

陆地棉种子性状直接效应和母体效应的遗传分析^{*,**}

吴吉祥

王国建[✓]

朱军

许馥华

季道藩

(浙江农业大学农学系, 杭州华家池, 310029)

摘要 采用二倍体种子遗传模型及其分析方法, 分析了陆地棉 (*Gossypium hirsutum* L.) 5个品种及其配制的 F_1 、 F_2 和正反回交一代 (BC_1 、 BC_2 、 RBC_1 和 RBC_2) 世代籽指、种仁率、容重和油分4个种子性状的直接效应、母体效应和细胞质效应。分析结果表明, 4个棉子性状的遗传均以母体效应为主, 种子直接遗传效应作用较小。各性状的直接效应与母体效应的协方差不显著。通过母体植株的遗传表现对这些性状选择更为有效。可以根据籽指小和容重大等性状母体植株的遗传表现间接选择高油分材料。母体加性效应大的亲本, 其杂种后代的母体加性效应总值一般也较大。

关键词 陆地棉; 种子性状; 遗传方差和协方差分量; 遗传相关分析; 效应预测值 棉花

棉子营养品质的改良已引起国内外棉花遗传育种家的普遍重视。关于棉子性状的遗传研究, 前人已作过一些报道。一些研究认为, 棉子油分的遗传以加性效应为主 (王国印和李蒙恩, 1991)。另一些研究则认为, 油分等性状主要受显性效应控制 (Singh 等, 1985; 季道藩和朱军, 1988)。Dani (1989a) 和 Kashalkar 等 (1989) 以及其他一些学者发现棉子油分等性状同时受到加性效应和显性效应的影响。植物的种子与其母体植株相差一个世代。种子的营养物质主要由母体植株提供。因此, 种子的某些性状可能同时受到种子基因和母体植株基因的影响。已有一些学者发现大豆 (Erickson 等, 1988)、油菜 (Pleines 和 Fried, 1989) 和棉花 (Kohel, 1980; Dani 和 Kohel, 1989) 等作物的种子性状可能存在母体效应。

对种子性状的遗传分析, 目前国内外的学者主要采用形态性状的分析方法, 例如, 双列杂交的分析方法和世代平均数的分析方法。但这两种方法难以同时分析直接效应、母体效应和细胞质效应。朱军 (1992)、Zhu 和 Weir (1994) 根据混合线性模型的原理, 提出了可以同时分析二倍体种子三类型遗传效应的方法。

本文采用二倍体种子遗传模型及其分析方法 (朱军, 1992; Zhu 和 Weir, 1994), 以陆地棉品种及其配制的 F_1 、 F_2 和正反回交一代 (BC_1 、 BC_2 、 RBC_1 和 RBC_2) 世代为材料, 分析棉花种子油分等性状的各项遗传效应方差分量以及直接效应与母体效应间的协方差分量; 分析性状间的遗传规律; 预测各项遗传效应值, 从而为棉花营养品质的育种提供理论依据。

1 材料与方法

本研究采用了陆地棉 (*Gossypium hirsutum* L.) 5个品种或品系: ①中棉所7号; ②

* 浙江省教委资助项目; ** 叶旭君同学参与了部分研究工作。

收稿日期: 1994-01-06, 终审完毕日期: 1994-08-18

HG-12, 无蜜腺品种; ③ PD0111; ④ PD0458; ⑤ GL-5, 无腺体品种。其中②~⑤均为美国材料。试验于1992年在浙江农业大学实验场进行。亲本和 F_1 按随机区组设计排列, 2次重复。自交产生亲本和 F_2 种子, 以亲本和 F_1 为双亲, 获得 F_1 和正反回交一代种子(BC_1 、 BC_2 、 RBC_1 和 RBC_2)。其中正向回交 BC_1 或 BC_2 以 F_1 为母本, 以亲本 P_1 或 P_2 作父本; 反向回交 RBC_1 或 RBC_2 以亲本 P_1 或 P_2 作母本, F_1 作父本(Dani和Kohel, 1989)。测定籽指(100粒种子重, 单位为g)、种仁率(种仁重/未剥壳种子重)、种子容重(种子重/种子排开水的体积, 单位为g/ml)和油分(索氏抽提法测定)(季道藩等, 1985)4个性状。

应用二倍体种子遗传模型及其分析方法(MINQUE(0/1)法)(朱军, 1992; Zhu和Weir, 1994)估算各性状的直接加性方差(V_A)、直接显性方差(V_D)、细胞质方差(V_C)、母体加性方差(V_{Am})、母体显性方差(V_{Dm})、加性协方差($C_{A, Am}$)和显性协方差($C_{D, Dm}$); 估算成对性状间各项协方差分量, 并进一步估算性状间各项遗传相关系数。采用调整无偏预测法(Adjust Unbiased Prediction, 简称AUP法)(朱军, 1993)预测各项遗传效应(直接加性效应 A_i 、直接显性效应 D_{ii} 或 D_{ij} 、母体加性效应 Am_i 、母体显性效应 Dm_{ii} 或 Dm_{ij}), 进一步预测亲本和 F_2 的各项遗传效应值。采用Jackknife重复抽样技术估算各估算值和预测值的标准误(Miller, 1971; 朱军, 1992; Zhu和Weir, 1994), 对参数作显著性测验。所有数据的运算均采用自编软件在IBM PC机上运行。

2 结果与分析

2.1 棉子性状的方差和协方差分量的估算

由表1可知, 各性状的母体方差分量($V_{Am}+V_{Dm}$)比直接方差分量(V_A+V_D)值大,

表1 4个陆地棉种子性状的方差分量的估算值
Table 1 Estimates of variance components for four seed traits in Upland cotton

参数 Parameter	籽指 SI	种仁率($\times 10$) Ker%	容重($\times 10^4$) SD	油分 Oil%
V_A	0.00	0.00	0.00	0.00
V_D	0.00	2.23**	3.25**	0.00
V_C	0.00	0.00	7.38**	1.44**
V_{Am}	2.30**	3.51**	9.19**	1.77**
V_{Dm}	0.61**	6.16**	0.00	0.00
V_e	0.70**	6.58**	4.67**	1.59**

*、**：分别表示达到0.05和0.01的显著水平, 下同。

*、**：Significant at 0.05 and 0.01 level, respectively.

SI = Seed index (g), Ker% = Kernel percentage, SD = Seed density. 下同

说明这4个棉子性状的遗传以母体效应为主。各性状的母体加性方差分量均达到极显著水平。仁指和种仁率两性状母体显性方差分量达到显著水平。在母体效应的作用中, 种仁率以母体显性效应为主, 其它三个性状则以母体加性效应为主。种仁率和容重两性状还受到直接显性效应的影响。各性状均未测出直接加性效应。容重和油分还受到细胞质效应的影响。各性状的机误方差分量均达到极显著水平, 环境误差或者抽样误差对性状也有明显的影响, 其中对种仁率和油分两性状影响比较大。

种子的一部分基因来自母体, 因而可能存在母体效应和直接效应的协方差(朱军, 1992; Zhu和Weir, 1994)。直接效应和母体效应的协方差分量的估算值表明, 各性状的加性协方差和显性协方差均不显著。这说明, 这4个性状直接效应与母体效应间相关性不显著。

2.2 种子性状间的遗传相关分析

由基因效应分量的相关系数估计值 (见表 2) 可知, 各种子性状间的直接加性相关系数均不显著, 除种仁率与容重间直接显性相关达到显著水平外, 其它各成对性状间的直接显性相关也均不显著。这与表 1 的方差分析的结果是一致的。籽指和种仁率间的母体加性相关和机误相关均达到极显著水平。籽指和容重、油分间都存在极显著的母体加性负相关, 相关系数分别为 -0.29^{**} 和 -0.34^{**} 。种仁率和容重间存在显著的直接显性正相关, 但相关性较小。种仁率和油分间各项遗传相关系数均未达到显著水平。在杂种后代中, 可以选择到种仁率和油分高的材料。容重和油分间的细胞质相关和母体加性相关均达到极显著水平, 相关系数分别为 0.40^{**} 和 0.31^{**} 。由此可见, 对种子容重及籽指单株的选择可以导致遗传材料种子含油率的改良。在杂种后代中选择籽粒容重大 (或籽指小) 的分离单株, 容易获得高油分的遗传材料。

表 2 棉子性状间的基因效应分量相关系数估计值
Table 2 Estimates of genetic effect correlations for four seed traits in Upland cotton

参数 Parameter	籽指&种仁率 SI&Ker%	籽指&容重 SI&SD	籽指&油分 SI&Oil%	种仁&容重 Ker%&SD	种仁率&油分 Ker%&Oil%	容重&油分 SD%&Oil%
直接加性相关 r_A	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
直接显性相关 r_D	0.00	0.00	0.00	0.19*	0.00	0.00
细胞质相关 r_C	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.40**
母体加性相关 r_{Am}	0.21**	-0.29^{**}	-0.34^{**}	0.12	0.08	0.31**
母体显性相关 r_{Dm}	0.13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
机误相关 r_e	0.16**	-0.07	-0.11	0.01	-0.03	0.06

2.3 遗传效应值的预测

由遗传方差分析的结果可知, 遗传效应对四个棉子性状的影响各有不同, 因此, 有必要对显著的遗传效应的预测值进行分析。五个亲本直接显性效应 (D_{oij})、母体加性效应 (A_{mi}) 和母体显性效应 (D_{mij}) 与六个组合 F_2 种子性状直接显性效应 ($0.25D_{oij}+0.25D_{oij}+$

表 3 陆地棉 4 个种子性状的直接效应和母体效应的预测值
Table 3 Predictors of direct and maternal genetic effects for four seed traits in Upland cotton

组合 Cross	籽指(g) SI			种仁率(%) Ker%		容重(g/ml) ($\times 10^2$) SD		油分% Oil%
	母加 A_m	母显 D_m	直显 D_o	母加 A_m	母显 D_m	直显 D_o	母加 A_m	
	1×1	-2.16^{**}	-0.92^{**}	-0.61^*	-0.83	-0.37^*	0.96	1.29
2×2	-0.50	-0.52^{**}	0.30	-0.20	-0.57^*	-1.27	0.94	
3×3	-0.67	-0.33	-1.28	0.18	-0.84^{**}	-3.53^*	-0.21	
4×4	0.49	-0.87^*	0.17	1.51	0.09	-1.31	3.37*	
5×5	2.84**	0.34	-0.86^*	-0.67	-0.60^{**}	2.49*	-5.38^*	
1×3	-1.42^{**}	-0.48^*	-0.72	-0.32	0.74*	-1.29^{**}	0.54	
1×4	-0.83	1.04	0.76	0.34	-0.48	-0.48	2.33*	
2×3	-0.58	0.32	-0.03	-0.01	0.08	0.36	0.36	
2×4	0.00	0.44**	-0.82	0.66	1.04*	-0.25	2.15*	
3×5	1.08**	0.42	0.48*	-0.24	0.87*	1.21	-2.79^{**}	
4×5	1.68**	0.56	-0.01	0.42	0.04	-0.66	-1.00	

0.5D_{oil})、母体加性总效应 ($A_{mi}+A_{mj}$) 和母体显性效应 (D_{mij}) 的预测值的结果列于表3。

由表3可知, 亲本5 (GL-5) 容重的母体加性效应总值最大 ($2\hat{A}_{m5} = 2.84^{**}$), 亲本1 (中7) 容重的母体加性效应总值最小 ($2\hat{A}_{m1} = -2.16^{**}$)。因此, 与亲本1配制的组合的母体加性效应总值一般较小。而与亲本5配制的组合母体加性效应总值一般较大。亲本1、亲本2和亲本4容重母体显性效应较小, 均极显著地小于0, 但F₂大多数组合的母体显性效应较大。这一结果意味着提供F₂种子营养物质的F₁母体植株存在杂种优势。亲本4 (PD0111) 种仁率母体加性效应较大, 亲本1和亲本5母体加性效应较小, 但未测出各母体加性效应的显著性。尽管亲本1、亲本2、亲本3和亲本5的母体纯合显性效应都较小, 但组合(1×3)、(2×4)和(3×5)母体杂合显性效应却较大, 表明这三个组合种仁率F₁母体植株存在杂种优势。亲本1、亲本3和亲本5的直接纯合显性效应都较小, 但组合(1×3)和(3×5)F₂显性效应值较大, 说明这两个组合F₂种仁率直接优势较大。由于组合(3×5)F₂的直接显性效应和母体显性效应值都比较大, 该组合F₂的总基因型值也较大。亲本3容重直接纯合显性效应较小 ($\hat{D}_{033} = -3.53^*$), 亲本5容重直接纯合显性效应较大 ($\hat{D}_{055} = 2.49^*$), 与亲本3配制的组合F₂容重存在杂种优势。亲本4容重母体加性效应总值较大 ($2\hat{A}_{m4} = 3.37^{**}$), 与亲本4配制的两个组合(1×4)和(2×4)的母体加性效应总值也较大, 而亲本5母体加性效应较小 ($2\hat{A}_{m5} = -5.38^{**}$)。亲本3和亲本5油分母体加性效应较低, 由这两个亲本配制的杂种母体加性效应总值在各组合中表现最低。

表4 五个陆地棉亲本容重和油分的细胞质效应预测值
Table 4 Predictors of cytoplasmic effects of seed density and seedoil percentage in five Upland cotton parents

性状 Traits	C ₁	C ₂	C ₃	C ₄	C ₅
容重 SD($\times 10^2$)	0.64	0.47	-0.10	1.69*	-2.69*
油分 Oil%	0.74	0.60	-0.27	0.50	-1.57

综合亲本各性状的母体加性效应预测值可以发现, 亲本5籽指的母体加性效应在五个亲本中最大, 但该亲本容重和油分两性状的母体加性效应预测值最小。这与前面遗传相关分析的结果是一致的。

细胞质效应对容重和油分也有一定的影响, 因此, 对这两个性状细胞质效应进行分析也是必要的。亲本4容重的细胞质效应预测值最大 ($\hat{C}_4 = 1.69^*$), 亲本5容重的细胞质效应预测值最小 ($\hat{C}_5 = -2.69^*$)。亲本5油分的细胞质效应较小, 亲本1、2和4较大, 且比较接近, 但未测出显著性。这一结果与这两性状的细胞质效应相关系数值较大也是一致的。由此可知, 以亲本4为母本配制的组合, 其杂种后代容重基因型值可能较大, 而以亲本5为母本配制的组合, 其杂种后代容重基因型值可能较小。

3 讨论

双子叶植物种子生长发育所需要的营养物质主要依赖于母体植株的供给。因此, 陆地棉种子性状的遗传表现就可能由种子基因和母体植株基因两套遗传体系共同决定, 同时还可能受到细胞质效应的影响 (朱军, 1992; Zhu 和 Weir, 1994)。种子的一部分基因来自母体植株 (母体植株提供雌性配子), 因此, 种子直接效应和母体效应可能存在遗传协方差 (朱军, 1992; Zhu 和 Weir, 1994)。正确了解种子性状的遗传规律, 对种子营养品质的育种改良有重要的意义。但以往学者采用的分析方法难以同时分析种子性状的母体效应和直接效应。本文首次对陆地棉种仁油分等性状的各项遗传效应进行了分析。

遗传方差分量的分析结果表明, 4 个棉子性状的遗传以母体效应为主, 种子直接效应作用较小。各性状的直接效应与母体效应的协方差并不显著。因此, 在育种选育过程中, 可以通过母体植株的表现对这些性状进行直接选择。从本研究的结果还可以看出, 前人(季道藩和朱军, 1988; Dani, 1989a; Kashalkar 等, 1989; Singh 等, 1985) 将陆地棉油分等种子性状当作母体基因型进行分析基本合理。其研究结果仍有一定的参考价值。

性状间的遗传相关分析有利于我们了解性状间复杂的遗传关系, 便于性状的间接选择。遗传相关的结果表明, 种子性状间母体加性相关较大, 直接效应相关系数较小。要选择高油分的陆地棉材料, 可以通过对种子的物理性状进行间接选择。例如, 筛选籽粒容重大的单株, 容易选择到高油分的材料(细胞质效应相关系数和母体加性效应相关系数都较大, 均达到极显著水平)。通过选择仁指小的单株, 也容易选到高油分的材料(仁指和油分间存在极显著母体加性负相关)。这一结论与从母体加性效应预测值相一致。亲本 GL-5 是大粒种子的品种, 其母体加性效应在五个亲本中最大, 但该亲本容重和油分的母体加性效应值在五个亲本中表现最小。油分和种仁率间的遗传相关系数均不显著, 因此, 对这两个性状的改良可分别进行。

遗传效应的预测值可使我们了解亲本的一些遗传特性, 有利于杂交组合的选配。如果其母体加性效应值较大, 而母体纯合显性效应值较小的材料作亲本, 一般容易选到杂种后代表现较好的组合。例如, 以籽指大的 GL-5 为亲本, 其杂种后代的籽指也较大; 以 PD-0111 为亲本, 其杂种后代的容重较大。

本研究中, 种仁率母体加性方差和油分细胞质方差的估算值达到显著水平, 但各自的遗传效应预测值均不显著。其主要原因可能是, 在采用 MINQUE(0/1) 法估算方差分量过程中, 将负的方差分量估算值定为 0。因此, 通过 jackknife 重复抽样技术估算方差分量的标准误差变小, 容易测出显著性, 得到的方差分量估算值可能是略偏高的, 而遗传效应预测值则是无偏的。

不同的环境下得到的结果也可能有所不同。Dani(1989b)曾报道了棉子油分性状存在基因型与环境的互作。选育适应性强的品种(或品系), 尚需进一步了解遗传效应在不同环境下的遗传规律, 有关这方面的研究我们正在进一步深入。

参 考 文 献

- 1 季道藩等, 1985, 浙江农业大学学报, 11(3), 257—262.
- 2 季道藩, 朱军, 1988, 作物学报, 14(1), 1—6.
- 3 王国印, 李蒙恩, 1991, 华北农学报, (2), 20—24.
- 4 朱军, 1992, 生物数学学报, 7(1), 1—11.
- 5 朱军, 1993, 生物数学学报, 8(1), 32—44.
- 6 Dani, R. G., 1989a, Indian J. Genet., 49(1), 47—51.
- 7 Dani, R. G., 1989b, Indian J. Genet., 49(1), 237—240.
- 8 Dani, R. G., and R. J. Kohel, 1989, Theor. Appl. Genet., 77, 769—775.
- 9 Erickson, E. A., et al., 1988, Crop Sci. 28, 644—646.
- 10 Kashalkar, D. D., et al., 1989, Indian J. Genet., 49(2), 209—212.
- 11 Kohel, R. J., 1980, Crop Sci., 20, 784—787.
- 12 Miller, R. G., 1974, Biometrika 61, 1—15.
- 13 Pleines, S. and W. Friedt, 1989, Theor. Appl. Genet., 78, 793—797.

- 14 Singh, M., et al., 1985, Theor. Appl. Genet., 71, 126—128.
15 Zhu Jun and B.S. Weir, 1994, Analysis of cytoplasmic and maternal effects. I. A genetic model for diploid plant seeds and animals. Theor. Appl. Genet., 89, 160—166.

Genetic Analysis on Direct and Maternal Effects of Seed Traits in Upland Cotton (*Gossypium hirsutum* L.)

Wu Jixiang Wang Guojian Zhu Jun Xu Fuhua Ji Daofan

(Agronomy Department, Zhejiang Agricultural University, Hangzhou, 310029)

Abstract Five cotton (*Gossypium hirsutum* L.) parents and their F_1 s, F_2 s, BC_1 , BC_2 , RBC_1 and RBC_2 were analyzed by genetic model for diploid plant seeds with MINQUE(0/1) approaches. The estimates of genetic variance components indicated that maternal genetic effects were more important than direct effects for cotton seed index, kernel percentage, seed density and seed oil percentage, respectively. Direct dominance variance component was significant for kernel percentage and seed density but not for other two seed traits. Covariances between direct and maternal effects were small and not significant. Highly significant variances were detected for cytoplasmic effects of seed density and seed-oil percentage. Cotton varieties could be developed for these seed traits by direct selection based on maternal plants. Genetic material with high oil content could also be developed by indirect selection for small seed index and large seed density based on maternal plants. The larger the values of the maternal additive effects were, the higher the total values of the maternal additive effects in hybrids were.

Key words Upland cotton (*G. hirsutum* L.); Seed traits; Genetic variance and covariance components; Genetic correlation; Predictors of genetic effects