

DOI: 10.13718/j.cnki.xdzk.2023.01.006

陆地棉 RIL 群体产量与纤维品质性状 QTL 定位

黄莎, 张正圣, 王文文, 刘大军

西南大学 农学与生物科技学院, 重庆 400715

摘要: 棉花是世界首要的天然纤维作物, 同时也是重要的蛋白和油料作物。该研究构建了一个包含 184 个单株的(渝棉 1 号 × 超早 3 号)重组近交系群体, 利用 SSR 和 SLAF-seq SNP 分子标记共同构建高密度遗传图谱, 结合多种环境鉴定产量和纤维品质性状表型, 定位棉花产量和纤维品质性状的 QTL。研究表明: ① 对 8 020 个 SSR 与 SNP 标记进行遗传连锁分析, 构建的遗传图谱共 2 945 个位点(41 SSR 和 2 904 SNP), 遗传长度为 4 650.71 cM, 覆盖陆地棉基因组总长的 98.30%; ② 共定位到 76 个 QTL, 包括 35 个产量性状 QTL, 41 个纤维品质性状 QTL, LOD 值分布在 2.50~7.76 之间, 解释表型变异率为 6.4%~23.4%; ③ 10 个 QTL 在两个及以上环境被检测到, 为环境稳定 QTL。

关键词: 陆地棉; 简化基因组测序; 产量; 纤维品质;
数量性状位点; 遗传图谱

中图分类号: S562

文献标志码: A

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



文章编号: 1673-9868(2023)01-0055-11

QTL Mapping of Yield and Fiber Quality Traits in an Upland Cotton RIL Population

HUANG Sha, ZHANG Zhengsheng, WANG Wenwen, LIU Dajun

School of Agronomy and Biotechnology, Southwest University, Chongqing 400715, China

Abstract: Cotton is the leading natural fiber crop, and also an important protein crop and oil crop in the world. A RIL population consisting of 184 lines (Yumian 1 × Chaozao 3) was constructed in this study. The SNP markers obtained by SLAF-seq and polymorphic SSR markers were used to construct a high-density genetic map. The phenotypic data of yield and fiber quality traits detected in multiple environments were used to locate QTL for yield and fiber quality traits. The results are as follows: ① Linkage analysis was conducted on 8 020 markers, and a genetic map containing 2 945 (41 SSR and 2 904 SNP) loci were finally constructed. The genetic length of the constructed map was 4 650.71 cM, and covered 98.30% of the upland cotton genome. ② Totally, 35 QTLs for yield traits and 41 QTLs for fiber quality traits were detected, which ex-

收稿日期: 2022-03-25

基金项目: 科技部国家重点研发计划资助项目(2016YED0100203-2)。

作者简介: 黄莎, 硕士研究生, 主要从事棉花育种研究。

通信作者: 刘大军, 副教授, 硕士研究生导师。

plained 6.4% to 23.4% of the phenotypic variation, and their *LOD* value ranged from 2.50 to 7.76.

③ Ten QTLs were detected in two or more environments, which were environment-stable QTL.

Key words: upland cotton; SLAF-seq SNP; yield; fiber quality; QTL; genetic map

棉花作为全球重要的经济农作物,是最多的天然纤维来源,被广泛应用于织造行业.栽培棉花多为异源四倍体,由两个异源二倍体棉属经 A 基因组与 D 基因组杂交后染色体加倍形成^[1].陆地棉(*Gossypium hirsutum*)作为最重要的异源四倍体棉种占据了超过全球 95% 的棉花市场.产量和纤维品质是棉花研究中最受关注的部分^[2],但棉花产量与纤维品质呈负相关,难以同时改良^[3],是培育优异棉种的巨大挑战.棉花产量及纤维品质作为数量性状,受多个基因控制.探究棉花产量与纤维品质的遗传决定因素,利用分子标记检测来为目的基因定位提供依据,对棉花品质改良具有重要意义.由于陆地棉种内杂交多态性低,因此构建高密度的陆地棉种内遗传图谱是其分子标记辅助选择育种的关键.

构建高密度遗传图谱需要寻找众多的分子标记.简单序列重复(Simple sequence repeat, SSR)标记分布多且广,实验重复性好且结果可靠,可以在等位基因间显示多个差异^[4-5].简化基因组测序(Specific locus amplified fragment sequencing, SLAF-seq)是在高通量测序的背景下发展起来的^[6-7].SLAF-seq 的 3 个显著优势是:深度测序保证了基因分型准确;测序成本低;正式测序前利用预测系统提升标记效率.SLAF-seq 近年来已被广泛用于单核苷酸多样性(Single nucleotide polymorphism, SNP)检测^[8-11].

数量性状位点(Quantitative trait loci, QTL)是在调控生物体数量性状中起重要作用的基因片段在染色体上的位置,数量性状不仅受多个 QTL 的影响,也与环境互作相关,部分数量性状存在一个主效基因对该性状的控制起主导作用,农作物的产量性状一般为数量性状.对棉花而言,产量性状、纤维品质和抗逆性等都是数量性状.CottonQTLdb 搜集了大量来自全球棉花纤维品质、产量性状、抗病性、耐盐等各类性状的 QTL,在 release 2.3 版本中囊括了截至 2018 年 1 月来自 156 个刊物的 4 892 个 QTL^[12-13];Ijaz 等^[14]总结了 2017—2019 年多个研究者定位的、与纤维品质相关的稳定 QTL.

本研究运用 SLAF-seq SNP 技术结合 SSR 分子标记构建高密度遗传图谱,帮助增加遗传图谱的准确性,缩小了 QTL 长度区间,使 QTL 定位更加准确高效,可有效推进后续精细定位群体选择和候选基因筛选,为陆地棉产量和纤维品质的分子育种提供参考.

1 材料与方法

1.1 材料

杂交母本为渝棉 1 号,由西南大学棉花研究室自主培育而成,产量高、纤维品质好.父本为超早 3 号,由中国农业科学院棉花研究所提供,具有早熟、无腺体、株型紧凑等特点.重组近交系(RIL)F_{2,6} 群体(包含 184 系)及两亲本材料分别于 2019 年夏种植于重庆歇马棉花种植基地,2019 年冬种植于海南三亚,2020 年夏种植于新疆库尔勒和新疆奎屯.

1.2 DNA 提取与 SLAF-seq 测序

提取 2019 年夏重庆歇马棉花种植基地的棉花植株嫩叶 DNA,提取过程参照 Zhang 等^[15]改良的 CTAB (Cetyltrimethylammonium Bromide)法.将提取的 184 株棉花全套 DNA 送至北京百迈客生物科技有限公司进行 SLAF-seq 测序.参考棉花基因组来自 <http://ibi.zju.edu.cn/cotton/>,利用北京百迈客生物科技有限公司自主研发的基因组酶切软件对 DNA 进行酶切预测,选择 HaeIII+Hpy166II 作为最适内切酶组合,经酶切得到的片段范围长度在 414~464 bp 之间,预测有 254 089 个 SLAF(Specific-Locus Amplified Fragment)标签,经日本晴酶切显示,Control 数据双端比对效率为 88.74%,酶切效率为 84.23%,构建的 SLAF 库合格.

1.3 SSR 分子标记

本研究筛选引物包括 CCRI,SWU,JESPR,Gh,NAU,BNL,CIR,CGR,HAU,DOW,DPL^[16].引物

CCRI 的设计参照亚洲棉基因组^[17], 引物 SWU 的设计参照雷蒙德氏棉基因组^[18], 其他来源于棉花引物数据库 <http://www.cottonmarker.org>. PCR 反应体系: 1.5 μL 10x Easy Taq PCR Buffer(Mg^{2+})、0.2 μL 2 mmol/L dNTP、0.3 μL 25 mmol/L Mg^{2+} 、0.2 μL 10 mmol/L 前引物(pF)、0.2 μL 10 mmol/L 后引物、再用 ddH₂O 定容至 10 μL . PCR 反应流程: 预变性 94 $^{\circ}\text{C}$ 5 min、35 个循环(变性 94 $^{\circ}\text{C}$ 30 sec、退火 53 $^{\circ}\text{C}$ 30 sec、延伸 72 $^{\circ}\text{C}$ 30 sec)、延伸 72 $^{\circ}\text{C}$ 7 min、保温 16 $^{\circ}\text{C}$ 30 sec. 采用聚丙烯酰胺凝胶电泳法筛选多态性 SSR 引物, 并利用筛选得到的具多态性引物对群体进行基因型检测.

1.4 遗传图谱构建与 QTL 定位

将测序结果进行筛选, 并将基因型缺失大于 80% 的标记去除, 利用 JoinMap 4^[19] 软件对经 SSR 分子标记和简化基因组测序得到的 SNP 标记进行联合分析, 作图映射函数为 Kosambi 函数^[20], 去除共分离后的位点用于构建遗传图谱, 参照 Li 等^[21] 测序得到的陆地棉基因组长度计算各染色体的基因组覆盖率.

利用 MapQTL[®] 6.0^[22-24] 对群体进行 QTL 定位, 导入所有环境位点基因型数据和表型数据, 选择区间作图法运算得到每个环境 QTL 的遗传距离, 设置似然比对数 $LOD \geq 2.5$ 的位点作为确定的 QTL 邻近标记, LOD 值减 1 的区间作为置信区间, 将多个环境检测到的同一性状、同一位置的 QTL 记为同一个 QTL, QTL 的命名方式为“q 性状-染色体-序号”. 利用 MapChart 将得到的 QTL 定位在遗传图谱上. QTL 簇的命名方式为“qClu-染色体-序号”.

1.5 数据统计分析

铃质量(BW)、衣分(LP)、籽指(SI)、衣指(LI)按常规方法测定; 纤维上半部平均长度(FL)、纤维整齐度指数(FU)、纤维断裂比强度(FS)、纤维马克隆值(FM)、纤维伸长率(FE)送至中国农业科学院棉花研究所进行纤维检测. 各性状间的相关性系数图由 R 语言绘制; <https://www.R-project.org/>.

2 结果与分析

2.1 产量和纤维品质表型统计分析

4 个环境下 9 个性状均表现出不同程度的超亲分离现象. 频率分布直方图显示各性状均近似正态分布, 且不同环境间性状表现存在差异, 结合 4 个环境的 9 个表型性状进行方差分析得到 F 值(表 1), 表明这些性状连续分布且易受环境影响, 符合数量性状遗传特点. 重组近交系 $F_{2;6}$ 群体在 2019 年夏重庆(CQ)、 $F_{2;7}$ 群体在 2019 年冬海南(HN)、 $F_{2;8}$ 群体在 2020 年夏新疆库尔勒(KL)和新疆奎屯(KT)4 个环境中的表型数据如表 2 所示. 相关性分析表明, 纤维整齐度、纤维断裂比强度、纤维伸长率都与纤维长度呈显著正相关, 纤维断裂比强度、纤维伸长率都与纤维整齐度呈显著正相关, 纤维伸长率与纤维断裂比强度、籽指和衣分两两呈显著正相关, 纤维长度、纤维断裂比强度都与马克隆值呈显著负相关(图 1).

表 1 4 个环境间产量与纤维品质的方差分析

性状	变异来源于基因型	变异来源于环境
籽指(SI)	2.90**	22.93**
衣分(LP)	2.58**	247.41**
铃质量(BW)	1.82**	259.13**
衣指(LI)	1.66**	148.50**
纤维长度(FL)	3.20**	99.73**
整齐度(FU)	1.60**	19.60**
断裂比强度(FS)	2.11**	67.90**
马克隆值(FM)	1.92**	24.43**
伸长率(FE)	1.82**	63.08**

注: ** 表示 $p < 0.01$ 水平差异具有统计学意义; 方差分析时筛选了缺失数据.

表 2 亲本及 RIL 群体的产量和纤维品质性状表现

性状	环境	亲本		群体				
		P_1	P_2	均值	标准差	峰度	偏度	变异系数/%
籽指/g	CQ	10.42	7.68	9.60	1.21	0.88	-0.35	12.65
	HN	9.97	9.76	9.59	0.97	0.47	0.64	10.06
	KL	—	9.74	9.59	0.88	0.19	0.26	9.13
	KT	9.26	9.75	10.19	1.00	0.48	0.33	9.79
衣分/%	CQ	43.58	39.74	39.65	0.03	2.21	-1.04	7.67
	HN	42.77	40.07	43.49	0.02	3.43	-1.22	5.61
	KL	—	42.82	43.74	0.02	0.49	-0.74	5.14
	KT	44.36	44.77	45.52	0.02	0.26	-0.33	3.89
铃质量/g	CQ	4.63	2.89	4.31	0.82	0.63	-0.01	19.05
	HN	6.19	6.57	5.91	0.64	1.53	0.62	10.79
	KL	—	5.52	5.81	0.83	7.42	1.20	14.34
	KT	5.81	5.35	6.11	0.71	0.20	0.44	11.59
衣指/g	CQ	8.04	5.05	6.53	0.89	0.43	-0.02	13.62
	HN	6.23	5.99	7.18	0.85	1.69	0.63	11.90
	KL	—	7.13	7.41	0.89	0.59	0.03	12.08
	KT	—	6.99	8.61	1.00	-0.26	0.40	11.39
长度/mm	CQ	29.20	25.65	27.99	1.25	-0.33	-0.01	4.48
	HN	25.00	24.70	26.04	1.09	1.21	0.30	4.20
	KL	—	28.30	27.65	1.13	0.21	-0.15	4.10
	KT	27.90	25.80	27.43	1.09	-0.09	0.00	3.97
整齐度/%	CQ	84.20	82.25	83.27	1.45	0.86	-0.78	1.74
	HN	82.00	82.30	82.71	1.32	-0.03	-0.35	1.60
	KL	—	82.80	83.86	1.29	-0.18	-0.18	1.54
	KT	82.30	79.30	82.72	1.29	-0.23	-0.01	1.56
比强度/(cN·tex ⁻¹)	CQ	36.85	26.25	29.94	2.32	0.05	0.32	7.74
	HN	27.00	23.30	27.20	1.87	0.56	0.44	6.88
	KL	—	27.90	30.06	1.79	-0.42	-0.05	5.95
	KT	32.20	24.20	28.67	1.76	-0.22	0.23	6.13
马克隆值	CQ	4.45	3.95	4.77	0.71	-0.80	-0.32	14.91
	HN	5.00	5.00	4.91	0.36	-0.23	-0.14	7.31
	KL	—	4.70	5.05	0.33	0.33	-0.55	6.59
	KT	4.80	5.70	5.20	0.35	1.57	-0.92	6.66
伸长率/%	CQ	6.75	6.60	6.67	0.06	-0.47	0.23	0.94
	HN	6.70	6.70	6.69	0.05	2.49	-0.08	0.78
	KL	—	6.50	6.61	0.11	-0.09	-0.31	1.64
	KT	6.80	6.60	6.72	0.07	0.01	0.02	1.08

注: P_1 : 渝棉 1 号; P_2 : 超早 3 号; 渝棉 1 号中“—”表示性状缺失.

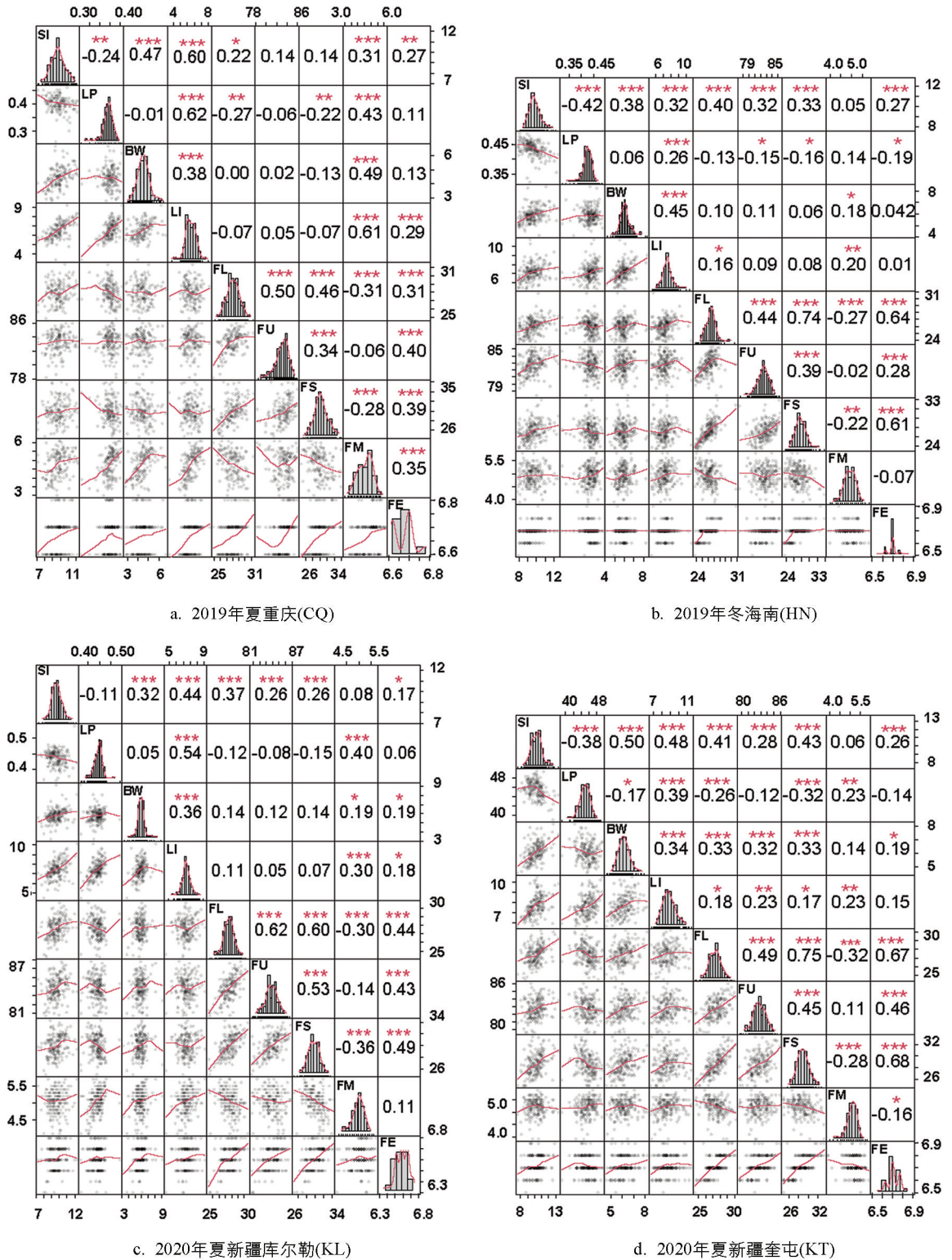


图 1 中数据由对 RIL 群体 4 个环境 9 个性状统计得出, 经 R 语言分析, 可以表示出每个单株的具体性状统计值及性状间的相关性. 对角线为该环境各性状的频率分布直方图及拟合曲线; 对角线左侧显示带有拟合曲线的二元散点图, 每个点表示一个单株, 其纵横方向对应的数值为对应性状的统计值; 对角线右侧显示两个性状间的相关性系数及显著性水平, *** 表示 $p < 0.1\%$; ** 表示 $p < 1\%$; * 表示 $p < 5\%$ 水平差异具有统计学意义.

图 1 RIL 群体产量和纤维品质性状表现及性状相关性

2.2 遗传图谱构建

利用 3 578 对 SSR 引物对亲本进行多态性筛选得到有多态性的引物 145 对, 多态性比率为 4.05%.

SLAF-seq 测序报告显示共有 49 528 个 SNP 标记(图 2). 过滤掉测序缺失率大于 80% 和颠倒错位的标记. 经 SLAF-seq SNP 结果和 SSR 分子标记结果共同分析, 最终得到分布于 26 条染色体的 8 020 个标记, 包括 60 个 SSR 分子标记和 7 960 个 SNP 标记. 经过分离过滤后, 构建了包含 2 945 个位点, 总遗传长度为 4 650.71 cM, 位点间平均遗传距离为 1.58 cM 的遗传图谱, 物理长度为 2 202.95 Mb. 对比 TM-1 参考基因组的 2 240.95 Mb, 本文构建的遗传图谱基因组覆盖率为 98.30%(表 3).



图 2 SNP 密度分布图

表 3 遗传图谱标记在染色体上的分布情况

染色体	标记数量	位点数量	遗传距离/cM	物理长度/bp	覆盖率/%
A01	286	126	183.30	117 016 704	99.02
A02	231	94	163.71	107 333 900	99.13
A03	198	137	212.77	111 229 457	99.68
A04	169	97	150.78	86 053 755	98.12
A05	240	108	218.21	108 400 853	97.79
A06	220	76	100.77	123 462 163	97.61
A07	399	141	208.90	92 981 754	96.26
A08	456	124	215.88	124 039 941	99.19
A09	354	141	201.29	81 719 658	98.20
A10	384	137	172.40	114 841 377	99.78
A11	244	126	220.73	120 246 152	99.07
A12	157	98	184.22	105 421 784	97.99
A13	695	120	182.31	107 195 460	97.13
D01	140	84	146.26	64 371 629	99.50
D02	338	126	177.79	68 788 196	98.58
D03	150	61	107.03	52 577 860	97.55
D04	188	113	168.80	54 021 011	94.88
D05	229	140	228.25	63 394 453	99.16
D06	835	102	114.59	64 834 129	99.04
D07	562	185	213.82	56 925 557	97.45

续表 3

染色体	标记数量	位点数量	遗传距离/cM	物理长度/bp	覆盖率/%
D08	469	76	139.82	67 705 273	98.01
D09	127	89	169.30	51 108 213	98.28
D10	277	116	160.11	64 306 655	96.15
D11	158	84	196.97	70 262 715	98.46
D12	201	100	220.63	61 138 199	99.10
D13	313	144	192.06	63 570 579	98.64

2.3 QTL 定位

结合高密度遗传图谱与 4 个环境的产量及纤维品质性状统计数据共同分析, 本研究共定位到分布于 26 条染色体上的 76 个 QTL, 包括 35 个产量性状 QTL, 41 个纤维品质性状 QTL, *LOD* 值分布在 2.50~7.76 之间, 解释表型变异值为 6.4%~23.4%。当解释表型变异值大于 10% 时, 视为主效 QTL。加性效应值显示, QTL 增效基因来源于渝棉 1 号的有 41 个, 来源于超早 3 号的有 35 个。有 10 个 QTL 在两个及以上环境中被检测到(表 4)。纤维长度性状的 QTL qFL-D11-1 在 4 个环境中均被检测到。在 4 条染色体上共检测到 5 个 QTL 簇, 包含 17 个 QTL(图 3)。

表 4 在两个及以上环境中存在的 QTL

QTL 名称	环境	<i>LOD</i> 值	邻近标记	物理位置/bp	置信区间/cM	解释变异/%	加性效应
qSI-A08-1	HN	6.73	Marker15151	119 717 554	172.41~181.15	16.4	0.43
	KT	2.56	Marker15165	120242792	161.89~181.15	6.5	0.32
qBW-A12-1	HN	2.70	Marker22087	83 891 639	72.37~98.11	6.9	-0.22
	KT	3.19	Marker22081	83322110	79.46~93.88	8.2	-0.19
qFL-A03-1	KL	2.96	Marker3847	3 744 087	30.11~34.68	8.1	-0.38
	HN	4.03	Marker3837	3523985	30.11~41.78	10.2	-0.41
qFL-A10-2	HN	3.29	Marker18622	85 389 212	68.32~84.07	8.4	-0.38
	KT	2.91	Marker18759	99459952	63.70~71.94	7.4	-0.34
qFL-D11-1	CQ	7.76	Marker45630	23 731 197	79.02~92.51	23.4	-0.70
	KL	4.89	Marker45687	24033412	79.02~91.60	13.0	-0.48
	HN	3.49	Marker45687	24033412	84.12~92.07	8.9	-0.39
	KT	4.42	Marker45670	23965331	84.12~91.60	11.0	-0.43
qFM-D07-1	CQ	5.93	SWU10410	19 999 192	89.09~102.77	18.7	-0.35
	KT	3.28	Marker37683	20043530	93.56~97.72	8.3	-0.11
qFS-A03-1	KL	2.67	NAU3995	3 941 065	30.11~34.68	7.3	-0.59
	HN	3.88	Marker3837	3523985	30.11~40.31	9.9	-0.68
qFS-D13-1	KL	2.76	Marker49416	58 703 007	157.35~171.28	7.6	-0.56
	KT	3.08	Marker49441	60385784	164.44~186.91	7.8	-0.55
qFE-A09-1	KL	3.24	Marker17078	77 045 685	149.66~152.63	8.8	0.04
	KT	3.01	Marker17045	75849690	139.42~151.88	7.6	0.02
qFE-A10-1	CQ	3.32	Marker18363	72 266 619	92.62~99.95	10.8	-0.02
	KT	2.50	Marker18622	85389212	68.32~79.60	6.4	-0.02

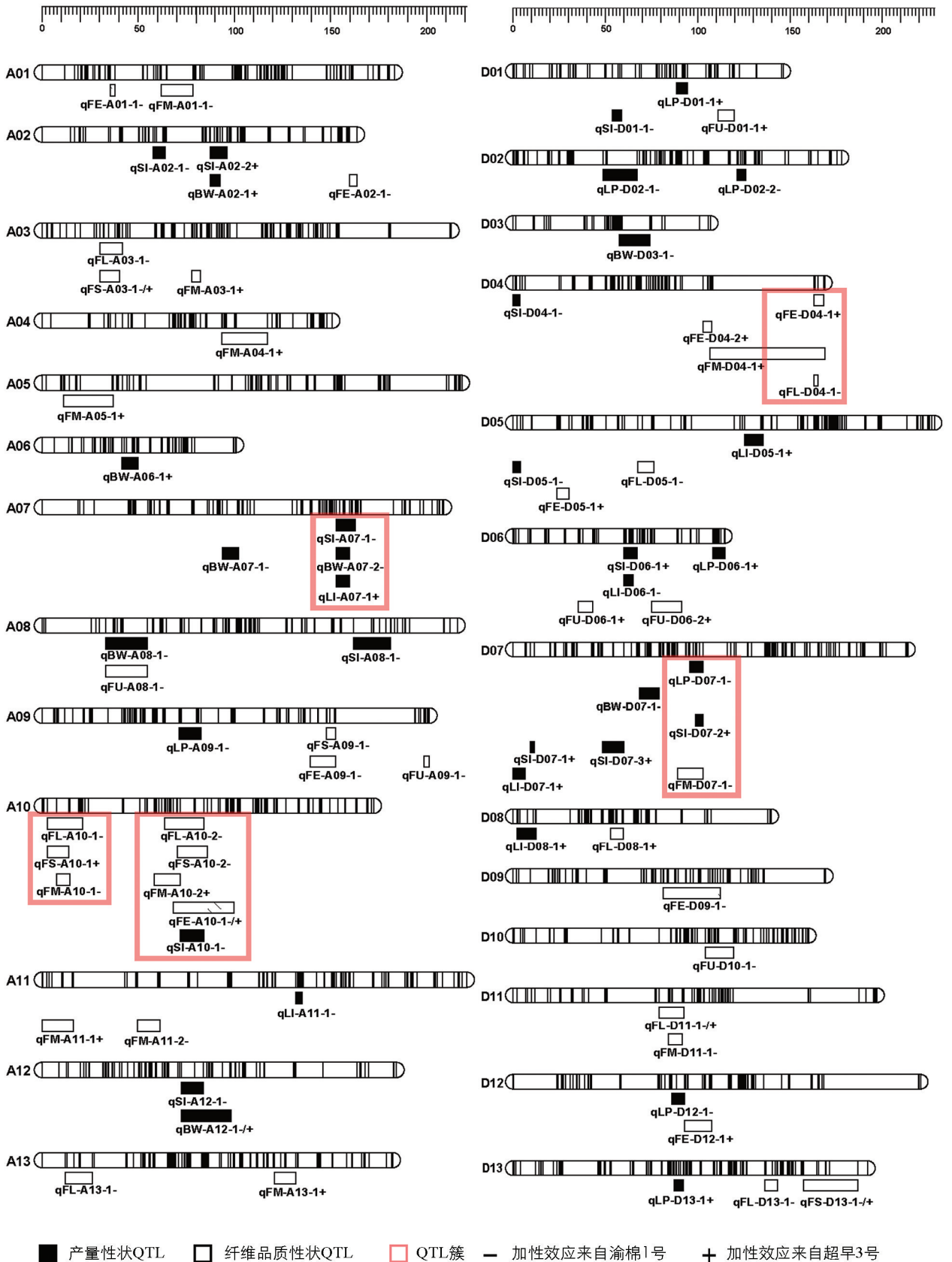


图 3 遗传图谱及产量性状和纤维品质性状 QTL 定位图

3 讨论

3.1 遗传图谱构建

分子遗传图谱的构建已经在植物的分子生物学研究中有了广泛的应用^[25-27]。分子标记是构建遗传图谱的前提, 在 RFLP(Restriction fragment length polymorphism), RAPD(Random Amplified Polymorphic DNA), AFLP(Amplified Fragment Length Polymorphism) 等众多的传统标记方式中, 本研究选择了广泛应用的 SSR 分子标记技术, 该技术准确度高, 可重复利用^[28], 但工作量大且耗时长。SNP 高多态性配合 SLAF-seq 技术高效且价格相对便宜的优势, 成为分子标记的新选择。在测序结果分析时, 筛除了 SNP 标记中基因型缺失大于 80% 或者位置明显错误的标记, 导致部分区域分子标记存在较大间隙。本研究结合了 SSR 分子标记和 SLAF-seq SNP 技术, 且两者相互补充, 提高了遗传图谱构建的准确性。

3.2 QTL 定位

高密度遗传图谱是 QTL 定位的有力保障, 多个环境及多个性状的测量使 QTL 定位更加准确。在众多 QTL 定位研究中, 定位到的 QTL 数量差异很大, 是因为遗传群体类型不同, 亲本遗传背景不同, 分子标记类型不同, 遗传图谱密度不同, 多数表型性状受环境影响大等各类差异所致^[29-31]。研究定位到的 QTL 增效基因来源不同且 QTL 加性效应来源也不一致, 表明在子代表型统计时出现了超亲分离现象。本研究结合高密度遗传图谱与多环境性状定位到的 76 个产量和纤维品质性状 QTL, 可以为棉花品质精细定位群体的构建提供依据。在 41 个纤维品质 QTL 中, 关于纤维长度的 QTL qFL-D11-1 在 4 个环境中均被检测到, 且其 LOD 值为所有 QTL 中的最大值 7.76, 可为后续棉花纤维品质的图位克隆提供重要参考。

3.3 QTL 簇

QTL 成簇是在棉花、水稻、玉米等许多农作物的 QTL 定位中都存在的现象^[32-34]。关于棉花 QTL 成簇现象, 置信区间内存在“一因多效”现象的解释被广泛认可, Ulloa 等^[35]指出棉花的重要农艺性状 QTL 在染色体上表现出高度重组和基因富集的现象; Rong 等^[36]提出 QTL 簇的出现还可能是纤维相关 QTL 代表了一组具有新功能的小基因家族, 棉花纤维发育过程的变异涉及复杂的网络或相互作用的基因。本研究过程中发现当遗传图谱标记间隔较大, 定位到的 QTL 置信区间较大时, QTL 之间易出现区间交叉形成 QTL 簇, 因此高密度遗传图谱的构建尤为重要。本研究在 A07 染色体上的 QTL 簇 qClu-A07-1 包含了籽指、衣分、铃质量 3 个产量性状的 QTL, 且加性效应均来自渝棉 1 号, 表明该位点可实现对陆地棉的 3 个性状同时改良。

4 结论

本研究构建了一张高密度遗传图谱, 包含 2 945 个上图位点, 总遗传长度为 4 650.71 cM, 图谱物理总长为 2 202.95 Mb, 覆盖基因组总长的 98.30%。定位到 76 个 QTL, 包括产量性状 QTL 35 个, 纤维品质性状 QTL 41 个, LOD 值分布在 2.50~7.76 之间, 解释表型变异率为 6.4%~23.4%。本研究可为后续精细群体构建及候选基因筛选奠定基础, 为早熟棉的产量与纤维品质相关育种提供参考。

参考文献:

- [1] WENDEL J F. New World Tetraploid Cotton Contain Old World Cytoplasm [J]. *Proe. Natl. Aead. Sei. USA*, 1989, 86(11): 4132-4136.
- [2] 金宇豪, 阳会兵, 高倩文, 等. 陆地棉纤维品质和农艺性状遗传多样性分析及优良材料鉴定 [J]. *东北农业大学学报*, 2022, 53(2): 1-12.

- [3] GU Q S, KE HF, LIU Z W, et al. A High-Density Genetic Map and Multiple Environmental Tests Reveal Novel Quantitative Trait Loci and Candidate Genes for Fibre Quality and Yield in Cotton [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2020, 133(12): 3395-3408.
- [4] NIE G, HUANG T, MA X, et al. Genetic Variability Evaluation and Cultivar Identification of Tetraploid Annual Ryegrass Using SSR Markers [J]. PeerJ, 2019, 7: e7742.
- [5] WU Y Z, HUANG L Y, ZHOU D Y, et al. Development and Application of Perfect SSR Markers in Cotton [J]. Journal of Cotton Research, 2020, 3(1): 207-214.
- [6] SUN X, LIU D, ZHANG X, et al. SLAF-seq: an Efficient Method of Large-Scale De Novo SNP Discovery and Genotyping Using High-Throughput Sequencing [J]. Plos One, 2013, 8(3): e58700.
- [7] ZHANG J, ZHANG Q X, CHENG T R, et al. High-Density Genetic Map Construction and Identification of a Locus Controlling Weeping Trait in an Ornamental Woody Plant (*Prunus Mume* Sieb. et Zucc) [J]. DNA Research, 2015, 22(3): 183-191.
- [8] ZHANG K, KURAPARTHY V, FANG H, et al. High-Density Linkage Map Construction and QTL Analyses for Fiber Quality, Yield and Morphological Traits Using Cottonsnp63k Array in Upland Cotton (*Gossypium hirsutum* L.) [J]. BMC Genomics, 2019, 20(1): 889.
- [9] NIU S F, ZHAI Y, WU R X, et al. Development and Characterization of 33 Polymorphic Microsatellite Markers in *Trachurus Japonicus* by SLAF - Seq Technology [J]. Journal of Applied Ichthyology, 2021, 37(2): 308-313.
- [10] REN H L, HAN J N, WANG X R, et al. QTL Mapping of Drought Tolerance Traits in Soybean With SLAF Sequencing [J]. The Crop Journal, 2020, 8(6): 977-989.
- [11] HUANG KY, SHI Y L, PAN G, et al. Genome-Wide Association Analysis of Fiber Fineness and Yield in Ramie (*Boehmeria Nivea*) Using SLAF-Seq [J]. Euphytica, 2021, 217(2): 1-16.
- [12] SAID J I, KNAPKA J A, SONG M Z, et al. Cotton QTLdb: A Cotton QTL Database for QTL Analysis, Visualization, and Comparison Between *Gossypium hirsutum* and *G. hirsutum* × *G. barbadense* Populations [J]. Molecular Genetics and Genomics, 2015, 290(4): 1615-1625.
- [13] SAID J I, LIN Z X, ZHANG X L, et al. A Comprehensive Meta QTL Analysis for Fiber Quality, Yield, Yield Related and Morphological Traits, Drought Tolerance, and Disease Resistance in Tetraploid Cotton [J]. BMC Genomics, 2013, 14: 776.
- [14] IJAZ B, ZHAO N, KONG J, et al. Fiber Quality Improvement in Upland Cotton (*Gossypium hirsutum* L.): Quantitative Trait Loci Mapping and Marker Assisted Selection Application [J]. Front Plant Sci, 2019, 10: 1585.
- [15] ZHANG Z S, XIAO Y H, LUO M, et al. Construction of a Genetic Linkage Map and QTL Analysis of Fiber-Related Traits in Upland Cotton(*Gossypium hirsutum* L.) [J]. Euphytica, 2005, 144(1/2): 91-99.
- [16] 王文文. 陆海种间图谱加密与染色体结构变异分析 [D]. 重庆: 西南大学, 2017.
- [17] WANG B H, ZHUANG Z M, ZHANG Z S, et al. Advanced Backcross QTL Analysis of Fiber Strength and Fineness in a Cross Between *Gossypium hirsutum* and *G. mustelinum* Frontiters In Plant [J]. Frontiers in Plant Science, 2017, 8: 1848.
- [18] 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.
- [19] SOULARD L, MOURNET P, GUITTON B, et al. Construction of Two Genetic Linkage Maps of Taro Using Single Nucleotide Polymorphism and Microsatellite Markers [J]. Molecular Breeding, 2017, 37: 1-15.
- [20] KOSAMBI D D. The Estimation of Map Distances From Recombination Values [M]. New Delhi: Springer India, 2016.
- [21] LI F, FAN G, LU C, et al. Genome Sequence of Cultivated Upland Cotton (*Gossypium hirsutum* TM-1) Provides Insights into Genome Evolution [J]. Nat Biotechnol, 2015, 33(5): 524-530.

- [22] ZHANG T Z, HU Y, JIANG W K, et al. Sequencing of Allotetraploid Cotton (*Gossypium hirsutum*) Provides a Resource for Fiber Improvement [J]. *Nature Biotechnology*, 2015, 33(5): 531-537.
- [23] 潘凤英, 刘露露, 郭泽西, 等. 华东葡萄遗传连锁图谱构建及灰霉病抗性 QTL 定位 [J]. *南方农业学报*, 2020, 53(9): 2383-2391.
- [24] 王怡悦, 刘红, 徐姚. 以 2b-RAD 技术构建凡纳滨对虾遗传图谱及生长性状 QTL 定位 [J]. *南方农业学报*, 2020-09-06 (网络首发), <http://kns.cnki.net/kcms/detail/45.1381.S.20220905.1529.008.html>.
- [25] FAN Z, WANG K, RAO J, et al. Interactions Among Multiple Quantitative Trait Loci Underlie Rhizome Development of Perennial Rice [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11: 1-10.
- [26] LIU W, SONG C, REN Z. Genome-wide Association Study Reveals the Genetic Basis of Fiber Quality Traits in Upland Cotton (*Gossypium hirsutum* L.) [J]. *BMC Plant Biology*, 2020, 20(1): 1-13.
- [27] DENG J, XIE X L, WANG D F, et al. Paternal Origins and Migratory Episodes of Domestic Sheep [J]. *Current Biology*, 2020, 30(20): 4085-4095.
- [28] SHAHEEN T, ZAFAR Y, RAHMAN M, et al. QTL Mapping of Some Productivity and Fibre Traits in *Gossypium arboreum* [J]. *Turkish Journal of Botany*, 2013, 37: 802-810.
- [29] NOORMOHAMMADI Z, HASHEMINEJAD-AHANGARANI FARAHANI Y, SHEIDAI M, et al. Genetic Diversity Analysis in Opal Cotton Hybrids Based on SSR, ISSR, and RAPD Markers [J]. *Genetics and Molecular Research*, 2013, 12(1): 256-269.
- [30] 张正圣. 陆地棉遗传连锁图谱的构建与纤维相关性状的 QTL 分析 [D]. 重庆: 西南农业大学, 2005.
- [31] ZHANG S W, WANG T, LIU Q, et al. Quantitative Trait Locus Analysis of Boll-Related Traits in an Intraspecific Population of *Gossypium hirsutum* [J]. *Euphytica*, 2015, 203(1): 121-144.
- [32] ABDELRAHEEM A, FANG D D, DEVER J, et al. QTL Analysis of Agronomic, Fiber Quality, and Abiotic Stress Tolerance Traits in a Recombinant Inbred Population of Pima Cotton [J]. *Crop Science*, 2020, 60(4): 1823-1843.
- [33] LARSON S, DEHAAN L, POLAND J, et al. Genome Mapping of Quantitative Trait Loci (QTL) Controlling Domestication Traits of Intermediate Wheatgrass (*Thinopyrum intermedium*) [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2019, 132(8): 2325-2351.
- [34] YI Q, LIU Y H, HOU X B, et al. Genetic Dissection of Yield-Related Traits and Mid-Parent Heterosis for Those Traits in Maize (*Zea mays* L.) [J]. *BMC Plant Biology*, 2019, 19(1): 1-20.
- [35] ULLOA M, SAHA S, JENKINS J N, et al. Chromosomal Assignment of RFLP Linkage Groups Harboring Important QTLs on an Intraspecific Cotton (*Gossypium hirsutum* L.) JoinMap [J]. *Journal of Heredity*, 2004, 96(2): 132-144.
- [36] RONG J K, FELTUS F A, WAGHMARE V N, et al. 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 [J]. *Genetics*, 2007, 176(4): 2577-2588.