

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2010.00736

棉花霜前皮棉产量主位点组遗传分析

艾尼江^{1,2} 朱新霞^{1,3} 管荣展¹ 万英² 张天真^{1,*}

¹ 南京农业大学棉花研究所 / 作物遗传与种质创新国家重点实验室, 江苏南京 210095; ² 新疆石河子棉花研究所, 新疆石河子 832000; ³ 新疆石河子大学生命科学院, 新疆石河子 832000

摘要: 选用不同来源的 6 个棉花品种作亲本, 按照 Griffing P(P-1)/2 不完全双列杂交方法配制 15 个杂交组合。应用 QTL 检测体系的主位点组基因型和基因效应, 估计主位点组霜前皮棉产量杂种优势并分析有利位点组与杂种优势的关系。结果表明, 霜前皮棉产量主位点组解释的变异占表型变异的 36.79%, 主位点组与环境互作解释的变异占表型变异的 33.46%, 环境解释的变异占表型变异的 10.37%, 微位点组解释的变异很低, 占表型变异的 3.27%。6 个棉花品种的霜前皮棉产量的遗传受 5 个主位点组基因控制, 其加性效应(a_j)分别为 5.99^{**}、-1.26^{**}、-0.92^{**}、-0.75 和 3.01, 显性效应(d_j)分别为 2.55^{**}、4.16^{**}、7.95^{**}、5.32^{**}和-7.71^{**}, 各主位点组基因的效应方向、大小不等。主位点组中亲优势变幅 15.55%~133.56%, 平均 63.34%, 高亲优势变幅 15.39%~93.82%, 平均 44.56%。棉花霜前皮棉产量杂种优势主要取决于主位点组基因的杂合性。在棉花育种实践中, 通过分析亲本及组合的主位点组基因型, 能够得到有价值信息。配制早熟、高产杂交组合的同时, 结合分子聚合设计育种, 把优质、抗病虫、抗逆等性状集于一体, 可培育出综合性状优良的常规品种, 从而提高育种效率。

关键词: 棉花; 霜前皮棉; 主位点组; 遗传效应; 主位点组×环境互作

Genetic Analysis of Major Loci Groups of Pre-frost Lint Yield in Upland Cotton

Ainijiang^{1,2}, ZHU Xin-Xia^{1,3}, GUAN Rong-Zhan¹, WAN Ying², and ZHANG Tian-Zhen^{1,*}

¹ Cotton Research Institute of Nanjing Agricultural University / National Key Laboratory of Crop Genetics and Germplasm Enhancement, Nanjing 210095, China; ² Cotton Research Institute of Xinjiang Shihezi, Shihezi 832000, China; ³ College of Life Sciences, Xinjiang Shihezi University, Shihezi 832000, China

Abstract: Early-maturity is closely related to yield and quality of cotton. Cotton growing season in the north of China, especially in the early-maturing cotton area, is short. So early-maturity has decisive significance for the improvement of yield and quality of cotton in this specific area. In the special ecological environment of northern Xinjiang cotton growing region and the Yellow River growing region with wheat-cotton interplanting, improving the pre-frost lint yield primarily depends on the early-maturing cotton varieties with, shorter growth period and more pre-frost boll numbers. In the early-maturing Upland cotton area, pre-frost lint yield largely determines the proportion of high-quality cotton. However, research on molecular breeding for cotton earliness is still lacking at home and abroad. The early-, mid-, and late-maturing materials with large genetic differences were used as parents in this study. The genotypes and the relative genetic effects of major loci groups based on Quantitative Trait Loci (QTL) detection system were first adopted to estimate the magnitude of heterosis for pre-frost lint yield, and to analyze the relationship between favourable loci groups and heterosis. According to Griffing's P(P-1)/2 Incomplete Diallel Cross design, fifteen combinations were made by six cotton varieties from different origins. The results showed that the phenotypic variations explained by major loci groups (G), G×E, environment (E) and minor loci group were 36.79%, 33.46%, 10.37%, and 3.27%, respectively. The pre-frost lint yield was controlled by five isolated major gene loci groups with additive effects of 5.99^{**}, -1.26^{**}, -0.92^{**}, -0.75, and 3.01; and dominant effects of 2.55^{**}, 4.16^{**}, 7.95^{**}, 5.32^{**}, and -7.71^{**}, respectively. Mid-parent heterosis of lint yield for major loci groups ranged from 15.55% to 133.56%, with an average of 63.34%, whereas high-parent heterosis ranged from 15.39% to 93.82%, with an average of 44.56%. Pre-frost lint yield heterosis was mainly determined by the gene heterozygosity of major loci

本研究由国家重点基础研究发展计划(973 计划)项目(2006CB101708), 江苏省创新学者攀登项目(BK2008036)和高等学校创新引智计划(B08025)项目资助。

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

Received(收稿日期): 2009-11-02; Accepted(接受日期): 2010-02-06.

groups. The hybrid combination, $P_2 \times P_5$, had highest favorable loci aggregation and surpassed all hybrid combinations in this study in pre-frost lint yield. This shows that genes related to pre-frost lint yield exist in the early- and mid-maturing parents. On the basis of parent materials genotypic estimation, with this method, genotypes aggregating favorable loci can be identified, or the donor with unfavorable locus can be changed to achieve the strong heterotic combinations. Combined with molecular design breeding, conventional cultivars with excellent comprehensive characteristics including high-quality; resistance to insect pests, disease, stress; and other properties can be developed with enhanced breeding efficiency.

Keywords: Cotton; Pre-frost lint yield; Major loci groups; Genetic effects; MLGs \times environment interaction

因早熟棉种植区域热量条件的限制, 在棉花生产中特别注重霜前皮棉产量。霜前皮棉具有较优的纤维品质, 其比重在早熟棉区域棉花生产中占主导地位。棉花霜前皮棉产量及产量构成因子遗传复杂, 遗传力较低并易受环境条件影响。在育种实践中, 国内外学者对棉花的产量因素及品质性状的遗传效应及遗传相关进行了广泛的研究^[1-4]。长期以来育种家们通过各种常规育种手段, 已把棉花产量提高至很高的水平, 如今应用常规育种手段提高陆地棉产量难度愈来愈大。借助经典数量遗传学进行数量性状研究时, 对于影响数量性状的基因效应通常是当作一个整体进行研究, 剖析表型效应的组成。基于遗传图谱建立起来的数量性状位点(quantitative trait locus, QTL)分析方法, 可将影响某一性状表达的基因效应分解, 以单个基因作为一个单元, 探求对性状的贡献率以及各个 QTL 之间的相互作用关系。Stuber 等^[5]利用限制性片段长度多态性(RFLP)标记对玉米杂种优势的遗传基础进行分析, 发现产量性状 QTL 杂合基因型比纯合基因型的表型值大, 产量性状 QTL 的杂合性与杂种优势呈正相关。汪保华等^[6]以湘杂棉 2 号 F_8 和 F_9 世代重组自交系为研究材料, 调查了 3 个环境下的产量及产量构成因子, 并构建了遗传连锁图, 定位了产量及产量构成因子上位性 QTL 并分析了 QTL 与环境的互作效应, 共检测到 17 对 QTL。加性和环境互作(AE), 以及 14 对上位性 QTL 与环境的互作, 表明环境因素对产量和产量构成因子性状起重要影响作用。盖钧镒等^[7]认为, 控制数量性状的多个基因在效应上可以是不等的, 效应大的表现为主基因, 效应微小的表现为多基因, 这类性状的遗传称为主基因+多基因混合遗传模型。

管荣展等^[8-9]和盖钧镒等^[10]从鉴别多个亲本间遗传差异出发, 发展了一组亲本间的双列杂交设计主位点组分析方法来研究受主基因+多基因控制性状的遗传, 提出了一组亲本间差异 QTL 的分析方法。主位点组分析是多个亲本相互交配后亲本遗传组成的一种统计遗传分析方法。其基本遗传假定为

二倍体遗传、无复等位性、没有细胞质效应。其基本原理为由一组亲本的遗传差异类型推算出亲本间组合的所有可能基因型, 通过逐步回归分析方法筛选出显著的遗传差异类型。戚存扣等^[11]应用该方法分析了不同遗传来源甘蓝型油菜开花期的基因型差异和遗传效应, 杨庆利等^[12]对水稻品种苗期耐盐性进行了遗传分析。本文在上述研究的基础上, 选用早、中、晚生育期不同的 6 个遗传差异较大的陆地棉亲本, 配制双列杂交 F_1 组合, 通过两年试验, 运用主位点组加—显性及与环境互作模型, 分析了亲本霜前皮棉产量主位点组及其与环境互作的关系, 6 个亲本的遗传结构及主位点组基因型产生杂种优势的原因, 为今后棉花霜前皮棉产量杂种 F_1 遗传改良和分子设计选择育种提供依据。

1 材料与方 法

1.1 试验材料与方 法

以国内收集的 6 个棉花品种(表 1)为亲本, 2006 年冬在海南南繁基地按 Griffing P(P-1)/2 不完全双列杂交方法配制了 15 个杂交组合, 各亲本材料自交保纯。亲本材料分别源于 611 波、金字棉、岱字棉、斯字棉等不同的祖先, 并携带早熟、丰产等有益基因, 曾在不同生态区域选育, 品种间存在着较大的遗传差异; 新陆早 8 号和新陆早 10 号在新疆早熟棉区选育, 生育期分别为 125.0 d 和 124.9 d, 霜前花率高, 属早熟、丰产、高衣分品种。宁早 1 号和苏棉 12 在长江流域棉区选育, 生育期分别为 144 d 和 146 d, 属中熟品种。荆 8891 由长江流域棉区选育, 系谱来源不清(下同), 生育期为 136 d, 表现为中熟、结铃性强。TM-1 是美国引进的陆地棉标准系, 生育期为 148 d, 属晚熟品种。

2007—2008 年分别在长江流域棉区的南京农业大学棉花所江浦试验站和新疆内陆棉区的石河子兵团农八师棉花研究所试验地种植 6 个亲本及 15 个组合 F_1 。南京点江浦试验站(2007 年), 单行区, 行长 5.0 m, 株距 0.42 m, 完全随机区组设计, 2 次重复; 4

表 1 6 个棉花亲本的系谱和来源
Table 1 Pedigrees and origins of six cultivars used as parents

品种 Cultivar	代号 Code	系谱 Pedigree	生育期 Growth stage (d)	来源 Origin	特性 Characteristic
新陆早 8 号 Xinluzao 8	P ₁	(新陆早 1 号×抗黄材料)×F ₁ 辐射 611 波 (Xinluzao 1×Variety with Verticillium wilt resistance)×F ₁ with radiation 611 bo	125.0	新疆早熟棉区 Early-maturing Xinjiang cotton area	早熟、丰产 Early-maturing, fertility
新陆早 10 号 Xinluzao 10	P ₂	(黑山棉×0II)×中棉所 12 金字棉 (Heishanmian×0II)×Zhongmiansuo 12 King	124.9	新疆早熟棉区 Early-maturing Xinjiang cotton area	早熟、丰产 Early-maturing, fertility
宁早 1 号 Ningzao 1	P ₃	湘棉 10 号×CAdcs-2-81 岱字棉 Xiangmian 10×CAdcs-2-81 Deltapine	144.0	长江流域棉区 Yangtze river basin cotton area	晚熟 Late-maturing
苏棉 12 Sumian 12	P ₄	(8004×冀 328)×江苏 9101 斯字棉 4 号 (8004×Ji 328)×Jiangsu 9101 Stoneville 4	146.0	长江流域棉区 Yangtze river basin cotton area	晚熟 Late-maturing
荆 8891 Jing 8891	P ₅	系谱来源不清 Origin of pedigree not clear	136.0	长江流域棉区 Yangtze river basin cotton area	早、中熟 Early-, and mid-maturing
TM-1	P ₆	岱字棉 14 Deltapine 14	148.0	美国密西西比洲 Mississippi of American	晚熟 Late-maturing

月上旬育苗, 五月上旬移栽, 管理同当地大田栽培。新疆石河子点(2007—2008 年度)为 0.55 m (0.40+0.35+0.40)宽膜设置, 单行区, 行长 5.0 m, 株距 0.12 m, 完全随机设计, 2 次重复。田间管理与当地大田栽培管理相同。在棉花花铃期从各亲本及组合中, 挑选整齐一致无病健株 12 株挂牌标记, 以各地的枯霜日期为收获标准, 收获挂牌植株的籽棉产量, 用各材料的实测衣分计算霜前皮棉产量。

1.2 统计模型和方法推演

1.2.1 组合及年份效应的线性模型

$$y_{ijk} = \mu + C_{ij} + T_k + C_{ij} \times T_k + \varepsilon_{ijk}$$

其中, y_{ijk} 为观测值, μ 为总体平均数, C_{ij} 为第 i 个亲本与第 j 个亲本组合的效应, T_k 为第 k 个年份的环境效应, $C_{ij} \times T_k$ 为第 i 个亲本与第 j 个亲本间组合和第 k 个年份的互作效应, ε_{ijk} 为误差效应。

1.2.2 主位点组遗传模型 在主位点组加性—显性模型^[11]基础上, 采用主位点组加性—显性及与环境互作模型:

$$C_{ij} = \sum_j \left\{ a_j [f(i, J) + f(j, J)] / 2 + d_j [f(i, J) + f(j, J)]^2 / 4 \right\} + \{ [a]_{ij} + [d]_{ij} \}$$

其中, C_{ij} 为第 i 个亲本和第 j 个亲本组合的效应, J 为主位点组遗传差异类型的序号; a_j 和 d_j 分别为主位点组加性和显性效应。 $f(i, J)$ 的定义参见[13]。 $[a]_{ij}$ 和 $[d]_{ij}$ 为多基因加性与显性效应, 这里未考虑多基

因与环境互作效应。

主位点组中亲优势率:

$$MPHG_{ij} = \frac{G_{ij} - (G_{ii} + G_{jj}) / 2}{(2\mu + G_{ii} + G_{jj}) / 2} \times 100\%$$

主位点组高亲优势率:

$$HPHG_{ij} = \frac{G_{ij} - \max(G_{ii}, G_{jj})}{\max(\mu + G_{ii}, \mu + G_{jj})} \times 100\%$$

其中, $G_{ij} = \sum_j \{ a_j [f(i, J) + f(j, J)] / 2 + d_j [f(i, J) + f(j, J)]^2 / 4 \}$

1.2.3 最优主位点组遗传模型的选择 采用向前逐步回归方法依次选入效应显著的位点, 首先从所有的位点中选择使得模型残差平方和最小的位点, 然后通过 F 测验检验该位点显著性^[15]:

$$F = \frac{(SSE_{q-1} - SSE_q) / (df_{q-1} - df_q)}{SSP_q / df_{pq}}$$

其中, SSE_q 为包含 q 个位点的模型的残差平方和, 其自由度为 df_q ; SSP_q 为包含 q 个位点的模型的多基因平方和, 其自由度为 df_{pq} 。 F 服从自由度为 $(df_{q-1} - df_q, df_{pq})$ 的 F 分布。显著水平设为 0.01, 如果 F 测验的概率大于 0.01, 则认为包含 q 个位点的模型不合适, 便终止逐步回归程序, 应选择包含 $q-1$ 个位点的模型。

采用方差分析法检验模型的显著性, 回归平方和按照 Type I 型平方和分解出主位点组、环境以及

主位点组与环境互作的平方和, 以便检验其显著性, 方差分析表基本结构见表 2。

表 2 遗传模型方差分析表
Table 2 Analysis of variance of regression model

变异来源 Source	自由度 <i>df</i>	平方和 SS
回归 Regression	$k(2q+1)-1$	SSR
主位点组 <i>G</i>	$2q$	$SS(G \mu)$
环境 <i>T</i>	$k-1$	$SS(E G, \mu)$
主位点组×环境 $G \times T$	$2q(k-1)$	$SS(G \times E G, E, \mu)$
误差 Error	$k(n^2+n-2)/2-2qk$	SSE
总变异 Total	$nk(n+1)/2-1$	SST

n、*q* 和 *k* 分别表示亲本、位点和环境个数。

n, *q*, and *k* denote parent numbers, loci, and environments, respectively.

应用作物数量性状 QTL 检测体系的主位点组遗传方法分析来源不同的一组亲本间差异。目前, 还没有其他多个亲本模型的遗传分析方法。根据该模型分析的原理, 上位性遗传效应也可以通过主位点组方法检测, 但是本文的数据没有检测到上位性效应; 细胞质效应混杂在加性效应中, 但是加性效应在本试验中次于显性效益, 并不很重要。

2 结果与分析

2.1 亲本及其组合霜前皮棉产量遗传变异分析

6 个亲本单株霜前皮棉平均产量为 13.48 g, 变

幅为 3.34~21.12 g, 其中荆 8891 最高, 为 21.12 g, TM-1 最低, 为 3.34 g。15 个杂交组合平均产量为 24.61 g, 变幅为 4.77~44.10 g, 霜前皮棉产量前四位的组合为 $P_2 \times P_5$ 、 $P_2 \times P_3$ 、 $P_1 \times P_4$ 、 $P_1 \times P_5$ 和 $P_2 \times P_4$, 产量分别为 44.1 g、43.29 g、32.95 g、32.89 g 和 30.54 g。组合 $P_3 \times P_6$ 产量最低。对 6 个亲本及 15 个组合的两年数据进行方差分析表明, 亲本及组合霜前皮棉产量方差达到了极显著水平, 亲本及组合间存在显著的遗传差异(结果未列出)。

2.2 亲本间产量主位点组遗传模型分析

逐步回归分析表明有 5 个主位点组的效应显著(表 4); 由方差分析结果(表格未列)可知, 霜前皮棉产量主位点组解释的变异占表型变异的 36.79%, 主位点组与环境互作解释的变异占表型变异的 33.46%, 环境解释的变异占表型变异的 10.37%。

2.3 亲本霜前皮棉产量主位点组基因型和基因效应分析

表 5 表明, 5 个主位点组的加性效应分别为 $a_{J14} = 5.99^{**}$ 、 $a_{J15} = -1.26^{**}$ 、 $a_{J16} = -0.92^{**}$ 、 $a_{J22} = -0.75$ 和 $a_{J2} = 3.01$ 。可见, 6 个亲本产量主要由 $J_1=14$ 、 $J_2=15$ 和 $J_3=16$ 三个主位点组决定。

$J_1=14$ 和 $J_5=2$ 主位点组, 纯合显性位点(+ +)表现为产量增加, 而纯合隐性位点(- -)使产量减少。而 $J_2=15$ 、 $J_3=16$ 和 $J_4=22$ 主位点组, 纯合显性位点

表 3 6 个棉花亲本及其双列杂交组合平均单株霜前皮棉产量

Table 3 Average pre-frost yield of the six cotton parents and diallel crosses in two years (g)

亲本 Parent	P_1	P_2	P_3	P_4	P_5	P_6
P_1	16.28					
P_2	25.48	20.42				
P_3	28.53	43.29	11.86			
P_4	32.95	30.54	17.29	10.02		
P_5	32.89	44.10	23.29	27.88	21.12	
P_6	18.90	14.10	4.77	8.86	16.26	3.34

表 4 模型选择相关统计量

Table 4 Related statistic values of model selection

<i>q</i>	<i>F</i> -value	<i>P</i> -value	R^2	R_a^2	AIC	BIC	J
1	12.55	<0.001	0.55	0.54	1258.25	1290.64	14
2	8.92	<0.001	0.71	0.69	1155.97	1209.95	14, 15
3	7.44	<0.001	0.81	0.79	1064.99	1172.94	14, 15, 16
4	3.89	<0.001	0.76	0.74	1189.08	1193.65	14, 15, 16, 22
5	3.77	<0.01	0.79	0.77	1089.05	1186.21	14, 15, 16, 22, 2

R^2 : 模型的决定系数; R_a^2 : 模型的修正决定系数; AIC: Akaike 信息准则; BIC: Bayes 信息准则。

R^2 : determination coefficient; R_a^2 : modified determination coefficient; AIC: akaike information criterion; BIC: Schwarz-Bayesian information criterion.

表现为产量减少, 纯合隐性位点使产量增加。6个亲本皮棉产量的5个主位点组基因型可分为6种类型, 来自新疆棉区的早熟、高产亲本P₁(下同)所有位点为纯合显性(++); 早熟、高衣分亲本P₂(来自新疆早熟棉区, 下同)4个位点纯合显性, 1个位点纯合隐性; 长江流域棉区的中熟亲本P₃(下同)2个位点纯合显性, 3个位点纯合隐性; 晚熟亲本P₄(长江流域棉区晚熟, 下同)和P₆(陆地棉遗传标准系, 美棉, 下同)4个位点纯合隐性, 1个位点纯合显性; 长江流域棉区的早、中熟、高产亲本P₅的3个位点纯合显性, 两个位点纯合隐性。早熟亲本P₁有2个主位点基因型使霜前皮棉产量增加, 加性效应为6.07; 早熟、高衣分亲本P₂有3个主位点基因型使产量增加, 加性效应为7.57; 晚熟亲本P₃有3个主位点基因型使产量增加, 加性效应为-1.55; 晚熟亲本P₄有4个主位点基因型使产量增加, 加性效应为-0.05; 早、中熟亲本P₅有4个主位点基因型使产量增加, 加性效应为10.43; 晚熟亲本P₆有2个主位点基因型使产量增加, 加性效应为-8.59。这一结果表明, 来自长江棉区中熟、新疆棉区的早熟高产亲本P₅、P₂、P₁基因型中, 使产量增加的位点(纯合显性位点)基因型值大于使产量减少(纯合隐性位点)的位点基因型, 加性效应较大, 这说明, 遗传背景为611波、金字棉的亲本新陆早8、新陆早10号和荆8891中, 存在促早熟和提高产量的有利基因, 在棉花早熟、高产品种改良中可作为骨干亲本。中熟、高产亲本P₅基因型中, 各含有两个产量增加的纯合显、隐性位点, 在所有亲本中加性效应值最大。根据亲本产量主位点基因效应可以估算出6个亲本的5个主位点基因型值。早熟、高产亲本P₁、P₂和中熟、高产亲本P₅主位点基因型估计值分别为18.0、19.51和22.38 g, 低产晚熟亲本P₆主位点基因型值为3.34 g。

其余2个晚熟亲本的(P₃和P₄)主位点基因型值分别为10.4 g和11.9 g。可见, 早熟亲本P₁、P₂, 中熟亲本P₅与晚熟亲本P₃、P₄、P₆相比, 霜前皮棉产量理论基因型值和表型值普遍高于晚熟品种, 具有较大的增产潜力。除晚熟亲本P₄和P₆霜前皮棉产量主位点组基因型值与表型值相同外, 其他亲本主位点组基因型值与表型值间存在着一定的差异。亲本间霜前皮棉产量的该差异很可能是由加性与环境互作效应和微位点组基因效应造成的。

2.4 杂种F₁基因型和基因效应分析

6个亲本间杂种的5个主位点组显性效应分别为 $d_{J14} = 2.55^{**}$ 、 $d_{J15} = 4.16^{**}$ 、 $d_{J16} = 7.95^{**}$ 、 $d_{J22} = 5.32^{**}$ 和 $d_{J2} = -7.71^{**}$ (表5); 可见, 6个亲本间杂种产量由5个主位点组决定。由表5推知, $J=16$ 、 $J=15$ 、 $J=22$ 主位点组, 纯合隐性和杂合位点表现为霜前皮棉产量增加, 而纯合显性位点可使产量减少。 $J=14$ 主位点组, 纯合显性(++)和杂合位点(+ -)表现为产量增加, 而纯合隐性(- -)可使产量减少; $J=2$ 主位点组纯合显性位点表现为产量增加, 纯合隐性位点和杂合位点表现为产量减少。可见, 杂种产量的表现既受杂合位点的影响, 也受纯合位点的影响, 有利位点组未必一定是杂合位点组。

纯合的两个亲本杂交获得的F₁, 当5个主位点组位点完全杂合时, 显性效应将完全表达, 此时理论霜前皮棉产量($\mu + d_{J1} + d_{J2} + d_{J3} + d_{J4} + d_{J5} = 24.19$ g)并不最高。而当 $J_1=14$ 、 $J_5=2$ 主位点组表现为加性效应, 而其他位点组均表现为显性效应时产量最高(38.36 g)。6个亲本中, P₂×P₅杂种正是这种基因型。因此, 该组合实际霜前皮棉产量达到了44.1 g, 远远超过预测的基因型值, 产量表现最高。其次, P₁×P₄、P₂×P₃聚合了增加霜前皮棉产量的4个杂合位点和一个纯合显性位点, 且杂合位点和纯合位点

表5 6个亲本5个主位点组基因型和基因效应分析
Table 5 Genotypes and genotypic effect of the five major loci groups of six parents

J	亲本位点组组成 Major loci groups constitution of parents						基因效应 Genotypic effect (g)	
	P ₁	P ₂	P ₃	P ₄	P ₅	P ₆	加性 Add.	显性 Dom.
J ₁ =14	++	++	--	--	++	--	5.99 ^{**}	2.55 ^{**}
J ₂ =15	++	++	--	--	--	++	-1.26 ^{**}	4.16 ^{**}
J ₃ =16	++	++	--	--	--	--	-0.92 ^{**}	7.95 ^{**}
J ₄ =22	++	--	++	--	++	--	-0.75	5.32 ^{**}
J ₅ =2	++	++	++	++	++	--	3.01	-7.71 ^{**}

$\mu=11.93$

++和--为纯合显性和纯合隐性基因型。*和**分别表示 $P<0.05$ 和 $P<0.01$ 。

++ and -- denote dominant and recessive homozygous genotype. *, ** denote $P<0.05$ and $P<0.01$, respectively.

有益基因型值相同, 但 $P_2 \times P_3$ 组合的实收霜前皮棉产量(43.29)明显高于 $P_1 \times P_4$ (32.95), 原因在于亲本 P_2 除含有有利的早熟基因外, 还包括高衣分有利基因。以上结果表明, 杂种 F_1 棉花霜前皮棉产量的高低, 不完全取决于主位点组基因位点的杂合性, 主位点组基因的加性效应对杂种霜前皮棉产量也有贡献。

2.5 F_1 主位点组杂种优势分析

由表 6 可知, $P_1 \times P_2$ 组合的中亲、高亲优势率最低, 该组合的基因型各由两个纯合的显性有利、不利位点和一个杂合的有利位点组成, 控制性状的基因的效应是加性 \times 显性, 加性效应大于显性效应, 基因的作用方式以加性为主。组合 $P_1 \times P_4$ 、 $P_2 \times P_3$ 主位点中亲、高亲优势率最高, 这两个组合基因型由一个有利的纯合显性位点和 4 个有利的杂合位点组成, 控制性状的基因效应是显性 \times 加性, 显性效应大于加性效应, 因此, 基因的作用方式以显性为主。组合 $P_2 \times P_4$ 主位点中亲优势率较高, 但高亲优势较低, 影响高亲优势率偏低的原因可能是两亲本组合 $J_4=22$ 主位点中效应值小的有利隐性基因所致, 该杂种基因型各由一个的纯合显性、纯合隐性有利位点和 3 个有利的杂合位点组成, 显性效应大于加性效应。组合 $P_2 \times P_5$ 主位点组中亲及高亲优势率较高, 杂种

基因型由两个有利纯合显性位点和 3 个有利的杂合位点组成, 显性效应大于加性效应, 控制性状的基因效应是显性 \times 加性, 基因的作用方式以显性为主, 与所有组合相比, 该组合杂种产量最高, 这可能是杂交双亲之间遗传差异较大, 互补的有利基因较多, 遗传基础丰富导致了较强的杂种优势。从以上结果可看出, 虽然棉花杂种优势在各组合中表现有差异, 但是杂种优势的趋向主要是由显性效应引起的。在本试验中, 纯合和杂合有利位点数多于不利位点数, 杂合位点对杂种优势贡献率大于纯合位点。因此, 可初步推断棉花杂种 F_1 霜前皮棉产量的杂种优势强弱主要取决于主位点组基因位点的杂合性, 纯合位点也有贡献。

在配制的组合中, $P_2 \times P_5$ 组合聚合了所有的有利位点(效应值较大的两个显性纯合位点和 3 个杂合位点), 在纯合显性和杂合基因的作用下, 使产量潜力得以最大的发挥, 霜前皮棉产量在配制的杂交组合中居首位。其次, $P_1 \times P_4$ 、 $P_2 \times P_3$ 、 $P_2 \times P_4$ 、 $P_4 \times P_5$ 组合虽聚合了所有的有利位点组, 但各组合的基因型值小于 $P_2 \times P_5$ 高产杂种基因型值, 导致产量居次。在所有杂交组合中, 因为存在效应值较大的 $J_1=14$ 主位点组纯合隐性和 $J_5=2$ 杂合位点的两个不利基因型, $P_3 \times P_6$ 组合的霜前皮棉产量最低。

表 6 15 个组合产量主位点组杂种优势分析
Table 6 Analysis of heterosis of major loci groups for pre-frost yield in 15 diallel crosses

组合 Cross	主位点组中 亲优势率 MPHG (%)	主位点组高 亲优势率 HPHG (%)	纯合位点数 No. of homozygous loci			杂合位点数 No. of heterozygous loci		
			有利 Favorable	不利 Unfavorable	两者之和 Sum	有利 Favorable	不利 Unfavorable	两者之和 Sum
$P_1 \times P_2$	28.34	23.40	2	2	4	1	0	1
$P_1 \times P_3$	103.18	60.24	1	1	2	3	0	3
$P_1 \times P_4$	133.56	93.92	1	0	1	4	0	4
$P_1 \times P_5$	59.54	44.31	2	1	3	2	0	2
$P_1 \times P_6$	75.96	43.00	0	1	1	3	1	4
$P_2 \times P_3$	133.56	79.01	1	0	1	4	0	4
$P_2 \times P_4$	93.33	55.61	2	0	2	3	0	3
$P_2 \times P_5$	83.17	71.74	2	0	2	3	0	3
$P_2 \times P_6$	24.44	27.12	1	1	2	2	1	3
$P_3 \times P_4$	47.69	38.38	3	1	4	1	0	1
$P_3 \times P_5$	15.55	15.39	3	1	4	1	0	1
$P_3 \times P_6$	25.73	16.93	1	1	2	1	1	2
$P_4 \times P_5$	45.88	11.71	3	0	3	2	0	2
$P_4 \times P_6$	46.57	65.78	2	1	3	1	1	2
$P_5 \times P_6$	33.56	23.25	1	0	1	3	1	4
总和 Total			25	10	35	34	5	39

MPHG: mid-parent heterosis of major loci groups; HPHG: high-parent heterosis of major loci groups.

3 讨论

3.1 双列杂交及主位点组分析在亲本遗传结构及杂种基因型中的应用

双列杂交理论在 20 世纪 40~50 年代进行了详细的讨论, 以 Griffing、Hayman、Jinks 等学者为代表, 在 20 世纪 70 年代双列杂交方法得到广泛的应用。双列杂交能够正确评价亲本及发掘有益的组合材料, 可预测杂种优势及杂交后代的实际表现, 在主基因+多基因控制的数量性状遗传分析及品种改良中仍有一定的优势。而主位点组分析方法在相同的遗传基础上能够分析亲本遗传结构及比较杂种优势, 且进一步弥补了双列杂交分析方法无法对缺失组合评价的缺点。

本文采用双列杂交方法, 结合主位点组方法, 用两世代分析了亲本遗传结构及杂种优势, 检测到的结果符合实际。试验结果表明, 来自长江流域棉区的荆 8891 与来自新疆棉区的早熟亲本新陆早 8、新陆早 10 号, 血缘关系较远, 遗传基础丰富, 有利的互补基因较多, 增加霜前皮棉产量的基因型加性效应值较大, 并含有促早熟及提高产量的有利基因。它们与晚熟品种相比, 霜前皮棉产量基因型估计和表型值均高。配制的所有杂交组合中, $P_2 \times P_5$ 符合主位点组预期的最佳基因型, 该组合聚合了所有的有利位点(早熟、丰产、高衣分), 实收霜前皮棉产量远远超出基因型估计值; 其次是 $P_2 \times P_3$ 组合。在生产中这两个早熟、高产组合经一定面积的多点生产试验, 可直接利用。组合间杂种优势分析结果表明, 早熟与晚熟亲本配制的多数组合表现了较强的杂种优势, 优势主要由主位点组杂合性引起, 基因的作用方式以显性为主。基于此模型, 在育种实践中我们能够较准确地发掘携带有益基因的早、中熟亲本并推测组合间最佳的基因型, 通过一定的育种手段, 使不利的组位点组改良为有利位点, 获得符合育种目标的最佳亲本并达到聚合改良陆地棉的目的。

3.2 分子育种在组合改良中的用途

优质、高产、多抗是棉花新品种选育的主要目标。传统育种实践中, 多把性状选择重点放在表型和经验之上, 配制的组合数量很大, 但选择到携带优良基因后代的几率很低。如今生物信息数据库积累的数据量极其庞大^[14], 由于缺乏必要的数据整合技术, 可供育种者利用的信息却非常有限。当今, 分子育种广泛用于农作物的质量性状和数量性状遗传

研究, 借助分子技术、软件工具及可用的实际知识, 能够有效改良和修饰农作物品种的遗传组分。在亲本选配及组合改良时, 可根据亲本的遗传结构和有利位点基因型选择优良品种, 通过育种手段改良不利位点。

在本试验中, 高产组合亲本新陆早 10 号、荆 8891 具有早熟、高衣分、丰产等有利基因。以它们为遗传背景进行分子设计育种, 将主位点组有利基因聚合为一体, 通过分子标记辅助回交育种产生较多的有利重组, 培育出早熟、丰产及多抗优良棉花品种是可行的。在高产组合中, 除显性和杂合有利位点较好结合外, 多数杂交组合产生的霜前皮棉产量的杂种优势主要是杂合位点引起的。现以产量表现较高的组合 $P_1 \times P_4$ 、 $P_1 \times P_5$ 为例, 简单说明组合改良策略; 当改良 $P_1 \times P_4$ 时, 将 $J=14$ 主位点组效应值较小的杂合有利位点替换成基因型效应值较大纯合显性位点, 而 $P_1 \times P_5$ 组合的 $J=22$ 主位点组纯合显性不利位点需改良成杂合有利位点; 改良 $J=14$ 和 $J=22$ 位点后, 能明显提高这两个组合的霜前皮棉产量。从而在育种实践中, 借助于分子标记替换其他组合中存在的有利的基因位点, 将产生更佳组合, 使目标性状的潜力得以最大发挥。在棉花分子设计育种中, 利用主位点组遗传分析方法建立的育种性状 GP 模型(genotype to phenotype)能够较准确地描述不同基因和基因型以及基因和环境的作用, 以最终产生不同性状的表型, 同时可以鉴定出符合不同育种目标和生态条件需求的亲本的基因型。GP 模型利用发掘的基因信息、核心种质和骨干亲本连接的遗传信息^[15], 结合棉花的生物学特性及不同生态地区育种目标, 对育种过程中各项指标进行模拟优化, 预测像 P_1 、 P_5 亲本的杂交后代, 产生理想基因型, 大幅度提高育种效率。

当棉花基因组测序完成后, 可以利用棉花基因组数据库的相关信息合成引物, 结合分子标记, 在早熟陆地棉育种中累加亲本 P_1 、 P_2 早熟、大铃、高衣分相关基因, 亲本 P_5 结铃性强、优质及其他材料的抗病、抗逆相关基因。打破陆地棉早熟与优质、抗病与丰产等性状间的负相关, 建立重要农艺性状基因有效累加、显性表达的高效育种体系。

4 结论

应用作物数量性状 QTL 检测体系的主位点组遗传分析方法, 可对来自于不同生态棉区的供试亲

本的基因型作出推论, 根据亲本基因型推测聚合所有有利位点的最佳组合, 根据基因型值估计理论产量。在本试验中配制的亲本间杂交组合霜前皮棉产量由 5 个主位点组决定, 杂种 F_1 霜前皮棉产量的杂种优势主要取决于主位点组基因位点的杂合性, 纯合位点也有贡献, 但基因的作用方式主要是显性。该方法在常规育种中具实际应用价值, 能在判断纯系亲本材料基因型的基础上, 找出有利位点聚合的基因型, 从而改良亲本和配制强优势组合。

References

- [1] Cotton Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences (中国农业科学院棉花研究所). China Cotton Genetic Breeding (中国棉花遗传育种学). Jinan: Shandong Science and Technology Press, 2003 (in Chinese)
- [2] Sun J-L(孙君灵), Du X-M(杜雄明), Zhou Z-L(周忠丽), Pan Z-E(潘兆娥), Pang B-Y(庞保印). Analysis on heritability and heterosis main traits of *Bt* transgenic cotton sGK9708 with different types. *Cotton Sci* (棉花学报), 2003, 15(6): 323–327 (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] Zhou Y-Y(周有耀). A study on inheritance of main economic traits and correlations in upland cotton. *J Beijing Agric Univ* (北京农业大学学报), 1986, 12(3): 314, 352 (in Chinese with English abstract)
- [5] Stuber C W, Lincoln S E, Wolff D W, Helentjaris T, Lander E S. Identification of genetic factors contributing to heterosis in a hybrid from two elite maize inbred lines using molecular markers. *Genetics*, 1992, 132: 823–839
- [6] Wang B-H(汪保华), Wu Y-T(武耀廷), Huang N-T(黄乃泰), Guo W-Z(郭旺珍), Zhu X-F(朱协飞), Zhang T-Z(张天真). QTL analysis of epistatic effects on yield and yield component traits for elite hybrid derived RILs in Upland cotton. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2007, 33(11): 1755–1762 (in Chinese with English abstract)
- [7] Gai J-Y(盖钧镒), Zhang Y-M(章元明), Wang J-K(王建康). Genetic System of Quantitative Traits in Plants (植物数量性状遗传体系). Beijing: Science Press, 2003: 10–16 (in Chinese)
- [8] Guan R-Z(管荣展), Gai J-Y(盖钧镒). Applications of Diallel Cross Design to the Improvement of Heterosis of Elite Crosses and the Distinction Loci Groups among Parents. PhD Dissertation of Nanjing Agriculture University, 1997 (in Chinese with English abstract)
- [9] Guan R-Z(管荣展), Gai J-Y(盖钧镒). Detection of differential QTLs among a group of parents under additive-dominance model by use of diallel design. *J Biomath* (生物数学学报), 2001, 16(5): 545–552 (in Chinese with English abstract)
- [10] Gai J-Y(盖钧镒), Guan R-Z(管荣展), Wang J-K(王建康). Methods of genetic experiments for the detection of QTL system in plants. *World Sci-Tech R&D* (世界科技研究与发展), 1999, 21(1): 34–40 (in Chinese with English abstract)
- [11] Qi C-K(戚存扣), Gai J-Y(盖钧镒). Analysis of genotype difference and gene effects of flowering time of rapeseed (*Brassica napus* L.) from various ecological origins. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2002, 28(4): 455–460 (in Chinese with English abstract)
- [12] Yang Q-L(杨庆利), Wang J-F(王建飞), Ding J-J(丁俊杰), Zhang H-S(张红生). Inheritance of salt tolerance in some rice (*Oryza sativa* L.) cultivars at the seedling stage. *J Nanjing Agric Univ* (南京农业大学学报), 2004, 27(4): 6–10 (in Chinese with English abstract)
- [13] Kutner M H, Nachtsheim C J, Neter J. Applied Linear Regression Models, 4th edn. Beijing: Higher Education Press, 2005. pp 343–383
- [14] Wan J-M(万建民). Perspectives of molecular design breeding in crops. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2006, 32(4): 455–462 (in Chinese with English abstract)
- [15] Tian J-C(田纪春), Deng Z-Y(邓志英), Mu L-H(牟林辉). Molecular design breeding in crops and breeding of new super-wheat cultivars. *Shandong Agric Sci* (山东农业科学), 2006, (5): 30–32 (in Chinese with English abstract)