致病型或株系 Pathotype or strain	参考文献 Reference
结球甘蓝 Cabbage	Jersey Queen	不完全显性，多基因控制 Incomplete dominance; controlled by multi genes	—	Pound & Walker, 1945
抱子甘蓝 Brussels sprouts	—	4 个以上基因控制 Controlled by more than four genes	—	Pink et al., 1986
结球甘蓝 Cabbage	1162	多基因控制 Controlled by multi genes	83-8	崔继哲, 1989
结球甘蓝 Cabbage	Vitala, Decema Extra, Greyspot Resistant	多基因控制 Controlled by multi genes	UK-NVRS	Pink & Walkey, 1990
结球甘蓝 Cabbage	20-2-5, B2-1-1	两对显性基因控制 Controlled by two dominant genes	83-8	王超 等, 1991
结球甘蓝 Cabbage	84075	显性单基因控制 Controlled by one dominant gene	—	曹必好 等, 2002

3 TuMV 抗性基因的挖掘与利用

由于甘蓝 TuMV 抗性基因多为多基因控制，分子标记开发、抗性基因或 QTL 的定位研究还很少（表 2）。曹必好等（2002，2004）根据多数抗病基因结构域的特点，设计简并引物，从抗 TuMV 的甘蓝材料中扩增出 5 个可能相关的 R 基因，对其初步进行了序列和表达特征分析。王雪（2004）利用甘蓝抗病自交系‘20-2-5’和感病自交系‘01-16-5’杂交后代的 F₂ 分离群体，采用分离群体分析法（Bulked segregation analysis, BSA）筛选出了与甘蓝抗 TuMV 基因连锁的 AFLP（Amplified fragment length polymorphism）分子标记 E24M61-530，其遗传距离为 14.44 cM。高金萍等（2008）以高抗 TuMV 的甘蓝自交系‘A21’（父本）和易感病的自交系‘1047’（母本），以及 144 个 F₂ 代单株为材料，筛选获得两个与抗病基因连锁的分子标记，遗传距离分别为 8.6 和 7.7 cM。

总的来看，甘蓝类作物 TuMV 基因定位研究进展较慢，对分子育种的应用和抗性品种的快速培育造成了障碍；同时，相比甘蓝 C 基因组而言，A 基因组抗性多由显性或者隐性寡基因控制，定位工作进展较快，为下一步甘蓝类抗 TuMV 分子育种工作的开展提供了重要参考。截止目前，利用不同的分离群体和分子标记策略，已在白菜、油菜和芥菜等作物中定位了 30 多个基因/QTL 位点，且有 5 个抗性位点找到了对应的候选基因（表 2）。研究显示，显性基因 *ConTR01* 和隐性基因 *retr01*、*retr02*、*retr03* 均编码翻译起始因子（Eukaryotic initiation factor, eIF）；而显性基因 *TuRB07* 编码卷曲螺旋—核酸结合位点—富亮氨酸重复（Coiled coil-nucleotide binding site-leucine rich repeat, CC-NB-LRR）类型抗病蛋白。这些芸薹属作物抗 TuMV 基因定位和克隆研究为甘蓝抗 TuMV 育种提供了依据，下一步可通过抗性基因转化（农杆菌介导法、基因枪法等）、定点突变和基因编辑（改变 TuMV 靶向的基因位点）、远缘杂交（A 基因组抗性导入甘蓝 C 基因组）、分子育种（标记辅助筛选和全基因组背景选择）等实现甘蓝 TuMV 抗性的快速提升。

表 2 甘蓝和其他芸薹属作物中已定位/克隆的重要 TuMV 抗性基因/QTL
Table 2 Significant TuMV resistant genes/QTLs mapped/cloned in *Brassica oleracea* and other Brassicas

抗性基因 Resistant gene	抗源材料 Resistant material	物种 Species	基因组位置 Genomic location	遗传、定位或克隆情况 Genetic, mapping, or cloning	TuMV 致病 型或株系 Pathotypes or strains	参考文献 Reference
—	84075	甘蓝 <i>B. oleracea</i>	C	同源克隆获得 5 个 NB-LRR 抗病相关 基因 Identify five NB-LRR type related gene through homologous cloning	—	曹必好 等, 2002, 2004
—	20-2-5	甘蓝 <i>B. oleracea</i>	C	单显性, 获得 1 个 AFLP 连锁标记 Single dominant, obtained one AFLP marker	C4	王雪, 2004
<i>retr01</i>	RLR22	白菜 <i>B. rapa</i>	A	隐性, 候选基因可能编码 eIF4E 蛋白 Recessive, the candidate may encode eIF4E	1, 3, 4, 7, 8, 9, 12	Rusholme et al., 2007
<i>ConTR01</i>	RLR22	白菜 <i>B. rapa</i>	A	显性, 候选基因可能编码 eIF(iso)4E 蛋白 Dominant, the candidate may encode eIF(iso)4E	1, 3, 4, 7, 8, 9, 12	Rusholme et al., 2007
—	A21	甘蓝 <i>B. oleracea</i>	C	单显性, 获得两个 RAPD 连锁标记 Single dominant, obtained two RAPD markers	C7	高金萍 等, 2008
<i>retr02</i>	BP8407	白菜 <i>B. rapa</i>	A	隐性, 候选基因编码 eIF(iso)4E 蛋白 Recessive, the candidate encodes eIF(iso)4E	C4	Qian et al., 2013
<i>TuRB07</i>	VC1/40	白菜 <i>B. rapa</i>	A	单显性, 候选基因 <i>Bra018863</i> 编码 CC-NB-LRR Single dominant; the candidate <i>Bra018863</i> encodes CC-NB- LRR	C4	Jin et al., 2014
<i>retr03</i>	VC029	芥菜 <i>B. juncea</i>	A	隐性, 候选基因编码 eIF2B β 蛋白 Recessive, the candidate encodes eIF2B β	ZJ	Shopan et al., 2017

4 抗 TuMV 甘蓝品种的育成

在中国, 抗 TuMV 等病害一直是主要育种目标之一。近年来, 通过育种学与植物病理学相结合的攻关研究, 甘蓝抗 TuMV 育种取得一批重要成果, 筛选或创制的抗 TuMV 等的抗源材料已应用于优良杂交组合的配制中, 育成一批优良杂交新品种(表 3), 并在生产中大面积推广应用(王庆彪 等, 2013)。

表 3 中国育成的部分抗 TuMV/病毒病甘蓝品种
Table 3 Part of the TuMV resistant cabbage varieties bred in China

育成单位 Breeding institute	品种名称 Cultivar name	审/认/鉴/ 登记年 Year of examination and approval	球型 Head type	春或秋甘蓝 Spring or autumn cabbage	抗病性表现 Disease resistance	参考文献 Reference
中国农业科学院蔬菜花卉所 Institute of Vegetables and Flowers, Chinese Academy of Agricultural Sciences	中甘 8 号 Zhonggan 8	1990	扁球 Flat	秋 Autumn	抗病毒病 Resistant to virus	甘蓝育种组和蔬 菜病毒组, 1986
	中甘 9 号 Zhonggan 9	1995	扁球 Flat	秋 Autumn	抗病毒病、黑腐病 Resistant to virus and black rot	刘玉梅 等, 1996
	中甘 20 Zhonggan 20	2002	扁球 Flat	秋 Autumn	抗 TuMV、黑腐病 Resistant to TuMV and black rot	杨丽梅 等, 2005
	中甘 22 Zhonggan 22	2007	圆球 Round	秋 Autumn	抗 TuMV、黑腐病 Resistant to TuMV and black rot	方智远 等, 2003

续表 3

育成单位 Breeding institute	品种名称 Cultivar name	审/认/鉴/ 登记年 Year of examination and approval	球型 Head type	春或秋甘 蓝 Spring or autumn cabbage	抗病性表现 Disease resistance	参考文献 Reference
北京市农林科学院蔬菜 研究中心 Beijing Vegetable Research Center, Beijing Academy of Agriculture and Forestry Sciences	中甘 18 Zhonggan 18	2002	圆球 Round	春 Spring	抗病毒病、枯萎病 Resistant to virus and Fusarium wilt	杨丽梅 等, 2004
	中甘 96 Zhonggan 96	2010	圆球 Round	秋 Autumn	抗枯萎病、病毒病、黑腐病 Resistant to Fusarium wilt, virus and black rot	杨丽梅 等, 2011
	中甘 102 Zhonggan 102	2015	扁球 Flat	秋 Autumn	抗病毒病、枯萎病 Resistant to virus and Fusarium wilt	孙世贤 等, 2017
	北京四季 Beijing Siji	2000	扁球 Flat	秋 Autumn	抗 TuMV、黑腐病 Resistant to TuMV and black rot	简元才 等, 1999
	秋甘 1 号 Qiugan 1	2007	扁球 Flat	秋 Autumn	抗病毒病、中抗黑腐病 Resistant to virus and moderately resistant to black rot	简元才 等, 2007
	秋甘 4 号 Qiugan 4	2010	圆球 Round	秋 Autumn	抗病毒病、中抗黑腐病 Resistant to virus and moderately resistant to black rot	康俊根 等, 2010
	秋甘 5 号 Qiugan 5	2012	扁球 Flat	秋 Autumn	高抗枯萎病, 抗病毒病、黑腐病 Highly resistant to Fusarium wilt, resistant to virus and black rot	康俊根 等, 2013
	秋甘 7 号 Qiugan 7	2015	圆球 Round	秋 Autumn	抗病毒病、枯萎病 Resistant to virus and Fusarium wilt	孙世贤 等, 2017
	西园 2 号 Xiyuan 2	1986	扁球 Flat	秋 Autumn	抗 TuMV、软腐病 Resistant to TuMV and soft rot	陈世儒 等, 1987
	西园 4 号 Xiyuan 4	1991	扁球 Flat	秋 Autumn	抗 TuMV、黑腐病 Resistant to TuMV and black rot	陈世儒 等, 1995
西南大学 Southwest University	西园 8 号 Xiyuan 8	2000	扁球 Flat	秋 Autumn	抗病毒病、中抗黑腐病、耐根肿病 Resistant to virus, moderately resistant to black rot and tolerant to clubroot	李成琼 等, 2004
	西园 10 号 Xiyuan 10	2006	扁球 Flat	秋 Autumn	抗 TuMV、中抗黑腐病、耐根肿病 Resistant to virus, moderately resistant to black rot and tolerant to clubroot	任雪松 等, 2008
	秦甘 80 Qingan 80	2000	扁球 Flat	春 Spring	抗病毒病、黑腐病 Resistant to virus and black rot	张恩慧和程永 安, 2001
	秦甘 70 Qingan 70	2000	扁球 Flat	秋 Autumn	高抗病毒、霜霉病, 抗黑腐病 Highly resistant to virus and downy mildew, resistant to black rot	许忠民 等, 2004
	秦甘 60 Qingan 60	2002	圆球 Round	秋 Autumn	抗病毒病、黑腐病 Resistant to virus and black rot	张恩慧 等, 2005
	秦甘 78 Qingan 78	2005	扁球 Flat	秋 Autumn	抗 TuMV、黑腐病、CMV Resistant to TuMV, black rot and CMV	许忠民 等, 2007
	黑丰 Heifeng	1999	扁球 Flat	秋 Autumn	抗 CMV、TuMV、黑腐病 Resistant to CMV, TuMV and black rot	丁万霞 等, 2000
	苏甘 8 号 Sugan 8	2002	扁球 Flat	秋 Autumn	抗黑腐病、病毒病 Resistant to black rot and virus	丁万霞 等, 2003
	锦秋 55 Jinqiu 55	2012	牛心形 Pointed	秋 Autumn	抗黑腐病、病毒病 Resistant to black rot and virus	曾爱松 等, 2015
	嘉兰 Jialan	2015	圆球 Round	秋 Autumn	高抗病毒病、黑腐病 Highly resistant to virus and black rot	王神云 等, 2017
河南省农科院园艺所 Institute of Horticulture, Henan Academy of Agricultural Sciences	豫生 1 号 Yusheng 1	2001	圆球 Round	春 Spring	抗病毒病、黑腐病、霜霉病 Resistant to virus, black rot and downy mildew	张晓伟 等, 2001

续表 3

育成单位 Breeding institute	品种名称 Cultivar name	审/认/鉴/ 登记年 Year of examination and approval	球型 Head type	春或秋甘蓝 Spring or autumn cabbage	抗病性表现 Disease resistance	参考文献 Reference
	豫生 4 号 Yusheng 4	2007	扁球 Flat	秋 Autumn	抗病毒病、黑腐病、霜霉病 Resistant to virus, black rot and downy mildew	张晓伟 等, 2008
	豫甘 1 号 Yugan 1	2010	圆球 Round	春 Spring	抗病毒病、黑腐病、霜霉病 Resistant to virus, black rot and downy mildew	姚秋菊 等, 2015
	豫甘 3 号 Yugan 3	2010	圆球 Round	秋 Autumn	抗病毒病、黑腐病、霜霉病 Resistant to virus, black rot and downy mildew	张晓伟 和 姚秋菊, 2016
山西省农科院蔬菜所 Institute of Vegetables, Shanxi Academy of Agricultural Sciences	惠丰 1 号 Huifeng 1	2000	扁球 Flat	秋 Autumn	高抗病毒病、抗黑腐病 Highly resistant to virus and resistant to black rot	武永慧 等, 2005
	惠丰 3 号 Huifeng 3	2001	扁球 Flat	秋 Autumn	高抗病毒病、黑腐病 Highly resistant to virus and black rot	武永慧 等, 2004
	惠丰 4 号 Huifeng 4	2007	圆球 Round	秋 Autumn	抗 TuMV Resistant to TuMV	武永惠 等, 2007
东北农业大学 Northeast Agricultural University	惠丰 5 号 Huifeng 5	2007	圆球 Round	秋 Autumn	抗 TuMV Resistant to TuMV	王翠仙和武永惠, 2008
	惠甘 68 Huigan 68	2012	圆球 Round	秋 Autumn	抗 TuMV Resistant to TuMV	刘彩虹 等, 2013
	东农 610 Dongnong 610	2001	圆球 Round	春 Spring	抗 TuMV、黑腐病 Resistant to TuMV and black rot	王超 等, 2002
	东农 611 Dongnong 611	2007	圆球 Round	秋 Autumn	抗 TuMV、黑腐病 Resistant to TuMV and black rot	王超 等, 2009
	夏甘 58 Xiagan 58	2002	扁球 Flat	秋 Autumn	高抗病毒病、黑腐病 Highly resistant to virus and black rot	潘跃平 等, 2003
江苏丘陵地区镇江农科所 Zhenjiang Institute of Jiangsu Hilly Area	瑞甘 21 Ruigan 21	2012	扁球 Flat	越冬 Winter	抗 TuMV、黑腐病 Resistant to TuMV and black rot	秦文斌 等, 2014
	瑞甘 17 Ruigan 17	2015	扁球 Flat	秋 Autumn	抗 TuMV、黑腐病 Resistant to TuMV and black rot	秦文斌 等, 2018
	浙甘 85 Zhegan 85	2009	圆球 Round	秋 Autumn	抗 TuMV、黑腐病 Resistant to TuMV and black rot	钟新民 等, 2011

5 问题与展望

5.1 从芸薹属作物中广泛挖掘和利用抗 TuMV 基因资源，解决甘蓝抗性材料匮乏问题

目前研究者已在甘蓝 C 基因组中挖掘到了一些 TuMV 抗源材料，例如 ‘20-2-5’、‘H8501’ 和 ‘A21’ 等（王雪, 2004; 张恩慧 等, 2005; 高金萍 等, 2008），并培育出一些抗病品种，满足市场对抗性品种的部分需求；但总体而言，这些材料的抗性多为多基因控制，类型较单一，且高抗材料较少，对下一步培育更多类型的抗性品种造成了障碍。与此同时，芸薹属其他作物，如白菜、油菜和芥菜中存在丰富的抗源材料，白菜材料 ‘8407’ 和 ‘RLR22’，油菜材料 ‘N-o-9’ 和 ‘22S’，芥菜材料 ‘Oasis Cl’ 和 ‘VC029’ 等（Walsh et al., 1999; Hughes et al., 2003; Rusholme et al., 2007; Nyalugwe et al., 2015; Shopan et al., 2017）。这些类型各异的抗源材料为甘蓝类作物 TuMV 抗性的

改良提供了丰富的基因资源, 下一步可利用远缘杂交、体细胞融合等手段结合分子育种技术(标记辅助筛选和全基因组背景选择)将 A 基因组抗性导入甘蓝 C 基因组, 创制新型抗病材料, 为培育更多类型的甘蓝抗 TuMV 品种奠定基础。

在分子育种时代, 标记开发和基因的定位与克隆尤为重要。芸薹属主要作物甘蓝、白菜和油菜等的基因组均已公布, 为抗性基因的快速定位提供了基础。目前研究者已在甘蓝中开发了少数分子标记, 如王雪(2004)利用 BSA 方法开发的 AFLP 标记, 其遗传距离为 14.44 cM; 高金萍等(2008)开发的两个 RAPD 标记, 其遗传距离分别为 8.6 cM 和 7.7 cM。综合来看, 由于甘蓝 TuMV 抗性大多为多基因控制, 已开发的分子标记距离较远, 筛选效率较低, 因而阻碍了分子育种工作的开展和抗性品种的快速培育; 相比而言, 白菜、油菜、芥菜等的 A 基因组抗性多由显性或者隐性寡基因控制, 定位工作进展较快, 目前已有超过 30 个位点的定位研究, 且有 5 个抗性位点已找到候选基因(Rusholme et al., 2007; Qian et al., 2013; Jin et al., 2014; Shopan et al., 2017)。这些芸薹属作物 TuMV 抗性基因挖掘工作为甘蓝抗 TuMV 研究和育种工作提供了重要依据: 一是可以采用同源基因等策略快速挖掘甘蓝中相关抗性基因; 二是可通过转化(农杆菌介导法、基因枪法等)、定点突变(改变 TuMV 靶向的基因位点)等手段直接应用已克隆的 TuMV 抗性基因, 从而加速甘蓝抗性种质创制和品种培育工作。

5.2 深入挖掘 TuMV—寄主互作的分子机制, 为甘蓝抗病育种提供依据

在分子层面明确寄主抗性基因和病毒致病基因的机制对于理解病毒—寄主互作机制和有针对性地开展病毒防控具有重要意义。近年来分子生物学和基因组学的飞速发展揭示了这些分子机制提供了新的机遇。

芸薹属作物抗性基因与 TuMV 之间的互作一直是该领域的研究热点。例如 TuMV 的 VPg 蛋白和寄主 eIF4E 蛋白之间的互作对于病毒的成功入侵是必不可少的(Robaglia & Caranta, 2006; Beauchemin et al., 2007)。在芸薹属作物中已揭示了与寄主抗性密切相关的 4 个 *eIF4E* 或 *eIF(iso)4E* 基因, 其中包括 3 个隐性基因 *retr01*、*retr02* 和 *retr03* 和 1 个显性基因 *ConTR01*。利用 eIF 的关键位点变异可以避免其与病毒 VPg 蛋白之间的互作, 赋予作物高度抗性。目前已在白菜等作物中实现转入关键位点突变的 *eIF(iso)4E* 基因, 其与病毒 VPg 蛋白的互作被中断, 转化植株表现出高度抗性(Kim et al., 2014)。在下一步甘蓝抗 TuMV 的研究中, 既可利用转化将抗性基因直接导入甘蓝, 又可通过定点突变(改变 TuMV 靶向的基因位点)等手段改变感病基因, 特别是利用新兴的 CRISPR/Cas9 等介导的基因编辑技术实现碱基替换等, 从而阻止病毒入侵。另一方面, 利用对病毒基因分子机制的理解, 同样可以实现寄主的抗性提升。例如, 将 TuMV 的 CP 基因转入寄主, CP 蛋白可以在寄主细胞中积累, 阻止病毒复制, 从而赋予抗性。朱常香等(2001)、Lehmann 等(2003)将 CP 基因导入白菜、甘蓝型油菜中, 转化植株抗性明显增强。另外, 也可以根据 TuMV 的 CP、PI、NIa 和 HC-Pro 等基因设计 RNAi 靶标, 采取寄主诱导的基因沉默(Host induced gene silencing, HIGS)等策略, 可以有效沉默病毒基因, 阻止其入侵, 该方法已在油菜、白菜等芸薹属作物中成功应用, 增强了寄主抗性(于占东等, 2006; 叶艳英等, 2014)。这些防控策略为甘蓝抗 TuMV 育种研究提供了新的思路。

References

- Beauchemin C, Boutet N, Laliberté J F. 2007. Visualization of the interaction between the precursors of VPg, the viral protein linked to the genome of turnip mosaic virus, and the translation eukaryotic initiation factor iso 4E in planta. *Journal of Virology*, 81: 775 - 782.

- Cabbage Breeding Group and Vegetable Virus Group. 1986. An autumn cabbage hybrid F₁ 'Zhonggan 8' with disease resistance and high yield. China Vegetables, (2): 41 - 42. (in Chinese)
- 甘蓝育种组和蔬菜病毒组. 1986. 抗病、丰产秋甘蓝一代杂种 '中甘 8 号'. 中国蔬菜, (2): 41 - 42.
- Cai Yue-song, Li Cheng-qiong. 1992. Assessment of resistance to eleven isolates of *Turnip mosaic virus* in cabbage line 84052. Journal of Southwest Agricultural University, 14 (3): 247 - 249. (in Chinese)
- 蔡岳松, 李成琼. 1992. 甘蓝品系 84025 对芜菁花叶病毒 11 个分离物的抗性测定. 西南大学学报 (自然科学版), 14 (3): 247 - 249.
- Cao Bi-hao, Lei Jian-jun, Xia Yong, Song Hong-yuan, Chen Guo-ju, Oliver D J. 2004. Isolation of resistant gene analog of NBS-LRR from cabbage. Scientia Agricultura Sinica, 37 (7): 1081 - 1081. (in Chinese)
- 曹必好, 雷建军, 夏 勇, 宋洪元, 陈国菊, Oliver D J. 2004. 结球甘蓝 NBS-LRR 类 R 基因同源序列的分离. 中国农业科学, 37 (7): 1081 - 1081.
- Cao Bi-hao, Song Hong-yuan, Lei Jian-jun, Song Ming, Yang Zhao-hui. 2002. Cloning a gene related to resistance to TuMV in cabbage. Acta Genetica Sinica, 29 (7): 565 - 570. (in Chinese)
- 曹必好, 宋洪元, 雷建军, 宋 明, 杨朝辉. 2002. 结球甘蓝抗 TuMV 相关基因的克隆. 遗传学报, 29 (7): 565 - 570.
- Chen Shi-ru, Li Cheng-qiong, Leng Hou-ning. 1987. Introduction of new cabbage varieties Xiyuan 2 and Xiyuan 3. Journal of Changjiang Vegetables, (5): 30 - 31. (in Chinese)
- 陈世儒, 李成琼, 冷厚宁. 1987. 西园二、三号甘蓝新品种介绍. 长江蔬菜, (5): 30 - 31.
- Chen Shi-ru, Li Cheng-qiong, Cai Yue-song, Song Ming, Wang Xiao-jia, Tong Nan-kui, Lei Jian-jun. 1995. Breeding of autumn cabbage 'Xiyuan 4' with good quality and high production. China Vegetables, (1): 6 - 8. (in Chinese)
- 陈世儒, 李成琼, 蔡岳松, 宋 明, 王晓佳, 童南奎, 雷建军. 1995. 优质丰产抗病秋甘蓝西园 4 号的选育. 中国蔬菜, (1): 6 - 8.
- Chen Yan-yang, Jiang Ming, Zhao Yue. 2010. Progress of cabbage *Turnip mosaic virus* resistance breeding. Chinese Agricultural Science Bulletin, 26 (12): 160 - 164. (in Chinese)
- 陈延阳, 姜 明, 赵 越. 2010. 甘蓝抗芜菁花叶病毒育种研究进展. 中国农学通报, 26 (12): 160 - 164.
- Cui Ji-zhe. 1989. Genetic analysis of antiviral cabbage. Northern Horticulture, (6): 1 - 5. (in Chinese)
- 崔继哲. 1989. 甘蓝抗病毒病遗传的研究. 北方园艺, (6): 1 - 5.
- Ding Wan-xia, Huang Zhen-yi, Xu He-lin, Li Jian-bin, Li Bin, Wang Ai-min. 2000. A new cabbage F₁ hybrid—'Heifeng'. China Vegetables, (6): 27 - 29. (in Chinese)
- 丁万霞, 黄真诒, 徐鹤林, 李建斌, 李 彬, 王爱民. 2000. 夏甘蓝新品种黑丰的选育. 中国蔬菜, (6): 27 - 29.
- Ding Wan-xia, Li Jian-bin, Xu He-lin. 2003. A new cabbage F₁ hybrid—'Sugan No. 8'. China Vegetables, (1): 19 - 20. (in Chinese)
- 丁万霞, 李建斌, 徐鹤林. 2003. 甘蓝新品种苏甘 8 号的选育. 中国蔬菜, (1): 19 - 20.
- Fang Zhi-yuan, Liu Yu-mei, Yang Li-mei, Wang Xiao-wu, Zhuang Mu, Zhang Yang-yong, Sun Pei-tian. 2003. 'Zhonggan 22'—a new early autumn cabbage variety produced by CMS line. Acta Horticulturae Sinica, 30 (6): 761 - 761. (in Chinese)
- 方智远, 刘玉梅, 杨丽梅, 王晓武, 庄 木, 张扬勇, 孙培田. 2003. 以胞质雄性不育系配制的早熟秋甘蓝新品种 '中甘 22'. 园艺学报, 30 (6): 761 - 761.
- Fang Zhi-yuan, Liu Yu-mei, Yang Li-mei, Wang Xiao-wu, Zhuang Mu, Zhang Yang-yong, Sun Pei-tian. 2002. General situation of research on genetic breeding of cabbage in China. Acta Horticulturae Sinica, 29 (S1): 657 - 663. (in Chinese)
- 方智远, 刘玉梅, 杨丽梅, 王晓武, 庄 木, 张扬勇, 孙培田. 2002. 我国甘蓝遗传育种研究概况. 园艺学报, 29 (S1): 657 - 663.
- Fang Zhi-yuan. 2008. Changes of cabbage production and sales and breeding countermeasures in China. China Vegetables, (1): 1 - 2. (in Chinese)
- 方智远. 2008. 我国甘蓝产销变化与育种对策. 中国蔬菜, (1): 1 - 2.
- Feng Lan-xiang, Xu Ling, Liu Jia. 1990. Differentiation study on Cruciferous *Turnip mosaic virus* strains in Beijing. Acta Phytopathologica Sinica, (3): 185 - 188. (in Chinese)
- 冯兰香, 徐 玲, 刘 佳. 1990. 北京地区十字花科蔬菜芜菁花叶病毒株系分化研究. 植物病理学报, (3): 185 - 188.
- Gao Jin-ping, Wang Chao, Liu Ying. 2008. RAPD and SCAR markers for resistance to TuMV in cabbage. Acta Phytopathologica Sinica, 38 (5): 549 - 552. (in Chinese)

- 高金萍, 王超, 刘英. 2008. 结球甘蓝抗 TuMV 基因的 RAPD 和 SCAR 标记研究. *植物病理学报*, 38 (5): 549 – 552.
- Gardner M W, Kendrick J B. 1921. Turnip mosaic. *Journal of Agricultural Research*, 22: 123 – 124.
- Green S K, Deng T C. 1985. Turnip mosaic virus strains in cruciferous hosts in Taiwan. *Plant Disease*, 69: 28 – 31.
- Guerret M, Nyalugwe E, Maina S, Barbetti M J, Leur J V, Jones R. 2017. Biological and molecular properties of a *Turnip mosaic virus* (TuMV) strain that breaks TuMV resistances in *Brassica napus*. *Plant Disease*, 101 (5): 674 – 683.
- Hughes S L, Hunter P J, Sharpe A G, Kearsey M J, Lydiat D J, Walsh J A. 2003. Genetic mapping of the novel turnip mosaic virus resistance gene *TuRB03* in *Brassica napus*. *Theoretical and Applied Genetics*, 107 (7): 1169 – 1173.
- Hunter P J, Jones J E, Walsh J A. 2002. Involvement of *Beet western yellows virus*, *Cauliflower mosaic virus*, and *Turnip mosaic virus* in internal disorders of stored white cabbage. *Phytopathology*, 92 (8): 816 – 826.
- Jenner C E, Walsh J A. 1996. Pathotypic variation in *Turnip mosaic virus* with special reference to European isolates. *Plant Pathology*, 45: 848 – 856.
- Jian Yuan-cai, Ding Yun-hua, Qu Guang-qi. 2007. New cabbage F₁ hybrid—‘Qiugan No. 1’. *China Vegetables*, (12): 29 – 31. (in Chinese)
- 简元才, 丁云花, 屈广琪. 2007. 秋甘蓝新品种秋甘 1 号的选育. *中国蔬菜*, (12): 29 – 31.
- Jian Yuan-cai, Du Guang-cen, Li Chang-ying. 1999. An early autumn cabbage Beijing Siji. *Journal of Changjiang Vegetables*, (5): 27 – 28. (in Chinese)
- 简元才, 杜广岑, 李长缨. 1999. 秋早熟甘蓝新组合北京四季. *长江蔬菜*, (5): 27 – 28.
- Jin M, Lee S S, Ke L, Kim J S, Seo M S, Sohn S H, Park B S, Bonnema G. 2014. Identification and mapping of a novel dominant resistance gene, *TuRB07* to *Turnip mosaic virus* in *Brassica rapa*. *Theoretical Applied Genetics*, 127 (2): 509 – 519.
- Kang Jun-gen, Ding Yun-hua, Jian Yuan-cai. 2010. A new autumn cabbage F₁ hybrid ‘Qiugan No. 4’. *China Vegetables*, (20): 74 – 76. (in Chinese)
- 康俊根, 丁云花, 简元才. 2010. 耐裂夏秋甘蓝新品种秋甘 4 号的选育. *中国蔬菜*, (20): 74 – 76.
- Kang Jun-gen, Ding Yun-hua, Jian Yuan-cai. 2013. A new autumn cabbage F₁ hybrid ‘Qiugan No. 5’. *China Vegetables*, (18): 96 – 98. (in Chinese)
- 康俊根, 丁云花, 简元才. 2013. 秋甘蓝新品种秋甘 5 号的选育. *中国蔬菜*, (18): 96 – 98.
- Kim W J, Kang W H, Hwang J, Yang H B, Dosun K, Oh C S, Kang B C. 2014. Transgenic *Brassica rapa* plants over - expressing eIF(iso)4E variants show broad - spectrum *Turnip mosaic virus* (TuMV) resistance. *Molecular Plant Pathology*, 15 (6): 615 – 626.
- Lehmann P, Jenner C E, Kozubek E, Greenland A J, Walsh J A. 2003. Coat protein-mediated resistance to *Turnip mosaic virus* in oilseed rape (*Brassica napus*). *Molecular Breeding*, 11 (2): 83 – 94.
- Li Cheng-qiong, Song Ming, Lei Jian-jun, Wang Xiao-jia, Ren Xue-song, Song Hong-yuan, Si Jun. 2004. A new cabbage F₁ hybrid—‘Xiuyan No. 8’. *China Vegetables*, (1): 18 – 19. (in Chinese)
- 李成琼, 宋明, 雷建军, 王小佳, 任雪松, 宋洪元, 司军. 2004. 夏秋甘蓝新品种西园 8 号的选育. *中国蔬菜*, (1): 18 – 19.
- Li Jing-lüe, Zhao Zhi-ya, Li Sheng-yin, Zhao Yu-xia. 1985. Viral population change analysis of cruciferous vegetable in Xi'an area. *Plant Protection*, 11 (5): 11 – 13. (in Chinese)
- 李经略, 赵稚雅, 李省印, 赵玉霞. 1985. 西安地区十字花科蔬菜病毒种群变化分析. *植物保护*, 11 (5): 11 – 13.
- Li Shu-de. 1995. Progress in disease-resistant breeding of main vegetables in China. Beijing: Science Press: 617 – 619. (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: 617 – 619.
- Ling L, Yang J. 1940. A mosaic disease of rape and other cultivated crucifers in China. *Phytopathology*, 30: 338 – 342.
- Liu Cai-hong, Wu Yong-hui, Wang Cui-xian. 2013. A new early-maturing autumn cabbage hybrid ‘Huigan 68’. *Acta Horticulturae Sinica*, 40 (6): 1213 – 1214. (in Chinese)
- 刘彩虹, 武永慧, 王翠仙. 2013. 秋早熟甘蓝新品种‘惠甘 68’. *园艺学报*, 40 (6): 1213 – 1214.
- Liu Jia, Feng Lan-xiang. 1994. Population identification and change analysis of cabbage virus disease in Beijing area. *China Vegetables*, (2): 23 – 25. (in Chinese)
- 刘佳, 冯兰香. 1994. 北京地区甘蓝病毒病种群鉴定及变化分析. *中国蔬菜*, (2): 23 – 25.

- Liu Jia, Feng Lan-xiang, Cai Shao-hua, Fang Zhi-yuan, Sun Pei-tian. 1988. Disease resistance to TuMV and black rot in cabbage. *Plant Protection*, 14 (6): 9 – 11. (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*, 14 (6): 9 – 11.
- Liu Yu-mei, Fang Zhi-yuan, Yang Li-mei, Hou An-fu, Wang Xiao-wu, Sun Pei-tian, Liu Jia, Feng Lan-xiang. 1996. The selection of new autumn cabbage hybrid ‘Zhonggan 9’. *China Vegetables*, (4): 4 – 9. (in Chinese)
- 刘玉梅, 方智远, 杨丽梅, 侯安福, 王晓武, 孙培田, 刘 佳, 冯兰香. 1996. 秋甘蓝新品种中甘 9 号的选育. *中国蔬菜*, (4): 4 – 9.
- Nguyen H D, Tran H T N, Ohshima K. 2013. Genetic variation of the *Turnip mosaic virus*, population of vietnam: a case study of founder, regional and local influences. *Virus Research*, 171 (1): 138 – 149.
- Nyalugwe E P, Barbetti M J, Jones R A C. 2015. Studies on resistance phenotypes to *Turnip mosaic virus*, in five species of Brassicaceae, and identification of a virus resistance gene in *Brassica juncea*. *European Journal of Plant Pathology*, 141 (4): 647 – 666.
- Ohshima K, Tomitaka Y, Wood J T, Minematsu Y, Kajiyama H, Tomimura K, Gibbs A J. 2007. Patterns of recombination in turnip mosaic virus genomic sequences indicate hotspots of recombination. *Journal of General Virology*, 88 (1): 298 – 315.
- Pan Yue-ping, Dai Zhong-liang, Qin Wen-bin, Mao Zhong-liang, Yao Yue-mei, Xiao Yan, Wu Guo-ping. 2003. Study on breeding of cabbage hybrid Xiagan 58 with good quality, heat tolerance and early maturity. *Acta Agriculturae Shanghai*, 19 (1): 27 – 29. (in Chinese)
- 潘跃平, 戴忠良, 秦文斌, 毛忠良, 姚悦梅, 肖 燕, 吴国平. 2003. 优质、耐热、早熟甘蓝新杂交种夏甘 58 的选育. *上海农业学报*, 19 (1): 27 – 29.
- Pink D A C, Sutherland R A, Walkey D G A. 1986. Genetic analysis of resistance in Brussels sprout to *Cauliflower mosaic* and *Turnip mosaic viruses*. *Annals of Applied Biology*, 109: 199 – 208.
- Pink D A C, Walkey D G A. 1990. Resistance to *Turnip mosaic virus* in white cabbage. *Euphytica*, 51 (2): 101 – 107.
- Pound G S, Walker J C. 1945. Differentiation of certain crucifer viruses by the use of temperature and host immunity reactions. *Journal of agricultural Research*, 71: 255 – 278.
- Provvidenti R. 1980. Evaluation of Chinese cabbage cultivars from Japan and the People’s Republic of China for resistance to *Turnip mosaic virus* and *Cauliflower mosaic virus*. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 105: 571 – 57.
- Qian W, Zhang S, Zhang S, Li F, Zhang H, Wu J, Wang X, Walsh J, Sun R. 2013. Mapping and candidate-gene screening of the novel turnip mosaic virus resistance gene *retr02* in Chinese cabbage (*Brassica rapa* L.). *Theoretical Applied Genetics*, 126 (1): 179 – 188.
- Qin Wen-bin, Dai Zhong-Liang, Sun Qing-chun, Pan Yong-fei, Xiao Yan. 2014. Breeding and effective technique of cultivation of new overwintering cabbage variety Ruigan 21. *Vegetables*, (6): 65 – 66. (in Chinese)
- 秦文斌, 戴忠良, 孙春青, 潘永飞, 肖 燕. 2014. 越冬甘蓝新品种瑞甘 21 的选育及高产高效栽培技术. *蔬菜*, (6): 65 – 66.
- Qin Wen-bin, Zhang Zhen-chao, Shan Xi, Dai Zhong-liang. 2018. Breeding, industrialized application of prospects and effective technique of cultivation for new variety Ruigan 17. *Jiangsu Academy of Agricultural Sciences*, 46 (6): 112 – 113. (in Chinese)
- 秦文斌, 张振超, 山 溪, 戴忠良. 2018. 甘蓝新品种瑞甘 17 选育与产业化应用前景及高效栽培技术. *江苏农业科学*, 46 (6): 112 – 113.
- Ren Xue-song, Li Cheng-qiong, Song Hong-yuan, Si Jun, Song Ming, Wang Xiao-jia. 2008. New cabbage F₁ hybrid— ‘Xiyuan No.10’. *China Vegetables*, (2): 33 – 34. (in Chinese)
- 任雪松, 李成琼, 宋洪元, 司 军, 宋 明, 王小佳. 2008. 夏秋甘蓝新品种西园 10 号的选育. *中国蔬菜*, (2): 33 – 34.
- Robaglia C, Caranta C. 2006. Translation initiation factors: a weak link in plant RNA virus infection. *Trends in Plant Science*, 11: 40 – 45.
- Rusholme R, Higgins E, Walsh J, Lydiate D. 2007. Genetic control of broad-spectrum resistance to turnip mosaic virus in *Brassica rapa* (Chinese cabbage). *Journal of General Virology*, 88 (11): 3177 – 3186.
- Schultz E S. 1921. A transmissible mosaic disease of Chinese cabbage, mustard and turnip. *Journal of Agricultural Research*, 22: 173 – 177.
- Shattuck V I. 1992. The Biology: epidemiology, and control of *Turnip mosaic virus*. *Horticultural Reviews*, 14: 199 – 238
- Shopan J, Mou H, Zhang L, Zhang C, Ma W, Walsh J A, Hu Z, Yang J, Zhang M. 2017. *Eukaryotic translation initiation factor 2b-beta (eIF2Bβ)*, a new class of plant virus resistance gene. *Plant Journal*, 90 (5): 929 – 940.
- Smith K M. 1935. A virus disease of cultivated crucifers. *Annals of Applied Biology*, 22: 239 – 242.
- Sun Shi-xian, Zhang Yang-yong, Wang Shu-bin, Zhang Shu-jiang, Zhang Li. 2017. Excellent varieties of vegetables in China (2004 – 2015). Beijing:

- China Agriculture Press. (in Chinese)
- 孙世贤, 张扬勇, 王述彬, 张淑江, 张 力. 2017. 中国蔬菜优良品种 2004—2015. 北京: 中国农业出版社.
- Tian Y P, Zhu X P, Liu J L, Yu X Q, Du J, Kreuze J, Li X D. 2007. Molecular characterization of the 3-terminal region of *Turnip mosaic virus* isolates from Eastern China. *Phytopathology*, 155 (6): 333 – 341.
- Tomlinson J A. 1987. Epidemiology and control of virus disease of vegetables. *Annals of Applied Biology*, 110: 661 – 681.
- TuMV strain research group of national vegetable disease resistance breeding program. 1989. Cruciferous vegetables *Turnip mosaic virus* (TuMV) strain differentiation (II) – the new differential host selection and strain differentiation in ten provinces (cities) in China. *Chinese Science Bulletin*, 34 (21): 1660. (in Chinese)
- 国家蔬菜抗病育种课题 TuMV 株系研究协作组. 1989. 我国十省(市)十字花科蔬菜芜菁花叶病毒(TuMV)株系分化研究(II)——新鉴别寄主筛选及株系划分. *科学通报*, 34 (21): 1660 – 1660.
- Walkey D G A, Neely H A. 1980. Resistance in white cabbage to necrosis caused by turnip and cauliflower mosaic viruses and pepper-spot. *Journal of Agricultural Science*, 95: 703 – 713.
- Walkey D G A, Pink D A C. 1988. Reactions of white cabbage (*Brassica oleracea* var. *capitata*) to four different strains of *Turnip mosaic virus*. *Annals of Applied Biology*, 112 (2): 273 – 284.
- Walsh J A, Sharpe A G, Jenner C E, Lydiate D J. 1999. Characterisation of resistance to *Turnip mosaic virus* in oilseed rapa (*Brassica napus*) and genetic mapping of *TuRB01*. *Theoretical and Applied Genetics*, 99: 1149 – 1154.
- Walsh J A, Jenner C E. 2002. *Turnip mosaic virus* and the quest for durable resistance. *Molecular Plant Pathology*, 3 (5): 289 – 300.
- Wang Chao, Xu Rui-xian, Wu Shi-chang. 2002. Extremely early spring cabbage ‘Dongnong 610’. *China Vegetables*, (5): 50. (in Chinese)
- 王 超, 许蕊仙, 吴世昌. 2002. 极早熟春甘蓝东农 610. *中国蔬菜*, 1 (5): 50.
- Wang Chao, Xu Rui-xian, Yu Shou-jiang. 2009. A new mid-early maturing cabbage F₁ hybrid— ‘Dongnong 611’. *China Vegetables*, (12): 71 – 72. (in Chinese)
- 王 超, 许蕊仙, 于守江. 2009. 中早熟甘蓝新品种东农 611 的选育. *中国蔬菜*, (12): 71 – 72.
- Wang Chao, Wu Shi-chang, Qin Zhi-wei, Liu Jian-dong. 2000. Multiple disease resistance identification technology analysis in cabbage seedling. *Journal of Northeast Agricultural College*, (2): 152 – 159. (in Chinese)
- 王 超, 吴世昌, 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*, (2): 152 – 159.
- Wang Chao, Xu Rui-xian, Qin Zhi-wei. 1991. Genetic analysis of TuMV resistance in *Brassica oleracea*. *Journal of Northeast Agricultural College*, (4): 328 – 332. (in Chinese)
- 王 超, 许蕊仙, 秦智伟. 1991. 甘蓝抗 TuMV 遗传规律的研究. *东北农业大学学报*, (4): 328 – 332.
- Wang Chao, Xu Rui-xian. 1991. TuMV disease resistance identification in *Brassica oleracea*. *Northern Horticulture*, (3): 7 – 8. (in Chinese)
- 王 超, 许蕊仙. 1991. 甘蓝品种抗芜菁花叶病毒抗病性鉴定. *北方园艺*, (3): 7 – 8.
- Wang Cui-xian, Wu Yong-hui. 2008. A new early-maturing autumn cabbage hybrid ‘Huifeng 5’. *Acta Horticulturae Sinica*, 35 (7): 1089. (in Chinese)
- 王翠仙, 武永慧. 2008. 秋早熟甘蓝新品种 ‘惠丰 5 号’. *园艺学报*, 35 (7): 1089.
- Wang Qing-biao, Fang Zhi-yuan, Yang Li-mei, Zhuang Mu, Zhang Yang-yong, Liu Yu-mei, Sun Pei-tian, Lü Hong-hao. 2013. Survey and pedigree analysis of cabbage varieties released in China. *Acta Horticulturae Sinica*, 40 (5): 869 – 886. (in Chinese)
- 王庆彪, 方智远, 杨丽梅, 庄 木, 张扬勇, 刘玉梅, 孙培田, 吕红豪. 2013. 中国甘蓝育成品种系谱分析. *园艺学报*, 40 (5): 869 – 886.
- Wang Shen-yun, Wu Qiang, Li Jian-bin, Wang Hong, Yu Li, Yu Fang-wei, Ding Wan-xia, Jiang Jie-zeng. 2013. A new early mid-ripening heading cabbage cultivar ‘Jialan’ with tolerance to crack. *Acta Horticulturae Sinica*, 44 (S2): 2675 – 2676. (in Chinese)
- 王神云, 吴 强, 李建斌, 王 红, 于 利, 余方伟, 丁万霞, 江解增. 2017. 中早熟耐裂结球甘蓝新品种 ‘嘉兰’. *园艺学报*, 44 (S2): 2675 – 2676.
- Wang Xiao-wei, Li Xi-xiang, Zhang Xiao-hui, Qiu Yang, Dong Hong-xia, Song Jiang-ping, Wang Hai-ping, Shen Di. 2016. Identification and evaluation of resistance to TuMV of *Brassica campestris* L. ssp. *chinensis* germplasm resources. *Journal of Plant Genetic Resources*, 17 (2): 387 – 394. (in Chinese)

- 王晓伟, 李锡香, 张晓辉, 邱 杨, 董洪霞, 宋江萍, 王海平, 沈 颖. 2016. 不结球白菜种质资源对 TuMV 的抗性鉴定与评价. 植物遗传资源学报, 17 (2): 387 - 394.
- Wang Xue. 2004. AFLP markers linked to *Turnip mosaic virus*-resistance gene in cabbage (*Brassica oleracea* var. *capitata*) [M. D. Dissertation]. Wuhan: Huazhong Agricultural University. (in Chinese)
- 王 雪. 2004. 结球甘蓝抗 TuMV 基因的 AFLP 标记研究[硕士论文]. 武汉: 华中农业大学.
- Wu Yong-hui, Li Jian-sheng, Wang Cui-xian. 2007. Early autumn cabbage hybrid 'Huifeng 4'. *Acta Horticulturae Sinica*, 34 (4): 1066. (in Chinese)
- 武永慧, 李建生, 王翠仙. 2007. 秋早熟甘蓝新品种 '惠丰 4 号'. 园艺学报, 34 (4): 1066.
- Wu Yong-hui, Wang Cui-xian, Cheng Bo-ying. 2004. Breeding and cultivation of autumn cabbage new variety 'Huifeng 3'. *Northern Horticulture*, (3): 56 - 57. (in Chinese)
- 武永慧, 王翠仙, 程伯瑛. 2004. 秋甘蓝新品种惠丰 3 号的选育及栽培. 北方园艺, (3): 56 - 57.
- Wu Yong-hui, Wang Cui-xian, Cheng Bo-ying, Wu Jun-xin. 2005. Breeding of cabbage new variety 'Huifeng 1'. *China Vegetables*, (1): 26 - 27. (in Chinese)
- 武永慧, 王翠仙, 程伯瑛, 武峻新. 2005. 甘蓝新品种惠丰 1 号的选育. 中国蔬菜, (1): 26 - 27.
- Xu Rui-xian, Wang Chao, Qin Zhi-wei, Li Yong-gao. 1992. Disease resistance identification of *Turnip mosaic virus* and black rot resistance in cabbage. *Journal of Northeast Agricultural College*, (3): 235 - 237. (in Chinese)
- 许蕊仙, 王 超, 秦智伟, 李永镐. 1992. 甘蓝对芜菁花叶病毒 (TuMV) 和黑腐病的抗病性鉴定. 东北农学院学报, (3): 235 - 237.
- Xu Zhong-min, Zhang En-hui, Cheng Yong-an, Ma Qing-shan. 2007. Breeding of new variety Qingan 78 and its good characteristic. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*, 16 (2): 130 - 132. (in Chinese)
- 许忠民, 张恩慧, 程永安, 马青山. 2007. 优质抗病甘蓝品种秦甘 78 的选育及优良特性分析. 西北农业学报, 16 (2), 130 - 132.
- Xu Zhong-min, Zhang En-hui, Cheng Yong-an, Wang Yan-ni. 2004. Breeding of new cabbage variety 'Qingan 70'. *China Vegetables*, (1): 20 - 21. (in Chinese)
- 许忠民, 张恩慧, 程永安, 王妍妮. 2004. 甘蓝新品种秦甘 70 的选育. 中国蔬菜, (1): 20 - 21.
- Yang Li-mei, Fang Zhi-yuan, Liu Yu-mei, Wang Xiao-wu, Zhuang Mu, Zhang Yang-yong, Sun Pei-tian. 2004. 'Zhonggan 18' - a new cabbage hybrid variety with the hybridization of dominant male sterile line and inbred line. *Acta Horticulturae Sinica*, 34 (6): 837. (in Chinese)
- 杨丽梅, 方智远, 刘玉梅, 王晓武, 庄 木, 张杨勇, 孙培田. 2004. 以显性雄性不育系配制的早熟秋甘蓝新品种 '中甘 18'. 园艺学报, 34 (6): 837.
- Yang Li-mei, Fang Zhi-yuan, Liu Yu-mei, Zhuang Mu, Zhang Yang-yong, Sun Pei-tian. 2005. Several new F₁ hybrid varieties and hybrid crossing lines bred with male sterile lines and hybrid lines. *China Vegetables*, (1): 23 - 25. (in Chinese)
- 杨丽梅, 方智远, 刘玉梅, 庄 木, 王晓武, 张杨勇, 孙培田. 2005. 用雄性不育系配制的秋甘蓝系列新品种 (组合). 中国蔬菜, (1): 23 - 25.
- Yang Li-mei, Fang Zhi-yuan, Liu Yu-mei, Zhuang Mu, Zhang Yang-yong, Sun Pei-tian, Xie Bing-yan, Yang Yu-hong, Lü Hong-hao. 2011. A new autumn cabbage hybrid cultivar 'Zhonggan 96' with fusarium yellows resistance and crack tolerance. *Acta Horticulturae Sinica*, 38 (2): 397 - 398. (in Chinese)
- 杨丽梅, 方智远, 刘玉梅, 庄 木, 张杨勇, 孙培田, 谢丙炎, 杨宇红, 吕红豪. 2011. 抗枯萎病耐裂球秋甘蓝新品种 '中甘 96'. 园艺学报, 38 (2): 397 - 398.
- Yang Li-mei, Fang Zhi-yuan, Zhuang Mu, Zhang Yang-yong, Lü Hong-hao, Liu Yu-mei, Li Zhan-sheng. 2016. Advances of research on cabbage genetics and breeding during 'The Twelfth Five-year Plan' in China. *China Vegetables*, (11): 1 - 6. (in Chinese)
- 杨丽梅, 方智远, 庄 木, 张杨勇, 吕红豪, 刘玉梅, 李占省. 2016. "十二五" 我国甘蓝遗传育种研究进展. 中国蔬菜, (11): 1 - 6.
- Yao Qiu-ju, Zhang Xiao-wei, Jiang Wu-sheng, Yuan Yu-xiang, Wang Zhi-yong, Wei Xiao-chun, Zhao Yan-yan, Zhang Qiang. 2015. A new cabbage cultivar 'Yugan 1'. *Acta Horticulturae Sinica*, 42 (S2): 2887 - 2888. (in Chinese)
- 姚秋菊, 张晓伟, 蒋武生, 原玉香, 王志勇, 魏小春, 赵艳艳, 张 强. 2015. 甘蓝新品种 '豫甘 1 号'. 园艺学报, 42 (S2): 2887 - 2888.
- Ye Yan-ying, Zeng Gang, Cao Ming-qing, Ma Rong-cai, Wu Cai-jun, Yao Lei. 2014. *HC-Pro* gene segment mediated hyper-resistance to *Turnip*

- mosaic virus*. *Acta Agronomica Sinica*, 40 (3): 550 – 555. (in Chinese)
- 叶艳英, 曾 钢, 曹鸣庆, 马荣才, 吴才君, 姚 磊. 2014. *HC-Pro* 基因片段介导的高抗 TuMV. *作物学报*, 40 (3): 550 – 555.
- Yu Zhan-dong, Zhao Shuang-yi, He Qi-wei, Wang Cui-hua, Mou Jin-hua, Liu Chun-xiang, Kang Jing. 2006. Genetic transformation of anti-TuMV-Nib into transgenic Chinese cabbages. *Acta Horticulturae Sinica*, 33 (5): 1093 – 1095. (in Chinese)
- 于占东, 赵双宜, 何启伟, 王翠花, 牟晋华, 刘春香, 康静. 2006. TuMV-Nib 反义基因对大白菜的遗传转化研究. *园艺学报*, 33 (5): 1093 – 1095.
- Zeng Ai-song, Gao Bing, Song Li-xiao, Yan Ji-yong. 2015. Breeding of Jinqiu 55, a new cabbage F₁ hybrid with ox-heart in autumn. *Journal of Changjiang Vegetables*, 43 (11): 230 – 231. (in Chinese)
- 曾爱松, 高 兵, 宋立晓, 严继勇. 2015. 秋季专用牛心甘蓝新品种锦秋 55 的选育. *江苏农业科学*, 43 (11): 230 – 231.
- Zhang En-hui, Cheng Yong-an. 2001. Cabbage variety for growing in spring and autumn ‘Qingan 80’. *Acta Horticulturae Sinica*, 28 (5): 484. (in Chinese)
- 张恩慧, 程永安. 2001. 春秋两用型甘蓝新品种——‘秦甘 80’. *园艺学报*, 28 (5): 484.
- Zhang En-hui, Xu Zhong-min, Cheng yong-an, Wang Yan-ni, Ma Qing-shan. 2005. Screening of multiple resistant sources and selection of disease-resistant varieties in cabbage. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 21 (10): 259 – 261. (in Chinese)
- 张恩慧, 许忠民, 程永安, 王妍妮, 马青山. 2005. 甘蓝多抗性抗源筛选及抗病品种选配鉴定分析. *中国农学通报*, 21 (10): 259 – 261.
- Zhang Xiao-wei, Yao Qiu-ju. 2016. Zaoshu autumn cabbage varieties ‘Yugan 3’. *Journal of Changjiang Vegetables*, (3): 17. (in Chinese)
- 张晓伟, 姚秋菊. 2016. 早熟秋甘蓝新品种 ‘豫甘 3 号’. *长江蔬菜*, (3): 17.
- Zhang Xiao-wei, Gao Mu-qiang, Geng Jian-feng, Yuan Yu-xiang, Jiang Wu-sheng, Li Gen-yi. 2001. A new cabbage F₁ hybrid by isolated microspore culture——‘Yusheng 1’. *Acta Horticulturae Sinica*, 28 (6): 577. (in Chinese)
- 张晓伟, 高睦枪, 耿建峰, 原玉香, 蒋武生, 栗根义. 2001. 利用游离小孢子培养育成早熟春甘蓝新品种 ‘豫生 1 号’. *园艺学报*, 28 (6): 577.
- Zhang Xiao-wei, Yao Qiu-ju, Jiang Wu-sheng, Yuan Yu-xiang, Geng Jian-feng, Wang Zhi-yong. 2008. A new cabbage cultivar by isolated microspore culture ‘Yusheng 4’. *Acta Horticulturae Sinica*, 35 (7): 1090. (in Chinese)
- 张晓伟, 姚秋菊, 蒋武生, 原玉香, 耿建峰, 王志勇. 2008. 利用游离小孢子培养技术育成甘蓝新品种 ‘豫生 4 号’. *园艺学报*, 35 (7): 1090.
- Zhong Xin-min, Li Bi-yuan, Wang Wu-hong, Yue Zhi-chen. 2011. New cabbage F₁ hybrid — ‘Zhegan 85’. 2011. *China Vegetables*, (6): 91 – 92. (in Chinese)
- 钟新民, 李必元, 王五宏, 岳智臣. 2011. 结球甘蓝新品种浙甘 85 的选育. *中国蔬菜*, (6): 91 – 92.
- Zhu Chang-xiang, Song Yun-zhi, Zhang Song, Guo Xing-qi, Wen Fu-jiang. 2001. Production of transgenic Chinese cabbage by transformation with the *CP* gene of *Turnip mosaic virus*. *Acta Phytopathologica Sinica*, 31 (3): 257 – 264. (in Chinese)
- 朱常香, 宋云枝, 张松, 郭兴启, 温孚江. 2001. 抗芜菁花叶病毒转基因大白菜的培育. *植物病理学报*, 31 (3): 257 – 264.