

5

棉株不同果枝节位开花和成铃的遗传分析*

朱军 季道藩 许馥华

(浙江农业大学, 杭州 310029)

5562-032

摘要 对陆地棉(*Gossypium hirsutum* L.) 4个亲本品种的完全双列杂交资料, 按加性和显性的遗传模型分析了棉株不同果枝节位的开花成铃表现。不同果枝节位开花率和成铃率的方差分析结果表明, 固定效应和随机效应都达到了极显著水准。棉花单株开花数和成铃数主要决定于植株内围果枝节位的开花数(60.77%)和成铃数(73.44%)。棉花植株上部的开花数(41.83%)和成铃数(38.11%)高于下部(花28.54%, 铃34.29%)和中部(花25.69%, 铃24.58%), 从而得出了由果枝节位预测不同果枝节位开花率和成铃率的回归公式。遗传方差分量的估算结果表明, 棉株下部内围果节的开花成铃主要受基因显性效应的影响, 中部内围果节的则同时受到基因加性和显性效应的影响, 而上部内围果节的主要受基因加性效应的影响, 外围果枝节位只有很低的广义遗传率(花29.27%, 铃15.03%)。各果枝节位单株开花率和单株成铃率与皮棉产量的显性相关均未达到显著水准, 加性相关和表现型相关基本上表现相同的趋势, 但加性相关系数的绝对值一般大于表现型相关系数。开花率和成铃率与皮棉产量的相关在中、下部内围果枝节位一般为负值, 上部内围果枝节位则多为正值, 外围果枝节位的相关性较弱。各果枝节位开花数的狭义遗传率与皮棉产量的加性相关系数都高于相应部位成铃数。

关键词 棉花果枝节位, 开花百分率和成铃百分率, 遗传方差和相关遗传分析

棉花的成铃数是皮棉产量的主要构成因素。关于棉花蕾铃脱落的规律, 国内外曾有许多研究报道^[1]。近年来 Jenkins 等^[2, 3]系统地研究了8个陆地棉(*Gossypium hirsutum* L.) 品种结铃部位与皮棉产量及铃重、成铃率的关系。刘安郁和王修山^[4]曾报道海岛棉(*G. barbadense* L.) 与陆地棉杂种后代不同果枝节位棉铃经济性状在世代间的相关性。邓绍华等^[4]研究了摘除早蕾对棉花生长发育和生理代谢的效应。这些研究都有助于认识棉花不同果枝节位开花、成铃的表现及其生理规律。但是, 由于蕾铃发育所经历的时期和环境影响不同, 它们的基因表达可能不同。因而, 研究棉花不同果枝节位开花成铃的遗传机制, 将有助于理解棉花开花成铃的发育遗传规律, 更好地为棉花育种、杂种优势利用和丰产栽培提供理论依据。

* 国家教委资助项目。

1 材料和方法

本文是以4个陆地棉亲本品种(中棉所7号、岱字棉15、无蜜腺的HG-H-12、无腺体的GL-5)的完全双列杂交试验(包括4个亲本和12个正反交组合)的观察资料^[2]进行分析。该试验采用随机区组设计,重复3次,双行区每小区22株,采用宽窄行种植分别为0.83m和0.43m,株距0.27m。4月23日育苗,5月18日移栽。从7月1日开始,每个小区中选生长正常的10株棉花进行定点观察。逐日记载了小区内各单株不同果枝节位的开花和成铃情况,直到9月5日为止。然后取16个果枝,每个果枝取5个果枝节位,统计棉花单株各果枝节位上的开花率和成铃率的小区平均数。这两个数值度量了棉花群体不同果枝节位上的开花数和成铃数。

本试验首先对16个基因型(随机效应)、16个果枝和5个果枝节位(固定效应)的全套数据作常规的方差分析。并采用MINQUE(1)法^[3]以简单加性-一显性遗传模型估算了这两个性状的方差分量(基因效应的加性方差 V_A 、显性方差 V_D 和区组方差 V_b 、机误方差 V_e),以及与皮棉产量的协方差分量(基因效应的加性协方差 C_A 、显性协方差 C_D 和区组协方差 C_b 、机误协方差 C_e)。MINQUE(1)是一种常用的最小范数二阶无偏估算法(MINQUE法)^[4]。性状表现型方差的遗传组成为 $V_P = V_A + V_D + V_b = V_G + V_e$ 。采用Jackknife数值抽样技术^[5]对试验区组进行抽样,估算了 V_A/V_P 和 V_D/V_P 及其标准误,从而可以度量狭义遗传率(V_A/V_P)和广义遗传率($V_A/V_P + V_D/V_P = V_G/V_P$)。还用Jackknife的方法估算了开花率和单株成铃率与皮棉产量的加性相关($r_{A12} = C_{A12}/(V_{A1}V_{A2})^{1/2}$ 、显性相关($r_{D12} = C_{D12}/(V_{D1}V_{D2})^{1/2}$)以及表现型相关($r_{P12} = C_{P12}/(V_{P1}V_{P2})^{1/2}$)。用t测验对所估算的遗传参数进行显著性测验。由于只有3个区组,自由度为 $df=2$,因而显著水准取 $\alpha=0.10$ 、0.05和0.01。

2 结果和分析

2.1 不同果枝节位开花和成铃的平均数分析

陆地棉不同果枝节位的平均单株开花率和平均单株成铃率,结果分别列于表1和表2。全株平均开花率约占35.06%,而平均成铃率为15.84%。总体上棉株内围(1~2果节)的开花成铃率高于外围(3~5果节)的;上部(11~15果枝)的开花、成铃率高于下部(1~5果枝)的,中部(6~10果枝)的低于上、下部的,顶部(16果枝)的为最低。棉株各果枝节位开花数占总开花数的比率分别为内围60.77%,外围39.23%,上部41.83%,中部25.69%,下部28.54%。各果枝节位成铃数占总成铃数的比率分别为内围73.44%,外围26.56%,上部38.11%,中部24.58%,下部34.29%。

陆地棉不同果枝节位单株开花率和单株成铃率的方差分析结果表明,固定效应(果枝位、果枝节位、果枝位×果枝节位互作)均达到1%极显著水准;随机效应(基因型、基因型×果枝位互作、基因型×果枝节位互作)也达到了极显著水准。由于不同果枝节位单株开花率和单株成铃率存在极显著的果枝位×果枝节位互作效应,因此,需要按各果枝节位分析不同果枝的平均数效应或按各果枝位分析不同果节的平均数效应。一般而言,第1果枝节位下部的开花成铃率最高,第2果节以后上部的开花成铃率高于中、下部的,尤其在第4果节以后下部的开花成铃率低于其它果枝节位的;在下部和上部果枝内围的开花成铃率高于外围的,但是在中部的第9、第10果枝上第3果节的开花成铃率往往高于第2果节的。

棉株不同果枝节位的开花成铃率决定于果枝位、果枝节位和它们的互作,因而有可能

根据果枝位和果枝节位预测不同果枝节位单株开花率和单株成铃率。对本试验 16 种基因型(4 个亲本和 12 个正反交组合)的多元回归分析(自由度 $df=1275$)表明, 单株开花率(Y_F)可以根据果枝位数的倒数(X_1)和果枝节位数的倒数(X_2)按下式进行预测:

$$\hat{Y}_F = -93.83X_1 + 148.88X_2 - 30.49X_1^2 - 93.21X_2^2 + 115.49X_1X_2$$

以上各项自变量的系数都达到极显著水准。这 5 个自变量对单株开花率变异的决定系数高达 80%。对单株成铃率(Y_B)的回归分析表明, 自变量(X_1^2)的效应未达到显著水准。该自变量剔除后, 其余 4 个自变量都达到了极显著水准。因而单株成铃率的预测公式为:

$$\hat{Y}_B = -29.48X_1 + 42.99X_2 - 12.31X_2^2 + 64.62X_1X_2$$

以上 4 个自变量对单株成铃率变异的决定系数达到 75% 左右。

表 1 棉株不同果枝节位的平均开花率(%)

Table 1 Flower percentage per plant on different fruiting branches

果枝位 fruiting branch	果枝节位 fruiting node					平均 mean	LSD (0.05)
	内圈 inner		外圈 outer				
	1	2	3	4	5		
顶部 point							
16	32.52	32.16	25.48	14.24	5.99	22.08	4.88
上部 up							
15	58.40	49.03	44.97	27.33	13.42	38.63	5.42
14	60.04	60.58	54.46	39.80	15.62	46.10	7.58
13	66.27	68.41	61.69	48.51	21.38	53.25	7.16
12	54.20	70.11	64.80	48.25	22.74	52.02	6.89
11	45.39	57.74	61.90	41.72	16.46	44.64	9.23
中部 middle							
10	41.69	41.19	53.45	38.32	11.24	37.18	10.22
9	42.77	24.12	46.20	31.96	8.93	30.80	12.28
8	52.46	17.03	30.04	23.73	6.48	25.95	12.32
7	59.90	18.56	18.53	18.94	4.35	24.06	11.35
6	65.37	29.04	13.89	16.91	5.56	26.15	10.73
下部 low							
5	77.12	40.89	12.23	9.37	5.58	29.04	9.56
4	87.52	49.34	22.62	10.51	6.03	35.20	8.14
3	90.95	49.97	22.73	9.28	5.36	35.66	6.85
2	90.49	42.11	15.19	4.41	2.99	31.03	6.66
1	93.19	36.20	12.64	2.79	1.02	29.17	6.92
平均 mean	63.64	42.90	35.05	24.13	9.57	35.06	10.99
LSD (0.05)	11.57	—	12.94	9.12	7.40	4.53	6.88

表2 棉株不同果枝节位的平均单株成铃率(%)
Table 2 Boll percentage per plant on different fruiting branches

果枝位 fruiting branch	果枝位 fruiting node					平均 mean	LSD (0.05)
	内围 inner		外围 outer				
	1	2	3	4	5		
顶部 point							
16	16.13	10.23	6.03	2.52	3.23	7.63	3.76
上部 up							
15	25.28	19.91	11.82	7.03	7.10	14.23	4.79
14	29.75	25.95	20.24	9.51	6.66	18.42	5.30
13	38.90	29.59	24.09	11.58	7.64	22.36	5.32
12	35.79	30.13	24.54	13.12	7.68	22.25	5.90
11	30.80	29.47	19.89	12.10	4.38	19.33	6.78
中部 middle							
10	21.07	21.41	18.23	10.11	2.47	14.66	5.20
9	18.65	12.44	17.32	10.19	1.89	12.10	6.51
8	32.10	8.70	10.52	7.33	3.76	12.48	7.65
7	31.80	7.85	5.25	6.22	1.26	10.48	5.95
6	40.32	11.99	6.03	3.89	0.78	12.60	6.78
下部 low							
5	52.82	18.37	2.16	3.41	1.03	15.56	6.14
4	67.68	24.07	7.49	2.28	0.59	20.42	6.86
3	61.72	25.73	6.10	1.35	0.00	18.98	6.64
2	51.16	26.44	3.68	1.10	0.63	16.60	6.88
1	51.63	22.85	1.81	0.23	0.19	15.34	5.46
平均 mean	37.85	20.32	11.57	6.37	3.08	15.84	6.27
LSD (0.05)	9.54	7.98	5.39	3.61	2.63	3.78	

2.2 不同果枝节位开花和成铃的遗传方差分析

进一步对不同果枝节位开花成铃表现型值作遗传分析,将有助于揭示不同果枝节位基因表达和环境作用对开花成铃的影响。用棉株不同果枝节位开花率和成铃率的资料,分别估算了它们的遗传方差分量(加性方差 V_A 、显性方差 V_D 和表现型方差 V_P)。棉株 16 个果枝上 5 个果枝节位的开花率和成铃率的遗传方差分量比率以方柱图列于图 1 和图 2。自左向右分别为 V_A/V_P 和 V_D/V_P 。以两下方柱的累加值度量广义遗传率 V_G/V_P 。

由图 1 可见,棉株不同果枝节位的单株开花率的基因效应是表现不同的。下部果枝内围果节的开花率主要受显性效应影响,平均显性方差比率高达 38.83%,而平均狭义遗传率只有 2.30%。显性方差比率在果枝节位 1:1(第 1 果枝的第 1 果节)和 1:2(第 1 果枝的第 2 果节位)达到 10%显著水准,在果枝节位 2:2、3:2 和 5:1 达到 5%显著水准,在果枝节位 4:2 达到 1%极显著水准。中部果枝内围果节的开花率同时受加性和显性效应影响,平均狭义遗传率(37.32%)和平均显性方差比率(21.31%)都较高。除 8:2 以外的所有中部果枝内围果节的狭义遗传率都达到 5%以下显著水准,第 6、7 和 8 果枝上的内围果枝节位都有显著的($\alpha \leq 0.10$)显性方差比率。上部果枝内围果节的开花率则主要受加性效应影响,平均狭义遗传率(27.18%)高于平均显性方差比率(8.73%)。显性效应对外围果节开花率的影响则较小,平均显性方差比率都小于 5%。单株开花率的平均狭义遗传率在外

围果节的排列位次是：中部果枝(38.48%)>上部果枝(34.19%)>下部果枝(20.93%)。

单株开花率的广义遗传率的表现趋势是：内围果枝节位的(平均为45.22%)高于外围果枝节位的(平均为29.27%)；中部果枝的(平均为47.41%)高于上部果枝的(平均为37.31%)和下部果枝的(平均为31.72%)。在中部果枝内围各果枝节位的广义遗传率全部达到显著水准；另外下部果枝内围果节和中部果枝外围果节的广义遗传率，除果枝节位4:1、6:3、6:4和8:5外均达到显著水准。分析表明，中部果枝内围果节的开花率主要受基因型的遗传效应所控制(平均广义遗传率高达58.63%)，其它果节位的广义遗传率都小于50%，因而这些果枝节位的开花率主要受环境因素影响。顶部单株开花率主要受环境因素所控制。

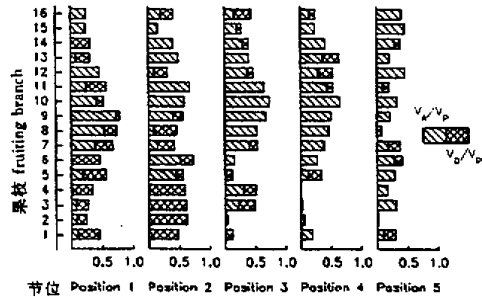


图1 棉株不同果枝节位开花率的遗传方差分量占表现型方差的比率

Fig.1 The ratio of genetic variance components to phenotypic variance for flower percentage of single plant on different fruiting branches

棉株不同果枝节位成铃率的遗传规律与开花率的略微不同(图2)。中、下部果枝内围

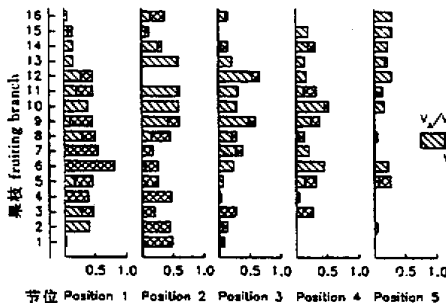


图2 棉株不同果枝节位单株成铃率的遗传方差分量占表现型方差的比率

Fig.2 The ratio of genetic variance components to phenotypic variance for boll percentage of single plant on different fruiting branches

果节成铃率的主要遗传效应是显性效应，内围果枝节位平均显性方差比率(中部26.94%、下部26.31%)高于相应果枝节位的平均狭义遗传率(中部16.55%、下部3.90%)。显性方差比率达到显著水准的果枝节位有4:1、4:2、5:2和9:1，而果枝节位6:1和7:1的达到了极显著水准。中部果枝外围果节和上部果枝的主要遗传效应则是加性效应，平均狭义遗传率(中部外围21.12%、上部内围22.48%和上部外围17.44%)都>相应果枝节位的平均显性方差比率(中部外围1.79%、上部内围4.14%和上部外围0.76%)。下部果枝外围果节的加性效应和显性效应都很弱，平均狭义遗传率(1.78%)和平均显性方差比率(3.97%)小于5%。成铃率的狭义遗传率达到

显著水准($\alpha \leq 0.10$)的果枝节位有2:1、6:4、8:1、8:3、9:2~4、10:1~5、11:2~3、12:1、12:3~5和13:2~5。

各果枝节位成铃率的广义遗传率普遍比相应的开花率的低,这说明棉花成铃率更容易受到环境因素的干扰。单株成铃率广义遗传率的表现趋势是:内围果枝节位的(平均为33.44%)>外围果枝节位的(平均为15.03%);中部果枝的(平均为33.20%)>上部果枝的(平均为22.40%)和下部果枝的(平均为17.09%)。在中部果枝内围各果枝节位(除果枝节位7:2以外)的成铃率广义遗传率全部达到显著水准;成铃率的广义遗传率较高的果枝节位主要集中在中部和下部果枝的内围果枝节位,但是广义遗传率的主要分量是显性方差比率。顶部单株成铃率主要受环境因素所控制。

2.3 不同果枝节位开花和成铃与皮棉产量的相关性分析

为了分析不同果枝节位开花成铃与皮棉产量的相关性,在棉株不同果枝节位开花率和

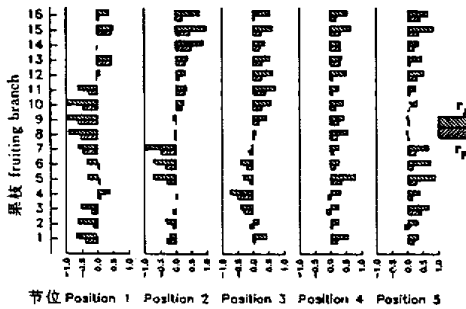


图3 棉株不同果枝节位单株开花率与皮棉产量的加性和表现型相关系数

Fig. 3 Additive and phenotypic correlation coefficients for flower percentage of single on different fruiting branches

成铃率的方差分量以及与皮棉产量的协方差分量的分析基础上,进一步估算了加性、显性和表现型相关系数。由于所有的显性相关系数都很弱,且未达到显著水准,因而只将加性和表现型相关系数以方柱图列于图3和图4。在各果枝每个果枝节位的柱状体自上而下分别代表加性相关系数 r_A 和表现型相关系数 r_P 。单株开花率和单株成铃率与皮棉产量的加性相关和表现型相关基本上表现相同的趋势,但加性相关系数的绝对值一般大于表现型相关系数(图3和图4)。由图3可见,下部果枝内围果节的开花率与皮棉产量的相关系数一般为负值,但多数未达到显著水准。下部果枝节位4:3的加性和表现型负相关均显著,但是果枝节位1:4、5:4和5:5存在显著的正相关。中部果枝内围果节的开花率与皮棉产量存在较强的负相关,第7至10果枝上第1果枝节位的平均加性相关系数为-0.864。第8、9和10果枝上的第1果枝节位以及第7果枝上的第2果枝节位有极显著的负加性相关和显著的负表现型相关。中部果枝外围果节的开花率与皮棉产量的相关性较弱,多数表现不显著。上部果枝的内、外围果节开花率与皮棉产量存在较强的正相关,其中第13至15果枝上的第2果枝节位的平均加性相关系数高达0.759。第14和15果枝上的第2果枝节位以及第11果枝上的第3果枝节位有极显著的正加性相关和显著的正表现型相关。顶部的开花率与皮棉产量的加性相关系数和表现型相关系数都为正值,并且果枝节位16:2的加性相关系数达到了显著水准。

单株成铃率与皮棉产量的加性和表现型相关系数绝大多数果枝节位未达到显著水准,而且其相关系数值一般略小于单株开花率与皮棉产量的相应相关系数(图4)。表明棉花成铃率比开花率更容易受到环境和机误的影响。成铃率与皮棉产量存在显著相关性的果枝节位主要位于第1果节。第2至4果枝的第1果节存在显著的正相关,平均加性相关系数为

0.599。第7至9果枝的第1果节则存在显著的负相关,平均加性相关系数为 -0.620 。第13



图4 棉株不同果枝节位单株成铃率与皮棉产量的加性和表现型相关系数

Fig. 4 Additive and phenotypic correlation coefficients for boll percentage of single on different fruiting branches

~15果枝内围果节的成铃率与皮棉产量也存在较强的正向加性相关,顶部果枝节位16:2和16:5的正向加性相关达到了显著水准。

3 讨论

本研究表明,陆地棉单株开花数和成铃数主要决定于植株内围果枝节位(第1和第2果枝节位)的开花数(60.77%)和成铃数(73.44%)。这一结论与前人的试验结果^[7,9]相一致。由于陆地棉单株总开花数和总成铃数与皮棉产量存在显著的正向遗传相关,相关系数超过0.70^[8]。因而,采取遗传育种或栽培管理措施增加内围果枝节位的开花成铃数,是提高棉花

皮棉产量的有效途径之一。

棉花下部果枝内围果枝节位的开花成铃受基因显性效应的影响较大,狭义遗传率较低。因而,对下部内围开花成铃数进行早代选择效益将较差,但利用杂种优势有可能提高这一部位的开花成铃数。棉花中部果枝内围果枝节位的开花成铃同时受到基因加性和显性效应的影响,通过常规选择育种或杂种优势利用,都能提高中部内围的开花成铃数。中部果枝内围果枝节位开花数和成铃数的广义遗传率都高于50%,这表明采用育种手段增花铃的效益较高。棉花上部果枝内围果枝节位是开花成铃率最高的部位,遗传效应也以加性效应为主。所以,在选择育种工作中应注意选择单株上部内围果枝节位的开花成铃数。

棉株不同果枝节位的开花数的狭义遗传率和皮棉产量的加性相关系数都高于相应部位的成铃数,因此开花数应该是优于成铃数的一项选择指标。在棉花高产育种过程中,单株选择的最佳时期可以提前到棉花上部果枝内围果枝节位进入开花时。这时,有高产潜力的入选单株应该是下部第2、第3果枝的第1果节已有大铃,中部第7至第9果枝的第1果枝节位上已有成铃,而上部果枝内围果枝节位上已有大量的花蕾。

本试验分析的只是陆地棉4个品种的双列杂交在一年一地田间观察资料。而年份、地点、遗传材料和栽培管理等因素对棉花不同果枝节位的花铃规律均有较大的影响^[7]。因此有必要在多年份、多地点采用不同的遗传材料或栽培管理措施进行重复试验,从而获得更全面的观察资料和分析结果,以期能够有效地指导棉花的选择育种、杂种优势利用和栽培管理。

参 考 文 献

[1] 汤玉坤等. 棉花蕾铃脱落生理. 上海科学技术出版社, 1964

[2] 朱 军, 李道藩. 陆地棉产量性状的双列分析. 浙江农业大学学报, 1990, 13: 280~287

- [3]刘安都, 王修山. 不同节位棉铃经济性状世代间相关性研究. 中国棉花, 1991, 19(5): 20~21
- [4]邓绍华等. 棉花摘除早蕾后的生育、生理效应及优质增产机理研究. 作物学报, 1991, 17, 401~408
- [5]朱 军. Mixed model approaches for estimating genetic variances and covariances. 生物数学学报, 1992, 7, 1~11
- [6]朱 军等. 陆地棉(*Gossypium hirsutum* L.)花铃动态的遗传分析, 北京国际棉花学术讨论会论文集, 1992
- [7]Jenkins J N et al. . Effectiveness of fruiting sites in cotton, Yield. Crop Sci. 1990a. 30, 365~569
- [8]Jenkins J N et al. . Effectiveness of fruiting sites in cotton; Boll size and boll set percentage. Crop Sci. 1990b. 30, 857~860
- [9]Kerby T A et al. . Growth and development of acala cotton. Bulletin 1921 of Univ. of California Agric. Exp. Station. 1989
- [10]Rao C R. Estimation of variance and covariance components—MINQUE theory. J. Multivar. Anal. 1971, 257~275

Genetic Analysis for Flowering and Fruiting of Different Sites on Cotton Plant

Zhu Jun Ji Daofan Xu Fuhua

Zhejiang Agricultural University, Hangzhou 310029

Abstract An additive-dominance genetic model was used for analyzing flowering and fruiting at different position of branches in *Gossypium hirsutum* L. The experimental data were from four-parent diallel crosses. ANOVA results showed that fixed effects and random effects were highly significant for flower percentage of single plant and boll percentage of single plant. From near stem positions (1~2), flowers (60.77%) and bolls (73.44%) contributed more than those from faraway stem positions (3~5). Of total flowers 41.83%, 28.54% and 25.69% were on up sites (11~15 node), low sites (1~5 node) and middle sites (6~10 node) of plant, respectively. For bolls 38.11%, 34.29% and 24.58% were on up, low and middle sites of plant, respectively. Regression equations were given for predicting flower percentage and boll percentage by fruiting site and position. Flowering and fruiting of near stem positions were mainly controlled by dominance effects on low sites, by both additive and dominance effects on middle sites, and by additive effects on up sites, respectively. The broad sense heritability was very low for flowering (29.27%) and fruiting (15.03%) on faraway stem positions. There were no significant dominance correlations between yield and flower percentage, boll percentage. Additive correlations, but with a little larger absolute values, were similar as phenotypic correlations. Correlation coefficients were mostly negative for inner positions on low and middle sites, but positive for inner positions on up sites. Correlations were weak for outer positions. Flowering had larger values for the narrow sense heritability and for additive correlation with yield than fruiting on each position and site.

Key words cotton, fruiting site and position, flower and fruiting percentage, genetic variances and correlations