

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2010.02020

## 陆地棉 $Li_1$ 纯合显性不致死重组体的遗传分析

刘逢举 梁文化 张天真\*

南京农业大学棉花研究所 / 作物遗传与种质创新国家重点实验室, 江苏南京 210095

**摘 要:** 极短纤维突变体  $Li_1$  自国外引入本实验室后, 出现了纯合致死现象。而在杂交组合( $Li_1 \times XZ142$  FLM)的后代中意外发现了一些  $Li_1$  基因纯合的突变体株系, 其自交后代均为极短纤维。这种  $Li_1$  基因显性纯合不致死突变体被命名为 Li-R 重组体。本实验利用 Li-R 重组体分别与 TM-1、海 7124 及突变体  $Li_1$  新组配了 3 个  $F_2$  群体, 对 Li-R 重组体进行遗传分析。组合  $Li-R \times XZ142$  FLM、 $Li-R \times TM-1$ 、 $Li-R \times$  海 7124 及  $Li-R \times Li_1$  的  $F_2$  后代的分离结果均表明, Li-R 重组体的纯合显性不致死表型是由 2 对基因控制的, 一个是显性基因  $Li_1$ , 另一个是来自 XZ142 FLM 的隐性基因  $li_a$ 。其中的  $li_a$  基因是本实验室新提出的一个基因。因而 Li-R 的基因型就是  $li_a li_a Li_1 Li_1$ ; 并由此推断,  $Li_1$  纯合致死突变体的基因型是  $Li_a Li_a Li_1 Li_1$ , XZ142 FLM 的基因型为  $li_a li_a li_1 li_1$ , 1929 年发现的  $Li_1$  显性杂合突变体的基因型为  $Li_a Li_a Li_1 li_1$ 。利用( $Li-R \times TM-1$ ) $F_{2:3}$  进一步分析 Li-R 中的新基因  $li_a$  的等位性, 发现  $li_a$  与控制纤维起始发育的基因  $li_3$ 、 $n_2$  均不等位。新基因  $li_a$  的提出, 进一步丰富了纤维发育基因资源。

**关键词:** Li-R 重组体; 纯合显性不致死; 隐性位点

## Genetic Analysis of Homozygous-Dominant-Surviving *Ligon Lintless* Recombinants in Cotton (*Gossypium hirsutum* L.)

LIU Feng-Ju, LIANG Wen-Hua, and ZHANG Tian-Zhen\*

National Key Laboratory of Crop Genetics & Germplasm Enhancement / Cotton Research Institute, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China

**Abstract:** The  $Li_1$  mutant discovered by Griffiee and Ligon in 1929 is characterized by its short lint fiber, contorted leaf laminae and a twisted appearance of the branches and stems. It was observed that the homozygous mutant plants appeared slightly smaller than the heterozygous ones.  $Li_1$  mutant has never been observed to produce homozygous  $Li_1$  phenotype by selfing since it was introduced and planted in China. To study the allelic relationship between three fiberless mutant (XZ142 FLM, MD17, and SL1-7-1) genes and  $Li_1$  gene, we crossed the  $Li_1$  mutant with these three fiberless mutants, respectively. From the cross  $Li_1 \times XZ142$  FLM, we unexpectedly got a recombinant with all distorted leaves and short lint fibers. And there was no segregation in their  $F_2$  progeny, which indicated that the mutation is homozygous of  $Li_1$  gene. We named this homozygous  $Li_1$  mutant as *Ligon lintless* recombinant (Li-R). Segregating populations were produced to conduct the inheritance analysis of homozygous-dominant-surviving phenotype of this *Ligon lintless* recombinant Li-R. Segregation of four  $F_2$ s derived from  $Li-R \times XZ142$  FLM,  $Li-R \times TM-1$ ,  $Li-R \times$  Hai 7124, and  $Li-R \times Li_1$  indicated that the segregation of the homozygous-dominant-surviving phenotype of Li-R fit a two locus inheritance model, one locus being the dominant  $Li_1$  and another a new recessive locus derived from XZ142 FLM, and we proposed to name it as  $li_a$ . Therefore, the genotype of homozygous-dominant-surviving plant Li-R is  $li_a li_a Li_1 Li_1$ , and that of homozygous-dominant-lethal plant of  $Li_1$  is  $Li_a Li_a Li_1 Li_1$ , the genotype of XZ142 FLM is  $li_a li_a li_1 li_1$ , that of the heterozygous  $Li_1$  mutant found in 1929 is  $Li_a Li_a Li_1 li_1$ . Segregation analysis of  $F_2$ -derived  $F_3$  families from  $Li-R \times TM-1$  revealed that  $li_a$  is non-allelic to  $li_3$  and  $n_2$ , both genes leading to fiberless seed phenotype.

**Keywords:** *Ligon lintless* recombinant; Homozygous-dominant-survive; Recessive allele

Griffiee & Ligon 1929 年报道了一种纤维极端缩短类型突变体, 其种子上的纤维仅有 5~6 mm, 发育迟缓, 形态异常, 叶片和茎杆扭曲<sup>[1]</sup>。Kohel<sup>[2]</sup>首次将

符号  $Li$  赋予该突变体, 遗传分析表明该突变体为显性单基因遗传。1984 年 Kohel 发现了另一种植株形态正常的极短纤维突变体, 其纤维也约 6 mm 左右。

本研究由国家自然科学基金项目(30871558), 高等学校学科创新引智计划(CIHR 计划)项目(B08025)和江苏省自然科学基金项目(BK2008036)资助。

\* 通讯作者(Corresponding author): 张天真, E-mail: cotton@njau.edu.cn, Tel: 025-84395037

Received(收稿日期): 2010-04-13; Accepted(接受日期): 2010-07-28.

为了与后来发现的极短纤维突变体相区别, Narbuth 和 Kohel<sup>[3]</sup>特将前者简称为  $Li_1$  突变体, 其控制极短纤维表型的基因被命名为  $Li_1$ 。Karaca 等<sup>[4]</sup>及 Rong 等<sup>[5]</sup>的研究, 将  $Li_1$  基因定位在了第 22 染色体上。极短纤维突变体  $Li_1$  在引入中国后, 一直是通过自交保存后代。但在该过程中发现,  $Li_1$  突变体自交后代往往发生表型分离。说明  $Li_1$  突变体自交无法产生纯合后代, 在后代中能够存活的  $Li_1$  突变体都是杂合的。 $Li_1$  突变体在中国存在着显性纯合致死现象<sup>[6]</sup>, 而这在外国文献中一直鲜见报道。仅有 Rong 等<sup>[5]</sup>在利用  $Li_1$  突变体自交  $F_2$  群体对  $Li_1$  进行定位时, 提及  $F_2$  后代纤维表型严重偏离 3 : 1 分离这一现象, 并认为这可能是纯合子无法结实或不能存活。但对于这一现象的遗传机理一直仍疑惑不清。

另一方面, 鉴于对纤维伸长期表达的  $Li_1$  等基因与纤维起始发育期表达的  $N_1$ 、 $n_2$ 、 $li_3$  及  $fl_1$  等基因之间的关系及其相互作用仍知之甚少<sup>[7-10]</sup>; 本实验室利用  $Li_1$  突变体及 3 类无绒无絮突变体, 组配了多个杂交组合, 并仔细观察了其自交后代多年来的性状分离情况。在此过程中, 意外发现了一种新的  $Li_1$  基因纯合时不致死的突变株系, 其自交后代性状表现一致, 无性状分离。这类新的纯合不致死重组体被命名为 Li-R 重组体。

本研究在前期研究基础上, 利用由 Li-R 重组体组配的群体, 对这一新的陆地棉纤维突变体进行遗传研究, 以揭示该突变体  $Li_1$  基因显性纯合时不致死的遗传机制。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

3 个棉纤维无绒无絮突变体(SL1-7-1、MD17、XZ142 FLM)、棉花极短纤维突变体  $Li_1$  和本实验室新培育的 Li-R 重组体以及 2 个棉纤维发育正常的材料 TM-1 和海 7124。

### 1.2 Li-R 重组体的培育

以杂合突变体  $Li_1$  构建了  $(Li_1 \times SL1-7-1)F_2$ 、 $(Li_1 \times MD17)F_2$ 、 $(Li_1 \times XZ142 FLM)F_2$  3 个杂交组合, 之后连续几代自交。自  $F_{2:3}$  开始观察各组合的各株系内叶片性状的分离情况。对于株系内叶片全卷、不发生分离的, 可以初步判定为  $Li_1$  基因纯合。之后, 对这些株系继续自交, 直至  $F_6$  为止, 以进一步验证其纯合性。

### 1.3 叶形、纤维及短绒的调查

播种 3~4 周, 待第 3 片真叶出现, 即开始初次调

查各群体内叶片性状分离情况。2 周后, 再次复查。当棉铃正常吐絮后调查纤维和短绒的发育情况, 纤维的发育分为正常纤维、极短纤维和无纤维 3 种, 短绒的发育分为有短绒和无短绒 2 种。

### 1.4 Li-R 重组体遗传及对性测验

将杂合突变体  $Li_1$  连续几年自交构建  $F_2$  群体, 同时构建  $(Li_1 \times \text{海 7124})F_1$  代, 以进一步验证  $Li_1$  突变体纯合致死现象; 以 Li-R 重组体构建  $(Li-R \times XZ142 FLM)F_2$ 、 $(Li-R \times TM-1)F_2$ 、 $(Li-R \times \text{海 7124})F_2$  及  $(Li-R \times Li_1)F_2$  这 4 个杂交组合, 用于 Li-R 重组体的  $Li_1$  基因纯合不致死表型的遗传研究; 在构建  $(Li-R \times TM-1)F_2$  后又连续几代自交。其中  $F_{2:3}$  的数据用于 Li-R 重组体中新鉴定的遗传位点的等位性研究。

## 2 结果与分析

### 2.1 Li-R 重组体的培育

极短纤维突变体  $Li_1$  自交所得的后代显示, 纤维性状均有分离(表 1)。6 个  $F_2$  群体共 242 株的调查显示, 纤维性状的分离偏离 3 : 1 的分离比 ( $\chi^2=11.6584 > \chi^2_{0.05}=3.84$ ), 而更倾向于 2 : 1 的分离比 ( $\chi^2=0.1492 < \chi^2_{0.05}=3.84$ )。  $(Li_1 \times \text{海 7124})F_1$  代 3 年共 56 株的数据也显示,  $F_1$  代有极短纤维和正常纤维的分离, 分离比符合 1 : 1 ( $\chi^2=0.0179 < \chi^2_{0.05}=3.84$ )。由此可以推断, 试验中所有的  $Li_1$  亲本均为杂合型, 而非纯合型。这也进一步验证了引入中国的  $Li_1$  突变体中存在着显性纯合致死现象<sup>[6]</sup>。

为研究纤维伸长期表达的  $Li_1$  基因与纤维起始发育期表达的  $N_1$ 、 $n_2$ 、 $li_3$  及  $fl_1$  等基因之间的相互作用及进行  $Li_1$  基因的等位性测验, 利用  $Li_1$  突变体与 3 类无绒无絮突变体(SL1-7-1、MD17 及 XZ142 FLM), 分别组配了 3 个杂交组合  $(Li_1 \times SL1-7-1)F_2$ 、 $(Li_1 \times MD17)F_2$ 、 $(Li_1 \times XZ142 FLM)F_2$ ; 之后连续几代自交, 观察其自交后代多年来的性状分离情况。自交后代植株纤维分离情况显示, 在  $(Li_1 \times XZ142 FLM)F_{2:3}$  中意外出现了一些叶片及茎秆性状不分离的株系, 株系内植株均表现为  $Li_1$  突变体式的卷叶、茎秆扭曲。连续几代自交后的表型观察证明, 这些株系确是叶片、茎秆性状不分离的纯系。鉴于  $Li_1$  基因与卷叶性状紧密连锁, 表明这些株系中  $Li_1$  基因也已经纯合。这类  $Li_1$  基因纯合不致死突变体被命名为 Li-R 重组体。而在杂交组合  $(Li_1 \times MD17)$  及  $(Li_1 \times SL1-7-1)$  的  $F_{2:3}$  直至  $F_6$  代中均未发现有此类纯系。

最初所得的 Li-R 重组体, 种子纤维均表现为无绒无絮类型, 无性状分离。这是由于无绒无絮基因

表 1 9 个群体中纤维表型的分离比  
Table 1 Segregation of the lint phenotypes of cotton in the nine populations

组合 Cross	纤维的分离比 Segregation of lint phenotypes		$\chi^2_{3:1}$	$\chi^2_{2:1}$	$\chi^2_{1:1}$
	Li <sub>1</sub> 型纤维的植株 L	野生型纤维的植株 W			
Li <sub>1</sub> (杂合子)自交所得的 F <sub>2</sub> (Li <sub>1</sub> ) F <sub>2</sub>					
F <sub>2</sub> (2007-江苏南京) F <sub>2</sub> (2007-Nanjing)	10	6	0.7500	0.0078	
F <sub>2</sub> (2007-海南三亚) F <sub>2</sub> (2007-Sanya)	21	11	1.0417	0.0039	
F <sub>2</sub> (2008-江苏南京) F <sub>2</sub> (2008-Nanjing)	22	12	1.4118	0.0037	
F <sub>2</sub> (2008-海南三亚) F <sub>2</sub> (2008-Sanya)	2	1	0.1111	0.3750	
F <sub>2</sub> (2009-江苏南京-温室) F <sub>2</sub> (2009-Nanjing-Green-house)	93	50	7.0513	0.1058	
F <sub>2</sub> (2009-江苏南京-大田) F <sub>2</sub> (2009-Nanjing-Field)	10	4	0	0.0089	
合计 Total	158	84	11.6584	0.1492	
(Li <sub>1</sub> ×海 7124)F <sub>1</sub> (Li <sub>1</sub> ×Hai 7124)F <sub>1</sub>					
F <sub>1</sub> (2007-海南三亚) F <sub>1</sub> (2007-Sanya)	11	9			0.0500
F <sub>1</sub> (2008-海南三亚) F <sub>1</sub> (2008-Sanya)	2	1			0
F <sub>1</sub> (2009-江苏南京) F <sub>1</sub> (2009-Nanjing)	16	17			0
合计 Total	29	27			0.0179

L: *Ligon lintless*-lint plant; W: wild type-lint plant.

对 *Li<sub>1</sub>* 基因的上位性效应, 使得 Li-R 重组体未能显示出 *Li<sub>1</sub>* 突变体特有的极短纤维表型, 而仅仅表现出了 *Li<sub>1</sub>* 突变体式的卷叶、茎秆扭曲等表型。

2.2 Li-R 重组体的遗传分析

2.2.1 Li-R 重组体中新基因的由来 根据以上分析, *Li<sub>1</sub>* 突变体中存在着显性纯合致死现象。而在 (Li<sub>1</sub>×XZ142 FLM)F<sub>2,3</sub> 中却出现了纯合显性不致死的 *Li<sub>1</sub>* 突变体。推测控制 *Li<sub>1</sub>* 突变体纯合显性不致死表型的不仅仅是 *Li<sub>1</sub>* 一个基因, 还有另外一个基因也参与了此表型的控制。鉴于纯合显性不致死的 Li-R 重组体是在杂交组合 (Li<sub>1</sub>×XZ142 FLM)F<sub>1</sub> 后代中产生的, 可以推断是有一个新的基因从 XZ142 FLM 转移到了 Li-R 重组体中。这一新基因与 Li-R 重组体中的 *Li<sub>1</sub>* 基因相互作用, 导致了 *Li<sub>1</sub>* 基因纯合显性不致死表型的产生。

2.2.2 Li-R 重组体遗传模式的推导 杂交组合 (Li-R×XZ142 FLM)F<sub>2</sub> 群体的植株叶形分离情况见图 1 及表 2。由表可见, (Li-R×XZ142 FLM)F<sub>1</sub> 均表现为卷叶, 而非卷叶与正常叶的分离。F<sub>2</sub> 群体中叶形的分离比为 371 145, 卡方测验符合预期 3 1 的分离比 ( $\chi^2=2.4832<\chi^2_{0.05}=3.84$ ), 而不符合 2 1 的分离比 ( $\chi^2=6.5952>\chi^2_{0.05}=3.84$ )。说明 XZ142 FLM 与 Li-R 重组体间仅有 *Li<sub>1</sub>* 基因这一个位点的差异, 进一步证明控制 *Li<sub>1</sub>* 纯合显性不致死表型的新位点来自于 XZ142 FLM。由于 XZ142 FLM 与 Li-R 重组体这两亲本中都存在控制 *Li<sub>1</sub>* 纯合显性不致死表型的基因, 因此

在 (Li-R×XZ142FLM) 的自交 F<sub>2</sub> 群体中, 具有纯合 *Li<sub>1</sub>* 基因的个体都是不致死的。

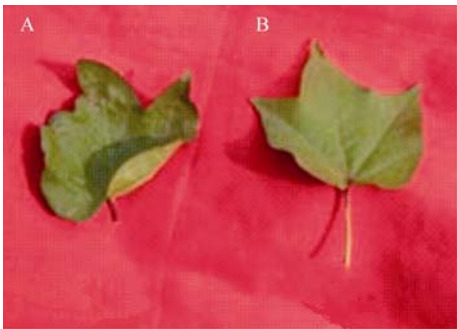


图 1 (Li-R × XZ142FLM)F<sub>2</sub> 群体中突变体及野生型正常株的叶片  
Fig. 1 Leaf phenotypes of mutant and wild type plants in (Li-R×XZ142FLM)F<sub>2</sub>

A: 突变体的叶片表型; B: 野生型正常株的叶片表型。  
A: Leaf phenotype of mutant; B: Leaf phenotype of wild type plant.

表 2 杂交组合 (Li-R×XZ142FLM)F<sub>2</sub> 的叶片性状分离情况  
Table 2 Segregation of leaf phenotype for (Li-R×XZ142FLM)F<sub>2</sub>

世代 Generation	叶形的分离情况 Segregation of leaf phenotype		$\chi^2_{2:1}$	$\chi^2_{3:1}$	$\chi^2_{0.05}$
	L	W			
F <sub>1</sub>	36				
F <sub>2</sub>	371	145	6.5952	2.4832	3.84

L: *Li<sub>1</sub>* 型叶片的植株; W: 野生型叶片的植株; F<sub>1</sub>: 2008-海南三亚; F<sub>2</sub>: 2009-江苏南京。

L: *Ligon lintless*-leaf plant; W: wild type-leaf plant; F<sub>1</sub>: 2008-Sanya; F<sub>2</sub>: 2009-Nanjing.

表 3 显示, 组合(Li-R×TM-1)及(Li-R×海 7124)的  $F_1$  代均表现为卷叶, 说明 Li-R 重组体确系纯合突变体。在 2008 及 2009 两年的  $F_2$  数据中, 叶片表形预期的分离比大都符合 2 个位点的 9:4 的遗传模式, 卡方值分别为 5.6705、0.2564、2.8555 及 0.0006。而大都不符合 2 个位点的 11:4 的遗传模式, 卡方值分别为 12.9549、5.6407、7.8031 及 1.0372。也大都不符合 3 个位点的 39:16、45:16 或 47:16 的遗传模式。

这两年的  $F_2$  数据中, 尽管 2008 年(Li-R×TM-1)  $F_2$  的 9:4 遗传模式下的数据偏大( $\chi^2=5.6705>\chi^2_{0.05}=3.84$ ), 但它仍比 11:4、39:16、45:16 或 47:16 预期下的卡方值小( $\chi^2=12.9549, 8.2023, 13.9700, 16.0539$ )。说明组合(Li-R×TM-1)及(Li-R×海 7124)的  $F_2$  代中叶片表形预期的分离比更符合 2 个位点的 9:4 的遗传模式, 而不是 2 个位点的 11:4, 也不是 3 个位点的 39:16、45:16 或 47:16 的遗传模式。在此 2 个位点的 9:4 的遗传模式下, 其中一个位点是  $Li_I$ ; 另外一个新位点来自 XZ142 FLM。只要存在着显性的新位点, 就会导致纯合致死现象。而此新位点为隐性基因时, 产生显性纯合不致死的 Li-R 重组体。我们称此隐性新位点为  $li_a$ 。因此, (Li-R×TM-1) $F_2$  或(Li-R×海 7124) $F_2$  中的 3/16 的致死个体的基因型为 1/16 $Li_aLi_aLi_I Li_I$  及 2/16 $Li_aLi_aLi_I Li_I$ 。而 Li-R 重组体的基因型就是  $li_a li_a Li_I Li_I$ 。TM-1 与海 7124 的基因型都为  $Li_a Li_a li_I li_I$ 。

Li-R 重组体中新位点为隐性基因  $li_a$  的另一个证

据来自组合(Li-R× $Li_I$ )  $F_2$  群体的数据分析(表 4)。由于  $Li_I$  的纯合致死现象, 该组合中的亲本  $Li_I$  是杂合的。 $F_2$  群体内 94 个单株中叶片表型实际的分离比为,  $Li_I$  型卷叶/野生型叶片=68/26, 同样符合 9:4 的分离比( $\chi^2=0.2925<\chi^2_{0.05}=3.84$ ); 而不符合 23:4 的分离比( $\chi^2=11.2816>\chi^2_{0.05}=3.84$ ), 即不是显性基因  $Li_a$  导致的  $Li_I$  突变体纯合不致死。

综上所述, Li-R 重组体中控制显性纯合不致死表型的是基因  $li_a$  与  $Li_I$ 。而  $Li_a$  基因可导致  $Li_I$  突变体纯合致死, 因而推测  $Li_I$  纯合致死突变体的基因型是  $Li_a Li_a Li_I Li_I$ 。而 Li-R 重组体、 $Li_I$  突变体(杂合子)、TM-1、海 7124 及 XZ142 FLM 的基因型分别为  $li_a li_a Li_I Li_I$ 、 $Li_a Li_a Li_I li_I$ 、 $Li_a Li_a li_I li_I$ 、 $Li_a Li_a li_I li_I$  及  $li_a li_a li_I li_I$ (表 5)。

### 2.2.3 Li-R 重组体中新基因 $li_a$ 的等位性分析

最早培育出的 Li-R 重组体是无绒无絮的, 它来自于组合( $Li_I$ ×XZ142 FLM)的  $F_2$  后代。 $Li_I$  突变体是有纤维有短绒; 而 XZ142 FLM 是无绒无絮。对于 XZ142 FLM 这类无绒无絮突变体, 根据张天真等<sup>[7]</sup>、Turley 等<sup>[10]</sup>的研究, 其控制无绒无絮性状的基因是  $li_3$ 、 $n_2$ 。由此可见, 本实验室最早培育的无绒无絮类型的 Li-R 重组体中控制无绒无絮的基因, 必然是来自于 XZ142 FLM 的  $li_3$ 、 $n_2$ 。由于 Li-R 重组体中的  $li_a$  也是纯合隐性的, 于是, 笔者首先怀疑 Li-R 中的  $li_a$  基因是否与  $li_3$ 、 $n_2$  有关。

然而, 在 2008 年南繁的(Li-R×TM-1) $F_{2:3}$  家系中, 除了存在无绒无絮类型的 Li-R 重组体(08N00041)外,

表 3 2 个杂交组合的  $F_2$  代叶片性状分离情况及 5 个相应的遗传模型  
Table 3 Segregation of leaf phenotype and five inheritance models for  $F_2$  progeny of two cross

杂交组合及世代 Cross and generation	叶形的分离情况 Segregation of leaf phenotype		2 个位点的分离比 Dihybrid segregation ratios		3 个位点的分离比 Trihybrid segregation ratios			$\chi^2_{0.05}$
	L	W	$\chi^2_{9:4}$	$\chi^2_{11:4}$	$\chi^2_{39:16}$	$\chi^2_{45:16}$	$\chi^2_{47:16}$	
(Li-R×TM-1) $F_1$	19							
(Li-R×TM-1) $F_2$ 2008	86	58	5.6705	12.9549	8.2023	13.9700	16.0539	3.84
(Li-R×TM-1) $F_2$ 2009	269	127	0.2564	5.6407	1.5632	6.6841	8.9604	3.84
合计 Total	355	185	2.9273	15.5327	6.7443	17.5813	21.9200	3.84
(Li-R ×Hai 7124) $F_1$	15							
(Li-R×Hai 7124) $F_2$ 2008	76	47	2.8555	7.8031	4.5277	8.5173	9.9948	3.84
(Li-R×Hai 7124) $F_2$ 2009	79	36	0.0006	1.0372	0.1764	1.2796	1.8179	3.84
合计 Total	155	83	1.6950	7.7836	3.5833	8.7500	10.7875	3.84

L:  $Li_I$  型叶片的植株; W: 野生型叶片的植株。 $\chi^2_{9:4}$ 、 $\chi^2_{11:4}$ 、 $\chi^2_{39:16}$ 、 $\chi^2_{45:16}$ 、 $\chi^2_{47:16}$  分别表示叶形遗传模式为 9L:4W、11L:4W、39L:16W、45L:16W 及 47L:16W 时的卡方值。

L: *Ligon lintless*-leaf plant; W: wild type-leaf plant.  $\chi^2_{9:4}$ ,  $\chi^2_{11:4}$ ,  $\chi^2_{39:16}$ ,  $\chi^2_{45:16}$ , and  $\chi^2_{47:16}$  mean the Chi-square values for the inheritance patterns of 9L:4W, 11L:4W, 39L:16W, 45L:16W, and 47L:16W, respectively.

表 4 (Li-R × Li<sub>1</sub>)F<sub>2</sub> 群体的叶片性状的实际及预期的分离比情况及 2 个相应的遗传模型  
Table 4 Observed and expected segregation ratios of leaf phenotype and two inheritance models for F<sub>2</sub> progeny of the cross Li-R × Li<sub>1</sub>

组合世代及表型分离比 Cross and generation and phenotypic segregation ratios	两种可能的遗传模型 Two possible inheritance models			
	Li-R: <i>li<sub>a</sub>li<sub>a</sub>Li<sub>1</sub>Li<sub>1</sub></i> ; Li <sub>1</sub> : <i>Li<sub>a</sub>Li<sub>a</sub>Li<sub>1</sub>li<sub>1</sub></i>		Li-R: <i>Li<sub>a</sub>Li<sub>a</sub>Li<sub>1</sub>Li<sub>1</sub></i> ; Li <sub>1</sub> : <i>li<sub>a</sub>li<sub>a</sub>Li<sub>1</sub>li<sub>1</sub></i>	
Li-R × Li <sub>1</sub>	<i>li<sub>a</sub>li<sub>a</sub>Li<sub>1</sub>Li<sub>1</sub></i> × <i>Li<sub>a</sub>Li<sub>a</sub>Li<sub>1</sub>li<sub>1</sub></i>		<i>Li<sub>a</sub>Li<sub>a</sub>Li<sub>1</sub>Li<sub>1</sub></i> × <i>li<sub>a</sub>li<sub>a</sub>Li<sub>1</sub>li<sub>1</sub></i>	
F <sub>1</sub> 预期的基因型	<i>Li<sub>a</sub>li<sub>a</sub>Li<sub>1</sub>Li<sub>1</sub></i> (F, )	<i>Li<sub>a</sub>li<sub>a</sub>Li<sub>1</sub>li<sub>1</sub></i> (S, L)	<i>Li<sub>a</sub>li<sub>a</sub>Li<sub>1</sub>Li<sub>1</sub></i> (S, L)	<i>Li<sub>a</sub>li<sub>a</sub>Li<sub>1</sub>li<sub>1</sub></i> (S, L)
F <sub>1</sub> expected genotypes				
F <sub>2</sub> 预期的基因型	1/16 <i>Li<sub>a</sub>Li<sub>a</sub>Li<sub>1</sub>Li<sub>1</sub></i> (F, )	1/4 <i>Li<sub>a</sub>Li<sub>a</sub>Li<sub>1</sub>Li<sub>1</sub></i> (S, L)	1/16 <i>Li<sub>a</sub>Li<sub>a</sub> Li<sub>1</sub>Li<sub>1</sub></i> (S, L)	2/16 <i>Li<sub>a</sub>li<sub>a</sub> Li<sub>1</sub>Li<sub>1</sub></i> (S, L)
F <sub>2</sub> expected genotypes	2/16 <i>Li<sub>a</sub>li<sub>a</sub>Li<sub>1</sub>Li<sub>1</sub></i> (F, )	2/4 <i>Li<sub>a</sub>li<sub>a</sub>Li<sub>1</sub>Li<sub>1</sub></i> (S, L)	2/4 <i>li<sub>a</sub>li<sub>a</sub>Li<sub>1</sub>Li<sub>1</sub></i> (F, )	2/16 <i>Li<sub>a</sub>li<sub>a</sub> Li<sub>1</sub>Li<sub>1</sub></i> (S, L)
	1/16 <i>li<sub>a</sub>li<sub>a</sub> Li<sub>1</sub>Li<sub>1</sub></i> (S, L)	1/4 <i>li<sub>a</sub>li<sub>a</sub>Li<sub>1</sub>Li<sub>1</sub></i> (F, )	1/16 <i>li<sub>a</sub>li<sub>a</sub> Li<sub>1</sub>Li<sub>1</sub></i> (F, )	1/16 <i>li<sub>a</sub>li<sub>a</sub> Li<sub>1</sub>Li<sub>1</sub></i> (F, )
	2/16 <i>Li<sub>a</sub>Li<sub>a</sub>Li<sub>1</sub>li<sub>1</sub></i> (S, L)		2/16 <i>Li<sub>a</sub>Li<sub>a</sub>Li<sub>1</sub>li<sub>1</sub></i> (S, L)	2/16 <i>Li<sub>a</sub>Li<sub>a</sub>Li<sub>1</sub>li<sub>1</sub></i> (S, L)
	4/16 <i>Li<sub>a</sub>li<sub>a</sub>Li<sub>1</sub>li<sub>1</sub></i> (S, L)		4/16 <i>Li<sub>a</sub>li<sub>a</sub>Li<sub>1</sub>li<sub>1</sub></i> (S, L)	4/16 <i>Li<sub>a</sub>li<sub>a</sub>Li<sub>1</sub>li<sub>1</sub></i> (S, L)
	2/16 <i>li<sub>a</sub>li<sub>a</sub>Li<sub>1</sub>li<sub>1</sub></i> (S, L)		2/16 <i>li<sub>a</sub>li<sub>a</sub>Li<sub>1</sub>li<sub>1</sub></i> (S, L)	2/16 <i>li<sub>a</sub>li<sub>a</sub>Li<sub>1</sub>li<sub>1</sub></i> (S, L)
	1/16 <i>Li<sub>a</sub>Li<sub>a</sub>li<sub>1</sub>li<sub>1</sub></i> (S, W)		1/16 <i>Li<sub>a</sub>Li<sub>a</sub>li<sub>1</sub>li<sub>1</sub></i> (S, W)	1/16 <i>Li<sub>a</sub>Li<sub>a</sub>li<sub>1</sub>li<sub>1</sub></i> (S, W)
	2/16 <i>Li<sub>a</sub>li<sub>a</sub>li<sub>1</sub>li<sub>1</sub></i> (S, W)		2/16 <i>Li<sub>a</sub>li<sub>a</sub>li<sub>1</sub>li<sub>1</sub></i> (S, W)	2/16 <i>Li<sub>a</sub>li<sub>a</sub>li<sub>1</sub>li<sub>1</sub></i> (S, W)
	1/16 <i>li<sub>a</sub>li<sub>a</sub>li<sub>1</sub>li<sub>1</sub></i> (S, W)		1/16 <i>li<sub>a</sub>li<sub>a</sub>li<sub>1</sub>li<sub>1</sub></i> (S, W)	1/16 <i>li<sub>a</sub>li<sub>a</sub>li<sub>1</sub>li<sub>1</sub></i> (S, W)
F <sub>2</sub> 预期的表型分离比	(1/16+2/16+4/16+2/16) : (1/16+2/16+1/16)		(1/4+2/4+1/16+2/16+2/16+4/16+2/16) : (1/16+ 2/16	
Expected phenotypic segregation of distorted leaf to normal leaf of all plants in F <sub>2</sub> progeny	=9/16 : 4/16 =9L : 4W		+1/16)=23/16 : 4/16 =23L : 4W	
F <sub>2</sub> 实际的表型分离比	68L : 26W		68L : 26W	
Observed phenotypic segregation of distorted leaf to normal leaf of all plants in F <sub>2</sub> progeny				
χ <sup>2</sup>	0.2925		11.2816	
χ <sup>2</sup> <sub>0.05</sub>	3.84		3.84	

F: 致死植株; S: 可存活的植株; L: Li<sub>1</sub> 型叶片的植株; W: 野生型叶片的植株。F<sub>2</sub> 群体来自所有类型的 F<sub>1</sub> 自交。  
F: fatal plant; S: survived plant; L: *Ligon lintless*-leaf phenotype; W: wild type-leaf phenotype. F<sub>2</sub> derived from all F<sub>1</sub> self-cross.

表 5 推测的 Li-R 重组体、Li<sub>1</sub>、TM-1、海 7124 及 XZ142 FLM 的基因型  
Table 5 A summary of proposed genotype of Li-R, Li<sub>1</sub>, TM-1, Hai7124, XZ142 FLM

材料 Material	所推测的基因型 Proposed genotype	叶片表型 Phenotype of leaf	种子表型 Phenotype of seed
Li-R 重组体 <i>Ligon lintless</i> recombinant	<i>li<sub>a</sub>li<sub>a</sub>Li<sub>1</sub>Li<sub>1</sub></i>	L	<i>Ligon lintless</i> or Fiberless
Li <sub>1</sub> (杂合子) Li <sub>1</sub> (heterozygous)	<i>Li<sub>a</sub>Li<sub>a</sub>Li<sub>1</sub>li<sub>1</sub></i>	L	<i>Ligon lintless</i>
TM-1	<i>Li<sub>a</sub>Li<sub>a</sub>li<sub>1</sub>li<sub>1</sub></i>	W	Normal
海 7124 Hai 7124	<i>Li<sub>a</sub>Li<sub>a</sub>li<sub>1</sub>li<sub>1</sub></i>	W	Normal
XZ142 FLM	<i>li<sub>a</sub>li<sub>a</sub>li<sub>1</sub>li<sub>1</sub></i>	W	Fiberless

L: Li<sub>1</sub> 型叶片的植株; W: 野生型叶片的植株; *Ligon lintless*: 种子有短绒及极短纤维; Fiberless: 种子无纤维无短绒。  
L: *Ligon lintless*-leaf plant; W: wild type- leaf plant; *Ligon lintless*: seeds with normal fuzz and short fibers (4–6 mm long); Fiberless: seeds without lint fiber and fuzz fiber.

还发现无短绒有极短纤维(08N00088)及有短绒有极短纤维(08N00028、08N00033 等)这两种类型的 Li-R 重组体(表 6 和图 2)。3 类 Li-R 重组体均表现为卷叶、不分离, 其后代 F<sub>4</sub> 家系内也表现为卷叶、不分离; 说明 3 类 Li-R 重组体内的 *Li<sub>1</sub>*、*li<sub>a</sub>* 基因已纯合, 其基因型均为 *li<sub>a</sub>li<sub>a</sub>Li<sub>1</sub>Li<sub>1</sub>*。此外, 3 类 Li-R 重组体的纤维、短绒性状在 F<sub>4</sub> 家系内也未发生分离, 说明三类 Li-R 重组体中控制纤维起始发育的基因各不相同。根据以上分析可以推断, Li-R 重组体中的 *li<sub>a</sub>* 基因与控制纤维起始发育的基因 *n<sub>2</sub>*、*li<sub>3</sub>* 无关, 不是等位基因。后续研究中, 有必要构建合适的分离群体, 利用高

密度遗传图谱来继续定位这一基因。

3 讨论

对于 Li<sub>1</sub> 突变体是否纯合显性致死, 不同实验室的实验结果不尽相同。根据 Kohel<sup>[2]</sup>报道, 纯合 Li<sub>1</sub> 突变体能够正常生存, 只是纯合突变体比杂合的稍为矮小; 其杂合突变体自交 F<sub>2</sub> 代没有偏离 3 : 1 的分离比。Karaca 等<sup>[4]</sup>也表明, (TM-1 × Li<sub>1</sub>)F<sub>2</sub> 群体中, 极短纤维与正常纤维的分离比符合 3 : 1。然而, 据 Rong 等<sup>[5]</sup>报道, (PimaS-7 × Li<sub>1</sub>)F<sub>2</sub> 群体中纤维表型的分离比为 85 : 66, 明显偏差 3 : 1 的分离比( $P = 1.1 \times$

表 6 (Li-R × TM-1)F<sub>2</sub> 部分 Li-R 重组体的叶片与纤维表型及其 F<sub>2,3</sub> 株行的相应表型的分离情况  
Table 6 Leaf, fuzz and lint phenotypes of some Li-R mutant in F<sub>2</sub> of Li-R×TM-1 and phenotypes segregation in its progeny

F <sub>2</sub> 单株号 Individual No. of F <sub>2</sub>	叶片表型 Phenotypes of leaf	短绒表型 Phenotypes of fuzz	纤维表型 Phenotypes of lint	F <sub>2,3</sub> 株行号 Line No. of F <sub>2,3</sub>	叶片表型分 离情况 Segregation of leaf	短绒表型分 离情况 Segregation of fuzz	纤维表型分 离情况 Segregation of lint
72068-1	L	F	S	08N00028	LN	FN	SN
72068-4	L	F	S	08N00031	LN	FS	SN
72069-2	L	F	S	08N00033	LN	FN	SN
72069-3	L	F	S	08N00034	LN	FN	SN
72071-7	L	N	W	08N00041	LN	NN	WN
72072-4	L	F	S	08N00044	LN	FN	SN
72072-6	L	F	S	08N00045	LN	FS	SN
72072-8	L	F	S	08N00046	LN	FN	SN
72072-9	L	F	S	08N00047	LN	FN	SN
72073-1	L	F	S	08N00048	LN	FS	SN
72073-2	L	F	S	08N00049	LN	FN	SN
72073-4	L	F	S	08N00050	LN	FS	SN
72073-11	L	F	S	08N00052	LN	FS	SN
72075-6	L	F	S	08N00060	LN	FN	SN
72075-10	L	F	S	08N00063	LN	FN	SN
72076-3	L	F	S	08N00068	LN	FS	SN
72076-5	L	F	S	08N00070	LN	FS	SN
72076-13	L	F	S	08N00075	LN	FN	SN
72079-3	L	N	S	08N00088	LN	NN	SN
72080-4	L	F	S	08N00097	LN	FN	SN
72080-8	L	F	S	08N00101	LN	FN	SN
72081-10	L	F	S	08N00109	LN	FS	SN

L: Li<sub>1</sub> 型叶片的植株; F: 有短绒; N: 无短绒(光籽); S: 有极短纤维; W: 无纤维; LN: 均为 Li<sub>1</sub> 型叶片, 无分离的株行; FN: 短绒无分离的株行, 均为有短绒; FS: 短绒有分离的株行; NN: 短绒无分离的株行, 均为光籽; SN: 纤维无分离的株行, 均为极短纤维; WN: 纤维无分离的株行, 均为无纤维。

L: *Ligon lintless*-leaf plant; F: fuzzy seeds; N: naked seeds; S: short fiber seeds; W: seeds without lint fiber; LN: line with all *Ligon lintless*-leaf, no segregation; FN: line with seeds all covered fuzz, no segregation; FS: line with segregation of fuzz fibers; NN: line with no segregation of fuzz fibers, all naked seeds; SN: line with no segregation of lint fibers, all short fibers; WN: line with no segregation of lint fibers, all without lint fibers.

10<sup>-7</sup>)。Rong 等<sup>[5]</sup>认为, 这可能是纯合子无法结实或不能存活造成的。Li<sub>1</sub> 突变体自引入本实验室以来, 自交一直无法产生纯合后代, 在后代中能够存活的 Li<sub>1</sub> 突变体都是杂合的。本文中 2009 年温室的 F<sub>2</sub> 群体数据也明显偏离 3 : 1 的分离比(表 1), 更说明纯合 Li<sub>1</sub> 突变体可能在大田移苗之前就已经致死。本实验室多年的研究结果表明, Li<sub>1</sub> 突变体在中国确实存在着显性纯合致死现象<sup>[6]</sup>。

本研究中发现了三类 Li-R 重组体, 其自交后代都表现 Li<sub>1</sub> 突变体的卷叶及茎秆扭曲的特点, 但纤维和短绒性状却各不相同(图 2)。依据 Turley 和 Kloth<sup>[10]</sup> 的遗传模型可以推断, (Li-R×TM-1)F<sub>2,3</sub> 中出现的这 3 种不同类型的 Li-R 重组体, 是控制纤维和短绒起始

发育的基因 *n<sub>2</sub>*、*li<sub>3</sub>* 与控制 Li<sub>1</sub> 纯合显性不致死表型的基因 *li<sub>a</sub>*、*Li<sub>1</sub>* 相互作用的结果。组合 Li-R×TM-1 中的亲本 Li-R, 来自最初所得的无绒无絮型 Li-R 重组体。根据 Turley 的遗传模型, 亲本 Li-R 中控制纤维和短绒发育的基因为 *n<sub>2</sub>*、*li<sub>3</sub>*, 其基因型为 *n<sub>2</sub>n<sub>2</sub>li<sub>3</sub>li<sub>3</sub>*<sup>[10]</sup>。根据(Li-R×TM-1) F<sub>2</sub> 中纤维和短绒的分离情况, 可以推断(Li-R×TM-1) F<sub>1</sub> 中控制纤维和短绒发育的基因为杂合的, 其基因型为 *N<sub>2</sub>n<sub>2</sub>Li<sub>3</sub>li<sub>3</sub>*。由此可知, 另外一个亲本 TM-1 中控制纤维和短绒发育的基因为 *N<sub>2</sub>*、*Li<sub>3</sub>*, 其基因型为 *N<sub>2</sub>N<sub>2</sub>Li<sub>3</sub>Li<sub>3</sub>*。这样, (Li-R×TM-1) F<sub>2</sub> 中将会出现 4 种基因型 9*N<sub>2</sub>\_Li<sub>3</sub>\_* : 3*N<sub>2</sub>\_li<sub>3</sub>li<sub>3</sub>* : 3*n<sub>2</sub>n<sub>2</sub>Li<sub>3</sub>\_* : 1*n<sub>2</sub>n<sub>2</sub>li<sub>3</sub>li<sub>3</sub>*, 其相应的表型为 9 有纤维有短绒 : 3 有短绒无纤维 : 3 有纤维无短绒 : 1





图2 3种类型的Li-R重组体及Li<sub>1</sub>突变体的表型  
Fig. 2 Three different phenotypes of Li-R and phenotype of Li<sub>1</sub> mutant

A: (Li-R×TM-1) F<sub>2</sub>中第一类Li-R重组体的种子, 无纤维无短绒。其基因型为  $li_a li_a Li_1 Li_1 n_2 n_2 li_3 li_3$ ; B: (Li-R×TM-1) F<sub>2</sub>中第二类Li-R重组体的种子, 有极短纤维无短绒。其基因型为  $li_a li_a Li_1 Li_1 n_2 n_2 Li_3_-$ ; C: (Li-R×TM-1) F<sub>2</sub>中第三类Li-R重组体的种子, 有极短纤维有短绒。其基因型为  $li_a li_a Li_1 Li_1 N_2_- Li_3_-$  或  $li_a li_a Li_1 Li_1 N_2_- li_3 li_3$ ; D: Li<sub>1</sub>突变体的典型表型: 卷叶及茎秆扭曲。  
A: seeds from the first type of Li-R in (Li-R×TM-1) F<sub>2</sub>, without lint fiber and fuzz fiber, with the genotype of  $li_a li_a Li_1 Li_1 n_2 n_2 li_3 li_3$ ; B: Seeds from the second type of Li-R in (Li-R×TM-1) F<sub>2</sub>, without fuzz with some short fiber. The genotype of this kind is  $li_a li_a Li_1 Li_1 n_2 n_2 Li_3_-$ ; C: seeds from the third type of Li-R in (Li-R×TM-1) F<sub>2</sub>, with lint and short fiber. The genotype of it is  $li_a li_a Li_1 Li_1 N_2_- Li_3_-$  or  $li_a li_a Li_1 Li_1 N_2_- li_3 li_3$ ; D: the typical phenotype of Ligon lintless-1 mutant, with contorted leaf laminae, branches and stems.

无纤维无短绒。然而, 由于  $N_2$  对  $li_3$  具有显性上位作用, 基因型  $N_2_- li_3 li_3$  也表现为有纤维有短绒类型<sup>[11]</sup>。近些年来国外对多个群体的调查结果, 也未发现过有短绒而无纤维的类型<sup>[9]</sup>。因此, (Li-R×TM-1) F<sub>2</sub> 中, 在纤维及短绒的有无这一表型上, 实际只会出现3种, 即(9+3)有纤维有短绒: 3有纤维无短绒: 1无纤维无短绒。这3种表型相应的基因型为  $(9N_2_- Li_3_- + 3N_2_- li_3 li_3) : 3n_2 n_2 Li_3_- : 1n_2 n_2 li_3 li_3$ 。由前面的分析得知, 3种不同类型的Li-R重组体控制Li<sub>1</sub>纯合显性不致死表型的基因都是  $li_a$ 、 $Li_1$ ; 相应的基因型都为  $li_a li_a Li_1 Li_1$ 。当基因  $li_a$ 、 $Li_1$  与  $n_2 n_2 li_3 li_3$  相互作用时, 由于纤维起始发育基因  $n_2$ 、 $li_3$  将导致纤维、短绒发育停止, 在纤维伸长期表达的Li<sub>1</sub>基因所控制的极短纤维表型也随之受到影响而无法表达, 于是产生图2所示的第一类Li-R重组体<sup>[4,10]</sup>。因此, 这种无绒无絮型Li-R重组体的基因型应为  $li_a li_a Li_1 Li_1 n_2 n_2 li_3 li_3$ 。同样的, 当基因  $li_a$ 、 $Li_1$  与  $n_2 n_2 Li_3_-$  相互作用时, 由于纤维起始发育基因  $n_2$ 、 $Li_3$  的作用, 长绒纤维发育

未受到影响而仅有短绒发育停止, 因此Li<sub>1</sub>基因所控制的极短纤维表型又可以表达出来, 于是产生图2所示的第二类Li-R重组体, 其基因型为  $li_a li_a Li_1 Li_1 n_2 n_2 Li_3_-$ 。而当基因  $li_a$ 、 $Li_1$  与  $N_2_- Li_3_-$  或  $N_2_- li_3 li_3$  相互作用时, 由于纤维起始发育基因  $N_2$ 、 $Li_3$  的作用以及  $N_2$  对  $li_3$  的上位作用, 长绒纤维及短绒的正常发育均不受影响, 加上Li<sub>1</sub>基因所表现出的极短纤维表型, 于是产生图2所示的第三类Li-R重组体, 相应的基因型为  $li_a li_a Li_1 Li_1 N_2_- Li_3_-$  或  $li_a li_a Li_1 Li_1 N_2_- li_3 li_3$ 。

根据 Griffie 等<sup>[1]</sup>、Kohel<sup>[2]</sup>及 Karaca 等<sup>[4]</sup>的阐述, Li<sub>1</sub>突变体长绒纤维极端缩短至6 mm, 叶片、茎秆的生长也扭曲变形。这说明, Li<sub>1</sub>基因具有多效性, 它是个调控基因, 对纤维、叶片、茎秆等多种组织的发育均有调控作用。如前所述, 杂合Li<sub>1</sub>突变体的基因型为  $Li_a Li_a Li_1 li_1$ , 其中的Li<sub>a</sub>位点与纯合的Li<sub>1</sub>突变体相互作用时可以产生致死效应。那么, Li<sub>1</sub>突变体中的Li<sub>a</sub>位点是否也是一个调控基因, 也与Li<sub>1</sub>基因的多效性效应有关呢? 根据本实验的推导, Li-R重组体的基因型为  $li_a li_a Li_1 Li_1$ 。而在Li-R重组体中, 仍可观察到Li<sub>1</sub>突变体特有的多效性现象(即茎秆、叶片扭曲)。可是, Li-R重组体中并不存在Li<sub>a</sub>基因; Li<sub>a</sub>基因与Li<sub>1</sub>突变体多效性效应无关。另外, 无论是在具有纯合Li<sub>a</sub>基因的TM-1( $Li_a Li_a li_1 li_1$ ), 还是在具有纯合li<sub>a</sub>基因的XZ142 FLM( $li_a li_a li_1 li_1$ )中, 均未观察到叶片、茎秆扭曲等多效性效应。说明Li<sub>a</sub>及li<sub>a</sub>基因均不参与Li<sub>1</sub>突变体的多效性表型的控制, 该位点与Li<sub>1</sub>突变体的多效性效应无关。由此可以断定, Li<sub>1</sub>基因才是导致Li<sub>1</sub>突变体中多效性效应的主要原因。但不可否认Li<sub>a</sub>位点还是部分影响到了Li<sub>1</sub>基因的多效性表达。由于Li<sub>a</sub>基因的存在, 中国的纯合Li<sub>1</sub>突变体是致死的, Li<sub>1</sub>基因的多效性表达也因而受到影响。而当存在纯合的li<sub>a</sub>时, Li<sub>1</sub>基因在纯合Li<sub>1</sub>突变体中又可以发挥其调控作用。由此可见, Li<sub>a</sub>位点对Li<sub>1</sub>具有显性上位致死作用。

#### 4 结论

Li-R重组体的纯合显性不致死表型是由Li<sub>1</sub>及li<sub>a</sub>2对基因控制的, 因而推测Li-R重组体的基因型是  $li_a li_a Li_1 Li_1$ ; Li<sub>1</sub>纯合致死突变体的基因型是  $Li_a Li_a Li_1 Li_1$ 。新基因li<sub>a</sub>与控制纤维起始发育的基因li<sub>3</sub>、n<sub>2</sub>均不等位。

#### References

- [1] Griffie F, Ligon L L. Occurrence of lintless cotton plants and the

- inheritance of the character "lintless". *J Amer Soc Agron*, 1929, 21: 711–717
- [2] Kohel R J. Linkage tests in upland cotton, *Gossypium hirsutum* L. II. *Crop Sci*, 1972, 12: 66–69
- [3] Narbuth E V, Kohel R J. Inheritance and linkage analysis of a new fiber mutant in cotton. *J Hered*, 1990, 81 : 131–133
- [4] Karaca M, Saha S, Jenkins J N, Zipf A, Kohel R, Stelly D M. Simple sequence repeat (SSR) markers linked to the *Ligon lintless* (*Li*<sub>1</sub>) mutant in cotton. *J Hered*, 2002, 93: 221–224
- [5] Rong J K, Pierce G, Waghmare V, Rogers C, Desai A, Chee P, May O, Gannaway J, Wendel J, Wilkins T. Genetic mapping and comparative analysis of seven mutants. *Theor Appl Genet*, 2005, 111: 1137–1146
- [6] Pan J-J(潘家驹). Cotton Breeding (棉花育种学). Beijing: China Agriculture Press, 1998. pp 78–79 (in Chinese)
- [7] Zhang T-Z(张天真), Pan J-J(潘家驹). Genetic analysis of fuzzless-lintless mutant in upland cotton. *J Jiangsu Agric Sci* (江苏农业学报), 1991, 7: 13–16 (in Chinese with English abstract)
- [8] Kohel R J, Stelly D M, Yu J. Tests of six cotton (*Gossypium hirsutum* L.) mutants for association with aneuploids. *J Hered*, 2002, 93: 130–132
- [9] Turley R B. Registration of MD17 fiberless upland cotton as a genetic stock. *Crop Sci*, 2002, 42: 994–995
- [10] Turley R B, Kloth R H. The inheritance model for the fiberless trait in upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.) line SL1-7-1: variation on a theme. *Euphytica*, 2008, 164: 123–132
- [11] Ding Y-Z(丁业掌), Guo W-Z(郭旺珍), Zhang T-Z(张天真). Genetic analysis of two mutants of fiber in *Gossypium hirsutum* L. *Cotton Sci Sin* (棉花学报), 2007, 19(3): 179–182 (in Chinese with English abstract)