

卷烟主流烟气有害成分遗传分析

童治军¹, 唐石云², 徐永明³, 方敦煌¹, 陈学军¹, 冯颖杰³, 杨宗灿³,
刘文召³, 张婷婷³, 杨金初^{3*}, 肖炳光^{1*}

(1. 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, 昆明 650021;
2. 云南中烟工业有限责任公司技术中心, 昆明 650231; 3. 河南中烟工业有限责任公司技术中心, 郑州 450000)

摘要: 为深入解析卷烟主流烟气中有害成分的遗传机制, 以烤烟 Y3 和 K326 为亲本构建的重组自交系群体 (RIL) 为材料, 采用植物数量性状的主基因+多基因混合遗传模型对该群体连续 3 个世代 (F_{6:7}、F_{7:8} 和 F_{8:9}) 的一氧化碳 (CO)、氢氰酸 (HCN)、4-甲基亚硝胺基-1-3-吡啶基-1-丁酮 (NNK)、氨 (NH₃)、苯并芘 {B[a]P}、苯酚 (PHE)、巴豆醛 (CRO) 和焦油 (TAR) 等 8 个主流烟气有害成分性状进行遗传分析。结果表明: (1) 8 个主流烟气有害成分性状在连续 3 个世代中均呈单峰或多峰的正态或偏正态分布, 属典型的数量性状。(2) 在连续 3 个世代中, 8 个性状的最优遗传模型均为 4 对部分等加性主基因模型, 其中, CO、HCN、NNK、NH₃、B[a]P 和 CRO 的最优遗传模型为 4MG-EEA; PHE 和 TAR 的最优遗传模型为 4MG-EEEE。(3) 上述性状在连续 3 个世代中均受主基因遗传模型控制, 主基因遗传率极高 (均值为 89.01%) 且远大于环境 (非遗传) 因素影响。综上, 这些性状主要由遗传基础决定的, 可为选育烟草低危害良种提供理论依据。

关键词: 重组自交系群体; 主流烟气有害成分; 主基因+多基因; 遗传分析

中图分类号: S572.03

文献标识码: A

文章编号: 1007-5119 (2023) 03-0016-07

Genetic Analysis of Harmful Components in Main Stream Cigarette Smoke

TONG Zhijun¹, TANG Shiyun², XU Yongming³, FANG Dunhuang¹, CHEN Xuejun¹, FENG Yingjie³,
YANG Zongcan³, LIU Wenzhao³, ZHANG Tingting³, YANG Jinchu^{3*}, XIAO Bingguang^{1*}

(1. Yunnan Academy of Tobacco Agricultural Sciences, Key Laboratory of Tobacco Biotechnological Breeding, National Tobacco Genetic Engineering Research Center, Kunming 650021, China; 2. Technology Centre, China Tobacco Yunnan Industrial Co., Ltd., Kunming 650231, China; 3. Technology Center, China Tobacco Henan Industrial Co., Ltd., Zhengzhou 450000, China)

Abstract: In order to analyze the genetic mechanisms of harmful components in mainstream cigarette smoke, the recombinant inbred lines (RIL) crossed by flue-cured tobaccos Y3 and K326 were used in the major gene plus polygene mixed genetic model method analyses for Carbon Monoxide (CO), Hydrocyanic acid (HCN), 4-(Methylnitrosamino)-1-(3-pyridyl)-1-butanone (NNK), Ammonia (NH₃), Benzo[a]pyrene (B[a]P), Phenol (PHE), Crotonaldehyde (CRO) and Tar (TAR) in three consecutive generations (2018F_{6:7}, 2019F_{7:8} and 2020F_{8:9}). The main results were as follows: (1) The 8 traits value of RIL populations in three generations all showed normal or partial normal distribution of single or multi peaks, belonging to typical quantitative inheritance. (2) The optimal genetic models for the 8 traits were all controlled by four major genes with partially equally additive (PEA) effects inheritance in three consecutive years. The optimal genetic model of CO, HCN, NNK, NH₃, B[a]P and CRO was 4MG-EEA, controlled by four major genes with partially equally additive 1 (PEA1) effect mixed inheritance; The optimal genetic model of PHE and TAR was 4MG-EEEE, controlled by four major-genes with partially equally additive 2 (PEA2) effect mixed inheritance. (3) These typical harmful components in mainstream cigarette smoke were only controlled by the major gene genetic model in 3 generations, and the heritability of the main genes was higher than 85% (mean 89.01%) and much greater than that of the environmental effect. In conclusion, these traits are mainly determined by genetic basis, which can provide theoretical basis for cultivating low-harm tobacco varieties.

Keywords: recombinant inbred lines (RIL); harmful components in main stream cigarette smoke; major gene plus polygene; genetic analysis

烟草 (*Nicotiana tabacum* L.) 是茄科烟草属一年生经济作物, 因其能产生一种特有植物碱——烟碱, 且该物质能使烟民吸食时获得极大的满足感和愉悦感而被广泛种植。然而, 烟草又是一种备受争

基金项目: 中国烟草总公司项目 [110201801029 (JY-06)、110202101038 (JY-15)]; 中国烟草总公司云南省公司项目 (2018530000241005、2022530000241009)

作者简介: 童治军 (1980-), 男, 副研究员, 博士, 主要从事烟草分子育种研究。E-mail: tzj861@163.com

*通信作者, E-mail: 杨金初, yjinchu@163.com; 肖炳光, xiaobgsubmission@126.com

收稿日期: 2023-02-06

修回日期: 2023-05-16

议的经济作物。故此培育低危害优质烟草品种成为烟草新品种选育的重要方向^[1-2]。卷烟主流烟气中的有害成分是判断低危害烟草品种选育成败的核心依据^[3]。研究表明,卷烟烟气是一种极其复杂的混合物,是在卷烟抽吸过程中由烟草燃烧、裂解和蒸馏而产生的^[3-8]。谢剑平等^[3]的研究确定了对卷烟主流烟气危害性影响最大的7项有害成分指标为一氧化碳(CO)、氢氰酸(HCN)、4-甲基亚硝胺基-1-3-吡啶基-1-丁酮(NNK)、氨(NH₃)、苯并芘(B[a]P)、苯酚(PHE)、巴豆醛(CRO)。此外,鉴于卷烟主流烟气中焦油(TAR)对人体健康的极大危害性,行业内将焦油与上述7种有害成分统筹考虑,科学评价卷烟主流烟气的危害性^[6-8]。

近年来,数量性状主基因+多基因遗传分离分析体系^[9-14]在许多植物育种研究中得到了广泛的应用,并初步获得各类植物育种性状的遗传组成,为作物和园艺蔬菜等植物提供了有意义的遗传信息。但迄今,尚未见到针对烟草主流烟气有害成分性状的遗传特性研究。本研究以2个烤烟品种Y3和K326为亲本构建含有271个重组自交系(RIL)的连续3个世代群体(2018F_{6,7}、2019F_{7,8}和2020F_{8,9})为研究材料,首次采用主基因+多基因混合遗传模型研究烟草主流烟气中7种代表性有害成分和焦油释放量性状,以期揭示烟草主流烟气有害成分性状的遗传机制,评估主基因的遗传效应及其遗传率,为烟草主流烟气有害成分释放量性状的遗传分析,QTL定位及低危害优质新品种选育奠定基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料

以Y3为母本、K326为父本配制杂交组合,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,杂交获得F₁代。同年,种植F₁并采用单粒传法,连续套袋自交,分别于2018年、2019年和2020年构建获得F_{6,7}、F_{7,8}和F_{8,9}重组自交系(RIL),且每代RIL群体均含271个株系。

1.2 田间试验

连续3个世代(2018年、2019年和2020年),将双亲和RIL群体同期播种在云南省烟草农业科学研究院试验基地,采用完全随机区组设计,设置3个重复,每个株系(包括双亲材料)种植一个小区,

每个小区种植45个单株,行距1.2m,株距0.60m。田间管理按照优质烤烟生产技术措施进行。

1.3 卷烟主流烟气有害成分调查

对株系内各单株挂牌、采烤,烘烤后每个株系和双亲分别随机选30个和60个单株的中部叶片(C3F)混合切丝,并进行烟支卷制及主流烟气有害成分释放量数据的测量。具体方法如下:

(1) 卷烟制作:将烤后烟叶样品用切丝机切成宽度1.0mm,长度15~20mm的烟丝,然后用卷烟机卷制成84mm长的正常卷烟。每个株系卷制20支烟支,且烟支质量控制在(0.90±0.015)g。

(2) 吸烟试验 按照GB/T 19609—2004规定,将卷烟置于温度(22±2)℃、相对湿度(60±5)%的恒温恒湿箱中平衡48h,进行质量和吸阻选择;在SM450型直线型吸烟机上抽吸,抽吸时间2s,抽吸间隔58s,抽吸容量35mL,用剑桥滤片捕集烟气总粒相物。每份烟样(株系)每次抽吸6支烟支,重复3次。

(3) 卷烟主流烟气有害成分释放量测定:将主流烟气的总粒相物溶解于萃取剂中,对各项烟气指标进行测定:NH₃,离子色谱法(YC/T 377—2010《卷烟 主流烟气中氨的测定》);HCN,连续流动法(YC/T 253—2008《卷烟 主流烟气中氰化氢的测定》);苯酚,高效液相色谱法(YC/T 255—2008《卷烟 主流烟气中主要酚类化合物的测定》);巴豆醛,高效液相色谱法(YC/T 254—2008《卷烟 主流烟气中主要羰基化合物的测定》);B[a]P,气相色谱-质谱联用法(GB/T 21130—2007《卷烟 烟气总粒相物中苯并[α]芘的测定》);NNK,气相色谱-热能分析联用法(GB/T 23228—2008《卷烟 主流烟气总粒相物中烟草特有N-亚硝胺的测定》);CO,非散射红外法(GB/T 23356—2009《卷烟 烟气气相中一氧化碳的测定》);焦油,差重法(GB/T 19609—2004《卷烟 用常规分析用吸烟机测定总粒相物和焦油》)。

1.4 数据统计分析

利用数量性状主基因+多基因混合遗传分析R软件包SEA v2.0 SEA(<https://cran.r-project.org/web/packages/SEA/>)分析RIL群体各株系连续3个世代的主流烟气代表性有害成分和焦油释放量表型值,按照王靖天等^[11]的报道进行相关参数设置。

2 结果

2.1 主流烟气有害成分表型数据分析

由表1可知,在3个世代和BLUP(Best Linear Unbiased Prediction,最佳线性无偏预测)中,除NNK外,剩余7个性状在双亲间呈现显著或极显著差异。由斜度和峰度值可知,8个性状分布均具有明显的多峰分布特点,表明其存在效应值较大的主

基因。其中,2020年的HCN呈现出明显的左偏离正态分布;2018年CO和TAR则呈现出显著的右偏离正态分布趋势;2018年的CO、HCN、TAR,2019年的NH₃、CRO,2020年的HCN、NH₃、TAR性状分布具有明显连续多峰分布特点。上述结果表明,该RIL群体的8个主流烟气有害成分性状在3个世代中呈连续性分布,具有显著的数量性状遗传特性。

表1 烟草重组自交系(RIL)及其亲本主流烟气有害成分统计分析

Table 1 Statistical analysis of harmful components in main stream cigarette smoke between RILs and their parents

性状 Traits	年度 Year	亲本均值±标准差 Mean±SD of parents			重组自交系群体 RIL 2018F _{6:7} 、2019F _{7:8} 、2020F _{8:9}					
		K326	Y3	<i>p</i>	最小值 Min	最大值 Max	均值±标准差 Mean±SD	变异数 CV/%	斜度 Skew	峰度 Kurt
一氧化碳 CO/ (mg·cig ⁻¹)	2018	12.17±0.37	9.75±2.01**	0.007	2.97	14.33	11.27±1.53	12.35	-1.25	4.31
	2019	7.78±1.71	6.47±1.11*	0.022	4.39	12.93	8.79±1.65	2.73	-0.19	-0.40
	2020	11.32±0.94	10.45±1.01*	0.039	0.75	11.34	6.50±2.15	4.62	-0.18	-0.27
	BLUP	7.65±1.36	7.89±2.23ns	0.359	6.99	10.14	8.85±0.50	0.25	-0.35	0.38
氢氰酸 HCN/ (μg·cig ⁻¹)	2018	59.71±6.38	23.77±9.88*	0.027	0.00	99.34	46.81±23.71	562.37	-1.11	3.47
	2019	40.02±27.74	19.13±18.93*	0.012	5.06	110.55	60.82±19.70	388.21	-0.23	0.26
	2020	80.86±19.13	35.35±31.04**	0.002	2.06	70.15	24.31±18.80	353.63	0.53	-0.88
	BLUP	35.05±23.28	24.92±24.12*	0.045	33.52	53.05	44.19±3.63	13.16	-0.18	-0.28
氨 NH ₃ / (μg·cig ⁻¹)	2018	5.43±0.81	3.93±1.56*	0.033	0.18	8.56	5.07±1.49	12.23	-0.39	0.32
	2019	8.59±0.73	6.64±1.32**	0.004	2.33	9.45	7.04±1.28	1.63	-0.70	0.54
	2020	8.81±0.44	6.82±0.04**	0.000	1.72	10.08	6.51±1.53	2.34	-0.49	-0.02
	BLUP	8.64±0.58	6.70±1.04**	0.000	5.15	6.69	6.21±0.23	0.05	-0.65	1.82
苯并芘 B[a]P/ (ng·cig ⁻¹)	2018	10.80±0.47	9.69±0.19**	0.000	6.59	12.18	10.17±0.91	11.33	-0.63	0.99
	2019	8.91±0.69	7.95±1.13*	0.021	4.77	11.71	8.44±1.21	1.47	-0.21	0.27
	2020	11.80±0.23	11.07±0.35*	0.045	4.44	14.32	9.03±1.63	2.65	0.39	0.46
	BLUP	9.33±2.11	8.71±0.68*	0.028	8.53	9.87	9.21±0.25	0.06	0.14	-0.06
巴豆醛 CRO/ (μg·cig ⁻¹)	2018	17.65±1.51	12.32±3.01**	0.001	3.28	19.90	13.92±2.59	13.71	-0.71	1.57
	2019	8.97±2.84	6.26±2.71*	0.015	1.36	15.94	8.67±3.1	9.58	-0.21	-0.43
	2020	15.67±1.19	14.31±1.57*	0.033	0.25	14.77	6.37±3.29	10.82	0.22	-0.68
	BLUP	9.14±4.62	8.75±2.36ns	0.767	7.74	11.03	9.65±0.5	0.25	-0.15	0.78
苯酚 PHE/ (μg·cig ⁻¹)	2018	11.51±1.98	9.31±2.33*	0.041	0.21	17.45	8.91±3.02	19.09	-0.01	0.47
	2019	16.99±1.6	14.74±2.52**	0.006	7.18	24.64	16.56±2.97	8.84	0.11	0.12
	2020	14.77±1.99	14.14±1.20ns	0.680	3.29	22.11	13.80±3.58	12.85	-0.33	0.18
	BLUP	18.16±2.32	14.53±2.11**	0.000	10.92	14.86	13.10±0.63	0.40	-0.03	0.01
焦油 TAR/ (mg·cig ⁻¹)	2018	10.77±0.42	8.48±1.82**	0.005	2.02	12.13	9.44±1.31	15.12	-1.65	5.85
	2019	8.62±1.08	7.12±1.44**	0.004	4.84	12.08	9.24±1.15	1.33	-0.40	0.86
	2020	11.13±0.19	10.63±0.62*	0.032	2.02	10.31	7.39±1.63	2.67	-0.66	0.21
	BLUP	8.71±0.86	8.37±2.11ns	0.509	7.16	9.38	8.70±0.32	0.10	-0.94	2.77

注: * 表示亲本间差异达到显著水平($p < 0.05$); ** 表示差异达到极显著水平($p < 0.01$); ns 表示无差异($p > 0.05$)。

Note: *, ** indicate significant difference between parents at the 0.05 and 0.01 probability levels respectively; ns indicate no significant difference.

2.2 遗传模型的选择

根据AIC值最小原则进行模型初选,选取各性状每年中AIC值最小的遗传模型作为该性状的候选模型(表2)。结果表明,主流烟气中CO的4MG-EEA,4MG-CEA和4MG-EEEE模型具有最低AIC值,2018、2019和2020年的AIC值分别为834.53、958.74和879.72,可作为候选模型。同理,HCN的3个候选模型为4MG-CEA、4MG-EEA和4MG-EEA;NNK的候选模型为4MG-EEEE、4MG-CEA和4MG-EEA;NH₃的候选模型为4MG-EEEE,4MG-EEEE和4MG-EEA;B[a]P的3个候选模型均为4MG-EEA;PHE的4MG-EEEE、4MG-EEA和4MG-EEEE模型为候选模型;CRO

的4MG-EEA、4MG-CEA和4MG-EEA模型为候选模型;TAR的3个候选模型也均为4MG-EEEE。

2.3 候选模型的适合性检测与最优遗传模型估算

表3显示了各性状在每个世代的最适遗传模型,同时对每个性状在3个世代中的候选模型进行适合性检验(包括均匀性检验 U_{12} 、 U_{22} 、 U_{32} ;Smirnov检验 nW^2 和Kolmogorov检验 D_n)按照王靖天等^[11]方法选择各性状在连续3个世代中的最优模型。结果表明,CO三个候选模型在连续3个世代共15个统计量中达到显著水平($p < 0.05$)的个数均是0,因此,CO的最优遗传模型为4MG-EEA,受4对具有部分等加性1的主基因混合遗传模型控制。与之类似,HCN、NNK、NH₃、B[a]P和CRO的最优

表 2 烟草重组自交系 (RILs) 群体各遗传模型在各年份中最低 AIC 值和极大对数似然函数值(MLV)值

Table 2 Akaike information criterion (AIC) and the Maximum likelihood values (MLV) of the genetic models for RILs from flue-cured tobacco K326 and Y3 in each year

性状 Traits	年份/世代 Year/generation	模型 Model	极大似然函数值 Log max likelihood value	AIC 值 Akaike information criterion value
一氧化碳 CO	2018	4MG-EEA	-413.27	834.53
	2019	4MG-CEA	-476.37	958.74
	2020	4MG-EEEE	-435.86	879.72
氢氰酸 HCN	2018	4MG-CEA	-1058.83	2123.67
	2019	4MG-EEA	-1094.09	2196.18
	2020	4MG-EEA	-792.44	1592.88
NNK	2018	4MG-EEEE	-483.48	974.97
	2019	4MG-CEA	-594.30	1194.59
	2020	4MG-EEA	-454.46	916.91
氨 NH ₃	2018	4MG-EEEE	-424.30	856.60
	2019	4MG-EEEE	-396.54	801.09
	2020	4MG-EEA	-355.28	718.55
苯并芘 B[a]P	2018	4MG-EEA	-301.48	610.97
	2019	4MG-EEA	-394.08	796.15
	2020	4MG-EEA	-377.62	763.24
苯酚 PHE	2018	4MG-EEEE	-547.19	1102.38
	2019	4MG-EEA	-631.92	1269.85
	2020	4MG-EEEE	-512.97	1033.93
巴豆醛 CRO	2018	4MG-EEA	-547.19	1102.38
	2019	4MG-CEA	-631.92	1269.85
	2020	4MG-EEA	-512.97	1033.93
焦油 TAR	2018	4MG-EEEE	-364.69	737.38
	2019	4MG-EEEE	-380.50	768.99
	2020	4MG-EEEE	-364.03	736.06

注：MG，主基因模型；CEA，全等加性；EEA，部分等加性 1 (PEA1)；EEEE，部分等加性 2 (PEA2)。模型 4MG-EEA 表示 4 对具有部分等加性 1 的主基因遗传模型；模型 4MG-CEA 则表示 4 对全等加性主基因遗传模型。每一性状仅显示所在年份具有最低 AIC 值的备选模型。

Note: MG, major gene model; CEA, completely equally additive; EEA, partially equally additive effect 1(PEA1); EEEA, partially equally additive effect 2(PEA2). Model 4MG-EEA, four major-genes with partially equally additive effect 1 model; Model 4MG-CEA, four major-genes with completely equally additive effects model. The smallest AIC values in each year are the selected optimal models for each trait, respectively.

表 3 烤烟 K326×Y3 重组自交系群体最佳候选模型适合性检验

Table 3 Fitness tests of selected genetic models in RILs based on flue-cured tobacco K326 and Y3

性状 Traits	模型 Model	年份/世代 Year/generation	统计 Statistics				
			U_{12}	U_{22}	U_{32}	nW^2	D_n
一氧化碳 CO	4MG-EEA	2018	0.0002(0.9876)	0.0002(0.9877)	0(0.9988)	0.0078(1.0078)	0.0209(0.9999)
	4MG-CEA	2019	0.0106(0.9179)	0.011(0.9166)	0.0004(0.9842)	0.0157(0.9995)	0.0214(0.9998)
	4MG-EEEE	2020	0(0.9966)	0.0002(0.9897)	0.0047(0.9456)	0.0069(1.0023)	0.0206(1)
氢氰酸 HCN	4MG-CEA	2018	0.0171(0.8958)	0.0326(0.8567)	0.0463(0.8297)	0.0139(0.9998)	0.0272(0.9946)
	4MG-EEA	2019	0.002(0.9643)	0.0015(0.9692)	0.0004(0.9849)	0.0104(1)	0.0199(1)
	4MG-EEA	2020	0.0143(0.9048)	0.0027(0.9585)	0.4509(0.5019)	0.387(0.9396)	0.0444(0.8205)
NNK	4MG-EEEE	2018	0.0044(0.947)	0.0007(0.9784)	0.0222(0.8814)	0.0147(0.9997)	0.0255(0.9978)
	4MG-CEA	2019	0(0.9991)	0(0.9952)	0.0004(0.9841)	0.0098(1.0001)	0.0213(0.9999)
	4MG-EEA	2020	0.0013(0.9708)	0.0043(0.9479)	0.0142(0.905)	0.01(1)	0.0207(1)
氨 NH ₃	4MG-EEEE	2018	0.0005(0.9816)	0.0004(0.9849)	0.0002(0.9894)	0.0085(1.0003)	0.019(1)
	4MG-EEEE	2019	0.0913(0.7625)	0.068(0.7943)	0.0163(0.8985)	0.0229(0.9934)	0.0355(0.9113)
	4MG-EEA	2020	0.0408(0.8399)	0.034(0.8537)	0.002(0.9644)	0.0183(0.9983)	0.0296(0.9944)
苯并芘 B[a]P	4MG-EEA	2018	0.0002(0.9895)	0.0008(0.9772)	0.004(0.9497)	0.0129(0.9999)	0.0243(0.9989)
	4MG-EEA	2019	0.0008(0.978)	0.0003(0.9867)	0.0016(0.9681)	0.0151(0.9996)	0.0258(0.9963)
	4MG-EEA	2020	0.0019(0.9694)	0.0018(0.9659)	0(0.9996)	0.0091(1.0002)	0.0279(0.9976)
苯酚 PHE	4MG-EEEE	2018	0.0281(0.8669)	0.0247(0.875)	0.0004(0.984)	0.0208(0.9962)	0.0294(0.9865)
	4MG-EEA	2019	0.0013(0.9709)	0.0011(0.9737)	0.0001(0.9925)	0.0062(1.0057)	0.0183(1)
	4MG-EEEE	2020	0.0017(0.9672)	0.0007(0.9784)	0.0026(0.9595)	0.0078(1.0008)	0.0195(1)
巴豆醛 CRO	4MG-EEA	2018	0.0041(0.9492)	0.0038(0.9507)	0(0.9998)	0.0152(0.9996)	0.0304(0.9806)
	4MG-CEA	2019	0.0132(0.9084)	0.0115(0.9146)	0.0003(0.9866)	0.0145(0.9997)	0.0259(0.9961)
	4MG-EEA	2020	0.0102(0.9197)	0.012(0.9127)	0.0023(0.9615)	0.0121(1)	0.0229(0.9999)
焦油 TAR	4MG-EEEE	2018	0.0064(0.936)	0.0135(0.9074)	0.0239(0.8771)	0.0102(1)	0.0186(1)
	4MG-EEEE	2019	0.011(0.9165)	0.0045(0.9464)	0.0188(0.891)	0.0133(0.9999)	0.0211(0.9999)
	4MG-EEEE	2020	0.0047(0.9454)	0.006(0.9381)	0.002(0.9639)	0.0172(0.9989)	0.031(0.9902)

注： U_{12} 、 U_{22} 、 U_{32} 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； U_{12} 、 U_{22} 、 U_{32} 、 nW^2 、 D_n 检测统计量中括号内为相应的概率 p 。粗体和下划线表示每个性状在连续 3 个世代中的最佳模型。

Note: U_{12} 、 U_{22} 、 U_{32} are the statistic of Uniformity test; nW^2 is the statistic of Smirnov test; D_n is the statistic of Kolmogorov test; The numbers in brackets behind U_{12} 、 U_{22} 、 U_{32} 、 nW^2 and D_n means the probability p value, respectively. Bond and underlined letters are the good fitness for each trait during the three years, respectively.

遗传模型也为 4MG-EEA ;PHE 和 TAR 的最优遗传模型则为 4MG-EEEE, 即, 受 4 对具有部分等加性 2 的主基因混合遗传模型控制。

2.4 遗传参数估计

由 8 个主流烟气有害成分最优遗传模型的一、二阶遗传参数 (表 4) 可知: 控制 CO 的第 1 对和第 2 对主基因的加性效应值 (d_a 和 d_b) 分别是 0.76 和 0.47, 表现出较高的正向遗传效应。其主基因的遗传率高达 97.16%, 表明控制 CO 的 4 个主基因具有明显的累加正效应, 结果表现出主效多基因遗传, 且前 2 个主基因起主导作用。此外, 因主基因决定了该表型变异的 97.16%, 环境因素仅占表型变异的 2.84%, 表明 CO 性状主要受遗传因素控制, 非遗传 (环境) 因素对该性状的影响可忽略不计。

控制 HCN、NNK、NH₃、B[a]P、CRO 与 CO 的最佳遗传模型相同(4MG-EEA), 其各自的第 1、2 对主基因加性效应值均为正, 表现出较高的正向遗传效应; 除 HCN 外, 其余 4 个性状的第 1 对主基因加性效应远大于第 2 对主基因加性效应 (约为

2 倍), 表明上述性状的主基因加性效应中以第 1 对主基因为主。同样, 因仅存主基因, 且各性状的主基因遗传率分别为 98.04%、74.00%、99.01%、80.46% 和 79.52%, 非遗传 (环境) 因素约占 1.96%、26.00%、0.99%、19.54% 和 20.48%, 表明控制 HCN、NNK、NH₃、B[a]P 和 CRO 性状的主基因遗传因素占主导地位。

控制主流烟气中 PHE 和 TAR 性状的最佳遗传模型相同 (4MG-EEEE), 均符合 4 对具有部分等加性 2 的主基因混合遗传模型。其中, 控制该 2 个性状的第 1、2 对主基因加性效应值也均为正值, 且起增效遗传作用; 此外, 控制上述 2 个性状的第 2 对主基因的加性效应值 (d_b) 远大于第 1 对主基因加性效应值 (d_a), 说明主基因的加性效应中以第 2 对主基因为主。PHE 与 TAR 的主基因遗传率分别为 87.13% 和 96.77%, 表明控制 PHE 和 TAR 性状的 4 对主基因在其遗传变异种起绝对支配作用, 而非遗传因素 (环境条件) 对其遗传变异的影响相对较小。

表 4 烤烟 K326×Y3 重组自交系群体主流烟气有害成分的最佳模型的一、二阶遗传参数

Table 4 Estimates of 1st and 2nd order genetic parameter of harmful components in main stream cigarette smoke for RILs from flue-cured tobacco K326 and Y3

性状 Trait	模型 Model	一阶遗传参数			二阶遗传参数		
		1st order genetic parameter			2nd order genetic parameter		
		m	d_a	d_b	σ_e^2	σ_{mg}^2	$h_{mg}^2/\%$
一氧化碳 CO	4MG-EEA	11.24	0.76	0.47	0.07	2.29	97.16
氢氰酸 HCN	4MG-EEA	25.36	10.59	9.01	6.90	345.04	98.04
NNK	4MG-EEA	4.86	1.32	0.64	1.55	4.40	74.00
氨 NH ₃	4MG-EEA	6.42	0.73	0.53	0.02	2.31	99.01
苯并芘 B[a]P	4MG-EEA	10.15	0.46	0.17	0.16	0.67	80.46
苯酚 PHE	4MG-EEEE	13.73	1.39	2.14	1.66	11.24	87.13
巴豆醛 CRO	4MG-EEA	6.59	1.91	0.84	2.21	8.58	79.52
焦油 TAR	4MG-EEEE	7.37	0.37	1.17	0.09	2.57	96.77

注: m , 重组自交系 (RIL) 群体均值; d_a , 第 1 对主基因的加性效应值; d_b , 第 2 对主基因的加性效应值; σ_e^2 , 环境方差 (误差方差+多基因方差); σ_{mg}^2 , 主基因遗传方差; h_{mg}^2 , 主基因遗传率。

Note: m , mean value of RIL generation; d_a , additive effect of the first pair major gene; d_b , additive effect of the second pair major gene; σ_e^2 , environmental variance (residual variance + polygene variance); σ_{mg}^2 , major gene variance; h_{mg}^2 , heritability of major gene.

3 讨论

作物品质性状大部分属于受微效多基因控制和环境因素影响的复杂数量性状。前人对作物复杂数量性状的遗传研究, 主要采用传统统计方法获得加性方差、显性方差、表型方差及环境方差等参数, 进而估算和分析其性状的整体基因效应^[9]。因上述传统分析方法获得的信息量有限, 且分析结果在育种实践中存在较大的局限性, 盖钧镒等^[9-10]提出并

建立了主基因+多基因混合遗传模型是植物数量性状遗传研究的重要方法, 已广泛用于植物数量性状遗传分析中并获得了较理想的结果。该方法在烟草中也有报道, 但主要集中在烟草农艺性状^[13,15-19]、烘烤特性^[20-21]、抗病性^[13,22-24]、部分烟叶化学成分^[12,14,25]及杂种优势^[17,26]中, 迄今尚未有针对烟草主流烟气有害成分性状的遗传分析研究。本研究的 8 个主流烟气有害成分释放量性状在连续 3 个世代的 RIL 群

体中呈现出连续性且符合正态或偏正态分布，属典型的数量性状特征，表明了利用主基因+多基因混合遗传模型对烟草主流烟气代表性有害成分性状遗传分析的可行性和有效性。对其遗传规律的分析表明，8个主流烟气有害成分释放量性状在连续3年中的遗传变异均受4对具有部分等加性的主基因遗传模型控制，其中，CO、HCN、NNK、NH₃、B[a]P和CRO均受4对具有部分等加性1的主基因遗传模型（4MG-EEA）控制；PHE和TAR则均符合4对具有部分等加性2的主基因遗传模型（4MG-EEEA）。

对烟草主流烟气中有害成分释放量性状遗传率的分析发现，8个性状的主基因遗传率范围为74.00%~99.01%，其中，CO、HCN、NH₃和TAR等4个性状的主基因遗传率均高达96.00%以上，由此可知该4个性状的遗传完全受主基因控制，为后期进一步针对上述性状开展QTL定位、分子标记辅助选择改良低危害烟草品种（系）提供了科学依据。此外，8个性状的最佳遗传模型在连续3个世代中均无微效多基因存在，进一步表明该8个性状的主基因起主导作用，非遗传（环境）因素的影响较小，因而可在育种早期世代实现目标性状的分离和选择，科学、高效地加快具有较低有害成分释放量的单株/系的培育进程。

4 结论

结果表明，烟草重组自交系（RIL）群体8个主流烟气有害成分性状在连续3个世代均存在较广泛变异，且呈正态或近似正态分布，属典型的数量性状。采用主基因+多基因SEA-DH（DH or RIL）联合分析方法，可知8个性状均受4对主基因遗传模型控制，其中，CO、HCN、NNK、NH₃、B[a]P和CRO等6个性状受4对具有部分等加性1的主基因遗传模型控制（4MG-EEA）；PHE和TAR则受4对具有部分等加性2的主基因遗传模型控制（4MG-EEEA）。8个烟草主流烟气有害成分性状的遗传变异主要由遗传因素决定（主基因遗传率平均为89.01%），其中，CO、HCN、NH₃和TAR的主基因遗传率高达97.16%、98.04%、99.01%和96.77%，这些具有极高遗传率的主基因/QTL存在将有助于进一步开展烟草低有害成分性状的分子标记辅助选择和QTL定位研究。

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 Y Y, ZHOU J. 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 A X, JIA X H, FENG Q F, et al. Parentage analysis of Chinese Flue-cured tobacco varieties and breeding suggestion[J]. Chinese Tobacco Science, 2013, 34(1): 1-6.
- [3] 谢剑平, 刘惠民, 朱茂祥, 等. 卷烟烟气危害性指数研究[J]. 烟草科技, 2009(2): 5-15.
XIE J P, LIU H M, ZHU M X, et al. Development of a novel hazard index of main stream cigarette smoke and its application on risk evaluation of cigarette products[J]. Tobacco Science & Technology, 2009(2): 5-15.
- [4] 王珂清, 秦艳华, 吴洋, 等. 加热卷烟烟气中氨释放特性研究[J]. 中国烟草科学, 2021, 42(6): 74-78.
WANG K Q, QIN Y H, WU Y, et. Study on the characteristics of ammonia release in heat-not-burn cigarette smoke[J]. Chinese Tobacco Science, 2021, 42(6): 74-78.
- [5] 王林, 周平, 贺佩, 等. 糖类物质对烟草香气品质的影响研究进展[J]. 中国烟草科学, 2021, 42(6): 92-98.
WANG L, ZHOU P, HE P, et al. Research progress on the influence of carbohydrates on tobacco aroma quality[J]. Chinese Tobacco Science, 2021, 42(6): 92-98.
- [6] 赵云川, 廖晓祥, 陈冉, 等. 微波膨胀梗丝对卷烟7种烟气有害成分释放量及危害性指数的影响[J]. 烟草科技, 2015, 48(11): 53-58.
ZHAO Y C, LIAO X X, CHEN R, et al. Influences of microwave expanded cut stems on deliveries of seven harmful components in mainstream smoke and hazard index of cigarette[J]. Tobacco Science & Technology, 2015, 48(11): 53-58.
- [7] 闫宁, 刘加红, 杜咏梅, 等. 我国不同产区烤烟烟叶主流烟气主要有害成分分析[J]. 中国烟草科学, 2017, 38(1): 85-90.
YAN N, LIU J H, DU Y M, et al. Analysis on main harmful components in mainstream smoke of flue-cured tobacco leaves from different areas in China[J]. Chinese Tobacco Science, 2017, 38(1): 85-90.
- [8] 夏国聪, 马丽娜, 黄红仪, 等. 国内外不同品牌卷烟样品危害性指数比较[J]. 烟草科技, 2012(6): 37-40.
XIA G C, MA L N, HUANG H Y, et al. Comparison of hazard indexes of some domestic and imported cigarettes[J]. Tobacco Science & Technology, 2012(6): 37-40.
- [9] 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: 96-102.
GAI J Y, ZHANG Y M, WANG J K. Genetic system of quantitative traits in plants[M]. Beijing: Science Press, 2003: 96-102.
- [10] 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(5): 467-470.
ZHANG Y M, GAI J Y, WANG Y J. An expansion of joint segregation analysis of quantitative trait for using P1, P2 and DH or RIL populations[J]. Hereditas, 2001(5): 467-470.
- [11] 王靖天, 张亚雯, 杜应雯, 等. 数量性状主基因+多基因混合遗传分析R软件包SEA v2.0[J]. 作物学报, 2022, 48(6): 1416-1424.
WANG J T, ZHANG Y W, DU Y W, et al. SEA v2.0: an R software package for mixed major genes plus polygenes inheritance analysis of quantitative traits[J]. Acta Agronomica Sinica, 2022, 48(6): 1416-1424.
- [12] 鞠馥竹, 张洪博, 闫宁, 等. 烟草西柏三烯二醇含量的遗传分析[J]. 中国烟草科学, 2021, 42(1): 1-6.
JU F Z, ZHANG H B, YAN N, et al. Genetic analysis of cembratrien-diols content in tobacco[J]. Chinese Tobacco Science, 2021, 42(1): 1-6.
- [13] 牛文利, 巫升鑫, 余文, 等. 烟草抗青枯病突变体153-K的抗性

- 遗传及与农艺性状的关系[J]. 中国烟草科学, 2021, 42(2): 1-7.
- NIU W L, WU S X, YU W, et al. Analysis of resistance inheritance of 153-K to bacterial wilt and its correlation with agronomic characters in tobacco[J]. Chinese Tobacco Science, 2021, 42(2): 1-7.
- [14] 蒋勋, 杨全柳, 刘国祥, 等. 高烟碱烤烟种质资源再鉴定及遗传多样性分析[J]. 中国烟草科学, 2021, 42(4): 1-8.
- JIANG X, YANG Q L, LIU G X, et al. Reidentification and genetic diversity analysis of high nicotine flue-cured tobacco germplasm[J]. Chinese Tobacco Science, 2021, 42(4): 1-8.
- [15] 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 H Q, ZHANG X Y, XUE Q Z. 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.
- [16] 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 R X, REN M, ZHANG X W, 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.
- [17] 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 Y, CHENG J Q, CAI C C, et al. The heterosis and genetic analysis of main agronomic traits of burley tobacco[J]. Chinese Tobacco Science, 2009, 30(2): 15-20.
- [18] 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 X W, WANG Z D, REN M, et al. Genetic analysis of several important botanic traits in flue-cured tobacco[J]. Chinese Tobacco Science, 2012, 33(5): 1-8.
- [19] 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 H Y, LI R H, LAI R Q, et al. Genetic analysis of important agronomic traits in recombinant inbred lines of 'Dayemihe×'Changbohuang'[J]. Chinese Tobacco Science, 2017, 38(5): 39-44.
- [20] 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 C, XU X H, ZHANG X W, 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.
- [21] 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 X W, XU X H, XU J L, et al. Genetic effects of holding curing potential in flue-cured tobacco[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2012, 45(23): 4939-4946.
- [22] 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 J M, WANG Z D, ZHANG X W, et al. Genetic analysis on resistance to bacterial wilt in oriental tobacco[J]. Chinese Tobacco Sciences, 2010, 31(1): 1-4.
- [23] 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 Z C, YUAN Q H, MA Z W, et al. Inheritance of resistance to bacterial wilt in Chinese domestic tobacco cultivar GDSY-1[J]. Chinese Tobacco Science, 2017, 38(4): 9-16.
- [24] 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 X, YAN X X, JIANG C H, et al. Genetic analysis of Beinhart1000-1 resistance to black shank in tobacco[J]. Chinese Tobacco Science, 2017, 38(2): 56-62.
- [25] 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 C C, ZHANG J J, HUANG W C, et al. Genetic analysis of nicotine content in DH burley tobacco population[J]. Acta Tabacaria Sinica, 2009, 15(4): 55-60.
- [26] 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 S X, PAN J Q, CHEN S H, 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.