

# 陆地棉开花成铃性状的遗传研究

## Ⅲ. 不同发育阶段的遗传规律

叶子弘, 朱 军

(浙江大学农学系, 杭州 310029)

**摘要:** 对4个陆地棉品种(系)双列杂交实验的2年观察资料按包括基因型×环境互作的加性-显性遗传模型进行不同发育阶段开花成铃规律的遗传分析。方差分析表明,开花成铃早期主要受显性效应控制,至中后期加性效应作用逐渐增强,基因型×环境互作效应相对较小。不同发育阶段平均开花成铃数与总铃数的相关分析表明,8月1日前加性相关系数为负数或零值,但存在显著或极显著的显性正相关,8月1日后则相反。不同发育阶段平均开花成铃数的条件遗传分析发现:不同时期的基因活动强度不同,7月下旬及8月上中旬最大;检测间隔( $t-k$ )对探讨花铃期基因活动规律有重要作用;选择调查周期时应兼顾实验目的、实验环境条件、入选性状及所处的发育阶段。

**关键词:** 发育阶段;平均开花数和平均成铃数;非条件遗传方差;相关系数;条件遗传方差

**中图分类号:** Q311<sup>+</sup>.1 **文献标识码:** A **文章编号:** 0379-4172(2000)09-0800-10

长期以来,不少研究者已对陆地棉不同发育阶段的产量及营养品质性状进行了大量研究。陆地棉(*Gossypium hirsutum* L.)的子指,衣指、铃壳重、成铃率<sup>[1]</sup>、衣分<sup>[2]</sup>、铃重及纤维品质等性状<sup>[3]</sup>在不同发育阶段表现不同,所受的遗传效应存在一定的差异。单株开花数和成铃数在花铃前期以显性效应为主,花铃后期以加性效应为主<sup>[4]</sup>;单株籽棉产量在花铃前期主要受基因型×环境互作效应控制,中期有较大的显性效应,后期存在显著的加性效应<sup>[5]</sup>。有研究显示控制种子性状的各基因效应在整个发育过程中表现出较大的波动。此外,不同花铃期成铃数的杂种优势也呈规律性变化,立秋前不断增强,立秋后逐渐下降<sup>[6]</sup>。

现代发育遗传学已探明在生物体的不同发育阶段,基因是按一定的时空秩序有选择地表达的<sup>[7]</sup>,控制复杂性状的遗传机制在个体发育过程中会发生显著的变化<sup>[8]</sup>。Zhu<sup>[9]</sup>提出的发育数量遗传分析新方法可有效估算不同发育时期的条件遗传方差分量和净遗传效应,已被用于分析棉花单株开花数和单株成铃数<sup>[9]</sup>、不同铃期籽棉产量<sup>[5]</sup>、水稻株高的发育遗传动态<sup>[10]</sup>以及小鼠体重和尾长在不同发育时期的动态变化<sup>[11]</sup>。但是,这些研究均基于特定的固定调查间隔,而棉株在内部生理生化条件及外部气候肥水条件的作用下,不同发

收稿日期: 1999-11-17; 修订日期: 2000-01-25

基金项目: 国家自然科学基金项目(39670390)资助

作者简介: 叶子弘(1975), 女, 博士研究生, 专业方向: 数量遗传学

育阶段研究基因动态表达的适宜间隔时期可能不尽相同。因此,有必要研究各发育阶段不同间隔时期的净遗传效应的动态表现,以期探讨发育研究的适宜间隔时期,为发育数量遗传研究和指导育种实践提供依据。

本文采用包括基因型 × 环境互作的加性-显性遗传模型,对陆地棉双列杂交实验的 2 年资料进行发育数量遗传研究,分析开花成铃性状在不同发育阶段各种间隔期的遗传规律、基因表达方式、表达程度及对最终性状的影响。

## 1 材料和方法

### 1.1 实验材料、实验方法及考察项目

本研究对 4 个陆地棉材料(中棉所 7 号、岱字棉 15、GL5、HG-H-12)的 2 年双列杂交实验资料<sup>[4,9]</sup>进行分析。实验采用完全随机区组设计,3 次重复。2 行区,宽窄行种植,宽行 0.83m,窄行 0.43m,每行 11 株,株距 0.27m。2 年均于 4 月 23 日育苗,5 月 18 日移栽。田间管理与大田相同,及时防治病虫害。7 月 1 日~9 月 7 日,每小区选生长正常的 10 株棉花进行定点观察,逐日记载各单株的开花和成铃情况。

### 1.2 遗传模型与统计分析方法

本研究采用包括基因型 × 环境互作的加性-显性遗传模型,分析  $t$  时刻 100 株棉花平均开花数或成铃数,其表现型值  $y$  的分量可分解为:

$$y_{(t)} = \mu_{(t)} + E_{(t)} + A_{(t)} + D_{(t)} + AE_{(t)} + DE_{(t)} + B_{(t)} + \varepsilon_{(t)}$$

其中  $\mu_{(t)}$  是  $t$  时刻的群体均值,  $E_{(t)}$  是  $t$  时刻的环境效应,  $A_{(t)}$  是  $t$  时刻的加性效应,  $D_{(t)}$  是  $t$  时刻的显性效应,  $AE_{(t)}$  是  $t$  时刻的加性 × 环境互作效应,  $DE_{(t)}$  是  $t$  时刻的显性 × 环境互作效应,  $\varepsilon_{(t)}$  是  $t$  时刻的随机机误。

给定  $k = 1, 2, \dots, t-1$  时刻的 100 株棉花平均开花数或成铃数,  $t$  时刻的条件表现型  $y_{(tk)}$  可以按以下的条件遗传模型分解:

$$y_{(tk)} = \mu_{(tk)} + E_{(tk)} + A_{(tk)} + D_{(tk)} + AE_{(tk)} + DE_{(tk)} + B_{(tk)} + \varepsilon_{(tk)}$$

运用 MINQUE 法估算方差分量及 100 株棉花不同发育阶段的平均开花成铃数与总铃数之间的遗传相关系数<sup>[12]</sup>。用  $t$  测验法对遗传参数作显著性检验。同时采用 Zhu<sup>[9]</sup>提出的条件遗传分析方法估算条件变量的遗传方差分量,并根据  $CR_{(kt)} = \frac{V_{(tk)}}{V_{(t)}}$  计算遗传效应在各发育阶段( $k$  时刻至  $t$  时刻)的贡献率,可度量该发育阶段内基因活动所引起的净遗传效应在  $t$  时刻遗传变异中所占的比率。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同发育阶段平均开花数和成铃数的非条件遗传分析

对 7 月 5 日~9 月 7 日每天平均开花数的各非条件遗传方差分量绘制柱状图(图 1, A)。从图 1 可知,非条件遗传方差总和从 7 月 5 日开始逐渐增加,至 9 月 7 日达最大值( $V_p = 41.99$ ),8 月 16 日之前以显性方差为主,之后加性方差比例上升,基因型 × 环境互作效应相对较小。各分量的变化趋势不一致。加性方差在 8 月 1 日下降为零,但此时具有较大的加性 × 环境互作方差;8 月 16 日重新出现,并逐渐增大,至 9 月 7 日达最大值( $V_A = 15.36$ )。显性方差从 7 月 5 日开始逐渐上升,至 8 月 1 日最大( $V_D = 7.41$ ),之后开始下降,8 月 27 日下降为零,但此时具有较大的显性 × 环境互作方差。这说明,8 月 16 日之前,平

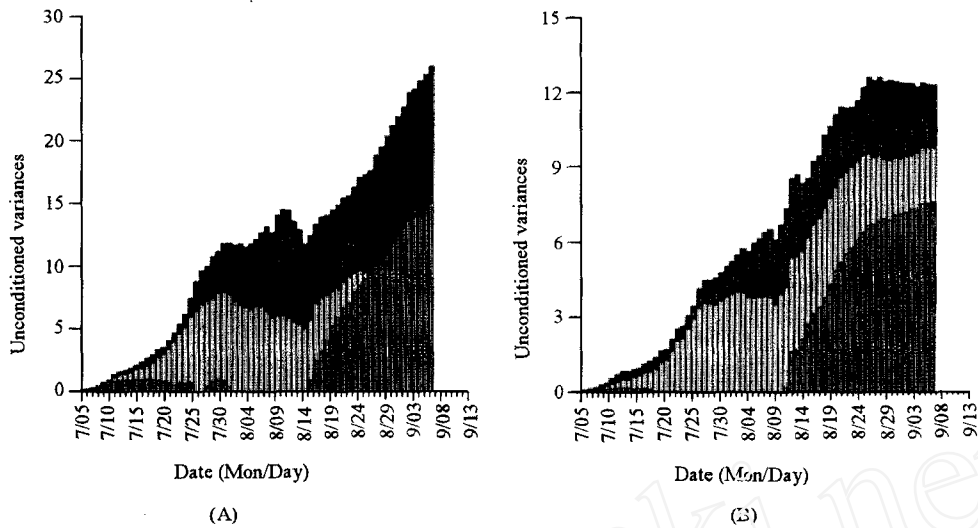


图1 不同发育时期平均开花数和平均成铃数的非条件遗传方差

A: 平均开花数的非条件遗传方差; B: 平均成铃数的非条件遗传方差

Fig.1 Unconditioned genetic variances of average number of flowers and bolls at different developing stages

A: Unconditioned genetic variances of average number of flowers; B: Unconditioned genetic variances of average number of bolls

$V_A$   $V_D$   $V_{AE}$   $V_{DE}$

均开花数有较大的杂种优势利用潜力,8月16日之后,遗传选择效果较好,但在特定的环境条件下,恰好相反。

7月5日~9月7日每天平均成铃数的各非条件遗传方差列于图1,B。非条件遗传方差总和及各分量的变化趋势与开花数相似。但成铃数的各非条件遗传方差值小于开花数,遗传方差总和最大值出现在8月28日( $V_p = 18.27$ ),之后保持相对平稳直至9月7日;加性方差在7月18日下降为零,8月11日重新出现,之后逐渐增大;各时期均检测到显性方差,8月11日之前呈递增趋势,之后逐渐减小。

## 2.2 不同发育阶段平均开花数和成铃数与最终铃数的相关分析

表1、表2分别列出7月5日~9月7日每天平均开花数、成铃数与最终铃数之间的相关系数。从表1不难发现,各相关系数分量的表现不同。8月1日之前,平均开花数与最终铃数呈加性负相关或无相关,大部分显性相关系数为正值;8月2日至9月7日,多呈显著或极显著的加性正相关,显性相关系数则为负值或零值;7月23日~8月11日,多数存在正向的加性×环境互作相关,7月22日之前及8月12日之后则多为零或负值;显性×环境互作相关的表现与加性×环境互作相关不同,8月2日之前多为零值或负值,8月3日之后呈显著或极显著的正相关。这说明,在早期对平均开花数进行选择,提高开花数对最终铃数无影响,甚至可能降低最终铃数,但通过利用杂种优势可望提高最终铃数,至中后期可通过提高平均开花数来提高最终铃数。但在不同年份、不同环境条件下,提高早期与后期的平均开花数对最终铃数无影响,甚至会降低最终铃数,而在8月3日之后可通过杂种优势利用

提高最终铃数。

表1 不同发育时期的平均开花数与最终铃数之间的相关系数

Table 1 Coefficients of average number of flowers and total bolls at different developing stages

日期 Date	参数 Parameters				日期 Date	参数 Parameters			
	$\Gamma_A$	$\Gamma_D$	$\Gamma_{AE}$	$\Gamma_{DE}$		$\Gamma_A$	$\Gamma_D$	$\Gamma_{AE}$	$\Gamma_{DE}$
7/5	0.00	0.80*	-0.88**	-1.00*	8/7	1.00**	0.11	1.00**	0.00
7/6	0.00	0.34	0.00	-0.81*	8/8	0.00	0.00	1.00**	0.27
7/7	-0.94**	0.00	0.70*	-1.00**	8/9	0.82**	0.00	-0.12	0.84**
7/8	-1.00**	1.00**	0.00	-0.32	8/10	0.96**	0.51	0.92**	0.00
7/9	-1.00	0.21	1.00**	0.00	8/11	1.00**	0.00	0.82*	-1.00*
7/10	-0.94**	0.52*	0.00	-0.58*	8/12	0.98**	-0.49+	0.00	0.00
7/11	-1.00**	0.57*	0.00	-1.00*	8/13	1.00**	-0.10	-1.00**	1.00**
7/12	0.00	0.32	-0.74*	0.03	8/14	0.92**	-0.48*	0.00	1.00**
7/13	0.02	0.00	0.00	-0.89*	8/15	1.00**	0.00	-1.00*	1.00**
7/14	0.00	0.30	1.00	-0.08*	8/16	0.90**	0.00	0.00	0.28
7/15	-1.00**	0.00	0.93**	0.00	8/17	1.00**	-0.73**	0.03	0.13
7/16	0.00	0.31*	0.56	0.47	8/18	1.00**	0.00	0.00	1.00**
7/17	-1.00**	0.37*	1.00**	-1.00**	8/19	0.92**	0.00	0.00	0.29
7/18	0.00	0.34	-0.13	0.00	8/20	1.00**	-0.57*	0.00	0.11
7/19	0.00	0.40+	0.00	0.00	8/21	1.00**	0.19	-0.17	0.33
7/20	0.00	0.21	0.00	1.00**	8/22	1.00**	-0.30	0.00	0.00
7/21	0.00	0.50	-0.42	0.00	8/23	0.94**	0.00	0.00	-0.72+
7/22	0.00	0.34	0.00	0.38	8/24	1.00**	-0.64+	0.00	0.00
7/23	0.00	0.53+	1.00*	-0.66*	8/25	1.00**	-0.47	0.00	0.29
7/24	-1.00**	0.33	0.90*	0.61	8/26	0.00	-1.00*	0.00	0.15
7/25	0.00	0.34	1.00*	-0.89*	8/27	0.00	-0.93**	0.00	0.78**
7/26	0.00	0.73+	0.91*	-0.52	8/28	1.00**	-0.51+	0.00	0.79*
7/27	0.00	0.65**	0.67*	0.10	8/29	1.00**	-0.90*	0.00	-0.05
7/28	-0.66+	0.00	0.18	1.00**	8/30	1.00**	-0.18	-0.42	0.11
7/29	0.00	0.00	0.05	1.00**	8/31	0.79*	0.00	-0.58*	0.81*
7/30	0.00	0.00	-0.01	-0.23	9/1	0.00	-0.38+	-0.01	0.21
7/31	0.00	0.13	0.00	-0.62+	9/2	0.79**	-0.02	0.00	0.35
8/1	0.00	0.41	-0.20	0.00	9/3	0.92**	-0.79**	0.00	0.00
8/2	1.00**	-0.45	0.06	0.00	9/4	0.00	0.81*	0.29	0.00
8/3	1.00**	-0.22	0.00	1.00*	9/5	0.70*	-0.76*	1.00*	-0.03
8/4	0.94**	-0.69*	0.00	-0.27	9/6	1.00*	-0.21	0.00	0.30
8/5	0.98*	0.00	0.93**	0.32	9/7	0.00	-0.72*	0.51+	-1.00**
8/6	0.88**	0.00	1.00**	0.00					

注: + 代表 0.5 显著水平; \* 代表 0.1 显著水平; \*\* 代表 0.01 显著水平

Note: + represents the significant level of 0.5; \* represents the significant level of 0.1; \*\* represents the significant level of 0.01

不同发育时期的平均成铃数与最终铃数之间的相关系数结果列于表2。从表2可知, 各时期平均成铃数与最终铃数之间的各项相关系数分量的表现与开花数基本一致, 故不

再作详细介绍。

表2 不同发育时期的平均铃数与最终铃数之间的相关系数

Table 2 Coefficients of average number of bolls and total bolls at different developing stages

日期 Date	参数 Parameters				日期 Date	参数 Parameters			
	$\Gamma_A$	$\Gamma_D$	$\Gamma_{AE}$	$\Gamma_{DE}$		$\Gamma_A$	$\Gamma_D$	$\Gamma_{AE}$	$\Gamma_{DE}$
7/5	0.00	1.00**	-0.68*	-0.90**	8/7	0.84**	0.00	1.00**	-0.96*
7/6	0.00	0.47 <sup>+</sup>	0.00	-0.35**	8/8	1.00**	0.24*	0.79**	0.00
7/7	-0.90**	0.00	-0.22	-1.00**	8/9	1.00**	-0.32	-0.50**	0.81*
7/8	-1.00**	1.00*	0.00	-0.56	8/10	1.00**	0.84 <sup>+</sup>	1.00**	-0.16
7/9	-1.00**	0.31	1.00	0.00	8/11	1.00**	0.00	0.98**	-1.00**
7/10	0.00	0.48 <sup>+</sup>	-0.87**	-1.00**	8/12	1.00**	-0.37	-0.65**	0.00
7/11	-0.67*	0.00	0.00	-0.34	8/13	0.78**	-0.01	0.32	0.20
7/12	0.00	0.66 <sup>+</sup>	0.00	-0.28	8/14	1.00**	0.00	-1.00**	0.54*
7/13	0.78**	0.54 <sup>+</sup>	0.00	0.00	8/15	1.00**	0.00	-1.00**	1.00**
7/14	0.00	0.59 <sup>+</sup>	0.00	0.22**	8/16	0.76**	0.00	0.00	0.01
7/15	0.00	0.64*	0.76**	0.00	8/17	0.93**	0.33	0.00	0.47*
7/16	0.00	0.37	-0.49*	0.67*	8/18	1.00**	0.12	0.00	0.72**
7/17	0.00	0.31**	0.66**	0.00	8/19	1.00**	0.00	0.00	0.32
7/18	0.00	0.56	-0.35	0.00	8/20	1.00**	-0.80**	-1.00**	0.00
7/19	0.00	0.72*	-0.40**	0.00	8/21	0.68**	0.50*	0.02	0.00
7/20	0.00	0.77*	-1.00**	0.00	8/22	1.00**	-0.74*	-0.72**	0.00
7/21	0.00	0.75*	-0.36	0.00	8/23	1.00*	-0.19	-1.00**	0.00
7/22	0.00	0.40 <sup>+</sup>	0.00	0.00	8/24	0.64*	-0.46	-0.71**	0.00
7/23	0.00	0.40	0.52*	0.00	8/25	1.00*	-0.69**	-0.03	0.00
7/24	0.00	0.32*	0.51**	0.00	8/26	0.00	-1.00**	-0.32	0.96*
7/25	0.00	0.20	0.00	0.14	8/27	0.00	-0.89**	0.00	0.66**
7/26	0.00	0.98**	0.77**	0.05	8/28	0.00	0.00	-0.81**	0.67*
7/27	0.00	0.88**	0.57*	0.26	8/29	0.00	-0.77**	-0.60**	-0.26
7/28	1.00**	-1.00*	0.42 <sup>+</sup>	0.00	8/30	0.00	-0.03	-0.85**	1.00**
7/29	0.00	0.00	0.68**	1.00**	8/31	0.99**	-0.48	0.11	0.00
7/30	0.00	0.85 <sup>+</sup>	0.38**	-0.95**	9/1	0.00	0.20	-0.72**	-0.96**
7/31	0.40*	0.00	0.00	-0.23	9/2	0.46*	0.00	0.00	-0.31 <sup>+</sup>
8/1	1.00*	1.00*	-1.00	0.80**	9/3	0.00	-0.80**	-0.55**	0.00
8/2	1.00**	0.46*	0.83	0.00	9/4	-0.03	0.00	0.00	-1.00**
8/3	1.00	0.00	0.72	1.00**	9/5	0.78**	0.00	0.00	-0.08 <sup>+</sup>
8/4	1.00**	-0.19	0.80	0.00	9/6	0.00	0.00	0.11	-0.13
8/5	1.00**	0.34	0.98**	0.26*	9/7	0.30	0.00	0.00	-0.27**
8/6	1.00**	0.20	0.73**	0.00					

注: + 代表 0.5 水平显著; \* 代表 0.1 水平显著; \*\* 代表 0.01 水平显著

Note: + represents the significant level of 0.5; \* represents the significant level of 0.1; \*\* represents the significant level of 0.01

### 2.3 不同发育阶段平均开花数和成铃数的条件遗传分析

根据棉株平均开花数和平均成铃数在不同发育阶段(t时刻)的条件遗传方差  $[V_{(t)k}]$ ,

$k=1, 2, \dots, t-1$ ] 绘制三维立体图(图 2 和图 3)。其中  $x, y$  坐标轴代表日期,  $z$  坐标轴代表条件遗传方差; 左三角各遗传效应的条件设置为  $(y|x)$ , 右三角各遗传效应的条件设置为  $(xy)$ 。

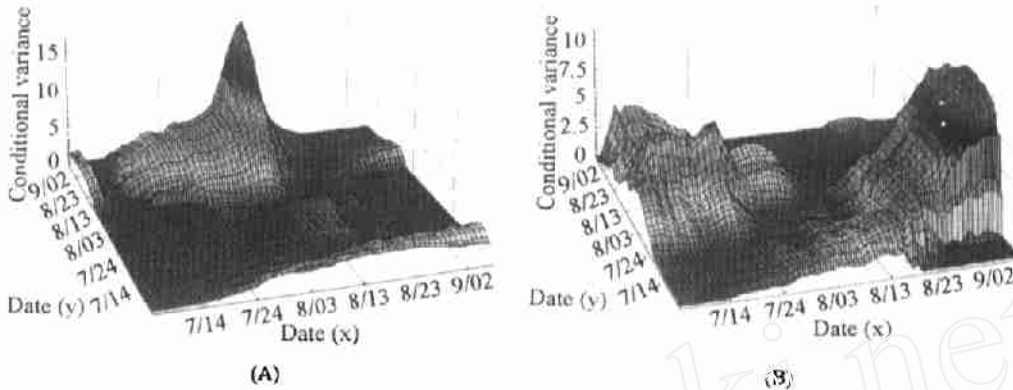


图 2 平均开花数在不同发育阶段的条件遗传方差

(A): 左三角为条件加性方差 ( $V_{A(y|x)}$ ), 右三角为条件加性  $\times$  环境互作方差 ( $V_{AE(xy)}$ ); (B): 左三角为条件显性方差 ( $V_{D(y|x)}$ ), 右三角为条件显性  $\times$  环境互作方差 ( $V_{DE(xy)}$ )

Fig. 2 Conditional genetic variances of average number of flowers at different developing stages  
(A): Left triangle is conditional additive variances ( $V_{A(y|x)}$ ), right triangle is conditional additive  $\times$  environment variances ( $V_{AE(xy)}$ ); (B): Left triangle is conditional dominant variances ( $V_{D(y|x)}$ ), right triangle is conditional dominant  $\times$  environment variances ( $V_{DE(xy)}$ )

从图 2 可见, 各条件遗传效应在不同发育阶段有较大差异。条件加性方差在 7 月 5 日~7 月 31 日 ( $V_{A(tk=7/5-t-1)}$ ) 几乎均为 0.00; 8 月 2 日~8 月 14 日  $V_{A(tk=7/25-27-t-1)}$  显著; 8 月 15 日~9 月 7 日,  $V_{A(tk=7/5-7/8)}$  及  $V_{A(tk=7/12-8/24)}$  或  $V_{A(tk=7/5-t-1)}$  显著; 各时期的  $V_{A(tk=8/10)}$  为大值, 表现为一个较陡峭的山峰。各发育阶段在给定 3 个时间段时可检测到显著的条件加性  $\times$  环境互作方差:  $V_{AE(tk=7/5-7/18)}$ ,  $V_{AE(t=8/8-8/14|k=7/22-t-1)}$  及  $V_{AE(t=8/20-9/7|k=8/17-t-1)}$ 。条件显性方差在整个发育阶段内的变化以 8 月 27 日为界限分为两部分: 8 月 27 日之前,  $V_{D(t=7/5-8/27|k=7/5-8/9)}$  或  $V_{D(t=7/5-8/27|k=7/5-t-1)}$  显著; 8 月 27 日之后,  $V_{D(tk=7/5-7/24)}$  及  $V_{D(tk=8/24-t-1)}$  显著。除  $V_{DE(t=8/20-9/7|k=7/5-7/12)}$  为 0.00 外, 其他时期均可检测到显著的条件显性  $\times$  环境互作方差, 并当方差为  $V_{DE(tk=7/23-8/5)}$  时出现大值。

图 3 给出了不同发育阶段平均成铃数的各条件遗传方差的动态变化。比较图 2 与图 3, 平均成铃数各条件遗传效应(显性效应除外)的变化趋势与平均开花数相似, 但其条件方差值比平均开花数小, 变幅也较小。平均成铃数条件加性方差在早期(7 月 5 日~7 月 27 日) ( $V_{A(tk=7/5-t-1)}$ ) 几乎均为 0.00; 7 月 28 日开始显著,  $V_{A(tk=7/28-8/3)}$  为大值, 从 7 月 28 日~9 月 7 日, 条件加性方差显著的条件时间段(即  $k$ ) 从  $(t-1)$  逐渐扩大为  $1 \rightarrow (t-1)$ 。条件加性  $\times$  环境互作方差的表现分为两大部分: 一部分为不显著区或小值区 ( $V_{AE(t=7/5-7/17|k=7/5-t-1)}$  及  $V_{AE(t=7/18-9/7|k=8/8-t-1)}$ ); 另一部分为显著及大值区 ( $V_{AE(t=7/18-9/7|k=7/5-8/7)}$ )。7 月 5 日~9 月 7 日, 条件显性方差  $V_{D(tk=7/5-t-1)}$  随着检测时间段  $(t-k)$  的延长呈规律性增大。条件显性  $\times$  环境互作方差的变化趋势与平均开花数相似。

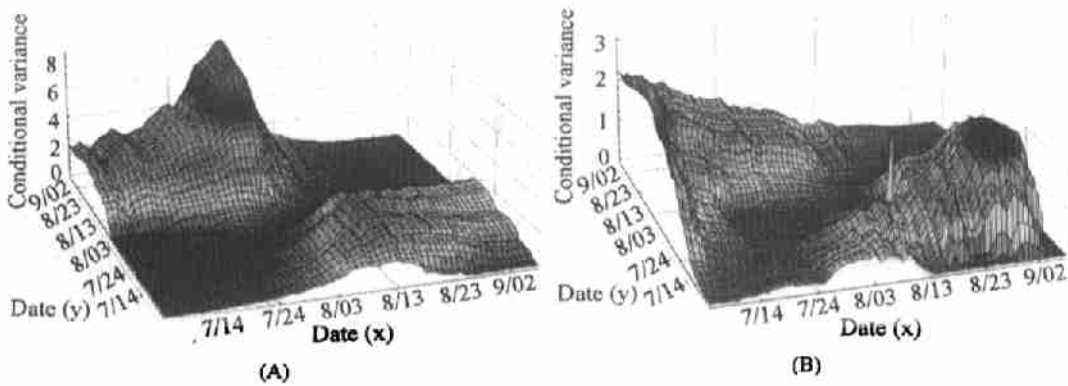


图3 平均成铃数在不同发育阶段的条件遗传方差

(A): 左三角为条件加性方差 ( $V_{A(y|x)}$ ), 右三角为条件加性  $\times$  环境互作方差 ( $V_{AE(y|x)}$ ); (B): 左三角为条件显性方差 ( $V_{D(y|x)}$ ), 右三角为条件显性  $\times$  环境互作方差 ( $V_{DE(y|x)}$ )

Fig.3 Conditional genetic variances of average number of boll setting at different developing stages

(A): Left triangle is conditional additive variances ( $V_{A(y|x)}$ ), right triangle is conditional additive  $\times$  environment variances ( $V_{AE(y|x)}$ ); (B): Left triangle is conditional dominant variances ( $V_{D(y|x)}$ ), right triangle is conditional dominant  $\times$  environment variances ( $V_{DE(y|x)}$ )

在条件遗传方差显著的时间段内, 平均开花数和平均成铃数各条件遗传方差随着检测时间段 ( $t-k$ ) 或条件时间段 ( $k$ ) 的规律递增或递减呈现“钟”形 (上升区-最高区-下降区) 或“坡”形 (上升区-最高区/最高区-下降区) 变化, 且各区延续的时间、变化的幅度因不同效应、不同发育阶段而不同。如 8 月 14 日条件加性方差  $V_{A(t=8/14|k=7/24-8/13)}$  显著; 当条件时期为 8 月 13 日~8 月 10 日时, 条件加性方差随着检测时间段 (即  $t-k$ ) 延长而增大, 为上升区; 8 月 9 日~8 月 3 日,  $V_{A(t=8/14|k=8/3-8/9)} > 2.00$ , 最大值为  $V_{A(t=8/14|k=8/7)} = 2.90$ , 为最高区; 8 月 2 日~7 月 24 日, 条件加性方差随着检测时间段 (即  $t-k$ ) 延长而逐渐减小, 为下降区。

### 3 讨论

由于环境条件及棉株本身的生理条件等因素的影响, 棉株不同时期的花铃虽然具有相同的基因型, 但受不同遗传效应的控制, 对最终铃数产生不同的影响。本研究通过非条件方差分析发现, 棉株的开花成铃在 8 月中旬之前主要受显性效应控制, 至 8 月中下旬加性效应的作用增强, 并逐渐处于主导地位。因此, 在棉株开花成铃早中期具有较大的杂种优势利用潜力, 中后期进行遗传选择效果明显。Jones 等<sup>[13,14]</sup>对棉株进行去除不同时期花的处理, 发现去除后期的花将会使棉株产量、纤维品质及干物质积累等受到严重损失。该结果与本研究不同时期平均开花成铃数与最终铃数之间的相关分析结果相似: 早期的开花成铃对最终铃数无影响, 甚至会降低最终铃数; 选择中后期开花成铃多的棉株可提高最终铃数, 可望获得高产。这主要是由于: (1) 棉株开花成铃早期为营养生长和生殖生长并进时期, 营养体较小, 养分竞争激烈; (2) 浙江地处季风气候区, 棉花生长季节的长期阴雨使早期的开花成铃受影响。

非条件遗传分析方法给出的是检测时刻之前所有基因活动的累加结果, 但无法将这

些效应分解成前期效应和检测间隔期的额外效应;条件遗传分析方法可获得连续发育时间段之间的净效应,在排除前期干扰的条件下,对某时间段内的动态遗传表现进行探讨,并能进一步解释非条件分析方法的检测结果。对7月5日~9月7日每天( $t$ 时期)的平均开花成铃数进行给定  $k = 1, 2, \dots, (t - 1)$  的条件遗传分析发现:7月下旬及8月上中旬基因活动强度最大,尤其是加性效应。棉株此时恰处于开花结铃盛期。因此,要提高平均开花成铃数,获得高产,早期应注意培育壮苗,及时疏花疏果;8月上中旬做好肥水管理,重施花铃肥,补施长铃肥,积极抓好伏桃和早秋桃。与Zhu<sup>[9]</sup>的研究结果相似:在累加的遗传效应被非条件分析方法检测出前几天,数量基因便已开始表达。此外,本研究还发现:控制显性效应的基因作用在花铃中期逐渐关闭后,又检测到显著的条件显性方差  $V_{D(t=8/28-9/7|k=8/24-t-1)}$ ,说明前期关闭的基因重新开启。但此时已无法检测到显著的非条件显性效应。这可能是由于基因作用方向在该时期发生转变,前后期相互削减,使非条件显性效应逐渐降低而无法被检测到。各时期平均开花数与最终铃数之间的显性相关系数在前期为正此时为负的结果进一步说明,在花铃早期可利用杂种优势提高棉株早熟性,增加产量,但花铃后期高强度的显性效应往往表现为杂交种的2次生长,不仅无法增加最终铃数,甚至可能降低最终铃数。

条件遗传分析发现:(1)检测间隔( $t - k$ )对于探讨棉株开花成铃阶段的基因活动规律有重要作用。在基因活动强度由弱到强时,过长的检测间隔会使作用方向相反的基因效应相互抵销而无法被检测到;由强到弱时,则导致小的、不显著的基因效应相互累加而被检测到,从而无法正确判断基因活动的转折点。以7月5日~9月7日的平均开花成铃数给定相同的检测间隔( $t - k$ )为例:随着 $t - k$ 的延长,能显著检测各条件效应的开始日期与结束日期将逐渐后移。如7月5日~9月7日平均成铃数的条件加性效应:在检测间隔为1天时,条件加性方差在7月28日~8月24日显著;当 $t - k$ 从2天延长到10天时,显著的时间段从7月29日~8月25日后移至8月4日~9月3日。(2)基因活动存在发生-发展-高潮-衰弱的过程,各基因效应在棉株的开花成铃过程中交替地起主导作用,不同发育时期作用时间的长短不同。以某 $t$ 时期的平均开花成铃数在给定 $k = 1, 2, \dots, t - 1$ 时期为例:随着检测间隔( $t - k$ )的连续变化,各 $t$ 时期的条件方差在显著的区段中呈“钟”形或“坡”形变化,其形状、大小、坡度因不同时期、不同效应而异。

长期以来,大部分研究者选用5~10天作为调查周期,且在整个实验过程中不作改动。为进一步探讨调查周期对实验结果产生的可能影响,本研究选用3个贡献率界限(10%、50%、90%)对开花成铃规律进行讨论。对7月5日~9月7日各时期 $t$ 在给定 $k = 1, 2, \dots, (t - 1)$ 时的各条件遗传方差求贡献率。贡献率水平越低,说明该阶段的净效应越小,可选用较长的检测间隔,使具有相同方向的基因效应累加而被检测到;反之,可选用较短的检测间隔。

以平均开花数各效应贡献率在不同发育阶段的动态变化为例。7月5日~8月1日各时期( $t$ ),无论检测间隔( $t - k$ )多长,加性效应无法达到10%贡献率水平,基因活动水平很低,因而在这段时期里调查周期的长短对加性效应的检测影响不大;8月2日~8月15日,每天的条件贡献率均 $\geq 90\%$ ,基因活动强度很大,因此,在该阶段调查周期应尽可能短,以1~2天为宜,以免基因活动效应由于积累量过少而无法被检测到;8月16日~9月7日达



到 10%~50%、50%~90%、> 90% 的检测间隔分别从 2、5、4 天迅速上升, 由于达到较高基因活动水平所需的时间逐渐延长, 调查周期也应适当延长。但调查周期的选择并非总是如此。加性 × 环境互作效应显示: 7 月 8 日~7 月 20 日, 检测间隔为 1 天时即可迅速达到 90% 贡献率水平, 7 月 20 日之后逐渐延长。因此, 在某些特定年份(如梅雨季节不明显的年份), 7 月上中旬的调查周期应适当缩短。显性效应与显性 × 环境互作效应贡献率水平的变化与加性效应及加性 × 环境互作效应不同, 因而以杂种优势利用或以遗传选择为主要目的的实验所选用的调查周期不同。棉株平均成铃数各效应达到不同贡献率水平的日期及合适的检测间隔与平均开花数不同。所以调查平均成铃数的实验在各发育阶段选用的调查周期与平均开花数不同。因此, 在选择调查周期时应同时考虑实验目的、实验的环境条件、实验所选用的性状及所处的发育阶段。

### 参考文献

- [1] 周可金等. 不同开花期棉铃主要经济性状变化规律的研究. 棉花学报, 1998, 10(5): 244~248.
- [2] Meredith W R, Yield and fiber-quality potential for second-generation cotton hybrids. Crop. Sci., 1990, 30: 1045~1048.
- [3] 张家付. 棉花不同开花期和结铃部位对铃重、铃期及纤维品质的影响. 西南农学院学报, 1985, 1: 28~36.
- [4] 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. 北京: 中国农业科学出版社, 1992.
- [5] 陈 青, 朱 军, 吴吉祥. 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. 浙江农业大学学报, 1999, 25(2): 155~160.
- [6] 陈柏清, 陈 青, 吴吉祥. 陆地棉(*Gossypium hirsutum* L.)不同铃期和不同铃位成铃数杂种优势的遗传研究. 浙江农业大学学报, 1998, 24(4): 339~343.
- [7] Stewart A D, D M Hunt. In: The genetics basis of development. Blackie, Glasgow and London, 1982, 81~179.
- [8] Atchley W R. Ontogeny, timing of development, and genetic variance-covariance structure. Am. Nat., 1984, 123: 519~540.
- [9] Zhu J. Analysis of Conditional Genetic Effects and Variance Components in Developmental Genetics. Genetics, 1995, 141: 1633~1639.
- [10] Yan J, J Zhu, C He, M Benmoussa, P Wu. Molecular dissection of developmental behavior of plant height in rice (*Oryza sativa* L.). Genetics, 1998, 150: 1257~1265.
- [11] Atchley W R, J Zhu. Developmental Quantitative Genetics, Conditional Epigenetic Variability and Growth in Mice. Genetics, 1997, 147: 765~776.
- [12] 朱 军. 遗传方差和协方差的混合模型估算方法. 生物数学学报. 1992, 7(1): 1~11.
- [13] Jones M A *et al.* Cotton Response to Seasonal Pattern of Flower Removal: I. Yield and Fiber Quality. Crop Sci., 1996, 36: 633~638.
- [14] Jones M A *et al.* Cotton Response to Seasonal Pattern of Flower Removal: II. Growth and Dry Matter Allocation. Crop Sci., 1996, 36: 639~645.

## Genetic Analysis on Flowering and Boll Setting in Upland Cotton (*Gossypium hirsutum* L.)

### III. Genetic Behavior at Different Developing Stages

YE Zi-Hong, ZHU Jun

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

**Abstract:** An additive-dominant genetic model with genotype by environment interaction was employed to analyze the genetic behavior of flowering and fruiting at different development stages, with 2-year data from  $4 \times 4$  diallel crosses. The results of variance analysis indicated that flowering and fruiting behaviors were mainly controlled by dominant effects at early period, but by additive effects later on. Compared with genetic main effects, GE interaction effects played a minor role on the flowering and fruiting behavior. The analysis of covariance between average flower number, boll number at different development stages and total number of bolls showed that there were significant positive dominant correlation and negative or zero additive correlation before August 1st, but having the opposite results afterward. Interaction correlation existed during the whole period. It was found, by further analysis of conditional variances, that different development stages have diverse gene action intensity. The last ten days of July and the first-middle ten days of August had the highest gene action level. Time interval of investigation played a great role on exploring the law of gene action during the flowering and fruiting period; when selecting the time interval of investigation, it is necessary to contemplate the purpose of the experiment, environmental condition, investigating traits and developing period simultaneously.

**Key words:** developing stages; average flower number and boll number; unconditional genetic variances; correlation coefficients; conditional variances

---

Received November 17, 1999; revision received February 25, 2000

Supported by the National Natural Science Foundation of China (No. 39670390)