

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2011.00433

陆地棉重组近交系产量及其构成因素的 QTL 分析

张伟¹ 刘方¹ 黎绍惠¹ 王为^{1,2} 王春英¹ 张香娣¹ 王玉红¹
宋国立¹ 王坤波^{1,*}

¹ 中国农业科学院棉花研究所 / 农业部棉花遗传改良重点实验室, 河南安阳 455000; ² 江苏沿海地区农业科学研究所, 江苏盐城 224002

摘要: 利用爱字棉 1517×德州 047 重组近交系(recombinant inbred line, RIL)中 G6 群体构建的 SSR 遗传连锁图谱及基于混合线性模型的复合区间作图法对 QTL 进行定位, 并对主效 QTL, 加性×加性上位性 QTL 及与环境互作效应进行分析, 为利用分子聚合方法提高产量提供理论依据。对 2006 年、2008 年以及 2009 年的产量性状进行分离分析, 检测到 24 个不同年份的主效 QTL, 其中相关于单株籽棉、单株皮棉、衣分、子指以及单株铃数的分别检测到 1 个不同年份稳定存在的主效 QTL; 对 3 年的产量性状作环境因子联合分析, 检测到 14 个主效 QTL, 其中 6 个与环境互作, 检测到 20 对加加上位性 QTL, 其中 7 对与环境互作。不同年份检测的稳定且受环境影响小或不受环境影响的与近处标记紧密连锁的主效 QTL 可用于分子标记辅助选择, 以提高育种的效率。

关键词: 陆地棉; 重组自交系; 产量性状; 主效 QTL; 上位性 QTL; Q × E 效应

QTL Analysis on Yield and Its Components in Upland Cotton RIL

ZHANG Wei¹, LIU Fang¹, LI Shao-Hui¹, WANG Wei^{1,2}, WANG Chun-Ying¹, ZHANG Xiang-Di¹, WANG Yu-Hong¹, SONG Guo-Li¹, and WANG Kun-Bo^{1,*}

¹ Cotton Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences / Key Laboratory of Cotton Genetic Improvement, Ministry of Agriculture, Anyang 455000, China; ² Agricultural Sciences Research Institute of Coastal Region of Jiangsu Province, Yancheng 224002, China

Abstract: The genetic linkage map of SSR, constructed by mixed linear model composite interval mapping with CRI-G6 (Acala 1517 × Dezhou 047) population was used to detect and localize QTLs, including main-effect QTLs, epistasis QTLs and Q×E interaction effects in order to provide information applicable to cotton MAS (molecular marker assisted selection breeding). In a separate analysis, 24 major QTLs for yield traits were identified in the three different years. Each stable major QTL was detected for seed yield, lint yield, lint percentage, seed index and bolls per plant, respectively. Fourteen main-effect QTLs and 20 pairs of additive-additive epistasis QTLs were detected by joint analysis in three years, among them six main-effect QTLs and seven pairs of additive-additive epistasis QTLs interacted with environments. These stable main-effect QTLs with a large effect (accounting for over 10% of phenotypic variation), which were scanned in different years and linked closely with markers, can be used for MAS in high-yield breeding program.

Keywords: Upland Cotton; Recombinant inbred line; Yield trait; Main-effect QTL; Epitasis QTL; QTL × environment interaction effect

棉花作为重要的经济作物提供了世界所需的绝大部分天然纤维。随着纺纱技术和要求的不断提高, 选育高产、优质的棉花品种就显得尤为重要。棉花的产量性状属多基因控制的数量性状, 其表现型是基因型和环境互作的结果, 而且产量性状和品质性

状间存在着复杂的负相关, 这都成为棉花产量和品质同步改良的重要障碍^[1]。近年来, 开始利用与目的性状相关基因紧密连锁的标记/QTL 跟踪监测目标性状的方法, 实现有利基因的聚合, 以打破产量和品质的负相关。但这需要饱和的遗传图谱及精细的

本研究由国家高技术研究发展计划(863 计划)项目(2009AA101104)和国家重点基础研究发展计划(973 计划)项目(2010CB126000)资助。

* 通讯作者(Corresponding author): 王坤波, E-mail: wkbcri@cricaas.com.cn, wkbcri@hotmail.com

第一作者联系方式: E-mail: wxw3558578@163.com

Received(收稿日期): 2010-06-18; Accepted(接受日期): 2010-12-05.

QTL 定位。目前,海陆间的遗传图谱虽已趋于饱和^[2-3],但无法直接应用于栽培种陆地棉的遗传改良^[4-5],而能直接应用于遗传改良的陆地棉种内遗传图谱又远远落后于海陆间遗传图谱^[4-13]。陆地棉种内遗传图谱正在不断完善,定位的 QTL 数目不断增加^[3-5],其中 Ulloa 等^[14]利用 4 个陆地棉品种间杂交群体整合了一张遗传连锁图谱,而 Lin 等^[15]和 Zhang 等^[16]利用多种分子标记构建的陆地棉遗传连锁图谱都较为饱和。然而现有陆地棉的 QTL 中,能利用的标记数目还很少,加上利用的群体各不相同,所以能与棉花染色体对应的 QTL 数目仍然不多。本研究以遗传稳定性好的陆地棉重组近交系中 G6 为作图群体构建遗传连锁图谱,检测与产量及其构成因素相关的主效 QTL,并对加性效应、加上位性效应及其与环境间的互作效应进行分析,以期能为棉花高产育种提供有价值的育种材料。

1 材料与方法

1.1 亲本及作图群体的构建

本研究的母本爱字棉 1517 (Acala 1517)引自美国,具有半野生棉 *Hopicala* 的血缘,中等偏晚熟、高产、纤维品质优良。父本德州 047,是早熟材料,产量较好。

1999 年以爱字棉 1517 为母本,德州 047 为父本在海南采用“株对株”配制杂交组合,2000 年在安阳种植 F_1 并自交得到 146 个 F_2 单株。自 F_2 代开始采用“单粒传”的方法,结合南繁加代,到 2006 年获得含有 127 个株系的 F_{11} 代,即重组近交系中 G6。该群体由中国农业科学院棉花研究所分子应用实验室构建并保存。

1.2 田间试验方法

2006、2008 和 2009 年在中国农业科学院棉花研究所试验地种植中 G6 群体。田间设计均为单行区,顺序排列,行长 4.0 m,行宽 0.8 m,株距 0.3 m。2006 年 2 个重复,2008 和 2009 年各 3 个重复。大田管理按照常规方法^[17]进行。

每年 9 月中下旬对每个株系的单株铃数进行调查,10 月中旬田间取样,对单株籽棉、单株皮棉、衣分、子指和单铃重进行检测。

1.3 叶片 DNA 的提取及 SSR 分析

2008 年,在棉花花铃期取亲本及中 G6 群体各株系幼嫩叶片参照宋国立等^[18]改良的 CTAB 法提取棉花基因组 DNA。

利用公开发表的 11 358 对 SSR 引物,对亲本进行多态性筛选。引物由生工生物(上海)有限公司(Sagon)和郑州宝赛科贸有限公司(Biosail)合成, *Taq* 酶、dNTPs 和 PCR 的其他试剂购自天根生化科技(北京)有限公司。SSR 标记的 PCR 扩增与 PAGE 电泳、银染分析均参照张军等^[19]报道的方法。

1.4 数据分析

采用 SPSS11.5 软件^[20]对亲本的产量及其构成因素进行方差分析;对群体进行正态分布以及多态性标记的卡方检测;采用 QGA 软件对群体进行表型和遗传的相关性分析;采用 JoinMap3.0 软件^[21]构建分子遗传连锁图谱(LOD 值为 3.0),其作图函数为 Kosambi 函数。通过与已公布的分子遗传连锁图谱^[3,22-24]进行比对,将连锁群定位到相应的染色体。没定位到染色体的连锁群,定义为 LGXX,其中 LG 代表“连锁群”,XX 代表序号。采用 QTLNetwork2.0 软件^[25]对主效 QTL、上位性 QTL 以及与环境互作效应进行分析。采用 MapChart2.2 绘图软件绘制遗传图谱以及 QTL 在连锁图上的位置。参照改进的张先亮等对经典的水稻命名方法^[17,26]命名 QTL。

2 结果与分析

2.1 亲本及 RIL 群体的表型分析

亲本产量性状的表型统计显示母本爱字棉 1517 明显优于父本德州 047。据检测到的产量及其构成因素,亲本之间的差异达到显著或极显著(表 1)。中 G6 群体的单株籽棉、单株皮棉、衣分、子指、单铃重以及单株铃数偏度的绝对值均小于 1 (衣分、单铃重经对数转换),呈正态分布,符合典型的数量性状遗传模型。说明这个 RIL 群体构建有效,可以用于 QTL 作图。

2.2 群体产量及其构成因素之间的相关性分析

单株籽棉与单株皮棉、单株铃数和单铃重,单株皮棉与衣分和单株铃数在表型和遗传上均呈极显著正相关。单株皮棉与单铃重呈显著的表型相关。子指与衣分在表型和遗传上呈极显著负相关,与单铃重呈极显著正相关。单铃重与单株铃数在表型上呈极显著负相关,遗传上呈显著负相关。

2.3 分子标记的鉴定与遗传图谱的构建

应用已发表的 11 358 对 SSR 引物对两亲本进行多态性筛选,获得多态性引物 192 对,多态率为 1.70%。利用 192 对引物,检测群体标记基因型,检测到 192 个位点。其卡方检测显示,有 46 个位点发

表 1 两亲本及中 G6 产量及产量构成因素的统计分析
Table 1 Statistic analysis for yield and its components of parents and CRI-G6 population

性状 Trait	亲本 Parents			重组近交系中 G6 CRI-G6						
	亲本 1 P ₁	亲本 2 P ₂	均值差 MD	均值 M	标准差 SD	方差 V	变异系数 CV (%)	最小值 Min	最大值 Max	偏度 Skewness
单株籽棉 SY (g)	52.28	21.52	30.76**	34.37	6.88	47.28	20.00	18.83	59.66	0.40
单株皮棉 LY (g)	20.67	7.37	13.30**	12.30	2.64	6.99	21.51	6.03	23.83	0.58
衣分 LP (%)	39.27	33.77	5.50*	35.83	2.69	7.26	7.52	29.81	42.28	0.01
子指 SI (g)	11.30	9.90	1.40*	11.80	1.32	1.74	11.18	8.14	14.96	-0.18
单株铃数 BPP	9.91	4.39	5.52**	6.24	1.25	1.56	20.06	3.63	11.99	0.76
单铃重 BW (g)	5.51	4.05	1.46**	5.67	0.67	0.45	11.84	4.43	7.61	0.55

亲本 1: 母本爱字棉 1517; 亲本 2: 德州 047. * 和 ** 分别表示 0.05 和 0.01 显著水平。

P1: parent 1 (Acala1517); P2: parent 2 (Dezhou047). SY: seed yield; LY: lint yield; LP: lint percentage; SI: seed index; BPP: boll per plant; BW: boll weight. * and ** mean significant difference at 0.05 and 0.01 levels, respectively.

表 2 中 G6 群体产量及产量构成因素的相关性分析
Table 2 Correlation coefficients among yield and its components in CRI-G6 population

性状 Trait	单株籽棉 Seed yield	单株皮棉 Lint yield	衣分 Lint percentage	子指 Seed index	单株铃数 Boll per plant
单株皮棉 Lint yield	0.934**				
	0.584**				
衣分 Lint percentage	0.001	0.337**			
	0.001	0.283**			
子指 Seed index	0.114	-0.082	-0.475**		
	0.104	-0.069	-0.645**		
单株铃数 Boll per plant	0.922**	0.890**	0.108	-0.156	
	0.748**	0.674**	0.131	-0.191	
单铃重 Boll weight	0.234**	0.153*	-0.109	0.342**	-0.219**
	0.211**	0.128	-0.142	0.452**	-0.267*

性状的上排数据和下排数据分别表示表型相关和遗传相关; * 和 ** 表示 0.05 和 0.01 显著水平

Traits on the raw and the next raw mean phenotypic correlation and genetic correlation, respectively; * and ** mean significant difference at the 0.05 and 0.01 probability levels, respectively.

生偏分离(不符合 1 : 1 的分离), 占多态性位点的 23.96%, 其中 17 个位点偏向母本爱字棉 1517, 29 个偏向父本德州 047. 对 192 个位点进行遗传连锁分析, 构建的遗传图谱包括 77 个位点, 另外 115 个位点未定位到图谱上。77 个位点中 16 个发生偏分离(占连锁群引物的 20.77%)。连锁群总长 621.69 cM, 覆盖棉花基因组的 13.3%, 标记间的平均距离是 8.07 cM, 标记间最小遗传距离是 0.098 cM。20 个连锁群对应到 15 条染色体上, 5 个连锁群没有定位到任何染色体。15 个连锁群定位的染色体包括 D1、D2、D3、D4、D6、D7、D9、A3、A5、A7 和 A13(图 1)。

2.4 产量及其构成因素的主效 QTL(分离分析)

应用基于混合线性模型的复合区间作图法共检测到不同年份产量性状的主效 QTL 24 个(表 3)。不同年份共检测到 4 个单株籽棉的主效 QTL, 遗传贡献率在 3.20%~9.93%之间, 共解释 23.03%的表型变

异。2008 和 2009 年分别检测到稳定遗传的 *qSY-13-1.0*, 解释 5.74%的表型变异。2008 年检测到的 *qSY-01-43.5* 的遗传贡献率达到 9.93%, 加性效应来自爱字棉 1517。

不同年份共检测到 4 个单株皮棉的主效 QTL。2008 年检测到的 *qLY-13-1.0* 和 2009 年检测到的 *qLY-13-3.0* (距离<10 cM), 可能是同一主效 QTL。2008 年检测到的 *qLY-01-43.5* 的遗传贡献率达到 11.73%, 加性效应来自爱字棉 1517。

共检测到 6 个衣分的主效 QTL, 2006 年检测到 2 个, 2008 年检测到 4 个, 遗传贡献率在 4.73%~13.29%之间。2006 年检测到的 *qLP-03-15.6* 与 2008 年检测到的 *qLP-03-18.6* 可能是同一加性 QTL, 遗传贡献率分别是 11.47%和 7.88%。2008 年检测到的 *qLP-02-89.3* 的遗传贡献率高达 13.29%, 加性效应来自爱字棉 1517。

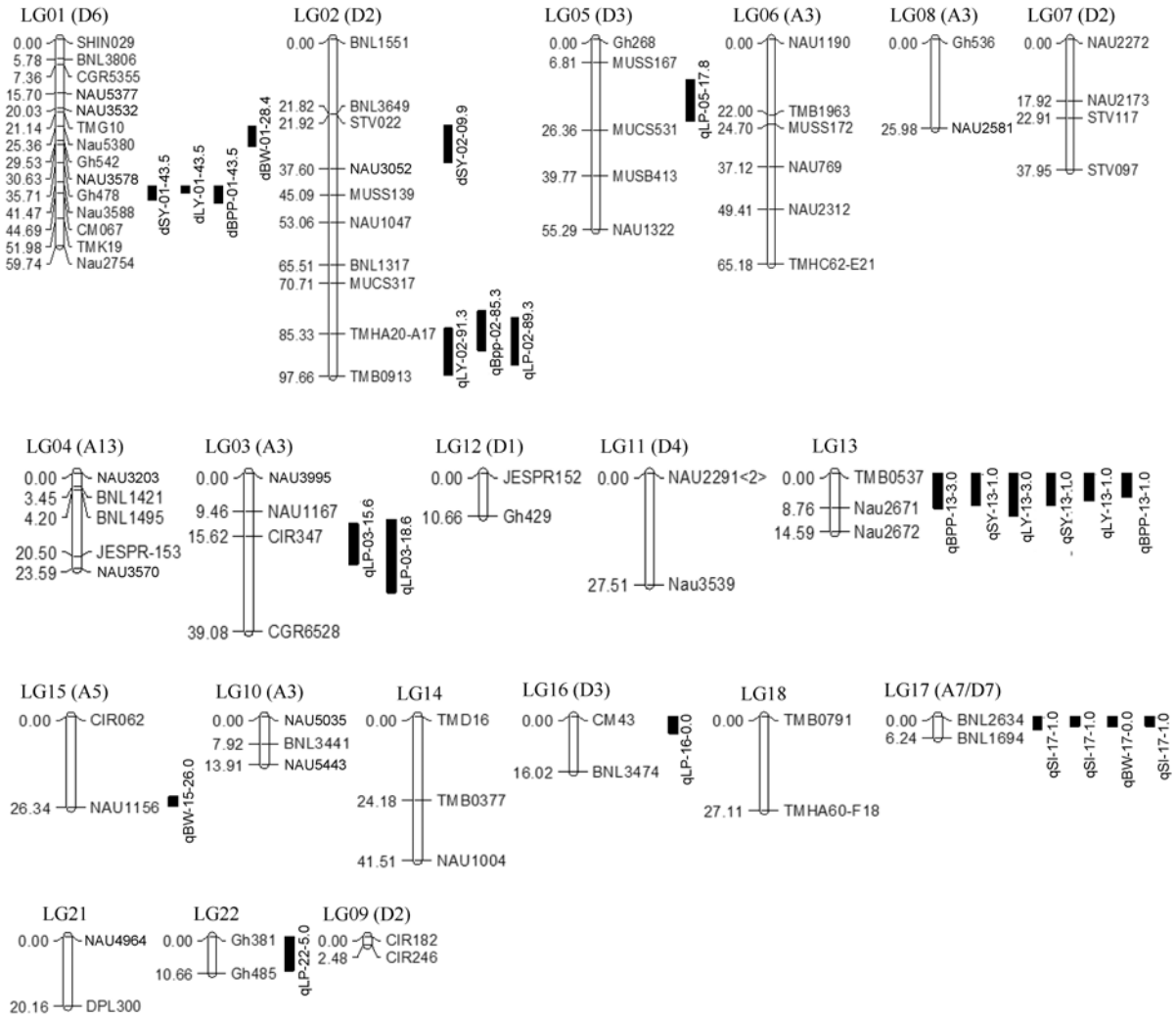


图 1 连锁图谱以及主效 QTL 定位结果
Fig. 1 Genetic map constructed and major QTLs mapping

3 年均于 LG17 的 BNL2634~BNL1694 之间检测到同一子指的加性 QTL *qSI-17-1.0*, 其遗传贡献率在 22.91%~25.68% 之间, 增效基因均来自爱字棉 1517, 与近处标记 BNL2634 的遗传距离只有 1.00 cM。

不同年份共检测到 3 个单铃重的加性 QTL。2006 年检测到的 *qBW-01-28.4* 的遗传贡献率是 9.79%。2009 年检测到的 *qBW-17-0.0* 与近处标记 BNL2634 位于连锁群同一位点, 试验进一步验证后, 可以直接用于分子标记辅助育种。2006 年检测到的 *qBW-15-26.0* 与近处标记 NAU1156 只有 0.34 cM, 遗传贡献率是 9.08%, 但效应较小。

不同年份共检测到 4 个单株铃数的主效 QTL, 共解释 25.62% 的表型变异。2008 年检测到的 *qBPP-13-0.0* 和 2009 年检测到的 *qBPP-13-5.0* 位于相同标记间的不同位点, 增效基因均来自爱字棉

1517。

2.5 产量及其构成因素的主效 QTL 定位及其与环境的互作效应(联合分析)

运用基于混合线性模型的复合区间作图的 QTL 定位方法, 联合分析 3 年产量性状数据, 共检测到 14 个主效 QTL (表 4), 位于第 2、第 3 以及第 17 等 7 个连锁群上。单个 QTL 的效应在 0.3290~6.0972 之间, 对性状的遗传贡献率在 1.60%~19.39% 之间。LG2 连锁群上分别定位到 5 个性状的加性 QTL, 在标记 STV022~NAU3052 之间分别定位 1 个单株籽棉和单铃重的主效 QTL, 在标记 MUCS317~TMHA20-A17 之间分别定位 1 个单株皮棉和单株铃数的主效 QTL, 1 个衣分的主效 QTL 定位在标记 TMHA20-A17~TMB0913 之间。在 LG03 和 LG17 定位的衣分和子指的主效 QTL 的遗传贡献率分别高达 15.23% 和

表 3 2006、2008 和 2009 年数据用 MCIM 作图法的主效 QTL 定位
Table 3 Main-effect QTL location of yield traits by MCIM in 2006, 2008, and 2009

性状 Trait	QTL	年份 Year	连锁群 LG	位置 Position	标记区间 Interval	加性效应 A	贡献率 $h^2(\%)$	$P(10^{-4})$
单株籽棉 SY	<i>qSY-01-43.5</i>	2008	LG01	43.50	NAU3588–CM067	3.37	9.93	0.00
	<i>qSY-02-29.9</i>	2008	LG02	29.90	STV022–NAU3052	2.90	7.36	0.08
	<i>qSY-13-1.0</i>	2008	LG13	1.00	TMB0537–NAU2671	-1.91	3.20	0.80
	<i>qSY-13-1.0</i>	2009	LG13	1.00	TMB0537–NAU2671	-1.40	2.54	1.78
单株皮棉 LY	<i>qLY-01-43.5</i>	2008	LG01	43.50	NAU3588–CM067	1.32	11.73	0.00
	<i>qLY-02-91.3</i>	2008	LG02	91.30	TMHA20-A17–TMB0913	1.03	6.79	0.00
	<i>qLY-13-1.0</i>	2008	LG13	1.00	TMB0537–NAU2671	-0.77	3.75	0.50
	<i>qLY-13-3.0</i>	2009	LG13	3.00	TMB0537–NAU2671	-0.03	4.17	0.90
衣分 LP	<i>qLP-03-15.6</i>	2006	LG03	15.60	CGR6528–CIR347	-0.94	11.47	0.00
	<i>qLP-16-0.0</i>	2006	LG16	0.00	CM043–BNL3474	0.61	4.73	0.00
	<i>qLP-02-89.3</i>	2008	LG02	89.30	TMHA20-A17–TMB0913	1.19	13.29	0.00
	<i>qLP-03-18.6</i>	2008	LG03	18.60	CIR347–CGR6528	-0.92	7.88	0.00
	<i>qLP-05-17.8</i>	2008	LG05	17.80	MUSS167–MUCS531	-0.72	4.78	0.00
	<i>qLP-22-4.0</i>	2008	LG22	4.00	Gh381–Gh485	-0.83	6.48	0.00
子指 SI	<i>qSI-17-1.0</i>	2006	LG17	1.00	BNL2634–BNL1694	0.82	25.68	0.00
	<i>qSI-17-1.0</i>	2008	LG17	1.00	BNL2634–BNL1694	0.80	22.91	0.00
	<i>qSI-17-1.0</i>	2009	LG17	1.00	BNL2634–BNL1694	0.71	23.11	0.00
单铃重 BW	<i>qBW-17-0.0</i>	2009	LG17	0.00	BNL2634–BNL1694	0.02	7.81	0.00
	<i>qBW-01-28.4</i>	2006	LG01	28.40	NAU5380–GH542	0.03	9.79	0.40
	<i>qBW-15-26.0</i>	2006	LG15	26.00	CIR062–NAU1156	0.03	9.08	0.00
单株铃数 BPP	<i>qBPP-01-43.5</i>	2008	LG01	43.50	NAU3588–CM067	0.54	8.56	0.00
	<i>qBPP-02-85.3</i>	2008	LG02	85.30	TMHA20-A17–TMB0913	0.40	4.70	0.20
	<i>qBPP-13-0.0</i>	2008	LG13	0.00	TMB0537–NAU2671	0.32	3.03	11.40
	<i>qBPP-13-5.0</i>	2009	LG13	5.00	TMB0537–NAU2671	0.04	9.33	0.00

SY: seed yield; LY: lint yield; LP: lint percentage; SI: seed index; BPP: boll per plant; BW: boll weight.

表 4 中 G6 产量性状的主效 QTL 及其与环境互作效应
Table 4 Main effect QTLs and $Q \times E$ interactions for yield traits in CRI-G6 population

QTL	标记区间 Marker interval	A	$h^2(\%)$	AE1	AE2	AE3
<i>qSY-02-30.9</i>	STV022–NAU3052	2.1504**	3.71			
<i>qSY-13-12.8</i>	NAU2671–NAU2672	-1.6610**	2.21			
<i>qLY-02-79.8</i>	MUCS317–TMHA20-A17	0.6387**	3.10	0.5835**		0.5752**
<i>qLY-13-10.8</i>	NAU2671–NAU2672	-0.4740**	1.71			0.3718*
<i>qLY-15-7.0</i>	CIR062–NAU1156	0.5536**	2.33	0.4211*		-0.4500*
<i>qLP-02-88.3</i>	TMHA20-A17–TMB0913	0.7093**	4.61			
<i>qLP-03-20.6</i>	CIR346–CGR6528	-1.2895**	15.23			
<i>qLP-05-19.8</i>	MUSS167–MUCS531	-0.4916**	2.21			
<i>qLP-16-1.0</i>	CM43–BNL3474	0.6048**	3.35			
<i>qLP-22-5.0</i>	Gh381–GH485	-0.7725**	5.47			
<i>qSI-17-2.0</i>	BNL2634–BNL1694	0.6881**	19.39			
<i>qBW-02-29.9</i>	STV022–NAU3052	1.0070**	1.71		0.0925*	
<i>qBW-17-1.0</i>	BNL2634–BNL1694	6.0972**	1.60	-0.0826*		0.0625*
<i>qBPP-02-81.7</i>	MUCS317–TMHA20-A17	0.3290**	2.86			-0.2827**

** $P < 0.005$; * $P < 0.05$. A 表示加性效应, 正值和负值分别表示遗传正效应来源于爱字棉 1517 和德州 047. h^2 : 加性效应对性状表型变异的贡献率; AE1、AE2 和 AE3 分别表示 2006、2008 和 2009 年 3 个环境下 QTL 与环境互作的加性效应。

** $P < 0.005$; * $P < 0.05$. A: represents additive effect, and positive and negative values represent the positive genetic effects in yield traits from Acala 1517 and Dezhou 047, respectively. h^2 : relative contribution to the phenotype variation from additive effect. AE1, AE2, and AE3 represent the additive effects of QTL \times environment interactions in 2006, 2008, and 2009, respectively.

19.39%，主效应分别来自德州 047 和爱字棉 1517。有 6 个主效 QTL 与环境存在显著或极显著交互，以位于 LG02 连锁群上的 *qLY-02-79.8* 与环境互作的贡献率最大(3.1%)。其他主效 QTL 与环境间的交互均不显著，主要受遗传控制。主效应与环境互作的效应值与上位性效应值较接近，遗传贡献率与相应性状的主效应贡献率一致，所以主效 QTL 与其环境协同作用，控制相应位点的性状。

2.6 产量及其构成因素的上位性 QTL 及其与环境互作效应

上位性互作分析中，共检测到 20 对加加上位性 QTL (表 5)，上位效应值在 0.1331~2.3040 之间，遗传贡献率在 0.62~4.93 之间，解释产量性状总变异的 52.02%。20 对上位性效应中有 1 对发生在控制衣分的主效 QTL 之间，遗传贡献率是 0.84%，加性效应值是 0.3032，其亲本型效应值大于重组型效应值，这对加加上位性 QTL 与环境的交互不显著，主效 QTL 效应值远远大于其加加上位性效应值，主要是受加性主效 QTL 控制。还有 2 对发生在加性主效

QTL 与非 QTL 之间，解释 4.29% 的表型变异，另外 18 对发生在非 QTL 与非 QTL 之间。20 对加加上位性 QTL 中有 8 对是重组型大于亲本性(加加效应值是负值)。检测到 7 对加加上位性效应与环境交互，遗传贡献率在 0.62%~3.61% 之间，3 对衣分和 3 对单株铃数的加加上位性与环境互作的效应值均较小，说明单株皮棉和单株铃数除受主效 QTL 控制外，还受加加上位性和环境的影响。

3 讨论

3.1 亲本的选择及亲本间的低多态性

本实验的母本爱字棉 1517 是源于美国的品种，纤维品质优良，父本德州 047 是早熟品种，产量较好，两亲本的产量性状遗传背景差异显著。利用其构建的重组近交系作图群体，属于永久性群体，是严格按照“单粒传”的方法配制的，各个家系之间具有高度的遗传多样性，而各个家系内又是高度纯合的。利用此作图群体，进行了 3 年重复实验，从 11 358 对 SSR 引物中筛选到 192 对多态性引物，多态

表 5 中 G6 产量性状的加性×加性上位互作效应 QTL
Table 5 Epistatic effect QTLs of additive × additive for yield traits in CRI-6 population

QTL	标记区间 Marker interval	QTL	标记区间 Marker interval	$A_i A_j$	$h^2(AA_j)$ (%)	AAE1	AAE2	AAE3
<i>eSY-01-43.5</i>	NAU3588-CM067	<i>eSY-08-3.0</i>	GH536-NAU2581	1.2965**	1.35			
<i>eSY-02-16.0</i>	BNL1551-BNL3469	<i>eSY-07-4.0</i>	NAU2272-NAU2173	-2.0680**	3.43			
<i>eSY-02-68.5</i>	BNL1371-MUCS317	<i>eSY-12-2.0</i>	JESPR152-Gh429	2.3040**	4.25			
<i>eLY-01-5.0</i>	SHIN029-BNL3806	<i>eLY-19-16.0</i>	NAU4964-DPL300	0.6128**	2.85	0.6460**		-0.5413*
<i>eLY-02-18.0</i>	BNL1551-BNL3469	<i>eLY-07-2.0</i>	NAU2272-NAU2273	-0.6606**	3.31	-0.2558*		0.5734**
<i>eLY-07-34.9</i>	STV117-STC097	<i>eLY-10-12.9</i>	BNL3441-NAU5443	0.4328**	1.42	0.5814**		0.3553*
<i>eLP-01-59.0</i>	TMK19-NAU2754	<i>eLP-17-1.0</i>	BNL2634-BNL1694	0.5264**	2.54			
<i>eLP-02-68.5</i>	BNL1317-MUCS317	<i>eLP-08-23.0</i>	GH536-NAU2581	-0.4008**	1.47			
<i>eLP-02-68.5</i>	BNL1317-MUCS317	<i>eLP-07-1.0</i>	NAU2272-NAU2173	-0.7341**	4.93			
<i>eLP-02-88.3</i>	TMHA20-A17-TMB0913	<i>eLP-05-19.8</i>	MUSS167-MUCS531	0.3032**	0.84			
<i>eLP-01-48.7</i>	CM067-TMK19	<i>eLP-16-1.0</i>	CM43-BNL3474	-0.5666**	2.94			
<i>eSI-01-5.0</i>	SHIN029-BNL3806	<i>eSI-16-1.0</i>	CM43-BNL3473	-0.2795**	3.20			
<i>eSI-01-20.0</i>	NAU3532-TMG10	<i>eSI-10-11.9</i>	BNL344-NAU5443	-0.2230**	2.04			
<i>eSI-01-34.6</i>	NAU3578-Gh478	<i>eSI-02-43.6</i>	NAU3052-MUSS139	0.2153**	1.90			
<i>eSI-02-27.9</i>	STV022-NAU3052	<i>eSI-13-1.0</i>	TMB0537-NAU2671	0.2920**	3.49			
<i>eSI-04-12.2</i>	BNL1495-JESPR-153	<i>eSI-07-20.9</i>	NAU2173-STV117	0.1682**	1.16			
<i>eBW-02-39.6</i>	NAU3052-MUSS139	<i>eLY-04-17.2</i>	BNL1495-JESPR-153	-0.1331**	2.99	0.1019*	-0.0985*	
<i>eBPP-01-21.0</i>	NAU3532-TMG10	<i>eBPP-08-2.0</i>	Gh536-NAU2581	0.2544**	1.71			0.1740*
<i>eBPP-01-27.4</i>	NAU5380-Gh542	<i>eBPP-04-20.5</i>	JESPR153-NAU3570	0.3694**	3.61	0.6751**	-0.3532*	-0.3407**
<i>eBPP-02-37.6</i>	NAU3052-MUSS139	<i>eBPP-12-0.9</i>	JESPR152-GH429	0.1525**	0.62	0.2944**	-0.1570*	-0.1339**

** $P < 0.005$; * $P < 0.05$; $A_i A_j$: 加加上位性效应; $h^2(AA_j)$: AA_j 对性状表型变异的贡献率; AAE1、AAE2 和 AAE3: 2006、2008 和 2009 年 3 个不同环境下 QTL 与环境互作的上位效应。

** $P < 0.005$; * $P < 0.05$; $A_i A_j$: additive × additive effect; $h^2(AA_j)$: relative contribution to the phenotypic variation from AA_j ; AAE1, AAE2, and AAE3: the epistatic effects of QTL × environment interactions in 2006, 2008, and 2009, respectively.

性比率是 1.70%。构建连锁图谱的难易程度及其适用范围直接受亲本亲缘关系远近、多态性高低的影响。一般情况下,选择亲缘关系远、多态性高的亲本来构建分离群体。本研究两亲本之间的产量性状均达到显著或极显著水平,推测亲本间差异显著但多态性低主要是受陆地棉种内作图群体的影响。陆地棉群体的 DNA 多态性远远低于海陆群体的多态性, Lin 等^[15]利用不同分子标记技术整合了一张包含 471 个位点的陆地棉遗传图谱,其多态率是 4.28%,王娟等^[27]利用 SSR 引物筛选陆地棉亲本间的多态性引物,多态性比率是 2.49%,都进一步验证了陆地棉种内作图群体的低多态性。为了提高陆地棉种内遗传图谱的多态性,应该开发更多的 SSR 分子标记或者其他的分子标记,可以根据构建群体的特征自行设计引物,也可以用放射自显影技术代替银染技术,还可以利用其中的一个亲本重新构建新群体,绘制整合图谱。

3.2 QTL 的稳定性

数量性状遗传效率低,易受环境影响。与目的性状紧密连锁的稳定的分子标记可以跟踪监测目的性状,来提高育种效率。因此,QTL 的稳定性就成为评价其实用性的一个重要指标。李莲^[28]利用高代回交的重组近交系进行了 2 年 3 个环境的重复实验,共检测到 71 个与产量性状相关的 QTL,其中在 2 个以上环境下检测到 28 个 QTL,在 3 个环境下检测到 10 个 QTL。秦永生等^[29]在一个亲本相同的两个陆地棉群体中定位到不受环境影响且稳定遗传的 QTL。

本研究利用陆地棉重组近交系进行不同年份的重复实验,分离分析检测到 5 个在不同年份均存在的主效 QTL。其中 2008 年和 2009 年在连锁群 LG13 上分别定位到单株籽棉和单株皮棉的主效 QTL; 3 个年份均在连锁群 LG17 上检测到子指的主效 QTL; 2006 年和 2008 年在 LG03 的标记 CGR6528~CIR347 之间分别检测到衣分的主效 QTL。联合分析定位到 14 个主效 QTL,其中 8 个主效 QTL 在分离分析中也被检测到,有 2 个是在分离分析中不同年份稳定存在的主效 QTL。连锁群上检测到不同年份距离很近的主效 QTL 以及不同分析方法检测到相同 QTL 的现象,充分证明 QTL 的稳定性。连锁群上检测到不同年份距离很近的主效 QTL 可能是基因的重叠分布所致。

不同主效 QTL 成簇分布在 LG01、LG02、LG13

以及 LG17 连锁群上,甚至一些性状间还出现重叠现象。在 LG01 连锁群的 NAU3588~CM067 之间、LG02 连锁群 MUCS317~TMB0913 之间以及 LG13 连锁群的 TMB0537~NAU2671 之间分别成簇分布着单株籽棉、单株皮棉以及单株铃数的主效 QTL,在 LG17 连锁群的 BNL2634~BNL1694 之间成簇分布着单铃重以及子指的主效 QTL。产量性状的相关分析显示,单株籽棉、单株皮棉以及单株铃数之间存在显著相关性;子指与衣分和单铃重显著相关。这表明显著相关的产量性状的主效 QTL 成簇的分布在染色体的不同连锁群上。本研究进一步证明不同性状的主效 QTL 成簇分布是性状表型相关的原因之一。

3.3 产量及其构成因素的 QTL 的增效基因来源

Doebley 等^[30]、Devicente 等^[31]和 Tanksley 等^[32]的 QTL 定位结果显示,增效基因并非总是来源于高值亲本,并非总是与期望的表型一致。本实验也存在低值亲本中检测到增效基因的现象。母本爱字棉 1517 的产量性状明显优于父本德州 047。1 个单株籽棉、1 个单株皮棉、3 个衣分以及 1 个单株铃数的增效基因均来自低值亲本德州 047,但是遗传变异率较小,在 2.54%~4.17%之间(衣分除外)。少数优质基因来自低值亲本,与表型不完全一致的现象证明了 Jiang 等^[33]的研究结果,即某一性状差的亲本同样含有提高该性状的有利等位基因。增效基因来自低值亲本的原因可能是高值亲本中含有激活有利基因的调控基因,杂交后代获得其调控基因激活低值亲本有利基因表达的结果,也可能是由于隐蔽效应导致增效基因在低值亲本中不表达,还可能是两者相互作用的结果。

3.4 产量及其构成因素的 QTL 及其与环境的互作

QTL 研究表明,主效和上位性效应都是数量性状遗传组成的重要因素^[34-35],由于技术发展的限制和相关统计分析方法的欠缺,上位性在复杂数量性状遗传中常常被忽视。现已发现水稻^[36-37]、玉米^[38-41]、大豆^[42-43]等作物的上位效应及其环境互作效应的普遍性,针对棉花产量性状的主效 QTL、上位性效应及其与环境互作效应也有过报道^[44]。对多个环境下的数据进行分析,可以增大 QTL 检测的强度,更准确估计 QTL 的位置和效应^[17]。本实验分离分析,检测到多个产量性状稳定存在的主效 QTL,同时又将年份作为环境因子对 3 年数据联合分析,检测到 14 个主效 QTL,其中单株皮棉、单株铃数以

及单铃重均与环境存在显著或极显著互作, 而单株籽棉、衣分以及子指主要受遗传控制, 与环境之间的互作不显著。检测到 20 对加加上位性 QTL, 发生在 12 个连锁群之间, 涵盖了一半以上的连锁群, 其中单株皮棉、单株铃数以及单铃重均与环境存在显著或极显著互作, 而单株籽棉、衣分以及子指主要受遗传控制, 与环境的互作也不显著。上位性效应没有覆盖到所有的连锁群, 可能是本实验构建的遗传图谱在其连锁群上的标记位点较少的缘故。上位性 QTL 中没有发生在同一条连锁群上的上位性互作位点。不同连锁群上, 有一对一的互作, 也有一对二的互作。这充分说明了 QTL 的互作方式的广泛性和复杂性。

对同一研究材料在多种环境条件下进行 QTL 定位并对其互作效应进行分析, 进而选择遗传稳定且受环境影响小贡献率又高的主效 QTL 来改良目的性状的研究思路越来越受到研究人员的信赖^[45-46]。主效 QTL 可将多个数量性状分解成单个孟德尔因子, 实现对某一数量性状相关基因的分析, 所以遗传效应成为主效 QTL 应用的主要限制因素, 稳定性成为主效 QTL 的评价指标。本实验利用两种方法分析 QTL 及其与环境的互作效应, 结果显示, 中 G6 群体的单株籽棉、衣分以及子指主要受遗传控制, 与环境的互作效应较小。两种方法分别检测到 1 个单株籽棉和 1 个子指的主效 QTL, 其遗传贡献率均超过 10%, 尤其是子指的遗传贡献率达到 20%, 在前人的研究中也发现该性状在不同环境下遗传稳定、贡献率较大的现象^[29]。分离分析中在连锁群 LG01 上 NAU3588 标记附近检测到的单株籽棉主效 QTL 在汪保华等^[47]的研究中也被检测到, 该主效 QTL 在中 G6 群体中解释的遗传贡献率是 9.93%。可结合田间性状表现选择单株籽棉和/或子指的可利基因, 也可进一步加密遗传图谱, 精确定位单株籽棉和子指的主效 QTL, 尝试子指相关基因的图位克隆。

4 结论

构建了一张包含 77 个 SSR 标记的遗传连锁图谱, 共包括 20 个连锁群, 连锁群的长度为 2.48~97.66 cM, 标记为 2~14 个, 标记间的平均距离是 8.07 cM, 总长为 621.69 cM, 约占棉花基因组的 13.3%。共检测到 24 个 QTL, 其中单株籽棉和单株皮棉的各 4 个, 衣分 6 个, 子指和单铃重的各 3 个,

单株铃数的 4 个。在不同年份分别检测到单株籽棉、单株皮棉、衣分和子指 1 个共同的 QTL。共检测到 14 个主效 QTL, 其中单株皮棉、单铃重和单株铃数的主效 QTL 与环境之间存在显著的相关性; 检测到 20 对加加上位性 QTL, 其中单株皮棉、单铃重以及单株铃数的加加上位性 QTL 与环境之间存在显著的相关性。其中, 有 8 个主效 QTL 在分离分析中也被检测到。而且不同产量性状的 QTL 成簇分布在染色体上。

References

- [1] Zhang P-T(张培通), Guo W-Z(郭旺珍), Zhu X-F(朱协飞), Yu J-Z(俞敬忠), Zhang T-Z(张天真). Molecular tagging of QTLs for yield and its components of *G. hirsutum* cv. Simian 3. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2006, 32(8): 1197-1203 (in Chinese with English abstract)
- [2] 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: 389-417
- [3] Guo W Z, Cai C P, Wang C B, Han Z G, Song X L, Wang K, Niu X W, Wang C, Lu K, Shi B, Zhang T Z. A microsatellite-based, gene-rich linkage map reveals genome structure, function, and evolution in *Gossypium*. *Genetics*, 2007, 176: 527-541
- [4] Ullon M, Cantrell R G, Percy R G. QTL analysis of stomatal conductance and relationship to lint yield in an interspecific cotton. *J Cotton Sci*, 2000, 4: 10-18
- [5] Ulloa M, Meredith W R, Shappley Z W, Kahler A L. RFLP genetic linkage maps from four F_{2:3} populations and a Joinmap of *Gossypium hirsutum* L. *Theor Appl Genet*, 2002, 104: 200-208
- [6] Shappley Z W, Jenkins J N, Meredith W R, McCarty J C. An RFLP linkage map of upland cotton, *Gossypium hirsutum* L. *Theor Appl Genet*, 1998, 97: 756-761
- [7] Shappley Z W, Jenkins J N, Zhu J, Jack C, McCarty J C. Quantitative trait loci associated with agronomic and fiber traits of upland cotton. *J Cotton Sci*, 1998, 2: 153-163.
- [8] Zhang Z S, Xiao Y H, Pei Y. Construction of a genetic linkage map and QTL analysis of fiber-related traits in upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *Euphytica*, 2005, 144: 91-99
- [9] Shen X L, Guo W Z, Yu J, Kohel R J, Zhang T Z. Molecular mapping of QTLs for fiber qualities in three diverse lines in upland cotton using SSR markers. *Mol Breed*, 2005, 15: 169-181

- [10] Shen X L, Zhang T Z, Guo W Z, Zhu X F, Zhang X Y. Mapping fiber and yield QTLs with main, epistatic, and QTL \times environment interaction effects in recombinant inbred lines of upland cotton. *Crop Sci*, 2006, 46: 61–66
- [11] Guo W Z, Ma G J, Zhu Y C, Yi C X, Zhang T Z. Molecular tagging and mapping of quantitative trait loci for lint percentage and morphological marker genes in upland Cotton. *J Integr Plant Biol*, 2006, 48: 320–326
- [12] Shen X L, Guo W Z, Lu Q X, Zhu X F, Yuan Y L, Zhang T Z. Genetic mapping of quantitative trait loci for fiber quality and yield trait by RIL approach in Upland Cotton. *Euphytica*, 2007, 155: 371–380
- [13] Park Y H, Alabady M S, Ulloa M, Sickler B, Wilkins T A, Yu J, Stelly D M, Kohel R J, El-Shihy O M, Cantrell R G. Genetic mapping of new cotton fiber loci using EST-derived microsatellites in an interspecific recombinant inbred line cotton population. *Mol Gen Genomics*, 2005, 274: 428–441
- [14] Ulloa M, Saha S, Jenkins J N, Meredith W R, McCarty J C, Stelly D M. Chromosomal assignment of RFLP linkage groups harboring important QTLs on an intraspecific cotton (*Gossypium hirsutum* L.) JoinMap. *J Hered*, 2005, 96: 132–144
- [15] Lin Z X, Zhang Y X, Zhang X L, Guo X P. A high-density integrative linkage map for *Gossypium hirsutum*. *Euphytica*, 2009, 166: 35–45
- [16] Zhang Z S, Hu M C, Zhang J, Liu D J, Zheng J, Zhang K, Wang W, Wan Q. Coustruction of a comprehensive PCR-based marker linkage map and QTL mapping for fiber quality traits in Upland Cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *Mol Breed*, 2009, 24: 49–61
- [17] Zhang X-L(张先亮), Wang K-B(王坤波), Song G-L(宋国立), Liu F(刘方), Li S-H(黎绍惠), Wang C-Y(王春英), Zhang X-D(张香娣), Wang Y-H(王玉红). Primary QTL mapping of Upland Cotton RIL CRI-G6 by SSR marker. *Cotton Sci* (棉花学报), 2008, 20(3): 92–197 (in Chinese with English abstract)
- [18] Song G-L(宋国立), Cui R-X(崔荣霞), Wang K-B(王坤波), Guo L-P(郭立平), Li S-H(黎绍惠), Wang C-Y(王春英), Zhang X-D(张香娣). A rapid improved CTAB method for extraction of cotton genomic DNA. *Acta Gossypii Sin* (棉花学报), 1998, 10(5): 273–275 (in Chinese with English abstract)
- [19] Zhang J(张军), Wu Y-T(武耀庭), Guo W-Z(郭旺珍), Zhang T-Z(张天真). Fast screening of SSR markers in cotton with PAGE/silver staining. *Acta Gossypii Sin* (棉花学报), 2000, 12(5): 267–269 (in Chinese with English abstract)
- [20] Mei M, Syed N H, Gao W, Thaxton P M, Smith C W, Stelly D M, Chen Z J. Genetic mapping and QTL analysis of fiber-related traits in cotton (*Gossypium*). *Theor Appl Genet*, 2004, 108: 280–291
- [21] Van Ooijen J W. MapQTL 5.0: Software for the Mapping Quantitative Trait Loci in Experimental Populations. Wageningen, the Netherlands: Plant Research International, 2004
- [22] Lacape J M, Nguyen T B, Thibivilliers S, Burr B, Hau B. A combined RFLP-SSR-AFLP map of tetraploid cotton based on a *Gossypium hirsutum* \times *Gossypium barbadense* backcross population. *Genome*, 2003, 46: 612–626
- [23] Nguyen T B, Giband M, Brottier P, Risterucci A M, Lacape J M. Wide coverage of the tetraploid cotton genome using newly developed microsatellite markers. *Theor Appl Genet*, 2004, 109: 167–175
- [24] Frelichowski J E, Palmer M B, Main D, Tomleins J P, Cantrell R J, Stelly D M, Yu J, Kohel R J, Ulloa M. Cotton genome mapping with new microsatellites from Acala ‘Maxxa’ BAC-ends. *Mol Genet Genomics*, 2006, 275: 479–491
- [25] Zhu J, Weir B S. Mixed model approaches for genetics analysis of quantitative traits. In: Chen L S, Ruan S G, Zhu J, eds. Advanced Topics in Biomathematics: Proceedings of International Conference on Mathematical Biology. Singapore: World Scientific Publishing Co., 1998. pp 321–333
- [26] McCouch S R, Cho Y G, Yano M, Paul E, Blinstrub M, Morishima H, Kinoshita T. Report on QTL nomenclature. *Rice Genet Newsl*, 1997, 14: 11–13
- [27] Wang J(王娟), Guo W-Z(郭旺珍), Zhang T-Z(张天真). QTL Mapping for fiber quality properties in cotton cultivar Yumian 1. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2007, 33(12): 1915–1921 (in Chinese with English abstract)
- [28] Li L(李莲). Molecular Marker Study On Cotton Fiber Quality, Yield and Resistance to Verticillium Wilt Using Advanced Backcross Recombinational Lines between Upland Cotton (*G. hirsutum* L.) and Island Cotton (*G. barbadense* L.). MS Dissertation of Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2008. pp 81–82 (in Chinese with English abstract)
- [29] Qin Y-S(秦永生), Liu R-Z(刘任重), Mei H-X(梅鸿猷), Zhang T-Z(张天真), Guo W-Z(郭旺珍). QTL mapping for yield traits in Upland Cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *Acta Agron Sin* (作物学报), 2009, 35(10): 1812–1821 (in Chinese with English abstract)
- [30] Devicent M C, Tanksley S D. QTL analysis of transgressive segregation in an interspecific tomato cross. *Genetics*, 1993, 134: 585–596
- [31] Doebley J, Stec A. Genetic analysis of the morphological differences between maize and teosine. *Genetics*, 1991, 129: 285–295
- [32] Tanksley S D, Nelson J C. Advanced backcross QTL analysis: a method for the simultaneous discovery and transfer of valuable QTLs from unadapted germplasm into elite breeding lines. *Theor Appl Genet*, 1996, 92: 191–203
- [33] Jiang C X, Wright R J, El-Zik K M, Paterson A H. Polyploid formation created unique avenues for response to selection in *Gossypium* (cotton). *Proc Natl Acad Sci USA*, 1998, 95: 4419–4424

- [34] Zhou P H, Tan Y F, He Y Q, Xu C G, Zhang Q. Simultaneous improvement for four quality traits of Zhenshan 97, an elite parent of hybrid rice, by molecular marker-assisted selection. *Theor Appl Genet*, 2003, 106: 326–331
- [35] Specht J E, Chase K, Macrander M, Graef B L, Chung J, Markwell J P, Germann M, Orf J H, Lark K G. Soybean response to water: a QTL analysis of drought tolerance. *Crop Sci*, 2001, 41: 493–509
- [36] Hua J P, Xing Y Z, Xu C G, Sun X L, Yu S B, Zhang Q F. Genetic dissection of an elite rice hybrid revealed that heterozygotes are not always advantageous for performance. *Genetics*, 2002, 162: 1885–1895
- [37] Mei H W, Li Z K, Shu Q Y, Guo L B, Wang Y P, Yu X Q, Ying C S, Luo L J. Gene actions of QTL affecting several agronomic traits resolved in a recombinant inbred rice population and two backcross population. *Theor Appl Genet*, 2005, 110: 649–659
- [38] Ma X Q, Tang J H, Teng W T, Yan J B, Meng Y J, Li J S. Epistatic interaction is an important genetic basis of grain yield and its components in maize. *Mol Breed*, 2007, 20: 41–51
- [39] McMullen M D, Snook M, Lee E A, Byrne P F, Kross H, Musket T A, Houchins K, Coe Jr E H. The biological basis of epistasis between quantitative trait loci for flavone and 3-deoxyanthocyanin synthesis in maize (*Zea mays* L.). *Genome*, 2001, 44: 667–676
- [40] Hinze L L, Lamkey K R. Absence of epistasis for grain yield in elite maize hybrids. *Crop Sci*, 2003, 43: 46–56
- [41] Yan J-B(严建兵), Tang H(汤华), Huang Y-Q(黄益勤), Zheng Y-L(郑用琰), Subhash C, Li J-S(李建生). A genome scan for quantitative trait loci affecting grain yield and its components of maize both in single- and two-locus levels. *Chin Sci Bull*, 2006, 51(12): 1413–1421 (in Chinese)
- [42] Jansen R C, Van Ooijien J M, Stam P. Genotype-by-environment interaction in genetic mapping of multiple quantitative trait loci. *Theor Appl Genet*, 1995, 91: 33–37
- [43] Orf J H, Chase K, Jarvik T, Mansur L M, Cregan P B, Adler F R, Lark K G. Genetics of soybean agronomic traits: I. Comparison of three related recombinant inbred populations. *Crop Sci*, 1999, 39: 1642–1651
- [44] Wang B H, Guo W Z, Zhu X F, Wu Y T, Huang N T, Zhang T Z. QTL mapping of fiber quality in an elite hybrid derived-RIL population of upland. *Euphytica*, 2006, 152: 367–378
- [45] Guo L-B(郭龙彪), Luo L-J(罗利军), Xing Y-Z(邢永忠), Xu C-G(徐才国), Mei H-W(梅捍卫), Wang Y-P(王一平), Zhong D-B(钟代彬), Qian Q(钱前), Ying C-S(应存山), Shi C-H(石春海). Dissection of QTLs in two years for important agronomic traits in rice (*Oryza sativa* L.). *Chin J Rice Sci* (中国水稻科学), 2003, 17(3): 211–218 (in Chinese with English abstract)
- [46] Bao J S, Bao Z Y, He P, Zhu L H. Detection of QTLs controlling heading date in the process of rice development at two environments. *J Zhejiang Univ* (Agric & Life Sci), 2002, 28(1): 27–32
- [47] Wang B-H(汪保华), Guo W-Z(郭旺珍), Zhu X-F(朱协飞), Wu Y-T(武耀庭), Huang N-T(黄乃泰), Zhang T-Z(张天真). QTL mapping of yield and yield components for elite hybrid derived-RILs in upland cotton. *J Genet Genomics*, 2007, 34: 35–45