

衣分不同陆地棉品种的产量及产量构成因素的遗传分析

李成奇 郭旺珍 张天真*

南京农业大学作物遗传与种质创新国家重点实验室 / 棉花研究所, 江苏南京 210095

摘 要: 选用衣分不同的陆地棉品种配置组合, 率先将主基因-多基因联合世代分析与双列杂交试验分析相结合, 分别从单个和整体基因水平上对棉花产量及产量构成因素进行了遗传研究。对2个高×低衣分组合的主基因-多基因6世代联合分析结果表明, 各产量性状至少在1个组合中检测到主基因的存在, 说明产量性状主基因存在的普遍性。由2个组合各产量性状的主基因、多基因遗传率比较得出, 产量性状的主基因遗传率比多基因遗传率在不同组合间趋势变化相对较稳定; 各性状在2个组合中的主基因、多基因遗传率分量不完全相同。衣分、铃重和籽指在2个组合中分别以主基因遗传为主和以多基因遗传为主; 子棉产量和皮棉产量在2个组合中均以主基因遗传为主; 衣指在组合I中以多基因遗传为主, 在组合II中属于典型的多基因遗传; 单株铃数在组合I中属于典型的主基因遗传, 在组合II中以多基因遗传为主。双列杂交结果表明, 陆地棉产量及产量构成因素都有较高的遗传主效应方差, 产量性状受加性效应和显性效应共同控制, 其中, 衣分、衣指以加性效应为主; 子棉产量、铃重和籽指以显性效应为主; 皮棉产量和单株铃数以加性和显性效应为主。衣分和衣指的普通广义遗传率和普通狭义遗传率均最高, 与联合世代分析两性状的总遗传率平均值结果趋势一致。相关和通径分析一致表明, 产量构成因素中单株铃数对皮棉产量的贡献最大, 衣分次之, 铃重最小。

关键词: 衣分; 产量; 产量构成因素; 主基因-多基因; 双列杂交

Quantitative Inheritance of Yield and Its Components in Upland Cotton (*Gossypium hirsutum* L.) Cultivars with Varied Lint Percentages

LI Cheng-Qi, GUO Wang-Zhen, and ZHANG Tian-Zhen*

National Key Laboratory of Crop Genetics and Germplasm Enhancement / Cotton Research Institute, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China

Abstract : Improving cotton yield is still the main goal of present cotton breeding; it is meaningful for studying the genetics of cotton yield traits for yield breeding. Lint percentage is one of the important yield components, and plenty of data show that the raising of cotton yield has close relation with lint percentage improvement. At the same time, the different levels of correlation is exist between lint percentage and other yield traits, yield components and fiber quality characters. Therefore, the inheritance research of lint percentage and its related traits is very important. In this paper, major-polygene jointing generations analyses were first combined with diallel cross experiment analyses to investigate the genetics of yield and its components in upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.) at single and whole gene levels, respectively, by making crosses using cultivars with different lint percentage. Joint analyses of six generations were performed in the genetics of yield traits in two high × low lint percentage crosses, by using the method of major gene-polygene mixed inheritance model. We found from the results that major genes controlling each of yield traits were always detected at least in one cross, indicating that the major genes controlling yield traits existed generally. The comparison of major gene and polygene heritability for all traits between two crosses showed major gene heritability had more stable tendency than polygene heritability. Heritability proportion of each trait was different between two crosses. Lint percentage, boll weight and seed index were mainly controlled by major gene and polygene in two crosses, respectively; seed yield and lint yield were mainly controlled by major gene in two crosses; lint index was mainly controlled by polygene in cross I and belonged to typical polygene inheritance in cross II; bolls per plant belonged to typical major gene inheritance in cross I and was mainly controlled by polygene in cross II. The diallel cross results indicated that yield and its components of upland cotton had always higher variance of genetic major effects, and yield traits were controlled by additive effects and dominant effects altogether. In which, lint percentage and lint index were mainly controlled by additive effects; seed yield, Boll weight and seed index were mainly controlled by dominant effects; lint yield and bolls

本研究由国家重点基础研究发展规划(973 规划)项目(2006CB101708)和高等学校创新引智计划项目(B08025)资助。

* 通讯作者(Corresponding author): 张天真, E-mail: cotton@njau.edu.cn; Tel: 025-84395307

第一作者联系方式: E-mail: llchqq1@126.com

Received(收稿日期): 2008-11-24; Accepted(接受日期): 2009-06-25.

per plant were mainly controlled by additive effects and dominant effects. Both common broad heredity and common narrow heredity of lint percentage and lint index were always the highest, which had also the highest average value of total heritability in joint generations analyses. Among yield components, bolls per plant had the most contribution to lint yield, the second contribution from lint percentage, and the least contribution from boll weight. Our studies might provide some theoretical foundation for further elucidating the heredity rule and inheritance mode of major gene-polygene of yield and its components in upland cotton, as well as for adopting appropriate breeding strategy to improve cotton yield.

Keywords: Lint percentage; Yield; Yield components; Major gene-polygene; Diallel cross

提高棉花产量依然是目前棉花育种的主目标，研究棉花产量及产量构成因素的遗传规律对指导棉花产量育种具有重要意义。以往对棉花产量性状的遗传多采用经典的数量遗传学研究方法^[1-8]，把控制某一性状的多个基因作为整体进行研究，分解出加性、显性和上位性遗传效应；将性状总变异划分为基因型变异、环境变异和基因型与环境互作变异。经典遗传学对指导棉花产量育种做出了重要贡献，但不能将控制某一性状基因分解成类似质量性状的单个基因进行研究。近年来，随着数量遗传学和统计分析方法的迅速发展，人们对数量性状基因的认识已有所深化，研究表明数量性状不仅是一种多基因遗传模式，还存在主基因模式和主基因-多基因模式。盖钧镒等^[9]认为，主基因-多基因混合遗传模型是数量性状的通用模型，单纯的主基因和单纯的多基因模型为其特例；并由此发展了一套完整的主基因与多基因存在与效应的数量性状分离分析方法体系。目前，该体系已在大豆的耐盐性和抗虫性^[10-11]、水稻的抗稻曲病性^[12]、小麦的抗纹枯病和PPB活性^[13-14]、棉花的产量和品质^[15-16]、玉米的抗螟性^[17]、油菜的抗倒伏性^[18]等多种作物多种性状上进行了应用。同时，一些性状的研究结果得到了分子标记QTL定位的验证^[15,19-20]。

衣分是棉花重要的产量构成因素，在陆地棉中遗传率较高，常在早世代进行选择。衣分又与子棉产量、皮棉产量、其他产量构成因素以及纤维品质性状间存在不同程度的相关。在过去的 40 年中，美国商业棉花品种纤维产量的改进与衣分的提高有密切关系^[21]。因此对棉花衣分及其相关产量性状的遗传研究尤为重要。本研究选用衣分不同的陆地棉品种配置组合，率先将主基因-多基因联合世代分析和双列杂交试验分析相结合，探讨棉花产量及产量构成因素的遗传模式，为进一步阐明陆地棉衣分等产量性状的遗传规律、主基因-多基因的遗传模式，以及采用适当的育种策略提高棉花产量提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

选用 6 个衣分不同的陆地棉品种(表 1)，即半半棉、泗棉 3 号、苏棉 12、关农 1 号、石短 5 号和黔农 465。根据其衣分特点分高值亲本(半半棉、泗棉 3 号)、中值亲本(苏棉 12、关农 1 号)和低值亲本(石短 5 号、黔农 465)。

表 1 6 个陆地棉品种特点及来源
Table 1 Characteristic and origin of six upland cotton cultivars

品种 Cultivar	衣分 Lint percentage (%)	特点 Characteristic	来源 Origin
半半棉 Banbanmian	43.81	高衣分、较晚熟 High lint percentage, and late-maturing relatively	江苏省徐州地区农科所 Xuzhou Institute of Agricultural Sciences, Jiangsu Province
泗棉 3 号 Simian 3	42.93	高产、高衣分、早熟 High yield, high lint percentage, and early-maturing	江苏省泗阳棉花原种场 Siyang Cotton Stockseed Farm, Jiangsu Province
苏棉 12 Sumian 12	36.34	中等衣分、中熟 Middle lint percentage, and mid-maturing	江苏省太仓棉花原种场 Taicang Cotton Stockseed Farm, Jiangsu Province
关农 1 号 Guannong 1	33.93	特早熟、小铃、短绒 Special early-maturing, small boll, and short fiber	辽宁省复州农试场 Fuzhou Experimental Farm, Liaoning Province
石短 5 号 Shidian 5	28.76	中熟、耐旱、优质 Mid-maturing, drought tolerance, and high quality	河北省农场 Experimental Farm, Hebei Province
黔农 465 Qiannong 465	27.63	早熟、抗棉叶蝉 Early-maturing, and <i>Empoasca biguttula</i> resistance	贵州省思南棉试站 Sinan Cotton Experimental Station, Guizhou Province

¹: 衣分为 2006 年双列杂交试验结果。

²: Lint percentage from the experiment of diallel cross in 2006.

1.2 试验方法

1.2.1 主基因-多基因联合分析试验 2005年夏分别配置高×低衣分组合泗棉3号×石短5号(组合I)、泗棉3号×黔农465(组合II)的 F_1 , 冬季海南加代获得 F_2 , 同时配置各组合的 F_1 、 B_1 和 B_2 。2006年分别种植2个组合的 P_1 、 P_2 、 B_1 、 B_2 、 F_1 、 F_2 6个世代, 顺序排列, 不设重复。按单株调查产量及产量构成因素性状, P_1 、 P_2 、 F_1 分别定点15、15、30株, B_1 、 B_2 、 F_2 分别定点120、120、200株。

1.2.2 双列杂交试验 采用Griffing4双列杂交法, 2005年夏在南京农业大学江浦试验站配制杂交组合, 亲本自交保纯。2006年将15个 F_1 及6个亲本按随机区组设计, 两行区, 3次重复。每小区随机选取一行, 按行考查上述各产量及产量构成因素性状。

1.3 数据统计分析

主基因-多基因联合分析试验数据采用盖钧镒等^[9]提出的主基因与多基因混合遗传模型的 P_1 、 P_2 、 F_1 、 B_1 、 B_2 和 F_2 6世代联合分析的方法, 分别对2个组合衣分等产量性状, 通过比较无主基因(C类模型)、1对主基因(A类模型)、1对主基因+多基因(D类模型)、2对主基因(B类模型)和2对主基因+多基因(E类模型)共24个遗传模型的AIC值(Akaike's information criterion), 并进行遗传模型的适合性测验, 包括均匀性检验(U_1^2 、 U_2^2 、 U_3^2)、Smirnov检验(${}_nW^2$)和Kolmogorov检验(D_n), 最优模型的确定是综合考虑极大对数似然函数、AIC值最小和适合性检验的结果。再根据模型分析结果, 估计主基因和多基因的各遗传参数。

双列杂交试验结果以小区为单位进行统计。根据加性-显性遗传模型(AD)^[22], 采用最小范数二阶无偏估算法(MINQUE)估算各项方差分量, 并进一步估算遗传方差分量占表型方差的比率。采用调整的无偏预测法(AUP)估算各性状的基因效应值。采用Jackknife重复抽样技术估算各项估计值的标准误, 并用t测验进行显著性检验。参照莫惠栋^[23]的方法进行产量性状的通径分析。

2 结果与分析

2.1 主基因-多基因联合世代分析(应该有文字表述)

利用主基因与多基因混合遗传模型的 P_1 、 P_2 、 F_1 、 B_1 、 B_2 和 F_2 6世代联合分析方法, 对泗棉3号×石短5号(组合I)、泗棉3号×黔农465(组合II)2个高×低衣分组合的各产量性状进行遗传分析, 结果列于表2。

表 2 6 世代联合估计的各产量性状遗传参数

Table 2 Estimated genetic parameters of yield traits using six generations

参数 Parameter	衣分		子棉产量		皮棉产量		衣指		单株铃数		铃重		籽指	
	Lint percentage (%)		Seed yield per plant (g)		Lint yield per plant (g)		Lint index (g)		Bolls per plant		Boll weight (g)		Seed index (g)	
组合 Cross	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II
	E-3	D-2	E-1	E-1	E-1	E-0	E-3	C-1	A-4	D-2	E-1	D-2	E-1	E-3
<i>m</i>	38.740	35.273	47.404	23.938	18.751	11.856	6.365	5.619	11.193	14.826	3.840	3.461	9.857	9.945
<i>d</i>		3.451							2.826	3.573		1.645		
<i>h</i>									-2.826					
<i>d_a</i>	-0.550		4.418	7.559	1.631	5.456	0.039				0.671		1.495	0.560
<i>d_b</i>	1.540		-6.743	7.559	-2.870	6.465	0.498				0.671		1.495	-1.433
<i>h_a</i>			-17.572	-14.433	-7.093	-4.528					-0.293		0.457	
<i>h_b</i>			-17.497	-5.471	-7.093	0.753					-0.293		0.457	
<i>i</i>			-20.385	21.435	-7.932	6.072					0.012		-0.034	
<i>j_{ab}</i>			-4.888	13.260	-2.381	0.469					-0.403		-1.714	
<i>j_{ba}</i>			6.191	4.299	2.120	-4.949					-0.484		-1.714	
<i>l</i>			37.515	8.719	15.130	4.752					0.131		-0.727	
[<i>d</i>]	4.810	6.724	4.969	-2.459	3.852		0.281	1.609		2.251	-0.274	-1.389	-1.798	2.559
[<i>h</i>]	-3.562	-6.791	-25.413	29.331	-10.748		-0.296	-1.399		-6.258	2.153	1.224	0.966	0.181
<i>h_{mg}²</i> (%)	37.611	34.792	39.506	38.116	40.021	40.518	19.050	0.000	39.531	25.548	24.253	3.369	38.909	36.398
<i>h_{pg}²</i> (%)	33.113	49.614	3.852	9.626	7.312	10.517	58.232	72.174	0.000	29.418	6.426	72.055	22.988	41.270

E-3 : 2 对加性主基因+加性-显性多基因模型 ; D-2 : 1 对加性主基因+加性-显性多基因模型 ; E-1 : 2 对加性-显性-上位性主基因+加性-显性多基因模型 ; E-0 : 2 对加性-显性-上位性主基因+加性-显性-上位性多基因模型 ; C-1 : 加性-显性多基因模型 ; A-4 : 1 对主基因负向完全显性模型 ; *m* : 中亲值 , *d*、*h* 分别表示 1 对主基因时主基因的加性效应和显性效应 ; *d_a*、*h_a* : 2 对主基因时主基因a的加性效应和显性效应 ; *d_b*、*h_b* : 2 对主基因时主基因b的加性效应和显性效应 ; *i* : 主基因间加性×加性交互 ; *j_{ab}* : 主基因间加性×显性交互 ; *j_{ba}* : 主基因间显性×加性交互 ; *l* : 主基因间显性×显性交互 ; [*d*] : 多基因加性效应 ; [*h*] : 多基因显性效应 ; *h_{mg}²* : 主基因遗传率 ; *h_{pg}²* : 多基因遗传率。

E-3 model: two major genes with additive effects plus polygenes with additive-dominance effects; D-2 model: one major gene with additive effects plus polygenes with additive-dominance effects; E-1 model: two major genes with additive-dominance-epistatic effects plus polygenes with additive-dominance effects; E-0 model: two major genes with additive-dominance-epistatic effects plus polygenes with additive-dominance-epistatic effects; C-1 model: polygenes with additive-dominance effects; A-4 model: one major gene with negative complete dominance effects; *m*: mid-parents value; *d*: additive effect of major gene; *h*: dominance of major gene; *d_a*: additive of major gene a; *h_a*: dominance of major gene a; *d_b*: additive of major gene b; *h_b*: dominance of major gene b; *i*: additive×additive interaction; *j_{ab}*: additive×dominance interaction; *j_{ba}*: dominance×additive interaction; *l*: dominance×dominance interaction; [*d*]: additive effect of polygene; [*h*]: dominance of polygene; *h_{mg}²*: heritability of major gene; *h_{pg}²*: heritability of polygene.

2.1.1 衣分 在 2 个组合中的最适遗传模型分别为 E-3 模型(2 对加性主基因+加性-显性多基因模型)和 D-2 模型(1 对加性主基因+加性-显性多基因模型)。在组合 I 中 2 对主基因加性效应值方向相反分别为-0.550 和 1.540, 无显性效应;多基因加性效应值为 4.810, 显性效应为较低的负值。分离世代主基因遗传率为 37.611%;多基因遗传率为 33.113%, 以主基因遗传为主, 总遗传率为 70.724%。在组合 II 中, 主基因加性效应值为 3.451, 无显性效应;多基因加性效应值与显性效应值大小相当但方向相反, 分别为 6.724 和-6.791。分离世代主基因遗传率为 34.792%;多基因遗传率为 49.614%, 以多基因遗传为主, 总遗传率为 84.406%。

2.1.2 子棉产量 在 2 个组合中的最适遗传模型均为 E-1 模型(2 对加性-显性-上位性主基因+加性-显性多基因模型), 组合 I 中 1 对主基因的加性效应为正值, 负向超显性;另 1 对主基因的加性效应为负值, 负向超显性, 2 对主基因间存在上位性。多基因加性效应为正值, 显性效应为较高的负值。分离世代主基因遗传率为 39.506%, 多基因遗传率为 3.852%, 以主基因遗传为主, 总遗传率为 43.358%。组合 II 中 1 对主基因的加性效应为正值, 负向超显性;另 1 对主基因的加性效应为负值, 负向部分显性, 2 对主基因间存在上位性。多基因加性效应为负值, 显性效应为较高的正值。分离世代主基因遗传率为 38.116%, 多基因遗传率为 9.626%, 以主基因遗传为主, 总遗传率为 47.742%。

2.1.3 皮棉产量 在 2 个组合中的最适遗传模型分别为 E-1 模型(2 对加性-显性-上位性主基因+加性-显性多基因模型)和 E-0 模型(2 对加性-显性-上位性主基因+加性-显性-上位性多基因模型)。组合 I 中 1 对主基因的加性效应为正值, 负向超显性;另 1 对主基因的加性效应为负值, 负向超显性, 2 对主基因间存在上位性。多基因加性效应为正值, 显性效应为较高的负值。分离世代主基因遗传率为 40.021%, 多基因遗传率为 7.312%, 以主基因遗传为主, 总遗传率为 47.333%。组合 II 中 1 对主基因的加性效应为正值, 负向部分显性;另 1 对主基因的加性效应为正值, 正向部分显性, 2 对主基因间存在上位性。分离世代主基因遗传率为 40.518%, 多基因遗传率为 10.517%, 以主基因遗传为主, 总遗传率为 51.035%。

2.1.4 衣指 在 2 个组合中的最适遗传模型分别为 E-3 模型(2 对加性主基因+加性-显性多基因模型)和 C-1 模型(加性-显性多基因模型)。组合 I 中 2 对主基因加性效应均为正值, 无显性效应, 主基因间无上位性。多基因加性效应和显性效应数值相当但方向相反。分离世代主基因遗传率为 19.050%, 多基因遗传率为 58.232%, 以多基因遗传为主, 总遗传率为 77.282%。组合 II 中无主基因效应。多基因加性效应为正值, 显性效应为较低的负值。分离世代多基因遗传率为 72.174%, 属于典型的多基因遗传, 总遗传率为 72.174%。

2.1.5 单株铃数 在 2 个组合中的最适遗传模型分别为 A-4 模型(1 对主基因负向完全显性模型)和 D-2 模型(一对加性主基因+ 加性-显性多基因模型)。组合 I 中 1 对主基因的加性效应为正值, 负向完全显性。分离世代主基因遗传率为 39.531%, 属于典型的主基因遗传, 总遗传率为 39.531%。组合 II 中 1 对主基因的加性效应为正值, 无显性效应。多基因加性效应为正值, 显性效应为较高的负值。分离世代主基因遗传率为 25.548%, 多基因遗传率为 29.418%, 以多基因遗传为主, 总遗传率为 54.966%。

2.1.6 铃重 在 2 个组合中的最适遗传模型分别为 E-1 模型(2 对加性-显性-上位性主基因+加性-显性多基因模型)和 D-2 模型(一对加性主基因+加性-显性多基因模型)。组合 I 中 2 对主基因的加性效应和显性效应值均相等, 负向部分显性。主基因间存在上位性。多基因加性效应为负值, 显性效应为较高的正值。分离世代主基因遗传率为 24.253%, 多基因遗传率为 6.426%, 以主基因遗传为主, 总遗传率为 30.679%。组合 II 中 1 对主基因的加性效应为正值, 无显性效应。多基因加性效应为负值, 显性效应为较低的正值。分离世代主基因遗传率为 3.369%, 多基因遗传率为 72.055%, 以多基因遗传为主, 总遗传率为 75.424%。

2.1.7 籽指 在 2 个组合中的最适遗传模型分别为 E-1 模型(2 对加性-显性-上位性主基因+加性-显性多基因模型)和 E-3 模型(2 对加性主基因+加性-显性多基因模型)。组合 I 中 2 对主基因的加性效应和显性效应值均相等, 正向部分显性。主基因间存在上位性。多基因加性效应为负值, 显性效应为较低的正值。分离世代主基因遗传率为 38.909%, 多基因遗传率为 22.988%, 以主基因遗传为主, 总遗传率为 61.897%。组合 II 中 2 对主基因加性效应方向相反, 无显性效应, 主基因间无上位性。多基因加性效应和显性效应均为正值。分离世代主基因遗传率为 36.398%, 多基因遗传率为 41.270%, 以多基因遗传为主, 总遗传率为

77.668%。

2.2 双列杂交遗传分析

2.2.1 遗传方差和遗传率分析 由表 3 显示，陆地棉产量性状的遗传受加性效应和显性效应共同控制，其中，衣分、衣指以加性效应为主；子棉产量、铃重、籽指以显性效应为主；皮棉产量、单株铃数以加性和显性效应为主。各产量性状的剩余方差分量均达显著或极显著水平，其中铃重最大为 88.0%，表明产量性状易受环境条件影响。各产量性状的普通广义遗传率均较高，达显著或极显著水平，其中衣分最高为 97.6%，其次衣指为 88.7%。普通广义遗传率由高到低依次为衣分、衣指、皮棉产量、单株铃数、籽指、子棉产量、铃重。普通狭义遗传率除子棉产量、铃重和籽指差异不显著外，其他性状均达显著或极显著水平，其中衣指最高为 65.6%，其次是衣分为 61.8%。普通狭义遗传率由高到低依次为衣指、衣分、单株铃数、皮棉产量、籽指、子棉产量、铃重。

表 3 各产量性状遗传方差分量比率的估计值及遗传率
Table 3 Estimated proportions of variance components and heritability of yield traits

方差分量比率和遗传率 Var.(G)/Var.(T) and heritability	衣分 Lint percentage (g)	子棉产量 Seed yield per plant (g)	皮棉产量 Lint yield per plant (g)	衣指 Lint index (g)	单株铃数 Bolls per plant	铃重 Boll weight (g)	籽指 Seed index (g)
加性方差 V_A	17.436**	52.462	25.943*	0.488*	6.180*	0.000	0.543
显性方差 V_D	10.112*	202.342*	40.710*	0.172**	7.892*	0.043	0.765*
剩余效应方差 V_R	0.662*	120.803*	15.620*	0.083**	3.408	0.320*	0.477
表型方差 V_P	28.210**	375.607**	82.270**	0.743**	17.482**	0.364*	1.781*
加性方差比率 V_A/V_P	0.618**	0.139	0.315*	0.656**	0.353*	0.001	0.304
显性方差比率 V_D/V_P	0.358**	0.538*	0.494*	0.231	0.451*	0.119*	0.428**
剩余方差比率 V_R/V_P	0.023**	0.321*	0.189*	0.112**	0.195*	0.880**	0.267*
普通狭义遗传率 h^2_N	0.618**	0.139	0.315*	0.656**	0.353*	0.001	0.304
普通广义遗传率 h^2_B	0.976**	0.678**	0.810**	0.887**	0.805**	0.119**	0.732*

V_A 、 V_D 、 V_R 、 V_P 、 h^2_N 和 h^2_B 分别为加性方差、显性方差、剩余效应方差、表型方差、普通狭义遗传率和普通广义遗传率；*、**分别表示在 0.05 和 0.01 水平上显著。

V_A , V_D , V_R , V_P , h^2_N , and h^2_B represent variances of additive, dominance, residual effects, phenotype, common broad heredity and common narrow heredity, respectively; *, **: significant at 0.05 and 0.01 probability levels, respectively.

2.2.2 遗传效应分解 由表 4 可知，对衣分来说，2 个高值亲本半半棉、泗棉 3 号和 1 个中值亲本苏棉 12 的加性效应预测值为正值，其中，2 个高值亲本均达极显著水平，中值亲本苏棉 12 达显著水平，预示着从它们的杂种后代中较易获得高衣分的遗传材料；中值亲本关农 1 号和两个低值亲本石短 5 号、黔农 465 的加性效应预测值为负值，其中，低值亲本达极显著水平。亲本的显性效应除低值亲本石短 5 号为极显著的负值，其他亲本均为正值。预示该亲本的杂种后代有较大的自交衰退现象。对其他产量性状来说，半半棉、泗棉 3 号和苏棉 12 的加性效应预测值表现较好，其中，高值亲本泗棉 3 号表现最好，其子棉产量、皮棉产量和衣指均达显著水平，是理想的杂交亲本材料。关农 1 号和石短 5 号、黔农 465 的加性效应预测值表现较差，其中，黔农 465 表现最差，其多数性状达到负向显著或极显著水平。

表4 亲本各产量性状的加性效应(A_i)和显性效应(D_{ii})的预测值

Table 4 Predictable values of additive or dominant effects of yield traits in parents

亲本 Parent	遗传效应 Genetic effect	衣分 Lint percentage (%)	子棉产量 Seed yield per plant (g)	皮棉产量 Lint yield per plant (g)	衣指 Lint index (g)	单株铃数 Bolls per plant	铃重 Boll weight (g)	籽指 Seed index (g)
半半棉 Banbanmian	A _i	3.16**	2.33	3.11	0.58**	0.80	-0.01	-0.42**
	D _{ii}	2.61*	1.94	2.74	0.13	0.87	-0.30	-0.88**
泗棉3号 Simian 3	A _i	3.02**	3.48*	3.24*	0.46*	1.82	-0.01	-0.60
	D _{ii}	0.09	-12.18*	-4.37**	0.29	-1.16*	-0.22*	0.47
苏棉12 Sumian 12	A _i	0.63*	5.37	2.37	0.03	1.31	0.01	-0.25
	D _{ii}	0.54	-3.98*	-0.73	-0.18	0.73	-0.22	-0.55*
关农1号 Guannong 1	A _i	-0.51	1.46	-0.02	-0.01	0.38	0.02	0.22
	D _{ii}	0.20	-4.08	-1.27	0.13	1.01	-0.03	0.06
石短5号 Shidian 5	A _i	-1.75**	-7.40*	-3.60*	-0.32*	-2.51*	0.00	0.27
	D _{ii}	-3.01**	-29.75**	-12.07**	-0.09	-5.91*	-0.18	1.30
黔农465 Qiannong 465	A _i	-4.55**	-5.26*	-5.09**	-0.74*	-1.81*	0.00	0.78*
	D _{ii}	1.44	-8.19	-1.45	0.06	0.15	0.10	-0.64

A_i和D_{ii}分别为亲本的加性效应、显性效应预测值；*和**分别表示在0.05和0.01水平上显著。

A_i, D_{ii}: predictable values of additive effects and dominance effects of parents, respectively; *, **: significant at 0.05 and 0.01 probability levels, respectively.

从表5看出，衣分以半半棉×石短5号(高×低)、泗棉3号×苏棉12(高×中)、关农1号×石短5号(中×低)组合表现较好，达到极显著水平；其他产量性状以半半棉×石短5号组合表现最好，多数性状达到显著或极显著水平。表明以衣分等产量性状差异较大的品种杂交，配合力较好，有利于杂种优势利用。

表5 杂交组合各产量性状显性效应(D_{ij})预测值

Table 5 Predictable values of dominant effects for each of yield traits in crosses

组合 Cross	衣分 Lint percentage (%)	子棉产量 Seed yield per plant (g)	皮棉产量 Lint yield per plant (g)	衣指 Lint index (g)	单株铃数 Bolls per plant	铃重 Boll weight (g)	籽指 Seed index (g)
半半棉×泗棉3号 Banbanmian×Simian 3	0.64	-2.16	-0.04	0.15	-1.24	0.49	-0.06
半半棉×苏棉12 Banbanmian×Sumian 12	1.05	-7.92	-2.18	0.43	-1.17	0.10	0.22
半半棉×关农1号 Banbanmian×Guannong 1	-7.91**	-20.08*	-12.40*	-0.91**	-5.22*	0.24	2.07*
半半棉×石短5号 Banbanmian×Shidian 5	5.25*	28.49**	13.90**	0.75*	6.00*	-0.26	-1.06
半半棉×黔农465 Banbanmian×Qiannong 465	0.05	1.90	-0.14	0.02	1.02	-0.06	0.00
泗棉3号×苏棉12 Simian 3×Sumian 12	2.13**	3.37	3.63	0.24	1.41	-0.02	-0.44
泗棉3号×关农1号 Simian 3×Guannong 1	1.48	-4.19	-0.26	-0.10	-1.07	-0.09	-0.82
泗棉3号×石短5号 Simian 3×Shidian 5	0.24	23.81*	7.84	-0.16	3.84	0.15	-0.43
泗棉3号×黔农465 Simian 3×Qiannong 465	-0.57	9.66	2.37	-0.15	1.98*	-0.13	-0.04
苏棉12×关农1号 Sumian 12×Guannong 1	-0.35	17.05	5.84	0.02	3.12*	0.14	0.15
苏棉12×石短5号 Sumian 12×Shidian 5	-1.45	-4.85	-3.67	-0.30	-0.44	0.37	0.00
苏棉12×黔农465 Sumian 12×Qiannong 465	-1.62	9.77	1.36	-0.01	-2.52	-0.06	0.81**
关农1号×石短5号 Guannong 1×Shidian 5	6.12**	15.59	9.16	0.56	1.97	-0.01	-1.78**
关农1号×黔农465 Guannong 1×Qiannong 465	-0.44	2.36	0.19	0.13	-0.26	-0.05	0.57
石短5号×黔农465 Shidian 5×Qiannong 465	-6.51*	-16.56	-8.41	-1.04*	-3.11	0.08	1.05

*, ** 分别表示在0.05和0.01水平上显著。*, **: significant at 0.05 and 0.01 probability levels, respectively.

2.2.3 各产量性状的相关和通径分析 相关分析(表6)表明，产量性状间的基因型相关与表型相关具有高度的一致性。衣分、子棉产量、衣指、单株铃数与皮棉产量呈显著或极显著正相关，籽指与皮棉产量呈极显著负相关，铃重与皮棉产量呈微弱的负相关。通径分析(图1)表明，单株铃数与皮棉产量的直接途径

系数最大为 0.6124，其次是衣分为 0.3951，铃重最小仅 0.0431；单株铃数通过衣分、衣分通过单株铃数对皮棉产量的间接途径系数为较高的正值，而单株铃数和衣分通过铃重、铃重通过单株铃数和衣分对皮棉产量的间接途径系数为较低的负值。说明在本试验条件下，单株铃数对皮棉产量贡献最大，是提高产量的主攻目标；衣分对皮棉产量贡献也较大，可以作为提高皮棉产量的改良目标；铃重由于对提高皮棉产量的直接贡献最小，且其效应与单株铃数和衣分对提高皮棉产量的效应相反(相关系数分别为-0.053 和-0.180)，不宜作为重点改良目标。

表 6 各产量性状的相关分析

Table 6 Correlation analysis of yield traits

性状 Trait	子棉产量 Seed yield	衣指 Lint index	单株铃数 Bolls per plant	铃重 Boll weight	籽指 Seed index	皮棉产量 Lint yield
衣分 Lint percentage	0.595 ^{**1)}	0.929 ^{**}	0.726 ^{**}	-0.180	-0.863 ^{**}	0.832 ^{**}
子棉产量 Seed yield	0.704 ^{**2)}	0.982 ^{**}	0.802 ^{**}	-0.488	-0.981 ^{**}	0.908 ^{**}
衣指 Lint index		0.483 [*]	0.863 ^{**}	0.038	-0.622 ^{**}	0.934 ^{**}
单株铃数 Bolls per plant		0.663 ^{**}	0.949 ^{**}	0.062	-0.726 [*]	0.932 ^{**}
铃重 Boll weight			0.628 [*]	-0.178	-0.624 [*]	0.725 [*]
籽指 Seed index			0.749 ^{**}	-0.451	-0.923 [*]	0.867 ^{**}
				-0.053	-0.703 ^{**}	0.897 ^{**}
				-0.125	-0.853 ^{**}	0.949 ^{**}
					0.130	-0.067
					0.490	-0.301
						-0.788 ^{**}
						-0.925 ^{**}

1): 表型相关系数; 2): 基因型相关系数。*, ** 分别表示在 0.05 和 0.01 水平上显著。

1): phenotype correlation coefficient; 2): genotype correlation coefficient. *, **: significant at 0.05 and 0.01 probability levels, respectively.

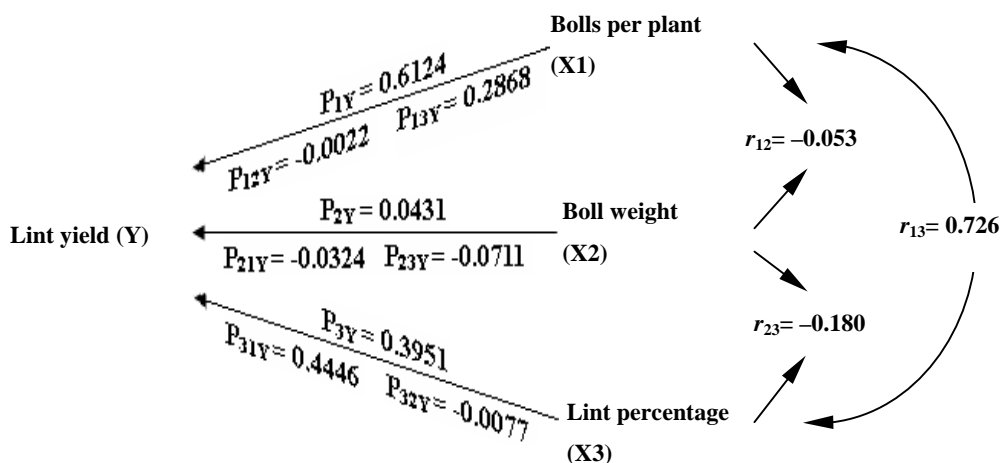


图 1 产量构成因素对皮棉产量的通径分析

Fig. 1 Path analysis of yield components to lint yield

3 讨论

3.1 陆地棉产量性状主基因存在的普遍性

本文率先将主基因 - 多基因联合世代分析和双列杂交试验分析相结合，对衣分不同的陆地棉品种产量及产量构成因素进行遗传研究，两套结果相互补充，对指导棉花产量育种具有重要意义。以分子标记为手段的QTL作图结果提供了控制数量性状主基因存在的证据^[24]。对 2 个高×低衣分组合的衣分等产量及产量

构成因素的主基因-多基因 6 世代联合遗传分析,表明,尽管 2 个组合各产量性状的最适遗传模型并不完全一致,且主基因与多基因的遗传效应、遗传率存在差异,但所有性状至少在 1 个组合中检测到主基因的存在,并得到了 QTL 定位结果的部分证实^[19]。殷剑美等^[15]、张培通等^[16]分别利用 P₁、P₂、F₁、F_{2,3} 4 世代和 P₁、P₂、F₁、F₂、B₁、B₂ 6 世代联合分析法对棉花的产量性状进行主基因-多基因遗传分析,均表明棉花产量性状符合主基因-多基因遗传模型,多数性状存在主基因。宋丽等^[20]、Abdurakhmonov 等^[25]分别用低衣分光子材料、无纤维光子材料和有纤维有短绒陆地棉品系杂交,进行衣分性状的遗传、QTL 定位研究,不仅证实了棉花衣分性状主基因的存在,而且根据主基因的效应值,推测该主基因可能位于染色体 A12(Chr.12)。

3.2 不同组合产量性状的主基因、多基因遗传率比较

由 2 个组合各产量性状的主基因、多基因遗传率比较得出,2 个组合主基因遗传率均为皮棉产量最高,铃重和衣指最低,其他性状变化差异较小;而多基因遗传率虽均为衣指最高,但其他性状变化差异较大。说明尽管产量性状的最适遗传模型在不同组合中并不完全相同,但各性状的主基因遗传率比多基因遗传率相对较稳定。2 个组合衣分、衣指的总遗传率平均值最高,分别为 77.565% (70.724%、84.406%)和 74.728% (77.282%、72.174%),与双列杂交两性状的广义遗传率、狭义遗传率均最高的趋势一致。由 2 个组合各产量性状的主基因、多基因遗传率分量比较得出,除子棉产量和皮棉产量在 2 个组合中均以主基因遗传为主外,其他性状在不同组合间遗传模式存在差别。本研究结果对前人的工作起到很好的补充作用,为棉花产量性状的遗传育种提供了有用的信息。通过了解各产量性状的主基因-多基因遗传规律,有助于选用适当的育种方法提高棉花产量。对以主基因遗传为主的性状可采用单交重组或简单回交转育的方法;对以多基因遗传为主的性状可采用聚合回交或轮回选择累积增效基因的方法;而对于以主基因和多基因遗传并重的性状则要根据其相对效应的大小分别考虑,最终实现对目标性状的改良和提高。

3.3 陆地棉产量性状的遗传效应和遗传率

数量遗传分析结果表明,大多数数量性状的上位性遗传方差不如加性和显性遗传方差重要^[26]。本研究表明,陆地棉各产量性状都有较高的遗传主效应方差,说明产量性状受加性效应和显性效应共同控制。其中,衣分、衣指以加性效应为主;子棉产量、铃重、籽指以显性效应为主;皮棉产量、单株铃数以加性和显性效应为主。所有性状的剩余方差均达显著或极显著水平,其中,铃重的剩余方差分量最大,对该性状的遗传改良应充分考虑环境条件的影响。关于产量性状的遗传效应与前人的结果基本一致^[1,2,27]。遗传率是描述数量性状遗传规律的主要参数之一。本研究中,各产量性状的普通广义遗传率均较高,达显著或极显著水平。普通狭义遗传率除子棉产量、铃重和籽指外,其他性状均达显著或极显著水平。研究结果对棉花产量性状的选择和同步提高具有理论指导作用。

3.4 产量构成因素对皮棉产量的贡献

棉花的产量性状间存在不同性质和程度的相关关系,因此,在对某一性状进行选择时,常会直接或间接引起另一性状的某些变化。本研究表明,单株铃数、衣分和皮棉产量三者间均呈极显著正相关,他们均与铃重呈微弱的负相关;单株铃数与皮棉产量的直接通径系数最大,衣分次之,铃重最小;单株铃数通过衣分以及衣分通过单株铃数对皮棉产量的间接通径系数均为较高的正值,而单株铃数和衣分通过铃重以及铃重通过单株铃数和衣分对皮棉产量的间接通径系数均为较低的负值。相关和通径两种分析结果是吻合的,表明在本试验条件下,单株铃数对皮棉产量贡献最大,其次为衣分,铃重最小。由于本试验所选用的亲本材料分别来自上世纪不同年代的棉花品种,单株铃数和衣分的差异明显大于铃重,皮棉产量总变异的绝大部分由单株铃数和衣分的变异来解释,因此单株铃数和衣分对皮棉产量贡献远大于铃重。最近,Wu 等^[8]利用陆地棉染色体置换系进行棉花产量及产量构成因素的相关分析,结果表明单株铃数对皮棉产量贡献远大于铃重和衣分,一些被替换的染色体或染色体臂可能通过产量构成因素与皮棉产量间接相关。张德贵等^[28]对建国以来长江流域棉区不同历史时期的棉花品种进行了较系统的遗传研究,结果表明:不同时期各产量构成因素对皮棉产量的贡献不同,筛选大铃和高衣分仍然是目前产量育种的有效途径。结合本研究和前人研究结果,笔者认为,当前我国育成品种的衣分普遍达到较高水平,新品种的选育在保持较高衣分

的基础上，加强对单株铃数和铃重的选择是很有必要的。

4 结论

陆地棉产量性状主基因是普遍存在的，主基因遗传率比多基因遗传率在不同组合间相对较稳定；不同组合各性状的主基因、多基因遗传率分量不尽相同，除子棉产量和皮棉产量在 2 个组合中均以主基因遗传为主外，其他性状在不同组合中遗传模式存在差别。陆地棉产量及产量构成因素都有较高的遗传主效应方差，其中，衣分、衣指以加性效应为主；子棉产量、铃重、籽指以显性效应为主；皮棉产量、单株铃数以加性和显性效应为主。衣分和衣指的普通广义遗传率和普通狭义遗传率均最高。产量构成因素中单株铃数对皮棉产量的贡献最大，衣分次之，铃重最小。主基因-多基因联合世代分析与双列杂交试验分析两套结果相互补充，对指导棉花产量育种具有重要意义。

References

- [1] Godoy A S, Palomo G A. Genetic analysis of earliness in upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.): II. Yield and lint percentage. *Euphytica*, 1999, 105: 161–166
- [2] Li W-H(李卫华), Hu X-Y(胡新燕), Shen W-W(申温文), Song Y-P(宋玉萍), Xu J-A(徐加安), Li Q(李强). Genetic analysis of important economic traits in upland cotton (*G. hirsutum* L.). *Cotton Sci* (棉花学报), 2000, 12(2): 81–84 (in Chinese with English abstract)
- [3] Han X-M(韩祥铭), Liu Y-X(刘英欣). Genetic analysis for yield and its components in upland cotton. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2002, 28(4): 533–536 (in Chinese with English abstract)
- [4] Yuan Y-L(袁有禄), Zhang T-Z(张天真), Guo W-Z(郭旺珍), Pan J-J(潘家驹), Kohel R J. Heterosis and gene action of boll weight and lint percentage in high quality fiber property varieties in upland cotton. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2002, 28(2): 196–202 (in Chinese with English abstract)
- [5] Sun J-L(孙君灵), Du X-M(杜雄明), Zhou Z-L(周志丽), Pan Z-E(潘兆娥), Pang B-Y(庞保印). Analysis on heritability and heterosis of main traits of *Bt* transgenic cotton SGK9708 crossed with different types. *Cotton Sci* (棉花学报), 2003, 15(6): 323–327 (in Chinese with English abstract)
- [6] Wu Y T, Yin J M, Guo W Z, Zhu X F, Zhang T Z. Heterosis performance of yield and fiber quality in F_1 and F_2 hybrids in upland cotton. *Plant Breed*, 2004, 123: 285–289
- [7] Liu L-W(刘芦苇), Zhu S-J(祝水金). Analysis of genetic effects and heterosis for yield and yield traits in transgenic insect resistant cotton (*G. hirsutum* L.). *Cotton Sci* (棉花学报), 2007, 19(1): 33–37 (in Chinese with English abstract)
- [8] Wu J X, Jenkins J N, McCarty J C, Saha S, Percy R. Genetic association of lint yield with its components in cotton chromosome substitution lines. *Euphytica*, 2008, 164: 199–207
- [9] Gai J-Y(盖钧铭), Zhang Y-M(章元明), Wang J-K(王建康). Genetic System of Quantitative Traits in Plant (植物数量性状遗传体系). Beijing: Science Press, 2003 (in Chinese)
- [10] Luo Q-Y(罗庆云), Yu B-J(於丙军), Liu Y-L(刘友良), Zhang Y-M(章元明), Xue Y-L(薛艳玲), Zhang Y(张艳). The mixed inheritance analysis of salt tolerance in cultivars GLYCINE MAX. *Soybean Sci* (大豆科学), 2004, 23(4): 239–244 (in Chinese with English abstract)
- [11] Li G-J(李广军), Cheng L-G(程利国), Zhang G-Z(张国政), He X-H(何小红), Zhi H-J(智海剑), Zhang Y-M(章元明). Mixed major-gene plus polygenes inheritance analysis for resistance in soybean to bean pyralid (*Lamprosema indicata* Fabricius). *Soybean Sci* (大豆科学), 27(1): 33–41 (in Chinese with English abstract)
- [12] Li Y-S(李余生), Zhu Z(朱镇), Zhang Y-D(张亚东), Zhao L(赵凌), Wang C-L(王才林). Genetic analysis of rice false smut resistance using major gene plus polygene mixed genetic model. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2008, 34(10): 1728–1733 (in Chinese with English abstract)
- [13] Wu J-Z(吴纪中), Yan W(颜伟), Cai S-B(蔡士宾), Ren L-J(任丽娟), Tang T(汤颀). Genetic analysis of sharp eyespot resistance by using major gene plus polygene mixed inheritance analysis in wheat (*Triticum aestivum*). *Jiangsu J Agric Sci* (江苏农业学报), 2005, 21(1): 6–11 (in Chinese with English abstract)
- [14] Ge X-X(葛秀秀), Zhang L-P(张立平), He Z-H(何中虎), Zhang Y-M(章元明). The mixed inheritance analysis of polyphenol oxidase activities in winter wheat. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2004, 30(1): 18–20 (in Chinese with English abstract)
- [15] Yin J-M(殷剑美), Wu Y-T(武耀廷), Zhu X-F(朱协飞), Zhang T-Z(张天真). Genetic analysis of yield traits and fiber qualities by using major gene plus polygene mixed inheritance model in upland cotton (*G. hirsutum* L.). *Cotton Sci* (棉花学报), 2003, 15(2): 67–72 (in Chinese with English abstract)
- [16] Zhang P-T(张培通), Zhu X-F(朱协飞), Guo W-Z(郭旺珍), Yu J-Z(俞敬忠), Zhang T-Z(张天真). Genetic analysis of yield and its components for high yield cultivar Simian 3 in *G. hirsutum* L. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2006, 32(7): 1011–1017 (in Chinese with English abstract)

- [17] Bao H-P(包和平), Wang X-L(王晓丽), Li C-C(李春成), Yang G(杨光), Zhang L-P(张丽萍). Mixed inheritance analysis of major gene-poly gene of Bt-resistance on maize. *J Jilin Agric Univ* (吉林农业大学学报), 2007, 29(3): 253–255 (in Chinese with English abstract)
- [18] Gu H(顾慧), Qi C-K(戚存扣). Genetic analysis of lodging resistance with mixed model of major gene plus polygene in *Brassica napus* L. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2008, 34(3): 376–381 (in Chinese with English abstract)
- [19] Li C-Q(李成奇), Guo W-Z(郭旺珍), Ma X-L(马晓玲), Zhang T-Z(张天真). Tagging and mapping of QTL for yield and its components in upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.) population with varied lint percentage. *Cotton Sci* (棉花学报), 2008, 20(3): 163–169 (in Chinese with English abstract)
- [20] S L(宋丽), Guo W-Z(郭旺珍), Zhang T-Z(张天真). Genetic study on the lint percentage trait in upland cotton using dominant fuzzless mutant *N₁*. *Mol Plant Breed* (分子植物育种), 2008, 6(6): 1101–1106 (in Chinese with English abstract)
- [21] PAN J-J(潘家驹). Cotton Breeding (棉花育种学). Beijing: China Agriculture Press, 1998, p 151 (in Chinese)
- [22] Zhu J(朱军). General genetic models and new analysis methods for quantitative traits. *J Zhejiang Agric Univ* (浙江农业大学学报), 1994, 551–559 (in Chinese with English abstract)
- [23] Mo H-D(莫惠栋). Path coefficient and its application. *J Jiangsu Agric Coll* (江苏农学院学报), 1983, 4(1): 45–51 (in Chinese)
- [24] Kearsley M J, Farquhar A G. QTL analysis in plants: Where are we now? *Heredity*, 1998, 80: 137–142
- [25] Abdurakhmonov I Y, Buriev Z T, Saha S, Pepper A E, Musaev J A, Almatov A, Shermatov S E, Kushanov F N, Mavlonov G T, Reddy U K, Yu J Z, Jenkins J N, Kohel R J, Abdurkarimov A. Microsatellite markers associated with lint percentage trait in cotton, *Gossypium hirsutum*. *Euphytica*, 2007, 156: 141–156
- [26] Hallauer A R, Miranda J B. Quantitative Genetics in Maize Breeding. Ames, Iowa: Iowa State University Press, 1981
- [27] Zhou Y-Y(周有耀). Genetic analysis of yield and fiber characters in upland cotton. *Acta Agric Univ Pekinensis* (北京农业大学学报), 1988, 14: 135–141 (in Chinese with English abstract)
- [28] Zhang D-G(张德贵), Kong F-L(孔繁玲), Zhang Q-Y(张群远), Liu W-X(刘文欣), Yang F-X(杨付新), Xu N-Y(许乃银), Liao Q(廖琴), Zou K(邹奎). Genetic improvement of cotton varieties in the Yangtze Valley in China since 1950s: I. Improvement on yield and yield components. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2003, 29(2): 208–215 (in Chinese with English abstract)