

徐剑文, 孔杰, 赵君, 等. 盐胁迫下棉花萌发、成苗和产量相关性状的 QTL 定位[J]. 江苏农业学报, 2018, 34(5): 972-977.
doi:10.3969/j.issn.1000-4440.2018.05.002

盐胁迫下棉花萌发、成苗和产量相关性状的 QTL 定位

徐剑文¹, 孔杰², 赵君¹, 王为然², 刘剑光¹, 朱家辉², 王希睿³, 徐海江²,
肖松华¹, 阿里甫·艾尔西²

(1.江苏省农业科学院经济作物研究所/农业部长江中下游棉花和油菜重点实验室, 江苏 南京 210014; 2.新疆农业科学院经济作物研究所, 新疆 乌鲁木齐 830091; 3.南京市标准化研究院, 江苏 南京 210019)

摘要: 利用感盐棉花品种泗抗 1 号和耐盐棉花新品系苏 S012 为亲本配置杂交组合, 构建 F_2 分离群体和 $F_{2:3}$ 家系。分别调查 2 个亲本和 299 个 $F_{2:3}$ 家系萌发期、苗期以及铃质量、铃数、衣分和产量的盐害率, 作为 QTL 定位的表型数据。在棉花 A5、D5、D8、D10、A13 和 D13 染色体上共定位到 13 个耐盐相关 QTL, 分别解释 2.81%、15.18%、1.78%、5.39%、2.92%、8.38%、9.65%、5.06%、0.46%、2.17%、2.27%、13.25%、1.50% 的表型变异率。

关键词: 棉花; 耐盐性; 分子标记; QTL 定位

中图分类号: S562.035.3

文献标识码: A

文章编号: 1000-4440(2018)05-0972-06

Identification of QTLs conferring the traits related to germination, seedling survival and production of cotton under salt stress

XU Jian-wen¹, KONG-Jie², ZHAO Jun¹, WANG Wei-ran², LIU Jian-guang¹, ZHU Jia-hui²,
WANG Xi-rui³, XU Hai-jiang², XIAO Song-hua¹, Alifu Aierxi²

(1. Institute of Industrial Crops, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences/Key Laboratory of Cotton and Rapeseed, Ministry of Agriculture, Nanjing 210014, China; 2. Institute of Industrial Crops, Xinjiang Academy of Agricultural Sciences, Urumqi 830091, China; 3. Nanjing Institute of Standardization, Nanjing 210019, China)

Abstract: In this study, the cotton F_2 segregating population and $F_{2:3}$ population were developed using the salt-sensitive variety Sikang-1 and salt-tolerant line Su-S012 as cross parents. The salt injury rates of germination, seedling, boll weight, boll number, lint percentage and production from two parents and 299 $F_{2:3}$ population plants were collected as phenotypic data for QTL mapping. Thirteen salt tolerance related QTLs were detected on the A5, D5, D8, D10, A13 and D13 chromosomes of cotton, which explained 2.81%, 15.18%, 1.78%, 5.39%, 2.92%, 8.38%, 9.65%, 5.06%, 0.46%, 2.17%, 2.27%, 13.25% and 1.50% of the phenotypic variation respectively.

Key words: cotton; salt tolerance; molecular marker; QTL mapping

收稿日期: 2018-05-08

基金项目: 江苏省重点研发计划项目 (BE2015353); 国家自然科学基金项目 (31701475); “十三五”国家重点研发计划项目 (2016YFD0100203-5); 江苏省自然科学基金项目 (BK20170597); 江苏省农业科学院探索性颠覆性创新计划项目 (ZX (17) 2013); 江苏省农科院基金项目 (012066111622)

作者简介: 徐剑文 (1984-), 男, 江苏南京人, 博士, 助理研究员, 主要从事作物遗传育种研究, (Tel) 025-84390363; (Email) gun-man_xu@hotmail.com

通讯作者: 肖松华, (Tel) 025-84390363; (E-mail) njxsh@sina.com; 阿里甫·艾尔西, (Tel) 13565959900; (E-mail) alip68@126.com

提高作物产量和开发新的耕地, 是提高农业生产效率的 2 个重要方式。而盐胁迫作为一种主要的环境胁迫, 是提高土地利用率的限制因素。中国西北、东北及滨海地区的盐碱荒地和盐碱障碍耕地总面积超过 $3.33 \times 10^7 \text{ hm}^2$, 其中具有农业利用潜力的近 $1.33 \times 10^7 \text{ hm}^2$, 占全国耕地总面积的 10% 以上^[1]。棉花作为耐盐先锋作物, 在盐碱地广泛种植, 在提高土地利用上发挥了重要作用^[2-5]。通过现代分子生

物学方法进一步提高棉花的抗盐性,对于发掘盐碱地利用潜力具有极其重要的意义。

盐胁迫影响棉花从出苗到成熟各阶段,其危害程度最终以产量和纤维品质表现^[6-8]。萌发期,盐胁迫主要影响种子的吸胀吸水,延缓棉花萌发,并降低萌发率^[9-10]。苗期,盐胁迫会引起幼苗畸形,阻碍叶绿素合成,尤其是二、三叶期的幼苗对盐胁迫最为敏感,严重时棉花叶片发软、色暗、功能期短,侧根发生少,干物质积累减少,生长缓慢,甚至死苗^[9]。现蕾期,盐胁迫会导致棉花生长势下降,果枝数目减少,进入生殖生长期延迟^[11]。开花期,受盐胁迫影响,棉花花期缩短,结铃性降低,并且棉铃发育受到抑制,铃质量下降^[11]。棉花不同品种之间和同一品种不同生长阶段之间的耐盐性都有明显的差异^[12]。从棉花生育期看,幼苗阶段和开花结铃期对盐胁迫较为敏感,特别是三叶期前的幼苗^[13]。通过传统育种方式提高棉花耐盐性的效率低,周期长,投入高^[14]。转基因育种和分子标记辅助育种技术是提高育种进程的有效策略^[15]。其中,耐盐碱基因的发掘是转基因育种的重要基础之一。而开发与耐盐性状连锁的分子标记,是分子标记辅助育种的重要组成环节。

本研究利用感盐棉花品种泗抗 1 号和耐盐棉花新品系苏 S012 为亲本配置杂交组合,构建 F_2 分离群体和 $F_{2:3}$ 家系,分别调查 2 个亲本和 $F_{2:3}$ 家系的萌发期、苗期以及铃质量、铃数、衣分和产量的盐害率,作为 QTL 定位的表型数据,用 2 500 对 SSR 引物筛选在两个亲本间具有多态性的标记,构建棉花遗传连锁图谱,筛选与耐盐基因紧密连锁的分子标记,对棉花耐盐性状 QTL 进行定位,为进一步定位克隆棉花耐盐基因奠定基础。

1 材料和方法

1.1 试验材料

2015 年夏季在江苏省南京市以耐盐棉花新品系苏 S012 为母本、感盐棉花品种泗抗 1 号为父本杂交获得 F_1 代种子。2015 年冬季在海南省三亚市种植 F_1 代,自交获得 F_2 代种子。2016 年夏季在南京种植含有 299 个单株的 F_2 代分离群体,人工自交获得 $F_{2:3}$ 家系。2017 年夏季在江苏省大丰市沿海滩涂盐碱地种植亲本、 F_1 和 $F_{2:3}$ 家系。

1.2 耐盐性状调查

2017 年夏季在大丰市稻麦原种场盐碱地直播种

植两亲本和 $F_{2:3}$ 家系,设 3 次重复,土壤含盐量为 0.458%,在相邻非盐碱地直播两亲本和 $F_{2:3}$ 家系作为对照。播种后 10 d 统计出苗率,三叶期统计幼苗存活率。吐絮后,调查单株铃数,计算亲本和每 $F_{2:3}$ 家系的平均单株铃数。收取 50 铃,调查单铃质量和衣分。收取亲本和每家系全部籽棉,计算产量。计算相对盐害率,萌发相对盐害率=(对照出苗率-盐碱地出苗率)/对照出苗率 $\times 100\%$,苗期相对盐害率=(对照存活率-盐碱地存活率)/对照幼苗存活率 $\times 100\%$,铃质量相对盐害率=(对照铃质量-盐碱地铃质量)/对照铃质量 $\times 100\%$,铃数相对盐害率=(对照铃数-盐碱地铃数)/对照铃数 $\times 100\%$,衣分相对盐害率=(对照衣分-盐碱地衣分)/对照衣分 $\times 100\%$,产量相对盐害率=(对照产量-盐碱地产量)/对照产量 $\times 100\%$ 。

1.3 $F_{2:3}$ 家系耐盐性状的相关性分析

利用 SPSS 22 软件,对 $F_{2:3}$ 家系的萌发相对盐害率、苗期相对盐害率、铃质量相对盐害率、铃数相对盐害率、衣分相对盐害率和产量相对盐害率进行双变量相关性分析,相关系数选用 Spearman,显著性检验选用双尾检验,并对显著性相关进行标注。

1.4 棉花基因组 DNA 提取、亲本多态性引物筛选

用 CTAB 法^[16]提取苏 S012、泗抗 1 号和 299 个 F_2 代单株的基因组 DNA。在 Cottongen 数据库(<https://www.cottongen.org/search/markers>)中选择 2 500 对 SSR (Simple sequence repeat) 引物,由南京金斯瑞公司合成,检测 2 个亲本基因组之间的多态性,并用多态性引物对 F_2 单株进行 PCR 扩增检测。参照张军等^[17]的方法进行 PCR 扩增、聚丙烯酰胺凝胶电泳和银染。

1.5 遗传连锁图谱的构建

利用 JoinMap3.0 软件对多态性引物进行分析,并参考分子标记的染色体定位信息,构建遗传连锁图谱。利用 Windows QTLs Cartographer 2.0 软件的复合区间作图法检测棉花耐盐碱性状的 QTL,进行 1 000 次随机抽样测验,选择 LOD 值 ≥ 2.5 的 QTL,并计算贡献率(R^2)、加性效应(A)和显性效应(D)。利用 MapChart 2.1 软件绘制遗传图谱。

2 结果与分析

2.1 亲本苏 S012 和泗抗 1 号的耐盐性

萌发后 10 d、幼苗三叶期分别调查亲本材料苏 S012 和泗抗 1 号在盐碱地和非盐碱地的萌发率、成

苗率,并在吐絮后调查亲本材料的衣分、单铃质量、单株铃数和产量(表 1)。结果显示,受盐胁迫影响,苏 S012 和泗抗 1 号的萌发率、成苗率、衣分、单铃质量、单株铃数和产量都显著降低。进一步计算相对盐害率后发现,苏 S012 的萌发相对盐害率、苗期相对盐害率、衣分相对盐害率、铃质量相对盐害率和产量盐害率均显著低于泗抗 1 号,而泗抗 1 号的铃数

相对盐害率显著低于苏 S012,并且两亲本材料在萌发相对盐害率、苗期相对盐害率、衣分相对盐害率、铃数相对盐害率上的差异达到了极显著水平。说明亲本材料苏 S012 在萌发期、苗期以及衣分、单铃重和产量上耐盐性显著高于泗抗 1 号,而在单株铃数上,泗抗 1 号的耐盐性显著高于苏 S012。

表 1 棉花杂交亲本材料耐盐性分析

Table 1 The salt tolerance analysis of the cross parents of cotton

品种	处理	萌发率 (%)	成苗率 (%)	衣分 (%)	单铃质量 (g)	单株铃数	产量 (kg/hm ²)
苏 S012	盐碱地	49.46±0.36	22.32±0.26	36.03±0.85	4.74±0.07	11.34±0.13	3 889.95±421.50
	非盐碱地(对照)	98.11±0.89 **	99.45±0.66 **	38.44±0.91 *	5.06±0.06 **	20.45±0.22 **	4 652.40±255.00 *
泗抗 1 号	盐碱地	21.61±0.33	14.29±0.35	35.33±0.85	4.66±0.06	15.19±0.13	3 078.15±407.55
	非盐碱地(对照)	96.87±0.74 **	98.41±0.90 **	38.90±0.95 **	5.35±0.28 *	20.36±0.23 **	4 702.35±159.00 **

*、** 分别表示同一品种在盐碱地与对照之间差异显著($P<0.05$)和极显著($P<0.01$)。

2.2 $F_{2:3}$ 家系耐盐性状相关性分析

利用 SPSS 22 软件对 $F_{2:3}$ 家系的萌发相对盐害率、苗期相对盐害率、衣分相对盐害率、铃质量相对盐害率、铃数相对盐害率和产量相对盐害率之间的相关性进行分析。结果(表 2)显示:萌发相对盐害率与苗期相对盐害率、衣分相对盐害率、产量相对盐

害率呈正相关关系,与铃数相对盐害率呈负相关关系;苗期相对盐害率与产量相对盐害率呈正相关关系,与铃数相对盐害率呈负相关关系;衣分相对盐害率与铃质量相对盐害率呈正相关关系;铃质量相对盐害率与产量相对盐害率呈正相关关系;铃数相对盐害率与产量相对盐害率呈负相关关系。

表 2 $F_{2:3}$ 家系耐盐性状间相关系数

Table 2 The correlation coefficient among salt tolerance traits of $F_{2:3}$ population

	萌发相对盐害率	苗期相对盐害率	衣分相对盐害率	铃质量相对盐害率	铃数相对盐害率	产量相对盐害率
萌发相对盐害率	1.000					
苗期相对盐害率	0.825 **	1.000				
衣分相对盐害率	0.177 **	0.060	1.000			
铃质量相对盐害率	0.067	0.030	0.244 **	1.000		
铃数相对盐害率	-0.348 **	-0.333 **	0.033	-0.086	1.000	
产量相对盐害率	0.341 **	0.302 **	0.037	0.337 **	-0.254 **	1.000

** 表示在置信度(双测)为 0.01 时,相关性极显著。

2.3 棉花连锁图谱构建

用 2 500 对 SSR 引物,检测两亲本之间的多态性,共筛选到 68 个多态性位点,多态性频率为 2.72%。用 68 个多态性 SSR 引物检测 299 个 $F_{2:3}$ 家系的基因型,并用 Jionmap 软件构建连锁图($LOD\geq 3$)。所绘制连锁图包含 20 个标记和 8 个连锁群,长度在 15.0 cM 至 68.3 cM 之间,总长度为 259.4 cM,标记间平均距离为 21.74 cM,各连锁群含 2 至 4 个标记。根据棉花分子标记数据库(<https://www.cottongen.org/search/markers>)数据,这 8 个连锁群被定位在棉花 A5、D5、D8、D10、A13 和 D13 染色体上,其中 D5 和

D10 染色体上定位到了 2 个连锁群(图 1)。

2.4 棉花耐盐 QTL 初定位

分别用 $F_{2:3}$ 家系的萌发相对盐害率、苗期相对盐害率、衣分相对盐害率、铃质量相对盐害率、铃数相对盐害率和产量相对盐害率,在 Windows QTLs Cartographer 2.0 软件中用复合区间作图法检测耐盐相关 QTL,共检测到 13 个 LOD 值大于 2.5 的 QTL 位点(图 1、表 3)。其中用萌发相对盐害率数据共检测到 1 个 QTL,命名为 $qSTG$,位于 D10 染色体上,表型贡献率为 2.81%。用苗期相对盐害率数据共检测到 4 个 QTL,命名为 $qSTS-1$ 、 $qSTS-2$ 、 $qSTS-3$ 、 $qSTS-4$,分别位于 A5、

D5、D10、D13 染色体上,表型贡献率分别为 15.18%、1.78%、5.39%、2.92%。用衣分相对盐害率数据共检测到 2 个 QTL,命名为 *qSTL-1*、*qSTL-2*,分别位于 D5 和 A13 染色体上,表型贡献率分别为 8.38% 和 9.65%。用铃质量相对盐害率数据检测到 1 个 QTL,命名为 *qSTW*,位于 D8 染色体上,表型贡献率为

5.06%。用铃数相对盐害率数据共检测到 3 个 QTL,命名为 *qSTBN-1*、*qSTBN-2*、*qSTBN-3*,分别位于 D5、D10 和 D13 染色体上,表型贡献率分别为 0.46%、2.17%、2.27%。用产量相对盐害率共检测到 2 个 QTL,命名为 *qSTP-1*、*qSTP-2*,分别位于 A5、D10 染色体上,表型贡献率分别为 13.25%、1.50%。

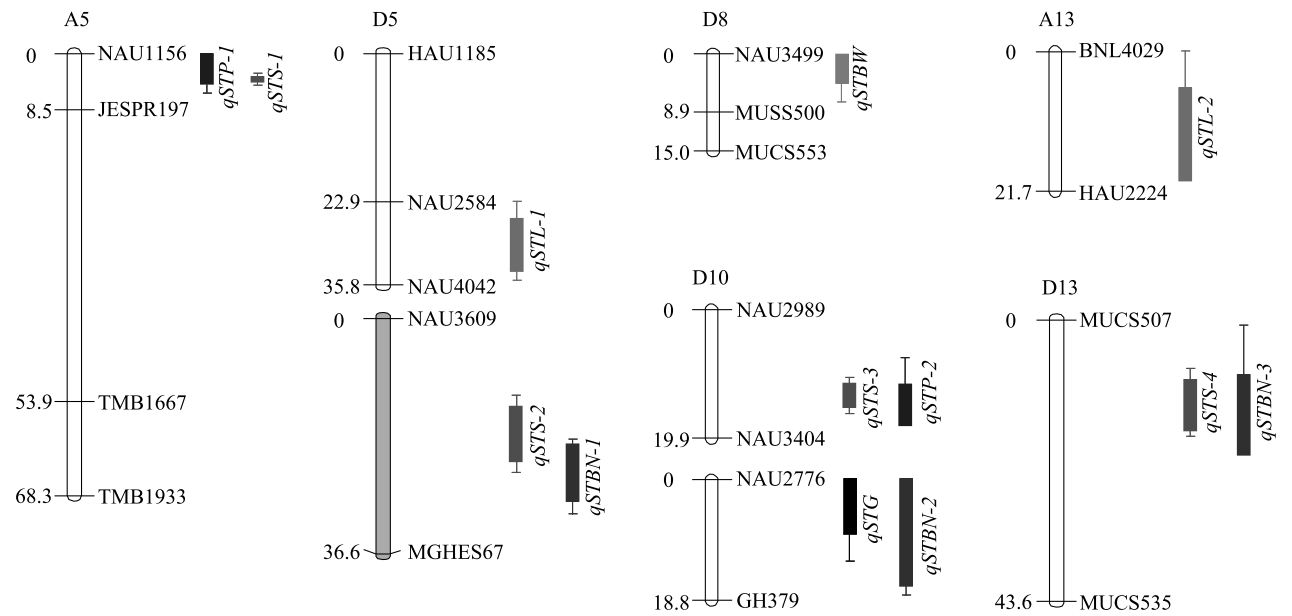


图 1 棉花遗传连锁图谱和耐盐碱相关 QTL 的定位
Fig.1 The cotton genetic linkage map and salt tolerance related QTL location

表 3 棉花耐盐相关 QTL 分析
Table 3 The analysis of salt tolerance related QTLs in cotton

QTL	位置 (cM)	区间	染色体	LOD 值	表型贡献率 (%)	加性效应
<i>qSTG</i>	2.01	NAU2776~GH379	D10	3.00	2.81	-7.37
<i>qSTS-1</i>	4.01	NAU1156~JESPR197	A5	6.48	15.18	39.89
<i>qSTS-2</i>	18.01	NAU3609~MGHE67	D5	11.51	1.78	4.24
<i>qSTS-3</i>	14.01	NAU2989~NAU3404	D10	16.37	5.39	-6.59
<i>qSTS-4</i>	14.01	MUCS507~MUCS535	D13	12.68	2.92	4.71
<i>qSTL-1</i>	28.90	NAU2584~NAU4042	D5	5.67	8.38	-0.95
<i>qSTL-2</i>	14.01	BNL4029~HAU2224	A13	4.50	9.65	0.97
<i>qSTBW</i>	0.01	NAU3499~MUSS500	D8	2.89	5.06	1.30
<i>qSTBN-1</i>	22.01	NAU3609~MGHE67	D5	4.26	0.46	0.36
<i>qSTBN-2</i>	6.01	NAU2776~GH379	D10	2.85	2.17	0.80
<i>qSTBN-3</i>	14.90	MUCS507~MUCS535	D13	2.52	2.27	0.70
<i>qSTP-1</i>	2.01	NAU1156~JESPR197	A5	4.05	13.25	216.35
<i>qSTP-2</i>	18.01	NAU2989~NAU3404	D10	2.88	1.50	-76.56

3 讨论

盐胁迫首先对植物造成持续存在的渗透胁迫,并表现为离子失调引起的毒害和营养亏缺,继而引起氧化胁迫并导致膜透性改变、代谢紊乱、有毒物质积累,最终影响植物的生长发育和形态建成^[18-20]。植物耐盐碱性是一个复杂的生物机制,是各种生理生化过程协同作用的结果。在进化过程中,植物形成避盐和提高耐盐性 2 种机制以应对盐胁迫带来的危害^[21]。避盐主要包括泌盐、稀盐、积盐和拒盐 4 种方式^[20-22]。植物主要通过渗透调节、营养元素平衡和增强抗氧化胁迫,提高耐盐性^[21]。大量相关基因在植物耐盐机制中起到重要作用,它们主要包括离子转运蛋白基因、渗透调节相关基因、信号传导相关基因、细胞抗氧化相关基因等^[18]。对这些基因的挖掘,有助于进一步提高植物耐盐性。

盐胁迫对棉花从出苗到成熟各时期都有不同的影响,尤其是幼苗期和开花结铃期更加敏感,盐胁迫的危害最终表现在产量和纤维品质上^[6-7]。此外,在直播条件下,盐碱地种植棉花的产量受萌发率、成苗率、单株铃数、单铃质量、衣分等多种性状共同决定。因此,只以棉花苗期萌发率作为耐盐指标进行 QTL 定位不能完全发掘耐盐相关基因。本研究在调查产量性状的同时,分别调查了萌发率、成苗率、铃质量、铃数和衣分 5 个表型数据,用于 QTL 定位,为较全面地发掘耐盐相关基因打下了基础。相关性分析结果表明,萌发率、成苗率、产量之间存在显著正相关,而铃质量和衣分之间也存在显著正相关。说明应对盐胁迫对产量的危害,可以通过发掘幼苗期耐盐相关基因;而应对盐胁迫对纤维品质的危害,仅仅发掘幼苗期耐盐相关基因则显得不足。QTL 定位结果也显示,苗期耐盐相关 QTL *qSTS-1*、*qSTS-3* 分别与产量相关 QTL *qSTP-1*、*qSTP-2* 定位区间重合。同样说明通过发掘棉花苗期耐盐相关基因,可以应对盐胁迫对最终产量的危害。

盐胁迫下单铃质量是影响棉花产量的重要性状,本研究相关性分析结果表明铃质量相对盐害率与产量相对盐害率呈正相关关系。李建亮^[23]也发现,随着土壤盐浓度提高,苗期感盐品种中棉所 102 和耐盐品种中棉所 103 的产量都逐渐减少,并且两品种间的产量差异随盐浓度提高而增加,这种差异主要是由于盐分的提高显著降低了单铃质量和铃

数。此外,本研究中 $F_{2:3}$ 群体的铃质量相对盐害率与苗期相对盐害率之间的相关性不显著。在李建亮^[23]的研究中,苗期感盐品种中棉所 102 铃质量性状的耐盐性高于耐盐品种中棉所 103,两品种在苗期的耐盐性和铃质量的耐盐性上没有直接相关性。因此,提高盐胁迫下棉花的铃质量,是增加盐碱地种植棉花产量的有效途径。根据 $F_{2:3}$ 群体的铃质量性状,本研究在棉花 D8 染色体上定位到 1 个与盐胁迫下铃质量相关的 QTL *qSTBW*,该 QTL 位点与萌发、成苗相关 QTL 位点的区间没有重合。对该 QTL 的进一步研究和利用将在棉花耐盐分子育种中发挥积极的作用。

单株铃数是影响棉花产量的另一个重要性状。QTL 定位结果显示,铃数相关 QTL *qSTBN-1*、*qSTBN-2*、*qSTBN-3* 分别与 *qSTS-2*、*qSTG*、*qSTS-4* 的定位区间重合,而萌发相对盐害率、苗期相对盐害率与铃数相对盐害率呈显著负相关关系。推测原因是因为萌发期和苗期的耐盐性影响了成苗率,继而影响了种植密度,从而导致部分耐盐性较差的株系反而具有更多的铃数。本试验从实际生产角度出发,采用盐碱地直播的方式鉴定群体的耐盐性。若要揭示影响盐碱地结铃性的具体分子机制,需要再采用营养钵育苗后移栽的方式进行鉴定,才能获得影响盐碱地结铃性的更加精确的数据。

棉花基因组总长约为 5 000 cM,需要约 5 000 个分子标记才能达到遗传图谱的表达饱和^[24]。本研究所用两个亲本材料均为陆地棉,遗传背景差异小,多态性 SSR 标记数量偏少,共筛选到 68 个多态性位点,多态性频率为 2.72 %。因此在遗传图谱中,标记间遗传距离较大,且标记数目较少。在下一步工作中,将通过开发新的分子标记,以及利用极端性状混池重测序 (Bulk segregant analysis-sequence, BSA-seq) 技术进一步缩小定位区间、加大遗传图谱饱和度^[25]。本研究的结果为未来耐盐相关基因的定位和标记辅助选择育种工作奠定了理论和实验基础。

参考文献:

- [1] 宋丽艳,叶武威,赵云雷,等. 陆地棉耐盐相关基因 (*GhVP*) 的克隆及分析[J]. 棉花学报, 2010, 22(3): 285-288.
- [2] ASHRAF M. Salt tolerance of cotton: Some new advances[J]. Critical Reviews in Plant Sciences, 2002, 21(1): 1-30.
- [3] 董合忠. 盐碱地棉花栽培学[M]. 北京: 科学出版社, 2010:

- 150-195.
- [4] 毛树春. 中国棉花栽培学[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 2013: 170-180.
- [5] DU L, CAI C, WU S, et al. Evaluation and exploration of favorable QTL alleles for salt stress related traits in cotton cultivars (*G. hirsutum* L.) [J]. PLoS ONE, 2016, 11(3): e0151076.
- [6] 辛承松, 董合忠, 唐 薇, 等. 棉花盐害与耐盐性的生理和分子机理研究进展[J]. 棉花学报, 2005, 17(5): 309-313.
- [7] WEI Y, XU Y, LU P, et al. Salt stress responsiveness of a wild cotton species (*Gossypium klotzschianum*) based on transcriptomic analysis[J]. PLoS ONE, 2017, 12(5): e0178313.
- [8] GONG W, XU F, SUN J, et al. iTRAQ-based comparative proteomic analysis of seedling leaves of two upland cotton genotypes differing in salt tolerance[J]. Frontiers in Plant Science, 2017, 8: 2113.
- [9] TOURAINE B. Effects of NaCl on flows of N and mineral ions and on NO₃-reduction rate within whole plants of salt-sensitive bean and salt-tolerant cotton[J]. Plant Physiology, 1994, 105(4): 1409-1418.
- [10] QIN L X, NIE X Y, HU R, et al. Phosphorylation of serine residue modulates cotton Di19-1 and Di19-2 activities for responding to high salinity stress and abscisic acid signaling[J]. Scientific Reports, 2016, 6: 20371.
- [11] AHMAD S, KHAN N I, IQBAL M Z, et al. Salt tolerance of cotton (*Gossypium hirsutum* L.) [J]. Asian Journal of Plant Sciences, 2002, 1(6): 78-86.
- [12] 冯国艺, 张 谦, 祁 虹, 等. 滨海盐碱地广适性棉花品种植株性状及其产量构成评价[J]. 山东农业科学, 2017, 49(7): 56-58.
- [13] 赵可夫, 王韶唐. 作物抗性生理[M]. 北京: 农业出版社, 1990: 300-305.
- [14] GODDARD M E, HAYES B J. Mapping genes for complex traits in domestic animals and their use in breeding programmes[J]. Nature Reviews Genetics, 2009, 10(6): 381-391.
- [15] 邓 琳, 余小刚, 姜 朵, 等. 棉花分子育种研究进展[J]. 山东农业科学, 2017, 49(5): 144-150.
- [16] 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.
- [17] 张 军, 武耀廷, 郭旺珍, 等. 棉花微卫星标记的 PAGE/银染快速检测[J]. 棉花学报, 2000, 12(5): 267-269.
- [18] 张金林, 李惠茹, 郭姝媛, 等. 高等植物适应盐逆境研究进展[J]. 草业学报, 2015, 24(12): 220-236.
- [19] FLOWERS T J. Improving crop salt tolerance[J]. Journal of Experimental Botany, 2004, 55(396): 307-319.
- [20] ZHANG J L, SHI H. Physiological and molecular mechanisms of plant salt tolerance[J]. Photosynthesis Research, 2013, 115(1): 1-22.
- [21] MUNNS R, TESTER M. Mechanisms of salinity tolerance[J]. Annual Review of Plant Biology, 2008, 59(1): 651-681.
- [22] FLOWERS T J, COLMER T D. Salinity tolerance in halophytes[J]. New Phytologist, 2008, 179(4): 945-963.
- [23] 李建亮. 滨海盐土棉田盐分对棉花产量品质的影响机理研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2013.
- [24] 陈国安. 钠对棉花生长及钾钠吸收的影响[J]. 土壤, 1992, 24(4): 201-204.
- [25] WIN K T, VEGAS J, ZHANG C, et al. QTL mapping for downy mildew resistance in cucumber via bulked segregant analysis using next-generation sequencing and conventional methods[J]. Theoretical & Applied Genetics, 2017, 130(1): 199-211.

(责任编辑: 张震林)