

摘 要

以福红 2 号 (P_1)、福红 991 (P_2)、福红 992 (P_3)、福引 1 号 (P_4)、非洲裂叶 (P_5)、浙红 3 号 (P_6)、耒阳红麻 (P_7) 7 个红麻品种为材料, 按 $(6 \times 7) / 2$ 双列杂交设计配制包括亲本 (P) 和杂交组合 (F_1) 的一套遗传材料。应用加性-显性遗传模型和发育遗传模型及其相应的统计方法, 分析了 11 个产量、品质性状的遗传效应以及不同发育时期株高、茎粗的发育遗传规律。

1. 红麻产量、品质性状遗传方差分析表明, 株高、鲜皮厚、纤维支数同时受到加性和显性效应的控制, 既可以通过选择加以固定, 也可以通过利用杂种优势挖掘这 3 个性状的潜力; 茎粗、单株干皮重、单株干茎重、皮骨比、出麻率、单株纤维重、精洗率、纤维强力主要受显性效应控制, 杂种优势利用有较大潜力。株高、鲜皮厚、纤维支数狭义遗传率达显著或极显著水平, 其余性状狭义遗传率均未达显著水平。在红麻育种上, 株高、鲜皮厚、纤维支数在早代选择可望获得较好的效果, 其余 8 个性状宜在高世代进行选择。

2. 红麻产量、品质性状遗传相关分析表明, 株高和鲜皮厚均与单株干皮重、单株干茎重、单株纤维重 3 个性状存在明显的加性和显性相关, 可以依据株高、鲜皮厚的表现在早代排除显性相关的影响后对这 3 个性状进行间接选择。茎粗与各性状之间不存在加性相关, 而与株高、鲜皮厚、单株干皮重、单株干茎重、单株纤维重之间的显性相关明显, 在杂种优势利用中, 可以依据茎粗的表现预测单株干皮重、单株干茎重、单株纤维重的潜力。红麻产量与品质性状之间存在一定的负向关联性, 而纤维强力、纤维支数与皮骨比之间表现明显的正向相关。通过皮骨比的测定, 可以间接选择到优质的红麻品种。纤维强力与纤维支数之间存在明显的负向相关。

3. 红麻产量、品质性状杂种优势分析表明, 单株干茎重、单株干皮重、单株纤维重、纤维强力 4 个性状具有较强的 F_1 群体平均优势和群体超亲优势。单株干茎重和单株干皮重 F_2 具有一定的正向群体超亲优势, 单株纤维重、株高优势极微弱, 其余性状均为负向超亲优势。11 个性状杂种优势的预计世代数均达显著、极显著水平, 其中单株干皮重、单株干茎重、单株纤维重 3 个性状可以利用 F_2 杂种优势, 有的杂交组合杂种优势可延续至 3-4 代。

4. 红麻亲本遗传效应预测表明, 各亲本对不同性状的遗传效应不同。可根据各个亲本对每个性状的不同遗传效应加以选择利用。综合分析认为福红 2 号、福红 992 和非洲裂叶 3 个亲本具有提高株高、茎粗、鲜皮厚、单株干皮重、单株干茎重、出麻率、皮骨比、精洗率、单株纤维重的遗传效应; 福红 2 号和福红 992 2 个亲本具有提高纤维强力

与纤维支数的遗传效应，可在红麻遗传改良中加以利用。

5. 红麻株高、茎粗不同发育时期遗传效应分析表明，株高在不同发育时期的非条件、条件遗传效应，均以显性效应为主，加性效应较弱。茎粗非条件、条件遗传效应表现一致，各个发育时期均未检测到加性效应，而各个时期的显性效应均达显著、极显著水平。在各个发育时期中，株高与茎粗均在7月28日至8月9日（旺长期）、9月2日至9月14日（纤维累积期）之间基因表达较活跃。株高与最终产量、品质性状之间的加性相关依发育时期不同、性状不同而有异，不同发育时期与各性状之间均存在显性相关。茎粗与最终产量、品质性状之间仅存在显性相关，而不存在加性相关。株高进入稳长期后， F_1 杂种优势呈逐渐增强的趋势。茎粗在7月16日之后的各个发育时期 F_1 非条件群体平均优势均达显著或极显著水平，条件群体平均优势在每一发育时期均达显著或极显著水平。

关键词：红麻；产量性状；品质性状；发育遗传；杂种优势

Abstract

An additive-dominance genetic model and corresponding statistical approaches were used to analyze 11 yield and quality traits of kenaf, and the developmental behavior of gene expression for plant height and stem diameter at different growing stages.

The results of genetic analysis for yield and quality traits of kenaf showed as follows.

(1) Plant height, fresh bark thickness, fibre fineness were controlled by additive gene action and dominant gene action. Stem diameter, dry bark weight per plant, dry stem weight per plant, bark rate, rate of bark and jarkstraw, fibre weight per plant, retting rate, fibre strength were mainly controlled by dominant gene action. Narrow heritabilities of plant height, fresh bark thickness, fibre fineness were significant, while the other traits were not. Broad heritabilities of all traits were significant. So, the better selecting effects for plant height, fresh bark thickness, fibre fineness could be expected in early generations; the selection of other traits must be conducted in high generations to avoid the interference of dominant gene action.

(2) Correlation analysis showed that the dominance correlations between plant height and dry bark weight per plant, dry stem weight per plant, and fibre weight per plant were significant at 0.01 level, their additive correlations were significant at 0.1 level. Plant height might be simultaneously selected with dry bark weight per plant, dry stem weight per plant, and fibre weight per plant in hybrid combination. Fresh bark thickness had the same correlations as plant height. No additive correlation was found between stem diameter and the other traits. The dominance correlations between stem diameter and plant height, fresh bark thickness, dry bark weight per plant, dry stem weight per plant, and fibre weight per plant were significant. Yield traits had negative correlation with quality traits. But fibre fineness and fibre strength all had significant positive correlations with rate of bark and jarkstraw. Indirect selection was expected for fibre fineness and fibre strength through rate of bark and jarkstraw. Fibre fineness existed negative correlation with fibre strength.

(3) Among all traits dry bark weight per plant, dry stem weight per plant, fibre weight per plant and fibre strength had mainly F_1 heterosis over mid-parent and F_1 heterosis over better parent. F_2 heterosis over mid-parent was similar to F_1 . But most traits had negative F_2 heterosis over better parent, except for dry bark weight per plant, dry stem weight per plant, fibre weight per plant and plant height.

(4) Each parent had different genetic effect. Predicted genetic effects of yield traits showed that Fuhong 2, Fuhong 992 and Feizhong leiye were better than other parents, their genetic effects could improve the yield of kenaf. Some parents such as Fuhong 2, Fuhong 992 were better than others for improving the quality of kenaf.

The results of genetic analysis for plant height and stem diameter at different stages showed as follows.

(1) Dominance effect played more important role at different stages for plant height, while additive effect was weak. No additive effect was found for stem diameter, but dominance effect was significant at each stage. Plant height and stem diameter all had active

gene expression from July 28 to August 9, September 2 to September 14.

(2) Additive correlation between plant height and the other traits varied with traits and stages, but positive dominance correlation existed all the time. Positive dominance correlation was detected between stem diameter and the other traits, but no additive correlation existed.

(3) After August 9, F_1 unconditional heterosis of plant height was significant. After July 16, F_1 unconditional heterosis over mid-parent of stem diameter was significant; F_1 conditional heterosis over mid-parent was significant at all stages.

The results of unconditional and conditional genetic effects of plant height and stem diameter were not completely the same. According to practice, conditional genetic analysis could indicate the gene expression more truly in the whole developmental period.

Key words: kenaf(*Hibiscus Cannabinus* L.); yield traits; quality traits; developmental genetics; heterosis

目 录

└─摘要

└─Abstract

└─前言

└─1 红麻产量性状研究

└─└─1.1 产量性状的遗传变异

└─└─1.2 产量性状的相关选择

└─└─1.3 产量性状的杂种优势

└─└─1.4 产量性状的基因效应

└─2 红麻品质性状的研究

└─└─2.1 纤维支数与纤维强力

└─└─2.2 造纸品质

└─3 加性-显性遗传模型与发育性状遗传模型应用

└─└─3.1 加性-显性遗传模型应用

└─└─3.2 加性-显性发育遗传模型应用

└─材料与方法

└─└─1.1 供试材料

└─└─1.2 试验设计

└─└─1.3 测定方法

└─└─└─1.3.1 株高、茎粗的动态测定

└─└─└─1.3.2 产量与品质性状的测定

└─└─1.4 统计分析方法

└─└─└─1.4.1 产量与品质性状的遗传效应估算

└─└─└─1.4.2 株高、茎粗的非条件、条件遗传效应估算

└─结果与分析

└─└─1 红麻产量、品质性状的加性-显性遗传效应分析

└─└─└─1.1 产量、品质性状的平均值分析

└─└─└─1.2 产量、品质性状的遗传方差分量及遗传率分析

└─└─└─1.3 产量与品质性状之间的遗传相关分析

└─└─└─1.4 产量、品质性状杂种优势分析

└─└─└─1.5 亲本产量、品质性状遗传效应分析

└─└─2 红麻株高、茎粗的发育遗传分析

└─└─└─2.1 不同发育时期株高、茎粗的平均值分析

└─└─└─2.2 不同发育时期株高的遗传效应分析

└─└─└─2.3 不同发育时期茎粗的遗传效应分析

└─└─└─2.4 相关分析

└─└─└─2.5 杂种优势分析

└─结论与讨论

└─└─1 红麻产量、品质性状遗传效应分析与育种的关系

- 2 红麻株高、茎粗的发育遗传分析与育种的关系
- 3 红麻亲本品种遗传效应分析与亲本选配的关系
- 4 皮骨比遗传效应分析与红麻全秆造纸的关系
- 参考文献
- 致谢

前言

红麻 (*Hibiscus Cannabinus* L.) 原产非洲, 属锦葵科 (Malvaceae) 木槿属 (*Hibiscus*) 一年生草本韧皮纤维作物, 是麻纺和造纸的重要原料。我国于 20 世纪初引进栽培, 至 80 年代已成为主要的麻类纤维作物。目前, 我国是世界三大红麻主产国 (印度、孟加拉、中国) 之一, 纤维总产和种植面积均居世界第一位, 常年种植 20-30 万公顷^[1]。在长期的自然演变和人工选择及引进栽培过程中, 形成了我国红麻资源的多样性, 是进行红麻品种改良和遗传研究的重要资源。

红麻为喜温、短日性作物, 纤维产量高, 耐旱、耐盐碱能力强, 适应性广, 管理简单、粗放, 在我国南到两广, 北至新疆, 均可种植; 同时, 红麻具有巨大的生物产量 (年亩产量为松木的 3-5 倍)、极强的 CO₂ 吸收能力 (为森林的 4-5 倍)、品质可与木材相媲美^[2,3], 以及用途广泛等优点。我国加入 WTO 后, 红麻对调整我国农业结构, 满足人类对自然纤维的需求, 减少造纸对森林资源的侵蚀, 维护生态平衡均具有积极的意义。现阶段对红麻综合利用的研究和开发方兴未艾, 尤其是美国、日本等发达国家, 红麻被看作是未来派作物。开发利用涉及到其用于造纸、无纺布、吸油材料、板材、动物饲料、污水净化、土壤改良剂、塑材填充料、动物垫床、食用等诸多领域^[4-9]。

我国红麻种植历史悠久, 是主要产麻大国, 遗憾的是除少量用于造纸等以外, 基本上只取麻皮用于麻纺, 在多功能研究开发利用方面明显落后。因此, 如何从遗传改良和种质创新上, 进一步提高产量和品质, 为红麻综合开发利用提供更优良的品种, 是我国麻类遗传育种工作者面临的紧迫任务。

1 红麻产量性状研究

1.1 产量性状的遗传变异

红麻是韧皮纤维作物, 其产量性状包括株高、茎粗、皮厚、单株皮重、单株茎重、单株纤维重、出麻率、皮骨比、精洗率等, 常以株高、茎粗等主要农艺性状作为高产选育的主要目标。已有研究表明, 红麻晚熟品种纤维产量较高^[10, 11]。粟建光等^[12]认为株高、茎粗、皮厚、单株纤维重是红麻纤维产量的主要构成因子, 且存在着明显的基因型与环境 (地点) 差异, 从北向南有逐渐增大的趋势。对红麻各区试点的气候条件、土壤类型、耕作制度及管理水平进行分析, 认为这些环境人为因素均可能影响红麻产量的表现^[12, 13]。

红麻产量性状的遗传变异及遗传力研究结论不尽相同。祁建民等^[14]采用双列杂交方法的研究结果认为, 红麻 9 个产量性状的表型变异系数为 1.13%-14.1%, 遗传变异系数为 1.01%-9.73%, 其中以单株干皮重、单株鲜茎重、单株精麻重的遗传变异系数最大

(9.37%-14.1%);遗传力的变幅为 25%-50.8%,以单株干皮重、单株鲜茎重、单株精麻重、精洗率最高(44.4%-50.8%),从而得出表型系数或遗传型变异是衡量性状表型变异或遗传变异的潜力指标,单株精麻重、单株鲜茎重、单株干茎重、株高 4 个主要性状具有较大的选择潜力。邓丽卿等^[10]对 420 份红麻种质资源的研究认为,株高、茎粗、皮厚、鲜茎出麻率、精洗率、单株纤维产量等性状的遗传变异系数为 2.25%-8.66%,其中以单株纤维重的变异系数最大(7.76%),其次为单株原麻重和鲜茎出麻率(7.63%);遗传力的变幅为 50.84%-76.67%,以鲜皮厚最高,次为单株纤维重(64.69%)和株高(56.40%);并且红麻对遗传变异程度较大且遗传力较高的性状可在早期世代进行选择,反之,宜在高世代进行重点选择。

1.2 产量性状的相关选择

汤永海等^[15, 16]研究认为,株高和基部茎粗之间以及株高和基部茎粗与单株纤维产量之间均呈极显著正相关。祁建民等^[14]对红麻 9 个产量性状的表型和遗传型相关分析认为,单株鲜茎重、单株精麻重、株高、始果位高、茎粗、鲜皮重均与单株干皮重达极显著正相关,相关系数幅度为 0.51-0.97,通过对上述几个性状的间接选择,可使单株干皮重增加遗传获得量为 6.5-9.9 g/株。龚友才等^[17]认为株高、基部茎粗、皮厚、小区有效株、小区总鲜茎重、单株干皮重、单株干骨重、单株纤维重和干皮精洗率的 9 个性状中,具有较大选择潜力的性状依次是单株纤维重、单株干皮重、单株干骨重、小区总鲜茎重,其余性状选择潜力相对较小。徐其斌^[18]对红麻单株纤维产量、株高、茎粗、皮厚、出麻率、单茎表面积等数量性状进行联合方差分析及通径分析认为,与单株纤维产量的相关程度以单茎表面积最高,其次为鲜茎出麻率,再次为株高,茎粗相对较小;同时,单株纤维产量遗传力较低(47.865%),通过表型对其进行遗传选择可靠性小,选择效率较低。

1.3 产量性状的杂种优势

20 世纪 90 年代以前, Srivastarats et al、Patil et al 和祁建民等^[14]、汤永海等先后报道了红麻产量性状的配合力与杂种优势表现,均认为其具有较强的杂种优势,优势组合可比对照品种增产 30%-40%。祁建民等^[19, 20]认为, F_1 平均杂种优势以单株干皮重、单株鲜茎重、单株精麻重表现最高,株高、始果位高、茎粗、鲜皮厚相对较小,出麻率和精洗率杂种优势甚微。龚友才等^[21]的研究认为, F_1 平均优势指数从大到小依次为:单株纤维重、单株干皮重、单株干骨重、基部皮厚、株高、单株鲜茎重、干皮精洗率、基部

茎粗、皮骨比、小区有效株，其中小区有效株和干皮精洗率优势不明显，其他性状达到极显著水平；影响单株纤维产出能力从大到小依次为：单株鲜茎重、基部茎粗和皮厚、株高、单株干皮重与干皮精洗率，红麻个体生物产量的提高有助于提高纤维产量。

1.4 产量性状的基因效应

红麻主要性状的表现受加性基因效应和非加性基因效应的共同作用。祁建民等^[19, 20]的研究表明，单株精麻重、单株干皮重、茎粗、纤维强力、单株鲜茎重、出麻率 6 个性状的特殊配合力（SCA）方差比一般配合力（GCA）方差明显较大，SCA/GCA 比值大于 1，显示出非加性基因效应占优势，这 6 个性状在相当程度上似乎受到非加性基因的控制；而始果位高、鲜皮厚、纤维支数、精洗率、株高 5 个性状的特殊配合力方差比一般配合力方差明显较小，SCA/GCA 比值小于 1，表明加性基因效应作用更大，这 5 个性状在相当程度上似乎受到加性基因的控制。红麻亲本性状水平的高低与亲本性状一般配合力的高低有较高的关联性^[19, 20, 22]；比较各亲本及组合的 GCA 和 SCA 值并进行综合分析，具有极显著 SCA 的产量性状组合，至少其亲本之一的产量性状一般配合力较高^[17, 19]。龚友才等^[17]的研究认为，株高、小区有效株、小区总鲜茎（含叶）重、单株干皮重、单株干骨重、干皮精洗率受非加性基因影响相对较大；而基部茎粗、基部皮厚、单株纤维等性状 SCA/GCA 值小于 1，加性基因作用占优势。该结论与祁建民等^[19, 20]的研究有所差异。

2 红麻品质性状的研究

2.1 纤维支数与纤维强力

红麻品质主要包括纤维支数与纤维强力^[23]。祁建民等^[14]的研究表明，纤维支数与纤维强力性状的表型与遗传变异系数较产量性状略低，变异系数为 5.6%-10.6%，其遗传力可达 34%-43%，中高代选择效果较佳。纤维产量与纤维品质的表型或遗传型正向相关程度均较低，但通过始果位高对纤维支数作相关的间接选择效果较好，其遗传进度的相对效率可达 19.3%-24.9%。祁建民等^[19, 20]进一步研究还表明，纤维品质性状杂种优势以纤维强力较大，纤维支数为负向弱优势。

2.2 造纸品质

自 1957 年始，美国开展了“新纤维作物的探寻研究”^[24-29]。在大约 3000 多种植物中（其中包括 500 多种纤维植物），红麻以其纤维产量高，纸浆得率高、品质优等特点脱颖而出。随后的几十年中，美国、日本等国家围绕红麻种植和造纸进行了系统研究^[30]，目前，已着手大力发展红麻全秆造纸。20 世纪 80 年代末，我国农业工作者深入开展了

造纸品种筛选, 配套栽培技术及防霉变等方面的研究。先后有 16 家造纸企业以红麻为原料进行了制浆造纸试验, 并有红麻打字纸、胶印书刊纸、牛皮箱板纸、卷烟纸等多种纸种顺利通过中试并进入批量生产。但由于大多厂家忽视了品种的选用、原料基地建设及原料贮藏的科学管理, 导致原料短缺或成本过高, 不得不转向或考虑使用其它原料^[31]。

全杆造纸是当前红麻研究的热点, 品质研究主要集中在造纸品质上。红麻茎由韧皮、麻骨(杆芯)、髓三部分组成^[32-33]。其韧皮部纤维为中长纤维, 平均长度约 2.5 mm, 占全杆重量的 35%-40%, 超出一般麻类作物的 1-2 倍, 纤维纤细, 纤维素含量高, 除可代替针叶木浆使用外还可用于生产一些特种纸; 木质部纤维长度为 0.5-0.7 mm, 占全杆的 57%-60%, 属短纤维, 接近阔叶木, 木质部纤维细胞壁特别薄, 纤维结合力强, 如与某些厚壁纤维配合使用, 可起到一种补强性填料浆的作用; 髓由薄壁细胞和杂细胞组成, 占全杆的 1%-2%, 是一种对制浆造纸有害的非纤维素^[32-35]。

造纸用红麻纤维品质与纤维细胞的长度、长宽比、壁厚及壁腔比、纤维素和木素含量以及纤维粗度密切相关, 各因素的变化对纸浆得率、纸张抗张强度、撕裂度等性能有直接的影响^[36]。研究表明, (1) 播种期对红麻纤维细胞长度无明显影响, 但韧皮纤维的纤维素和木素含量随播种期推迟呈增加的趋势, 同时, 髓芯的比重随播种期的推迟而明显增加, 细浆得率却显著降低, 因此, 只要适应当地的气候与种植制度, 红麻播种宜早不宜迟; (2) 造纸用红麻, 在当地种植条件允许的情况下, 不应急于收割, 让其自然停止生长, 到 11 月中旬收获, 既有利于产量和质量, 还可避免霉变; (3) 长纤维主要集中在麻株中下部, 红麻杆茎产量也同样集中在中下部(50 节以下), 因此, 在新品种选育和栽培管理方面都应着重于麻株中下部产量与质量; (4) 木质部纤维细胞受栽培密度影响较大, 韧皮纤维细胞受密度影响不显著, 高产优质的最佳密度应控制在 30-37.5 万株/公顷范围内, 过大或过小均对产量和品质不利^[36-38]。

红麻韧皮含量高、骨含量低和单纤维细胞长为造纸的优质原料。汤永海等^[39]研究表明, 麻皮的重量及麻皮与麻骨的比值(皮骨比值)高, 纤维产量高, 并且全杆造纸纸浆中的韧皮纤维比例愈大, 其品质也愈好。皮骨比值是品种的特性, 遗传选择效果较好, 但与单株干皮产量呈极显著负相关。皮骨比值呈曲线变化, 不同部位的皮骨比值不同。红麻主要农艺性状与茎中部韧皮纤维发育密切相关, 纤维群数的增长主要有赖于茎粗增长的直接效应, 以及干皮重、干茎重和株高通过茎粗的间接效应; 纤维层数的多少取决于单株干茎重的高低以及株高、茎粗和干皮重通过干茎重的间接作用; 纤维束数、每束细胞数和纤维细胞总数主要受单株干皮重和茎粗的制约^[40]。

3 加性-显性遗传模型与发育性状遗传模型应用

3.1 加性-显性遗传模型应用

作物产量、品质和抗逆性等重要的农艺性状大多为数量性状基因所控制。采用数量遗传分析的方法对遗传设计的方差组成进行分析，可以间接估算加性和显性遗传方差分量。在动、植物遗传分析中，最常用的遗传设计有北卡罗来纳设计 I、北卡罗来纳设计 II 以及双列杂交设计。朱军等^[41, 42]提出了运用最小范数二阶无偏估算 (minimum norm quadratic unbiased estimation, MINQUE) (1) 法直接估算加性、显性方差分量的加性-显性遗传模型 (AD 模型)。运用 MINQUE (1) 法，可以无偏估算各项方差分量和协方差分量，计算普通遗传率和互作遗传率。采用线性无偏预测 (linear unbiased prediction, LUP) 法或调整的无偏预测 (adjusted unbiased prediction, AUP) 法或以无偏预测各项效应值，并进一步预测各世代的杂种优势 (普通平均优势和互作平均优势；普通超亲优势和互作超亲优势)^[43-45]。AD 模型在棉花^[46, 47]、水稻^[48]、大麦^[49]等作物上均有应用。以往红麻上的研究多以区域试验分析品种的稳定性和配合力，以及利用一般配合力与特殊配合力分析品种与环境的互作。由于品种稳定性分析方法和配合力的分析方法均以方差分析 (analysis of variance, ANOVA) 为基础，这些方法的应用有一定的局限性。一方面，该方法不能分析有缺失的非平衡数据；另一方面，对某一特定的双列杂交材料，该方法不能同时估算亲本配合力效应值和配合力的方差分量，只能进行表现型或基因型值间的相关分析。

3.2 加性-显性发育遗传模型应用

红麻的大多数重要性状属于数量性状，而过去对数量性状的研究大多只在一个时间点上进行，多数仅考虑终结性状，因此获得的只是一个静止模型。而性状的表现是一个动态过程，从发育分化到完全建成的整个过程中，不仅有遗传与环境的互作，也还需要一个遗传信息的表达过程。现代发育遗传学也已探明生物个体的不同发育阶段，基因是按一定的时空秩序有选择地表达^[50, 51]，控制复杂性状的遗传机制在个体发育中会发生显著的变化^[52, 53]。由于基因表达的时空特性、细胞群体之间复杂的互作及随时间变化的渐成互作的存在，复杂数量性状也呈现出依时空变化的动态表现过程^[54]。国内外许多研究者以番茄^[55]、水稻^[56]、棉花^[57]为材料进行的不同发育时期遗传动态的研究证实了该论点。所以，仅研究终结性状的遗传模型难以探明微效多基因体系在数量性状建成过程中的作用规律^[58]。由于了解复杂数量性状随时空动态变化的机制是备受生物学家重视的问题，所以，数量遗传学家已发展了大量的遗传模型及分析方法用于研究数量性状发育的变化规律。随着发育生物学、发育遗传学的发展，数量性状的发育遗传模型从简单的直接效应模型发展到包含渐成效应的渐成模型，及反映动态发育过程的生长轨迹模型^[59]。

性状的发育是其各分量发育过程的综合，决定着相应性状的最终表现。分析不同发

育时刻 ($0 \rightarrow t$) 的遗传效应, 可有效估算从初始时刻到 t 时刻的基因累加效应, 但无法给出某一特定时间段($t-1 \rightarrow t$)净遗传效应。而研究在特定发育时间段内基因表达的净遗传效应, 是发育数量遗传学的一项重要研究内容^[60-61]。朱军等^[43, 62-63]运用混合线性模型的分析原理, 提出了估算条件遗传方差分量和预测条件遗传效应值的统计分析方法, 可用于探讨特定发育阶段有关数量基因的开启、表达及关闭的遗传规律, 对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提供了有效的分析方法。目前, 已广泛应用于棉花^[64-72]、水稻^[73-83]、小鼠^[84]、大麦^[46,85]等的数量性状发育遗传研究。随着分子遗传学技术的发展, 朱军^[86,87]进一步提出了复杂数量性状基因定位的新方法, 即基于混合线性模型的复合区间作图方法, 并扩展到分析具有加性 \times 加性、加性 \times 显性、显性 \times 显性上位性的各项遗传主效应及其与环境互作效应的 QTL, 对于作物的遗传育种、选择优良个体、提高遗传改良效率, 丰富数量性状遗传理论均具有重要的理论指导意义和应用价值。

株高和茎粗是红麻纤维产量的重要性状,也是选择高产红麻新品种的重要考测标准。其生长是一个动态积累的过程, 它们的最终表现决定于其生长发育过程中众多基因的表达、调控和相互作用。利用最终产量表型值估算的遗传效应值, 只是反映了众多基因在不同时期表达的综合效应, 不能说明发育过程中不同时期基因的表达和调控情况。旺长期至纤维累积期是红麻株高、茎粗纤维发育的主要生长期, 也是产量和品质形成的关键时期, 所以, 有必要对红麻株高、茎粗在旺长期至纤维累积期间的不同发育阶段基因表达的差异以及各种基因效应对发育动态的影响进行研究, 进一步了解红麻纤维产量形成的规律。

综上所述, 可以发现在红麻产量、品质性状研究过程中, 多以区域试验分析品种的稳定性, 利用一般配合力与特殊配合力分析品种与环境的互作以及估算加性、非加性效应; 同时, 尚未见有关产量、品质性状发育遗传的研究。因此, 有必要进一步深入研究。本研究采用加性-显性遗传模型, 分析以下的遗传效应: (1) 以红麻杂交亲本和 F_1 产量、品质性状的数据为材料, 估算各项遗传效应的方差分量和成对性状间各项遗传效应的遗传相关, 并预测各性状的群体平均优势和群体超亲优势; (2) 分析株高、茎粗 2 个性状在不同发育时刻 ($0 \rightarrow t$) 和不同发育阶段($t-1 \rightarrow t$)的遗传表现, 了解红麻发育过程中基因表达的遗传规律, 明确不同发育时期基因表达产生的各遗传效应对产量、品质形成的影响, 以期为红麻遗传育种、杂种优势利用和丰产栽培提供理论依据。

材料与方法

1.1 供试材料

选用福红 2 号 (P₁)、福红 991 (P₂)、福红 992 (P₃)、福引 1 号 (P₄)、非洲裂叶 (P₅)、浙红 3 号 (P₆)、耒阳红麻 (P₇) 7 个红麻品种作为试验材料。福红 2 号、福红 991、福红 992 系福建农林大学选育品种；福引 1 号系福建农林大学引进品种；非洲裂叶系广东农科院引进品种；浙红 3 号系浙江农科院选育品种；耒阳红麻系广东省地方品种。其中，福红 2 号为“九五”、“十五”国家农业科技成果重点推广的优良品种，已在生产上大面积推广。

1.2 试验设计

用上述 7 个品种按 (6×7) / 2 双列杂交设计配制包括亲本 (P) 和杂交组合 (F₁) 的一套遗传材料，于 2002 年在福建农林大学教学农场种植。5 月 22 日播种，5 月 25 日出苗。7 个亲本和 21 个杂交组合按完全随机区组排列，3 次重复，共 84 个小区。小区长 4 m，宽 1.3 m，株距 10 cm，亩定苗 1.2 万株。田间栽培管理同一般大田。

1.3 测定方法

1.3.1 株高、茎粗的动态测定

于旺长期至纤维累积期在每小区定点 10 株长势中等的植株，即在 7 月 16 日至 9 月 26 日时期内，每隔 12 天，共 7 次度量各植株的株高和茎粗 (1/3 植株高度处的粗度)，获得数据用于株高、茎粗的发育遗传效应分析。

1.3.2 产量与品质性状的测定

于工艺成熟期 (10 月 12 日) 在每小区随机取样 15 株 (包括 10 株定点植株)，度量株高、茎粗、鲜皮厚、单株干皮重、单株干茎重、单株鲜茎重、鲜茎出麻率、皮骨比、精洗率、单株纤维重、纤维强力、纤维支数等 11 个产量与品质性状。

$$\text{鲜茎出麻率/\%} = \text{单株干皮重} / \text{单株鲜茎重} \times 100$$

$$\text{皮骨比} = \text{单株干皮重} / \text{单株干茎重}$$

$$\text{精洗率/\%} = \text{精麻重} / \text{干皮重} \times 100$$

$$\text{单株纤维重} = \text{单株干皮重} \times \text{精洗率}$$

纤维强力：取 30 cm 原麻中部纤维经过化学脱胶获得精麻。每个精麻样品称 1 g，两端各夹 5 cm，测中部 20 cm 长的拉力，用拉力机测定。每个供试材料测 30 个样品。

纤维支数：挑取 500 根 5 cm 长、完整的单纤维，烘干，并测定其总毫克数 (G)。
纤维支数 = 5 cm × 500 / 总毫克数。

1.4 统计分析方法

1.4.1 产量与品质性状的遗传效应估算

应用加性-显性遗传模型和统计分析方法^[41-45],对红麻亲本和 F_1 杂交组合产量和品质性状平均数进行如下估算和分析。用 MINQUE(1)法估算各项遗传方差分量(加性方差 V_A 、显性方差 V_D 、剩余方差 V_e 、表现型方差 V_P),并进一步估算广义遗传率(h_B^2)、狭义遗传率(h_N^2);估算成对性状间的各项遗传相关系数(加性相关、显性相关、表现型相关和基因型相关);预测各性状的群体平均优势(HMP)、群体超亲优势(HBP)和杂种优势世代数。

1.4.2 株高、茎粗的非条件、条件遗传效应估算

采用加性-显性遗传模型和统计分析方法,估算不同发育时期株高、茎粗的非条件、条件方差分量、遗传率;预测 HMP 和 HBP;以及不同发育时期株高、茎粗与最终相应性状及其产量和品质性状间加性相关、显性相关、表现型相关和基因型相关。非条件遗传效应指(0→t)全部遗传效应表达的累积总量;条件遗传效应指(t-1→t)这一特定阶段遗传效应的表达量。

对以上三者,均采用 Jackknife 数值抽样技术,以区组为重复抽样单位,对各世代平均数进行抽样,计算各项遗传参数标准误,并用 t 测验对参数进行显著性测验。所有数据的运算和分析均采用朱军教授提供的分析软件在 PC586 微机上完成。

结果与分析

1 红麻产量、品质性状的加性-显性遗传效应分析

1.1 产量、品质性状的平均值分析

7个亲本和21个组合产量、品质性状的平均数列于表1。由表1可见,在所考察的11个性状中,株高、茎粗、鲜皮厚、单株干皮重、单株干茎重、出麻率、单株纤维重、纤维强力、纤维支数等9个性状的 F_1 平均值比亲本大,表明该9个性状 F_1 均表现出一定的正向杂种优势;皮骨比、精洗率 F_1 平均值与亲本相当。单株干茎重、单株干皮重、单株纤维重 F_1 平均值比亲本的增加幅度最大,为15.457%-19.090%;其次为株高、纤维强力,分别为4.730%、3.153%。

表1 亲本与组合产量、品质性状的表现型平均值¹⁾

组合	株高 /m	茎粗 /cm	鲜皮厚 /mm	单株干 皮重/g	单株干 茎重/g	出麻率 /%	皮骨比	精洗率 /%	单株纤 维重/g	纤维强 力/kg	纤维支 数/公支
P ₁	4.884	2.333	1.171	80.470	231.490	8.964	0.533	53.293	42.883	23.967	273.000
P ₂	4.833	2.253	1.314	70.733	201.330	8.875	0.541	54.160	38.313	28.040	265.400
P ₃	4.944	2.216	1.261	77.273	237.650	9.229	0.482	48.187	37.233	25.197	250.000
P ₄	4.920	2.334	1.213	77.387	223.977	9.151	0.528	52.787	40.863	26.807	240.600
P ₅	4.283	2.085	1.166	57.510	175.587	8.251	0.487	48.703	28.010	26.260	251.667
P ₆	4.783	2.302	1.146	68.250	220.897	8.666	0.447	44.717	30.517	22.767	254.667
P ₇	4.800	2.343	1.108	63.453	209.750	8.503	0.434	43.387	27.537	26.137	235.000
平均	4.778	2.266	1.197	70.725	214.383	8.806	0.493	49.319	35.051	25.596	252.905
P ₁ /P ₂	4.914	2.200	1.261	73.650	228.413	8.912	0.476	47.587	35.050	26.680	272.800
P ₁ /P ₃	5.054	2.306	1.105	79.587	238.147	9.455	0.502	50.240	39.970	27.680	240.000
P ₁ /P ₄	4.902	2.277	1.090	73.197	233.263	8.554	0.457	45.730	33.473	25.677	235.700
P ₁ /P ₅	4.916	2.321	1.205	82.707	254.033	8.584	0.484	48.343	39.960	26.577	292.700
P ₁ /P ₆	5.088	2.299	1.241	92.493	277.233	9.060	0.501	50.143	46.360	27.217	229.300
P ₁ /P ₇	4.687	2.118	1.125	61.490	182.270	8.473	0.509	50.903	31.313	26.120	264.700
P ₂ /P ₃	5.065	2.395	1.411	93.223	296.663	9.288	0.458	45.827	42.730	28.473	233.333
P ₂ /P ₄	5.251	2.289	1.350	98.373	293.197	9.334	0.505	50.513	49.713	25.080	248.000
P ₂ /P ₅	5.142	2.377	1.201	82.270	252.117	8.959	0.485	48.440	39.853	25.590	269.133
P ₂ /P ₆	5.046	2.352	1.219	82.857	253.333	8.949	0.486	48.607	40.273	26.600	258.000
P ₂ /P ₇	4.793	2.320	1.099	70.987	215.627	8.888	0.492	49.183	34.900	27.323	270.667
P ₃ /P ₄	5.043	2.275	1.208	85.900	271.567	8.758	0.463	46.290	39.787	26.667	254.400
P ₃ /P ₅	5.092	2.351	1.065	83.777	282.283	8.407	0.429	42.920	35.970	27.137	247.200
P ₃ /P ₆	5.107	2.387	1.281	92.843	286.067	8.951	0.481	48.070	44.640	27.337	235.333
P ₃ /P ₇	5.116	2.458	1.386	97.913	311.233	8.203	0.461	57.397	56.317	24.643	243.200
P ₄ /P ₅	4.920	2.334	1.213	77.387	223.977	9.151	0.528	52.787	40.863	26.807	240.600
P ₄ /P ₆	5.116	2.375	1.227	86.560	252.857	9.007	0.521	52.080	45.127	23.337	267.867
P ₄ /P ₇	5.143	2.300	1.291	96.227	287.740	9.239	0.502	50.203	48.567	26.440	265.333
P ₅ /P ₆	4.855	2.219	1.155	71.703	220.083	9.107	0.484	48.337	34.667	27.933	258.000
P ₅ /P ₇	4.867	2.224	1.086	72.333	223.260	8.513	0.479	47.940	34.687	26.113	264.667
P ₆ /P ₇	5.046	2.247	1.145	73.260	215.260	8.752	0.516	51.590	37.807	27.567	244.800
平均	5.004	2.310	1.212	82.815	255.309	8.839	0.482	48.783	40.469	26.403	254.289
组合比亲 本土/%	4.730	1.942	1.253	17.094	19.090	0.375	-2.231	-1.087	15.457	3.153	0.547

¹⁾ P₁为福红2号; P₂为福红991; P₃为福红992; P₄为福引1号; P₅为非洲裂叶; P₆为浙红3号; P₇为来阳红麻。

1.2 产量、品质性状的遗传方差分量及遗传率分析

各产量、品质性状加性方差 (V_A)、显性方差 (V_D)、剩余方差 (V_e)、表现型方差 (V_P) 及广义遗传率(h_B^2)、狭义遗传率(h_N^2)列于表 2。

表 2 产量、品质性状的遗传方差分量及遗传率估算值¹⁾

性状	遗传方差分量				遗传率	
	V_A	V_D	V_e	V_P	h_B^2	h_N^2
株高	0.005**	0.030**	0.002+	0.037**	0.138**	0.941**
茎粗	0	0.007**	0.001+	0.008**	0	0.843**
鲜皮厚	0.001*	0.007**	0.001+	0.009**	0.137*	0.905**
单株干皮重	8.405+	112.202**	6.237+	126.844**	0.066	0.951**
单株干茎重	68.278	1204.090**	47.557+	1319.925**	0.052	0.964**
出麻率	0.028	0.077*	0.065+	0.170**	0.166	0.616*
皮骨比	0.000+	0.001**	0.000+	0.001**	0.067+	0.757**
精洗率	0	10.994+	5.305	16.299*	0	0.675+
单株纤维重	0.213	40.028*	8.663+	48.904*	0.004	0.823*
纤维强力	0	1.792*	1.538+	3.330*	0	0.538+
纤维支数	15.558*	207.135**	26.880+	249.573**	0.062*	0.892**

¹⁾ +、*、**分别表示差异达 10%、5%、1%显著水平; V_A 加性方差, V_D 显性方差, V_e 剩余方差, V_P 表现型方差, h_B^2 广义遗传率, h_N^2 狭义遗传率。

由表 2 可见, 株高、鲜皮厚、纤维支数的加性效应 (V_A)、显性效应 (V_D) 均达显著或极显著水平, 表明这 3 个性状同时受到加性效应和显性效应的影响; 加性方差占表现型方差的比率 (V_A/V_P) 分别为 13.8%、13.7%、6.2%, 显性方差占表现型方差的比率 (V_D/V_P) 分别为 80.3%、76.9%、83.0%, 表明加性效应和显性效应对这 3 个性状都重要, 但仍以显性效应为主。单株干皮重、皮骨比 V_A 达 10%显著水平, V_D 达极显著水平, 表明这 2 个性状主要受显性基因的控制, 但加性效应也有一定的影响。单株干茎重、出麻率、单株纤维重 V_A 均未达显著水平, V_D 达显著或极显著水平, 表明这 3 个性状主要受显性基因控制。茎粗、纤维强力、精洗率 V_A 为 0, V_D 达显著或极显著差异水平, 表明这 3 个性状完全由显性基因控制。

由表 2 可见, 11 个性状中除了精洗率、纤维强力 h_B^2 达 10%显著水平外, 其余各性状 h_B^2 均达显著或极显著水平。株高 h_N^2 达极显著水平, 鲜皮厚、纤维支数达显著水平, 皮骨比达 10%显著水平, 其余性状 h_N^2 均不显著。

综合以上分析, 在 11 个红麻产量、品质性状中, 株高、鲜皮厚、纤维支数同时受到加性基因和显性基因的控制, 既可以通过选择加以固定, 也可以通过利用杂种优势充分

发挥这3个性状的育种潜力；茎粗、单株干皮重、单株干茎重、出麻率、皮骨比、单株纤维重、纤维强力的杂种优势利用有较大潜力。因此，株高、鲜皮厚、纤维支数早代选择可望获得较好的效果；其余性状应考虑显性效应的干扰，宜在高世代进行选择。

1.3 产量与品质性状之间的遗传相关分析

红麻产量、品质性状之间的各项相关系数估计值列于表3。从麻纺和造纸角度考虑，单株干皮重、单株纤维重、单株干茎重是衡量红麻品种产量的主要性状。株高、茎粗是田间选择最易目测与鉴定的性状，如何通过这两个性状快速、准确间接选择高产优质的品种，是育种工作者最为关注的。

从表3可见，单株干皮重、单株干茎重、单株纤维重三者之间加性相关、显性相关、表型相关和遗传相关都达到显著或极显著正相关，而且该3个最重要的产量性状与其它产量性状间的相关，都以与株高的正相关最高，均达10%、显著或极显著水平，其次是与茎粗、鲜皮厚的加性、表型和遗传型的正相关。单株纤维重与茎粗、鲜皮厚、精洗率表现型相关、遗传相关差异均达显著或极显著水平，而且两者数值比较接近；皮骨比与单株纤维重达10%显著水平，出麻率与单株纤维重相关不显著。鲜皮厚、单株干皮重、单株干茎重、出麻率、皮骨比与单株纤维重加性相关达10%显著正相关水平，说明通过这几个性状中任一性状的选择都可能提高单株纤维重。在杂种早代根据这几个性状的遗传表现，以株高、茎粗为重点，可对单株纤维重进行间接选择，较易选择到高产的红麻优良品种。

皮骨比的高低直接影响红麻品种或组合全杆造纸的纸浆得率和质量。皮骨比与产量性状的相关分析表明，皮骨比与鲜皮厚、出麻率、精洗率的表现型相关、遗传相关均达显著或极显著水平，其中，与出麻率的加性相关、显性相关均达10%显著水平；与株高的表现型相关、遗传相关均为不显著正相关；与茎粗为不显著负相关，与单株干茎重的表现型相关、遗传相关、显性相关均为显著或极显著负相关；与单株干皮重表现型相关为不显著正相关，遗传相关为不显著负相关。

从表3的相关分析还可看出，2个纤维品质性状与多个产量性状表现明显的负相关。由此可见，红麻产量与品质之间存在一定的负向关联性，即高产与优质总存在一定的矛盾。值得一提的是，纤维强力、纤维支数与皮骨比之间表现明显的正向相关，其中纤维强力与皮骨比的表现型相关、遗传相关分别达显著或10%显著水平；纤维支数与皮骨比的加性相关、表型相关、遗传相关分别达10%、极显著或显著正相关水平。因此，通过皮骨比的测定，可以间接选择到优质的红麻品种。

表3 产量与品质性状相关分析¹⁾

		茎粗	鲜皮厚	单株干皮重	单株干茎重	出麻率	皮骨比	精洗率	单株纤维重	纤维强力	纤维支数
株高	r _A	0	1	1.000 +	0.892	1.000+	0.728	0	1.000+	0	-1
	r _D	0.570*	0.200+	0.815**	0.770**	0.337	-0.034	0.043	0.695**	0.061	0.072*
	r _e	0.209	0.045	0.390	0.661*	-0.191+	-0.177	0.472	0.529	0.113	-0.204
	r _P	0.562**	0.368**	0.809**	0.765**	0.396+	0.023	0.164	0.727**	0.045+	-0.161*
	r _G	0.608**	0.395*	0.833**	0.771**	0.558+	0.053	0.123	0.764*	0.037+	-0.158*
茎粗	r _A		0	0	0	0	0	0	0	0	0
	r _D		0.277+	0.663**	0.738**	-0.168	-0.402	-0.062	0.536 +	-0.239**	-0.060
	r _e		0.138	0.349	0.214	-0.051	0.258	0.265	0.337	-0.035	-0.286
	r _P		0.328*	0.622**	0.655**	0.036	-0.182	0.045	0.529**	-0.140**	-0.212*
	r _G		0.356*	0.660**	0.709**	0.067	-0.291+	-0.020	0.568**	-0.194+	-0.202*
鲜皮厚	r _A			1.000+	1.000+	1.000+	0.507	0	1.000+	0	-0.850*
	r _D			0.622**	0.564**	-0.042	0.062	0.408	0.705**	-0.228	-0.034
	r _e			0.441	0.325+	-0.037	0.164	-0.004	0.193	0.126	-0.291
	r _P			0.651**	0.584**	0.211	0.118**	0.272+	0.647**	-0.001	-0.135*
	r _G			0.669**	0.605**	0.291	0.113*	0.349+	0.720**	-0.040	-0.118*
单株干皮重	r _A				0.809	1.000+	0.622	0	1.000+	0	-1.000+
	r _D				0.965**	0.134	-0.105	0.172	0.910**	-0.069	0
	r _e				0.654**	0.147	0.514*	0.466	0.766	0.141	-0.366
	r _P				0.942**	0.296	0.016	0.188	0.884**	-0.026	-0.199*
	r _G				0.955**	0.360	-0.048	0.162	0.919**	-0.066	-0.187*
单株干茎重	r _A					1.000+	0.274	0	1.000+	0	-1.000+
	r _D					-0.027	-0.356*	-0.043	0.794**	-0.107	-0.079*
	r _e					-0.103	-0.288+	0.175	0.430	0.061	-0.356
	r _P					0.133	-0.293**	-0.018	0.750**	-0.051	-0.274*
	r _G					0.188	-0.312**	-0.046	0.804**	-0.081	-0.272*
出麻率	r _A						0.743+	0	1.000+	0	-0.836
	r _D						0.471+	0.109*	0.151	0.375	0.068
	r _e						0.320*	0.062	0.084	0.215	0.032
	r _P						0.438**	0.154	0.291	0.245+	-0.037
	r _G						0.499*	0.205	0.378	0.269	-0.059
皮骨比	r _A							0	1.000+	0	1.000+
	r _D							0.816+	0.239	0.182	0.289*
	r _e							0.478+	0.536+	0.105	-0.047
	r _P							0.677*	0.314+	0.106*	0.276**
	r _G							0.759+	0.257+	0.111+	0.346*
精洗率	r _A								0	0	0
	r _D								0.556	-0.062	0.214+
	r _e								0.903	-0.04	-0.086
	r _P								0.590**	-0.033	0.143
	r _G								0.500*	-0.029	0.204
单株纤维重	r _A									0	-1.000+
	r _D									-0.113	0.089+
	r _e									0.014	-0.233
	r _P									-0.06	-0.102*
	r _G									-0.096	-0.082+
纤维强力	r _A										0
	r _D										-0.340*
	r _e										-0.106
	r _P										-0.154
	r _G										-0.188

¹⁾+, *, **分别表示差异达10%、5%、1%显著水平; r_A. 加性相关系数, r_D. 显性相关系数, r_e. 机误相关系数, r_P. 表型相关系数, r_G. 遗传相关系数。

纤维强力与纤维支数之间表现型相关、遗传相关系数分别为-0.154、-0.188，呈现负相关，加性相关为0，显性相关为显著负相关。可见，两者之间存在明显的负向关联性，具有一定的矛盾。

1.4 产量、品质性状杂种优势分析

群体平均优势（HMP）是杂种性状遗传表现超过双亲平均数的优势，群体超亲优势（HBP）是杂种性状遗传表现超过高值亲本的优势，它们均消除了各性状测量单位的不同，适于对不同性状不同组合之间的优势大小进行比较分析，能正确地反映杂种优势的遗传表现^[80]。21个杂交组合的杂种优势和预计世代数的平均值及其范围列于表4。从表4可见，红麻多数的产量、品质性状具有明显的杂种优势，但程度和方向因性状不同有很大的差异。

表4 产量、品质性状杂种优势平均遗传表现（范围）¹⁾ %

性状	群体平均优势 HMP		群体超亲优势 HBP		世代数/n
	F ₁	F ₂	F ₁	F ₂	
株高	5.20** (-3.50~13.30)	2.61** (-1.80~6.70)	3.00* (-4.40~8.30)	0.40 (-2.70~3.50)	0.62** (0~1.56)
茎粗	2.10** (-10.80~10.20)	1.10** (-5.40~5.10)	-0.40 (-11.40~9.20)	-1.50* (-6.00~4.30)	0.39* (0~1.81)
鲜皮厚	1.40* (-14.00~18.90)	0.70* (-7.00~9.40)	-1.90* (-17.60~13.70)	-2.50* (-12.30~4.40)	0.50** (0~1.89)
单株干皮重	17.10** (-14.80~39.10)	8.60** (-7.40~19.50)	11.90** (-25.10~35.60)	3.40+ (-17.60~16.10)	1.77** (0~3.31)
单株干茎重	18.90** (-17.70~40.40)	9.50** (-8.90~20.20)	13.90** (-22.20~39.20)	4.50* (-13.30~19.00)	1.73** (0~3.69)
出麻率	0.40 (-8.20~8.20)	0.20 (-4.10~4.10)	-2.40+ (-11.60~5.60)	-2.60* (-8.60~1.50)	0.16+ (0~1.10)
皮骨比	-2.50* (-16.90~17.50)	-1.20* (-8.40~8.80)	-7.60** (-18.30~16.50)	-6.40** (-10.80~7.70)	0.17** (0~2.54)
精洗率	-1.30 (-17.30~26.50)	-0.70 (-8.60~13.30)	-6.60** (-17.80~19.20)	-5.90** (-11.10~6.10)	0.22* (0~2.184)
株纤维重	15.70* (-24.40~69.20)	7.90* (-12.20~34.60)	8.30* (-35.40~66.60)	0.50 (-23.20~32.00)	1.48** (0~4.19)
纤维强力	3.40 (-10.20~16.40)	1.70 (-5.10~8.20)	-0.90 (-14.60~16.20)	-2.60 (-11.60~8.00)	0.59* (0~2.66)
纤维支数	0.60 (-15.40~13.40)	0.30 (-7.70~6.70)	-2.40* (-17.80~10.50)	-2.70** (-10.10~4.30)	0.32** (0~1.85)

1)+、*、**分别表示差异达10%、5%、1%显著水平。

11个性状中，F₁代产量性状群体平均优势（HMP）以单株干茎重、单株干皮重、单株纤维重表现最高，株高、茎粗、鲜皮厚相对较小，出麻率杂种优势甚微，皮骨比、精

洗率为负向弱优势。 F_1 品质性状的 HMP 以纤维强力较大, 纤维支数为极微弱的正向优势。

F_1 代产量群体超亲优势 (HBP) 以单株干茎重、单株干皮重、单株纤维重表现最高, 株高相对较小, 茎粗、鲜皮厚、出麻率负向优势甚微, 皮骨比、精洗率为负向优势。 F_1 品质性状均呈现负向的 HBP, 其中纤维支数的负向 HBP 达显著水平, 纤维强力虽为负向但不显著。

F_2 代产量性状 HMP 以单株干茎重、单株干皮重、单株纤维重表现最高, 株高、茎粗相对较小, 鲜皮厚、出麻率杂种优势甚微, 皮骨比、精洗率为负向弱优势。红麻品质性状的 F_2 杂种群体平均优势以纤维强力较大, 纤维支数具有极微弱的优势, 两者均未达显著水平。

F_2 代产量性状的 HBP 仅单株干茎重、单株干皮重具有一定优势, 单株纤维重、株高有极微弱的优势外, 其余性状均为负向超亲优势。红麻品质性状的 F_2 代纤维强力、纤维支数群体超亲优势数值相近, 但纤维支数达负向极显著水平。

11 个性状杂种优势表现的预计世代数除了出麻率达 10% 显著水平外, 其余性状均达显著、极显著水平。单株干皮重、单株干茎重、单株纤维重平均世代数预计约等于 2, 即 F_2 代仍可利用; 同时, 三者的个别组合杂种优势可延续至 3-4 代。如福红 991×福引 1 号、福红 991×福红 992、福引 1 号×耒阳红麻单株干皮重杂种优势可保持 3 代。

1.5 亲本产量、品质性状遗传效应分析

对表 2 中遗传方差分量达到显著水平的遗传效应作进一步分析, 可以预测和了解各杂交亲本的育种价值, 以便筛选出最优亲本在杂交配组中加以利用。

从表 5 可见, 在株高性状上, 福红 991、福红 992、福引 1 号和非洲裂叶 4 个亲本控制株高的加性效应 (A) 均达显著或极显著水平, 浙红 3 号、耒阳红麻达 10% 显著水平, 仅福红 2 号不显著。控制株高的显性效应 (D) 与加性效应表现基本一致, 福红 991、福红 992、福引 1 号、非洲裂叶、浙红 3 号显性效应达显著或极显著水平, 耒阳红麻达 10% 显著水平, 福红 2 号不显著。以上说明, 亲本福红 991、福红 992、福引 1 号、非洲裂叶对杂交后代植株增高作用较为明显, 浙红 3 号、耒阳红麻具有微小影响, 福红 2 号不具有增高潜力。

在茎粗性状上, 福红 2 号、福红 992、非洲裂叶 3 个亲本对茎粗的显性效应达显著、极显著水平, 福红 991 达 10% 显著水平, 福引 1 号、浙红 3 号、耒阳红麻不显著。以上说明, 福红 2 号、福红 992、非洲裂叶对杂交后代茎粗有增粗的效果。

表5 亲本产量、品质性状的遗传效应¹⁾

性状	遗传效应	亲本品种						
		P ₁	P ₂	P ₃	P ₄	P ₅	P ₆	P ₇
株高	A	0.018	0.022*	0.058*	0.040*	0.096**	0.018+	0.024+
	D	0.016	0.197*	0.182*	0.155*	0.456**	0.241**	0.093+
茎粗	D	0.085*	0.063+	0.142**	0.008	0.171**	0.017	0.058
鲜皮厚	A	0.022*	0.038**	0.023*	0.017*	0.024*	0.008	0.024*
	D	0.024	0.006	0.011	0.044*	0.026+	0.046	0.042+
单株干皮重	A	0.806	0.211	2.797+	2.540+	2.429+	0.163	2.151
	D	3.990*	11.262**	14.017**	12.766*	15.549**	12.576**	9.637*
单株干茎重	A	4.238	1.207	10.513	5.802	4.841	0.784*	5.245
	D	3.662	45.303**	53.746**	49.372**	58.124**	24.202**	16.107+
出麻率	A	0.042	0.160	0.074	0.083	0.253	0.057	0.162
	D	0.080	0.266*	0.250	0.187	0.124	0.288	0.014
皮骨比	A	0.008*	0.007+	0.008+	0.004	0.007	0	0.004*
	D	0.028**	0.040**	0.024+	0.033+	0.026*	0.043*	0.046**
精洗率	D	3.186**	4.418**	0.208	3.718*	2.969**	4.152*	6.922+
单株纤维重	A	0.075	0.154	0.131	0.383	0.442	0.099	0.401
	D	4.505**	2.302+	6.850*	3.499	5.106*	9.079**	9.922+
纤维强力	D	2.116*	0.715	1.759*	1.694+	0.004	2.916*	0.258
纤维支数	A	2.766+	2.896*	-4.424*	-1.901+	2.672*	-1.623**	-0.387
	D	10.456+	1.391	13.274**	-7.355*	-13.340+	7.319**	-19.697**

¹⁾ +、*、**分别表示差异达 10%、5%、1%显著水平；P₁为福红 2 号，P₂为福红 991，P₃为福红 992，P₄为福引 1 号，P₅为非洲裂叶，P₆为浙红 3 号，P₇为耒阳红麻；A.加性效应,D.显性效应。

在鲜皮厚性状上，7 个亲本中除了浙红 3 号外，其余 6 个亲本对控制鲜皮厚的加性效应均达显著或极显著水平；而控制鲜皮厚的显性效应除了福引 1 号达 5%显著水平，非洲裂叶、耒阳红麻达 10%显著水平外，其余亲本均不显著。以上说明，亲本对鲜皮厚主要是加性效应，鲜皮厚可以稳定遗传给下一代。福红 2 号、福红 991、福红 992、福引 1 号、非洲裂叶、耒阳红麻对鲜皮均具有增厚作用，尤其是福引 1 号。

在单株干皮重性状上，7 个亲本对控制单株干皮重的加性效应均未达显著水平，仅福红 992、福引 1 号、非洲裂叶达 10%显著水平，而显性效应均达显著或极显著水平。说明这 7 个亲本在杂种后代中均能起到提高单株干皮重的作用。

在单株干茎重性状上，7 个亲本除了浙红 3 号外，其余 6 个亲本控制单株干茎重的

加性效应均不显著；而福红 991、福红 992、福引 1 号、非洲裂叶、浙红 3 号显性效应均达极显著水平。说明福红 991、福红 992、福引 1 号、非洲裂叶在杂种后代中均能起到提高单株干茎重的作用；浙红 3 号对提高杂交后代单株干茎重的作用较大。

在出麻率性状上，各亲本控制出麻率的加性、显性效应，除了福红 991 显性效应达显著水平外，其余均未达显著水平。说明除了福红 991 外，其余 6 个亲本对杂种后代出麻率的影响不大。

在皮骨比性状上，各亲本控制皮骨比的加性效应，福红 2 号、未阳红麻达显著水平，福红 991、福红 992 达 10%显著水平，福引 1 号、非洲裂叶、浙红 3 号未达显著水平；控制皮骨比的显性效应，福红 992、福引 1 号达 10%显著水平，非洲裂叶、浙红 3 号达 5%显著水平，福红 2 号、福红 991、未阳红麻达极显著水平。由上可见，福红 2 号、福红 991、未阳红麻对杂种后代皮骨比起到加大的效果最大，非洲裂叶、浙红 3 号次之，福红 992、福引 1 号效果最小。

在精洗率性状上，亲本控制精洗率的显性效应达极显著水平的有福红 2 号、福红 991、非洲裂叶，福引 1 号、浙红 3 号达 5%显著水平，未阳红麻达 10%显著水平；福红 992 效应不显著。说明各亲本提高杂种后代精洗率的效果以福红 2 号、福红 991、非洲裂叶最大，福引 1 号、浙红 3 号次之，福红 992 效果最小。

在单株纤维重性状上，各亲本控制单株纤维重的加性效应均未达显著水平；福红 2 号、福红 992、非洲裂叶、浙红 3 号显性效应达显著或极显著水平，福红 991、未阳红麻达 10%显著水平，福引 1 号显性效应不显著。说明提高杂种后代单株纤维重的效果以福红 2 号、福红 992、非洲裂叶、浙红 3 号最明显，福红 991、未阳红麻居中，福引 1 号效果最小。

在纤维强力性状上，福红 2 号、福红 992、浙红 3 号控制纤维强力的显性效应达显著水平，福引 1 号达 10%显著水平，福红 991、非洲裂叶、未阳红麻显性效应不显著。说明，福红 2 号、福红 992、浙红 3 号对提高杂种后代的纤维强力的遗传效应最大，有利于改善杂种后代的纤维品质。

在纤维支数性状上，7 个亲本中，福红 991、非洲裂叶控制纤维支数的加性效应达正向显著水平，福红 2 号达正向 10%显著水平；福红 992、浙红 3 号分别达负向显著、极显著水平，福引 1 号达负向显著水平，未阳红麻达负向不显著水平。各亲本控制纤维支数的显性效应，福红 992、浙红 3 号达正向显著水平，福红 2 号达 10%正向显著水平、福红 991 达正向不显著水平；福引 1 号、未阳红麻达负向显著、极显著水平，非洲裂叶达负向 10%显著水平。综合来看，亲本福引 1 号、非洲裂叶、未阳红麻对杂种后代具有降低

纤维支数的作用，不利于提高纤维品质；福红 2 号具有一定的增值作用，福红 991、福红 992 能够提高杂种后代的纤维支数，改善纤维品质。

分析表明，从株高、茎粗、鲜皮厚、单株干皮重、单株干茎重、出麻率、皮骨比、精洗率、单株纤维重 9 个产量性状的各种遗传效应来看，福红 2 号、福红 992、非洲裂叶各性状遗传效应均较大；从品质性状来看，福红 2 号、福红 992 均有利于提高纤维强力与纤维支数。综合考虑产量与品质性状，福红 2 号、福红 992 是两个可供应用的优良亲本。

2 红麻株高、茎粗的发育遗传分析

2.1 不同发育时期株高、茎粗的平均值分析

表 6 列出了供试亲本及其 21 个杂交组合(F_1)在不同发育时期株高和茎粗的平均值。根据株高、茎粗不同时期的平均值，将 7 月 16 日至 9 月 26 日划分为 3 个时期，即 7 月 16 日至 8 月 9 日为旺长期，株高日增长量达 4.5 cm，旺长高峰期在 7 月 16 日-7 月 28 日；8 月 9 日至 9 月 2 日为稳长期，株高日增长量达 2-3 cm；9 月 2 日至 9 月 26 日为纤维累积期，其中 9 月 2 日-9 月 14 日株高日增长量达 4.40 cm，是纤维生长发育和株高增高的第二次高峰。总的来说，在同一时期不同品种之间性状差异很明显。在株高性状上，7 月 16 日进入旺长期，其变异范围为 1.945-2.209 m；8 月 9 日进入稳长期，变异范围有所扩大，最高的已达 3.250 m，比最低的高出 41.5 cm；9 月 2 日进入纤维累积期，最高与最低株高相比相差 54.0 cm。在各个时期， F_1 代茎粗的变异范围都比同一时刻亲本之间的变异范围更广泛。

表 6 不同发育时期株高、茎粗的平均表现¹⁾

组合	发育时期(月-日)						
	07-16	07-28	08-09	08-21	09-02	09-14	09-26
株高							
P ₁	2.090	2.682	3.076	3.407	3.620	4.139	4.382
P ₂	2.176	2.773	3.242	3.513	3.715	4.203	4.508
P ₃	2.053	2.656	3.250	3.382	3.585	4.113	4.445
P ₄	2.127	2.689	3.149	3.507	3.735	4.254	4.587
P ₅	1.959	2.463	2.835	3.134	3.356	3.747	3.939
P ₆	1.945	2.552	2.967	3.340	3.620	4.229	4.530
P ₇	2.119	2.692	3.144	3.474	3.746	4.262	4.546
P ₁ /P ₂	2.070	2.646	3.084	3.459	3.693	4.099	4.453
P ₁ /P ₃	2.209	2.795	3.210	3.465	3.741	4.511	4.641
P ₁ /P ₄	2.072	2.636	3.196	3.406	3.687	4.279	4.603
P ₁ /P ₅	2.095	2.663	3.140	3.474	3.743	4.304	4.536
P ₁ /P ₆	2.112	2.673	3.120	3.410	3.702	4.249	4.646
P ₁ /P ₇	2.104	2.710	3.066	3.352	3.565	4.049	4.379
P ₂ /P ₃	2.118	2.764	3.250	3.641	3.874	4.478	4.849
P ₂ /P ₄	2.092	2.693	3.182	3.459	3.725	4.257	4.590
P ₂ /P ₅	2.208	2.835	3.248	3.648	3.896	4.447	4.810
P ₂ /P ₆	2.095	2.702	3.167	3.523	3.785	4.377	4.722
P ₂ /P ₇	2.026	2.567	3.002	3.400	3.635	4.145	4.452
P ₃ /P ₄	2.107	2.727	3.189	3.605	3.815	4.311	4.633
P ₃ /P ₅	2.107	2.707	3.183	3.599	3.827	4.332	4.645
P ₃ /P ₆	2.137	2.716	3.165	3.495	3.760	4.217	4.489
P ₃ /P ₇	2.046	2.679	3.149	3.511	3.804	4.425	4.753
P ₄ /P ₅	2.035	2.693	3.160	3.559	3.788	4.351	4.738
P ₄ /P ₆	2.135	2.717	3.173	3.575	3.826	4.383	4.740
P ₄ /P ₇	2.024	2.620	3.101	3.485	3.707	4.199	4.496
P ₅ /P ₆	2.016	2.599	3.056	3.347	3.598	4.069	4.307
P ₅ /P ₇	2.137	2.707	3.097	3.379	3.581	4.022	4.265
P ₆ /P ₇	2.152	2.743	3.160	3.451	3.756	4.229	4.556
平均/m	2.092	2.682	3.134	3.464	3.710	4.239	4.544
日生长量/cm	3.874	4.917	3.767	2.750	2.050	4.408	2.542
茎粗							
P ₁	1.307	1.628	1.931	2.033	2.110	2.225	2.269
P ₂	1.333	1.494	1.873	1.936	1.974	2.090	2.220
P ₃	1.243	1.481	1.771	2.022	2.069	2.116	2.211
P ₄	1.322	1.539	1.817	1.894	2.009	2.229	2.301
P ₅	1.224	1.444	1.683	1.825	1.854	1.937	2.056
P ₆	1.280	1.583	1.893	2.026	2.121	2.148	2.223
P ₇	1.309	1.562	1.882	2.071	2.171	2.203	2.261
P ₁ /P ₂	1.261	1.510	1.830	1.945	2.042	2.109	2.181
P ₁ /P ₃	1.288	1.592	1.915	2.014	2.081	2.197	2.289
P ₁ /P ₄	1.223	1.572	1.859	2.040	2.113	2.195	2.249
P ₁ /P ₅	1.280	1.590	1.910	1.974	2.090	2.178	2.306
P ₁ /P ₆	1.359	1.583	1.881	2.068	2.117	2.203	2.270
P ₁ /P ₇	1.246	1.444	1.794	1.881	1.900	2.015	2.094
P ₂ /P ₃	1.356	1.672	2.025	2.143	2.248	2.316	2.369
P ₂ /P ₄	1.287	1.511	1.864	2.048	2.100	2.182	2.254
P ₂ /P ₅	1.385	1.591	1.940	2.134	2.222	2.283	2.351
P ₂ /P ₆	1.321	1.592	1.943	2.100	2.154	2.280	2.331
P ₂ /P ₇	1.186	1.482	1.813	1.916	2.031	2.289	2.315
P ₃ /P ₄	1.275	1.570	1.869	1.988	2.070	2.150	2.250
P ₃ /P ₅	1.294	1.582	1.934	1.992	2.072	2.206	2.318
P ₃ /P ₆	1.409	1.623	1.950	2.034	2.123	2.262	2.378
P ₃ /P ₇	1.381	1.641	2.031	2.204	2.303	2.343	2.411
P ₄ /P ₅	1.388	1.728	2.057	2.148	2.217	2.286	2.372
P ₄ /P ₆	1.336	1.603	1.952	2.116	2.292	2.313	2.336
P ₄ /P ₇	1.246	1.560	1.803	1.916	2.049	2.132	2.226
P ₅ /P ₆	1.204	1.441	1.754	1.886	1.909	2.034	2.183
P ₅ /P ₇	1.221	1.542	1.767	1.897	1.951	2.047	2.120
P ₆ /P ₇	1.219	1.512	1.705	1.905	1.935	2.143	2.208
平均	1.292	1.560	1.873	2.006	2.083	2.183	2.263
日生长量/cm	0.024	0.130	0.156	0.167	0.174	0.182	0.189

¹⁾P₁为福红 2 号,P₂为福红 991, P₃为福红 992, P₄为福引 1 号, P₅为非洲裂叶, P₆为浙红 3 号, P₇为耒阳红麻。

从株高、茎粗不同发育时期的平均表现可以看出, 福红 991×福红 992 (P₂/P₃)、福红 991×非洲裂叶 (P₂×P₅) 株高在各个发育时期都领先; 而茎粗则以福红 992×耒阳红

麻 (P₃/P₇)、福红 991×福红 992 (P₂/P₃)、福引 1 号×非洲裂叶 (P₄/P₅) 表现较突出。平均株高和茎粗表现突出, 可以预示该组合具有突出的杂种优势。

2.2 不同发育时期株高的遗传效应分析

不同时期株高的非条件、条件遗传效应值及遗传率见表 7。

表 7 不同发育时期株高非条件和条件遗传效应估计值¹⁾

发育 时期	非条件遗传方差分量				条件遗传方差分量			
	V _A	V _D	h _N ²	h _N ²	V _{A(t-t-1)}	V _{D(t-t-1)}	h _N ^{2(t-t-1)}	h _N ^{2(t-t-1)}
07-16	0	0.004*	0	0.704*	-	-	-	-
07-28	0	0.005**	0	0.670*	0	0.024**	0	0.933**
08-09	0.002	0.005*	0.190+	0.593*	0	0.013**	0	0.738*
08-21	0.001	0.010**	0.106+	0.804**	0.003**	0.005*	0.250*	0.746**
09-02	0	0.011**	0.019	0.766**	0.001**	0.002*	0.224**	0.725*
09-14	0.001	0.022**	0.029+	0.770**	0	0.023**	0	0.808**
09-26	0.004+	0.029**	0.104+	0.866**	0.003+	0.012*	0.159	0.774**

1)+、*、**分别表示差异达 10%、5%、1%显著水平; V_A加性方差, V_D显性方差, h_N²广义遗传率, h_N²狭义遗传率; V_{A(t-t-1)}条件加性方差, V_{D(t-t-1)}条件显性方差, h_N^{2(t-t-1)条件广义遗传率, h_N^{2(t-t-1)条件狭义遗传率。}}

2.2.1 非条件遗传效应分析

由表 7 可见, 株高的显性方差在整个发育时期均达显著或极显著水平, 随着发育进程显性方差递增, 在 9 月 26 日达到最高值。不同发育时期递增进度是不同的, 8 月 9 日至 8 月 21 日、9 月 2 日至 9 月 14 日、9 月 14 日至 9 月 26 日递增进度快, 其余时期递增较平缓。株高的加性效应在各时期均很微弱。直至 8 月 9 日才检测到加性基因的表达, 之后不断下降, 9 月 2 日降至低谷, 然后上升, 9 月 26 日达 10%显著水平, 说明加性基因在旺长期不表达, 在稳长期开始表达并渐渐减弱, 而进入纤维累积期后, 加性基因表达又不断加强。

2.2.2 条件遗传效应分析

条件遗传方差分析能够揭示性状在某一时间段(t-1→t)的净遗传效应。由表 7 可见, 株高加性效应基因的表达是间断的, 仅在 8 月 9 日至 8 月 21 日、8 月 21 日至 9 月 2 日、9 月 14 日至 9 月 26 日 3 个时段加性基因有表达; 而在 7 月 16 日至 8 月 9 日加性基因关闭, 9 月 2 日至 9 月 14 日加性效应基因没有新的表达。8 月 21 日至 9 月 2 日加性效应基因表达达极显著水平, 这一时段正处在稳长期向纤维累积期过渡的发育阶段, 其表达的强弱正好与显性效应基因存在明显的互补性。

红麻株高条件遗传效应中加性效应的表达与非条件遗传效应中的表达有一定的差别。非条件遗传效应分析中, 8 月 9 日检测到加性效应, 而条件遗传效应分析中, 加性

效应基因在8月9日后才开始有表达;9月2日至9月14日之间,非条件遗传效应分析中,加性效应增大,而条件遗传效应分析中则相反,为下降。9月14日至9月26日之间,非条件、条件遗传效应分析中加性效应基因的表达一致,两者都增加。

各时段显性效应基因均有活跃的表达,尤以7月16日至7月28日、9月2日至9月14日为甚。这两个时段恰好是红麻株高增高的高峰期,可见,株高最快速生长期主要是显性效应基因起作用。显性效应基因在7月16日后不断加强,至7月28日达到高峰,之后随着发育进程的推进逐渐下降,到9月2日为最低谷,然后急剧上升,至9月14日,达到最大值,之后再次下降至9月26日。说明各时段微效多基因是按一定的时间顺序被激活的,各时段新基因表达所产生的遗传效应大小不同,这在传统的方差分析方法研究中很难发现。

条件遗传效应分析表明,各时段显性基因均有新的表达,所以在非条件遗传效应分析中,显性效应表达整体上不断增强,这两者大体上是一致的。同时,红麻株高条件遗传效应中显性效应的表达与非条件遗传效应中表现出来的趋势也有一定的差别。非条件遗传效应分析中,显性效应在8月9日至8月21日、9月2日至9月14日、9月14日至9月26日都存在高峰;而条件遗传效应分析中,7月16日至7月28日、9月2日至9月14日为高峰期。结合生长实际情况(表6),条件遗传效应的分析与实际更为相符。7月16日至7月28日为旺长高峰期,此期生长速度快,而8月9日至8月21日进入稳长期,生长速度比旺长高峰期已有所减慢;9月2日至9月14日进入纤维累积期,这时株高生长速度再次提高,进入第二个高峰期;而9月14日至9月26日进入纤维累积后期,株高生长速度随之下降。

不同发育时期采用非条件数量遗传分析方法获得的遗传效应是该时期之前已开启基因延续表达所产生效应的总和,不能说明其中某一阶段中基因表达的情况。发育遗传模型更能真实地反映基因的活跃程度。以往的研究往往以最终株高为基础,对于发育过程中的遗传效应变化很少涉及,而最终性状的遗传表现往往会掩盖发育过程中的一些遗传效应。

2.2.3 不同发育时期遗传率分析

株高非条件狭义遗传率在7月16日、7月28日为0,9月2日不显著,8月9日、8月21日、9月14日、9月26日达10%显著水平,且估算值较小;条件狭义遗传率在7月16日至7月28日、7月28日至8月9日、9月2日至9月14日均为0,9月14日至9月26日不显著,在8月9日至8月21日、8月21日至9月2日差异均达极显著水平,且估算值较接近。说明红麻进入稳长期间,对株高的选择可以获得较好的净选择响应。

株高非条件、条件广义遗传率在各个不同发育时期均达显著、极显著水平，说明各个时期都具有明显的杂种优势。

2.3 不同发育时期茎粗的遗传效应分析

不同时期茎粗的非条件、条件遗传效应值及遗传率见表 8。

表 8 不同发育时期茎粗非条件和条件遗传效应估计值¹⁾

时期	非条件遗传方差分量				条件遗传方差分量			
	V_A	V_D	h_B^2	h_N^2	$V_{A(u-1)}$	$V_{D(u-1)}$	$h_{B(u-1)}^2$	$h_{N(u-1)}^2$
07-16	0	0.004*	0	0.756*	-	-	-	-
07-28	0	0.005**	0	0.762**	0	0.005**	0	0.853**
08-09	0	0.009**	0	0.837**	0	0.019**	0	0.963**
08-21	0	0.009*	0	0.790**	0	0.012**	0	0.933**
09-02	0	0.013*	0	0.808**	0	0.012**	0	0.930**
09-14	0	0.010*	0	0.839**	0	0.011**	0	0.907**
09-26	0	0.007*	0	0.817**	0	0.014**	0	0.976**

¹⁾ *、**分别表示差异达 5%、1% 显著水平 V_A 加性方差； V_D 显性方差， h_B^2 广义遗传率， h_N^2 狭义遗传率； $V_{A(u-1)}$ 条件加性方差， $V_{D(u-1)}$ 条件显性方差， $h_{B(u-1)}^2$ 条件广义遗传率， $h_{N(u-1)}^2$ 条件狭义遗传率。

2.3.1 非条件遗传效应分析

在旺长期至纤维累积期的发育过程中均未检测到控制茎粗的加性效应，而在各个时期的显性效应均达显著或极显著水平。总体来看，显性方差在 9 月 2 日前呈上升趋势，之后下降。7 月 28 日至 8 月 9 日、8 月 21 日至 9 月 2 日显性基因表达活跃。各期显性方差占表现型方差的比率分别为 0.756、0.762、0.837、0.790、0.808、0.839、0.817。以上说明，茎粗主要受显性基因的控制，对茎粗的选择不宜过早进行。

2.3.2 条件遗传效应分析

在整个发育时期均未检测到控制茎粗的加性效应，而在各个时期的条件显性效应均达显著、极显著水平。这与非条件遗传效应分析中表现出的趋势相一致。7 月 28 日至 8 月 9 日之间显性基因效应表达最活跃，显性方差占表现型方差的比率为 0.963；在 8 月 9 日至 9 月 26 日之间各期均较稳定、显著地表达。红麻进入旺长期后，其纤维韧皮厚度、纤维群数、纤维层数、纤维束数、细胞总数都快速增长。

上述结果表明，茎粗在不同发育时期主要受显性基因控制，杂种优势较强，杂种后代主要取决于等位基因的显性互作，尤其在 7 月 28 日至 8 月 9 日（旺长期）、8 月 21 日至 9 月 2 日（稳长期）之间应加强栽培措施的调控。进入稳长期后，茎粗的显性效应有

所下降，并在之后的发育进程中稳定地表达。

2.3.3 不同发育时期遗传率分析

由于茎粗在各个时期仅受显性基因控制，因此，非条件、条件狭义遗传率均为 0。广义遗传率在各个时期均达极显著水平。

综合以上分析，在整个发育时期内，株高与茎粗在 7 月 28 日至 8 月 9 日（旺长期）、9 月 2 日至 9 月 14 日（纤维累积期）之间基因表达同时较活跃。因此，生产上要注意肥水管理，促进植株的生长，从而为红麻高产打下良好的基础。

2.4 相关分析

2.4.1 同一性状不同发育时期遗传相关分析

株高、茎粗在不同发育时期的遗传相关结果列于表 9。从表 9 可见，株高、茎粗不同时期的表型相关和基因型相关方向相同，数值较接近，机误相关仅在个别时期达到显著、极显著水平，且数值较小，说明环境因素对不同时期株高、茎粗的相关关系影响较小。对基因型相关进一步分解为加性和显性相关后的分析表明，株高、茎粗在不同时期之间的遗传相关性存在显著差异，这表明控制该 2 个性状早期表现的遗传效应并不总是以相同的方式调节后期的表现。旺长期的株高对稳长期、纤维累积期的株高不存在加性相关。进入稳长期后，前、后期之间的株高存在 10% 显著水平的加性相关。株高显性相关分析表明，除了旺长期（7 月 16 日）对稳长期、纤维累积期株高的生长相关不显著或达 10% 显著水平外，其余各期之间显性相关系数（ r_D ）均达显著或极显著水平。说明红麻进入旺长期（7 月 28 日），应该充分注意株高的调控，对之后各期株高杂种优势的表现均有很大的影响。

各个发育时期的茎粗之间不存在加性相关，只存在显性相关，并且各期显性相关均达显著、极显著正相关水平，尤其是 7 月 28 日之后各期之间的显性相关系数均在 0.820 以上。说明茎粗的杂种优势在各个不同时期息息相关。

2.4.2 不同性状不同发育时期遗传相关分析

上述所进行的同一性状不同时期之间的遗传相关分析仅给出同一性状在不同发育阶段里遗传控制的差异，无法得知控制各不同性状的遗传效应之间的相互关系。不同性状之间的发育相关分析不仅可以了解处在相同发育阶段的各性状之间的遗传关系，而且可进一步探明在某性状早期起作用的遗传效应是否会对其它性状的后期表现产生影响。表 10 列出了不同发育阶段株高与茎粗之间的各项遗传相关系数。

表9 株高、茎粗不同发育时期之间的相关系数¹⁾

时期		株高					茎粗				
		r _p	r _c	r _e	r _A	r _D	r _p	r _c	r _e	r _A	r _D
07-16	07-28	0.818**	0.935**	0.562*	0	0.965**	0.653**	0.634**	0.710*	0	0.755**
	08-09	0.585*	0.765+	0.263	0	0.846**	0.703**	0.742**	0.565+	0	0.827**
	08-21	0.518**	0.574**	0.359	0	0.598+	0.658**	0.681**	0.582+	0	0.745*
	09-02	0.489**	0.584**	0.229	0	0.619+	0.640**	0.653**	0.599+	0	0.713**
	09-14	0.416+	0.529+	0.104	0	0.53	0.582**	0.623**	0.435**	0	0.657*
	09-26	0.368*	0.458*	0.054	0	0.445	0.632**	0.696**	0.404	0	0.726*
07-28	08-09	0.692*	0.943*	0.266	0	0.987**	0.769**	0.773**	0.769**	0	0.928**
	08-21	0.691**	0.793*	0.429	0	0.790**	0.705**	0.695**	0.742	0	0.824**
	09-02	0.640**	0.799*	0.244	0	0.801**	0.721**	0.720**	0.730+	0	0.844**
	09-14	0.608**	0.729**	0.307	0	0.700*	0.678**	0.710**	0.561+	0	0.827**
	09-26	0.579**	0.700**	0.219	0	0.678*	0.680**	0.729**	0.501	0	0.839**
08-09	08-21	0.650*	0.857*	0.206	1.000+	0.797**	0.785**	0.781**	0.812**	0	0.872**
	09-02	0.623*	0.857*	0.147	1.000+	0.848**	0.780**	0.790**	0.738**	0	0.892**
	09-14	0.602*	0.812+	0.174	1.000+	0.752*	0.725**	0.769**	0.496*	0	0.842**
	09-26	0.616*	0.816*	0.135	1.000+	0.772**	0.758**	0.803**	0.541*	0	0.872**
08-21	09-02	0.934**	0.966**	0.822*	1.000+	0.983**	0.869**	0.875**	0.846*	0	0.967**
	09-14	0.774**	0.855**	0.478*	1.000+	0.854**	0.726**	0.784**	0.476+	0	0.822*
	09-26	0.816**	0.883**	0.489	0.906+	0.880**	0.708**	0.755**	0.515	0	0.777*
09-02	09-14	0.840**	0.952**	0.467*	1.000+	0.939**	0.801**	0.840**	0.620*	0	0.873**
	09-26	0.867**	0.966**	0.455	1.000+	0.948**	0.763**	0.803**	0.594+	0	0.830**
09-14	09-26	0.882**	0.996**	0.391**	1.000+	0.995**	0.928**	0.937**	0.887**	0	0.969**

¹⁾+, *、**分别表示差异达 10%、5%、1%显著水平; r_A. 加性相关系数, r_D. 显性相关系数, r_e. 机误相关系数, r_p. 表型相关系数, r_c. 遗传相关系数。

从表 10 可见, 不同发育阶段株高与茎粗之间的表型相关和基因型相关方向相同, 估算值相近, 机误相关较小, 仅个别时期差异达显著或极显著水平, 说明环境因素对株高与茎粗之间的相关关系影响较小。

株高与茎粗之间在各个发育阶段均不存在加性相关。7月16日、7月28日、8月9日的株高与各个时期茎粗的显性相关大体上都是不显著正相关, 仅在个别时期如7月28日株高与9月14日茎粗、8月9日株高与9月26日茎粗达显著或极显著水平。8月21日之后的各期株高与茎粗之间均为显著或极显著显性正相关。说明株高与茎粗的生长关系密切, 两者互相影响, 相辅相成, 尤其是8月21日之后的株高与茎粗, 因此, 该时期后进行相关选择比较有效。

表 10 不同发育时期的株高与茎粗之间的相关关系¹⁾

株高	茎粗	r_A	r_D	r_r	r_f	r_G
07-16	07-16	0	0.383	0.315	0.336*	0.344*
	07-28	0	0.173	0.356	0.197+	0.141*
	08-09	0	0.129	0.283	0.210*	0.192*
	08-21	0	0.099	0.366	0.204+	0.151+
	09-02	0	0.089	0.26	0.167	0.139
	09-14	0	0.224	0.116	0.238+	0.277+
	09-26	0	0.256	0.097	0.236*	0.281*
07-28	07-16	0	0.556+	0.267	0.451*	0.527*
	07-28	0	0.443+	0.312	0.351*	0.369*
	08-09	0	0.353	0.405	0.400*	0.403*
	08-21	0	0.353	0.405	0.400*	0.403*
	09-02	0	0.294+	0.369	0.349*	0.348
	09-14	0	0.351**	0.177	0.367**	0.434*
	09-26	0	0.378+	0.28	0.398*	0.445*
08-09	07-16	0	0.487	0.149+	0.367	0.479
	07-28	0	0.481	0.158	0.321	0.405
	08-09	0	0.419	0.199	0.389+	0.479
	08-21	0	0.514	0.197	0.435*	0.551
	09-02	0	0.434+	0.16	0.395+	0.506
	09-14	0	0.419+	0.076	0.402+	0.542
	09-26	0	0.483*	0.186	0.458*	0.585+
08-21	07-16	0	0.613*	0.492*	0.561**	0.582*
	07-28	0	0.730**	0.580**	0.572**	0.571**
	08-09	0	0.710**	0.636*	0.644**	0.647**
	08-21	0	0.587*	0.611**	0.573*	0.564*
	09-02	0	0.642**	0.611*	0.620**	0.623**
	09-14	0	0.681*	0.562	0.679**	0.705**
	09-26	0	0.728*	0.529	0.706**	0.747**
09-02	07-16	0	0.633**	0.433*	0.574**	0.618**
	07-28	0	0.752*	0.487+	0.592**	0.625**
	08-09	0	0.738*	0.509*	0.651**	0.688**
	08-21	0	0.666*	0.516*	0.626**	0.657*
	09-02	0	0.701*	0.531+	0.666**	0.703**
	09-14	0	0.750*	0.502	0.732**	0.792**
	09-26	0	0.806*	0.462	0.752**	0.830**
09-14	07-16	0	0.574**	0.376	0.535**	0.585*
	07-28	0	0.766*	0.437	0.624**	0.682*
	08-09	0	0.791*	0.417	0.689**	0.758**
	08-21	0	0.752*	0.435*	0.682**	0.751**
	09-02	0	0.759*	0.457	0.703**	0.769**
	09-14	0	0.796*	0.306	0.734**	0.840**
	09-26	0	0.838*	0.234	0.736**	0.867*
09-26	07-16	0	0.625+	0.414	0.572*	0.614**
	07-28	0	0.777**	0.507*	0.620**	0.652*
	08-09	0	0.799**	0.539+	0.704**	0.733**
	08-21	0	0.810**	0.620*	0.741**	0.770**
	09-02	0	0.794**	0.639+	0.754**	0.779**
	09-14	0	0.808**	0.369	0.775**	0.846**
	09-26	0	0.819**	0.291	0.751**	0.839**

¹⁾+, *, **分别表示差异达 10%、5%、1%显著水平; r_A . 加性相关系数, r_D . 显性相关系数, r_e . 机误相关系数, r_f . 表型相关系数, r_G . 遗传相关系数.

2.4.3 不同发育时期株高、茎粗与最终产量、品质性状的相关

表 11、12 分别列出了不同时期株高、茎粗与最终产量、品质性状的各项相关系数。从表中可见，不同发育阶段株高与最终产量、品质性状之间的表现型相关和基因型相关方向相同，估算值相近，机误相关较小，说明环境因素对株高与最终产量、品质性状之间的相关关系影响较小。

就株高而言，7月16日、7月28日株高与最终株高不存在加性相关，8月9日至9月14日之间的各个时期与最终株高均保持10%加性正相关。各个不同时期株高与最终株高显性相关均达显著、极显著水平。各个不同时期所测得的株高与最终茎粗均不存在加性相关。除了7月28日株高与最终茎粗显性相关系数达10%显著水平外，其余各个时期显性相关系数均达显著、极显著水平。7月16日、7月28日株高与鲜皮厚不存在加性相关，8月9日至9月14日共4期加性正相关均达10%显著水平，9月26日为显著正相关。7月16日、7月28日株高与鲜皮厚为负显性相关，8月9日之后各期均为正显性相关。以上说明，在旺长期株高与鲜皮厚为负相关，进入稳长期后株高长势快对鲜皮的加厚有促进作用，同时也可以通过株高的长势间接估计鲜皮厚的情况。

7月16日、7月28日株高与单株干皮重不存在加性相关，8月9日至9月26日共5期两者的加性相关均为10%显著正相关水平。7月16日、7月28日株高与单株干皮重显性相关不显著，8月9日达10%显著水平，8月21日至9月26日显性相关系数均达极显著水平。各个时期株高与单株干茎重的相关关系和株高与单株干皮重的相关关系趋势相同，不再详细描述。以上说明，7月16日至8月9日之间显性相关不断加强，至8月21日之后达极显著正相关水平。上述分析表明，进入稳长期后通过对株高优势组合的目测或评选，有可能选择出单株干皮重、单株干茎重的强优势组合或优良品种。

7月16日、7月28日未检测到株高与出麻率的加性相关，8月9日至9月26日各个时期加性相关均保持10%显著水平。7月16日至8月9日株高与出麻率为正显性相关，8月21日至9月26日各个时期均为微弱的负显性相关。进入稳长期后可以通过株高的表现间接选择出麻率。7月16日、7月28日未检测到株高与皮骨比的加性相关，8月9日至9月26日各个时期均为正加性相关。7月16日、7月28日株高与皮骨比为正显性相关，8月9日至9月26日各个时期均为负显性相关。说明选配进入稳长期后株高杂种优势强的组合对皮骨比并不利，有可能降低皮骨比，与表1皮骨比的表现相一致。7月16日至9月26日各个时期均未检测到株高与精洗率的加性相关。7月16日、7月28日株高与精洗率为正显性相关，8月9日至9月26日各个时期均为负显性相关。说明株高杂种优势强的组合对精洗率并不一定有利。这与表1精洗率的表现相一致。7月16日、

7月28日未检测到株高与单株纤维重的加性相关,8月9日至9月26日各个时期正加性相关均保持10%显著水平。各个时期株高对单株纤维重均为正显性相关,7月16日至8月21日相关不显著,9月2日达10%显著水平,9月14日、9月26日上升到显著水平。说明株高长势旺能够提高单株纤维重,尤其是进入纤维累积期,株高对单株纤维重的促进作用较之前的时期更为重要。

表 11 不同时期株高与最终产量、品质性状的相关表现¹⁾

		株高 (最终)	茎粗 (最终)	鲜皮厚	单株干 皮重	单株干 茎重	出麻率	皮竹比	精洗率	单株纤 维重	纤维 强力	纤维 支数
07-16	r _A	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	r _D	0.541*	0.238*	-0.245+	0.143	0.053	0.298+	0.330*	0.120*	0.145	0.416	-0.142
	r _E	0.014	0.123	0.126	0.010	0.004	-0.007	0.030	-0.019	-0.009	-0.160	0.162
	r _F	0.420**	0.205*	-0.001	0.157+	0.076	0.235+	0.269**	0.141	0.173	0.206*	-0.045
	r _G	0.514*	0.232*	-0.027	0.190	0.092	0.360	0.357**	0.213	0.230	0.431+	-0.090
07-28	r _A	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	r _D	0.644**	0.406+	-0.061	0.307	0.268	0.129+	0.114	0.045	0.252	0.136	-0.089
	r _E	0.135	0.262	0.296	0.104	0.076	0.055	0.157	0.078	0.092	0.044	0.015
	r _F	0.549**	0.370*	0.196	0.321*	0.275*	0.225	0.163	0.119	0.295+	0.162+	-0.069
	r _G	0.668*	0.414*	0.184	0.386+	0.332+	0.320	0.166	0.139	0.367+	0.241	-0.119
08-09	r _A	1.000+	0	1.000+	1.000+	1.000+	1.000+	0.581	0	1.000+	0	-1.000+
	r _D	0.752*	0.493*	0.008	0.371+	0.396+	0.058	-0.144	-0.132	0.24	0.083	-0.107
	r _E	-0.023	0.213	-0.114	0.013	-0.077	0.153	0.137	0.055	0.04	0.132+	0.006
	r _F	0.595*	0.410*	0.263	0.421+	0.401*	0.300	0.033	0.030	0.338	0.159	-0.182*
	r _G	0.802*	0.504	0.389	0.559	0.543	0.396	-0.016	0.015	0.468	0.181	-0.253
08-21	r _A	0.920+	0	1.000+	1.000+	1.000+	1.000+	1.000*	0	1.000+	0	-1.000+
	r _D	0.721**	0.756*	0.072	0.543**	0.617**	-0.093	-0.347	-0.235	0.340	0.014	0.102
	r _E	0.256	0.386	0.386	0.296+	0.250	-0.074	0.109	0.114	0.218	0.127	-0.107
	r _F	0.679**	0.657**	0.364*	0.574**	0.595**	0.143	-0.113	-0.042	0.429*	0.097	-0.067
	r _G	0.749**	0.715*	0.365*	0.623**	0.652*	0.232	-0.176	-0.096	0.478*	0.090	-0.061
09-02	r _A	1.000+	0	1.000+	1.000+	1.000+	1.000+	1.000+	0	1.000+	0	-1.000+
	r _D	0.780**	0.813*	0.113	0.599**	0.681*	-0.096	-0.397	-0.205	0.407+	0.04	-0.030+
	r _E	0.148	0.309+	0.273	0.243	0.136	-0.077	0.140	0.116	0.196+	0.072*	-0.019
	r _F	0.720**	0.699**	0.336*	0.596**	0.618**	0.131	-0.137	-0.027	0.462*	0.075	-0.146*
	r _G	0.827**	0.796**	0.355+	0.668**	0.705**	0.225	-0.224+	-0.082	0.531*	0.080	-0.173+
09-14	r _A	1.000+	0	1.000+	1.000+	1.000+	1.000+	1.000+	0	1.000+	0	-1.000+
	r _D	0.668**	0.856**	0.056	0.532**	0.612*	-0.026	-0.396	-0.165	0.376*	-0.057	-0.121
	r _E	0.244	0.132	0.141	0.225	0.208	-0.024	0.069	0.154	0.219	0.099	-0.028
	r _F	0.679**	0.690*	0.263**	0.565**	0.591**	0.189	-0.149	0.012	0.460**	0.008	-0.214*
	r _G	0.764*	0.825*	0.290*	0.632*	0.663*	0.285	-0.217	-0.042	0.522**	-0.037	-0.253*
09-26	r _A	1.000	0	1.000	1.000+	0.992+	1.000+	1.000+	0	1.000+	0	-1.000**
	r _D	0.650**	0.817**	0.148+	0.553**	0.653**	-0.158	-0.463+	-0.198+	0.378*	-0.131	-0.138**
	r _E	0.371	0.247	0.278	0.303	0.396	-0.228	-0.061	0.047	0.183	-0.071	-0.125
	r _F	0.718**	0.709**	0.370*	0.609**	0.645**	0.134	-0.184	-0.024	0.476*	-0.064	-0.247**
	r _G	0.759**	0.788**	0.383*	0.645**	0.676**	0.254	-0.214	-0.044	0.531*	-0.068	-0.264**

¹⁾+, *, **分别表示差异达10%、5%、1%显著水平; r_A. 加性相关系数, r_D. 显性相关系数, r_E. 机误相关系数, r_F. 表型相关系数, r_G. 遗传相关系数。

7月16日至9月26日各个时期均未检测到株高与纤维强力的加性相关。7月16日至9月2日各个时期株高与纤维强力均为不显著正显性相关,9月14日、9月26日为不

显著负显性相关。7月16日、7月28日未检测到株高与纤维支数的加性相关，8月9日至9月14日各个时期均为10%显著负加性相关，9月26日为极显著负加性相关。除了8月21日株高与纤维支数显性相关为不显著正相关外，其余各个时期都是负显性相关。总体而言，若选配的组合株高杂种优势强，并不利于纤维支数的选择。

就茎粗而言，不同时期茎粗与最终产量、品质性状的相关表现列于表12。各发育时期茎粗与最终产量、品质性状之间均不存在加性相关。

表12 不同时期茎粗与最终产量、品质性状的相关表现¹⁾

	株高 (最终)	茎粗 (最终)	鲜皮厚	单株干 皮重	单株干 茎重	出麻率	皮骨比	精洗率	单株纤 维重	纤维 强力	纤维 支数	
07-16	r_A	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	r_D	0.358*	0.761*	0.527*	0.546*	0.566+	-0.239	-0.163	0.108	0.503**	-0.211	-0.289+
	r_c	0.288	0.364*	0.358	0.301	0.409	-0.158	-0.071	0.127	0.255	-0.128	-0.086
	r_P	0.383**	0.609**	0.511**	0.509**	0.519	-0.022	-0.078	0.101+	0.459**	-0.133	-0.254+
	r_G	0.414*	0.673**	0.552*	0.562	0.563*	0.038	-0.08	0.092	0.515*	-0.142	-0.292+
07-28	r_A	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	r_D	0.428**	0.914**	0.381+	0.625**	0.724**	-0.266	-0.491*	-0.243*	0.417**	-0.267	-0.176
	r_c	0.455	0.488	0.278	0.365*	0.492+	-0.265	-0.078	0.242	0.354	-0.167	-0.067+
	r_P	0.405**	0.707**	0.309*	0.546**	0.614**	-0.118	-0.286+	-0.069	0.411**	-0.227+	-0.204+
	r_G	0.415**	0.764**	0.322*	0.595**	0.663**	-0.055	-0.352+	-0.191	0.427*	-0.268	-0.235+
08-09	r_A	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	r_D	0.396*	0.918**	0.366**	0.580**	0.698**	-0.393*	-0.534+	-0.165*	0.423**	-0.379+	-0.112+
	r_c	0.268	0.496+	0.183	0.296 *	0.350*	-0.175	0.002	0.131	0.233	-0.143	-0.156
	r_P	0.420**	0.739**	0.392**	0.548**	0.616**	-0.072	-0.265+	-0.035	0.426*	-0.204	-0.147*
	r_G	0.443**	0.785**	0.424**	0.585**	0.655**	-0.039	-0.333+	-0.086	0.466*	-0.246	-0.146+
08-21	r_A	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	r_D	0.453*	0.823**	0.403**	0.574**	0.673**	-0.29	-0.519+	-0.132*	0.444**	-0.566*	-0.221*
	r_c	0.374	0.470	0.309	0.393+	0.474+	-0.139	-0.019	0.121	0.267	-0.073	-0.160
	r_P	0.493**	0.695**	0.425**	0.552**	0.616**	-0.021	-0.292+	-0.021	0.447**	-0.286+	-0.273*
	r_G	0.524 *	0.747**	0.451*	0.590**	0.658**	0.027	-0.372+	-0.072	0.491	-0.403	-0.296*
09-02	r_A	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	r_D	0.465*	0.872**	0.368*	0.580***	0.677**	-0.231	-0.518	-0.142	0.447*	-0.567+	-0.042*
	r_c	0.347*	0.551	0.385	0.440+	0.463+	-0.188	0.059	0.073	0.243	-0.030	-0.216
	r_P	0.516**	0.759**	0.418**	0.580**	0.631**	0.002	-0.263	-0.027	0.467*	-0.300+	-0.185*
	r_G	0.549**	0.803**	0.428*	0.613 *	0.671**	0.075	-0.353+	-0.061	0.518*	-0.441+	-0.181
09-14	r_A	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	r_D	0.502**	0.949**	0.177	0.582**	0.651*	-0.159	-0.369	-0.073	0.461*	-0.256	-0.074
	r_c	0.105	0.778*	0.328+	0.251+	0.152	-0.121	0.192	0.230	0.270	-0.025	-0.121
	r_P	0.566**	0.873**	0.331*	0.593**	0.606**	0.093	-0.115	0.079*	0.518*	-0.136	-0.197**
	r_G	0.626**	0.891**	0.334*	0.639**	0.661**	0.171	-0.191	0.035	0.569*	-0.193	-0.210**
09-26	r_A	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	r_D	0.549*	0.977**	0.241*	0.637**	0.704**	-0.167	-0.367	-0.045	0.518*	-0.141	-0.059
	r_c	0.122	0.885**	0.248*	0.27	0.163	-0.068	0.222	0.243	0.284	-0.007	-0.191
	r_P	0.577**	0.901**	0.380**	0.643**	0.669**	0.089	-0.148	0.061	0.546*	-0.056	-0.209*
	r_G	0.644**	0.905**	0.404**	0.700**	0.739**	0.151	-0.248+	0.002	0.603*	-0.082	-0.213*

¹⁾+, *, **分别表示差异达10%、5%、1%显著水平; r_A . 加性相关系数, r_D . 显性相关系数, r_c . 机误相关系数, r_P . 表型相关系数, r_G . 遗传相关系数。

各发育时期茎粗与最终株高均存在显著或极显著的显性正相关。说明选配茎粗杂种

优势强的组合，其株高也可能具有强优势。各发育时期茎粗与最终茎粗的显性相关均达显著或极显著水平。7月16日至9月26日，除了7月28日、9月14日茎粗与鲜皮厚显性相关为不显著正相关外，其余各个时期均达显著或极显著水平。说明茎粗杂种优势强，鲜皮也可能更厚。各发育时期茎粗与单株干皮重显性相关达显著或极显著水平。7月16日茎粗与单株干茎重显性相关系数达10%显著水平，其余各个时期均达显著或极显著水平。各发育时期茎粗与出麻率、皮骨比均为不显著负显性相关。7月16日茎粗与精洗率显性相关系数为不显著正相关，7月28日至8月21日为显著负相关，9月2日至9月26日为不显著负相关。各发育时期茎粗与单株纤维重均为极显著或显著正显性相关。各发育时期茎粗与纤维强力整体上为显性负相关，8月21日负相关达显著水平。各发育时期茎粗与纤维支数均为显性负相关，8月21日、9月2日达显著水平。

综合以上分析，选配茎粗杂种优势强的组合，可能导致最终株高、最终茎粗、鲜皮厚、单株干皮重、单株干茎重、单株纤维重强优势，同时也可能使出麻率、皮骨比、精洗率、纤维强力、纤维支数优势降低，尤其是8月21日之后茎粗的负向影响更大。

2.5 杂种优势分析

2.5.1 株高非条件、条件杂种优势

由表13可见，株高在7月16日、7月28日 F_1 代21个组合非条件群体平均优势(HMP)达10%显著水平，8月9日HMP不显著，8月21日至9月26日各个时期均达显著或极显著水平，且呈逐渐增强的趋势。8月9日至8月21日上升幅度最大。 F_2 代HMP与 F_1 具有相似的趋势，说明 F_1 代群体平均优势较强，可以延续到 F_2 代，但 F_2 代优势比 F_1 代减弱50%。就 F_1 代群体超亲优势而言，8月9日株高群体超亲优势是各个时期的最低谷，之后又逐渐上升，9月14日群体超亲优势上升到极显著水平。

F_1 条件群体平均优势呈现出与非条件群体平均优势相一致的趋势。8月9日非条件群体平均优势比7月28日有所下降，是因为7月28日至8月9日之间净遗传效应减少所致；8月9日至8月21日条件群体平均优势有较大幅度提高并达显著水平，8月21日非条件群体平均优势相应地极显著上升。同样，9月2日至9月14日之间的非条件群体平均优势与条件群体平均优势的变化也相同。以上说明，8月9日之后，杂种优势增强，这一时期红麻进入稳长期，更要加强肥水的调控。 F_2 代条件群体平均优势与 F_1 条件群体平均优势具有相似的趋势。

表 13 不同发育时期株高、茎粗杂种优势的预测值¹⁾

性状	时期	非条件杂种优势				条件杂种优势			
		HMP (F ₁)	HMP (F ₂)	HBP (F ₁)	HBP (F ₂)	HMP (F ₁)	HMP (F ₂)	HBP (F ₁)	HBP (F ₂)
株高	07-16	0.018+	0.009+	-0.003	-0.012+	-	-	-	-
	07-28	0.021+	0.011+	0.004	-0.006	0.009	0.004	-0.006+	-0.011**
	08-09	0.018	0.009	-0.015	-0.024	0.004	0.002	-0.013	-0.014
	08-21	0.030**	0.015**	0.005	-0.010*	0.014*	0.007*	-0.013	-0.020+
	09-02	0.034*	0.017*	0.014	0.003	0.006+	0.003+	-0.004	-0.007**
	09-14	0.037**	0.018**	0.014**	-0.004+	0.003*	0.001*	-0.010**	-0.012**
	09-26	0.041*	0.021*	0.016	-0.005	0.013	0.006	-0.004	-0.011
茎粗	07-16	0.005	0.002	-0.022*	-0.024*	-	-	-	-
	07-28	0.026*	0.013*	-0.004	-0.017**	0.106**	0.053**	0.048**	-0.005
	08-09	0.030*	0.015*	-0.003	-0.019**	0.018*	0.009*	-0.004	-0.013*
	08-21	0.025*	0.012*	-0.004	-0.016+	0.020**	0.010**	-0.007**	-0.017**
	09-02	0.028*	0.014*	-0.005	-0.019+	0.026**	0.013**	0.008*	-0.005+
	09-14	0.033**	0.016**	0.005	-0.011	0.031*	0.015*	0.001	-0.014*
	09-26	0.028*	0.014*	0.005	-0.009+	0.019*	0.010*	0.002	-0.008*

¹⁾+, *, **分别表示差异达 10%、5%、1%显著水平。

株高 F₂ 代非条件群体超亲优势和 F₁、F₂ 代条件群体超亲优势预测值均为负值。

2.5.2 茎粗非条件、条件杂种优势

由表 13 可见, 7 月 16 日茎粗 F₁ 群体平均优势不显著, 之后的各个发育时期均呈显著或极显著水平, 在 9 月 14 日达最高峰 (0.033)。F₂ 群体平均优势与 F₁ 的表现相一致。F₁ 在 7 月 16 日为负显著水平的群体超亲优势, 且数值在各个发育时期中最小, 之后上升, 在 7 月 28 日至 9 月 2 日期间均为较稳定的负超亲优势, 9 月 14 日、9 月 26 日群体超亲优势达正向不显著水平。

各个发育时期, F₁ 条件群体平均优势均达显著或极显著水平, 并能较好地解释 F₁ 非条件群体平均优势的变化。7 月 16 日至 7 月 28 日条件群体平均优势达极显著水平, 使 7 月 28 日测到的非条件群体平均优势从 7 月 16 日不显著上升为显著, 同时有较大提高。之后各期条件杂种优势都有新的表达, 所以相应的非条件群体平均优势都有所提高。F₂ 代群体平均优势与 F₁ 群体平均优势变化规律相一致。

结论与讨论

1 红麻产量、品质性状遗传效应分析与育种的关系

以往有关产量、品质遗传效应的研究都是通过配合力分析间接估算得出的, 对各性状的遗传效应分析也不尽相同。祁建民等^[19, 20]的研究表明, 单株精麻重、单株干皮重、茎粗、纤维强力、单株鲜茎重、出麻率 6 个性状受非加性基因的控制, 而始果位高、鲜皮厚、纤维支数、精洗率、株高 5 个性状受加性基因的控制; 同时, 认为红麻单株干皮重、单株鲜茎重、单株精麻重的遗传变异系数最大, 单株精麻重、单株鲜茎重、单株干茎重、株高 4 个主要性状具有较大的选择潜力^[14]。龚友才等^[17]的研究认为, 株高、小区有效株、小区总鲜茎(含叶)重、单株干皮重、单株干骨重、干皮精洗率, 受非加性基因影响相对较大, 而基部茎粗、基部皮厚、单株纤维加性基因作用占优势。本研究结果表明, 株高、鲜皮厚、纤维支数同时受到加性基因和显性基因的控制, 既可以通过选择加以固定, 也可以通过利用杂种优势挖掘这 3 个性状的潜力; 茎粗、单株干皮重、单株干茎重、出麻率、皮骨比、单株纤维重、精洗率、纤维强力主要受显性基因控制, 它们的杂种优势利用有较大潜力。另外, 株高、鲜皮厚、纤维支数狭义遗传率达显著或极显著水平。因此, 在红麻育种上, 株高、鲜皮厚、纤维支数在早代选择可望获得较好的效果; 其余 8 个性状应考虑显性效应的干扰, 宜在高世代进行选择。本研究采用朱军教授提出的加性-显性遗传模型^[41-45, 60], 能够直接无偏估算各项遗传方差分量和预测各项遗传效应, 能较为客观地反映红麻产量、品质性状的遗传特点, 更加符合育种栽培实际情况。

性状间的遗传相关分析有利于育种者了解性状间复杂的遗传关系, 对实施多个性状的同步改良或进行间接选择都有重要的实际意义。本研究对红麻产量、品质性状遗传相关分析结果表明, 株高与单株干皮重、单株干茎重、单株纤维重加性相关达 10% 显著水平, 显性相关达极显著水平, 因此, 株高的优良表现与单株干皮重、单株干茎重、单株纤维重在杂交组合中可以结合表现, 并且可以通过株高在早代对这 3 个性状进行间接选择。鲜皮厚与株高也具有相类似的相关, 因此, 鲜皮厚的优良表现与单株干皮重、单株干茎重、单株纤维重在杂交组合中也可以结合表现, 并且可以通过鲜皮厚、株高在早代对这 3 个性状进行间接选择。茎粗与各性状之间不存在加性相关, 同时与株高、鲜皮厚、单株干皮重、单株干茎重、单株纤维重显性相关达显著水平, 因此, 茎粗的优良表现与单株干皮重、单株干茎重、单株纤维重在杂交组合中可以结合表现。红麻产量与品质之间存在一定的负向关联性, 即高产与优质总存在一定的矛盾。值得一提的是, 纤维强力、纤维支数与皮骨比之间表现明显的正向相关, 其中纤维强力与皮骨比的表型相关、遗传相关分别达显著或 10% 显著水平; 纤维支数与皮骨比的加性相关、表型相关、遗传相关

分别达 10%、极显著或显著正相关水平。因此，通过皮骨比的测定，可以间接选择到优质的红麻品种。纤维强力与纤维支数之间存在明显的负向相关。从麻纺和造纸角度考虑，单株干皮重、单株纤维重、单株干茎重是衡量红麻品种产量的主要性状，株高、茎粗是田间选择最易目测与鉴定的性状。因此，可以根据株高与茎粗的优良田间表现间接预测组合单株干皮重、单株纤维重、单株干茎重表现良好，同时，可以通过株高、鲜皮厚在早代对这 3 个性状进行间接选择。红麻品质性状的测定工序繁琐，且误差较大，可通过皮骨比的测定对品质性状进行间接选择。以往的研究^[14-18]都仅估算红麻产量、品质性状之间的表型相关和遗传型相关，均未涉及将总遗传相关进一步分解成加性、显性相关。由于遗传相关是两个性状多种遗传效应之间的相关，成对性状间加性相关系数的大小可决定是否在早代对某一性状进行间接选择，而成对性状间的显性相关系数的大小，可帮助育种工作者了解杂交组合是否可结合若干个性状的优良表现。因此，本试验将性状之间的总遗传相关分解成加性、显性相关分量，以更全面了解成对性状之间的相互关系，从而为性状的综合改良和高产栽培措施的制定提供理论依据。

群体平均优势（HMP）是杂种性状遗传表现超过双亲平均数的优势，群体超亲优势（HBP）是杂种性状遗传表现超过高值亲本的优势。红麻产量与品质性状都具有较强的杂种优势。红麻可利用的较强的 F_1 杂种群体平均优势、群体超亲优势都主要表现在单株干茎重、单株干皮重、单株纤维重、纤维强力性状上。祁建民等^[26]研究表明，红麻可利用的较强杂种优势主要表现在单株干皮产量、单株鲜茎产量、单株精麻产量、纤维强力性状上。本试验结果与其基本一致。红麻可利用的、较强的 F_2 杂种群体平均优势主要表现在单株干茎重、单株干皮重、单株纤维重、纤维强力性状上； F_2 代产量性状仅单株干茎重、干皮重具有一定正向的群体超亲优势，单株纤维重、株高优势极微弱，其余性状均为负向超亲优势。本研究还对所考察性状杂种优势预计世代数作了分析，认为除了出麻率达 10% 显著水平外，其余性状均达显著、极显著水平。单株干皮重、单株干茎重、单株纤维重平均世代数预计约等于 2，即 F_2 代仍可利用；同时，三者的个别组合杂种优势可延续至 3-4 代。如福红 991×福引 1 号、福红 991×福红 992、福引 1 号×耒阳红麻单株干皮重杂种优势可保持 3-4 代。

2 红麻株高、茎粗的发育遗传分析与育种的关系

株高、茎粗是红麻产量的重要构成性状，也是田间选择最易目测与鉴定的性状。株高、茎粗的最终表现决定于发育过程中众多基因的表达、调控和相互作用，利用最终株高、茎粗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效应，并不能说明株高、茎粗数量性状在发育过程中不同时期基因的表达

和调控情况^[46, 57-59,64-69,75,83]。因此,本研究采用朱军教授提出的发育遗传模型,分析了旺长期至纤维累积期株高、茎粗的非条件、条件遗传效应,以及与最终各产量、品质性状的相关,并预测了杂种优势的表现,以期进一步了解株高、茎粗的发育遗传规律。对不同发育时期株高、茎粗遗传效应分析表明,株高在不同发育时期的非条件、条件基因效应,均以显性效应为主,加性效应比较弱。茎粗非条件、条件遗传效应表现一致,各个发育时期均未检测到加性效应,而各个时期的显性效应均达显著、极显著水平。在各个发育时期中,株高与茎粗在7月28日至8月9日(旺长期)、9月2日至9月14日(纤维累积期)之间基因表达同时较活跃。因此,生产上要注意肥水管理,促进植株的生长,从而为红麻高产打下良好的基础。株高与最终产量、品质性状之间的加性相关因发育时期不同、性状不同而不同;但不同发育时期与各性状均存在显性相关。茎粗与最终产量、品质性状之间仅存在显性相关,而不存在加性相关。株高进入稳长期后, F₁代非条件杂种优势均达显著或极显著水平,且呈逐渐增强的趋势。茎粗在7月16日之后的各个发育时期 F₁代非条件群体平均优势均达显著或极显著水平;各个发育时期, F₁条件群体平均优势均达显著或极显著水平。

不同发育时期采用非条件数量遗传分析方法获得的遗传效应是该时期之前已开启基因延续表达所产生效应的总和,不能说明其中某一阶段中基因表达的情况。条件数量遗传分析方法更能真实地反映基因的活跃程度。对株高的遗传效应分析认为,不同发育时期非条件、条件遗传效应两者大体上是一致的。条件遗传效应分析表明,各阶段显性基因均有新的表达,所以在非条件遗传效应分析中,显性效应表达整体上不断加强。同时,红麻株高条件遗传效应中显性效应的表达与非条件遗传效应中表现出来的趋势也有一定的差别。结合生长实际情况(表6),条件遗传效应的分析与实际更为相符。7月16日至7月28日为旺长高峰期,之间生长速度非常快,而8月9日至8月21日已进入稳长期,生长速度比旺长高峰期已有所减慢;9月2日至9月14日刚进入纤维累积期,这时株高生长速度再次提高,进入第二个高峰期;而9月14日至9月26日已进入纤维累积期后期,株高生长速度下降。对茎粗杂种优势分析认为,各个发育时期, F₁条件群体平均优势均达显著或极显著水平,并能较好地解释 F₁非条件群体平均优势的变化。7月16日至7月28日条件群体平均优势达极显著水平,使7月28日测到的非条件群体平均优势从7月16日不显著上升为显著,同时有较大提高。之后各期条件杂种优势都有新的表达,所以相应的非条件群体平均优势都有所提高。

以上分析表明,利用条件方差分析的方法可以更好地获得某一特定发育时期的净遗传效应值以及了解不同发育时期基因的动态表达和遗传效应的动态变化过程,揭示在整

个数量性状发育过程中有关数量基因的开启、表达及关闭情况，进一步阐明数量性状的发育遗传规律^[73,76,78]。以往红麻研究往往以最终性状为基础，对于发育过程中的遗传效应变化很少涉及，而最终性状的遗传表现往往会掩盖发育过程中的一些遗传效应。

3 红麻亲本品种遗传效应分析与亲本选配的关系

根据各亲本的不同遗传效应预测值，可以了解各遗传效应在杂种后代红麻产量和品质性状表现中的作用大小和各亲本品种的潜在育种价值，为红麻高产优质育种中亲本选配提供依据，以利于选用遗传效应表现良好的品种作为杂交亲本，提高配组水平，获得良好的选择效果。本试验 7 个亲本的遗传效应预测值表明，福红 991、福红 992、福引 1 号和非洲裂叶 4 个亲本对杂交后代植株增高作用较为明显，浙红 3 号、耒阳红麻具有微小影响，福红 2 号不具有增高潜力。福红 2 号、福红 992、非洲裂叶对杂交后代茎粗有增粗的效果。福红 2 号、福红 991、福红 992、福引 1 号、非洲裂叶、耒阳红麻对鲜皮均具有增厚作用，尤其是福引 1 号。供试 7 个亲本在杂种后代中均能起到提高单株干皮重的作用。浙红 3 号对提高杂交后代单株干茎重的作用较大；福红 991、福红 992、福引 1 号、非洲裂叶、浙红 3 号 4 个亲本在杂交后代中均能起到提高单株干茎重的作用。除了福红 991 外，其余 6 个亲本对杂种后代出麻率的影响不大。福红 2 号、福红 991、耒阳红麻对杂种后代皮骨比起到加大的效果最大，非洲裂叶、浙红 3 号次之，福红 992、福引 1 号效果最小。各亲本提高杂种后代精洗率的效果以福红 2 号、福红 991、非洲裂叶最大，福引 1 号、浙红 3 号次之，福红 992 效果最小。提高杂种后代单株纤维重的效果以福红 2 号、福红 992、非洲裂叶、浙红 3 号最明显，福红 991、耒阳红麻居中，福引 1 号效果最小。福红 2 号、福红 992、浙红 3 号对提高杂种后代的纤维强力的遗传效应最大，有利于改善杂种后代的纤维品质。福引 1 号、非洲裂叶、耒阳红麻对杂种后代具有降低纤维支数的作用，不利于提高纤维品质；福红 2 号具有一定的增值作用，福红 991、福红 992 能够提高杂种后代的纤维支数，改善纤维品质。

在红麻育种实践中，可根据各个亲本对每个性状的不同遗传效应加以选择利用。若综合考虑株高、茎粗、鲜皮厚、单株干皮重、单株干茎重、出麻率、皮骨比、精洗率、单株纤维重 9 个产量性状的各种遗传效应，福红 2 号、福红 992、非洲裂叶各性状遗传效应均较大；若从品质性状来看，福红 2 号、福红 992 有利于提高纤维强力与纤维支数。

4 皮骨比遗传效应分析与红麻全杆造纸的关系

造纸用纤维品质主要是以原茎的皮、骨量高低和单纤维细胞长度来评定。皮骨比的高低直接影响红麻品种或组合的纸浆获得率和质量，因此有必要分析皮骨比与全杆造纸的关系。本试验结果表明，皮骨比主要受显性基因的控制，加性效应也有一定的影响，

狭义遗传率、广义遗传率分别达 10%显著、极显著水平，这与汤永海等^[39]的研究结果基本一致。皮骨比与株高、茎粗、鲜皮厚、单株干皮重、单株干茎重、出麻率 6 个性状的相关分析表明，皮骨比与鲜皮厚、出麻率的表现型相关、遗传相关均达显著或极显著水平，其中，与出麻率的加性相关、显性相关均达 10%显著水平；与株高的表现型相关、遗传相关均为不显著正相关；与茎粗为不显著负相关，与单株干茎重的表现型相关、遗传相关、显性相关均为显著或极显著负相关；与单株干皮重表现型相关为不显著正相关，遗传相关为不显著负相关。这与汤永海等^[39]的研究结果有所差别。皮骨比群体平均优势、群体超亲优势均为显著或极显著负向优势，但个别组合仍具有较强的优势。参试的 7 个亲本中，福红 2 号、福红 991、未阳红麻对杂种后代皮骨比起到加大的作用最大，非洲裂叶、浙红 3 号次之，福红 992、福引 1 号作用最小。

本试验仅采用一年一地的田间观察资料，有必要在多年份、多地点进行重复试验，以获得更全面的观察资料和分析结果。

参考文献

- [1] 陈安国, 李德芳. 红麻需求分析与育种技术发展趋势[J]. 中国麻业, 2001, 23 (4): 26-31.
- [2] 程舟, 蛟岛一彦, 陈家宽. 日本的红麻研究、加工和利用[J]. 中国麻业, 2001, 23 (3): 16-24.
- [3] 孙进昌. 红麻全杆造纸前景广阔[J]. 中国麻作, 1995,
- [4] Sellers T, et al. Kenaaf properties, processing and products[J]. Missinssippi State Universith, MS, 1999.
- [5] American Kenaf Society AKS). Proceedings of the third annual American kenaf society conference[C]. Crops Christi, TX, USA, 2000,23-25.
- [6] Japan Kenaf Association (JKA). Proceeding of the 2000 international kenaf symposium[C]. Hiroshima, Japan, 2000,13-14.
- [7] 敖日格勒等. ウナフ革皮のアルカリ酸素パルプ化およびウナフ酸素パルプの漂白. 紙パ技协计, 2000, 54 (7): 969-976.
- [8] 平井慎治. ウナフを使った自動車内装材の開倉. International Kenaf Forum, Tokyo, 2000.
- [9] 阿部等. 水田に植栽、田間灌水したウナフの水质净化机能. 日本土壤肥料学会讲演要旨集 (第 47 集). 2001, 207.
- [10] 邓丽卿, 粟建光, 李爱青. 红麻种质资源的农艺性状研究与利用[J]. 中国麻作, 1994, 16 (4): 1-4.
- [11] 潘其辉, 赖占钧, 邹国秀, 等. 江西黄、红麻优异种质的筛选与利用[J]. 中国麻作, 1996, 18 (3): 9-12, 24.
- [12] 粟建光, 邓丽卿. 红麻优异种质在不同生态地区的利用潜力研究[J]. 中国麻作, 1997, 19 (3): 9-12.
- [13] 汤清明, 臧巩固. 1999-2000 年全国红麻新品种 (系) 区域试验总结[J]. 中国麻业, 2001, 23 (2): 2-7.
- [14] 祁建民, 郑云雨, 卢浩然, 等. 红麻产量和纤维品质性状的遗传变异及其选择指数[J]. 福建农学院学报, 1992, 21 (3): 271-277.
- [15] 汤永海. 红麻韧皮纤维产量简易预测的研究[J]. 中国麻作, 1996, 18 (1): 20-26.
- [16] 汤永海. 红麻主要农艺性状和茎中部纤维重与单株纤维重关系的研究[J]. 中国麻作, 1985, (1): 10-13, 9.
- [17] 龚友才, 郭安平, 刘伟杰. 红麻杂种一代及其亲本的遗传组成与配合力分析[J]. 中国麻作, 1998, 20 (3): 1-6.
- [18] 徐其斌. 红麻几个数量性状的相关和通径分析[J]. 中国麻作, 2000, 22 (3): 6-9.
- [19] 祁建民, 卢浩然, 郑云雨, 等. 红麻品种产量与纤维品质性状的配合力分析[J]. 福建农学院学报, 1990, 19 (1): 13-18.
- [20] 祁建民, 卢浩然, 郑云雨, 等. 红麻产量和纤维品质性状的杂种优势及其与配合力效应的关系[J].

- 福建农学院学报, 1991, 20 (2): 134-139.
- [21] 龚友才, 郭安平, 刘伟杰.红麻品种间杂交杂种一代优势及其与亲本的关系[J].华北农学报, 1998, 13 (2): 18-24.
- [22] 汤永海.红麻五个品种产量性状的配合力和遗传组成的分析[J].中国麻作, 1990, (1): 9-16.
- [23] 中国农业科学院麻类研究所.中国麻类作物栽培学[M].北京: 农业出版社, 1993.258-262.
- [24] Nieschlag H J, et al. A search for new fiber crops[J]. Tappi J,1960,43(3):93-201.
- [25] Nieschlag H J, et al. A search for new fiber crops. IV. Kenaf composition[J]. Tappi J,1960,44(7):515-516.
- [26] Clark T F, et al. A search for new fiber crops. V. Pulping studies on kenaf[J]. Tappi J,1962,45(10):780-786.
- [27] Clark T F, et al. A search for new fiber crops. VI. Kenaf and wood blends[J]. Tappi J,1962,45(10):786-789.
- [28] Clark T F, et al. A search for new fiber crops. VIII. Sulfate pulping of kenaf (*Hibiscus cannabinus*) [J]. Tappi J,1965,48(6):381-384.
- [29] Clark T F, et al. A search for new fiber crops. XIV. Bond paper containing continuously pulped kenaf[J]. Tappi J,1971,54(1):63-65.
- [30] Atchison J E. Twenty-five years of global progress in nonwood plant fiber repulping[J]. Tappi J,1996,79(10):87-95.
- [31] 谭石林.我国红麻制浆造纸原料生产现状及其对策[J].中国麻业, 2002, 24 (3): 34-37.
- [32] 龙超海, 张木祥.我国红麻制浆造纸发展探讨 [J].中国造纸, 2000, (3): 61-64.
- [33] 李敬机.红麻制浆造纸现状及发展方向(上) [J].中国造纸, 1996, (1): 52-57.
- [34] 谭石林, 刘伟杰.高产优质造纸红麻品种的筛选与影响因素研究[J].作物研究, 1994, 8 (1): 33-36.
- [35] 邝仕均, 王菊华, 薛崇昀, 等.红麻纤维及其造纸基本特性(上) [J].中国造纸, 1997, (1): 7-10.
- [36] 胡镇修.造纸用红麻纤维形态特征与纤维品质的变异[J].中国造纸, (6): 32-34.
- [37] 陈叔肖.红麻全杆制浆造纸[J].中国麻作, 1990, (2): 22.
- [38] 孙焕良, 等.红麻韧皮纤维与木质部纤维显微结构观察[J].湖南师范大学自然科学学报, 1993, 16 (增刊): 55.
- [39] 汤永海, 陈安国.红麻茎皮骨比值的测定和分析[J].中国麻作, 1994, 16 (2): 3-7, 10.
- [40] 孙焕良, 邝秀明.红麻茎中部韧皮纤维发育与主要农艺性状、纤维产量的关系及其简易观测方法[J].中国麻作, 1993, (3): 6-12.
- [41] 朱军.遗传模型分析方法[M].北京: 中国农业出版社, 1997.71.
- [42] 朱军.作物杂种后代基因型值和杂种优势的预测方法[J].生物数学学报, 1993, 8 (1): 32-44.

- [43] 朱军. Mixed model approaches for estimating covariances between two traits with unequal design matrices[J].生物数学学报, 1993, 8 (3): 24-30
- [44] 朱军.广义遗传模型与数量遗传分析新方法[J].浙江农业大学学报, 1994, 20 (6): 551-559.
- [45] 朱军, 等.作物品种间杂种优势遗传分析的新方法[J].遗传学报, 1993, 20 (3): 262-271.
- [46] 朱军, 季道藩, 许馥华.棉株不同果枝节位开花和成铃的遗传分析[J].棉花学报, 1993, 5 (1): 25-32.
- [47] 吴吉祥, 朱军, 季道藩, 等.陆地棉产量性状的遗传效应及其与环境互作的分析[J].遗传, 1995, 17 (5): 1-4.
- [48] 王雪仁, 梁康迳, 兰斌.籼粳杂交稻穗部性状的加性-显性遗传分析[J].福建稻麦科技, 2000, 18 (3): 1-3.
- [49] 徐绍英, 闫新甫, 陈庆良, 等.二棱大麦熟期性状的遗传研究[J].生物数学学报, 1998, 13 (1): 74-79.
- [50] Stewart A D. The genetics basis of development[J]. Blackie, Glasgow and London, 1982.
- [51] 杨太兴, 曾孟潜.玉米胚乳和胚发育过程中干物质积累和同工酶、蛋白质的变化[J].植物生理学报, 1984, 10 (1): 77-86.
- [52] Atchley W R. Ontogeny timing of development and genetic variance -covariance structure[J]. Am Nat, 1984, 124:519-540.
- [53] Atchley W R, Zhu J. Developmental quantitative genetic, conditional epigenetic variability and growth in rice[J]. Genetics, 1997, 147:765-776.
- [54] Atchley W R, et al. Developmental quantitative genetic models of evolutionary change. Developmental Genetics, 1994, 15:92-103.
- [55] Kherialla A I, Whittington A J. Genetic analysis of growth in tomato: the F1 generation[J]. Ann Bot, 1962, 26(104):489-504.
- [56] Xu Y B, Shen Z T. Diallel analysis of tiller number at different growth stages in rice (*Oryza sativa* L) [J]. Theor Appl Genet, 1991, 83:243-249.
- [57] 朱军, 等.陆地棉花铃动态的遗传分析[C].北京国际棉花学术讨论会论文集, 1992.
- [58] 吴国海.玉米几个数量性状在不同发育阶段的基因效应分析[J].遗传学报, 1987, 14 (5): 363-369.
- [59] 叶子弘, 朱军.数量性状发育遗传模型及期分析方法的研究进展[J].遗传, 2001, 23 (1): 65-68.
- [60] 朱军.数量性状遗传分析的新方法及其在育种中的应用[J].浙江大学学报(农业与生命科学版), 2000, 26 (1): 1-6.
- [61] Zhu J. Analysis of conditional effects and variance components in developmental genetics[J]. Genetics, 1995, 141(4):1633-1639.
- [62] Yan J Q, Zhu J, He C X, et al. Quantitative trait loci analysis for developmental behavior of tiller number

- in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Theor Appl Genet*, 1998, 97: 264-267.
- [63] Yan J Q, Zhu J, He C X, et al. Molecular dissection of developmental behavior of plant height in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Genetics*, 1998, 150: 1257-1265.
- [64] 陈柏清, 陈青, 吴吉祥. 陆地棉不同铃期和不同铃位单铃重杂种优势遗传研究[J]. *棉花学报*, 1998, 10 (4): 199-204.
- [65] 陈青, 朱军, 吴吉祥. 陆地棉不同铃期单株成铃数和籽棉产量的遗传动态研究[J]. *浙江农业大学学报*, 1999, 25 (2): 155-160.
- [66] 陈青, 朱军, 吴吉祥. 陆地棉不同铃期和铃位籽棉产量杂种优势的遗传研究[J]. *中国农业科学*, 2000, 33 (4): 97-99.
- [67] 叶子弘, 朱军. 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[J]. *作物学报*, 2001, 27 (2): 243-252.
- [68] 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规律[J]. *遗传学报*, 2000, 27 (9): 800-809.
- [69] 叶子弘, 卢正中, 朱军. 陆地棉种子物理性状的发育遗传研究[J]. *棉花学报*, 2001, 13 (6): 323-329.
- [70] 王国建, 朱军, 臧荣春, 等. 陆地棉种子品质性状与棉花产量性状的遗传相关性分析[J]. *棉花学报*, 1996, 8 (6): 295-300.
- [71] 骆霞虹, 卢正中, 刘鹏渊, 等. 陆地棉棉籽不同发育期容重和种仁率的遗传分析[J]. *浙江农业学报*, 1998, 10 (5): 225-229.
- [72] 吴吉祥, 朱军, 季道藩, 等. 陆地棉 F₂ 产量性状杂种优势及与环境互作的预测[J]. *科技通报*, 1998, 14 (5): 343-347.
- [73] 石春海, 吴建国, 朱军, 等. 不同环境条件下稻米透明度的发育遗传分析[J]. *遗传学报*, 2002, 29 (1): 56-61.
- [74] 左清凡, 朱军, 刘宜柏, 等. 非等试验设计水稻产量构成性状基因型×环境互作的遗传分析[J]. *作物学报*, 2001, 27 (4): 482-488.
- [75] 石春海, 吴建国, 朱军, 等. 籼稻精米重量性状的发育遗传分析[J]. *浙江大学学报*, 2001, 27 (5): 483-488.
- [76] 石春海, 何慈信, 朱军. 稻米碾磨品质性状遗传主效应及其与环境互作的遗传分析[J]. *遗传学报*, 1998, 25 (1): 46-53.
- [77] 陈建国, 朱军. 籼粳交稻米品质性状的遗传相关分析[J]. *湖北大学学报(自然科学版)*. 1998, 20 (3): 286-290.
- [78] 石春海, 朱军. 籼稻稻米外观品质的细胞质、母体和胚乳遗传效应分析[J]. *生物数学学报*, 1996, 11

(1): 73-80.

- [79] 梁康迳.籼粳杂交稻穗部性状的遗传效应及其与环境互作[J].应用生态学报, 2000, 11 (1): 78-82.
- [80] 梁康迳.基因型×环境互作效应对水稻穗部性状杂种优势的影响[J].应用生态学报, 1999, 10 (6): 683-688.
- [81] 梁康迳,王雪仁,章清杞,等.基因型×环境互作效应对水稻茎秆抗倒性杂种优势的影响[J].福建农业大学学报, 2000, 29 (1): 12-17.
- [82] 王雪仁.籼型三系杂交水稻产量形成的发育遗传研究[D].福州:福建农林大学,2001.
- [83] 李亚娟, 梁康迳, 王雪仁, 等.籼型三系杂交稻生育期的遗传分析[J].福建农林大学学报(自然科学版), 2003, 32 (1): 10-14.
- [84] Atchley W R, Zhu J. Developmental quantitative genetics, conditional epigenetic variability and growth in mice. *Genetics*,1999,147:765-776.
- [85] 陈文华, 王仁杯, 吴银良, 等.二棱大麦茎秆特性的 ADAA 模型的遗传研究[J].生物数学学报,2000,15(4):480-486.
- [86] 朱军.复杂数量性状基因定位的混合模型方法[A].王连铮, 戴景瑞.全国作物育种学术讨论会论文集[C].北京: 中国农业科技出版社, 1998.19-20.
- [87] 朱军.运用混合线性模型定位复杂数量性状基因的方法[J].浙江大学学报, 1999, 33 (3): 327-335.
- [88] Audtveit A A, Aastveit K. Effects of genotype-environment interactions on genetic correlations[J]. *Theor Appl Genet*, 1993,89:1007-1013.

致 谢

本研究是在祁建民副研究员悉心指导下完成的,从课题选定、试验设计、试验实施、数据整理到论文撰写,都倾注了导师的大量心血。导师渊博的学识、严谨的治学态度、踏实的工作作风,将使我终生受益。

在三年的学习、工作中,得到编译室蒋元霖主任以及全体同仁的大力支持和帮助;同时,得到李维明、吴为人、周元昌、林荔辉、林光霖、潘润森、杨帆等常规室全体老师的极大关心和帮助,谨此致谢!

感谢研究生处的林和佳、蓝天水、陈冬梅老师三年来给予的支持和帮助,并向所有关心、帮助我的老师和同志表示衷心感谢!

感谢我的家人对我的理解与支持。