

利用棉花优质渐渗系进行纤维品质性状和衣分的 QTL 定位

焦梦佳^{1,2}, 陈煜², 宋章强², 霍雪寒^{1,2}, 高阳², 周娟², 王静静², 潘奥²,
赵程杰^{1,2}, 王芙蓉^{1,2}, 张军^{1,2}

(¹ 山东师范大学生命科学学院, 济南 250014; ² 农业部黄淮海棉花遗传改良与栽培生理重点实验室 / 山东棉花研究中心, 济南 250100)

摘要: 纤维品质和衣分是棉花育种改良的主要目标性状。为充分挖掘与纤维品质和衣分相关的优异基因资源, 利用海岛棉优异纤维渐渗系 Sealand (Se) 和高产抗逆的陆地棉品种鲁棉研 37 号 (L37) 为亲本, 构建了包含 372 个单株的 F₂ 群体, 进行遗传图谱的构建和 QTL 定位的研究。从 9628 对引物中筛选到 320 对在亲本中具有多态的标记, 多态率约为 3.32%; 连锁分析表明 (LOD=6.5), 有 248 个标记位点进入连锁群, 分布在 26 条染色体上, 覆盖区间为 2347.63 cM, 约占棉花基因组的 52.76%, 平均每条染色体 9.54 个标记, 标记间平均间距为 9.50 cM; 利用 F₂ 群体的棉花纤维品质和衣分数据, 共定位到 20 个与纤维品质性状和衣分相关的 QTLs, 其中纤维上半部平均长度和整齐度指数各 2 个, 断裂比强度 5 个, 马克隆值和伸长率各 4 个, 衣分 3 个, 贡献率为 3.50%~16.82%; 与纤维上半部平均长度、断裂比强度和伸长率相关的 11 个 QTLs, 增效基因均来自亲本 Se, 与马克隆值、整齐度指数和衣分相关的 9 个 QTLs, 增效基因均来自亲本 L37。在 D6 染色体上鉴定到一个含有纤维上半部平均长度、断裂比强度和马克隆值的 QTL 簇, 该区间包含有 148 个基因, 通过 GO 富集分析和 KEGG 富集分析, 并结合 TM-1 的转录组数据, 获得了 3 个可能与纤维发育相关的基因: *Gh_D06G0039*、*Gh_D06G0142* 和 *Gh_D06G0145*。本研究为棉花纤维品质和衣分性状 QTL 的精细定位及相关候选基因的筛选奠定了基础。

关键词: 棉花; 优异种质; 海岛棉渐渗系; QTL 定位

QTL Mapping for Fiber Quality and Lint Percentage Traits of Cotton Using Elite Germplasm with Introgression of *Gossypium barbadense* L.

JIAO Meng-jia^{1,2}, CHEN Yu², SONG Zhang-qiang², HUO Xue-han^{1,2}, GAO Yang², ZHOU Juan²,
WANG Jing-jing², PAN Ao², ZHAO Cheng-jie^{1,2}, WANG Fu-rong^{1,2}, ZHANG Jun^{1,2}

(¹ College of Life Science, Shandong Normal University, Jinan 250014; ² Key Laboratory of Cotton Genetic Improvement and Cultivation Physiology in Huang-Huai-Hai Plain, Ministry of Agriculture/Shandong Cotton Research Center, Jinan 250100)

Abstract: Fiber quality and lint percentage are the main target trait of cotton breeding improvement. In order to explore the elite genetic resources of fiber quality, a genetic map is constructed and QTLs are detected based on an F₂ population of 372 individuals derived from a cross between upland cotton Sealand (Se) (a superior fibre-quality germplasm of *Gossypium hirsutum* L. with *G. barbadense* L. introgressions) and upland cotton Lumianyan 37 Hao (L37) (a high-yield *G. hirsutum* L. cultivar). A total of 9628 primer pairs were used to screen polymorphism between the two parents, and 320 pairs of polymorphic primers were identified. The

收稿日期: 2019-09-19 修回日期: 2019-11-11 网络出版日期: 2019-12-06

URL: <http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20190919001>

第一作者研究方向为植物分子育种, E-mail: mengjia2598@163.com

通信作者: 张军, 研究方向为棉花分子遗传育种, E-mail: zj0928@126.com

基金项目: 国家棉花产业技术体系 (CARS-15-05); 国家自然科学基金 (31601345, 31671742); 泰山学者计划 (ts201511070); 山东省农科院创新工程 (CXGC2016A01)

Foundation projects: National Project of Modern Agricultural Industry Technology System in China (CARS-15-05), National Natural Science Foundation (31601345, 31671742), Taishan Scholars Program of Shandong Province (ts201511070), Innovation Project in Shandong Academy of Agricultural Sciences (CXGC2016A01)

polymorphic primers accounted for 3.32%. Linkage test (LOD=6.5) indicated that 248 polymorphic loci could be mapped into 26 chromosomes and covered a total genetic distance of 2347.63 cM, which was approximately 52.76% of the cotton genome. The average number of marker loci per chromosome was 9.54, with a mean spanning distance of 9.50 cM. Twenty QTLs for fiber quality traits and lint percentage were identified, including two for fiber upper half length (FL), two for uniformity (FU), five for fiber strength (FS), four for micronaire (FM), four for elongation (FE) and three for lint percentage (LP). These QTLs could explain 3.50%–16.82% of the phenotypic variation. The favorable alleles of eleven QTLs for fiber upper half length, strength and fiber elongation were derived from Se, while the favorable alleles of nine QTLs for micronaire, fiber upper half length, uniformity and lint percentage were derived from L37. A QTL cluster including QTLs for fiber upper half length, strength and micronaire and containing 148 genes was identified on D6 chromosome. Three genes related to fiber development, *Gh_D06G0039*, *Gh_D06G0142* and *Gh_D06G0145*, were identified by GO enrichment analysis and KEGG enrichment analysis combined with TM-1 transcriptome data. This study laid a foundation for fine mapping QTL of fiber quality and lint percentage of cotton and for identifying related candidate genes.

Key words: cotton; elite germplasm; *Gossypium barbadense* L. introgression line; QTL mapping

棉花是重要的经济和油料作物,是纺织工业的重要原材料^[1]。陆地棉(*Gossypium hirsutum* L.)是世界上种植最广泛的栽培种,产量占栽培种棉花总产量的90%以上^[2],但与海岛棉(*G. barbadense* L.)相比,陆地棉纤维品质较差,难以满足现代纺织工业的需求。衣分是构成棉花产量的重要因素。棉花纤维品质性状包括纤维上半部平均长度、断裂比强度、马克隆值、整齐度指数和伸长率等,属于数量性状,易受环境影响^[3]。仅仅依靠传统育种定向提高衣分和纤维品质,不但有一定的盲目性而且育种周期较长^[4],严重制约选育高衣分和较优纤维品质材料的进程。近年来,随着陆地棉^[1,5]、海岛棉^[6-7]、亚洲棉^[8]和雷蒙德氏棉^[9-10]等棉花参考基因组序列陆续公布,加速了分子标记的开发利用,为构建棉花高密度遗传图谱提供了有利条件,促进了棉花纤维品质和衣分 QTL 精细定位的进程^[11]。

开发与纤维品质性状和衣分相关的分子标记需要寻找有效的数量性状位点(QTL, quantitative trait loci),前人已利用 RIL、BC、F_{2:3} 等群体开展了棉花纤维品质性状和衣分相关的 QTL 定位研究^[12-13]。Ma 等^[14]以 GX1135 和 GX100-2 为亲本构建重组自交系和回交群体,鉴定到 63 个纤维品质 QTLs,其中 7 个 QTLs 在两个群体中稳定存在,表型变异率为 7.69%~23.05%;Diouf 等^[15]以 CCRI35 为母本, NH 为父本,构建 F_{2:3} 群体,定位到 48 个与纤维品质相关的 QTLs, 8 个与衣分相关的 QTLs; Dong 等^[16]以 403 份陆地棉为材料,在 6 种不同环境下分

别进行了棉花纤维品质性状的测定,并利用 201 个有多态性的 SSR 标记进行基因分型,获得了与纤维品质相关的 39 个多态性位点;李超等^[17]培育了一套以中棉所 8 号为背景的海岛棉染色体片段置换系,鉴定到 41 个与纤维品质相关的 QTLs, 7 个与衣分相关的 QTLs; Huang 等^[18]对多亲本高级世代杂交群体进行关联分析,共有 52 个 QTLs 与 6 个纤维品质性状相关;王娟等^[19]以 214 个 SSR 标记对 118 份陆地棉种质资源的产量性状进行关联分析,其中 14 个 SSR 标记与衣分相关联;Jia 等^[20]采用含有 137 个家系的重组自交系(RIL)进行纤维品质的 QTL 定位,获得了 186 个与纤维品质相关的 QTLs。这些研究为棉花纤维品质性状和衣分的 QTLs 定位提供了参考。

近年来,利用渐渗系进行优异基因的聚合和数量遗传研究成为作物遗传育种和遗传资源领域研究的热点之一^[21-23]。现已有多种作物建立了染色体单片段渐渗系群体,并利用其开展重要农艺性状 QTL 定位研究及相关基因的功能验证,如水稻^[24]、小麦^[25]、大豆^[26]和番茄^[27]等。Wang 等^[3, 13, 28-29]和 Chen 等^[30]利用鲁原 343(含有海岛棉优异纤维位点)与鲁棉研 22 号构建 F₂、RIL 和次级渐渗群体等进行纤维品质 QTL 的定位,获得一些优异主效 QTL 位点。Shi 等^[31]利用陆地棉 CCRI36 与海岛棉 Hai1 构建 4 个回交世代群体(BC₁F₁、BC₁S₁、BC₂F₁ 和 BC₃F₀),鉴定到 23 个稳定的 QTLs,为深入解析纤维品质和产量性状的遗传基础提供了帮助。

本研究利用尚未报道的具有海岛棉渐渗片段的优异种质 Sealand (Se) 和高产的鲁棉研 37 号 (L37) 为亲本, 组配遗传群体, 进行 QTL 定位, 挖掘其优异基因资源, 鉴定控制优异纤维品质性状和衣分的关键基因, 为后续纤维品质性状和衣分的精细定位及分子标记辅助选择育种奠定基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料

本研究以陆地棉鲁棉研 37 号 (L37) 为母本、Sealand (Se) 为父本, 构建 F_2 群体。于 2018 年 4 月 30 日在山东棉花研究中心临清试验站种植亲本、 F_1 和 F_2 群体, 按照常规的生产方式进行田间管理。其中 L37 是山东棉花研究中心于 2009 年通过山东省审定、2015 年苏丹国家审定和 2017 年河北省审定且目前是黄河流域大面积推广的主栽品种, 衣分高, 结铃性和抗逆性强; Se 是含有海岛棉优异渐渗片段的优异种质系, 本课题组经过 5 年 10 代 (海南自交代) 的连续自交纯合, 目前是纯度较高的优异纤维种质系。

1.2 纤维品质性状和衣分的测定及数据分析

2018 年 10 月按单株收取各材料的成熟棉花纤维, 每个单株取 8 个中部内围铃, 并分别称取纤维样品的籽棉和皮棉重量, 计算衣分。同时, 每份纤维样品取 20 g 棉样送至农业部棉花品质监督检验测试中心 (中国农业科学院棉花研究所) 进行纤维品质测定 (利用 HVI900 测定), 包括 5 个与纤维品质相关的性状指标: 纤维上半部平均长度、断裂比强度、马克隆值、整齐度指数和伸长率。纤维品质和衣分表型性状的描述统计和相关性分析分别采用 SPSS 和 R 语言 psych 包中的 describe 函数及 PerformanceAnalytics 包的 chart.Correlation 函数进行计算和绘图。

1.3 DNA 提取及 SSR 分子标记的检测

用改良后的 CTAB 法^[32]对亲本、 F_1 和 F_2 群体的棉花单株叶片进行基因组 DNA 提取。选用 9628 对引物对 2 个亲本进行多态性检测, 部分引物序列从网站 <http://www.cottonmarker.org/> 下载; 编号为 Indel 的为实验室开发的 InDel 标记。筛选获得 320 对多态性引物, 多态率为 3.32%。用筛选出的多态性引物对 F_2 群体单株进行 DNA 扩增检测 (F_2 大群体为 2106 株, 其中 372 个单株用于初步定位)。引物由上海生物工程股份有限公司合成, DNA 的检

测采用 PAGE 电泳和银染的方法^[33]。

1.4 遗传连锁图谱构建及 QTL 定位

利用 JionMap 4.0 软件进行标记的遗传连锁分析, 构建遗传连锁图谱, 其中 LOD 值取 6.5, 步长为 0.5 cM, 采用 Kosambi 的作图函数作图^[34]。利用 WinQTLCart 2.5 软件 (<http://statgen.ncsu.edu/qtlcart/WQTLCart.htm>) 对各性状数据结合构建的遗传连锁图谱进行复合区间作图 (CIM, composite interval mapping) 分析, 步长为 1.0, 置换次数为 1000。使用 Map Chart 2.2^[35] 软件绘制含 QTL 分布的连锁图谱。QTL 以 q+ 性状名称英文缩写 + 染色体 + 同一染色体上控制该性状 QTL 的顺序编号。如: *qFL-A3-1* 表示在 A3 染色体上控制纤维长度的第 1 个 QTL^[36]。部分 QTL 区间内基因采用 GO 富集分析和 KEGG 富集分析。

2 结果与分析

2.1 纤维品质性状及衣分的表型分析

分别用 SPSS 和 R 语言软件对 L37、Se 两亲本和 F_2 群体的 6 个性状 (纤维上半部平均长度、断裂比强度、马克隆值、整齐度指数、伸长率和衣分) 进行了 T 检验和描述性统计 (表 1)。亲本 L37 和 Se 的纤维品质性状 (纤维上半部平均长度、断裂比强度和马克隆值) 和衣分存在极显著差异。 F_2 群体的偏度绝对值均小于 1.0, 基本符合正态分布, 可用于 QTL 定位研究。

2.2 表型相关性分析

利用 R 语言 PerformanceAnalytics 包的 chart.Correlation 函数对群体表型数据进行相关性分析发现, 衣分与纤维上半部平均长度、断裂比强度、整齐度指数和伸长率均存在极显著负相关; 纤维上半部平均长度除与马克隆值存在显著负相关, 与断裂比强度、整齐度指数和伸长率均存在显著正相关; 断裂比强度与马克隆值存在负相关, 与整齐度指数和伸长率存在极显著正相关; 马克隆值与整齐度指数和伸长率存在极显著正相关; 整齐度指数与伸长率存在极显著正相关 (表 2)。

2.3 标记筛选和群体全基因组扫描

利用 320 对在亲本中具有多态性的引物扩增 F_2 群体的 372 个单株, 其中 273 对引物在群体检测中的条带较为清晰, 其中 2 对引物分别产生 2 个位点, 1 对引物扩增到 3 个位点, 最终获得了 277 个多态性位点。

表 1 亲本和 F₂ 群体的纤维品质性状及衣分数据的基本特征及正态检验
Table 1 Basic traits and normality test of fiber quality and lint percentage data of the parents and F₂ population

性状 Trait	L37	Se	F ₂ 群体 F ₂ population						
			平均值 ± 标准差	最小值	最大值	值域	偏度	峰度	标准误差
			Mean ± SD	Min.	Max.	Range	Skew.	Kurt.	Standard error
纤维上半部平均长度 (mm) FL	27.30 ± 0.39	34.30 ± 0.67**	30.74 ± 1.31	27.20	34.40	7.20	0.13	0.00	0.07
断裂比强度 (cN/tex) FS	30.10 ± 1.18	37.56 ± 1.41**	33.78 ± 2.56	25.80	40.70	14.90	-0.01	-0.37	0.13
马克隆值 FM	6.04 ± 0.17	4.20 ± 0.17**	5.14 ± 0.47	3.90	6.10	2.20	-0.45	-0.42	0.02
整齐度指数 (%) FU	84.66 ± 1.23	83.06 ± 1.22	84.96 ± 1.17	81.50	87.60	6.10	-0.41	-0.10	0.06
伸长率 (%) FE	6.76 ± 0.05	6.84 ± 0.06	6.80 ± 0.07	6.60	7.00	0.40	-0.38	0.31	0.00
衣分 (%) LP	43.20 ± 1.24	29.46 ± 1.35**	38.00 ± 0.03	25.00	45.00	20.00	-0.73	2.15	0.00

* 和 ** 分别表示在 0.05 和 0.01 水平存在显著性差异,下同
* and **: Significance with the probability levels of 0.05 and 0.01, respectively. FL: fiber upper half length, FS: fiber strength, FM: fiber micronaire, FU: fiber uniformity, FE: fiber elongation, LP: lint percentage, the same as below

表 2 陆地棉 (L37 × Se) F₂ 群体中 5 个纤维品质性状和衣分的相关系数
Table 2 Correlation coefficients of five fiber quality traits and lint percentage in upland cotton (L37 × Se) F₂ population

相关系数 Correlation coefficients	衣分 LP	纤维上半部平均长度 FL	断裂比强度 FS	马克隆值 FM	整齐度指数 FU
纤维上半部平均长度 FL	-0.47***				
断裂比强度 FS	-0.45***	0.63***			
马克隆值 FM	-0.10	-0.12*	-0.06		
整齐度指数 FU	-0.15**	0.11*	0.35***	0.33***	
伸长率 FE	-0.46***	0.67***	0.75***	0.26***	0.40***

***: P<0.001

2.4 遗传连锁图谱的构建

连锁图谱中共有 248 个标记位点连锁,不均匀地分布在 26 条染色体上,每条染色体包含 2~26 个标记位点,平均每条染色体 9.54 个标记位点。构建的连锁图谱覆盖 2347.63 cM,占棉花基因组^[37]的 52.76%,平均每条染色体覆盖 90.29 cM,标记间平

均距离 9.50 cM(表 3、图 1)。

对多态性位点的群体带型进行卡方检验,结果显示有 32 个位点表现偏分离,约为总标记数的 12.90%。在连锁群的 32 个偏分离标记中,各个连锁群中偏分离标记的数目和频率均不相同。

表 3 标记连锁图的各个连锁群的基本特征
Table 3 Basic features of each linkage group in the linkage graph

染色体 Chromosome	覆盖区域 (cM) Total distance	多态位点数目 Number of polymorphic loci	标记间平均 距离 (cM) Average distance	覆盖基因组 (%) Overlay genome	偏分离 标记数 SDM number	偏分离率 (%) Percentage of SDMs
A1	55.99	5	14.00	1.26	1	50.00
A2	78.77	8	11.25	1.77	1	12.50
A3	103.66	9	12.96	2.33	0	0.00
A4	88.56	3	44.28	1.99	1	33.33
A5	154.38	14	11.88	3.47	0	0.00
A6	11.30	2	11.30	0.25	0	0.00
A7	124.20	26	4.97	2.79	2	37.68
A8	6.42	8	0.92	0.14	0	0.00
A9	30.09	4	10.03	0.68	0	0.00
A10	45.68	2	45.68	1.03	0	0.00
A11	12.38	5	3.10	0.28	0	0.00
A12	87.17	9	10.90	1.96	3	83.33
A13	89.63	6	17.93	2.01	1	16.67
D1	123.96	9	15.50	2.79	3	33.33
D2	85.85	9	10.73	1.93	1	20.00
D3	46.85	3	23.43	1.05	0	0.00
D4	141.10	6	28.22	3.17	1	33.33

表 3(续)

染色体 Chromosome	覆盖区域 (cM) Total distance	多态位点数目 Number of polymorphic loci	标记间平均 距离(cM) Average distance	覆盖基因组(%) Overlay genome	偏分离 标记数 SDM number	偏分离率(%) Percentage of SDMs
D5	190.25	19	10.57	4.28	4	25.00
D6	73.55	14	5.66	1.65	4	40.00
D7	24.53	7	4.09	0.55	0	0.00
D8	66.32	8	9.47	1.49	0	0.00
D9	170.94	21	8.55	3.84	5	26.32
D10	217.80	19	12.10	4.89	3	32.05
D11	53.44	8	7.63	1.20	0	0.00
D12	103.01	12	9.36	2.31	1	10.00
D13	161.80	12	14.71	3.64	1	11.11
平均 Mean	90.29	9.54	9.50	2.03	1.23	
合计 Total	2347.63	248		52.76	32	

2.5 纤维品质性状及衣分的 QTL 定位

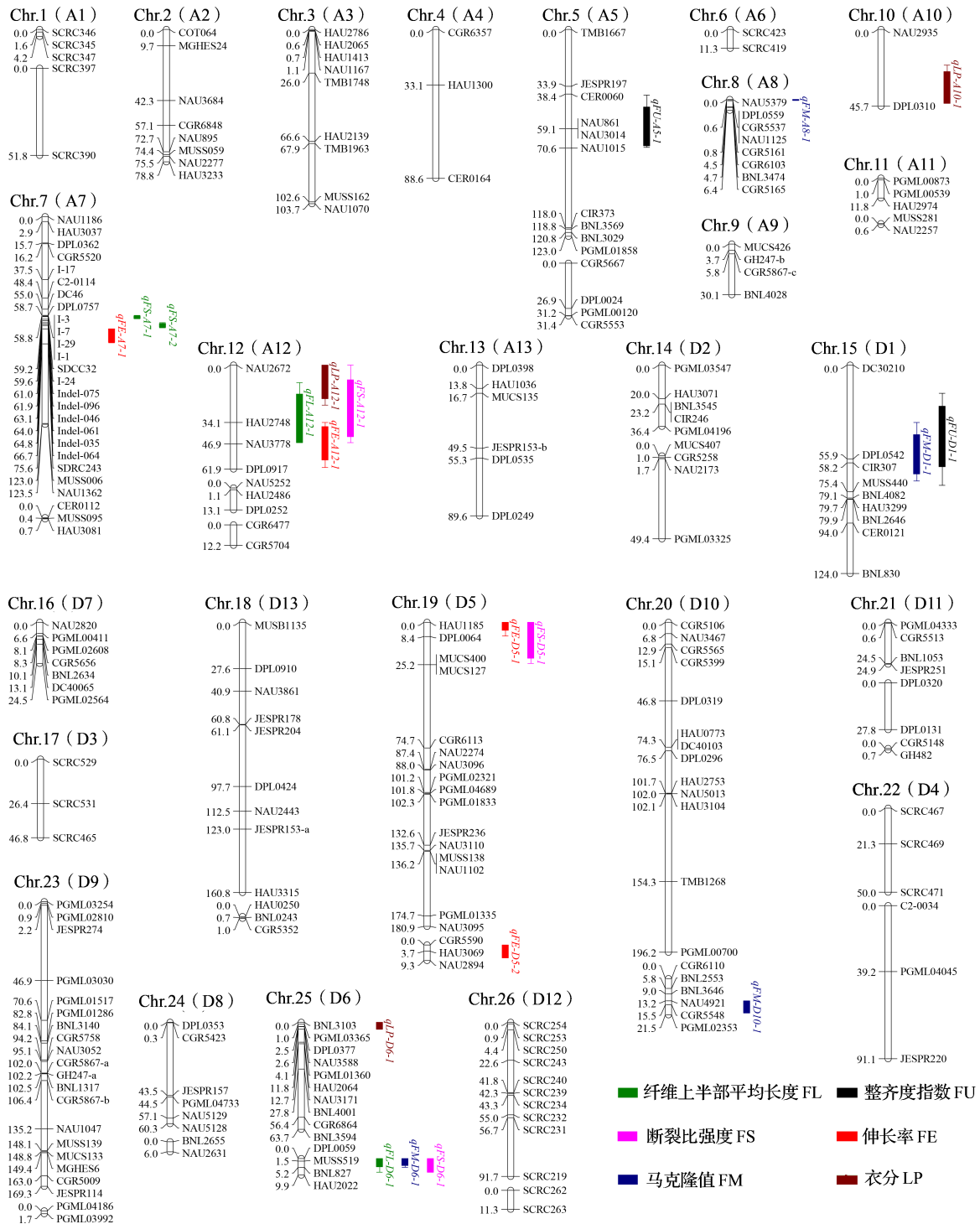
利用 F₂ 群体的基因型数据和表型数据,通过 CIM 法对棉花纤维品质性状和衣分进行 QTL 定位分析,共检测到 20 个 QTLs,分布在 9 条染色体上,主要集中在 Chr.7、Chr.12、Chr.19 和 Chr.25 上(表 4、图 1)。

这 20 个 QTLs 中,3 个 QTLs 与衣分相关: *qLP-A10-1*、*qLP-A12-1* 和 *qLP-D6-1*,解释表型变异率分别为 16.82%、16.55% 和 5.92%;2 个 QTLs 与纤维上半部平均长度相关: *qFL-A12-1* 和 *qFL-D6-1*,解释表型变异率分别为 5.50% 和 6.76%;5 个 QTLs 与断裂比强度相关: *qFS-A7-1*、*qFS-A7-2*、

qFS-A12-1、*qFS-D5-1* 和 *qFS-D6-1*,解释表型变异率分别为 12.20%、11.19%、9.31%、4.29% 和 4.54%;4 个 QTLs 与马克隆值相关: *qFM-D1-1*、*qFM-A8-1*、*qFM-D10-1* 和 *qFM-D6-1*,解释表型变异率分别为 8.49%、6.70%、3.50% 和 6.14%;2 个 QTLs 与整齐度指数相关: *qFU-D1-1* 和 *qFU-A5-1*,解释表型变异率分别为 14.04% 和 4.96%;4 个 QTLs 与伸长率相关: *qFE-A7-1*、*qFE-D5-1*、*qFE-D5-2* 和 *qFE-A12-1*,解释表型变异率分别为 7.30%、4.32%、5.18% 和 7.56%。其中与纤维上半部平均长度、断裂比强度和伸长率相关的 11 个增效基因来源于 Se,其余 9 个增效基因来源于 L37。

表 4 F₂ 群体纤维品质性状和衣分的 QTLTable 4 QTLs for fiber quality traits and lint percentage in F₂ population

性状 Trait	QTL	染色体 Chromosome	位置(cM) Position	最近标记 Nearest marker	加性效应 Additive effect	表型变异率(%) Phenotypic variation rate	LOD
纤维上半部平均长度 FL	<i>qFL-A12-1</i>	Chr.12	38.10	HAU2748	-0.38	5.50	4.52
	<i>qFL-D6-1</i>	Chr.25	1.50	MUSS519	-0.49	6.76	6.11
断裂比强度 FS	<i>qFS-A7-1</i>	Chr.7	59.20	SDCC32	-1.88	12.20	12.73
	<i>qFS-A7-2</i>	Chr.7	64.00	Indel-061	-1.80	11.19	11.60
	<i>qFS-A12-1</i>	Chr.12	22.00	HAU2748	-1.10	9.31	5.23
	<i>qFS-D5-1</i>	Chr.19	7.00	DPL0064	-0.72	4.29	4.31
	<i>qFS-D6-1</i>	Chr.25	5.20	BNL827	-0.75	4.54	4.10
马克隆值 FM	<i>qFM-A8-1</i>	Chr.8	0.00	NAU5379	0.17	6.70	6.50
	<i>qFM-D1-1</i>	Chr.15	55.90	DPL0542	0.19	8.49	8.12
	<i>qFM-D10-1</i>	Chr.20	19.50	PGML02353	0.12	3.50	3.07
	<i>qFM-D6-1</i>	Chr.25	0.00	DPL0059	0.16	6.14	5.59
整齐度指数 FU	<i>qFU-A5-1</i>	Chr.5	62.10	NAU3014	0.24	4.96	3.88
	<i>qFU-D1-1</i>	Chr.15	35.00	DPL0542	0.50	14.04	3.26
伸长率 FE	<i>qFE-A7-1</i>	Chr.7	71.70	SDRC243	-0.04	7.30	5.99
	<i>qFE-A12-1</i>	Chr.12	42.10	HAU3778	-0.03	7.56	5.20
	<i>qFE-D5-1</i>	Chr.19	0.00	HAU1185	-0.02	4.32	4.17
	<i>qFE-D5-2</i>	Chr.19	3.70	HAU3069	-0.02	5.18	4.60
衣分 LP	<i>qLP-A10-1</i>	Chr.10	34.00	DPL0310	1.40	16.82	9.73
	<i>qLP-A12-1</i>	Chr.12	11.00	NAU2672	1.37	16.55	11.12
	<i>qLP-D6-1</i>	Chr.25	2.70	NAU3588	0.86	5.92	6.25

图1 来自陆地棉 (L37 × Se) F₂ 群体的控制纤维品质性状和衣分的遗传图谱和 QTL 分布图Fig.1 The genetic map and QTL controlling fiber quality traits and lint percentage of upland cotton (L37 × Se) F₂ population

2.6 QTL 簇的分布和候选基因的预测及比较分析

QTL 簇是指在对一个或多个性状进行 QTL 定位时,在相同或相近的位置可以检测到多个 QTLs,表现为成簇分布^[38]。本研究鉴定得到 2 个 QTL 簇,包含 7 个 QTLs,分别为 C12-cluster (*qFL-A12-1*、*qFS-A12-1*、*qFE-A12-1* 和 *qLP-A12-1*)

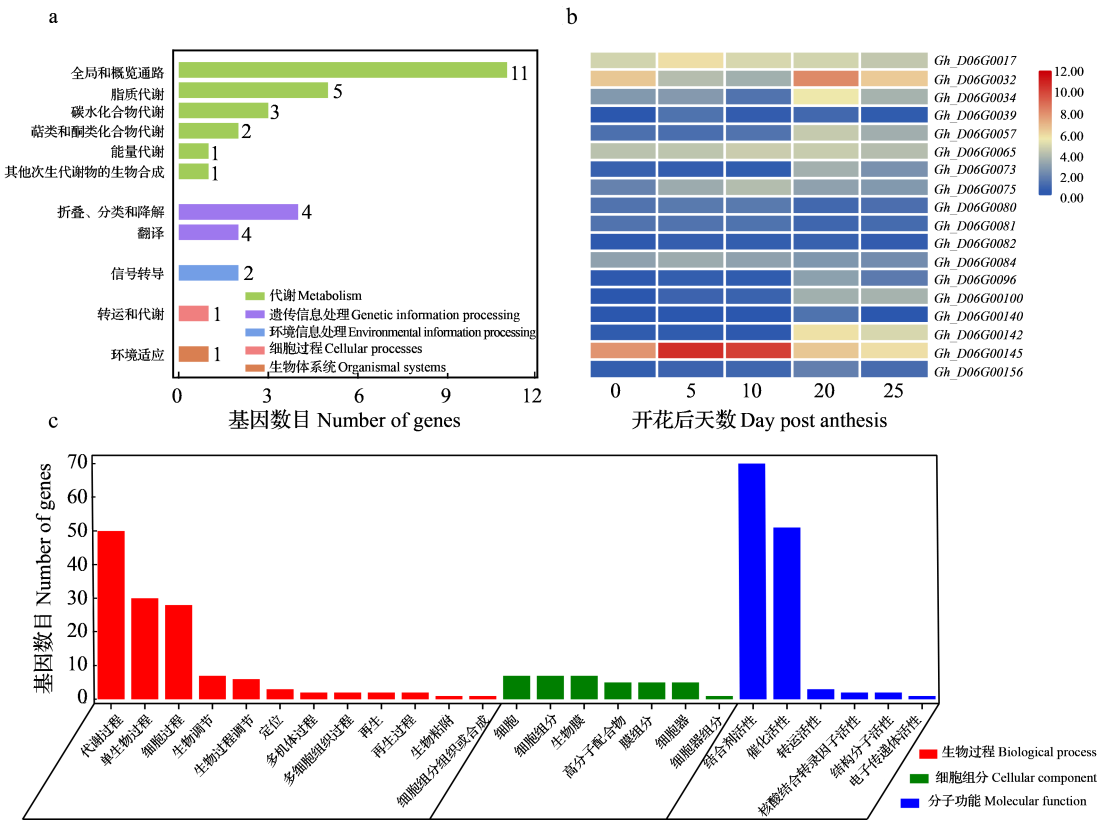
和 C25-cluster (*qFL-D6-1*、*qFS-D6-1* 和 *qFM-D6-1*) (图 1、表 5)。Chr.25 染色体上存在一个较小区间 (8.2 cM) 的 QTL 簇,包含 3 个 QTLs,分别为 *qFL-D6-1*、*qFS-D6-1* 和 *qFM-D6-1*,解释表型变异率分别为 6.76%、4.54% 和 6.14%。通过与 TM-1 基因组比对,在该区间内鉴定到 148 个候选基因。

对 QTL 簇中的 148 个候选基因进行 GO 富集分析和 KEGG 富集分析。GO 富集分析结果显示,生物过程包含的 GO 功能分类最多,共 12 种,多数基因与代谢过程、生物过程和细胞过程相关;在细胞组分中,注释到的基因多数定位于细胞膜上;分子功能中,大部分基因编码蛋白酶,具有催化功能(图 2a)。KEGG 分析结果表明,多数基因参与次生

代谢产物的生物合成、代谢途径、信号转导等过程(图 2c)。基于 TM-1 的转录组数据,挑选了 18 个在纤维发育时期优势表达的基因做热图分析(图 2b),结合 GO 富集和 KEGG 分析结果,推测 *Gh_D06G0039* 和 *Gh_D06G0145* 可能参与纤维细胞的伸长过程,*Gh_D06G0142* 可能与纤维的次生壁增厚有关。

表 5 鉴定的 QTL 簇
Table 5 Distribution of QTL clusters

QTL 簇名称	相邻标记	性状	染色体上位置 (cM)	QTL 数目	QTL 名称
QTL cluster name	Adjacent marker	Traits	Position on chromosome	Number of QTLs	Name of QTLs
C12-cluster	HAU2672-DPL0917	FL+FS+FE+LP	0~60.90	4	<i>qFL-A12-1</i> ; <i>qFS-A12-1</i> ; <i>qFE-A12-1</i> ; <i>qLP-A12-1</i>
C25-cluster	DPL0059-HAU2022	FL+FS+FM	0~8.20	3	<i>qFL-D6-1</i> ; <i>qFS-D6-1</i> ; <i>qFM-D6-1</i>



a: KEGG 富集分析; b: 热图; c: GO 富集分析
a: KEGG pathway annotation, b: Heatmap, c: GO terms
图 2 25 号染色体 QTL 簇区间基因的功能和表达分析

Fig.2 Function and expression analysis of QTL cluster interval gene on chromosome 25

3 讨论

3.1 稳定 QTL 的鉴定

棉花纤维品质和产量性状的 QTL 定位研究是当前棉花分子育种的热点之一,为纤维品质

和产量性状的同步改良提供了有利帮助^[39]。因此,稳定 QTL 的鉴定对于利用分子标记辅助选择同步改良纤维品质和产量至关重要。利用陆地棉种内或陆地棉和海岛棉种间杂交构建遗传群体进行 QTL 定位已有很多研究报道^[40],

且这些 QTLs 在多条染色体上均有分布。陆地棉遗传背景下来源于野生棉毛棉 (*Gossypium tomentosum* Nutt. ex Seem.)^[41]、海岛棉 Pima S-6^[42] 和海岛棉 Ashimouni^[28] 等改良棉花纤维品质的优异渐渗位点及 QTL 被鉴定出来,但在不同的群体中能够重复检测到的 QTL 相对较少。本研究利用具有海岛棉渐渗片段的陆地棉优异种质 Se 为父本与转基因抗虫棉 L37 杂交构建 F₂ 分离群体,进行纤维品质性状和衣分的 QTL 定位研究,分别检测到 17 个和 3 个与纤维品质性状和衣分相关的 QTLs (表 4、图 1)。利用不同的遗传群体或者同一群体在不同环境鉴定得到相同的 QTL 为稳定 QTL。本研究鉴定得到的 2 个断裂比强度 QTLs (*qFS-A7-1* 和 *qFS-A7-2*),解释表型变异率分别为 12.20% 和 11.19%,其中 *qFS-A7-1* 与 Chen 等^[30] 报道的 *qFS-C7-1* 和 Fang 等^[43] 报道的 *qFS07.1* 为相同 QTL,与 Dong 等^[44] 利用 80K 芯片进行 GWAS 分析得到的 SNP 位点 TM21111 为相同区域,表明该 QTL 是一个稳定的 QTL,为后续候选基因的克隆及纤维断裂比强度的遗传改良提供理论支撑。

3.2 QTL 簇及 QTL 热点的分布

QTL 簇 (QTL cluster) 是指在对一个或多个性状进行 QTL 定位时,在相同或相近的位置可以检测到多个 QTLs,表现为成簇分布;QTL 热点区域 (QTL hotspot) 是指利用一致性图谱对不同定位群体相同性状 QTL 进行整合,发现一些相同 QTL 聚集在相同基因区域,这些区域称为该性状 QTL 热点区域。QTL 成簇分布及 QTL 热点区域已经在棉花^[40,45]、辣椒^[46] 和 水稻^[47] 等作物中被报道。本研究利用 (L37 × Se) F₂ 分离群体进行 QTL 定位时,鉴定得到 2 个 QTL 簇,包含 7 个 QTLs,分别为 C12-cluster (*qFL-A12-1*、*qFS-A12-1*、*qFE-A12-1* 和 *qLP-A12-1*) 和 C25-cluster (*qFL-D6-1*、*qFS-D6-1* 和 *qFM-D6-1*) (表 5、图 1)。QTL 簇 C25-cluster 控制纤维上半部平均长度、断裂比强度和马克隆值,与 Zhang 等^[48] 报道一致。与 Said 等^[40,49] 比较分析发现,在 Chr.12 和 Chr.25 染色体上均存在 QTL 簇,在 Chr.12 染色体上存在纤维上半部平均长度 (FL)、马克隆值 (FM) 和整齐度指数 (FU) 的热点区域,与本研所得结果一致。这种现象表明,控制不同农艺性状的基因可能紧密连锁或一因多效。这些紧密连锁的标记可根据育种目的应用于分子标记辅助育种。QTL 簇 C25-cluster (8.2 cM) 包含 3 个 QTLs,分别为 *qFL-D6-1*、*qFS-D6-1* 和 *qFM-D6-1*,

通过与陆地棉 TM-1 基因组^[1] 比对,在该区域内获得 148 个基因,结合 GO 富集和 KEGG 分析发现 (图 2a、图 2c): *Gh_D06G0039* 编码合成磷酸腺苷转移酶,开花后 5d,在纤维发育中表达较高,可能与纤维的伸长有关 (图 2b); *Gh_D06G0145* 编码非特异性脂质转运类蛋白,开花后 5d 和 10d,在纤维发育中表达较高,可能与纤维的伸长相关 (图 2b); *Gh_D06G0142* 编码木聚糖 α-葡萄糖醛酸基转移酶,开花后 20 d 和 25 d,在纤维发育中表达较高,可能与纤维的次生壁增厚有关 (图 2b)。这 3 个基因在纤维发育过程中的功能尚有待进一步验证。

3.3 海岛棉优异渐渗位点的深入挖掘

陆地棉 (*G. hirsutum* L.) 因其产量高,适应性强而主导当前世界棉花生产,但纤维品质尚不能满足现代纺织技术飞速发展的需求,因此长期以来纤维品质一直是棉花遗传改良的重要目标。而陆地棉的一些近缘栽培种或野生种 (种系),尤其是异源四倍体的海岛棉 (*G. barbadense* L.) 基因组中蕴含着优异纤维基因。如何将这些优异基因引入产量高、适应性广的陆地棉,一直是棉花基础研究和育种工作者努力追求的目标。Xu 等^[42] 利用含有海岛棉 Pima S-6 渐渗片段的近等基因系与陆地棉回交构建 BC₄F₂ 群体,对 QTL (*qFL-chr1*) 进行了精细定位,寻找与纤维长度相关的候选基因;付央等^[50] 利用含有海岛棉 3-79 第 18 染色体的置换系材料 (Sub18) 与陆地棉标准系 (TM-1) 构建 BC₂F₄ 群体进行 QTL 定位,鉴定出断裂比强度 (*qFS-C18-1*)、整齐度指数 (*qFU-C18-1*)、马克隆值 (*qFMi-C18-1*)、成熟度 (*qFma-C18-1*)、皮棉重 (*qLW-C18-1*)、籽指 (*qSI-C18-1*) 和衣分 (*qLP-C18-1*) 7 个加性 QTLs 和 5 个上位性效应 QTLs。本实验室前期利用含有海岛棉 Ashimouni 渐渗位点的鲁原 343 与鲁棉研 22 号组配群体进行 QTL 定位,分别鉴定得到 67 个和 37 个与纤维品质和产量相关的 QTLs;结合简化基因组测序和重测序分析进行优异位点的深入挖掘,结合陆地棉 (TM-1) 基因组^[1] 测序,在稳定 QTL 区鉴定得到 3 个与纤维长度相关的候选基因,3 个与衣分相关的候选基因,该研究对与纤维相关性状形成的遗传基础的全面解析和克隆与纤维发育相关的基因以及棉花分子标记辅助的遗传改良提供有帮助^[13]。本研究利用含有海岛棉渐渗位点的陆地棉优异种质 Se (纤维上半部平均长度为 34.30 mm,断裂比强度为 37.56 cN/tex,马克隆值为 4.2) 为亲本组配 F₂ 遗传群体进行纤维品质性状和衣分相关

的 QTL 定位研究,分别鉴定得到 17 个和 3 个与纤维品质和衣分相关的 QTLs,其中 *qFS-A7-1* 与前人报道^[30, 43-44]的 QTL 基本在相同区域,且鉴定得到 2 个 QTL 簇,这为后续 QTL 克隆提供理论支撑。这些结果目前只是利用 F₂ 群体进行 QTL 定位研究得到,后续正在开展构建 F_{2:3}、RIL、目标染色体片段置换系和次级渐渗群体进行验证。因此本研究得到的初步结果可以为后续相关候选基因的筛选和验证提供参考。

参考文献

- [1] Zhang T Z, Hu Y, Jiang W K, Fang L, Guan X Y, Chen J D, Zhang J B, Saski C A, Scheffler B E, Stelly D M, Hulse-Kemp A M, Wan Q, Liu B L, Liu C X, Wang S, Pan M Q, Wang Y K, Wang D W, Ye W X, Chang L J, Zhang W P, Song Q X, Kirkbride R C, Chen X Y, Dennis E, Llewellyn D J, Peterson D G, Thaxton P, Jones D C, Wang Q, Xu X Y, Zhang H, Wu H T, Zhou L, Mei G F, Chen S Q, Tian Y, Xiang D, Li X H, Ding J, Zuo Q Y, Tao L N, Liu Y C, Li J, Lin Y, Hui Y Y, Cao Z S, Cai C P, Zhu X F, Jiang Z, Zhou B L, Guo W Z, Li R Q, Chen Z J. Sequencing of allotetraploid cotton (*Gossypium hirsutum* L. acc. TM-1) provides a resource for fiber improvement. *Nature Biotechnology*, 2015, 33 (5): 531-537
- [2] Hu Y, Chen J D, Fang L, Zhang Z Y, Ma W, Niu Y C, Ju L Z, Deng J Q, Zhao T, Lian J M, Baruch K, Fang D, Liu X, Ruan Y L, Rahman M, Lei H J, Wang K, Wang Q, Wu H T, Mei G F, Zang Y H, Han Z G, Xu C Y, Shen W J, Yang D F, Si Z F, Dai F, Zou L F, Huang F, Bai Y L, Zhang Y G, Brodt A, Ben-Hamo H, Zhu X F, Zhou B L, Guan X Y, Zhu S J, Chen X Y. *Gossypium barbadense* and *Gossypium hirsutum* genomes provide insights into the origin and evolution of allotetraploid cotton. *Nature Genetics*, 2015, 51: 739-748
- [3] Wang F R, Zhang C Y, Liu G D, Chen Y, Zhang J X, Qiao Q H, Yuan Z C, Fan S J, Zhang J. Phenotypic variation analysis and QTL mapping for cotton (*Gossypium hirsutum* L.) fiber quality grown in different cotton-producing regions. *Euphytica*, 2016, 211 (2): 169-183
- [4] Fedak G. Molecular aids for integration of alien chromatin through wide crosses. *Genome*, 1999, 42 (42): 584-591
- [5] Li F G, Fan G Y, Lu C R, Xiao G H, Zou C S, Kohel R J, Ma Z, Shang H H, Ma X F, Wu J Y, Liang X M, Huang G, Percy R G, Liu K, Yang W H, Chen W B, Du X M, Shi C C, Yuan Y L, Ye W W, Liu X, Zhang X Y, Liu W Q, Wei H L, Wei S J, Huang G D, Zhang X L, Zhu S J, Zhang H, Sun F M, Wang X F, Liang J, Wang J H, He Q, Huang L H, Wang J, Cui J J, Song G L, Wang K B, Xu X, Yu J Z, Zhu Y X, Yu S X. Genome sequence of cultivated Upland cotton (*Gossypium hirsutum* TM-1) provides insights into genome evolution. *Nature Biotechnology*, 2015, 33 (5): 524-530
- [6] Liu X, Zhao B, Zheng H J, Hu Y, Lu G, Yang C Q, Chen J D, Chen J J, Chen D Y, Zhang L, Zhou Y, Wang L J, Guo W Z, Bai Y L, Ruan J X, Shanguan X X, Mao Y B, Shan C M, Jiang J P, Zhu Y Q, Jin L, Kang H, Chen S T, He X L, Wang R, Wang Y Z, Chen J, Wang L J, Yu S T, Wang B Y, Wei J, Song S C, Lu X Y, Gao Z C, Gu W Y, Deng X, Ma D, Wang S, Liang W H, Fang L, Cai C P, Zhu X F, Zhou B L, Chen Z J, Xu S H, Zhang Y G, Wang S Y, Zhang T Z, Zhao G P, Chen X Y. *Gossypium barbadense* genome sequence provides insight into the evolution of extra-long staple fiber and specialized metabolites. *Scientific Reports*, 2015, 5 (1): 14139
- [7] Yuan D J, Tang Z H, Wang M J, Gao W H, Tu L L, Jin X, Chen L L, He Y H, Zhang L, Zhu L F, Li Y, Liang Q Q, Lin Z X, Yang X Y, Liu N, Jin S X, Lei Y, Ding Y H, Li G L, Ruan X A, Ruan Y J, Zhang X L. The genome sequence of Sea-Island cotton (*Gossypium barbadense*) provides insights into the allopolyploidization and development of superior spinnable fibres. *Scientific Reports*, 2016, 5 (1): 17662
- [8] Li F G, Fan G Y, Wang K B, Sun F M, Yuan Y L, Song G L, Li Q, Ma Z Y, Lu C R, Zou C S, Chen W B, Liang X M, Shang H H, Liu W Q, Shi C C, Xiao G H, Gou C Y, Ye W W, Xu X, Zhang X Y, Wei H L, Li Z F, Zhang G Y, Wang J Y, Liu K, Kohel R J, Percy R G, Yu J Z, Zhu Y X, Wang J, Yu S X. Genome sequence of the cultivated cotton *Gossypium arboreum*. *Nature Genetics*, 2014, 46 (6): 567-572
- [9] Wang K B, Wang Z W, Li F G, Ye W W, Wang J Y, Song G L, Yue Z, Cong L, Shang H H, Zhu S L, Zou C S, Li Q, Yuan Y L, Lu C R, Wei H L, Gou C Y, Zheng Z Q, Yin Y, Zhang X Y, Liu K, Wang B, Song C, Shi N, Kohel R J, Percy R G, Yu J Z, Zhu Y X, Wang J, Yu S X. The draft genome of a diploid cotton *Gossypium raimondii*. *Nature Genetics*, 2012, 44 (10): 1098-1103
- [10] Paterson A H, Wendel J F, Gundlach H, Guo H, Jenkins J, Jin D C, Llewellyn D, Showmaker K C, Shu S Q, Udall J, Yoo M J, Byers R, Chen W, Doron-Faigenboim A, Duke M V, Gong L, Grimwood J, Grover C, Grupp K, Hu G J, Lee T, Li J P, Lin L F, Liu T, Marler B S, Page J T, Roberts A W, Romanel E, Sanders W S, Szadkowski E, Tan X, Tang H B, Xu C M, Wang J P, Wang Z N, Zhang D, Zhang L, Ashrafi H, Bedon F, Bowers J E, Brubaker C L, Chee P W, Das S, Gingle A R, Haigler C H, Harker D, Hoffmann L V, Hovav R, Jones D C, Lemke C, Mansoor S, Rahman M, Rainville L N, Rambani A, Reddy U K, Rong J K, Saranga Y, Scheffler B E, Scheffler J A, Stelly D M, Triplett B A, Deynze A V, Vaslin M F S, Waghmare V N, Walford S A, Wright R J, Zaki E A, Zhang T Z, Dennis E S, Mayer K F X, Peterson D G, Rokhsar D S, Wang X Y, Schmutz J. Repeated polyploidization of *Gossypium* genomes and the evolution of spinnable cotton fibres. *Nature*, 2012, 492 (7429): 423-427
- [11] Wang S, Chen J D, Zhang W P, Hu Y, Chang L J, Fang L, Wang Q, Lv F, Wu H T, Si Z F, Chen S Q, Cai C P, Zhu X F, Zhou B L, Guo W Z, Zhang T Z. Sequence-based ultra-dense genetic and physical maps reveal structural variations of allopolyploid cotton genomes. *Genome Biology*, 2015, 16: 108
- [12] Zhao B, Cao J F, Hu G J, Chen Z W, Wang L Y, Shanguan X X, Wang L J, Mao Y B, Zhang T Z, Wendel J F, Chen X Y. Core *cis*-element variation confers subgenome-biased expression of a transcription factor that functions in cotton fiber elongation. *New Phytologist*, 2018, 218 (3): 1061-1075
- [13] Wang F R, Zhang J X, Chen Y, Zhang C Y, Gong J W, Song Z Q, Zhou J, Wang J J, Zhao C J, Jiao M J, Liu A Y, Du Z

- H, Yuan Y L, Fan S J, Zhang J. Identification of candidate genes for key fibre-related QTLs and derivation of favourable alleles in *Gossypium hirsutum* recombinant inbred lines with *G. barbadense* introgressions. *Plant Biotechnology Journal*, 2020, 18(3): 707-720
- [14] Ma L L, Zhao Y P, Wang Y M, Shang L G, Hua J P. QTLs analysis and validation for fiber quality traits using maternal backcross population in upland cotton. *Front Plant Science*, 2017, 8: 2168
- [15] Diouf L, Magwanga R O, Gong W F, He S, Pan Z, Jia Y H, Kirungu J N, Du X. QTL mapping of fiber quality and yield-related traits in an intra-specific upland cotton using genotype by sequencing (GBS). *International Journal of Molecular Sciences*, 2018, 19(2): 441
- [16] Dong C G, Wang J, Yu Y, Li B C, Chen Q J. Association mapping and favourable QTL alleles for fibre quality traits in Upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *Journal of Genetics*, 2018, 97(1): 1-12
- [17] 李超, 李志坤, 谷洪深, 杨君, 柯会锋, 吴立强, 王国宁, 张艳, 吴金华, 张桂寅, 阎媛媛, 马峙英, 王省芬. 海岛棉 CSSLs 分子评价及纤维品质、产量性状 QTL 定位. *作物学报*, 2018, 44(8): 1114-1126
- Li C, Li Z K, Gu Q S, Yang J, Ke H F, Wu L Q, Wang G N, Zhang Y, Wu J H, Zhang G Y, Yan Y Y, Ma Z Y, Wang X F. Molecular evaluation for chromosome segment substitution lines of *Gossypium barbadense* and QTL mapping for fiber quality and yield. *Acta Agronomica Sinica*, 2018, 44(8): 1114-1126
- [18] Huang C, Shen C, Wen T W, Gao B, Zhu De, Li X F, Ahmed M M, Li D G, Lin Z X. SSR-based association mapping of fiber quality in upland cotton using an eight-way MAGIC population. *Molecular Genetics and Genomics*, 2018, 293(8): 1-13
- [19] 王娟, 董承光, 刘丽, 孔宪辉, 王旭文, 余渝. 陆地棉主要产量相关性状的 SSR 标记关联分析. *植物遗传资源学报*, 2017, 18(4): 720-727
- Wang J, Dong C G, Liu L, Kong X H, Wang X W, Yu Y. Association analysis of yield-related traits with SSR markers in upland cotton (*Gossypium hirsutum*). *Journal of Plant Genetic Resources*, 2017, 18(4): 720-727
- [20] Jia X Y, Wang H T, Pang C Y, Ma Q F, Su J J, Wei H L, Song M Z, Fan S L, Yu S X. QTL delineation for five fiber quality traits based on an intra-specific *Gossypium hirsutum* L. recombinant inbred line population. *Molecular Genetics and Genomics*, 2018, 293(1): 1-13
- [21] Zamir D, Gri H A. Improving plant breeding with exotic genetic libraries. *Nature Reviews Genetics*, 2001, 2(12): 983-989
- [22] Zamir D. Plant breeders go back to nature. *Nature Genetics*, 2008, 40(3): 269-270
- [23] Tuberosa R, Graner A, Frison E. Genomics of plant genetic resources II. Berlin: Springer Netherlands, 2014: 7-122
- [24] Arbelaez J D, Moreno L T, Singh N, Tung C, Maron L G, Ospina Y, Martinez C P, Grenier C, Lorieux M, McCouch S. Development and GBS-genotyping of introgression lines (ILs) using two wild species of rice, *O. meridionalis* and *O. rufipogon*, in a common recurrent parent, *O. sativa* cv. Curinga. *Molecular Breeding*, 2015, 35(2): 81
- [25] Keilwagen J, Kilian B, Özkan H, Babben S, Perovic D, Mayer K F, Walther A, Poskar C H, Ordon F, Eversole K, Börner A, Ganai M, Knüpffer H, Graner A, Friedel S. Separating the wheat from the chaff - a strategy to utilize plant genetic resources from *ex situ* genebanks. *Scientific Reports*, 2015, 4(1): 5231
- [26] Prince S J, Song L, Qiu D, Santos J V M D, Chai C, Joshi T, Patil G, Valliyodan B, Vuong T D, Murphy M, Krampis K, Tucker D M, Biyashev R, Dorrance A E, Maroof M A S, Xu D, Shannon J G, Nguyen H T. Genetic variants in root architecture-related genes in a *Glycine soja* accession, a potential resource to improve cultivated soybean. *BMC Genomics*, 2015, 16(1): 132
- [27] Blanca J, Montero-Pau J, Sauvage C, Bauchet G, Illa E, Díez M J, Francis D, Causse M, Knaap E V D, Cañizares J. Genomic variation in tomato, from wild ancestors to contemporary breeding accessions. *BMC Genomics*, 2015, 16(1): 257
- [28] Wang F R, Xu Z Z, Sun R, Gong Y C, Liu G D, Zhang J X, Wang L M, Zhang C Y, Fan S J, Zhang J. Genetic dissection of the introgressive genomic components from *Gossypium barbadense* L. that contribute to improved fiber quality in *Gossypium hirsutum* L. *Molecular Breeding*, 2013, 32(3): 547-562
- [29] Wang F R, Gong Y C, Zhang C Y, Liu G D, Wang L M, Xu Z Z, Zhang J. Genetic effects of introgression genomic components from sea island cotton (*Gossypium barbadense* L.) on fiber related traits in upland cotton (*G. hirsutum* L.). *Euphytica*, 2011, 181(1): 41-53
- [30] Chen Y, Liu G D, Ma H H, Song Z Q, Zhang C Y, Zhang J X, Zhang J H, Wang F R, Zhang J. Identification of introgressed alleles conferring high fiber quality derived from *Gossypium barbadense* L. in secondary mapping populations of *G. hirsutum* L. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 1-15
- [31] Shi Y Z, Liu A Y, Li J W, Zhang J F, Zhang B C, Ge Q, Jamshed M, Lu Q W, Li S Q, Xiang X H, Gong J W, Gong W K, Shang H H, Deng X Y, Pan J T, Yuan Y L. Dissecting the genetic basis of fiber quality and yield traits in interspecific backcross populations of *Gossypium hirsutum* × *Gossypium barbadense*. *Molecular Genetics and Genomics*, 2019, 294(6): 1385-1402
- [32] Paterson A H, Brubaker C L, Wendel J F. A rapid method for extraction of cotton (*Gossypium* spp.) genomic DNA suitable for RFLP or PCR analysis. *Plant Molecular Biology Reporter - ISPMB (USA)*, 1993, 11(2): 122-127
- [33] 张军, 武耀廷, 郭旺珍, 张天真. 棉花微卫星标记的 PAGE/ 染料快速检测. *棉花学报*, 2000, 12(5): 267-269
- Zhang J, Wu Y T, Guo W Z, Zhang T Z. Fast screening of microsatellite markers in cotton with PAGE/silver staining. *Cotton Science*, 2000, 12(5): 267-269
- [34] Kosambi D D. Statistics in function space. *Journal of the Indian Mathematical Society*, 2016, 7(1): 166-178
- [35] Voorrips R E. MapChart: Software for the graphical presentation of linkage maps and QTLs. *Journal of Heredity*. 2002, 93(1): 77-78
- [36] McCouch S R, Cho Y G, Yano M, Paul E, Blinstrub M, Morishima H, Kinoshita T. Report on QTL nomenclature. *Rice Genetics Newsletter*, 1997, 14: 11-13
- [37] Rong J K, Abbey C, Bowers J E, Brubaker C L, Chang C,

- Chee P W, Delmonte T A, Ding X L, Garza J J, Marler B S, Park C H, Pierce G J, Rainey K M, Rastogi V K, Schulze S R, Trolinder N L, Wendel J F, Wilkins T A, Williams-Coplin T D, Wing R A, Wright R J, Zhao X P, Zhu L H, Paterson A H. A 3347-locus genetic recombination map of sequence-tagged sites reveals features of genome organization, transmission and evolution of cotton (*Gossypium*). *Genetics*, 2004, 166 (1): 389-417
- [38] Rong J K, Feltus F A, Waghmare V N, Pierce G J, Chee P W, Draye X, Saranga Y, Wright R J, Wilkins T A, May O L, Smith C W, Gannaway J R, Wendel J F, Paterson A H. Meta-analysis of polyploid cotton QTL shows unequal contributions of subgenomes to a complex network of genes and gene clusters implicated in lint fiber development. *Genetics*, 2007, 176 (4): 2577-2588
- [39] Duran C, Edwards D, Batley J. Genetic maps and the use of synteny. *Methods in Molecular Biology*, 2009, 513: 41-55
- [40] Said J, Song M Z, Wang H T, Lin Z X, Zhang X L, Fang D D, Zhang J F. A comparative meta-analysis of QTL between intraspecific *Gossypium hirsutum* and interspecific *G. hirsutum* × *G. barbadense* populations. *Molecular Genetics and Genomics*, 2015, 290 (3): 1003-1025
- [41] Zhang Z S, Rong J K, Waghmare V N, Chee P W, May O L, Wright R J, Gannaway J R, Paterson A H. QTL alleles for improved fiber quality from a wild Hawaiian cotton, *Gossypium tomentosum*. *Theoretical and Applied Genetics*, 2011, 123 (7): 1075-1088
- [42] Xu P, Gao J, Cao Z B, Chee P W, Guo Q, Xu Z Z, Paterson A H, Zhang X G, Shen X L. Fine mapping and candidate gene analysis of *qFL-chr1*, a fiber length QTL in cotton. *Theoretical and Applied Genetics*, 2017, 130 (6): 1309-1319
- [43] Fang X M, Liu X Y, Wang X Q, Wang W W, Liu D X, Zhang J, Liu D J, Teng Z H, Tan Z Y, Liu F, Zhang F J, Jiang M C, Jia X L, Zhong J W, Yang J H, Zhang Z S. Fine-mapping *qFS07. 1* controlling fiber strength in upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 2017, 130 (4): 795-806
- [44] Dong C G, Wang J, Yu Y, Ju L Z, Zhou X F, Ma X M, Mei G F, Han Z G, Si Z F, Li B C, Chen H, Zhang T Z. Identifying functional genes influencing *Gossypium hirsutum* fiber quality. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 9: 1968
- [45] Qin H D, Guo W Z, Zhang Y M, Zhang T Z. QTL mapping of yield and fiber traits based on a four-way cross population in *Gossypium hirsutum* L. . *Theoretical and Applied Genetics*, 2008, 117 (6): 883-894
- [46] Mallard S, Cantet M, Massire A, Bachellez A, Ewert S, Lefebvre V. A key QTL cluster is conserved among accessions and exhibits broad-spectrum resistance to *Phytophthora capsici*: a valuable locus for pepper breeding. *Molecular Breeding*, 2013, 32 (2): 349-364
- [47] Xie X B, Jin F X, Song M H, Suh J P, Hwang H G, Kim Y G, McCouch S R, Ahn S N. Fine mapping of a yield-enhancing QTL cluster associated with transgressive variation in an *Oryza sativa* × *O. rufipogon* cross. *Theoretical and Applied Genetics*, 2008, 116 (5): 613-622
- [48] Zhang Z, Li J W, Muhammad J, Cai J, Jia F, Shi Y Z, Gong J W, Palanga K K, Lu Q W, Deng X Y, Tan Y N, Li W, Sun L Y, Gong W K, Yuan Y L. High resolution consensus mapping of quantitative trait loci for fiber strength, length and micronaire on chromosome 25 of the upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *PLoS One*, 2015, 10 (8): e0135430
- [49] Said J I, Lin Z X, Zhang X L, Song M Z, Zhang J F. A comprehensive meta QTL analysis for fiber quality, yield, yield related and morphological traits, drought tolerance, and disease resistance in tetraploid cotton. *BMC Genomics*, 2013, 14 (1): 776-776
- [50] 付央,苑冬冬,胡文静,蔡彩平,郭旺珍. 陆地棉背景下海岛棉第 18 染色体片段置换系的培育及相关农艺性状 QTL 定位. *作物学报*, 2013, 39 (1): 21-28
- Fu Y, Yuan D D, Hu W J, Cai C P, Guo W Z. Development of *Gossypium barbadense* chromosome 18 segment substitution lines in the genetic standard line TM-1 of *Gossypium hirsutum* and mapping of QTLs related to agronomic traits. *Acta Agronomica Sinica*, 2013, 39 (1): 21-28