

# 大白菜抗干烧心病研究进展

魏小春<sup>1</sup>, 原玉香<sup>1</sup>, 李林<sup>1</sup>, 庞文星<sup>2</sup>, 赵艳艳<sup>1</sup>, 董晓冰<sup>1</sup>,  
杨双娟<sup>1</sup>, 苏贺楠<sup>1</sup>, 王志勇<sup>1</sup>, 赵佳琦<sup>2</sup>, 牛刘静<sup>1</sup>, 张晓伟<sup>1</sup>

(1. 河南省农业科学院园艺研究所 郑州 450002; 2. 沈阳农业大学园艺学院 沈阳 110000)

**摘要:** 大白菜干烧心病是由生理性缺钙引起的一种病害。自 20 世纪 70 年代以来, 干烧心病的危害日益严重, 大大降低了大白菜的商品性和耐贮性。干烧心病已成为影响我国大白菜生产的一种重要病害。综述了大白菜干烧心病的发病影响因素以及在生理生化、抗性鉴定模式和抗性遗传规律等方面的研究进展, 明确了今后大白菜抗干烧心病栽培与育种的研究方向。

**关键词:** 大白菜; 干烧心; 生理性缺钙; 遗传育种

中图分类号: S634.1

文献标志码: A

文章编号: 1673-2871(2022)12-001-06

## Advances of tipburn resistance in Chinese cabbage

WEI Xiaochun<sup>1</sup>, YUAN Yuxiang<sup>1</sup>, LI Lin<sup>1</sup>, PANG Wenxing<sup>2</sup>, ZHAO Yanyan<sup>1</sup>, DONG Xiaobing<sup>1</sup>, YANG Shuangjuan<sup>1</sup>, SU Henan<sup>1</sup>, WANG Zhiyong<sup>1</sup>, ZHAO Jiaqi<sup>2</sup>, NIU Liuqing<sup>1</sup>, ZHANG Xiaowei<sup>1</sup>

(1. Institute of Horticulture, Henan Academy of Agricultural Sciences, Zhengzhou 450002, Henan, China; 2. Horticultural College of Shenyang Agricultural University, Shenyang 110000, Liaoning, China)

**Abstract:** Tipburn is a disorder caused by physiological calcium deficiency in Chinese cabbage. Since the 1970 s, tipburn has become increasingly serious, greatly reducing the commerciality and storage tolerance of Chinese cabbage, thus a crucial factor affecting the production of Chinese cabbage in China. In this paper, we review the factors influencing the incidence of tipburn, as well as the research progress in physiology and biochemistry, resistance identification method and inheritance law of resistance, and the future research direction related to cultivation and breeding is further clarified.

**Key words:** Chinese cabbage; Tipburn; Physiological calcium deficiency; Genetic breeding

1926 年, McGinty 等<sup>[1]</sup>首次发现生菜干烧心病, 随后干烧心病害在各类蔬菜中越来越常见。其中大白菜干烧心病在世界各地被广泛报道, 其发病程度、面积都在逐步增加, 干烧心病害也逐渐成为大白菜的主要病害之一。干烧心病也称“夹皮烂”(图 1), 是一种由缺钙引起的生理性病害。一般从莲座期开始发病, 发病时叶边缘干枯, 向内倾卷, 生长受到抑制; 随着病情的加重, 嫩叶边缘呈水渍状、半透明, 脱水后萎蔫呈白色带状; 发病后期病株外观未见异常, 但其内叶叶缘变干黄化, 叶肉呈干纸状, 有不规则病斑, 病健界限清晰。贮藏期发病易引起细菌感染, 由于心变腐烂, 严重影响其商品性。笔者对干烧心病的生理生化、鉴定方法及遗传育种等方面的研究进行归纳总结。

## 1 大白菜干烧心病害国内外研究现状

干烧心病害常出现在结球白菜、甘蓝、菜花、莴苣等植物上, 在欧美被称为内部顶烧病(internal tipburn or tipburn)、内腐病(internal rot or internal break down)、内部褐变病(internal browning), 日本称之为心腐病(heart rot)、缘腐病(marginal rot)<sup>[2]</sup>。1946 年, Shafer 等<sup>[3]</sup>首次报道甘蓝的干烧心病及其发病原因。从此国内外学者相继开展了大量的研究工作。其中美国 Mynard 等<sup>[4]</sup>认为白菜和甘蓝的“干烧心”症状、发病原因、发病机制基本相同, 都是由缺钙引起的生理性病害。Bangerth<sup>[5]</sup>也指出植物生理失调发病机制与其组织中钙离子的含量有关,

收稿日期: 2022-09-05; 修回日期: 2022-10-18

基金项目: 河南省农业科学院自主创新项目(2022ZC21); 河南省重点研发专项(221111110100); 河南省农业科学院科技创新团队(2022TD06)

作者简介: 魏小春, 男, 副研究员, 研究方向为大白菜遗传育种。E-mail: jweixiaochun@126.com

通信作者: 张晓伟, 男, 研究员, 主要从事大白菜细胞工程遗传育种工作。E-mail: xiaowei5737@163.com



注:照片拍自河南现代农业研究开发基地(河南原阳)。

图1 大白菜干烧心病害

提高钙离子的含量可减少病害的发生。

从20世纪70年代以来,干烧心病开始在国内的一些省(市)发生。天津地区在1970—1979近10年内有6年干烧心病的发病率在60%以上<sup>[6]</sup>。据1986年对全国14个有关省(市)的调查结果,北自黑龙江、南到福建、东起辽宁大连、西至新疆都有不同程度的大白菜干烧心病<sup>[7]</sup>。对大白菜的产量和品质造成了巨大的影响,已发展成为严重威胁大白菜生产的生理性病害。

钙是大白菜生长发育所必需的营养元素,以 $\text{Ca}^{2+}$ 的形式存在于细胞中, $\text{Ca}^{2+}$ 不仅对维持细胞壁和细胞膜结构至关重要,还可以保护细胞膜的完整性。 $\text{Ca}^{2+}$ 作为第二信使成分在调控大白菜生长发育和应对环境胁迫方面发挥着重要作用。植物根系从土壤中吸收 $\text{Ca}^{2+}$ ,经根尖及成熟区根毛的表皮,穿过根的外皮层细胞,进入内皮层,最后进入中柱,经质外体或共质体途径运输至地上部分。缪颖等<sup>[8-10]</sup>认为,随着缺钙时间的延长,细胞壁膜上的钙逐渐释放到细胞间隙中,叶绿体片层膜上的钙逐渐释放到细胞液中。根据 $\text{Ca}^{2+}$ -ATPase活性的变化及其与细胞壁结构组分变化的关系,推测干烧心病的发生与细胞膜钙泵活性变化诱导的钙第二信使功能有关。

李林章等<sup>[11]</sup>对宁波地区甘蓝干烧心病的研究结果显示,莲座期和结球期为该病的主要发生时期,心叶为主要的发病部位,发病早期心叶缘呈水浸状、半透明,发病后期失水褐变干枯,严重影响甘蓝的贮藏品质,易腐烂。

张烨等<sup>[12]</sup>通过对山东省惠民县大白菜干烧心病严重发生地块土壤成分分析,发现其主要原因是缺锰。山东省农业科学院高建伟<sup>[13]</sup>团队研究发现,大

白菜干烧心病也有细菌性干烧心类型,首次报道了菠萝泛菌(*Pantoea ananatis*)可引起大白菜细菌性干烧心病,并对分离得到的*P. ananatis* Y2菌株进行生物学特征、全基因组测序及其引起大白菜干烧心病发病规律调查,共鉴定出29个强致病相关基因。然而,目前尚未见所报道的29个基因在大白菜叶片致病机制方面的研究,对其致病力的研究将有利于今后对叶片细菌性干烧心致病机制及大白菜对其抗性作用机制的解析<sup>[14]</sup>。

## 2 大白菜抗干烧心病生理生化研究

Kuo等<sup>[15]</sup>研究表明,促进根部钙离子的运转及吸收是避免干烧心的有效措施。Aloni等<sup>[16]</sup>研究表明,大白菜干烧心病的发生与幼嫩叶片中的钙素含量呈显著正相关。Saure<sup>[17]</sup>认为大白菜干烧心病与其说是缺钙造成的生理性病害,不如说是一种因逆境胁迫造成的生理失调。大多学者都认为大白菜干烧心病是一种生理性缺钙病害<sup>[18-21]</sup>,所谓生理缺钙并非只有植株生长环境缺钙才会导致,直接的病因是植株对钙素的吸收利用受阻导致植株内可利用的钙含量满足不了植株生长所需。

20世纪80年代,南开大学赵素娥等<sup>[22]</sup>从田间着手调查,开始了对大白菜干烧心病的研究工作,先后分析了气候、土壤中盐分与发病的关系,以及病株和健株不同部位钙化物含量的比较,指出病株含钙量明显低于健株,尤其是内叶。安志信等<sup>[18]</sup>通过心叶补钙的方法证明此病是由缺钙引起的生理性病害。王莉莉<sup>[21]</sup>研究结果表明,大白菜干烧心病是由土壤中缺少水溶性钙和营养失调引起的,过量施氮也会严重影响植株对钙的吸收,但也有个别学者认为干烧心病是由缺锰引起的<sup>[23-24]</sup>。根据农业农

村部环境保护科研监测所测定,尽管典型钙质土中有效锰含量较低,石灰性土壤中的交换态锰含量和还原态锰含量可以保证作物所需,从化验分析结果来看,病健株大白菜中的含钙量并无明显规律性,但其含锰量差异显著,患病白菜含锰量较低。

张纯胃等<sup>[25]</sup>通过叶面喷施的方法,证明在大白菜上喷施锰肥和硼肥比喷施钙肥防治干烧心病的效果更好,他认为干烧心病在一定程度上与缺锰有关,但不是主要病因,其主要原因是缺水生长和营养吸收不畅引起的代谢失调。

缪颖等<sup>[9]</sup>研究了大白菜干烧心病发生过程中酶活性的变化情况,发现在缺钙条件下细胞膜  $\text{Ca}^{2+}$ -ATPase 的活性发生了变化。拟南芥  $\text{Ca}^{2+}$ -ATPase 基因 *ECA* 的敲除可导致与大白菜干烧心病发病相似的表型。这些结果表明 *ECA* 可能参与了大白菜干烧心病的发病进程,进一步的 Real-time PCR (荧光定量 PCR) 检测结果证实,大白菜 *ECA* 和 *CAS* 基因的表达受钙胁迫的影响,说明这 2 个基因与大白菜干烧心病的发生密切相关。

对于植物来说,通过外质体和阳离子通道从土壤中吸收  $\text{Ca}^{2+}$ ,在木质部随蒸腾作用向上运输<sup>[26]</sup>。 $\text{Ca}^{2+}$ 在植物细胞中主要存储在质膜、液泡和内质网(ER),但胞质  $\text{Ca}^{2+}$ 通过浓度的变化在宿主响应各种压力信号。细胞质  $\text{Ca}^{2+}$ 水平的调节提供了对环境刺激的快速反应,是通过  $\text{Ca}^{2+}$ 的运输和存储途径系统实现的,外源钙离子的缺失是干烧心病发生的诱因。

### 3 大白菜干烧心病抗性鉴定方法

由于大白菜自然生长周期较长,使得鉴定时期所需周期更长,干烧心病一般在内叶发生比较严重,从外观上并不能直观地观察到发病症状。抗性鉴定有利于快速、直观地观察干烧心病与抗干烧心病情况。大部分鉴定模式在幼苗期间进行,对于干烧心发生的情况可控,相对占用空间小,方便试验管理,减少经济损失,有利于进一步的分子研究。目前,白菜干烧心病鉴定方法主要有传统田间鉴定法、离体叶片扦插法、室内苗期鉴定法 3 种。

#### 3.1 传统田间鉴定法

将试验材料育苗后定植在露天大田环境中,统一实行常规管理,结球期纵切割开调查球心发病情况。优点是田间鉴定较为准确,不需要温室设施,降低成本。缺点是该鉴定方法费时费工,鉴定周期

长,不宜用于大量材料的筛选,发病受环境条件影响大,不同年份之间发病情况差异较大,很难用于抗病育种实践中。

#### 3.2 室内苗期鉴定法

张凤兰等<sup>[27]</sup>在大白菜育种工作中发现,不同品种和材料对大白菜干烧心病的抗性差异较大,初步建立了大白菜抗干烧心病的室内人工鉴定技术,为培育大白菜抗干烧心病品种提供了有效手段。优点是利用营养液进行育苗可以更准确地控制营养元素的含量,而且相比传统模式,苗期鉴定法节省空间,节省成本,周期较传统田间鉴定省时,更适合试验研究。缺点是白菜幼苗期间需要适宜的温度、光照、湿度环境条件,所以需要在培养室进行试验。

#### 3.3 离体叶片扦插法

日本学者吉川宏昭等<sup>[28]</sup>创建了离体叶片扦插法。优点是能够简单、快速、省时地鉴定干烧心病发病情况。缺点是发病差异不明显,适于大量材料粗劣的鉴定。

目前采用较多的方法是室内苗期干烧心病鉴定方法,又称为干烧心病(缺钙)抗性室内鉴定方法。张凤兰等<sup>[27]</sup>根据过施氮会严重影响植株钙吸收的原理,使用了配方中去除了  $\text{Ca}^{2+}$ 、且含 N 成分增加 1 倍的 Hoagland 营养液进行室内培养,初步确立了大白菜对干烧心病抗性的室内苗期人工鉴定技术。随后不断完善,大白菜干烧心病苗期鉴定法能排除许多外界干扰,重复性好,能够观察到植株的整个发病过程,是一种相对准确的鉴定方法,但在培养时间的长短与始培养苗形态方面并未达成一致。开始处理的苗形态差异很大,有的采用种子播种直接缺钙培养<sup>[29]</sup>,也有采用 2 片<sup>[30]</sup>、8 片<sup>[7]</sup>、12 片真叶<sup>[6]</sup>幼苗培养,处理时间也各有不同。石姜超等<sup>[31]</sup>在玻璃温室内采用营养钵栽培,以珍珠岩为栽培基质在使用前先用蒸馏水冲洗 2 次,以避免钙离子的干扰。采用缺钙的 Hoagland 营养液配方,即除去原配方中的  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ ,使其他含 N 成分比原营养液增加约 1 倍,总 N 量和原营养液基本平衡。采用室内苗期干烧心病鉴定方法的研究报道有很多,但仍存在幼苗黄化、干烧心症状不典型以及操作繁琐等问题。

苗期鉴定法不受环境条件限制,准确率较高,适合少量材料精选。但在育苗和鉴定过程中会受到营养钵珍珠岩中钙元素的干扰,因此苗期鉴定法还有改良的空间。随着无土栽培技术的发展,改良苗期鉴定法—营养液水培鉴定法也成



为一种创新的鉴定方式。雷娟利等<sup>[32]</sup>调查大白菜小黑点病时将带有苗子的水培海绵定植到穴盘中,再统一放入盛有营养液的托盘里进行鉴定。王鑫<sup>[33]</sup>在调查白菜干烧心病时采用阿夫道宁营养液配方,将材料定植在营养液槽中进行苗期水培鉴定。营养液水培鉴定过程中避免了钙元素的干扰,环境条件控制更加精确,无土栽培的兴起为干烧心病鉴定模式提供了新的思路。

## 4 大白菜干烧心病抗性遗传规律研究

大白菜在抗干烧心病和钙吸收特性上存在基因型差异,但其发病受多种环境因素的诱导。对大白菜干烧心病抗性遗传规律的研究结果表明,此病害并不是简单的显性与隐性之间的关系,而是属于非单一基因控制的数量性状遗传(表1)。

表1 大白菜干烧心病抗性遗传规律研究进展

定位区间	候选基因	贡献率/%	标记类型	研究群体	鉴定方法	参考文献
LG1/LG2/LG3/LG5	<i>LG5</i>	主效	AFLP	F <sub>2</sub>	离体叶片扦插法	孙秀峰,等 <sup>[7]</sup>
LG2	-	7.80、16.50	SSR/SRAP	F <sub>2</sub>	室内苗期鉴定法	李坤,等 <sup>[30]</sup>
E10/M05	-	63.30	AFLP	F <sub>2</sub>	室内苗期鉴定法	黄萍,等 <sup>[34]</sup>
<i>ga5-pm37</i>	-	微效多基因	SRAP	F <sub>2</sub>	室内苗期鉴定法	石姜超,等 <sup>[31]</sup>
A03	-	12.30	SSR/InDel	DH	离体叶片扦插法	刘俊峰,等 <sup>[35]</sup>
A07	<i>Bra016029/Bra016028/Bra016027</i>	40.00	SSR/InDel	DH	传统田间鉴定法	金秀卿,等 <sup>[36]</sup>
A06	<i>BrCRT2/Bra018575</i>	主效	GWAS	DH/F <sub>2</sub>	传统田间鉴定法	Su,等 <sup>[37]</sup>
A01/A03/A06	-	12.10/15.70/9.40	SSR/InDel	F <sub>2</sub> /F <sub>2:3</sub>	室内苗期鉴定法	王鑫 <sup>[33]</sup>

注:“-”代表无候选基因。

孙秀峰等<sup>[7]</sup>首次将大白菜干烧心病的研究深入到分子方面,构建了 AFLP 分子遗传图谱,其中包含 105 个标记位点、11 个连锁群、覆盖长度 669.7 cM。在此基础上检测到分布在 4 个连锁群上的与抗干烧心病有关的 4 个 QTL 位点,解释的遗传变异范围在 11.0%~58.9%之间,符合正态分布,表明大白菜干烧心病抗病性受微效多基因控制,遗传表现符合数量遗传性状特点。但偏度系数为负数表示该曲线呈负偏态,说明干烧心病可能由不等效多基因控制。将大白菜干烧心病的研究深入到分子水平,这为从分子角度揭示大白菜干烧心病发病机制和阐明合适的鉴定方法提供了理论依据,并为利用分子标记辅助选育大白菜抗干烧心病品种做出了开创性的工作。

李坤等<sup>[30]</sup>利用 SSR 和 SRAP 分子标记技术,筛选出 2 个与干烧心性状的 QTL 位点和 3 个与其紧密连锁的分子标记,通过对 QTL 位点加性效应分析可知提高干烧心病抗病性为增效位点,贡献率分别为 7.80%和 16.50%,对 F<sub>2</sub> 代干烧心性状的进行正态分布检验,结果表明干烧心病抗病性遗传不是简单的显隐性的关系,而是符合数量性状遗传的特征。黄萍等<sup>[34]</sup>利用 AFLP 和 BSA 相结合的方法,检测到 1 个与大白菜干烧心病基因紧密连锁的 AFLP 标记 E10/M05,该标记与干烧心病病情级数的相关

系数为 0.633,为极显著正相关。石姜超等<sup>[31]</sup>采用营养液培养法来观察干烧心病发病过程,发现不同时期、不同植株的干烧心病表现不同,初步明确了不同病状发病特点,F<sub>2</sub> 代植株的抗病性呈现连续分布,干烧心病病害级别的次数分布呈现单峰曲线,符合正态分布,说明干烧心病抗病性受微效多基因控制,符合数量遗传特征。刘俊峰等<sup>[35]</sup>以 DH 群体为研究材料,构建了一张包含 12 个连锁群、108 个标记位点、覆盖基因组长度 1 004.7 cM、平均图距 9.30 cM 的 InDel/SSR 标记连锁图,定位了 1 个与干烧心性状的 QTL 位点,位于 3 号染色体上,其贡献率为 12.30%,为增效位点,同时也对大白菜其他农艺性状的基因定位进行了研究,例如株高、株幅、外叶长、外叶宽、叶形指数等,为大白菜新品种的分子辅助育种提供了理论基础。金秀卿等<sup>[36]</sup>报道了 2 个与大白菜干烧心病抗性基因紧密连锁的 InDel 标记,都位于 7 号染色体,贡献率都达到 40.00%以上。王鑫<sup>[33]</sup>利用 SSR 和 InDel 分子标记构建了一个包含 10 个连锁群、64 个标记位点、总长度 893.9 cM 的 InDel/SSR 遗传连锁图,共检测出 3 个与大白菜干烧心病抗性性状相关的 QTL 位点,位于 A01、A03、和 A06 连锁群上,贡献率分别为 12.10%、15.70%和 9.40%。通过对每个群体的发病率和发病系数分析,峰值走向呈正态分布,符合数

量性状遗传特征。以上研究结果均表明,大白菜干烧心病抗性符合数量遗传规律,部分贡献率高的位点可以开发为分子标记,为分子标记辅助选育和抗病机制研究提供了理论依据。

Su 等<sup>[37]</sup>解析了钙网蛋白 BrCRT2 (calreticulin 2) 在大白菜抗干烧心中的作用,阐述了 BrCRT2 参与植物胞质 Ca<sup>2+</sup> 浓度调控的新机制,该基因编码的蛋白在其关键结构域中有 17 个氨基酸的缺失,通过转基因分析、Ca<sup>2+</sup> 荧光标记和内质网分离体的钙离子结合/外排等试验证明,这 17 个氨基酸的缺失会导致该蛋白钙离子结合能力下降,从而降低植物应对缺钙胁迫的能力,最终导致干烧心病的发生。通过对抗、感 2 种材料中的钙浓度进行分析,结合先前报道的与钙吸收和运输相关的差异表达基因进行功能注释和 KEGG 途径富集分析,发现钙缺乏不是感病大白菜 J95822 发生干烧心病的主要原因,而可能是由后期细菌感染引起的<sup>[38]</sup>。目前,用于生产的大白菜主栽品种大多不具备抗病性,此外,环境、栽培管理不当等不利因素均可导致干烧心病发生,严重影响大白菜的产量和品质。因此,挖掘植物自身的抗干烧心基因、培育抗病新品种是解决白菜干烧心病的最佳途径。

## 5 展 望

蔬菜干烧心病是由缺钙引起的生理性病害,自 1946 年 Shafer 等<sup>[3]</sup>首次在甘蓝上报道以来,国内外专家对此病的诱因和致病机制进行了大量研究,并取得了一些进展。大白菜原产于我国,是广大人民喜爱的一种传统蔬菜,其种植历史悠久、种类繁多。我国各种类型的白菜为抗病虫害育种研究提供了极为丰富的种质资源。干烧心病是大白菜生产上发生最普遍的一种生理病害,主要发生在白菜幼嫩叶片上,使大白菜失去食用价值和商品价值,造成严重产量损失。我国学者结合生理生化特征与遗传规律方面进行深入系统的研究之后发现,大白菜在抗干烧心病和钙吸收特性上存在基因型的差异,但是其发病受到多种环境因素的诱导。

国内外在大白菜干烧心病的发生和防治方面已经取得了很大的成绩,比如在生产栽培方面合理安排播期避开高温天气,深耕改善土壤环境。生长期加强水肥管理,及时补施钙素和叶面追肥进行防控等。但在不同基因型中筛选抗干烧心病材料方面仍缺乏简便有效的方法。目前采用较多的方法是室内苗期干烧心病鉴定方法<sup>[27]</sup>,种子播种直接缺

钙培养<sup>[29]</sup>,离体叶片数为 2 片真叶<sup>[30]</sup>、8 片真叶<sup>[7]</sup>、12 片真叶时<sup>[6]</sup>幼苗培养。关于苗期干烧心病鉴定方法研究报道有很多,但仍存在幼苗黄化、干烧心病症状不典型以及操作繁琐等问题。雷娟利等<sup>[32]</sup>将带有苗子的水培海绵定植到穴盘中,再统一放入盛有营养液的托盘里进行鉴定。王鑫<sup>[33]</sup>采用阿夫道宁营养液配方,将材料定植在营养液槽中进行苗期水培鉴定。营养液水培鉴定过程中避免了钙元素的干扰,环境控制更加精确,为干烧心病鉴定模式提供了新的思路。

分子标记技术已被用于大白菜干烧心病的定位和分析,并辅助蔬菜育种。尽管如此,目前对大白菜干烧心的遗传规律研究还不够系统和深入。孙秀峰等<sup>[7]</sup>、李坤等<sup>[30]</sup>、黄萍等<sup>[34]</sup>、石姜超等<sup>[31]</sup>、刘俊峰等<sup>[35]</sup>、金秀卿等<sup>[36]</sup>、王鑫<sup>[33]</sup>等的研究结果均表明,大白菜干烧心病抗性符合数量遗传规律,部分贡献率高的位点可以开发为分子标记,为分子标记辅助选育和抗病机制研究提供理论依据。Su 等<sup>[37]</sup>解析了钙网蛋白 BrCRT2 (calreticulin 2) 在大白菜抗干烧心中的作用,阐述了 BrCRT2 参与植物胞质 Ca<sup>2+</sup> 浓度调控的新机制,该基因编码的蛋白在其关键结构域中有 17 个氨基酸的缺失。

目前,用于生产的大白菜主栽品种大多不抗干烧心病。此外,环境不佳、栽培管理不当等不利因素均可导致干烧心病发生,严重影响大白菜的产量和品质,因此,挖掘植物自身的抗干烧心基因、培育抗病新品种是防治白菜干烧心病的最佳途径。利用现代生物技术的手段,结合改良的干烧心病鉴定方法,是植物营养学、分子生物学以及遗传育种学之间的有机结合及交叉渗透,也是针对植物营养性状基因在育种实践中应用的探讨,学科交叉融合也将使大白菜抗干烧心病育种取得更大的成就。

## 参考文献

- [1] MCGINTY R A, THOMPSON R C. Preliminary notes on tipburn of Lettuce[J]. Proceedings American Society for Horticultural Science, 1926, 27: 341-346.
- [2] 刘梦龙. 不同钙水平对大白菜幼苗生长及干烧心病发生的影响[D]. 陕西杨凌: 西北农林科技大学, 2014.
- [3] JR SHAFER J, SAYLE C B. Internal breakdown of cabbage as related to nitrogen fertilizer and yield[J]. Proceedings American Society for Horticultural Science, 1946, 47: 340-342.
- [4] MYNARD D N, GERSTEN B, VERNELL H F. The distribution of calcium as related to internal tip-burn variety and calcium nutrition in cabbage[J]. Proceedings American Society for Horticultural Science, 1965, 86: 392-396.
- [5] BANGERTH F. Calcium- related physiological disorders of

- plants[J]. Annual Review of Phytopathology, 1979, 17: 97-122.
- [6] 王淑芬, 张仪, 沈征言. 大白菜干烧心病的形态结构及生理生化变化[J]. 园艺学报, 1996, 23(1): 37-44.
- [7] 孙秀峰, 陈振德, 李德全. 利用大白菜抗感干烧心病  $F_2$  群体构建 AFLP 遗传连锁图[J]. 分子植物育种, 2006, 4(1): 65-70.
- [8] 缪颖, 蒋有条, 曾广文, 等. 大白菜干烧心病发生过程中中心叶组织  $Ca^{2+}$  定位及超微结构变化[J]. 园艺学报, 1997, 24(2): 145-149.
- [9] 缪颖, 曹家树, 蒋有条, 等. 大白菜干烧心病发生过程中  $Ca^{2+}$ -ATPase 活性的变化[J]. 园艺学报, 1998, 25(1): 51-55.
- [10] 缪颖, 伍炳华, 曾广文, 等. 缺钙诱发大白菜干烧心病与细胞壁结构组分变化的关系[J]. 植物生理学报, 2000, 26(2): 111-116.
- [11] 李林章, 应泉盛, 王毓洪, 等. 宁波地区甘蓝干烧心病发生原因及防治[J]. 长江蔬菜, 2008(19): 21-22.
- [12] 张焯, 许睿智, 周丹丹, 等. 土壤有效锰含量与大白菜干烧心病发生关系及抗病品种筛选[J]. 山东农业科学, 2022, 54(3): 119-125.
- [13] ZHANG Y, ZHENG L, GAO H Z, et al. First report of a new bacterial leaf blight of Chinese cabbage (*Brassica rapa* ssp. *pekinensis*) caused by *Pantoea ananatis* in China[J]. Plant Disease, 2019, 103(11): 1943-7962.
- [14] 张焯, 张庶, 李化银, 等. 大白菜干烧心病病原菌 *Pantoea ananatis* 的生物学特性及全基因组序列分析[J]. 山东农业科学, 2020, 52(9): 1-11.
- [15] KUO C G, TSAY J S, TSAI C L, et al. Tipburn of Chinese cabbage in relation to calcium nutrition and distribution[J]. Scientia Horticulturae, 1981, 14(2): 131-138.
- [16] ALONI B, PASHKAR T, LIBEL R. The possible involvement of gibberellins and calcium in tipburn of Chinese cabbage: study of intact plants and detached leaves[J]. Plant Growth Regulation, 1986, 4(1): 3-11.
- [17] SAURE M C. Causes of the tipburn disorder in leaves of vegetables[J]. Scientia Horticulturae, 1998, 76(3/4): 131-147.
- [18] 安志信, 鞠佩华, 苏幼梅, 等. 大白菜干烧心病的发生和中心叶补钙效果的研究[J]. 中国蔬菜, 1985(2): 13-16.
- [19] 安志信, 孙德岭, 闻凤英, 等. 大白菜干烧心病发生和防治的研究[J]. 华北农学报, 1990, 5(1): 78-84.
- [20] 张红, 徐莹莉, 王超楠, 等. 大白菜抗干烧心病分子标记的开发与验证[J]. 华北农学报, 2021, 36(6): 195-203.
- [21] 王莉莉. 不同基因型大白菜对外源钙水平的生理响应[D]. 山东泰安: 山东农业大学, 2018.
- [22] 赵素娥, 邢金铭, 李得众. 大白菜“干心”病的发生与缺钙的关系[J]. 园艺学报, 1982, 9(1): 33-40.
- [23] 崔兆英. 大白菜干烧心病的发病原因及防治方法[J]. 现代农村科技, 2019(11): 31-32.
- [24] 贾丹萍. 大白菜干烧心病发病原因及防治[J]. 北方园艺, 2001(3): 59.
- [25] 张纯青, 陈永兵, 蒋志明, 等. 涂园大白菜干烧心病的灾变条件及关键防治技术[J]. 上海农业学报, 2000, 16(2): 89-93.
- [26] WHITE P J. The pathways of calcium movement to the xylem[J]. Journal of Experimental Botany, 2001, 52(358): 891-899.
- [27] 张凤兰, 徐家炳, 飞弹键一. 大白菜干烧心病(缺钙)抗性室内鉴定方法的研究[J]. 华北农学报, 1994, 9(3): 127-128.
- [28] 吉川宏昭, 釘買靖久, 由比進, 等. ハクサイのカルシウム欠乏症抵抗性の簡易検定法[J]. 野菜・茶葉試験場研究報告, 1998(13): 73-86.
- [29] 余阳俊, 耿欣, 赵岫云, 等. 大白菜品种苗期抗干烧心病(缺钙)鉴定[J]. 北京农业科学, 2001(2): 14-15.
- [30] 李坤, 史庆馨, 张耀伟. 与大白菜干烧边性状相关的 SSR 和 SRAP 标记分析[J]. 中国瓜菜, 2010, 23(4): 6-11.
- [31] 石姜超, 段岩娇, 张鲁刚. 大白菜干烧心病病状特征与抗性遗传规律[J]. 西北农业学报, 2012, 21(10): 106-112.
- [32] 雷娟利, 钟新民, 岳智臣, 等. 大白菜叶柄黑点症抗性苗期水培鉴定方法[J]. 浙江农业科学, 2019, 60(3): 430-431.
- [33] 王鑫. 大白菜抗干烧心病的 QTL 定位[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2020.
- [34] 黄萍, 王五宏, 李必元, 等. 大白菜干烧心病基因 AFLP 分子标记的研究[J]. 浙江农业科学, 2011, 52(5): 991-994.
- [35] 刘俊峰, 张斌, 李梅, 等. 利用 DH 群体构建大白菜分子遗传图谱[J]. 华北农学报, 2015, 30(2): 156-160.
- [36] 金秀卿, 张斌, 李梅, 等. 大白菜干烧心病抗性 QTL 定位研究[J]. 华北农学报, 2017, 32(1): 36-40.
- [37] SU T B, LI P R, WANG H P, et al. Natural variation in a calreticulin gene causes reduced resistance to  $Ca^{2+}$  deficiency-induced tipburn in Chinese cabbage (*Brassica rapa* ssp. *pekinensis*) [J]. Plant, Cell & Environment, 2019, 42(11): 3044-3060.
- [38] YUAN J P, SHEN C W, YUAN R H, et al. Identification of genes related to tipburn resistance in Chinese cabbage and preliminary exploration of its molecular mechanism[J]. BMC Plant Biology, 2021, 21(1): 567.