

# 大白菜 DH群体 TuMV抗性的 QTL 定位与分析

张晓伟<sup>1,2</sup>, 原玉香<sup>2,3</sup>, 王晓武<sup>3</sup>, 孙日飞<sup>3</sup>, 武 剑<sup>3</sup>, 谢从华<sup>1\*</sup>, 蒋武生<sup>2</sup>, 姚秋菊<sup>2</sup>

(<sup>1</sup>华中农业大学园艺林学学院, 武汉 430070; <sup>2</sup>河南省农业科学院园艺研究所, 郑州 450002; <sup>3</sup>中国农业科学院蔬菜花卉研究所, 北京 100081)

**摘要:** 利用已构建的包含 287 个标记位点的遗传图谱的大白菜 DH 群体, 采用多模型 QTL 作图的方法, 通过苗期人工接种 TuMV-C<sub>4</sub> 株系对来自抗病亲本 Y195-93 和感病亲本 Y177-12 的 DH 群体的 TuMV 抗性进行 QTL 分析。共检测到 3 个 QTLs, 分别位于 R03、R04 和 R06 连锁群上, 解释的表型变异在 10.5% ~ 21.9% 之间, 3 个 QTLs 可解释 40.0% 的表型总变异。其中位于 R04 上命名为 *Tu-2* 的 QTL 解释的表型变异最高, 为 21.9%, 其余两个位于 R03 和 R06 上的 QTLs, 分别解释 10.5% 和 14.5% 的表型变异。

**关键词:** 大白菜; TuMV; QTL 定位; DH 群体

中图分类号: S 634.1 文献标识码: A 文章编号: 0513-353X (2009) 05-0731-06

## QTL Mapping for TuMV Resistance in Chinese Cabbage [*B. rassaica campestris* L. ssp. *pekinensis* (Lour.) Olsom]

ZHANG Xiao-wei<sup>1,2</sup>, YUAN Yu-xiang<sup>2,3</sup>, WANG Xiao-wu<sup>3</sup>, SUN Ri-fei<sup>3</sup>, WU Jian<sup>3</sup>, XIE Cong-hua<sup>1\*</sup>, JIANG Wu-sheng<sup>2</sup>, and YAO Qiu-ju<sup>2</sup>

(<sup>1</sup> College of Horticulture and Forestry, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China; <sup>2</sup> Institute of Horticulture, Henan Academy of Agricultural Sciences, Zhengzhou 450002, China; <sup>3</sup> Institute of Vegetables and Flowers, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China)

**Abstract:** One hundred and eighty-three doubled haploid (DH) lines derived from the cross of two Chinese cabbage [*B. rassaica campestris* L. ssp. *pekinensis* (Lour.) Olsom] DH lines, Y177-12 (TuMV-susceptible) and Y195-93 (TuMV-resistant), were used to map quantitative trait loci (QTL) related to TuMV resistance. TuMV resistance was evaluated for young seedlings by inoculating true leaves with TuMV-C<sub>4</sub> strain. Based on the reported genetic map with 287 loci, 3 QTLs were detected for TuMV resistance, localizing on linkage groups R03, R04 and R06, respectively. The most significant of the identified QTL locates on R04, named *Tu-2*, explaining 21.9% of the phenotypic variance. The other two QTLs mapped on R03 and R06, explaining 10.5% and 14.5% of the phenotypic variance, respectively. The three QTLs together explained 40.0% of the TuMV resistance variance.

**Key words:** Chinese cabbage; *Tumip mosaic virus* (TuMV); QTL mapping; DH population

大白菜 [*B. rassaica campestris* L. ssp. *pekinensis* (Lour.) Olsom] 病毒病的发生与流行使大白菜生产受到极大威胁, 其中 TuMV (芜菁花叶病毒) 是侵染大白菜的主要病毒。我国大白菜被 TuMV 病毒的不同株系混合感染, 其中 TuMV-C<sub>4</sub> 为北京地区的主要株系, 占分离物的 45.2% (冯兰香等, 1995)。

收稿日期: 2008 - 10 - 25; 修回日期: 2009 - 04 - 24

基金项目: 国家 '863' 计划项目 (2008AA102148); '十一五' 国家科技支撑计划子课题项目 (2006BAD01A7-1-06); 河南省重大科技攻关项目 (072101110400)

\* 通讯作者 Author for correspondence (E-mail: xiech@mail.hzau.edu.cn)

利用与国际上发表的参照图谱相关联的大白菜分子连锁图谱,可以标记和追踪具有经济意义的基因,确定基因或数量性状位点(quantitative trait loci, QTL)在连锁群图中的位置,并对利用不同群体构建的连锁图上定位的基因或QTL进行比较。目前白菜类作物的抗病基因定位研究主要集中在抗根肿病(Matsumoto et al, 1998; Suwabe et al, 2003; Hirai et al, 2004; Piao et al, 2004; Saito et al, 2006)、白锈病(Kole et al, 1996, 2002)等方面,对TuMV抗性的QTL定位的报道很少,迄今仅见1篇(Zhang et al, 2008),其使用的连锁图尚未与国际上A基因组参照图谱相关联,很难进行图谱间的QTL位置比较。因此,在与参照图关联的连锁图上进行QTL定位研究具有重要的意义。

芸薹属的甘蓝型油菜TuMV基因或QTL定位方面的研究比较深入,已经找到几个TuMV的抗性基因,并进行了染色体定位。迄今发现的TuMV抗性大多存在于A基因组中(Walsh et al, 1999; Hughes et al, 2003),这为TuMV在A基因组的大白菜中的QTL定位及抗性相关基因的分子标记研究提供了便利。本试验利用大白菜DH分离群体和基于该群体构建的分子遗传图谱,通过苗期人工接种TuMV-C<sub>4</sub>株系,采用多模型QTL作图的方法,对TuMV抗性进行QTL定位,初步确定QTL的染色体位置,为进一步了解大白菜TuMV抗性的遗传基础、抗性基因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

用于遗传图谱构建的群体为Y177-12 × Y195-93杂交组合通过游离小孢子培养获得的DH群体,共183个株系。两个亲本在TuMV抗性方面存在差别,Y177-12(P<sub>1</sub>)为来源于日本的大白菜杂交种‘健春’(Y177)经小孢子培养产生的DH系,感芜菁花叶病毒(TuMV);Y195-93(P<sub>2</sub>)为来源于国内的大白菜杂交种‘夏阳’(Y195)经小孢子培养产生的DH系,抗TuMV。该群体及亲本均由河南省农业科学院园艺研究所研制,用该群体构建了包含287个位点(AFLP、SRAP和SSR)的遗传图谱,并利用连锁图上53个SSRs中位置已知的38个位点与国际上公认的大白菜参照图中10条染色体R01~R10相关联(Wu et al, 2008)。

### 1.2 方法

抗病性的鉴定:试验于2005年9—11月在中国农业科学院蔬菜花卉研究所温室内进行。采用TuMV-C<sub>4</sub>分别对DH分离群体的各单株及双亲进行苗期人工接种鉴定,具体方法参照韩和平等(2004)的摩擦接种法进行。试验采用完全随机区组设计,3次重复,每重复10株。幼苗接种后于25~28℃下生长20d,进行病情调查,记录全株病情。根据全国主要蔬菜抗病育种攻关组制定的抗病性分级标准,按病害症状的轻重分为0、0.1、0.5、1、3、5、7、9共8个病级,对所有单株进行TuMV-C<sub>4</sub>抗性鉴定,计算病情指数DI(disease index),进行抗性(高抗HR:DI为0.01~11.11;抗病R:DI为11.12~33.33;中抗MR:DI为33.34~55.55;感病S:DI为55.56~77.77)归类(刘栩平和刘元凯,1995)。

数据整理和QTL分析:采用SPSS10.0软件对TuMV-C<sub>4</sub>的病情指数进行统计分析,获得柱状分布图。使用MAPQTL4.0分析软件进行TuMV-C<sub>4</sub>抗性的QTL分析。首先使用区间作图法(interval mapping, M)找到确定的QTL和与其紧密连锁的标记,然后根据模拟计算表确定不同连锁群的LOD阈值(van Ooijen, 1999),使用自动选择的协同因子(automatic cofactor selection)对M检测到的QTL紧密连锁的标记进行选择,在P<0.05水平上显著的标记作为协同因子用于多模型QTL作图(multiple-QTL models, MQM)的检测。利用置换测验(Permutation Test)进行1000次重复,估算各连锁群上和全基因组范围内在α=0.05水平的LOD阈值(Churchill & Doerge, 1994)。M和MQM均以1cM的步长扫描整个基因组。以连锁群上最高LOD值位置作为QTL位置,MQM中以2-LOD的支持区间(support intervals)作为QTL在95%水平的置信区间。

## 2 结果与分析

### 2.1 大白菜 TuMV 抗性表型值及其变异

TuMV 抗性在双亲间表现出明显的差异, 亲本  $P_2$  (Y195-93) 表现为抗病 (病情指数 DI 为 30.2), 亲本  $P_1$  (Y177-12) 表现为感病 (病情指数 DI 为 61.4), 因而用此群体有可能获得控制 TuMV 抗性性状的 QTL。

TuMV 抗性在 DH 群体中表现出明显的分离, 病情指数最小值为 5.2, 最大值为 63.0, 极差为 57.8, 平均值为 37.1, 标准差为 17.8, 分布的峰度 (0.357) 和偏度 (0.180) 均小于 2, 这是数量性状遗传的典型分布。

在调查的 183 份 DH 系中, 抗性表现为高抗 HR、抗病 R、中抗 MR 和感病 S 的 DH 系分别占 4.9%、37.2%、31.1% 和 26.8%。病情指数在群体中均值接近于低亲值 (抗性亲本  $P_2$ ), 表现出严重的超亲分离, 出现了许多超低亲分离系 (图 1), 尤其是出现了多个较抗性亲本  $P_2$  抗性强的抗 DH 系。

病情指数在 DH 群体中呈现比较明显的双峰分布 (图 1)。这些数据表明对 TuMV-C<sub>4</sub> 株系的抗性可能由一个或两个主效基因控制, 但是由于还有一定数量的中间值 DH 系的存在, 又有连续分布的特点, 因而还受其它微效基因和 (或) 环境变异影响。

### 2.2 TuMV 抗性的 QTL 定位与分析

为了寻找大白菜与 TuMV 抗性有关的遗传位点, 利用 MapQTL4.0 软件对 183 个 DH 系的 TuMV 病情指数 (DI) 进行分析, 利用多 QTL 模型作图法, 在大于全基因组范围内的 LOD 阈值 (2.9) 的基础上, 共检测到 3 个 QTLs (表 1), 命名为  $Tu-1$ 、 $Tu-2$  和  $Tu-3$ , 这些 QTL 分布在 R03、R04 和 R06 连锁群上 (图 2)。

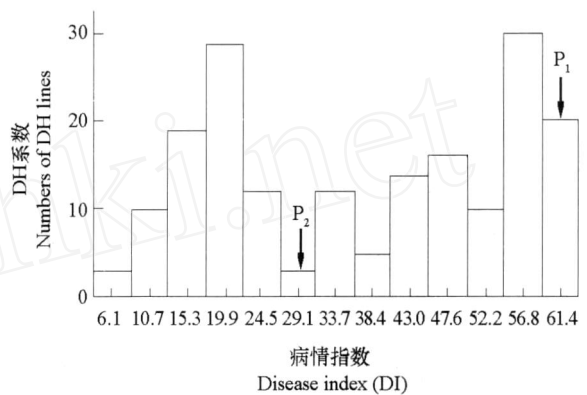


图 1 大白菜 DH 群体 TuMV-C<sub>4</sub> 病情指数分布  
双亲 ( $P_1$ : Y177-12,  $P_2$ : Y195-93) 平均值用箭头标出。

Fig 1 Frequency distribution of disease index (DI) of TuMV-C<sub>4</sub> among 183 DH lines  
The parental ( $P_1$ : Y177-12,  $P_2$ : Y195-93) means are indicated with arrows

表 1 利用 MAPQTL 4.0 检测到的 TuMV-C<sub>4</sub> 抗性相关的 QTLs

Table 1 QTLs detected by MQM with MAPQTL 4.0 for TuMV-C<sub>4</sub> resistance

QTLs	连锁群 LG	图谱位置 /cM Position	LOD 值 LOD score	标记 Marker	间距 /cM Interval	2-LOD /cM	解释的变异 /% Variation explained	加性效应 Additive effect
$Tu-1$	R03	35.9	3.67	E36M47-7	2.9	32-39	10.5	- 5.79
$Tu-2$	R04	40.8	10.86	E33M60-5	0.5	39-43	21.9	8.38
$Tu-3$	R06	107.3	7.5	E36M59-5	2.4	104-111	14.5	- 6.74

注: 标记为 MQM 分析中用作协同因子的标记; 间距为标记距 QTL 峰值的最近距离; 2-LOD 为支持区间。

Note: The corresponding marker is the cofactor used in MQM mapping; Interval is the nearest distance between marker and LOD peak of QTL; 2-LOD is the support interval of the QTL.

检测到的 3 个 QTLs 可解释 40.0% 的表型总变异, 单个 QTL 解释的表型变异在 10.5% ~ 21.9% 之间。其中, 最重要的位点  $Tu-2$  位于 R04 连锁群上的 E33M60-5 标记附近, 其 LOD 值最高 (10.86), 解释的表型变异最大 (21.9%), 亦即对 TuMV 抗性的贡献率最高, 表明该位点可能为一主效基因位点。此外该位点的加性效应为正值, 效应值为 8.38, 表明抗性等位基因来自于抗性亲本 Y195-93; 其

余两个位点 *Tu-3*和 *Tu-1*, 分别位于 R06连锁群上的 E36M59-5和 R03连锁群上的 E36M47-7标记附近, 分别解释 14.5%和 10.5%的表型变异, 这两个位点的加性效应均为负值, 效应值分别为 - 5.79 和 - 6.74, 表明这两个位点的抗性等位基因均来自于感病亲本 Y177-12。

本研究中检测到了双亲中具有互补效应的 QILs, 表明抗性等位基因既有来自于抗病亲本的又有来自于感病亲本的, 如果来自双亲的抗性等位基因全部集中在某些 DH株系中, 则会出现抗性超过抗病亲本的株系, 这可能是本研究病情指数出现超亲现象的原因之一, 该结果与 Tanksley等 (1993) 认为的超亲现象由双亲基因的互补效应造成的观点相一致。

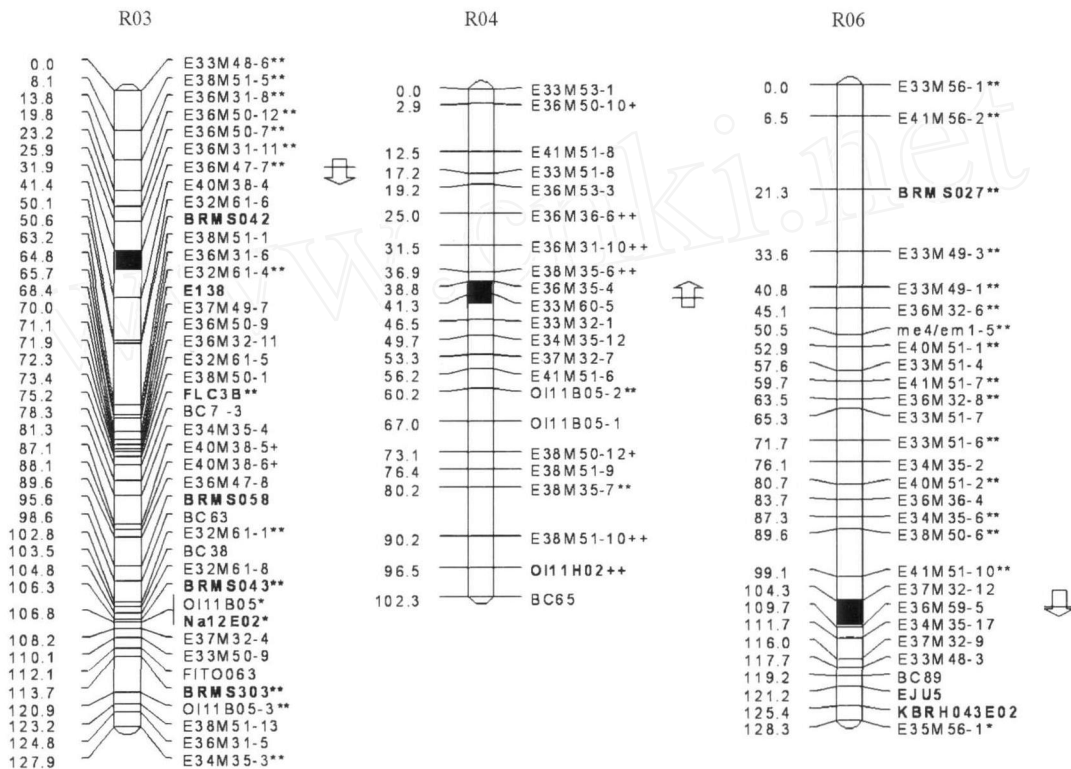


图 2 基于 DH群体的 *TuMV-C<sub>4</sub>*抗性相关的 QIL 在连锁图中的分布

各连锁群左侧为连锁群的长度 (cM), 右侧为标记位点的名字。图谱位置已知的 SSR 标记用黑体表示。  
+和 \* 分别表示偏向于 Y177和 Y195的位点, 1个和 2个 +或 \* 分别表示  $P < 0.05$ 和  $P < 0.01$ 的  
显著性水平。QIL 的位置用黑框和连锁群右侧的箭头表示。箭头的长度和方向分别代表  
2-LOD 的支持区间和相对于 Y177的表型效应, 箭头向上代表正效应,  
向下代表负效应。水平线所在的位置为 LOD 峰值所处的位置。

Fig. 2 QILs for *TuMV-C<sub>4</sub>* resistance mapped on a molecular linkage map based on a doubled-haploid population

Three out of the ten linkage groups of *B. brassicae* ssp. *pekinensis* (Lour.) Olsom are presented. Markers loci are listed to the right and recombination distances in cM to the left of each linkage group. SSR loci with known map positions are shown in bold. Skewed loci are indicated with + (skewed to Y177) or \* (skewed to Y195), the number of \* or + indicates the level of significance at  $P < 0.05$  and  $P < 0.01$  level. Locations of QILs are indicated by black bars in the column and arrow to the right of the linkage groups. The length and direction of arrows indicate the 2-LOD support interval and the relative phenotypic effect of the Y177 allele with upward for positive and downward for negative effects. Horizontal line across the arrow denotes the position of LOD peak located

### 2.3 与 TuMV 紧密连锁的分子标记的育种应用可能性

TuMV 抗性 QTL 定位是抗性品种选育的第一步, 为进一步分析紧密连锁标记在育种中应用的可能性, 首先对与 E3M47-7、E3M60-5 和 E3M59-5 这 3 个与 QTLs 紧密连锁的 AFLP 标记进行了分析, 结果表明 3 个标记均来自感病材料 Y177-12, 标记与 QTL 间的连锁距离均小于 3 cM (表 1)。接着对与解释表型较大且连锁距离较小的两个 QTLs (*Tu-2* 和 *Tu-3*) 紧密连锁的 E3M60-5 和 E3M59-5 在 DH 群体中的分离进行了统计 (表 2)。为简化起见, 仅分析 D 值小于 33.34 的所有株系 (记为抗病, R) 和大于 55.56 的所有株系 (记为感病, S)。如果分别用 E3M60-5 和 E3M59-5 作为选择标记筛选抗病株系, 选择准确率分别为 84.7% 和 84.0%。如果同时用这两个标记进行筛选, 则在具有 E3M60-5 无带而 E3M59-5 有带基因型的株系中, 有 88% 的可能为抗病株系; 在具有 E3M60-5 有带而 E3M59-5 无带基因型的株系中的 91.9% 可能为感病株系 (表 2)。表明在大白菜抗 TuMV 育种中, 利用这两个标记可以有效地在该群体内对 TuMV 抗性材料进行辅助选择。

表 2 分离群体中的 TuMV 抗性与 QTLs 的对应关系

Table 2 The relationship between TuMV-resistance and their QTLs in DH population

DH 个体 DH line	E3M60-5 ( <i>Tu-2</i> )		E3M59-5 ( <i>Tu-3</i> )		E3M60-5 (-) E3M59-5 (+)	E3M60-5 (+) E3M59-5 (-)
	+	-	+	-		
抗病 Resistant (R)	22	50	42	30	22	3
感病 Susceptible (S)	37	9	8	40	3	34
合计 Total	59	59	50	70	25	37

注: +和 - 分别代表有带和无带。

Note: + and - represent presence and absence of fragment

## 3 讨论

本研究检测到的 QTL 数量多于 Zhang 等 (2008) 利用不同的群体对 TuMV-C<sub>4</sub> 株系所检测到的苗期抗性 QTL。由于 Zhang 等 (2008) 报道的连锁图尚无足够的 SSR 标记与国际上公认的参照图相对应, 难以确定其检测到的 QTL 所在的连锁群或染色体, 因此难以确定两个试验中检测到的 QTL 之间的等位性。对芸薹属的油菜 TuMV 基因和 QTL 定位方面的研究发现, TuMV 基因主要集中在 A 基因组, 少部分在 C 基因组 (Walsh et al, 1999)。第一个作图的油菜抗性基因是 *TuRB 01* 和新近发现的抗性基因 *TuRB 03*, 均被定位在油菜 A 基因组的 N6 连锁群上的相同区域 (Walsh et al, 1999; Hughes et al, 2003)。本研究在 R06 (对应于油菜的 N6) 连锁群上也检测到一个 QTL 位点, 推测控制该位点的基因可能与油菜中的 *TuRB 01* 或 *TuRB 03* 有关, 但还需要进一步的证据。

在本研究得到的 3 个与苗期抗性相关的 QTL 中, 其中 1 个最重要的 QTL 位于 R04 连锁群上, 其 LOD 值高达 10.86, 解释了 21.9% 表型变异, 可能为一主效 QTL 或基因。在油菜中, 迄今尚无 TuMV 抗性基因或 QTL 的定位于 N4 连锁群 (对应于白菜的 R04) 的报道。推测该位点可能为白菜所特有。

超亲现象在植物界中比较普遍, Tanksley (1993) 对番茄的数量性状进行定位时发现超亲现象的存在与双亲中有互补效应的 QTL 有直接关系, 认为双亲基因的互补效应是超亲现象的主要原因。Song 等 (1995) 将微效基因与主效基因间的抵消作用称为微效基因的隐藏效应 (cryptic gene effects), 认为这可能就是超亲分离的合理解释。本研究对 TuMV 抗性在 DH 群体的分布试验中观察到比较明显的超亲分离 (图 1)。超亲现象可用于植物的育种。虽然获得超亲的品系难度比较大, 但只要在掌握大量种质资源并对其遗传多样性进行详细研究的基础上, 采用阶梯杂交、聚合育种等方法, 把控制同一性状的多个微效基因累加于一个个体中, 创造超亲性状, 理论上就可以实现超亲育种。

本研究检测到的 3 个 QTLs, 其中 1 个抗性等位基因来自于抗性亲本 Y195-93, 2 个抗性等位基因来自于感病亲本 Y177-12, 说明不仅抗性材料中存在有抗性基因, 感病材料中同样也存在有抗性基

因, 这一结果表明在分子水平上检测到了仅仅通过表型不能发现的有利基因, 提示在抗病育种中感病材料中的抗性基因也是可以利用的, 这是通过表型选择所无法达到的。

本研究得到的 3 个 AFLP 标记与 QTLs 连锁距离均小于 3 cM, 比韩和平等 (2004) 报道的连锁距离要小。利用其中的 E3M60-5 和 E3M59-5 标记可有效地在该群体内对 TuMV 抗性材料进行辅助选择。若能进一步将 AFLP 标记发展为 SCAR 标记并在其它具有不同遗传背景的大白菜材料中验证其可靠性, 将可在更大的范围内对抗性基因进行标记辅助育种。目前标记向 SCAR 转换工作正在进行中。

## References

- Churchill G A, Doerge R W. 1994. Empirical threshold values for quantitative trait mapping. *Genetics*, 138: 963 - 971.
- Feng Lan-xiang, Xu Ling, Liu Jia. 1995. Viruses and strains of TuMV on heading Chinese cabbage in Beijing region. Li Shu-de. *Advances in main vegetable crop breeding for disease resistance in China*. Beijing: Science Press: 26 - 29. (in Chinese)
- 冯兰香, 徐玲, 刘佳. 1995. 北京地区大白菜上的病毒种类及 TuMV 株系. 李树德. *中国主要蔬菜抗病育种进展*. 北京: 科学出版社: 26 - 29.
- Han He-ping, Sun Ri-fei, Zhang Shu-jiang, Li Fei, Zhang Shi-fan, Niu Xin-ke. 2004. AFLP markers linked to TuMV-resistance gene in Chinese cabbage (*B rassic a rapa* L. ssp. *pekinensis*). *Scientia Agricultura Sinica*, 37 (4): 539 - 544. (in Chinese)
- 韩和平, 孙日飞, 张淑江, 李菲, 章世番, 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.
- Hirai M, Harada T, Kubo N, Tsukada M, Suwabe K, Matsumoto S. 2004. A novel locus for clubroot resistance in *B rassic a rapa* and its linkage markers. *Theor Appl Genet*, 108: 639 - 643.
- Hughes S L, Hunter P J, Shape A G, Kearsey M J, Lydiat D J, Walsh J A. 2003. Genetic mapping of the novel *Tumip mosaic virus* resistance gene *TuRB03* in *B rassic a napus*. *Theor Appl Genet*, 107 (7): 1169 - 1173.
- Kole C, Teutonico R, Mengistu A, Williams P H, Osborn T C. 1996. Molecular mapping of a locus controlling resistance to *Albugo candida* in *B rassic a rapa*. *Phytopath*, 86: 367 - 369.
- Kole C, Williams P H, Rimmer S R, Osborn T C. 2002. Linkage mapping of genes controlling resistance to white rust (*Albugo candida*) in *B rassic a rapa* (syn. *campestris*) and comparative mapping to *B rassic a napus* and *Arabidopsis thaliana*. *Genome*, 45: 22 - 27.
- Liu Xu-ping, Liu Yuan-kai. 1995. Resistance evaluation methods of TuMV on heading Chinese cabbage. Li Shu-de. *Advances in main vegetable crop s breeding for diseases resistance in China*. Beijing: Science Press: 30 - 34. (in Chinese)
- 刘翔平, 刘元凯. 1995. 大白菜对 TuMV 的抗病性鉴定方法研究. 李树德. *中国主要蔬菜抗病育种进展*. 北京: 科学出版社: 30 - 34.
- Matsumoto E, Yasui C, Ohi M, Tsukada M. 1998. Linkage analysis of RFLP marker for clubroot resistance and pigmentation in Chinese cabbage (*B rassic a rapa* ssp. *pekinensis*). *Euphytica*, 104 (2): 79 - 86.
- Piao Z Y, Deng Y Q, Choi S R, Park Y J, Lin Y P. 2004. SCAR and CAPS mapping of *CRb*, a gene conferring resistance to *Plasm oidiophora brassicae* in Chinese cabbage (*B rassic a rapa* ssp. *pekinensis*). *Theor Appl Genet*, 108: 1458 - 1465.
- Saito M, Kubo N, Matsumoto S, Suwabe K, Tsukada M, Hirai M. 2006. Fine mapping of the clubroot resistance gene, *Crr3*, in *B rassic a rapa*. *Theor Appl Genet*, 114: 81 - 91.
- Song K, Sobum M K, Osborn T C. 1995. Molecular marker analysis of genes encoding morphological variation in *B rassic a rapa* (syn. *campestris*). *Theor Appl Genet*, 90: 1 - 10.
- Suwabe K, Tsukazaki, Hiketani H, Hatakeyama K, Fujimura M, Nunome T, Fukuoka H, Matsumoto S, Hirai M. 2003. Identification of two loci for resistance to clubroot (*Plasm oidiophora brassicae* Wotton) in *B rassic a rapa* L. *Theor Appl Genet*, 107: 997 - 1002.
- Tanksley S D. 1993. Mapping polygenes. *Annu Rev Genet*, 27: 205 - 233.
- van Ooijen J W. 1999. LOD significance thresholds for QTL analysis in experimental populations of diploid species. *Heredity*, 83: 613 - 624.
- Walsh J A, Shape A G, Jenner C E, Lydiat D J. 1999. Characterisation of resistance to *Tumip mosaic virus* in oilseed rapa (*B rassic a napus*) and genetic mapping of *TuRB01*. *Theor Appl Genet*, 99: 1149 - 1154.
- Wu J, Yuan Y X, Zhao J J, Zhang X W, Song X F, Li Y, Li X N, Sun R F, Koomneef M, Aarts M G M, Wang X W. 2008. Mapping QTLs for mineral accumulation and shoot dry biomass under different Zn nutritional conditions in Chinese cabbage (*B rassic a rapa* L. ssp. *pekinensis*). *Plant Soil*, 310: 25 - 40.
- Zhang F L, Wang M, Liu X C, Zhao X Y, Yang J P. 2008. Quantitative trait loci analysis for resistance against *Tumip mosaic virus* based on a doubled-haploid population in Chinese cabbage. *Plant Breeding*, 127: 82 - 86.