

## 烤烟几种主要化学成分的遗传分析

肖炳光<sup>1,2</sup> 朱军<sup>1,\*</sup> 卢秀萍<sup>2</sup> 李永平<sup>2</sup> 白永富<sup>2</sup>

(<sup>1</sup> 浙江大学农业与生物技术学院, 浙江杭州 310029; <sup>2</sup> 云南省烟草科学研究所, 云南玉溪 653100)

**摘要:** 以14个烤烟品种(系)及其配制的41个杂交组合为材料, 利用包括基因型与环境互作的加性-显性遗传模型进行烟叶化学成分的遗传和相关分析。结果表明, 烟碱主要受加性主效应控制, 总糖、还原糖、两糖差、总氮、蛋白质、氧化钾受显性×环境互作效应影响最大。没有一个参试亲本和杂交组合同时在两糖差、烟碱上表现负向效应, 而在氧化钾上表现正向效应。性状相关分析表明, 总氮、烟碱、蛋白质这类含氮化合物之间呈正向表现型相关、基因型相关和加性遗传相关, 而与总糖、还原糖呈负向表现型相关、基因型相关和加性遗传相关。两糖差、烟碱、含钾量之间各相关系数较小或无显著相关, 可以通过广泛配制组合或扩大后代群体同步减少两糖差, 降低烟碱, 提高含钾量。

**关键词:** 烤烟; 化学成分; 加性-显性模型; 基因型×环境互作

**中图分类号:** S572

## Genetic Analysis for Chemical Constituents in Flue-cured Tobacco (*Nicotiana tabacum* L.)

XIAO Bing-Guang<sup>1,2</sup>, ZHU Jun<sup>1,\*</sup>, LU Xiu-Ping<sup>2</sup>, LI Yong-Ping<sup>2</sup>, BAI Yong-Fu<sup>2</sup>

(<sup>1</sup> College of Agriculture and Biotechnology, Zhejiang University, Hangzhou 310029, Zhejiang; <sup>2</sup> Yunnan Institute of Tobacco Research, Yuxi 653100, Yunnan, China)

**Abstract:** Chemical constituents are the major factors attributed to leaf quality in the flue-cured tobacco, and are sensitive to environments. Despite inheritance of some chemical characteristics was reported, information on genotype × environment interaction is generally lacking. The objectives of this research were to evaluate the genetic effects for chemical constituents, and to understand the genetic correlations among the traits analyzed. By using randomized complete block design, 14 flue-cured tobacco cultivars (or breeding lines) and their 41 F<sub>1</sub> crosses were grown in four locations with two replications at each location in Yunnan Province in 2002. Percents of total sugar, reducing sugar, sugar difference between percents of total sugar and reducing sugar, percents of total nitrogen, nicotine, protein and K<sub>2</sub>O were evaluated for the cured leaves. A genetic model including additive and dominance effects and their interaction with environments was applied for genetic and correlation analyses. Additive, dominance, additive by environment interaction and dominance by environment interaction genetic effects appeared to play an importance role in the inheritance of the chemical constituents measured. Percent nicotine was mainly controlled by the additive main effects. The ratio of additive variance to phenotypic variance was 0.302 (See in Table 1). Dominance × environment interaction effects played a major role for total sugar, reducing sugar, sugar difference, total nitrogen, protein, and K<sub>2</sub>O. No parents and crosses investigated had negative effects for sugar difference and nicotine, but positive effects for K<sub>2</sub>O. The analysis of correlation among chemical constituents revealed that there were positive correlations of phenotypic, genotypic and additive effects among the nitrogenous compounds such as total nitrogen, nicotine, protein, and negative correlation with total sugar and reducing sugar for phenotypic, genotypic and additive effects. Sugar difference, nicotine and K<sub>2</sub>O had low or no correlation with each others (Table 4). The predominance of additive genetic variance for nicotine in this study suggests that the most effective breeding procedures for improving nicotine content will be those which lead to the superior homozygous lines. The predominance of dominance by environment interaction variance for sugar difference and K<sub>2</sub>O percent suggests that the utility of heterosis should be considered in specific environments. It is possible to decrease sugar difference and nicotine, and increase K<sub>2</sub>O simultaneously in tobacco leaves by making more crosses or enlarging offspring population.

**Key words:** Flue-cured tobacco; Chemical constituents; Additive-dominance model; Genotype × environment interaction

**基金项目:** 烟草专卖局“烟草若干重要性状的基因定位及分子标记辅助育种研究”项目资助。

**作者简介:** 肖炳光(1971-), 男, 湖北仙桃人, 在职博士生, 主要从事烟草遗传育种研究。\*通讯作者: 朱军。Tel: 0571-86971731; Fax: 0571-86971498; E-mail: jzhu@zju.edu.cn

Received(收稿日期): 2004-09-06, Accepted(接受日期): 2005-04-09.

烟草(*Nicotiana tabacum* L.)作为卷烟工业原料作物,其质量好坏对卷烟品质起重要作用。烟叶化学成分是其内在因素。控制烟碱的过高积累,提高还原糖相对于总糖的含量、减小两糖差值,有利于提高烤烟吃味品质<sup>[1]</sup>。随着人们对吸烟与健康问题的关注,要求降低烟叶中的焦油等有害成分,而通过培育富钾品种、提高烟叶含钾量,不仅可达到降焦的目的,还能提高烟株抗逆性,改善烟叶品质<sup>[2]</sup>。

国内外对烟叶化学成分的遗传进行了一些分析。多数研究表明,总氮、烟碱、总植物碱、总糖等化学成分的遗传主要受加性效应控制<sup>[3-5]</sup>;也有人认为,在总氮、烟碱的遗传中非加性效应影响更大<sup>[9,10]</sup>。影响烟叶化学成分的因素很多,如品种、生态条件和栽培调制技术等。有报道认为<sup>[11]</sup>,生态条件对烟叶化学成分的影响大于品种的影响。而上述对烟叶化学成分的遗传分析,往往由于试验设计或分析方法的原因,没有考虑或极少检测到基因型×环境互作的存在。烟叶含钾量、两糖差的遗传研究则报道很少。本研究对烤烟几种主要化学成分进行遗传分析,为烤烟品质育种提供部分理论指导。

## 1 材料与方法

以14个烤烟品种(系)为亲本配制41个杂交组合,组成含不规则缺失的非平衡双列杂交。14个品种(系)是NC82(P1)、K326(P2)、Coker176(P3)、株41(P4)、云烟317(P5)、G-28(P6)、红花大金元(P7)、NC89(P8)、SC71(P9)、C2(P10)、K358(P11)、净叶黄(P12)、云烟85(P13)和96-19(P14)。

田间试验于2002年3~9月在云南省玉溪市红塔区北城镇( $E_1$ ,滇中烤烟区,田烟)、玉溪市红塔区小石桥乡( $E_2$ ,滇中烤烟区,地烟)、楚雄州楚雄市永安镇( $E_3$ ,滇西烤烟区,田烟)及大理州弥渡县直力乡( $E_4$ ,滇西烤烟区,地烟)4个试验点进行。随机区组排列,2次重复,单行区,每小区18~20株,农事操作与当地优质烟生产技术相同。各小区采收烘烤后取中部叶(C1F、C2F、C3F等级的混合烟叶),按国家烟草行业标准测定烟叶的总糖、还原糖、两糖差、总氮、烟碱、蛋白质、氧化钾含量。

数据分析参照加性-显性与环境互作的遗传模型<sup>[12]</sup>进行,利用QGA Station分析软件(<http://ibi.zju.edu.cn/software/qga/>)估算各项遗传参数。采用以基因型为抽样单位的Jackknife抽样方法估算各项统计量的标准误,然后用*t*测验作统计检验。

## 2 结果与分析

### 2.1 烤烟化学成分的遗传方差组成

烤烟几种主要化学成分的各项遗传方差分量占表型方差的比率见表1。所有化学成分的各方差分量比率均达显著或极显著水平,但所占比重有所不同。除蛋白质含量外,其他化学成分的加性方差比率均高于显性方差比率。除总糖外,其他化学成分的加性方差比率均高于加性×环境互作方差比率。所有化学成分的显性方差比率均低于显性×环境互作方差比率。除两糖差外,其他化学成分的机误方差比率均在0.35以上,表明烤烟化学成分受微环境和随机误差影响较大。

表1 烤烟化学成分方差分量比率的估算值

Table 1 Estimated proportions of variance components for chemical constituents in the fine-cured tobacco

参数 Parameter	总糖 Total sugar	还原糖 Reducing sugar	两糖差 Sugar difference	总氮 Total nitrogen	烟碱 Nicotine	蛋白质 Protein	氧化钾 K <sub>2</sub> O
加性方差比率 $V_A/V_P$	0.116**	0.149**	0.137**	0.156**	0.302**	0.049**	0.174**
显性方差比率 $V_D/V_P$	0.089**	0.116**	0.034**	0.024**	0.029**	0.094**	0.120**
加性×环境方差比率 $V_{AE}/V_P$	0.136**	0.102**	0.125**	0.068**	0.105**	0.027**	0.133**
显性×环境方差比率 $V_{DE}/V_P$	0.223**	0.194**	0.509**	0.225**	0.183**	0.356**	0.219**
机误方差比率 $V_e/V_P$	0.436**	0.438**	0.195**	0.526**	0.381**	0.475**	0.354**

注: \* 和 \*\* 分别表示 5% 和 1% 显著水平, 下表同。

Notes: \* and \*\* indicate significance at 5% and 1% probability levels, respectively. The same below.

$V_A/V_P$  = ratio of additive variance to phenotypic variance,  $V_D/V_P$  = ratio of dominance variance to phenotypic variance,  $V_{AE}/V_P$  = ratio of additive × environment interaction variance to phenotypic variance,  $V_{DE}/V_P$  = ratio of dominance × environment interaction variance to phenotypic variance,  $V_e/V_P$  = ratio of error variance to phenotypic variance.

从性状上分析,烟碱的加性方差比率最高,主要受加性主效应控制,可通过选育纯系品种改良性状。还原糖、总氮、氧化钾则是显性×环境互作方差比率

最高,其次是加性方差比率,这些性状的改良可通过特定环境下的杂种优势利用或选育纯系品种。总糖、蛋白质、两糖差的显性×环境互作方差比率最

高,改良这些性状最有效的手段可能是在特定环境下选配杂交组合。

2.2 亲本烟叶化学成分的加性效应

根据遗传方差分析结果,除总糖外的其他化学成分的加性方差比率均高于加性 × 环境互作方差比率,因而着重考虑各亲本的加性主效应。14 个亲本各化学指标的加性效应分析结果见表 2。

各化学成分加性效应值最高正向和最低负向的

亲本,总糖为 P14 和 P8,还原糖是 P4 和 P11,两糖差是 P13 和 P4,总氮是 P8 和 P14,烟碱是 P8 和 P14,蛋白质是 P10 和 P14,氧化钾是 P6 和 P1。降低两糖差、控制烟碱含量、提高含钾量是目前烤烟育种的重要方向。经加性效应分析发现,没有一个参试亲本同时在两糖差、烟碱上表现负向效应,并在氧化钾上表现正向效应,因此在亲本选配中应特别注意性状互补。

表 2 亲本加性效应预测值

Table 2 Predicted additive effects for parents

亲本 Parent	总糖 Total sugar	还原糖 Reducing sugar	两糖差 Sugar difference	总氮 Total nitrogen	烟碱 Nicotine	蛋白质 Protein	氧化钾 K <sub>2</sub> O
P1	-0.101	0.226	-0.332**	0.023	0.077	0.035	-0.087**
P2	0.114	-0.130	0.250	0.004	-0.014	0.040	0.055**
P3	-0.551**	-0.242	-0.340**	0.020	0.169**	-0.021	0.076**
P4	1.015**	1.654**	-0.577**	-0.063**	-0.352**	0.010	0.002
P5	-0.070	-0.198	0.123	-0.025	-0.049	-0.069	0.054*
P6	-0.330	-0.832**	0.480**	-0.005	0.035	-0.053	0.161**
P7	0.708**	0.568*	0.181	0.011	0.111	-0.043	-0.065*
P8	-1.060**	-0.863**	-0.259	0.077**	0.319**	0.080	-0.031
P9	-0.343	-0.557**	0.193	0.009	0.168**	-0.088*	-0.066**
P10	-0.059	0.342	-0.403**	0.041*	-0.024	0.216**	0.031
P11	-0.834**	-1.004**	0.121	0.040*	0.099*	-0.117*	0.056*
P12	-0.389*	-0.008	-0.403	0.004	-0.106**	0.085	-0.064*
P13	0.733**	0.216	0.559**	-0.011	-0.045	-0.017	-0.042*
P14	1.168**	-0.830**	0.405**	-0.127**	-0.389**	-0.292**	-0.080**

2.3 杂交组合烟叶化学成分的显性效应

根据遗传方差分析结果,所有化学成分的显性 × 环境互作方差比率均高于显性方差比率,因此在进

行显性效应分析时要考虑显性 × 环境互作效应。表 3 是部分杂交组合两糖差、烟碱、氧化钾的显性效应分析结果。

表 3 几个杂交组合化学成分的显性效应预测值

Table 3 Predicted dominance effects of chemical constituents for several crosses

性状 Trait	组合 Crosses (i × j)	D <sub>ψ</sub>	D <sub>ψ</sub> E <sub>1</sub>	D <sub>ψ</sub> E <sub>2</sub>	D <sub>ψ</sub> E <sub>3</sub>	D <sub>ψ</sub> E <sub>4</sub>
两糖差 Sugar difference	1 × 3	-0.208	-0.354	-1.405**	0.449	0.697
	1 × 10	0.621*	3.537**	-1.285**	0.277	-0.699
	3 × 4	-0.410*	-1.101*	-0.034	0.239	-0.312
	4 × 14	-0.249*	0.763*	-1.061*	-0.180	-0.255
烟碱 Nicotine	1 × 8	0.227	-0.090	0.557	-0.099	0.077
	3 × 4	0.003	-0.320**	0.123	0.113	0.089
	3 × 7	-0.143*	0.038	-0.141	-0.063	-0.113
	4 × 12	-0.019	0.076	-0.314*	0.124	0.076
氧化钾 K <sub>2</sub> O	1 × 8	-0.049	-0.031	0.371*	-0.092	-0.313
	2 × 3	-0.009	0.044	0.071	-0.044	-0.082
	2 × 14	0.112**	0.074	-0.114*	0.092	0.095
	3 × 4	-0.036	0.097	-0.021	0.057	-0.180

注: D<sub>ψ</sub> = 显性主效应, D<sub>ψ</sub>E<sub>1</sub> = 在 E<sub>1</sub> 的显性 × 环境互作效应, D<sub>ψ</sub>E<sub>2</sub> = 在 E<sub>2</sub> 的显性 × 环境互作效应, D<sub>ψ</sub>E<sub>3</sub> = 在 E<sub>3</sub> 的显性 × 环境互作效应, D<sub>ψ</sub>E<sub>4</sub> = 在 E<sub>4</sub> 的显性 × 环境互作效应。

Notes: D<sub>ψ</sub> = dominance effect, D<sub>ψ</sub>E<sub>1</sub> = dominance × environment interaction effect in E<sub>1</sub>, D<sub>ψ</sub>E<sub>2</sub> = dominance × environment interaction effect in E<sub>2</sub>, D<sub>ψ</sub>E<sub>3</sub> = dominance × environment interaction effect in E<sub>3</sub>, D<sub>ψ</sub>E<sub>4</sub> = dominance × environment interaction effect in E<sub>4</sub>.

组合 P3 × P4、P4 × P14 的两糖差均表现负向显性主效应,但在各试点的表现不一样。在试点 1(玉溪北城镇),组合 P3 × P4 表现负向显性互作效应,组合 P4 × P14 表现正向显性互作效应;在试点 2(玉溪

小石桥),组合 P3 × P4 无显著显性互作效应,组合 P4 × P14 表现负向显性互作效应。相比较而言,组合 P3 × P4 的稳定性较好。组合 P1 × P3 尽管显性主效应不显著,在试点 2 却表现较高的负向显性互作

效应。在试点3(楚雄永安镇)和试点4(弥渡直力乡),所有组合两糖差均无显著的显性交互效应。烟碱、氧化钾显性效应的分析也表明,杂交组合的显性主效应及在各试点的显性交互效应表现有时不一致,因此,宜在特定环境下进行优良杂交组合的筛选。

研究还发现,没有一个参试组合同时在两糖差、烟碱上表现负向显性主效应,而在氧化钾上表现正向显性主效应。也没有一个参试组合在同一个试点同时在两糖差、烟碱上具有负向显性交互效应,而在氧化钾上具有正向显性交互效应。

表4 烤烟化学成分间相关系数

Table 4 Correlation coefficient between pairs of chemical components in flue-cured tobacco

性状 Trait	总糖 Total sugar	还原糖 Reducing sugar	两糖差 Sugar difference	总氮 Total nitrogen	烟碱 Nicotine	蛋白质 Protein	氧化钾 K <sub>2</sub> O
总糖		0.338**	0.163**	-0.234**	-0.191**	-0.201**	-0.134**
Total sugar		0.234**	0.152**	-0.155**	-0.179**	-0.122**	-0.120**
还原糖	0.355**		-0.065**	-0.220**	-0.204**	-0.173**	-0.153**
Reducing sugar	0.362**		-0.077**	-0.127**	-0.189**	-0.082**	-0.151**
两糖差	0.116**	-0.129**		-0.058**	0.000	0.019	-0.080**
Sugar difference	0.166**	-0.134**		-0.069**	-0.005	0.041	-0.088**
总氮	-0.359**	-0.278**	-0.166**		0.269**	0.294**	0.043**
Total nitrogen	-0.221**	-0.198**	-0.092**		0.204**	0.210**	0.044
烟碱	-0.456**	-0.468**	0.003	0.518**		0.104**	-0.028
Nicotine	-0.222**	-0.212**	-0.068**	-0.025		0.082**	0.031
蛋白质	-0.165**	-0.014	0.066*	0.247**	0.218**		0.093**
Protein	-0.155**	-0.122**	-0.110**	0.097**	0.056*		0.053*
氧化钾	-0.186**	-0.225**	-0.288**	0.095**	0.174**	0.018	
K <sub>2</sub> O	-0.137**	-0.094**	-0.093**	0.044	-0.118**	0.123**	

注:右上角上行为表现型相关系数( $r_p$ ),下行为基因型相关系数( $r_G$ ),左下角上行为加性遗传相关系数( $r_A$ ),下行为加性交互相关系数( $r_{AE}$ )。

Notes: The phenotypic correlation coefficient ( $r_p$ ) and genotypic correlation coefficient ( $r_G$ ) were in the upper and lower line in the upper right corner of the table, respectively. The additive correlation coefficient ( $r_A$ ) and additive  $\times$  environment interaction correlation coefficient ( $r_{AE}$ ) were in the upper and lower line in the lower left corner of the table, respectively.

总糖与还原糖、两糖差的各相关系数为正值,还原糖与两糖差的表现型相关系数、基因型相关系数、加性相关系数为负值,表明可以通过降低总糖含量、提高还原糖含量来减少两糖差。总氮、烟碱、蛋白质均为含氮化合物,它们之间的各相关系数为正值,可以同步降低。含氮化合物与总糖、还原糖的各相关系数为负值,同步降低比较困难。含氮化合物与两糖差的各相关系数为较小的负值或无显著相关,杂交后代中有可能出现含氮化合物降低、两糖差减少的个体。氧化钾与总糖、还原糖、两糖差的各相关系数为负值,利于在提高氧化钾含量的同时,降低总糖、还原糖含量,减少两糖差。氧化钾与总氮、烟碱、蛋白质的各相关系数均较小或不显著,表明同步提高含钾量、降低含氮化合物是可以实现的。氧化钾与两糖差的各相关系数为负值,且加性相关系数较

## 2.4 烟叶化学成分间相关分析

通过估算成对化学成分间各种效应的相关发现,各成对化学成分间的表现型相关系数( $r_p$ )和基因型相关系数( $r_G$ )比较接近。总糖与还原糖的表现型相关系数、基因型相关系数最大,分别为0.338、0.234。在各项遗传相关中,一般是加性相关系数最大,其次是加性 $\times$ 环境互作相关系数,其他遗传效应的相关很小。各成对性状的表现型相关系数、基因型相关系数、加性相关系数、加性 $\times$ 环境互作相关系数见表4。

大,可望在提高含钾量的同时减少两糖差。

## 3 讨论

两糖差、烟碱、含钾量是影响烤烟品质的重要化学指标<sup>[13]</sup>。国内外大多数研究认为烟碱的遗传以加性效应为主,因而建议改良该性状最有效的手段是培育纯系品种<sup>[3,4]</sup>。关于两糖差、含钾量的遗传研究较少。本研究通过多点试验发现,烟碱主要受加性主效应控制,而加性与地点间互作效应影响较小,表明可通过选育纯系品种降低烟碱。两糖差、氧化钾则是显性 $\times$ 环境互作方差比率最高,减少两糖差、提高含钾量最有效的手段应是特定环境下的杂种优势利用。在选配优良杂交组合时,需结合当地生态条件进行,并重视品种的合理布局及配套栽培技术研究。经亲本加性效应分析和杂交组合显性效

应分析, 没有发现两糖差、烟碱为负向效应、含钾量为正向效应的参试材料, 今后的育种工作应更加注意亲本性状互补、扩大组合配制规模。

烟草品质改良往往同时关注多个性状, 重在烟叶化学成分间的相互协调, 相关分析可以提供较为有用的信息。William 等<sup>[14]</sup>研究表明, 可溶性氮、总氮、烟碱等含氮化合物相互之间呈表现型正相关, 含氮化合物与还原糖呈表现型负相关。White 等<sup>[15]</sup>发现总植物碱与还原糖呈表现型负相关。Pandeya 等<sup>[5]</sup>的研究表明, 还原糖与总植物碱、总氮的表现型相关系数、基因型相关系数、加性相关系数均为负值, 总植物碱与总氮的表现型相关系数、基因型相关系数、加性相关系数均为正值。本研究也表明, 总氮、烟碱、蛋白质这类含氮化合物与总糖、还原糖的各相关系数为负值, 含氮化合物之间各相关系数为正值, 与上述研究结果基本相同。因此, 同时提高或降低烟叶总糖、还原糖及含氮化合物含量难度很大。

有关两糖差、烟碱、含钾量之间的相关分析未见报道。本研究发现, 烟碱与两糖差的各相关系数为较小的负值或无显著相关性, 氧化钾与两糖差的各相关系数为负值, 氧化钾与烟碱的各相关系数较小或无显著相关性。表明通过广泛配制杂交组合、扩大后代群体, 同步提高含钾量、降低烟碱、减少两糖差是可以实现的。

## References

- [1] Du Y-M(杜咏梅), Guo C-F(郭承芳), Zhang H-B(张怀宝), Shang Y(商娜), Wang X-L(王晓玲), Qiu J(邱军), Ai H-L(艾红丽). Study on relationship between content of water-soluble sugar, alkaloid, total nitrogen and taste quality of flue-cured tobacco. *Chinese Tobacco Science* (中国烟草科学), 2000, (1): 7-10 (in Chinese with English abstract)
- [2] Shi Y(石屹), Niu P-L(牛佩兰), Dou Y-Q(窦玉清), Wang S-S(王树声), Liang H-B(梁洪波), Shen G-M(申国明). Development of high potassium varieties to decrease tar in tobacco. *Chinese Tobacco Science* (中国烟草科学), 1997, (4): 15-17 (in Chinese)
- [3] Matzinger D F, Mann T J, Cockerham C C. Diallel crosses in *Nicotiana tabacum*. *Crop Science*, 1962, 2: 383-386
- [4] Pieter V, Matzinger D F. Genetic diversity and heterosis in *Nicotiana*. III. Crosses among tobacco introductions and flue-cured varieties. *Crop Science*, 1970, 10: 437-440
- [5] Pandeya R S, Dirks V A, Poushinsky G, Zilkey B F. Quantitative genetic studies in flue-cured tobacco (*Nicotiana tabacum* L.). II. Certain physical and chemical characters. *Canadian Journal of Genetics and Cytology*, 1985, 27: 92-100
- [6] Xiao B-G(肖炳光), Zhang Y-C(张燕春), Lu X-P(卢秀萍), Wang S-K(王绍坤). Diallel analysis of yield and quality characteristics in flue-cured tobacco. *Tobacco Science & Technology* (烟草科技), 2000, (6): 36-38 (in Chinese with English abstract)
- [7] Xu J(许健), Yang D(杨德), Zhang J-W(张锦伟). Diallel analysis of combining ability for flue-cured tobacco parents. *Tobacco Science & Technology* (烟草科技), 2004, (1): 29-32 (in Chinese with English abstract)
- [8] Chen S-H(陈顺辉), Wu S-X(巫升鑫), Ni J-Y(倪金应), Yin C-L(阴长林), Pan J-J(潘建菁), Lin Y(林毅), Wu Z-J(吴正举). Combining ability analysis of quantitative traits in flue-cured tobacco. *Acta Tabacaria Sinica* (中国烟草学报), 2004, 10(3): 25-28 (in Chinese with English abstract)
- [9] Wilkinson C A, Tilson W M. Diallel analysis of crosses among Virginia fire-cured tobacco cultivars. *Tobacco Science*, 1994, 38: 21-24
- [10] Li G-M(李国民), Tian F(田峰), Li M(李鸣), Fang H(方红). Analysis on dialled cross of yield and quality characters in flue-cured tobacco. *Acta Tabacaria Sinica* (中国烟草学报), 1998, 4(2): 22-28 (in Chinese with English abstract)
- [11] Shao L(邵丽), Jin Y(晋艳), Yang Y-H(杨宇虹), Wang S-K(王绍坤), Long Y-H(龙玉华). Influences of ecological conditions on the yield and quality of different flue-cured cultivars. *Tobacco Science & Technology* (烟草科技), 2002, (10): 40-45 (in Chinese with English abstract)
- [12] Zhu J(朱军). Genetic Model Approaches (遗传模型分析方法). Beijing: China Agriculture Press, 1997. 56-87 (in Chinese)
- [13] Wang Y-B(王允白), Wang B-H(王宝华), Guo C-F(郭承芳), Wang F-L(王凤龙), Zhou J(周健). Study on the main chemical components related to smoking quality in flue-cured tobacco. *Scientia Agricultura Sinica* (中国农业科学), 1998, 31(1): 89-91 (in Chinese with English abstract)
- [14] William K C, Jones G L, Weybrew J A, Matzinger D F. Comparative chemical and physical composition of flue-cured tobacco varieties. *Crop Science*, 1961, 1: 407-411
- [15] 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.). *Canadian Journal of Plant Science*, 1979, 59: 111-120