

棉花学报

Mianhua Xuebao
Cotton Science

ISSN 1002—7807 CN41—1163/S
2001年, 第13卷, 第6期, 11月15日

目 次

· 研究与进展 ·

- (323) 陆地棉种子物理性状的发育遗传研究..... 叶子弘, 卢正中, 朱 军
- (330) 生长素和细胞分裂素对棉花幼苗根系顶端优势的调控作用..... 段留生, 张 一, 何钟佩, 等
- (334) 棉花 ms_5ms_6 核雄性不育花药中碳水化合物和游离氨基酸的变化..... 宋宪亮, 孙学振, 刘英欣
- (337) 双价基因(Bt + CpTI)抗虫棉对棉铃虫的杀虫活性及抑制生长作用
..... 芮昌辉, 范贤林, 郭三堆, 等
- (342) 转 Bt + CpTI 双价基因抗虫棉棉铃虫抗性的遗传分析..... 袁小玲, 唐灿明, 张天真
- (346) 新疆棉花黄萎菌不同致病类型的 RAPD 指纹分析..... 田新莉, 李 晖, 赵宗胜, 等
- (351) 转基因抗虫棉抗虫性状的遗传研究..... 肖松华, 刘剑光, 狄佳春, 等
- (356) 施肥和化控对高产棉田叶源活性和棉铃发育的调节..... 周桂生, 陈德华, 吴云康
- (361) 策勒高产棉实验区两种棉花叶片不同生育期气体交换特征的比较
..... 邓 雄, 李小明, 曾凡江, 等
- (367) 棉铃虫寄主潜在适合度表达的影响因素研究..... 柏立新, 孙以文, 孙洪武
- (372) 不同种植模式下棉花品种蒸腾速率和根系分布研究..... 严昌荣, 李亚兵, 林而达, 等

· 专题与述评 ·

- (378) 20年来我国自育棉花品种纤维品质分析..... 杨伟华, 项时康, 唐淑荣, 等
- (383) 2001年第13卷《棉花学报》总目次索引



陆地棉种子物理性状的发育遗传研究

叶子弘, 卢正中, 朱 军

(浙江大学农学系, 浙江 杭州 310029)

摘要:应用包含基因型×环境互作的二倍体种子遗传模型及非条件和条件的分析方法对子指、仁指、种仁率及种子容重的双列杂交两年数据进行发育遗传研究。结果表明,4个性状在各个时期均存在显著的直接、细胞质和母体方差,并以母体方差较大。条件遗传分析发现,在某些无法检测到非条件遗传方差的时期存在显著水平的条件方差。同一性状不同时期的相关分析表明,子指、仁指和种仁率在大部分时期存在显著的母体加性和母体显性相关。但种子容重各个发育阶段之间的母体相关系数几乎均为零。成对性状之间的相关研究表明:种子容重和其它三个性状之间的大部分相关系数不显著;各成对性状在各时期存在显著的母体加性相关;性状间的相关程度及相关性质随着发育进程的改变而呈动态变化;性状最终时刻的相关表现无法完全体现在整个发育过程中的动态变化。

关键词:种子;物理性状;非条件和条件方差;相关系数

中图分类号:S562.032 **文献标识码:**A

文章编号:1002-7807(2001)06-0323-07

Genetic Analysis for Developmental Behavior of Some Seed Physical Traits in Upland Cotton (*Gossypium hirsutum* L.)

YE Zi-hong, LU Zheng-zhong, ZHU Jun
(Department of Agronomy, Zhejiang University, Hangzhou 310029, China)

Abstract: Analysis of genetic main effects and GE interaction effects for seed index (SID), kernel index (KID), kernel percentage (KP) and seed density (SDN) of Upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.) were conducted for 2-yr diallel cross data by using a diploid seed genetic model

收稿日期:2001-02-22;感谢 刘鹏渊博士、楼向阳博士及部分本科生对本实验数据收集整理过程中的协助。

基金项目:国家自然科学基金(39670390)

作者简介:叶子弘(1975-),女,博士研究生。

zhye@zju.edu.cn

with genotype×environment interaction. Analysis approaches of unconditional and conditional variance and correlation were employed to evaluate developmental behavior of cottonseed. The results indicated that significant variance due to direct, cytoplasm, and maternal were detected for four seed physical traits at four stages. Among them, genetic effects of maternal were relatively large. Significant conditional variances were found at some stages while no unconditional ones being detected. Correlation analysis between same trait at different stages indicated that there existed significant coefficients due to maternal additive and dominant effects for SID, KID, and KP at most stages. While for SDN, nearly every maternal coefficient was zero. The analysis of correlation between different pair of traits showed that most coefficients of SDN and other three traits were not significant from zero. Furthermore, it was remarkable that coefficients due to maternal additive were observed for every pair of traits at most stages. Not only the degree of the correlation between different pair of traits but also the direction of the correlation was changeable at different stages. The correlation results of final traits could not fully indicate the dynamic procedure during the whole developmental period.

Key words: seed physical trait; unconditional and conditional variance; correlation coefficient

提高棉花种子的品质是棉花育种的重要任务之一。早期的许多研究表明种子物理性状和品质性状之间存在显著相关^[1-2],种子物理性状的表现将影响种子活力、发芽及种子的储藏^[3-5]。作物种子的发育和成熟是依赖于母体植株提供的营养来完成的,因此种子数量性状可能会同时受到种子核基因和母体植株核基因的影响。细胞质基因也可能通过控制叶绿体或线粒体的合成来影响种子性状的表现^[6]。水稻^[7,8]、油菜^[9]、大麦^[10]、大豆^[11]等作物的种子性状都不同程度的存在着直接效

应、母体效应和细胞质效应。吴吉祥等^[12]、Kohel^[13]和 Dani 等^[14]发现棉花子指受到母体效应的影响。王国建^[1]对棉子数量性状的研究也表明,上述三套遗传体系在棉子的形态和营养品质性状中普遍存在。

陆地棉种子从受精卵开始发育到成熟需要50~60天时间,期间可能涉及到很多微效基因的分阶段表达,性状在不同发育阶段所受到的遗传效应可能存在着差异。因此很有必要对棉子的物理性状进行发育遗传研究,它将有助于确定性状改良的最适宜发育时期,同时可深入理解各物理性状不同发育阶段之间的相关变化,而有关这方面的内容在国内外报道较少。本文将利用朱军提出的包括种子直接效应、母体效应和细胞质效应三套遗传体系的二倍体种子模型,以及估算遗传方差和遗传相关系数的统计分析方法,从发育数量遗传角度研究棉子的物理性状(子指、仁指、种仁率、种子容重)的遗传规律,为棉子品质育种提供更详细的遗传信息。

1 材料和方法

1.1 实验材料和田间实验

研究对三个品种(中棉所12、13及徐州184)和5个材料(1106、1109、1117、1076、1065)1993年和1994年的双列杂交实验资料进行分析。两年实验均包括所有的亲本、 F_1 、 RF_1 (反交)及35个 F_2 。实验在浙江大学华家池校区实验农场中进行,采用完全随机区组设计,两次重复,小区面积 $1.33 \times 5m^2$,每小区种植26株。常规栽培管理。7月17日至8月6日进行人工授粉杂交或自交,得到 P_1 、 P_2 、 $F_1(P_1 \times P_2)$ 、 $RF_1(P_2 \times P_1)$ 和 F_2 世代。以小区为单位采收开花后20d、30d、40d和50d的棉铃,在 $105^\circ C$ 杀青10min后于 $50^\circ C$ 下烘干待用。子棉轧花、脱绒后,发育20d的材料每份样品选取180粒,发育30、40、50d的材料每份样品选取120粒正常的种子用于分析(个别种子量较少的材料除外)。用常规方法测定子指(g)、仁指(g)、种仁率、种子容重($g \cdot ml^{-1}$)。

1.2 统计分析

采用朱军提出的包括基因型 \times 环境互作的二倍体种子遗传模型和非条件及条件的统计分析方法^[6,15-18]分析发育过程中性状的遗传特性及成对性状之间的关系。用MINQUE法无偏地估算性状的各项遗传效应在不同发育时期的非条件和条件的遗传方差(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} ,直接加性环境互作方差 V_{AE} ,直接显性

环境互作方差 V_{DE} ,细胞质环境互作方差 V_{CE} ,母体加性环境互作方差 V_{AmE} ,母体显性环境互作方差 V_{DmE} ,剩余方差)。估算同一性状不同发育阶段之间以及成对性状之间在发育过程中的遗传相关系数(直接加性相关 r_A ,直接显性相关 r_D ,细胞质相关 r_C ,母体加性相关 r_{Am} 和母体显性相关 r_{Dm} ,直接加性环境互作相关 r_{AE} ,直接显性环境互作相关 r_{DE} ,细胞质环境互作相关 r_{CE} ,母体加性环境互作相关 r_{AmE} 和母体显性环境互作相关 r_{DmE})。用Jackknife重复抽样技术计算各估计值的标准误,并用t-测验进行显著性检验。

2 结果与分析

2.1 方差分析

表1给出了子指、仁指、种仁率及种子容重的各项非条件方差和条件方差分量(仅给出达到显著水平的数值)。虽然20d时各种子物理性状的条件遗传效应度量了从初始时刻到20d时基因表达的净效应,但由于度量起始点是初始时刻,所以它们在数值上等于20d时的累加遗传效应。因此,表1未列出各种子物理性状20d时的条件方差分量值。子指、仁指及种仁率在四个时期的剩余方差均较小,这表明它们主要受遗传效应的控制。而种子容重在四个时期的环境效应不容忽视。说明通过改善栽培措施控制某些环境条件是提高种子容重的重要途径之一。四个性状在各时期均检测到极显著的直接、细胞质和母体方差,说明它们均同时受三套遗传体系的控制。但各效应中,母体效应所占的比重较大。因此,要改善这四个种子物理性状进行母体植株的选择将比筛选单粒种子更有效。

比较非条件和条件方差发现,在某些时期虽然存在显著的非条件方差,却检测不到由新基因表达引起的遗传效应。比如子指和仁指:正是早期存在的显著的加性效应累加的结果使在第四个时期里检测到显著的非条件加性方差(V_A)。但对于某些遗传效应在某些时期,虽然存在显著的额外遗传效应,由于各时期的新基因表达效应的累加未达到一定水平,所以无法检测到显著非条件遗传效应。同时也表明,在非条件分析方法尚无法检测到显著水平的累积效应时,新基因已经开始表达。如,子指的加性效应在第二个时期;仁指的母体显性环境互作效应在第三个时期;种仁率的加性效应在第二时期及母体加性环境互作效应在最后两个时期;种子容重的细胞质效应在第四时期、母体显性效应在第二时期及母体加性环境互作效应在第三个时期。这与早期的研究结果比较一致^[18-20];控制发育数量性状的不同基因在不同发

育时期并不是以相同的表达方式作用的。

表1 种子物理性状不同时期的非条件和条件方差分析

Table 1 Unconditional and conditional variance analysis for different seed physical traits at four stages

参数	20d	30d	40d	50d	30d 20d	40d 30d	50d 40d
子指($\times 10^{-1}$)							
V_A	1.43**	—	4.49**	4.28**	1.95**	4.01**	—
V_D	0.25**	0.63**	1.30**	—	0.63**	1.09**	—
V_{Am}	0.56**	3.11**	9.13**	3.71**	2.78**	7.50**	3.25**
V_{Dm}	0.38**	2.34**	4.67**	3.41**	2.18**	3.92**	3.42**
V_{AE}	—	2.83**	—	—	2.78**	—	—
V_{DE}	—	—	—	1.97**	—	—	1.55**
V_{CE}	1.42**	7.83**	6.73**	—	6.70**	9.62**	—
V_{AmE}	—	—	—	4.05**	—	—	3.65**
V_{DmE}	—	4.82**	—	—	4.60**	—	—
V_e	1.73**	2.05**	7.64**	4.94**	2.03**	7.39**	4.96**
仁指($\times 10^{-1}$)							
V_A	0.28**	—	3.09**	2.57**	—	3.08**	—
V_D	0.10**	0.34**	0.80**	—	0.28**	0.88**	—
V_{Am}	0.14**	2.07**	5.90**	2.85**	1.76**	7.42**	2.84**
V_{Dm}	0.16**	1.12**	2.94**	2.37**	0.93**	2.08**	2.33**
V_{AE}	—	1.91**	—	—	1.77**	—	—
V_{DE}	—	—	—	1.36**	—	—	0.84**
V_{CE}	0.60**	3.29**	3.95**	1.58**	2.88**	5.27**	2.14**
V_{AmE}	—	—	—	2.33**	—	—	2.10**
V_{DmE}	—	3.57**	—	—	3.47**	2.81**	—
V_e	0.64**	1.48**	4.77**	2.93**	1.41**	4.65**	2.98**
种仁率($\times 10^{-4}$)							
V_A	8.54**	—	5.51**	3.29**	7.44**	5.23**	2.91**
V_D	3.12**	1.05**	—	—	1.12**	—	—
V_{Am}	7.78**	10.85**	9.07**	5.94**	11.41**	12.76**	25.76**
V_{Dm}	2.29**	—	—	4.14**	—	—	6.53**
V_{AE}	—	7.11**	—	—	6.13**	—	—
V_{DE}	—	—	2.67**	2.46**	—	2.68**	2.24**
V_{CE}	18.56**	—	—	6.15**	—	—	7.24**
V_{AmE}	—	—	—	—	—	14.01**	3.09**
V_{DmE}	—	20.04**	15.11**	—	19.44**	19.03**	—
V_e	14.21**	7.09**	5.47**	4.40**	6.28**	5.62**	4.43**
种子容重($\times 10^{-3}$)							
V_A	—	4.33**	—	—	5.86**	—	—
V_D	3.86**	3.23**	—	1.16**	3.28**	—	1.17**
V_C	10.59**	8.85**	—	—	7.17**	—	1.90**
V_{Am}	—	—	3.42**	1.99**	—	5.99**	2.35**
V_{Dm}	—	—	—	—	3.99**	—	—
V_{CE}	—	8.72**	—	—	7.96**	—	—
V_{AmE}	—	—	—	2.69**	—	4.27**	2.77**
V_e	143.69*	28.75*	21.22*	10.81**	28.98*	18.07*	11.01**

30d|20d 表示给定 20d 的表现型值时,30d 时的条件表现;其余类推;**表示 0.01 水平显著。

2.2 相关分析

基因连锁或一因多效等原因导致了不同性状之间的遗传相关性;同样的原因也会导致不同性状之间基因效应的相关性。如果不同发育时期控制某一性状的基因效应发生改变,那么基因效应之间的相关性也就相应地变化。了解同一性状不同时期之间以及不同性状之间的遗传相关和基因效应相关对于性状的直接或间接选择及多个性状的同步改良具有重要意义。

2.2.1 同一性状不同时期遗传相关分析 各性

状在不同发育时期之间的遗传相关结果(表 2,表中仅列出达到显著水平的数值)。纵观表 2,不难发现棉子物理性状在不同时期之间的遗传相关性存在显著差异。这表明控制各性状早期表现的遗传效应并不总是以相同的方式调节后期的表现,而且控制同一性状不同时期遗传表现的基因效应也存在一定的差异。子指、仁指及种仁率的母体加性和显性效应在多数时期存在显著相关。因此,在早期对母体植株进行筛选将会对这三个性状的后期表现产生影响。而种子容重在大部分时期不存

在母体遗传相关(除第三和第四时期之间)。因此,较之子指、仁指和种仁率,期望在早期通过筛选母体植株来改善种子容重的后期表现比较困难。各性状的直接加性和直接显性相关仅在少数时期之间存在显著性,说明种子发育早期起作用的种子自身的遗传效应对后期发育的影响较小,且与影响种子后期发育的基因表达效应相互独立(除少数显著的时期外)。4个性状中,只有种子容重在第一和第二时期之间检测到显著的 r_C ,而其它3

个性状在部分时期存在显著的 r_{CE} 。这表明母体植株所进行的光合作用在种子不同的发育阶段对种子发育的作用不同,这可能是由于处于不同发育阶段的种子对光合产物的要求不同所导致。但显著的细胞质×环境互作相关表明,在特定环境条件下,母体植株早期的光合作用对后期的光合作用具有影响,从而影响子指、仁指和种仁率的遗传表现。

表2 种子物理性状不同时期之间的相关系数

Table 2 Correlation coefficients between seed physical traits themselves at different stages

性状	参数	20d			30d		40d
		30d	40d	50d	40d	50d	50d
子指	r_A	—	0.28**	0.20**	—	—	—
	r_D	0.10*	0.18**	—	—	—	—
	r_{Am}	0.35**	0.40**	0.40**	0.33**	0.19**	0.49**
	r_{Dm}	0.42**	0.26**	—	0.28**	—	0.17**
	r_{CE}	0.13**	—	—	0.26**	—	—
仁指	r_A	—	—	0.26**	—	—	0.35**
	r_D	0.19**	—	—	—	—	—
	r_{Am}	0.38**	—	0.27**	0.25**	—	0.55**
	r_{Dm}	0.34**	0.12*	0.10 ⁺	0.24**	0.24**	0.15**
	r_{CE}	0.26**	-0.14**	0.21**	0.17**	-0.22**	0.04
种仁率	r_A	—	-0.18**	—	—	—	—
	r_{Am}	0.25**	-0.21**	-0.14**	0.14**	—	0.28**
	r_{Dm}	—	—	0.36**	—	—	0.50**
	r_{DE}	—	—	—	—	—	0.25**
	r_{CE}	—	—	0.11*	—	—	—
	r_{DmE}	—	—	—	0.31**	—	—
	r_{CE}	—	—	—	—	—	—
种子容重	r_D	—	—	0.10 ⁺	—	-0.14**	—
	r_C	0.10*	—	—	—	—	—
	r_{Am}	—	—	—	—	—	0.41**

+,*,**分别表示0.1、0.05、0.01水平显著。

2.2.2 不同性状之间的相关分析 2.2.1中所进行的同一性状不同时期之间的遗传相关分析仅给出同一性状在不同发育阶段里遗传控制的差异,无法得知控制各不同性状的遗传效应之间的相互关系。不同性状之间的发育相关分析不仅可以了解处在相同发育阶段的各性状之间的遗传关系,而且可进一步探明在某性状早期起作用的遗传效应是否会对其它性状的后期表现产生影响。

表3~5列出了不同发育阶段各性状之间的各项遗传相关系数(表中仅给出达到显著水平的数值)。从表中可知,子指、仁指、种仁率及种子容重的母体加性相关在大部分时期显著并呈正相关。因此,在不同时期对母体植株进行遗传选择对于改善各对物理性状均有效,而且在种子发育早期针对某一性状进行母体植株的筛选将会对其它三个性状的后期表现产生影响。在大多数时期,种子容重和其它性状之间无法检测到显著水平的相

关系(r_D 、 r_{Am} 和 r_{CE} 除外)。因此,影响不同时期种子容重的种子直接加性、母体显性、细胞质效应及它们与环境的互作效应与调控子指、仁指和种仁率的对应遗传效应是相互独立的。联系种子容重自身在不同时期之间的遗传相关表现,不难发现控制不同发育阶段种子容重的基因表达效应独立性较强。因此,在种子的某个发育阶段对种子容重进行遗传选择对种子容重本身的后期表现以及其它种子物理性状的遗传表现影响较小。所以对种子容重进行直接选择(较小的基因型方差)或间接选择(与子指、仁指和种仁率较小或无相关)均难以取得预期的效果。比较各对物理性状之间的相关关系,子指和仁指之间由于显著的 r_A 、 r_D 、 r_{Am} 和 r_{Dm} 而具有较密切的关系。但在某些特定的环境条件下,子指和仁指之间仅检测到显著的细胞质和环境互作相关关系。

表 3 不同时期子指与仁指、种子容重之间的相关关系

Table 3 Correlation coefficients among seed index, kernal index and seed density at different stages

时期	子指 & 仁指							子指 & 种子容重						
	r _{IA}	r _{ID}	r _{Am}	r _{Dm}	r _{AE}	r _{DE}	r _{CE}	r _{AmE}	r _{DmE}	r _A	r _D	r _{Am}	r _{CE}	r _{AmE}
20d	20d	0.17**	0.12**	—	0.09*	—	—	0.20**	—	—	—	—	—	—
	30d	—	0.09 ⁺	0.32**	0.56**	—	—	0.17**	—	—	—	—	—	—
	40d	0.28**	0.16**	0.37**	0.24**	—	—	—	—	—	-0.34**	0.32**	—	0.15**
	50d	0.17**	—	0.37**	—	—	—	0.07 ⁺	—	—	—	0.16**	0.42**	—
30d	20d	—	0.23**	0.32**	0.31**	—	—	0.18**	—	—	—	—	—	—
	30d	—	0.29**	0.32**	0.20**	0.36**	—	0.11*	—	0.36**	—	-0.15**	—	-0.25**
	40d	—	—	0.36**	0.32**	—	—	0.26**	—	—	—	0.29**	—	—
	50d	—	—	0.18**	-0.10 ⁺	—	—	-0.22**	—	—	—	0.22**	-0.07 ⁺	—
40d	20d	—	—	0.12*	0.10 ⁺	—	—	-0.15**	—	—	—	-0.42**	—	—
	30d	—	—	0.21**	0.23**	—	—	0.23**	—	—	-0.06	-0.34**	—	-0.36**
	40d	0.18**	0.20**	0.55**	0.51**	—	—	0.20**	—	—	—	0.24**	—	—
	50d	0.33**	—	0.53**	0.12**	—	—	—	—	—	—	-0.14**	0.33**	—
50d	20d	0.33**	—	0.42**	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	30d	—	—	—	-0.18**	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	40d	0.31**	—	0.51**	0.17**	—	—	—	—	—	-0.09 ⁺	—	—	—
	50d	-0.10*	—	0.12**	0.34**	—	0.10*	—	0.16**	—	—	—	0.11*	-0.19**

†, *, ** 分别表示 0.1、0.05、0.01 水平显著。

表 4 不同时期子指、种仁率及种子容重之间的相关关系

Table 4 Correlation coefficients among seed index, kernel percentage and seed density at four stages

时期	子指 & 种仁率							种仁率 & 种子容重				
	r _{IA}	r _{ID}	r _{Am}	r _{Dm}	r _{AE}	r _{DE}	r _{CE}	r _{DmE}	r _A	r _D	r _{Am}	r _{CE}
20d	20d	—	0.11**	-0.11*	—	—	—	0.18**	—	—	-0.32**	—
	30d	—	—	0.19**	—	—	—	—	—	0.15**	—	0.36**
	40d	0.26**	—	0.23**	—	—	—	—	—	—	-0.26**	—
	50d	—	—	0.23**	—	—	—	—	—	—	0.09 ⁺	—
30d	20d	—	0.26**	0.14**	0.25**	—	—	0.15**	—	—	—	—
	30d	—	0.21**	0.21**	—	0.48**	—	—	0.35**	—	0.17**	—
	40d	—	—	0.40**	—	—	—	0.31**	—	—	0.23**	—
	50d	—	—	0.13**	-0.12**	—	—	-0.28**	—	—	—	-0.16**
40d	20d	-0.16**	—	—	—	—	—	-0.22**	—	—	—	—
	30d	—	—	—	—	—	—	—	—	-0.31**	—	—
	40d	0.28**	—	0.52**	—	—	—	—	—	—	0.39**	—
	50d	0.26**	—	0.46**	—	—	—	-0.09 ⁺	—	—	0.64**	—
50d	20d	0.27**	—	0.25**	—	—	—	—	—	—	—	—
	30d	—	—	-0.20**	—	—	—	—	—	—	—	—
	40d	0.42**	—	0.62**	—	—	0.47**	—	—	—	0.38**	—
	50d	-0.15**	—	0.28**	0.36**	—	—	—	—	—	0.47**	—

†, *, ** 分别表示 0.1、0.05、0.01 水平显著。

综观各对物理性状在不同发育阶段之间的遗传关系,不仅相关程度具有较大的差异,一对物理性状在不同时期的相关性质也会发生变化。如表 5 中,20d 的仁指与各时期的种仁率之间的 r_{Am} 在 20d 时,仁指与种仁率的母体加性之间存在极显著的负相关(-0.29**),但 20d 时的仁指与 30d 时的种仁率之间的 r_{Am} 变成正值(0.36**),与 40d 时的种仁率之间的 r_{Am} 又为负值(-0.11*),至 50d 时,二者之间无法检测到显著水平的 r_{Am} 。这说明,开花后 20d 时控制仁指的母体加性效应与各时期控制种仁率的母体加性效应之间的协同作用并不总是一致的。其它成对性状在不同发育阶段之间也存在类似的动态遗传相关变化,如:20d 时的种

仁率与各时期的种子容重之间的 r_D 、50d 时的子指与各时期的仁指之间的 r_A 等。

50d 时的子指和种仁率之间无法检测到显著的直接显性、加性×环境交互、显性×环境交互、细胞质×环境交互及母体显性×环境交互相关,但在其它时期之间仍可检测到这些遗传效应之间显著的相关关系。这说明虽然最终时刻成对性状之间没有相关关系,但在种子的整个发育过程中仍然存在机会同时改良该成对性状。类似的相关结果在子指与仁指、子指与种仁率、子指与种子容重、仁指与种仁率、仁指与种子容重以及种仁率与种子容重中均存在。与这种结果相反的是,在某些成对性状的某些遗传效应之间在 50d 时存在极显

著的相关关系,而在其它发育阶段无法检测到显著的遗传相关,如:仁指与种子容重之间的 r_{Am} 、子指与仁指之间的 r_{DE} 等。表明控制成对性状的这些遗传效应在整个种子发育过程实质上是相互独立的。以往在研究成对性状之间的遗传相关时,多数

只考虑最终时刻的遗传表现之间的相互关系,而未考察各性状在发育过程中动态变化的遗传控制之间的关系。本研究分析结果表明,仅探讨最终性状之间的遗传相关将会导致不完整甚至错误的结论。

表5 不同时期仁指、种仁率及种子容重之间的相关表现

Table 5 Correlation coefficients among kernel index, kernel percentage and seed density at four stages

时期	仁指 & 种仁率								仁指 & 种子容重				
	r_A	r_D	r_{Am}	r_{Dm}	r_{AE}	r_{DE}	r_{CE}	r_{DmE}	r_A	r_D	r_{Am}	r_{CE}	r_{AmE}
20d	20d	—	—	-0.29**	—	—	—	0.22**	—	—	-0.27**	—	—
	30d	—	—	0.36**	—	—	—	—	—	0.11**	—	0.33**	—
	40d	—	—	-0.11*	—	—	—	—	—	—	-0.14**	—	—
	50d	—	—	—	0.20**	—	—	—	—	0.14**	0.13**	—	—
30d	20d	—	0.21**	0.21**	0.18**	—	—	0.23**	—	—	—	—	—
	30d	—	0.30**	0.35**	—	0.47**	—	—	0.42**	—	—	-0.37**	—
	40d	—	—	0.33**	—	—	—	—	0.32**	—	0.29**	—	—
	50d	—	—	—	-0.29**	—	—	-0.34**	—	0.14**	-0.11*	—	—
40d	20d	-0.15**	—	-0.09 ⁺	—	—	—	-0.24**	—	—	-0.36**	—	—
	30d	—	-0.12*	—	—	—	—	—	—	-0.11**	-0.36**	—	-0.39**
	40d	0.27**	—	0.53**	—	—	—	—	—	—	0.31**	—	—
	50d	0.29**	—	0.47**	—	—	—	-0.11*	—	-0.14**	0.41**	—	—
50d	20d	0.21**	—	0.12**	0.16**	—	—	0.27**	—	—	—	—	—
	30d	—	—	-0.17**	—	—	—	—	—	—	—	-0.24**	—
	40d	0.44**	—	0.64**	—	—	0.44**	—	—	—	0.52**	—	—
	50d	-0.12**	—	0.33**	0.34**	—	—	0.47**	—	—	0.26**	—	(0.24**)

+, *, ** 分别表示 0.1、0.05、0.01 水平显著。

3 讨论

近年来,随着分子生物技术的不断发展和这两个领域的相互结合,人们对生物发育过程中的基因调控开展了全面的研究,并对之有了深入的了解。然而,由于数量性状遗传的复杂性和微效基因的难操作性增加了数量性状发育遗传研究的难度。前人对数量性状的发育遗传进行探索性研究时常采用双列杂交和世代平均数等方法,这些方法无法同时对种子、细胞质及母体三套遗传体系进行研究。由于研究方法的局限性,大多只考虑了种子加性、显性效应,少数考虑上位效应。已有的研究表明,母体效应和细胞质效应在种子性状中普遍存在。棉子的油分和子指受母体效应的影响^[13-14,21],蛋白质含量存在着细胞质效应,另外,各项效应之间普遍存在着相关性^[1]。Foolad 和 Jones^[22]提出了能同时对三套遗传体系进行研究的方法,但它需要 18 个世代,且以单粒种子为研究对象。因此,该方法的实现性较差,较少在实际研究中被采用。朱军^[6,9-17]提出的包括基因型×环境互作的种子遗传模型仅需几个世代即可无偏估计直接加性、显性、细胞质效应、母体加性和显性效应及它们与环境的互作效应,并可进一步估算性状之间的各项协方差分量和相应的相关系数,同时得出各遗传分量的效应估计值。

本研究通过对子指、仁指、种仁率及种子容重四个物理性状的遗传分析发现,子指、仁指、种仁率在发育过程中较多地受到母体加性的控制,而且发育早期与成熟期之间都存在母体加性效应的遗传相关。因此,可以通过选择来改良这三个性状。种子容重的遗传特性在发育过程中的波动比其他三个形态性状要大得多,控制其遗传表现的各项遗传效应在不同发育阶段的作用相对独立,且对其它三个性状的影响较小。本研究在检测同一性状不同发育阶段之间的相关性时同时考察了四个种子物理性状前三个发育时期与成熟期之间(发育 20 与 50d、30 与 50d、40 与 50d 之间)的遗传相关。结果发现,不同的性状在不同的发育阶段由不同的遗传效应主要控制。如:子指在开花后 20d 时种子与母体遗传均对成熟期的性状表现有重要作用,但在开花后 30d 时则是母体加性效应的贡献程度最大。因而,发育早期与成熟期之间的各项基因效应的相关性间接地反映了发育过程中各阶段的基因表达对成熟期性状表现的贡献程度。

数量性状的发育遗传研究常需分析某一段时间内(发育 20d)的净基因表达效应及其对数量性状的影响。朱军等运用混合线性模型的原理,提出估算条件遗传方差分量和预测条件遗传效应值的统计分析方法,开辟了数量性状发育遗传研究的新

途径^[18]。本文对子指、仁指、种仁率及种子容重进行发育遗传分析,结果发现各遗传效应在不同发育阶段对数量性状的控制呈动态变化。此外,还发现与Zhu^[18]在棉花花铃动态研究中所得的相似结果:在控制数量性状的基因效应还未被传统的数量遗传分析方法(度量性状的累积量)检测出以前,基因已开始表达,而这种特定阶段的基因表达,能够较早地被条件方差分析检测到。由此可见,条件方差分量的分析结果更有效地揭示了基因的动态表达过程^[18]。

参考文献:

- [1]王国建,朱 军,臧荣春,等. 陆地棉种子营养品质性状和物理性状的遗传相关分析[J]. 浙江农业大学学报,1996, 22: 6, 585-590.
- [2]MALIK M N, Baluch Z A M. Chemical studies on cotton seed and cottonseed oil [J]. Pakistan Cottons, 1986, 30(2): 29-34.
- [3]MOHOLKAR N D, Thombre M V. Effect of picking sequences on seed and kernel index in *G. hirsutum* L. Cotton [J]. Current Research Reporter, 1986, 2: 40-44.
- [4]PIZZINATTO M A, Menten J O M, Soave J, Cia E, Maeda J A, Machado Menten J O. Relationship between cotton seed weight and quality [J]. Bragantia, 1991, 50: 269-289.
- [5]SPEED T R, Krieg D R, Jividen G. Relationship between cotton seedling cold tolerance and physical and chemical properties [J]. Proceedings Beltwide Cotton Conferences, 1996, 2: 1170-1171.
- [6]ZHU J, Weir B S. Analysis of cytoplasm and maternal effects; I. A genetic models for diploid plant seeds and animals [J]. Theor. Appl. Genet, 1994, 89:153-159.
- [7]SHI C H, Xue J M, Yu Y G, Yang X E, Zhe J. Analysis of genetic effects on nutrient quality in indica rice [J]. Theor. Appl. Genet, 1996, 92: 1099-1102.
- [8]CHEN J G, Zhu J. Genetic effects and genotype (environment interactions for cooking quality traits in indica-japonica crosses of rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Euphytica, 1999, 109: 9-15.
- [9]PLEINES S, Friedt W. Genetic control of linolenic acid concentration in seed oil of rapeseed (*Brassica napus* L.) [J]. Theor. Appl. Genet., 1989, 78: 793-797.
- [10]KAEPLER H F, Rasmusson D C. Heritability, heterosis, and maternal effects of alpha-amylase activity in barley [J]. Crop Sci., 1991, 31: 1452-1455.
- [11]SINGH L. and H. H. Hadley. Mternal and cytoplasmic effects on seed protein content in soybean [J]. Crop Sci. 1972,12: 583-585.
- [12]吴吉祥,王国建,朱 军,等. 陆地棉直接效应和母体效应的遗传分析[J]. 农业科学, 1995, 21:559-664.
- [13]KOHTEL R J. Genetic studies of seed oil in cotton [J]. Crop Sci., 1980, 20:784-787.
- [14]DANI R G, Kohel R J. Maternal effects and generation mean analysis of seed-oil content in cotton (*Gossypium hirsutum* L.) [J]. Theor. Appl. Genet., 1989, 77:569-575.
- [15]朱 军. Mixed model approaches for estimating genetic variances and covariances[J]. 生物数学学报, 1992, 7(1):1-11.
- [16]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):511-520.
- [17]朱 军. 包括基因型×环境互作效应的种子遗传模型及其分析方法[J]. 遗传学报,1996,23(1):56-68.
- [18]ZHU J. Analysis of conditional genetic effects and variance components in developmental genetics [J]. Genetics, 1995, 141:1633-1639.
- [19]ATCHLEY W R, Zhu J. Developmental Quantitative Genetics, Conditional Epigenetic Variability and Growth in Mice [J]. Genetics, 1997, 147: 765-776.
- [20]YAN J, Zhu J, He C, et al. Molecular dissection of developmental behavior of plant height in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Genetics, 1998, 150: 1257-1265.
- [21]RAMOS L. C. D. S. A genetic study of cottonseed oil content associated with glanded and glandless strains[B]. Ph D Diss, Texas A and M Unviersity, College Station. 1985.
- [22]FOOLAD M R, Jones R A. Models to estimate maternally controlled genetic variation in quantitative seed characters[J]. Theor. Appl. Genet, 1992, 83: 360-366. ●