

邓琳,刘静,张咪,等. 基于黄褐棉导入系的抗黄萎病 QTL 鉴定分析[J]. 江苏农业科学,2018,46(15):68-72.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2018.15.018

基于黄褐棉导入系的抗黄萎病 QTL 鉴定分析

邓琳^{1,2}, 刘静¹, 张咪¹, 黄芳¹, 周水娟¹, 刘倩¹, 梅艳¹, 王泽¹, 王凯², 汪保华¹

[1. 南通大学生命科学学院, 江苏南通 226019; 2. 福建省海峡植物应用系统生物学重点实验室(福建农林大学), 福建福州 350002]

摘要:棉花是我国重要的经济作物,对纺织工业发展和提高人民生活水平具有重要作用。陆地棉是最主要的栽培棉种,占棉花产量的 90% 以上,然而其对黄萎病抗性仍有待提高。黄褐棉对黄萎病抗性强,且作为与陆地棉遗传距离较远的异源四倍体野生棉,很可能具备一些优异的抗病等位基因供发掘利用。以陆地棉 PD94042 为轮回亲本,以黄褐棉为供体亲本,经过杂交以及高世代回交,并结合分子标记辅助选择,建立一套渐渗有黄褐棉的导入系,成功检测到 10 个黄萎病抗性相关数量性状基因座(quantitative trait locus,简称 QTL),解释表型变异范围为 14.0%~39.3%。这些结果为进一步开展 QTL 精细定位,服务于棉花抗黄萎病育种实践奠定了基础。

关键词:黄褐棉;陆地棉;导入系;抗棉花黄萎病;相关数量性状基因座;QTL 鉴定分析

中图分类号: S435.621.2 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2018)15-0068-04

棉花是纺织工业的重要原料,也是重要的油料作物^[1]。棉属(*Gossypium* L.) 包含 4 个栽培种,即草棉(*G. herbaceum*)、亚洲棉(*G. arboreum*)、陆地棉(*G. hirsutum*)、海岛棉(*G. barbadense*),其中陆地棉栽培对棉花产量贡献最大。经过长期的引种驯化,现代陆地棉栽培种已具备高产优质等诸多优良特性;然而,人类的选育也对遗传多样性造成一定的影响,并直接导致棉花对生物及非生物胁迫的抗性降低^[2]。其中,棉花黄萎病菌导致的土传真菌维管束病害,即棉花黄萎病,在生产中极具毁灭性且难以防治^[3]。在棉花育种实践中,利用野生资源拓宽棉花遗传多样性,发掘野生棉一些新的基因位点对陆地棉改良有明显的作用^[4]。原产于巴西的黄褐棉(*G. mustelinum*)^[5]在野生异源四倍体棉种里与陆地棉遗传距离较远^[6],且具有抗黄萎病的优良特性,其优异的等位基因对改良陆地棉抗黄萎病具备潜在的重要价值。

Tanksley 等提出的回交高世代数量性状基因座(advanced backcross quantitative trait locus,简称 AB-QTL)分析法,解决了从野生种导入优良基因到栽培品种的问题^[7]。Paterson 等提出了利用导入系(introgression line,简称 IL)作图群体进行 QTL 精细定位,并取得了良好效果^[8]。张星星等在 BC₃F₃ 种子中鉴定出来自加拿大优质强筋小麦品种 Glenlea 的 Glu-A1a、Glu-B1a1、Glu-D1d 位点不同组合的 7 种导入系材料,研究表明,DLGlu1 可用于 Glu-1 位点近等导入系的快速创制,对 Glu-1 位点功能研究和改良具有重要价值^[9]。张蕾等研究的由小麦和中间偃麦草 Z1141 杂交、回交而来的高代导

入系 CH7124,在苗期高度耐受盐胁迫环境,后续用 100 个简单重复序列(simple sequence repeats,简称 SSR)标记对亲本 CH7124 和绵阳 11 以及 F₂ 群体的耐盐/敏感池进行筛选,结果获得 2 个多态性标记 Xwmc175、Xgwm213^[10]。潘晓雪等以死苗率为鉴定指标,对糯稻 89-1 导入系群体(BC₁F₉)进行苗期耐寒性鉴定试验,筛选出强抗寒性株系并对筛选出的株系进行了生理生化分析^[11]。

为揭示棉花抗病的遗传基础,许多研究者已经进行了独立的研究,并在一些定位群体中检测出许多与棉花抗病性相关联的 QTL。Guo 等利用 2 个黄萎病抗性品系 5026、60182 鉴定了 25 个与抗病相关的 QTL,4 个优良 QTL 分别位于 5 号、6 号、8 号、13 号染色体上^[12]。Zhao 等基于疾病苗圃和温室环境,通过关联作图鉴定了与黄萎病抗性相关的 42 个 QTL,广泛分布在 15 条染色体中,16 号染色体上的抗性 QTL 簇也在其研究中得到证实,这与该染色体的紧密连锁具有一致性^[13]。Ning 等在抗性 Acala-Prema 和易感栽培种 86-1 之间的杂交群体中检测到 7 个位于 1 号、3 号、5 号、7 号染色体上的抗性 QTL^[14]。Fang 等构建了易感 Sure-Grow 747(陆地棉)与抗性 Pima S-7(海岛棉)杂交的回交高世代群体,检测到在 4 号、19 号等染色体上的共 42 个 QTL,增效亲本大多来自抗性 Pima S-7^[15]。Jiang 等利用抗性棉花材料 60182 与易感栽培品种 Junmian 1 杂交,在 7 号和 9 号染色体上同时筛选出具有高贡献率的 QTL 簇,这对改善棉花育种的计划有所促进^[16]。Bolek 等利用高度耐受的棉花品系 Pima S-7(海岛棉)和易感的 Acala 44(陆地棉)杂交,通过具有明显连锁关联的 15 个标记,共检测出 9 个分布于 10 号、11 号、12 号、25 号染色体的 QTL^[17]。

针对棉花抗黄萎病相关表达序列标签(expressed sequence tag,简称 EST)资源,笔者所在团队已开发 106 对有效、非冗余的抗黄萎病 SSR 标记,并对所开发的引物进行评价,同时进行棉属种间转移性研究,成效显著^[18]。本研究在利用 Wang 等将陆地棉与黄褐棉杂交而构建的回交高世代群体^[19]的基础上,分子标记辅助选择抗病表现优异的近等基因

收稿日期:2017-03-07

基金项目:福建省海峡植物应用系统生物学重点实验室(福建农林大学)开放课题(编号:125-PTJH1600301);江苏省重点研发计划(现代农业)重点项目(编号:BE2015353);大学生实践创新训练计划。

作者简介:邓琳(1996—),女,山西晋中人,主要从事植物遗传学研究。E-mail:787966180@qq.com。

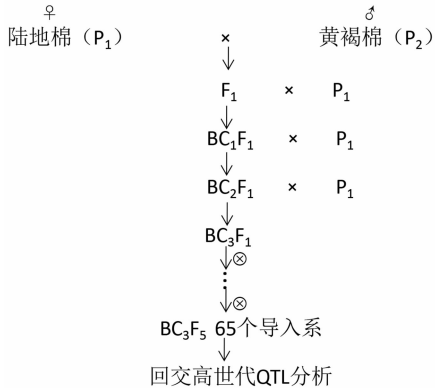
通信作者:汪保华,博士,副教授,主要从事植物遗传学研究。Tel:(0513)85012820;E-mail:bhwang@ntu.edu.cn。

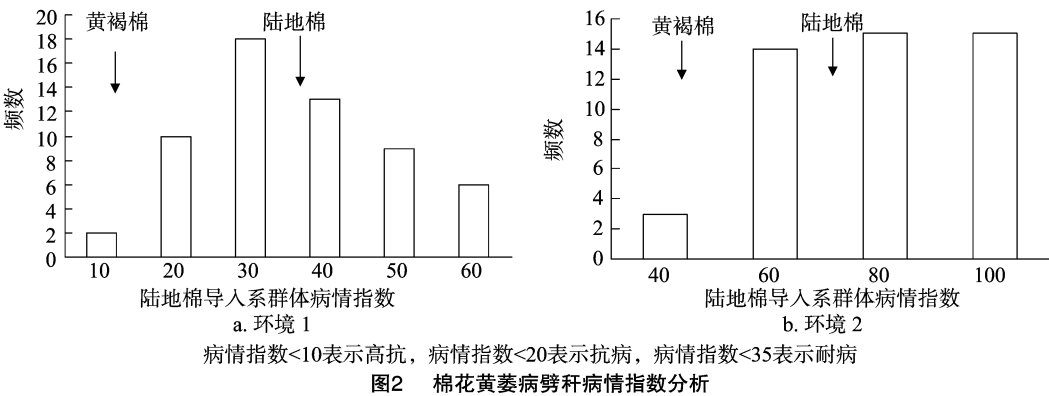
系,并结合病圃的表型差异,在构建的棉花导入系群体中对抗病 QTL 进行鉴定和分析,以期为抗病 QTL 精细定位及抗病分子育种奠定基础。

1 材料与方法

1.1 用于 QTL 定位的黄褐棉导入系群体的培育

前期研究中以陆地棉 PD94042 (P_1) 为受体亲本、以黄褐棉 (*G. mustelinum*) (P_2) 为供体亲本进行杂交,并以陆地棉 PD94042 (P_1) 为轮回亲本构建了回交高世代群体^[19],从中选育出 1 组覆盖棉花全基因组的导入系(共计 65 份材料),其过程主要包括亲本杂交获得 F_1 代,然后与陆地棉回交 3 次获得回交 3 代,再进行自交,获得试验需要的导入系群体(图 1)。





的表型变异率,增效基因贡献亲本为黄褐棉;*qVW-16-1* 定位在16 号染色体 79.67 cM 处,侧邻标记为 C1CR166b - BNL1604,LOD 值为 2.6,解释 19.1% 的表型变异率,增效基因贡献亲本为黄褐棉;*qVW-18-1* 定位在 18 号染色体 49.51 cM 处,侧邻标记为 BNL1721 - MUSS603,LOD 值为 2.7,解释 17.9% 的表型变异率,增效基因贡献亲本为黄褐棉;定位于 19 号染色体的抗病 QTL 有 3 个,其中 *qVW-19-1* 定位在 19 号染色体 312.67 cM 处,侧邻标记为 BNL3029 - DPL0444,LOD 值为 2.9,解释 18.6% 的表型变异率,增效基

因贡献亲本为黄褐棉;另外 *qVW-19-2* 定位在 19 号染色体 33.52 cM 处,侧邻标记为 C1CR524 - C1CR056,LOD 值为 2.6,解释 21.9% 的表型变异率,增效基因贡献亲本为陆地棉 PD94042;*qVW-19-3* 定位在 19 号染色体 70.39 cM 处,侧邻标记为 BNL3811 - MUSS118,LOD 值为 3.0,解释 18.7% 的表型变异率,增效基因贡献亲本为陆地棉 PD94042。特别地,位于 22 号染色体上的 QTL *qVW-22-1* 可解释 39.3% 的表型变异率,且 LOD 值高达 4.8,其病情指数增效基因来自陆地棉,即黄褐棉等位基因具有抗病作用,有必要开展深入研究。

表 2 QTL 定位结果

环境	QTL 名称	所在染色体	侧邻标记	位置 (cM)	LOD 值	加性效应	贡献率 (%)	增效基因贡献亲本
环境 1	<i>qVW-5-1</i>	Chr. 5a	C1CR016 - C1CR186	60.09	3.4	6.3	17.6	陆地棉 PD94042
	<i>qVW-9-1</i>	Chr. 9	C1CR658 - BNL3779	14.99	2.7	3.0	14.6	陆地棉 PD94042
环境 2	<i>qVW-4-1</i>	Chr. 4	DPL0085 - BNL530	0.01	2.7	1.1	14.0	陆地棉 PD94042
	<i>qVW-10-1</i>	Chr. 10	BNL1438 - C1CR002a	0.01	2.8	-0.4	14.0	黄褐棉
	<i>qVW-16-1</i>	Chr. 16	C1CR166b - BNL1604	79.67	2.6	-0.6	19.1	黄褐棉
	<i>qVW-18-1</i>	Chr. 18	BNL1721 - MUSS603	49.51	2.7	-2.0	17.9	黄褐棉
	<i>qVW-19-1</i>	Chr. 19a	BNL3029 - DPL0444	312.67	2.9	-0.2	18.6	黄褐棉
	<i>qVW-19-2</i>	Chr. 19b	C1CR524 - C1CR056	33.52	2.6	4.1	21.9	陆地棉 PD94042
	<i>qVW-19-3</i>	Chr. 19c	BNL3811 - MUSS118	70.39	3.0	21.7	18.7	陆地棉 PD94042
	<i>qVW-22-1</i>	Chr. 22	BNL3601 - NAU5046	14.16	4.8	38.0	39.3	陆地棉 PD94042

用绘图软件 MapChart 绘制目标 QTL 在染色体或连锁图谱上的位置,如图 3 所示:图中为 *qVW-22-1* 主效 QTL 的遗传图谱分析,图上划线标记的是 QTL 的多态性位点,显示的是可能存在于该区间的抗病 QTL,线性标注即是该区间的范围,而中间的矩形实心区域是可能性较大的 QTL 位置,这表明更为精细的位点可能在此区域;右边的矩形方框是根据 LOD 值所画的散点图。

3 讨论

在众多作物(水稻^[24]、大豆^[25]、棉花^[26]等)中均有报道通过高世代回交和分子标记辅助选择相结合来构建染色体片段代换系,但具有黄褐棉染色体片段代换系的报道较少。本研究所用亲本材料中的 PD94042 是感病陆地棉品系,另一个亲本是高抗黄萎病的黄褐棉品系,两亲本在抗黄萎病性状方面差异明显,因此利于进行抗病 QTL 研究。

前人研究中,已报道许多棉花黄萎病抗性 QTL^[27-28]。刘剑光等构建的一个以棉花抗黄萎病品系苏抗 045 和感黄萎病

品系苏研 116 为亲本的含有 237 个 F₂ 单株的群体中,在 NAU2970 - MUSS138 区间内检测到 1 个定位于 5 号染色体上的抗黄萎病 QTL,可解释 9.69% 的表型变异率^[29]。Shi 等构建了来自高抗性品系 Hai1(海岛棉)和易感品种 CCRI36(陆地棉)作为轮回亲本的 BC₁F₁、BC₁S₁、BC₂F₁ 群体,在全棉基因组中使用来自 BC₁F₁ 群体的高密度简单重复序列遗传连锁图谱检测与抗病抗性相关的 QTL 共 48 个,其中定位于 19 号染色体上的抗病 QTL 侧邻标记 NAU5489 与笔者所在实验室鉴定的 *qVW-19-3* 侧邻标记相距甚小,可能有一定的相关性,位于 22 号染色体上的 QTL 侧邻标记 C1CR0438 也出现在本研究的图谱上;同时也检测出来自 5 号、9 号、10 号染色体上的许多 QTL,但由于缺乏共同标记,难以比较^[30]。Yang 等利用耐受品种 Hai7124(海岛棉)与易感品种 Junmian 1(陆地棉)进行杂交,检测到定位于 4 号染色体上的抗病 QTL 侧邻标记 NAU3437 也在笔者所在实验室的检测范围内,与笔者所在实验室鉴定的 *qVW-4-1* 可能具有一定的关联^[31]。

本研究检测到的抗病 QTL 大多离散地分布在多条染色

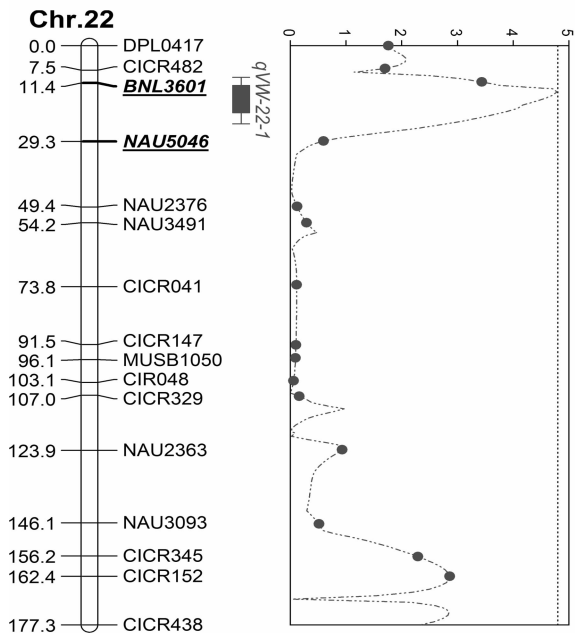


图3 主效QTL *qVM-22-1* 在染色体上的位置

体上,而在19号染色体连锁群上有3个QTL,这些QTL主要集中在标记DPL0444、CICR056、MUS118附近,这种QTL成簇分布现象在其他研究中也有报道,在棉花基因组中可能存在着对棉花生长发育具有更大作用的高度重复的基因富集区,QTL能发挥多重功能以弥补数量上的不足^[32]。后续的研究将对一些重点QTL开展精细定位,同时进行标记辅助选择,以期对棉花抗黄萎病育种实践服务。

参考文献:

- [1] Paterson A H, Wendel J F, Gundlach H, et al. Repeated polyploidization of *Gossypium* genomes and the evolution of spinnable cotton fibres[J]. *Nature*, 2012, 492(7429): 423–427.
- [2] Wendel J F. Genetic diversity in *Gossypium hirsutum* and the origin of upland cotton[J]. *American Journal of Botany*, 1992, 79(11): 1291–1310.
- [3] 马存, 简桂良, 孙文姬. 我国棉花抗黄萎病育种现状、问题及对策[J]. *中国农业科学*, 1997, 30(2): 58–64.
- [4] 汪保华, 王为, 庄智敏, 等. 3个黄褐棉近等基因系的选择及评价[J]. *中国农学通报*, 2011, 27(24): 45–49.
- [5] Wendel J F, Rowley R, Stewart J M. Genetic diversity in and phylogenetic relationships of the Brazilian endemic cotton, *Gossypium mustelinum* (Malvaceae)[J]. *Plant Systematics and Evolution*, 1994, 192(1–2): 49–59.
- [6] Wendel J F, Cronn R C. Polyploidy and the evolutionary history of cotton[J]. *Advances in Agronomy*, 2003, 78(2): 139–186.
- [7] 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[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1996, 92(2): 191–203.
- [8] Paterson A H, Deverna J W, Lanini B, et al. Fine mapping of quantitative trait loci using selected overlapping recombinant chromosomes, in an interspecies cross of tomato[J]. *Genetics*, 1990, 124(3): 735–742.

- [9] 张星星, 王召军, 杨玉双, 等. 利用HMW-GS全缺失突变体快速构建Glu-1位点近等渗入系[J]. *作物学报*, 2016, 42(8): 1247–1252.
- [10] 张蕾, 侯雅静, 张晓军, 等. 小偃麦渗入系耐盐性鉴定及其在F₂群体中的遗传分析[J]. *山西农业科学*, 2016, 44(3): 281–283, 287.
- [11] 潘晓雪, 胡明瑜, 白文钦, 等. 糯稻89-1渗入系苗期耐寒鉴定及生理机制初步分析[J]. *分子植物育种*, 2016, 149(10): 2798–2802.
- [12] Guo X, Cai X, Yuan D, et al. Development and identification of *Verticillium* wilt-resistant upland cotton accessions by pyramiding QTL related to resistance[J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2016, 15(3): 512–520.
- [13] Zhao Y L, Wang H M, Chen W, et al. Genetic structure, linkage disequilibrium and association mapping of *Verticillium* wilt resistance in elite cotton (*Gossypium hirsutum* L.) germplasm population[J]. *PLoS One*, 2014, 9(1): e86308.
- [14] Ning Z, Zhao R, Chen H, et al. Molecular tagging of a major quantitative trait locus for broad-spectrum resistance to *Verticillium* wilt in upland cotton cultivar Acala-Prema[J]. *Crop Science*, 2013, 53(6): 2304–2312.
- [15] Fang H, Zhou H P, Sanogo S, et al. Quantitative trait locus mapping for *Verticillium* wilt resistance in a backcross inbred line population of cotton (*Gossypium hirsutum* × *Gossypium barbadense*) based on RGA-AFLP analysis[J]. *Euphytica*, 2013, 194(1): 79–91.
- [16] Jiang F, Zhao J, Zhou L, et al. Molecular mapping of *Verticillium* wilt resistance QTL clustered on chromosomes D7 and D9 in upland cotton[J]. *Science in China Series C-Life Sciences*, 2009, 52(9): 872–884.
- [17] Bolek Y, El-Zik K M, Pepper A E, et al. Mapping of *Verticillium* wilt resistance genes in cotton[J]. *Plant Science*, 2005, 168(6): 1581–1590.
- [18] Wang B H, Rong P, Cai X X, et al. Development of EST-SSR markers related to disease resistance and their application in genetic diversity and evolution analysis in *Gossypium*[J]. *Genetics and Molecular Research*, 2015, 14(3): 10630–10644.
- [19] Wang B H, Draye X, Zhang Z S, et al. Advanced backcross QTL analysis of fiber strength and fineness in a cross between *Gossypium hirsutum* and *G. mustelinum*[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8(6): 1–12.
- [20] 吴征彬. 棉花抗黄萎病鉴定技术研究[J]. *湖北农业科学*, 1999(5): 16–19.
- [21] 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[J]. *Plant Molecular Biology Reporter*, 1993, 11(2): 122–127.
- [22] He Y J, Kumar P, Shen X L, et al. Re-evaluation of the inheritance for root-knot nematode resistance in the upland cotton germplasm line M-120 RNR revealed two epistatic QTLs conferring resistance[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2014, 127(6): 1343–1351.
- [23] Adawy S S, Diab A A, Atia M A, et al. Construction of genetic linkage map with chromosomal assignment and quantitative trait loci associated with some important agronomic traits in cotton[J]. *GM Crops & Food*, 2013, 4(1): 36–49.
- [24] 刘鑫燕, 朱孔志, 张昌泉, 等. 利用9311来源的粳型染色体片段

李荣林, 杨亦扬, 万青, 等. 硅处理茶树对茶尺蠖取食的调控作用[J]. 江苏农业科学, 2018, 46(15): 72–76.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2018.15.019

硅处理茶树对茶尺蠖取食的调控作用

李荣林¹, 杨亦扬¹, 万青¹, 李欢¹, 胡振民¹, 李全华², 蒋川花²

(1. 江苏省农业科学院休闲农业研究所, 江苏南京 210014; 2. 常州日春农业科技发展有限公司, 江苏常州 213200)

摘要:探讨用硅酸钠、硅鲨(二氧化硅)、硅分散剂、硅消泡剂分别喷雾处理茶树后, 茶尺蠖取食和生长受到的影响。结果表明, 在非选择性试验测试下茶尺蠖取食量下降, 且以硅酸钠水溶液处理拒食率最高, 为 51.98%, 但同时硅酸钠水溶液处理下茶尺蠖食物转化率也最高, 为 0.289 6 g/g。在选择性试验测试下硅酸钠水溶液处理和硅消泡剂处理拒食率较高, 分别达到 26.44%、26.74%, 而硅分散剂处理的拒食率为 19.91%, 硅鲨处理则只有 10.84%。与对照相比, 硅酸钠水溶液、硅鲨、硅分散剂处理均显著降低多酚氧化酶(polyphenol oxidase, 简称 PPO)的活性, 硅消泡剂处理后 PPO 活性上升; 硅酸钠水溶液、硅鲨处理后苯丙氨酸解氨酶(phenylalanine ammonia-lyase, 简称 PAL)活性略有上升, 但与对照差异不显著, 硅分散剂处理后 PAL 活性略有下降, 但硅消泡剂处理使 PAL 活性升高 2.30 倍。与对照相比硅酸钠水溶液、硅鲨、硅分散剂处理下葡萄糖苷酶(glucosidase, 简称 GUS)活性显著降低, 硅消泡剂处理葡萄糖苷酶活性略有降低; 硅酸钠水溶液处理过氧化酶(peroxidase, 简称 POD)活性升高 66.1%, 其他几种硅制剂处理 POD 活性均降低, 硅鲨处理和硅分散剂处理 POD 活性强烈降低。硅酸钠水溶液处理引起的 POD 活性和 PAL 活性上升可能是硅酸钠引起茶尺蠖拒食率较高的原因, 但硅酸钠水溶液处理又降低 PPO 的活性。硅消泡剂处理使 POD 活性下降, PPO 活性上升, 2 种氧化酶活性变化与拒食率之间不能很好地对应, 因此硅引起的茶尺蠖取食变化的机制仍有待探索。

关键词:硅制剂; 茶尺蠖; 取食调节; 非选择性试验; 拒食率

中图分类号:S435.711 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2018)13-0072-05

茶尺蠖是目前我国茶区最主要的一种害虫, 发生率高, 危害严重。茶尺蠖防治方法多样, 研究广泛, 到目前为止仍然以化学农药防治为主, 积极探索新的防治方法和策略依然是这一领域的研究重点^[1-3]。

硅(Si)是地壳中最丰富的元素之一, 已有研究证实硅是植物生长的必需元素之一^[4]。由于硅对水稻的生理作用已较为明确, 有关硅对水稻抗虫作用的研究也较多, 基本结论认

为, 施用硅肥对水稻防御二化螟、卷叶螟是有益的^[5-6]。

硅对其他植物抗病、抗虫、抗非生物逆境作用的研究也有很多报道^[7-8], 硅可以在植物表面形成直接的物理障碍或在植物组织内沉积阻止害虫取食^[9-10]。McColloch 等首先提出, 二氧化硅对玉米抗黑森瘿蚊有重要作用^[11], 之后研究表明, 施用硅肥可增强大多数作物对植食性昆虫的抗性^[12-15]。植物吸收的硅可能参与了植物受到生物或非生物胁迫后的生理代谢, 通过生理性防卫机制减轻或降低危害, 这种防御机制可能与硅作为单一物理屏障的防御机制相互协同, 也可能针对不同的胁迫各自发挥主导作用^[16-17]。有机硅作为作物生长调节剂, 可调节植物的生长发育, 提高作物的生长性能, 这可能间接影响害虫的取食和繁衍^[18-19]。

然而, 也有不少研究认为, 植物吸收了硅以后对植物抗虫性没有影响。Massey 等研究发现, 植物硅含量升高并未对蚜

收稿日期: 2017-03-20

基金项目: 江苏省农业科技自主创新资金[编号: CX(15)1036]; 江苏省科技支撑计划(编号: BE2013330); 江苏省溧阳市科技计划(编号: LB2017031)。

作者简介: 李荣林(1963—), 男, 安徽马鞍山人, 硕士, 副研究员, 从事茶树生理生化和茶叶加工研究。E-mail: 2440863313@qq.com。

代换系定位控制稻米糊化温度的微效 QTL[J]. 作物学报, 2014, 40(10): 1740–1747.

[25] 向士华, 王吴彬, 何庆元, 等. 多环境下野生大豆染色体片段代换系群体农艺性状相关 QTL/片段的鉴定[J]. 中国农业科学, 2015, 48(1): 10–22.

[26] 兰孟焦, 杨泽茂, 石玉真, 等. 陆海 BC₄F₂ 和 BC₄F₃ 代换系的评价及纤维产量与品质相关 QTL 的检测[J]. 中国农业科学, 2011, 44(15): 3086–3097.

[27] Wang H M, Lin Z X, Zhang X L, et al. Mapping and quantitative trait loci analysis of *Verticillium* wilt resistance genes in cotton[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2008, 50(2): 174–182.

[28] Zhang J F, Fang H, Zhou H P, et al. Genetics, breeding, and marker-assisted selection for *Verticillium* wilt resistance in cotton

[J]. Crop Science, 2014, 54(4): 1289–1303.

[29] 刘剑光, 吴娟娟, 赵君, 等. 陆地棉抗黄萎病 QTL 的定位[J]. 江苏农业学报, 2014, 30(6): 1235–1239.

[30] Shi Y Z, Zhang B C, Liu A Y, et al. Quantitative trait loci analysis of *Verticillium* wilt resistance in interspecific backcross populations of *Gossypium hirsutum* × *Gossypium barbadense* [J]. BMC Genomics, 2016, 17(1): 877.

[31] Yang C, Guo W Z, Li G Y, et al. QTLs mapping for *Verticillium* wilt resistance at seedling and maturity stages in *Gossypium barbadense* L. [J]. Plant Science, 2008, 174(3): 290–298.

[32] 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.