

烤烟不同生育时期产量性状的遗传效应分析

姚志敏^{1,2}, 张兴伟¹, 向德虎¹, 戴培刚¹, 刘艳华¹

(¹中国农业科学院烟草研究所/烟草遗传改良与生物技术重点开放实验室, 青岛 266001; ²河南省舞阳县农业技术推广总站, 舞阳 462400)

摘要:以烤烟高产品种竖把老母鸡和台烟7号与低产品种TI245配制成2个杂交组合, 分别获得6个世代植株(P_1 、 P_2 、 F_1 、 F_2 、 B_1 、 B_2), 运用主基因+多基因混合遗传多世代联合法对2个组合不同生育时期的产量性状进行遗传分析。研究结果表明, 2个组合的产量性状在性状建成中发挥调控作用的基因数目与基因效应存在发育阶段性差异。基因加性效应与显性效应存在于整个发育过程中, 且效应程度在不同生育时期存在明显差异, 同时加性×加性、显性×显性互作效应在产量性状的发育过程中呈间断性表达。基因遗传力在不同生育时期存在差异, 现蕾期产量性状的表型变异受基因遗传效应的决定作用高于其他2个生育时期, 受环境因素影响小, 且不同组合间的基因效应也存在显著差异, 组合II的遗传效应明显高于组合I。不同组合的烤烟产量性状在不同生育时期主基因+多基因遗传效应差异显著, 受环境影响程度不同, 因此在育种工作中既要考虑基因效应, 又要注意环境影响。

关键词: 烤烟; 产量; 生育时期; 主基因+多基因; 遗传效应

Genetic Effects Analysis of Flue-cured Tobacco Yield Traits at Different Growth Stages

YAO Zhi-min^{1,2}, ZHANG Xing-wei¹, XIANG De-hu¹, DAI Pei-gang¹, LIU Yan-hua¹

(¹Key Laboratory of Tobacco Genetic Improvement and Biotechnology, Tobacco Research Institute of Chinese Academy of Agricultural Sciences, Qingdao 266001; ²Wuyang County Agricultural Technology Extension Station, Wuyang Henan 462400)

Abstract: Flue-cured tobacco high-yielding varieties ‘Shubalaomuji’, ‘Taiyan-7’ and the low-yielding varieties TI245 respectively prepared two crosses, and got six generations plants (P_1 , P_2 , F_1 , F_2 , B_1 , B_2). The joint segregation analysis method of mixed major gene plus polygene genetic model was used to analyze the genetic effects of two crosses’ yield traits at different growth stages. The results showed the number of expressing genes and genetic effects, which played regulatory roles in the yield traits building process of two crosses, existed differences in the developmental stages. The additive effect and dominance effect existed in the entire development process, while the degrees of the effects at the different growth stages were significantly different. At the same time the additive × additive, dominance × dominance interaction effects expressed intermittently when the growth stages changed. With distinct genetic effects of the different growth stages, phenotypic variation of squaring stage was decided by genetic effects to more degrees than the other two stages, less impacted by the environment. And the genetic effects of the two combinations also existing significant difference, combination II was higher than combination I. Major genetic plus polygenetic effects of different crosses’ yield traits at the different growth stages were significantly different, under different environmental impact. Therefore, it is necessary not only to consider genetic effects in the breeding

收稿日期: 2015-01-21 修回日期: 2015-06-12 网络出版日期: 2015-12-09

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20151209.0909.016.html>

基金项目: 国家烟草专卖局专项(国烟办综[2005]501号); 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项(1610032011011); 农业部财政专项(2014NWB036)

第一作者研究方向为烟草种质资源及遗传育种。E-mail: yaozhimin1989@163.com

通信作者: 张兴伟, 研究方向为烟草种质资源。E-mail: zwx118218@163.com

戴培刚, 研究方向为烟草遗传育种。E-mail: daipeigang@caas.cn

work, but also pay attention to the environmental impact.

Key words: flue-cured tobacco; yield; growth stage; major gene plus polygene; genetic effect

烟草 (*Nicotiana tabacum* L.) 是一种世界范围内重要的叶用型经济作物, 除吸食外, 在食品、医药等方面具有巨大的潜在利用价值。烟叶中富含优质蛋白、柠檬酸、苹果酸等, 可以为食品工业提供丰富的原料。在医学上, 烟草作为生物反应器也已被越来越多的用于生产各种抗体、疫苗等治疗性蛋白, 且烟叶中富含的有益物质如茄尼醇、绿原酸等具有重要的药用价值, 是药物合成的重要原料。我国烟草种植面积日益缩减, 烟叶产量的高低直接影响到烟农的经济收入和原材料的市场供应, 在保证品质的前提下提高单位面积烟叶产量, 选育烟叶高产品种已变得极为重要。

产量属数量性状遗传, 受到多基因控制及环境因素的影响, 遗传十分复杂。叶数、叶面积、鲜叶重等是构成烤烟产量性状的重要因素, 可通过这些性状的遗传特点对产量性状进行深入研究。传统数量遗传学^[1-2]的观点认为数量性状受微效多基因控制, 多个微效基因构成了多基因系统。基于这种传统观点的遗传分析方法只能从整体上估测多个基因的综合效应, 不能鉴别个别基因, 也无法区别不同基因的效应差异。盖钧镒等^[3]、章元明等^[4]提出将“主基因 + 多基因”混合遗传模型作为植物数量性状研究的通用模型, 在此基础上发展了一套适合植物 QTL 遗传模型检测的分离分析方法。该方法在小麦、玉米、水稻、大豆、番茄、结球白菜、花生等作物的遗传分析^[5-11]中已经得到广泛应用。近年来, 关于烟草数量性状的遗传效应分析的相关报道^[12-19]也不断增加。

性状从分化发育到完全建成的整个过程, 不仅有遗传与环境的互作, 而且是一个遗传信息动态表达的过程^[20]。现代遗传学^[21-24]已表明基因的表达具有时空特性, 在发育过程中基因按一定顺序有选择地差异性表达。复杂数量性状的遗传机制随基因表达的时空性变化在不同发育阶段存在显著差异。前人^[25-26]对烤烟产量性状的遗传研究仅局限于对最终性状的静止遗传模型进行分析, 难以探明烤烟产量在性状建成中的动态遗传规律。本研究对 2 个烤烟组合 3 个不同生育时期的产量性状进行研究, 分析 2 个组合在不同生育时期烟叶产量的发育动态及遗传规律, 初步认识产量性状发育过程的遗传机制, 为下一步分子水平的深入研究打下基础, 并为烟叶高产育种提供理论指导。

1 材料与方法

1.1 供试材料

供试材料选用保存于国家烟草中期库的烤烟高产品种竖把老母鸡和台烟 7 号分别作为母本 (P_1) 与低产品种 TI245 (P_2) 进行杂交, 配制成 2 个杂交组合: 组合 I 竖把老母鸡 \times TI245, 组合 II 台烟 7 号 \times TI245, 获得 2 个组合的 F_1 。 F_1 自交留种获得 F_2 , F_1 与亲本 P_1 回交获得 B_1 , F_1 与亲本 P_2 回交获得 B_2 , 最终分别获得 2 个组合的 6 个世代 P_1 、 P_2 、 F_1 、 F_2 、 B_1 、 B_2 。

1.2 田间管理与性状调查

2013 年 5 月将全部供试材料移栽至青岛即墨农场大田中, 于移栽前施基肥, 移栽后 10d 第 1 次追肥, 中耕培土时第 2 次追肥, 移栽后正常田间管理。组合 I 的 6 个世代 P_1 、 P_2 、 F_1 、 F_2 、 B_1 、 B_2 分别种植 20、20、20、200、170、170 株, 组合 II 的 6 个世代分别种植 20、20、20、200、174、100 株, 随机区组排列, 3 次重复。分别于团棵期 (移栽后 30 d 左右)、旺长期 (移栽后 60 d 左右)、现蕾期 (移栽后 85 d 左右) 调查各世代单株的叶片数及叶面积 (中部最大叶), 于现蕾期调查鲜叶重 (成株中部最大叶重)。叶面积测定采用校正系数法, 即叶面积 = 叶长 \times 叶宽 $\times 0.6345$ ^[27]。叶长、叶宽及鲜叶重测量时选取中部最大叶。

1.3 数据分析

采用盖钧镒等^[3]发展的植物数量性状主基因 + 多基因混合遗传多世代联合分析方法, 对这 2 个组合 6 个世代 3 个生育时期的叶数、叶面积及鲜叶重进行遗传效应分析。

2 结果与分析

2.1 产量性状遗传方差分析及各世代间均值分析

每个组合不同生育时期 2 个品种间的叶数、叶面积及鲜叶重方差分析表明, 重复间无显著差异, 处理间差异存在显著性 (表 1), 说明各组合 2 个亲本间的产量性状在遗传方面存在真实稳定的差异, 可用来作为研究烤烟产量性状遗传规律的材料进行分析。

从表 1 中可以看出, 组合 I 团棵期叶数表现出一定的正显性效应, 表现为 F_1 叶数介于双亲 P_1 、 P_2 之间, 与高值亲本无显著差异; 而旺长期 F_1 的叶数显著大于高值亲本 P_1 , 说明叶数遗传在这一生育时

期表现出明显的超显性效应,现蕾期则超显性效应消失,仅表现一定的正显性效应。叶面积遗传在团棵期与旺长期表现较一致, F_1 均介于双亲之间,都表现为正显性效应。在现蕾期鲜叶重的遗传在该生育时期加性效应明显,显性效应较弱,表现为 F_1 介于双亲之间,但与高值、低值亲本均有显著差异。

表 1 2 个组合各世代不同生育时期叶数、叶面积及鲜叶重的平均值

Table 1 Means of leaf number, leaf area and fresh leaf weight at different growth stages different generations of the two combinations

组合 Cross	世代 Generation	叶数 Leaf number			叶面积 (cm ²) Leaf area			鲜叶重 (g) Leaf weight
		团棵期	旺长期	现蕾期	团棵期	旺长期	现蕾期	
		Rosette	Vigorous	Squaring	Rosette	Vigorous	Squaring	
I	P ₁	6.88a	11.33b	19.55a	191.85a	708.11a	—	74.56a
	P ₂	5.15b	9.95c	14.45b	86.76b	312.82b	—	24.33c
	F ₁	6.39a	13.12a	18.76a	149.85a	584.47a	—	53.9b
	B ₁	6.83	12.76	18.74	147.26	298.66	—	27.43
	B ₂	6.72	12.85	17.37	141.42	439.30	—	37.68
	F ₂	6.52	12.67	18.34	152.08	444.93	—	31.70
	中亲值 Median value	5.97	10.64	17.00	139.31	510.47	—	49.45
II	P ₁	10.05a	19.10a	22.38a	423.30a	1003.82a	1078.96a	58.20a
	P ₂	8.50b	16.29b	16.92c	212.32b	484.66c	503.06c	26.50c
	F ₁	9.11a	16.90b	20.50b	288.11b	688.20b	793.64b	46.30b
	B ₁	8.19	16.80	20.91	253.76	723.73	902.36	49.00
	B ₂	7.04	14.08	18.74	132.57	466.82	743.55	35.90
	F ₂	7.77	15.53	19.31	191.64	510.13	731.57	37.70
	中亲值 Median value	9.28	17.70	19.65	317.81	744.24	791.01	42.35

同列小写字母表示 $\alpha=0.05$ 水平下的差异显著性

Lowercase letters in the same column indicate significant difference under $\alpha=0.05$ level

组合 II 团棵期 F_1 叶数介于双亲之间,叶数遗传的正显性效应明显,而旺长期的叶数介于中亲值与低值亲本之间,与低值亲本无显著差异,表现为一定的负显性效应,在现蕾期叶数介于双亲之间,但与高值、低值亲本均有显著差异,说明该生育期的叶数遗传以加性效应为主,显性效应表现较弱。叶面积遗传在团棵期表现一定的负显性效应,而在旺长期与现蕾期加性效应较强,显性效应表现不明显。现蕾期鲜叶重的遗传也主要表现出加性遗传效应。

2.2 产量性状的遗传模型分析

2.2.1 叶数的遗传模型选择 用主基因 + 多基因混合遗传模型对 2 个组合的 6 个世代在不同生育时期的叶数遗传进行分析,通过 IECM 算法得到 5 类 24 个遗传模型的 AIC 值(表 2)。根据 AIC 原则,分别选择出 3~5 个 AIC 值较小的模型,作为不同生育时期叶数的备选遗传模型。对备选遗传模型进一步作适合性检验,从 30 个统计量中选出达显著水平个数较少的作为最优遗传模型。

组合 I 叶数遗传在团棵期的备选模型中 A1、B5

达显著水平的统计量个数分别为 6 个、5 个,而模型 A3、B1、C0 均为 4 个统计量达到显著水平,但 B1 的 AIC 值较小,故选择 B1 作为团棵期叶数遗传的最优模型。旺长期时 A1、A3、B2、B6 的 AIC 值较小,作为备选模型,而 A3、B6 达显著水平的统计量个数较少,均为 4 个,由于 A3 的 AIC 值小于 B6,所以旺长期的最优模型选定为 A3。在现蕾期,备选遗传模型 B1、D1、D3、E3 的 30 个统计量中均有 4 个达到显著水平,E6 没有统计量达到显著水平,因此现蕾期的最优模型为 E6。

组合 II 叶数遗传在团棵期的备选模型分别为 B1、C0、D0、E0、E1,经适合性检验,模型 B1、C0、E0 达显著水平的统计量个数较少,均为 5 个,其中 B1 的 AIC 值较小,所以团棵期的最优模型选定为 B1。旺长期的备选遗传模型 B1、C0、D0、E0、E1 达显著水平的统计量数分别为 7 个、10 个、5 个、6 个、8 个,所以该生育时期的最优模型为 D0。现蕾期的备选模型中 B1 有 6 个统计量达到显著水平,D0、E0 均有 4 个,E1 仅有 3 个达到显著水平,所以最优模型选定为 E1。

表 2 2 个组合不同生育时期叶数遗传模型的 AIC 值

Table 2 AIC value of genetic models of two combinations' leaf number at different growth stages

模型 Model	叶数遗传模型 AIC 值 Leaf number genetic models' AIC value					
	组合 I Cross I			组合 II Cross II		
	团棵期 Rosette	旺长期 Vigorous	现蕾期 Squaring	团棵期 Rosette	旺长期 Vigorous	现蕾期 Squaring
A1	2028.939	2640.005	1914.446	2550.472	4731.405	4616.641
A2	2032.328	2644.352	1912.752	2558.240	4553.143	3874.007
A3	2027.858	2643.930	1916.690	2571.066	4747.131	3924.863
A4	2038.030	2644.809	1918.066	2530.862	4228.556	3663.728
B1	2025.635	2649.029	1886.665	2478.662	3649.025	2891.537
B2	2032.393	2642.818	1914.128	2554.137	4599.048	5018.293
B3	2136.850	2732.991	2026.930	2633.201	4599.036	3897.394
B4	2032.357	2644.352	1912.702	2558.412	4581.622	3880.288
B5	2027.411	2645.764	1918.299	2573.226	4687.580	3926.867
B6	2029.035	2643.943	1916.580	2571.224	4738.446	3924.871
C0	2028.369	2650.087	1912.928	2515.437	3969.607	3492.747
C1	2032.641	2645.588	1908.987	2547.407	4277.365	3636.738
D0	2031.048	2654.077	1912.177	2514.448	3632.428	3144.029
D1	2036.545	2648.640	1908.673	2548.274	4358.287	3613.811
D2	2034.535	2647.577	1910.705	2547.302	4285.137	3692.960
D3	2034.602	2647.587	1907.192	2549.321	4358.777	3752.135
D4	2035.307	2647.744	1911.068	2548.543	4143.723	3574.978
E0	2035.312	2658.687	1910.928	2485.802	3476.026	2917.949
E1	2029.911	2652.268	1915.886	2478.222	3575.201	2886.224
E2	2040.605	2653.587	1912.765	2555.352	4363.874	3616.630
E3	2192.728	2649.712	1908.757	2547.717	4062.875	3539.926
E4	2034.520	2647.575	1910.884	2549.309	4235.902	3610.703
E5	2036.589	2649.586	1909.143	2551.268	4360.777	3754.135
E6	2034.596	2647.587	1908.037	2549.317	4086.127	3610.311

2.2.2 叶面积的遗传模型选择 通过 IECM 算法得到 2 个组合不同生育时期叶面积遗传的 5 类 24 个模型的 AIC 值(列表略)。组合 I 叶面积遗传在团棵期的模型中,B1、E0、E1 的 AIC 值较小,分别为 9470.64、9428.32、9435.87,选作该生育时期的备选遗传模型,经适合性检验,在 30 个统计量中 B1、E0、E1 分别有 11、7、6 个统计量达到显著水平,故确定 E1 为团棵期叶面积的最优遗传模型。在旺长期备选模型选择为 A4、B1、D0、E0 和 E1,适合性检验结果表明,在 30 个统计量中,D0 与 E0 统计量达显著水平个数较少,均有 5 个,但 D0 的 AIC 值较小,所以综合选择 D0 作为该生育时期的最优遗传模型。

组合 II 叶面积遗传在团棵期的备选模型选择为

AIC 值较小的 B1、D0、E0 及 E1,作适合性检验,D0 模型达显著水平的统计量个数最少,为 5 个,可确定 D0 是叶面积遗传在团棵期的最优模型。旺长期的备选模型根据 AIC 原则选择为 B1、C0、D0、E0、E1,进一步作适合性检验,B1 和 D0 均有 6 个统计量达显著水平,少于其他 3 个备选模型,但 D0 的 AIC 值较小,所以选择 D0 为最优遗传模型。现蕾期的备选模型为 AIC 值较小的 B1、E0 与 E1,结合备选模型的适合性检验,综合选择 E1 为现蕾期的最优遗传模型。

2.2.3 鲜叶重的遗传模型选择 通过 IECM 算法得到 2 个组合现蕾期鲜叶重遗传的 5 类 24 个模型的 AIC 值(列表略)。组合 I 现蕾期鲜叶重的备选

遗传模型根据 AIC 原则选择 AIC 值较小的 B1、C0、D0、E0、E1,适合性检验表明,模型 D0、E0 达到显著水平的统计量个数较少,均有 6 个,由于 E0 的 AIC 值较小,选择 E0 作为最优模型。组合 II 鲜叶重遗传的备选模型为 B1、D0、E0 及 E1,作适合性检验, D0 与 E1 均有 6 个统计量达到显著水平,少于其他 2 个备选模型,且根据 AIC 值较小原则,综合选定

E1 为组合 II 在现蕾期的最优遗传模型。

2.3 产量性状的遗传参数估计及遗传效应分析

2.3.1 叶数的遗传参数估计及遗传效应分析 组合I在团棵期的叶数最优遗传模型为 2 对主基因控制的加性-显性-上位性模型。由表 3 可知,2 对主基因的加性效应与显性效应均呈正向,且 $|h_a| + |h_b| > |d_a| + |d_b|$,说明团棵期控制叶数遗传的 2 对主基

表 3 叶数各生育时期的遗传模型参数估计值
Table 3 Genetic parameters estimates of leaf number at each growth stage

参数估计值		团棵期		旺长期		现蕾期				
Parameter estimate		Rosette		Vigorous		Squaring				
组合 Cross		I	II	I	II	I	II			
模型 Model		B1	B1	A3	D0	E6	E1			
一阶参数	m ₁	5.65	8.90	12.56	14.02	18.69	9.58			
1 st order genetic parameter	m ₂				7.367					
	m ₃				21.37					
	m ₄				8.64					
	m ₅				5.20					
	m ₆				8.08					
	d _a	0.56	0.50	0.21	5.07	1.39	1.62			
	d _b	0.14	0.50			1.39	1.62			
	h _a	2.28	-4.19	0.21	9.23	1.39	-1.06			
	h _b	1.24	-2.34			1.39	-3.36			
	i	0.44	0.21				10.30			
	j _{ab}	-0.15	0.68				5.19			
	j _{ba}	-0.85	-2.89				-10.8			
	l	-3.10	5.88				14.49			
	[d]						-0.32			
[h]						1.57				
二阶参数		世代 Generation		世代 Generation			世代 Generation			
2 st order genetic parameter		B ₁	B ₂	F ₂	B ₁	B ₂	F ₂	B ₁	B ₂	F ₂
组合 I	σ ² _{mg}	0.49	1.51	0.85	0	0	1.15	0.056	3.61	3.55
Cross I	h ² _{mg} (%)	18	41	28	0	0	9	0.5	48	26
	σ ² _{pg}							7.66	1.29	7.6
	h ² _{pg} (%)							75	17	55
组合 II	σ ² _{mg}	5.04	1.68	4.33	4.03	50.44	19.95	77.03	28.04	85.48
Cross II	h ² _{mg} (%)	60	33	56	12	91	76	96	84	97
	σ ² _{pg}				25.22	1.50	3.19	1.45	3.61	0.70
	h ² _{pg} (%)				18	3	12	2	11	1

m₁、m₂、m₃、m₄、m₅ 和 m₆ 分别表示 P₁、P₂、F₁、B₁、B₂ 和 F₂ 的平均值;d_a、d_b 为 2 对主基因的加性效应;h_a、h_b 为 2 对主基因的显性效应;i 为 2 对主基因间加性×加性互作效应;j_{ab} 为 2 对主基因间加性×显性互作效应;j_{ba} 为 2 对主基因间显性×加性互作效应;l 为 2 对主基因间显性×显性互作效应;σ²_{mg} 为主基因方差;σ²_{pg} 为多基因方差;h²_{mg} 为主基因遗传率;h²_{pg} 为多基因遗传率,下同
m₁、m₂、m₃、m₄、m₅ and m₆ respectively represent opulation mean of P₁、P₂、F₁、B₁、B₂ and F₂ generations;d_a、d_b: Additive effects of the two major genes; h_a、h_b: Dominant effects of the two major genes;i: Additive × additive interaction between two major genes;j_{ab}: Additive × dominant interaction between two major genes;j_{ba}: Dominant × additive interaction between two major genes;l: Dominant × dominant interaction between two major genes;σ²_{mg}: Major gene variance;σ²_{pg}: Polygenic variance;h²_{mg}: Major gene heritability;h²_{pg}: Polygene heritability. The same as below

因表现为正向超显性,且主基因的互作效应明显,其中显性 \times 显性互作效应尤为突出。在旺长期叶数遗传主要受1对主基因控制,且加性效应与显性效应相等,均为0.21,表现为完全显性。在现蕾期叶数遗传受到2对主基因+多基因混合遗传效应的控制,2对主基因的 $h_a = h_b = d_a = d_b = 1.39$,表现出正向等显性效应。多基因的加性效应与显性效应均呈负向, $|[d]| < |[h]|$,表现为多基因负向超显性效应。

组合Ⅱ的叶数遗传在团棵期也符合2对主基因控制的加性-显性-上位性模型,以显性效应、显性 \times 显性互作效应为主,加性效应表现较弱。旺长期叶数遗传由1对主基因+多基因的混合遗传控制,以主基因的加性效应和显性效应为主。现蕾期叶数遗传受到2对主基因+多基因的控制,主基因间表现出较强的互作效应,其中加性 \times 加性、显性 \times 加性与显性 \times 显性互作效应分别为10.30、-10.80、14.49;主基因的加性效应、显性效应次之;多基因效应表现最弱,加性、显性效应仅分别为-0.32、1.57。

由以上分析可以看出,2个组合的叶数遗传在团棵期均由2对主基因控制,无多基因遗传,且主基因的显性效应及互作效应作用突出,加性效应微弱。由于基因按一定秩序表达,到旺长期时由1对主基因控制,但组合Ⅱ在该生育时期已启动了多基因效应,发育至现蕾期时均受到2对主基因与多基因系统的共同控制,基因互作效应发挥优势。从团棵期到现蕾期叶数表型发育过程中,因遗传基础(品种)不同,两组合的遗传率及呈现的变化趋势存在差异。整个发育过程中组合Ⅱ的遗传率高于组合Ⅰ,而在现蕾期两组合均表现出较高的遗传率,且组合Ⅱ遗传率呈连续增加的趋势,从 F_2 群体中来看,后一时期的主基因+多基因遗传率分别比前一时期增加约32%、10%。组合Ⅱ在叶数发育过程中3个后代群体均表现较高的基因遗传率,而组合Ⅰ仅在 F_2 群体中有较高的遗传率。

2.3.2 叶面积的遗传参数估计及遗传效应分析

组合Ⅰ在团棵期的叶数最优遗传模型为2对主基因控制的加性-显性-上位性模型,由表3可知2对主基因的加性效应与显性效应均呈正向,且 $|h_a| + |h_b| > |d_a| + |d_b|$,说明团棵期控制叶数遗传的2对主基因表现为正向超显性,且主基因的互作效应明显,其中显性 \times 显性互作效应尤为突出。在旺长期叶数遗传主要受1对主基因控制,且加性效应与显性效应相等,均为0.21,表现为完全显性。在现蕾期叶数遗传受到2对主基因+多基因混合遗传效

应的控制,2对主基因的 $h_a = h_b = d_a = d_b = 1.39$,表现出正向等显性效应。多基因的加性效应与显性效应均呈负向, $|[d]| < |[h]|$,表现为多基因负向超显性效应。

组合Ⅱ的叶数遗传在团棵期也符合2对主基因控制的加性-显性-上位性模型,以显性效应、显性 \times 显性互作效应为主,加性效应表现较弱。在旺长期叶数遗传由1对主基因+多基因的混合遗传控制,以主基因的加性效应和显性效应为主。在现蕾期叶数遗传受到2对主基因+多基因的控制,主基因间表现出较强的互作效应,其中加性 \times 加性、显性 \times 加性与显性 \times 显性互作效应分别为10.30、-10.80、14.49;主基因的加性效应、显性效应次之;多基因效应表现最弱,加性、显性效应仅分别为-0.32、1.57。

由以上分析可以看出,2个组合的叶数遗传在团棵期均由2对主基因控制,无多基因遗传,且主基因的显性效应及互作效应作用突出,加性效应微弱。由于基因按一定秩序表达,到旺长期时由1对主基因控制,但组合Ⅱ在该生育时期时已启动了多基因效应,发育至现蕾期时均受到2对主基因与多基因系统的共同控制,基因互作效应发挥优势。从团棵期到现蕾期叶数表型发育过程中,因遗传基础(品种)不同,两组合的遗传率及呈现的变化趋势存在差异。整个发育过程中组合Ⅱ的遗传率高于组合Ⅰ,而在现蕾期两组合均表现出较高的遗传率,且组合Ⅱ遗传率呈连续增加的趋势,从 F_2 群体中来看,后一时期的主基因+多基因遗传率分别比前一时期增加约32%、10%。组合Ⅱ在叶数发育过程中3个后代群体均表现较高的基因遗传率,而组合Ⅰ仅在 F_2 群体中有较高的遗传率。

组合Ⅰ的叶面积遗传在团棵期受2对主基因+多基因混合遗传控制,由表4可知主基因的互作效应表现较强,其中加性 \times 加性、显性 \times 显性互作效应分别为-145.52、297.66;显性效应次之;加性效应最弱,仅分别为6.47、6.47。同时多基因显性效应突出,为-162.30。叶面积在团棵期的主基因遗传率较高,在 B_1 、 B_2 、 F_2 中分别达53%、68%、68%;多基因遗传率较低,在 B_2 、 F_2 中几乎未表现。在旺长期受到1对主基因+多基因的共同控制,主基因的加性效应为5.61,显性效应为-3.13,以加性效应为主。该生育时期主基因、多基因的遗传率均偏低,群体 B_1 、 F_2 中主基因+多基因遗传率仅分别为18.7%、23.7%,甚至 B_2 群体中无表现,叶面积表型极易受到环境因素的影响。

表 4 叶面积各生育时期的遗传模型参数

Table 4 Genetic parameters estimates of leaf area at each growth stage

参数估计值		团棵期		旺长期		现蕾期		
Parameter estimate		Rosette		Vigorous		Squaring		
组合 Cross		I	II	I	II	I	II	
模型 Model		E1	D0	D0	D0	-	E1	
一阶参数	m ₁	274.36	416.12	721.97	972.04		387.02	
1 st order genetic parameter	m ₂		289.99	591.68	690.26			
	m ₃		219.50	366.24	516.45			
	m ₄		248.14	443.69	691.94			
	m ₅		133.07	303.03	469.60			
	m ₆		185.87	440.86	485.66			
	d _a	6.47	7.18	5.61	31.78		168.90	
	d _b	6.47					168.90	
	h _a	-135.87	-1.87	-3.13	-2.06		-397.53	
	h _b	-135.56					-397.53	
	i	-145.52					402.88	
	j _{ab}	7.32					-161.69	
	j _{ba}	7.01					-161.69	
	l	297.66					1162.37	
	[d]	32.51					-53.32	
	[h]	-162.30					36.70	
二阶参数		世代 Generation			世代 Generation			
2 st order genetic parameter		B ₁	B ₂	F ₂	B ₁	B ₂	F ₂	
组合 I	σ ² _{mg}	5171.70	5867.65	7041.54	289.31	0	303.48	
Cross I	h ² _{mg} (%)	53	68	68	0.7	0	0.7	
	σ ² _{pg}	1221.65	0	0	7755.62	0	10624.11	
	h ² _{pg} (%)	13	0	0	18	0	23	
组合 II	σ ² _{mg}	189.30	0	102.62	1029.20	763.55	813.01	
Cross II	h ² _{mg} (%)	0.7	0	0.7	0.8	1.4	1.3	
	σ ² _{pg}	21585.98	0	7862.50	111597.40	37770.56	45361.61	
	h ² _{pg} (%)	74	0	52	88%	71	75	
						4	13	0

组合 II 叶面积遗传在团棵期由 1 对主基因控制,同时受多基因效应影响,以主基因加性效应为主,但主基因的遗传率较低,而多基因在 B₁ 和 F₂ 中的遗传率较高,分别为 74%、52%。至旺长期叶面积仍受到 1 对主基因 + 多基因混合遗传的控制,以加性效应为主,显性效应较弱。该时期主基因的遗传力弱,多基因遗传率较高,B₁、B₂、F₂ 分别为 88%、71%、75%。至现蕾期时叶面积遗传受 2 对主基因 + 多基因的共同控制,主基因的显性效应强于加性效应,表现为负向超显性遗传。且加性 × 加性、显性 × 显性互作效应极强,分别为 402.88、1162.37。该生育时期的主基因遗传率较高,在 F₂ 群体中高达 97%;多基因效应表现不明显,且遗传率低。

从分析结果来看,组合 I 叶面积表型从团棵期到旺长期的发育过程中,加性效应与显性效应均降低,但显性效应降低幅度较大,团棵期以显性效应、互作效应为主,旺长期则以加性效应为主,且主基因 + 多基因遗传效应在群体 B₁、B₂、F₂ 中均有不同程度的下降。组合 II 从团棵期至现蕾期的发育过程中,加性效应与显性效应均在不断增加,加性效应由 7.18 增大到 168.90,显性效应为负向效应,绝对值由 1.87 增加为 397.53。遗传率在 3 个后代群体中也均呈增大趋势,而 B₂ 表现出持续较高的主基因 + 多基因遗传效应。由于团棵期处于表型发育的初始阶段,主基因与多基因效应均未能充分表达,随着发育进程及环境条件的诱导,至发育成熟阶段基因效

应表达完全,性状表型已表现稳定,受环境影响小。

2.3.3 鲜叶重的遗传参数估计及遗传效应分析

由表 5 可知,现蕾期 2 个组合的鲜叶重均受到 2 对主基因 + 多基因混合遗传控制。组合 I 的鲜叶重遗传以主基因加性 × 显性、显性 × 加性互作效应为主,加性效应略高于显性效应。主基因 + 多基因遗传效应决定了后代群体 B₁、B₂、F₂ 表型变异的 69%、53%、80%,仍有 31%、47%、20% 的表型变异受环境因素的影响。组合 II 鲜叶重遗传中主基因的显

性 × 显性互作效应作用最大;其次,多基因的加性、显性效应表现较强。2 对主基因的显性效应强于加性效应,且均为负向,表现为负向超显性遗传。主基因 + 多基因遗传效应决定组合 II 后代群体 B₁、B₂、F₂ 的表型变异较高,分别达到 97%、85.2%、68%。从分析结果可以看出,主效基因与微效多基因共同控制着现蕾期的鲜叶重遗传,由于遗传基础(品种)存在差异,2 个组合的基因效应表现不同,但主基因互作效应在两组鲜叶重遗传中均有较强的表现。

表 5 现蕾期 2 个组合鲜叶重的遗传模型参数

Table 5 Genetic parameters estimates of fresh leaf weight at squaring stage

组合 Cross	模型 Model	一阶参数 1 st order genetic parameter				二阶参数 2 st order genetic parameter			
I	E-0	m ₁	58.43	m ₂	41.77		B ₁	B ₂	F ₂
		m ₃	36.31	m ₄	16.90	σ ² _{mg}	76.42	106.76	86.03
		m ₃	15.58	m ₆	20.54				
		d _a	9.50	d _b	9.50	h ² _{mg} (%)	25	53	19
		h _a	9.50	h _b	9.03				
		I	7.03	j _{ab}	-14.03	σ ² _{pg}	131.38	0	281.45
		j _{ba}	-14.03	l	-7.29				
		[b]		[h]		h ² _{pg} (%)	44	0	61
						σ ² _{mg}	0	359.61	119.63
						h ² _{mg} (%)	0	85	68
II	E-1	m ₁	41.16	m ₂					
		m ₃		m ₄					
		m ₃		m ₆					
		d _a	-8.36	d _b	-8.36				
		h _a	-20.41	h _b	-20.41	σ ² _{pg}	631.39	1.01	0
		I	1.75	j _{ab}	13.92				
		j _{ba}	13.91	l	40.82	h ² _{pg} (%)	97	0.2	0
		[b]	32.53	[h]	32.53				

3 讨论

数量性状受微效多基因控制,与发育时期及环境条件密切相关。性状表现涉及众多基因的调控与相互作用,在发育过程中基因进行顺序性表达,具有时空特异性^[20-23],同时也受环境条件的影响,因此在性状形成过程中基因的表达存在发育阶段性及基因表达类型与表达程度的差异。吴国海^[20]对玉米株高、粒重与叶数在不同发育阶段的基因效应进行研究,认为最终性状是由不同发育阶段的正负基因效应相互抵消呈现出的表型,不能充分反映发育过程中的基因表达方式。武翠等^[28]对水稻胚乳的研究也表明胚乳发育的遗传因素、基因效应及环境影响在不同生育阶段有明显差异。烤烟产量属于数量性状,易受环境影响,遗传十分复杂,前人对烤烟产

量构成因素的遗传研究认为其主要受加性效应^[25-26,29-34]的控制,显性^[31]和互作效应^[31-33]作用不明显,也有研究^[35]认为以加性 × 加性、显性 × 显性互作效应为主,但这些结论仅是对最终性状进行的研究,不足以反映整个发育过程的动态遗传规律。

将烤烟产量性状分解为构成烟叶产量的 3 个农艺性状:叶数、叶面积、鲜叶重^[36-37],发育过程划分为团棵期、旺长期及现蕾期 3 个生育时期进行研究,结果表明,在烤烟产量性状的建成过程中,不同生育时期发挥调控作用的基因数量与基因效应存在差异。控制叶数与叶面积遗传的基因加性、显性效应存在于整个发育过程中,且效应程度有发育阶段性差异,同时加性 × 加性、显性 × 显性互作效应在发育过程中随发育阶段呈间断性表达。研究发现发育遗传研究的基因效应与杂种优势密切相关,尤其显性效应

与显性 \times 显性互作效应对杂种优势有较大贡献^[38],这与本研究的结果相一致,说明烤烟产量存在十分明显的杂种优势,在烤烟育种工作中不容忽视。

基因调控(主效基因与微效多基因遗传效应)、环境影响及基因与环境相互作用共同决定着性状的遗传变异,两组合在团棵期及旺长期遗传力较低,叶数、叶面积表型易受到环境条件的影响,尤其在旺长期烟株内部发生着急剧的生理变化,极易受到外界条件的影响,所以应在该生育时期采取有效的栽培管理措施以获取高产。在现蕾期叶数、叶面积及鲜叶重主要受遗传因素控制,受环境影响小,产量性状已完全建成,各种遗传因素也已充分表现,选择育种工作中以该时期性状作为目标性状比发育过程中的选择效果更好。两组合的遗传基础及亲本材料遗传配合力存在差异,竖把老母鸡 \times TI245在产量性状的整个发育过程中表现出的遗传力均低于台烟7号 \times TI245,叶数、叶面积及鲜叶重受环境影响较大,台烟7号与TI245表现出良好的遗传力与配合力,基因遗传效应显著。竖把老母鸡 \times TI245与台烟7号 \times TI245的F₂群体在产量性状发育过程中均有较高的基因遗传力,杂交选育时宜在F₂群体中进行选择,此外,台烟7号 \times TI245的回交群体B₁中同样表现出较高的遗传力,也可采用与亲本P₁回交的育种策略。总之,烤烟产量发育中基因数量与基因效应的研究为性状建成中调控基因的定位与克隆及分子标记辅助选择提供研究基础^[39]。

参考文献

- [1] Mather K, Jink S J K. Biometrical genetics[M], 3rd ed. London: Chapman and Hall, 1982: 65-103
- [2] 莫惠栋. 世代平均数的遗传分析 II. 加性-显性-上位性模型的基因效应估计[J]. 江苏农学院学报, 1985, 6(1): 53-59
- [3] 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: 224-260
- [4] 章元明, 盖钧镒. 数量性状分离分析中分布参数估计的 IECM 算法[J]. 作物学报, 2000, 26(6): 699-706
- [5] 汤继华, 胡彦民, 付志远, 等. 一种新型玉米温敏核雄性不育系的发现、鉴定及遗传分析[J]. 中国农业科学, 2007, 40(5): 889-894
- [6] 方先文, 姜东, 戴廷波, 等. 小麦籽粒总淀粉及支链淀粉含量的遗传分析[J]. 作物学报, 2003, 29(6): 925-929
- [7] 李余生, 朱镇, 张亚东, 等. 水稻稻曲病抗性的主基因+多基因混合遗传模型分析[J]. 作物学报, 2008, 34(10): 1728-1733
- [8] Wang J K, Gai J Y. Mixed inheritance model for resistance to agromyzid bean fly (*Melanagromyza sojae* Zehntner) in soy bean [J]. Euphytica, 2001, 122: 9-18
- [9] Feng H, Wang W H, Xu N. Inheritance of several plant type characters in truss tomato[J]. Agric Sci China, 2008, 7(5): 535-541
- [10] 韩建民, 侯喜林, 史公军, 等. 不结球白菜叶子重量性状遗传模型分析[J]. 遗传, 2007, 29(9): 1149-1153
- [11] 李兰周, 刘凤珍, 万勇善, 等. 花生荚果和籽仁相关性状的主基因+多基因混合遗传模型分析[J]. 华北农学报, 2013, 28(5): 116-123
- [12] 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
- [13] 蔡长春, 张俊杰, 黄文昌, 等. 利用 DH 群体分析白肋烟黑胥病抗性的遗传规律[J]. 烟草科技, 2009(1): 54-59
- [14] 尹天水, 王树会, 石磊. 烤烟烟叶钾含量的遗传分析[J]. 烟草科技, 2005(5): 34-38
- [15] 蔡长春, 张俊杰, 黄文昌, 等. 利用 DH 群体对白肋烟烟碱含量进行遗传分析[J]. 中国烟草学报, 2009(4): 55-60
- [16] 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
- [17] 张兴伟, 王志德, 牟建民, 等. 烤烟叶绿素含量遗传分析[J]. 中国烟草学报, 2011, 17(3): 48-52
- [18] 郝贤伟, 徐秀红, 许家来, 等. 烤烟耐烤性遗传分析[J]. 中国农业科学, 2012, 45(23): 4939-4946
- [19] 陈小翠, 代帅帅, 张兴伟, 等. 烤烟 CMV 抗性的主基因+多基因混合遗传模型分析[J]. 植物遗传资源学报, 2014, 15(6): 1278-1286
- [20] 吴国海. 玉米几个数量性状在不同发育阶段的基因效应分析[J]. 遗传学报, 1987, 14(5): 363-369
- [21] Stewart A D, Hunt D M. The genetics basis of development[M]. Blackie: Glassgow and London, 1982
- [22] Atchley W R. Ontogeny, timing of development and genetic variance covariance structure[J]. Am Nat, 1984, 124: 519-540
- [23] Atchley W R. Developmental quantitative genetics, conditional epigenetic variability and growth in mice[J]. Genetics, 1997, 147: 765-776
- [24] Atchley W R. Developmental quantitative genetic models of evolutionary change[J]. Devel Gene, 1994, 15: 92-103
- [25] 张兴伟, 王志德, 任民, 等. 烤烟几个植物学性状的遗传分析[J]. 中国烟草科学, 2012, 33(5): 1-8
- [26] 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
- [27] 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]. Can J Plant Sci, 1979, 59: 111-120
- [28] 武翠, 邵国军, 吕文彦, 等. 不同发育时期水稻强、弱势粒灌浆速率的遗传分析[J]. 中国农业科学, 2007, 40(6): 1135-1141
- [29] 李国民, 田峰, 李鸣, 等. 烤烟产量及其品质性状的双列杂交分析[J]. 中国烟草学报, 1998, 4(2): 22-28
- [30] 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
- [31] Matzinger D F, Mann T J, Cocherham C C. Diallel crosses in *Nicotiana tabacum* [J]. Crop Sci, 1962, 2(2): 383-386
- [32] Povilaitis B. Diallel cross analysis of quantitative characters in tobacco[J]. Can J Genet Cytol, 1966, 8: 336-346
- [33] Padissakoon S, Wernsman E A. Agronomic performance and nature of gene effects in progenitor species-derived genotypes of tobacco[J]. Crop Sci, 1977, 17: 843-847
- [34] Wiklinson C A, Tilson W M. Diallel analysis of crosses among virginia fire-cured tobacco cultivars[J]. Tob Sci, 1994, 38: 21-24
- [35] 卢忠恩, 朴世领, 金江山, 等. 烤烟主要农艺性状基因效应的分析[J]. 中国烟草学报, 1999, 5(3): 17-22
- [36] Pandeya R S, Dirks V A, Poushinsky G. Quantitative genetic studies in flue-cured tobacco (*Nicotiana tabacum*). I. Agronomic characters[J]. Can J Genet Cytol, 1983, 25: 336-345
- [37] Lalitha D D, Lakshmi R, Atluri J B. Genetic variability and correlation studies on seed and other quantitative characters in *Nicotiana tabacum* L. [J]. Tobacco Res, 2002, 28(2): 90-96
- [38] 曾国平, 曹寿椿. 不结球白菜主要农艺性状基因效应与杂种优势分析[M]//陈昆松. 园艺学进展. 北京: 中国农业出版社, 1994: 228-231
- [39] 蒋锋, 刘鹏飞, 王汉宁, 等. 玉米穗高系数的遗传分析与 QTL 定位研究[J]. 中国农业大学学报, 2011, 16(4): 9-15