



马佳洁,张城蓓,籍燕,等.烟草苗期耐冷性状关键指标的混合遗传分析[J].江西农业大学学报,2025,47(4):900–908.
MA J J,ZHANG C B,JI Y,et al.Genetic effect analysis of key indexes of tobacco cold tolerance[J].Acta agriculturae universitatis Jiangxiensis,2025,47(4):900–908.

烟草苗期耐冷性状关键指标的混合遗传分析

马佳洁^{1,2},张城蓓^{3*},籍燕²,李媛²,杜帅斌^{1,2},
王俊³,张兴伟²,李丽华^{4*},吴则东¹

(1.黑龙江大学 现代农业与生态环境学院,黑龙江 哈尔滨 150080;2.中国农业科学院烟草研究所,山东 青岛 266101;3.四川省烟草公司德阳市公司,四川 德阳 618000;4.河南省烟草公司洛阳市公司,河南 洛阳 471026)

摘要:【目的】烟草作为一种重要的经济作物,其生长和品质受低温影响较大。为解析烟草耐冷性状的遗传机制,本研究旨在通过构建遗传群体及混合遗传模型分析,明确耐冷性关键指标的遗传规律,为耐冷品种选育提供理论依据。【方法】本研究以耐冷性有显著差异的冷敏感品种H382和耐冷品种QX208为亲本构建F₁、F₂遗传群体,在苗期低温处理后观察记录叶片出现黄化、软化和新生叶的情况,采用主基因+多基因混合遗传模型,结合赤池信息量准则(AIC)筛选最佳遗传模型,估算遗传参数及遗传率。【结果】控制烟草耐冷不同性状的基因遗传率存在差异。叶片黄化、软化和新生叶分别受到2对加性-显性主基因+加性-显性多基因的控制,2对加性-显性-上位性主基因+加性-显性-上位性多基因的控制和2对等显性主基因+加性-显性多基因的控制,其中F₂群体叶片出现黄化表型的主基因遗传率为58.84%,而叶片出现软化和新生叶的主基因遗传率分别为78.06%和86.38%,这表明主基因在耐冷性状中的重要性。【结论】烟草耐冷性状受主基因和多基因共同调控,主基因遗传率显著,显性效应对表型形成具有关键影响。这一发现为烟草耐冷性状的遗传解析提供了新的视角,并为耐冷品种的分子辅助育种提供了重要的遗传参数。

关键词:烟草耐冷性;主基因加多基因;遗传机制

中图分类号:S572 文献标志码:A

文章编号:1000-2286(2025)04-0900-09

CSTR:32399.14.aauj.2025077

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



Genetic effect analysis of key indexes of tobacco cold tolerance

MA Jiajie^{1,2},ZHANG Chengbei^{3*},JI Yan²,LI Yuan²,DU Shuaibin^{1,2},
WANG Jun³,ZHANG Xingwei²,LI Lihua^{4*},WU Zedong¹

(1.College of Modern Agriculture and Ecological Environment, Heilongjiang University, Harbin 150080, China; 2.Institute of Tobacco, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Qingdao, Shandong 266101, China; 3.Deyang Branch, Sichuan Tobacco Company, Deyang, Sichuan 618000, China; 4.Luoyang Branch of Henan Tobacco Company, Luoyang, Henan 471026, China)

收稿日期:2025-02-20 修回日期:2025-04-22

基金项目:中国农业科学院科技创新工程项目(ASTIP-TRIC01)和山东省自然科学基金面上项目(ZR2022MC145)

Project supported by the Chinese Academy of Agricultural Sciences Science and Technology Innovation Project (ASTIP-TRIC01) and Shandong Natural Science Foundation Surface Project(ZR2022MC145)

作者简介:马佳洁,硕士生,orcid.org/0009-0004-4007-671X, jiajie625425@163.com; *共同第一作者; *通信作者:李丽华,农艺师,主要从事烟草新品种选育及主栽品种改良研究, orcid.org/0009-0006-1029-2440, lili-hua11yan@163.com。

©《江西农业大学学报》编辑部,开放获取CC BY-NC-ND协议

Abstract: [Objective] Tobacco is an important economic crop, and its growth and quality are significantly affected by low temperature. In order to analyze the genetic mechanism of tobacco cold tolerance traits, this study aims to clarify the genetic rules of key indicators of cold tolerance by constructing genetic population and mixed genetic model analysis, thus providing theoretical basis for cold tolerance breeding. [Method] In this study, F_1 and F_2 genetic populations were constructed from the parents of cold-sensitive variety H382 and cold-tolerant variety QX208, which had significant differences in cold tolerance. After low temperature treatment at seedling stage, the yellowing, softening and new leaves were observed and recorded. The main gene + multi-gene mixed genetic model was used, and the best genetic model was screened by the Chichi Information Criterion (AIC) to estimate the genetic parameters and heritability. [Result] The study found that there were differences in the heritability of genes controlling different traits of tobacco cold tolerance. Leaf yellowing, softening and newborn leaves were controlled by 2 pairs of additive-dominant major genes+additive-dominant polygenes, 2 pairs of additive-dominant-epistatic major genes+additive-dominant-epistatic polygenes, and 2 pairs of isomorphic major genes + additive-dominant polygenes, respectively. Among them, the heritability rate of major genes in leaves with yellowing phenotype in F_2 population was 58.84%, while the heritability rates of major genes in leaves with softening and newborn leaves were 78.06% and 86.38%, respectively, indicating the importance of major genes in cold tolerance traits. [Conclusion] Tobacco cold tolerance traits are regulated by both main genes and polygenes, the heritability of main genes is significant, and dominant effects have a key impact on phenotype formation. The findings provide a new perspective for the genetic analysis of tobacco cold tolerance traits and offer important genetic parameters for molecular-assisted breeding of cold-tolerant varieties.

Keywords: tobacco cold tolerance; major gene plus polygene; genetic mechanism

【研究意义】低温是影响作物产量的重要因素之一,对以叶片为收获对象的烟草影响尤为显著。烟草原产于温暖的南美洲,是一种喜温不耐冷的叶用经济作物,其最适生长温度为25~28℃,低于10~13℃烟株长势停滞,1~2℃的低温则会导致烟苗的死亡^[1]。尽管现代烟草育苗多采用集约化温室管理,但极端天气导致的临时性低温仍可能对烟苗造成不可逆损伤。在中国南方烟区,烟草移栽之后经常会遭受“倒春寒”的天气,使未完全硬化的烟苗暴露于低温环境,从而对烟叶产量和质量产生严重的影响。目前主要是通过适时移栽等方法来应对低温胁迫,但要从根本上解决这个问题还是需要结合分子生物技术手段挖掘烟草耐低温基因,选育耐低温的烟草品种。【前人研究进展】主基因+多基因混合遗传模型分析方法最初建立于动物遗传学中,后经不断研究,章元明等^[2]在原有模型的基础上,发展了一套植物数量性状分离分析体系。该体系无需进行分子试验,仅凭借表型观测值即可确定植物相关性状的最佳遗传模型及其遗传参数。这些遗传参数对育种实践具有一定的指导意义。植物数量性状分离分析体系目前已经广泛地应用于许多作物的遗传分析中,如玉米^[3-4]、小麦^[5-6]、大豆^[7-8]、水稻^[9]。

【本研究切入点】近些年来在烟草农艺性状^[10-11]、抗病性^[12-13]、化学成分^[14-15]等方面也有较多的应用,但应用此方法对烟草的耐冷性遗传规律进行研究至今未见报道。【拟解决的关键问题】本研究以耐冷性具有显著差异的一对亲本(H382, QX208)构建 P_1 、 P_2 、 F_1 和 F_2 遗传群体,在苗期进行调查,运用数量性状分离分析体系进行耐冷性指标的遗传分析,这将为烟草耐冷品种的选育和改良提供理论依据,为今后烟草耐冷分子机制的研究提供依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验材料为H382(P_1)、QX208(P_2)及其后代 F_1 、 F_2 4世代群体,种子材料由国家烟草种质资源中期库提供。其中,亲本在低温处理后表型差异极为显著,母本(H382)低温处理后叶片软化下垂、植株生长停滞,恢复期叶片黄化萎蔫、植株基本死亡。父本(QX208)低温处理后无表型产生(图1)。H382和QX208

于 2023 年 8 月在中国农业科学院烟草研究所即墨试验基地种植杂交,获得 F_1 代种子;于 2024 年 8 月,对 F_1 进行种植并套袋自交,获得 F_2 代种子。



左为 H382(低温敏感品种);右为 QX208(耐低温品种)。

On the left is H382(low temperature sensitive);QX208(low temperature resistant) on the right.

图 1 试验亲本材料苗期低温处理后形态表型

Fig.1 Morphological phenotype of the parent material after low temperature treatment at seedling stage

1.2 试验方法

将各世代群体种子播种于 9 cm 小花盆中,置于温室发芽。在烟苗达到处理苗龄始期后,各世代的每个品种选择叶数、长势一致的 50 株烟苗移入 50 孔穴盘中,在人工气候室培养,于 26 °C 驯化 3 d,光照强度为 8 000 lx,光照周期 16/8 h(光/暗)。

驯化结束,放入 10 °C 进行低温处理。低温胁迫处理 14 d 后,低温处理的烟苗恢复至所述温室驯化时的温度和光照条件,继续生长 7 d。低温处理阶段和恢复阶段每天记录表型。

1.3 统计分析方法

为了确定所要鉴定幼苗的指标类型,搜集相关文献,选择合适的指标进行分析。植物低温适应性为复杂的数量性状,通过正向遗传学手段鉴定和挖掘冷响应调控基因已在拟南芥、水稻、玉米、番茄等植物中被较多报道。徐小军等^[16]通过对叶面黄斑面积对甜瓜进行冷害程度 0~8 分的分级;Zhang 等^[17]根据冷处理后幼苗叶片有无出现脱水和下垂表型来鉴定小麦的耐冷性;Ma 等^[18]通过观察水稻幼苗在冷胁迫后恢复正常生长条件时是否可以重新分化新叶来判断其是否耐冷。参考已知文献中植物耐冷性鉴定的标准,对各世代群体单株幼苗表型出现情况的有无进行打分,1 为有相关表型出现,0 为无相关表型出现,利用 Excel 2021 进行数据统计整理。采用章元明等^[2]提出的植物数量性状主基因+多基因多世代联合分析法对鉴定指标进行遗传分析,比较各模型的赤池信息量准则(Akaike's information criterion, AIC),选择具有最小 AIC 值的模型作为候选模型,并对其进行均匀性检验(U_1^2, U_2^2, U_3^2)、Smirnov 检验(W^2)和 Kolmogorov(D_n)检验,最终确定最适遗传模型。根据最小二乘法估算最适模型的一阶和二阶遗传参数,并计算模型中主基因和多基因的效应值与遗传率。上述分析采用 Windows XP 版的植物数量性状分离分析(segregation analysis, SEA)软件包^[19]。

2 结果与分析

2.1 各世代所有耐冷相关指标统计分析

对各世代烟苗在低温处理后有无叶片黄化、软化及新生叶的出现情况进行统计,结果见表 1。

表 1 各世代烟草出现表型比例
Tab.1 Phenotypic proportions of tobacco seedlings of different generations

世代 Generation	群体个数/个 Number of groups	黄化/% Yellowing	软化/% Soften	新生叶/% Newborn leaves
P ₁	19	0	100	0
P ₂	15	0	0	100
F ₁	49	40.8	44.9	69.4
F ₂	224	11.2	23.2	82.1

2.2 各世代烟草重要耐冷性指标最佳遗传模型的选择

2.2.1 各世代烟草重要耐冷性指标备选遗传模型的选择

将整理的打分情况导入数量性状分离分析 R 软件包 SEAv2.0 中,运用 IECM 算法进行计算,随后得到 5 类 24 个遗传模型的 AIC 值,依据软件的计算原理,应选择 AIC 值最小的模型作为相应性状的最佳遗传模型。如果模型间 AIC 值相差不大,则先进行初选,挑出 AIC 值相对较小的几个模型作为备选模型,进行适合性检验来确定最佳遗传模型^[20]。

针对烟草重要耐冷性指标对亲本、F₁ 和 F₂ 子代进行遗传模型分析(表 2),通过比较 AIC 值,选出 D4 和 E2 作为叶片黄化的备选模型;D0、E5 和 E6 作为软化的备选模型;B1、E0 和 E1 作为新生叶的备选模型。

表 2 低温胁迫后各世代耐冷性指标的遗传模型 AIC 值
Tab.2 AIC values of genetic model cold tolerance indexes for each generation after low temperature stress

模型代码 Model code	模型 Model	黄化 Yellowing	软化 Soften	新生叶 Newborn leaves
A1	1MG-AD	228.023 5	271.541 9	682.131 2
A2	1MG-A	243.252 8	349.427 3	683.636 3
A3	1MG-EAD	237.964 6	383.546 8	729.021 4
A4	1MG-AEND	238.943 4	286.599 6	697.513 3
B1	2MG-ADI	138.076 8	225.022 8	559.430 1
B2	2MG-AD	225.972 3	255.865 2	672.696 6
B3	2MG-A	243.250 8	350.153 6	679.178 6
B4	2MG-EA	241.250 5	348.213 0	703.420 9
B5	2MG-AED	265.059 7	443.962 2	778.251 9
B6	2MG-EEAD	233.651 2	375.004 2	724.405 2
C0	PG-ADI	214.279 2	335.669 5	662.016 9
C1	PG-AD	217.168 8	354.062 6	713.147 1
D0	MX1-AD-ADI	63.266 7	137.649 9	596.836 7
D1	MX1-AD-AD	63.181 0	199.387 4	830.140 7
D2	MX1-A-AD	219.169 3	355.535 9	675.788 2
D3	MX1-EAD-AD	219.169 2	356.048 4	663.176 1
D4	MX1-AEND-AD	61.285 2	201.192 8	663.176 1
E0	MX2-ADI-ADI	71.266 7	145.649 9	548.727 1
E1	MX2-ADI-AD	66.462 4	140.027 2	562.415 7
E2	MX2-AD-AD	59.285 2	199.192 8	610.179 7
E3	MX2-A-AD	108.482 1	349.460 9	669.788 4
E4	MX2-EAED-AD	211.169 3	347.846 5	690.484 0
E5	MX2-AED-AD	215.282 3	128.639 0	664.701 1
E6	MX2-EEAD-AD	211.169 3	126.217 9	626.249 6

MG:主基因模型;PG:多基因模型;MX:主基因+多基因混合模型;A:加性;D:显性;E:相等;I:互作;N:负向。
MG: main gene model; PG: polygenic model; MX: master gene + polygene mixed model; A: Additive; D: Dominant; E: Equal; I: Interaction; N: Negative.

2.2.2 各世代烟草重要耐冷性指标的备选遗传模型的适合性检验

对所有备选模型进行一组适合性检验($U_1^2, U_2^2, U_3^2, {}_nW^2, D_n$),最终选择达到显著性水平($P<0.05$)的个数少且模型 AIC 值最小的为最佳遗传模型。根据这个准则,对上述的 8 个备选模型分别进行了适合性检验,并对结果进行统计,最终确定了黄化的最佳遗传模型为 E2(表 3),软化的最佳遗传模型为 E6(表 4),新生叶的最佳遗传模型为 E0(表 5)^[20]。

表 3 黄化备选模型适合性检验结果

Tab.3 Suitability test results of alternative models for yellowing

模型代码 Model code	世代 Generation	U_1^2	U_2^2	U_3^2	${}_nW^2$	D_n
D4	P ₁	3.283 8(0.070 0)	6.003 1(0.014 3)*	7.740 7(0.005 4)*	1.642 7(0.000 1)*	0.052 6(1.000 0)
	P ₂	0.926 0(0.335 9)	3.642 0(0.056 3)	15.261 5(0.000 1)*	1.243 8(0.000 7)*	0.574 2(0.000 1)*
	F ₁	4.991 8(0.025 5)*	2.016 3(0.155 6)	205.436 4(0.000 0)*	4.171 9(0.000 9)*	0.018 8(1.000 0)
	F ₂	0.452 7(0.501 0)	5.354 0(0.020 7)*	140.693 3(0.000 0)*	13.073 7(0.033 1)*	0.051 4(0.580 4)
E2	P ₁	3.283 7(0.070 0)	6.003 1(0.014 3)*	7.740 7(0.005 4)*	1.642 7(0.000 1)*	0.052 6(1.000 0)
	P ₂	0.926 0(0.335 9)	3.642 0(0.056 3)	15.261 5(0.000 1)*	1.243 8(0.000 7)*	0.574 2(0.000 1)*
	F ₁	4.991 8(0.025 5)*	2.016 3(0.155 6)	205.436 4(0.000 0)*	4.171 9(0.000 9)*	0.018 8(1.000 0)
	F ₂	0.452 7(0.501 0)	5.354 0(0.020 7)*	140.693 3(0.000 0)*	13.073 7(0.033 1)*	0.051 4(0.580 4)

U_1^2, U_2^2, U_3^2 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; 括号内数字表示概率; * 表示 0.05 水平上经验频率与理论频率之间差异显著。

U_1^2, U_2^2 , and U_3^2 are uniformity test statistics; ${}_nW^2$ is the Smirnov test statistic; D_n is the Kolmogorov test statistic; Numbers in parentheses indicate probabilities; * indicates a significant difference between the empirical and theoretical frequencies at the 0.05 level.

表 4 软化备选模型适合性检验结果

Tab.4 Suitability test results of softening alternative models

模型代码 Model code	世代 Generation	U_1^2	U_2^2	U_3^2	${}_nW^2$	D_n
D0	P ₁	0.000 0(1.000 0)	1.406 2(0.235 7)	22.500 0(0.000 0)*	1.500 0(0.000 2)*	0.500 0(0.000 1)*
	P ₂	0.000 0(1.000 0)	1.093 7(0.295 6)	17.500 0(0.000 0)*	1.166 7(0.001 0)*	0.500 0(0.000 9)*
	F ₁	0.808 8(0.368 5)	8.060 0(0.004 5)*	220.198 1(0.000 0)*	3.907 9(0.000 6)*	0.017 7(1.000 0)
	F ₂	0.000 0(0.999 9)	3.744 2(0.053 0)	59.900 2(0.000 0)*	8.614 7(0.012 9)*	0.116 6(0.004 3)*
E5	P ₁	0.192 9(0.660 5)	2.554 9(0.110 0)	22.020 3(0.000 0)*	1.516 1(0.000 2)*	0.529 9(0.000 0)*
	P ₂	0.247 7(0.618 7)	2.277 8(0.131 2)	16.886 2(0.000 0)*	1.187 3(0.000 9)*	0.538 4(0.000 2)*
	F ₁	0.853 7(0.355 5)	7.982 0(0.004 7)*	221.400 6(0.000 0)*	3.920 1(0.000 6)*	0.017 0(1.000 0)
	F ₂	0.094 7(0.758 3)	2.533 8(0.111 4)	57.137 5(0.000 0)*	8.623 5(0.013 0)*	0.106 9(0.011 3)*
E6	P ₁	0.193 2(0.660 2)	2.556 0(0.109 9)	22.019 5(0.000 0)*	1.516 1(0.000 2)*	0.529 9(0.000 0)*
	P ₂	0.248 1(0.618 4)	2.278 9(0.131 1)	16.885 2(0.000 0)*	1.187 3(0.000 9)*	0.538 4(0.000 2)*
	F ₁	0.854 3(0.355 3)	7.984 5(0.004 7)*	221.487 5(0.000 0)*	3.920 9(0.000 6)*	0.017 1(1.000 0)
	F ₂	0.062 4(0.802 7)	2.861 9(0.090 7)	59.825 2(0.000 0)*	8.619 9(0.013 0)*	0.111 8(0.007 0)*

2.3 各世代烟草重要耐冷性指标最佳遗传模型的遗传效应分析

进一步对备选模型的遗传参数进行分析可知(表 6):低温胁迫对烟苗叶片黄化的影响主要是受到 2 对加性-显性主基因+加性-显性多基因的控制,第一对主基因的加性效应为 0.493 4,呈正调控作用,显性效应-0.493 4;第二对主基因不起作用。多基因的加性效应为-0.472 1,显性效应 0.852 1,多基因的加性效应起负调控作用,而显性效应起正调控作用,多基因的显性效应对叶片产生黄化表型有正向的影响, F₂ 群体的主基因遗传率为 58.84%。

低温导致烟苗叶片出现软化的表型主要受到2对等显性主基因+加性-显性多基因的控制,第一对主基因的加性效应为0.496 4,呈正调控作用,多基因的加性效应为-0.494 9,显性效应-1.040 3,主基因显性效应比加性效应 $[h/d]>1$,即显性效值比加性效值大,说明该指标的主基因主要表现为显性效应, F_2 群体的主基因遗传率为78.06%。

是否有新生叶的分化作为另一关键指标,主要是受到2对加性-显性-上位性主基因+加性-显性-上位性多基因的控制,第一对主基因加性效应为-0.997 9,呈负调控作用,显性效应0.496 6,说明显性效应可能对生长速率的提升有积极影响。第二对主基因不起作用, F_2 群体的主基因遗传率为86.38%。

3 讨论与结论

耐冷性是植物适应低温环境的关键性状,对于农业生产尤其是像烟草这样的经济作物具有重要的实际意义。目前耐冷性遗传研究主要集中在水稻^[21-22]、玉米^[23-24]、番茄^[25-26]等植物上,响应的耐冷性品种也已被培育出来并应用于生产,但烟草的耐冷性遗传研究相对滞后。本研究通过构建基于耐冷性差异显著的亲本H382和QX208的 F_1 、 F_2 遗传群体,对烟草苗期耐冷性状进行了遗传分析,首次系统揭示了烟草苗期耐冷性关键表型的遗传调控特征。

研究发现,烟草耐冷性状的遗传具有复杂性,不同耐冷性状的遗传率存在显著差异,其中主基因在耐冷性状中扮演着重要角色。叶片黄化与软化表型的主基因遗传率差异(58.84% VS 78.06%)表明,耐冷性不同生理响应可能存在独立遗传调控路径。新生叶表型的高主基因遗传率(86.38%)提示其受少数主效基因控制,与水稻^[21-22]、玉米^[23-24]等植物中耐冷性状多由主效基因主导的结论一致。此外,显性效应在软化表型中占主导($h/d>1$),暗示杂种优势利用潜力,例如,可通过构建回交群体定位显性效应相关QTL,设计分子标记辅助选择耐冷杂交亲本,为耐冷品种杂交选育提供了新思路。值得注意的是,多基因的加性-显性效应对表型形成具有协同作用。叶片黄化表型中多基因显性效应的正向调控($h=0.852\ 1$),可能通过补偿主基因的负向加性效应($d=-0.472\ 1$)维持表型稳定性。这一现象暗示,在分子育种中需兼顾主基因与微效多基因的互作网络,而非单一依赖主效基因的筛选。随着分子生物技术的发展,结合这些遗传参数,可以更有效地进行耐冷基因定位,未来需结合基因组学手段,进一步解析关键基因,加速耐冷烟草品种的选育进程。

本研究聚焦于苗期耐冷性状,虽能够快速筛选关键表型指标,但仍存在一定的局限性。首先温室控制的苗期试验虽能快速鉴定表型,但大田环境中低温常与湿度、光照等因子互作,可能导致遗传模型的预测偏差,后续需通过多环境表型组学验证模型的普遍适应性。其次,苗期耐冷性仅反映短期抗逆能力,而移栽后烟株的长期适应性(如根系发育、光合物质积累)可能涉及不同的遗传机制。未来可以开展全生育期动态遗传分析,整合多组学数据与田间验证,构建从基因到表型的完整调控网络,最终实现耐冷烟草品种的高效选育。

致谢:河南省烟草公司洛阳市公司科技项目(2024410300270128),中国烟草总公司四川省公司青年科技托举人才项目(YCQTSC202402),中国烟草总公司四川省公司科技项目(SCYC202302, SCYC202421, SCYC202508)同时对本研究给予了资助,谨致谢意!

参考文献 References:

- [1] 晋艳,杨宇虹,华水金,等.低温胁迫对烟草保护性酶类及氮和碳化合物的影响[J].西南师范大学学报(自然科学版),2007,32(3):74-79.
JIN Y, YANG Y H, HUA S J, et al. Effects of low temperature stress on the protective enzymes and contents of nitrogen and carbon compounds of tobacco seedlings[J]. Journal of southwest China normal university (natural science), 2007, 32(3): 74-79.
- [2] 章元明,盖钧镒,王建康.利用回交 B_1 和 B_2 及 F_2 群体鉴定数量性状两对主基因+多基因混合遗传模型[J].生物数学学报,2000(3):358-366.
ZHANG Y M, GAI J Y, WANG J K, et al. Identification of two major genes plus polygenic mixed inheritance model of quanti-

- tative traits B_1 , B_2 and F_2 [J]. Journal of biomathematics, 2000(3): 358-366.
- [3] 蒋锋, 闫艳, 麦嘉琦, 等. 甜玉米品质性状的主基因+多基因遗传分析[J]. 中国农学通报, 2022, 38(30): 14-20.
JIANG F, YAN Y, MAI J Q, et al. Quality traits of sweet corn: major gene + polygene genetic analysis[J]. Chinese agricultural science bulletin, 2022, 38(30): 14-20.
- [4] 王灿. 甜玉米主要性状的遗传分析及杂种优势研究[D]. 长春: 吉林农业大学, 2023.
WANG C. Genetic analysis and heterosis of main characters in sweet maize [D]. Changchun: Jilin Agricultural University, 2023.
- [5] 虎梦霞, 王万军, 曹世勤, 等. 冬小麦新品种陇鉴 9828 苗期抗条锈性遗传分析[J]. 寒旱农业科学, 2024, 3(6): 580-584.
HU M X, WANG W J, CAO S Q, et al. Genetic analysis of stripe rust resistance at the seedling stage of new winter wheat variety Longjian 9828[J]. Journal of cold-arid agricultural sciences, 2024, 3(6): 580-584.
- [6] 卫乃翠, 陶金博, 苑名杨, 等. 山西小麦苗期耐低磷特性及遗传分析[J]. 中国农业科学, 2024, 57(5): 831-845.
WEI N C, TAO J B, YUAN M Y, et al. Seedling characterization and genetic analysis of low phosphorus tolerance in Shanxi varieties[J]. Scientia agricultura Sinica, 2024, 57(5): 831-845.
- [7] 王传之, 崔卫东, 任海龙, 等. 大豆主要饲用性状的遗传分析与 QTL 定位[J]. 中国草地学报, 2024, 46(8): 29-36.
WANG C Z, CUI W D, REN H L, et al. Genetic analysis and quantitative trait locus mapping of major feeding traits in soybean[J]. Chinese journal of grassland, 2024, 46(8): 29-36.
- [8] 张玉梅, 蓝新隆, 滕振勇, 等. 大豆鲜籽粒可溶性糖含量的主基因+多基因遗传分析[J]. 大豆科学, 2022, 41(5): 520-525.
ZHANG Y M, LAN X L, TENG Z Y, et al. Genetic analysis of fresh seeds soluble sugar content in soybean based on a mixed model of major-genes plus polygenes[J]. Soybean science, 2022, 41(5): 520-525.
- [9] 杜娟, 曾亚文, 杨树明, 等. 云南粳稻耐低磷特性的主基因加多基因遗传分析[J]. 生态环境, 2007(3): 920-925.
DU J, ZENG Y W, YANG S M, et al. Genetic analysis of tolerance to low phosphorus using major gene plus poly-gene model in Yunnan japonica rice[J]. Ecology and environmental sciences, 2007(3): 920-925.
- [10] 燕思凡. 雪茄烟重要叶面性状 QTL 的连锁和关联分析[D]. 青岛: 中国农业科学院, 2023.
YAN S F. Linkage and association analysis of QTLs for important leaf traits in cigar[D]. Qingdao: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2023.
- [11] 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.
- [12] 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.
CHEN X C, DAI S S, ZHANG X W, et al. Mixed major-gene plus polygenes inheritance analysis for CMV disease resistance in flue-cured tobacco[J]. Journal of plant genetic resources, 2014, 15(6): 1278-1286.
- [13] 冯莹, 蒋彩虹, 程立锐, 等. 两个烟草赤星病抗源的遗传分析[J]. 中国烟草科学, 2015, 36(5): 1-7.
FENG Y, JIANG C H, CHENG L R, et al. Genetic analysis of resistance to brown spot disease in tobacco cultivars Jingyehuang and beinhart1000-1[J]. Chinese tobacco science, 2015, 36(5): 1-7.
- [14] 童治军, 唐石云, 徐永明, 等. 卷烟主流烟气有害成分遗传分析[J]. 中国烟草科学, 2023, 44(3): 16-22.
TONG Z J, TANG S Y, XU Y M, et al. Genetic analysis of harmful components in main stream cigarette smoke[J]. Chinese tobacco science, 2023, 44(3): 16-22.
- [15] 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.
ZHANG X W, WANG Z D, MOU J M, et al. Genetic analysis of chlorophyll content in flue-cured tobacco leaf[J]. Acta tabacaria Sinica, 2011, 17(3): 48-52.
- [16] 徐小军, 梁长志, 刘海英, 等. 甜瓜苗期耐冷性的多世代联合遗传分析[J]. 农业生物技术学报, 2020, 28(3): 420-428.
XU X J, LIANG C Z, LIU H Y, et al. Joint multi-generations genetic analysis on chilling tolerance of melon (*Cucumis melo*) seedlings[J]. Journal of agricultural biotechnology, 2020, 28(3): 420-428.
- [17] ZHANG N, WANG S, ZHAO S, et al. Global crotonylatome and GWAS revealed a TaSRT1-TaPGK model regulating wheat

- cold tolerance through mediating pyruvate[J].*Science advances*, 2023, 9(19): eadg1012.
- [18] MA Y, DAI X, XU Y, et al. COLD1 confers chilling tolerance in rice[J]. *Cell*, 2015, 160(6): 1209-1221.
- [19] 曹锡文, 刘兵, 章元明. 植物数量性状分离分析 Windows 软件包 SEA 的研制[J]. *南京农业大学学报*, 2013, 36(6): 1-6.
CAO X W, LIU B, ZHANG Y M. SEA: a software package of segregation analysis of quantitative traits in plants[J]. *Journal of Nanjing agricultural university*, 2013, 36(6): 1-6.
- [20] 苏百童, 阎世江. 番茄苗期耐低温性主基因-多基因联合遗传分析[J]. *中国瓜菜*, 2023, 36(12): 54-58.
SU B T, YAN S J. Genetic analysis of chilling tolerance of tomato seedling under low temperature using major gene-polygenes inheritance model[J]. *China cucurbits and vegetables*, 2023, 36(12): 54-58.
- [21] YANG L, LEI L, WANG J, et al. qCTB7 positively regulates cold tolerance at booting stage in rice[J]. *Theoretical and applied genetics*, 2023, 136(6): 135.
- [22] 刘次桃, 王威, 毛毕刚, 等. 水稻耐低温逆境研究: 分子生理机制及育种展望[J]. *遗传*, 2018, 40(3): 171-185.
LIU C T, WANG W, MAO B G, et al. Cold stress tolerance in rice: physiological changes, molecular mechanism, and future prospects [J]. *Hereditas (Beijing)*, 2018, 40(3): 171-185.
- [23] LI Z, FU D, WANG X, et al. The transcription factor bZIP68 negatively regulates cold tolerance in maize[J]. *Plant cell*, 2022, 34(8): 2833-2851.
- [24] 高翔菲. 低温胁迫对玉米幼苗抗冷性的影响[J]. *种子科技*, 2024, 42(19): 31-33.
GAO X F. The influence of low temperature stress on the cold resistance of maize seedlings[J]. *Seed science & technology*, 2024, 42(19): 31-33.
- [25] GUO M, YANG F, ZHU L, et al. Loss of cold tolerance is conferred by absence of the WRKY34 promoter fragment during tomato evolution[J]. *Nat commun*, 2024, 15(1): 6667.
- [26] 孙会茹, 党峰峰, 任敏, 等. 番茄 SlWRKY46 调控低温胁迫响应的功能研究[J]. *园艺学报*, 2024, 51(12): 2758-2774.
SUN H R, DANG F F, REN M, et al. Function analysis of SlWRKY46 in regulating tomato response to low temperature stress [J]. *Acta horticulturae Sinica*, 2024, 51(12): 2758-2774.

(责任编辑:张前锋)