

童治军, 方敦煌, 陈学军, 等. 6个烟草重要产量相关性状的遗传分析[J]. 中国烟草学报, 2020, 26 (5). TONG Zhijun, FANG Dunhuang, CHEN Xuejun, et al. Genetic analysis of six important yield-related traits in tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) [J]. Acta Tabacaria Sinica, 2020, 26 (5). doi: 10.16472/j.chinatobacco.2020.146

6个烟草重要产量相关性状的遗传分析

童治军, 方敦煌, 陈学军, 曾建敏, 焦芳婵, 肖炳光

云南省烟草农业科学研究院 / 烟草行业烟草生物技术育种重点实验室 / 国家烟草基因工程研究中心, 云南昆明 650021

摘要: 【目的】探索和分析烟草重要产量相关性状的遗传规律, 为深入研究其遗传机制及烟草新品种选育过程中重要产量相关性状的选择提供依据。【方法】以烤烟 Y3 (P_1) 和 K326 (P_2) 为亲本配制杂交组合, 在 2 年 2 点 4 个环境条件下利用主基因 + 多基因混合遗传模型方法对该组合各单世代 (P_1 、 P_2 、 F_7 和 F_8) 的株高、叶数、节距、茎围、腰叶长和腰叶宽进行遗传及相关分析。【结果】(1) 在 4 个环境条件下, 株高分别与叶数、节距间呈极显著正相关, 腰叶长与腰叶宽两者间也呈极显著正相关, 而节距与叶数间则呈现极显著负相关, 且上述性状间的平均相关系数范围为 -0.687~0.832。(2) 最优遗传模型对于株高、叶数和节距 3 个性状均符合 2 对加性 - 上位性主基因 + 加性 - 上位性多基因混合遗传模型 (MX2-AI-AI), 其主基因遗传率分别为 94.304%、95.632% 和 91.532%, 多基因遗传率分别为 3.965%、0 和 5.489%; 腰叶长和腰叶宽 2 个性状均是受 2 对抑制作用主基因 + 加性多基因 (MX2-IE-A) 控制, 其主基因遗传率分别为 88.383% 和 90.166%, 多基因遗传率分别为 7.348% 和 8.807%; 茎围则由 3 对加性 - 上位性主基因 (3MG-AI) 控制, 其主基因遗传率为 72.051%。【结论】上述性状在多个环境条件下主要受主基因 + 多基因混合遗传模型控制 (除茎围外), 主基因遗传率远大于多基因遗传率, 受环境影响较小, 且以主基因遗传为主。故此, 在烟草育种过程中针对产量相关性状的定向选择宜在早期世代进行。

关键词: 烟草; 重组自交系; 产量相关性状; 主基因 + 多基因; 遗传分析

烟草 (*Nicotiana tabacum* L.) 是以收获叶片器官为目的的特殊经济作物, 在我国国民经济中占有重要的地位^[1]。作为我国烟草行业的基础, 培育具有较高产量且优质的烟草品种就成为育种研究的重要目标^[1-2]。研究表明, 烟草产量与其自身的株高、叶数、节距、茎围、叶长和叶宽等性状显著相关^[3-8], 且上述性状属于受多基因控制 and 环境影响的数量性状, 遗传较为复杂^[9-10]。故此, 对烟草产量相关性状的遗传规律进行深入研究, 就成为烟草产量育种的前提和基础。

近年来, 数量性状主基因 + 多基因遗传分离分析体系^[11-14]在许多植物育种研究上得到了广泛的应用, 并获得了能够指导作物育种实践的有意义遗传信息^[15-22]。针对烟草产量相关性状 (农艺性状) 的遗

传特性研究虽有报道, 但主要集中在杂交第二代 (F_2) 或回交一代 (BC_1) 等暂时性分离群体^[23-27], 而利用重组自交系 (RIL) 或加倍单倍体 (DH) 等永久性分离群体材料进行产量相关性状 (农艺性状) 的遗传研究却鲜有报道。此外, 在多年多点多环境条件下对烟草产量相关性状的主基因 + 多基因遗传分析尚未见报道。鉴于此, 本文以两个烤烟品种 Y3 和 K326 为亲本构建含有 271 个重组自交系 (RILs) 为研究材料, 采用主基因 + 多基因混合遗传模型方法研究 2 年 2 点 4 个环境条件下 4 个世代群体 (P_1 、 P_2 、 F_7 和 F_8) 材料中产量相关性状, 以期揭示烟草产量相关性状的遗传机制、评估单个主基因的遗传效应及其遗传率, 为烟草产量相关性状的遗传、QTL 定位及高产优质新品种选育奠定基础。

基金项目: 中国烟草总公司项目 (110201801029(JY-06), 110201901014(JY-01)); 中国烟草总公司云南省公司项目 (2018530000241005, 2020530000241007)

作者简介: 童治军 (1980—), 博士, 副研究员, 主要从事烟草分子育种, Tel: 0877-2075074, Email: tzj861@163.com

通讯作者: 肖炳光 (1971—), 博士, 研究员, 主要从事烟草育种研究, Tel: 0877-2075076, Email: xiaobg@263.net

收稿日期: 2020-05-22; **网络出版日期:** 2020-10-15

1 材料与方法

1.1 试验材料

以 Y3 为母本 (P_1) 与 K326 为父本 (P_2) 配制杂交组合, 其中, Y3 由津巴布韦引进的烤烟种质资源, 主要特性为农艺性状优良、丰产性好、品质优良; K326 是由美国引进的具有优良品质和较大种植面积的烤烟品种。2012 年在云南省烟草农业科学研究院试验基地的温室种植亲本, 杂交得到 F_1 ($P_1 \times P_2$) 籽粒。同年, 种植 F_1 , 从 F_2 世代开始采用单粒传方法, 于 2018 年和 2019 年分别构建了含有 271 份 F_7 和 F_8 重组自交系 (RILs)。

1.2 田间试验

RIL 群体分别于 2018 年和 2019 年种植于云南省玉溪市研和试验基地 (E1: 2018YH 和 E3: 2019YH) 和云南省昆明市石林试验点 (E2: 2018SL 和 E4: 2019SL), 采用完全随机区组设计, 设置 3 个重复, 每个株系种植一个小区, 每个小区 20 株, 株行距为 $0.55 \text{ m} \times 1.2 \text{ m}$, 并按当地优质烟生产技术措施进行栽培管理。农艺性状调查按照烟草行业标准 YC/T 369-2-10 进行, 其中包括株高 (自然株高)、叶片数 (自然叶片数)、节距、茎围、腰叶长和腰叶宽共计 6 个产量相关性状。每个小区随机调查 15 个单株, 且每个性状均取入选的 15 个单株平均值。

1.3 表型数据统计分析

利用 Excel2019 软件, 对 271 份烟草 RIL 群体及双亲材料在 2 年 2 点 4 个环境条件下表型数据的平均值、标准差、偏度、峰度和相关系数等指标进行统计分析。

利用章元明等最新开发的主基因 + 多基因混合遗传分析 R 软件包 SEA (<https://cran.r-project.org/web/packages/SEA/index.html>) 分析 P_1 、 P_2 和 RIL 群体 (F_7 和 F_8) 的数量性状表型值, 获得 7 类 38 个遗传模型^[13-14]的极大似然函数值 (maximum likelihood method, MLV) 和赤池信息准则 (Akaike's information criterion, AIC), 选出 AIC 值最小或接近最小的几个模型作为备选遗传模型; 然后利用均匀性检验 (U_1^2 、 U_2^2 和 U_3^2)、Smirnov 检验 (W^2) 和 Kolmogorov 检验 (D_n) 对备选遗传模型的各世代群体进行适合性检验, 根据上述检验结果选择统计量达到显著性水平个数最少的模型为该性状的最优遗传模型; 最后, 通过 SEA 软件包计算出最优遗传模型的遗传效应等一阶遗传参数、遗传方差和遗传率等二阶遗传参数, 其中 σ_p^2 、 σ_{mg}^2 和 σ_{pg}^2 分别是群体表型方差、主基因

和多基因遗传方差; h_{mg}^2 和 h_{pg}^2 分别是主基因和多基因遗传率。

2 结果与分析

2.1 产量相关性状的表型数据分析

由表 1 可知: 在 4 个环境条件下, 6 个烟草产量相关性状的表型值在双亲 (Y3 和 K326) 间均呈现出极显著差异, 其中, 株高分别是 244.59 cm 和 149.03 cm、叶数分别是 36.82 片和 26.22 片、茎围分别是 10.45 cm 和 7.16 cm、节距分别为 8.20 cm 和 4.86 cm、腰叶长分别为 74.78 cm 和 58.40 cm、腰叶宽分别是 37.75 cm 和 28.07 cm。烟草 RIL 群体的平均值依次是株高 178.06 cm, 介于双亲之间, 高于低值亲本 K326; 叶数 27.99 片, 介于双亲中间, 略高于低值亲本 K326; 茎围 8.84 cm, 介于双亲之间, 高于低值亲本 K326; 节距 4.66 cm, 基本与低值亲本 K326 相当; 腰叶长 62.67 cm, 介于双亲之间, 高于低值亲本 K326; 腰叶宽 27.71 cm, 介于双亲之间, 略高于低值亲本 K326。变异系数 (CV%) 揭示了烟草 RIL 群体的各性状之间存在较大分离 (0.43%~728.92%), 4 个环境条件下各性状平均变化极值范围: 株高为 109.85~270.62、叶数为 19.25~41.44、茎围为 5.55~11.89、节距为 2.80~6.73、腰叶长为 40.57~81.16 和腰叶宽为 15.49~41.77, 表型变异幅度大, 适合遗传分析。株高的变异系数最大, 为 728.92%, 表明株高在 RIL 群体中的形态变异上最丰富; 节距的变异系数最小, 为 0.43%, 茎围次之 (1.30%), 表明节距和茎围在 RIL 群体中形态变异极小, 即, 该两个性状在 RIL 群体中的表型一致性较高。此外, 在 4 个环境条件下, 烟草 RIL 群体产量相关性状的偏斜度系数在 -0.718 (E1, 腰叶长)~1.033 (E3, 叶数) 之间, 峰度系数在 -0.697 (E4, 茎围)~2.011 (E1, 茎围) 之间; 其中, 除 E3 环境下的叶数、E1 环境下的茎围和腰叶长 3 个性状外, 其余性状在 4 个环境下的偏斜度和峰度绝对值均介于 0~1 间, 表明该 RIL 群体的产量相关性状呈连续性的正态或近似正态分布, 符合数量性状的遗传特性。

在 4 个环境下, 对烟草 RIL 群体产量相关性状的关联性分析表明, 6 个产量相关性状中大多数是相互关联的, 且部分性状间存在极显著的相关性。由表 2 和表 3 可知: 株高分别与叶数、节距间均呈极显著的正相关, 其中, 株高与节距间的相关性系数最高, 为 0.862 (E4), 表明烟草植株的叶片数和节距随着其高度的增加而呈递增趋势。同样, 腰叶长与腰叶宽之

表 1 烟草重组自交系群体 6 个产量相关性状的表型统计

Tab. 1 Phenotype statistic values for the six yield-related traits in tobacco RIL populations

性状	亲本			重组自交系群体 (RILs)				
	均值 ± 标准差	均值 ± 标准差	显著性 (<i>P</i> 值)	范围	均值 ± 标准差	变异系数 /%	斜度	峰度
	Y3 (P ₁)	K326 (P ₂)						
株高 PH /cm								
E1	266.00±9.54	178.78±3.15**	0	87.33~275.67	198.07±39.32	859.71	0.001	0.948
E2	270.56±8.08	193.89±3.18**	0	120.03~253.33	183.29±24.65	607.56	0.283	0.185
E3	221.88±9.59	111.72±12.36**	0	117.01~275.13	186.65±23.62	557.98	0.374	0.930
E4	219.92±22.76	111.72±14.66**	0	115.02~278.33	144.22±29.84	890.44	0.714	0.069
均值 Average	244.59±12.49	149.03±8.34**	0.001	109.85~270.62	178.06±29.36	728.92	0.343	0.533
叶数 LN								
E1	37.56±2.74	28.00±5.07**	0.002	18.50~45.03	29.96±4.21	17.69	0.683	0.944
E2	36.33±1.73	25.22±0.83**	0	18.67~40.17	26.14±3.98	15.85	0.980	0.743
E3	37.16±1.63	25.92±1.15**	0	20.67~39.67	27.24±3.87	14.95	1.033	0.800
E4	36.21±2.19	25.75±1.85**	0	19.16~40.87	28.63±3.94	15.56	0.857	0.726
Average	36.82±2.07	26.22±2.23**	0.001	19.25~41.44	27.99±4.00	16.01	0.888	0.803
茎围 SG /cm								
E1	11.22±1.22	8.69±0.76**	0.004	5.08~13.17	10.18±1.14	1.29	-0.611	2.011
E2	10.89±0.60	6.91±0.15**	0.002	7.02~12.22	9.28±1.00	1.01	0.556	0.062
E3	10.09±0.47	6.34±0.64**	0.002	5.00~11.35	7.96±1.23	1.51	0.185	-0.572
E4	9.58±1.13	6.71±0.61**	0.007	5.08~10.83	7.95±1.18	1.39	0.281	-0.697
均值 Average	10.45±0.86	7.16±0.54**	0.006	5.55~11.89	8.84±1.14	1.30	0.103	0.201
节距 IL /cm								
E1	8.19±0.69	5.24±0.42**	0.001	3.60~7.55	5.16±0.67	0.45	0.161	0.354
E2	11.03±0.43	6.84±0.53**	0	2.67~7.17	4.86±0.72	0.52	0.327	0.394
E3	6.07±0.25	3.68±0.47**	0	2.24~6.15	4.31±0.62	0.39	0.242	0.237
E4	7.51±0.34	3.68±0.53**	0	2.67~6.05	4.30±0.59	0.35	0.276	0.159
均值 Average	8.20±0.43	4.86±0.49**	0	2.80~6.73	4.66±0.65	0.43	0.252	0.286
腰叶长 LL /cm								
E1	78.61±5.99	62.61±4.71**	0	40.33~86.5	69.08±6.54	42.81	-0.718	1.991
E2	82.94±3.09	65.91±1.79**	0	48.62~92.33	68.79±6.64	44.10	0.157	0.219
E3	73.92±2.63	52.18±4.04**	0	35.89~73.15	56.32±5.79	33.59	-0.150	0.267
E4	63.65±5.77	52.88±5.54**	0.002	37.43~72.65	56.47±5.59	31.25	-0.075	0.596
均值 Average	74.78±4.37	58.40±4.02**	0.003	40.57~81.16	62.67±6.14	37.94	-0.197	0.768
腰叶宽 WL /cm								
E1	36.67±6.09	28.64±4.26**	0.001	13.83~45.36	30.71±5.08	25.83	-0.187	0.397
E2	45.28±1.56	34.91±2.07**	0	21.61~45.27	31.87±4.06	16.48	0.099	0.124
E3	34.29±1.65	25.51±2.44**	0	13.05~38.85	24.05±3.44	11.83	-0.081	0.67
E4	34.75±3.39	23.21±3.65**	0	13.46~37.58	24.21±3.27	10.72	-0.119	0.288
均值 Average	37.75±3.17	28.07±3.11**	0	15.49~41.77	27.71±3.96	16.22	-0.072	0.369

注: * 和 ** 分别表示 0.05 和 0.01 水平上的显著性差异。PH: Plant height (cm); LN: Leaves Number; SG: Stem Girth (cm); IL: Interval Length (cm); LL: Length of the waist leaves (cm); WL: Width of the waist leaves (cm).

间也呈正向的极显著相关性，表明该 RIL 群体内各株系的叶片形态（叶长与叶宽的比）是高度整齐一致的。而叶数与节距间却呈现极显著的负相关，表明在株高一定的前提下，叶数随节距的增加而减少。此外，由

上述性状间呈现出显著或极显著相关性可知，此 6 个性状能够较好的解释烟草产量性状并可以作为判断烟草产量的间接指标。

表 2 产量相关性状的皮尔森相关性
Tab. 2 Pearson correlation co-efficient of the six yield-related traits

性状 Traits	株高 PH	叶数 LN	茎围 SG	节距 IL	腰叶长 LL	腰叶宽 LW
株高 PH	1	0.706**	0.279*	0.817**	0.103	0.006
叶数 LN	0.739**	1	0.233*	-0.683**	0.031	0.016
茎围 SG	0.302**	0.270*	1	0.002	0.053	0.011
节距 IL	0.823**	-0.684**	-0.042	1	0.035	0.058
腰叶长 LL	0.081	0.008	0.049	0.103	1	0.742**
腰叶宽 LW	0.016	0.007	0.036	0.115	0.730**	1

注：上、下三角分别为 2018YH（E1）和 2018SL（E2）性状间的皮尔森相关系数，* 和 ** 分别表示 0.05 和 0.01 水平上的显著性差异。

表 3 产量相关性状的皮尔森相关性
Tab. 3 Pearson correlation co-efficient of the six yield-related traits

性状 Traits	株高 PH	叶数 LN	茎围 SG	节距 IL	腰叶长 LL	腰叶宽 LW
株高 PH	1	0.787**	0.254*	0.826**	0.036	0.034
叶数 LN	0.745**	1	0.309**	-0.703**	0.015	0.012
茎围 SG	0.290*	0.261*	1	0.007	0.063	0.025
节距 IL	0.862**	-0.676**	0.028	1	0.028	0.089
腰叶长 LL	0.092	0.031	0.018	0.029	1	0.789**
腰叶宽 LW	0.039	0.029	0.047	0.027	0.778**	1

注：上、下三角分别为 2019YH（E3）和 2019SL（E4）性状间的皮尔森相关系数，* 和 ** 分别表示 0.05 和 0.01 水平上的显著性差异。

2.2 遗传模型的选择

对 4 个环境下 P₁、P₂、F₇ 和 F₈ 世代的株高、叶数、茎围、节距、腰叶长和腰叶宽等 6 个性状分别进行主基因 + 多基因混合遗传模型分析，获得 7 类 38 个遗传模型的 MLV 值和 AIC 值。根据 AIC 值最小原则进行模型初选，选取各性状在每一环境下 AIC 值最小的三组遗传模型作为候选模型（表 4）。通过比较 AIC 值，株高性状在 4 个环境下的 3 个最小 AIC 值为 E2 环境下的 2397.810、2407.379 和 2409.387，其对应的模型 MX2-AI-AI、PG-AI 和 4MG-AI 可以作为候选最适合模型。同理，叶数的 3 个候选最适合模型为 E2 环境下的 MX2-AI-AI、MX2-CE-A 和 2MG-AE；节距的候选最适合模型为 E3 环境下的 MX2-AI-AI、PG-AI 和 MX2-IE-A；茎围的候选最适合模型为 E2 环境下的 3MG-AI、MX3-AI-A 和 PG-AI；腰叶长的候选最适合模型为 E2 环境下的 MX2-IE-A、PG-AI

和 MX2-AI-AI；腰叶宽的最适合模型为 E3 环境下的 MX2-IE-A、MX2-AE-A 和 PG-AI。

2.3 候选模型的适合性检测

对表 4 中各性状在 4 个环境下的候选模型进行一组 (U^2_1 、 U^2_2 、 U_{23} 、 W^2 和 D_n) 适合性检验，选择 AIC 值最小或相对小且统计量达到显著性水平 ($P < 0.05$) 个数较少的模型作为终选的最优遗传模型。由表 5 可知：4 个环境条件下，株高的候选模型中 MX2-AI-AI（E2）符合 AIC 值最低且达到显著水平统计量最少的要求，故此，E2 环境下的模型 MX2-AI-AI 是株高的最优遗传模型。同理，叶数和节距的最优遗传模型也是 E2 环境下的 MX2-AI-AI 模型，即，株高、叶数和节距 3 个性状均符合 2 对加性 - 上位性主基因 + 加性 - 上位性多基因的混合遗传模型；茎围的最优遗传模型为 E3 环境下的 3MG-AI，即，受 3 对加性 - 上位性主基因遗传模型控制；腰叶长（E2）

和腰叶宽 (E3) 的最优遗传模型均为 MX2-IE-A, 即, 由 2 对抑制作用主基因 + 加性多基因混合遗传模型控制。此外, 由株高分别与叶数、节距间呈极显著的正相关, 而叶数与节距间则呈极显著的负相关, 表明上述三个性状间存在极强的相关性, 也进一步证实了该

三个性状在 4 个环境下的最优遗传模型均为 MX2-AI-AI 的合理性。同理, 因该 RIL 群体中各植株叶形 (腰叶长 / 腰叶宽) 的高度一致性, 也表明该腰叶长和腰叶宽 2 个性状具有相同的最优遗传模型 (MX2-IE-A) 的合理性。

表 4 烟草重组自交系 (RILs) 群体各遗传模型最低或接近最低 AIC 值和极大似然函数 MLV 值

Tab. 4 Akaike information criterion (AIC) and the Maximum likelihood values (MLV) of the genetic models for tobacco RIL populations

性状	2018YH (E1)			2018SL (E2)			2019YH (E3)			2019SL (E4)		
	模型	MLV 值	AIC 值	模型	MLV 值	AIC 值	模型	MLV 值	AIC 值	模型	MLV 值	AIC 值
株高 /cm PH /cm	MX2-AI-AI	-1320.944	2651.890	MX2-AI-AI	-1187.904	2397.810	MX2-AI-AI	-1241.519	2493.040	MX2-AI-AI	-1484.505	2981.01
	PG-AI	-1321.194	2652.387	PG-AI	-1198.689	2407.379	4MG-AI	-1241.524	2495.049	PG-AI	-1485.854	2981.707
	4MG-AI	-1315.694	2653.388	4MG-AI	-1198.693	2409.387	PG-AI	-1237.129	2496.259	4MG-AI	-1485.854	2981.707
叶数 LN	MX2-AI-AI	-791.3693	1588.74	MX2-AI-AI	-693.248	1408.500	MX2-AI-AI	-707.1255	1436.25	MX2-AI-AI	-845.7258	1699.45
	MX2-CE-A	-791.2948	1590.59	MX2-AI-A	-700.0472	1412.094	4MG-AI	-710.0418	1438.084	2MG-AE	-845.7257	1701.451
	2MG-AE	-791.3415	1590.683	4MG-AI	-700.0472	1414.094	MX2-AI-A	-717.2198	1446.44	MX2-AI-A	-846.8923	1701.785
节距 /cm IL /cm	MX2-AI-AI	-295.7583	601.517	MX2-AI-AI	-281.458	572.916	MX2-AI-AI	-246.613	499.226	MX2-AI-AI	-317.8081	641.616
	PG-AI	-295.7769	601.5537	MX3-AI-AI	-279.1184	574.2368	3MG-CEA	-247.5467	503.0934	PG-AI	-317.6498	643.2997
	MX2-IE-A	-297.6627	603.3253	4MG-AI	-281.4635	574.927	4MG-AI	-247.07985	505.0934	2MG-AE	-318.7583	643.5166
茎围 /cm SG /cm	3MG-AI	-450.2507	918.502	3MG-AI	-357.4279	724.856	3MG-AI	-426.7868	861.574	3MG-AI	-604.5744	1215.15
	MX3-AI-A	-450.1902	922.3804	MX2-IE-A	-355.659	727.318	MX2-AE-A	-426.5166	865.0333	MX2-AI-AI	-602.6432	1215.286
	PG-AI	-457.6147	923.2293	MX2-AI-AI	-360.6334	731.2669	MX2-AI-AI	-426.5907	865.1813	MX2-IE-A	-602.6432	1215.286
腰叶长 /cm LL /cm	MX2-IE-A	-965.9838	1949.97	MX2-IE-A	-857.9363	1725.870	PG-AI	-860.1848	1730.37	MX2-IE-A	-1259.558	2529.12
	PG-AI	-965.0161	1952.032	PG-AI	-858.0923	1726.185	MX1-A-AI	-860.1894	1732.379	MX2-AE-A	-1260.233	2530.466
	MX2-AI-A	-971.4036	1952.807	MX2-AE-A	-857.9231	1727.846	MX2-IE-A	-861.3116	1732.623	PG-AI	-1261.516	2531.033
腰叶宽 /cm WL /cm	MX2-IE-A	-910.0459	1830.09	MX2-IE-A	-741.9038	1493.81	MX2-IE-A	-717.7176	1445.44	MX2-IE-A	-1052.971	2115.94
	MX2-AE-A	-910.0524	1832.105	PG-AI	-742.0508	1494.102	MX2-AI-AI	-717.7236	1447.447	PG-AI	-1052.972	2117.943
	PG-AI	-912.0937	1834.187	MX2-AE-A	-743.0754	1494.151	PG-AI	-719.412	1448.824	MX2-AI-AI	-1052.972	2121.943

注: MG: 主基因模型; PG: 多基因遗传模型; MX: 主基因 + 多基因混合模型; A: 加性效应; I: 互作; E: 相等; AI: 加性上位性效应; AE: 累加作用; CE: 互补作用; IE: 抑制作用。例如: 模型 MX2-AI-AI, 表示 2 对加性 - 上位性主基因 + 加性 - 上位性多基因混合遗传模型; 模型 4MG-AI 则表示 4 对加性 - 上位性主基因遗传模型。每一性状均显示三个备选模型的 AIC 值 (具有最低的三个 AIC 值), 其中, 下划线粗体表示入选最优模型。

2.4 最优模型的遗传参数估计

由 4 个环境下最终入选的 6 个烟草重要产量相关性状最优遗传模型估算的一阶遗传参数和二阶遗传参数 (表 6) 可知, 控制株高的第 1 对主基因加性效应值 (da) 为 11.67、第 2 对主基因加性效应值 (db) 为 9.597、第 1 对主基因加性 × 第 2 对主基因加性上位性互作效应值 (iab) 是 16.888, 2 对主基因的加性效应 (da 和 db) 及上位性互作效应 (iab) 均为正值表明起增效作用; 加性效应值 (da+db) 大于上位性互作效应值 (iab), 但二者相差不大, 表明主基因

中加性效应与加性 × 加性上位性互作效应均占重要地位, 但以加性效应为主。从二阶遗传参数结果可知, 主基因遗传率为 94.304%, 多基因遗传率为 3.965%, 主基因遗传率远大于多基因遗传率, 表明株高性状主要受 2 对主基因控制; 而主基因 + 多基因共同决定了株高表型变异的 98.269%, 环境因素仅占表型变异的 1.731%, 说明株高性状主要受遗传因素控制, 环境因素对株高性状的影响可以忽略不计。

控制叶数性状的 2 对主基因加性效应值及 2 对主基因间的加性上位性互作效应值三者相同, 均为

表 5 烟草重组自交系群体最佳候选模型适合性检验
Tab.5 Fitness tests of selected optimal genetic models in tobacco RIL population

性状 Traits	模型 Model	世代 Generation	统计 Statistics									
			U_1^2	$P(U_1^2)$	U_2^2	$P(U_2^2)$	U_3^2	$P(U_3^2)$	${}_nW^2$	$P({}_nW^2)$	D_n	$P(D_n)$
株高 /cm PH /cm	MX2-AI-AI	P ₁	0	0.999	0.253	0.615	4.027*	0.045	0.144	0.412	0.293	0.350
		P ₂	0.019	0.889	0.093	0.761	3.088	0.079	0.113	0.532	0.276	0.422
		RIL	0	0.988	0	0.985	0	0.984	0.018	0.999	0.027	0.991
叶数 LN	MX2-AI-AI	P ₁	0.228	0.633	0.278	0.598	0.068	0.796	0.185	0.299	0.378	0.116
		P ₂	0	0.986	0.311	0.577	4.677*	0.031	0.279	0.162	0.338	0.202
		RIL	0	0.998	0.001	0.983	0.006	0.939	0.030	0.978	0.036	0.900
节距 /cm IL /cm	MX2-AI-AI	P ₁	1.538	0.215	2.159	0.142	1.155	0.283	0.248	0.197	0.385	0.142
		P ₂	0.345	0.557	0.189	0.664	0.285	0.596	0.096	0.615	0.302	0.380
		RIL	0.012	0.914	0.042	0.839	0.157	0.692	0.072	0.745	0.046	0.641
茎围 /cm SG /cm	3MG-AI	P ₁	1.326	0.249	1.420	0.234	0.094	0.759	0.384	0.083	0.492*	0.016
		P ₂	1.510	0.219	0.947	0.330	0.751	0.386	0.501*	0.040	0.532**	0.007
		RIL	0.057	0.811	0.119	0.730	0.206	0.650	0.067	0.777	0.057	0.393
腰叶长 /cm LL /cm	MX2-IE-A	P ₁	0.023	0.881	0.017	0.898	0.005	0.945	0.022	0.995	0.133	0.990
		P ₂	0.002	0.965	0.003	0.960	0.001	0.975	0.053	0.860	0.180	0.886
		RIL	0.015	0.903	0.019	0.892	0.005	0.943	0.020	0.997	0.024	0.999
腰叶宽 /cm WL /cm	MX2-IE-A	P ₁	0.013	0.908	0.066	0.797	0.343	0.558	0.043	0.918	0.184	0.907
		P ₂	0.005	0.943	0.006	0.940	0.001	0.981	0.037	0.946	0.168	0.951
		RIL	0.059	0.809	0.006	0.936	0.381	0.537	0.064	0.794	0.050	0.525

注： U_1^2 、 U_2^2 、 U_3^2 为均匀性检验统计量； ${}_nW^2$ 为 Smirnov 检验统计量； D_n 为 Kolmogorov 检验统计量； P 为 U_1^2 、 U_2^2 、 U_3^2 、 ${}_nW^2$ 、 D_n 检测统计量相应的概率，* 和 ** 表示在 $P < 0.05$ 和 $P < 0.01$ 水平上呈显著和极显著。P₁、P₂ 和 RIL 分别代表亲本 K326、Y3 和重组自交系。

表 6 烟草重组自交系群体 6 个产量相关性状的最好模型的一阶和二阶遗传参数
Tab. 6 Estimates of 1st and 2nd order genetic parameter of six yield-related traits for tobacco RIL population

性状 Trait	模型 Model	一阶遗传参数 1 st order genetic parameter											二阶遗传参数 2 nd order genetic parameter /%					
		m(m1)	m2	m3	d(da)	db	dc	iab(i*)	iac	ibc	iabc	[d]	σ_e^2	σ_p^2	σ_{mg}^2	$h_{mg}^2/\%$	σ_{pg}^2	$h_{pg}^2/\%$
PH /cm	MX2-AI-AI	245.934	202.3	183.511	11.67	9.597	—	16.888	—	—	—	—	10.116	33.277	550.895	94.304	23.161	3.965
LN	MX2-AI-AI	30.779	27.078	26.352	1.855	1.855	—	1.855	—	—	—	—	0.391	0.391	8.541	95.632	0	0
IL /cm	MX2-AI-AI	4.408	3.905	4.317	0.222	0.219	—	0.218	—	—	—	—	0.006	0.016	0.175	91.532	0.011	5.489
SG /cm	3MG-AI	7.984	—	—	0.902	0.249	0.416	0.267	0.164	0.262	-0.255	—	0.221	0.221	0.568	72.051	—	—
LL /cm	MX2-IE-A	69.91	—	—	—	—	—	2.272	—	—	—	1.906	2.134	5.806	44.169	88.383	3.672	7.348
WL /cm	MX2-IE-A	25.034	—	—	—	—	—	1.896	—	—	—	2.202	0.102	0.975	8.939	90.166	0.873	8.807

注：m：世代群体均值；m1：亲本P₁的均值；m2：亲本P₂的均值；m3：RIL群体的均值；d：主基因加性效应值；da：第1对主基因的加性效应值；db：第2对主基因的加性效应值；dc：第3对主基因的加性效应值；i：加性 × 加性上位性（互作）效应值；iab(i*)：第一主基因加性 × 第二主基因加性上位性互作效应值；iac：第一主基因加性 × 第三主基因加性上位性互作效应值；ibc：第二主基因加性 × 第三主基因加性上位性互作效应值；iabc：第一主基因加性 × 第二主基因加性 × 第三主基因加性上位性互作效应值；[d]：多基因加性效应。 σ_e^2 ：环境方差（误差方差）； σ_p^2 ：表型方差（群体方差）； σ_{mg}^2 ：主基因遗传方差； σ_{pg}^2 ：多基因遗传方差； $h_{mg}^2(\%)$ ：主基因遗传率； $h_{pg}^2(\%)$ ：多基因遗传率；表格中“—”表示空缺。

1.855, 表明主基因中的加性效应与加性上位性互作效应均起增效作用, 且加性效应占主导地位。主基因遗传率与多基因遗传率分别为 95.632% 和 0, 表明叶数性状主要受主基因作用。此外, 遗传因素(主基因+多基因)决定了 95.632% 的表型变异, 剩余 4.368% 是由环境因素决定的。

控制节距性状的 2 对主基因加性效应值及 2 对主基因间的加性上位性互作效应值分别为 0.222、0.219 和 0.218, 三者均为正值且效应值相近, 表明上述效应均起增效作用, 且以加性效应为主导。主基因遗传率与多基因遗传率分别为 91.532% 和 5.489%, 且主基因遗传率远大于多基因遗传率, 表明节距性状主要受遗传因素中的主基因控制, 受环境因素影响的表型变异仅占约 2.979%。

控制茎围性状的 3 对主基因加性效应分别为 0.902、0.249 和 0.416, 主基因的加性效应值均为正值, 且第一对主基因的加性效应值最大, 第三对次之, 说明主基因的加性效应中以第 1 对主基因为主; 第 1 对主基因加性 $\times$ 第 2 对主基因加性上位性互作效应值 (iab)、第 1 对主基因加性 $\times$ 第 3 对主基因加性上位性互作效应值 (iac)、第 2 对主基因加性 $\times$ 第 3 对主基因加性上位性互作效应值 (ibc) 及第 1 对主基因加性 $\times$ 第 2 对主基因加性上位性互作效应值 $\times$ 第 3 对主基因加性上位性互作效应值 (iabc) 分别为 0.267、0.164、0.262 和 -0.255, 其中, 两两主基因间的加性上位性互作效应值为正, 表现正向的遗传效应, 而三者间的加性上位性互作效应则为负值, 表现为负向的遗传效应。总体上, 控制茎围性状的 3 对主基因加性效应作用明显, 而互作效应累加起来时主基因表现较弱, 故此仍以加性效应为主。主基因遗传率为 72.051%, 而决定该性状表型变异的环境因素约占 27.949%, 即, 除遗传因素外, 环境条件对茎围性状的影响较大。

控制腰叶长的 2 对主基因加性上位性互作效应值为 2.272, 多基因加性效应值 ([d]) 为 1.906, 均表现为正向遗传效应。主基因遗传率为 88.383%, 多基因遗传率为 7.348%, 表明该 RIL 群体中控制腰叶长性状以主基因为主导, 多基因具有较明显的累加正效应。

控制腰叶宽的 2 对主基因加性上位性互作效应值为 1.896, 多基因加性效应值为 2.202, 均表现为正向遗传效应。主基因遗传率和多基因遗传率分别为 90.166% 和 8.807%, 表明控制腰叶宽性状的 2 对主基因+多基因具有明显的互补作用, 且以多基因的加

性效应为主, 表现为加性效应的多基因混合模型。

3 讨论

研究表明, 烟草产量^[3-10、23-27]、品质^[28-32]及部分抗病^[33-37]重要性状属于易受环境影响的复杂数量性状, 故此, 针对此类性状进行研究时, 应采用株系间表型变异较大而株系内表型变异较小或性状整齐一致且能尽量降低环境影响的永久性群体(如 DH 群体和 RIL 群体等)。本研究用于构建烟草重组自交系群体的两个亲本各性状间具有极显著的差异, 且互补性较强, 利于 RIL 的构建及理想表型株系的筛选。此外, 本研究所涉及的 6 个烟草重要产量相关性状在 RIL 群体中变异幅度较大, 且呈连续性的正态或近似正态分布, 符合受多基因控制数量性状的典型特征。在烟草株高性状的遗传分析研究中, 王日新等^[23]基于双亲、 F_1 及 F_2 世代构成的分离群体并利用植物数量性状主基因+多基因混合遗传模型分析法, 获得烟草株高性状的遗传符合 2 对加性-显性-上位性主基因+加性-显性-上位性多基因混合遗传模型(MX2-ADI-ADI), 即, 烟草株高性状受 2 对主基因+多基因混合遗传模型控制, 主基因遗传率高达 88.55%, 且存在较明显的主基因加性效应和显性效应。此与张兴伟等^[26]基于 6 个单世代(P_1 、 P_2 、 F_1 、 F_2 、 BC_1P_1 和 BC_1P_2) 对烟草株高性状的遗传分析结果完全相吻合。与之相似, 李海洋等^[27]基于烟草重组自交系群体(RILs; F_6) 对株高性状的遗传分析结果表明, 该性状也受 2 对主基因+多基因控制, 主基因也是起主导作用(60.61%) 但作用方式为抑制作用。本研究中, 株高也同样是受 2 对主基因+多基因混合模型(MX2-AI-AI) 控制, 其中主基因起主导作用(遗传率为 94.304%), 同时受到主基因正向的加性效应和加性 $\times$ 加性上位性效应的共同影响, 该结果与上述已报道的结果基本一致^[23-27]。针对叶数性状, 张兴伟等^[25]的研究揭示, 叶数遗传受 2 对主基因+多基因混合遗传模型控制, 主基因起重要作用同时受加性效应和显性 $\times$ 显性上位性效应影响, 该结果与本研究获得的结果相似。针对节距、叶长、叶宽和茎围 4 个性状, 张兴伟等^[25]的研究结果表明, 前 3 个性状均受加性-显性-上位性多基因(PG-ADI) 控制, 其多基因遗传率分别为 75.08%、60.75% 和 62.14%; 茎围性状则受 1 对完全显性主基因+加性-显性多基因(MX1-ED-AD) 控制, 其遗传以多基因为主。上述结果与本研究的结果恰好相反, 即, 在本研究中, 节距、腰叶长、腰叶宽均符合 2 对主基因+多基因混合遗传模型控制, 且主基因

起主导作用;茎围性状受3对加性-上位性主基因控制(3MG-AI)。导致上述研究结果不同的因素可能为:1)本研究使用的群体材料是高世代重组自交系(RILs F₇和F₈),这与F₂、BC₁F₁等暂时性分离世代群体不同,没有显性及其相互作用的效应,只有一些可以固定的效应值,如加性效应及加性×加性上位性效应值。2)与F₂、BC₁F₁等暂时性分离世代材料相比较,RIL可以作为永久性群体使用,并可设置多年多点试验,尤其是针对那些易受环境条件影响或微效多基因起作用的复杂数量性状,因此,可能比暂时性分离世代更能减少环境影响,进而获得较准确的参数估值。

栽培烟草的各个植物学(农艺)性状均对其产量产生直接或间接的影响,这不仅是因为环境效应的影响,更重要的是构成烟草产量各性状的综合表现既存在复杂的相关性又受遗传控制。因此,在针对烟草复杂数量性状进行育种改良时,需明确性状之间的相关性,正确处理不同性状间的相关关系,以实现提高相关性状对目标性状的选择效率^[5-6]。White等^[3]和Lalitha等^[4]的研究结果表明,烟草产量与叶片数、株高、叶宽有较高的正相关;牛佩兰等^[5]、肖炳光等^[6]及巫升鑫等^[7]的研究结果也证实了烟草产量与株高、茎围、叶片数和最大叶叶长相关;朱惠琴等^[8]利用永久性分离群体(DH群体)对烤烟6个农艺性状的研究表明,株高与节距、叶数间呈显著正相关,叶长与叶宽间也呈显著正相关;同样,李海洋等^[27]利用较高世代的烟草RIL群体对株高、叶片数、最大叶叶长、最大叶叶重和最大叶叶宽等性状间的相关性分析表明,各性状之间均呈现出显著正相关;童治军等^[9-10]的研究也进一步证实了烟草产量分别与株高、叶数、节距、茎围、叶长和叶宽等农艺性状呈显著的相关性。因此,在烟草育种中,可以充分运用性状间的相关性,实现对目标性状的间接选择。本研究结果表明:烟草RIL群体的6个重要产量相关性状之间呈现出显著或极显著的相关性,尤其是株高与叶数、节距之间,腰叶长与腰叶宽之间在4个环境下均呈现极显著的正相关;而叶数与节距间则在4个环境下均呈现极显著的负相关,该结果与上述研究观点相似。所不同之处为本研究是在多环境下进行的,得出的结果更具有代表性和可靠性。此外,本研究中的节距和茎围两性状是株高的重要组成部分,可作为间接指标来选育优良株型烟草,再结合叶数、叶长及叶宽则可获得既具有高产潜力又具有优良株型的烟草新品种,这对获得以高产为目标的烟草株型育种具有重要意义。

4 结论

本研究采用主基因+多基因分析方法,在2年2点4个环境条件下获得适合6个烟草重要产量相关性状的最优遗传模型。株高、叶数和节距均符合MX2-AI-AI模型,由2对加性-上位性主基因+加性-上位性多基因混合遗传模型控制;腰叶长和腰叶宽均符合MX2-IE-A模型,由2对抑制作用主基因+加性多基因混合遗传模型控制;茎围则符合3MG-AI模型,由3对加性-上位性主基因控制。株高、叶数、节距、茎围、腰叶长和腰叶宽等6个性状可以作为判断烟草产量及株型的间接指标,这些性状在多个环境下的遗传均由主基因控制,其主基因遗传率分别为94.304%、95.632%、91.532%、72.051%、88.383%和90.166%。这些高遗传率主基因的存在将在优良高产烟草品系培育过程中,进一步为筛选与目标性状紧密连锁标记、QTL定位及分子标记辅助选择提供理论依据。

参考文献

- [1] 王元英,周健.中美主要烟草品种亲源分析与烟草育种[J].中国烟草学报,1995,3(2):11-22.
WANG Yuanjin, ZHOU Jian. Parentage analysis of major tobacco varieties and tobacco breeding in America and China [J]. Acta Tabacaria Sinica, 1995, 3(2): 11-22.
- [2] 常爱霞,贾兴华,冯全福,等.我国主要烤烟品种的亲源系谱分析及育种工作建议[J].中国烟草科学,2013,34(1):1-6.
CHANG Aixia, JIA Xinghua, FENG Quanfu, et al. Parentage analysis of Chinese Flue-cured tobacco varieties and breeding suggestion [J]. Chinese Tobacco Science, 2013, 34(1): 1-6.
- [3] White F H, Pandeya R S, Dirks V A. Correlation studies among and between agronomic, chemical, physical and smoke characteristics in flue-cured tobacco (*Nicotiana Tabacum* L.) [J]. Canadian Journal of Plant Science, 1979(59): 111-120.
- [4] Lalitha D D, Lakshmi Narayana R, Atluri J B. Genetic variability and correlation studies on seed and other quantitative characters in *Nicotiana tabacum* L. [J]. Tobacco research, 2002, 28(2): 90-96.
- [5] 牛佩兰,刘洪祥,刘伟.烤烟几个主要数量性状相关遗传力的初步研究[J].中国烟草科学,1984,4:4-5.
NIU Peilan, LIU Hongxiang, LIU Wei. Preliminary study on the related heritability of several main quantitative characters of flue-cured tobacco [J]. Chinese Tobacco Science, 1984, 4: 4-5.
- [6] 肖炳光,朱军,卢秀萍,等.烤烟主要农艺性状的遗传与相关分析[J].遗传,2006,28(3):317-323.
XIAO Bingguang, ZHU Jun, LU Xiuping, et al. Genetic and correlation analysis for agronomic traits in flue-cured tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) [J]. Hereditas, 2006, 28(3): 317-323.
- [7] 巫升鑫,潘建菁,陈顺辉,等.烤烟若干农艺性状的杂种优势及其遗传分析[J].中国烟草学报,2001,7(4):17-22.
WU Shengxin, PAN Jianqin, CHEN Shunhui, et al. The analysis of heterosis and inheritance of some agronomic characters of flue-cured tobacco [J]. Acta Tabacaria Sinica, 2001, 7(4): 17-22.
- [8] 朱惠琴,张宪银,薛庆中.烟草两个DH群体农艺性状的遗传

- 分析[J]. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 2004, 30(5): 477-481.
- ZHU Huiqin, ZHANG Xianying, XUE Qingzhong. Genetic analysis of agronomic traits of two doubled haploid populations in tobacco [J]. Journal of Zhejiang University (Agric. & Life Sci.), 2004, 30(5): 477-481.
- [9] 童治军, 焦芳婵, 吴兴富, 等. 烤烟6个农艺性状的QTL定位[J]. 作物学报, 2012, 38(8): 1407-1415.
- TONG Zhijun, JIAO Fangchan, WU Xingfu, et al. Mapping of quantitative trait loci underlying six agronomic traits in flue-cured tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) [J]. Acta Agronomica Sinica, 2012, 38(8): 1407-1415.
- [10] 童治军, 焦芳婵, 陈学军, 等. 7个烤烟产量相关性状的QTL定位分析[J]. 西北植物学报, 2018, 38(7): 1235-1243.
- TONG Zhijun, JIAO Fangchan, CHEN Xuejun, et al. Mapping of quantitative trait loci underlying seven yield-related traits in flue-cured tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) [J]. Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin., 2018, 38(7): 1235-1243.
- [11] 盖钧镒, 章元明, 王建康. 植物数量性状遗传体系[M]. 北京: 科学出版社, 2003, pp96-102.
- GAI Junyi, ZHANG Yuanming, WANG Jiankang. Genetic system of quantitative traits in plants [M]. Beijing: Science Press, 2003, pp96-102.
- [12] 王建康, 盖钧镒. 利用杂种F₂世代鉴定数量性状主基因-多基因混合遗传模型并估计其遗传效应[J]. 遗传学报, 1997, 24: 4432-4401.
- WANG Jiankang, GAI Junyi. Identification of major gene and polygene mixed inheritance model and estimation of genetic parameters of a quantitative trait from F₂ Progeny [J]. Acta Genet Sin, 1997, 24: 4432-4401.
- [13] 章元明, 盖钧镒, 王永军. 利用P₁、P₂和DH或RIL群体联合分离分析的拓展[J]. 遗传, 2001, 23: 467-470.
- ZHANG Yuanming, GAI Junyi, WANG Yongjun. An expansion of joint segregation analysis of quantitative trait for using P₁, P₂ and DH or RIL populations [J]. Hereditas, 2001, 23: 467-470.
- [14] ZHANG Y M, GAI J Y, YANG Y H. The EIM algorithm in the joint segregation analysis of quantitative traits [J]. Genet Res Camb, 2003, 81: 157-1631.
- [15] 林志强, 郑燕, 蔡英杰, 等. 水稻长穗大粒RIL群体产量、穗部和谷粒性状的遗传分析[J]. 福建农林大学学报(自然科学版), 2011, 40(5): 449-454.
- LIN Zhiqiang, ZHENG Yan, CAI Yinjie, et al. Genetic analysis on yield, panicle and grain traits in rice RIL population of long panicle and big grain [J]. Journal of Fujian Agriculture and Forestry University (Natural Science Edition), 2011, 40(5): 449-454.
- [16] 李斯深, 陈茂学, 王洪刚. 利用重组自交系(RILs)群体进行质量-数量性状的遗传分析-遗传模型和小麦产量性状遗传[J]. 作物学报, 2001, 27(6): 896-904.
- LI Sishen, CHEN Maoxue, WANG Honggang. Genetic analysis on qualitative-quantitative traits by using populations of recombinant inbred lines (RILs) I genetic models and inheritance of yield traits in wheat [J]. ACTA AGRONOMICA SINICA, 2001, 27(6): 896-904.
- [17] 冯云超, 余志江, 霍仕平, 等. 玉米雄穗抽雄至散粉间隔时间主基因+多基因遗传模型及遗传效应[J]. 玉米科学, 2019, 27(4): 1-8.
- FENG Yunchao, YU Zhijiang, HUO Shiping, et al. Genetic effects of tassel-anthesis interval using mixture model of major gene plus polygene in maize [J]. Journal of Maize Sciences, 2019, 27(4): 1-8.
- [18] 龚举武, 刘爱英, 李俊文, 等. 陆地棉衣分性状的主基因-多基因遗传分析[J]. 棉花学报, 2019, 31(3): 192-200.
- PENG Juwu, LIU Aiyang, LI Junwen, et al. Major gene plus polygene genetic analysis of lint percent in upland cotton [J]. Cotton Science, 2019, 31(3): 192-200.
- [19] 蔡鑫, 成洪涛, 陆光远, 等. 甘蓝型油菜DH群体种子活力性状的遗传分析[J]. 中国油料作物学报, 2019, 41(5): 670-678.
- CAI Xin, CHENG Hongtao, LU Guangyuan, et al. Genetic analysis of seed vigor in a doubled haploid population of *Brassica napus* L. [J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2019, 41(5): 670-678.
- [20] 杨锦坤, 张映, 陈钰辉, 等. 茄子株高性状鉴定与遗传分析[J]. 中国蔬菜, 2019, 11: 36-40.
- YANG Jinkun, ZHANG Ying, CHEN Yuhui, et al. Identification and genetic analysis of plant height in eggplant (*Solanum melongena* L.) [J]. CHINA VEGETABLES, 2019, 11: 36-40.
- [21] 王晶, 刘婧仪, 梁燕. 番茄萼片形态性状遗传分析[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2020, 48(6): 1-9.
- WANG Jin, LIU Jinyi, LIANG Yan. Inheritance analysis on tomato sepal morphology [J]. Journal of Northwest A&F University (Nat. Sci. Ed.), 2020, 48(6): 1-9.
- [22] 祝朋芳, 冯馨, 程明明, 等. 羽衣甘蓝裂叶相关性状遗传分析[J]. 西北植物学报, 2016, 36(2): 0288-0295.
- ZHU Pengfang, FENG Xin, CHENG Mingming, et al. Genetic analysis of feathered-leaved related traits in *Brassica oleracea* var. *acephala* [J]. Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin., 2016, 36(2): 0288-0295.
- [23] 王日新, 任民, 张兴伟, 等. 普通烟草栽培种内株高性状主基因加多基因遗传分析[J]. 中国烟草科学, 2009, 30(2): 15-20.
- WANG Rixin, REN Min, ZHANG Xingwei, et al. Genetic analysis of plant height using mixed major gene plus polygenes inheritance model in culture spawn of *Nicotiana Tabacum* L. (J). Chinese Tobacco Science, 2009, 30(2): 15-20.
- [24] 王毅, 程君奇, 蔡长春, 等. 白肋烟主要农艺性状的杂种优势及其遗传分析[J]. 中国烟草科学, 2009, 30(3): 28-32.
- WANG Yi, CHENG Junqi, CAI Changchun, et al. The heterosis and genetic analysis of main agronomic traits of Burley tobacco [J]. Chinese Tobacco Science, 2009, 30(3): 8-32.
- [25] 张兴伟, 王志德, 孙玉合, 等. 烤烟叶数、叶面积的遗传分析[J]. 植物遗传资源学报, 2012, 13(3): 467-472.
- ZHANG Xingwei, WANG Zhide, SUN Yuhe, et al. Genetic analysis of leaf number and leaf area in Flue-cured tobacco [J]. Journal of Plant Genetic Resources, 2012, 13(3): 467-472.
- [26] 张兴伟, 王志德, 任民, 等. 烤烟几个重要植物学性状的遗传分析[J]. 中国烟草科学, 2012, 33(5): 1-8.
- ZHANG Xingwei, WANG Zhide, REN Min, et al. Genetic analysis of several important botanic traits in Flue-cured tobacco [J]. Chinese Tobacco Science, 2012, 33(5): 1-8.
- [27] 李海洋, 李荣华, 赖瑞强, 等. 大叶密合×长脖黄重组自交系群体主要农艺性状遗传分析[J]. 中国烟草科学, 2017, 38(5): 39-44.
- LI Haiyang, LI Ronghua, LAI Ruiqiang, et al. Genetic analysis of important agronomic traits in recombinant inbred lines of 'Dayemihe' × 'Changbohuang' [J]. Chinese Tobacco Science, 2017, 38(5): 39-44.
- [28] 王英俊, 倪超, 翟明泉, 等. 烤烟易烤性遗传分析[J]. 作物研究, 2011, 25(1): 42-46.
- WANG Yinjun, NI Chao, ZHAI Mingquan, et al. Genetic analysis of easy curing potential in Flue-cured tobacco [J]. CROP RESEARCH, 2011, 25(1): 42-46.

- [29] 倪超, 徐秀红, 张兴伟, 等. 烤烟品种易烤性相关性状的主基因 + 多基因遗传分析 [J]. 中国烟草科学, 2011, 32(1): 1-4.
NI Chao, XU Xiuhong, ZHANG Xingwei, et al. Genetic analysis of easy curing potential in Flue-cured tobacco with the mixed major-gene plus polygene inheritance model [J]. Chinese Tobacco Science, 2011, 32(1): 1-4.
- [30] 郝贤伟, 徐秀红, 许家来, 等. 烤烟耐烤性的遗传效应 [J]. 中国农业科学, 2012, 45(23): 4939-4946.
HAO Xianwei, XU Xiuhong, XU Jialai, et al. Genetic effects of holding curing potential in Flue-cured tobacco [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2012, 45(23): 4939-4946.
- [31] 张玉琴, 孙阳, 王传义, 等. 基于 RIL 群体的烤烟烘烤特性遗传分析 [J]. 西南农业学报, 2018, 31(9): 1933-1938.
ZHANG Yuqin, SUN Yang, WANG Chuanyi, et al. Genetic analysis of curing characteristics in Flue-cured tobacco by using recombinant inbred lines (RILs) population [J]. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 2018, 31(9): 1933-1938.
- [32] 蔡长春, 张俊杰, 黄文昌, 等. 利用 DH 群体分析白肋烟烟碱含量的遗传规律 [J]. 中国烟草学报, 2009, 15(4): 55-60.
CAI Changchun, ZHANG Junjie, HUANG Wenchang, et al. Genetic analysis of nicotine content in DH burley tobacco population [J]. Acta Tabacaria Sinica, 2009, 15(4): 55-60.
- [33] 高加明, 王志德, 张兴伟, 等. 香料烟青枯病抗性基因的遗传分析 [J]. 中国烟草科学, 2010, 31(1): 1-4.
GAO Jiaming, WANG Zhide, ZHANG Xingwei, et al. Genetic analysis on resistance to bacterial wilt in Oriental tobacco [J]. Chinese Tobacco Sciences, 2010, 31(1): 1-4.
- [34] 牟建英, 钱玉梅, 张兴伟, 等. 烟草白粉病抗性基因的遗传分析 [J]. 植物遗传资源学报, 2013, 14(4): 668-672.
MOU Jianyin, QIAN Yumei, ZHANG Xingwei, et al. The genetic analysis of the resistance to tobacco powdery mildew [J]. Journal of Plant Genetic Resources, 2013, 14(4): 668-672.
- [35] 张振臣, 吕永华, 马柱文, 等. 烟草品种“大叶密合”青枯病抗性遗传分析 [J]. 中国烟草学报, 2015, 21(3): 57-64.
ZHANG Zhengchen, LYU Yonghua, MA Zhuwen, et al. Genetic analysis of resistance to bacterial wilt of tobacco cv. Dayemihe [J]. Acta Tabacaria Sinica, 2015, 21(3): 57-64.
- [36] 张振臣, 袁清华, 马柱文, 等. 烟草品种 GDSY-1 的青枯病抗性与遗传分析 [J]. 中国烟草科学, 2017, 38(4): 9-16.
ZHANG Zhengchen, YUAN Qinghua, MA Zhuwen, et al. Inheritance of resistance to bacterial wilt in Chinese domestic tobacco cultivar GDSY-1 [J]. Chinese Tobacco Science, 2017, 38(4): 9-16.
- [37] 郭璇, 闫杏杏, 蒋彩虹, 等. 雪茄烟 Beinhart1000-1 对黑胫病 0 号生理小种的抗性遗传分析 [J]. 中国烟草科学, 2017, 38(2): 56-62.
GUO Xuan, YAN Xinxin, JIANG Caihong, et al. Genetic analysis of Beinhart1000-1 resistance to black shank in tobacco [J]. Chinese Tobacco Science, 2017, 38(2): 56-62.

Genetic analysis of six important yield-related traits in tobacco (*Nicotiana tabacum* L.)

TONG Zhijun, FANG Dunhuang, CHEN Xuejun, ZEN Jianmin, JIAO Fangchan, XIAO Bingguang*

Yunnan Academy of Tobacco Agricultural Sciences / Key Laboratory of Tobacco Biotechnological Breeding / National Tobacco Genetic Engineering Research Center, Kunming 650021, China

Abstract: [Objective] This study analyzes the genetic law of important yield-related traits of tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) in order to provide basis for further study on the genetic mechanism and yield-related traits selection in tobacco breeding. [Methods] A hybrid combination with Y3 and K326 as parents was prepared, and the mixed major gene plus polygene genetic model was applied to analyze the correlation among plant height (PH), leaf number (LN), internode length (IL), stem girth (SG), length of waist leaf (LL) and width of waist leaf (WL) for tobacco in the single generation (P1, P2, F7 and F8) at four environments in two years. [Results] (1) Under all the four environments, PH was extremely significantly positively correlated with LN and IL, respectively; there was an extremely significant correlation between LL and WL as well; while IL had a significant negative correlation with LN. The average correlation coefficient among those traits ranged -0.687 to 0.832. (2) The optimal genetic model for PH, LN and IL was compatible with MX2-AI-AI model characterized by two major genes of additive - epistasis effects plus additive - epistasis polygene. The heritability of major gene was 94.304%, 95.632% and 91.532%, respectively; the heritability of polygene was 3.965%, 0 and 5.489%, respectively. The LL and WL were controlled by 2 pairs of main inhibitory genes + additive polygenes (MX2-IE-A), where the main gene heritability was 88.383% and 90.166%, and the polygene heritability was 7.348% and 8.807%, respectively. The optimal genetic model of SG was an additive - epistasis effects major genes genetic model with a genetic rate of 72.051% for main genes. [Conclusion] These traits are mainly controlled by the combination of major gene plus polygene in multiple environments, and the heritability of the main genes is far greater than that of the polygene i.e. the environment shows very little effect on six yield-related traits. So, in tobacco high-yield breeding, it is desirable to select yield-related traits in early generation tobacco.

Keywords: tobacco; recombinant inbred lines (RILs); yield-related traits; major gene plus polygene; genetic analysis

*Corresponding author. Email: xiaobg@263.net