



棉花抗黄萎病 QTL 定位研究进展

冯常辉¹, 张胜昔^{1*}, 史认辉², 付莉莉³, 白静², 陈银华⁴

(1.湖北省农业科学院经作所,湖北武汉 430064;2.华中农业大学作物遗传改良国家重点实验室,湖北武汉 430070;3.中国热带农业科学院热带生物技术研究所,海南海口 571101;4.中国农业科学院棉花研究所,河南安阳 455000)

摘要: QTL(quantitative trait locus)定位将控制数量性状的基因分解成单个孟德尔因子进行详细剖析,更为细致地了解数量性状的遗传规律,为加速棉花抗黄萎病的遗传改良奠定基础。本文概述了棉花抗黄萎病 QTL 定位理论和现状,讨论了棉花抗黄萎病 QTL 定位过程中存在的问题及在遗传改良上的应用前景。

关键词: 棉花;QTL 定位;黄萎病;分子标记

中图分类号:S435.621 文献标识码:A

文章编号:1002-7807(2010)03-0273-06

Progresses on QTL Mapping for Cotton Resistant to *Verticillium* Wilt

FENG Chang-hui¹, ZHANG Sheng-xi^{1*}, SHI Ren-hui², FU Li-li³, BAI Jing², CHEN Yin-hua⁴

(1.Institute of Industrial Crops, Hubei Academy of Agricultural Sciences, Wuhan, Hubei 430064, China; 2.National Key Laboratory of Crop Genetic Improvement, Huazhong Agricultural University, Wuhan, Hubei 430070, China; 3.Institute of Tropical Biotechnology and Bioscience, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences, Haikou, Hainan 571101, China; 4. Cotton Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Anyang, Henan 455000, China)

Abstract: The development of QTL mapping make it easy to dissect the genetic basis of quantitative traits into Mendelian factors, and the genetic basis of quantitative traits could be better understood. So the technique could lay a foundation for the acceleration of improvement on cotton resistant to *Verticillium* wilt through molecular breeding. In the light of problems as encountered in QTL mapping for cotton resistant to *Verticillium* wilt, we made a detailed review that focused on the theory, progresses on QTL mapping for cotton resistant to *Verticillium* wilt. The application of QTL mapping for cotton resistant to *Verticillium* wilt to genetic improvement in the future was discussed also in this paper.

Key words: cotton; QTL mapping; *Verticillium* wilt; molecular marker

黄萎病是影响棉花高产、稳产、优质的主要病害,并且范围不断蔓延,危害逐年加重,给世界植棉业造成严重威胁,成为棉花生产的主要障碍,因此被称为“棉花的癌症”^[1]。如何防治棉花黄萎病成为亟待解决的问题。

当前,利用和培育抗病品种无疑是一种经济、有效、环保的措施。然而,传统育种方法培育抗黄萎病品种需要的周期过长,耗费的人力、物力、财力过大,无法满足生产上的迫切需要,不适应我国经济发展的长远目标。近年来,分子生物

学技术在棉花上的应用,为通过分子数量遗传学手段寻找棉花抗黄萎病 QTLs/ 基因、创造新抗源打下了坚实的基础^[2]。其中,分子标记是探寻棉花抗黄萎病 QTLs/ 基因的有效方法,也是克隆相关基因的基础^[3]。

1 棉花 QTL 定位理论

1.1 棉花 QTL 定位原理

QTL 定位就是通过分析整个染色体组的 DNA 标记和数量性状表型值的关系,将 QTL 逐

收稿日期:2009-09-25 作者简介:冯常辉(1984-),男,硕士, fengchanghui2003@yahoo.com.cn; * 通讯作者(1967-),男,高级农艺师, zhangsx01@126.com

基金项目:湖北省农业科技创新中心资助项目(2007-620-001-03)

一定位到染色体的相应位置,并估计其遗传效应。尽管 QTL 定位方法很多,但其遗传学原理是相同的^[4],即当标记与性状的某个 QTL 连锁,不同标记基因型个体的表型值将存在显著差异, QTL 分析就是以这些连锁发生为基础而进行的。

1.2 棉花遗传连锁图谱构建的方法

QTL 定位要求目标性状在群体中分离明显,符合正态分布,故选择亲本时,应选择性状表型差异较大、亲缘关系较远的材料,群体大小视材料而异。遗传连锁图谱是 QTL 定位取得成功的关键一步。作图群体有 F_2 、 BC_1 、 BIL 、 DH 、 RIL 、 ILs 和 $NILs$ 等。其中, F_2 、 BC_1 与 BIL 群体构建较容易,迄今仍为绘制棉花遗传图谱的首选群体。但由于个体间的遗传背景不同,导致其定位与实际产生偏差。 DH 群体构建时间较短,可作永久分离群体,但技术要求较高,在染色体加倍过程中可能存在基因丢失,因此构建分子标记连锁图谱时尽量不用。 RIL 群体在达到纯合之前经历了多轮减数分裂,因而连锁的基因间具有更大的重组机会,利用此群体可以有更多机会检测到连锁标记间的重组。虽然构建 ILs 和 $NILs$ 等群体耗时耗资,但是此类群体遗传稳定性强,且能够有效降低遗传噪音,提高定位准确度。

目前,用于棉花遗传连锁图谱构建的 DNA 标记主要是 RFLP、SSR、EST-SSR、SRAP、RAPD 和 AFLP。RFLP 的报道主要在国外,国内应用较少,主要是由于探针的获得比较困难。国内主要应用 SSR、EST-SSR、SRAP、RAPD 和 AFLP。这些基于 PCR 的标记因其操作简便、快捷、分析所需费用低等特点而倍受我国科研工作者的青睐,其中应用最多的是 SSR。

1.3 棉花 QTL 定位方法

寻找标记与 QTL 之间关联的方法可分为两大类。一类是基于性状的分析方法(trait-based analysis, TBA)。利用分离群体的两极端表型个体,分析标记与 QTL 的连锁关系,检测标记基因型在两极端类型内的分离比是否偏离孟德尔规律;另一类是基于标记的分析方法(marker-based analysis, MBA)。如果某标记与 QTL 连锁,该标记与 QTL 在一定程度上共分离,则不同标记基因型的表型值存在差异,分析这种差异,即可推测

标记与 QTL 的连锁关系。MBA 方法通常包括单标记法、区间作图法和复合区间作图法。

2 棉花抗黄萎病 QTL 定位概况

现有关于棉花抗黄萎病的分子标记的研究多是以海岛棉作为抗源亲本,对海岛棉抗黄萎病 QTLs 的鉴定和定位。

齐俊生等^[5]进行了海岛棉的抗黄萎病基因的 AFLP 标记,找到了 4 个与抗病相关,1 个与感病相关的分子标记,计算出其中 1 个抗病标记与抗病基因的距离是 10.95 cM,感病标记与感病基因的距离为 13.49 cM。高玉千等^[6]用 RAPD 和 SSR 标记,以高感黄萎病的陆地棉品种邯邯 208 与高抗黄萎病海岛棉品种 Pima90 F_2 单株为作图群体,构建了一张海陆分子遗传图谱,用单因子方差分析和复合区间作图检测到与黄萎病抗性相关的 3 个 QTLs,初步认为 Pima90 对邯邯 208 的黄萎病抗性由 2 个主效 QTLs 和 1 个微效 QTL 共同控制。杜威世等^[7]用高抗黄萎病海岛棉品种 II 15-3493 和感病陆地棉品种石河子 875 的 F_2 群体,采用 BSA (bulked segregant analysis) 法筛选到了 3 个多态引物,这 3 个引物构成连锁群,其中 BNL3556 与抗病基因距离最近,为 13.1 cM,解释的表型变异为 50.1%,为一主效 QTL 位点。Bolek 等^[8]配制了一个海陆杂交 F_2 群体,用 BSA 法筛选到了 3 个对黄萎病抗性有较大作用的 SSR 标记,这 3 个标记都被定位在 A11 染色体上。甄瑞等^[9]选用海陆杂交的 F_2 群体,用 BSA 法筛选到了 1 个 SSR 标记 BNL3255 与抗黄萎病连锁,距离为 13.7 cM。该标记被定位在 LGA02(A8)染色体上。张保才^[10]利用优异的陆地棉栽培品种中棉所 36 和海岛棉品种海 1 杂交,用 SSR 构建遗传图谱,定位了 23 个黄萎病相关性状 QTLs,可分别解释表型变异的 6.4%~24.5%;其中 1 个 QTL 与最近的标记相距仅 0.3 cM,而且在病圃及大田的 2 个世代均能检测到,遗传效应稳定,最大能解释 24.5% 的表型变异,可以用于标记辅助选择。Yang 等^[11]利用(Hai 7124 × Junmian 1) BC_1 群体和(Hai 7124 × Junmian 1) F_2 群体构建了 2 张遗传图谱,通过调查 (Hai 7124 × Junmian 1) BC_1S_2 被接菌 BP2、VD8 和 592; (Hai 7124 × Junmian 1) F_2 被接菌

BP2 后苗期、成株期的病情,定位了不同发育阶段海岛棉抗黄萎病 QTLs。

由于海陆杂交后代容易分离,性状难以稳定,所以在育种实践中实用性不强,所以近年有关陆地棉抗黄萎病的 QTL 定位研究步伐相对加快。

房卫平等^[12]以抗黄萎病品种豫棉 21 号和感黄萎病品种冀棉 11 号的杂交 F_2 为材料,采用 BSA 法,用 RAPD 引物筛选出豫棉 21 号黄萎病抗性的 RAPD 标记 OPB-191300。该标记与棉花黄萎病抗性的遗传距离为 12.4 cM。Zhu^[13]等利用对黄萎病抗性水平不同的近等基因系 Z5629 和 Z421 以及 F_2 、 F_3 代,用 64 对引物对抗、感基因池进行了多态性分析,在近等基因系中共扩增出 3840 条清晰的带,用多态性引物对 E-AGGM-CTA 分析了 Z5629×Z421 的 F_2 代群体,估算出其与黄萎病抗性基因的连锁遗传距离为 9.29 cM。王红梅等^[14]配制了一个陆陆杂交组合的 F_2 群体,用 SSR、RAPD 和 SRAP 标记进行抗黄萎病性状的分子标记筛选,检测出与抗黄萎病相关的 3 个 QTLs,贡献率分别是 14.15%、3.45%和 18.78%。杨昶等^[15]用高抗黄萎病陆地棉品系 5026 和高感黄萎病陆地棉品种李 8 配制杂交组合,获得 RIL 群体。用 5300 对 SSR 引物筛选亲本多态性,获得 115 个多态性位点,通过标记间连锁分析,构建了一张包括 20 个连锁群、全长 560.1 cM 的陆地棉种内分子标记遗传图谱。采用复合区间作图法在苗期检测到了 3 个抗病 QTLs,成株期检测到了 1 个抗病 QTL,解释的表型变异范围是 7.4%~11.8%。葛海燕等^[16]以陆地棉抗黄萎病品系常 96 和感病品种军棉 1 号为研究材料,构建了一张含 122 个标记位点的陆陆杂种遗传图谱,利用复合区间作图法在第 9 染色体 NAU462 与 JESPR114 区间内检测到 1 个抗黄萎病 QTL,可解释的表型变异为 13.8%。

3 棉花抗黄萎病 QTL 定位在品种改良上的作用

通过 QTL 分析筛选到不受环境因子影响,并与我国现有的抗黄萎病种质的抗性基因紧密连锁的分子标记,就可应用于标记辅助选择,以

加速抗黄萎病育种的进程。目前,棉花抗黄萎病 QTL 定位工作尚不能满足育种要求,对 QTL 间的互作、上位性效应及环境影响等尚未充分了解,但以研究为目的基于主效 QTL 的 MAS (marker assisted selection) 还是取得了令人鼓舞的成果。王芙蓉等^[17]利用抗黄萎病鲁棉研 22 与渐渗了海岛棉优异纤维基因的鲁原 343 组配杂交组合,并以 SSR 标记对抗黄萎病性状进行定位分析,检测到 3 个 QTLs 位点与抗黄萎病有关。利用检测到的 3 个 QTL 位点连锁较紧密的 SSR 标记对杂交后代辅助鉴定,发现标记 NAU751 和 BN-L1395 的抗性基因型均能显著增加后代的黄萎病抗性,两个标记的抗性基因型聚合后,后代抗性水平提高极显著。

4 棉花抗黄萎病 QTL 定位存在的问题及展望

4.1 黄萎病鉴定技术有待完善

棉花黄萎病是寄主与病原菌在一定的环境条件下相互作用的结果,若在研究棉花黄萎病抗性遗传规律时,寄主与病原菌的互作关系得不到充分体现,将很难获得准确可靠的试验结果。也就是必须使寄主与病原菌处于良好的生长条件下,接种的病原菌必须有适宜的浓度和接种量,接种时期适宜等^[18]。

棉花的生长发育与黄萎病的发生有密切关系,营养生长旺盛、偏晚熟的个体往往不容易感染黄萎病。但是,这类个体可能并不具有抗病性的遗传基础,其表现出的抗性或耐性实质上是一种避病性。这就是很多育种家利用这类“抗病种质”作为抗病亲本无法选育出理想抗病品种的原因之一,也是利用不同的标记群体鉴定出的抗病 QTL 不同的重要原因。

因此,在棉花抗黄萎病 QTL 定位和育种研究中,选用适合的抗病亲本材料、选择适合的鉴定时期与方法极其重要。

4.2 棉花遗传图谱饱和度低

与水稻、番茄、玉米等其它作物相比,棉花遗传连锁图谱的构建相对落后。其主要原因有三方面:①早期棉花分子生物学研究中存在一系列的技术难关,尤其是棉花高质量 DNA 的快速提取;

②棉花的 DNA 标记多态性低;③棉花基因组大而复杂。

最早的棉花分子标记连锁图是 Reinish 等^[19]应用 RFLP 标记构建的。该连锁图以陆地棉品种 palmeri 和海岛棉品种 K101 杂交的 57 个 F₂ 单株为作图群体,应用 1200 个探针获得 705 个多态性位点,分布到 41 个连锁群的图谱,总长 4675 cM,标记间平均间距为 7.1 cM。Rong 等^[20]使用 2007 个探针包括 BNL 系列 SSR,进一步将此连锁图进行丰富,使这张连锁图的标记数增加到 2584 个,包含 26 个连锁群,总长 4447.9 cM,标记间平均间距为 1.72 cM。Han 等^[21]利用亚洲棉开花后 7~10 d 的棉花纤维产生的 EST 来开发 EST-SSR,931 个 EST 中存在 SSR,产生了 544 个 EST-SSRs,468 个在 TM-1 和海 7124 中有扩增产物。在(TM-1×海 7124)BC₁ 群体中,只有 99 个表现多态性,共产生 111 个位点。与基因组 SSR 整合后,该连锁图包含 622 个 SSR 位点和两个形态标记(P₁ 和 R₂),共 34 个连锁群,总长 5644.3 cM,标记间距 9.0 cM。

虽然海陆杂种的遗传图谱已相对饱和,但对于栽培棉种陆地棉和海岛棉而言,二者在抗病性、产量、纤维品质等方面具有明显的不同,使得利用异源四倍体棉种的物种图谱鉴定与定位的棉花重要农艺性状难于直接应用^[22-24]。然而,陆地棉品种间的遗传差异少,分子标记的多态性低,导致陆地棉种内遗传图谱覆盖率低且标记数远少于种间图谱。因此开发大量新型分子标记,构建覆盖陆地棉全基因组的种内遗传连锁图谱,对陆地棉抗病等农艺性状进行 QTL 精细定位就显得尤为重要。

4.3 适于棉花抗黄萎病分子辅助育种的标记缺乏

通过 QTL 定位,结合 MAS 手段育成棉花抗黄萎病品种尚无报道。究其原因主要有:①在棉花中获得的基于 PCR 技术的目标性状分子标记虽然具有遗传稳定、易操作的特点,但是数量有限;②QTL 定位的标记信息的丢失。标记并不是基因,由于重组使标记与基因分离,导致选择偏离方向;③QTL 位置和效应估算不精确。从棉花抗黄萎病 QTLs 定位结果来看,大多数 QTLs 的

范围超过 10 cM,在这个区段内可能会有几个甚至几十个基因,这就为 QTL 的应用带来了困难。利用常规分离群体进行 QTL 定位时,无法区分在这个区段内是一个效应较大的基因,还是一簇紧密连锁的效应较小的 QTLs^[25];④上位性的存在。对于多基因控制的数量性状,除了主效 QTL 外,上位性互作在整个性状的遗传基础中可能占有非常大的比重,是影响基因性状表达和遗传变异的重要因子。上位性互作可分为 QTL 之间的互作、QTL 与非 QTL 之间的互作以及非 QTL 与非 QTL 之间的互作。在棉花中也发现上位性互作的存在^[26-27],如不考虑将会过偏估计抗黄萎病的遗传基础;⑤QTL 筛选与育种过程脱离。为了成功地筛选效应值大的 QTLs,研究者总是首先选择目标性状差异大的亲本建立作图群体,一旦筛选到 QTL 后,再与商业品种回交进行标记辅助选择。这一过程不但增加了品种培育的时间,而且在不同的遗传背景下,由于上位性的作用或者与 QTL 相连锁的标记在不同亲本间多态性的消失,导致选择效率降低或 MAS 无法进行。

4.4 展望

棉花遗传图谱日趋饱和以及 QTL 定位方法不断革新将使现存的许多问题不断得到解决,棉花抗黄萎病等复杂 QTL 的研究取得了令人瞩目的成果。譬如:Stelly 等^[28]以陆地棉遗传标准系 TM-1 作为回交轮回亲本,海岛棉自交系 3-79 作为供体亲本,进行多次亚倍体回交并结合表型和细胞遗传学鉴定,得到了 17 个与 TM-1 相似的置换系。王鹏等^[29]采用杂交、连续回交结合标记辅助选择将海岛棉海 7124 的染色体片段导入到陆地棉遗传标准系 TM-1 的遗传背景中,培育出第一套海岛棉的染色体片段置换系。杨泽茂^[30]以陆地棉栽培种 CCRI 221 为受体,海岛棉海 1 为供体,通过高代回交和分子标记辅助选择相结合的方法,用分布在棉花基因组 25 个连锁群上的 276 个多态性标记对 BC₄F₁ 世代进行检测,构建了由 116 个家系组成的染色体片段导入系群体。染色体片段置换系或导入系解决了棉花 QTL 定位的不精确与不稳定等问题。客观地讲,国内棉花抗病 QTL 定位局限于基础理论的研究,没有进行精细定位、图位克隆并应用到育种实践中。但是可以预

见,随着新型分子标记的开发,越来越多的抗黄萎病 QTL 的位置、效应将逐步探明,MAS 选育抗病高产优质棉新品种将展示出美好的前景。

参考文献:

- [1] 喻树迅,范术丽. 我国棉花遗传育种进展与展望[J]. 棉花学报, 2003, 15(2): 120-124.
YU Shu-xun, Fan Shu-li. The evolutions and prospect of cotton genetics and breeding in China[J]. Cotton Science, 2003, 15(2): 120-124.
- [2] 方宣钧,吴为人,唐纪良. 作物 DNA 标记辅助育种[M]. 北京: 科学出版社, 2001: 41-84.
FANG Xuan-jun, Wu Wei-ren, Tang Ji-liang, et al. DNA marker assisted breeding of crops[M]. Beijing: Science Press, 2001: 41-84.
- [3] PATERSON A H. Molecular dissection of quantitative traits: progress and prospects[J]. Genome Research, 1995, 5: 321-333.
- [4] KEARSEY M J. The principles of QTL analysis (a minimal mathematics approach) [J]. Journal of Experimental Botany, 1998, 49(327): 1619-1623.
- [5] 齐俊生,马存,赵良忠,等. 海岛棉品种抗黄萎病遗传规律初步研究[J]. 棉花学报, 2000, 12(4): 169-171.
QI Jun-sheng, Ma Cun, Zhao Liang-zhong, et al. Study on heredity of *Verticillium* wilt resistance of *G. barbadense* L. [J]. Cotton Science, 2000, 12(4): 169-171.
- [6] 高玉千,聂以春,张献龙. 棉花抗黄萎病基因的 QTL 定位[J]. 棉花学报, 2003, 15(2): 73-78.
GAO Yu-qian, Nie Yi-chun, Zhang Xian-long. QTL mapping of genes resistant to *Verticillium* wilt in cotton[J]. Cotton Science, 2003, 15(2): 73-78.
- [7] 杜威世,杜雄明,马峙英. 棉花黄萎病抗性基因 SSR 标记研究[J]. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2004, 32(3): 20-24.
DU Wei-shi, Du Xiong-ming, Ma Zhi-ying. Studies on SSR markers of resistance gene of *Verticillium* wilt in cotton [J]. Journal of Northwest A&F University: Natural Science Edition, 2004, 32(3): 20-24.
- [8] BOLEK Y, Ei-Zik K M, Pepper A E, et al. Mapping of *Verticillium* wilt resistance genes in cotton[J]. Plant Science, 2005, 168(66): 1581-1590.
- [9] 甄瑞,王省芬,马峙英,等. 海岛棉抗黄萎病基因 SSR 标记研究[J]. 棉花学报, 2006, 18(5): 269-272.
ZHEN Rui, Wang Xing-fen, Ma Zhi-ying, et al. A SSR marker linked with the gene of *Verticillium* wilt resistance in *Gossypium barbadense* [J]. Cotton Science, 2006, 18(5): 269-272.
- [10] 张保才. AB-QTL 法定位海岛棉优异纤维品质基因和抗黄萎病基因[D]. 北京: 中国农业科学院研究生院, 2006.
ZHANG Bao-cai. QTL analysis of fiber quality and resistance to *Verticillium* wilt using *Gossypium hirsutum* × *Gossypium barbadense* backcross populations [D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2006.
- [11] YANG Chang, Guo Wang-zhen, Li Guo-jing, et al. QTLs mapping for *Verticillium* wilt resistance at seedling and maturity stages in *Gossypium barbadense* L. [J]. Plant Science, 2008, 174: 290-298.
- [12] 房卫平,许守明,孙玉堂,等. 棉花抗黄萎病的 RAPD 标记[J]. 河南农业科学, 2001, 9: 11-13.
FANG Wei-ping, Xu Shou-ming, Sun Yu-tang, et al. The RAPD maker linked with *Verticillium* wilt resistance in cotton [J]. Henan Agricultural Sciences, 2001, 9: 11-13.
- [13] ZHU Shui-jin, Fang Wei-ping, Ji Dao-fan. Studies on the molecular marker asistant selection for *Verticillium* wilt resistance in upland cotton (*Gossypium hirsutum*) [J]. Plant Genomics in China, 2001: 66.
- [14] 王红梅,张献龙,贺道华,等. 陆地棉对黄萎病抗性的分子标记研究[J]. 植物病理学报, 2005, 35(4): 333-339.
WANG Hong-mei, Zhang Xian-long, He Dao-hua. Detection of DNA markers associated with resistance to *Verticillium dahliae* in cotton [J]. Acta Phytopathologica Sinica, 2005, 35(4): 333-339.
- [15] 杨昶,郭旺珍,张天真. 陆地棉抗黄萎病、纤维品质和产量等农艺性状的 QTL 定位[J]. 分子植物育种, 2007, 5(6): 797-805.
YANG Chang, Guo Wang-zhen, Zhang Tian-zhen. QTL mapping for resistance to *Verticillium* wilt, fiber quality and yield traits in upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.) [J]. Molecular Plant Breeding, 2007, 5(6): 797-805.
- [16] 葛海燕,汪业春,郭旺珍,等. 陆地棉抗黄萎病性状的遗传及分子标记研究[J]. 棉花学报, 2008, 20(1): 19-22.
GE Hai-yan, Wang Ye-chun, Guo Wang-zhen, et al. Inheritance and molecular tagging of resistance against *Verticillium* wilt in upland cotton [J]. Cotton Science, 2008, 20(1): 19-22.
- [17] 王芙蓉,刘任重,王留明,等. 陆地棉品种抗黄萎病性状的分子标记及其辅助选择效果[J]. 棉花学报, 2007, 19(6): 424-430.
WANG Fu-rong, Liu Ren-zhong, Wang Liu-ming, et al. Molecular markers of *Verticillium* wilt resistance in upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.) cultivar and their effects on assisted phenotypic selection [J]. Cotton Science, 2007, 19(6): 424-430.
- [18] 闵留芳,张天真,潘家驹. 有关棉花黄萎病 (*Verticillium dahliae* Kleb.) 抗性遗传研究的几个问题[J]. 棉花学报, 1995, 7(4): 197-201.
MIN Liu-fang, Zhang Tian-zhen, Pan Jia-ju. Problems related to the resistance inheritance of *Verticillium dahliae* in cotton [J]. Cotton Science, 1995, 7(4): 197-201.

- [19] REINISCH A J, Dong Jian-min, Brubaker C L, et al. A detailed RFLP map of cotton *Gossypium hirsutum* × *Gossypium barbadense*: chromosome organization and evolution in a disomic polyploid genome[J]. *Genetics*, 1994, 138:829-847.
- [20] RONG J K, Abbey C, Bowers J E, et al. A 3347-locus genetic recombination map of sequence-tagged sites reveals features of genome organization, transmission and evolution of cotton (*Gossypium*)[J]. *Genetics*, 2004, 166:389-417.
- [21] HAN Zhi-guo, Guo Wang-zhen, Song Xian-liang, et al. Genetic mapping of EST-derived microsatellites from the diploid *Gossypium arboreum* in allotetraploid cotton[J]. *Molecular Genetics and Genomics*, 2004, 272:308-327.
- [22] SHAPPLEY Z W, Jenkins J N, Meredith W R, et al. An RFLP linkage map of upland cotton, *Gossypium hirsutum*[J]. *Theor Appl Genet*, 1998, 97:756-761.
- [23] ULLOA M, Meredith W R. Genetic linkage map and QTL analysis of agronomic and fiber quality traits in an intraspecific population[J]. *The Journal of Cotton Science*, 2000, 4:161-170.
- [24] ULLOA M, Meredith W R, Shappley Z W, et al. RFLP genetic linkage maps from four F₂₃ populations and a joinmap of *Gossypium hirsutum*[J]. *Theor Appl Genet*, 2002, 104:200-208.
- [25] YANO M, Sasaki T. Genetic and molecular dissection of quantitative traits in rice[J]. *Plant Molecular Biology*, 1997, 35:145-153.
- [26] SHEN Xin-lian, Zhang Tian-zhen, Guo Wang-zhen, et al. Mapping fiber and yield QTLs with main, epistatic, and QTL×environment interaction effects in recombinant inbred lines of upland cotton[J]. *Crop Science*, 2006, 46:61-66.
- [27] WANG Bao-hua, Guo Wang-zhen, Zhu Xie-fei, et al. QTL mapping of fiber quality in an elite hybrid derived-RIL population of upland cotton[J]. *Euphytica*, 2006, 152:367-378.
- [28] STELLY D M, SAHA S A, RASKA D A, et al. Registration of 17 germplasm lines of upland cotton (*Gossypium hirsutum*), each with a different pair of *G. barbadense* chromosomes or chromosome arms substituted for the respective *G. hirsutum* chromosome or chromosome arms[J]. *Crop Science*, 2005, 45:2663-2665.
- [29] 王 鹏, 丁业掌, 陆琼娟, 等. 陆地棉遗传标准系 TM-1 背景的海岛棉染色体片段置换系的培育[J]. *科学通报*, 2008, 53(9):1065-1069.
- WANG Peng, Ding Ye-zhang, Lu Qiong-xian, et al. Development of *G. barbadense* chromosome segment substitution lines in the genetic standard line TM-1 of *Gossypium hirsutum*[J]. *Chinese Science Bulletin*, 2008, 53(9):1065-1069.
- [30] 杨泽茂, 李骏智, 李爱国, 等. 利用高代回交和分子标记辅助选择构建棉花染色体片段置换系[J]. *分子植物育种*, 2009, 7(2):233-241.
- YANG Ze-mao, Li Jun-zhi, Li Ai-guo. Developing chromosome segment substitution lines (CSSLs) in Cotton (*Gossypium*) using advanced backcross and MAS [J]. *Molecular Plant Breeding*, 2009, 7(2):233-241. ●