

## 陆地棉开花成铃性状的遗传研究

### II. 不同果枝节位的遗传规律\*

叶子弘 朱 军

(浙江大学农学系, 浙江杭州 310029)

**提 要** 本研究对四个陆地棉品种(系)双列杂交试验的两年观察资料按包括基因型与环境互作的加性-显性遗传模型进行棉株开花成铃规律的遗传分析。非条件及条件方差分析结果表明, 棉株中下部内围果枝节位以显性方差为主, 同时具有较大的基因型 $\times$ 环境互作方差; 中上部及外围果枝节位的加性方差在总变异中所占的比重较大, 越到外围基因型 $\times$ 环境互作方差在总方差中所占比例越大; 相对于中下部内围果枝节位, 中上部及外围果枝节位加性贡献率较大(多数 $>50\%$ ), 显性贡献率多为 0 或 $<0$ , 加性 $\times$ 环境互作及显性 $\times$ 环境互作贡献率的表现与加性及显性贡献率相反。不同果枝节位的平均开花数及成铃数与总铃数的相关分析表明, 中上部及外围大部分果枝节位的开花成铃数与总铃数之间存在显著或极显著的正相关, 而中下部内围果枝节位的开花成铃数与总铃数之间无相关或负相关, 不同的环境条件下表现不同。

**关键词** 不同果枝节位; 平均开花数和平均成铃数; 相关系数; 非条件遗传方差; 条件遗传方差

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

### II. The Genetic Behavior of Different Fruiting Sites

YE Zi-Hong ZHU Jun

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

**Abstract** An additive-dominant genetic model with genotype by environment interaction was employed to analyze the genetic behavior of flowering and fruiting with 2-year data from  $4 \times 4$  diallel crosses. The results of unconditioned and conditional variance analysis indicated that flowering and fruiting behaviors were mainly controlled by dominant effects on the middle-low sites near the stem, and had some genotype $\times$ environment interaction variances. On the middle-up sites and faraway stem, additive variance had high ratio among the total variance. Furthermore, more distal away the main stem, larger ratio of genotype $\times$ environment interaction variance would exist. For contribution rates, there had high additive contribution rate on the middle-up sites and faraway stem (mostly $>50\%$ ), while the dominance contribution rate of most fruiting sites on this part were 0 or $<0$ . Compared to main effects, interaction contribution rates had different behaviors. The analysis of covariance between average flower number, boll number on different fruiting sites and total number of bolls showed that there were significant positive additive correlation coefficient on middle-up sites and faraway stem, negative or zero

\* 国家自然科学基金项目(39670390)资助

收稿日期: 1999-10-25, 接受日期: 2000-05-06

Received on: 1999-10-25, Accepted on: 2000-05-06

dominance correlation coefficient on middle-low sites near stem. Different environments may results in different correlating behaviors.

**Key words** Fruiting sites and position; Average flower number and boll number; Correlation coefficients; Unconditional genetic variances; Conditional genetic variances

迄今为止,国内外许多研究者已对不同开花时期和不同果枝节位棉花各农艺性状及纤维品质性状的变化规律进行了大量研究<sup>[1~6]</sup>,同时探讨了群体密度<sup>[1]</sup>、植株茸毛、遗传背景<sup>[2]</sup>、结铃部位<sup>[3,4]</sup>等影响因素对棉花各性状的影响。棉花的不同开花期对铃重、铃期<sup>[5]</sup>、棉铃子指、单铃不孕子、衣指、铃壳率<sup>[6]</sup>及纤维品质性状<sup>[5,6]</sup>有显著影响。进一步研究发现不同节位的棉铃由于所处的发育阶段、生理条件和环境条件不同,其遗传表现不同<sup>[7,8]</sup>,杂种优势变化规律也不同<sup>[9,10]</sup>。棉花同化产物具有就近分配特点,因而光合产物向内围铃的优先分配,导致了同一果枝外围铃的减少或变小。表现在棉花成铃特点上,则不同节位棉铃的成铃率变化很大<sup>[11]</sup>,不同节位棉铃对产量的贡献存在显著差异,以第一节位贡献最大(66%~75%)<sup>[12]</sup>。同一果枝邻近节位铃之间存在竞争现象,棉蕾和幼铃的脱落或成铃对邻近节位有不同影响<sup>[13]</sup>。

Atchley等<sup>[14]</sup>曾指出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。棉花生殖生长延续的时间很长,不同果枝节位棉铃在其发育过程中,不仅外部宏观环境条件(如:气候条件、有机养分供应状况等)有差异,其内部基因表达的方式也不同。Zhu<sup>[15]</sup>提出的条件遗传分析方法能有效分析不同果枝节位蕾铃的净遗传效应。

本文以传统的遗传分析方法和Zhu<sup>[15]</sup>提出的条件遗传分析方法,对4×4双列杂交试验的两年资料按包括基因型与环境互作的加性-显性遗传模型进行研究,分析开花成铃性状依不同果枝节位变化的遗传规律,研究它们在不同部位的基因表达方式、表达程度及对最终性状的影响,以期作为作物遗传育种及发育遗传的生物学原理的研究提供一定的依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 试验材料、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1981年和1985年的完全双列杂交试验资料进行分析。其中1981年的实验包括4个亲本以及6个F<sub>1</sub>组合和6个反交组合,1985年仅包括4个亲本和6个F<sub>1</sub>组合。试验采用完全随机区组设计,3次重复。每小区22株,宽窄行种植,宽行0.83m,窄行0.43m,株距0.27m。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,并对病虫害进行了及时防治。从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,逐日记载小区内各单株不同果枝节位的开花和成铃情况。考虑到生产实践中,棉株在18果枝以上、第5节位以外成铃率低,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,统计单株棉花各果枝节位上的平均开花数、平均成铃数及总铃数。用单株平均开花数、成铃数及总铃数乘100,折算成棉花百株开花数、百株成铃数及百株总铃数。

### 1.2 遗传模型与统计分析方法

某果枝第*s*节位的棉花百株开花数或百株成铃数的表现型值 $y_{(s)}$ ,采用包括基因型×环境互作的加性-显性遗传模型分析:

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

其中  $\mu_{(s)}$  是第  $s$  节位的群体均值,  $E_{(s)}$  是第  $s$  节位的环境效应,  $A_{(s)}$  是第  $s$  节位的加性效应,  $D_{(s)}$  是第  $s$  节位的显性效应,  $AE_{(s)}$  是第  $s$  节位的加性  $\times$  环境互作效应,  $DE_{(s)}$  是第  $s$  节位的显性  $\times$  环境互作效应,  $\epsilon_{(s)}$  是第  $s$  节位的随机机误。

给定某果枝第 1 节位至第  $s - 1$  节位的 100 株棉花平均开花数或成铃数, 果枝第  $s$  节位的条件表现型值  $y_{(s|s-1)}$  采用以下条件遗传模型分析:

$$y_{(s|s-1)} = \mu_{(s|s-1)} + E_{(s|s-1)} + A_{(s|s-1)} + D_{(s|s-1)} + AE_{(s|s-1)} + DE_{(s|s-1)} + B_{(s|s-1)} + \epsilon_{(s|s-1)}$$

运用 MINQUE 法估算方差分量及棉花各果枝节位上的百株开花数、百株成铃数与百株总铃数之间的各项遗传相关系数<sup>[16]</sup>。用  $t$  测验法对遗传参数作显著性检验。对不同节位的各性状, 同时采用 Zhu<sup>[15]</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  $CR_{(s \rightarrow s-1)} = 1.0 - \frac{V_{(s|s-1)}}{V_{(s)}}$  计算各果枝节位百株开花数及百株成铃数的贡献率, 它度量了各果枝 1~(s-1) 节位的开花成铃对  $s$  节位开花成铃的影响。

## 2 结果与分析

总表现型方差包含五部分内容: 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 ( $V_{DE}$ ) 及剩余方差 ( $V_e$ )。遗传主效方差 ( $V_A + V_D$ ) 度量了遗传群体所有的遗传变异, 环境互作方差 ( $V_{AE} + V_{DE}$ ) 则反映了由大环境 (如气候、耕作等条件) 引起的变异程度, 剩余方差解释了除去基因型及大环境作用之外, 由未知因素引起的变异。

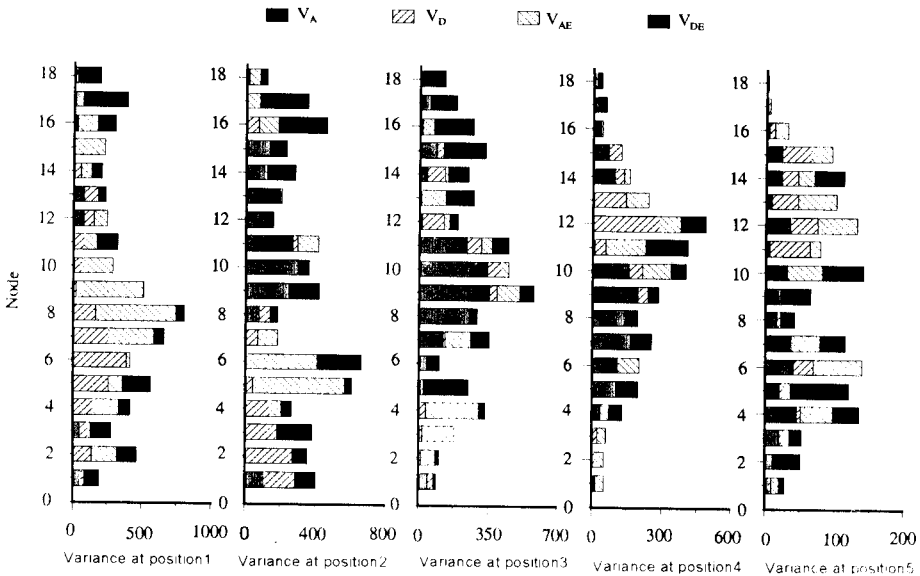


图1 100株棉花不同果枝节位开花数的非条件方差

Fig. 1 Unconditioned variances of number of flowers per 100 plants at different fruiting sites

### 2.1 不同果枝节位百株开花数与百株成铃数的非条件遗传分析

将棉花不同果枝节位百株开花数的各非条件方差估计值绘制成柱状图, 结果见图1。图1

显示不同果枝节位的遗传表现不同,中部果枝以第一节位的变异较大,离主干越远,变异越小;底部和顶部果枝节位的变异要小于中部果枝。剩余效应引起的变异在不同果枝节位不同,随着果枝节的向外推移,剩余变异在总变异中所占的比率逐渐增大(未在图中列出)。这说明,栽培措施等因素对棉株外围的作用大,而遗传选择对植株内围果枝节位更有效。

在第一节位第2果枝及4~11果枝,显性效应的作用在遗传变异中的比重明显高于加性效应。这部分果枝加性方差均为0.00,但具有很大的加性×环境互作方差。底部的1、3果枝和顶部的16~18果枝恰恰相反,遗传方差中以加性方差为主,同时具有较大的显性×环境互作方差。这说明,第2及4~11果枝在杂种优势利用上有较大的潜力,而遗传选择作用不明显,但在特定的环境条件下选择改良能提高这部分节位的开花数。对底部1、3或顶部16~18果枝进行遗传选择效果明显,可能产生早熟类型或晚熟类型品种。第一节位各果枝的遗传变异随着果枝在主干上的位置不同出现两个峰,大峰在6~10果枝,小峰为16~18果枝,总变异的极大值出现在第8果枝( $V_A=0.00$ ,  $V_D=165.93$ ,  $V_{AE}=581.06$ ,  $V_{DE}=57.65$ ,  $V_e=235.87$ )。第2、3、4、5节位各遗传分量随果枝节位变化的规律与第1节位略有不同。第2节位下部1~7果枝和上部16~18果枝(第6、17果枝除外)遗传主效以显性效应为主,大部分果枝的互作效应以显性×环境互作效应为主。中部8~15果枝以加性变异为主。随着果枝节的向外推移,即至3、4、5节位,以加性变异为主的果枝在主干上的位置逐渐下移,出现加性效应的果枝位置不断向上向下扩展,同时互作效应的比重也不断增大。至第5节位,以加性变异为主的果枝在主干上的位置已下移至底部第1果枝,且1~18果枝(17果枝除外)均有加性效应。这一现象说明,从第2节位开始,随着果枝节的向外推移,遗传选择有效的果枝位置由中部开始逐渐下移至底部,并扩展到几乎对所有的外围果枝节位有效,而杂种优势利用有效的果枝范围不断变小。但在不同的环境条件下有不同的表现,尤其到外围,不同环境下的差异很大。

棉株不同果枝节位百株成铃数的非条件方差分析结果见图2。与开花数的变化规律相似,各果枝节位中第一节位的变异最大,越到外围变异越小,随着果枝在主干上的位置不断升高,变异逐渐增大而后又缩小。剩余效应所引起的变异占总变异的比重要大于开花数,这说明成铃数更易受栽培管理措施等的影响,尤其对外围果枝的影响要大于其他部位。与开花数的变化规律不同的是:成铃数的加性效应在第1节位10~18果枝便已起作用,部分果枝的基因型×环境互作效应较小;9以下果枝的遗传主效以显性效应为主,同时具有较大的环境互作效应。因而,对于成铃数而言,第一节位中下部果枝具有较大的杂种优势利用潜力,对中上部果枝进行遗传选择将获得有效的遗传进展,但在特定环境条件下,杂种优势利用或遗传改良对中下部果枝均有效,环境对中上部果枝的影响要小于中下部果枝。第5节位加性效应的作用范围较开花数小,互作效应所占比重比开花数大,第2、3、4、5节位各果枝遗传变异的规律与开花数相似,因此不再详细说明。

## 2.2 不同果枝节位百株开花数和百株成铃数与百株总铃数的遗传相关分析

铃数是棉花产量的一个重要构成因素。2.1中所进行的不同果枝节位百株开花数和百株成铃数的非条件方差分析仅度量了某果枝节位各遗传分量的作用情况,无法了解某果枝节位的开花或成铃对最终铃数的影响,而各果枝节位的开花数或成铃数与总铃数之间的遗传相关分析则能提供这方面的信息。

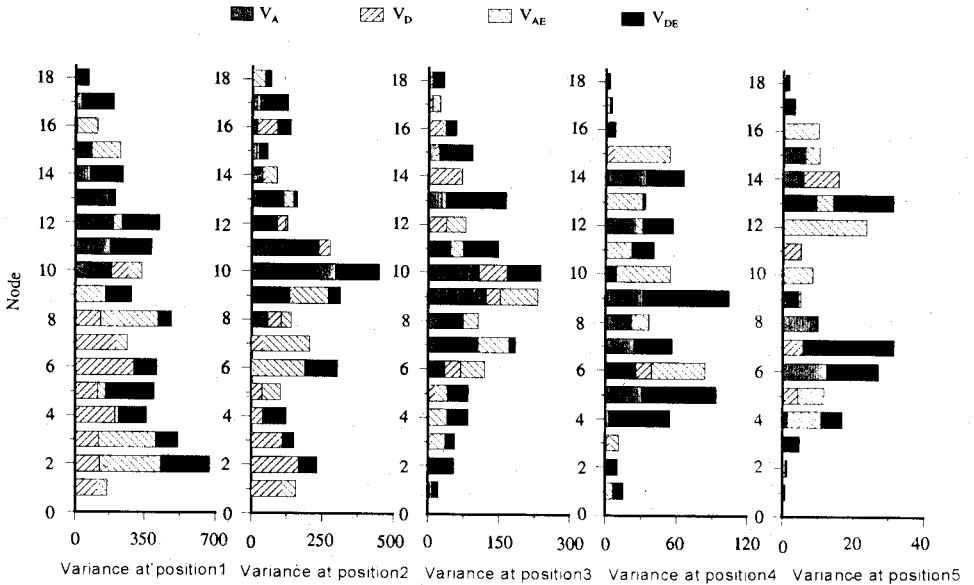


图2 100株棉花不同果枝节位成铃数的非条件方差

Fig. 2 Unconditioned variances of number of bolls per 100 plants at different fruiting sites

表1列出了不同果枝节位百株开花数与百株总铃数之间的遗传相关系数。纵观全表，不难发现所有果枝节位的显性相关系数均为0.00，加性相关系数在第1节位12以上大部分果枝达到显著或极显著的正相关，11以下果枝除1、3果枝为极显著负相关外，其余各果枝均为0.00。因此，对第1节位12以上果枝的开花数进行选择以提高这部分果枝节位的开花数，可有效增加总铃数，从而有望提高总产量。有研究表明，棉株上部果枝所结铃的衣分率、纤维长度及细度等性状均较中部和下部差<sup>[3]</sup>，且铃重较小<sup>[5]</sup>。因此，在考虑提高产量的同时，应注重纤维品质性状的改良。至2、3、4、5节位，与总铃数有正向加性相关关系的果枝在主干上的位置逐步下降：从第1节位的12果枝( $r_A=1.00^{**}$ )降至第2节位的第8果枝( $r_A=0.88^{**}$ )，到第3、4节位已下移至第5、4果枝( $r_A=0.40^+$ ,  $0.64^*$ )，而第5节位几乎所有果枝的开花数均与总铃数呈显著或极显著的加性正相关。这一结果说明，提高中下部内围果枝节位的开花数对于总铃数的增加几乎没有影响，在某个别果枝节位甚至会降低总铃数，而提高中上部及外围果枝节位的开花数有利于获取高产。交互相关系数的表现与主效各相关系数的表现不一致。各节位中下部大部分果枝的开花数与总铃数之间存在正向的加性×环境交互相关，大部分中上部果枝为负相关或无相关；显性×环境交互相关在中下部大部分为负相关或无相关，大部分中上部果枝节位为正相关或无相关。这说明对棉株不同果枝节位的选择在不同环境条件下会有不同的选择效果，在某些环境下提高中下部果枝节位的开花数可提高总铃数。

各果枝节位的百株成铃数与百株总铃数之间的相关结果见表2。由表2可知，各果枝节位百株成铃数与百株总铃数之间的显性及显性×环境交互相关系数除第1节位外，大部分果枝节位未达到显著水平，加性及加性×环境交互相关的表现与开花数相似，但各相关系数的

表 1 不同果枝节位棉花百株开花数与总铃数的相关系数  
Table 1 Coefficients of number of flowers per 100 plants and total bolls at different fruiting sites

果枝 Branch	节位 1 (Node 1)				节位 2 (Node 2)				节位 3 (Node 3)				节位 4 (Node 4)				节位 5 (Node 5)			
	FA	FD	FAE	TDE	FA	FD	FAE	TDE	FA	FD	FAE	TDE	FA	FD	FAE	TDE	FA	FD	FAE	TDE
18	0.31	0.00	0.00	0.60*	0.91**	0.00	1.00**	0.52*	0.18	0.00	0.00	0.58	-0.25	0.00	0.00	0.60	0.00	0.00	-1.00	0.17
17	0.42*	0.00	0.00	0.28	0.00	0.80**	0.40	0.34	0.29	0.00	0.00	0.34	0.19	0.00	0.00	-0.12	1.00	0.00	0.00	0.00
16	0.71*	0.00	0.38	0.70*	0.00	-0.55	0.50*	0.21	0.35	0.00	0.21	0.17	0.15	0.00	0.00	0.00	0.67+	0.00	-1.00**	0.00
15	0.00	0.00	0.90**	0.00	0.89**	0.00	0.95**	0.41+	0.23	0.00	0.00	0.41+	0.51*	0.00	0.00	0.00	0.47*	0.00	-1.00**	0.00
14	1.00**	0.00	0.82**	0.44**	1.00**	0.00	-1.00	0.87*	0.74*	0.00	-1.00**	-0.61*	0.87*	0.00	-1.00**	0.00	0.95**	0.00	0.48**	-0.95**
13	1.00**	0.00	-0.46+	0.00	0.95**	0.00	0.00	0.42*	1.00**	0.00	-1.00**	0.58*	0.00	0.00	-1.00**	0.00	1.00**	0.00	-1.00**	0.00
12	1.00**	0.00	-0.70+	0.00	1.00**	0.00	-1.00**	0.42*	1.00**	0.00	-1.00**	0.92**	0.00	0.00	-1.00**	0.80*	1.00**	0.00	-1.00**	0.00
11	0.00	0.00	-0.70+	-0.09	1.00**	0.00	-1.00**	0.42*	1.00**	0.00	-1.00**	0.82*	1.00**	0.00	-1.00**	0.29*	1.00**	0.00	-1.00**	0.00
10	0.00	0.00	1.00**	0.00	1.00**	0.00	0.00	0.13	1.00**	0.00	-1.00**	1.00**	1.00	0.00	-1.00**	0.45*	1.00**	0.00	-1.00**	0.14
9	0.00	0.00	1.00**	-0.37	0.83**	0.00	0.00	-0.11	1.00	0.00	0.20	0.52	1.00**	0.00	0.00	1.00**	1.00**	0.00	0.00	0.25*
8	0.00	0.00	1.00**	0.29	0.88**	0.00	0.00	0.09	0.96**	0.00	0.00	0.31	0.96**	0.00	0.00	0.20	0.96**	0.00	0.00	-0.26
7	0.00	0.00	1.00**	0.89**	0.00	1.00**	0.00	0.09	0.98**	0.00	0.45*	-0.27+	0.88**	0.00	0.00	0.05	0.77**	0.00	1.00**	-0.58**
6	0.00	0.00	1.00**	0.00	0.00	1.00**	0.00	0.81**	0.76*	0.00	0.00	0.43*	0.78**	0.00	1.00**	0.00	0.76*	0.00	1.00**	0.00
5	0.00	0.00	1.00**	-0.48*	0.00	1.00**	0.00	1.00**	0.40+	0.00	0.00	-0.11	0.72*	0.00	0.00	-0.46**	0.92**	0.00	1.00**	-0.43**
4	0.00	0.00	-0.45	-0.34**	0.00	0.00	-0.06	0.88**	0.00	0.00	1.00**	1.00**	0.64*	0.00	1.00**	-0.47	0.90**	0.00	1.00**	-0.60**
3	-1.00**	0.00	-1.00**	-0.40*	0.00	0.00	0.00	0.51**	0.00	0.00	1.00**	0.00	0.00	0.00	1.00**	0.00	1.00*	0.00	1.00**	-0.57**
2	0.00	0.00	-1.00**	-0.51*	0.00	0.00	0.00	-0.69**	0.00	0.00	1.00**	-0.81*	0.00	0.00	1.00**	0.00	0.50+	0.00	0.00	-0.55*
1	-0.91**	0.00	0.00	-0.61*	-0.06	0.00	0.00	0.28	0.70*	0.00	0.00	1.00*	1.00**	0.00	1.00**	0.00	1.00**	0.00	1.00**	0.53

注: 表中 \*\*、\*、+ 分别代表 0.01、0.05 及 0.1 水平显著 Note: \*\*、\*、+ represent significant at  $P < 0.01$ ,  $P < 0.05$ , and  $P < 0.1$ .

表 2 不同果枝节位棉花百株成铃数与总铃数的相关系数  
Table 2 Coefficients of number of bolls per 100 plants and total bolls at different fruiting sites

果枝 Branch	节位 1 (Node 1)				节位 2 (Node 2)				节位 3 (Node 3)				节位 4 (Node 4)				节位 5 (Node 5)			
	FA	FD	FAE	TDE	FA	FD	FAE	TDE	FA	FD	FAE	TDE	FA	FD	FAE	TDE	FA	FD	FAE	TDE
18	-0.05	0.00	0.00	0.42+	0.45	0.00	0.77*	-0.20	0.12+	0.05	0.00	-0.03	-0.57*	-0.10	0.00	-1.00**	-0.57	0.00	0.00	0.24
17	0.02	0.00	1.00*	0.05	-0.17	0.00	0.00	-0.28	0.00	-0.24	-0.68*	0.00	0.00	0.00	0.94*	-1.00*	0.00	0.00	0.00	-0.62**
16	0.93**	0.00	0.62+	0.00	0.00	0.24	0.00	-0.15	0.00	0.10	0.18	-0.60*	-0.58*	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	-0.34	0.00
15	0.91**	1.00**	1.00*	0.00	0.89**	0.00	-1.00**	0.45+	-0.68**	-0.30	0.00	0.33	0.00	-0.44*	-1.00**	0.00	0.14	0.00	-0.14	0.00
14	0.64*	0.00	0.00	0.25	1.00**	0.43	-1.00**	0.00	0.00	0.06	-0.85*	0.00	0.84**	0.00	0.00	0.26	0.87**	1.00*	0.00	0.00
13	0.96**	0.00	0.00	0.35	1.00**	0.00	-0.96**	1.00**	1.00**	0.00	-1.00*	0.60*	0.00	0.00	-0.93**	-1.00**	0.72*	0.00	-1.00**	-1.00**
12	0.99**	0.00	1.00*	-0.21	0.83**	0.15	-0.14	0.00	0.00	0.27	-1.00**	0.00	1.00**	0.00	-1.00**	1.00**	0.00	0.00	-1.00**	0.00
11	0.94**	0.00	0.00	-0.08	1.00**	0.21	-1.00*	0.00	1.00**	0.00	-1.00**	0.91*	0.00	0.00	-1.00**	-0.21	0.00	0.24	0.00	0.00
10	1.00**	-0.18	0.64*	0.00	1.00**	0.00	0.00	-0.28	1.00**	-0.01	0.00	-0.04	1.00**	0.00	-1.00**	0.00	0.00	0.00	-0.74*	0.00
9	0.00	0.00	1.00*	0.20	1.00**	0.21	0.46	-0.01	1.00**	0.20	0.66*	0.00	1.00**	0.00	0.00	-0.07	0.70*	1.00**	0.00	0.00
8	0.00	0.62*	1.00*	-0.08	1.00**	-0.28	0.18	0.00	1.00**	0.00	1.00*	0.00	0.91**	0.00	0.82*	0.00	0.41	-0.16	0.00	-1.00**
7	0.00	0.31	0.55+	0.00	0.00	-0.57*	1.00**	0.00	0.77**	0.00	1.00**	-1.00**	0.89**	0.00	0.00	-0.42+	0.00	1.00**	0.00	-0.09
6	0.00	0.47*	0.00	0.60+	0.00	0.00	0.95**	1.00*	1.00**	-0.33	0.56+	0.00	0.77*	-0.16	1.00**	0.00	0.35	0.00	0.00	-0.75
5	0.00	1.00**	1.00*	-0.57	0.00	-0.19	0.82**	0.00	0.00	0.67*	0.74*	0.87**	0.86**	0.00	0.00	0.19	0.00	-0.14	-0.38	0.00
4	0.00	1.00**	-0.45+	-0.93**	0.00	0.09	0.54+	1.00**	0.00	0.00	0.77*	0.30	0.75*	0.00	0.00	-0.43	1.00**	0.00	0.84**	0.00
3	0.00	0.80+	-1.00**	-0.32	0.00	0.35*	0.00	0.69*	0.00	0.77*	0.70*	0.47*	0.00	0.69**	0.98**	0.00	1.00**	0.00	0.00	-0.98
2	0.00	0.68*	-1.00**	-0.68	0.00	0.60*	0.00	-1.00**	0.00	0.00	0.00	0.16	0.00	0.00	0.00	0.64+	0.92**	0.00	0.44	-1.00
1	0.00	0.67*	0.80*	0.00	0.00	0.00	0.22	0.81**	0.00	0.94*	0.00	1.00**	1.00**	0.00	1.00**	0.06	0.00	-0.02	0.00	0.44

注: 表中 \*\*、\*、+ 分别代表 0.01、0.05 及 0.1 水平显著 Note: \*\*、\*、+ represent significant at  $P < 0.01$ ,  $P < 0.05$ , and  $P < 0.1$ .

绝对值基本小于开花数。这是由于: 棉花的成铃源自于开花, 所以二者之间有一定的相似性, 但棉花成铃比开花更易受到栽培措施等环境条件的影响。

### 2.3 不同果枝节位百株开花数与百株成铃数的条件遗传分析

对各果枝节位百株开花数和百株成铃数的贡献率进行估算, 结果分别见表3、表4。

表3 棉花不同果枝节位节位前的累计百株开花数的贡献率

Table 3 Contribution ratio of accumulated number of flowers prior to fruiting site per 100 plants

参数 Parameter	果枝 Branch								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
$CR_{A(2-1)}$	<0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	<0.00	0.12	0.04
$CR_{D(2-1)}$	0.49	0.44	0.45	0.69	1.00	0.00	0.21	0.13	0.00
$CR_{AE(2-1)}$	0.00	0.00	0.00	0.49	0.01	0.61	1.00	0.00	0.00
$CR_{DE(2-1)}$	0.38	0.13	<0.00	0.42	<0.00	0.21	0.00	0.35	0.18
$CR_{A(3-1)}$	0.35	<0.00	0.00	0.00	<0.00	0.07	0.01	0.27	0.32
$CR_{D(3-2)}$	0.25	<0.00	1.00	0.13	0.00	<0.00	<0.00	0.00	<0.00
$CR_{AE(3-2)}$	0.00	1.00	0.08	0.14	0.00	0.00	<0.00	0.00	0.27
$CR_{DE(3-2)}$	1.00	1.00	0.00	0.19	0.10	1.00	<0.00	0.53	0.05
$CR_{A(4-3)}$	0.51	0.00	0.00	<0.00	0.59	0.20	0.20	0.54	0.72
$CR_{D(4-3)}$	0.00	<0.00	<0.00	0.00	0.00	0.30	0.00	<0.00	<0.00
$CR_{AE(4-3)}$	<0.00	<0.00	1.00	0.64	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00
$CR_{DE(4-3)}$	0.00	0.00	0.00	0.44	0.05	0.00	0.45	0.64	0.03
$CR_{A(5-4)}$	<0.00	0.11	0.00	<0.00	<0.00	1.00	0.01	0.35	0.79
$CR_{D(5-4)}$	<0.00	0.00	0.00	<0.00	0.04	<0.00	0.00	1.00	0.00
$CR_{AE(5-4)}$	1.00	0.00	0.00	1.00	1.00	0.33	0.49	0.00	0.00
$CR_{DE(5-4)}$	0.20	0.42	0.00	0.69	0.16	0.00	0.52	0.61	<0.00

参数 Parameter	果枝 Branch								
	10	11	12	13	14	15	16	17	18
$CR_{A(2+1)}$	0.04	0.14	0.96	0.81	0.89	0.72	0.00	<0.00	0.52
$CR_{D(2+1)}$	0.00	<0.00	0.00	<0.00	0.00	0.00	0.16	<0.00	0.00
$CR_{AE(2+1)}$	0.00	1.00	0.00	0.00	<0.00	0.00	0.81	1.00	0.81
$CR_{DE(2+1)}$	<0.00	0.00	<0.00	0.00	0.18	0.24	0.71	1.00	0.66
$CR_{A(3-2)}$	0.73	0.77	1.00	0.00	1.00	0.77	<0.00	0.87	1.00
$CR_{D(3-2)}$	<0.00	0.09	0.04	0.32	<0.00	<0.00	<0.00	<0.00	<0.00
$CR_{AE(3-2)}$	0.25	0.78	<0.00	<0.00	1.00	0.00	0.92	0.00	<0.00
$CR_{DE(3-2)}$	<0.00	0.37	<0.00	0.18	0.34	1.00	1.00	0.82	0.52
$CR_{A(4-3)}$	1.00	1.00	0.00	0.00	0.92	1.00	0.88	0.97	0.40
$CR_{D(4-3)}$	<0.00	<0.00	<0.00	0.22	<0.00	<0.00	1.00	<0.00	1.00
$CR_{AE(4-3)}$	0.52	1.00	1.00	0.32	<0.00	0.00	0.00	0.00	<0.00
$CR_{DE(4-3)}$	<0.00	0.36	0.14	0.00	0.00	<0.00	0.00	1.00	1.00
$CR_{A(5-4)}$	1.00	1.00	0.66	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	0.00
$CR_{D(5-4)}$	0.00	<0.00	<0.00	0.96	<0.00	0.45	0.49	0.76	1.00
$CR_{AE(5-4)}$	0.97	1.00	0.18	0.02	1.00	<0.00	0.20	0.00	0.68
$CR_{DE(5-4)}$	0.68	0.00	0.00	0.00	0.25	0.00	0.00	0.00	0.08

注: 表中各参数表示给定各果枝第1节位至第  $s-1$  节位的参数值, 各果枝第  $s$  节位的参数值。如:  $CR_{A(3-2)}$  表示给定各果枝第1节位至第2节位, 各果枝第3节位的加性效应的贡献率。

Note: Each parameter in the table means the parameter value of position  $s$  at each branch when given the accumulated parameter value of position 1 to  $s-1$ . Eg.:  $CR_{A(3-2)}$  means the additive contribution ratio of position 3 when given the accumulated additive variance of position 1 to 2.

表4 棉花不同果枝节位节位前的累计百株成铃数的贡献率  
Table 4 Contribution ratio of accumulated number of bolls prior to fruiting site per 100 plants

参数 Parameter	果枝 Branch								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
$CR_{A(2-1)}$	<0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	<0.00	<0.00	1.00
$CR_{D(2-1)}$	0.09	0.57	0.36	0.22	0.67	0.00	<0.00	0.16	<0.00
$CR_{AE(2-1)}$	0.92	0.00	0.00	<0.00	0.04	0.56	0.85	<0.00	0.03
$CR_{DE(2-1)}$	0.00	0.13	0.13	1.00	0.00	0.38	0.00	0.00	1.00
$CR_{A(3-2)}$	<0.00	<0.00	0.00	0.00	0.00	0.08	0.70	0.70	0.80
$CR_{D(3-2)}$	0.00	0.00	1.00	0.00	0.60	0.08	0.00	0.00	0.43
$CR_{AE(3-2)}$	0.81	0.00	0.38	0.08	1.00	1.00	1.00	1.00	0.59
$CR_{DE(3-2)}$	<0.00	0.10	0.68	0.28	<0.00	0.00	<0.00	0.00	0.00
$CR_{A(4-3)}$	<0.00	0.00	0.00	1.00	0.28	0.51	0.96	1.00	1.00
$CR_{D(4-3)}$	0.00	<0.00	0.04	0.00	0.00	0.34	0.00	0.00	<0.00
$CR_{AE(4-3)}$	0.43	<0.00	<0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.88	<0.00
$CR_{DE(4-3)}$	0.00	0.42	0.00	0.21	0.08	0.00	<0.00	0.00	0.61
$CR_{A(5-4)}$	0.00	0.00	1.00	<0.00	0.00	0.35	0.00	0.32	0.82
$CR_{D(5-4)}$	0.00	<0.00	0.00	0.00	<0.00	0.00	<0.00	1.00	1.00
$CR_{AE(5-4)}$	0.00	0.00	0.00	0.65	0.14	0.00	0.00	0.00	0.00
$CR_{DE(5-4)}$	0.00	0.00	1.00	0.74	0.00	0.15	0.55	<0.00	0.00

参数 Parameter	果枝 Branch								
	10	11	12	13	14	15	16	17	18
$CR_{A(2-1)}$	0.79	1.00	1.00	1.00	1.00	<0.00	0.57	0.57	0.60
$CR_{D(2-1)}$	0.00	0.12	<0.00	0.00	<0.00	0.00	0.26	0.00	0.00
$CR_{AE(2-1)}$	0.00	0.09	1.00	<0.00	0.57	1.00	0.00	0.00	1.00
$CR_{DE(2-1)}$	0.02	0.00	0.00	<0.00	0.00	<0.00	1.00	0.52	0.19
$CR_{A(3-2)}$	0.86	0.90	0.00	0.50	<0.00	<0.00	0.00	<0.00	<0.00
$CR_{D(3-2)}$	0.13	0.00	<0.00	0.00	0.74	1.00	0.30	1.00	1.00
$CR_{AE(3-2)}$	0.00	1.00	0.08	1.00	1.00	0.00	<0.00	<0.00	0.00
$CR_{DE(3-2)}$	<0.00	0.06	0.00	0.06	0.00	<0.00	1.00	0.00	0.57
$CR_{A(4-3)}$	1.00	0.00	0.57	0.00	0.82	0.00	0.14	<0.00	0.90
$CR_{D(4-3)}$	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	<0.00
$CR_{AE(4-3)}$	0.03	1.00	1.00	0.67	0.00	<0.00	0.00	1.00	0.00
$CR_{DE(4-3)}$	0.00	0.29	<0.00	0.80	0.15	0.00	<0.00	<0.00	<0.00
$CR_{A(5-4)}$	0.00	0.00	0.00	0.05	1.00	0.25	0.00	<0.00	1.00
$CR_{D(5-4)}$	0.00	0.12	0.00	0.00	<0.00	0.00	0.00	0.00	<0.00
$CR_{AE(5-4)}$	0.03	0.00	0.02	1.00	0.00	<0.00	0.16	0.00	0.00
$CR_{DE(5-4)}$	0.00	0.00	0.00	<0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.28

注：表中各参数表示给定各果枝第1节位至第  $s-1$  节位的参数值，各果枝第  $s$  节位的参数值。如： $CR_{A(3-2)}$  表示给定各果枝第1节位至第2节位，各果枝第3节位的加性效应的贡献率。

Note: Each parameter in the table means the parameter value of position  $s$  at each branch when given the accumulated parameter value of position 1 to  $s-1$ . Eg.:  $CR_{A(3-2)}$  means the additive contribution ratio of position 3 when given the accumulated additive variance of position 1 to 2.

由表3可知，第2节位12以上果枝、第3节位10以上果枝、第4节位8以上果枝及第5节位大部分果枝百株开花数的加性贡献率很大，大部分在50%以上。说明中上部及外围各果枝节位开花数的加性效应受前面节位基因加性作用的影响程度较大，且越到外围受影响的程度越大，受影响的果枝节位范围越广。也就是说，对于中上部果枝而言，前几个节位开花会较大



程度地牵制其后一节位的开花,越到外围受牵制程度越大,尤其到第5节位,各果枝的开花几乎完全取决于前4个节位的开花情况。中下部内围果枝节位百株开花数的加性贡献率较小,多数为0或 $<0$ 。因此这部分果枝节位的开花较大程度上取决于该部分果枝节位本身的基因活动水平,前面节位对它们的影响小。加性 $\times$ 环境互作贡献率的表现与加性贡献率相反,如:第2节位17、16、15、14、13、12等果枝百株开花数的加性贡献率大部分大于50%,而加性 $\times$ 环境互作贡献率却多数为0.00或小于0.00。说明各果枝节位开花数的基因加性作用并非一成不变的,在某些特定的环境条件下,可能会产生相反的作用。百株开花数的显性贡献率在第2、3节位中上部绝大部分果枝小于0.00或等于0.00,4以下果枝相对较大,而第4、5节位则相反,15、16以上果枝的显性贡献率较大,其下果枝的显性贡献率则小于0.00或等于0.00。开花数的显性 $\times$ 环境互作贡献率的变化规律与加性 $\times$ 环境互作相似,只是显性 $\times$ 环境互作贡献率与显性贡献率之间的差异小于加性 $\times$ 环境互作与加性贡献率之间的差异。

纵观表4,容易发现不同果枝节位百株成铃数的各项贡献率分量的总体变化规律与开花数相似,只是第1节位上平均成铃数的加性贡献率 $>50\%$ 的果枝位置比平均开花数低,第3、4节位上加性贡献率 $>50\%$ 的果枝位置则移至棉株中部6~11果枝。而大部分显性贡献率为0或 $<0$ 。

### 3 讨论

各果枝节位的开花数、成铃数决定着相应性状的最终表现。本研究对陆地棉不同果枝节位的百株开花数及百株成铃数进行了非条件的遗传分析及与最终产量之间的遗传相关分析。结果表明,对中下部内围的开花成铃数进行遗传选择效果较差,通过杂种优势利用可能提高这部分果枝节位的开花成铃数,但提高这部分果枝节位的开花数及成铃数对进一步提高最终产量作用不大,在某些特定年份中甚至会降低最终产量。这说明通过遗传改良进一步提高这部分果枝节位开花成铃数的潜力不大。其可能原因是:育种家们长期对中下部内围果枝节位的开花成铃性状进行选择,使这部分果枝节位的增产潜力得到较大程度的发挥,遗传变异逐渐减小,继续选择效果不理想。对中上部果枝节位进行遗传选择改良可取得良好效果,且增加这部分果枝节位的开花成铃数有望提高最终产量,但环境条件会有一定的影响。增加外围果枝节位开花成铃数,对提高最终产量也有一定的贡献,但由于该部分果枝节位中剩余方差在总变异中所占的比重较大,所以利用遗传育种手段进行改良效果不大,通过采取适当的栽培管理措施为棉株生长创造适宜条件可望获得预期效果。

以往的大部分研究认为中下部及内围的开花成铃对产量很重要。但棉花是生长期较长的大田作物,其开花成铃易受外界条件的影响,尤其气候情况、栽培措施,因此,对棉花产量有重要贡献的果枝部位将因地而异、因时而异。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、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。若盲目强调中下部内围花铃的重要性,一味提高这部分果枝节位的开花成铃数,即而由于不良气候条件导致大量落花落蕾及烂铃,使得前期开花成铃数降低,营养生长受影响,而当后期天气转晴,雨水减少,光照增强时,却由于营养生长不良,养分供应不足,使开花成铃数减少,最终影响产量。因此,在浙江一带要获棉花高产,应注意培育壮苗,使开花成铃高峰避开梅雨季节,减小落花落蕾率及落铃烂铃率,重视伏桃和早秋桃。同样地,棉花生产上常用去除早蕾提高产量和品质的措施,也应视不同环境及地域条件而有所变化。棉花不同果枝

节位百株开花成铃数和百株总铃数的遗传相关分析表明,中下部内围果枝节位的百株开花成铃数与总铃数之间的加性相关系数为0.00或为负相关,因此摘除这部分果枝节位的花蕾对总铃数影响不大。但这部分果枝节位显著或极显著的加性 $\times$ 环境互作相关系数意味着,在某些环境条件下(如梅雨季节较短的年份),保留这部分果枝节位的花蕾将有助于增加总铃数。

棉花在某 $s$ 节位的开花成铃是该节位及 $1 \rightarrow (s-1)$ 个节位控制开花成铃基因共同作用的结果。非条件的数量遗传研究方法无法估算出某节位百株开花成铃数的净遗传效应,运用Zhu<sup>[15]</sup>提出的条件方差估算方法可以求得在给定某果枝第1节位至 $s-1$ 节位的百株开花成铃数时,百株开花成铃数在果枝节位 $s$ 的各项条件方差分量,并可用公式 $1.0 - \frac{V_{(s|s-1)}}{V_{(s)}}$ 来度量百株开花成铃数在第 $s$ 个节位的遗传变异中由影响 $1 \sim (s-1)$ 节位百株开花成铃数的基因所解释的部分,即它们对第 $s$ 个节位百株开花成铃数的遗传变异的贡献程度,可简称为所有 $(s-1)$ 个节位百株开花成铃数对第 $s$ 个节位百株开花成铃数的贡献率。表3、4中加性贡献率的表现说明,随着果节位的向外推移各果枝节位基因活动的结果使得棉株中部百株开花成铃数的非条件加性方差在总变异中所占比重逐渐大于显性方差。导致产生中上部及外围各果枝节位的加性贡献率较大,且越到外围越大,范围越广。其根本原因可能是:棉花同化产物向内围果枝节位的优先分配,使得外围果枝节位的开花成铃受到很大的牵制,越到外围所受影响越大。结合中下部内围果枝节位开花成铃的加性贡献率及遗传相关系数表现可推断:早期,即中下部内围果枝节位开花成铃期,较多的开花成铃会消耗大量的同化产物,可能导致中上部外围开花成铃数减少,此时若早期花铃由于外界环境条件的影响而大量脱落便会使最终产量受损,正如非条件方差分析所示。

## 参 考 文 献

- 1 Michael A J, W Randy. *Crop Sci*, 1998, 38: 1190~1195
- 2 Wilson F D. *Crop Sci*. 1987. 27(5): 865~868
- 3 宋家祥, 沈建辉. 江苏农学院学报, 1987, 8(4): 27~30
- 4 Quisenberry J E, R J Kohel. *Crop Sci*, 1975, 15: 463~467
- 5 张家付. 西南农学院学报, 1985, 1: 28~36
- 6 周可金, 郭卫勇, 黄典平等. 棉花学报, 1998, 10(5): 244~248
- 7 朱军, 季道藩, 许馥华. 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. 302~312
- 8 朱军, 季道藩, 许馥华. 棉花学报, 1993, 5(1): 25~32
- 9 陈柏清, 陈青, 吴吉祥. 浙江农业大学学报, 1998, 24(4): 339~343
- 10 陈柏清, 陈青, 吴吉祥. 棉花学报, 1999, 10(4): 199~204
- 11 Jenkins J N, Jr McCarty. , W L Parrott. *Crop Sci*, 1990b, 30: 857~860
- 12 Jenkins J N, Jr McCarty. , W L Parrott. *Crop Sci*, 1990a, 30: 365~369
- 13 Kerby T A, D R Buxton. *Agro J*, 1981, 73: 867~871
- 14 Achley W R. *Am Nat*, 1984, 123: 519~540
- 15 Zhu J. *Genetics*, 1995, 141: 1633~1639