

苹果斑点落叶病抗病性种质评价及遗传分析

吕松 王忆 张新忠 李天红 韩振海*

(中国农业大学 农学与生物技术学院,北京 100193)

摘要 为评价苹果种质资源对苹果斑点落叶病的抗病性,明确苹果斑点落叶病抗病性遗传规律,利用1株通过组织分离法得到的苹果斑点落叶病菌株(*Alternaria mali*),对260份苹果种质和1089株紫塞明珠×富士杂种实生树进行了离体叶片接种鉴定。结果表明:不同类型种质资源的发病率和严重度均表现出丰富多样性,新疆野苹果和西洋苹果发病率较高且严重度较重,而中国苹果和野生苹果资源发病率较低且严重度较轻。发病对不发病表现为显性,发病/不发病表现为质量性状,分离比符合3:1。最终得到高抗种质29份、中抗27份和低抗48份。发病亚群体的严重度表现为多基因数量性状,其变异由2个主基因分离位点所致,严重度性状主基因遗传率和多基因遗传率分别为86.33%和10.51%。

关键词 苹果斑点落叶病;抗病性评价;种质;杂种实生群体;遗传分析

中图分类号 S 661.1

文章编号 1007-4333(2012)04-0068-07

文献标志码 A

Evaluation of resistance of *Malus* germplasms to apple alternaria blotch (*Alternaria mali*) and analysis of inheritance for resistance

LÜ Song, WANG Yi, ZHANG Xin-zhong, LI Tian-hong, HAN Zhen-hai*

(College of Agronomy and Biotechnology, China Agricultural University, Beijing 100193, China)

Abstract To evaluate resistance of *Malus* germplasms to *Alternaria mali* and definite the inheritance rule of resistance, 260 *Malus* germplasm accessions and 1089 seedlings of Zisaimingzhu × Fuji were inoculated on the detached leaves with the suspension of germinated conidia of a tissue-isolated strain of *Alternaria mali*. Diverse performance of disease incidence and severity was found among different germplasm accessions. Disease incidence was higher and severity was more serious of *Malus sieversii* and *Malus domestica* germplasms than those among Chinese domestica cultivars and wild genotypes. Due to analysis of frequency distribution and calculation of genetic parameters, occurrence is dominant to nonoccurrence, with occurrence/nonoccurrence segregation ratio of 3:1. According to the evaluation, 29 germplasms were highly resistant. While, 27 moderately resistant and 48 low resistant accessions were found. The severity is a quantitative character controlled by the segregation of 2 major gene loci. Respectively, heritability of major genes and polygenes for severity is 86.33% and 10.51%.

Key words *Alternaria mali*; resistance evaluation; germplasms; seedlings; inheritance analysis

苹果斑点落叶病(*Alternaria mali*)是一种世界性苹果病害,在东亚、北美、南欧和西亚等苹果产区均有发生,危害严重年份,造成苹果树早期大量落叶^[1-2]。生产上主要通过化学防治手段防治该病,但

杀菌剂的大量使用不仅造成了农药残留和环境污染问题,还会催生病原菌的耐药性^[3],致使病害再猖獗。使用诱抗剂和拮抗菌等生物防治手段对抑制苹果斑点落叶病的发生发展可以起到一定效果^[4],但

收稿日期:2012-01-26

基金项目:国家公益性行业(农业)科研专项(201203075,201003021)

第一作者:吕松,硕士研究生,E-mail:529291533@qq.com

通讯作者:韩振海,教授,主要从事果树逆境与分子生物学研究,E-mail:rschan@cau.edu.cn

是由于见效慢、稳定性差、药效易受环境影响和防治成本高等因素限制,一直未能大面积应用推广。因此,评价和筛选抗病种质资源,选育抗病品种,从而进行合理的品种区域布局是综合防治苹果斑点落叶病的最优途径。

不同苹果种质资源对苹果斑点落叶病的抗病性存在明显差异。苹果属植物不同种间抗病性存在显著差异。离体接种鉴定结果表明:八棱海棠和山定子抗病,而丽江山定子和延安花叶感病。同一苹果种内的不同类型间存在抗病性遗传多样性,同属湖北海棠(*Malus hupehensis*)的5份材料,泰山海棠、兴山海棠和巴东海棠表现抗,而平邑甜茶和芦氏海棠感病^[5];在美国加州田间调查元帅系品种最易感病,而金冠、Gala和Smoothie发病程度较轻^[2],说明不同苹果栽培品种间亦存在显著的抗病性的差异。

不同鉴定方法之间、不同地域之间以及不同抗病性评价体系之间的差异,导致抗病性评价结果符合度不高。例如,离体接种鉴定结果表明:苹果品种乔纳金抗斑点落叶病^[6],而病害田间调查则发现:苹果品种乔纳金易感斑点落叶病^[7]。同样,采用离体接种鉴定方法进行苹果属植物对斑点落叶病的抗病性评价,在日本岩手,除栽培苹果外的苹果属其他种植物均不发病^[6]。而在辽宁兴城评价结果表明:苹果属不同种植物间抗病性呈现明显抗感分化^[5]。田间调查栽培品种对斑点落叶病的抗病性,以病斑数为评价指标时富士的抗病性强于秦冠^[7],而以病斑面积为评价指标时,结果与之相反^[8]。所以,在相同条件下,采用适宜的鉴定方法和一致的评价体系对苹果种质资源进行系统的抗病性评价十分必要。

遗传分析是进行抗病育种早期选择及基因定位的基础。Saito^[9]等采用田间接种方法,以严重度为指标,进行苹果杂种实生群体对斑点落叶病的抗病性评价,认为苹果斑点落叶病的抗病性由隐性单基因控制。而将田间调查与离体接种鉴定相结合,以病情指数为评价指标,对秦冠和富士正反交组合进行抗病性评价,结果表明苹果斑点落叶病抗病性为数量性状,其变异由2对主效基因控制^[8,10]。因此,评价苹果杂种实生群体对斑点落叶病的抗病性,进一步明确其遗传规律是必要的。

为了进一步认识苹果种质资源对斑点落叶病抗病性的多样性以及抗病性遗传,本研究采用萌发孢子悬浮液喷雾法对完全展开的幼叶开展抗病性离体

接种鉴定,通过发病率和严重度2个评价指标对260份苹果种质资源材料进行了抗病性综合评价,旨在对紫塞明珠×富士杂种实生群体进行抗病性遗传分析。

1 材料与方 法

2011年6月在河北昌黎田间采集苹果斑点落叶病典型病叶,通过病原真菌组织分离法分离供试菌株。采集Gala和昌红2个苹果品种的幼叶进行病原菌离体回接验证。

用PDA培养基进行病原的分离纯化和扩繁。病原菌营养生长阶段条件为28℃,光、暗各12h,相对湿度80%以上。培养3~4d待菌落长满皿,进行1周左右暗培养促使分生孢子大量产生。使用接种针刮擦菌落表面收集分生孢子,用灭菌蒸馏水配制 2×10^5 个/mL(孢子)的分生孢子悬浮液^[6,10],孢子萌发率达到10%即为可用。

供试苹果种质资源260份(新疆野苹果26份、中国苹果21份、西洋苹果147份、砧木资源15份和野生资源51份),紫塞明珠×富士苹果杂种实生F₁群体1089株,为本实验室田间种植保存,树龄4年。2011年8月随机取30份种质资源的完全展开幼叶进行抗病性离体接种鉴定,3次重复,每份材料每次重复10片叶,所得数据进行差异显著性测验。依据差异显著性测验结果确定种质资源系统评价的取样量,对全部供试种质资源和杂种实生树进行抗病性离体接种鉴定。

叶片用 2×10^5 个/mL(孢子)的萌发孢子悬液正反面均匀喷雾接种^[6],以喷灭菌水为对照,接种后叶片正面朝上放置在铺有湿毛巾的搪瓷托盘中,将托盘用保鲜膜封闭,保持其相对湿度^[11],于Z-380c型人工气候箱28℃饱和湿度培养,光、暗各12h。接种第7天进行发病情况调查^[12],记录发病率及病斑面积/叶面积比值数据,病斑面积及叶面积采用透明方格法进行测量。以发病率和严重度2个指标进行种质资源抗病性综合评价^[13](表1)。作次数分布图和正态分布曲线进行杂交实生群体抗病性遗传分析,根据分离群体的方差变异推测遗传参数^[14]。计算公式:

$$\text{发病率}/\% = (\text{发病叶片数}/\text{接种叶片数}) \times 100$$

$$\text{严重度} = \sum(\text{每叶病斑面积}/\text{每叶面积})/\text{发病叶片数}$$

表1 苹果种质资源斑点落叶病抗性评价分级标准
Table 1 Criteria of incidence and severity of *Malus* germplasm accessions inoculated with *A. mali*

发病率级别	标准	严重度级别	标准
极低	$0 \leq I < 10\%$	极轻	$0 \leq S < 0.050$
低	$10\% \leq I < 25\%$	轻	$0.050 \leq S < 0.150$
较低	$25\% \leq I < 40\%$	较轻	$0.150 \leq S < 0.300$
高	$40\% \leq I < 55\%$	重	$0.300 \leq S < 0.500$
极高	$I \geq 55\%$	极重	$S \geq 0.500$

注: I 为某一种质资源发病率结果; S 代表某一种质资源严重度结果。

2 结果与分析

2.1 病原的分离与鉴定

通过组织分离法获得的菌落,初期呈灰白色,后期呈墨绿-深青褐色。镜检观察,分生孢子短链生或单生,褐色-深褐色,卵形或倒棒状,具有横纵隔膜,为典型的链格孢形态。用该菌株萌发泡悬液喷雾回接 Gala 和昌红叶片均出现单个或连片的红褐色病斑,而对照叶片(无菌水喷雾处理)均未发病。将发病叶片再次进行组织分离,获得的菌落其形态与上述菌落形态一致,镜检观察分生孢子形态亦与典型的链格孢形态相同。

2.2 F 测验

对 30 份种质资源接种鉴定的发病率及严重度数据进行方差分析。结果不同种质资源间发病率 ($F = 56.75, F_{0.01} = 1.96$) 和严重度 ($F = 21.28, F_{0.01} = 1.99$) 均存在极显著差异,而重复间发病率 ($F = 0.03, F_{0.01} = 4.84$) 和严重度 ($F = 0.42, F_{0.01} = 1.49$) 差异均不显著。说明 10 片叶的取样量能满足苹果斑点落叶病接种鉴定要求。

2.3 苹果斑点落叶病抗病性种质资源评价

2.3.1 不同类型种质资源的抗病性差异

不同类型的种质资源接种供试菌株后发病率表现出丰富多样性(图 1)。260 份种质资源材料的平均发病率为 41.7%。其中,新疆野苹果及西洋苹果品种发病率较高,平均发病率分别为 49.5% 和 46.9%,发病率高-极高的材料所占比例分别为 61.5% 和 62.2%;而野生资源、中国苹果及砧木资源发病率较低,平均发病率分别为 28.9%、31.7% 和 34.4%。

不同类型的种质资源接种供试菌株后严重度也表现出丰富多样性(图 2)。260 份种质资源材料的

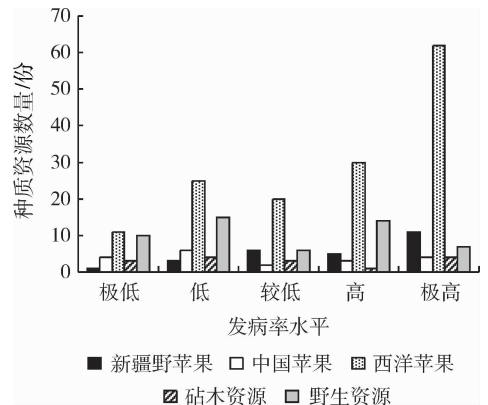


图1 苹果种质资源斑点落叶病抗性鉴定发病率次数分布

Fig. 1 Frequency distribution of incidence for resistance evaluation of *Malus* germplasm to apple alternaria blotch

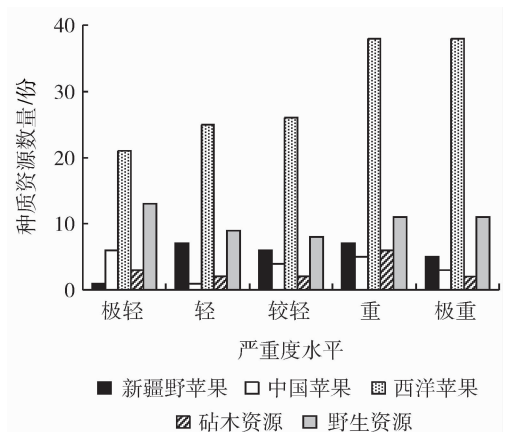


图2 苹果种质资源斑点落叶病抗性鉴定严重度次数分布

Fig. 2 Frequency distribution of severity for resistance evaluation of *Malus* germplasm to apple alternaria blotch

平均严重度为 0.313。其中,新疆野苹果及西洋苹果品种严重度较重,平均严重度分别为 0.315 和 0.338;中国苹果及野生资源严重度较轻,平均严重度分别为 0.261 和 0.268;砧木资源严重度呈现离散分布。

2.3.2 2 个抗病指标间的关系

对 260 份种质资源材料的发病率和严重度进行相关性分析,结果表明:两指标呈显著相关($r = 0.602, r_{0.01} = 0.181$),总体上,发病率越高,严重度越重。但从具体的发病率水平及严重度水平来看,有 49 份(占总体 18.8%)种质资源不符合此规律,如新疆 3、金红芽变 2 和藤牧 1 号的发病率极高,分别是 70.0%、70.0%和 60.0%,但其严重度较轻,分

别是 0.090、0.102 和 0.128;相反, Spy227、CG23 和东方苹果发病率低,分别是 10.0%、20.0%和 10.0%,但其严重度为重,分别是 0.700、0.516 和 0.808。因此,采用发病率和严重度 2 个抗性指标对供试材料进行抗性综合评价有必要。

2.3.3 抗病性综合评价

以发病率和严重度 2 个抗性评价指标对供试种质资源材料进行抗性综合评价,结果高抗(发病率极低且严重度极轻)种质资源材料 29 份,中抗(发病率极低-低且严重度极轻-轻)种质资源材料 27 份,低抗(发病率较低-低且严重度较轻-轻)种质资源材料 48 份(表 2)。

表 2 苹果种质资源对苹果斑点落叶病的抗性综合评价

Table 2 Evaluation of *Malus* germplasms for resistance to *A. mali*

种质资源	高 抗	中 抗	低 抗	感 病	高 感
新疆野苹果	新疆 5	新疆 4	新疆 30、新疆 26、新疆 6、新疆 9、新疆 17、新疆 8、新疆 20、新疆 31	新疆 3、新疆 15、新疆 29、新疆 22、新疆 19、新疆 23、新疆 11、新疆 16、新疆 7、新疆 25、新疆 21、新疆 14	新疆 18、新疆 28、新疆 1、新疆 24
中国苹果	海棠花、热碾子、小沟门柰子、小关门甜槟子	小砬山槟子、楸子、八棱海棠	白海棠、槟子、槟子(上庄)、小关门甜槟子 3 号	小关门甜槟子 1 号、紫塞明珠、平顶海棠、串铃海棠、早白海棠	小关门酸槟子、冷海棠、晚白海棠、白沙果、芳名
西洋苹果	盛放 2、玫瑰红、福岛短枝、红金母树 2、Holly、Elite、Trajian、惠丰、王林、短枝陆奥、葵花、曹子刚元帅	宫崎短富、珍宝、4354、黄太平、首红、美隆、长富 3、青富 13、幸德、Mondial Gala、金红芽变 1、Crispin、秋富 1、舞姿、姬神、初秋、珍宝王林	优良短枝、千雪、烟红蜜、哈红、山富 2、王玲、岩富 1、元红、新乔纳金、Vallee、Meirouge、早富士、伏锦、Szampion、大果金红、长富 2、早捷、Scarlet、崂山 4 号、金冠、红玉、蜜脆、不明	金红芽变 2、藤牧 1 号、宁秋、Smoothee、北之幸、Liberty、长富 36、凉香、Wijcick、Ruby、鸡冠、短枝华冠、奥金、阳光、Spigold、矮金冠、岩富 10、嘎拉、绿香蕉、绯之衣、Chieftan、Romus3、倭锦、发现、达尔文、胜利、烟青、高秋、不明抗病、红乔纳金、惠、奥州、桔苹、王林、美香、Kosztelq、高#5、Red Baron、金翠、清明、红雪、金红芽变母树、北斗、新世界、红特、Prima、HAC-9、Pionier、金红、丰艳、昌红、国光、巨大富士、小帅、秋香、Wifos、岱红、铃铛果、燕山红、红国光、新红星、Jonagored、4-23、Spy227、特红 2、北上、玉霰、天汪 1 号、矮红	Azwell、千 秋、28-253、代号 261、静香、HLWQ、乔纳金、甜黄魁、百富高、美乐、珊 夏、陆 奥、Gloster69、金 晕、寒富、红金、红世界一、GoldenB、青森早生、贝拉、大星、美国 8 号、向阳红、Florina、丹霞、红云、卡红
砧木资源	P16、MM106、中砬 1 号		P22、SH3、巴头沟矮砬	CG80、CG24、M7、M9、扎矮、GM256、SH40、CG23、Sdw1	

续表

种质资源	高抗	中抗	低抗	感病	高感
野生资源	大果山定子、小绵海棠、红海棠2号、五峰山海棠6号、山定子2号、大个海棠、半壁山海棠、丽江山定子、W2S5、高抗山定子	花冠海棠、圆叶海棠、小矾山海棠3号、礅子、五峰山海棠4号	小矾山海棠W14N4、特大果山定子、宿葵山定子、巴头沟1号、锥峰2号、锥峰1号、W2S4(上庄)、乔劳斯、克勒沟大果山定子、五峰山海棠2号、赛威士苹果	围矮3、窄叶海棠、大叶海棠、草原海棠、锡金海棠、毛山定子7、海棠果s、克勒沟林场大果山定子、巴头沟2号、土库曼苹果、三块石海棠1号、五峰山海棠1号、扁果海棠、五峰山海棠3号、褐海棠、三块石海棠3号、逐鹿栾庄沙果、垂丝海棠、森林苹果、非整倍体小金、五峰山海棠5号、东方苹果	沧江海棠、三块石海棠2号、球形海棠

2.4 苹果斑点落叶病抗病性遗传分析

紫塞明珠、富士两亲本发病率分别为50.0%和10.0%，严重度分别为0.141和0.010。杂交实生树接种苹果斑点落叶病分生孢子后，以发病率为抗病性指标的次数分布图呈现偏态分布(图3)，分布

曲线向低发病率偏移。而以发病严重度为抗病性指标的次数分布图呈不连续的2个分布，发病与不发病表现为独立分布，而对于发病的实生树，严重度呈正态分布(图3)。说明本分离群体中，实生树接种苹果斑点落叶病分生孢子后，发病/不发病表现为质

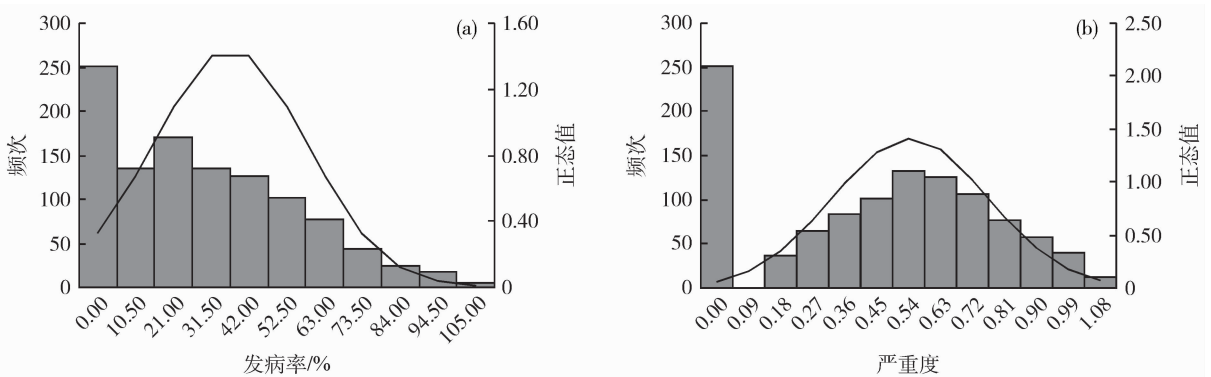


图3 苹果杂种实生树接种鉴定发病率和严重度次数分布图

Fig. 3 Frequency distributions of incidence and severity of apple seedlings inoculated by *Alternaria mali*

量性状，发病对不发病表现为显性；发病亚群体的严重度表现为多基因数量性状(表3)。不发病实生树与发病实生树株数的实际分离比为251:838，卡方检验结果与1:3差异不显著，而与1:1和1:7差异均显著。说明本分离群体中苹果斑点落叶病严重度的变异由2个主基因分离位点所致。通过变异来源估算得到严重度性状主基因遗传率和多基因遗传率分别为86.33%和10.51%(表4)。

表3 苹果斑点落叶病严重度次数分布 χ^2 检验

Table 3 χ^2 test of segregation ratio of the frequencies based on the severity of apple seedlings

实际分离比	理论分离比	χ^2	主基因分离位点
251:838	1:1	315.33**	2
	1:3	2.11	
	1:7	109.83**	

注: ** $\chi^2_{0.05} = 3.84, \chi^2_{0.01} = 6.63$ 。

表4 苹果斑点落叶病抗病性的遗传参数

Table 4 Genetic parameters of the resistance to apple alternaria blotch of apple seedlings

项目	群体总方差	主基因方差	多基因方差	环境方差	主基因遗传率/%	多基因遗传率/%
严重度	0.172	0.149	0.018	0.005	86.33	10.51

3 讨论

苹果种质资源对斑点落叶病抗病性评价可采用田间接种鉴定,以病情指数为评价指标^[12]。但为了避免病原田间逃逸,更易于控制环境条件差异带来的试验误差,许多研究采用离体接种鉴定^[6,8],本试验结果表明,不同种质资源间抗感分化明显,可比性强,体现了离体接种鉴定方法在大量材料抗病性评价中的实用性。本试验种质资源抗病性评价中,虽然总体上发病率与严重度呈显著相关,但从具体的发病率和严重度2个抗病性指标来看,有些材料存在两指标的不对应现象。发病率与严重度分别代表宿主抗侵入水平与抗扩展水平的抗病性,而病情指数是涵盖发病率和严重度的综合抗病性评价指标,在材料发病率与严重度不对应的情况下,会导致抗病性评价的掩蔽效应,不能清楚反映宿主抗侵入水平与抗扩展水平的抗性。因此,采用发病率和严重度2个指标进行抗病性评价能更有意义^[15-16]。

苹果种质资源对苹果斑点落叶病的抗病性表现十分丰富的遗传多样性。新疆野苹果与西洋苹果抗病性遗传多样性的分化趋势相似,这与西洋苹果直接起源于新疆野苹果有关系^[17]。而中国苹果多被认为起源于新疆野苹果与原产于中国的野生种的天然杂种^[18],因此中国苹果栽培类型遗传多样性的分化趋势与野生资源相似。正因这种抗病性的遗传多样性,在对实生繁殖的野生资源进行抗病性评价时不能以种内某一材料的表现性来代表该植物学种的抗病性^[19]。

芽变品种对苹果斑点落叶病的抗病性存在明显差异。本试验中元帅系及富士系芽变品种对苹果斑点落叶病的抗病性均呈现多样性分化。元帅系品种中玫瑰红和 Elite 表现高抗,首红表现为中抗,Vallee 表现为低抗,而矮红、新红星和卡红、Azwell 分别表现感和高感;同样,富士系品种中,盛放2和福岛短富表现为高抗,宫崎短富、秋富1、青富13和长富3等表现为中抗,山富2、长富2、岩富1、早富士和优良短富等芽变品种表现为低抗,长富36、岩富10、特红富士、巨大富士和昌红则表现感。在苹果轮纹病种质资源抗病性评价中,也曾报道过类似结果,元帅系芽变品种 Azwell 对枝干轮纹病表现中抗,而 Elite 和 Ruby 表现感病^[13];富士系芽变品种秋富1和秋富5抗果实轮纹病,而长富6、特红富士和最良富士表现感病^[15]。对于金冠的芽变品种,抗

病金冠对苹果腐烂病表现为感,而矮金冠表现为高感^[16]。上述苹果芽变品种一般来源于短枝型、果实着色、果实成熟期等性状的突变体,除了试验误差,这些芽变品种间抗病性出现显著差异尚不易解释。

早期以严重度指标将杂种实生群体分为抗病和感病2种类型,也曾获得1:3的分离比,依此认为苹果斑点落叶病的抗病性由隐性单基因控制^[9]。如果以病情指数为抗性评价指标,通过计算杂交实生群体的变异系数、组合传递力等遗传参数进行遗传分析,推测苹果斑点落叶病抗病性为数量性状,且存在主效基因^[8,10]。本研究发现,以离体叶片接种病原后的发病率为指标,难得出明确的抗病性遗传分析结果,而以严重度为抗病性指标发现发病/不发病为质量性状,发病严重度则为数量性状,是对前人研究结果的支持和补充^[8-10]。然而,本试验发病相对不发病表现为显性,而以秦冠×富士杂种实生群体为材料的遗传分析中,抗病相对感病表现为显性^[10],这种差异与抗病性评价标准的不同及杂种实生群体的遗传背景不同有关。

在许多农作物遗传研究中采用次数分布分析法^[20],在果树作物中,已成功应用于苹果果实含酸量、苹果果形指数和苹果轮纹病抗病性等性状遗传分析^[14,21-23]。而通过变异方差分解估算遗传参数也已在苹果果形指数性状遗传分析中应用^[14]。本试验测得主基因能够解释性状86.33%遗传变异,与次数分布分析的结果相互支持。

参 考 文 献

- [1] Mohammad J S, Marzieh E. First report of *Alternaria mali* causing apple leaf blotch disease in Iran[J]. Australasian Plant Disease Notes, 2007, 2: 57-58
- [2] Filajdic N, Sutton T B. Identification and distribution of *Alternaria mali* on apples in North Carolina and susceptibility of different varieties of apples to *Alternaria* blotch[J]. Plant Disease, 1991, 75: 1045-1048
- [3] 张姝, 张永杰, 刘慧平, 等. 苹果斑点落叶病菌的分离及其对杀菌剂的敏感性[J]. 山西农业大学学报, 2004(4): 382-384
- [4] 傅学池, 严志农, 徐伟敏, 等. 苹果斑点落叶病和果实轮纹病生物防治研究[J]. 中国果树, 1997(3): 7-10
- [5] 赵进春, 刘立军, 龚欣, 等. 部分苹果属植物抗斑点落叶病鉴定[J]. 北方果树, 2001(3): 15
- [6] Abe K, Iwanami H, Kotada N, et al. Evaluation of apple genotypes and *Malus* species for resistance to *Alternaria* blotch caused by *Alternaria alternata* apple pathotype using detached-leaf method[J]. Plant Breeding, 2010, 129: 208-218

- [7] 赵进春, 龚欣, 刘立军, 等. 苹果不同品种斑点落叶病发病情况调查[J]. 中国南方果树, 2001, 30(6): 58-59
- [8] 赵磊, 赵政阳, 党志国, 等. 秦冠、富士苹果杂交后代抗早期落叶病的遗传分析[J]. 西北农业学报, 2008, 17(2): 197-201
- [9] Saito K I, Niizeki M. Fundamental studies on breeding of the apple XI. Genetic analysis of resistance to *Alternaria* blotch (*Alternaria mali* Roberts) in the interspecific crosses [J]. Bulletin of the Faculty of Agriculture, Hirosaki University, 1988, 50, 27-34
- [10] 张坤, 党志国, 赵磊, 等. 富士、秦冠苹果对早期落叶病抗性的遗传分析[J]. 西北林学院学报, 2007, 22(4): 128-130
- [11] 寿园园, 李春敏, 赵永波, 等. 苹果抗褐斑病离体鉴定的方法[J]. 果树学报, 2009, 26(6): 912-914
- [12] 王昆, 刘凤之, 曹玉芬. 苹果种质资源描述规范和数据标准[M]. 北京: 中国农业出版社, 2005: 69-70
- [13] Liu H T, Zhang Y J, Li C M, et al. Evaluation of the resistance of *Malus* germplasm to bot canker caused by *Botryosphaeria dothidea* [J]. Journal of Phytopathology, 2011, 159: 511-515
- [14] Sun H H, Zhao Y B, Li C M, et al. Identification of markers linked to major gene loci involved in determination of fruit shape index of apples (*Malus domestica*) [J]. Euphytica, 2011, 10. 1007/s10681-011-0515-x
- [15] 张玉经, 王昆, 王忆, 等. 苹果种质资源果实轮纹病抗性的评价[J]. 园艺学报, 2010, 37(4): 539-546
- [16] 刘欣颖, 吕松, 王忆, 等. 苹果种质资源对苹果树腐烂病抗性评价[J]. 果树学报, 2011, 28(5): 843-848
- [17] Riccardo V, Andrey Z, Jason A, et al. The genome of the domesticated apple (*Malus × domestica* Borkh.) [J]. Nature Genetics, 2010, 42: 833-839
- [18] 李育农. 苹果属植物种质资源研究[M]. 北京: 中国农业出版社, 2001: 133-137
- [19] 张新忠, 王忆, 韩振海. 我国苹果属 (*Malus* Mill.) 野生资源研究利用的现状分析[J]. 中国农业科技导报, 2010, 12(3): 8-15
- [20] 盖钧镒, 章元明, 王建康. 植物数量性状遗传体系[M]. 北京: 科技出版社, 2003, 96-260
- [21] 姚玉新, 翟衡, 赵玲玲, 等. 苹果果实酸/低酸性状的 SSR 分析[J]. 园艺学报, 2006, 33(2): 244-248
- [22] Liu H T, Li C L, Zhang Y J, et al. Inheritance and molecular marker of resistance to bot canker in *Malus domestica* [J]. Agricultural Sciences in China, 2011, 10(2): 175-184
- [23] Zhuang Y, Liu H T, Li C M. Inheritance of and molecular markers for susceptibility of *Malus domestica* to fruit ring rot (*Botryosphaeria dothidea*) [J]. Journal of Phytopathology, 2011, 10. 1111/j. 1439-0434. 2011. 01839. x

责任编辑: 王燕华