

烤烟叶数、叶面积的遗传分析

张兴伟^{1,2}, 王志德¹, 孙玉合¹, 任 民¹, 刘艳华¹, 牟建民¹, 徐 军^{1,2}

(¹ 中国农业科学院烟草研究所/烟草行业烟草遗传育种重点实验室, 青岛 266101; ² 中国农业科学院研究生院, 北京 100081)

摘要: 以叶数较少、叶面积较小的烤烟品种丸叶为母本(P_1), 以叶数较多、叶面积较大的烤烟品种 Coker319 为父本, 构建了 6 个世代分离群体, 利用植物数量性状主基因 + 多基因混合遗传模型的联合分离分析方法, 分析烤烟杂交组合丸叶 × Coker319 叶数、叶面积的遗传效应。结果表明: 烤烟的叶数和叶面积均受 2 对加性-显性-上位性主基因 + 加性-显性-上位性多基因(E_0) 控制, 其中叶数遗传以加性效应及显性 × 显性上位性效应为主, 叶面积几种遗传效应差不多, 其上位性效应 > 加性效应 > 显性效应, 叶数和叶面积在 B_1 世代的主基因遗传率分别为 36.91% 和 2.13%, 多基因遗传率分别为 31.00% 和 19.53%, B_2 世代的主基因遗传率分别为 51.60% 和 50.92%, 多基因遗传率分别为 16.84% 和 13.26%, F_2 世代的主基因遗传率分别为 42.63% 和 30.32%, 多基因遗传率分别为 42.08% 和 12.18%。叶数和叶面积的主基因遗传率较高, 适合在早代选择。

关键词: 烤烟; 叶数; 叶面积; 主基因 + 多基因; 遗传分析

Genetic Analysis of Leaf Number and Leaf Area in Flue-cured Tobacco

ZHANG Xing-wei^{1,2}, WANG Zhi-de¹, SUN Yu-he¹, REN Min¹, LIU Yan-hua¹, MU Jian-min¹, XU Jun^{1,2}

(¹ Key Laboratory for Tobacco Genetics and Breeding, Ministry of Agriculture/Tobacco Research Institute of Chinese Academy of Agricultural Sciences, Qingdao 266101; ² Graduate School of Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081)

Abstract: The joint segregation analysis method of mixed major gene plus polygene genetic model was used to study the inheritance of leaf number and leaf area in flue-cured tobacco. Six generations (P_1 , P_2 , F_1 , B_1 , B_2 and F_2) from the crosses between Wanye with less leaves and small leaf area as the maternal parent and Coker319 with more leaves and large leaf area as the paternal parent were investigated. It was found that leaf number and leaf area in flue-cured tobacco appeared to be a quantitative trait and their inheritances fit to a mixed genetic model of two major genes with additive-dominant-epistatic effects plus polygenes with additive-dominant-epistatic effects (the E_0 model). Leaf number was mainly controlled by the additive effect and the epistatic effect of dominance × dominance. The additive, dominant and epistatic effects of leaf area was all important with the epistatic effect > the additive effect > the dominance effect. Heritabilities of the major genes were estimated to be 36.91% and 2.13% in B_1 , 51.60% and 50.92% in B_2 , 42.63% and 30.32% in F_2 . Heritabilities of the polygenes were estimated to be 31.00% and 19.53% in B_1 , 16.84% and 13.26% in B_2 , 42.08% and 12.18% in F_2 . Because of their higher heritability of the major gene, the selection of leaf number and leaf area could be taken in early generations.

Key words: Flue-cured tobacco; Leaf number; Leaf area; Major gene plus polygene; Genetic analysis

烟草(*Nicotiana tabacum* L.) 是我国重要的经济作物之一, 其中烤烟每年种植面积及产量均占世界 1/3 左右。随着烤烟生产的发展, 我国先后经历了

两次大的品种更换^[1]。第 1 次是在 20 世纪 60 年代初开始的, 以劣质、高产或抗病的多叶型品种取代了优质、低产或感病的少叶型品种, 为解决当时原料奇

收稿日期: 2011-07-21 修订日期: 2011-10-31

基金项目: 国家烟草专卖局专项(国烟办综【2005】501 号); 中国农科院基本科研业务费专项(0032010036)

作者简介: 张兴伟, 博士, 研究方向: 烟草分子育种及烟草种质资源。E-mail: zxw1118218@163.com

通讯作者: 王志德, 研究员, 研究方向: 烟草种质资源。E-mail: wzdyes@tom.com;

孙玉合, 研究员, 研究方向: 烟草基因组学。E-mail: yhsun@163.com

缺的问题起了很大作用,但又是导致烟叶品质下降的主要因素之一。第2次是在20世纪80年代初开始的,以优质、适产、抗病的品种取代了高产、劣质的多叶型品种,对稳定产量、提高烟叶品质起了重要作用。2010年以来随着烟草基因组计划的实施,国家烟草专卖局提出培育“优质超级烟草品种”的目标,明确提出“丰产”指标,这将使我国在不久的将来迎来烟草第3次大的品种更换。

烟草的收获器官是叶片,烟叶产量的高低直接影响着卷烟原料市场的供应状况和烟农的经济收益。耕地的日益紧张使得烟草种植面积的增长极为有限,故在保证烟叶品质的前提下提高单位面积产量,成为对品种的重要要求。烤烟产量性状是数量性状,受多基因控制及环境的影响,遗传非常复杂。烤烟产量性状可分解为叶数、叶面积以及单叶重等性状,对这些性状进行深入研究,了解这些性状的遗传特点,是进行烟草产量育种的基础,可为育种方法的选用、亲本选配等提供理论指导。

主基因+多基因混合遗传模型是植物数量性状的通用模型,盖钧铭等^[2]在此基础上发展了一套适合植物遗传分析的1对主基因+多基因、2对主基因+多基因和3对主基因+多基因混合模型的单世代和联合多世代的分离分析方法。此分析方法已经广泛应用于水稻^[3]、棉花^[4]、玉米^[5]、小麦^[6]、萝卜^[7]、花生^[8]、白菜^[9]、黄瓜^[10]等多种粮食、蔬菜和经济作物,而在烟草上应用较少,仅见对黑胫病^[11]、烟碱^[12]、株高^[13]、青枯病^[14]、烤性^[15-16]和叶绿素含量^[17]的研究。

本研究以烤烟品种丸叶和Coker319配置的6世代群体为试验材料,采用数量性状“主基因+多基因”遗传分析方法,开展了烤烟叶数、叶面积的遗传规律研究,旨在揭示其遗传特点,为烤烟产量育种提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验采用来源于国家烟草中期库的烤烟品种丸

表1 各世代叶数、叶面积参数平均值

Table 1 Mean of leaf number and leaf area parameters among six generations

参数 Parameter	P ₁	P ₂	F ₁	B ₁	B ₂	F ₂	中亲值 Median
叶数 Leaf number	27.82B	29.23A	27.09	29.45	28.81	29.44	28.53
叶面积(cm ²) Leaf area	688.41B	1039.12A	925.22	738.87	825.18	642.19	863.76

同行大写字母表示 $P < 0.01$ 差异显著性,小写字母表示 $P < 0.05$ 差异显著性

The data with different capital or lower case letters in the same column are significantly different at $P < 0.01$ and $P < 0.05$

叶(P₁,引自日本)和Coker319(P₂,引自美国)为亲本,构建F₁、F₂、B₁(F₁ × P₁)和B₂(F₁ × P₂)群体。2009年春季将全部供试材料种植于青岛即墨实验农场,随机区组排列,3次重复,株行距为55cm × 120cm,亲本和F₁每小区种植15株,共45株,B₁、B₂和F₂每小区种植75株,共225株。

1.2 试验方法

叶数、叶面积测定方法如下。

叶数:植株基部至中心花以下第5花枝处着生叶片数^[18]。

叶面积:叶面积测定采用校正系数法(校正系数取0.6345),即叶面积=叶长×叶宽×0.6345^[19]。

数据分析采用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,对这个组合6个世代的叶数、叶面积进行分析。通过极大似然法和IECM(iterated expectation and conditional maximization)估计各世代、各成分分布的参数,然后通过AIC(Akaike's information criterion)值选择最佳模型,同时进行一组适合性检验,包括均匀性 U_1^2 、 U_2^2 和 U_3^2 检验、Smirnov检验(nW^2)和Kolmogorov检验(D_n),根据检验结果选择最优遗传模型。采用最小二乘法从最优遗传模型各成分分布参数估计各基因效应值,分析各组合的遗传效应。

通过亲本和F₁同质群体提供环境误差方差的无偏估计,可估计误差方差 σ^2 ,成分分布方差 σ_f^2 ,群体表型方差 σ_p^2 ,通过以下公式计算可得到主基因和多基因的遗传方差(σ_{mg}^2 、 σ_{pg}^2)和遗传率(h_{mg}^2 、 h_{pg}^2)。

$$\sigma_{mg}^2 = \sigma_p^2 - \sigma_f^2; h_{mg}^2 = \sigma_{mg}^2 / \sigma_p^2; \sigma_{pg}^2 = \sigma_f^2 - \sigma^2; h_{pg}^2 = \sigma_{pg}^2 / \sigma_p^2$$

2 结果与分析

2.1 叶数、叶面积间方差分析

2个品种间叶数、叶面积方差分析表明,重复之间差异不显著,处理之间差异显著,说明2个亲本重要农艺性状在遗传方面存在着真实稳定的差异,可以作为研究烤烟重要农艺性状遗传规律的试材,用于进行遗传分析(表1)。

2.2 分离世代叶数、叶面积次数分布

从图 1 到图 6 可以看出,叶数及叶面积的 B_1 、 B_2 和 F_2 世代呈现单峰较明显的偏态分布,叶数及叶面积的遗传表现出主基因的特征,进而说明叶数、叶面积的遗传可能受主基因控制。

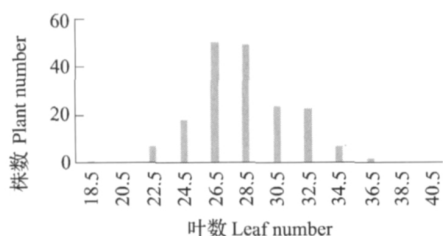


图 1 丸叶 × Coker319 B_1 世代叶数的次数分布
Fig.1 Frequency distribution for leaf number for B_1 population derived from the cross between Wanye and Coker319

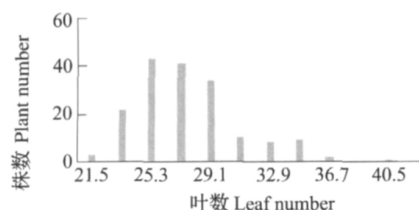


图 2 丸叶 × Coker319 B_2 世代叶数的次数分布
Fig.2 Frequency distribution for leaf number for B_2 population derived from the cross between Wanye and Coker319

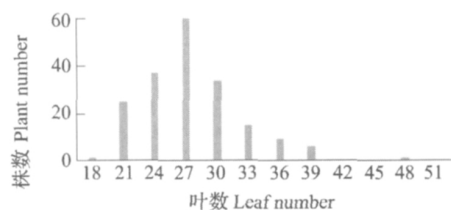


图 3 丸叶 × Coker 319 F_2 世代叶数的次数分布
Fig.3 Frequency distribution for leaf number for F_2 population derived from the cross between Wanye and Coker319

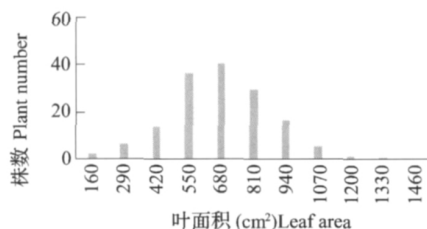


图 4 丸叶 × Coker 319 B_1 世代叶面积的次数分布
Fig.4 Frequency distribution for leaf area for B_1 population derived from the cross between Wanye and Coker319

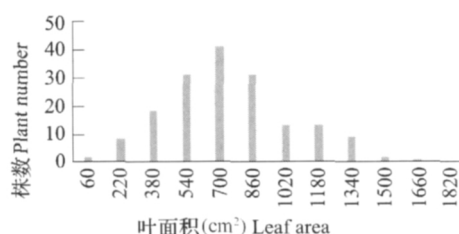


图 5 丸叶 × Coker 319 B_2 世代叶面积的次数分布
Fig.5 Frequency distribution for leaf area for B_2 population derived from the cross between Wanye and Coker319

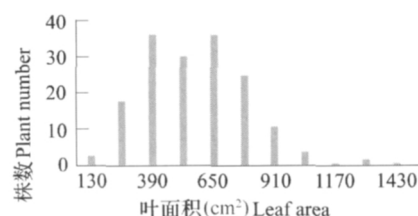


图 6 丸叶 × Coker 319 F_2 世代叶面积的次数分布
Fig.6 Frequency distribution for leaf area for F_2 population derived from the cross between Wanye and Coker319

2.3 叶数、叶面积的遗传模型

2.3.1 叶数遗传模型 通过 IECM 算法获得 5 类 24 种遗传模型的极大似然函数值和 AIC 值。根据 AIC 准则, B_1 、 E_0 、 E_1 和 E_3 的 AIC 值较小,可作为备选遗传模型。适合性检验表明,在 30 个检验统计量中, E_0 模型统计量与该模型差异没有达到显著水平, B_1 和 E_1 模型均有 3 个统计量达到了显著水平, E_3 模型有 6 个统计量达到了显著水平,综合确定 E_0 为叶数最优遗传模型,即两对加性-显性-上位性主基因 + 加性-显性-上位性多基因模型(表 2、表 3)。

2.3.2 叶面积遗传模型 通过 IECM 算法获得 5 类 20 种遗传模型的极大似然函数值和 AIC 值。根据 AIC 准则, C_0 、 D_0 、 D_3 、 E_0 和 E_1 的 AIC 值较小,可作为备选遗传模型。适合性检验表明,在 30 个检验统计量中, E_1 有 6 个统计量达到显著水平, C_0 、 D_0 、 D_3 和 E_0 均只有 2 个统计量达到显著水平,而 E_0 的 AIC 值最小,所以选择 E_0 作为叶面积最优模型,即两对加性-显性-上位性主基因 + 加性-显性-上位性多基因模型(表 2、表 3)。

2.4 叶数、叶面积遗传效应分析

2.4.1 叶数遗传效应分析 丸叶 × Coker319 组合的叶数受 2 对加性-显性-上位性主基因 + 加性-显性-上位性多基因控制,第 1 对主基因和第 2 对主基

因加性效应均为 -2.65 ,显性效应均为 -0.95 ,加性 × 加性上位性效应为 2.03 ,加性 × 显性上位性效应为 0.56 ,显性 × 加性上位性效应为 0.56 ,显性 × 显性上位性效应为 3.17 ,可见叶数遗传以加性效应及显性 × 显性上位性效应为主 ,表现为正向中亲优势; B₁、B₂ 和 F₂ 世代的主基因遗传率分别为 36.91%、51.60% 和 42.63%; 多基因遗传率分别为 31.00%、16.84% 和 42.08% (表 4)。

表 2 叶数、叶面积各遗传模型的极大似然值和 AIC 值

Table 2 Maxmium likelihood value (MLV) and AIC value of different genetic model of leaf number and leaf area

性状 Trait	模型 Model	极大似然值 MLV	AIC	模型 Model	极大似然值 MLV	AIC	模型 Model	极大似然值 MLV	AIC
叶数	A1	-1638.17	3284.35	B5	-1630.43	3268.87	D4	-1603.89	3223.78
	A2	-1639.32	3284.65	B6	-1639.44	3284.88	E0	-1572.16	3180.32
	A3	1639.44	3284.88	C0	-1585.69	3191.37	E1	-1570.40	3170.81
	A4	-1636.38	3278.76	C1	-1604.55	3223.10	E2	-1604.21	3230.42
	B1	-1578.19	3176.39	D0	-1585.60	3195.20	E3	-1575.61	3169.23
	B2	-1614.42	3240.85	D1	-1599.99	3217.97	E4	-1604.45	3224.89
	B3	-1666.37	3340.75	D2	-1600.12	3216.24	E5	-1604.36	3226.72
	B4	-1639.35	3284.69	D3	-1600.16	3216.33	E6	-1604.48	3224.78
叶面积	A1	-4220.83	8449.66	B4	-4233.75	8473.51	E1	-4172.03	8374.06
	A2	-4231.14	8468.28	B5	-4206.65	8421.31	E2	-4194.91	8411.81
	A3	-4220.85	8447.70	B6	-4230.60	8467.19	E3	-4192.42	8402.84
	A4	-4237.42	8480.84	C0	-4180.84	8381.68	E4	-4222.18	8460.35
	B1	-4185.10	8390.20	D0	-4178.08	8380.15	E5	-4195.86	8409.71
	B2	-4198.11	8408.21	D3	-4181.16	8378.32	E6	-4229.48	8474.95
	B3	-4294.50	8597.00	E0	-4170.65	8377.31			

表 3 叶数、叶面积遗传模型的适合性检验

Table 3 Test for goodness-of-fit of genetic model of leaf number and leaf area

性状 Trait	模型 Model	世代 Generation	U_1^2	U_2^2	U_3^2	${}_nW^2$	D_n
叶数	E0	P ₁	0.014(0.9069)	0.330(0.5655)	3.406(0.0649)	0.1780	0.1752(>0.05)
		F ₁	0.014(0.9068)	0.002(0.9664)	0.387(0.5341)	0.1337	0.1595(>0.05)
		P ₂	0.665(0.4148)	0.496(0.4814)	0.117(0.7322)	0.2025	0.2035(>0.05)
		B ₁	0.129(0.7190)	0.248(0.6186)	0.358(0.5499)	0.2280	0.0971(>0.05)
		B ₂	1.149(0.2838)	1.949(0.1627)	2.053(0.1519)	0.3306	0.1025(>0.05)
		F ₂	0.268(0.6045)	0.544(0.4606)	0.893(0.3445)	0.2234	0.0985(>0.05)
叶面积	E0	P ₁	0 (0.9859)	0.473(0.4918)	7.944(0.0048) *	0.2037	0.1595(>0.05)
		F ₁	0.012(0.9124)	0.135(0.7134)	1.088(0.2970)	0.0994	0.1440(>0.05)
		P ₂	0.016(0.8986)	0.394(0.5302)	9.026(0.0027) *	0.2551	0.1710(>0.05)
		B ₁	0.004(0.9486)	0.039(0.8429)	0.295(0.5872)	0.0282	0.0367(>0.05)
		B ₂	0.061(0.8054)	0.140(0.7084)	0.293(0.5882)	0.0604	0.0478(>0.05)
		F ₂	0.085(0.7711)	0.009(0.9226)	0.545(0.4605)	0.0964	0.0616(>0.05)

U_1^2 、 U_2^2 、 U_3^2 栏中括号内数字为 $P(H_0)$; ${}_nW^2$ ($P < 0.05$) 的临界值为 0.461; * 表示达到显著水平

The number in U_1^2 、 U_2^2 and U_3^2 column means $P(H_0)$. The critical value of ${}_nW^2$ ($P < 0.05$) is 0.461 and an asterisk indicates significance

2.4.2 叶面积遗传效应分析 丸叶 × Coker319 组合的叶面积受 2 对加性-显性-上位性主基因 + 加性-显性-上位性多基因控制,第 1 对主基因加性效应为-146.95,显性效应为-100.47,第 2 对主基因加性效应为-145.57,显性效应为-101.17,加性 × 加性上位性效应为 135.72,加性 × 显性上位性效应为

103.43,显性 × 加性上位性效应为 119.91,显性 × 显性上位性效应为 117.90,可见叶面积遗传几种效应差不多,其中上位性效应 > 加性效应 > 显性效应,表现为正向中亲优势; B_1 、 B_2 和 F_2 世代的主基因遗传率分别为 2.13%、50.92% 和 30.32%;多基因遗传率分别为 19.53%、13.26% 和 12.18% (表 4)。

Table 4 Estimate of leaf number and leaf area in E0 model

一阶参数	估计值 Estimate		二阶参数	估计值 Estimate					
1st order	叶数	叶面积	2nd order	叶数			叶面积		
parameter			Parameter	B ₁	B ₂	F ₂	B ₁	B ₂	F ₂
m1	31.09	845.20	σ_p^2	10.33	10.50	21.67	41398.56	90533.66	56396.90
m2	25.83	1014.68	σ_{mg}^2	3.81	5.42	9.24	881.34	46096.34	17098.59
m3	21.91	610.88	σ_{pg}^2	3.20	1.77	9.12	8086.24	12006.34	6867.32
m4	31.51	869.57	σ_e^2	3.31	3.31	3.31	32430.98	32430.98	32430.98
m5	26.42	783.92	h_{mg}^2 (%)	36.91	51.60	42.63	2.13	50.92	30.32
m6	27.50	673.38	h_{pg}^2 (%)	31.00	16.84	42.08	19.53	13.26	12.18
d _a	-2.65	-146.95	h_{mg}^2 (%) + h_{pg}^2 (%)	67.91	68.44	84.71	21.66	64.18	42.50
d _b	-2.65	-145.57							
h _a	-0.95	-100.47							
h _b	-0.95	-101.17							
i	2.03	135.72							
j _{ab}	0.56	103.43							
j _{ba}	0.56	119.91							
l	3.17	117.90							

m1、m2、m3、m4、m5 和 m6 分别表示 P_1 、 P_2 、 F_1 、 B_1 、 B_2 和 F_2 的平均值; d_a : 第 1 对主基因的加性效应; d_b : 第 2 对主基因的加性效应; h_a : 第 1 对主基因的显性效应; h_b : 第 2 对主基因的显性效应; i: 第 1 对主基因和第 2 对主基因加性 × 加性上位性效应; j_{ab} : 第 1 对主基因和第 2 对主基因加性 × 显性上位性效应; j_{ba} : 第 1 对主基因和第 2 对主基因显性 × 加性上位性效应; l: 第 1 对主基因和第 2 对主基因显性 × 显性上位性效应; σ_p^2 : 表型方差; σ_{mg}^2 : 主基因方差; σ_{pg}^2 : 多基因方差; σ_e^2 : 环境方差; h_{mg}^2 : 主基因遗传率; h_{pg}^2 : 多基因遗传率

m1、m2、m3、m4、m5 和 m6: the mean values of P_1 , P_2 , F_1 , B_1 , B_2 and F_2 generations, respectively; d_a : additive effect of the first major gene; d_b : additive effect of the second major gene; h_a : dominance effect of the first major gene; h_b : dominance effect of the second major gene; i: epistatic effect of additive × additive between the first and the second major gene; j_{ab} : epistatic effect of additive × dominance between the first and the second major gene; j_{ba} : epistatic effect of dominance × additive between the first and the second major gene; l: epistatic effect of dominance × dominance between the first and the second major gene; σ_p^2 : phenotypic variance; σ_{mg}^2 : major gene variance; σ_{pg}^2 : polygene variance; σ_e^2 : environmental variance; h_{mg}^2 : heritability of major gene; and h_{pg}^2 : heritability of polygene

3 讨论

烤烟作为一种叶用经济作物,在确保品质的前提下,提高产量无疑会保障卷烟原料市场的供应状况和烟农的经济收益,将充分发挥烤烟在解决“三农”问题中的积极作用。但由于烤烟产量性状受多基因控制及易受环境影响的复杂性,对其直接进行研究有一定的困难。通常将其分解为叶数、叶面积及单叶重等性状。对这些性状进行深入研究,将有助于人们了解其遗传特点,从而为烤烟产量育种提供理论依据。

影响叶数及叶面积的因素很多,其中遗传基础(品种)是影响其特性的最重要因素,叶数主要受加性效应基因控制^[20-30],基本无显性^[20]和上位性效应^[20-22]。也有研究表明,其遗传以加加上位性效应为主^[31]。基因型与环境互作方差一般不显著或很小^[20-21]。直接对叶面积进行遗传研究的报道很少,多是对叶长及叶宽进行研究。多数研究认为,叶长受加性效应基因控制^[20 23 28-29 32],叶宽受加性效应基因控制^[20 23],也有研究结果证实叶长存在显上位性效应^[26],叶宽存在加加上位性效应^[26]或受加性显性基因共同控制^[27]。

前人对于叶数和叶长宽这类数量性状不能像孟德尔方法那样追踪个别基因,而只能从一组基因的总体上得到有关遗传效应及其相对重要的信息。应用“主基因+多基因”混合遗传模型可以建立有关数量性状遗传体系以及其中个别重要基因的信息,以便通过育种手段进行遗传改良,有效地解决了上述问题。

本研究结果与前人相比,有相同也有不同,相同之处证明了相应性状遗传规律的普遍性,不同之处可能是由于所采用材料及分析方法不同所致。由于采用“主基因+多基因”混合遗传分析方法,比前人获得了更多、更详细的遗传参数,这可为烤烟产量育种提供相应理论指导。

参考文献

- [1] 杨铁钊,丁永乐,吴军. 烤烟 (*N. tabacum* L.) 主要性状的杂种优势及优势相关性分析[J]. 北京农业大学学报, 1993(增): 139-143
- [2] 盖钧镒,章元明,王健康. 植物数量性状遗传体系[M]. 北京: 科学出版社, 2003
- [3] 朱世杨,郭媛,洪德林. 水稻种子抗老化遗传分析[J]. 遗传, 2008, 30(2): 217-224
- [4] 马雪霞,丁业掌,蒋峰,等. 亚洲棉纤维品质和产量性状的主基因与多基因遗传分析[J]. 植物遗传资源学报, 2008, 9(2): 212-217
- [5] 兰海,余月,王凤格,等. 玉米种子休眠性数量遗传体系的判别[J]. 玉米科学, 2007, 15(2): 5-8
- [6] 张立平,赵昌平,单福华,等. 小麦光温敏雄性不育系 BS210 育性的主基因+多基因混合遗传分析[J]. 作物学报, 2007, 33(9): 1553-1557
- [7] 李红双,李锡香,沈镛,等. 萝卜优异种质对芜菁花叶病毒抗性的遗传分析[J]. 植物遗传资源学报, 2010, 11(2): 152-156
- [8] 禹山林,杨庆利,潘丽娟,等. 花生种子含油量的遗传分析[J]. 植物遗传资源学报, 2009, 10(3): 453-456
- [9] 陆鹏,李锡香,吴青君,等. 不结球白菜优异种质对小菜蛾抗性的遗传分析[J]. 植物遗传资源学报, 2011, 12(1): 71-74
- [10] 李全辉,沈镛,李锡香,等. 黄瓜抗黑星病不同基因源的遗传分析[J]. 植物遗传资源学报, 2011, 12(2): 291-296
- [11] 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, 63
- [12] 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
- [13] 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
- [14] 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
- [15] 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, 11
- [16] 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
- [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] 王志德,王元英,牟建民. 烟草种质资源描述规范和数据标准[M]. 北京: 中国农业出版社, 2006
- [19] 中华人民共和国烟草行业标准 YC/T142-1998 烟草农艺性状调查方法[S].
- [20] Matzinger D F, Mann T J, Cocherham C C. Diallel crosses in *Nicotiana tabacum* [J]. Crop Sci, 1962, 2(2): 383-386
- [21] Povilaitis B. Diallel cross analysis of quantitative characters in tobacco [J]. Can J Genet Cytol, 1966, 8: 336-346
- [22] Ou 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
- [23] Pandeya R S, Dirks V A, Poushinsky G. Quantitative genetic studies in flue-cured (*Nicotiana tabacum*). I. Agronomic characters [J]. Can J of Genet Cytol, 1983, 25: 336-345
- [24] Wiklinson C A, Tilson W M. Diallel analysis of crosses among Virginia fire-cured tobacco cultivars [J]. Tob Sci, 1994, 38: 21-24
- [25] 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
- [26] 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
- [27] 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
- [28] 许健,杨德,张锦伟. 烤烟亲本配合力的双列杂交分析[J]. 烟草科技, 2004(1): 29-32
- [29] 陈顺辉,巫升鑫,倪金应,等. 烤烟主要数量性状的配合力研究[J]. 中国烟草学报, 2004, 10(3): 25-28
- [30] 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, 1984, 5(4): 4-5
- [31] 牛佩兰,佟道儒. 烟草几个主要农艺性状的基因效应分析[J]. 中国烟草, 1989, 10(1): 9-12
- [32] 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