

摘 要

通过卫星搭载红麻品种的种子,在其后代群体中选育出了 4 个长花柱突变体(protruded style mutant, 简称 PSM) 自交系。以 4 个 PSM 自交系为材料,以搭载后代群体中未发生突变花柱表现正常的材料作对照,本研究进行花器性状、植物学特征、生育特性、自交结实率及异交结实率等鉴定;通过人工短日处理和异地种植的方法进行光温反应试验,以明确 PSM 的光温反应特性;再通过组配四个正反交组合及六个基本世代,分析各组合内各个不同世代 PSM 突变性状的表现,以研究 PSM 长花柱性状的遗传规律。结果发现:

(1) 与对照相比,PSM 的花朵明显变小,花柱和雄蕊管均短于对照。但,雄蕊管缩短幅度大于花柱的缩短幅度,使 PSM 的花柱大幅外露,柱头远高于雄蕊管顶端。4 个 PSM 自交系的花柱外露长度间存在显著差异。以 H20-1 的花柱外露最长,达 11.6mm; H212-1 最短,仅 6.5mm; 其间为 H2-1 和 H29-2, 分别是 10.6mm 和 9.8mm。尽管 4 个 PSM 的雄蕊管大幅缩短,但其上着生的雄蕊数并未减少。同时,4 个自交系间的植物学形态也各不相同。

(2) PSM 的全生育期为 140-150 天,属偏早熟类型。在 4 个 PSM 中,花柱外露越长,其套袋自交结实率越低,而天然异交率越高;反之,则前者越高,后者越低。即,长花柱性状易于接受外来花粉,有利杂交,而不利自交。与对照相比,4 个 PSM 的田间播种出苗率较低,现蕾开花迟,株高和茎粗较劣。

(3) 4 个 PSM 对光温反应均敏感。短日处理可大大提早其开花期,日长和温度对 PSM 的花器性状影响显著。高温、长日可使花柱和花柱外露显著增长。异地播种时,在海南花柱外露程度小于在湖北荆州;不同年分间,由于气温的变化,花柱外露长度也发生显著变化。

(4) 花柱外露长度在杂交 F_1 、 F_2 代及回交 BC_1 和 BC_2 代的正反交之间均存在显著或极显著差异,回交亲本对后代性状也有显著影响。 F_2 的分离曲线表现为偏向其母本的分布,但与其母本也有明显差异。据此推测,PSM 花柱外露性状的遗传主要受核基因与胞质互作的控制,且表现为显著母性效应的遗传方式,属遗传较为复杂的数量性状。

(5) 花柱外露性状的广义遗传力和狭义遗传力普遍较低,且在多数组合中前者远大于后者,狭义遗传力多为负值。六参数基因效应估计中,各组合的基因加性效

应[d]正交均为正值，反交均为负值；显性效应[h]、加性×加性效应[i]、加性×显性效应[j]均为负值，显性×显性效应[l]均为正值。综合分析认为，红麻 PSM 的长花柱性状易受环境影响，在多数组合中其遗传的加性效应较小，非加性效应较大。在杂交选育时除注意亲本选择、组配方式外，应特别注意扩大分离群体，在杂交后期世代进行选择易收到较好效果。

关键词 红麻 长花柱突变体(PSM) 形态特征 光温反应 遗传分析

Identification and genetic analysis on characterization of the protruded style mutant in Kenaf

Abstract

Four protruded style mutant (PSM) cross-self lines have been developed in the offspring populations of space flight on Kenaf . The flower character、morphology、growth stage、the bagged seed-setting rate and rate hybrid of four PSM lines were identified, compared with common Kenaf; The response to day length and temperature of PSM was tested through the experiment with artificial short days treatment and sowing in different place; From the crossing four crosses including six basic generations were generated for studying the genetic behaviors of the mutant character –protruded style. The results showed that:

(1) The flowers of PSM were small obviously. The style and the stamen tube of PSM were all short than the common, but the short range of stamen tube was higher then that of the style, and the style obviously was longer than the stamen tube in PSM, so that the stigmas were protruded significantly from the stamen tubes. The extruded length of style was obviously different among the PSM. H20-1, which was 11.6mm, was the longest. H212-1, which was 6.5mm, was the shortest. H2-1 was 10.6mm, and H29-2 was 9.6mm. Their plant morphology were also very different.

(2) The complete growth stage of PSM were 140-150 days, and were the type of early maturing. In four PSM cross-self lines, the longer the extruded length of style was, the lower its bagged seed-setting rate was and the higher the rate of hybrid seed was; On the contrary, the former was higher and the later was lower. That is to say, the protruded style contributed to receiving exotic pollen and cross. Compared with CK, the emergence percentage in the yield of four PSM all were lower, budding and flowering date were later, plant high and diameter were worse.

(3) Four PSM flowered early obviously when they were treated by short days, and were sensitive to day length and temperature. Day length and temperature affected the protruded style length of PSM significantly. High temperature and long days lengthened the protruded style obviously. When sowing in different place, the mutant character in

Hainan was shorter than that in Jingzhou. In different years, the character were variation obviously with the change of temperature.

(4) The length of protruded style have significant difference between cross and reverse cross of hybrid F_1 、 F_2 、 BC_1 and BC_2 ; BC parents affected the character of the offspring significantly; Segregation of the character in four F_2 populations tended to its mother, but there were different obviously. It was concluded by interaction of nuclear gene and cytoplasm. Its genetic behavior had significant female effect and was complicated quantitative trait.

(5) The h^2_B and h^2_N of the protruded style character were low generally, and the former was bigger outstanding than the later in many crosses, and the h^2_N was negative value largely. The estimate of six parameters showed that the addition all was positive value in crosses, all negative in reverse crosses; The dominance addition $\times$ addition and addition $\times$ dominance all were negative, and the dominance $\times$ dominance all were positive. Synthetic analysis indicated that the protruded style character of PSM on Kenaf was affected easily by environment, the addition was low and the non-addition was high.

Key word: Kenaf; Protruded style mutant (PSM); Morphological characterization; Response to day length and temperature; genetic analysis

目 录

└─摘要

└─Abstract

└─第一章文献综述

└─└─1 红麻的用途及国民经济意义

└─└─└─1.1 红麻造纸研究概况

└─└─└─1.2 红麻多用途利用概况

└─└─└─1.3 国内生产概况

└─└─2 红麻遗传研究概况

└─└─└─2.1 红麻的性状遗传

└─└─└─2.2 红麻的细胞遗传

└─└─3 红麻杂种优势利用概况

└─└─4 红麻长花柱突变体的发现及其意义

└─└─5 本研究的内容、目的和意义

└─第二章红麻长花柱突变体的植物学特征及生育特性

└─└─1 材料与方法

└─└─└─1.1 试验材料

└─└─└─1.2 试验方法

└─└─2 结果与分析

└─└─└─2.1 PSM 的植物学形态特征

└─└─└─2.2 PSM 的生育特性

└─└─└─2.3 PSM 的田间播种出苗率

└─└─└─2.4 PSM 的经济性状表现

└─└─└─2.5 PSM 的套袋结实率和天然异交率

└─└─3 小结与讨论

└─第三章红麻长花柱突变体的光温反应特性

└─└─1 材料与方法

└─└─└─1.1 试验材料

└─└─└─1.2 试验方法

└─└─2 结果与分析

└─└─└─2.1 短日处理试验中 PSM 的表现

└─└─└─2.2 异地播种试验中 PSM 的表现

└─└─3 讨论

└─第四章红麻长花柱突变体的遗传分析

└─└─1 材料与方法

└─└─└─1.1 供试材料

└─└─└─1.2 试验方法

└─└─2 结果与分析

└─└─└─2.1 亲本及杂交 F₁、F₂、BC₁ 和 BC₂ 代的花器性状表现

└─└─└─2.2 长花柱性状的遗传力和基因效应

└─└─└─2.3 PSM 的核质互作效应

3 讨论

3.1 PSM 的遗传类型

3.2 PSM 的遗传力与基因效应

参考文献

致谢

第一章 文献综述

红麻(*Hibiscus cannabinus* L.)又称洋麻,是锦葵科(*Malvaceae*)木槿属(*Hibiscus*)的一年生草本植物,主要的纺织纤维原料。红麻原产非洲,在世界分布范围很广,热带、亚热带和温带均有种植。在亚洲,红麻也有野生或半野生状态的。

红麻茎高叶茂。一般茎高 3-4 米,高的达 5 米以上,基部茎粗 1.5-3 厘米,因此红麻是高产韧皮纤维作物。茎圆筒形,茎色因品种而异,分为红色、绿色等,表面着生疏刺。叶有长柄,红色或绿色,叶形随品种与着生部位而变化,基部卵圆形不分裂,向上逐渐分裂形成 3-7 裂掌状叶片(李宗道, 1988)。

红麻的花与棉花极为相似,雌雄同花,花朵大而鲜艳。花的基部有一较大腺体,开花时易招引昆虫传粉,自然杂交率高,因此红麻为典型的常异花授粉作物。Rakstrit(1964)测得红麻异交率为 9.9%; Tamargo 认为在 1.8-23.7%之间;贵州麻类研究所何凡认为不同红麻品种混栽自然异交率可达 40%;中国农科院麻类研究所研究认为,红麻品种自然异交率一般可达 15%以上,因品种而异(龚友才等, 2001)。红麻的花常从清晨开始开放, 6-10 小时后,在下午花闭,次日花瓣脱落。据认为有利自花授粉。红麻为无限花序,花期长达 30-50 天。

红麻从播种到成熟的整个生育期可分为幼苗期、旺长期和现蕾结实期三个阶段。幼苗期,主茎生长很慢。出苗后 40 天左右,进入旺长期,出苗后 60-70 天,是生长最旺盛阶段,日平均长速 5cm 以上。至现蕾后,进入生殖生长阶段。在现蕾和开花初期,生殖生长和营养生长同时进行,主茎继续伸长增高。从开花到蒴果成熟,下部较快,一般 30-40 天,中部较迟,约 50 天。

1 红麻的用途及国民经济意义

红麻是一种古老而具有新概念的作物,传统上作为生产麻绳、麻袋、地毯和粗帆布的原料。进入 21 世纪,随着人类生活水平的提高,对自然纤维的需求和生态、环保意识增强。由于红麻具有巨大的生物产量(为树木的 3-4 倍),极强的环境净化效能及纸浆品质可与木材相媲美等优点,其综合开发利用受到世界各国的重视,尤其是在美国、日本、法国等经济发达的国家(程舟等, 2001)。

1.1 红麻造纸研究概况

随着社会经济和文化的发展,用纸消费量将成倍增加。过多地用木材造纸会导致森林资源及生态环境的恶化,造成频繁的自然灾害,而红麻是适应性广、抗逆性强、生长快的一年生速生性可再生资源,且具有净化环境的能力,可以作为替代木材纤维纸浆的优质造纸原料。

红麻全杆造纸的研究始于美国。上世纪 50 年代美国农业部花费巨资开展了名为“新纤维作物的探寻研究”,对 300 多种非木本一年生植物进行制浆造纸潜在资源的筛选,红麻以其纤维产量高、纸浆得率高、品质优、适于传统农艺方法种植等特点

脱颖而出(陈叔酉, 1990)。1960-1978 年美国对红麻开展了多种制浆技术研究。70 年代, 泰国在联合国开发署资助下, 引用美国红麻制浆技术, 投资 8500 万美元在泰国东北部建造日产 200 吨的大型红麻纸浆厂, 1982 年正式投产, 是世界上首家红麻造纸厂。1985 年, 美国成立了得克萨斯州红麻造纸公司, 年产 3 万吨优质新闻纸。

日本对红麻纤维制浆造纸的研究已相当深入, 重点开发音响纸、电解绝缘纸等有高附加值的特种纸, 同时也开发用量较大的大众纸品。日本现在较大的红麻造纸公司有: 王子制纸、日本制纸、大王制纸、北越制纸等。目前, 红麻已成为世界上公认的最具潜力的新型造纸原料。红麻纸浆可用于生产复印纸、铜板纸、过滤纸、卷烟纸等较高档的纸制品, 也可与其它纸质混合, 生产牛皮纸和纸箱纸、新闻纸等中等纸制品(程舟等, 2001)。

1.2 红麻多用途利用概况

随着森林资源的大量砍伐, 全球变暖及沙漠化已成为人类所面临的严峻的环境问题。红麻的多用途利用可作为保护森林资源、防止全球变暖的对策之一, 更加引起重视。

日本对红麻在环境净化方面也进行了研究。日本高知大学研究表明, 与其它植物相比, 红麻具有特强的氮磷钾等吸收能力, 适用于各种水体的富营养化治理和生活污水的高度处理。此外, 种植红麻可清除土壤中多余的养分, 改良土壤。日本东京大学经分析测定得出, 红麻具有极强的 CO_2 吸收能力, 其 CO_2 的固定量可为热带雨林的 3-4 倍以上。日本横滨市利用红麻削减 CO_2 、 NO_2 等废气, 在市中心 3 个主干道的中央隔离带种植 800-2400 株红麻, 以净化空气(程舟等, 2001)。

用红麻天然纤维加工土工布, 吸湿、保湿能力强, 有利于提高陡坡新植植物的成活率。利用红麻纤维的透气性和自然丝光特性, 可编织加工精巧的工艺装饰产品, 如提兜、背袋、墙布、窗帘布等。红麻杆芯和嫩梢富含粗纤维、粗蛋白和维生素, 经加工可作动物养殖的精饲料。红麻种子含油分 20%, 可食用, 由于碘价低, 可作制造肥皂的良好原料。利用红麻全杆, 作燃料, 制爆竹、火药、炼活性炭等, 经加工还可生产生态型隔热绝缘和轻型建筑板材夹心, 在建材开发利用上前景看好。红麻的综合开发利用给麻业带来了新的机遇(唐守伟, 1993)。

1.3 国内生产概况

我国栽培红麻已有近百年的历史, 是主要产麻大国, 但在红麻多用途利用方面明显落后。1908 年台湾从印度引入红麻, 试种和推广成功。随后又引种、推广至江浙一带。1927 年我国东北从苏联引入“塔什干”品种种植于辽东、西沿河一带, 以后陆续扩展到华北。50 年代初, 南方和北方均因红麻炭疽病危害严重, 栽培面积减少。50 年代末, 由于抗病品种的出现, 红麻生产又呈发展趋势。60-80 年代, 随着我国商品生产的发展, 麻袋的需求量大增, 红麻生产也得到快速发展(李宗道, 1988)。但随着化纤工业的迅猛发展, 化纤编织袋以其廉价和耐磨性能而得到普遍应用, 红麻纺织业受到巨大冲击, 红麻生产面临巨大挑战。进入 90 年代, 由于造纸原料的紧

缺和生态环境的恶化,红麻以其独特的优势重新受到政府重视。

我国应用红麻全杆制浆造纸起步较晚,开始于20世纪80年代初。到90年代初,已有30余家红麻造纸厂,并开始进行全杆制浆造纸应用和基础理论方面的研究。新世纪初,新疆屯河、克拉玛依、石河子等纸业准备筹建10万吨/年的红麻制浆造纸厂(陈安国等,2001)。目前,大力发展红麻制浆造纸已成必然,红麻造纸在新疆等西部地区,内蒙古、山东、东北等地区具有广阔的市场前景。

在我国发展红麻全杆造纸的优越性有:(1)可以减少进口木浆,节约大量外汇。(2)红麻纸浆可代替部分木浆造纸,而且国内有条件保证充足的原料供应,可减少对国际市场供应的依赖,同时能保证质量。(3)能增加低产地区农民的收入。(4)可防止水源污染,改善环境(张木祥,1984)。

综上所述,红麻被称作21世纪的优势作物,其全杆制浆造纸和多用途综合利用的研究将为红麻生产增加新的亮点。我国是世界上第三大黄、红麻生产国,大力发展红麻生产可以缓解造纸对木材的大量需求与我国森林资源相对贫乏的矛盾,为造纸工业提供优良原料。尤其是近年来森林资源和生态环境的恶化及我国加入WTO后,红麻作为调整我国农业结构,满足人类对自然纤维的需求,减少木材造纸对森林资源的侵蚀,维护生态平衡具有积极的意义。因此,大力发展红麻生产是我国21世纪国民经济和社会发展的必然要求。

2 红麻遗传研究概况

2.1 红麻的性状遗传

2.1.1 植物学性状的遗传

印度用红麻“HS-4288”与玫瑰红麻“RG-768”杂交,杂种后代具有的丛生习性和食用的花萼,据认为由单显性基因控制着;叶形由两个基因控制,当两个基因均为纯合显性(LLWW)时,叶片是中等长宽,掌状裂叶。双隐性时(llww)具有短、宽而不完全的三裂叶片。朝鲜用早熟品种“塔斯干”与迟熟品种“G38”杂交,杂种后代表现为红茎、红叶柄、叶片缺刻、黄色蒴果,分别由一个单独基因控制,叶柄颜色和叶形的基因与控制产量的基因发生连锁。日本用 *Hibiscus coccineus* × *H. kusafuyo*, 认为叶色、叶形、茎色和花色由复等位基因控制。

2.1.2 经济性状的遗传

红麻的经济性状包括茎高、茎粗、纤维含量等纤维产量因素,它们的遗传力是高的。刘伟杰、邓丽卿(1978)曾对红麻茎高的遗传和生育期的遗传进行了研究。关于茎高的遗传,一般到F₄代可基本稳定,结合茎粗、皮厚、出麻率等经济性状在F₃代全面选择,以便在F₄代及以后世代选出稳定的高产株系;关于生育期的遗传,一般到F₅代大部分表现稳定,因此应在F₄代重点进行生育期的选择,以便在F₅及以后世代选育出纤维产量高的品种(李宗道,1988)。

2.1.3 抗病性状的遗传

刘伟杰、邓丽卿(1978)报道了红麻对炭疽病的抗性遗传:①F1 抗炭疽病力大小受亲本抗病力强弱的影响,一般大于双亲平均值,偏向抗病亲本。由抗病亲本配制的组合, F1 抗病力强,由感病亲本配制组合 F1 抗病力弱。②抗病亲本无论作父本或作母本, F1 抗病性表现一致,即雄雌配子对抗病性遗传均具有同等传递力。③不同抗病亲本对杂种后代抗病性有不同影响, F2 都能分离出高抗、中抗、感病等不同类型。④连续多代抗病性选择,对提高后代抗病性作用很大。F2 个体的感病与以后各世代的抗病性极为密切,据以为,红麻抗病性选择,宜以低世代开始。

2.2 红麻的细胞遗传

国内外学者对红麻染色体基数的多少问题进行了大量研究,但结果有所不同。Shovsted(1941)认为红麻染色体基数是 6,为六倍体。Darlington, Wylie(1956)则认为是 9,为四倍体。多数学者认为是 18,为二倍体。黄培坤(1986)报道红麻花粉母细胞减数分裂时染色体的配价,一般多为 18 二价体,也曾出现 17 个二价体加两个一价体及 16 个二价体加 4 个一价体的构型。因此,对红麻是六倍体与四倍体的看法提出异议。廖茂盛(1982)采用 0.2%秋水仙碱溶液处理红麻种子和幼苗各 24h,获得 $2n=4x=72$ 的红麻四倍体植株。

朱凤绥等(1981 年)对红麻进行了染色体组型分析并初步观察了 Giemsa 带型,发现红麻染色体数为 $2n=36$,有一对随体染色体,属较对称核型。李爱青等(1985 年)用来源于世界不同地区的红麻品种进行细胞遗传学研究,表明,红麻品种染色体均为 $2n=36$,有两对随体染色体,其中一对的大小随品种类型不同又可分为普通型、较大型和特大型。品种因随体类型的不同,在种子颜色和千粒重上有显著差异。不同类型品种的染色体均显示着丝点带,有些品种在一对染色体短臂上呈中间带,中间带的有无与品种的花药颜色有一定的关系。

总之,和其它作物相比,红麻无论在性状遗传、细胞遗传或分子遗传方面的研究都很薄弱。

3 红麻杂种优势利用概况

利用植物杂种优势,是改良作物最有潜力、最有效的途径。从 20 世纪 20 年代第一个玉米杂交种开始,杂种优势已在许多农作物上得到了广泛应用。利用杂种优势提高红麻的产量和品质也受到了红麻育种工作者的重视。据国内外的红麻育种资料分析,红麻品种间和种间杂种优势均很显著。美国利用品种的自交系成对异系杂交, F1 杂种优势显著,增产 44%。印度的尤盖尔(Ugale, 1977)发现了细胞质遗传的雄性不育系,据认为不育性是由于细胞质和细胞核互作的结果,可用于杂种优势利用,但其后未见有进一步的报道。

我国从 20 世纪 70 年代末开始从事红麻杂种优势利用的研究,近十几年来在优良杂交组合选育、杂交红麻制种方法、杂交红麻利用和推广方面已取得了一定的进

展。从大量的试验资料分析表明,要产生理想的红麻杂种优势,选配的亲本要遗传差异大,丰产优势高,适应性强,遗传稳定,配合力高。即首先选择主要性状优良、一般配合力高的品种(系),在此基础上进行特殊配合力的选择才较易获得 F₁、F₂ 均可利用的强优势组合。中国农科院麻类研究所先后从 150 多个组合中选育出了可供生产利用的浙红优 5 号(H005)、湘红优 116(H116)、H257 等强优势组合,其 F₁、F₂ 代的纤维产量分别增产 30-40%和 18%-25%,增产极显著,且其抗病性和抗倒性比对照强,纤维品质好。红麻杂种优势的深入利用急需优异红麻种质资源的发掘,以便提供优良的、遗传基础丰富的亲本材料。

在红麻杂交制种方面,我国赵槐(1981)等研究认为,红麻杂种优势利用的去雄问题可走结合短光照制种,创造高温条件,诱导花粉败育的道路,因红麻属无限花序,不能获得高纯度的杂交种而未获成功。中国农科院麻类研究所经多年努力研究出了一套较为系统的红麻杂优化学杀雄制种技术,采用化学杀雄、人工辅助授粉的方法,率先开展了红麻杂种优势 F₁、F₂ 的利用研究和推广。在早期研究中,红麻化学杀雄人工授粉制种,其 F₁ 代成本较高,制种数量有限,大面积推广应用杂种一代受到很大的限制。90 年代初杂种一、二代均能显著增产的湘红优 116(H116)选育成功,为红麻杂交种的应用顺利进入市场打开了突破口,取得了显著的社会和经济效益(陈安国,2000)。

红麻杂种优势利用前景广阔,但目前在生产上仅利用 F₂ 代。采用化学杀雄人工授粉的方法制种,存在许多问题。由于红麻植株高大,一般每天只开 1-2 朵花,花期持续时间长,操作繁锁,困难较大。同时,又污染环境,成本仍较高,大多数麻农也难以掌握此项技术。这在一定程度上限制了红麻杂交种的生产和应用,

目前,周瑞阳(2002)已发现了红麻雄性不育的材料,但尚未见到雄性不育在红麻杂种优势利用中应用的报道。和玉米、水稻等作物一样,选育优良的雄性不育系是红麻杂种优势利用研究应努力的方向。优良种质资源是选育新品种的物质基础,先进的方法和技术可以保证优良材料的潜力得以充分发挥。红麻杂种优势利用方法的深入研究、长花柱及雄性不育新遗传材料的发现必将使红麻高产、优质、高效目标达到一个新的水平。

4 红麻长花柱突变体的发现及其意义

红麻雄蕊 40-60 个,花丝基部联合形成雄蕊管。雌蕊花柱 5 个,下位合生,被包围在雄蕊管内,柱头与雄蕊管基本持平。周瑞阳(1996)通过卫星搭载红麻品种种子,在后代群体中发现了柱头远高于雄蕊管的突变体,因其花柱突出雄蕊管 12mm 左右,而被称作长花柱突变体(protruded style mutant, PSM)。经过连续几年的观察研究表明,这种长花柱性状可稳定遗传且易于接受外来花粉,不利自交,有利异花授粉的实现,在红麻杂交制种中具有显而易见的利用价值。这一发现,在国内外尚属首次,从而为红麻杂交制种新方法的研究找到了新的基因资源。

有关长花柱种质的研究和利用在棉花上有一些报道。早在 1973 年, Koehl 最先鉴定出一种开放花蕾的突变性状, 植株现蕾后不久, 柱头就露出, 而雄蕊仍被花瓣包裹在花冠内, 直到开花才露出散粉。此性状受一对隐性基因 *ob* 的控制。Rhyoe (1979) 在海岛棉与陆地棉杂交的 F₂ 代也观察到有开放花蕾的植株, 分析认为它受 2 对隐性重叠基因的控制。肖杰华 (1991) 从陆地棉湘无 74 和海岛棉新疆 3032 的 F₂ 杂种中分离出雌雄异熟系, 和开放花蕾表现相似, 亦受一对隐性基因控制, 自交能结实, 开花前授粉也能产生高纯度的杂交种子^[17]。纪家华等 1987 年在陆地棉与海岛棉远缘杂交后代材料中, 发现了一些雌蕊柱头在花苞开放前外露、花柱较长的植株, 经选择培育成了稳定的柱头外露种质系 (亦称雌雄异熟系)。1996 年又用育成的柱头外露种质与陆地棉杂交, 在众多性状中, F₁、F₂ 代产量性状和品质性状均具有明显的杂种优势, 并且配合力较好。张正圣等 (1999) 通过海岛棉、陆地棉野生种系及栽培品种的多重杂交, 育成两个长花柱系, 其柱头高出雄蕊群 12mm 以上, 自花难以授粉, 杂交可不去雄, 花粉具备正常授粉能力, 人工辅助授粉结实正常, 自交繁殖无需保持系。遗传分析发现, 长花柱属少数基因控制的数量性状, F₂ 和回交世代分离比符合两对等位基因遗传。

棉花柱头外露种质的发现, 为棉花杂种优势利用提供了一种新的遗传工具, 开辟了一条新途径。以往研究证明, 棉花柱头外露种质在杂种优势利用方面, 具有组配自由度大和易筛选强优势组合的特点, 在简化杂交制种手续、降低制种成本和提高杂交制种效率方面具有广阔的利用价值 (纪家华等, 2000)。

红麻与棉花同属锦葵科, 有亲缘关系, 花的结构也很相似, 所以红麻长花柱突变体的研究与利用可以借鉴棉花柱头外露种质的研究结果。通过对红麻长花柱突变体连续几代的自交和选择, 已培育出了四个自交系。同时, 对 4 个突变体的形态特征、光温特性及遗传规律进行了研究, 有望在杂交制种中加以利用。

5 本研究的内容、目的和意义

红麻生产的发展, 要求育种工作者培育出产量和品质更高的新品种, 利用杂种优势是提高品质和产量的重要途径。但现有的红麻杂交制种方法是化学杀雄结合人工辅助授粉, 操作难度较大, 不能满足生产需求。周瑞阳在卫星搭载后代群体中发现的长花柱突变体和雄性不育材料, 为红麻杂种优势利用开辟了新途径。

本研究就是以新发现的长花柱突变体为材料, 对其植物学特征、生育特性、自交结实率及异交结实率进行鉴定; 通过异地种植和短光照处理等光温反应试验, 明确日长和温度对这种突变性状的影响; 再通过组配不同的杂交组合, 分析突变性状在各个不同世代的表现, 研究长花柱性状的遗传规律及与其它性状的连锁关系, 为将长花柱性状转育到雄性不育材料中培育经济性状优良的长花柱雄性不育系、建立红麻杂种优势利用体系提供理论依据。若能选育出农艺性状优良的长花柱雄性不育系, 必将揭开红麻杂种优势利用的新篇章。

第二章 红麻长花柱突变体的植物学特征及生育特性

在卫星搭载后代群体中发现了花柱伸长的突变体,随后,对突变材料进行连续多代自交和选择,培育出了 4 类表现各异的红麻长花柱突变体自交系。同时,对 4 个长花柱自交系的形态特征和相关特性进行了鉴定。

1 材料与方法

1.1 试验材料

以 4 个花柱长度不同的突变体自交系 H20-1、H212-1、H2-1 和 H29-2 为材料,以野生型 S19-1 作对照。S19-1 为卫星搭载后代群体中花柱表现正常的材料。本试验所用材料均由作者所在研究室提供。

1.2 试验方法

试验于湖北农学院实验农场进行。2002 年 5 月 31 日播种,每材料种双行区,行长 200cm,窄行距 30cm,宽行距 80cm,株距 20cm。顺序排列,未设重复。记录出苗期、现蕾期和开花期。9 月红麻开花时期对植株形态和花期性状进行调查,同时各材料继续套袋自交。10 月中旬调查株高和基部茎粗。

在红麻花期,于下午把次日将开放的花苞用棉线或金属扎头扎住,或用袋子套住,避免花开放时花瓣绽开或昆虫和其它植株上的花粉进入其中,并挂牌标记。3 天后,调查统计所处理的花朵中已座果结实的数量。

在 4 个红麻长花柱自交系中,有 3 个材料的茎均为红色。用它们与平花柱、绿茎的非突变材料杂交,它们无论是作母本或父本, F_1 代均表现绿茎,表明此红茎对绿茎为隐性。据此,在此 3 个突变材料自然结实后代群体中,表现红茎的为自交株,表现绿茎的为杂交株。按此原理,播种 3 个长花柱材料自然结实的种子,按照各材料的特征性状区分自交植株和杂交株,统计自交和杂交株数,用杂交株数除以总株数就得其异交率。

2 结果与分析

2.1 PSM 的植物学形态特征

田间观察结果如表 2-1。从表 2-1 可以看出,4 个红麻长花柱突变体自交系均为掌状深裂叶;叶柄为绿色或红色,茎为绿色、红色或紫红色;花冠喇叭状或锥筒状、颜色有白、黄或黄白色;花粉颜色为棕或黄色。说明长花柱突变体与茎色、花形、花色、叶形等形态特征无一定的连锁关系。

观察发现,4 个红麻长花柱自交系的萼片,花瓣和花药发育正常,雄性可育,与对照相同。所不同的是突变体的花柱明显长于雄蕊管,导致柱头远高于雄蕊管顶端,而对照材料的柱头与雄蕊管基本持平,即花柱与雄蕊管长度相当,柱头不外露,如图 2-1 所示。供试材料花器官性状调查数据如表 2-2。可知,突变体的花柱与雄蕊管均比对照大幅度缩短,但雄蕊管缩短的幅度要远大于花柱缩短幅度,使花柱大幅

伸出雄蕊管。花柱与雄蕊管的长度之差即为花柱外露长度。

从表 2-2 还可看出, 4 个长花柱自交系中, 以 H20-1 的花柱和柱头外露最长, 分别是 20.6mm 和 11.6mm, 然后依次为 H2-1、H29-2 和 H212-1, 分别是 20.4mm 和 10.6mm、19.4mm 和 9.8mm、17.7mm 和 6.5mm。不难看出, 花柱越长, 柱头外露也越长。但是, 雄蕊管是 H212-1 最长, 达 11.2mm, H2-1 和 H29-2 次之, 分别是 9.8mm 和 9.6mm, H20-1 最短, 仅 9.0mm。虽然 4 个突变体的雄蕊管的长度还不到对照的 1/2, 但其上着生的雄蕊数相等, 说明雄蕊管的缩短并不导致雄蕊数量的减少, 只是着生密度较大而已。

表 2-1 5 个红麻材料植物学性状

Table2-1 Morphological Characters of 5 *Hibiscus Cannabinus* Materials

材料 Materials	茎色 Color of stem	叶型 leaf shape	叶柄色 Color of petiole	花冠形状 Corolla shape	花冠色 Color of corolla	花粉色 Color of pollen
H20-1	红	掌状	绿	喇叭形	黄	棕
	Red	Palm shape	Green	Suona shape	Yellow	Brown
H212-1	绿	掌状	绿	喇叭形	白	黄
	Green	Palm shape	Green	Suona shape	White	Yellow
H2-1	紫红	掌状	红	锥筒形	黄	棕
	Purplish red	Palm shape	Red	Cone-tubular shape	Yellow	Brown
H29-2	紫红	掌状	绿	锥筒形	黄	棕
	Purplish red	Palm shape	Green	Cone-tubular shape	Yellow	Brown
S19(CK)	绿	掌状	绿	喇叭形	白	棕黑
	Green	Palm shape	Green	Suona shape	White	Brown deeply

表 2-2 各材料花器官性状的比较

Table2-2 Comparison of Characters of the Flower Organ Among Different Materials

材料 Materials	测定株数 No. of plants	花柱长度(mm) Length of style	雄蕊管长度(mm) Length of stamen tube	花柱外露长度(mm) Length of protruded style	花药粒数(粒) Number of anther
H20-1	18	20.6±0.68	9.0±1.12	11.6±1.05	42
H212-1	16	17.7±0.71	11.2±0.86	6.5±0.97	42
H2-1	25	20.4±0.97	9.8±0.54	10.6±1.20	42
H29-2	20	19.4±1.54	9.6±0.86	9.8±1.07	42
S19CK)	23	24.5±0.75	24.5±0.76	0	42



图 2-1 红麻 PSM(左)与正常花的比较(右)
Fig.2-1 Comparison between PSM(Left) and the normal Flower(Right)

2.2 PSM 的生育特性

各材料的生育日期如表 2-3 所示。可以看到，在同期播种的条件下，对照材料 S19 出苗最先，突变体材料 H20-1、H212-1 和 H29-2 晚一天出苗，而 H2-1 出苗最迟，比对照要晚 3 天。现蕾和开花期也均以对照 S19 最早，H2-1 最迟，现蕾期晚 4 天，开花期晚 6 天，而 H20-1，H212-1 和 H29-2 的现蕾期比对照仅晚 1 天，开花期 H20-1 和 H29-2 晚 3 天，H212-1 晚 4 天。出苗至现蕾天数，H20-1，H212-1，H29-2 的与对照相同，均为 72 天，H2-1 要多 1 天，为 73 天。在现蕾至开花天数和开花至收种天数方面，突变体材料均大于对照。按照邓丽卿等（1994）确定的红麻生育类型划分标准，各材料均属早熟类型。

表 2-3 PSM 的生育时期

Table2-3 Growth Stage of PSMs

材 料 Materials	播 期 Sowing date 日/月 Day/Month	出 苗 期 Emergence date 日/月 Day/Month	现 蕾 期 Budding 日/月 Day/Month	开 花 期 Flowering 日/月 Day/Month	出苗至 现蕾天数 Days from emergence to budding	现蕾至 开花天数 Days from budding to flowering	开花至 收种天数 Days from flowering to harvesting
H20-1	31/5	4/6	15/8	10/9	72	26	32
H212-1	31/5	4/6	15/8	11/9	72	27	32
H2-1	31/5	6/6	18/8	13/9	73	26	33
H29-2	31/5	4/6	15/8	10/9	72	26	32
S19 (CK)	31/5	3/6	14/8	7/9	72	24	31

2.3 PSM 的田间播种出苗率

表 2-4 PSM 的田间出苗率

Table 2-4 Emergence Percentage of PSMs in the Field

项 目	重 复	播 种 总 量(粒)	出 苗 数(株)	出 苗 率(%)	平均出苗率(%)
Item	Repeat	Total no. of sowing	No. of emergence	Rate of emergence	Means
H20-1	D1	80	71	88.8	88.4
	D2	80	72	90.0	
	D3	80	69	86.3	
H212-1	D1	80	65	81.3	80.9
	D2	80	66	82.5	
	D3	80	63	78.8	
H2-1	D1	80	47	58.8	60.9
	D2	80	51	63.8	
	D3	80	48	60.0	
H29-2	D1	80	66	82.5	82.9
	D2	80	68	85.0	
	D3	80	65	81.3	
S19 (CK)	D1	80	73	91.3	91.3
	D2	80	74	92.5	
	D3	80	72	90.0	

从表 2-4 看出,对照材料的出苗率在 90%以上,突变材料 H20-1、H212-1 和 H29-2 的出苗率在 80-90%之间,而 H2-1 的出苗率很低,仅有 60%左右。虽然突变体的出苗率均低于对照,但 H20-1 与对照的出苗率很相近,表明 PSM 的花柱长短与田间出苗率无必然关系。在田间播种这些材料的种子时,为了确保一定数量的苗株,应按照各材料的出苗率适当调整播种数量。

2.4 PSM 的经济性状表现

由表 2-5 可知,4 个长花柱突变体的株高和茎粗均明显小于对照,表明突变体的产量性状并不优良。在 4 个突变体中,H20-1 的株高和基部茎粗要优于其它 3 个,H212-1 仅次于 H20-1,而 H2-1 和 H29-2 的株高和基部茎粗均较小。说明长花柱突变体没有直接利用价值,需要转育到其它优良亲本中。

表 2-5 PSM 的株高和茎粗均值

Table2-5 Average of Plant Height and Diameter

性 状 Character	H20-1	H212-1	H2-1	H29-2	S19 (CK)
株 高(cm) Plant Height	388.0	376.5	371.5	364.0	413.5
基部茎粗(mm) Basic diameter	17.9	17.0	16.5	16.1	19.8
测 定 株 数 No. of plants	23	20	25	21	32

2.5 PSM 的套袋结实率和天然异交率

各材料的套袋结实情况如表 2-6 示。可以看出, 对照材料由于花柱与雄蕊管基本等长, 柱头与雄蕊管上端持平, 开花时, 雄蕊管上的花药散出的花粉极易飘落在自花的柱头上, 因此它的套袋自交结实率高达 97%左右, 几乎是 100%。长花柱突变体的套袋自交结实率明显小于对照, 在 54%至 67%之间。其中 H20-1 的最低, H212-1 最高, H2-1 和 H29-2 介于这两者之间, 分别为 57.4%和 62.7%。

表 2-6 PSM 的套袋结实率

Table 2-6 The Bagged Fertility of PSMs

项 目 Item	H20-1	H212-1	H2-1	H29-2	S19 (CK)
套袋花数 No. of flowers bagged	64	71	68	59	83
结实现数 No. of fruiting	35	48	39	37	81
结实率(%) Fruit-setting rate	54.7	67.6	57.4	62.7	97.6

表 2-7 3 个 PSM 的天然异交率

Table2-7 The Natural Rate of Hybrid Seed of PSMs

项 目 Item	H20-1	H2-1	H29-2
总株数 Total no.	146	97	101
红茎株数 No. of red stem	98	73	85
绿茎株数 No. of green stem	48	24	16
异交率(%)Rate of hybrid seed	32.9	24.7	15.8

由表 2-7 可以看出, 长花柱突变体 H20-1 的天然异交率最高, 达 32.9%, H2-1 次之, 为 24.7%, 而 H29-2 的天然异交率最低仅 15.8%。通过对表 2、表 6 和表 7 共同比较可以看出, 在几个长花柱突变材料中, 柱头外露越长, 套袋自交结实率越低, 天然异交率越高, 反之, 柱头外露越短, 套袋自交结实率越高, 异交率越低。表明 PSM 的花柱外露有助于异花授粉, 有利杂交而不利自交。

3 小结与讨论

红麻长花柱突变体的发现及 4 个突变体纯合自交系的育成, 为红麻杂种优势利用的研究提供了新的种质资源和遗传工具。本研究证明, 4 个长花柱自交系除突变性状即花柱外露长度等性状各不相同之外, 在茎色、株高等形态特征方面也有区别。突变体 H20-1 的花柱和花柱外露最长, 茎红色、叶柄绿色、花冠黄色、呈喇叭状; H212-1 花柱外露最短, 雄蕊管最长, 茎和叶柄均为绿色、花冠白色, 花粉黄色; H2-1 和 H29-2 的柱头外露长度仅次于 H20-1, 介于中间, 茎均为紫红色, 花冠均黄色呈锥筒状, 二者不同的是 H2-1 的叶柄为红色, H29-2 为绿色。

通过突变体与对照材料的比较表明, 突变体的花朵明显小于对照材料, 柱头高出雄蕊管是因为雄蕊管短于对照的幅度大于花柱的缩短幅度, 株高和茎粗均劣于对照。同时, 田间播种出苗率低, 从播种到出苗所需时间长, 现蕾开花迟, 尤其是 H2-1。通过对突变体套袋结实率和天然异交率的测定发现, 花柱外露较长的, 套袋自交结实率较低, 天然异交率较高, 反之, 花柱外露较短的, 套袋自交结实率较高, 天然异交率较低。这充分证明, 长花柱突变体易于接受外来花粉, 不利自交, 而有利杂交, 在杂交制种方面有重要的利用价值。其中以 H20-1 的利用价值最高。

红麻长花柱种质的发现和选育利用研究在国内外尚属首次。它与在棉花上发现的开放花蕾性状的表现有所不同, 但与张正圣等 (1999 年) 选育出的陆地棉长花柱系的表现有些类似, 均表现为柱头远高于雄蕊群、自花难以授粉, 人工辅助授粉结实正常。据报道, 棉花上发现的长花柱种质, 杂交制种时不需人工去雄, 可以一系两用, 自交繁殖无需保持系, 且不存在“恢保”关系制约, 配制组合自由度大, 选配强优势组合的几率高。在红麻上发现的这些长花柱种质, 在杂交制种时, 是否可以一系两用, 杂交时需不需要去雄, 是否存在“恢保”关系制约, 组配自由度的大小等问题, 还有待深入研究。

第三章 红麻长花柱突变体的光温反应特性

红麻是喜温、短日性作物。不同温度和光照条件,对红麻叶片、茎秆的生长以及现蕾、开花的迟早都有密切关系。红麻长花柱突变体是新发现的种质资源,光照和温度对其花器等性状的影响如何,尚不清楚。为此,利用人工缩短光照时间及异地播种的方法对突变体的光温反应特性进行了研究。

1 材料与方法

1.1 试验材料

4个红麻长花柱突变体自交系:H20-1、H212-1、H2-1、H29-2;以野生型S19-1作为对照。在人工调节日长的光温反应中,由于试验条件的限制,仅选用H20-1、H212-1、H2-1和S19-1四个材料,分别记为A1、A2、A3、A4。

1.2 试验方法

1.2.1 短日处理试验

该试验在湖北农学院(30° 24' N)实验农场进行,设材料(A)、播期(B)和日长(C)三个因素,各具 $a=4, b=2, c=4$ 个水平;对花器有关性状重复调查2次(即D1和D2),如表3-1所示。短日处理用武汉市生产的黑色遮光材料搭棚遮盖,在田间进行。记载各类材料的开花期,调查花器性状。数据处理,按文献[2]介绍的方法进行。

表 3-1 红麻 PSM 的短日处理试验设计

Table3-1 Designs for the Effects of Day Length and Temperature on PSMs in Kenaf

播 期 Sowing dates (月/日) (month/day)	日 长 Day length	接受光照时间 Time under sun light	短日处理期 Period under short days (月/日) (month/day)	开 花 期 Flowering date (月/日) (month/day)	调 查 日 期 Investigating date (月/日) (month/day)	
					D1	D2
B1(5/28)	C1(8h)	9:50-17:50	6/18 至 7/20 6/18 to 7/20	7/18	7/24	8/10
	C2(10h)	9:40-19:40				
	C3(12h)	7:30-19:30				
	C4(CK)	自 然 日 长 Natural day length	/	9/6	9/10	9/25
B2(7/8)	C1(8h)	9:20-17:20	7/28 至 8/24 7/28 to 8/24	9/3	9/10	9/25
	C2(10h)	9:10-19:10				
	C3(12h)	7:00-19:00				
	C4(CK)	自 然 日 长 Natural day length	/	9/20	9/22	10/8

1.2.2 异地播种试验

该试验分别在海南和湖北荆州播种。2001 年 5 月再在湖北荆州实验农场播种。9 月花期, 调查花器性状。同年 12 月下旬在海南的实验基地播种, 于 2002 年 3 月红麻开花时, 调查花器性状。5 月和 12 月再分别于湖北荆州和海南播种, 重复上述步骤。

2 结果与分析

2.1 短日处理试验中 PSM 的表现

从表 3-1 中可以看出, 短日处理可大大提早红麻的开花期, 且不同材料对短日处理间的反应相同, 说明长花柱突变体对日长反应均为敏感。短日处理试验 3 个材料的花器性状调查数据与统计如表 3-2。可以看出, 不同的材料间, 不同的播期, 不同的日长处理及不同的调查时期花器性状表现均有不同。

表 3-2 短日处理试验中各花器性状的均值与标准误

Table 3-2 The Means and Standard Deviation of Every Flower Organ in the Experiment

		C1 (8h)		C2(10h)		C3(12h)		C4(CK)	
		D1	D2	D1	D2	D1	D2	D1	D2
PS	A1 B1	7.0±0.91	9.3±0.52	7.1±0.62	9.0±0.82	7.3±0.59	9.4±0.78	11.7±0.69	11.5±0.71
	B2	7.0±0.63	7.4±0.55	7.5±1.12	7.8±0.50	8.5±0.87	8.3±0.76	9.8±0.83	8.6±0.56
	A2 B1	5.3±0.54	6.8±0.96	5.5±0.71	5.8±0.50	6.0±0.55	7.0±0.71	7.5±0.63	7.6±0.49
	B2	7.0±0.76	7.0±0.48	7.4±0.89	7.8±0.63	7.5±1.41	7.3±0.58	8.2±0.83	8.7±1.06
	A3 B1	5.2±0.71	7.0±0.63	5.4±0.86	7.0±0.55	5.7±0.68	7.0±0.94	8.8±0.58	8.9±0.75
	B2	6.0±0.82	8.5±0.71	6.4±0.58	9.3±0.50	7.0±0.31	8.3±0.96	8.4±0.82	8.0±0.74
S	A1 B1	17.6±0.89	19.0±1.26	18.0±0.71	19.5±0.58	18.3±0.58	19.6±0.97	20.6±0.78	20.8±0.69
	B2	16.8±1.15	17.4±1.34	18.0±0.82	17.0±0.71	18.5±0.90	18.3±1.08	20.0±0.94	19.4±0.98
	A2 B1	14.2±0.96	17.0±0.71	14.4±0.69	16.5±0.82	15.6±0.67	17.8±0.87	18.2±0.82	18.6±1.26
	B2	15.7±1.31	16.0±0.50	17.0±0.84	17.8±0.89	17.4±1.23	17.2±0.68	18.5±0.86	18.9±0.97
	A3 B1	14.6±0.74	17.6±0.87	14.9±0.69	17.8±0.55	15.8±0.76	18.0±0.52	20.4±0.79	20.5±0.68
	B2	16.0±0.83	17.0±0.50	16.8±0.87	19.0±0.94	17.0±0.55	17.7±0.89	20.2±0.93	20.0±0.50

注: LPS 为花柱外露长度, LS 为花柱长度。下同。

Note: LPS indicates the length of protruded style, LS indicates the length of style. The follow is the same.

表 3-3 红麻材料、播期、日长三因素试验的方差分析

Table3-3 The Variance Analysis of the Experiment of three factors in Kenaf

变异来源	花 柱 长 度					花 柱 外 露 长 度				
Source of variation	Length of style					Length of protruded style				
	DF	SS	MS	F	F _{0.01}	DF	SS	MS	F	F _{0.01}
重复 Repeat	1	7.49	7.49	8.05**	7.53	1	8.17	8.17	14.33**	7.88
处 理	31	268.3	8.66	9.31		23	74.09	3.22	5.65	
Treatments										
A	3	127.7	42.6	45.6**	4.48	2	22.07	11.04	19.37**	5.66
B	1	0.66	0.66	<1		1	1.76	1.76	3.09	
C	3	105.2	35.1	37.7**	4.48	3	30.18	10.06	17.65**	4.76
A×B	3	7.9	2.6	2.8		2	10.34	5.17	9.07**	5.66
A×C	9	12.6	1.4	1.51		6	2.29	0.38	<1	
B×C	3	6.12	2.04	2.19		3	5.50	1.83	3.21*	4.76
A×B×C	9	8.15	0.91	<1		6	1.95	0.33	<1	
误差 Error	31	28.75	0.93			23	13.09	0.57		

注: *5%显著水平, **1%显著水平。下同。

Note: *Indicates 5% significance level, ** Indicates 1% significance level. The follow is the same.

材料、播期（温度不同）和日长对花器有关性状的方差分析及 F 值列于表 3-3。F 测验表明，花柱和柱头外露长度在重复间、材料间及日长间均存在极显著差异；而雄蕊管的长度，仅在日长（C）间的差异达极显著水平。在二因素互作中，A×C（材料×日长）互作间雄蕊管长度有显著差异，B×C（播期×日长）间和 A×B（材料×播期）间的柱头外露长度存在显著或极显著的差异，其它皆不显著。为具体了解各处理的差异显著性，进一步作了多重比较分析。如表 3-4、3-5、3-6。

表 3-4 各材料花柱长度和柱头外露长度平均数与差异显著性

Table3-4 Significant Difference of Average Length of the Style and the Protruded Stigma in Materials

材 料 Materials	平均花柱长度 (mm) Average length of style	显 著 性 Significance		平均柱头外露长度 (mm) Average length of protruded style	显 著 性 Significance	
		5%	1%		5%	1%
A4	20.7	a	A	0	/	/
A1	18.67	b	B	8.57	a	A
A3	17.71	c	C	7.30	b	B
A2	16.93	d	C	7.01	b	B

由表 3-4 可知, 对照材料 (A4) 的花柱长度极显著大于三个突变体 (A1、A2、A3)。三个突变体间的花柱长度的差异也达到显著水平, 顺序依次是 $A1 > A3 > A2$, 且 A1 极显著大于 A3 和 A2; 同样, A1 的柱头外露长度亦极显著大于 A3 和 A2, 而 A3 和 A2 间无显著差异。

表 3-5 各日长下花柱、雄蕊管和柱头外露长度平均数及差异显著性 (单位: 毫米)

Table 3-5 Significant Difference of Average Length of Three Flower Organs Under Different Day Length (mm)

日 长 Daylength	平均花柱长 Average length of style	显 著 性 Significance		平均柱头外露长 Average length of protruded stigma	显 著 性 Significance	
		5%	1%		5%	1%
C4	20.5	a	A	8.97	a	A
C3	18.63	b	B	7.43	b	B
C2	17.84	b	B	7.14	b	B
C1	17.04	b	B	6.96	b	B

由表 3-5 看出, 在自然日长 (C4) 下的花柱、雄蕊管和柱头外露长度都显著大于它们在短日处理下的长度, 而三个短日处理间该三个性状均无显著差异, 但是, 日长越短, 该三个性状也越短。

表 3-6 处理组合花柱外露长度的差异显著性测验

Table 3-6 Significant Difference of Average Length of LPS Stigma in Cross of Treatments

材料与播期组合 Cross of materials and planting date	平 均 数 Average	显 著 性 Significance		播期与日长组合 Cross of planting date and day length	平 均 数 Average	显 著 性 Significance	
		5%	1%			5%	1%
A1B1	9.03	a	A	B1C4	9.32	a	A
A1B2	8.11	b	AB	B2C4	8.62	ab	AB
A3B2	7.73	b	BC	B2C3	7.80	bc	BC
A2B2	7.61	bc	BC	B2C2	7.70	bcd	BC
A3B1	6.89	cd	CD	B2C1	7.15	cde	C
A2B1	6.40	d	D	B1C3	7.07	cde	C
				B1C1	6.77	de	C
				B1C2	6.58	e	C

由表 3-6 可知, 在材料与播期 (温度不同) 的互作中。材料 A1 在播期 B1 (5 月 28 日播种) 下的柱头外露长度最大, 显著大于其它组合, 对 A1 而言, A1B1 显著大于 A1B2, 但对 A3 和 A2 而言, A3B2 和 A2B2 分别显著大于 A3B1 和 A2B1。

在播期与日长的互作中,播期 B1 在自然日长 (C4) 条件下的柱头外露长度显著大于其它互作,播期 B2 (7 月 8 日播种) 和短日处理组合 (B2C3、B2C2、B2C1) 的柱头外露长度要大于或显著大于播期 B1 和短日处理的组合 (B1C3、B1C2、B2C1)。

在播期 B1 条件下,自然日长与短日处理间柱头外露长度的差异极显著,而在播期 B2 条件下这种差异不显著。在短日处理间的柱头外露长度的差异均不显著,但处理日长越短,柱头外露长度越小,这与表 3-5 结果一致。由于 B1 (5 月 28 日播种) 各短日处理材料均于 7 月 18 日开花,而 B2 (7 月 8 日播种) 及 B1 中的对照在 9 月开花,后者开花时的气温远低于前者,说明高温有利于花柱的伸长。

表 3-7 各因素对花柱外露长度的变异数

Table 3-7 Variation of Length of the Protruded Stigma

项 目 Item	材 料 Material			播 期 Sowing date			日 长 Day length		
	A1	A2	A3	B1	B2	C1	C2	C3	C4
平 均 数 (mm) Average	8.57	7.01	7.3	7.43	7.82	6.96	7.14	7.43	8.97
标 准 差 Standard deviation	1.47	0.98	1.75	1.88	0.88	1.16	1.29	1.04	1.35
变 异 系 数 (%) Coefficient of variability	17.15	14.03	18.08	24.36	11.25	16.67	18.00	14.06	15.09

表 3-7 表明,在各长花柱材料间, A2 的标准差和变异系数均最小, A3 的最大;在播期中, B1 (5 月 28 日) 的标准差和变异系数明显大于 B2 (7 月 8 日);在日长中,各处理间的标准差和变异系数均比较相近。同时,也可看出,各变异系数除 B1 为 24.36% 外,其它均在 11%-18% 范围内,表明柱头外露长度是基本稳定的。

2.2 异地播种试验中 PSM 的表现

由表 3-8 可以得知,在湖北荆州两年份各材料的花器性状表现均较相似,无明显差异;在海南,02 年各材料的各个花器性状均明显大于 03 年的表现。两地相比,在湖北荆州,各花器性状的表现要明显大于海南。

由表 3-9 看出,湖北荆州 9 月份的日长比海南 3 月份的日长多 1.6h。在荆州,01 年和 02 年红麻开花时的气温无明显差异,而在陵水,03 年 3 月中上旬由于受到寒潮的影响,气温比 02 年同期低 10℃ 左右,并且这股寒潮影响达 7-10 天。突变体花器表现与日长和温度相结合进行分析,可以得知,日长和温度对突变体的花器性状表现有显著影响,日照越长,温度越高,突变体的花柱、雄蕊管和柱头外露就越长,反之,则越短。这与在荆州作的光温反应试验结果一致。

表 3-8 不同地点不同年份各材料花器性状表现

Table 3-8 Characters of Every Flower Organ at Two Places and Among Two Years

材 料 Material	花 器 性 状 Character	湖北荆州 Jingzhou, Hubei		海南 Hannan	
		2001 年 9 月	2002 年 9 月	2002 年 3 月	2003 年 3 月
		September,2001	September,2002	March,2002	March,2003
H20-1	LPS	11.7	11.6	9.8	8.35
	LS	20.8	20.6	17.7	15.59
	No.	13	15	16	17
H212-1	LPS	7.4	7.5	6.9	6.3
	LS	17.6	17.7	16.0	14.95
	No.	16	15	18	20
H2-1	LPS	10.7	10.6	8.9	7.72
	LS	20.5	20.4	17.3	14.83
	No.	19	17	15	18
H29-2	LPS	9.9	9.8	8.3	7.32
	LS	19.6	19.4	16.9	14.32
	No.	14	17	16	19
S19-1(CK)	LPS	0	0	0	0
	LS	24.7	24.5	21.32	18.76
	No.	23	20	21	24

表 3-9 两地不同年份红麻开花时气温和日长

Table 3-9 Temperature and Day Length at Two Places and Among Two Years

项 目 Item	湖北荆州 Jingzhou, Hubei		海南 Hainan	
	01 年 9 月	02 年 9 月	02 年 3 月	03 年 3 月
	September,2001	September,2002	March,2002	March,2003
日长(h) Day length	14	14	12.4	12.4
气温(℃) Temperature	25-36	25-35	24-33	16-23

3 讨论

红麻是喜温作物，适宜高温有助于它的生长。同时，也是短日性作物，短光照可以诱导它现蕾开花。大多数红麻品种（系）对光、温表现敏感。研究表明，四个 PSM 自交系对光、温的反应均敏感。短日处理可大大提早其开花期。日长和温度对花器性状的影响显著，即高温、长日可使花柱和柱头外露显著伸长。但从光温反应试验中的各因素对柱头外露长度影响的变异系数来看，柱头外露长度的表现基本稳定，只要按照不同地区的生态条件，适当加以注意，在育种工作中是可以进行利用的。

对红麻的光温反应特性，很多人做过研究。邓丽卿（1985）对红麻品种光温反应的研究发现，营养生长期的长短，即红麻现蕾期出现的早晚，受温度和光长的支配。感温性强的品种，活动积温随日平均温度增高而降低；感温性弱的品种，其活动积温变化较小。感光性强的品种对光长要求严格，且常表现晚熟；感光性弱的品种有较适应性。彭定祥等（1998）研究了光长对红麻不同熟期品种和光钝感材料发育的影响，发现，试验中所用早熟品种的现蕾临界光长在 16h 左右，中熟品种在 14h 以上，晚熟品种在 13.5h 左右。早、中、晚熟品种均为感光性强，其中以晚熟品种的感光性最强。从本研究的短日处理试验中得知，缩短日照长度可显著提早长花柱突变体的现蕾开花期，表明其对光温反应敏感，但突变体材料对光长和温度敏感程度的强弱，以及它的临界光照时间等特性还有待深入研究。

第四章 红麻长花柱突变体的遗传分析

红麻长花柱突变体是一种新发现的变异材料, 连续多代的自交和选择表明, 这一突变性状可稳定遗传。但其遗传规律尚不清楚, 本试验就是对此进行研究, 为长花柱突变体在红麻杂交制种中的应用提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料

4 个红麻长花柱突变体自交系 (P_1) 为 H20-1、H212-1、H2-1 和 H29-2, 平花柱野生型自交系 (P_2) 为 S19-1、S305+2、S1-1 和 S27。

1.2 试验方法

1.2.1 试验设计

该实验于湖北农学院实验农场和海南两地进行。在选育出稳定的长花柱自交系后, 于 2002 年 3 月在海南红麻花期以 H20-1 与 S19-1 杂交 (组合 I), H212-1 与 S305+2 杂交 (组合 II), H2-1 与 S1-1 杂交 (组合 III), H29-1 与 S27 杂交 (组合 IV), 同时各亲本套袋自交。同年 5 月在荆州湖北农学院播种各亲本和各组合的正反交 F_1 代, 9 月红麻花期比较花器有关性状正反交 F_1 代的表现, 发现各组合正反交差异均显著, 故将各正反交 F_1 代分别进行处理。再次对各亲本材料自交, 配制包括正反交的 6 个基本世代, 即 P_1 , P_2 , 分别配成 $P_1 \times P_2 = F_1$, $(P_1 \times P_2) F_1 \otimes = F_2$, $(P_1 \times P_2) F_1 \times P_1 = BC_1$, $(P_1 \times P_2) F_1 \times P_2 = BC_2$, 以及这些组合的反交, 即 $P_2 \times P_1 = F_1'$, $(P_2 \times P_1) F_1' \otimes = F_2'$, $(P_2 \times P_1) F_1' \times P_1 = BC_1'$, $(P_2 \times P_1) F_1' \times P_2 = BC_2'$ 。如图 4-1 示:

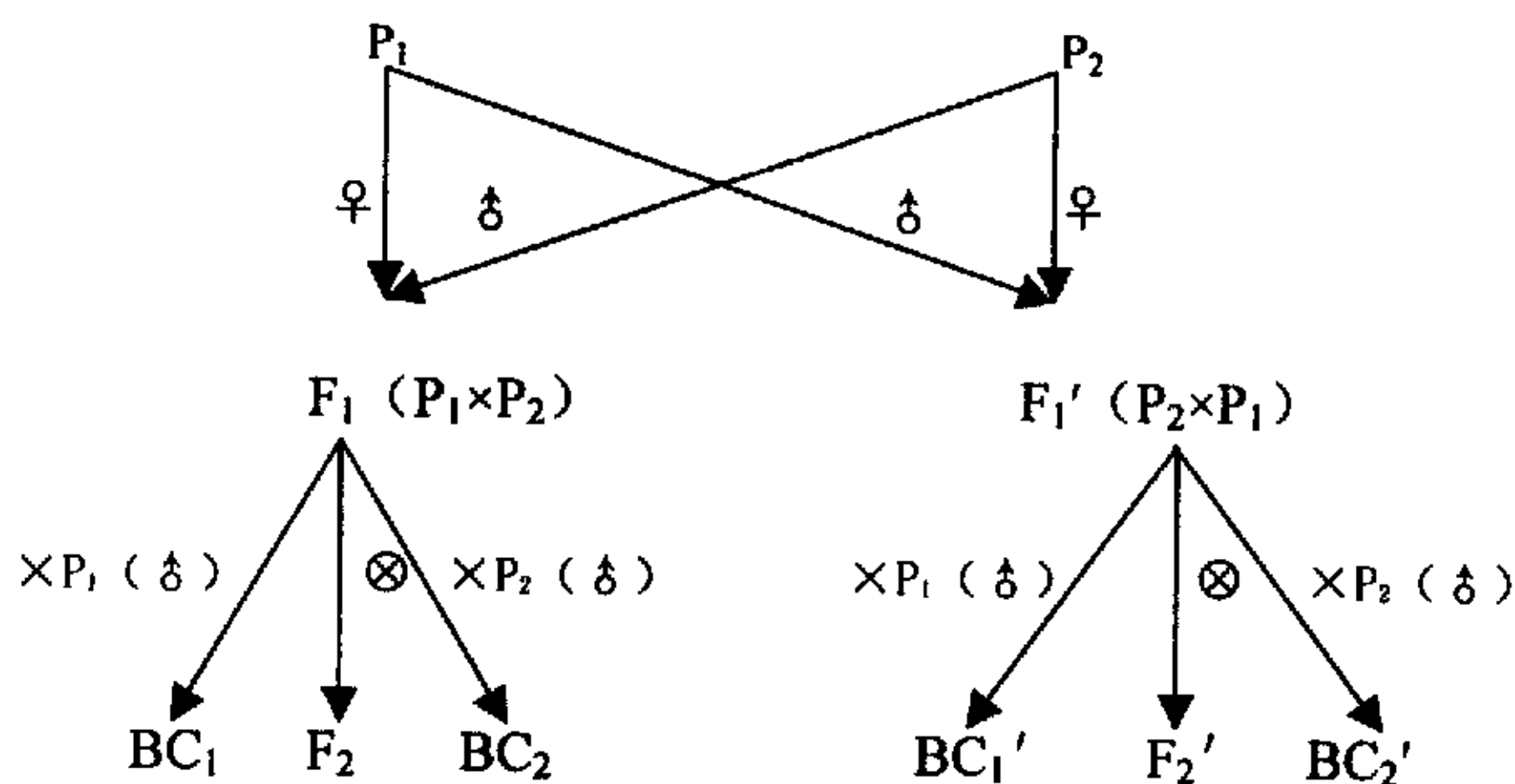


图 4-1 遗传交配设计路线

Fig. 4-1 Design of genetic cross

成熟时获得 6 个基本世代的种子, 同年冬季于海南播种, 各材料按组合顺序排列, 组内按不同世代采用不等小区, 非分离世代种 5 行区, 分离世代处 15-20 行区, 行长 200cm, 行距 30cm, 株距 20cm 左右。2003 年 3 月红麻花期调查各世代的所有单株的花器性状, 包括花柱总长, 柱头外露长和雄蕊管长, 方法同前二章。

1.2.2 红麻杂交方法

在下午将次日欲开放的花的花瓣人工强制剥开，用长条形金属薄片刮去尚未开裂的花药，使雄蕊管上无花药和花粉，再用手持放大镜检查柱头上有无花粉粒着落，若有，就去掉此花重做，若没有，就用金属扎头或棉线将花瓣重新扎住，或用袋子套住，使次日上午开花时花瓣不绽开，避免混杂花粉飘落在柱头上。在母本去雄的同时，也将次日开花的父本花朵选好，将花冠扎住，以保证花粉纯度。到次日上午，迅速去掉扎头或袋子，打开花瓣，以最快的速度用杂交父本的花粉均匀地涂抹在柱头上，最后再用扎头将花瓣扎起或套袋，并挂牌标记。

1.2.3 统计分析

按文献[2]介绍的方法，对花器性状进行世代均值分析，用 t 测验检验差异显著性。用六参数遗传模式估算中亲值 m ，基因的加性效应 $[d]$ ，显性效应 $[h]$ ，以及二基因互作产生的上位性效应，即 i 、 j 、 l 。

遗传力测定按下列公式计算：

$$\text{广义遗传力 } (h^2_B), \quad h^2_B = \frac{V_{F_2} - 4(V_{B_1} + V_{B_2} + \frac{1}{2}V_{F_1})}{V_{F_2}}$$

$$\text{狭义遗传力 } (h^2_N), \quad h^2_N = \frac{2V_{F_2} - V_{B_1} - V_{B_2}}{V_{F_2}}$$

2、结果与分析

2.1 亲本及杂交 F_1 、 F_2 、 BC_1 和 BC_2 代的花器性状表现

2.1.1 亲本及正反交 F_1 代的花器性状表现

双亲及正反交 F_1 代的花柱、雄蕊管、柱头外露长度三个性状的均值和标准误列于表 4-1。可以看出，在 4 个组合中，长花柱突变体亲本 (P_1) 的花柱和雄蕊管均短于平花柱野生型亲本 (P_2)，而 P_1 的柱头外露长度均明显远大于 P_2 。

该三个性状 F_1 代的表现在正反交之间均不相同，经 t 测验表明，每个性状的正反交之间均存在着极显著差异，即正交柱头外露长度极显著大于反交，而正交的花柱和雄蕊管均极显著短于反交，这说明该三个性状的遗传存在显著的母性效应。同时还可看出，在四个组合中，以长花柱突变体作母本的正交 F_1 代的柱头外露长度均大于双亲的平均值；以平花柱作母本的反交 F_1 代的柱头外露长度均小于双亲平均值。在花柱和雄蕊管的长度方面，正交 F_1 代小于双亲平均值，反交 F_1 代大于双亲平均值。这说明，该三个性状在 F_1 代的表现，有倾向于其母本的趋势。因此，在长花柱性状的转育时，以长花柱突变体材料作母本，后代中易获得柱头外露较长的目标组合。

表 4-1 双亲及正反交 F_1 代的表现与差异显著性检验Table 4-1 Significant Difference and Performance of Parents, F_1 and F_1'

组合 Cross	性状 Character	亲本 Parents		$(P_1+P_2)/2$	F_1		t
		P_1	P_2		正交 ($P_1 \times P_2$)	反交 ($P_2 \times P_1$)	
I	LPS	8.35	0.53	4.44	4.71±1.81	1.59±0.91	10.55**
	LS	15.59	17.05	16.32	16.23±1.75	17.86±1.32	3.69**
	LST	7.24	16.52	11.88	11.52	16.27	5.74**
	No.	17	19	/	31	22	/
II	LPS	6.3	0.65	3.47	5.23±0.87	1.00±0.72	20.9**
	LS	14.95	17.00	16.73	15.15±1.49	18.36±1.45	8.92**
	LST	8.65	16.25	13.26	9.92	17.36	10.67**
	No.	20	23	/	40	28	/
III	LPS	7.72	0.57	4.16	4.59±1.24	1.54±0.69	11.62**
	LS	14.83	16.91	15.88	14.22±1.24	18.11±1.93	10.24**
	LST	7.11	16.34	11.72	9.63	16.57	12.17**
	No.	18	21	/	41	28	/
IV	LPS	7.32	0.45	3.90	4.18	1.26	13.25**
	LS	14.32	16.65	15.51	14.11	18.03	9.18**
	LST	7.0	16.20	11.61	9.93	16.77	11.84**
	No.	19	20	/	39	34	/

2.1.2 杂交二代的花器性状表现

表 4-2 各组合正反交 F_2 代的表现及 t 测验Table 4-2 Performance and 't' Test of F_2 and F_2' in Four Cross

组合	Cross	No.	LPS	LS	LST
I	F_2	92	2.98±0.54	14.95±0.52	11.07±0.61
	F_2'	143	2.01±0.76	17.66±0.95	15.65±0.74
	t		6.37**	11.30**	12.48*
II	F_2	127	3.87±1.45	13.14±1.10	9.27±0.84
	F_2'	244	1.01±0.83	15.73±0.92	14.72±0.88
	t		23.83**	13.63**	15.26**
III	F_2	161	4.80±1.50	13.31±1.25	8.51±0.92
	F_2'	155	1.45±0.79	16.62±1.26	15.17±0.85
	t		14.78**	9.88**	11.32**
IV	F_2		3.76±0.98	13.45±0.89	9.69±0.76
	F_2'	182	1.79±0.73	16.6±0.87	14.81±0.94
	t		9.86**	14.65*	16.4**

各组合正反交 F_2 代的花柱、雄蕊管和柱头外露长度的均值和标准误列于表 4-2。可同样看出, 在各杂交组合的 F_2 代中, 正交 F_2 代的柱头外露长度极显著大于反交 F_2 (即 F_2'), 而正交 F_2 代的花柱和雄蕊管的长度极显著小于反交 F_2 。这与正反交 F_1 代的表现一致。

4 个 PSM 材料各杂交组合正反交 F_2 代的花器性状分离情况如图 2 所示。可见, 各杂交组合正反交 F_2 代柱头外露、花柱长和雄蕊管长的分离基本呈正态分布, 但各性状在正反交间的曲线对称轴均存在偏差, 即 LPS 和 LS 的 F_2 的对称轴均偏向 P_1 , F_2' 的均偏向 P_2 。表明 F_2 代花器表现趋向其组合的母本, 表现为偏向母本的分布曲线。这同样表明, 该三性状在杂交后代存在一定的母体效应。

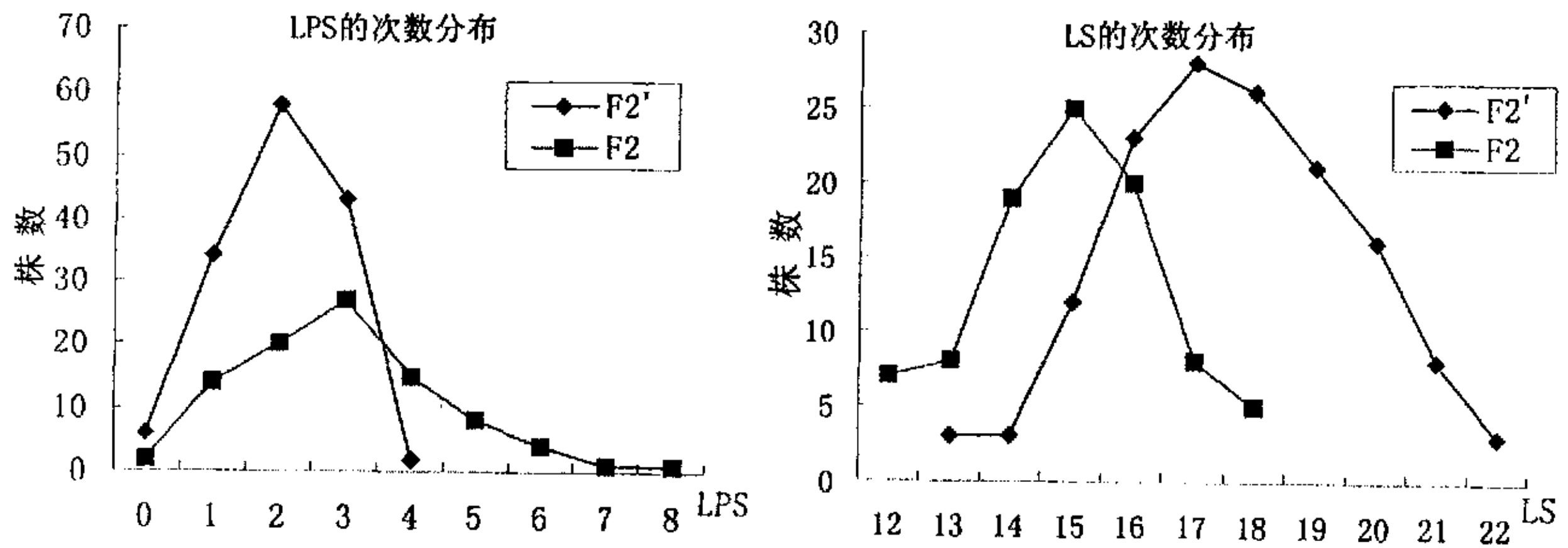


图 4-2a 组合 I 中 F_2 群体 LPS 和 LS 的次数分布

Fig.4-2a Frequency distribution of LPS and LS in F_2 populations in cross I

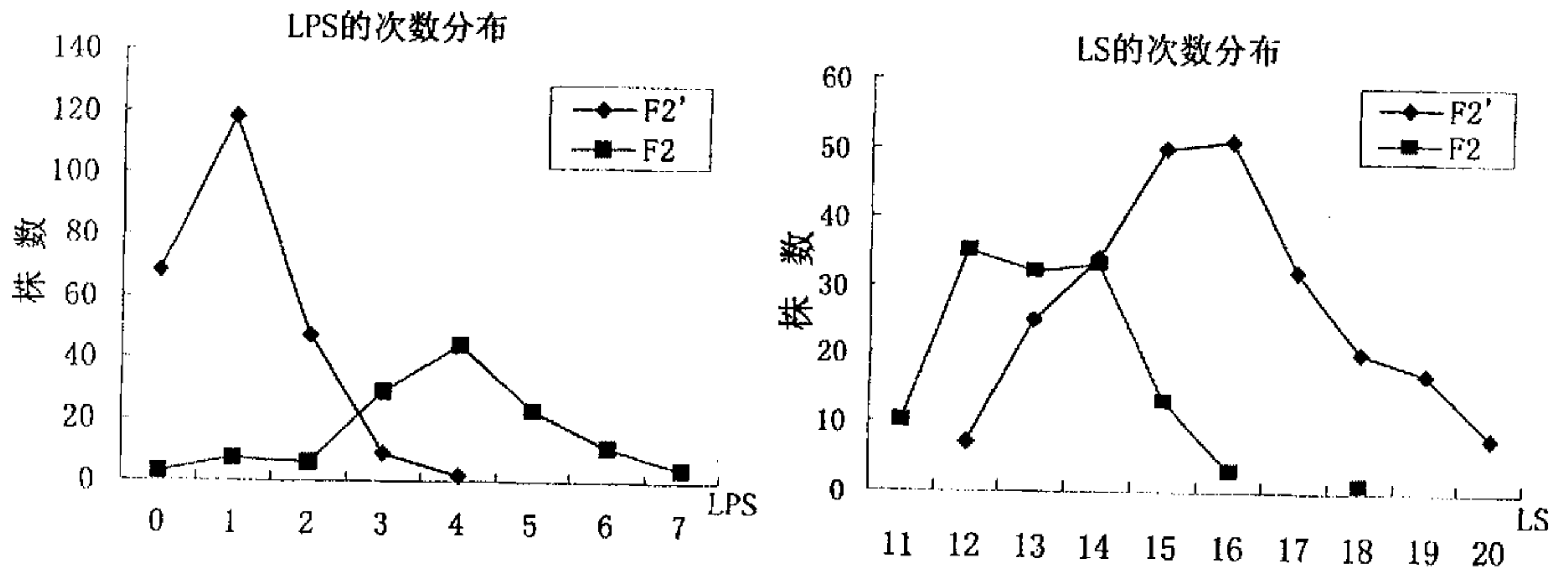


图 4-2b 组合 II 中 F_2 群体 LPS 和 LS 的次数分布

Fig.4-2b Frequency distribution of LPS and LS in F_2 populations in cross II

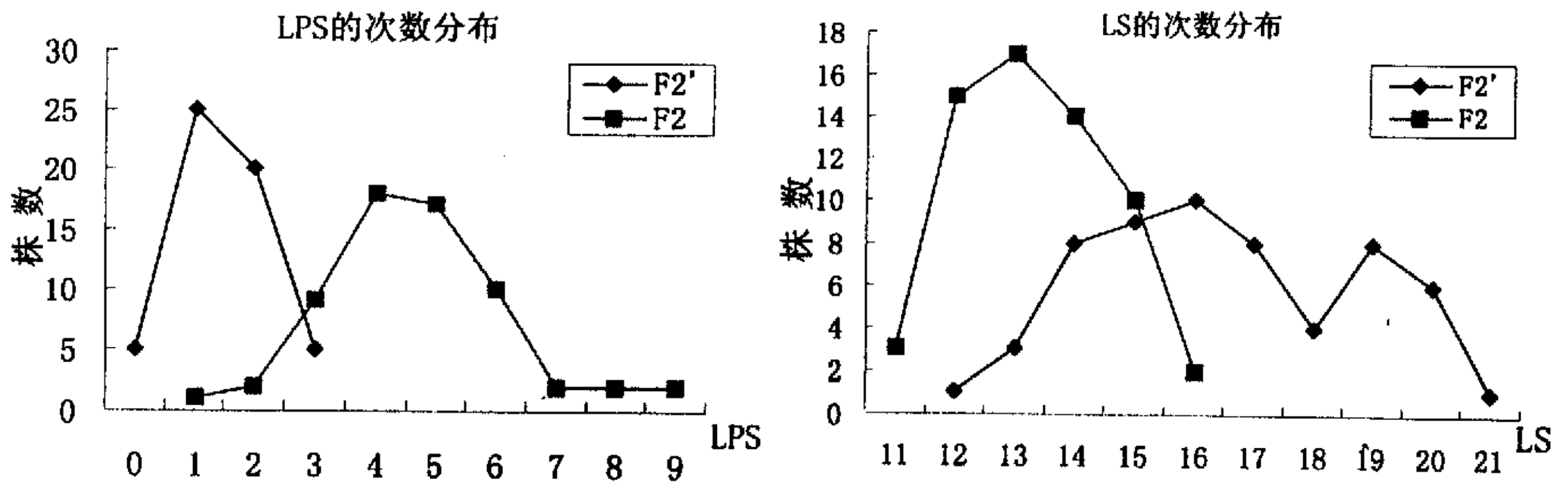


图 4-2c 组合 III 中 F₂ 群体 LPS 和 LS 的次数分布

Fig.4-2c Frequency distribution of LPS and LS in F₂ populations in cross III

2.1.3 回交世代花器性状的表现

各组合回交世代正反交 BC₁ 和 BC₂ 的花柱和柱头外露长度的均值和标准误列于表 4-3, 差异显著性测验的 t 值列于表 4-4。可以看出, 在各组合中, 当以长花柱突变体材料 (P₁) 作轮回亲本时, 后代的柱头外露长度均显著大于以平花柱材料 (P₂) 作轮回亲本时的, 而花柱长度显著小于以 P₂ 作轮回亲本的。在轮回亲本相同时, 即均以 P₁ 或 P₂ 作轮回亲本, 正交后代的柱头外露长度均极显著大于反交, 花柱长度除组合 I 中的 BC₂ 和 BC₂' 差异不显著外, 其它均极显著小于反交。这表明, 长/平//长较之长/平//平, 长/平//长较之平/长//长回交后代柱头外露长度都偏大, 花柱长度都偏小。也就是说, 以长花柱突变体材料作母本, 再以长花柱材料作回交亲本, 可以提高对柱头外露性状的选择效果, 但花柱长度趋向减小。

2.2 长花柱性状的遗传力和基因效应

2.2.1 长花柱性状的遗传力

红麻长花柱突变体与平花柱杂交试验各组合 6 个基本世代柱头外露长, 花柱长度 2 个性状的世代均值和世代方差列于表 4-5。据表 4-5 资料, 计算出各组合正反交的狭义遗传力 (h^2_N) 和广义遗传力 (h^2_B) 值列于表 4-6。

可见: (1) 在各组合正交系统中, LPS 的广义遗传力均为正值, 狭义遗传力除组合 I 为正值外, 其它为负值, 反交的狭义遗传力均为负值; (2) 对各组合的 LS 而言, 正交的狭义遗传力均为负值, 反交的广义遗传力均为正值; (3) 组合 I 中 LPS 正交的广义遗传力和狭义遗传力较接近, 而反交的相差较大, 表明在组合 I 的正交

系统中, LPS 性状的遗传以加性效应为主; (4) 其它组合 LPS 正反交的广义遗传力均远大于狭义遗传力, 表明在这些组合中, LPS 的遗传加性方差所占比例较小, 显性方差和上位性方差所占比例较大。同时可以看出, 各组合正反交中, LS 的遗传力表现亦如此, 说明 LS 遗传的加性效应也较小。

表 4-3 各组合回交世代 BC₁ 和 BC₂ 花器均值和标准误

Table 4-3 Mean and Standard Deviation of the floral organ of BC Generation in Four Crosses

组合 Cross		N	LPS	LS
I	BC ₁	132	3.78±2.00	13.59±1.54
	BC ₂	136	1.72±0.74	14.47±1.59
	BC ₁ '	141	2.22±1.44	14.17±1.87
	BC ₂ '	118	1.06±0.54	13.17±1.10
II	BC ₁	182	4.15±1.47	12.76±1.34
	BC ₂	143	0.78±0.52	15.25±1.14
	BC ₁ '	225	2.77±0.96	13.70±1.74
	BC ₂ '	163	0.80±0.49	15.62±1.49
III	BC ₁	143	3.91±1.51	13.54±1.51
	BC ₂	145	2.14±0.71	18.19±1.05
	BC ₁ '	201	3.66±1.57	12.52±1.37
	BC ₂ '	144	1.22±0.75	15.90±1.40
IV	BC ₁	\	\	\
	BC ₂	172	2.36±0.91	17.17±1.21
	BC ₁ '	\	\	\
	BC ₂ '	150	1.94±0.91	16.44±1.32

表 4-4 正反交 BC₁ 和 BC₂ 间的差异显著性测验

Table 4-4 Significant Difference of BC Generation

	组合 I Cross I		组合 II Cross II		组合 III Cross III		组合 IV Cross IV	
	BC ₁	BC ₂ '	BC ₁	BC ₂ '	BC ₁	BC ₂ '	BC ₁	BC ₂ '
BC ₁ '	5.77**	3.88**	23.05**	6.96**	12.71**	1.48	\	\
	2.31**	1.42	9.50**	4.44**	21.84**	6.26**	\	\
BC ₂	3.35**	3.30**	0.22	14.88**	10.67**	17.27**	2.51*	\
	3.10**	2.11	1.38	8.94**	8.72**	16.56**	1.93	\

注: 表中上方数据为 LPS 的 t 值, 下方为 LS 的 t 值。

Note: The above data indicate t value of LPS and the below indicate LS in the Table.

表 4-5 各组合柱头外露和花柱长度的世代均值与世代方差

Table 4-5 Mean and Variance of LPS and LS in Four Crosses

世代 Generation	容量 No.	组合 I Cross I						组合 II Cross II						组合 III Cross III						组合 IV Cross IV					
		LPS			LS			LPS			LS			LPS			LS			LPS			LS		
		均值 Mean	方差 Variance	容量 No.	均值 Mean	方差 Variance	容量 No.	均值 Mean	方差 Variance	容量 No.	均值 Mean	方差 Variance	容量 No.	均值 Mean	方差 Variance	容量 No.	均值 Mean	方差 Variance	容量 No.	均值 Mean	方差 Variance	容量 No.	均值 Mean	方差 Variance	容量 No.
P ₁	17	8.35	1.24	15.59	1.88	20	6.3	1.17	14.95	1.73	18	7.72	0.62	14.83	1.44	19	7.32	0.67	14.32	1.78					
P ₂	19	0.53	0.49	17.05	0.83	23	0.65	0.42	17.00	2.09	21	0.57	0.36	16.91	1.39	20	0.45	0.37	16.65	1.29					
F ₁	31	4.71	1.35	16.23	3.05	40	5.18	0.76	15.15	2.23	41	4.59	1.55	14.22	1.53	39	4.18	/	14.11	/					
F ₁ '	22	1.59	0.82	17.86	1.74	28	1.00	0.52	18.36	2.09	28	1.57	0.48	18.11	3.73	34	1.26	/	18.03	/					
F ₂	92	2.98	2.39	14.95	2.32	127	3.87	2.10	13.14	1.66	61	4.80	2.26	13.31	1.55	/	/	/	/	/	/				
F ₂ '	143	2.01	0.60	17.66	3.80	244	1.01	0.70	15.73	3.70	55	1.45	0.62	16.62	5.13	82	1.79	/	16.60	/					
BC ₁	131	3.78	1.66	13.59	2.38	182	4.15	2.15	12.76	1.79	143	3.91	2.29	13.54	2.29	/	/	/	/	/	/				
BC ₁ '	136	1.72	0.55	14.77	2.54	143	0.78	0.52	15.25	4.60	145	2.14	0.51	18.19	4.22	172	2.36	0.83	17.17	4.87					
BC ₂	141	2.22	2.08	14.17	3.50	225	2.77	2.44	13.70	3.02	201	3.66	2.47	12.52	1.88	/	/	/	/	/	/				
BC ₂ '	118	1.06	0.29	13.17	1.21	163	0.80	0.58	15.62	6.2	144	1.22	0.57	15.90	5.75	150	1.94	0.83	16.44	5.39					

表 4-6 各组合正反交的广义遗传力 (h^2_B) 和狭义遗传力 (h^2_N)Table 4-6 The h^2_B and h^2_N of LPS and LS in Three crosses

遗传力	组合 I Cross I		组合 II Cross II		组合 III Cross III		组合 IV Cross IV	
Heritability	LPS	LS	LPS	LS	LPS	LS	LPS	LS
正交 $h^2_B(\%)$	53.66	5.06	62.98	-24.70	43.81	5.16	/	/
$h^2_N(\%)$	43.51	-53.45	-18.57	-89.76	-10.62	-69.03	/	/
反交 $h^2_B(\%)$	-40.42	59.28	6.07	45.95	-18.55	49.85	15.52	66.06
$h^2_N(\%)$	-60.00	31.32	-42.86	-91.89	-25.81	5.65	-86.21	-28.00

2.2.2 长花柱遗传的基因效应估计

长花柱突变体 LPS 的遗传, 由于组配亲本遗传背景不同, 有程度不同的母性效应, 而通用的数量遗传基因效应分析模式均以核遗传为基础, 因此须用正反交差异探索母性效应与核质互作。现以 Mather Jinks 根据六个世代群体均数估计六参数遗传模型的基因效应公式, 估计正反交各基因效应分量, 并列入表 4-7。

可见, 组配的各正反交之间, 其平均效应 m , 基因的加性效应 $[d]$, 显性效应 $[h]$, 以及二基因互作产生的上位性效应, 即加性 $\times$ 加性效应 $[i]$ 加性 $\times$ 显性效应显性 $\times$ 显性效应 $[j]$ 的表现有大小、正负之不同, 显著与否的区别。由 PSM 所配组合正反交平均效应 m 均为不显著正效应; 以 PSM 为母本所配组合, 其加性效应 $[d]$, 正反交均极显著, 且方向相反; 正交加性效应 $[d]$ 与显性效应 $[h]$ 方向完全相反, 而反交两者方向相同; 各组合正反交的显性效应 $[h]$ 均为负效应, 而显性 $\times$ 显性效应 $[j]$ 均为正效应, 且均不显著, 表明多数基因位点 h 为负, 具有一定的减效作用。各组合基因加性 $\times$ 加性效应 $[i]$ 有正, 也有负; 加性 $\times$ 显性效应均为负效应, 除组合 III 反交达极显著, 其它均不显著。

表 4-7 LPS 遗传的基因效应估计

Table 4-7 The Estimate of Genetic Variation on LPS

组合 Cross		m	$[d]$	$[h]$	$[i]$	$[j]$	$[l]$
I	P1/P2	4.36	3.91**	-5.87	0.08	-4.7	6.22
	P2/P1	6.92	-3.91**	-14.31	-2.48	-6.5	8.98
II	P1/P2	5.12	2.83**	-5.05	-1.64	-2.89	5.11
	P2/P1	4.36	-2.83**	-10.03	-0.88	-5.69	6.67
III	P1/P2	8.21	3.58**	-1.01	-4.06	-6.65	6.39
	P2/P1	3.23	-3.58**	-5.45	-0.92	-8.99*	3.79
IV	P2/P1	2.45	-3.44**	-1.44	-1.44	-6.03	0.25

表 4-8 各组合正反交之间基因效应差值

Table 4-8 Difference of Genetic Variation Between Cross and Reverse Cross

组 合 Cross	$1/2(m_2-m_1)$	$1/2([d]_2-[d]_1)$	$1/2([h]_2-[h]_1)$	$1/2([i]_2-[i]_1)$	$1/2([j]_2-[j]_1)$	$1/2([l]_2-[l]_1)$
I	2.56	0	-8.44	-2.56	-1.8	2.76
II	-0.76	0	-4.98	0.76	-2.8	1.56
III	-4.98	0	4.56	4.98	-2.34	-2.6

2.3 PSM 的核质互作效应

由 PSM 各组合六个世代柱头外露的表现可推测, 该性状为核质互作的结果。为了进一步了解母体胞质对 PSM 柱头外露长度基因效应各成分的影响, 根据表 4-7 数据, 按 $1/2[\text{反交数据}(2)-\text{正交数据}(1)]$ 公式, 计算各遗传成分在正反交之间的差值, 如表 4-8 示。可见, $1/2(m_2-m_1)=$ 正反交组合基因平均效应之间差值的均数即母体胞质效应, 组合 I 为正效应, 组合 II 和 III 为负效应。 $1/2([d]_2-[d]_1)$ 、 $1/2([h]_2-[h]_1)$ 、 $1/2([i]_2-[i]_1)$ 、 $1/2([j]_2-[j]_1)$ 、 $1/2([l]_2-[l]_1)$ 依次为加性、显性、加性 $\times$ 显性、显性 $\times$ 显性的正反交之间的差值均数, 表示相应成分与胞质互作效应值, 即核质互作效应。由表 4-8 知, 加性与胞质不存在互作; 在组合 I 和 II 中, 存在显性与胞质的负向互作, 在组合 III 中存在正向互作。加性 $\times$ 加性与胞质互作在组合 I 中为负、在组合 II 和 III 中为正; 加性 $\times$ 显性与胞质均为负向互作; 显性 $\times$ 显性与胞质互作在组合 I 和 II 中为正, 在组合 III 中为负。

3 讨 论

3.1 PSM 的遗传类型

本研究结果表明, 花柱和柱头外露长度在杂交 F_1 、 F_2 代及回交 BC_1 和 BC_2 代的正反交之间均存在显著或极显著差异, 回交亲本对后代性状也有显著影响。长度曲线表现为偏向其母本的分布, 但与其母本也有明显差异。因此, 认为 PSM 花柱和柱头外露长度的遗传主要受核基因与胞质互作的控制, 表现为母性效应显著的遗传方式。由于母性影响与核质互作, 控制花柱性状的核基因可能是通过控制精卵细胞的核质和胞质环境而共同起作用的。按此推测, 以 PSM 作母本和以普通材料作母本, 因核中控制长花柱性状基因的有无使得在控制柱头外露方面精卵细胞的核质和卵细胞的胞质表现不同, 致使正反交差异显著, 表现母性效应。

红麻 PSM 的遗传与棉花上已报道的长花柱性状的遗传有所不同。Kohel 和肖杰华的研究认为棉花开放花蕾性状受一对隐性基因控制, Rhyoe 认为开放花蕾性状受 2 对隐性重叠基因的控制。张正圣对棉花长花柱系的遗传分析认为, 长花柱属少量基

因控制的数量性状， F_2 和回交世代的分离比符合两对等位基因的遗传，由两对不完全显性基因控制。而红麻长花柱性状的遗传存在显著的母性效应与核质互作，可认为是遗传比较复杂的数量性状。

同时，四个 PSM 材料所配的组合，在杂交世代中花柱和柱头外露长度的分布规律均比较相似，据此可推测，在 4 个突变体中，基因发生突变的位点相同，但 4 个突变体自交系间的花柱和柱头外露长度表现差异较大，表明控制长花柱性状的基因可能为复等位基因。

3.2 PSM 的遗传力与基因效应

广义遗传力大体反应遗传变异与环境变异的作用，狭义遗传力度量加性效应的遗传作用。从遗传力的估计结果，结合正反交组合基因效应分析比较，在各组合中，LPS 正交系统的广义遗传力在 43.81-62.98% 之间，属中等遗传力，各组合表现较一致，且均远大于反交系统的。除组合 I 中正交 LPS 的广义遗传力和狭义遗传力较接近外，其它相差均较大，表明组合 I 正交系统中 LPS 的遗传加性效应较大，而其它系统中 LPS 和 LS 的遗传非加性效应较大。在六参数基因效应估计中，各组合的加性效应[d]均极显著，正反交方向相反，其它基因效应多为不显著负值。这预示着，红麻 PSM 的长花柱性状表现隐性，且易受环境影响，在杂交选育时除注意亲本选择、组配方式外，应特别注意杂交后代种植群体不能太小，要扩大分离群体，早期选择标准宜宽，多建株系，几代回交，扩大回交群体，在杂交后期世代进行选择易收到较好效果。

由于红麻长花柱突变体的发现和遗传研究在国内外尚属首次，其遗传规律的确定还需要进一步验证和深入。

参 考 文 献

- [1] 李宗道. 麻作的理论与技术. 上海, 上海科学技术出版社, 1988, 325-386
- [2] 南京农业大学主编. 田间试验和统计方法 (第二版). 北京: 农业出版社, 1991, 45-68
- [3] 龚友才, 等. 红麻品种退化原因及防止对策. 中国麻业. 2001, 23(2): 31-33
- [4] 程舟, 等. 日本的红麻研究, 加工和利用. 中国麻业. 2001, 23(3): 16-23
- [5] 陈叔酉. 红麻全杆制浆造纸. 中国麻作. 1990, 12(2): 22-26
- [6] 唐守伟. 多种用途黄麻、红麻产品开发现状及发展趋势. 中国麻作. 1993, (1): 38-40
- [7] 陈安国, 李德芳. 红麻需求分析与育种技术发展趋. 中国麻业. 2001, 23(4): 26-31
- [8] 史春霞, 等. 黄\红麻资源的优化与开发利用. 中国麻作. 2001, 23(1): 40-43
- [9] 李爱青. 红麻(*Hibiscus Cannabinus*)不同类型品种的细胞学研究. 中国麻作. 1985, 7(6): 6-10
- [10] 陈安国, 等. 红麻杂种优势利用的现状与展望. 中国麻作. 2000, 22(1): 44-45
- [11] 邓丽卿, 等. 红麻种质资源的农艺性状研究与利用. 中国麻作. 1994, 16 (4): 1-4
- [12] 杨龙, 等. 安徽省引进红麻新品种适应性分析. 中国麻业. 2001, 23 (3): 5-8
- [13] 粟建光, 邓丽卿. 木槿属植物种的形态分类学研究. 中国麻作. 1996, 18 (2): 18-20
- [14] 周瑞阳. 光周期钝感全雌性苧麻特性的初步鉴定. 湖北农学院学报. 1993, 13 (1): 25-32
- [15] 周瑞阳. 卫星搭载红麻种子 SP2 代的变异研究. 空间科学学报. 1996 增刊
- [16] 周瑞阳. 红麻雄性不育材料的发现. 中国农业科学. 2002, 35(4):
- [17] 肖杰华. 棉花雌雄异熟系选育初步研究. 中国棉花. 1991, 18 (3): 11-12
- [18] 纪家华, 等. 棉花柱头外露种质. 作物品种资源. 1992, (2): 16
- [19] 张天真. 棉花开放花蕾性状的遗传研究. 中国棉花. 1992, 19 (3): 12-14
- [20] 张正圣, 等. 陆地棉长花柱系的选育及其杂种优势利用. 中国农业科学. 1999, 32 (4): 27-33
- [21] 陈旭升, 等. 棉花杂种优势应用研究现状及发展趋势. 中国农业科技导报. 2002, 4 (3): 43-46
- [22] 谭石林, 李德芳. 红麻植株形态、性状与其倒伏关系的研究. 中国麻作. 1994, 16(1): 24-27
- [23] 傅福道, 胡兆金. 红麻“浙萧麻 1 号”不同花期的种子质量及其对出苗的影响. 中国麻作. 1994, 16(3): 24-25
- [24] 刘伟杰, 等. 红麻造纸、纺织兼用品种 917 的选育. 中国麻作. 1991, 13(2): 1-5
- [25] 彭定祥, 蔡明历. 光照时间对红麻不同熟期品种和光钝感材料发育影响研究. 中国麻作. 1998, 20(4): 9-11
- [26] 翟正文, 等. 红麻品种对光温反应的研究. 中国麻作. 1985, 7(1): 1-5

- [27] 李德芳. 红麻对光长变化钝感材料的挖掘及其利用价值. 中国麻作. 1993, 15(1): 7-9
- [28] 邓丽卿. 红麻品种的光温反应特性研究. 中国农业科学. 1987, 20 (4): 56-62
- [29] 唐锡华, 等. 在控制条件下对不同稻种日长和温度反应发育特性的研究. 植物生理学报. 1978, 4(2): 153-167
- [30] 伍晓明, 等. 白菜型无花瓣油菜突变体的花器官形态特征. 中国油料作物学报. 2001, 23 (2): 68-69
- [31] 张波, 等. 中国苧麻属植物比较形态学研究. 中国农业科学. 1998, 31 (2): 56-62
- [32] 中国农业科学院麻类研究所. 中国黄红麻品种志. 农业出版社, 1985
- [33] 李德芳, 等. 高产、抗病、适应性广的红麻新品种“中国红麻 10 号”的选育. 中国麻作. 2001, 23(1): 1-6
- [34] 陈洪福. 红麻炭疽病及其防治研究综述. 中国麻作. 1991, 13(1): 29-32
- [35] 丘荣熙, 等. 红麻受精作用和胚胎发育的研究. 中国麻作. 1991, 13(3): 1-3
- [36] 陈祥云, 李树川. 红麻花粉植株诱导的研究. 中国麻作. 1985, 7(1): 1-4
- [37] 唐守伟, 熊和平. 我国麻类生产现状和发展对策. 科技导报. 2000(3): 44-46
- [38] 中国赴泰国红麻生产与加工考察组. 泰国红麻生产与加工的考察报告. 中国麻作. 1991, 13(2): 44-47
- [39] 汤永海. 我国红麻种子工作的主要问题及其对策. 中国麻作. 1994, 16(3): 37-41
- [40] 韩芒雄, 等. 红麻不同植物激素喷叶试验总结. 中国麻作. 1993, 15(3): 33-37
- [41] 卢耀广. 红麻育种的成效与经验总结. 中国麻作. 1993, 15(4): 23-24
- [42] 陈廷文. 高秆隐性水稻 GR1C 株高的遗传研究. 四川农业大学学报. 1992, 10(3): 509-521
- [43] 危文亮. 甘蓝型油菜长角果变异的遗传研究. 遗传. 2000, 22 (2): 93-95
- [44] 韩祥铭, 等. 陆地棉新种质纤维品质性状的遗传分析. 作物学报. 2002, 28 (2): 45-248
- [45] 沈又佳, 等. 杂种小麦抗穗发芽性的遗传研究. 南京农业大学学报. 1996, 19(2): 1-5
- [46] 吴吉祥, 等. 陆地棉种子性状直接效应和母体效应的遗传分析. 作物学报. 1995, 21 (6): 659-664
- [47] 张名位, 等. 色稻直链淀粉含量的遗传研究. 作物学报. 1996, 22 (4): 431-435
- [48] 杜雄明, 等. 棉花纤维相关性状的主基因—多基因混合遗传分析. 棉花学报. 1999, 11 (2): 73-78
- [49] 陈建华, 等. 植物基因工程研究成果及其在麻类作物育种上的应用前景. 中国麻作. 2000, 22(4): 1-4
- [50] 曹德菊, 等. 花粉管法将外源除草剂基因导入红麻的有效方法及参数研究. 中国麻作. 2000, 22(1): 1-5
- [51] 吴江生. 甘蓝型油菜黄籽突变体的遗传研究. 中国油料作物学报. 1998, 20(3): 5-8

- [52] 袁俊水, 等. 一个辣椒功能性不育系的花器形态及遗传研究. 遗传. 2000, 22(1): 28-30
- [53] 王家训, 等. 黄瓜黄绿叶突变性状的遗传分析. 遗传. 2000, 22(5): 313-315
- [54] 吴沿友, 等. 甘蓝型油菜抗 HYP 突变体的筛选及鉴定. 中国油料作物学报. 1998, 20(2): 10-14
- [55] 李仕贵, 等. 一个新的水稻迟熟性基因的遗传分析和分子标记定位. 遗传学报. 2000, 27(2): 133-138
- [56] 李逸平, 李万几. 大麦多节分枝天然突变体的形态及遗传分析. 中国农业科学. 1994, 27(4): 1-9
- [57] 阿布东, 张全德. 高赖氨酸玉米(Opaque-2)数量性状的遗传研究. 浙江农业大学学报. 1994, 20(6): 560-565
- [58] 莫惠栋. 谷类作物胚乳品质性状的遗传研究. 中国农业科学. 1995, 28(2): 1-7
- [59] 张海洋, 等. 棉花半配合材料的形态特征和遗传特性研究初报. 南京农业大学学报. 1994, 17(1): 6-14
- [60] 左清凡, 等. 水稻籽粒不同发育时期灌浆速率的遗传及其与环境互作的分析. 中国农业科学. 2002, 35(5): 465-470
- [61] 朱旭东, 等. 标记两用核不育水稻 M25 的花药培养及遗传分析. 中国水稻科学. 2002, 16(2): 124-128
- [62] 陈志雄, 等. 水稻耐光氧化反应特性的遗传规律. 福建农业大学学报. 2002, 31(1): 1-4
- [63] 翟虎渠, 等. 籼型杂交水稻光合性状的配合力及遗传力分析. 作物学报. 2002, 28(2): 154-160
- [64] 陈光辉, 等. 两系亚种间杂交稻籽粒充实度的遗传研究. 作物学报. 2001, 27(6): 811-815
- [65] 纪家华, 等. 标记型柱头外露种质系与陆地棉亲本间杂种优势与配合力分析. 棉花学报. 1999, 11(3): 117-122
- [66] 马国荣, 等. 大豆细胞质遗传芽黄突变体的发现. 作物学报. 1994, 20(3): 334-338
- [67] 龚红兵, 等. 水稻叶绿素 B 减少突变体的遗传分析及其相关特性. 中国农业科学. 2001, 34(6): 686-689
- [68] 朱军. 广义遗传模型与数量遗传分析新方法. 浙江农业大学学报. 1994, 20(6): 551-559
- [69] 朱军. 数量性状遗传分析的新方法及其在育种中的应用. 浙江农业大学学报. 2000, 26(1): 1-6
- [70] 任全兴, 等. 我国大豆品种生育期生态特性研究. 中国农业科学. 1987, 20(5): 23-28
- [71] 李宗道, 等. 麻类生物工程进展. 中国农业出版社, 1999

- [72] 高之仁. 数量遗传学. 四川大学出版社, 1986
- [73] 马育华. 植物育种的数量遗传学基础. 江苏科技出版社, 1982
- [74] 朱军. 遗传模型分析方法. 中国农业出版社, 1997
- [75] 浙江农业大学主编. 遗传学(第二版). 农业出版社
- [76] 潘家驹. 作物育种学总论. 农业出版社, 1994
- [77] 周明全, 章志红, 等. 植物 QTL 分析的理论研究进展. 武汉植物学研究. 2001, 19 (5): 428-436
- [78] 章元明, 盖钧镒, 等. 数量性状分离分析的精确度及其改善途径. 作物学报. 2001, 27 (6): 787-793
- [79] 莫惠栋. 数量遗传学的新发展-数量性状基因图谱的构建和应用. 中国农业科学. 1996, 29 (2): 8-16
- [80] 刑永忠, 徐才国. 作物数量性状基因研究进展. 遗传. 2001, 23 (5): 498-502
- [81] 高用明, 朱军. 植物 QTL 定位方法的研究进展. 遗传. 2000, 22 (3): 175-179
- [82] 张继益, 等. 旱麦草属种质资源的鉴定评价与特性研究. 中国农业科学. 1998, 31 (2): 63-69
- [83] Zhu Jun and B.S. weir. Analysis of cytoplasmic and maternal effects. I. A genetic model for diploid plant seeds and animals. Theor. Appl. 1994, 89: 160-166
- [84] Loisel P, B Goffinet, H Monod et al. Detecting a major gene in an F2 population . Biometrics, 1994, 50: 512-516
- [85] Charles-Edwards, D. A., R. C. Muchow and I. M. wood. Effects of sowing date on the growth and yield of Kenaf growth under irrigation in tropical Australia. III . Physiological analysis of growth. Field crop Research, 1983, 7: 103-113
- [86] Nelson C J. Genetic association between photosynthetic characteristics and yield: review of the evidence. Plant Physiol Biochem, 1998, 26: 543-554
- [87] Guilin Wang, Manjit S K, Orlando M. Genetic analyses of grain-filling rate duration in maize. Field Crops Research, 1999, 61: 211-222
- [88] Zhang M-Q, Chen R-K, Lu J-L, et al. Analysis for inheritance and combining ability of photochemical activities measured by chlorophyll fluorescence in the segregation generation of sugarcane. Field Crops Research, 2000, 65: 31-39
- [89] Rashid A, Rakow G, Downey R K. Development of yellow seeded *Brassica napus* L. through interspecific crosses. Plant breeding, 1994, 112: 127-134
- [90] Mosjidis J A, J G Waines, D M Yermanos et al. Methods for the study of cytoplasmic effects of quantitative traits. Theor Appl. Genet. 1981, 77: 195-199
- [91] Sato S et al. Identification of earliness genes derived form 15 reciprocal translation homozygotes of rice, *Oryza sativa* L. Breeding science, 1995, 45: 45-49
- [92] Ichitani K et al. Genetic analysis of the rice cultivar kasalath with special reference

- to two photoperiod sensitivity loci; E and Se-1. *Breeding Science*, 1998, 48: 51-57
- [93] Li z, Pinson S R M et al. Identification of quantitative trait loci (QTLs) for heading date and plant height in cultivated rice (*Oryza sativa* L). *Theor. Appl. Genet*, 1995, 91:374-381
- [94] Xu Z C, Zhu j. A new approach for predicting heterosis based on an additive, dominance and additive $\times$ additive model with environment interaction . *Heredity*, 1999, 82(5): 510-517
- [95] Shi C H, Xue J M, Yu Y G, et al. Analysis of genetic effects for nutrient quality traits in indica rice . *Theor Appl Genet*, 1966, 92(8): 1099-1102
- [96] Shi C H, Zhu J , Zang R C, et al. Genetic and heterosis analysis for cooking quality traits of indica rice in different environments . *Theor Appl Genet*, 1977, 95: 294-300
- [97] Yan X F, Xu S Y, Xu Y h, et al. Genetic investigation of contributions of embryo and endosperm genes to malt kolbach index, alpha-amylase activity and wort nitrogen content in barley . *Theor Appl Genet*, 1998, 96(5): 709-715
- [98] Cockerham C C, weir B S. Quadratic analysis of reciprocal crosses . *Biometrics*, 1977, 33:187-203
- [99] Yuan Y L, Zhang T Z, et al. Heterosis and gene action of boll weight and lint percentage in high quality fiber property varieties in upland cotton . *Acta Agronomica Sinica*. 2002, 28(3): 196-202
- [100] SINGH R J, T M. Klein Cytological characterization of transgenic soybean. *Theoretical and Applied Genetics*, 1998, 96(2):319-324
- [101] Zhou Ruiyang. Mutational Effects of space flight on Kenaf seeds. Oral report in: The 3rd Annual Conference of the American Kenaf Society, 24 April, 2000
- [102] Medham N J, Shipway P A, Scott R K. The effects of delayed sowing and weather on growth, development and yield of winter-oil-seed rape (*Brassica napus*). *Journal of Agricultural Science*, 1981, 96: 389-416
- [103] Atchley W R, et al. Developmental quantitative genetics, conditional epigenetic variability and growth in mice. *Genetics*, 1999, 147: 756-776
- [104] Zhu J. Analysis of conditional genetic effects and variance components in developmental genetics. *Genetics*, 1995, 141: 1633-1639
- [105] Chay p and Thurling N. Identification of genes controlling pod length in spring rapeseed, *Brassica napus* L, and their utilization for yield improvement . *Plant Breeding*. 1989, 103: 54-62

致 谢

本论文是在恩师周瑞阳教授的悉心指导下完成的，从论文的选题、实验设计、实施到写作，都凝聚了恩师的大量心血。三年来，无论是在学习上还是生活上，恩师都曾给予我热切的指导和父母般的关爱。恩师学识渊博，治学严谨，为人正直，待人诚恳。恩师的谆谆教诲和学术作风使学生获益匪浅，受用一生，能以他为师，是我终生的荣幸。籍此论文完成之际，谨向恩师表示衷心的感谢！

在论文的实施过程中，得到了华中农业大学李再云教授、王维金教授、李合生教授、徐才国教授、张献龙教授、杨书化副教授的指导和关心；同时湖北农学院农学系王文凯主任、戴绍钧教授、马来运教授、陶采成教授、余泽高教授、邢丹英教授、田志宏副教授、王晓琳副教授、李志新讲师、王谧讲师等提出了宝贵意见和建议；师姐徐俐、师兄刘恒蔚、杨杰、严寒、师妹牛英、同学孙平楠、邱永福、刘卫红、王中梅等也给予了帮助；工人施祖耀师傅在田间工作方面给予了大量支持。在此一并表示最诚挚的感谢！

所有感谢的言语都无法表达我对父母及亲人的感激之情。多年来，是父母、姐姐、姐夫们无限的关心和支持让我完成学业，他们为我付出的一切，我将铭刻于心。同时，感谢女友胡艳华三年来对我的关心和支持。感谢所有曾给我帮助的亲人和朋友！

本研究得到了国家自然科学基金的资助，谨此感谢！

赵合明

2003年5月于武汉