

陆地棉开花成铃性状的遗传研究 ——开花规律及其影响因素

叶子弘, 朱军

(浙江大学农学系, 浙江杭州 310029)

摘要:对四个陆地棉品种(系)双列杂交试验的两年观察资料进行了棉株开花规律及其影响因素的分析。结果表明,棉株依螺旋模式从下向上、从里到外开花,平均横向开花间隔期为 5.7 d,纵向间隔期为 2.3 d。环境对棉株纵、横开花间隔的影响较大。不同品种(系)类型的开花表现不同,受环境条件的影响也不同,早熟类型材料受环境影响最大,中熟品种次之,晚熟品种相对较稳定。 F_1 植株较其亲本,间隔期随果节位变化或季节推移变动较小,对环境变化较不敏感。

关键词:陆地棉; 开花间隔期; 环境条件; 品种类型; F_1 植株

中图分类号: S562; S339 文献标识码: A

YE Zi-hong, ZHU Jun(Dept. of Agronomy, Zhejiang Univ. Hangzhou 310029, China)

Genetic analysis on flowering and boll setting in upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.): Flowering behavior and its influencing factors. Journal of Zhejiang University (Agric. & Life Sci.), 2001, 27 (1): 62~68

Abstract: a 2-year data from a 4×4 diallel cross was analyzed for flowering behavior and its influencing factors. The results indicated that the cotton set flowers with a spiral model, from below to up, and inside to outside. Environments had rather great effects on average intervals, where the average transverse flowering interval was 5.7 days and the lengthways interval was 2.3 days. Furthermore, different types of genotypes had different flowering behavior. Environment conditions had impacts mostly on early season materials, then the later season ones, and lest on full-season ones. Compared to parents, F_1 was tardier to the environments, and the changing range of flowering interval was smaller.

Key words: upland cotton; flowering interval; environment conditions; cultivars; F_1

长期以来,棉花作为主要纤维作物备受育种学家和遗传学家的重视。Balls^[1]最早研究了棉株形态、生理及与最后产量之间的关系,并依据果枝的发生顺序推论:棉株按螺旋顺序开花。此后,许多学者均证实了这一推论,并认为同一

果枝相邻节位横向开花间隔为 5~9 d,上下相邻果枝同位花之间的纵向开花间隔为 2~3.5 d,距离中心越远,开花现蕾的时间间隔越长^[2~5]。对棉株开花的进一步研究认为群体密度越高,纵、横间隔期越长;鸡脚叶和超鸡脚叶植株比正常叶植株的纵向间隔期小,横向与纵向间隔期的比例大^[6]。棉花由于植株高大,开花期长,其开花现蕾易受环境条件尤其是气候条件的影响。许多研究表明雨量减少,平均温度增

收稿日期: 2000-03-26

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(39670390)

作者简介: 叶子弘(1975-),女,浙江丽水人,博士生,专业方向为数量遗传学

高或光照增强,可缩减开花间隔。棉株现蕾、开花的开始日期及现蕾开花曲线的升降情况则与最低气温有密切关系^[4,5,7]。此外,有研究表明纬度对棉株开花现蕾也有不同程度的影响。但 McClelland^[3]等人认为,因品种、海拔高度、纬度、季节及栽培措施等原因引起的现蕾开花间隔期的变异很小。

近年来,不少研究者发现陆地棉不同铃位成铃习性不同,且与产量性状存在密切的关系。棉株不同铃位棉铃的遗传效应、遗传相关性以及对产量的贡献有显著差异,且因材料而异^[8~11]。因此,很有必要了解棉花不同铃位的开花成铃规律,以便进一步探讨发育阶段与结铃部位之间的关系,为生产实践和理论研究提供依据。

本研究对两年的 4×4 双列杂交试验数据进行分析,以期探明棉花的开花规律及不同因素对棉株开花规律的影响。

1 材料和方法

本研究对四个陆地棉材料(中棉所7号、岱字棉15、GL5、HG-H-12)双列杂交的两年试验资料进行分析^[11]。试验采用完全随机区组设计,三次重复。两行区,宽窄行种植,宽行0.83 m,窄行0.43 m,每行11株,株距0.27 m。两年均于4月23日育苗,5月18日移栽。田间管理与大田相同,并对病虫害进行及时防治。从7月1日~9月7日,在每小区选生长正常的10株棉花进行定点观察,逐日记载小区内各单株不同果枝节位的开花和成铃情况。文中的横向间隔期是指同一果枝相邻节位花之间的开花时间间隔,纵向间隔期是指上下相邻果枝同位花之间的开花时间间隔,开花间隔期则包含纵向和横向开花间隔。

鉴于生产实践中,棉株在18果枝以上、第5节位以外很少开花结铃,对产量的贡献很小,故本试验仅分析1~18果枝的1~5节位的开花成铃情况。统计棉花各果枝节位开花成铃的平均时间,用于度量棉花群体不同果枝节位的开花成铃动态;统计不同品种类型的亲本与 F_1 各果枝节位开花成铃的平均时间和不同年份内

开花成铃的平均时间,用于分析不同因素对棉花开花成铃动态的影响。然后分别计算它们在同一果枝相邻节位之间的横向开花间隔及上下相邻果枝同位花之间的纵向开花间隔。

2 结果和分析

2.1 棉株开花规律分析

2.1.1 不同果枝节位纵、横开花间隔期分析

根据 4×4 双列杂交两年的数据,以各果枝节位的平均开花日期绘制不同果枝节位开花日期图(图1),图中黑体的阿拉伯数字表示果枝在主干上的位置。四个品种(系)及其杂交组合不同果枝节位两年的平均纵向和横向开花间隔天数见表1。

由图1可见,棉株从第一果枝第一节位($7/9 \pm 0.5$)开始朝顶端呈螺旋状开花,横向的平均开花间隔期为5.7 d,纵向的平均间隔期为2.3 d。棉花的蕾铃按由下而上、由内而外的顺序形成,不同部位的花由于出现的时间和所在的部位不同,所遇环境条件不同,养分供应存在差异,因此,开花间隔期会有一些的差异。从表1可见,棉株7月9日开始从第一果枝第一节位开花,第一节位的纵向间隔期除第二果枝外均在2~3 d之间变动。各果枝第3、4、5节位的横向间隔期随着果枝位置的升高有逐渐缩短的趋势,各节位分别从第一果枝的(8.1 ± 0.0)d、(7.3 ± 0.5)d、(4.0 ± 0.0)d缩减到第18果枝的(4.3 ± 1.1)d、(2.8 ± 1.5)d、(3.4 ± 2.1)d。各果枝第2节位的横向间隔期变动范围相对较小,大部分在5~7 d的范围内变动,未呈现出一致的缩减趋势。随着节位从内向外的推移,大部分果枝的横向间隔期呈现出逐渐缩短的趋势,如第1果枝从第2节位的(6.2 ± 0.2)d变化到第5节位的(4.0 ± 0.0)d;第9果枝从第2节位的(6.3 ± 1.1)d变化到第5节位的(4.7 ± 1.2)d;第18果枝从第2节位的(7.3 ± 0.2)d变化到第5节位的(3.4 ± 2.1)d。若以第一果枝第一节位为中心,离中心越远棉株开花的横向间隔期越短,纵向间隔期较平稳(表中仅列出第一节位的纵向间隔期)。

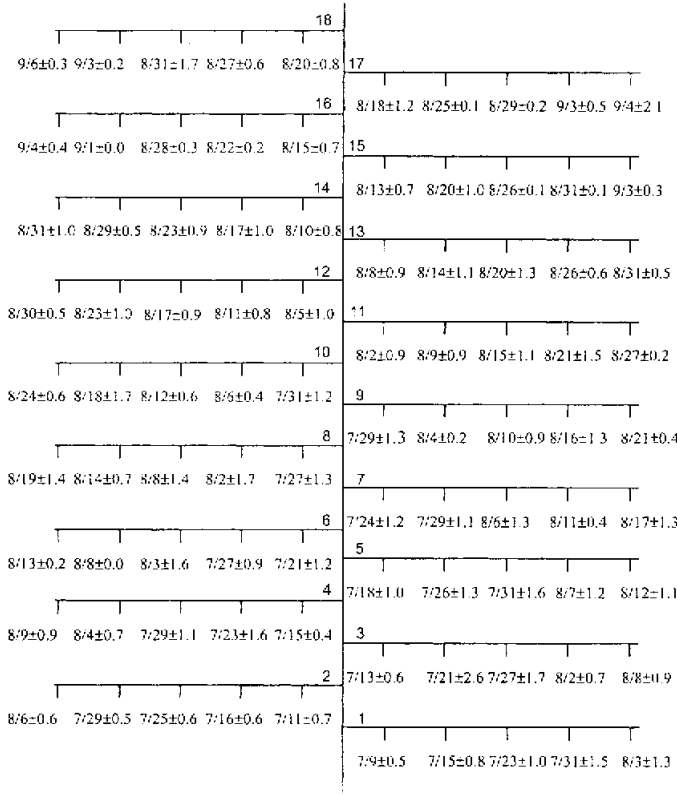


图 1 棉花亲本和 F₁ 不同果枝节位的平均开花日期(月/日±天)

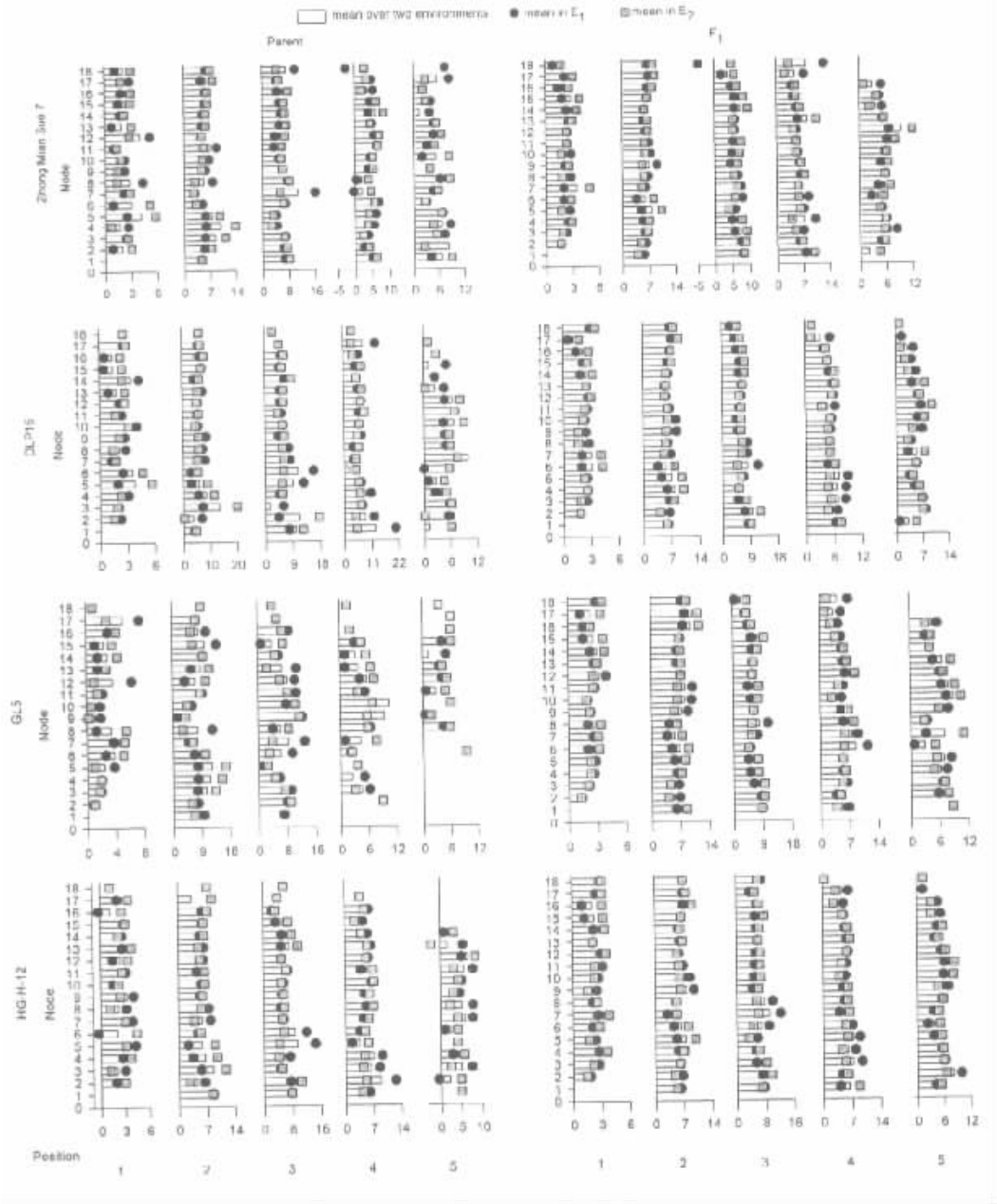
Fig. 1 Average flowering date at different boll-setting sites of parents and F₁

表 1 四个品种(系)及其杂交组合不同果枝节位两年的平均纵向和横向开花间隔天数

Table 1 Average transverse flowering interval and lengthways interval at different boll-setting sites of four varieties (lines) and their hybrid cross

果枝	节 位					果枝	节 位				
	1	2	3	4	5		1	2	3	4	5
18	2.2±0.5	7.3±0.2	4.3±1.1	2.8±1.5	3.4±2.1	9	2.2±0.0	6.3±1.1	6.4±0.8	6.1±0.4	4.7±1.2
17	2.7±0.5	7.0±1.2	4.5±0.2	4.8±0.8	3.1±1.6	8	2.5±0.1	6.1±0.5	6.9±0.4	5.4±0.6	5.2±0.6
16	2.1±0.1	7.5±0.5	5.6±0.1	3.7±0.3	3.2±0.4	7	3.1±0.1	5.3±0.1	7.6±0.2	5.0±0.9	6.3±0.7
15	2.4±0.1	7.0±0.4	6.0±0.9	4.7±0.0	3.6±0.3	6	2.9±0.2	5.8±0.4	7.4±0.7	5.3±1.6	4.2±0.2
14	2.8±0.1	6.4±0.2	6.5±0.1	5.3±0.4	2.8±1.5	5	2.9±0.6	7.6±0.3	5.7±0.3	5.7±0.9	4.8±0.3
13	2.4±0.1	6.4±0.2	6.2±0.2	5.9±0.6	4.4±1.1	4	2.5±0.2	8.0±1.2	5.4±0.5	6.0±0.4	5.3±0.5
12	3.0±0.1	6.0±0.2	5.9±0.1	6.0±0.1	6.4±0.5	3	2.1±0.1	8.3±2.0	6.2±0.9	5.9±0.6	6.2±0.5
11	2.3±0.3	6.8±0.0	6.2±0.2	5.5±0.4	6.2±1.4	2	1.7±0.1	5.4±0.1	8.7±0.0	6.3±0.9	6.1±0.8
10	2.2±0.0	6.4±0.9	6.1±0.2	6.0±1.1	6.4±0.8	1	7:9±0.5	7:15±0.8	7:23±1.0	7:31±1.5	8:3±1.3

注:表中第 1 果枝第 1 节位为开花日期(月/日±天),其余各果枝第 1 节位为纵向开花间隔天数,其它节位为横向间隔天数。



(各果枝第 1 节位均为纵向间隔天数, 其它各果枝节位均为横向间隔天数)

图 2 四种类型亲本(中 7、岱 15、GL5、HG-H-12)及其 F₁ 不同果枝节位的横向和纵向平均间隔天数

Fig. 2 Average transverse flowering interval and lengthways interval at different boll-setting sites of four parents (Zhong 7, Del15, GL5, HG-H-12) and their F₁. It is the lengthways interval for the first position of each branch, while the transverse interval for all the other position.

2.2 影响不同果枝节位开花规律的若干因素

大部分检测不同果枝节位开花间隔期的试验以一个或多个品种材料为基础,未进行多年多点试验及亲本与 F_1 之间的比较.本试验选用四个具有一定代表性的品种(系)(GL5、中棉所7、岱字棉15及HG-H-12)进行两年的双列杂交试验,并对四个品种(系)及各杂交组合进行分析.以不同品种类型、不同环境条件及亲本与 F_1 棉株的开花间隔期作柱状图,结果见图2.

2.2.1 不同品种类型的开花表现

从图2可见,四个品种(系)第一节位的纵向开花间隔和第二节位的横向开花间隔,在1~7果枝处均出现一个或大或小的“腰鼓”状变化趋势,即从第一果枝开始逐渐变长,至4、5果枝达到最大,随后逐渐缩短至第7果枝.以GL5变化幅度最大,中7次之,HG-H-12最小.这主要是因为棉株从第一果枝第一节位开花至第7果枝第二节位的时期恰好为棉株初花期.这段时间里,棉株营养生长和生殖生长同时并进,光合产物除输送给生殖器官,还供应自身营养生长的需要.但此时棉株的营养体较小,光合产物供应有限,当某个果枝节位开花,其后节位的开花在营养分配上必将受到牵制,营养积累速度的减慢将使开花速率受影响.初花后,随着营养体的逐渐增大,光合能力也随之增强,开花准备的时间会较初花期缩短.所以在这一段果枝节位出现“腰鼓”状的动态变化是棉株营养生长与生殖生长相互竞争的结果.

棉花不同类型的品种,由于原产地和习性不同,因而对环境条件的要求和适应能力也不同,即使在同一自然条件和栽培管理情况下也有差异.比较四个品种(系),GL5第二节位的横向间隔期继1至7果枝之后,从第8果枝开始逐渐增长,到11、12果枝达最大,之后又逐渐缩短.第三、四节位的横向开花间隔期也出现类似的“腰鼓”状变化趋势,但出现的果枝部位较第二节位下移了两节,如:最长间隔期的果枝部位从4、5及11和12果枝下移至2、3及9和10果枝.四个品种(系)中,GL5的间隔期波动最大,许多果枝在第4、5节位上没有开花结铃.中棉所7号第二节位开花间隔从第8果枝开始逐渐延长至11果枝后保持稳定,中下部果枝3、4

节位也有类似的“腰鼓”状变化,但越到外围变化幅度越小.与GL5相比,中7间隔期波动较小,多数果枝在第4、5节位有开花结铃.岱15虽然与GL5及中7一样,1~7果枝第1、2节位的纵向开花间隔和横向开花间隔出现“腰鼓”状变化趋势,但变化幅度较小,且越到外围(3至5节位)和越到上部(8至18果枝),变化幅度越小.比较四个品种(系),岱15在第5节位的开花结铃最整齐;除顶部部分果枝外,其余各果枝均有开花结铃,且开花间隔期较一致.HG-H-12的开花间隔期除在1~7果枝的第1、2节位有较小幅度的变化外,该材料在整个生长季中均保持较稳定的纵向和横向间隔期.

出现上述现象的根本原因在于这四种材料的不同熟性.GL5为早熟材料,开花结铃早,生育期较短.在正常情况下,GL5的产量多集中于前中期.在本试验中,当棉株营养体充分生长,准备进入盛花期时(即出现1至7果枝“腰鼓”现象后),遇到不利的环境条件,导致中下部内围大量落花落蕾及烂铃,使得开花成铃速率降低(间隔期在8至11、12果枝逐渐延长).至生长后期,气候逐渐适合于棉株的生殖生长,棉株的无限生长习性较强的自我调节能力,使开花成铃速率增加,开花间隔期缩短(从12果枝开始逐渐缩短).中7和岱15分别为中熟和晚熟品种,开花成铃迟于早熟类型,生育期也较早熟类型长,因此,不利于早期开花成铃的环境条件对其的影响要小于GL5.中7的熟性又略早于岱15,因而该品种在8~12果枝又出现一个小的“腰鼓”状变化趋势.HG-H-12的生长习性比较特殊,它在整个花铃期中均匀地开花结铃,因而它的“腰鼓”变幅较小,各果枝节位的开花间隔在整个生长季节中均较平稳.

2.2.2 F_1 植株的开花表现

对4个亲本的杂交后代 F_1 的平均表现作柱状图,列于其对应亲本的右侧(图2).纵观全图, F_1 植株开花间隔期的整体变化趋势比相应亲本稳定,“腰鼓”现象出现次数及变化幅度比亲本少且小.相对于亲本各果枝第5节位部分开花结铃间隔期表现较凌乱的情况, F_1 在第5节位开花整齐,间隔期变化较一致,且四个品种类型 F_1 在这一节位均出现两次较大幅度的“腰鼓”状变化趋势,中

下部内围的开花间隔期短于亲本,说明 F_1 植株较亲本早熟. 同时, F_1 随年际间环境条件的变化较小,对环境的敏感度低于亲本. 环境条件引起 F_1 植株的平均纵向间隔期的差异范围为 2.3~2.6 d,平均横向间隔期的差异范围为 4.7~4.6 d;亲本植株的间隔期差异范围分别为 4.0~4.0 d 和 7.9~9.5 d. 这是由于 F_1 为杂交一代,结合了双亲的某些特性,具有一定的杂种优势,对不良气候条件的抗性及其自我调节能力较亲本强.

2.2.3 棉株在不同环境条件下的开花表现

图 2 中以实心圆点和正方形分别表示亲本和 F_1 在两年环境条件下的开花表现. 从图中可看出不同环境条件对开花的影响突出表现在第 1、2 节位 1 至 7 果枝的“腰鼓”状变化处,其中一年的间隔期较短,低于平均间隔期,且该年亲本棉株到 16、17 果枝就基本停止开花,尤其是 GL5. 这说明该年营养体长势良好,开花结铃的前期准备充分,早期开花速率较高,开花结铃较集中. 而在另一年,1 至 7 果枝的 1、2 节位间隔期较长,高于平均间隔期,亲本棉株直到 20 果枝仍有部分果枝节位开花结铃(图 2 仅标到 18 果枝). 这可能是由于该年早期多雨等特殊的气候原因使中下部落花落蕾增加,开花速率减慢. 环境条件对亲本的影响要大于 F_1 之故. 年际间环境条件的差异对不同品种类型的影响不同,以 GL5 的影响为最大.

3 讨 论

Bailey 和 Trought^[12]指出主干或果枝每一节间的原始细胞数目基本一致,每个细胞仅能在某一固定期内伸长. 根据 Bailey 和 Trought 的这一说法,作者认为棉株纵、横向开花间隔之所以有一定长短,是因为在某特定时期或果节位,各种因素作用的结果使棉株产生相等数目的原始细胞,而每个原始细胞伸长到特定长度所需的时间不同. 不同品种(系)由于属于不同的生态类型, F_1 植株由于杂种优势等因素的作用,不同年份由于气候条件和栽培水平等的差异,使得棉株纵、横向开花间隔期因品种类型、世代和环境而产生差异. 但若无其它因子干扰,

棉株的纵、横向开花间隔期应固定在某个特定天数左右,间隔天数 = 节间的原始细胞数目 × 每一细胞伸长到特定长度所需的时间.

早期曾有学者提出引起不同果枝节位开花现蕾间隔期差异的根本原因在于季节的早晚,并比较了发生于同一时段里而位于不同果枝节位花蕾的现蕾间隔期,发现下部果枝第 4、5 花蕾与上部第 1、2 花蕾的现蕾间隔期相等. 本试验中也有类似现象. 以 8 月 8 日开花为例,8 月 8 日这天分别在第 3 果枝第 5 节位、第 6 果枝第 4 节位、第 8 果枝第 3 节位及第 13 果枝第 2 节位上开花,这四朵花与其同一果枝相邻节位花之间的间隔期分别为 (6.2 ± 0.5) d、 (5.3 ± 1.6) d、 (6.9 ± 0.4) d 和 (6.4 ± 0.2) d. 进一步的方差分析表明,虽然不同果枝节位在相同发育阶段内发生的花具有接近或相同的开花间隔期,但它们具有不同的遗传机制,各遗传效应分量在不同部位的作用不同. 第 3 果枝第 5 节位横向开花间隔期 $V_A = 7.99$ 、 $V_D = 12.39$ 、 $V_{DE} = 13.92$ 和 $V_{AE} = 30.99$,第 6 果枝第 4 节位 $V_A = 0.00$ 、 $V_D = 10.15$ 、 $V_{AE} = 17.60$ 和 $V_{DE} = 51.22$,第 8 果枝第 3 节位除显性 × 环境互作 ($V_{DE} = 8.75$) 外其余均为 0.00,第 13 果枝第 2 节位 $V_A = 0.24$ 、 $V_D = 0.46$ 、 $V_{AE} = 1.94$ 和 $V_{DE} = 0$. 由此可见,棉株某个部位上发生的花虽然同时受当时特定发育阶段的生理条件及温度、光照强度和通风透光性等因素的作用,但引起不同果枝节位开花间隔期遗传变异的主要原因是该果枝节位所处小环境的影响,尤其同一果枝该节位之前的其它节位开花结铃情况(它们之间多呈负相关关系)的影响.

早期的多数报道认为离中心越远棉株的开花间隔期越长,本研究结果与其有差异. 原因可能是:梅雨、干旱、秋雨是影响棉花生产的三个主要自然和季节因素^[13]. 浙江地处中纬度沿海地区,受季风气候的影响棉花生长前期常遇梅雨和台风,雨水丰富,光照不足,使棉花中下部内围大量落花落蕾并烂铃,至后期天气转晴,雨水减少,光照增强,逐渐适合棉株开花结铃,从而使棉株的开花速率增快,开花间隔期缩短. 陈青等^[14]的研究表明,单株成铃数在花铃前期以基因与环境互作效应为主;花铃中期互作效应

有所下降;到后期又明显上升。朱军等^[11]认为环境是影响棉株中上部果枝开花的主要因素。这说明环境对棉株的开花成铃有较大的影响。但根本原因是棉株本身的生理作用。棉花具有无限生长习性和较强的自我调节能力,当前期落花落蕾及烂铃严重时,若后期气候条件适宜、栽培措施得当,棉株会通过中后期的开花成铃进行补偿和调节。因此在浙江省要获得棉花高产,应注意早期稳长,培育健壮植株,重视伏桃和秋桃,重施花铃肥,补施长铃肥,适时推迟打顶时间,使利于增枝增节增桃。此外,引起开花间隔期随着果节位的远离中心或季节的推迟而变短的另一个可能原因是:本试验为具有一定植株密度的大田试验,棉株下部内围有一定程度的遮光,通风透气性差,光合作用弱,中上部外围叶片能接受较大的太阳幅射,光合作用强。从而上、中、下部及内外围之间光合产物制造强度有差异,同时又受棉花营养物质就近输送原则的限制,使棉株的开花间隔期随果枝位置的升高和节位的向外推移而逐渐缩短。Kerby和Buxton^[6]认为鸡脚叶、超鸡脚叶常与早熟性相关联,就是因为下部阳光辐射渗透强,光合作用强,使开花间隔期缩短的缘故。王纓和陈汉经^[5]曾报导引起棉株第一圆锥体的蕾铃脱落率高于第二圆锥体的主要原因在于第一圆锥体的位置较低、光照较弱、温差较大。

参考文献 References:

- [1] Balls W L. Development and properties of raw cotton. *A. and C* [M]. London: Black Ltd, 1915.
- [2] Harland S C. The shedding of flower-buds in cotton [J]. *West Indian Bull*, 1917, 16: 255.
- [3] McClelland C K, Neely J W. The order, rate and regularity of blooming in the plant [J]. *J Agric Res*, 1931, 42(11): 751-762.
- [4] GUO Xin-xian(过兴先). The reproductive growth of American cotton and its relation with climate [J]. *Journal of the Agricultural Association of China*(中华农学会志), 1945, 6, 180. (in Chinese).
- [5] WANG Ying, CHEN Han-jing(王纓, 陈汉经). The study of the growth and development of cotton buds and bolls [J]. *Acta Agronomic Sinica* (作物学报), 1962, 1(2): 137-148. (in Chinese).
- [6] Kerby T A, Buxton D R. Effect of leaf shape and plant population on rate of fruiting position appearance in cotton [J]. *Agronomy Journal*, 1978, 70(4): 535-583.
- [7] Hesketh J D. Simulation of growth and yield in cotton: ii environmental control of morphogenesis [J]. *Crop Sci*, 1972, 12: 436-439.
- [8] Jenkins J N, McCarty Jr., Parrott W L. Fruiting efficiency in cotton; boll size and boll set percentage [J]. *Crop Sci*, 1990b, 30: 857-860.
- [9] Jenkins J N, McCarty Jr, Parrott W L. Effectiveness of fruiting sites in cotton; yield [J]. *Crop Sci*, 1990a, 30: 365-369.
- [10] LIU An-yu, WANG Xiu-shan(刘安郁, 王修山). The study of correlation between different generations for economic traits of bolls at different sites [J]. *China Cotton*(中国棉花), 1991, 18(5): 20-21. (in Chinese).
- [11] ZHU Jun, JI Dao-fan, XU Fu-hua(朱军, 季道藩, 许馥华). Genetic analysis for flowering and fruiting of different sites on cotton plant [J]. *Acta Gossypii Sinica* (棉花学报), 1993, 5(1): 25-32. (in Chinese).
- [12] Bailey H A, Trought T. Growth, bud-shedding and flower production in egyptian cotton [J]. *Ministry of Agric Egypt Tech Bull*, 1926, 65.
- [13] GAO Shi-xiu(高士秀). The influence of climate on the yield of cotton [J]. *Meteorological Monthly* (气象), 1980, 1: 31-32. (in Chinese).
- [14] CHEN Qing, ZHU Jun, WU Ji-xiang(陈青, 朱军, 吴吉祥). Developmental analysis of boll number and seed cotton yield per plant at different fruiting stages in upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.) [J]. *Acta Agriculturae Universitatis Zhejiangensis* (浙江农业大学学报), 1999, 25(2): 155-160. (in Chinese).

(责任编辑 邓君奇)