

菊花开花持续期的QTL定位

张 飞^{1,2}, 陈发棣^{1,*}, 房伟民¹, 陈素梅¹, 张鲜艳¹, 尹冬梅¹

(¹南京农业大学园艺学院, 南京 210095; ²浙江省农业科学院花卉研究开发中心, 杭州 311202)

摘 要: 以菊花‘雨花落英’×‘奥运含笑’F₁群体为材料, 调查了 2008—2009 两个年度开花持续期的分离表现, 并基于菊花SRAP遗传图对其进行QTL定位分析。基于单年数据, 运用Win QTL Cartographer v2.5 软件及复合区间作图法在 2008 年共检测到 3 个控制开花持续期的加性QTL, 主要分布在秋菊‘雨花落英’遗传图的Y20和Y42 连锁群以及夏菊‘奥运含笑’遗传图的A14 连锁群上, *LOD*值介于 2.65 ~ 3.44 之间, 单个QTL对开花持续期表型变异的贡献率为 6.54% ~ 11.58%, 而在 2009 年未检测到QTL的存在。运用QTLNetwork v2.2 软件对 2008 和 2009 两年的表型数据进行联合分析, 共检测到两对上位性QTL, 在贡献率和效应值上与加性QTL相当, 同时上位性QTL与环境之间具有互作效应。

关键词: 菊花; F₁群体; 开花持续期; QTL定位

中图分类号: S 682.1⁺1

文献标识码: A

文章编号: 0513-353X (2011) 08-1557-08

QTL Mapping for Flowering Duration Stage of Chrysanthemum

ZHANG Fei^{1,2}, CHEN Fa-di^{1,*}, FANG Wei-min¹, CHEN Su-mei¹, ZHANG Xian-yan¹, and YIN Dong-mei¹

(¹College of Horticulture, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; ²Research & Development Center of Flower, Zhejiang Academy of Agricultural Sciences, Hangzhou 311202, China)

Abstract: In this study, flowering duration stage of chrysanthemum were evaluated in 2008 and 2009, and QTL analysis was undertaken for this trait based on the two-year phenotypic data in 142 F₁ mapping population derived from a cross between chrysanthemum cultivars of ‘Yuhualuoying’ and ‘Aoyunhanxiao’ and their SRAP-based genetic linkage maps presently published. The QTL analysis based on the single-year data of 2008 and 2009 with Win QTL Cartographer v2.5 and composite interval mapping method indicated that 3 additive QTL were detected in 2008 but none in 2009. The three additive QTL scattered on linkage group Y20 and A42 of ‘Yuhualuoying’ map and A14 of ‘Aoyunhanxiao’ map, with a *LOD* value of 2.65 - 3.44 and contribution ratio for phenotypic variation ranging from 6.54% to 11.58% for each QTL. The QTL joint analysis based on the two-year phenotypic data of 2008 and 2009 with QTLNetwork v2.2 suggested that 2 additive-additive epistatic QTL were mapped, with the similar contribution ratio and effect value to additive QTL detected by Win QTL Cartographer v2.5. In addition, there was interaction between the 2 epistatic QTL and environment.

Key words: chrysanthemum; F₁ population; flowering duration stage; QTL mapping

收稿日期: 2011 - 01 - 21; 修回日期: 2011 - 07 - 18

基金项目: 国家自然科学基金项目 (30871724); 公益性行业 (农业) 科研专项 (200903020); 上海市科技兴农重点攻关项目 [沪农科攻字 (2009) 第 3-3 号]

* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: chenfd@njau.edu.cn)

长期以来,菊花新品种的培育主要集中在株形和花器等性状上,相关性状遗传方面的报道也比较多(Sirohi & Behera, 2000; 徐文辉 等, 2000; Pal & George, 2002; 陈发棣 等, 2003; 蒋甲福 等, 2003; Ghimiray & Sarkar, 2005; 张飞 等, 2008, 2010a, 2010b, 2010c),而关于花期性状的遗传研究却鲜见报道。陈云志等(1991)认为选用夏菊、早秋菊、秋菊和寒菊品种互相杂交,杂种后代均以秋菊占多数,可出现一定比例的早秋菊,夏菊和寒菊出现的几率比较低。陈发棣等(2003)通过研究 26 个杂交组合后代盛花期的分布,认为选育夏季开花的菊花品种,宜用早秋菊品种作母本,夏季开花的品种作父本。这些研究对菊花花期性状杂交育种具有一定的指导作用。但是随着菊花花期育种工作的不断深入,这些研究结果并不能满足现代菊花育种实践的需要。因此,需要采取新的手段进一步深入研究菊花花期性状的遗传机制,为菊花的花期育种提供理论依据。

近些年来,随着分子标记技术的快速发展,基于连锁遗传图谱的数量性状基因定位(Quantitative Trait Loci, QTL)已经广泛应用于农作物(Wang et al., 2007a; 秦永生 等, 2009; Zhang et al., 2009; 兰进好, 2010),成为研究植物数量性状遗传机制的一个重要手段。目前该方法在月季(Crespel et al., 2002; Dugo et al., 2005; Oyant et al., 2008)、百合(Abe et al., 2002)、康乃馨(Yagi et al., 2006)等许多观赏植物中也有相关报道,特别是在花期性状上成功开展了 QTL 定位工作。Crespel 等(2002)研究单季节开花月季品种的花期性状,并进行了基因定位分析。Dugo 等(2005)对月季从定植到开花所需要的天数进行了数量性状基因定位研究,同时发现月季的开花期与叶片大小的 QTL 之间存在上位性互作效应。Leon 等(2001)检测到 6 个 QTL 与向日葵的花期性状显著相关,其对表型变异的累积贡献率达到 76%,而且与环境存在互作效应。目前尚未见关于菊花花期性状 QTL 定位方面的报道。

开花持续期(花期长度)是菊花花期性状的重要组成部分之一,直接决定着菊花花部性状的观赏时间及其市场开发潜力。本试验中以开花持续期差异比较大的秋菊品种‘雨花落英’和夏菊品种‘奥运含笑’的杂交 F_1 代为作图群体,重点调查该性状在 2008—2009 两年的变异情况,同时结合Zhang 等(2011a)早期发表的菊花SRAP遗传图谱对菊花开花持续期进行QTL定位研究,旨在寻找与菊花开花持续期相关的主效QTL、上位性QTL及其对表型变异的贡献率,进一步剖析菊花开花持续期的遗传基础,以期今后菊花花期性状的分子标记选择育种提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试材料为保存于南京农业大学中国菊花种质资源保存中心的秋菊品种‘雨花落英’和夏菊品种‘奥运含笑’及其 F_1 杂交后代群体(张飞 等, 2011a)。

1.2 田间性状调查与分析

从 F_1 杂交群体中任意选择 142 株 F_1 实生苗为作图群体,每年以扦插的方式进行无性繁殖保存,分别于 2008 和 2009 年秋季参照Zhang等(2011b)的方法调查亲本和 F_1 群体的开花持续期,即单株 50%花蕾开始开放到 10%花朵开始衰败的天数,单株重复 3 次。采用Microsoft Excel 2003 软件和SPSS 15.0 软件进行基本描述性统计分析。

1.3 菊花开花持续期的QTL定位分析

基于‘雨花落英’和‘奥运含笑’的连锁遗传图谱(Zhang et al., 2011a),运用 Win QTL Cartographer v2.5 软件(Wang et al., 2007b)及复合区间作图法(Composite Interval Mapping, CIM; Zeng, 1994)

对菊花开花持续期在 2008—2009 两个年度的表型观测数据分别进行 QTL 检测,并估算各 QTL 的加性效应及其对表型变异的贡献率等遗传参数。相关运行参数如下: Walk speed = 2 cM; Window size = 10.00; Model = 6。取 *LOD* 阈值为 2.5, 当 *LOD* 峰值大于 2.5 时即可确定该处存在一个显著 QTL 位点, 置信区间根据 *LOD* 值的峰值两侧各下降 1 个 *LOD* 值来确定。同时利用 QTLNetwork v2.2 (Yang & Zhu, 2005) 和基于混合线性模型的复合区间作图法 (Mixed linear model-based composite interval mapping, MCIM) (Zhu, 2000) 对上述两年表型数据进行联合分析, 进一步比较验证控制菊花开花持续期 QTL 的遗传机制。利用 Map Chart v2.2 软件 (Voorrips, 2002) 绘制 QTL 分布图。

QTL 命名基本遵照 McCouch 等 (1997) 方法并稍作改动: 性状英文缩写名称 (首字母大写) + 环境 (*E1*, *E2*) + 连锁群的序号。例如, “*FdsE1A14*” 表示利用 2008 年 (*E1*) 表型数据在连锁群 A14 上检测到的关于开花持续期 (*Fds*) 的数量性状基因位点。

2 结果与分析

2.1 开花持续期在 2008—2009 年度的分离表现

从表 1 可以看出, 菊花开花持续期在 2008—2009 两年间差异不显著, 而且F₁群体该性状的平均值都介于双亲之间, 同时普遍存在超亲分离现象。从偏度和峰值 (表 1) 以及其频率分布图 (图 1) 可知, 开花持续期基本符合正态分布趋势, 是典型的多基因控制的数量性状, 这与早期基于 2008 和 2009 两年平均值的相关描述 (Zhang et al., 2011b) 是一致的。

表 1 菊花 ‘雨花落英’, ‘奥运含笑’ 及其F₁群体开花持续期的描述性统计数据
Table 1 Descriptive statistics for flowering duration stage of chrysanthemum cultivars ‘Yuhualuoying’ (P₁) and ‘Aoyunhanxiao’ (P₂) and their F₁ mapping population

年份 Year	亲本/d Parent		F ₁ 作图群体F ₁ mapping population					
	P ₁	P ₂	最大值/d Maximum	最小值/d Minimum	平均值/d Average	标准误/d SD	偏度 Skewness	峰度 Kurtosis
2008	18	12	29	9	15.73	3.53	1.34	2.78
2009	20	13	31	10	17.17	3.73	1.05	1.95

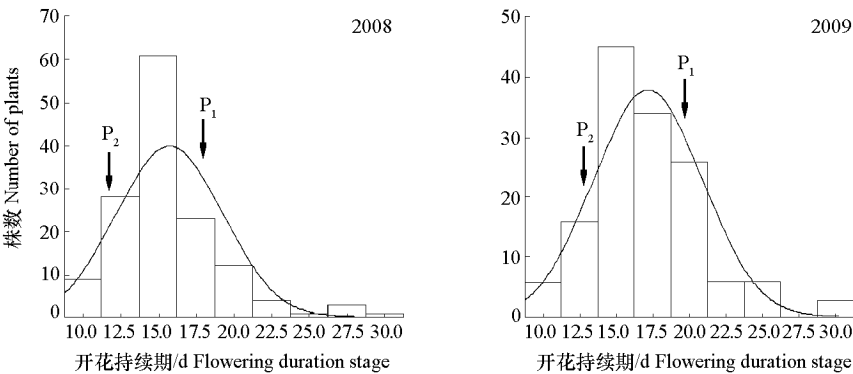


图 1 菊花开花持续期在 ‘雨花落英’ 和 ‘奥运含笑’ 杂交F₁群体中的频率分布
Fig. 1 Frequency distributions for flowering duration stage in an F₁ population derived from a cross between ‘Yuhualuoying’ (P₁) and ‘Aoyunhanxiao’ (P₂)

2.2 基于单年数据的QTL定位分析

根据开花持续期在 2008—2009 年度的表型观测值,利用 Win QTL Cartographer v2.5 软件和复合区间作图法对其进行 QTL 分析。结果显示,在 2008 年共计检测到 3 个 QTL 与菊花开花持续期显著相关(表 2,图 2),而在 2009 年没有检测到,说明控制开花持续期的 QTL 受环境的影响比较大。这 3 个 QTL 主要分布在秋菊‘雨花落英’遗传图的 Y20 和 Y42 连锁群以及夏菊‘奥运含笑’遗传图的 A14 连锁群上,LOD 值介于 2.65 ~ 3.44 之间,单个 QTL 对开花持续期表型变异的贡献率为 6.54% ~ 11.58%。其中位于 A14 连锁群 A-Me13Em5-3_A-Me4Em8-3 标记区间的 *FdsEI14* 加性效应值为 -3.34,可以解释 11.58%的开花持续期表型变异;*FdsEIY20* 和 *FdsEIY42* 的加性效应值分别为 2.06 和 -1.88,对开花持续期表型变异的贡献率分别为 8.19%和 6.51%,均为微效多基因。

表 2 在 2008 和 2009 两个年度检测到与菊花开花持续期相关的加性 QTL
Table 2 Significant additive QTL detected for flowering duration stage (*Fds*) in 2008 and 2009

QTL 名称 QTL name	连锁群 Linkage group	标记区间 Marker interval	QTL 位置/cM QTL position	距离区间/cM Range	最大 LOD	加性效应 Additive effect	贡献率/% <i>R</i> ²
<i>FdsEIY20</i>	Y20	Y-Me3Em4-2_Y-Me2Em1-2	22.5	3.1	3.30	2.06	8.19
<i>FdsEIY42</i>	Y42	Y-Me21Em4-4_Y-Me22Em10-1	0	3.4	2.65	-1.88	6.51
<i>FdsEI14</i>	A14	A-Me13Em5-3_A-Me4Em8-3	11.5	7.2	3.44	-3.34	11.58

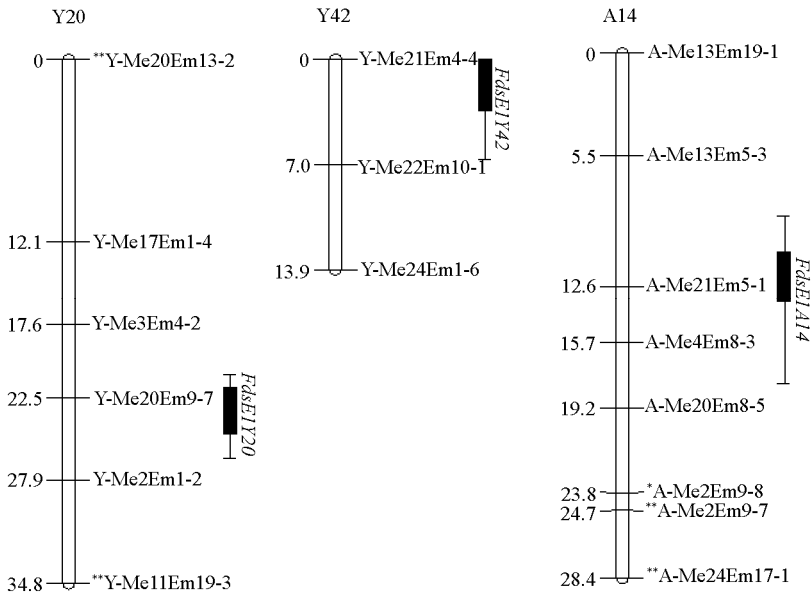


图 2 Win QTL Cartographer v2.5 检测到控制开花持续期的 QTL 在菊花遗传图上的分布
黑色实心柱表示 QTL 位置;细线部分表示 QTL 的置信区间。

Fig. 2 Distribution of significant additive QTL for flowering duration stage on the genetic linkage maps of chrysanthemum detected by Win QTL Cartographer v2.5

The black solid pillar indicates QTL position and the fine line the support intervals of QTL position.

2.3 基于两年数据的QTL联合分析

运用 QTLNetwork v2.2 软件和基于混合线性模型的复合区间作图法对菊花开花持续期在 2008 和 2009 两年的表型数据进行联合分析,共计检测到两对具有加一加上位性互作效应的 QTL,没有检测到加性 QTL(图 3,表 3)。其中,*Fds-1* 位于‘奥运含笑’连锁群的 A5 和 A24 上,对表型变异的贡献率为 9.72%,可以增加开花持续期 3.20 d;*Fds-2* 位于连锁群 A12 和 A49 上,对表型变异

的贡献率为 9.44%，可以增加开花持续期 2.64 d。同时，还检测到这两对加一加上位性 QTL 与环境存在互作关系，但是其对表型变异的贡献率比较小，分别为 0.04% 和 0.02%。

表 3 QTLNetwork v2.2 检测到关于菊花开花持续期的显著性上位性 QTL
Table 3 Epistatic QTL detected by QTLNetwork v2.0 for flowering duration stage of chrysanthemum

QTL 名称 QTL name	连锁群 Linkage group	标记区间 Marker interval	QTL 位置/cM QTL position	距离区间/ cM Range	上位性互作效应 Epistatic interaction effect (AA)	P	H ² (aa)/ %	H ² (aee)/ %
Fds-1	A5	A-ME20EM7-4_	15.3	14.3 ~ 17.0	3.20	0.0000	9.72	0.04
		*A-ME15EM19-3						
	A24	**A-ME17EM1-2_ **A-ME16EM7-2	54.4	50.4 ~ 54.4				
Fds-2	A12	A-ME18EM17-1_ A-ME13EM5-4	37.6	35.6 ~ 37.6	2.64	0.0000	9.44	0.02
	A 49	A-ME4EM10-4_ A-ME23EM14-3	12.0	9.0 ~ 12.0				

注：*和**分别表示标记在 0.05、0.01 水平表现为偏分离。 $H^2(aa)$ 表示QTL的加一加上位性互作效应(AA)对表型变异的贡献率。 $H^2(aae)$ 表示加一加上位性QTL与环境互作效应对表型变异的贡献率。
Note: *and ** indicates the distorted marker at 0.05 and 0.01 level, respectively. $H^2(aa)$ indicates the phenotypic variations explained by epistatic interaction effect (AA) and $H^2(aae)$ the phenotypic variations explained by interaction effect (AA) between epistatic QTL and environment.

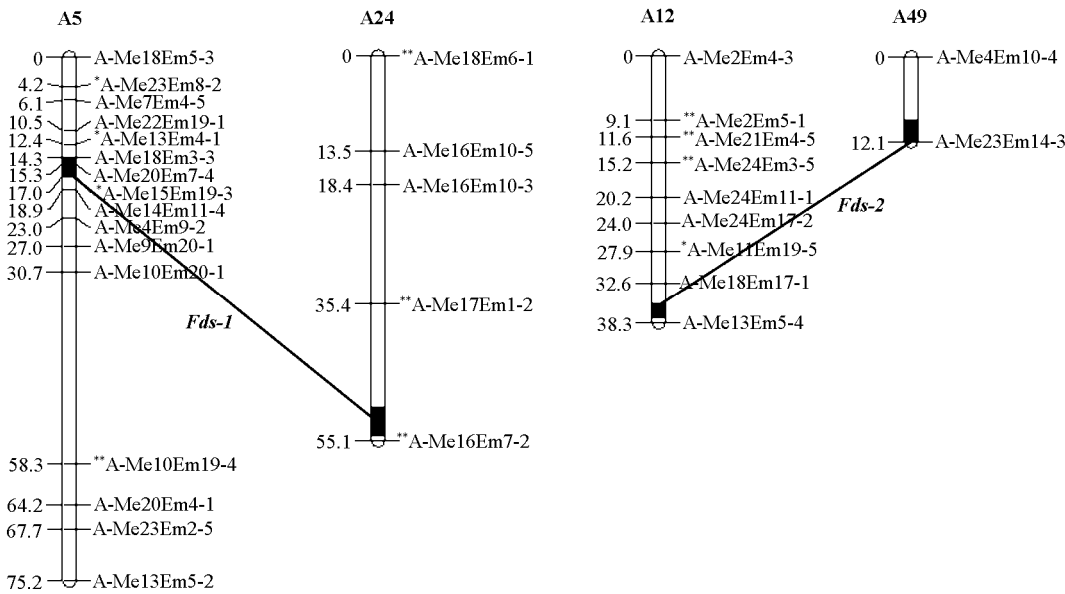


图 3 QTLNetwork v2.2 联合分析检测到控制开花持续期的上位性 QTL 在菊花遗传图上的分布
Fig. 3 Distribution of significant epistatic QTL for flowering duration stage on the genetic linkage maps of chrysanthemum detected by QTLNetwork v2.2 using joint analysis

3 讨论

许多研究证明，花期是由多基因控制的数量性状（Zhu et al., 2002; Anbessa et al., 2006; Hao et al., 2008），而且受光周期、温度等环境因素的影响也比较大（Snape et al., 2001; Zhang et al., 2009）。所以，通过传统数量遗传学方法很难准确研究花期性状的遗传控制基础。近期，Zhang 等（2010, 2011a）根据“双—假测交”作图策略，利用 RAPD、ISSR、AFLP 和 SRAP 分子标记成功建立了菊花的连锁遗传图，并基于菊花 SRAP 遗传图率先对花径、舌状花数和舌状花轮数等 3 个花

器性状进行 QTL 定位研究, 共计检测到 12 个 QTL, 单个 QTL 对表型变异的贡献率为 4% ~ 76%。Zhang 等 (2011b) 通过主基因 + 多基因混合遗传模型研究发现菊花开花持续期由表现为加性—显性—上位性效应的两对主基因控制, 同时通过单因素方差分析检测到与开花持续期相关的 SRAP 分子标记位点, 但是迄今尚无关于菊花花期性状的基因定位研究。然而, 许多农作物 (Skøt et al., 2005; Cai et al., 2008; Uptmoor et al., 2008; Zhang et al., 2009; 苏成付 等, 2010) 和部分观赏植物 (Leon et al., 2001; Crespel et al., 2002; Dugo et al., 2005) 中关于花期性状的 QTL 定位, 为菊花花期性状的 QTL 定位研究提供了重要参考依据。本研究中共计寻找到控制开花持续期的 3 个加性 QTL 和 2 对加一加上位性 QTL, 主要分布在‘雨花落英’的 Y20 和 Y42 连锁群以及‘奥运含笑’的 A5、A12、A14、A24 和 A49 连锁群, 单个 (对) QTL 可以解释表型变异的贡献率为 6.51% ~ 11.58%, 其中具有正向增效的 QTL 可用于分子标记聚合育种。

本研究中, 基于单年数据的 QTL 分析在 2008 年检测到的 3 个加性 QTL 与开花持续期显著相关, 而在 2009 年却未检测到, 说明这些 QTL 在不同环境中的表达程度是不同的, 开花持续期的遗传受环境因素影响。许多研究表明, 上位性 QTL 和加性 QTL 同时控制着数量性状的遗传机制 (Song & Zhang, 2009; Zhang et al., 2009), 而且上位性还是杂种优势的重要来源之一。本研究中运用 QTLNetwork 和基于混合线性模型的复合区间作图法对 2008 和 2009 两年的表型数据进行联合分析, 发现 2 对加一加上位性 QTL (*Fds-1* 和 *Fds-2*), 分别可以解释 10% 左右的表型变异, 延长开花持续期 3 d 左右, 与基于单年分析检测到的 3 个 QTL 在贡献率和效应上相当。由此可见, 上位性 QTL 和加性 QTL 在菊花开花持续期的遗传基础中同样具有重要作用。一般来说, 上位性 QTL 主要有 3 种互作表现类型, 即主效 QTL 之间、主效 QTL 与其他背景标记位点之间以及非主效 QTL 之外的其他 2 个位点之间的互作 (Song & Zhang, 2009), 本研究检测到的 2 对上位性 QTL 应属于非主效 QTL 之外的标记位点互作类型。

本研究中发现, 控制菊花开花持续期的 2 对上位性 QTL 与环境之间均具有互作效应, 表明基因与环境之间的互作效应在开花持续期的遗传中普遍存在, 环境是影响开花持续期的重要因子。然而, 与加性 QTL 或上位性 QTL 相比, 环境互作效应对表型变异的贡献率较低 (表 3), 表明相对于基因效应来说, 环境对开花持续期的影响是较小的, 但是这在一定程度上也说明菊花开花持续期是受环境因素影响的, 与基于单年数据 QTL 分析的结果相符。需要指出的是, 本研究中利用 Win QTL Cartographer v2.5 和 QTLNetwork v2.2 两种软件检测到的 QTL 之间, 及其与 Zhang 等 (2011b) 早期检测到菊花开花持续期相关的 12 个分子标记位点之间, 未发现共同的分子标记位点。这可能是由以下两方面原因造成的: 一是 Zhang 等 (2011b) 早期研究利用的分子标记只是本研究中的一部分, 而且其中一部分标记没有定位到连锁群上; 二是不同 QTL 分析软件或方法在主效基因的检测效率上相对比较一致, 在微效多基因的检测效率上却又有很大不同, 而本研究中定位的基本上都是微效多基因, 受环境的影响相对较大。

References

- Abe H, Nakano M, Nakatsuka A, Nakayama M, Koshioka, Yamagishi M. 2002. Genetic analysis of floral anthocyanin pigmentation traits in Asiatic hybrid lily using molecular linkage maps. *Theoretical and Applied Genetics*, 105: 1175 - 1182.
- Anbessa Y, Warkentin T, Vanderberg A, Ball R. 2006. Inheritance of time to flowering in chickpea in a short-season temperature environment. *Journal of Heredity*, 97: 55 - 61.
- Cai C C, Tu J X, Fu T D, Chen B Y. 2008. The genetic basis of flowering time and photoperiod sensitivity in rapeseed *Brassica napus* L. *Russian Journal of Genetics*, 44 (30): 326 - 333.
- Chen Fa-di, Jiang Jia-fu, Guo Wei-ming. 2003. Heredity of several flower characters in *Dendranthema grandiflora* with small inflorescences. *Acta*

- Horticulturae Sinica, 30 (2):175 - 182. (in Chinese)
- 陈发棣, 蒋甲福, 郭维明. 2003. 小菊花器若干性状在 F_1 代的表现. 园艺学报, 30 (2): 175 - 182.
- Chen Yun-zhi, Jin Bai-mou, Wu Shu-fang, He Xiao-di, Yao Guang-su. 1991. The performance of some traits of F_1 generation of chrysanthemum varietal hybridization. Acta Horticulturae Sinica, 18 (8): 258 - 262. (in Chinese)
- 陈云志, 金白谋, 吴淑芳, 何小弟, 姚光苏. 1991. 菊花品种间杂交若干性状在 F_1 代的表现. 园艺学报, 18 (8): 258 - 262.
- Crespel L, Chirollet M, Durel C, Zhang D, Meynet J, Gudin S. 2002. Mapping of qualitative and quantitative phenotypic traits in *Rosa* using AFLP markers. Theoretical and Applied Genetics, 105: 1207 - 1214.
- Dugo M L, Satovic Z, Millán T, Cubero J I, Rubiales D, Cabrera A, Torres A M. 2005. Genetic mapping of QTLs controlling horticultural traits in diploid roses. Theoretical and Applied Genetics, 111: 511 - 520.
- Ghimiray T S I, Sarkar A R. 2005. Variability studies in chrysanthemum grown over two environments. Research on crops, 6 (3): 514 - 516.
- Hao J J, Yu S X, Ma Q X, Fan S L, Song M Z. 2008. Inheritance of time of flowering in upland cotton under natural conditions. Plant Breeding, 127: 283 - 390.
- Jiang Jia-fu, Chen Fa-di, Guo Wei-ming. 2003. Heredity of several characters in *Dendranthema grandiflorum* with small inflorescences. Journal of Nanjing Agricultural University, 26 (2): 11 - 15. (in Chinese)
- 蒋甲福, 陈发棣, 郭维明. 2003. 小菊杂种一代部分性状的遗传与变异. 南京农业大学学报, 26 (2): 11 - 15.
- Lan Jin-hao. 2010. QTL analysis on the flowering related traits in maize. Acta Botanica Boreali-Occidentalis Sinica, 30 (3): 471 - 480. (in Chinese)
- 兰进好. 2010. 玉米开花期相关性状的 QTL 分析. 西北植物学报, 30 (3): 471 - 480.
- Leon A J, Lee M, Andrade F H. 2001. Quantitative trait loci for growing degree days to flowering and photoperiod response in sunflower (*Helianthus annuus* L.). Theoretical and Applied Genetics, 102: 194 - 503.
- McCouch S R, Chen X L, Panaud O, Temnykh S, Xu Y B, Cho Y G, Huang N, Ishii T, Blair M. 1997. Microsatellite marker development, mapping and applications in rice genetic and breeding. Plant Molecular Biology, 35: 89 - 99.
- Oyant L H S, Crespel L, Rajapakse S, Zhang L, Foucher F. 2008. Genetic linkage maps of rose constructed with new microsatellite markers and locating QTL controlling flowering traits. Tree Genetics & Genomes, 4: 11 - 23.
- Pal P, George S V. 2002. Genetic variability and correlation studies in chrysanthemum. Horticultural Journal, 15 (2): 75 - 81.
- Qin Yong-sheng, Liu Ren-zhong, Mei Hong-xian, Zhang Tian-zhen, Guo Wang-zhen. 2009. QTL Mapping for yield traits in upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.). Acta Agronomica Sinica, 35 (10): 1812 - 1821. (in Chinese)
- 秦永生, 刘任重, 梅鸿献, 张天真, 郭旺珍. 2009. 陆地棉产量相关性状的 QTL 定位. 作物学报, 35 (10): 1812 - 1821.
- Sirohi P S, Behera T K. 2000. Genetic variability in chrysanthemum. Journal of Ornamental Horticulture: New Series, 3 (1): 34 - 36.
- Skøt L, Humphreys M O, Armstead I, Heywood S, Skøt K P, Sanderson R, Thomas I D, Chorlton K H, Hamilton N R S. 2005. An association mapping approach to identify flowering time genes in natural population of *Lolium perenne* (L.). Molecular Breeding, 15: 233 - 245.
- Song X L, Zhang T Z. 2009. Quantitative trait loci controlling plant architectural traits in cotton. Plant Science, 177: 317 - 323.
- Su Cheng-fu, Lu Wei-guo, Zhao Tuan-jie, Gai Jun-yi. 2010. Verification and fine-mapping of QTLs conferring days to flowering in soybean using residual heterozygous lines. Chinese Science Bulletin, 55: 332 - 341. (in Chinese)
- 苏成付, 卢为国, 赵团结, 盖钧镒. 2010. 利用目标区段剩余杂合系进行大豆开花期 QTL 的验证和精细定位. 科学通报, 55: 332 - 441.
- Uptmoor R, Schrag T, Stützel H, Esch E. 2008. Crop model based QTL analysis across environments and QTL based estimation of time to floral induction and flowering in *Brassica oleracea*. Molecular Breeding, 21 (2): 205 - 216.
- Voorrips R E. 2002. MapChart: Software for the graphical presentation of linkage maps and QTLs. Journal of Heredity, 93 (1): 77 - 78.
- Wang B H, Wu Y T, Huang N T, Guo W Z, Zhu X F, Zhang T Z. 2007a. QTL analysis of epistatic effects on yield and yield component traits for elite hybrid derived-RILs in upland cotton. Acta Agronomica Sinica, 33 (11): 1755 - 1762.
- Wang S, Basten J C, Zeng Z B. 2007b. Window QTL cartographer version 2.5. Statistical Genetics, Raleigh: North Carolina State University.
- Xu Wen-hui, Gao Hai-qing, Chen Hua-jin. 2000. Some rules of *Dendranthema morifolia* character heredity. Journal of Zhejiang Forestry College, 17 (1): 37 - 41. (in Chinese)
- 徐文辉, 高海卿, 陈华进. 2000. 菊花某些性状遗传规律的初步探讨. 浙江林学院学报, 17 (1): 37 - 41.
- Yagi M, Onosaki T, Taneya M, Watanabe H, Yoshimura T, Yoshinari T, Ochiai Y, Shibata M. 2006. Construction of a genetic linkage map for

- the carnation by using RAPD and SSR markers and mapping quantitative trait loci (QTL) for resistance to bacterial wilt caused by *Burkholderia caryophylli*. Journal of Japan Society for Horticultural Science, 75 (2): 166 - 172.
- Yang J, Zhu J. 2005. Predicting superior genotypes in multiple environments based on QTL effects. Theoretical and Applied Genetics, 110: 1268 - 1274.
- Zeng Z B. 1994. Precision mapping of quantitative traits loci. Genetics, 136: 1457 - 1468.
- Zhang Fei, Fang Wei-min, Chen Fa-di, Zhao Hong-bo, Jia Wen-ke. 2008. Genetic variability patterns and correlation analysis for cut-chrysanthemum with emphasis on inflorescence traits. Journal of Zhejiang Forestry College, 25 (3): 293 - 297. (in Chinese)
- 张 飞, 房伟民, 陈发棣, 赵宏波, 贾文珂. 2008. 切花菊花器性状的遗传变异与相关性研究. 浙江林学院学报, 25 (3): 293 - 297.
- Zhang Fei, Fang Wei-min, Chen Fa-di, Chen Su-mei. 2010a. Combining ability analysis on ornamental characters of chrysanthemum. Acta Horticulturae Sinica, 37 (4): 589 - 596. (in Chinese)
- 张 飞, 房伟民, 陈发棣, 陈素梅. 2010a. 菊花观赏性状的配合力分析. 园艺学报, 37 (4): 589 - 596.
- Zhang Fei, Chen Fa-di, Fang Wei-min, Chen Su-mei, Li Feng-tong. 2010b. Heterosis and mixed genetic analysis of inflorescence traits of chrysanthemum. Scientia Agricultura Sinica, 43 (14): 2953 - 2961. (in Chinese)
- 张 飞, 陈发棣, 房伟民, 陈素梅, 李凤童. 2010b. 菊花花器性状杂种优势表现与混合遗传分析. 中国农业科学, 43 (14): 2953 - 2961.
- Zhang Fei, Chen Fa-di, Fang Wei-min, Chen Su-mei. 2010c. Detection of RAPD and ISSR markers associated with ornamental traits of chrysanthemum in vegetative stage. Acta Horticulturae Sinica, 37 (8): 1345 - 1350. (in Chinese)
- 张 飞, 陈发棣, 房伟民, 陈素梅. 2010c. 菊花营养生长期观赏性状的 RAPD 和 ISSR 标记. 园艺学报, 37 (8): 1345 - 1350.
- Zhang F, Chen S M, Chen F D, Fang W M, Li F T. 2010. A preliminary genetic linkage map of chrysanthemum (*Chrysanthemum morifolium*) cultivars using RAPD, ISSR and AFLP markers. Scientia Horticulturae, 125 (3): 422 - 428.
- Zhang F, Chen S M, Chen F D, Fang W M, Chen Y, Li F T. 2011a. SRAP-based mapping and QTLs detection for inflorescence-related traits in chrysanthemum (*Dendranthema morifolium*). Molecular Breeding, 27 (1): 11 - 23.
- Zhang F, Chen S M, Chen F D, Fang W M, Deng Y M, Chang Q S, Liu P S. 2011b. Genetic analysis and associated SRAP markers for flowering time and duration in chrysanthemum. Euphytica, 177 (1): 15 - 24.
- Zhang K P, Tian J C, Zhao L, Liu B, Chen G F. 2009. Detection of quantitative trait loci for heading date based on the doubled haploid progeny of two elite Chinese wheat cultivars. Genetica, 135 (3): 257 - 265.
- Zhu D, Lawes G S, Gordon I L. 2002. Estimates of genetic variability for vegetative and reproductive characters of kiwifruit (*Actinidia deliciosa*). Euphytica, 124: 93 - 98.
- Zhu J. 2000. Mixed linear model approaches for analyzing genetic models of complex quantitative traits. Journal of Zhejiang University: Science, 1 (1): 78 - 90.

征 订

欢迎订阅 2012 年《山西果树》

《山西果树》是由山西省农业科学院主管, 山西省农科院果树研究所主办的综合性果树科技期刊, 被中国期刊网、中国学术期刊(光盘版)、中国期刊数据库、中国核心期刊(遴选)数据库、中文科技期刊数据库、北京龙源网等多个数据库收录。本刊设有试验研究、经验技术、调查建议、综论指导、来稿摘登、报刊摘引、咨询服务、国外果树科技、信息与广告等栏目, 主要报道果树科研新成果, 交流果树先进实用的管理经验与技术, 普及果树科学知识, 提供果树科技信息服务等, 内容丰富, 科学实用, 信息量大, 发行范围广, 是广大农林院校师生、果树工作者的良师益友, 是果农朋友发家致富的好帮手。本刊为双月刊, 16 开本, 64 页, 每逢单月 10 日出版, 每册定价 4.00 元, 全年 6 册共 24.00 元。国内外公开发行, 全国各地邮政局均可订阅, 邮发代号 22-17; 漏订者可直接汇款《山西果树》编辑部订阅, 免费邮寄, 需挂号者每寄 1 次另加挂号费 3.00 元, 统一订 6 套以上者免收挂号费。

本刊地址: 山西省太谷县 山西省果树研究所, 邮编: 030815; 电话: 0354 - 6215005 (兼传真), 6215114; 电子信箱: sxgszszs@163.com, sxgszszs@126.com。