园艺学报，2019，46 (7)：1351－1358.
Acta Horticulturae Sinica
doi：10.16420/j.issn.0513-353x.2018-1031；http：//www. ahs. ac. cn

菊花 F_1 代抗蚜性遗传变异与 QTL 定位

付　晓，苏江硕，李媛媛，张　飞，房伟民，陈素梅，陈发棣，管志勇*
（南京农业大学园艺学院，农业部景观农业重点实验室，南京 210095）

摘　要：以菊花（*Chrysanthemum morifolium* Ramat.）‘南农雪峰’（抗蚜虫）×‘蒙白’（感蚜虫）的 F_1 代为材料，通过温室自然感蚜方法调查苗期蚜害指数，分析抗蚜性的遗传变异，并开展 QTL 定位研究。结果表明：菊花抗蚜性在 F_1 群体中广泛分离，苗期蚜害指数在 0.20～0.92 之间，变异系数为 36.73%，中亲优势和双向超亲分离现象普遍存在，基本符合双峰偏态分布，为多基因控制的数量性状。主基因 + 多基因混合遗传模型分析表明，该 F_1 群体菊花抗蚜性的遗传符合由两对主基因控制的 B-2 模型，主基因表现为加性—显性效应，主基因遗传率为 0.91。基于复合区间作图法的 QTL 分析共检测到 4 个与菊花抗蚜性显著相关的 QTL（ArX3、ArX4、ArX30 和 ArM9），主要分布在‘南农雪峰’遗传图谱的 X3、X4、X30 连锁群和‘蒙白’遗传图谱的 M9 连锁群上，*LOD* 值介于 2.40～3.52 之间，单个 QTL 可以解释抗蚜性变异的 5.90%～9.38%，均为微效 QTL。

关键词：菊花；抗蚜性；遗传变异；主基因 + 多基因；QTL 定位
中图分类号：S 682.1^{+}1　　**文献标志码：**A　　**文章编号：**0513-353X（2019）07-1351-08

Genetic Variation and QTL Mapping for Aphid Resistance in an F_1 Population of Chrysanthemum

FU Xiao，SU Jiangshuo，LI Yuanyuan，ZHANG Fei，FANG Weimin，CHEN Sumei，CHEN Fadi，and GUAN Zhiyong*
（*College of Horticulture*，*Nanjing Agricultural University*，*Nanjing* 210095，*China*）

Abstract: The performance of aphid resistance，quantified by aphid damage index，was evaluated for the 113 randomly selected F_1 lines derived from ‘Nannong Xuefeng’×‘Monalisa’at seedling stages under greenhouse condition，and the genetic variation and QTL responsible for aphid resistance were examined in the present study. The result showed that aphid damage index ranged between 0.20－0.92 and distributed normally with a coefficient of variation of 36.73%，indicative of the quantitative nature；in addition，transgressive segregation was observed in both directions，which basically accords with the trend of bimodality. Major gene plus polygene inheritance model analysis figured out the inheritance of aphid resistance fitted B-2 model that was governed by two major genes showing additive-dominant effects，and the heritability of the major genes was calculated at 0.91. QTL analysis based on the composite interval mapping method detected four aphid-resistance-associated QTLs，namely ArX3，ArX4，ArX30 and ArM9，harboring on the linkage group X3，X4 and X30 of ‘Nannong Xuefeng’map and M9 of ‘Monolisa’map，

收稿日期：2019－04－28；**修回日期：**2019－07－05
基金项目：国家自然科学基金面上项目（31471900）；农业部种质资源保护（农作物）项目（1120162130135252031）
* 通信作者 Author for correspondence（E-mail：guanzhy@njau.edu.cn）

with a *LOD* value of 2.40－3.52. The additive effect of the four QTLs varied in a range of－0.16－0.18，and the individually explained phenotypic variation ranged from 5.90% to 9.38%，therefore the identified QTL should be minor genes.

Keywords：chrysanthemum；aphid resistance；genetic variation；major gene plus polygene；quantitative trait loci（QTL）

菊花（*Chrysanthemum morifolium* Ramat.）从幼苗至成苗期，易受蚜虫的危害，严重抑制营养和生殖生长（Chau et al.，2004），目前对蚜虫防治多采用化学方法（沈发荣，2002），其成本高，风险大，对可持续生产构成严重威胁。明确菊花抗蚜性的遗传机制，培育抗蚜性新品种是防治蚜虫最有效、经济、环保的方法。目前在菊花抗蚜性方面的研究已有部分报道，尤其是菊花在蚜虫侵害后的形态、解剖结构、生理生化反应等已取得重要进展。研究发现，抗性品种叶片具有较厚的栅栏组织、致密的表皮毛、较厚的蜡质等独特的微观形态结构，还具有较多的萜类生物活性物质（Deng et al.，2010；He et al.，2011；孙娅 等，2012）。此外，He 等（2011）和孙娅等（2012）均发现蚜虫取食后可诱导菊花中 SOD、POD、PPO 及 PAL 等防御物质产生，抗性品种诱导响应速度快于敏感品种。Sun 等（2015）的研究表明，水杨酸（SA）诱导植株抗性水平在菊花抗蚜虫防御反应中具有重要作用。现已报道许多菊花转录因子参与蚜虫取食的调控，王关林等（2004）发现雪花凝集素基因转化菊花后，转基因植株的抗蚜性得到不同程度提高；Wang 等（2017）克隆了菊花 *CmWRKY7* 基因，并发现该基因受蚜虫取食诱导表达。目前菊花抗蚜性遗传研究已取得一些进展，Wang 等（2014）通过 QTL 定位分析在两个环境中共检测到 5 个与菊花抗蚜性显著相关的 QTL，单个 QTL 的表型变异解释率为 14.30% ~ 28.00%，促进了菊花抗蚜虫的育种；Fu 等（2018）利用关联分析的方法鉴定了 11 个与蚜虫抗性显著相关的标记，挖掘了两个稳定的优异等位变异位点（SSR184-1 和 E1M5-1），其中‘小丽’、‘南农勋章’等 7 个抗蚜菊花品种携带这两个优异等位变异位点，可作为抗蚜性亲本，为创造抗蚜新品种奠定了基础。

近年来，分子生物学技术迅速发展，基因克隆与功能验证（Miao et al.，2010）等研究在菊花中均有报道，但是传统的杂交育种方法依然是目前创造新种质、培育新品种的最直接、有效的手段。菊花抗蚜性属于复杂的数量性状，有关菊花抗蚜性的遗传机制和 QTL 定位研究还较少。以菊花‘南农雪峰’×‘蒙白’杂交 F_1 群体为试验材料，采用温室苗期自然感染菊姬长管蚜（*Macrosiphoniella sanbourni*）的方法进行抗性鉴定，在抗蚜性遗传变异分析的基础上，进一步基于连锁图谱的复合区间作图法开展 QTL 定位研究。研究结果将初步揭示菊花抗蚜性的遗传机制，为菊花抗蚜育种提供参考依据，同时为今后菊花分子标记育种的深入研究奠定理论基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料

以菊花抗蚜品种‘南农雪峰’为母本（P_1），感蚜品种‘蒙白’为父本（P_2）构建 F_1 代，在杂交群体中随机选择 113 个株系作为试验材料。

1.2 抗蚜性鉴定

温室苗期自然感染蚜虫鉴定：2017 年 6—9 月在南京农业大学江宁湖熟花卉基地的玻璃温室内

进行。选取长势一致、无虫害的健壮插穗进行生根繁殖，待其生根后移栽到 10 m × 1 m 的种植槽中（营养土 : 珍珠岩 : 蛭石 = 3 : 1 : 1，体积比）进行常规管理。株行距为 10 cm × 10 cm。采用完全随机区组设计，亲本和 F_1 代群体植株，每株系均 3 次重复，每重复 5 株。

从基地菊花植株上采集菊姬长管蚜，在 26 ℃、相对湿度 60%的气候培养箱中培养，选取两龄若虫作为待接种蚜虫。在每一排试验材料的两边种植感蚜品种‘风车菊’作为蚜虫诱导行，2 周以后长到 6 ~ 8 片叶龄时，将蚜虫接种在从上往下第 2 ~ 3 全叶下，蚜虫诱导行每株接种 5 只两龄若虫，蚜虫通过移动和迁飞，诱发到试验材料中（Fu et al.，2018）。接种 21 d 后，将每个试验材料剪下放进自封袋，放入－20 ℃冰箱致死后，统计虫口的数量。整个试验遮有防虫网。

1.3　抗性评价标准

将统计的材料虫口数量分为 5 个等级（1：≤ 75；2：76 ~ 150；3：151 ~ 225；4：226 ~ 300；5：> 300），蚜害指数（I）= Σ（各级株数 × 级别）/（调查总数 × 5），按蚜害指数 3 次重复取平均值作出抗性评价（高抗：≤ 0.20；抗：0.21 ~ 0.35；中抗：0.36 ~ 0.50；感：0.51 ~ 0.75；高感：> 0.75）。

1.4　菊花抗蚜性的中亲优势和混合遗传分析

以杂交 F_1 群体蚜害指数的平均值（F_m）与中亲值（MPV）之差表示菊花抗蚜性的中亲优势（H_m），将（H_m/MPV）×100%定义为中亲优势率（RH_m）。由于菊花基因组高度杂合，其 F_1 代类似于纯合亲本的 F_2 代，在林木等杂合作物上常称为“假 F_2 代”，因此，采用植物数量性状的主基因 + 多基因混合遗传模型分析方法中的单个分离世代 F_2 群体分离分析方法（盖钧镒，2003）研究其抗蚜性主基因遗传方式。用 1 对主基因和 2 对主基因共 11 种遗传模型配合表型次数分布求出各种遗传模型的极大似然函数值（Maximum likelihood value，MLV），并计算出 AIC（Akaike’s information criterion）值，AIC 值较小且适合性检验最优的模型为适宜遗传模型，并根据最优模型采用最小二乘法估计出主基因的效应值、方差和主基因遗传率等遗传参数。分析软件由南京农业大学国家大豆改良中心提供。

1.5　QTL 作图

基于前期构建的亲本品种‘南农雪峰’和‘蒙白’的连锁遗传图谱（Su et al.，2018），利用 WinQTLCartgrapher 软件（Wang et al.，2007）及复合区间作图法（CIM）分别对 F_1 代抗蚜性数据进行 QTL 定位，并估算各 QTL 的加性效应及其对抗蚜性表型变异的贡献率（R^2）等遗传参数。利用 MapChart 软件（Voorrips，2002）绘制 QTL 分布图。相关运行参数如下：Walk speed = 2 cM；Window size = 10；Model = 6。取 LOD 阈值为 2.0，即当 LOD 峰值 ≥ 2.0 时可确定该处存在 1 个显著 QTL，并根据 LOD 值的峰值两侧各下降 1 个 LOD 值来确定置信区间。

QTL 命名基本遵照改良后的 McCouch 法（McCouch et al.，1997）：“性状英文缩写名称（首字母大写）+ 连锁群的序号”的命名方式对菊花抗蚜性 QTL 进行命名。例如，“ArX3”表示在母本连锁群 X3 上检测到的菊花抗蚜性 QTL 位点。

2　结果与分析

2.1　菊花 F_1 群体抗蚜性的遗传变异

菊花亲本间蚜害指数差异较大（表 1），其中母本‘南农雪峰’为 0.46；父本‘蒙白’为 0.93；F_1 群体在 0.20 ~ 0.92 之间，变异系数为 36.73%，说明该 F_1 群体抗蚜性状的分离较大，而且出现部

分超亲分离株系，为遗传分析提供了较好的遗传差异基础。另外，由表 1 可知，亲本的抗蚜性的中亲值为 0.70，而 F_1 群体均值为 0.49，F_1 群体的中亲优势率为－30.00%，说明抗蚜性的杂种优势存在显性遗传效应。

表 1　菊花‘南农雪峰’（P_1）×‘蒙白’（P_2）及其 F_1 代蚜害指数的表型特征值

Table 1　Phenotypic statistics for aphid damage index in the segregating‘Nannong Xuefeng’（P_1）×‘Monalisa’（P_2）F_1 population

材料 Material	蚜害指数 Aphid damage index						
	平均值 Mean	最小值 Minimum	最大值 Maximum	变异系数/% *CV*	中亲优势率/% H_m	偏度 Skewness	峰度 Kurtosis
母本 P_1	0.46						
父本 P_2	0.93						
中亲值 Mid-parent value	0.70						
F_1 分离群体 F_1 segregating population	0.49	0.20	0.92	36.73	－30.00	0.17	－1.03

该群体的蚜害指数的频数分布图表现出良好的双峰偏态趋势（图 1），表明菊花抗蚜性是多基因控制的数量性状。

2.2　菊花 F_1 群体抗蚜性的主基因+多基因混合遗传分析

利用植物数量性状主基因 ＋ 多基因混合遗传模型对本研究中菊花 F_1 抗蚜性进行混合模型分析，计算在 11 种模型下的似然函数（likelihood function），进而得到 *AIC* 值（表 2）。

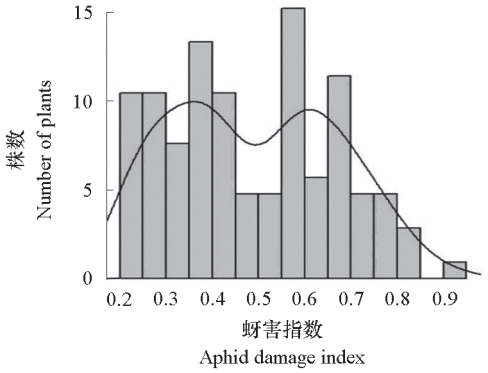

图 1　菊花‘南农雪峰’×‘蒙白’杂交 F_1 群体蚜害指数的频数分布

Fig. 1　Frequency distribution of aphid damage index in the segregating‘Nannong Xuefeng’×‘Monalisa’F_1 population

表 2　菊花‘南农雪峰’×‘蒙白’杂交 F_1 代抗蚜性分离分析的 *AIC* 值

Table 2　*AIC* values of various genetic models for aphid resistance in jointsegregation analysis of ‘Nannong Xuefeng’×‘Monalisa’ F_1 population

模型 Model	*AIC*
A-0	－64.14
A-1	－68.58
A-2	－71.42
A-3	－60.14
A-4	－60.14
B-1	－75.94
B-2	－78.81
B-3	－73.60
B-4	－69.57
B-5	－60.14
B-6	－62.14

根据遗传模型选取的原则，即 *AIC* 最小准则，可知 B-2 为备选最适模型。利用均匀性检验（U_1^2、U_2^2、U_3^2）、Smirnov 检验（nW^2）、Kolmogorov 检验（D_n）对备选模型进行适合性检验（表 3）。统计量达到显著个数最少的模型可作为最适模型，检验结果该模型的只有一个指标（nW^2）达到显著水平（$P < 0.05$），进一步确定该 F_1 群体抗蚜性的遗传符合 B-2 模型，说明菊花抗蚜性由两对主基因控制，主基因表现为加性—显性效应。

表 3　菊花‘南农雪峰’×‘蒙白’杂交 F_1 代抗蚜性 B-2 模型的适合性检验

Table 3　Test for goodness-of-fit of B-2 model for aphid resistance in the segregating‘Nannong Xuefeng’×‘Monalisa’ F_1 population

模型	均匀性检验 Homogeneity test			Smirnov	Kolmogorov
Model	U_1^2	U_2^2	U_3^2	nW^2	D_n
B-2	0.00070（0.98）	0.0047（0.95）	0.14（0.71）	0.036（0.048）	0.0064（1）

注：U_1^2、U_2^2、U_3^2、nW^2 和 D_n 是 5 个适合性检验统计量，括号内为概率值。

Note：U_1^2，U_2^2，U_3^2，nW^2 and D_n are five statistic values for fitness test，and the values in the brackets are probability.

2.3　菊花 F_1 群体抗蚜性的遗传参数估计

在选出的最佳模型条件下，采用最小二乘法估计最适遗传模型的遗传参数。由表 4 可知，菊花蚜害指数属于 B-2 遗传模型，遗传组成较为复杂，纯合子中值为 0.53，主基因遗传率为 0.91。其第 1 对主基因的加性效应为 0.18，第 2 对主基因的加性效应为 0.12，说明加性效应以第 1 对为主。两对主基因的显性效应均为负向效应，分别为－0.13 和－0.05，说明显性效应以第 1 对为主。

表 4　菊花‘南农雪峰’×‘蒙白’杂交 F_1 代蚜害指数在最优模型（B-2）下遗传参数的估计值

Table 4　Estimation of genetic parameters for aphid damage index of the segregating‘Nannong Xuefeng’×‘Monalisa’ F_1 population at its optimal genetic model

遗传参数 Genetic parameter	估计值 Value
纯合子中值 m	0.530
第 1 对主基因加性效应 d_a	0.180
第 2 对主基因加性效应 d_b	0.120
第 1 对主基因显性效应 h_a	－0.130
第 2 对主基因显性效应 h_b	－0.050
表型方差 σ_p^2	0.032
主基因方差 σ_{mg}^2	0.029
主基因遗传率 h_{mg}^2	0.910

2.4　菊花 F_1 代抗蚜性 QTL 定位

基于连锁图谱的复合区间作图法共检测到 4 个 QTL 与抗蚜性显著相关，主要分布在‘南农雪峰’遗传图谱的 X3、X4 和 X9 连锁群以及‘蒙白’遗传图谱的 M9 连锁群上（图 2，表 5）。4 个 QTL 的 *LOD* 峰值介于 2.40～3.52 之间，单个 QTL

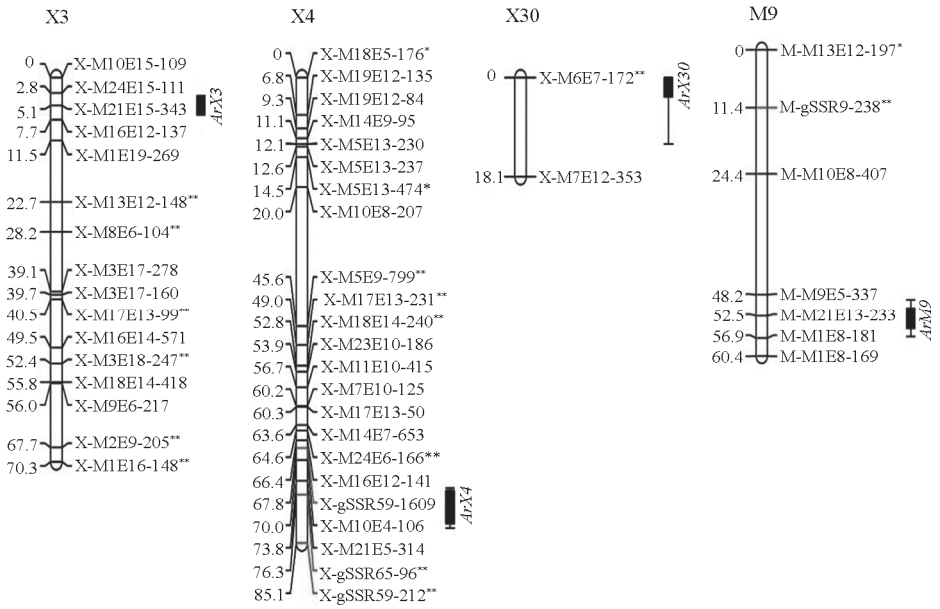

图 2　菊花抗蚜性 QTL 在亲本‘南农雪峰’（X）和‘蒙白’（M）连锁群上的分布

Fig. 2　Location of the QTLs linked to aphid resistance on the linkage groups of‘Nannong Xuefeng’(X) and‘Monolisa’(M) genetic maps

可以解释菊花抗蚜性变异的 5.9%～9.38%，均为微效 QTL。这 4 个抗蚜性 QTL 的加性效应为－0.16～0.18，其中，ArX3 和 ArX4 的加性效应为负值，为增效 QTL；而位于‘蒙白’M9 连锁群的 ArM9 和位于‘南农雪峰’ArX30 的加性效应为正值，为减效 QTL（表 5）。

表 5　菊花抗蚜性的 QTL 定位分析

Table 5　QTL mapping for aphid resistance traits of chrysanthemum

QTL 名称	连锁群 Linkage group	标记区间 Marker interval	位置/cM Position	距离区间/cM Range	*LOD*	加性效应 Additive effect	贡献率/% R^2
ArM9	M9	M-M9E5-337～M-M1E8-181	52.5	4.1	2.40	0.13	5.90
ArX3	X3	X-M24E15-343～X-M16E12-137	5.2	3.1	2.92	－0.15	7.09
ArX4	X4	X-gSSR65-96**～X-gSSR59-212**	78.4	6.0	2.60	－0.16	8.67
ArX30	X30	X-M6E7-172**～X-M7E12-353	1.4	7.1	3.52	0.18	9.38

3　讨论

植物抗虫性的鉴定和筛选是培育优良抗虫品种的基础。前人有关植物抗蚜虫性鉴定有田间抗性评价体系和室内抗性评价体系（Deng et al.，2010；孙娅 等，2012）。本研究中的菊花抗蚜性鉴定采用温室自然感蚜的方法，既克服了田间抗性评价中物候对结果影响的缺点，又较人工室内接种更简便易行。Fu 等（2018）通过温室自然感染菊姬长管蚜的方法对 80 份材料进行了抗蚜性筛选，并通过人工接种方法对 5 个抗性和易感的菊花品种进行了非选择性抗蚜性鉴定，且与田间评价结果具有较高的一致性，进一步验证了本试验方法的可行性。此外，本研究中统计虫口数量采用的是致死法，大大提高了抗蚜虫鉴定结果的准确性。

研究植物抗蚜性的遗传行为是探寻控制植物抗蚜性的关键基因及其遗传变异方式。迄今为止，其他植物中抗蚜性的遗传学研究较多，而在菊花中报道较少。不同植物的抗蚜性遗传机制不尽相同。例如，小麦对俄罗斯小麦蚜虫的抗性（Liu et al.，2005），苜蓿对蓝绿蚜虫 *Acythosiphon kondoi*（Klingler et al.，2005）和苜蓿斑蚜 *Therioaphis trifolii*（Klingler et al.，2007）的抗性是由显性单基因控制的，而紫花苜蓿对豌豆蚜 *Acyrthosiphon pisum* Harris（Julier et al.，2004）、苹果对苹果蚜（*Eriosoma lanigerum*）的抗性由多基因控制的（Bus et al.，2008；Stoeckli et al.，2008）。此外，同一物种由于抗性材料的不同，抗蚜性遗传方式也不尽相同，如大豆对大豆蚜的抗性有显性单基因控制的，有双隐性基因控制的，也有具有加性效应的两个位点控制的（Clarice et al.，2008；Zhang et al.，2008，2009）。可见，植物抗蚜性的遗传模型受物种、研究群体、研究方法，甚至发育期等多种因素的影响，也进一步表明了植物抗蚜性的复杂性。在菊花上，Wang 等（2014）研究发现抗蚜性是由两对主基因控制，主基因表现为加性效应的 B-3 模型，本研究中也发现菊花抗蚜性是由两对主基因控制，但主基因表现为加性—显性的 B-2 模型，初步说明菊花抗蚜性的遗传行为受遗传背景的影响，同时也说明菊花抗蚜性遗传的复杂性。

近年来，QTL 定位研究已在菊花株高（Zhang et al.，2012）、花期（Zhang et al.，2013）、分枝（Peng et al.，2015）、耐涝性（Su et al.，2018）等性状中得到成功运用。但由于菊花为异源六倍体，基因组复杂，且目前没有全基因组信息，QTL 定位还处于初定位阶段，难以精细定位到候选基因。关于菊花抗蚜性，Wang 等（2014）基于 SRAP、SSR 和 SCoT 标记构建的遗传图谱，利用高抗品种‘韩 2’为母本，高感品种‘南农宫粉’为父本构建 F_1 群体，通过 QTL 作图方法在两个不同环境中共计检测到 5 个 QTL 与菊花抗蚜性性状显著相关，单个 QTL 对表型变异的贡献率在 14.30% ～

28.00%之间，均为主效。而本研究中基于 SRAP、SSR 标记构建的‘南农雪峰’和‘蒙白’遗传图谱，检测 4 个与菊花抗蚜性显著相关的位点，但均为微效 QTL。可见，两者在检测的抗蚜性 QTL 效应方面差异较大。由于菊花尚无全基因组信息，本研究和 Wang 等（2014）的研究中均是利用显性标记类型构建遗传图谱，因此目前难以探究两者在抗蚜性 QTL 上的联系。在今后研究中，将进一步通过高通量测序开发 SNP 标记构建菊花高密度遗传图谱，为后续 QTL 精细定位和候选基因挖掘提供可能。

本研究中通过抗性差异种质的杂交设计，主基因 + 多基因混合遗传模型分析表明，该 F_1 群体抗蚜性由 2 对主基因控制，主基因效应为加性—显性。复合区间作图法共检测到 4 个 QTL 与菊花抗蚜性显著相关，单个 QTL 可以解释抗蚜性变异的 5.9% ~ 9.38%，均为微效 QTL。本研究从数量遗传学角度揭示菊花抗蚜性的遗传机制，对今后菊花抗蚜性相关基因发掘和培育具有较高抗蚜性的菊花新品种有重要理论和实践意义。

References

Bus V G M，Chagné D，Bassett H C M，Bowatte D，Calenge F，Celton J M，Durel C E，Malone M T，Patocchi A，Ranatunga A C，Rikkerink E H A，Tustin D S，Zhou J，Gardiner S E. 2008. Genome mapping of three major resistance genes to wooly apple aphid（*Eriosoma lanigerum* Hausum.）. Tree Genet Genome，4：223－236.

Chau A，Heinz K M，Cartmill A D. 2004. Fertility affects susceptibility of chrysanthemum to cotton aphids：influence on plant growth，photosynthesis，ethylene evolution，and herbivore abundance. Journal of the American Society for Horticulturalence，129 (3)：344－353.

Clarice M，Christina D F，Wang D. 2008. Inheritance of soybean aphid resistance in PI 567541B and PI 567598B. Crop Science，48 (5)：1759－1763.

Deng Y，Chen S，Lu A，Chen F，Tang F，Guan Z，Teng N. 2010. Production and characterization of the interneneric hybrids between *Dendranthema morifolium* and *Artemisia vulgaris* exhibiting enhanced resistance to chrysanthemum aphid（*Macrosiphoniella sanbourni*）. Planta，231：693－703.

Fu X，Su J，Yu K，Cai Y，Zhang F，Chen S，Fang W，Chen F，Guan Z. 2018. Genetic variation and association mapping of aphid（*Macrosiphoniella sanbourni*）resistance in chrysanthemum（*Chrysanthemum morifolium* Ramat.）. Euphytica，214 (2)：21.

Gai Jun-yi，Zhang Yuan-ming，Wang Jian-kang. 2003. Genetic system of quantitative traits in plants. Beijing：Science Press. (in Chinese)
盖钧镒，章元明，王建康. 2003. 植物数量性状遗传体系. 北京：科学出版社.

He J，Chen F，Chen S，Lv G，Deng Y，Fang W，Liu Z，Guan Z，He C. 2011. Chrysanthemum leaf epidermal surface morphology and antioxidant and defense enzyme activity in response to aphid infestation. Journal of Plant Physiology，168 (7)：687－693.

Julier B，Bournoville R，Landré B，Ecalle C，Carré S. 2004. Genetic analysis of lucerne（*Medicago sativa* L.）seedling resistance to pea aphid（*Acyrthosiphon pisum* Harris）. Euphytica，138 (2)：133－139.

Klingler J，Creasy R，Gao L，Nair R M，Calix A S，Jacob H S，Edwards O R，Singh K B. 2005. Aphid resistance in *Medicago truncatula* involves antixenosis and phloem-specific，inducible antibiosis，and maps to a single locus flanked by NBS-LRR resistance gene analogs. Plant Physiology，137 (4)：1445－1455.

Klingler J P，Edward O R，Singh K B. 2007. Independent action and contrasting phenotypes of resistance genes against spotted alfalfa aphid and bluegreen aphid in *Medicago truncatula*. New Phytologist，173 (3)：630.

Liu X M，Smith C M，Friebe B R，Gill B S. 2005. Molecular mapping and allelic relationships of Russian wheat aphid-resistance genes. Crop Science，45 (6)：2273－2280.

Mc Couch 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.

Miao H，Jiang B，Chen S，Zhang S，Chen F，Fang W，Teng N，Guan Z. 2010. Isolation of a gibberellin 20－oxidase cDNA from and characterization of its expression in chrysanthemum. Plant Breeding，129 (6)：707－714.

Peng H，Zhang F，Jiang J，Chen S，Fang W，Guan Z，Chen F. 2015. Identification of quantitative trait loci for branching traits of spray cut chrysanthemum. Euphytica，202 (3)：385 – 392.

Shen Fa-rong. 2002. Chemical control of *Macrosiphorniella sanborni*. Journal of Southwest Agricultural University，24 (4)：325 – 327. (in Chinese)
沈发荣. 2002. 菊小长管蚜的化学防治研究. 西南农业大学学报，24 (4) ：325 – 327.

Stoeckli S，Mody K，Gessler C，Patocchi A，Jermini M，Dorn S. 2008. QTL analysis for aphid resistance and growth traits in apple. Tree Genet Genomes，4：833 – 847.

Su J，Yang X，Zhang F，Wu S，Xiong S，Shi L，Guan Z，Fang W，Chen F. 2018. Dynamic and epistatic QTL mapping reveals the complex genetic architecture of waterlogging tolerance in chrysanthemum. Planta，247 (4)：899 – 924.

Sun Y，Xia X，Jiang J，Chen S，Chen F，Lv G. 2015. Salicylic acid induced changes on some physiological parameters and genes of flavonoid biosynthesis pathway in *Artemisia vulgaris* and *Dendranthema nankingense* under aphid feeding. Genetics and Molecular Research，15 (1)：gmr.15017546.

Sun Ya，Guan Zhi-yong，Chen Su-mei，Fang Wei-min，Chen Fa-di. 2012. Identification of aphid resistance in eleven species *Dendranthema* and *Artemisia* at seedling stage. Acta Ecologica Sinica，32 (1)：319 – 325. (in Chinese)
孙　娅，管志勇，陈素梅，房伟民，陈发棣. 2012. 菊属与蒿属植物苗期抗蚜虫性鉴定. 生态学报，32 (1)：319 – 325.

Voorrips R E. 2002. MapChart：software for the Graphical presentation of linkage maps and QTLs. Journal of Heredity，93：77 – 78.

Wang C，Zhang F，Guan Z，Chen Si，Jiang J，Fang W，Chen F. 2014. Inheritance and molecular markers for aphid（*Macrosiphoniella sanbourni*）resistance in chrysanthemum（*Chrysanthemum morifolium* Ramat.）. Scientia Horticulturae，180：220 – 226.

Wang Guan-lin，Liu Yan-hong，Guo Shao-hua，Wang Yu，Ji Yan，Fang Hong-jun. 2004. Study on transformation of snowdrop lectin gene to chrysanthemum and aphid resistance of the transgenic plants. Acta Genetica Sinica，31 (12)：1434 – 1438. (in Chinese)
王关林，刘彦泓，郭绍华，王　宇，纪　彦，方宏筠. 2004. 雪花莲凝集素基因转化菊花及转基因植株的抗蚜性研究. 遗传学报，31 (12)：1434 – 1438.

Wang S，Basten J C，Zeng Z B. 2007. Window QTL cartographer version 2.5. statistical genetics.USA：North Carolina State University.

Wang Y，Sheng L，Zhang H，Du X，An C，Xia X，Chen F，Jiang J，Chen S. 2017. *CmMYB19* over-expression improves aphid tolerance in chrysanthemum by promoting lignin synthesis. International Journal of Molecular Sciences， 18 (3)：619.

Zhang F，Chen S，Jiang J，Guan Z，Fang W，Chen F. 2013. Genetic mapping of quantitative trait loci underlying flowering time in chrysanthemum（*Chrysanthemum morifolium*）. PLoS ONE，8 (12)：e83023.

Zhang F，Jiang J，Chen S，Chen F，Fang W. 2012. Mapping single-locus and epistatic quantitative trait loci for plant architectural traits in chrysanthemum. Molecular Breeding，30 (2)：1027 – 1036.

Zhang G，Gu C，Wang D. 2009. Molecular mapping of soybean aphid resistance genes in PI 567541B. Theoretical and Applied Genetics，118 (3)：473 – 482.

Zhang Y，Wang L，Wu K，Wyckhuys K A，Heimpel G E. 2008. Flight performance of the soybean aphid，*Aphis glycines*（Hemiptera：Aphididae）under different temperature and humidity regimens. Environmental Entomology，37 (2)：301 – 306.