

陆地棉与四个四倍体棉的遗传渐渗 及 QTL 定位研究进展

温天旺¹, 朱宏¹, 玉坎炳², 李振仙², 杨宾娟¹, 汤飞宇¹

(¹江西农业大学农学院/作物生理生态与遗传育种教育部重点实验室, 南昌 330000; ²西双版纳农业科学研究所, 云南 西双版纳 666100)

摘要: 陆地棉是棉属中最主要的一个栽培棉种, 其产量占世界棉花总产的 95% 以上。我国对于陆地棉的引种、栽培和育种已有百年历史, 在陆地棉不断改良的过程中, 其遗传基础逐渐变得狭窄。为了拓宽陆地棉遗传基础, 近十几年来, 我国以及世界棉花基础研究和育种工作者通过有性杂交创建了棉花远缘杂交遗传群体和优异种质资源; 与此同时, 随着分子生物学的兴起和棉花基因组图谱的完成, 研究人员利用基因组学技术揭示了远缘杂交群体中的数量性状位点 (QTL, quantitative trait locus)。本文总结了陆地棉分别与 4 个远缘四倍体棉种 (海岛棉、毛棉、黄褐棉和达尔文棉) 的一些远缘杂交的研究成果。综合已发表研究表明, 基于陆地棉与 4 个远缘棉种材料的远缘杂交遗传群体, 创造了优异的种质资源, 对于棉花农艺性状改良、QTL 定位和基因挖掘都具有重要的促进作用; 另外, 陆地棉与海岛棉的自然遗传渐渗事件在陆地棉资源材料中也被普遍发现, 这种自然遗传渐渗事件对陆地棉的农艺性状改良起到了一定的促进作用。随着四倍体棉种基因组的公布和棉属中新的棉种的挖掘和利用, 未来陆地棉的遗传基础可以得到进一步的拓宽。

关键词: 远缘杂交; 陆地棉; 海岛棉; 黄褐棉; 毛棉; 达尔文棉; 遗传渐渗

Recent Advances on the Genetic Introgression and QTL Mapping in Upland Cotton with Four Tetraploid Cottons

WEN Tian-wang¹, ZHU Hong¹, YU Kan-bing², LI Zhen-xian², YANG Bin-juan¹, TANG Fei-yu¹

(¹Agronomy College of Jiangxi Agricultural University/Key Laboratory of Crop Physiology, Ecology and Genetic Breeding, Ministry of Education, Nanchang 330000; ²Xishuangbanna Institute of Agricultural Sciences, Yunnan Xishuangbanna 666100)

Abstract: Upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.), which accounts for more than 95% of the world's cotton production, is the most important cultivated species in the *Gossypium* L. genus. Along with the introduction, cultivation and breeding of upland cotton in the past nearly one-hundred year in China, the genetic basis in cultivated cotton varieties gradually had become narrow. In order to broaden the genetic basis of upland cotton, the researchers and breeders have generated the genetic populations and excellent germplasm through sexual hybridization in recent decades. By taking advantage of recent achievements on molecular biology and genomics, the researchers uncovered the quantitative trait locus (QTL) in distant hybridization populations of cotton. Herein, we summarized the studies of distant hybridization in upland cotton with four tetraploid cotton species (*G. barbadense* L., *G. tomentosum* Nutt. ex Seem., *G. mustelinum* Miers ex Watt and *G. darwinii* G. Watt). Generally, the genetic population which were gained from distant hybridization between upland cotton and four tetraploid cotton species, hosted excellent germplasms valuable in studies of the genetic improvement of agronomic traits, QTL mapping and gene mining. Moreover, the genetic components introgressed from

收稿日期: 2021-10-06 修回日期: 2021-11-03 网络出版日期: 2021-11-15

URL: <http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20211006001>

第一作者研究方向为棉花分子遗传育种, E-mail: wentianwangjxau@163.com

基金项目: 江西省教育厅科技计划项目 (GJJ200440); 江西省科技计划项目 (20212BAB215009)

Foundation projects: Science and Technology Research Project of the Education Department of Jiangxi Province, China (GJJ200440), Science and Technology Research Project of Jiangxi Province, China (20212BAB215009)

G. barbadense L. to upland cotton had been found in upland cotton with a positive role during the improvement of upland cotton. Profiling from the publication of the cotton genome and its use in application of exploring cotton species, the foreseen enrichment in the genetic basis of upland cotton will become feasible in the future.

Key words: distant hybridization; *Gossypium hirsutum* L.; *G. barbadense* L.; *G. tomentosum* Nutt. ex Seem.; *G. mustelinum* Miers ex Watt; *G. darwinii* G. Watt; introgression

在植物育种和遗传研究中,远缘杂交都具有重要意义。目前,不论是通过自然杂交还是人工杂交导致的种间遗传渐渗,都普遍存在于植物中^[1]。在番茄数量性状的研究中,利用渐渗系材料定位到与果实糖分含量相关的基因和变异位点^[2]; Schauer等^[3]利用野生番茄渐渗到栽培番茄的导入系材料,鉴定了889个番茄果实代谢和326个产量性状相关的遗传位点; Lippman等^[4]利用番茄的导入系材料定位QTL并揭示番茄复杂表型性状的遗传基础;在咖啡^[5]、大豆^[6]等作物中都可以检测到不同程度的自然杂交产生的渐渗事件;通过将南方野生稻材料的基因片段导入到当代驯化的栽培水稻材料中的方法,可以改良其盐离子耐受性^[7]。

棉花种内的遗传多样性有限,但是棉种间的表型变异和遗传多样性高,因此在棉花中存在着广泛的远缘杂交研究和应用。目前,棉属(*Gossypium* spp.)主要包含有二倍体棉种和四倍体棉种两种类型,其中四倍体棉种被认为是1~2个百万年前二倍体A基因组和二倍体D基因组通过杂交融合形成的AD四倍体基因组。目前棉属中共有7个公认的异源四倍体棉,包括陆地棉(*G. hirsutum* L.)、海岛棉(*G. barbadense* L.)、毛棉(*G. tomentosum* L.)、黄褐棉(*G. mustelinum* Miers ex Watt)、达尔文棉(*G. darwinii* G. Watt)、艾克曼棉(*G. ekmanianum* Wittm.)和斯提芬氏棉(*G. stephensii* J. P. Gallagher, C. E. Grover & Wendel)^[8]。一般将2个栽培四倍体棉种(陆地棉和海岛棉)和3个野生四倍体棉种(毛棉、黄褐棉和达尔文棉)划分为初级基因库,由于同属于四倍体棉种,这些棉种之间的杂交较容易产生可育杂种且遗传重组的频率较高^[9]。聚合多亲本的优异基因从而创建新的种质资源可以为培育新品种奠定基础,因此近年来在棉花遗传群体和特殊种质资源创制中,很多棉花育种和研究工作者利用以上5个四倍体棉种作为亲本进行远缘杂交。两个栽培棉种中,陆地棉(2n=52, (AD)₁)具有高产的特性,海岛棉(2n=52, (AD)₂)具有良好的纤维品质和抗病能力。3个野生棉种中,毛棉(2n=52, (AD)₃)具有无蜜腺、多毛、抗棉叶跳虫、抗干旱、纤

维细、拉力强等特点;黄褐棉(2n=52, (AD)₄)具有耐干旱、纤维细度好的特点;达尔文氏棉(2n=52, (AD)₅)具有抗旱、抗线虫、能增加纤维细度等特点。在棉花实际生产过程中,则主要是以高产的陆地棉和优质的海岛棉种植为主。陆地棉占世界棉花产量的95%左右,而海岛棉仅占棉花总产2%左右^[10],因此在实际的育种和研究中,也主要以陆地棉和海岛棉的远缘杂交为主。在棉属中,海岛棉和陆地棉遗传渐渗的现象早在1990年和1992年就有相关报道,前期研究表明这些遗传渐渗可能是自然发生的古老遗传渐渗事件^[11-12];2006年Saha等^[13]就利用以陆地棉为背景产生的海陆替换系材料证明了来自海岛棉的基因片段可以改良棉花的农艺性状。

2014年以来,陆地棉和海岛棉参考基因组的发表,促进了以陆地棉为主要遗传背景的远缘杂交和遗传群体构建为基础的遗传研究工作,鉴定了一些重要的在陆地棉农艺性状改良中有作用的外源基因组片段和基因。本文重点总结自四倍体棉基因组发表以来,棉花研究人员以陆地棉和海岛棉,陆地棉和毛棉,陆地棉和黄褐棉,陆地棉和达尔文棉为远缘杂交组合进行的基础研究和获得的一些进展,并对未来棉花远缘杂交研究作了展望。

1 陆地棉和海岛棉的遗传渐渗

1.1 陆地棉和海岛棉中人工介导的遗传渐渗

在棉属中,陆地棉和海岛棉是栽培最广泛的两个棉种,其中陆地棉衣分含量高,其产量占据世界棉花总产的95%左右;而海岛棉由于优异的纤维品质,可以纺织高档布料而被栽培,大约占棉花总产的2%左右,海岛棉在我国主要在新疆地区栽培。在数量性状上,海岛棉比陆地棉株高要高,海岛棉呈现棉铃小、衣分低,但是具有纤维长、强度高的特点;海岛棉和陆地棉在众多质量性状上也有显著差异,例如海岛棉是亚鸡脚叶,花瓣和花粉都呈现黄色,其棉籽是光籽,海岛棉抗黄萎病且抗红蜘蛛,而陆地棉易感黄萎病。世界棉花育种工作者很早就开始进行海岛棉和陆地棉的远缘杂交^[14],希望通过远缘杂交

聚合优异等位基因,以获得同时具备陆地棉和海岛棉特性的高产优质棉花品种。海陆远缘杂交后代中有时也会出现一些特殊的突变体材料,例如棕色棉突变体^[15]、闭花授粉突变体和滞绿材料等^[14]。

在分子生物学兴起之前,棉花育种工作者主要集中在陆地棉和海岛棉杂交后代的农艺表型性状的考察。早在 1977 年, Kohel 等^[16]对于海岛棉渗入陆地棉的遗传效应进行了估算,6 号染色体与晚花、高衣分 and 纤维细度相关,17 号染色体则与短纤维相关; Saha 等^[13]通过将海岛棉 3-79 的片段转移到陆地棉 TM-1 获得了 14 个特异染色体或染色体臂的渐渗系材料,并且在 5 个环境中设置田间重复实验评估了各个渐渗系的田间表现,鉴定到 CS-B25 可以提升纤维强度和长度,但是会降低马克隆值,而 CS-B16 和 CS-B18 产量显著下降。

随着分子标记技术和基因组技术的发展,加速了棉花正向遗传学的研究。众多研究人员不仅停留在对于海岛棉 - 陆地棉远缘杂交群体后代表型的观察,更希望揭示表型背后的遗传基础。Chen 等^[17]利用海岛棉渐渗系与陆地棉杂交构建了 F₂ 和 F_{2:3} 群体,定位了纤维相关的众多 QTL,鉴定到在分子标记 DPL0757 和 DC40182 之间存在影响纤维强度和马克隆值的候选基因,该区段在陆地棉中共包含 5 个候选基因 (*Gh_A07G1752~Gh_A07G1756*)。Brown 等^[18]利用 4 个在美国广泛推广的陆地棉品种 (Acala SJ4、Paymaster HS26、Deltapine 50、Georgia 2004089) 鉴定出海岛棉片段 *qFL-Chr.25*,具有促进陆地棉纤维伸长的功能。

高质量的棉花参考基因组也进一步促进了海岛棉 - 陆地棉的遗传渐渗研究。华中农业大学 Li 等^[19]很早就开始以陆地棉材料 Emian22 与海岛棉材料 3-79 杂交建成了海岛棉渐渗系材料, Wang 等^[20]通过选取其中的 168 个导入系材料进行全基因组重测序,鉴定到覆盖 26 个染色体的 466 个渐渗片段,利用多年多点的表型数据鉴定到纤维相关性状的 13 个 QTL,并鉴定到海岛棉的无短绒性状的基因片段位于 D12: 47.4~54.6 Mb; Zhu 等^[21-22]对该群体的 325 个导入系材料进行重测序,通过 QTL IciMapping 软件作图鉴定到 14 个农艺性状相关的 64 个 QTL,尤其鉴定到与种子含油量相关的 15 个 QTL; 海岛棉 - 陆地棉远缘杂交产生的导入系材料不仅可以创制优异种质资源,在基因功能研究中也有重要作用,又通过群体中的渐渗系材料和转录组测序鉴定到与油分相关的 21 个候选基因^[22]。

总体来看,在陆地棉和海岛棉人工杂交的研究工作中,研究人员和育种家更关注的是创制的种质资源材料在纤维品质中的表现,结果也表明海岛棉 - 陆地棉远缘杂交有利于纤维品质性状的改良 (表 1); 海岛棉 - 陆地棉远缘杂交研究经历了从优异种质资源挖掘到主效 QTL 定位两个阶段,从海岛棉 - 陆地棉间定位的主效 QTL 挖掘种间功能基因有望成为下一阶段的研究重心。

1.2 陆地棉和海岛棉中的自然遗传渐渗

在海岛棉的遗传改良中,除了人工介导的海岛棉 - 陆地棉远缘杂交之外,早在 1990 年和 1992 年就有相关研究人员在陆地棉资源材料检测到一些历史性自然发生的海岛棉 - 陆地棉遗传渐渗事件^[11-12]。Brubaker 等^[23]通过对细胞质遗传物质的检测,发现了海岛棉和陆地棉之间的双向非对称性的渐渗现象。在国内当代的一些棉花栽培品种中也检测到了相关的渐渗事件; Fang 等^[24]收集了包括 3 个野生棉 (毛棉、黄褐棉和达尔文棉)、陆地棉野生材料和栽培品种、海岛棉材料在内的 147 个材料,进行了群体遗传学分析,发现海岛棉和陆地棉之间存在遗传交流。这种自然发生的遗传渐渗,在近两年的研究中也证实存在着遗传效应; Nie 等^[25]收集了新疆当地的 159 份陆地棉品种和 70 份海岛棉品种并对该群体进行了多年多点的田间试验和高通量的重测序,通过研究发现陆地棉中存在 9 个海岛棉渐渗到陆地棉的事件,而海岛棉中同样存在 17 个陆地棉渐渗到海岛棉的事件,相关性分析也表明海岛棉和陆地棉中的渐渗事件对于品种提高纤维产量和品质改良具有一定作用,尤其通过关联分析鉴定到海岛棉中 *Gb_INT13* 渐渗位点可以提高海岛棉产量; Fang 等^[26]进一步对于海陆之间的自然遗传交流进行了研究,收集了 229 份海岛棉和 491 份陆地棉材料,进一步验证了海岛棉 - 陆地棉之间存在自然渐渗,其中从陆地棉渗入到海岛棉的 6 个种间渐渗事件和海岛棉的表型显著相关,可以解释海岛棉纤维产量和品质 5%~40% 的表型变异。Yuan 等^[27]也进一步在一个包含有 1432 个四倍体棉花资源材料中检测海岛棉和陆地棉在平行独立驯化过程中是否存在遗传渐渗,结果表明 509 份陆地棉材料中含有海岛棉渗入的片段,143 个海岛棉材料中含有陆地棉渗入的片段。综合已有研究表明,无论人工介导的海岛棉 - 陆地棉远缘杂交还是自然发生并遗留在陆地棉染色体上的远缘杂交,对于陆地棉当代品种的遗传改良都存在一定的促进作用 (图 1)。

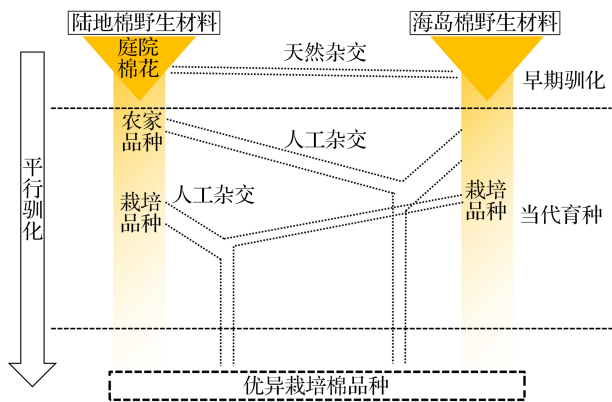


图1 陆地棉和海岛棉在平行驯化和育种过程中发生了自然杂交和人工杂交

Fig. 1 Natural and artificial hybridization between *G. hirsutum* L. and *G. barbadense* L. during parallel domestication and breeding

2 陆地棉和毛棉的遗传渐渗

虽然海岛棉和陆地棉的远缘杂交研究和应用比较广泛,但是也具有一定的局限性,因为这两个栽培棉种在长期的驯化选择中,逐渐失去了一些优异的抗逆性基因。而四倍体棉中,3个野生种材料往往含有一些优良的具有抵抗生物和非生物逆境的优异性状和基因。其中野生棉种毛棉仅分布在美国夏威夷群岛及太平洋的其他群岛,毛棉属于陆地棉近缘种,一般作为园艺植物种植^[28]。由于毛棉生长在海边,表现出比较强的耐旱和耐盐碱性能,另外毛棉多毛无蜜腺具有抗虫能力,并且具有纤维细和比强度高特性^[29]。

毛棉-陆地棉的远缘杂交和遗传基础研究相比海岛棉-陆地棉要滞后一些。相比于海岛棉-陆地棉远缘杂交研究,毛棉-陆地棉的远缘杂交研究不仅关注纤维品质性状,也研究耐盐、晚花等性状(表1)。中国农业科学院王坤波研究团队率先研究和发表了关于毛棉-陆地棉远缘杂交的一些遗传基础研究,Khan等^[30]发表了以3093个分子标记建立的毛棉与陆地棉杂交的 F_2 群体的高密度遗传图谱,并鉴定了其中的偏分离位点,基因组内的重复、重组和易位事件;Oluoch等^[31]利用1295个SSR标记鉴定了毛棉和陆地棉 $F_{2,3}$ 群体的耐盐相关QTL,鉴定到11个相关QTL,其中10个位于D亚组上,这表明可能异源四倍体AD基因组中D亚组是耐盐基因的主要来源。华中农业大学林忠旭教授课题组对于毛棉-陆地棉的远缘杂交在近两年也进行了深入研究,并且拼接了毛棉的高质量基因组,该团队

的Keerio等^[32]在2018年发表了以陆地棉4105为遗传背景,毛棉为供体的渐渗系群体,利用简化基因组测序技术(SLAF-seq, specific-locus amplified fragment sequencing)获得3157个高质量SNPs,并鉴定到30个关于纤维品质的QTL和44个产量相关的QTL;Shen等^[33]利用PacBio和Hi-C技术拼接了毛棉的高质量参考基因组,利用重测序技术在陆地棉 E_{22} 和毛棉杂交建立的 F_2 中鉴定了4047199个SNPs并建立了高密度遗传图谱,并针对毛棉和陆地棉 F_2 中的晚花现象,鉴定到了13个显著的关联QTL和1个调控开花转变的候选基因 Gh_AGL18 。

3 陆地棉和黄褐棉的遗传渐渗

黄褐棉被认为起源于巴西,相比其他几个棉种,黄褐棉与陆地棉的亲缘关系最远。Khan^[34]在2014年左右率先开展了陆地棉和黄褐棉的远缘杂交,利用2026对多态性SSR标记建立了高密度的遗传图谱。西南大学刘方^[35]也比较早开始了陆地棉与3个野生四倍体棉的远缘杂交研究,黄褐棉与陆地棉构建的遗传群体发现,黄褐棉遗传图谱与陆地棉物理图谱比较存在4个倒位^[36]。

众多研究表明,黄褐棉对于种质资源抗病性和纤维品质改良的确具有重要作用(表1)。2015年肖松华等^[37]利用陆地棉与黄褐棉杂交育成了苏远061这样一个抗黄萎病的新种质材料,为我国棉花抗病新品种选育提供种质材料。虽然黄褐棉对于纤维的纺织性状没有太大贡献,但是却可以促进纤维的伸长率,Wang等^[38]利用SSR和RFLP标记建立了 F_2 群体的遗传图谱,并借助于图谱定位了与纤维伸长率相关的15个QTL,每个位点表型解释率为10.0%~25.24%;2017年Chandnani等^[39]研究了黄褐棉向陆地棉传递遗传物质的规律,发现多位点互作和基因组结构差异会影响渐渗的片段和偏分离位点;2017年Wang等^[40]又利用黄褐棉和陆地棉的高世代群体 BC_3F_2 和12个 $BC_3F_{2,3}$ 以及 $BC_3F_{2,4}$ 家系定位到19个纤维长度QTL,20个整齐度相关QTL和26个短纤维率相关的QTL。

4 陆地棉和达尔文棉的遗传渐渗

达尔文氏棉仅分布于加拉帕格斯群岛,与海岛棉的亲缘关系比较近,在抗旱性、抗线虫和纤维细度方面具有育种潜力^[35]。

在达尔文棉和陆地棉远缘杂交的研究中,相关

研究人员进行了抗黄萎病、耐盐和纤维强度性状进行了研究(表 1)。华中农业大学刘军杰^[41]较早开展了相关工作,从远缘杂交后代的表现来看,在单铃重和衣分性状上可以产生较多的超亲种质资源,尤其在纤维性状的断裂比强度上可以产生较多优于亲本的种质资源,说明通过远缘杂交将达尔文棉中某些片段导入到陆地棉可以改良陆地棉纤维品质性状;达尔文棉具有较好的黄萎病抗性,在达尔文棉和陆地棉的后代群体中鉴定到多个具备黄萎病抗性的优良材料。同时对该群体进行了纤维性状的关联分析,鉴定到多个标记在多环境中与纤维性状显著关联,尤其鉴定到 BNL3875、BNL2690 与纤维强度在 3 个环境中均表现为显著关联,两对引物对纤维强度变异的解释率分别平均为 10.0% 和 5.2%^[42]。中国农科院 Chen 等^[43]致力于陆地棉和达尔文棉远缘杂交工作,2015 年发表了达尔文棉和陆地棉的 F₂ 群体的高密度 SSR 遗传图谱;2019 年又对达尔文棉和陆地棉中的激酶家族基因进行了鉴定,发现该基因家族在达尔文棉中高表达,可能介导了野生棉的非生物胁迫耐性^[44]。

表 1 陆地棉与 4 个主要四倍体棉远缘杂交的 QTL 定位研究

Table 1 QTL mapping in populations derived from artificial hybridization between *G. hirsutum* L. and four major tetraploid cottons

杂交组合 Cross combination	相关性状 /QTL Related traits/QTL	参考文献 References
陆地棉 × 海岛棉 <i>Gossypium hirsutum</i> × <i>G. barbadense</i>	纤维强度和长度 纤维强度和马克隆值 纤维伸长 13 个纤维相关 QTL 64 个农艺性状相关 QTL、 15 个种子含油量相关 QTL	[13] [17] [18] [20] [21]
陆地棉 × 毛棉 <i>Gossypium hirsutum</i> × <i>G. tomentosum</i>	11 个耐盐相关 QTL 30 个纤维品质 QTL、44 个 产量 QTL 13 个晚花相关 QTL	[31] [32] [33]
陆地棉 × 黄褐棉 <i>Gossypium hirsutum</i> × <i>G. mustelinum</i>	抗黄萎病性状 15 个纤维伸长率相关 QTL 19 个纤维长度 QTL; 20 个 整齐度相关 QTL; 26 个短 纤维率相关 QTL	[37] [38] [40]
陆地棉 × 达尔文棉 <i>Gossypium hirsutum</i> × <i>G. darwinii</i>	抗黄萎病性状 纤维强度相关 QTL 耐盐性状	[41] [42] [44]

5 展望

在陆地棉引进国内并进行育种将近 100 年的过程中,其遗传基础逐渐变得狭窄,为了拓宽其遗传多样性,育种家进行了棉属内物种的远缘杂交研究。尤其在陆地棉与海岛棉、毛棉、黄褐棉、达尔文棉之间创建了比较多的种质资源材料,挖掘了一些功能 QTL 和基因。海岛棉 - 陆地棉远缘杂交更多关注于纤维品质性状,而陆地棉和其他 3 个野生棉(毛棉、黄褐棉和达尔文棉)的远缘杂交则更加关注一些抗性性状(表 1)。众多研究表明在陆地棉和海岛棉的当代品种中有陆地棉和海岛棉互相渐渗的遗传片段,说明在陆地棉和海岛棉平行驯化过程中可能发生了自然杂交,而这种渐渗位点在长期驯化过程中也被保留下来,并对农艺性状起到一定的改良作用(图 1)。

迄今为止,棉属中不仅栽培种陆地棉和海岛棉发表了高质量的参考基因组^[20,45],其他 3 个野生棉种(毛棉、黄褐棉和达尔文棉)基因组也相继发表^[46]。除了以上 5 个四倍体棉种,还存在艾克曼棉和斯提芬氏棉 2 个四倍体棉种以及一些尚未被发现的四倍体棉种,这些棉种的优异基因同样可以被导入到陆地棉中,从而拓宽棉花的遗传基础。而除了四倍体棉种间的远缘杂交,也可以利用二倍体棉种质资源去改良陆地棉,Liu 等^[47]通过合成新的四倍体棉搭建从二倍体棉基因转移到四倍体棉基因组的桥梁;Yu 等^[48]课题组通过多组学数据挖掘了司笃克氏棉耐旱性的关键调控网络和元件,这些优异基因同样可以导入到陆地棉材料中。在众多作物中,油菜的远缘杂交取得的研究进展丰富,不仅突破了种间的远缘杂交,甚至可以利用属间远缘杂交进行种质资源的创建^[49],棉花属于锦葵科,目前棉花的远缘杂交仅在棉属内部进行,未来也可以尝试在锦葵科内的不同属间进行远缘杂交。近年来随着越来越多作物基因组的完善,全基因组选择育种、精准设计育种和从头驯化成为了可能,未来棉花也必将迎来育种新时代。

参考文献

- [1] Baack E J, Rieseberg L H. A genomic view of introgression and hybrid speciation. *Current Opinion in Genetics & Development*, 2007, 17: 513-518
- [2] Fridman E, Carrari F, Liu Y, Fernie A R, Zamir D. Zooming in on a quantitative trait for tomato yield using interspecific introgressions. *Science*, 2004, 305: 1786-1789

- [3] Schauer N, Semel Y, Roessner U, Gur A, Balbo I, Carrari F, Pleban T, Perez-Melis A, Bruedigam C, Kopka J, Willmitzer L, Zamir D, Fernie A R. Comprehensive metabolic profiling and phenotyping of interspecific introgression lines for tomato improvement. *Nature Biotechnology*, 2006, 24: 447-454
- [4] Lippman Z B, Semel Y, Zamir D. An integrated view of quantitative trait variation using tomato interspecific introgression lines. *Current Opinion in Genetics & Development*, 2007, 17: 545-552
- [5] Prakash N S, Combes M C, Somanna N, Lashermes P. AFLP analysis of introgression in coffee cultivars (*Coffea arabica* L.) derived from a natural interspecific hybrid. *Euphytica*, 2002, 124: 265-271
- [6] Wang K J, Li X H. Interspecific gene flow and the origin of semi-wild soybean revealed by capturing the natural occurrence of introgression between wild and cultivated soybean populations. *Plant Breeding*, 2011, 130: 117-127
- [7] Yichie Y, Brien C, Berger B, Roberts T H, Atwell B J. Salinity tolerance in Australian wild *Oryza* species varies widely and matches that observed in *O. sativa*. *Rice*, 2018, 11: 66
- [8] Wendel J F, Grover C E. Taxonomy and evolution of the cotton genus, *Gossypium*//Fang D. Cotton. 2nd edn. Madison: American Society of Agronomy, Inc., Crop Science Society of America, Inc., Soil Science Society of America, Inc., 2015: 25-44
- [9] 陈煜. 棉属 (*Gossypium*) 种间杂交研究及陆地棉 (*G. hirsutum*) - 澳洲棉 (*G. australe*) 异附加系的培育. 南京: 南京农业大学, 2014
Chen Y. Study on the interspecific hybridization in *Gossypium* and development of alien addition lines from *Gossypium australe* and *Gossypium hirsutum*. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2014
- [10] Chen Z J, Scheffler B E, Dennis E, Triplett B A, Zhang T, Guo W, Chen X, Stelly D M, Rabinowicz P D, Town C D, Arioli T, Brubaker C, Cantrell R G, Lacape J M, Ulloa M, Chee P, Gingle A R, Haigler C H, Percy R, Saha S, Wilkins T, Wright R J, Van Deynze A, Zhu Y, Yu S, Abdurakhmonov I, Katageri I, Kumar P A, Mehboob Ur R, Zafar Y, Yu J Z, Kohel R J, Wendel J F, Paterson A H. Toward sequencing cotton (*Gossypium*) genomes. *Plant Physiology*, 2007, 145: 1303-1310
- [11] Percy R G, Wendel J E. Allozyme evidence for the origin and diversification of *Gossypium barbadense* L.. *Theoretical and Applied Genetics*, 1990, 79: 529-542
- [12] Wendel J F, Brubaker C L, Percival A E. Genetic diversity in *Gossypium hirsutum* and the origin of upland cotton. *American Journal of Botany*, 1992, 79: 1291-1310
- [13] Saha S, Jenkins J N, Wu J, McCarty J C, Gutierrez O A, Percy R G, Cantrell R G, Stelly D M. Effects of chromosome-specific introgression in upland cotton on fiber and agronomic traits. *Genetics*, 2006, 172: 1927-1938
- [14] Zhang J, Percy R G, McCarty J C. Introgression genetics and breeding between upland and pima cotton: A review. *Euphytica*, 2014, 198: 1-12
- [15] Wen T, Wu M, Shen C, Gao B, Zhu D, Zhang X, You C, Lin Z. Linkage and association mapping reveals the genetic basis of brown fibre (*Gossypium hirsutum*). *Plant Biotechnology Journal*, 2018, 16: 1654-1666
- [16] Kohel R J, Endrezzi J E, White T G. An evaluation of *Gossypium barbadense* chromosomes 6 and 17 in the *G. hirsutum* L. genome. *Crop Science*, 1977, 17: 404-406
- [17] Chen Y, Liu G, Ma H, Song Z, Zhang C, Zhang J, Zhang J, Wang F, 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: 1023
- [18] Brown N, Kumar P, Singh R, Lubbers E, Campbell B T, Myers G O, Wright R J, Subramani J, Jones D, Paterson A H, Chee P W. Evaluation of a chromosome segment from *Gossypium barbadense* harboring the fiber length QTL *qFL-Chr.25* in four diverse upland cotton genetic backgrounds. *Crop Science*, 2019, 59: 2621-2633
- [19] Li X, Jin X, Wang H, Zhang X, Lin Z. Structure, evolution, and comparative genomics of tetraploid cotton based on a high-density genetic linkage map. *DNA Research*, 2016, 23: 283-293
- [20] Wang M, Tu L, Yuan D, Zhu D, Shen C, Li J, Liu F, Pei L, Wang P, Zhao G, Ye Z, Huang H, Yan F, Ma Y, Zhang L, Liu M, You J, Yang Y, Liu Z, Huang F, Li B, Qiu P, Zhang Q, Zhu L, Jin S, Yang X, Min L, Li G, Chen L, Zheng H, Lindsey K, Lin Z, Udall J A, Zhang X. Reference genome sequences of two cultivated allotetraploid cottons, *Gossypium hirsutum* and *Gossypium barbadense*. *Nature Genetics*, 2019, 51: 224-229
- [21] Zhu D, Li X, Wang Z, You C, Nie X, Sun J, Zhang X, Zhang D, Lin Z. Genetic dissection of an allotetraploid interspecific CSSLs guides interspecific genetics and breeding in cotton. *BMC Genomics*, 2020, 21: 431
- [22] Zhu D, Le Y, Zhang R, Li X, Lin Z. A global survey of the gene network and key genes for oil accumulation in cultivated tetraploid cottons. *Plant Biotechnology Journal*, 2021, 19: 1170-1182
- [23] Brubaker C L, Koontz J A, Wendel J F. Bidirectional cytoplasmic and nuclear introgression in the New World cottons *Gossypium barbadense* and *G. hirsutum* (Malvaceae). *American Journal of Botany*, 1993, 80: 1203-1208
- [24] Fang L, Gong H, Hu Y, Liu C, Zhou B, Huang T, Wang Y, Chen S, Fang D D, Du X, Chen H, Chen J, Wang S, Wang Q, Wan Q, Liu B, Pan M, Chang L, Wu H, Mei G, Xiang D, Li X, Cai C, Zhu X, Chen Z J, Han B, Chen X, Guo W, Zhang T, Huang X. Genomic insights into divergence and dual domestication of cultivated allotetraploid cottons. *Genome Biology*, 2017, 18: 33
- [25] Nie X, Wen T, Shao P, Tang B, Nuriman-Guli A, Yu Y, Du X, You C, Lin Z. High-density genetic variation maps reveal

- the correlation between asymmetric interspecific introgressions and improvement of agronomic traits in upland and pima cotton varieties developed in Xinjiang, China. *Plant Journal*, 2020, 103: 677-689
- [26] Fang L, Zhao T, Hu Y, Si Z, Zhu X, Han Z, Liu G, Wang S, Ju L, Guo M, Mei H, Wang L, Qi B, Wang H, Guan X, Zhang T. Divergent improvement of two cultivated allotetraploid cotton species. *Plant Biotechnology Journal*, 2021, 19(7): 1325-1336
- [27] Yuan D, Grover C E, Hu G, Pan M, Miller E R, Conover J L, Hunt S P, Udall J A, Wendel J F. Parallel and intertwining threads of domestication in allopolyploid cotton. *Advanced Science*, 2021, 8: 2003634
- [28] 王坤波, 周忠丽, 朱芸. 夏威夷毛棉考察补记. *中国棉花*, 2012(39): 1-3
Wang K B, Zhou Z L, Zhu Y. Report of the second survey on Hawaiian cotton. *China Cotton*, 2012(39): 1-3
- [29] 郑巨云. 野生种毛棉主要生育期抗旱和花铃期光合作用的 QTL 定位. 北京: 中国农业科学院, 2016
Zhen J Y. QTL mapping for drought tolerance and photosynthetic traits in an inter-specific F_{2,3} population including the wild cotton species *Gossypium tomentosum*. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2016
- [30] Khan M K, Chen H, Zhou Z, Ilyas M K, Wang X, Cai X, Wang C, Liu F, Wang K. Genome wide SSR high density genetic map construction from an interspecific cross of *Gossypium hirsutum* × *Gossypium tomentosum*. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 436
- [31] Oluoch G, Zheng J, Wang X, Khan M K R, Zhou Z, Cai X, Wang C, Wang Y, Li X, Wang H, Liu F, Wang K. QTL mapping for salt tolerance at seedling stage in the interspecific cross of *Gossypium tomentosum* with *Gossypium hirsutum*. *Euphytica*, 2016, 209: 223-235
- [32] Keerio A A, Shen C, Nie Y, Ahmed M M, Zhang X, Lin Z. QTL mapping for fiber quality and yield traits based on introgression lines derived from *Gossypium hirsutum* × *G. tomentosum*. *International Journal of Molecular Sciences*, 2018, 19: 243
- [33] Shen C, Wang N, Zhu D, Wang P C, Wang M J, Wen T W, Le Y, Wu M, Yao T, Zhang X L, Lin Z X. *Gossypium tomentosum* genome and interspecific ultra-dense genetic maps reveal genomic structures, recombination landscape and flowering depression in cotton. *Genomics*, 2021, 113: 1999-2009
- [34] Khan M K R. 陆地棉 × 毛棉种间高密度遗传图谱的构建. 北京: 中国农业科学院, 2014
Khan M K R. A step towards cotton genome assembly through construction of high density genetic map from interspecific cross of *G. hirsutum* × *G. tomentosum*. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2014
- [35] 刘方. 陆地棉与海岛棉、毛棉、达尔文氏棉种间遗传图谱加密及线性关系比较. 重庆: 西南大学, 2016
Liu F. Marker increase of genetic map and collinearity analysis of interspecific *Gossypium hirsutum* with *Gossypium barbadense*, *Gossypium tomentosum* and *Gossypium darwinii*. Chongqing: Southwest University, 2016
- [36] 田瑞. 陆地棉 × 黄褐棉种间遗传图谱加密及其染色体结构分析. 重庆: 西南大学, 2018
Tian R. Update of genetic map from *G. hirsutum* × *G. mustelinum* and analysis of chromosome structural variation. Chongqing: Southwest University, 2018
- [37] 肖松华, 刘剑光, 赵君, 吴巧娟, 俞敬忠, 喻德跃. 棉花远缘杂交创制抗黄萎病新种质. *棉花学报*, 2015, 27(6): 524-533
Xiao S H, Liu J G, Zhao J, Wu Q J, Yu J Z, Yu D Y. Creation of a new resistant germplasm to *Verticillium Wilt* by distant hybridization in upland cotton. *Cotton Science*, 2015, 27(6): 524-533
- [38] Wang B, Draye X, Zhang Z, Zhuang Z, May O, Paterson A, Chee P. Advanced backcross quantitative trait locus analysis of fiber elongation in a cross between *Gossypium hirsutum* and *G. mustelinum*. *Crop Science*, 2016, 56: 1760-1768
- [39] Chandnani R, Wang B, Draye X, Rainville L K, Auckland S, Zhuang Z, Lubbers E L, May O L, Chee P W, Paterson A H. Segregation distortion and genome-wide digenic interactions affect transmission of introgressed chromatin from wild cotton species. *Theoretical and Applied Genetics*, 2017, 130: 2219-2230
- [40] Wang B, Draye X, Zhuang Z, Zhang Z, Liu M, Lubbers E L, Jones D, May O L, Paterson A H, Chee P W. QTL analysis of cotton fiber length in advanced backcross populations derived from a cross between *Gossypium hirsutum* and *G. mustelinum*. *Theoretical and Applied Genetics*, 2017, 130: 1297-1308
- [41] 刘军杰. 陆地棉 × 达尔文氏棉后代种质系产量、纤维品质和抗黄萎病特性研究. 湖北: 华中农业大学, 2011
Liu J J. Study of the yield, quality and resistance to *Verticillium* in germplasm lines of *G. hirsutum* L. × *G. darwinii* Watt. Hubei: Huazhong Agricultural University, 2011
- [42] 王斌. 陆地棉 × 达尔文氏棉后代种质系遗传多样性评价和纤维品质性状关联分析. 武汉: 华中农业大学, 2010
Wang B. Molecular diversity in germplasm lines of *G. hirsutum* L. × *G. darwinii* Watt and association mapping of fiber quality traits. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2010
- [43] Chen H, Khan M K, Zhou Z, Wang X, Cai X, Ilyas M K, Wang C, Wang Y, Li Y, Liu F, Wang K. A high-density SSR genetic map constructed from a F₂ population of *Gossypium hirsutum* and *Gossypium darwinii*. *Gene*, 2015, 574: 273-286
- [44] Shehzad M, Zhou Z, Ditta A, Cai X, Khan M, Xu Y, Hou Y, Peng R, Hao F, Shafeeq R, Wang K, Liu F. Genome-Wide mining and identification of protein kinase gene family impacts salinity stress tolerance in highly dense genetic map developed from interspecific cross between *G. hirsutum* L. and *G. darwinii* G. Watt. *Agronomy*, 2019, 9: 560
- [45] Hu Y, Chen J, Fang L, Zhang Z, Ma W, Niu Y, Ju L, Deng J, Zhao T, Lian J, Baruch K, Fang D, Liu X, Ruan Y L, Rahman

- M U, Han J, Wang K, Wang Q, Wu H, Mei G, Zang Y, Han Z, Xu C, Shen W, Yang D, Si Z, Dai F, Zou L, Huang F, Bai Y, Zhang Y, Brodt A, Ben-Hamo H, Zhu X, Zhou B, Guan X, Zhu S, Chen X, Zhang T. *Gossypium barbadense* and *Gossypium hirsutum* genomes provide insights into the origin and evolution of allotetraploid cotton. *Nature Genetics*, 2019, 51: 739-748
- [46] Chen Z J, Sreedasyam A, Ando A, Song Q, De Santiago L M, Hulse-Kemp A M, Ding M, Ye W, Kirkbride R C, Jenkins J, Plott C, Lovell J, Lin Y M, Vaughn R, Liu B, Simpson S, Scheffler B E, Wen L, Saski C A, Grover C E, Hu G, Conover J L, Carlson J W, Shu S, Boston L B, Williams M, Peterson D G, McGee K, Jones D C, Wendel J F, Stelly D M, Grimwood J, Schmutz J. Genomic diversifications of five *Gossypium* allopolyploid species and their impact on cotton improvement. *Nature Genetics*, 2020, 52: 525-533
- [47] Liu Q, Chen Y, Chen Y, Wang Y, Chen J, Zhang T, Zhou B. A new synthetic allotetraploid (A1A1G2G2) between *Gossypium herbaceum* and *G. australe*: Bridging for simultaneously transferring favorable genes from these two diploid species into upland cotton. *PLoS ONE*, 2015, 10: e0123209
- [48] Yu D, Ke L, Zhang D, Wu Y, Sun Y, Mei J, Sun J, Sun Y. Multi-omics assisted identification of the key and species-specific regulatory components of drought-tolerant mechanisms in *Gossypium stocksii*. *Plant Biotechnology Journal*, 2021, 19: 1690-1692
- [49] 杨斌,刘忠松,肖华贵,饶勇,唐容,张超,王璐璐. 甘蓝型油菜远缘杂交研究利用进展. *植物资源学报*, 2021, 22(3): 593-602
- Yang B, Liu Z S, Xiao H G, Rao Y, Tang R, Zhang C, Wang L L. Advances on research of distant hybridization for breeding swede rapeseed (*Brassica napus*). *Journal of Plant Genetic Resources*, 2021, 22(3): 593-602