

作物科学研究



棉花株型遗传育种

李成奇 付远志 王清连 著



科学出版社

作物科学研究

棉花株型遗传育种

李成奇 付远志 王清连 著

科学出版社

北 京

内 容 简 介

本书是一本棉花株型方面的专著。全书围绕棉花株型,较全面系统地论述了棉花株型性状的遗传、QTL 定位及分子设计育种。全书共分为六章。第一章和第二章简要介绍了棉花遗传育种及株型研究进展。第三章至第五章展示了作者近年来在棉花株型遗传及 QTL 定位方面的研究成果。其中,第三章展示了棉花株型性状的遗传、株型性状与皮棉产量的关系;第四章展示了棉花株型性状的连锁作图;第五章展示了棉花株型性状的关联作图。第六章对棉花株型育种进行了展望,提出了棉花株型的分子设计育种策略。

本书可以作为从事棉花遗传育种的科研人员、研究生及相关研究人员的参考用书。

图书在版编目(CIP)数据

棉花株型遗传育种 / 李成奇,付远志,王清连著. —北京:科学出版社, 2017.5

(作物科学研究)

ISBN 978-7-03-052608-3

I. ①棉… II. ①李… ②付… ③王… III. ①棉花-株型-遗传育种 IV. ①S562.032

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2017)第 078776 号

责任编辑:张会格 / 责任校对:李 影

责任印制:张 伟 / 封面设计:刘新新

科学出版社出版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

北京京华虎彩印刷有限公司 印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2017 年 5 月第 一 版 开本:720×1000 B5

2017 年 5 月第一次印刷 印张:8 5/8

字数:174 000

定价:68.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换)

前 言

株型遗传育种在水稻、小麦、玉米等禾谷类作物上研究和报道较多，也有相关专著出版。棉花是重要的纤维作物和油料作物，在国民经济中占有重要地位。塑造理想株型对提高棉花产量和纤维品质、改善性状间的关系意义重大。然而，与禾谷类作物相比，棉花株型的研究和应用相对匮乏。同时，由于棉花的无限生长习性，棉花株型又有其特殊性，不同生态环境对理想株型的要求存在差异。迄今未见棉花株型方面的专著出版。

棉花株型是一个综合性状，是根据果枝和叶枝的分布情况及果枝长短形成的，主要性状包括株高、叶形及大小、果枝类型、果枝节间、果枝夹角和铃型等。这些性状多属复杂的数量性状，受基因型和环境共同控制。利用传统育种方法改良棉花株型难度极大。20 世纪 70 年代以来，随着主基因+多基因混合遗传理论日臻成熟，人们仅依赖表型数据即可鉴定控制数量性状的主基因。20 世纪 80 年代以来，分子标记技术得到了迅速发展，以饱和遗传连锁图谱为基础的数量性状基因定位给数量性状遗传解析带来了一场革命。进入 21 世纪，在基因组学和功能基因组学研究获得重大理论和技术突破，在基因挖掘、分子标记辅助选择及转基因技术研究获得较大进步的基础上，各国科学家力图利用分子育种技术克服传统育种的缺点。挖掘大量的稳定、主效目标性状 QTL，利用与其紧密连锁的功能标记进行分子设计育种，是现代作物育种的发展方向。

作者以课题组自主培育的高产陆地棉品种百棉 1 号（中熟棉）和百棉 2 号（短季棉）为亲本，分别与陆地棉遗传标准系 TM-1 和中棉所 12 杂交，进行棉花株型性状的遗传和 QTL 分析；以来自不同系谱不同生态棉区的 172 份陆地棉骨干品种（系）构成种质资源群体，在遗传多样性和群体结构分析的基础上，利用关联作图鉴定与棉花株型性状关联的分子标记。研究结果为棉花株型性状遗传解析和分子设计育种奠定基础。

本书由河南科技学院棉花研究所的李成奇、付远志和王清连共同撰写而成。付远志撰写了第一章和第二章，李成奇撰写了第三章、第四章和第五章，王清连撰写了第六章。全书由李成奇统稿。

本书主要是基于河南科技学院现代生物育种河南省协同创新中心专项、河南省优势特色学科（A 类）作物学专项、“十三五”国家重点研发计划项目（2016YFD 0101413）、河南省现代农业产业技术体系首席专家项目（2013-07）、河南省重大科

技专项(161100510100)、国家农业科技成果转化资金项目(2010GB2D000278)、国家转基因生物新品种培育科技重大专项(2014Z7C08005-002)、863计划(2012AA10A102、2012AA101108-02-13)等项目在棉花株型遗传育种方面的研究成果。

受作者水平所限,不足之处在所难免,欢迎广大读者批评指正。

著 者

2016年12月10日

目 录

前言

第一章 棉花遗传育种研究进展	1
第一节 棉花主要性状的遗传	1
一、数量性状遗传研究方法	1
二、棉花主要性状的经典数量遗传	3
三、棉花主要性状的主基因+多基因混合遗传	5
四、棉花主要性状的 QTL 定位	7
五、棉花主要性状间的相关	8
第二节 我国棉花育种研究进展	9
一、我国棉花育种技术的发展与品种的系统更换	9
二、我国棉花育种和生产存在的问题	11
参考文献	12
第二章 棉花株型研究进展	20
第一节 棉花株型的含义及特点	20
一、棉花株型的含义	20
二、我国主要棉区株型特点	21
三、机采棉株型特点	22
第二节 棉花株型栽培研究进展	23
一、棉花株型栽培的概念	23
二、棉花株型栽培进展	23
第三节 棉花株型育种研究进展	24
一、棉花株型育种的的概念	24
二、棉花理想株型塑造	25
三、棉花株型育种典型实例	26
参考文献	27
第三章 棉花株型性状遗传	30
第一节 基于百棉 1 号×TM-1 的棉花株型性状遗传分析	30
一、材料与方法	30
二、结果与分析	31
三、结论与讨论	35
第二节 基于百棉 2 号×TM-1 的棉花株型性状遗传分析	36
一、材料与方法	37
二、结果与分析	38
三、结论与讨论	42

第三节 陆地棉品种(系)资源株型性状与皮棉产量的关系分析	43
一、材料与方法	44
二、结果与分析	44
三、结论与讨论	47
第四节 陆地棉杂交 F ₂ 代主要农艺性状与皮棉产量的关系分析	48
一、材料与方法	49
二、结果与分析	50
三、结论与讨论	52
参考文献	53
第四章 棉花株型性状的连锁作图	57
第一节 基于百棉 1 号×TM-1 的棉花株型性状 QTL 定位	57
一、材料与方法	58
二、结果与分析	59
三、结论与讨论	71
第二节 基于百棉 2 号×TM-1/中棉所 12 的棉花株型性状 QTL 定位	74
一、材料与方法	74
二、结果与分析	76
三、结论与讨论	83
参考文献	85
第五章 棉花株型性状的关联作图	89
第一节 基于表型和分子标记评价中国陆地棉品种资源遗传多样性	89
一、材料与方法	90
二、结果与分析	93
三、结论与讨论	100
第二节 陆地棉株型性状的关联作图及优异等位基因发掘	102
一、材料与方法	104
二、结果与分析	106
三、结论与讨论	113
参考文献	117
第六章 棉花株型育种展望	124
第一节 棉花种质资源的拓展和利用	124
一、棉花种质资源的拓展	124
二、棉花种质资源的利用	125
第二节 棉花株型分子设计育种	126
一、分子设计育种的的概念	126
二、棉花株型性状的全基因组遗传解析	127
三、棉花株型分子设计育种	130
参考文献	131

第一章 棉花遗传育种研究进展

第一节 棉花主要性状的遗传

一、数量性状遗传研究方法

(一) 经典数量遗传学

遗传学中常把生物性状分为质量性状和数量性状。质量性状表现为不连续变异,数量性状表现为连续变异。植物育种目标性状包括产量、品质、生育期、抗病虫性、耐逆性等多属数量性状,数量性状的遗传研究对植物育种的理论、方法和策略至关重要。早在 19 世纪末 20 世纪初,著名的孟德尔遗传定律得到重视并推广应用,数量遗传学的研究便迅速发展开来。随着 Fisher(1918)、Fisher 等(1932)、Haldane(1932)和 Wright(1931, 1935)等新理论的不断提出,经典数量遗传学得到了迅速发展。经典数量遗传学的基本假设是微效多基因模型。该假设认为影响数量性状的所有基因都是微效的,并假定各位点有相同的遗传效应。经典数量遗传学只注重生物性状的数量表现,几乎完全没有涉及数量性状的遗传基础。数量性状的群体表现型近似于正态分布,因此可用描述群体特征的平均数、方差、协方差等参数来度量数量性状。理解这些参数的遗传意义至关重要,它是对多基因控制的数量性状做出遗传解释的基础。这类分析的结果是多基因系统中全部基因成员的一种总的或平均的性质,每个基因的作用一般是不清楚的。Fisher(1918)最早利用加性-显性遗传模型或加性-显性-上位性遗传模型对多基因体系中的表型效应进行分析,后来 Hartley 和 Rao(1967)、Mather(1971)、Patterson 和 Thompson(1971)等学者对多基因遗传体系进行了不断深入和完善。Cockerham(1980)提出的广义遗传模型,为建立各种复杂的遗传模型奠定了理论基础。

(二) 主基因+多基因混合遗传

20 世纪 70 年代,人们对数量性状基因的认识已有所深化。研究表明,数量性状不仅存在多基因遗传模式,还存在主基因遗传模式和主基因+多基因混合遗传模式。研究的重点不再仅仅是多基因,而是开始深化主基因与剩余变异混合的遗传模式,即“主基因+多基因混合遗传模型”。主基因+多基因混合遗传模型属于现代数量遗传学的研究内容,它与经典数量遗传学的根本区别是将数量遗传的研究重点转向数量性状基因本身。主基因+多基因混合遗传模型首先在人类和动物遗

传研究中得到发展。在植物的主基因和多基因问题上,莫惠栋(1993a, 1993b)建立了一对主基因存在时的主基因+多基因混合遗传模型,对各个世代的遗传组成进行了分析和遗传参数估计;鉴于后代的分组趋势不明显,提出采用后裔测验方法,通过聚类分析确定后代个体的主基因基因型。姜长鉴和莫惠栋(1995)、姜长鉴等(1995)将极大似然法和 EM 算法(Expectation-maximization algorithm)用于 F_2 、 F_3 及回交世代的主基因+多基因遗传模型分析。盖钧镒等(1999)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,并由此发展了一套迄今为止最为完整的主基因+多基因混合遗传模型分离分析方法体系(盖钧镒等, 2003)。该体系假定二倍体核遗传、不存在母体效应、主基因和多基因之间无互作和连锁、配子或合子无选择,每一个分离世代的分布是多个围绕主基因型由多基因和环境修饰而成的正态分布的混合分布;设定多种可能的主基因+多基因遗传模型包括其极端的情形,从而建立各种遗传模型的由全部成分分布组成的极大似然函数;通过 EM 算法由实际得到的数据计算各种可能模型下的成分分布参数及相应的似然函数值;由极大似然函数值计算出 AIC (Akaike's information criterion) 值,根据期望熵最大为最优假定的原则,即最小 AIC 值原则,从各种模型中选出最优模型及其相应的成分分布参数;由最优模型的分布参数估计出主基因和多基因的遗传参数,按贝叶斯(Bayes)方法计算分离世代中每一个体属于各种主基因型的后验概率,由概率的大小判别主基因型的归属。该体系建立了单个分离世代分析和多个分离世代联合分析的鉴定方法。单个分离世代分析包括 F_2 群体、 BC_1F_1 群体、 $F_{2:3}$ 家系群体、 $BC_1F_{1:2}$ 家系群体、加倍单倍体群体或重组自交系群体。多个分离世代联合分析包括 P_1 、 P_2 、 F_1 、 F_2 或 $F_{2:3}$ 的四世代联合分析, P_1 、 P_2 、 F_1 、 B_1 、 B_2 和 F_2 的六世代联合分析,以及 P_1 、 P_2 、 F_1 、 $B_{1:2}$ 、 $B_{2:2}$ 和 $F_{2:3}$ 的六世代联合分析。

(三) 分子数量遗传学

20 世纪 80 年代以来,由于分子标记技术的迅速发展,以饱和遗传连锁图谱为基础的数量性状基因(quantitative trait locus, QTL)定位,给数量性状遗传研究带来了一场革命。以分子标记为手段的数量遗传学称为分子数量遗传学,其最终目的是为目标性状的 QTL 鉴定和标记辅助选择(marker-assisted selection, MAS)提供理论基础和方法支撑。鉴定 QTL 的方法有连锁作图(linkage mapping)和关联作图(association mapping)。连锁作图是通过构建适当的作图群体,对群体进行分子标记研究,根据分子标记基因型与目标性状的关系分析,进行 QTL 定位和遗传效应分析。其分析方法包括单标记分析法(均值-方差分析法、矩法和极大似然法、相关分析法)、区间作图法(Lander and Botstein, 1989)、复合区间作图法(Zeng, 1994)、多区间作图法(Kao et al., 1999)、基于混合线性模型的复合区间作图法(朱军,

1999)和完备区间作图法(Meng et al., 2015)等。利用连锁作图,前人已在许多作物上构建了相对饱和的遗传连锁图谱,进行了重要性状的 QTL 定位和遗传研究。关联作图是解析植物数量性状基因的另一重要方法。一般以群体结构非固定的自然群体(种内)或种质资源群体为研究对象,以长期重组后保留下来的基因(位点)间连锁不平衡(linkage disequilibrium, LD)为基础,在获得群体表型数据与基因型数据后,采用统计方法检测遗传多态性与性状可遗传变异之间的关联(Mackay and Powell, 2007)。关联作图已引起种质资源研究者的重视,在多数作物多数性状上已鉴定到与目标性状显著关联的标记位点,并获得了一批优异等位基因及代表性材料。同时,关联作图和连锁作图相互补充验证,大大促进了数量性状遗传解析。

二、棉花主要性状的经典数量遗传

(一)棉花主要性状的遗传效应

控制棉花数量性状的遗传效应分为加性效应和非加性效应,以及它们与环境的互作,其中加性效应和加性与加性的上位性效应是可固定遗传的效应。棉花遗传效应的研究能够为棉花育种提供重要的理论基础,具有重要意义。

在产量和品质性状方面,孙济中等(1994)对国内外 20 世纪 80 年代公开发表的 200 多篇双列杂交试验结果统计后发现,对与棉花产量和品质等经济性性状的遗传试验结果并未获得一致的结论,对同一性状以加性为主、非加性为主或两者同等重要的报道都有。其中,产量、种子蛋白质和含油量以非加性效应遗传为主的结果居多;衣分、纤维长度、子指、纤维细度(马克隆值)则以加性效应遗传的试验居多;铃数、铃重、纤维强度等性状的遗传,三种试验结论都有较多的支持。潘家驹(1998)根据国内外大多数试验结果,认为衣分、衣指和纤维强度的加性效应作用远大于显性效应,这些性状的遗传效应以加性效应为主;产量、单株铃数和纤维细度的显性效应占较大比例,这些性状的遗传效应以显性效应为主;铃重、子指和纤维长度等性状的加性效应和显性效应相当,这些性状的加性效应和显性效应都是重要的。袁有禄(2000)利用 5 个具有不同纤维品质性状的品种(系)配制完全双列杂交组合 20 个,通过亲本和 F_1 的两年随机区组试验发现,铃重和衣分与环境的互作效应小,不存在母体效应,并以加性效应为主。韩祥铭和刘英欣(2002)采用加性-显性与环境互作的遗传模型,分析陆地棉(*Gossypium hirsutum* L.) 8 个杂交亲本和 28 个 F_1 组合的 7 个产量性状的两年试验资料,估算各项遗传方差分量。结果表明,产量性状受加性效应和显性效应共同控制,各产量性状的加性 $\times$ 环境互作效应均极显著,铃重、衣分和子指还受显性 $\times$ 环境互作效应的极显著影响。孙君灵等(2004)以 1 个高强纤维品系为父本,以 6 个常规棉品系、5 个转 *Bt* 基因抗虫棉品系和 5 个彩色棉品系为母本配制杂交组合,利用

加性-显性遗传模型研究了产量性状的遗传效应。结果表明,常规棉群体和抗虫棉群体的衣分、子棉产量等性状的基因显性效应对杂种一代性状形成起主导作用;彩色棉群体的子棉产量受加性和非加性效应共同控制,而衣分的遗传变异主要来自于基因的加性效应。喻树迅(2003)利用5个早熟不早衰×早衰的不完全双列杂交组合,通过加性-显性-上位性遗传模型分析表明,纤维的主体长度、比强度、纤维细度、伸长率以显著或极显著的加性效应为主,其次为显性效应;纤维的主体长度、比强度还有加性×环境互作效应,且方差较大。崔艳利等(2014)采用加性-显性与环境互作遗传模型,根据NCⅡ遗传交配设计,分析了以3个恢复系和7个胞质不育材料为亲本的21个杂交组合,得出子棉产量和皮棉产量主要受加性、显性、加性×环境互作效应的影响,铃数和衣分主要受加性、加性×环境互作效应的影响,铃重只受加性×环境互作效应的影响,纤维品质性状主要受加性效应的影响。裴小雨等(2015)利用加性-显性与环境互作遗传模型进行了持续高温干旱条件下陆地棉产量性状的遗传效应分析,得出子棉产量、皮棉产量、单株铃数和铃重主要受显性效应影响,衣分受加性、显性效应的影响,子指主要受加性效应影响;农艺性状和产量性状较易受环境条件的影响。

在早熟性状方面,Baker和Verhalen(1973)的研究表明,早熟性的显性方差大于加性方差,其基因作用主要是显性效应,并表现为超显性。周有耀(1988)综合分析表明,早熟性的显性效应大于加性效应,控制这一性状遗传的基因作用方式以显性效应为主。Godoy和Palomo(1999)报道,在研究的13个与早熟性有关的性状中,除现蕾天数、垂直开花间隔天数、铃期和生产率指数外,均有显著的加性遗传效应。李卫华等(2000)的研究结果认为,与早熟性有关的性状如开花期、吐絮期、霜前花率等主要受加性效应控制。范术丽等(2004)的研究结果表明,与早熟性相关的10个农艺性状均有显著的加性效应和显性效应,且加性效应大于显性效应;同时,早熟性状有不可忽视的加性、显性效应与环境的互作。艾尼江等(2010)利用数量性状主位点组分析法,估算了来源不同的6个陆地棉品种为亲本的试验材料的遗传组分,得到早熟性相关性状的遗传以加性效应为主,蕾期、花铃期主位点加性效应对早熟起主导作用。詹有俊等(2012)利用5个特早熟陆地棉品种进行完全双列杂交试验,分析研究表明,早熟性状遗传效应起主要作用,受环境因素影响较小,以加性效应为主,也有显著的显性效应。

(二) 棉花主要性状的遗传率

遗传率与棉花育种选择效率紧密相关,是研究数量性状遗传规律的主要遗传参数之一。在棉花育种过程中,一般以狭义遗传率的大小来决定性状选择的世代早晚,狭义遗传率大的宜在早世代选择,而狭义遗传率小的宜在较晚世代选择。狭义遗传率大小被分为三个层次,超过40%为高度遗传,宜在早世代选择;20%~

40%为中度遗传,宜在中间世代选择;而小于20%为低度遗传,宜在晚世代选择。

在产量和品质性状方面,牛永章(1981)研究了特早熟陆地棉的产量和品质性状,得出各调查性状的广义遗传率的大小顺序为生育期>衣分>果枝节间长度>植株高度>纤维长度>子指>主茎节间长度>叶片宽>铃重>果枝始节>果枝成铃数>单株子棉产量>单株总铃数。周有耀(1988)将国内外研究的遗传率结果整理后发现,不同试验得出的同一性状遗传率变化很大,平均后得出产量、单株铃数、铃重、衣分、衣指和子指的遗传率分别为41.6%、51.2%、55.1%、60.9%、73.3%和63.1%;棉花的产量、单株铃数的遗传率相对较低,而衣分、衣指及子指等性状的遗传率较大。Godoy和Palomo(1999)对早熟陆地棉的产量性状进行了遗传分析,结果表明,皮棉产量具有相对较低的遗传率,而衣分具有较高的遗传率。李卫华等(2000)选取长江和黄河流域棉区5个高产抗病的推广品种,按不完全双列杂交配制 F_1 组合,自交产生 F_2 组合;通过陆地棉主要经济性状的基因效应方差分析,表明产量性状中普通狭义遗传率、普通广义遗传率最高的均是衣分,其次为皮棉产量,最低的都是单株铃数。范术丽等(2004)利用不完全双列杂交分析了短季棉品种的遗传率表明,衣分、铃重和子指的遗传率较高,在30%~50%;株铃数和衣指的遗传率中等,在20%左右;霜前子棉和霜前皮棉的遗传率较低,小于10%。喻树迅(2003)利用5个早熟不早衰 $\times$ 早衰的不完全双列杂交组合,通过加性-显性-上位性遗传模型分析表明,纤维长度、整齐度、比强度、伸长率和纤维细度的遗传率较高,且显著。高敏等(2009)利用8个陆地棉材料为亲本,采用不完全双列杂交配制组合,估算了棉花纤维品质和产量的遗传率。结果表明,衣分、单铃重、伸长率和比强度有较大的狭义遗传率,依次为53.07%、43.98%、29.96%、23.46%,其中衣分的狭义遗传率最大;整齐度的狭义遗传率最小,为0.1%。这些资料表明,在陆地棉产量性状中衣分的遗传率较高,因此应在早世代进行选择。

在早熟性状方面,赵伦一等(1974)对陆地棉的早熟性遗传率做了研究,认为现蕾期和盛花期的遗传率较高,且与子棉产量呈极显著正相关关系;出苗期、现蕾期、开花期、初絮期的遗传率与子棉产量的相关系数依次增加。喻树迅和黄祯茂(1990)对5个短季棉的9个生育性状的遗传分析表明,蕾期遗传率较低,苗期、铃期、全生育期、霜前花率和果枝始节的遗传率较高。

三、棉花主要性状的主基因+多基因混合遗传

主基因+多基因的遗传模型属于现代数量遗传学的范畴,它与经典数量遗传学的根本区别是将数量性状遗传的研究重点转向数量性状基因本身。国内外许多学者对棉花主要性状已进行了主基因+多基因遗传的研究。

在产量性状方面,杜雄明等(1999)利用 P_1 、 P_2 、 F_1 、 B_1 、 B_2 和 F_2 对陆地棉若干产量性状进行了六世代联合分析,结果表明衣分符合 1 个主基因+多基因混合遗传,有较大的主基因和多基因加性效应和显性效应,且有多基因遗传率;铃重和子指也符合 1 个主基因+多基因混合遗传,但以多基因遗传为主;衣分、铃重和子指正反交组合遗传分析结果有较大差异,可能存在母体效应。殷剑美等(2002)选用两个组合的 P_1 、 P_2 、 F_1 和 $F_{2,3}$ 对陆地棉产量性状进行了四世代联合分析,结果表明,控制衣分和铃重的主基因可能有 2 个,控制单株铃数和子指的主基因可能有 1 个;两个组合尽管都有一个共同亲本,但各产量性状的最适遗传模型并不一致,说明产量性状的遗传基础非常复杂。张培通等(2006)利用泗棉 3 号和 Carmen 构建的 P_1 、 P_2 、重组自交系及其 P_1 、 P_2 、 F_1 、 B_1 、 B_2 、 F_2 两套群体,研究了泗棉 3 号高产性状的遗传规律,结果显示,产量及产量构成因素的最适遗传模型均符合主基因+多基因混合遗传模型,所有性状均存在主基因;各性状在不同环境中的主基因遗传率变化较大,而多基因遗传率在不同环境中变化相对较小。

在纤维品质性状方面,Richmond(1951)报道在通过回交将三元杂种(Beasley, 1940)的高强基因渐渗入陆地棉时,小的回交群体也能选出高强材料,表明该高强性状可能由少数主基因控制。Culp 等(1979)根据互交群体中出现理想基因型的频率 2.5%,在优良群体中可以达到 6.7%,而在一般群体中为 1/300,认为相当的基因控制了比强度,可能少至 1 对主基因控制或 2 对连锁主基因控制。Meredith(1992)报道了其所培育的优良品种 MD51ne 的纤维强度可能由 2 对主基因控制,主基因主要来源于三元杂种。一些间接证据也表明纤维强度仅由少数主基因控制。May 等(1994)获得了具有棕色纤维和较高比强度的 F_4 种质,纤维色泽位点与控制纤维强度的基因紧密连锁,也表明纤维强度由少数主基因控制,主基因同样来源于三元杂种。以上研究似乎表明了三元杂种背景的纤维强度主要由少数主基因控制。袁有禄(2000)根据 5 个亲本纤维强度的不同,配制了 8 个组合[高×低组合: 7235×TM-1(正交)、TM-1×7235(反交)和 HS42×TM-1;中高×低组合: PD69×TM-1;低×低组合: MD51×TM-1;高×高组合: 7235×HS42;高×中高组合: 7235×PD69 和 HS42×PD69]的 P_1 、 P_2 、 F_1 、 BC_1 、 BC_2 和 F_2 群体(7235×TM-1 组合得到了 $F_{2,3}$ 家系);利用主基因+多基因混合遗传模型分析了纤维品质性状的遗传特性,结果发现在高×高、高×低、低×低的不同组配方式中,分析的 4 个纤维品质性状有 12 个检测到主基因,表明纤维品质性状主基因存在的普遍性;预测的主基因遗传率没有明显的规律,但总的遗传率以纤维强度、纤维细度、纤维长度的较高, F_2 为 71.8%~80.3%,而纤维整齐度和伸长率的遗传率相对较低,为 56.1%~56.2%;在研究的 5 个纤维品质性状上,

高×低组合各世代 (BC_1 、 BC_2 、 F_2) 的遗传率均要高于高×高和低×低组合; 大部分组合纤维性状的主基因遗传率和总的遗传率以 $F_{2:3}$ 最大, 其次为 F_2 , 回交世代的主基因遗传率很小。

在早熟性状方面, 董娜等 (2010) 在不同环境下对短季棉的早熟及相关性状进行了主基因+多基因遗传分析, 结果表明, 在两种环境下, 生育期的遗传模型相同且主基因与多基因遗传率分量趋势一致; 果枝始节、铃重的最适遗传模型相同, 但主基因与多基因分量趋势相反; 苗期、蕾期、花铃期和衣分的遗传模型不同, 且主基因、多基因的遗传率分量趋势相反。两种环境下, 生育期、蕾期和果枝始节高度均以主基因遗传为主。

四、棉花主要性状的 QTL 定位

20 世纪 80 年代以来, 以分子标记为手段的 QTL 定位研究, 极大地推动了数量性状遗传研究的发展。迄今, 国内外研究者已将棉花许多重要性状包括产量、纤维品质、抗病、早熟、生理、形态和育性恢复等上千个基因或 QTL 定位到相应的染色体或连锁群上, 标记的目标性状基因数量和质量日益提高。

在产量性状方面, 目前共检测到 1000 多个与棉花产量性状相关的 QTL, 近一半定位在 Chr.01、Chr.03、Chr.05、Chr.07、Chr.08、Chr.14、Chr.15、Chr.16、Chr.17 和 Chr.22 上, 一半以上是衣分、铃重和子指的 QTL, 30% 左右是子棉、皮棉产量 QTL。所有文献中, 利用陆海杂种群体研究产量性状 QTL 的主要有 Jiang 等 (1998)、吴茂清等 (2003)、于霁雯等 (2006)、尤春源等 (2007)、李爱国等 (2008)、栾明宝等 (2008)、李莲 (2008)、王沛政等 (2008)、张科 (2009)、史丽芳 (2009)、朱亚娟等 (2010)、姚金波等 (2010)、梁燕等 (2010)、兰孟焦等 (2011)、Yu 等 (2013, 2014)。利用陆陆杂种群体研究产量性状的主要有 Ulloa 等 (2000)、易成新等 (2001)、武耀廷 (2001)、殷剑美等 (2002)、沈新莲 (2004)、张培通等 (2005)、宋美珍 (2006)、万群 (2007)、杨昶等 (2007)、秦鸿德 (2007)、李成奇 (2007)、张先亮等 (2008)、陈利等 (2008)、孔广超 (2009)、林忠旭等 (2009)、秦永生等 (2009)、张建等 (2010)、姚金波等 (2010)、王义青等 (2010)、柳宾 (2010)、李昆等 (2010)、潘兆娥等 (2011)、孔凡金等 (2011)、贾菲等 (2011)、王琳 (2011)、张兴居 (2011)、张伟等 (2011)、倪会娟等 (2011)、Liu 等 (2012)、Ning 等 (2014)、Wang 等 (2015)、Zhai 等 (2016)、Li 等 (2016)。

在纤维品质性状方面, 目前共检测到 500 多个与棉花品质性状相关的 QTL, 部分 QTL 定位在 Chr.01、Chr.02、Chr.03、Chr.05、Chr.06、Chr.09、Chr.10、Chr.14、Chr.17、Chr.18、Chr.22 和 Chr.24 上, 多数为纤维强度、纤维长度和纤维细度 QTL, 少数为整齐度、伸长率和黄度 QTL。所有文献中, 利用陆海杂种群体研究纤维品

质性状 QTL 的主要有 Jiang 等 (1998)、Kohel 等 (2001)、Paterson 等 (2003)、Mei 等 (2003)、He 等 (2007)、Lacape 等 (2010)、杨鑫雷等 (2009, 2013)、马和欢等 (2013)、Yu 等 (2013, 2014)、王玉晶等 (2014)、戎福喜等 (2015a)、王志伟等 (2015)、张茂启等 (2015); 利用陆陆杂交群体研究纤维品质性状 QTL 的主要有 Shappley 等 (1998)、Wang 等 (2006, 2015)、杨昶等 (2007)、Qin 等 (2008)、林忠旭等 (2009)、王义青等 (2010)、秦永生等 (2009)、张建等 (2011)、倪会娟等 (2011)、王新坤等 (2011)、潘兆娥等 (2011)、Ning 等 (2014)、聂新辉等 (2015)、Zhai 等 (2016)、Li 等 (2016)。

在其他性状方面, 范术丽等 (2007) 对短季棉的早熟性状进行了 QTL 定位, 努斯热提·吾斯曼等 (2012) 对机采棉进行了主要农艺性状的 QTL 定位, 张建 (2012) 对陆地棉光合性状进行了 QTL 分析, 王晓芸等 (2012) 研究了棉花“三桃”性状的 QTL 定位, 董娜等 (2013) 研究了短季棉的早熟及其相关性状的 QTL, 郑巨云等 (2014) 研究了陆地棉叶绿素和光合速率的 QTL, 刘小芳等 (2013) 利用重组自交系对陆地棉的棉籽油分和蛋白质含量进行了 QTL 定位, 戎福喜等 (2015b) 利用海陆渐渗系进行了棉花吐絮期叶绿素含量、荧光参数及相关性状的 QTL 定位。

五、棉花主要性状间的相关

在棉花育种过程中, 影响棉花品种特性的性状很多, 对某一性状的选择往往会直接或间接地影响另一性状, 即各性状之间可能会相互影响。为了提高选育效率, 明确各个性状之间的相互关系非常必要。

产量和品质性状之间的相关。邵艳华等 (2008) 分析了陆地棉产量和品质性状的相关性, 表明纤维长度、强度、整齐度之间呈显著或极显著正相关, 这些性状容易聚合利于选育; 而纤维长度、强度与衣分呈显著或极显著负相关, 产量和品质之间难以聚合选育。王娟等 (2011) 利用北疆 10 个优质杂交棉进行试验, 研究了其农艺性状与产量品质的相关性研究。表明果枝数、株高、单株铃数对产量影响较大, 其中果枝数与产量呈显著正相关, 农艺性状与品质多呈负相关, 株高与产量及品质均呈正相关, 从而得出提高杂交棉的产量和品质可以选择适当的株型, 如增加果枝数、单株铃数和铃重。宿俊吉等 (2011) 利用 29 个陆地棉品种进行了主要农艺性状的相关性分析, 得出衣分和每亩^①株数是影响皮棉产量的主要因素。董承光等 (2014) 利用北疆早熟棉品种新陆早 42 号与陆地棉遗传标准系 TM-1 获得的 F₂ 代, 进行了主要育种性状的相关性研究, 得出产量性状与纤维品质性状大多呈负相关, 株高、单铃重、衣分与皮棉产量呈正相关, 生育期与皮棉产量呈负相关但可以通过衣分对其产生较大促进作用。因此, 在育种过程中, 应在重点

① 1 亩≈666.7m², 下同

考虑某一性状的同时综合考虑其他性状。冯文林等(2015)利用海陆杂交后代进行了农艺与纤维品质性状的相关分析,得出正反交两种情况下,农艺性状与纤维品质性状呈负相关,衣分与纤维长度也呈负相关,影响纤维品质的因素在两种情况下大致相同。

早熟与其他性状之间的相关。Niles 和 White (1985)研究了早熟性状与皮棉产量的相关,结果表明,早熟性状(见花期、见絮期、铃期、平均成熟期)与皮棉产量均呈正相关,总花数和第一、二次收花率与皮棉产量呈负相关。陈仲方等(1991)研究了早熟性状与产量性状的相关,结果表明,早熟物候学特征开花期与皮棉产量和衣分率呈显著正相关,第一次收花率与皮棉产量和衣分率均呈负相关。对早熟性状与纤维品质性状间的相关研究表明,纤维品质性状(2.5%跨长、整齐度、比强度、纤维细度)与早熟物候学性状(见花期、见絮期、平均成熟期)呈正相关(Niles and White, 1985),与生育期和铃期也呈正相关(周有耀, 1990)。林昕(1983)研究了早熟性状与其他性状间的相关,结果表明,早熟性与纤维强度和断裂长度呈正相关,与农艺性状(株高、主茎节间长度、果枝数、总果节数、第一果枝着生高度、第一果枝着生节位)和经济性状(结铃性、铃重、纤维长度、纤维细度)均呈负相关。喻树迅和黄祯茂(1990)对 5 个短季棉品种的 9 个生育性状的相关分析表明,苗期、蕾期、铃期、果枝始节与全生育期呈显著正相关,与霜前花率呈显著负相关,铃重与霜前花率呈正相关。喻树迅(2003)利用 5 个早熟不早衰 $\times$ 早衰的不完全双列杂交组合,通过加性-显性-上位性遗传模型分析表明,霜前花率与主要纤维性状在遗传和表型上均呈负相关,生育期、始蕾期、始花期和铃期与主要纤维性状几乎全部呈正相关。

第二节 我国棉花育种研究进展

一、我国棉花育种技术的发展与品种的系统更换

(一) 我国棉花育种技术的发展

我国最早的棉花育种技术是系统选育,通过“优中选优、多中优选、继代观察、多看精选”改良国外引进的陆地棉品种,进一步提高品种的产量和生态适应性。其次是杂交育种技术,通过多个亲本分阶段复交聚合多个优良性状,或是通过轮回亲本回交导入少数优良性状,或利用杂种后代互交消除不良性状的连锁。20 世纪 80~90 年代,由于我国棉花主产区枯萎病日趋严重,棉花抗病育种技术成为新的育种内容。因此,该时期是棉花高产、优质、早熟和抗病等优良性状综合提高的阶段。谭联望和刘正德(1990)通过在枯萎病、黄萎病病圃中筛选,

育成优质丰产抗病棉花新品种——中棉所 12。高永成等(1995)研究了棉花枯萎病抗性的形成规律,提出了棉花枯萎病抗性定向培育原理方法。20 世纪 90 年代以来,以分子标记、转基因技术为代表的育种技术成为主流育种技术。目前,我国棉花育种以高产、优质、抗逆、早熟等为主要改良目标,基本形成了转基因技术、分子标记辅助育种技术、生化标记辅助育种技术与常规育种等多种育种技术相结合的现代高效育种体系。

(二) 我国棉花品种的系统更换

棉花由国外传入中国已有两千多年历史,在新中国成立以前,我国长期种植亚洲棉(中棉, *Gossypium arboreum* L.)和非洲棉(草棉, *Gossypium herbaceum* L.),其中亚洲棉在我国种植历史尤其悠久。它们都是二倍体品种,耐旱耐瘠,抗逆性强,但是植株矮小,纤维短,产量低。直到 1865 年,开始从美国引进高产、优质、适于机械纺织的陆地棉,20 世纪初又引进了海岛棉(*Gossypium barbadense* L.)。新中国成立后,我国主要棉区经历了五次大的品种更换。

第一次换种:1950 年我国开始有计划地引入优良棉花品种取代已经混杂退化的品种,并建立了棉花品种管理区域,进行品种区域试验,集中繁育良种,确定良种推广适用区域。至 1956 年,陆地棉良种繁育计划获得成效,优良品种在黄河和长江流域基本普及,取代了原来种植的亚洲棉和退化陆地棉,如引进的岱字棉 15 在我国良种繁育制度下,推广遍及长江、黄河流域各主要棉区,推广时间长达 30 年;在黄河流域推广斯字棉 2B 及 5A;在新疆于 1953~1956 年引种 108 夫和克克 1543 并推广种植。在此期间,又通过系统选育技术从原有品种中选择出产量高,纤维长度好的品种,如长江流域的岱字棉 15 复壮种、洞庭 1 号、沪棉 204 和鄂光棉;黄河流域的徐州 209、徐州 142、徐州 1818、中棉所 2 号、中棉所 3 号等;西北内陆的新海棉、8763 等;特早熟棉区的朝阳 1 号等。

第二次换种:20 世纪 70 年代,通过不同亲本的杂交进行棉花品种改良,我国培育成一批产量明显优于以前通过系统选育方法选育的品种,社会效益和经济效益明显,得到快速推广,如长江流域的泗棉 1 号、泗棉 2 号、鄂沙 28、沪棉 204、徐州 142 等;黄河流域的鲁棉 1 号、徐州 142、邢台 6871、中棉所 5 号、中棉所 7 号等;西北内陆的军棉 1 号;特早熟棉区的黑山 1 号、辽棉 4 号等。

第三次换种:1980~1984 年,通过多亲本复合杂交技术培育出综合性状优良的新品种,如黄河流域的中棉所 8 号、鲁棉 1 号、冀棉 8 号、中棉所 10 号等;长江流域的泗棉 2 号、鄂沙 28 等;西北内陆棉区的军棉 1 号、新陆早 1 号,其中军棉 1 号的推广应用时间最长,达 20 年;特早熟棉区的辽棉 8 号、辽棉 9 号等。通过这次换种,我国陆地棉自育品种基本普及。

第四次换种:20 世纪八九十年代,我国棉花枯萎病、黄萎病泛滥成灾,使棉