

高品质陆地棉铃-叶系统干物质质量的发育遗传研究

莫旺成, 汤飞宇*, 肖文俊

(江西农业大学农学院 / 作物生理生态与遗传育种教育部重点实验室 / 江西省作物生理生态与遗传育种重点实验室,
南昌 330045)

摘要:应用加性-显性发育遗传模型及条件与非条件的统计分析方法,对6个高品质陆地棉品种(系)及其30个F₁组合的伏桃与对位果枝叶的干物质质量进行了研究。非条件方差分析表明,果枝叶质量在棉铃体积增大期主要受加性效应控制,内部充实期主要受显性效应控制;铃壳质量在不同发育时期均以加性效应为主;铃重在前中期主要受显性效应控制,后期以加性效应为主。条件遗传分析表明,影响果枝叶质量的净遗传效应在铃龄38 d至45 d达到高峰;控制铃壳质量的基因表达分别在铃龄17 d至24 d和铃龄38 d至45 d出现两个高峰;影响铃重性状的基因分别在铃龄17 d至24 d和铃龄31 d至38 d出现两个表达活跃的高峰,此后基因的表达量急剧下降。遗传相关分析表明不同发育时期的铃壳质量均与最终铃重成极显著的加性正相关。

关键词:陆地棉;高品质;铃-叶;发育遗传;干物重;遗传方差;条件遗传方差

中图分类号:S562.032 文献标志码:A

文章编号:1002-7807(2012)02-0140-07

Developmental Genetic Analysis of Dry Matter Weight of Boll-leaf System in Upland Cotton Cultivars with High Fiber Quality

MO Wang-cheng, TANG Fei-yu*, XIAO Wen-jun

(College of Agronomy/ Key Laboratory of Crop Physiology, Ecology and Genetic Breeding, Ministry of Education / Key Laboratory of Crop Physiology, Ecology and Genetic Breeding of Jiangxi Province, Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045, China)

Abstract: Six upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.) varieties (lines) with high fiber quality were used to create a genetic population according to a complete diallel cross design. The developmental genetic behavior of the dry matter weight of mid-summer bolls and their subtending leaves (boll-leaf system) was investigated by using additive-dominant developmental genetic models and corresponding statistical methods. The results showed that the dry weight of the leaf subtending the boll was mainly controlled by additive effects in the former half period of boll development, and by dominant effects in the latter half period. Boll shell weight was affected by additive and dominant effects in the whole developmental process, but additive effect genes mainly acted. Boll weight was mainly governed by dominant effects in the early-middle period, and by additive effects in the late period. The results of conditional genetic variance components indicated that net genetic effects for the dry weight of the leaf subtending the boll reached a peak at 38-45 days post anthesis. Meanwhile, the expression of additive genes closed. Gene expression for the boll shell weight was most active at 17-24 days and 38-45 days after flowering. The net dominant effects played major roles. The two summits of gene expression amounts for the boll weight appeared at 17-24 days and 31-38 days after flowering, and the dominant genes were expressed in larger amounts than the additive genes. From then on, the expression of genes decreased dramatically. The maximum of net genetic effects for the boll weight appeared earlier than those of the dry weight of the leaf subtending the boll and the boll shell weight, which was consistent with the observation of more dry matter accumulation in the boll shells of high quality upland cotton varieties than low-medium quality ones. Dominance correlation coefficients between the boll shell weight at diverse developmental stages and the boll weight finally attained were positive and significant at the 0.01 probability level.

Key words: Upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.); high-fiber quality; boll leaf; developmental genetics; dry matter weight; genetic variances; conditional genetic variances

收稿日期:2011-06-27 作者简介:莫旺成(1986-),男,硕士研究生,mowangc@163.com;*通讯作者,fytangcau@163.com

基金项目:国家自然科学基金项目(31060177);江西省农业科技支撑计划项目(2009BNA03800, 20112BBF60024);江西省教育厅科学项目(GJJ09167)

棉铃是构成棉花产量的基本单元,提高铃重是促进棉花增产的重要途径。棉铃发育所需的养分主要来自对位果枝叶^[1],因此两者构成了一个基本的库源单位。提高铃重可以从3方面来考虑,一是提高棉铃对位果枝叶的叶源活性和光合性能,延缓其衰老;二是通过疏花疏蕾增强棉铃的库强;三是改善养分在棉铃内部的分配。张文静等^[2]报道花后棉铃对位叶氮代谢活跃,内源保护酶活性高,叶片生理活性较强的基因型,其铃重的快速增长期长,单铃棉纤维干物质质量高,最终铃重较高。棉铃对位叶碳氮变化特征与棉铃生物量的关系密切^[3]。低氮促进了果枝叶碳水化合物的积累,中氮水平下碳水化合物代谢较为协调,可以改善棉花的早衰现象,源库关系较为协调,从而促进了铃重的增加^[4]。氮、钾肥和缩节胺(N,N-二甲基呱啶氯化物)调控的协调运用增加了棉铃对位叶游离氨基酸、可溶性蛋白的含量,促进了对位叶光合速率的提高,对提高棉株弱势部位铃重有利^[5]。减库调节使铃体积增大、铃重提高;叶源限制调节使铃体积减小、铃重降低^[6]。减库处理延长了叶片功能期,但不利于棉子中蛋白质的合成;减源处理导致早衰并且不利于叶片中蛋白质的合成;不同处理铃重差异较大,表现为减库>对照(不减库不减源)>减源^[7]。在棉铃及其对位果枝叶所构成的系统中(简称铃-叶系统),铃壳具有特殊的意义,在棉铃体积增大期,作为库接受外来养分;而在内部充实期阶段,又转变为供应种子和纤维发育所需养分的源。

高品质陆地棉是一类纤维内在品质优异、适纺高支纱或精梳纱的专用棉花类型。其发展对于改善我国“中间大、两头小”的原棉品质结构,提高棉农植棉效益,满足国内外市场对高档面料的需求具有积极的意义。然而,与常规品质棉花相比,高品质陆地棉在棉铃发育上通常表现出铃壳厚、吐絮不畅、晚熟、衣分低等缺陷^[8-10]。反映了高品质棉铃内部养分的分配不够合理,过多的营养物质滞留在铃壳中,从而影响到铃重的提高乃至产量性能的发挥。胡宏标等^[11]研究发现棉铃对位叶C/N的变化特性对棉铃干物质的积累有显著影响,但对棉铃干物质的分配无显著作用。如果从发育遗传学的角度,并结合作物生理学的源库

理论,探讨高品质陆地棉棉铃内部组分干物质的动态遗传规律及遗传相关性,将有助于揭示影响棉铃内部同化物积累分配的遗传生理机制。

现代发育遗传学认为,个体的发育过程是一系列基因按一定时空顺序被激活或抑制的有序表达过程^[12]。生物体在发育过程中的表现既受内在遗传因素的调节,又受外界环境的深刻影响,同时还存在基因与环境的互作。棉铃性状属于数量性状,对于控制数量性状的微效多基因在生物发育过程中的遗传研究,目前尚无法采用分子遗传学等分析方法进行发育遗传机理研究。采用传统的数量遗传分析方法和最终数量性状表型值估算的遗传效应值,只是反映了决定数量性状发育的众多基因在不同时期表达的综合或累加效应,不能说明数量性状在某一段特定发育时期($t-1 \rightarrow t$)的遗传效应表达情况。Zhu^[13]运用混合线性模型的分析原理,首次提出了数量性状条件遗传方差分量估算和条件遗传效应值预测的统计分析方法。该方法克服了传统数量遗传分析方法无法准确检测特定发育阶段基因表达的缺陷,使深入研究数量性状特定时间段内基因表达的净遗传效应成为可能。该方法在水稻、棉花及小鼠等生物的发育遗传研究中得到了广泛的应用^[14-17]。条件方差的分析方法不仅可以提高性状选择的可靠性,更为栽培技术的适时调控提供了准确的时间信息。本研究利用棉铃性状差异较大的高品质陆地棉品种(系),采用完全双列杂交设计配制杂交组合,运用加性-显性发育遗传模型和非条件及条件的统计分析方法,分析中部果枝铃-叶系统不同发育时期各组分(子棉、铃壳、对位果枝叶)干物重的动态遗传特性,及与最终铃重的遗传相关性,以期为从育种和栽培两方面提高铃重和单铃经济系数提供参考依据。

1 材料和方法

1.1 试验材料

供试材料为6个棉铃性状具有较大差异的高品质陆地棉品种(品系),分别是MM-2、金星4号、AX、A201、A105、2870。MM-2系美国高强纤维品系,金星4号引自西南大学,其余材料系为自育。2008年按完全双列杂交方式配制30个杂

交组合。

1.2 大田试验设计

2009 年将 6 个亲本和 30 个 F_1 种植在江西农业大学农业科技园。4月 14 日播种,5月 16 日移栽,完全随机区组设计,3 次重复,单行畦,行长 10 m,行距 1.0 m,株距 0.45 m,土壤肥力中上等,常规栽培管理。于 7 月 15—19 日,挂牌标记第 7,8 个果枝内围果节(第 1,2 果节)的当日白花,每小区分别于花后 10 d、17 d、24 d、31 d、38 d、45 d、52 d,取 8~10 个生长发育一致的棉铃,同时取下各棉铃的对位果枝叶,立即冷藏保鲜带回室内,将棉铃分成铃壳和子棉,连同果枝叶 105 ℃杀青 15 min 后,再经 50 ℃烘干至恒重,分别称取干物质质量,统计各发育时期的铃重、铃壳质量及其对位果枝叶的单叶质量。

1.3 统计分析方法

采用加性 - 显性发育遗传模型和统计分析方法,分析亲本、 F_1 2 个世代对位果枝叶质量、铃重、铃壳质量在不同发育时期的资料。用最小范数二阶无偏估算法估算不同发育时期 3 个性状的加性方差 V_A 、显性方差 V_D ;估算果枝叶质量、铃壳质量在不同发育时期与最终铃壳质量、铃重的各项遗传相关系数(加性相关 r_A ,显性相关 r_D)。并采用朱军提出的发育数量遗传分析方法^[18],估算 3 个性状在铃期 $t-1 \rightarrow t$ 期间的条件加性方差 $V_{A(t-1 \rightarrow t)}$ 、条件显性方差 $V_{D(t-1 \rightarrow t)}$ 。利用 Jackknife 数值抽样技术对各世代平均数进行抽样,计算各项遗传参数的标准误,并用 t 测验对参数进行显著性测验。有关运算和分析采用朱军教授开发的 QGA Station 统计分析软件^[18]完成。

2 结果与分析

2.1 遗传方差分析

2.1.1 对位果枝叶质量的遗传方差分析。不同发育时期果枝叶质量非条件遗传方差分析表明(表 1),铃龄 38 d 和 45 d 未检测到加性方差,铃龄 17 d、24 d 和 31 d 未检测到显性方差,其它时期的加性方差和显性方差均达到极显著水平。在铃龄 17 d 至 31 d(以棉铃体积增大为主),果枝单叶质量受加性效应的控制,在铃龄 38 d 至 45 d(棉铃内部充实期)受显性效应的控制,铃龄 10 d 和 52 d 加性效应和显性效应相差不大。表明果枝单叶质量适宜在棉铃体积增大期选择,在棉铃内部充实期则应注意充分发挥其杂种优势。

条件方差分析方法可以获得某一性状在一个特定时段内基因表达的净遗传效应,有效地揭示遗传效应在不同发育时期的动态变化,进而明确该性状发育过程中有关基因的表达情况。不同发育时期果枝叶质量条件遗传方差分析表明(见表 1),从铃龄 10 d 至 31 d,加性效应基因一直在稳定表达,而铃龄 31 d 至 45 d,加性效应基因的表达被关闭,这也是导致铃龄 38 d 和 45 d 未检测到加性累积效应的原因。在铃龄 45 d 至 52 d,又检测到极显著水平的加性净遗传方差,表明此时有新的加性效应基因表达的开启,可能与开裂吐絮期对位果枝叶中营养物质最后的转移再利用有关。铃龄 10 d 起显性效应基因的表达一直关闭,至 31 d 开始表达,且在铃龄 38 d 至 45 d 表达量达到高峰,刚好与此时的对位棉铃内部大量积累同化物相吻合。

表 1 高品质陆地棉不同发育时期的果枝叶质量的非条件和条件方差分量估计值

Table 1 Estimates of unconditional and conditional variance components for dry weight of subtending leaf of cotton boll at different development stages in upland cotton with high quality

铃龄 Days after flowering/d	非条件方差		条件方差	
	Unconditional variance components		Conditional variance components	
	V_A	V_D	$V_{A(t-1)}$	$V_{D(t-1)}$
10	0.002**	0.003**	-	-
17	0.005**	0.000	0.002**	0.000
24	0.004**	0.000	0.001**	0.000
31	0.003**	0.000	0.001**	0.000
38	0.000	0.002**	0.000	0.003**
45	0.000	0.004**	0.000	0.007**
52	0.003**	0.001**	0.001**	0.001**

**: 表示达到 0.01 显著水平。 V_A : 加性方差; V_D : 显性方差; $V_{A(t-1)}$: 条件加性方差; $V_{D(t-1)}$: 条件显性方差。

**: significant at 0.01 probability level. V_A : additive variance; V_D : dominance variance; $V_{A(t-1)}$: conditional additive variance; $V_{D(t-1)}$: conditional dominance variance.

2.1.2 铃壳质量的遗传方差分析。不同发育时期铃壳质量的非条件遗传方差分析表明(见表 2),除铃龄 17 d 未检测到显性遗传方差外,其它时期

均检测到极显著的加性方差和显性方差,表明铃壳质量的发育受加性效应和显性效应的共同控制。除铃龄 10 d 外,其它时期的加性方差均明显大于显性方差,表明铃壳质量的发育主要受加性效应的控制。因此对铃壳的改良以系统选育比较合适。

不同发育时期铃壳质量的条件遗传方差分析表明(见表 2),铃龄 17 d 至 24 d 和铃龄 45 d 至 52 d 未检测到加性效应基因的表达,其它时段的加性效应基因的表达比较稳定。铃龄 10 d 至 17 d 未检测到显性遗传净效应,但铃龄 17 d 至 24 d 显性净遗传方差达到高峰(0.028**),此后净显性遗传方差下降;铃龄 38 d 至 45 d 又达到另一高峰(0.015**)。表明在生产上可通过加强该两个高峰时段的栽培管理以增强显性效应基因的表达,在棉铃体积增大期促进铃壳中干物质的积累,在内部充实期促进铃壳的干物质向棉子和纤维转运。

表 2 高品质陆地棉不同发育时期的铃壳质量的非条件和条件方差分量估计值

Table 2 Estimates of unconditional and conditional variance components for boll shell weight at different development stages in upland cotton with high quality

铃龄 Days after flowering/d	非条件方差 Unconditional variance components		条件方差 Conditional variance components	
	V _A	V _D	V _{A(t-1)}	V _{D(t-1)}
10	0.002**	0.004**	-	-
17	0.041**	0.000	0.009**	0.000
24	0.054**	0.033**	0.000	0.028**
31	0.031**	0.014**	0.008**	0.003**
38	0.056**	0.009**	0.010**	0.004**
45	0.043**	0.021**	0.003**	0.015**
52	0.024**	0.007**	0.000	0.006**

**: 表示达到 0.01 显著水平。V_A: 加性方差; V_D: 显性方差; V_{A(t-1)}: 条件加性方差; V_{D(t-1)}: 条件显性方差。

**: significant at 0.01 probability level. V_A: additive variance; V_D: dominance variance; V_{A(t-1)}: conditional additive variance; V_{D(t-1)}: conditional dominance variance.

2.1.3 铃重的遗传方差分析。不同发育时期铃重的非条件遗传方差分析结果表明(见表 3),除了未测到铃龄 24 d 和 31 d 的加性方差外,其它时期的加性方差和显性方差均已达到极显著水平。开花当天至铃龄 38 d 以显性效应为主,铃龄 45 d

后逐渐转变为以加性效应为主。显性方差在铃龄 38 d 达到最大,加性方差则在铃龄 45 d 和 52 d 达到最大。表明铃重适宜在棉铃发育后期进行选择,前中期适宜利用其杂种优势。

不同发育时期铃重的条件方差分量分析结果表明(见表 3),加性效应基因和显性效应基因在棉铃多数发育时期均有新的表达,尤以铃龄 31 d 至 38 d 的基因表达量为最大,这一时期加性效应和显性效应等净遗传效应的条件方差分量均已达到极显著水平,并且其估计值在整个棉铃发育过程中均为最大,说明该时段中有大量的微效多基因被激活表达,因此铃龄 31 d 至 38 d 是控制铃重表现的基因表达最为活跃的时期。该时段正值棉铃内部充实期,棉叶合成的同化物大量输向棉铃,满足棉铃内种子和纤维发育对养分的需求。基因表达量最小的时期是铃龄 45 d 至 52 d,由于棉铃临近成熟吐絮,加性效应基因的表达明显下降,而显性效应基因的表达已经关闭。此外,铃龄 17 d 至 24 d 加性效应基因的表达关闭,因而导致了在铃龄 24 d 未检测到加性累积的遗传效应。铃龄 24 d 至 31 d 不再有新的显性基因效应的表达,而此时所检测到的非条件显性效应值应是基因前几期表达所产生的延续效应。从棉铃不同发育时期条件遗传方差的组成来看,在铃龄 10 d 至 17 d(棉铃体积快速增长期)条件加性方差和条件显性方差基本相等。在铃龄 17 d 至 24 d(棉铃体积增长后期)以显性效应基因的表达为主,加性效应基因的表达被关闭。铃龄 24 d 至 31 d,又出现新的加性基因的表达,而显性效应基因的表达被关闭。铃龄 31 d 至 38 d(棉铃内部充实的前期)又检测到新的显性效应基因的表达,并且达到棉铃发育过程的高峰,此后下降,到成熟吐絮时条件显性方差趋于 0。加性效应在棉铃内部充实阶段均有表达,但呈下降趋势。加性和显性净遗传效应在个别发育时期均存在间断表达的现象。以上结果说明控制铃重发育的净遗传效应十分复杂。

2.2 遗传相关分析

表 4 列出了不同发育时期果枝叶质量、铃壳质量与最终铃壳质量、最终铃重的各项遗传相关系数(表中仅给出达到显著水平的数值)。因本试

表 3 高品质陆地棉不同发育时期的铃重的非条件和条件方差分量估计值

Table 3 Estimates of unconditional and conditional variance components for boll weight at different development stages in upland cotton with high quality

龄 期 Days after flowering/d	非条件方差		条件方差	
	Unconditional variance components	V _A	Conditional variance components	V _{D(t-t)}
10	0.002**	0.004**	-	-
17	0.016**	0.008**	0.006**	0.005**
24	0.000	0.089**	0.000	0.073**
31	0.000	0.058**	0.016**	0.000
38	0.077**	0.112**	0.033**	0.106**
45	0.149**	0.096**	0.016**	0.005**
52	0.150**	0.015**	0.002**	0.000

**: 表示达到 0.01 显著水平。V_A: 加性方差; V_D: 显性方差; V_{A(t-t)}: 条件加性方差; V_{D(t-t)}: 条件显性方差。

**: significant at 0.01 probability level. V_A: additive variance; V_D: dominance variance; V_{A(t-t)}: conditional additive variance; V_{D(t-t)}: conditional dominance variance.

验中铃龄 52 d 的伏桃均已完全吐絮, 故以铃龄 52 d 时的铃重、铃壳质量作为最终铃重和最终铃壳质量。从表 4 可知, 果枝叶质量在大多数时期与最终铃重不存在显著相关性。仅铃龄 52 d 时的

果枝叶质量与对位棉铃的最终铃重存在极显著加性正相关, 表明可根据杂种早代果枝叶的加性效应间接选择铃重, 但果枝叶的狭义遗传率(20.8%)较低, 且远低于铃重(52.4%), 因此通过果枝叶质量间接改良铃重的效果可能较差。铃龄 10 d、52 d 的果枝叶质量与对位棉铃的最终铃重成显著的显性负相关, 表明导致果枝叶增重的显性效应会使铃重下降。果枝叶质量在铃龄 10 d, 17 d, 31 d 与最终铃壳质量的加性相关均成显著或极显著的负值, 表明在棉铃体积增大期使果枝叶增重的加性效应却会使铃壳质量下降。大多数发育时期的果枝叶质量未检测到与最终铃壳质量的显性相关性, 但铃龄 52 d 的果枝叶质量与对位棉铃的铃壳质量成显著的显性正相关。说明棉铃后期果枝叶质量表现出强优势的组合往往铃壳较厚。不同发育时期的铃壳质量均与最终铃重成极显著加性正相关, 表明对于高品质陆地棉来说, 选择薄铃壳的大铃品种具有较大的难度。未检测到不同发育时期铃壳质量与最终铃重的显著水平的显性相关, 表明影响不同时期铃壳质量的显性效应与最终铃重的显性效应是相互独立的。

表 4 高品质陆地棉不同时期果枝叶质量、铃壳质量与最终铃壳质量、铃重的遗传相关系数

Table 4 Genotypic correlation coefficients between dry weight of subtending leaf of cotton boll, boll shell weight at different development stages and boll shell weight and boll weight at 52d after flowering in upland cotton with high quality

龄 期 Days after flowering/d	果枝叶质量与铃重		果枝叶质量与铃壳质量		铃壳质量与铃重	
	Dry weight of leaf subtending boll & Boll weight	r _A	Dry weight of leaf subtending boll & Boll shell weight	r _A	Boll shell weight & Boll weight	r _D
10	-	-0.788*	-0.805*	-	0.646**	-
17	-	-	-0.124*	-	0.896**	-
24	-	-	-	-	0.988**	-
31	-	-	-0.426**	-	0.932**	-
38	-	-	-	-	0.909**	-
45	-	-	-	-	1.000**	-
52	0.521**	-0.485*	0.107*	1.000*	0.959**	-

*, **: 分别表示达到 0.05, 0.01 显著水平。r_A: 加性遗传相关系数; r_D: 显性遗传相关系数。

*: significant at 0.05 probability level. r_A: additive correlation; r_D: dominance correlation.

3 讨论与结论

果枝叶质量在棉铃发育前期主要受加性效应的控制, 后期则以显性效应为主。对于显性效

应表达较为活跃的时期, 可以采用相应的栽培技术进行调控^[19]。因此在棉铃发育后期要注意改善果枝叶的营养, 延缓其衰老, 将有助于提高铃重。铃壳质量在不同棉铃发育时期受加性效应和显

性效应的共同控制,但均以加性效应为主,表明铃壳质量的改良适宜通过逐渐累积有利基因的系统选育方法进行。铃重在棉铃发育前中期以显性效应为主,后期则以加性效应为主,说明充分利用前中期铃重的杂种优势对于提高棉花产量是有利的。条件方差分析揭示了不同发育时段铃-叶系统各组分性状的基因表达情况。其中果枝叶质量的基因表达量(包括加性效应基因和显性效应基因)呈单峰曲线,最高点出现在铃龄38 d至45 d,以显性净遗传效应为主;铃壳质量和铃重的基因表达量均呈双峰曲线,两个峰分别出现在棉铃发育的体积增大期和内部充实期,均以显性净遗传效应为主。其中铃壳质量的两个峰分别出现在铃龄17 d至24 d和铃龄38 d至45 d,铃重的两个峰分别出现在铃龄17 d至24 d和铃龄31 d至38 d;在该两个高峰时段要特别注意加强栽培管理以分别促进棉铃体积的增大及内部干物质的积累。比较三者的基因表达情况不难发现,铃壳质量的后一个高峰出现的时段与果枝叶质量峰值时段相同(铃龄38 d至45 d),而铃重的后一个高峰出现的时段较果枝叶质量和铃壳质量峰值时段提前7 d,并在铃龄38 d后基因表达量急剧下降。这也许暗示了果枝叶合成的同化物在铃龄38 d至45 d时段大量积累在铃壳,鲜有进一步向子棉运输,因而导致高品质棉棉铃增厚、吐絮不畅。

遗传相关分析表明不同发育时期控制铃壳质量的加性效应与影响铃重的加性效应存在极显著的正相关关系,说明培育高品质棉薄铃壳而铃较大的品种具有较大的难度。棉铃是在棉花花铃期的不同时段陆续开花成铃直至成熟吐絮,由于发育时所处的自然环境条件以及棉株的生理年龄存在差异,棉株下部及上部的伏前桃、秋桃的遗传表现与伏桃应有所不同,因此关于伏前桃和秋桃的铃-叶系统各组分的不同发育时期的动态遗传规律值得研究。此外,干物质质量作为作物的一个重要数量性状,往往易受基因型与环境互作效应的影响,该效应会在一定程度上影响铃-叶系统干物质的表现,所以有必要在不同年份或地点上进一步研究。

参考文献:

- [1] BENEDICT C R, Kohel R J. Export of ^{14}C -assimilates in cotton leaves[J]. Crop Science, 1975, 15: 367-372.
- [2] 张文静,胡宏标,陈兵林,等. 棉铃对位叶生理特性的基因型差异及其与铃重形成的关系[J]. 棉花学报, 2007, 19(4): 296-303.
ZHANG Wen-jing, Hu Hong-biao, Chen Bing-lin, et al. Relationship between genotypic difference of physiological characteristics in leaf subtending boll and boll weight forming[J]. Cotton Science, 2007, 19(4): 296-303.
- [3] 赵新华,屈磊,陈兵林,等. 陆地棉棉铃对位叶碳氮变化特征与其生物量关系的研究[J]. 棉花学报, 2010, 22(3): 209-216.
ZHAO Xin-hua, Qu Lei , Chen Bing-lin, et al. Changes of carbon and nitrogen in the subtending leaf of cotton boll and its relationship to biomass of cotton boll, seed and fiber[J]. Cotton Science, 2010, 22(3): 209-216.
- [4] 孙红春,冯丽肖,谢志霞,等. 不同氮素水平对棉花不同部位铃-叶系统生理特性及铃重空间分布的影响[J]. 中国农业科学, 2007, 40(8): 1638-1645.
SUN Hong-chun, Feng Li-xiao, Xie Zhi-xia, et al. Physiological characteristics of boll-leaf system and boll weight space distributing of cotton under different nitrogen levels [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2007, 40(8): 1638-1645.
- [5] 周桂生,陈德华,吴云康. 施肥和化控对高产棉田叶源活性和棉铃发育的调节[J]. 棉花学报, 2001, 13(6): 356-360.
ZHOU Gui-sheng, Chen De-hua, Wu Yun-kang, et al. The regulation of fertilizer and DPC for chemical control on the physiological activities of leaf source and the enhancement of boll weight in high yield cotton[J]. Cotton Science, 2001, 13(6): 356-360.
- [6] 张祥,张丽,王书仁,等. 棉花源库调节对铃叶光合产物运输的影响[J]. 作物学报, 2007, 33(5): 843-848.
ZHANG Xiang, Zhang Li, Wang Shu-ren, et al. Effect of source-sink regulation on the transportation and allocation of boll-leaf photosynthetic products in cotton[J]. Acta Agronomica Sinica, 2007, 33(5): 843-848.
- [7] 孙红春,李存东,张月辰,等. 棉花源库比对中、下果枝叶生理活性及铃重的影响[J]. 作物学报, 2008, 34(8): 1459-1463.
SUN Hong-chun, Li Cun-dong, Zhang Yue-chen, et al. Effects of source/sink ratio on boll weight and physiologi-

- cal activities of leaves at middle and lower fruiting branches in cotton[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2008, 34 (8): 1459-1463.
- [8] 崔世友, 缪亚梅. 超强纤维棉花新品系选育初报[J]. *江西棉花*, 2001, 23(2): 37-38.
- CUI Shi-you, Miu Ya-mei. Breeding of new cotton lines with ultra-strength fiber[J]. *Jiangxi Cotton*, 2001, 23(2): 37-38.
- [9] 张香桂, 倪万潮. 棉花高品质系主要农艺与经济性状研究简报[J]. *中国棉花*, 2006, 33(1): 11.
ZHANG Xiang-gui, Ni Wang-chao. Studies of main agro-nomical and economical traits in high fibre cotton breeding lines[J]. *China Cotton*, 2006, 33: 17-19.
- [10] 汤飞宇, 程锦, 黄文新, 等. 高品质陆地棉复交品系主要经济性状变异与相关分析[J]. *作物杂志*, 2008, 5: 47-49.
TANG Fei-yu, Cheng Jin, Huang Wen-xin, et al. Analysis of variation and correlation of main economic characters in upland cotton multiple-cross strains with high quality[J]. *Crops*, 2008, 5: 47-49.
- [11] 胡宏标, 张文静, 陈兵林, 等. 棉铃对位叶 C/N 的变化及其与棉铃干物质积累和分配的关系[J]. *作物学报*, 2008, 34(2): 254-260.
HU Hong-biao, Zhang Wen-jing, Chen Bing-lin, et al. Changes of C/N ratio in the subtending leaf of cotton boll and its relationship to cotton boll dry matter accumulation and distribution[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2008, 34(2): 254-260.
- [12] ATCHLEY W R, Xu S, Vogl C. Developmental quantitative genetic models of evolutionary change[J]. *Developmental Genetics*, 1994, 15: 92-103.
- [13] ZHU J. Analysis of conditional effects and variance components in developmental genetics[J]. *Genetics*, 1995, 141(4): 1633-1639.
- [14] 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.
- [15] 叶子弘, 朱军. 陆地棉开花成铃性状的遗传研究. III 不同发育阶段的遗传研究[J]. *遗传学报*, 2000, 27 (9): 800-809.
YE Zi-hong, Zhu Jun. Genetic analysis on flowering and boll setting in upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.). III Genetic behavior at different developing stages [J]. *Acta Genetica Sinica*, 1998, 150: 1257-1265.
- [16] 郭伟峰, 曹新川, 胡守林, 等. 海岛棉单株成铃性状的发育遗传研究[J]. *棉花学报*, 2010, 22(1): 83-88.
GUO Wei-feng, Cao Xin-chuan, Hu Shou-lin, et al. Genetic analysis for developmental behavior of boll number per plant in island cotton[J]. *Cotton Science*, 2010, 22(1): 83-88.
- [17] ATCHLEY W R, Zhu J. Developmental quantitative genetics, conditional epigenetic variability and growth in mice[J]. *Genetics*, 1997, 147: 765-776.
- [18] 朱军. 遗传模型分析方法[M]. 北京: 中国农业出版社, 1997: 163-166.
ZHU Jun. Analysis of methods of genetic models [M]. Beijing: China Agriculture Press, 1997: 163-166.
- [19] 梁康径, 林文雄, 王雪仁, 等. 粧型三系杂交水稻茎蘖数的发育遗传研究[J]. *中国农业科学*, 2002, 35(9): 1033-1039.
LIANG Kang-jing, Lin Wen-xiong, Wang Xue-ren, et al. Studies on developmental genetics of the tiller numbers in three-line *indica* hybrid rice[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2002, 35 (9): 1033-1039. ●