

胡萝卜先期抽薹遗传及环境调控研究

毛笈华 茅淑敏 庄飞云 欧承刚 赵志伟 鲍生有

(农业部园艺作物生物学与种质创制重点实验室,中国农业科学院蔬菜花卉研究所,北京 100081)

摘要: 先期抽薹已成为胡萝卜冬春大棚栽培和早春露地栽培的瓶颈,了解胡萝卜先期抽薹调控机理,有助于开展耐抽薹品种的选育。以春季栽培先期抽薹敏感的松滋野生胡萝卜(P1)为亲本,分别与6个栽培品种正反杂交获得F₁和F₂进行遗传分析,结果表明,胡萝卜先期抽薹以加性效应(V_A)为主,还有显性效应(V_D)及环境因子(V_e)。在露地和温室低温天数相似的生长条件下,P1和7262B(P6)在温室中的先期抽薹率显著降低,Amsterdam forcing(P4)在温室中均未出现抽薹,这可能是弱光条件所致。通过对P1、P4及其F₁、F₂植株遮光处理,发现短日照可显著推迟P1、F₁和F₂植株起始抽薹时间,降低先期抽薹率,而且处理时间越长,效果越显著,但P4处理前后均未出现抽薹。P1种根经不同时间7℃低温处理后,在长、短日照条件下表现出同样规律。而且P1植株经4~13℃处理14d均能发生先期抽薹,其中7℃处理效果最佳。

关键词: 胡萝卜; 先期抽薹; 遗传; 低温; 光照

中图分类号: S631.03 文献标识码: A 文章编号: 1000-7091(2013)03-0067-06

Heredity and Environmental Regulation of Premature Bolting in Carrot

MAO Ji-hua, MAO Shu-min, ZHUANG Fei-yun, OU Cheng-gang, ZHAO Zhi-wei, BAO Sheng-you
(Key Laboratory of Biology and Genetic Improvement of Horticultural Crops, Institute of Vegetables and Flowers,
Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China)

Abstract: Premature bolting has become the bottleneck in winter and early spring carrot production. It is useful to understand the mechanism of premature bolting regulation for breeding anti-bolting carrot varieties. A genetic model including additive and dominance effects was used to evaluate the quantitative genetics of premature bolting with the F₁s and F₂s from the reciprocal crosses between Songzi(P1, a wild carrot species) and six cultivars. Phenotypic variance(V_p) and genetic variance components were significant for the ratio of premature bolting of hybrids, and additive variance(V_A) was as the main effect. The ratios of premature bolting of P1 and 7262B(P6) were significantly less in the greenhouse than those in the field and no bolting plants occurred to Amsterdam forcing(P4) in the greenhouse, which may be influenced by low light. Initiation of premature bolting of P1, F₁ and F₂ were delayed by short day and the ratios decreased significantly. The plants were treated more short days and more affection showed. But there were no affection to parent P4. The same results were found to P1 roots treated with different days of 7℃. Premature bolting could all be found to P1 plants treated with 14 d under the temperature of 4 to 13℃, and the optimum temperature for vernalization was 7℃.

Key words: Carrot; Premature bolting; Genetic; Low temperature; Light

胡萝卜(*Daucus carota* L.)是重要的二年生蔬菜作物,富含 α 、 β -胡萝卜素,是人类主要的维生素A来源^[1]。我国胡萝卜栽培面积已达到52.7万hm²,占世界的36%,是我国重要的出口蔬菜种类之一^[2]。为满足国内外市场发展需求,近10年国内胡

萝卜栽培制度发生很大改变,如华南地区发展越冬栽培(生长周期延长至5~6个月),华东、华北地区发展一年两季栽培(如山东寿光、河北永清增加冬春大棚栽培),西北和东北地区发展早春露地栽培(播种期提早1个月左右),在我国形成了区域化、

收稿日期:2013-03-25

基金项目:国家自然科学基金项目(31272162);国家科技支撑计划项目(2012BAD02B04);中央级公益性科研院所基本科研业务费专项(2060302-02);北京市重点学科建设项目

作者简介:毛笈华(1987-),女,河北秦皇岛人,硕士,主要从事蔬菜遗传育种研究。

通讯作者:庄飞云(1975-),男,江苏丹阳人,副研究员,博士,主要从事蔬菜遗传育种研究。

规模化发展格局。但生产上已显露出几大“瓶颈”问题,其中最重要的就是先期抽薹,比例高的达到 10%~15% 以上。先期抽薹可直接导致胡萝卜韧皮部和木质部木栓化,完全失去商品价值,严重损害了农民的利益^[3]。

胡萝卜为绿体春化型作物,植株抽薹开花需要经过严格的低温处理^[4-6]。Dickson 和 Peterson^[5]认为,胡萝卜抽薹以显性效应为主,还受到其他环境因素的影响。Alessandro 和 Galmarini^[6-7]研究表明,早开花品种受一个显性春化基因 *vrn1* 控制,并进行了遗传定位。French foring(樱桃品种)种根在 4.5℃ 条件下处理 15~30 d 后大部分植株可开花结实^[8],处理 10 周后 Nantes(南特斯型)、Imperator(皇帝型)、Chantenay(钱特内型)胡萝卜品种均可通过春化 0~10℃ 间不同温度对抽薹影响差异不显著^[5]。Atherton 等^[9]研究了不同春化温度对 Chantenay 品种抽薹发生的影响,其中 7℃ 效果最好,−1, 16℃ 则不能诱导抽薹,春化后植株抽薹时间与春化温度呈线性相关^[10]。鲍生有等^[11]3 年间调查了 101 份胡萝卜材料春季栽培抽薹发生情况,有 64 份出现先期抽薹,紫根型抽薹率显著高于其他栽培类型。光周期对胡萝卜抽薹开花的影响尚无定论,多数认为长日照可能对抽薹有一定的促进作用^[11-13]。

本研究立足前期不同胡萝卜品种资源的先期抽薹研究工作,选用抽薹发生敏感的松滋野生分别与不同品种资源进行正反杂交,采用数量遗传学方法分析先期抽薹性状的遗传规律,并深入分析光照、低温等对松滋野生及其后代先期抽薹发生的诱导效应,为耐抽薹胡萝卜品种选育及抽薹开花分子调控机理研究奠定基础。

1 材料和方法

1.1 材料

本试验共选用 8 份不同胡萝卜品种资源材料,分别是松滋野生(P1 野生资源,白色木质根)、改良黑田五寸(P2, Kuroda 类型,圆柱形,根长 16 cm 左右,根肩大,桔红色)、50003(P3, Danvers 类型,长圆锥形,根长 20 cm 左右,桔红色)、Amsterdam Forcing(P4, Amsterdam 类型,短圆柱形,根长 15 cm 左右,桔红色)、2327(P5, Nantes 类型,长圆柱形,根长 20 cm,桔红色)、7262B(P6, 自交系,细锥形,根长 18 cm,表皮和部分韧皮部为深紫色)和山西细心黄(P7 地方品种,长圆柱形,根长 18 cm,黄色)。2006 年 8 月初在中国农业科学院昌平综合试验基地进行

露地播种,11 月中旬采收肉质根,地窖储藏越冬。2007 年 3 月中旬定植于大棚,5 月初进入始花期,以松滋野生(P1)为主体,分别与其他材料进行不完全正反杂交,采用人工去雄方法授粉,获得 12 个杂交组合 F₁ 种子。2008 年春分别单株自交获得 F₂ 种子。

1.2 胡萝卜先期抽薹遗传规律研究

2009 年 3 月 26 日,将上述亲本材料及其杂交后代 F₁、F₂ 在中国农业科学院昌平综合试验基地进行春季播种,采用小平畦方式种植,每畦 3 行,每个材料不少于 150 株。播后浇水覆盖地膜,齐苗后撤膜,常规管理。5 月初出现先期抽薹,每周统计 2 次抽薹株数,以薹茎伸长 2 cm 为标准,直到 7 月 10 日采收肉质根为止,计算各试材的抽薹率。

参照朱军^[14]的加性-显性遗传模型进行数据分析,表型方差 $V_P = V_A + V_D + V_e$,其中 V_A 为加性方差, V_D 为显性方差, V_e 为机误方差。由于部分杂交组合 F₁ 种子量少,采用 F₂ 群体抽薹率进行预测。首先对各试材抽薹率进行反正弦标准化处理,采用 MINQUE(1) 估算各项方差分量;Jackknife 数值抽样方法估算各项遗传参数估计值的标准误,并检验各遗传参数的显著性;调整无偏预测法(AUP) 预测各项遗传效应值,上述过程均使用 QGAStation 软件进行分析(<http://ibi.zju.edu.cn/software/QGA.htm>)^[14]。

1.3 生长环境对先期抽薹发生研究

本试验选用 3 种不同基因型材料 P1、P4 和 P6 分别在大田露地和玻璃温室中进行春季先期抽薹观察,露地栽培管理同上。温室中的日最低气温不低于 5℃,采用盆栽(90 cm×30 cm×30 cm),培养基质为草炭:蛭石:土=1:1:1,每个材料种植 100~150 株。露地采用远程墒情采集站(WS1000)进行每天温度观察,使用温室娃娃(H21400)对温室温度进行记录。先期抽薹率统计方法同上。

1.4 光周期对先期抽薹发生影响

本试验选用 P1、P4 及其杂交 F₁、F₂ 这 4 个世代,分别观察不同光周期条件下先期抽薹发生情况。2010 年 2 月 20 日将上述试材种子在玻璃温室中进行盆栽播种,栽培管理同上,温室中日最低气温不低于 5℃。4 月 1 日苗龄达到 5~6 叶期时移至露地进行短日照处理,对照为自然光照(ND)(日照长度在 13 h 以上),日照处理 I 到 5 月 19 日为止(SD1,每天 8 h 自然光照,共计 49 d),日照处理 II 到 7 月 2 日为止(SD2,每天 8 h 自然光照,共计 92 d)。上述日照处理完之后,所有材料恢复到正常自然光照,各处理不少于 100 株。各处理自出现抽薹植株起,每周统计 2 次,方法同上。

1.5 春化时间对种根抽薹发生影响

本试验选用 P1 种根进行不同时间的低温处理,观察抽薹发生的差异。2011 年 5 月 6 日将 P1 在玻璃温室进行播种,栽培管理同上,日最低气温不低于 10℃。8 月份收获种根进行低温处理(7℃冰箱),苗龄在 15 片叶左右,根直径 5~7 mm。设计 4 个处理:CK(无低温处理)、T1(低温处理 14 d)、T2(低温处理 28 d)、T3(低温处理 56 d)。根据处理时间依次将种根定植于温室花盆中,使用温室娃娃记录每天温度。其中 T1 和 T2 处理后的种根分为 2 组,分别在自然光照(T1ND、T2ND,日照长度小于 12 h)和长日照条件下诱导(T1LD、T2LD,采用 400 W 钠灯补光至 16 h,光照强度约 30 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$)。各处理株数为 50~70 株,自出现抽薹植株起,每周统计 1 次,方法同上。

1.6 春化温度对先期抽薹发生影响

本试验选用 P1 为试材,2012 年 2 月 19 日在玻璃温室中进行盆栽播种,栽培管理同上,日最低气温不低于 15℃,每天自然光照 8 h。5 月 8 日将 8 片叶大小的植株移至冷库分别进行 4、7、10、13℃低温处理 14 d,期间采用日光灯补光,光照时间为 8 h

(光照强度约 30 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$)。5 月 24 日将各处理植株移至温室中,光周期 16 h(温室补光方式同上),日最低气温不低于 15℃。各处理株数不少于 60 株,重复 2 次,每周统计 1 次各处理的抽薹率,方法同上。对抽薹率进行反正弦标准化处理,采用 SAS 软件进行方差分析。

2 结果与分析

2.1 胡萝卜先期抽薹遗传分析

不同品种资源在春季露地栽培抽薹率呈现较大差异(图 1),其中 P1 抽薹率达到 100%,表现为极易抽薹,P6 和 P7 抽薹率次之,分别是 46%、42%,P2、P3、P4 和 P5 较耐抽薹,抽薹率分别是 2.9%、0、8.3%、0。对各试材及其杂交后代的先期抽薹率进行遗传分析,表型方差(V_p)、加性方差(V_A)和显性方差(V_D)均达到极显著水平(表 1),表明杂交后代的先期抽薹性除了受两亲本基因型的影响,还存在控制先期抽薹等位基因之间的互作。机误方差(V_e)达到显著水平,表明先期抽薹还受到环境及随机误差的影响。

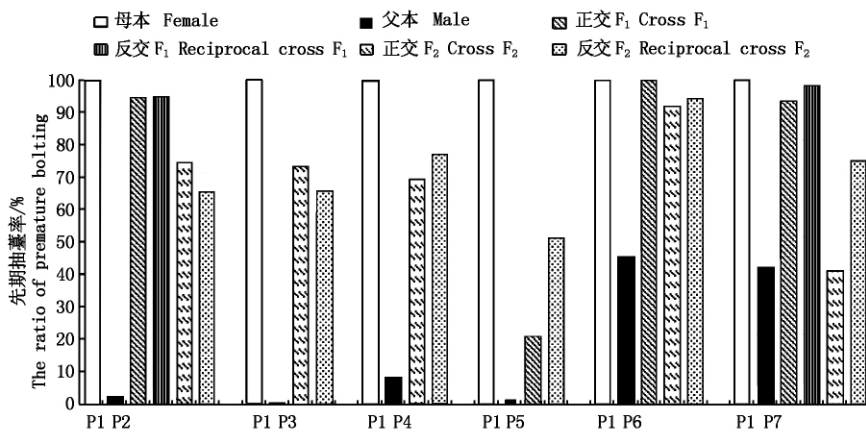


图 1 P1 与不同品种资源杂交后代 F_1 和 F_2 春季先期抽薹发生遗传分析

Fig. 1 Genetic analysis of premature bolting ratio of F_1 s and F_2 s from crosses of P1 with other accessions

根据遗传方差分量可以看出(表 1),加性方差($V_A = 576.44$)显著大于显性方差($V_D = 280.11$)和机误方差($V_e = 97.38$),表明加性效应为胡萝卜先期抽薹的主要遗传效应,其中 P1 加性效应预测值为正并达到极显著水平(图 2-A),表明利用该材料配制杂交组合会增加后代先期抽薹率,而 P5 加性效应预测值为负并达到极显著水平,表明利用该材料配制杂交组合可以降低后代先期抽薹率。显性效应显著表明不同亲本配制杂交组合存在杂种优势,从图 2-B 看出, $P1 \times P2$ 与 $P1 \times P5$ 均达到显著水平,其中 $P1 \times P2$ 杂交组合的先期抽薹率会显著增加,而 $P1 \times P5$ 杂交组合的先期抽薹率会显著降低。

表 1 P1 与不同品种资源杂交后代 F_1 和 F_2 先期抽薹率的遗传方差分析

Tab. 1 Estimated phenotypic variance and genetic variance components for premature bolting ratio of P1 other accessions F_1 and F_2

参数 Parameters	先期抽薹率遗传方差 Value about premature bolting ratio
表型方差 Phenotypic variance(V_p)	953.93 **
加性方差 Additive variance(V_A)	576.44 **
显性方差 Dominance variance(V_D)	280.11 **
机误方差 Residual variance(V_e)	97.38 *

注: * 和 ** 表示显著性水平分别达到 0.05 和 0.01。图 2 同。

Note: * and ** was significant at the level of 0.05 and 0.01 probability, respectively. The same as Fig. 2.

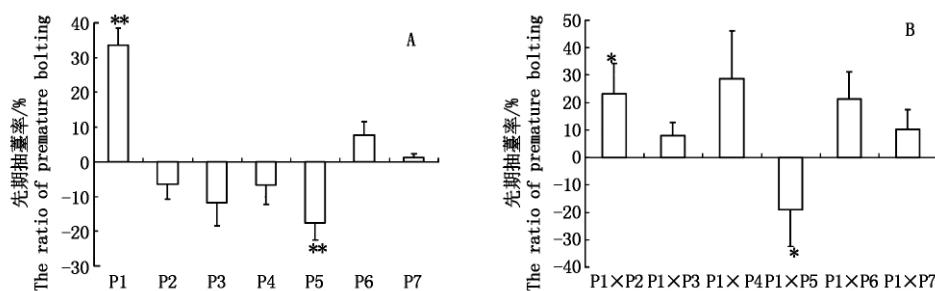


图2 各亲本加性效应预测值(A)及其杂交组合显性效应预测值(B)

Fig.2 Predicted additive effect of premature bolting of parents(A) and dominant effect of premature bolting of combinations(B)

表2 生长环境对不同试材先期抽薹发生的影响

Tab.2 Effect of growth conditions on premature bolting ratio of different carrot accessions

生长环境 Growth conditions	播种日期 Sowing date	最低气温低于 10 ℃ 天数 Number of days with minimum temperature below 10 ℃	最低气温低于 15 ℃ 天数 Number of days with minimum temperature below 15 ℃	生长天数/d Days of growing	先期抽薹率/% Ratio of premature bolting		
					P1	P4	P6
大田露地 Field	2009-03-26	20	48	97	100	8	46
	2012-03-28	13	43	93	100	0	40
	2012-04-20	2	25	73	100	0	—
平均 Average		11.7	38.7	87.7	100	2.7	43
玻璃温室 Greenhouse	2010-04-01	22	44	92	42	0	19
	2012-01-19	5	46	125	47	0	12
	2012-02-18	3	44	118	50	0	—
平均 Average		10.0	44.7	111.7	46.3	0	15.5

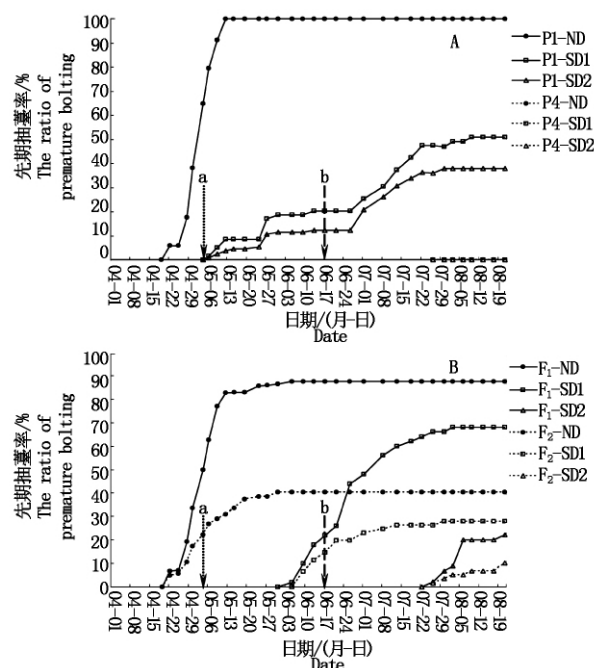
2.2 生长环境对先期抽薹发生的影响

从表2可看出,露地栽培时不同年份胡萝卜营养生长期最低气温低于10℃和15℃的天数存在一定差异,但P1先期抽薹率均为100%,P4除2009年先期抽薹率为8%外,2012年2次栽培均未出现抽薹,P6在2009年和2012年先期抽薹率分别为46%、40%。不同年份温室最低气温低于10℃和15℃的天数与露地较为相似,但P1和P6先期抽薹率明显降低,其中P1分别为42%、47%、50%,P6分别为19%、12%。P4在温室中均未发生先期抽薹。这说明胡萝卜先期抽薹发生还受到光照强度影响。

2.3 光周期对先期抽薹发生的影响

光周期试验中,P1在ND(日照长度13h以上)下21d后开始抽薹,20d抽薹率达到100%,而在处理SD1和SD2中抽薹起始时间均发生推迟,比ND晚15d左右,先期抽薹率分别在94、84d后才达到最高点,分别是51%、38%,而P4在不同光周期处理中均未出现抽薹(图3-A)。F₁和F₂在ND条件下21d开始抽薹,抽薹率达到最高点分别需要44、39d,为88%、40%,而在处理SD1中抽薹起始时间推迟了44、48d,抽薹率达到最高点需要59、51d,分别是68%、28%。F₁和F₂在处理SD2中抽薹起始时间均推迟了95d,在26d后达到先期抽薹率最高点,分别是22%、10%(图3-B)。这说明短日照可显著

抑制P1及其后代F₁和F₂先期抽薹启动,并有效降低抽薹比例。



A. SD1 从4月1日到5月19日,每天光照8 h;

B. SD2 从4月1日到7月2日,每天光照8 h。

A. SD1(8 h light/16 h dark) from 1 Apr to 19 May;

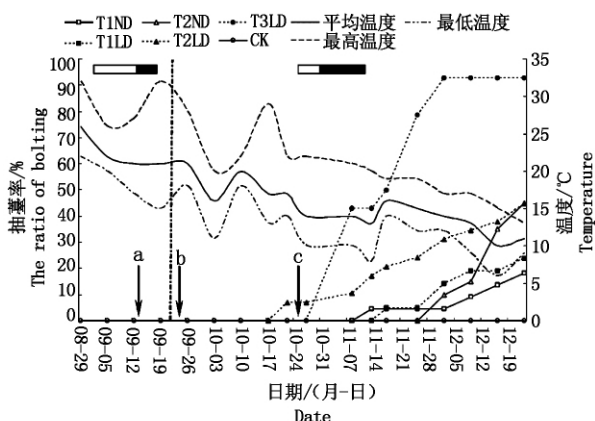
B. SD2(8 h light/16 h dark) from 1 Apr to 2 Jul.

图3 不同光周期处理对P1、P4及其F₁和F₂先期抽薹发生的影响

Fig.3 Different period influencing the premature bolting of P1, P4 and F₁, F₂

2.4 春化时间对种根抽薹发生的影响

未经低温处理的 P1 种根 (CK) 在室温长日照条件下未能发生抽薹, 而经过不同时间低温处理后的种根均有抽薹发生 (图 4)。经 T1、T2、T3 处理后, 在长日照 (LD) 条件下种根起始抽薹天数分别为 65, 28, 14 d, 最高抽薹率为 24%, 45%, 93%。短日照 (ND) 条件下, T1ND 起始抽薹天数与 T1LD 差异不大, 但最高抽薹率只有 18%, T2ND 起始抽薹天数需要 61 d, 显著长于 T2LD, 但最高抽薹率基本一致。这说明低温春化是胡萝卜抽薹发生的必要条件, 春化时间越长, 抽薹发生越早, 抽薹率越高, 而且长日照可促进春化后种根抽薹的启动。



a, b 和 c 分别表示 P1 种根在 T1、T2 和 T3 处理后进行定植时间。

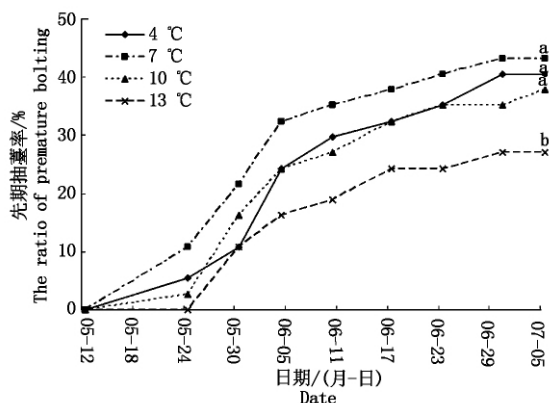
a, b and c showed the time of planted P1 roots treated with T1, T2 and T3, respectively.

图 4 不同低温处理时间对 P1 种根抽薹发生的影响

Fig.4 Different time of cold treatment on carrot P1 root bolting

2.5 春化温度对先期抽薹发生的影响

P1 幼苗植株经 4, 7, 10, 13 °C 各 14 d 春化处理, 先期抽薹率分别为 41%, 43%, 38%, 22%, 这表明 4~13 °C 对 P1 均是有效春化温度, 但 4~10 °C 处理效果显著优于 13 °C, 其中 7 °C 处理抽薹率最高 (图 5), 与 Atherton 等^[9] 研究结果基本一致。



a, b 表示显著性水平为 0.05。

a, b were significant at the level of 0.05 probability.

图 5 不同低温处理对胡萝卜先期抽薹的影响

Fig.5 The effect of different low temperature treatment on carrot premature bolting

3 结论与讨论

胡萝卜生长发育过程大致可分为幼苗期、莲座叶生长期、肉质根膨大期、肉质根贮藏过冬、定植后抽薹开花, 完成生命周期需要一整年^[3], 由于抽薹开花过程漫长易受众多不确定因素影响, 导致相关研究进展十分缓慢。通常夏末或秋季播种的胡萝卜生长跨越 2 年, 苗期的高温促进地上部生长而后期的低温有利于肉质根膨大, 翌年春化后的胡萝卜在适宜的温度和日照下抽薹开花^[4]。在冬春大棚栽培和早春露地栽培时, 有一定营养体大小的胡萝卜植株受早春低温和长日照的影响易发生先期抽薹^[11], 这种抽薹开花缺乏严格意义上的春化过程, 但为胡萝卜抽薹开花研究提供了重要素材。本研究以先期抽薹敏感的 P1 (野生胡萝卜) 为亲本, 与具有不同先期抽薹性的品种资源杂交获得的 F₁ 和 F₂ 进行遗传分析, 结果表明, 胡萝卜先期抽薹以加性效应为主, 同时还有显性效应且受环境影响。这与胡萝卜种根正常抽薹以显性效应为主^[5] 及早开花品种受一个显性春化基因 *vrn1* 控制的观点不同^[7], 说明胡萝卜先期抽薹与正常抽薹调控机制存在差异。大白菜抽薹研究中也存在不同结论, 卓祖闻等^[15] 认为, 大白菜抽薹受 2 对加性-显性-上位性主基因 + 加性-显性-上位性多基因控制, 以主基因遗传为主, 而张波^[16] 选用 4 个抽薹期不同的白菜亲本, 得出结论, 抽薹性状遗传符合 1 对加性主基因 + 加性-显性多基因模型, 多基因遗传率大于主基因, 且环境方差占表型方差比例较大, 易受环境影响。现有报道的大多数作物抽薹开花受多基因调控且较为复杂, 如遗传效应和定位信息表明, 水稻抽穗期的主基因与 QTL 是等位的^[17], 甜菜抽薹受单基因控制, *bb* 基因的栽培种甜菜抽薹需要绝对春化, 而含有 *B* 基因不需要春化但只在长日照下抽薹, 说明可能存在另外受光周期调控的基因与 *B* 共同调控抽薹^[18-19]。因此, 胡萝卜抽薹开花的遗传规律和调控机制需要进一步研究。

低温和光周期是植物成花的主要环境调控途径^[20-21]。一般胡萝卜栽培品种需要 10 °C 以下低温处理 2~3 个月才能完成春化过程^[5], 但品种间对低温的敏感程度不同, 如 French foring 在 4.5 °C 下处理 15 d 可开花, Brasilia 品种 7 °C 春化 5 d 即可发生抽薹, Chantenay 品种对 12 °C 就有感应^[8-9, 13]。本研究表明, 相同栽培条件下不同品种资源先期抽薹率存在较大差异, 说明这些品种对早春低温响应程度不同, 其中 P1 在早春露地最低气温低于 10 °C 的

天数仅有 2 d、低于 15 °C 的天数为 25 d 条件下, 先期抽薹率也能达到 100%。春化试验表明 4 ~ 13 °C 均能诱导 P1 先期抽薹发生, 7 °C 处理效果最好, Atherton 等^[9]同样认为 7 °C 为 Chantenay 品种抽薹的最佳春化温度, 而 16 °C 不能诱导抽薹。P1 种根未经低温处理不能抽薹, 因此, 低温是胡萝卜抽薹发生的必要条件, 低于 14 ~ 15 °C 的气温可能导致部分易抽薹品种在春季栽培时通过春化进而发生先期抽薹。

光照影响胡萝卜抽薹发生的研究很少。Dias-Taglicozzo 和 Válio^[13]发现, 春化后 Nantes 品种在 18 h 光照下开花早于 12 h 自然光照, 但对 Brasilia 品种影响不大。本研究比较了早春露地和温室生长条件下胡萝卜先期抽薹发生情况, P1 露地先期抽薹率均达到 100%, 而在温室中低于 50%, P6 表现出同样规律, 表明胡萝卜先期抽薹发生可能受到光照强度的影响。通过对 P1 及其 F₁、F₂ 幼苗遮光处理, 发现处理后植株的起始抽薹时间推迟, 先期抽薹率下降, P1 种根在长日照下抽薹时间提前, 这说明光周期会影响胡萝卜先期抽薹发生, 短日照可以抑制春化后植株抽薹的启动, 而长日照可促进其发生。这在其他作物中也有报道, 夜间补光可促进芸薹属蔬菜抽薹, 尤其是对晚抽薹或春化不完全的材料^[22], 洋葱在长日照下花芽分化提前^[23]。汤青林等^[24]单纯利用低温处理的芥菜与甘蓝, 需要 13 d 到 2 个月才能抽薹, 而采用 4/7 °C 变低温和 16 h 日照处理, 只需再培养 6 d。长日照可诱导春化后的 *radicchio* 菊芋抽薹, 对于 *Witloof* 品种长日照可替代春化诱导抽薹^[25-26]。

参考文献:

- [1] Simon P W. Genetic improvement of vegetable carotene content [M]// Bills D D, Kung S D. Biotechnology and nutrition: Proc. Third Int. Symp. Boston: Butterworth-Heinemann, 1992: 291 - 300.
- [2] FAO. <http://apps.fao.org>. FAO Statistical Databases. 2011.
- [3] Rubatzky V E, Quiros C F, Simon P W. Carrots and related vegetable umbelliferae [M]. New York: CABI Publishing, 1999.
- [4] 中国农业科学院蔬菜花卉研究所. 中国蔬菜栽培学 [M]. 北京: 农业出版社, 2010.
- [5] Dickson M H, Peterson C E. Hastening greenhouse seed production for carrot breeding [J]. Proceedings of the American Society for Horticultural Science, 1958(71): 412 - 415.
- [6] Alessandro M S, Galmarini C R. Inheritance of vernalization requirement in carrot [J]. Journal of the American Society for Horticultural Science, 2007, 132(4): 525 - 529.
- [7] Alessandro M S, Galmarini C R, Iorizzo M *et al.* Molecular mapping of vernalization requirement and fertility restoration genes in carrot [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2013, 126: 415 - 423.
- [8] Sakr W S, Thompson H C. Effect of temperature and photoperiod on seedstalk development in carrots [J]. Proceedings of the American Society for Horticultural Science, 1942, 41: 343 - 346.
- [9] Atherton J G, Brewster J L, Basher E A. Flowering and bolting in carrot. I. Juvenility, cardinal temperatures and thermal times for vernalization [J]. Journal of Horticultural Science, 1990, 65(4): 423 - 429.
- [10] Yan W, Hunt L. Reanalysis of vernalization data of wheat and carrot [J]. Annals of Botany, 1999, 84(5): 615 - 619.
- [11] 鲍生有, 欧承刚, 庄飞云, 等. 胡萝卜春季栽培先期抽薹的调查与分析 [J]. 中国蔬菜, 2010(6): 38 - 42.
- [12] Atherton J G, Basher E A, Brewster J L. The effects of photoperiod on flowering in carrot [J]. Journal of Horticultural Science, 1984(59): 213 - 215.
- [13] Dias-Taglicozzo G M, Válio I F M. Effect of vernalization on flowering of *Daucus carota* (cv. Nantes and Brasilia) [J]. Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal, 1994, 6(1): 71 - 73.
- [14] 朱军. 遗传模型分析方法 [M]. 北京: 中国农业出版社, 1997.
- [15] 卓祖闯, 万恩梅, 张鲁刚, 等. 大白菜抽薹性状的主基因 + 多基因遗传分析 [J]. 西北植物学报, 2009, 29(5): 923 - 928.
- [16] 张波, 侯喜林. 不结球白菜晚抽薹性遗传分析 [C]// 中国园艺学会十字花科分会第七届学术研讨会论文集, 2009: 73 - 77.
- [17] 魏祥进, 徐俊锋, 江玲, 等. 我国水稻主栽品种抽穗期多样性的遗传分析 [J]. 作物学报, 2012, 38(1): 10 - 22.
- [18] Abe J, Guan G P, Shimamoto Y. A gene complex for annual habit in sugar beet (*Beta vulgaris* L.) [J]. Euphytica, 1997, 94: 129 - 135.
- [19] Chia T Y P, Müller A, Jung C *et al.* Sugar beet contains a large CONSTANS-LIKE gene family including a CO homologue that is independent of the early-bolting (B) gene locus [J]. Journal of Experimental Botany, 2008, 59(10): 2735 - 2748.
- [20] Kobayashi Y, Weigel D. Move on up, it's time for change—mobile signals controlling photoperiod-dependent flowering [J]. Genes, 2007, 21: 2371 - 2384.
- [21] Amasino R M, Michaels S D. The timing of flowering [J]. Plant Physiology, 2010, 154(2): 516 - 520.
- [22] 余阳俊, 张凤兰, 赵岫云, 等. 光周期与夜间补光光强对芸薹种抽薹开花的影响 [J]. 华北农学报, 2007, 22(6): 114 - 118.
- [23] Khokhar K M, Hadley P, Pearson S. Effect of photoperiod and temperature on inflorescence appearance and subsequent development towards flowering in onion raised from sets [J]. Scientia Horticulturae, 2007, 112(1): 9 - 15.
- [24] 汤青林, 王小佳, 宋明, 等. 芥菜和甘蓝启动抽薹的温光诱导体系研究 [J]. 西南大学学报: 自然科学版, 2007, 29(12): 113 - 117.
- [25] Dielen V, Notté C, Lutts S. Bolting control by low temperatures in root chicory (*Cichorium intybus* var. *sativum*) [J]. Field Crops Research, 2005, 94(1): 76 - 85.
- [26] Gianquinto G. Morphological and physiological aspects of phase transition in radicchio (*Cichorium intybus* L. var. *silvestre* Bisch.) : influence of daylength and its interaction with low temperature [J]. Scientia Horticulturae, 1997, 71(1): 13 - 26.