

文章编号:1000-2111(1999)02-0155-06

## 陆地棉(*Gossypium hirsutum* L.)不同铃期 单株成铃数和籽棉产量的遗传动态分析

陈青, 朱军, 吴吉祥

(浙江大学农学系, 浙江杭州 310029)

**摘要:** 采用包括基因型与环境互作的加性-显性遗传模型, 分析了1995年, 1996年陆地棉(*Gossypium hirsutum* L.) 12个亲本及其17个 $F_1$ 组合不同花铃期的单株成铃数和单株籽棉产量。遗传效应分析表明: 单株成铃数在花铃前期以GE相互作用为主; 花铃中期加性效应和显性效应有所增加, 而GE相互作用逐渐减小; 花铃后期加性效应仍继续增加, 而显性效应则减小, DE相互作用明显上升。单株籽棉产量在花铃前期主要受GE相互作用控制; 花铃中期未检测到加性方差, 而显性方差持续增加; 花铃后期存在显著的加性效应。净遗传效应分析表明: 单株成铃数在整个花铃期都有加性效应的表达, 而显性效应仅在8月7日前检测到, 在少数时期也检测到条件加性 $\times$ 环境相互作用, 条件显性 $\times$ 环境相互作用则在多数时期均检测到。其中7月27日至8月7日是单株成铃数基因表达最为活跃的时期。单株籽棉产量的基因表达与单株成铃数相似, 但条件显性效应和条件显性 $\times$ 环境相互作用在多个时期均显著。单株总铃数与单株籽棉总产量的各项相关系数均为显著正值, 但7月26日前单株铃数与单株籽棉总产量存在显著的加性负相关。早期单株籽棉产量与单株籽棉总产量是极显著的加性负相关和显著的显性正相关。

**关键词:** 陆地棉; 铃数; 产量; 遗传方差; 条件遗传方差; 基因型 $\times$ 环境互作; 遗传相关

**中图分类号:** S562.032; Q384 **文献标识码:** A

CHEN Qing, ZHU Jun, WU Ji-xiang (Department of Agronomy, Zhejiang University, Hangzhou 310029, China)

Developmental genetic analysis of boll number and seed cotton yield per plant at different fruiting stages in Upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.). Journal of Zhejiang Agricultural University, 1999, 25 (2): 155~160

**Abstract:** An additive-dominance genetic model with genotype by environment interaction and corresponding statistical approaches were applied to analyze the number of bolls and seed cotton yield per plant at different fruiting stages in 1995, 1996 obtained from 12 Upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.) parents and their 17  $F_1$ 's hybrids. It was showed that GE effects were predominant at early fruiting stage for the number of bolls per plant. Additive and dominance effect, however, played a more important role at mid fruiting stage while GE effects reduced continually. At late fruiting stage additive effects and DE effects increased, but dominance effects decreased. GE effects were predominant at early fruiting stage for the seed cotton yield per plant. At mid fruiting stage,  $V_A$  was not detected while  $V_D$  was continuously increasing. At late fruiting stage,  $V_A$  was significant. For boll number per plant conditional additive effects were de-

收稿日期: 1998-03-30

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(39670390)

作者简介: 陈青, 男, 27岁, 硕士, 主要从事作物遗传育种研究。现在浙江省农业厅农作物管理局工作。

tected at all different fruiting stage while dominance effects were only found before August 7. Conditional AE was detected at a few stages, but conditional DE was found at most stages. Gene expression was most active during July 26 to August 7 in 1995, 1996. For seed cotton yield per plant, gene expression was very similar to boll number per plant, but conditional dominance and DE effects were significant at most stages. Significant positive correlation was found between total boll number per plant and total seed cotton yield per plant, but significant negative correlation existed between boll number per plant before July 26 and total yield per plant. Additive correlation between early seed cotton yield and total seed cotton yield were significantly negative while dominance correlation was significant positive.

**Key words:** Upland cotton; boll number; yield; genetic variance; conditional genetic variance; genotype  $\times$  environment interaction; genetic correlation

提高棉花单产是解决我国人多地少、粮棉争地及增加棉农收益的有效途径之一。陆地棉产量的主要构成因素是成铃数<sup>[1]</sup>。有关成铃数和产量等性状的遗传研究较多<sup>[2~4]</sup>。周有耀综合了国内外许多试验结果后认为<sup>[5]</sup>，在棉花产量的遗传方差分量中，显性成分大于加性成分，狭义遗传率较低，与环境交互作用大，所以在早期世代对产量进行选择，难以取得预期效果。研究表明，陆地棉  $F_1$  具有较强的成铃和产量优势，强优势的组合在  $F_2$  代仍有利用价值<sup>[6~9]</sup>。为加快育种进程，选育适合生产需要的陆地棉品种或杂交种，研究陆地棉不同花铃期成铃数和籽棉产量形成的遗传机制是十分必要的。

但是，迄今对陆地棉花铃动态规律的研究大都局限于表现型值的分析，关于遗传和环境的因素对不同铃期的成铃数和产量的作用了解甚少。陆地棉最终成铃数和最终产量分别是整个花铃期成铃数和产量的总和。棉花在某一时间段的成铃数和产量与棉花在该时间段的遗传有关，也与它在该时间段以前的成铃数、产量表现有关，同时还受到环境效应的影响。同一棉株上各花铃的基因型虽然相同，但由于蕾铃发育所经历的时期和所处的环境不同，其基因效应的表达可能存在差异。

生物体数量性状的基因表达受到时间(发育期)和空间(试验地、年份)等外部条件的影响。朱军提出了发育数量遗传分析的新方法<sup>[10]</sup>，并用来分析棉花单株开花数和单株成铃数以及小鼠体重和尾长在不同发育时期的条件遗传方差分量和净遗传效应<sup>[10,11]</sup>。本文将采用包括基因型  $\times$  环境互作效应的加性-显性遗传

模型，分析陆地棉(*Gossypium hirsutum* L.) 12个亲本及其17个  $F_1$  组合不同花铃期的单株成铃数和单株籽棉产量；估算各项遗传效应及其与环境互作的方差分量；估算不同铃期的成铃数及单株籽棉产量与最终产量的遗传相关性，从而研究在多种环境下棉花单株成铃数和单株籽棉产量的发育动态及其遗传规律，为棉花遗传育种、杂种优势利用及丰产栽培提供有价值的信息。

## 1 材料和方法

试验选用泗棉3号、徐州184、浙9和中13等4个栽培品种，5181，5183，5232，5102和5105等5个美国引进材料以及5254，5242和5258等3个自选系材料配成17个杂交组合。田间试验在浙江大学华家池校区实验农场进行。1994年配制杂交组合，1995年种植亲本和  $F_1$ ，并配制与1994年相同的杂交组合，1996年继续种植亲本和  $F_1$ 。试验采用完全随机区组设计，三次重复。1995年4月20日营养钵育苗，5月23日移栽，亲本和  $F_1$  小区面积为  $1.33\text{ m} \times 4.33\text{ m}$ ；1996年4月22日营养钵育苗，5月14日移栽，亲本和  $F_1$  小区面积为  $1.33\text{ m} \times 4\text{ m}$ 。两年都是双行种植，株距  $0.33\text{ m}$ ，大行距  $1\text{ m}$ ，小行距  $0.33\text{ m}$ ，田间管理同一般大田。在棉花花铃期发育阶段，1995年干旱，1996年多雨。7月中旬，在每小区选择并标记10棵生长正常的植株。数据调查从7月21日(7/21)开始，8月31日(8/31)止。每6日标记结铃日期。待标记铃吐絮成熟时，按单铃收获，室内考种，称得单

铃籽棉重,记录结铃日期.统计不同时期单株收获铃数和单株籽棉产量.

采用包括基因型与环境互作效应的加性-显性遗传模型及分析方法<sup>[12,13]</sup>,估算陆地棉不同时期的单株铃数和单株籽棉产量的各项方差分量(加性方差 $V_A$ 、显性方差 $V_D$ 、加性 $\times$ 环境互作方差 $V_{AE}$ 、显性 $\times$ 环境互作方差 $V_{DE}$ );估算不同时期单株铃数、不同时期单株籽棉产量分别与单株籽棉总产量的各项相关系数(加性相关 $r_A$ 、显性相关 $r_D$ 、加性 $\times$ 环境互作相关 $r_{AE}$ 、显性 $\times$ 环境互作相关 $r_{DE}$ ),并采用朱军提出的发育数量遗传分析方法<sup>[11]</sup>,估算单株铃数和单株籽棉产量在铃期( $t-1$ ) $\rightarrow t$ 期间的条件方差分量(条件加性方差 $V_{A(t-1)}$ 、条件显性方差 $V_{D(t-1)}$ 、条件加性 $\times$ 环境互作方差 $V_{AE(t-1)}$ 、条

件显性 $\times$ 环境互作方差 $V_{DE(t-1)}$ ).所有数据分析均采用C语言编写的软件在PC机上完成.

## 2 结果与分析

### 2.1 表现型值分析

两年不同铃期单株平均成铃数统计结果表明(表1),1995年的表现要优于1996年.但单株成铃规律是基本一致的,棉花成铃表现出两个成铃高峰,一个是在8月2日至8月7日,另一个是在8月14日至8月19日. $F_1$ 在8月13日之前成铃优势明显,总铃数也存在一定的正向优势.但无论是亲本还是 $F_1$ ,在两个成铃高峰期及7月26日前的成铃数均存在较大的年份差异.

表1 陆地棉不同铃期亲本及 $F_1$ 累计单株成铃数和单株籽棉产量(1995~1996)

Table 1 Number of bolls per plant and seed cotton yield per plant at different fruiting stages for parents and  $F_1$  of Upland cotton in 1995 and 1996

月/日	单株成铃数 Number of bolls per plant (个)				单株籽棉产量 Seed cotton yield per plant (g)			
	95年亲本	95年 $F_1$	96年亲本	96年 $F_1$	95年亲本	95年 $F_1$	96年亲本	96年 $F_1$
7/26	0.43	0.49	1.45	1.67	1.72	2.03	5.06	6.53
8/1	2.80	3.71	3.95	4.67	9.80	13.76	14.12	17.87
8/7	7.35	9.00	6.89	8.76	25.36	32.95	23.59	31.67
8/13	9.27	10.80	8.50	10.54	32.47	40.02	28.69	37.40
8/19	13.50	14.14	10.51	12.42	47.64	52.21	35.43	43.85
8/25	14.72	15.18	11.79	13.40	52.03	56.00	39.75	47.25
8/31	15.84	15.88	12.81	14.26	55.12	58.18	42.87	49.81

不同铃期单株籽棉产量的表现(表1)类同于单株成铃数, $F_1$ 在8月7日前产量优势明显.8月14日至8月19日的单株籽棉产量在两年差异最大,其中1995年与1996年亲本相差8.43 g/株, $F_1$ 相差5.94 g/株,而8月20日以后成铃构成的产量差异,亲本和 $F_1$ 之间的差异都小.

### 2.2 方差分析

**2.2.1 单株成铃数方差分析** 单株成铃数在某一时期的遗传方差分析表明(表2),加性方差和显性方差在整个花铃期都是显著的,同时检测到了显著的加性 $\times$ 环境的互作方差和显著的显性 $\times$ 环境的互作方差.其中加性方差随棉株的开花成铃而逐渐增加,单株总铃数的加性方差约占总变异的17%,显性方差在8月13日最大(占总变异的33%),之后下降.但加性

$\times$ 环境互作方差在7月26日和8月1日分别占总变异的30%和18%,以后各期仅占4%~8%;显性 $\times$ 环境互作方差占总变异的8%~21%.上述分析表明,铃数的遗传以显性效应为主,对铃数的选择不宜在早代进行,但在某些环境下对早熟性进行选择会有一些的效果, $F_1$ 在整个花铃期都有显著的成铃优势,8月13日成铃优势最强,但各时期的成铃优势因环境而异.

条件遗传方差分析能够揭示性状在某一时间段( $t-1$ ) $\rightarrow t$ 的净遗传效应.条件加性方差在除8月7日至8月13日以外的各时期均存在,因此加性主效应在棉花开花成铃的大部分时期都有表达,导致加性方差逐渐增加.条件显性方差则只在8月1日至8月7日被检测到,这表明基因显性主效应在8月7日以后没有新的表达.这是导致显性方差分量在花铃后期下降的

遗传原因. 条件加性 $\times$ 环境互作方差只在3个时期(8月1日至8月7日, 8月7日至8月13日, 8月19日至8月25日)被检测到, 表明这3个时期存在基因的加性 $\times$ 环境互作净效应. 条件显性 $\times$ 环境互作方差在各时期都显著存在, 因此基因的显性 $\times$ 环境互作效应在不同铃期均存在表达, 但其表达的程度因年份(不同空间)而异.

上述分析表明, 控制铃数的加性效应在成铃的大部分时期都有新的表达, 且不易受到年

份(空间)等外部条件的影响; 而显性效应的发育遗传表现与加性效应的不同, 基因表达主要受年份(空间)等外部条件的影响. 8月1日至8月7日是控制成铃数的基因表达最活跃的时期, 本文所分析的遗传效应(加性、显性、加性 $\times$ 环境互作、显性 $\times$ 环境互作)在这一时期都有新的表现. 因此, 控制成铃数的基因在这一时期的表达程度及效应方向关系到提高棉花成铃数的选择改良和杂种优势利用的效益.

表2 陆地棉不同花铃期单株铃数的方差分量和条件方差分量估计值<sup>①</sup>

Table 2 Estimates of variance components and conditional variance components for number of bolls per plant of Upland cotton at different fruiting stages

月/日	遗传方差分量				条件遗传方差分量			
	$V_A$	$V_D$	$V_{AE}$	$V_{DE}$	$V_{A(i t-1)}$	$V_{D(i t-1)}$	$V_{AE(i t-1)}$	$V_{DE(i t-1)}$
7/26	0.023*	0.072*	0.178*	0.098*	—	—	—	—
8/1	0.071*	0.344**	0.341*	0.247**	0.106*	0.085	0.000	0.218*
8/7	0.333*	1.299**	0.330*	0.601**	0.211*	0.117*	0.002*	0.276*
8/13	0.457*	1.537**	0.277*	0.366*	0.046	0.000	0.063**	0.119*
8/19	0.715*	0.854**	0.207*	0.940*	0.098*	0.000	0.000	0.277*
8/25	0.816*	0.706*	0.327*	0.791*	0.031*	0.000	0.057*	0.106**
8/31	0.811*	0.687*	0.376**	0.969*	0.056*	0.000	0.000	0.125**

①\*, \*\* 分别表示达到 0.05, 0.01 显著性水平. 表 3~表 5 同.

2.2.2 单株籽棉产量的方差分析 单株籽棉产量在不同时期的遗传方差分析表明(表3), 显性方差在各时期始终是主要的遗传方差分量, 均达到显著或极显著水平; 加性方差则较小, 除初花期达到显著水平以外, 其它时期均不显著. 加性 $\times$ 环境互作方差在7月26日和8月1日分别占总变异的28%和19%, 但后期籽棉产量的加性 $\times$ 环境互作方差仅占总变异的8%, 各时期的显性 $\times$ 环境互作方差占总变异的10%~15%. 上述结果表明, 宜在高代选择产量性状, 但7月26日前加性 $\times$ 环境互作方差明显大于其它遗传方差分量, 表明在某些环境下对早熟性进行选择会有一定的效果. 较大的显性效应表明存在较强的产量杂种优势, 其中8月13日前后优势表现最强. 显性 $\times$ 环境互作方差在大多数时期都小于显性方差, 这表明产量杂种优势的表现受环境影响较小. 这些遗传规律类同于成铃数的遗传表现, 但优势的表现不同环境会有一些的差异.

产量性状的条件方差分析, 可以揭示不同时空条件下控制产量的净遗传效应表现(表

3). 不同铃期单株籽棉产量的各项条件遗传方差存在较大的差异. 7月下旬存在净加性效应的基因表达, 其它净效应未检测到. 8月1日至8月7日则是控制籽棉产量的基因各种效应表达最活跃的时期, 各项净遗传效应(加性、显性、加性 $\times$ 环境互作、显性 $\times$ 环境互作)的条件方差分量均达到显著水平, 并且其估计值也是整个花铃期最大的. 在8月1日和8月7日都未检测到加性方差分量( $V_{A(8/1)}=0$ ,  $V_{A(8/7)}=0$ ), 但这2个时期的条件加性方差( $V_{A(8/1|7/26)}=1.029^*$ ,  $V_{A(8/7|8/1)}=2.664^*$ )均显著大于零. 这表明控制籽棉产量的基因加性效应在7月26日至8月1日以及8月1日至8月7日两个时期已经表达, 但是基因表达的结果并未能被传统的方差分析方法及时检测到, 而是在一个星期以后才开始检测到显著的加性方差. 尽管在8月中下旬(8月13日至8月31日)均存在显著的显性方差( $V_D$ )、加性 $\times$ 环境互作方差( $V_{AE}$ )和显性 $\times$ 环境互作方差( $V_{DE}$ ), 但是条件方差分析表明基因的这些效应只是在个别时期有间断的表达.

表3 陆地棉不同花铃期单株籽棉产量的方差分量和条件方差分量估计值

Table 3 Estimates of variance components and conditional variance components for seed cotton yield per plant of Upland cotton at different fruiting stages

月/日	遗传方差分量				条件遗传方差分量			
	$V_A$	$V_D$	$V_{AE}$	$V_{DE}$	$V_{A(t-1)}$	$V_{D(t-1)}$	$V_{AE(t-1)}$	$V_{DE(t-1)}$
7/26	0.466*	1.428**	3.322*	1.805*	—	—	—	—
8/1	0.000	8.448**	6.505*	4.056*	1.029*	1.003	0.000	3.598
8/7	0.000	30.805**	5.631	7.125*	2.664*	2.337*	1.215*	2.415*
8/13	0.251	36.278**	4.258*	7.345*	0.618	0.000	0.926**	1.975*
8/19	6.102	30.076**	4.488*	7.996*	1.334*	0.196	0.000	2.413
8/25	7.860	25.068*	5.422*	8.097*	0.000	0.445*	1.017*	0.939*
8/31	6.557	26.111*	6.561*	8.660*	0.613**	0.000	0.000	1.431**

## 2.3 遗传相关分析

### 2.3.1 单株铃数与单株籽棉总产量的相关分析

各时期单株累加成铃数与单株总籽棉产量的各项相关分析表明(表4),越到后期这两个性状间的正向相关程度越高,早期单株成铃数与单株籽棉产量存在极显著的加性负相关。因此,选择早期成铃多的材料,有可能导致最终籽棉产量的降低。整个花铃期的加性×环境互

作相关均为显著的正值,在某些环境下选择成铃多的材料,可望获得适应该环境条件的高产后代。

各花铃期的单株成铃数与单株总籽棉产量的显性正相关均达到显著或极显著水平,8月7日以后还存在显著或极显著的显性×环境互作正相关。这表明,选配各时期成铃数杂种优势强的组合,有可能导致单株籽棉产量的强优势。

表4 陆地棉不同铃期单株铃数与单株籽棉产量的遗传相关系数估计值

Table 4 Estimates of genetic correlation coefficients between number of bolls per plant and seed cotton at different fruiting stages

相关系数	日期(月/日)						
	7/26 <sup>①</sup>	8/1	8/7	8/13	8/19	8/25	8/31
$r_A$	-1.00**	-0.79*	-0.04	0.29	0.58	0.60	0.61
$r_D$	0.55*	0.96**	0.95**	0.90**	0.97**	0.92**	0.79*
$r_{AE}$	0.73*	0.85*	1.00**	1.00**	1.00**	0.99**	1.00**
$r_{DE}$	0.24	0.08	-0.17	0.28	0.54*	0.75*	0.79*

①7/26是指7/26以前单株累加成铃数与单株籽棉产量的相关,其余类推。

### 2.3.2 单株籽棉产量与单株籽棉总产量的相关分析

从表5可知,7月26日前单株累加籽棉产量与总产量是极显著的加性负相关,表明选择前期高产的遗传材料会影响后期产量,

表5 陆地棉不同铃期单株籽棉产量与8月31日单株籽棉总产量的相关系数估计值

Table 5 Estimates of correlation coefficients between seed cotton yield per plant at different fruiting stages and seed cotton per plant on 8/31 for Upland cotton

相关系数	日期(月/日)					
	7/26 <sup>①</sup>	8/1	8/7	8/13	8/19	8/25
$r_A$	-1.00**	0.00	0.00	0.00	0.55*	0.61*
$r_D$	0.62*	0.91**	0.94**	0.94**	0.94**	0.95**
$r_{AE}$	0.61*	0.77**	0.91**	1.00**	0.86**	0.90**
$r_{DE}$	0.27	0.13	-0.19	0.16	0.62*	0.81*

①7/26是指7/26以前单株累加籽棉产量与8月31日单株籽棉总产量的相关,其余类推。

进而导致总产量降低。这可能是因为早期成铃过多抑制了棉花的旺盛生长,从而影响后期的生殖发育。但显著的加性×环境互作相关表明,在不同的环境,这种相关程度可能会不同。显著的显性正相关则表明,强优势的杂交组合一般在整个花铃期都有较强的产量优势。8月1日、8月7日和8月13日与总产量的加性相关都没有检测到,但显著的加性×环境互作相关表明在某些环境下对早期产量的选择仍会有一些的效果。

## 3 讨论

本文分析了1995年,1996年不同铃期的单株成铃数和单株籽棉产量。对性状的研究采

用某一时刻的遗传效应分析和特定时间段的净遗传效应分析两种方法进行。据方差分析结果,我们把整个花铃期划分为三个阶段,即花铃前期(7月26日以前)、花铃中期(7月27日至8月13日)和花铃后期(8月14日至8月31日)。某一时刻的遗传效应分析表明:单株成铃数在花铃前期以GE交互效应为主;花铃中期加性效应和显性效应的影响增加;花铃后期加性效应的影响仍继续增加,而显性效应的影响减小,DE交互效应明显上升。单株籽棉产量在花铃前期主要受GE交互影响,花铃中期未检测到 $V_A$ ,而 $V_D$ 持续增加,花铃后期存在显著的加性效应。

单株成铃数在特定时间段的遗传分析表明,控制单株成铃数的基因在7月27日到8月7日表达最为活跃,单株籽棉产量也有类似的结果。这说明在该时间段棉株内部发生着急剧的生理变化,外界环境的影响也很大,因此,该阶段有效的栽培管理对于确保高产特别重要。采用条件方差分析方法<sup>[10]</sup>得到的特定时间段的净遗传效应,能有效解释某一时刻遗传效应的动态变化。本研究发现,控制铃数的基因加性效应在各时间点上常有新的表达,而显性效应只在8月7日前有新的表达,这些都很好地解释了方差分析中加性方差分量持续上升,显性方差分量在花铃前期和中期都增加而在花铃后期均下降的结果。

根据花铃早期基因型×环境交互效应为主的遗传规律,在栽培上要抢墒播种,培育壮苗,争取早发。而早期成铃数、产量与总籽棉产量的负相关则说明,摘除早铃可以保证棉株有足够的营养,为成铃高峰期的大量成铃作准备。在本研究中,单株总铃数与单株籽棉总产量的各项相关系数都是显著的正值,表明可通过选择成铃数来有效、间接地选择产量。产量主要以显性效应为主,表明 $F_1$ 存在较强的杂种优势,并且优势的表现在8月7日前尤为突出,而总产量的优势相对较小。这说明早熟品种之间较难选

出强优势的组合,中熟材料和晚熟材料间配制杂交组合效果可能较好,本试验中表现较好的组合也证实了上述结论。

致谢:浙江大学农学系94级本科生楼晓波和程彩英同学参加试验数据的调查,特此致谢。

#### 参考文献:

- [1] 陈仲方,谢其林,承泓良,等.棉花产量结构模式的研究及其在育种上应用的意义[J].作物学报,1981,(7):233~240.
- [2] 马藩之,周有耀,王瑞婷,等.陆地棉品种间杂交后代性状的遗传分析[J].北京农业大学学报,1983,9(4):27~34.
- [3] Jenkins J N, McCarty J C, Parrott W L. Effectiveness of fruiting sites in cotton: yield[J]. *Crop Sci*, 1990a, 30:365~369.
- [4] Jenkins J N, McCarty J C, Parrott W L. Fruiting efficiency in cotton: boll size and boll set percentage[J]. *Crop Sci*, 1990b, 30:857~860.
- [5] 周有耀.陆地棉产量及纤维品质性状的遗传分析(综述)[J].北京农业大学学报,1988,14(2):135~141.
- [6] 吴吉祥,朱军,许毓华.陆地棉 $F_2$ 产量性状杂种优势的遗传分析及其预测[J].北京农业大学学报,1993,19(s):95~99.
- [7] Meredith W R Jr. Yield and fiber quality potential for second generation cotton hybrids[J]. *Crop Sci*, 1990, 30:1045~1048.
- [8] 孙济中,刘金兰,张金发.棉花杂种优势的研究和利用[J].棉花学报,1994,6(3):135~139.
- [9] 朱乾浩,俞碧霞,许毓华.陆地棉品种间杂种优势利用研究进展[J].棉花学报,1995,7(1):8~11.
- [10] Zhu J. Analysis of conditional genetic effects and variance components in developmental genetics [J]. *Genetics*, 1995,141:1633~1639.
- [11] Atchley W R, Zhu J. Developmental quantitative genetics, conditional epigenetic variability and growth in mice [J]. *Genetics*, 1997,147:765~776.
- [12] 朱军. Mixed model approaches for estimating genetic variances and covariances (英文)[J]. 生物数学学报,1992,7(1):1~11.
- [13] 朱军.广义遗传模型与数量遗传分析新方法[J].浙江农业大学学报,1994,20(6):551~559.