

Genetic Contribution of Agronomic Traits to Yield in Flue-cured Tobacco (*Nicotiana tabacum* L.)

XIAO Bing-Guang^{1,2}, ZHU Jun¹ ^①, LU Xiu-Ping², BAI Yong-Fu², LI Yong-Ping²

(1. College of Agriculture and Biotechnology, Zhejiang University, Hangzhou 310029, China;

2. Yunnan Institute of Tobacco Research, Yuxi 653100, China)

Abstract: In order to understand the genetic contribution of six agronomic traits to yield, 14 flue-cured tobacco varieties (or breeding lines) and their 41 F₁ crosses were used for multivariable conditional analysis. The contribution of additive variance of plant height to yield was larger than other agronomic traits. The largest contribution of dominant variance to yield was due to the length of middle leaves. All agronomic traits investigated had small contribution to yield due to additive × environment interaction effects and dominant × environment interaction effects. No identical trait of different parents showed the largest contribution to additive effect of yield. This could be resulted from the fact that each parent had its own genetic and developmental characterization. The dominant effects of yield were mainly influenced by length of middle leaves in most crosses. Length of middle leaves could be served as a measurement to indirectly select the cross parent having high dominant effect of yield.

Key words: flue-cured tobacco; agronomic trait; additive-dominance genetic model; multivariable conditional analysis

烤烟主要农艺性状对产量的遗传贡献率分析

肖炳光^{1,2}, 朱 军¹ ^①, 卢秀萍², 白永富², 李永平²

(1. 浙江大学农业与生物技术学院, 杭州 310029;

2. 云南省烟草科学研究所, 玉溪 653100)

摘要: 为了研究烤烟主要农艺性状对产量的贡献, 以 14 个品种(系)及其配制的 41 个杂交组合为材料, 利用估算条件方差分量和预测条件遗传效应值的统计方法对多点实验数据进行了分析。结果表明, 株高对产量的加性遗传方差贡献率最高, 腰叶长对产量的显性遗传方差贡献率最高, 各农艺性状对产量的加性 × 环境互作遗传方差、显性 × 环境互作遗传方差的贡献率均较小。对产量加性效应贡献最大的农艺性状因不同亲本而异, 表明各亲本具有其独特的遗传和发育特性。多数杂交组合产量的显性效应主要受腰叶长影响, 因此腰叶长可作为间接选择组合产量显性效应的指标。

关键词: 烤烟; 农艺性状; 加性-显性模型; 多元条件分析

中图分类号: S572

文献标识码: A

文章编号: 0379-4172(2005)10-1089-05

收稿日期 2004-09-07; 修回日期 2005-01-18

基金项目: 国家烟草专卖局项目 [Supported by the Programs of China Tobacco]

作者简介: 肖炳光 (1971-) 男, 湖北仙桃人, 在职博士生, 研究方向: 烟草遗传与育种

① 通讯作者。E-mail: jzhu@zju.edu.cn; Tel: 0571-86971731; Fax: 0571-86971498

烤烟(*Nicotiana tabacum* L.)是特殊的经济作物,以收获叶片为目的。烟叶产量在采收烘烤前无法直接测量,从而给选择带来困难。如果能利用其他性状对产量进行间接选择,将在很大程度上提高育种效率。影响烟叶产量的性状有叶片数、叶片大小和厚度、叶脉粗细等叶部性状及株高、茎围、节距等其他农艺性状。牛佩兰等^[1]、White等^[2]、Pandeya等^[3]、Lalitha等^[4]利用相关分析研究了株高、叶数、叶长、叶宽、茎围等农艺性状与产量之间的相关性。由于相关系数测定的是性状之间的协同变异^[2],因此无法度量各农艺性状对产量的实际作用大小。

通径分析能揭示自变量和因变量之间的因果关系,将相关系数剖分为直接和间接作用,因此常被用来寻找对目标性状间接选择有效的指标^[5-9]。由于通径系数实质上是多元回归分析中标准化的回归系数,因此会受到其他自变量数目的增减及自变量间相关的影响^[9]。

近年提出的用于分析条件方差和预测条件遗传效应值的遗传模型和统计分析方法^[10],可研究特定时间段内基因表达的净遗传效应,在棉花^[11,12]、水稻^[13-15]等作物有关性状的发育遗传研究中得到了应用。通过对给定因子的条件目标性状的遗传分析^[10,16,17],可用来估算该因子对目标性状遗传方差及各亲本、组合目标性状效应值的贡献^[17]。本研究旨在利用多元条件分析方法研究烤烟主要农艺性状对产量的贡献,为产量的间接选择提供指导。

1 材料和方法

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)、96-19(P14)。

田间试验在云南省4个点进行:玉溪市红塔区北城镇、玉溪市红塔区小石桥乡、楚雄州楚雄市永安镇及大理州弥渡县苴力乡。随机区组排列,两次重复,单行区,农事操作与当地优质烟生产技术相同。各小区取生长相对一致连续5株观测株高、茎围、

节距、叶数、腰叶长、腰叶宽,取平均值;产量在采收烘烤后按小区进行统计,折算为公顷产量。

运用混合线性模型估算条件方差分量和预测条件遗传效应值^[10,16],采用综合性状及其分量的多元条件分析方法^[17],估算农艺性状对产量各项遗传效应方差分量的贡献率,预测产量性状的遗传效应值及农艺性状对产量的遗传效应贡献值。运用QGA Station分析软件(<http://ibi.zju.edu.cn/software/QGA.htm>)分析遗传群体的各项遗传参数。

2 结果

2.1 农艺性状对产量各遗传方差分量的贡献

参试的农艺性状对产量表现型方差及各项遗传方差分量的贡献率见表1。各农艺性状对产量的表现型贡献率($CR_{P(C,T)}$)均达极显著水平,贡献率在6.2%~12.0%之间,表明各农艺性状对产量的表现型方差有不同程度的贡献。各农艺性状对产量的加性贡献率($CR_{A(C,T)}$)均高于对表现型贡献率,其中株高、茎围对产量的加性贡献率分别为39.1%、36.5%,表明可通过对株高、茎围的间接选择改良选系的产量;腰叶长对产量的加性贡献率较小,表明对腰叶长进行选择不会导致选系产量发生较大变化。株高、节距、腰叶长、腰叶宽对产量的显性贡献率($CR_{D(C,T)}$)达极显著水平,其中腰叶长对产量的显性贡献率达63.4%,表明选择腰叶长显性效应(特殊配合力)高的组合,容易获得较高的产量;茎围、叶数对产量的显性贡献率则不显著,表明根据生产需要对组合的茎围、叶数进行选择时,不会对产量造成明显影响。

各农艺性状对产量的加性×环境互作贡献率($CR_{AE(C,T)}$)较小或不显著,可能归因于各农艺性状的加性×环境互作效应方差较小。茎围、腰叶长的显性×环境互作方差占表型方差的比率较高,其中茎围对产量的显性×环境互作贡献率($CR_{DE(C,T)}$)为12.9%,表明在特定环境条件下间接选择茎围,可对杂交组合产量提高产生一定效果;腰叶长对产量的显性×环境互作贡献率($CR_{DE(C,T)}$)不显著,表明在特定环境下对组合腰叶长进行选择,不会引起产量的显性互作效应发生明显变化。

表 1 农艺性状对产量各项遗传方差分量的贡献率

Table 1 Estimated contribution ratios of variance components on yield due to agronomic traits

参数 Parameters	株高 Plant height (%)	茎围 Girth of stem (%)	节距 Internode length (%)	叶数 Number of leaves (%)	腰叶长 Length of leaves (%)	腰叶宽 Width of leaves (%)
$CR_{A(C \rightarrow T)}$	39.1 **	36.5 **	20.7 **	20.8 **	11.4 **	17.1 **
$CR_{D(C \rightarrow T)}$	16.0 **	-5.6	15.0 **	-5.0	63.4 **	19.3 **
$CR_{AE(C \rightarrow T)}$	3.9	-5.6	0.2 **	0.3 **	4.7 **	-1.4
$CR_{DE(C \rightarrow T)}$	5.0 **	12.9 **	-0.1	9.0 **	-0.5	9.2 **
$CR_{R(C \rightarrow T)}$	12.0 **	10.6 **	6.2 **	6.8 **	9.5 **	8.2 **

** 表示 1% 显著水平; $CR_{A(C \rightarrow T)}$: 农艺性状对产量的加性贡献率; $CR_{D(C \rightarrow T)}$: 农艺性状对产量的显性贡献率; $CR_{AE(C \rightarrow T)}$: 农艺性状对产量的加性 × 环境交互贡献率; $CR_{DE(C \rightarrow T)}$: 农艺性状对产量的显性 × 环境交互贡献率; $CR_{R(C \rightarrow T)}$: 农艺性状对产量的表现型贡献率。

** indicates significance at 1% probability level. $CR_{A(C \rightarrow T)}$: Additive contribution ratios of one agronomic trait to yield; $CR_{D(C \rightarrow T)}$: Dominance contribution ratios of one agronomic trait to yield; $CR_{AE(C \rightarrow T)}$: Additive × environment interaction contribution ratios of one agronomic trait to yield; $CR_{DE(C \rightarrow T)}$: Dominant × environment interaction contribution ratios of one agronomic trait to yield; $CR_{R(C \rightarrow T)}$: Phenotypic contribution ratios of one agronomic trait to yield.

2.2 农艺性状对产量加性效应的贡献

参试亲本的农艺性状对产量的加性效应贡献值见表 2。株高在 4 个亲本中对产量的加性效应具有

最大贡献, 茎围在 3 个亲本中对产量的加性效应具有最大贡献, 叶数在 3 个亲本中对产量的加性效应具有最大贡献, 腰叶长在 3 个亲本中对产量的加性效应具有最大贡献。

表 2 亲本农艺性状加性效应对产量的贡献值

Table 2 Contributed additive effects of agronomic traits of parents to yield

亲本 Parents	A_i	$A_{i(C \rightarrow T)}$					
	产量 Yield ($\times 10^2$ kg/hm)	株高 Plant height	茎围 Girth of stem	节距 Internode length	叶数 Number of leaves	腰叶长 Length of leaves	腰叶宽 Width of leaves
1	-0.717 **	-0.060 **	-0.314 **	0.001 **	-0.053 **	0.136 **	0.050 **
2	0.951 *	-0.029 **	-0.255 **	-0.189 **	0.480 **	0.211 **	0.058 **
3	-0.763 **	-0.164 **	-0.005 **	-0.187 **	0.411 **	-0.044 **	-0.252 **
4	1.662 **	0.305 **	0.940 *	0.362 **	-0.092 **	0.398 **	0.176 **
5	1.141 **	0.496 **	0.277 **	0.110 **	0.538 **	-0.041 **	-0.172 **
6	0.480 *	-0.203 **	-0.084 **	-0.234 **	0.100 **	-0.714 **	0.080 **
7	-0.460 *	0.084 **	0.595 **	0.300 **	-0.438 **	0.603 **	0.149 **
8	-1.222 **	-0.456 **	-0.188 **	-0.217 **	-0.157 **	0.182 **	-0.146 **
9	-1.013 **	0.361 **	-0.039 **	0.350 **	-0.095 **	-0.609 **	0.456 **
10	0.032	-0.648 **	-0.292 **	-0.550 **	0.430 **	-0.019 **	-0.029 **
11	-0.175	-0.065 **	-0.182 **	-0.224 **	0.182 **	-0.002 **	-0.206 **
12	-1.623 **	-1.101 **	-0.920 **	-0.555 **	-1.013 **	-0.498 **	-0.716 **
13	0.499 *	0.125 **	-0.465 **	-0.007 **	-0.087 **	0.191 **	-0.386 **
14	1.208 **	1.354 **	0.933 **	1.038 **	-0.208 **	0.207 **	0.939 **

* 和 ** 分别表示 5% 和 1% 显著水平; A_i : 第 i 个亲本的产量加性效应; $A_{i(C \rightarrow T)}$: 第 i 个亲本的农艺性状对产量的加性效应贡献值。

* and ** indicate significant at 5% and 1% probability level, respectively. A_i : Additive effect of yield for the i th parent; $A_{i(C \rightarrow T)}$: Contributed additive effects of agronomic traits to yield for the i th parent.

亲本 P4、P5、P14 的产量均具有正向加性效应, 但是各亲本产量的遗传机理不尽相同, P4 主要归因于茎围, P5 归因于株高和叶数, P14 则归因于株高、茎围、节距和腰叶宽。亲本 P6、P13 的产量也具有显著的正向加性效应, 但对产量加性效应具有正向贡献的农艺性状较少, 且贡献较小, 表明本研究

所分析的农艺性状尚不是这二个亲本产量正向加性效应的决定性性状。亲本 P8、P9、P12 的产量均具有负向加性效应, P8 的低产主要由株高所致, P9 的低产可归因于腰叶长, P12 的低产则归因于株高、茎围和叶数。亲本 P3 和 P7 的产量也具有显著的负向加性效应, 但参试农艺性状的负向加性效应贡献大

多较小。相反,若干亲本的农艺性状(P3的叶数、P7的腰叶长和茎围)却对产量贡献了较大的正向加性效应,表明对P3的后代选择叶数、对P7的后代选择腰叶长和茎围,仍有可能改良产量表现。

2.3 农艺性状对杂交组合产量显性效应的贡献

参试农艺性状对部分杂交组合产量显性效应的贡献见表3。组合 1×14 、 3×10 、 10×14 产量均具有正向显性效应,但各组合产量的显性遗传的机理有所不同。腰叶长和腰叶宽对组合 1×14 产量的显性效应具有显著的正向贡献,而腰叶长则是对组合 3×10 、 10×14 产量显性效应贡献最大的性状,表明这3个组合的高产主要归因于腰叶的形态表现。组合 4×13 、 8×13 产量虽然也具有正向显性

效应,但所分析的农艺性状均无较大的正向贡献,表明这些农艺性状均非这2个组合产量具有正向显性效应的决定性性状。组合 1×3 、 1×8 、 3×9 产量均具有负向显性效应,其中组合 1×8 、 3×9 的低产主要归因于腰叶长,组合 1×3 的低产主要归因于腰叶宽和株高。

从表3还可以看出,多数组合的显性效应受腰叶长影响较大,所有41个杂交组合的分析也发现,腰叶长对20个组合产量的显性效应具有最大贡献。这与前面农艺性状对产量各遗传方差分量的贡献分析结果比较吻合,即腰叶长对产量显性效应的贡献率占一半以上,表明腰叶长可作为烤烟杂交组合产量显性效应选择的重要指标。

表3 杂交组合农艺性状对产量的显性效应贡献值

Table 3 Contributed dominant effects of agronomic traits to yield for F_1 crosses

组合 Crosses $i \times j$	D_{ij}		$D_{(k, C \rightarrow T)}$				
	产量 Yield ($\times 10^2$ kg/hm ²)	株高 Plant height	茎围 Girth of stem	节距 Internode length	叶数 Number of leaves	腰叶长 Length of leaves	腰叶宽 Width of leaves
1×3	-1.015*	-0.530**	0.076**	-0.247**	0.026**	-0.416**	-0.787
1×8	-1.065*	-0.080**	0.042**	0.311**	-0.025**	-0.562**	-0.014**
1×14	2.211**	0.278**	0.180**	0.120**	-0.128**	0.553**	0.533**
3×4	1.322**	0.688**	-0.095**	0.629**	-0.051**	0.195**	0.459**
3×9	-1.112**	-0.201**	-0.083**	-0.191**	0.025**	-0.649**	0.066**
3×10	1.204*	0.104**	-0.143**	0.202**	0.040**	0.846**	-0.063**
4×13	1.055*	-0.287**	-0.053**	0.033**	-0.081**	0.084**	0.007**
8×13	0.921**	0.244**	0.007**	-0.366**	-0.027**	0.286**	-0.076**
10×14	1.392**	0.281**	-0.015**	0.472**	-0.041**	0.796**	0.338**

*和**分别表示5%和1%显著水平; D_{ij} :组合 $i \times j$ 产量的显性效应; $D_{(k, C \rightarrow T)}$:组合($i \times j$)的农艺性状对产量的显性效应贡献值。

* and ** indicate significance at 5% and 1% probability level, respectively. D_{ij} : Dominant effect of yield for the cross $i \times j$; $D_{(k, C \rightarrow T)}$: Contributed dominant effects of agronomic traits to yield for the cross $i \times j$.

3 讨论

烤烟叶片采收后尚需经过烘烤,才能统计最终产量。以往主要是通过相关分析来揭示烤烟产量与其他农艺性状间的关系。从表现型相关上看,牛佩兰等^[1]发现产量与株高、茎围、叶数、叶长有较高的正相关,与叶宽无显著相关性;White等^[2]发现产量与株高、叶数、叶宽有一定正相关,与叶长有小的负相关;Pandeya等^[3]发现产量与叶数、叶宽有一定的正相关,与叶长有小的负相关,与株高几乎无相关性;Lalitha Devi等^[4]发现产量与株高、叶数、叶长、叶宽有较高的正相关。Pandeya等^[3]进一步分析

了性状间的加性遗传相关、显性遗传相关。

本研究中,各农艺性状对产量表现型方差有显著的贡献,但数值较小,这与多数研究的趋势大致相同^[1-4]。株高对产量的加性遗传方差贡献率较高,在分析农艺性状对亲本产量加性效应的贡献时,也发现株高对4个亲本产量加性效应的贡献最大,因此可考虑利用株高对这些亲本的产量加性效应进行间接选择。该结果与Pandeya等^[3]的研究(株高与产量有小的加性负相关)不一致,可能是由于研究材料和分析方法不同引起的。研究还表明,对产量加性效应贡献最大的农艺性状因不同亲本而异,说明各亲本有其独特的遗传和发育特性,因此对产量形成起促进或抑制作用的农艺性状有所差别。

在农艺性状对杂交组合产量显性效应的贡献分析中,多数组合中腰叶长对产量显性效应的影响最大,这与条件方差分析的结果(腰叶长对产量显性遗传方差的贡献占一半以上)吻合,也与 Pandeya 等^[3]的研究(叶长与产量有高的显性正相关)一致,因此腰叶长可作为组合产量显性效应的间接选择指标。对于产量具有正向显性效应的组合,应尽量筛选各农艺性状贡献比较均衡的组合如 1 × 14,这样有利于性状间的相互协调。

参考文献(References):

- [1] NIU Pei-Lan ,LIU Hong-Xiang ,LIU Wei. Preliminary studies on relative heritability for several quantitative traits in flue-cured tobacco. *Chinese Tobacco Science* ,1984 (4) :4 ~ 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.中国烟草,1984 (4) 4 ~ 5.
- [2] 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.
- [3] Pandeya R S ,Dirks V A ,Poushinsky G. Quantative genetic studies in flue-cured tobacco (*Nicotiana tabacum*). I . Agronomic characters. *Canadian Journal of Genetics and Cytology* ,1983 25 336 ~ 345.
- [4] Lalitha D D ,Lakshminarayana R ,Atluri J B. Genetic variability and correlation studies on seed and other quantitative characters in *Nicotiana tabacum* L. *Tobacco Research* , 2002 28(2) 90 ~ 96.
- [5] DENG Wu-Ming ,YANG Xiao-Hu ,WEN Feng-Jun ,CHEN Sheng-Rong ,ZHAO Chang-Bin. Inheritance model ,correlation and path analysis of yield traits in rape (*Brassica napus* L.). *Chinese Journal of Oil Crop Sciences* ,2003 ,25 (4) 27 ~ 30.
邓武明,阳小虎,文凤君,陈胜荣,赵昌斌.甘蓝型油菜产量性状的遗传及相关与通径分析.中国油料作物学报,2003 ,25 (4) 27 ~ 30.
- [6] Sarawgi A K ,Rastogi N K ,Soni D K. Correlation and path analysis in rice accessions from Madhya Rradesh. *Field Crops Research* ,1997 52 :161 ~ 167.
- [7] Samonte S O P B ,Wilson L T ,McClung A M. Path analyses of yield and yield-related traits of fifteen diverse rice genotypes. *Crop Science* ,1998 38 :1130 ~ 1136.
- [8] Board J E ,Kang M S ,Harville B G. Path analyses of the yield formation process for late-planted soybean. *Agronomy Journal* ,1999 91 :128 ~ 135.
- [9] Mohammadi S A ,Prasanna B M ,Singh N N. Sequential path model for determining interrelationships among grain yield and related characters in maize. *Crop Science* 2003 , 43 :1690 ~ 1697.
- [10] Zhu J. Analysis of conditional genetic effects and variance components in developmental genetics. *Genetics* ,1995 , 141 :1633 ~ 1639.
- [11] CHEN Qing ,ZHU Jun ,WU Ji-Xiang. Developmental genetic analysis of boll number and seed cotton yield per plant at different fruiting stages in upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *Journal of Zhejiang University (Agriculture & Life Science)* ,1999 25(2) :155 ~ 160.
陈青,朱军,吴吉祥.陆地棉(*Gossypium hirsutum* L.)不同铃期单株成铃数和籽棉产量的遗传动态分析.浙江大学学报(农业与生命科学版),1999 25(2) :155 ~ 160.
- [12] Ye Z H ,Lu Z Z ,Zhu J. Genetic analysis for developmental behavior of some seed quality traits in Upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *Euphytica* 2003 ,129 (2) :183 ~ 191.
- [13] SHI Chun-Hai ,WU Jian-Guo ,FAN Long-Jiang ,ZHU Jun , WU Ping. Developmental genetic analysis of brown rice weight under different environmental conditions in *indica* rice. *Acta Botany Sinica* 2001 43(6) 603 ~ 609.
石春海,吴建国,樊龙江,朱军,吴平.不同环境下籼稻糙米重的发育遗传研究.植物学报,2001 43(6) 603 ~ 609.
- [14] LIANG Kang-Jing ,LIN Wen-Xiong ,CHEN Zhi-Xiong ,LI Ya-Juan ,LIANG Yi-Yuan ,GUO Yu-Chun ,HE Hua-Qin ,CHEN Fang-Yu. Developmental genetic analysis of grain weight under different environmental conditions in rice (*Oryza sativa* L.). *Scientia Agricultura Sinica* ,2003 ,36(10) :1113 ~ 1119.
梁康迳,林文雄,陈志雄,李亚娟,梁义元,郭玉春,何华勤,陈芳育.不同环境下水稻谷粒重的发育遗传分析.中国农业科学,36 (10) :1113 ~ 1119.
- [15] SHI Chun-Hai ,WU Jian-Guo ,FAN Long-Jiang ,ZHU Jun , WU Ping. Developmental genetic analysis for transparency of rice (*Oryza sativa* L.) at different environments. *Acta Genetica Sinica* 2002 29(1) 56 ~ 61.
石春海,吴建国,樊龙江,朱军,吴平.不同环境条件下稻米透明度的发育遗传分析.遗传学报,2002 29(1) 56 ~ 61.
- [16] Atchley W R ,Zhu J. Developmental quantitative genetics , conditional epigenetic variability and growth in mice. *Genetics* ,1997 ,147 :765 ~ 776.
- [17] WEN Yong-Xian ,ZHU Jun. Multivariable conditional analysis for complex trait and its components. *Acta Genetica Sinica* 2005 32(3) 289 ~ 296.
温永仙,朱军.综合性状及其分量的多元条件分析.遗传学报,2005 32(3) 289 ~ 296.