

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2024.34050

## 花生籽仁蔗糖含量遗传模型分析

郅晨阳<sup>1</sup> 薛晓梦<sup>1</sup> 吴洁<sup>1</sup> 李雄才<sup>2</sup> 王瑾<sup>3</sup> 晏立英<sup>1</sup> 王欣<sup>1</sup>  
陈玉宁<sup>1</sup> 康彦平<sup>1</sup> 王志慧<sup>1</sup> 淮东欣<sup>1,\*</sup> 洪彦彬<sup>4</sup> 姜慧芳<sup>1</sup> 雷永<sup>1,\*</sup>  
廖伯寿<sup>1</sup>

<sup>1</sup> 中国农业科学院油料作物研究所 / 农业农村部遗传育种重点实验室, 湖北武汉 430062; <sup>2</sup> 襄阳市农业技术推广中心, 湖北襄阳 441021; <sup>3</sup> 河南省农林科学院粮油作物研究所, 河北石家庄 050035; <sup>4</sup> 广东省农业科学院作物研究所, 广东广州 510640

**摘要:** 花生是我国重要的经济作物之一, 约 40% 的花生用于食用加工。蔗糖含量作为影响花生品质的重要指标, 与其风味及口感呈显著正相关。因此, 提高花生籽仁中蔗糖含量对花生品质改良具有重要意义。本研究利用 NYBP×SYT5-1 和 19-1934×JHT1 两个  $F_{2:3}$  群体为试验材料, 分析花生籽仁蔗糖含量遗传模型, 同时分析了蔗糖含量与含油量、蛋白含量及籽仁相关性状间的相关性。结果表明, 花生籽仁蔗糖含量呈连续分布, 超亲分离现象明显且具有丰富变异。两群体中蔗糖含量与含油量均呈现显著负相关, 与蛋白质含量均显著正相关, 蔗糖含量与籽仁长、籽仁宽和百仁重的相关性在两群体间表现不一致。遗传分析结果表明, 在两群体中花生籽仁蔗糖含量都表现为主要受两对主基因的加性、显性效应调控, 存在明显互作, 且主基因间具有累加效应。本研究通过对籽仁蔗糖含量遗传模型分析, 初步了解了蔗糖含量的遗传规律, 对食用花生品种选育具有指导意义。

**关键词:** 花生; 蔗糖含量; 含油量; 相关性分析; 遗传模型

## Analysis of genetic model of sucrose content in peanut

ZHI Chen-Yang<sup>1</sup>, XUE Xiao-Meng<sup>1</sup>, WU Jie<sup>1</sup>, LI Xiong-Cai<sup>2</sup>, WANG Jin<sup>3</sup>, YAN Li-Ying<sup>1</sup>, WANG Xin<sup>1</sup>, CHEN Yu-Ning<sup>1</sup>, KANG Yan-Ping<sup>1</sup>, WANG Zhi-Hui<sup>1</sup>, HUAI Dong-Xin<sup>1,\*</sup>, HONG Yan-Bin<sup>4</sup>, JIANG Hui-Fang<sup>1</sup>, LEI Yong<sup>1,\*</sup>, and LIAO Bo-Shou<sup>1,\*</sup>

<sup>1</sup> Oil Crops Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences / Key Laboratory of Biology and Genetic Improvement of Oil Crops, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Wuhan 430062, Hubei, China; <sup>2</sup> Xiangyang Agricultural Technology Extension Center, Xiangyang 441021, Hubei, China; <sup>3</sup> Institute of Cereal and Oil Crops, Hebei Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Shijiazhuang 050035, Hebei, China; <sup>4</sup> Crops Research Institute, Guangdong Academy of Agricultural Sciences, Guangzhou 510640, Guangdong, China

**Abstract:** Peanut (*Arachis hypogaea* L.) is one of the important cash crops in China, and about 40% of peanuts are used for food production. The sucrose content was positively correlated with the flavor and taste of peanut and its products, thus increasing sucrose content in kernel was significant for the promotion of peanut quality. In this study, two  $F_{2:3}$  populations (NYBP×SYT5-1 and 19-1934×JHT1) were constructed to investigate the genetic model of sucrose content, and analyze the correlations between sucrose content with oil content, protein content, and other seed traits. The results showed that the sucrose contents of peanut kernel in two populations were continuously distributed and abundantly varied, and the transgressive segregation phenomenon were observed. In the two populations, sucrose content was significantly negatively correlated with oil content but significantly positively

本研究由广东省重点领域研发计划项目(2022B0202060004), 湖北省重点研发计划项目(2021BBA077), 河北省重点研发项目(21326316D)和中国农业科学院科技创新工程项目(CAAS-ASTIP-2021-OCRI)资助。

This study was supported by the Key Area Research and Development Program of Guangdong Province (2022B0202060004), the Key Area Research and Development Program of Hubei Province (2021BBA077), the Key Area Research and Development Program of Hebei Province (21326316D), and the Agricultural Science and Technology Innovation Program of Chinese Academy of Agricultural Sciences (CAAS-ASTIP-2021-OCRI).

\* 通信作者(Corresponding authors): 淮东欣, E-mail: dxhuai@caas.cn; 雷永, E-mail: leiyong@caas.cn

第一作者联系方式: E-mail: 82101205102@caas.cn

Received (收稿日期): 2023-03-10; Accepted (接受日期): 2023-06-29; Published online (网络出版日期): 2023-07-24.

URL: <https://kns.cnki.net/kcms2/detail/11.1809.S.20230724.1631.004.html>

This is an open access article under the CC BY-NC-ND license (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).

correlated with protein content. However, the correlations between sucrose content and kernel length, kernel width, and 100-kernel weight were inconsistent. The genetic analysis in two populations showed that the sucrose content in peanut kernel was mainly regulated by two pairs of main genes with the additive effect and dominant effect. There was the interaction between the two main genes, as well as the additive effect. This study initially reveals the genetic regulation of sucrose content in peanut kernels, which is beneficial for the breeding of edible peanut varieties and the cultivation of special varieties.

**Keywords:** peanut; sucrose content; oil content; correlation analysis; genetic model

花生是世界范围内重要的油料作物和经济作物之一, 我国是世界花生生产和消费大国, 其产量和消费量持续增长<sup>[1]</sup>。近年来, 随着人们消费需求的改变, 高品质食用花生在消费市场中崭露头角<sup>[2-3]</sup>, 对其风味品质也提出了更高的要求。研究表明, 甜味与花生口味品质呈显著正相关, 相关系数高达0.88<sup>[4]</sup>, 甜味较高时, 花生口感较好。可溶性糖是花生甜味的主要来源, 其中蔗糖所占比例最高, 约占可溶性糖的90%, 与总糖含量极显著正相关<sup>[5-6]</sup>, 当蔗糖含量高于5%, 花生籽仁可以品尝到明显的甜味<sup>[7]</sup>, 表明蔗糖含量是影响花生甜味的关键因素, 因此籽仁蔗糖含量是评价花生风味的关键指标。

研究发现, 花生种质资源中蔗糖含量变异丰富, 是可遗传的数量性状<sup>[7-9]</sup>, 改良潜力大。已有研究表明, 花生蔗糖含量可能受两对主基因+多基因调控, 主要受母体效应控制<sup>[10-11]</sup>。通过定位研究, 分别在A06、A08和B06染色体上鉴定到调控花生蔗糖含量的主效QTL<sup>[12-14]</sup>。通过转录组-代谢组联合分析, 推测花生籽仁蔗糖含量可能来源于光合产物的非完全转化<sup>[15]</sup>。虽然花生籽仁蔗糖含量研究已取得初步进展, 但其调控机制仍不明确, 因此, 开展花生籽仁蔗糖含量的遗传研究分析, 探索其规律, 对指导花生蔗糖含量定位研究及花生品质育种具有重要意义。

本研究利用高糖品种(系)SYT5-1(6.41%)和冀花甜1号(JHT1, 6.34%)分别构建了2个F<sub>2:3</sub>群体: NYBP×SYT5-1、19-1934×冀花甜1号, 分别获得了467份和149份F<sub>2:3</sub>家系, 通过测定2个群体籽仁蔗糖含量, 分析蔗糖含量与含油量、蛋白质含量以及籽仁相关性状之间的相关性, 利用SEA 2.0软件对蔗糖含量进行了遗传模型分析, 推测其遗传规律, 为进一步探索蔗糖含量调控机制、指导食用型花生品种培育奠定基础。

## 1 材料与方法

### 1.1 群体材料

本研究以4个蔗糖含量存在极显著差异的品种(系): SYT5-1(6.41%)、南阳白皮(NYBP, 2.53%)、

19-1934(2.61%)和冀花甜1号(JHT1, 6.34%)为亲本, 配置2个杂交组合: NYBP×SYT5-1、19-1934×冀花甜1号, 种植于中国农业科学院油料作物研究所阳逻基地, 按组合收获F<sub>1</sub>、F<sub>2</sub>代种子, 分别获得467份和149份F<sub>2:3</sub>家系的花生籽仁, 以其为试验材料开展研究。其中, SYT5-1和19-1934分别为中国农业科学院油料作物研究所选育的高糖品系和高油品系, 南阳白皮为本单位保存的种质资源, 冀花甜1号由河北省农林科学院育成并提供。

### 1.2 表型分析

1.2.1 花生籽仁蔗糖含量及蛋白质含量测定 利用近红外模型测定花生籽仁蔗糖含量和蛋白质含量。每份材料选取15~20粒饱满无病害的花生种子, 将其放置于小样品杯中, 利用Spectra Star XL近红外光谱仪(美国Unity科技公司)采集光谱并预测蔗糖含量和蛋白含量, 每份材料重复3次, 分别计算蔗糖含量和蛋白含量的平均值。

1.2.2 花生籽仁含油量测定 利用脉冲核磁共振仪分析法, 使用核磁共振仪(PQ001)对花生籽仁含油量进行测定。每份材料选用10粒饱满无病害的花生籽仁称取其质量, 利用NMR(Nuclear Magnetic Resonance)技术得到的信号量与含油量的线性方程, 计算样品含油量, 每份材料重复3次, 以平均值作为该材料的含油量。

1.2.3 花生籽仁长、籽仁宽及百仁重测定 花生籽仁产量化性状统计: 选取15粒均匀饱满的花生籽仁, 利用万深SC-G型自动考种仪及千粒重仪, 分别获得籽仁长、籽仁宽和百仁重, 每份材料重复3次, 取平均值。

1.2.4 数据分析 利用SPSS 19统计F<sub>2:3</sub>群体花生蔗糖含量、含油量、蛋白质含量和籽仁性状数据, 并计算各性状间的相关系数。

应用SEA 2.0软件程序<sup>[16]</sup>对花生蔗糖含量进行主基因+多基因遗传模型分析。依据AIC准则和极大似然值筛选AIC值最小及极大似然值较大的遗传模型作为备选模型, 并对获得的所有模型进行适合性检验, 包括: 均匀性检验( $U_1^2$ 、 $U_2^2$ 、 $U_3^2$ )、Smirnov检验( $nW^2$ )、Kolmogorov检验( $D_N$ ), 筛选适

合性检验参数均未达到显著或极显著水平、具有其统计学意义的模型进行遗传参数分析。使用最小二乘法对蔗糖含量遗传模型进行遗传参数估算确定最佳遗传模型。

$$h_{mg} = \frac{\sigma_{mg}^2}{\sigma_p^2} \times 100\%$$

## 2 结果与分析

### 2.1 2 个群体 $F_2$ 蔗糖含量频数分布特征

对两群体花生籽仁蔗糖含量频数分布进行统计(图 1)发现, 在 NYBP×SYT5-1 中, 蔗糖含量的变异

范围为 0.19%~8.20%, 呈现连续分布的特点, 且群体蔗糖含量偏度与峰度绝对值均小于 1 (附表 1), 总体呈现近似正态分布, 表明蔗糖含量可能受多基因调控; 19-1934×JHT1 群体中, 蔗糖含量变异范围更大, 为 0.09%~9.51% (附表 1), 同样呈现连续分布, 但是表现明显的双峰分布趋势, 表明蔗糖含量可能由少量主基因调控。在 2 个群体中都观察到明显的超亲分离现象, 其中在 NYBP×SYT5-1 中蔗糖含量高于亲本 SYT5-1 的家系共 27 个, 在 19-1934×JHT1 群体中蔗糖含量高于亲本 JHT1 的家系共 9 个, 这些优异家系为花生高糖育种提供了材料基础。

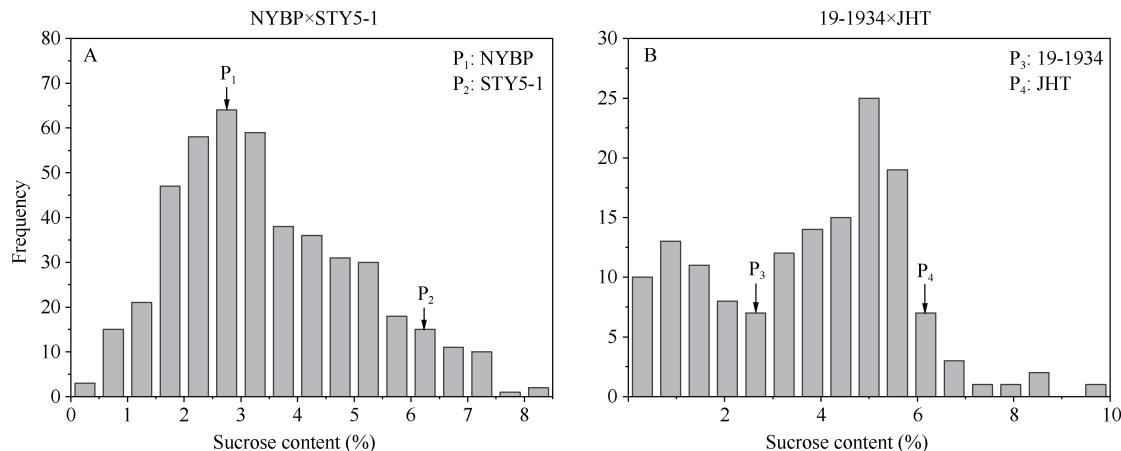


图 1 花生籽仁蔗糖含量频数分布图

Fig. 1 Frequency distribution of sucrose content in peanut kernel

NYBP: 南阳白皮; JHT1: 冀花甜 1 号。NYBP: Nanyangbaipi; JHT1: Jihuatian 1.

### 2.2 花生籽仁蔗糖含量与含油量、蛋白质含量及产量相关性状之间的相关性分析

由图 2 可知, 在 NYBP×SYT5-1 群体中, 花生籽仁蔗糖含量与含油量呈极显著负相关( $r = -0.57^{**}$ ), 与蛋白质含量显著正相关( $r = 0.52^{**}$ ), 但与籽仁长、籽仁宽和百粒重间无明显相关关系。在 19-1934 × JHT1 中, 花生籽仁蔗糖含量与含油量同样显著负相关( $r = -0.80^{**}$ ), 与蛋白质含量也显著正相关( $r = 0.75^{**}$ ), 而与籽仁长、籽仁宽和百粒重间都表现为显著负相关, 相关系数分别为 $-0.41^{**}$ 、 $-0.39^{**}$ 、 $-0.42^{**}$ 。同时发现, 在 2 个群体中, 花生籽仁含油量与蛋白质含量显著负相关, 相关系数在 2 个群体间分别为 $-0.47^{**}$ 、 $-0.62^{**}$ 。

综上, 在两群体间, 花生籽仁蔗糖含量与含油量均呈显著负相关, 与蛋白质含量均显著正相关, 同时发现, 花生籽仁含油量与蛋白质含量间也存在极显著的负相关。但在 2 个群体中, 蔗糖含量与籽仁长、籽

仁宽和百仁重 3 个性状间的相关性不一致, 在 19-1934 × JHT1 中蔗糖含量与三者显著负相关, 但在 NYBP×SYT5-1 群体中不存在相关关系。

### 2.3 花生籽仁蔗糖含量的遗传模型分析

使用 SEA 2.0 软件中 SEA-F<sub>23</sub> 程序对花生籽仁蔗糖含量进行主基因+多基因模型分析发现, NYBP×SYT5-1 与 19-1934×JHT1 群体均获得 11 种遗传模型(表 1), 模型适合性检验结果显示, 所有模型均为达到显著或极显著水平, 具有其统计学意义(表 2)。

依据极大似然值最大及 AIC 值最小原则对 2 个组合间所有遗传模型进行筛选(表 1)发现, 在 NYBP×SYT5-1 群体中, 2MG-AD 极大似然值为 -847.85, AIC 值为 1707.69, 是最优候选模型; 在 19-1934×JHT1 中, 2MG-AD 同样具有最大的极大似然值及最小 AIC 值, 分别为 -298.02 与 608.03, 是最优候选模型。综上, 两群体最优候选模型均为 2MG-AD, 即两对主基因控制加性显性效应是最优遗传模型。

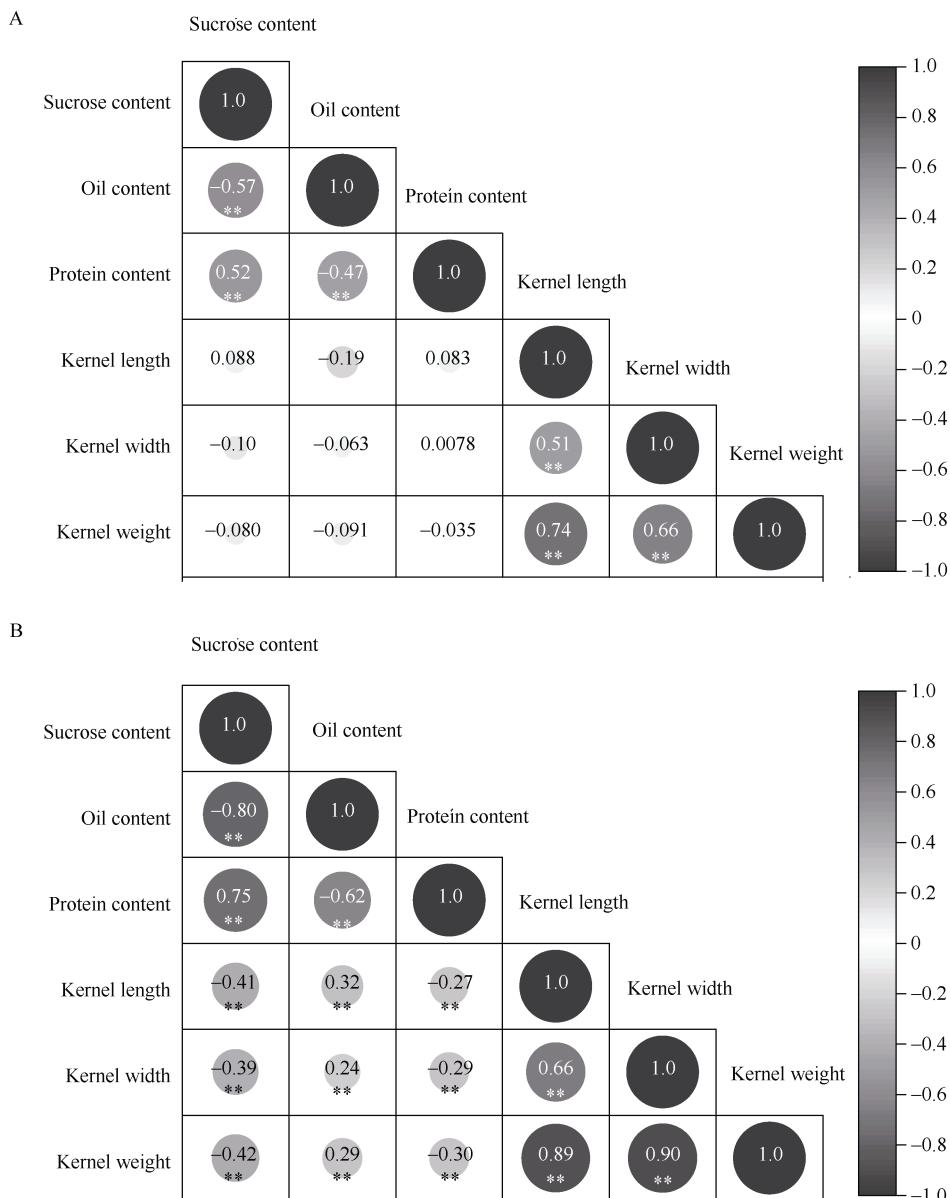


图2 花生籽仁蔗糖含量与其他性状之间相关性

**Fig. 2 Correlations between sucrose content and other traits in peanut kernel**

NYBP: 南阳白皮; JHT1: 冀花甜1号。\*\*表示在0.01概率水平显著相关。

NYBP: Nanyangbaipi; JHT1: Jihuatian 1. \*\* means significant correlation at the 0.01 probability level.

表1 花生籽仁蔗糖含量遗传模型分析

**Table 1 Genetic model analysis of sucrose content in peanut seeds**

模型 Model	NYBP×SYT5-1		19-1934×JHT1	
	极大似然值 Maximum likelihood value	AIC 值 AIC value	极大似然值 Maximum likelihood value	AIC 值 AIC value
0MG	-880.62	1765.24	-319.34	642.67
1MG-AD	-854.67	1717.34	-303.63	615.25
1MG-A	-861.88	1729.77	-311.98	629.95
1MG-EAD	-859.98	1727.95	-305.59	619.18
1MG-NCD	-856.16	1720.32	-319.34	646.68

(续表 1)

模型 Model	NYBP×SYT5-1			19-1934×JHT1		
	极大似然值 Maximum likelihood value		AIC 值 AIC value	极大似然值 Maximum likelihood value		AIC 值 AIC value
2MG-ADI	-855.91		1731.82		-319.32	658.64
2MG-AD	-847.85		1707.69		-298.02	608.03
2MG-A	-855.54		1719.08		-303.72	615.44
2MG-EA	-854.99		1715.97		-314.18	634.36
2MG-CD	-880.62		1769.28		-313.89	635.79
2MG-EAD	-880.62		1767.28		-318.87	643.73

0MG~2MG 表示 0~2 个主基因; A 表示加性效应; AD 表示加性显性效应; ADI 表示加性显性上位性效应; CD 表示完全显性; NCD 表示负完全显性; EA 表示等显性效应; EAD 为完全显性或等显性。 NYBP: 南阳白皮; JHT1: 冀花甜 1 号。

1MG~2MG: one to two major genes; A: additive; AD: additive-dominance; ADI: additive-dominance-epistasis; CD: completely dominance; NCD: negatively completely dominance; EA: equally additive; EAD: equally additive-dominance. NYBP: Nanyangbaipi; JHT1: Jihuatian 1.

表 2 花生籽仁蔗糖含量候选模型的适合性检验

Table 2 Suitability test of candidate models for sucrose content in peanut seeds

杂交组合 Cross	模型 Model	$U_1^2$	$P(U_1^2)$	$U_2^2$	$P(U_2^2)$	$U_3^2$	$P(U_3^2)$	$nW^2$	$P(N_w^2)$	$D_N$	$P(D_n)$
NYBP× SYT5-1	1MG-AD	1.00E-04	0.9940	0.0002	0.9892	0.0006	0.9800	0.0218	0.9950	0.0166	0.9994
	1MG-EAD	0.1167	0.7326	0.1007	0.7509	0.0029	0.9572	0.0789	0.7087	0.0379	0.5086
	1MG-NCD	0.0274	0.8685	0.0162	0.8988	0.0175	0.8949	0.0317	0.9701	0.0200	0.9908
	2MG-ADI	0.0204	0.8864	0.0047	0.9453	0.0778	0.7803	0.0333	0.9642	0.0189	0.9956
	2MG-AD	0.0010	0.9751	0.0010	0.9753	0.0000	0.9976	0.0102	1.0000	0.0159	0.9997
	2MG-A	0.0047	0.9452	0.0179	0.8936	0.0722	0.7881	0.0316	0.9707	0.0228	0.9651
	2MG-EA	0.0344	0.8528	0.0269	0.8697	0.0039	0.9502	0.0504	0.8742	0.0327	0.6943
19-1934× JHT1	1MG-AD	4.00E-04	0.9842	0.0033	0.9545	0.0230	0.8793	0.0330	0.9654	0.0482	0.8603
	1MG-A	0.0821	0.7744	0.0765	0.7822	0.0000	0.9969	0.0844	0.6784	0.0517	0.7988
	1MG-EAD	0.0059	0.9389	0.0337	0.8544	0.1912	0.6620	0.0429	0.9176	0.0474	0.8722
	2MG-AD	0.0017	0.9669	0.0044	0.9472	0.0109	0.9169	0.0117	1.0000	0.0336	0.9939
	2MG-A	1.2530	0.2630	0.8780	0.3487	0.3447	0.5571	0.2274	0.2240	0.0911	0.1561
	2MG-EA	0.0772	0.7811	0.2187	0.6400	0.6310	0.4270	0.1651	0.3477	0.0721	0.3984
	2MG-CD	0.0850	0.7707	0.0990	0.7530	0.0168	0.8968	0.0510	0.8705	0.0491	0.8444

0MG~2MG 表示 0~2 个主基因; A 表示加性效应; AD 表示加性显性效应; ADI 表示加性显性上位性效应; CD 表示完全显性; NCD 表示负完全显性; EA 表示等显性效应; EAD 为完全显性或等显性。 NYBP: 南阳白皮; JHT1: 冀花甜 1 号。

1MG~2MG: one to two major genes; A: additive; AD: additive-dominance; ADI: additive-dominance-epistasis; CD: completely dominance; NCD: negatively completely dominance; EA: equally additive; EAD: equally additive-dominance. NYBP: Nanyangbaipi; JHT1: Jihuatian 1.

一阶参数结果表明(表 3), 在 NYBP×SYT5-1 群体中, 第 1 对主基因与第 2 对主基因加性效应分别为  $d_a=1.6676$ 、 $d_b=1.2171$ , 显性效应分别为  $h_a=-0.6996$ 、 $h_b=-0.3973$ ; 19-1934×JHT1 群体中, 两对主基因的加性效应分别为  $d_a=1.7948$ 、 $d_b=0.7131$ , 显性效应分别为  $h_a=1.9106$ 、 $h_b=-0.1276$ 。

两群体间, 两对主基因的加性效应均表现为  $|d_a|>|d_b|$ , 即表明两对主基因调控蔗糖含量表型间, 以其中一对主基因的加性效应为主; 显性效应

$|h_a|>|h_b|$ , 表明组合中控制籽仁蔗糖含量的其中一对主基因显性效应大于另一对主基因, 显性效应更加明显。因此, 调控花生籽仁蔗糖含量的主基因间存在明显的互作, 且其中一对主基因的加性效应和显性效应大于另一对主基因, 对控制花生籽仁蔗糖含量的效应更加明显。

二阶遗传参数结果显示(表 4), NYBP×SYT5-1 中, 最优模型 2MG-AD 的主基因方差与主基因遗传率最高, 分别为 2.2810 和 85.9102; 19-1934×JHT1

表3 花生籽仁蔗糖含量一阶参数估计值

Table 3 Estimates of first order genetic parameters for sugar content in peanut kernels

组合 Cross	模型 Model	$d_a$	$d_b$	$h_a$	$h_b$
NYBP×SYT5-1	1MG-AD	1.7069	—	—	—
	1MG-EAD	0.7867	—	—	—
	1MG-NCD	1.4272	—	—	—
	2MG-ADI	1.3168	0.2617	-1.8727	0.2215
	2MG-AD	1.6676	1.2171	-0.6996	-0.3973
	2MG-A	0.3011	1.5194	—	—
	2MG-EA	1.2261	—	—	—
19-1934×JHT1	1MG-AD	1.8713	—	1.6551	—
	1MG-A	1.6177	—	—	—
	1MG-EAD	1.8123	—	—	—
	2MG-AD	1.7948	0.7131	1.9106	-0.1276
	2MG-A	0.2584	2.3986	—	—
	2MG-EA	0.8187	—	—	—
	2MG-CD	1.7337	0.0692	—	—

0MG~2MG 表示 0~2 个主基因; A 表示加性效应; AD 表示加性显性效应; ADI 表示加性显性上位性效应; CD 表示完全显性; NCD 表示负完全显性; EA 表示等显性效应; EAD 为完全显性或等显性。NYBP: 南阳白皮; JHT1: 冀花甜 1 号。 $d_a$ : 第 1 对主基因的加性效应;  $h_a$ : 第 1 对主基因的显性效应;  $d_b$ : 第 2 对主基因的加性效应;  $h_b$ : 第 2 对主基因的显性效应。

1MG~2MG: one to two major genes; A: additive; AD: additive-dominance; ADI: additive-dominance-epistasis; CD: completely dominance; NCD: negatively completely dominance; EA: equally additive; EAD: equally additive-dominance. NYBP: Nanyangbaipi; JHT1: Jihuadian 1.  $d_a$ : additive effect of the first major genes;  $h_a$ : dominant effect of the first major genes;  $d_b$ : additive effect of the second major genes;  $h_b$ : dominant effect of the second major genes.

表4 花生籽仁蔗糖含量二阶遗传参数估计值

Table 4 Estimated values of genetic parameters of sucrose content in peanut kernels

组合 Cross	模型 Model	主基因方差 $\sigma_{mg}$	主基因遗传率 $h_{mg}$
		Major-gene variance	Heritability (%)
NYBP× SYT5-1	1MG-AD	1.3315	50.1478
	1MG-EAD	0	0
	1MG-NCD	1.5391	57.9683
	2MG-ADI	1.5638	58.8963
	2MG-AD	2.2810	85.9102
	2MG-A	0.8810	33.1817
	2MG-EA	1.7369	65.4163
19-1934× JHT1	1MG-AD	0	0
	1MG-A	3.8168	91.6497
	1MG-EAD	1.9310	46.3678
	2MG-AD	4.0724	97.7852
	2MG-A	3.8973	93.5826
	2MG-EA	4.0716	97.7679
	2MG-CD	2.5741	61.8081

0MG~2MG 表示 0~2 个主基因; A 表示加性效应; AD 表示加性显性效应; ADI 表示加性显性上位性效应; CD 表示完全显性; NCD 表示负完全显性; EA 表示等显性效应; EAD 为完全显性或等显性。NYBP: 南阳白皮; JHT1: 冀花甜 1 号。

1MG~2MG: one to two major genes; A: additive; AD: additive-dominance; ADI: additive-dominance-epistasis; CD: completely dominance; NCD: negatively completely dominance; EA: equally additive; EAD: equally additive-dominance. NYBP: Nanyangbaipi; JHT1: Jihuadian 1.

组合中, 主基因方差与遗传率为 4.0724 和 97.7852。在两群体间蔗糖含量的主基因遗传率很高, 表明蔗糖含量主要受遗传效应控制, 受环境影响较小。

### 3 讨论

在我国, 花生是主要的油料和经济作物之一, 我国花生总产的约 40% 用于食用加工, 食用花生的消费量也在逐年增长<sup>[17]</sup>。蔗糖含量是影响花生及其加工食品风味的重要因素, 已成为食用花生品质遗传改良的重要方向, 研究蔗糖含量的遗传规律将为开展高糖花生育种奠定重要的理论基础。本研究利用 2 个高糖材料 SYT5-1 和 JHT1, 分别构建了  $F_{2:3}$  群体, 杂交后代中蔗糖含量呈连续分布, 变异范围分别为 0.19%~8.20% 和 0.09%~9.06% (图 1), 与 Bishi 等在 60 份珍珠豆型资源材料及 41 份印度主栽培品种中检测的蔗糖含量(2.44%~7.61% 和 2.61%~6.50%)相比<sup>[7-8]</sup>, 杂交群体中蔗糖变异范围更大, 创造了更多的变异。同时发现, 本研究 2 个群体间蔗糖含量表现出显著不同的连续分布特征, NYBP×SYT5-1 群体蔗糖含量呈正态分布(图 1-A), 但 19-1934×JHT1 群体的双峰分布趋势明显(图 1-B)。对比前人研究结果, 同样发现不同材料构建的群体间, 蔗糖含量的分布特征存在差异, NYBP×SYT5-1 群体与张晓军等<sup>[12]</sup>构

建的分离群体中, 蔗糖含量均呈近似正态分布, 表明花生蔗糖含量在这些群体中可能受多基因调控<sup>[18]</sup>; 而本研究 19-1934×JHT1 群体与秦利等<sup>[11]</sup>、Guo 等<sup>[14]</sup>的试验结果均表现出明显的双峰分布, 可能受少量主基因调控。造成这种差异的原因可能与选用的杂交亲本携带不同的蔗糖含量主效位点相关, 加上不同组合群体间亲本材料遗传背景存在差异, 导致不同群体间蔗糖含量分布特征存在差异。

本研究的 2 个杂交分离群体中, 花生蔗糖含量与含油量均呈极显著负相关( $r = -0.57^{**}$ ,  $r = -0.80^{**}$ ) (图 2)。在大豆、油菜等油料作物中, 蔗糖含量与含油量也表现出类似的负相关性<sup>[19-21]</sup>, 这种负相关性可能与油料作物籽仁中的油脂来源于蔗糖相关, 多项研究结果表明, 油料作物的光合产物以蔗糖形式运输到籽仁, 并被转化分解, 为脂肪酸和三酰甘油的合成积累提供最主要碳源<sup>[22-24]</sup>。在油菜种子胚中, 随着胚发育, 蔗糖含量逐步降低, 而油脂含量不断积累增加<sup>[24]</sup>。同时, 蔗糖还作为一种重要的信号物质调控糖醇解途径, 影响该途径中多种基因的表达, 对下游油脂合成途径产生影响<sup>[25]</sup>。蓖麻种子中糖代谢相关基因表达量下调引起油脂积累相关基因表达量的明显提高<sup>[26]</sup>。在以淀粉作为主要储藏物质的玉米、水稻等作物相关研究中, 与糖代谢相关的基因的突变造成糖分积累并引起淀粉含量的下降或淀粉性质的变化<sup>[27-29]</sup>, *OsSWEET11* 突变体中糖-淀粉代谢途径明显变化, 对水稻颖果发育产生了重要影响<sup>[30]</sup>。因此推测, 花生籽仁中蔗糖含量的积累可能是油脂合成受阻引起。

在本研究两群体中, 花生籽仁蔗糖与蛋白质含量均呈显著正相关( $r = 0.52^{**}$ ,  $r = 0.75^{**}$ ), 含油量与蛋白质含量显著负相关( $r = -0.47^{**}$ ,  $r = -0.62^{**}$ , 图 2), 大豆相关研究存在相似结论<sup>[31]</sup>。籽仁中油脂和蛋白质的合成主要以蔗糖的分解产物丙酮酸为共同底物<sup>[32]</sup>, 二者存在底物竞争关系, 油脂含量与蛋白质含量通常表现为显著负相关<sup>[33-35]</sup>。因此推测, 花生籽仁内蔗糖含量与蛋白质含量显著正相关可能与油脂合成受阻、碳源流向蛋白质合成有关。

在 19-1934×JHT1 群体中, 蔗糖含量与籽仁长、籽仁宽、百仁重显著负相关(图 2-B), 这与油菜、大豆中的研究结果相似<sup>[36-38]</sup>, 籽仁中蔗糖含量变化可以引起每角果粒数(英粒数)和粒重等相关性状的变化。蔗糖含量高低总体体现了植物体内碳源供应水平, 除了为种子油脂积累提供所需的碳源, 蔗糖也

为胚组织细胞的发育和分裂提供养分<sup>[39-40]</sup>, 进而影响了籽仁发育。在玉米、水稻、大豆等研究中表明, 蔗糖转运蛋白 SWEET 相关基因在作物驯化过程中受到选择, 对产量和品质都具有重要影响, SWEET 基因的突变造成蔗糖转运受阻, 引起胚乳发育不良, 籽粒大小及粒重均显著降低<sup>[27,41]</sup>。膜转运蛋白 MFS 家族也可通过蛋白互作方式影响水稻光合产物的分布平衡, 调控灌浆、籽粒大小及粒数等重要性状<sup>[42]</sup>。在本研究 2 个群体中, 蔗糖含量与籽仁大小相关性状的相关性不一致, 也可能与亲本材料具有不同的遗传背景相关。

本研究遗传分析结果表明, 蔗糖含量具有很高的遗传率, 分别为 85.91% 与 97.79% (表 4), 与秦利等<sup>[11]</sup>、胡美玲等<sup>[10]</sup>研究结果一致。花生籽仁蔗糖含量遗传率高, 表明其主要受基因型调控, 环境因素对其影响较小, 因此在育种群体低世代即可进行蔗糖含量的选择, 以加快育种进程, 提高育种效率。遗传模型分析表明, 花生籽仁蔗糖含量主要受两对主基因的加性显性效应调控(表 3), 与秦利等<sup>[11]</sup>研究结果一致。两对主基因的加性效应  $|d_a| > |d_b|$ 、显性效应  $|h_a| > |h_b|$ , 表明主基因间存在明显互作, 且以其中一对主基因的加性显性效应为主。同时, 两群体中加性效应  $d_a > d_b > 0$ , 两对主基因的加性效应均为正效应, 即基因间的加性效应可以增强, 具有累加效应。花生籽仁蔗糖含量遗传率高且受两对主基因控制, 表明蔗糖含量可以通过开发与蔗糖含量相关的分子标记进行快速选择育种, 利用主基因的累加效应开展超亲育种, 进行种质创新和高蔗糖品种育种具有充分的可行性, 为培育不同蔗糖含量的食用花生品种提供了丰富的亲本材料和选择空间, 对花生籽仁蔗糖含量的改良具有重要指导意义。

#### 4 结论

本研究利用高糖材料 SYT5-1 和 JHT1 分别构建了 2 个  $F_{2:3}$  群体, 花生籽仁蔗糖含量在两群体中都呈现连续分布特点, 超亲分离现象明显。在两群体中, 花生籽仁的蔗糖含量均与含油量显著负相关, 与蛋白含量显著正相关; 但与籽仁长、籽仁宽和百仁重的相关性不一致。花生蔗糖含量主要受两对主基因控制, 两对主基因间存在明显互作, 累加效应明显, 且其中一对主基因的加性效应和显性效应大于另一对主基因, 对花生蔗糖含量的调控效果更加显著。

## References

- [1] 张立伟, 王辽卫. 我国花生产业发展状况、存在问题及政策建议. *中国油脂*, 2020, 45(11): 116–122.  
Zhang L W, Wang L W. Development status, problems and policy suggestions of peanut industry in China. *China Oils Fats*, 2020, 45(11): 116–122 (in Chinese with English abstract).
- [2] 李双, 魏思雯, 吴凤凤. 植物活性肽的研究进展. *食品科技*, 2022, 47(11): 85–92.  
Li S, Wei S W, Wu F F. Research progress of plant active peptides. *Food Sci Technol*, 2022, 47(11): 85–92 (in Chinese with English abstract).
- [3] 尹欣幸, 杨伟波, 符海泉, 李东霞. 鲜食花生市场前景与研究现状分析. *热带农业科学*, 2019, 39(6): 111–116.  
Yin X X, Yang W B, Fu H Q, Li D X. Market prospect and research progress of fresh-eating peanuts. *Chin J Trop Agric*, 2019, 39(6): 111–116 (in Chinese with English abstract).
- [4] 唐月异, 王秀贞, 刘婷, 吴琪, 孙全喜, 王志伟, 张欣, 王传堂, 邵俊飞. 花生自然风干种子蔗糖含量近红外定量分析模型构建. *山东农业科学*, 2018, 50(6): 159–162.  
Tang Y Y, Wang X Z, Liu T, Wu Q, Sun Q X, Wang Z W, Zhang X, Wang C T, Shao J F. A near infrared spectroscopy model for predicting sucrose content of sun-dried peanut seeds. *Shandong Agric Sci*, 2018, 50(6): 159–162 (in Chinese with English abstract).
- [5] 聂燕. 花生种子中可溶性糖的组成. *花生科技*, 1993, (3): 34–35.  
Nie Y. Composition of soluble sugars in peanut seeds. *Peanut Sci Technol*, 1993, (3): 34–35 (in Chinese with English abstract).
- [6] 罗虹, 周桂元, 方洪标, 董桂军. 鲜食花生相关生化特性的研究. *花生学报*, 2004, 33(4): 1–4.  
Luo H, Zhou G Y, Fang H B, Dong G J. Studies on biochemical characters relative to direct edible peanut. *J Peanut Sci*, 2004, 33(4): 1–4 (in Chinese with English abstract).
- [7] Bishi S K, Kumar L, Dagla M C, Mahatma M K, Rathnakumar A L, Lalwani H B, Misra J B. Characterization of Spanish peanut germplasm (*Arachis hypogaea* L.) for sugar profiling and oil quality. *Ind Crop Prod*, 2013, 51: 46–50.
- [8] Bishi S K, Lokesh K, Mahatma M K, Khatediya N, Chauhan S M, Misra J B. Quality traits of Indian peanut cultivars and their utility as nutritional and functional food. *Food Chem*, 2015, 167: 107–114.
- [9] 雷永, 王志慧, 淮东欣, 高华援, 曼立英, 李建国, 李威涛, 陈玉宁, 康彦平, 刘海龙, 王欣, 薛晓梦, 姜慧芳, 廖伯寿. 花生籽仁蔗糖含量近红外模型构建及在高糖品种培育中的应用. *作物学报*, 2021, 47: 332–341.  
Lei Y, Wang Z H, Huai D X, Gao H Y, Yan L Y, Li J G, Li W T, Chen Y N, Kang Y P, Liu H Y, Wang X, Xue X M, Jiang H F, Liao B S. Development and application of a near infrared spectroscopy model for predicting high sucrose content of peanut seed. *Acta Agron Sin*, 2021, 47: 332–341 (in Chinese with English abstract).
- [10] 胡美玲, 薛晓梦, 吴洁, 郅晨阳, 刘念, 陈小平, 王瑾, 曼立英, 王欣, 陈玉宁, 康彦平, 王志慧, 淮东欣, 姜慧芳, 雷永, 廖伯寿. 花生籽仁脂肪和蔗糖含量的胚、细胞质、母体遗传效应分析. *作物学报*, 2022, 48: 2724–2732.  
Hu M L, Xue X M, Wu J, Zhi C Y, Liu N, Chen X P, Wang J, Yan L Y, Wang X, Chen Y N, Kang Y P, Wang Z H, Huai D X, Jiang H F, Lei Y, Liao B S. Genetic effect analysis of fat and sucrose content in peanut seed kernel from embryo, cytoplasm and mother. *Acta Agron Sin*, 2022, 48: 2724–2732 (in Chinese with English abstract).
- [11] 秦利, 刘华, 张新友, 杜培, 代小冬, 孙子淇, 齐飞艳, 董文召, 黄冰艳, 韩锁义, 张忠信, 徐静. 花生籽仁蔗糖含量多世代联合群体主基因+多基因遗传模型分析. *中国油料作物学报*, 2021, 43: 590–599.  
Qin L, Liu H, Zhang X Y, Du P, Dai X D, Sun Z Q, Qi F Y, Dong W Z, Huang B Y, Han S Y, Zhang Z X, Xu J. Genetic analysis of sugar content in peanut kernel via mixed major gene plus polygene inheritance model in multi-generation combined population. *Chin J Oil Crop Sci*, 2021, 43: 590–599 (in Chinese with English abstract).
- [12] 张晓军, 赵瑞华, 于晓娜, 司彤, 邹晓霞, 王月福, 王铭伦. 花生籽仁可溶性糖含量相关位点的分子标记方法及其应用. *中国专利*: 202010304681.6, 2020-06-26.  
Zhang X J, Zhao R H, Yu X N, Si T, Zou X X, Wang Y F, Wang M L. Identification and application molecular markers of soluble sugar content in peanut seeds. China patent: 202010304681.6, 2020-06-26 (in Chinese with English abstract).
- [13] 姜慧芳, 李威涛, 黄莉, 刘念, 罗怀勇, 周小静, 陈伟刚, 淮东欣, 雷永, 廖伯寿. 与花生蔗糖含量主效 QTL 位点连锁的分子标记及其应用. *中国专利*: 202110034523, 2022-08-09.  
Jiang H F, Li W T, Huang L, Liu N, Luo H Y, Zhou X J, Chen W G, Huai D X, Lei Y, Liao B S. Application of a molecular marker linked to the major QTL locus of sucrose content in peanut. China patent: 202110034523, 2022-08-09 (in Chinese with English abstract).
- [14] Guo J, Qi F, Qin L, Zhang M, Sun Z, Li H, Cui M, Zhang M, Li C, Li X, Zhao Q, Luo D, Tian M, Liu H, Xu J, Miao L, Huang B, Dong W, Han S, Zhang X. Mapping of a QTL associated with sucrose content in peanut kernels using BSA-seq. *Front Genet*, 2023, 13: 1089389.
- [15] 马钰聪, 赵雨露, 李佳伟, 刘彬, 王春妹, 张敏, 张利萍, 蒋晓霞, 穆国俊. 花生子仁糖代谢转录组–代谢组学联合分析. *植物遗传资源学报*, 2022, 23: 1143–1154.  
Ma Y C, Zhao Y L, Li J W, Liu B, Wang C M, Zhang M, Zhang L P, Jiang X X, Mu G J. Transcriptome-metabolome combined analysis of kernel sugar metabolism in peanut (*Arachis hypogaea* L.). *J Plant Genet Resour*, 2022, 23: 1143–1154 (in Chinese with English abstract).
- [16] 王婧天, 张亚雯, 杜应雯, 任文龙, 李宏福, 孙文献, 葛超, 章元明. 数量性状主基因+多基因混合遗传分析 R 软件包 SEA v2.0. *作物学报*, 2022, 48: 1416–1424.  
Wang J T, Zhang Y W, Du Y Q, Ren W L, Li H F, Sun W W, Ge C, Zhang Y M. SEA v2.0: an R software package for mixed major genes plus polygenes inheritance analysis of quantitative traits. *Acta Agron Sin*, 2022, 48: 1416–1424 (in Chinese with English abstract).
- [17] 王志伟, 王秀贞, 马浪, 刘婷, 唐月异, 吴琪, 孙全喜, 王传堂. 花生籽仁食用感官品质近红外分析模型构建. *花生学报*, 2022, 51(3): 77–82.  
Wang Z W, Wang X Z, Ma L, Liu T, Tang Y Y, Wu Q, Sun Q X, Wang C T. Construction of near infrared spectroscopy models on

- prediction of eating quality of peanut kernel. *J Peanut Sci*, 2022, 51(3): 77–82 (in Chinese with English abstract).
- [18] 朱军. 遗传学(第 4 版). 北京: 中国农业出版社, 2018. pp 92–113.
- Zhu J. Genetics, 4th edn. Beijing: China Agriculture Press, 2018. pp 92–113 (in Chinese).
- [19] Beche E, Large E, Song Q J, Carter T E Jr, Taliercio E, Nelson R, Beissinger T, Shannon G, Scaboo A. Evaluation of seed composition and agronomic traits in bi-parental *Glycine max* by *Glycine soja* populations for developing genomic prediction models. 7th International Crop Science Congress, 2016. p 218.
- [20] 李菁华, 张明聪, 金喜军, 王孟雪, 任春元, 张玉先, 胡国华, 宋晓慧. 高油型和高蛋白型大豆鼓粒期的糖分积累规律. 大豆科学, 2017, 36: 68–73.
- Li J H, Zhang M C, Jin X J, Wang M X, Ren C Y, Zhang Y X, Hu G H, Song X H. Sugar accumulation rule of high oil and high protein soybean during the seed-filling period. *Soybean Sci*, 2017, 36: 68–73 (in Chinese with English abstract).
- [21] 万林生, 孙红芹, 倪正斌, 严国红, 孙明法, 周汝琴. 甘蓝型油菜不同含油量品系不同部位碳水化合物积累差异性研究. 上海农业科技, 2017, (1): 41–42.
- Wan L S, Sun H Q, Ni Z B, Yan G H, Sun M F, Zhou R Q. Study on the difference of carbohydrate accumulation in different parts of Oilseed rape. *J. Shanghai Agric Sci Technol*, 2017, (1): 41–42 (in Chinese with English abstract).
- [22] Hill L M. Metabolism of sugars in the endosperm of developing seeds of oilseed rape. *Plant Physiol*, 2003, 131: 228–236.
- [23] Morley-Smith E R, Pike M J, Findlay K, Köckenberger W, Hill L M, Smith A M, Rawsthorne S. The transport of sugars to developing embryos is not via the bulk endosperm in oilseed rape seeds. *Plant Physiol*, 2008, 147: 2121–2130.
- [24] 王树源. 油菜发育种子中油脂积累及其与 ACL、PEPc 和 PAL 酶活性的相关性研究. 南京农业大学硕士学位论文, 江苏南京, 2009.
- Wang S Y. Study on Lipid Accumulation in Developing Seeds and Correlations of Oil Content with ACL, PEPc and PAL Activities in *Brassica napa*. MS Thesis of Nanjing Agricultural University, Nanjing, Jiangsu, China, 2009 (in Chinese with English abstract).
- [25] 张娟, 牛百晓, 鄂志国, 陈忱. 水稻胚乳发育遗传调控的研究进展. 中国水稻科学, 2021, 35: 326–341.
- Zhang J, Niu B X, E Z G, Chen C. Towards understanding the genetic regulations of endosperm development in rice. *Chin J Rice Sci*, 2021, 35: 326–341 (in Chinese with English abstract).
- [26] 张洋, 刘爱忠. 蓖麻种子油脂累积与可溶性糖变化的关系. 生物技术通报, 2016, 32(6): 10.
- Zhang Y, Liu A Z. The correlation between soluble carbohydrate metabolism and lipid accumulation in castor seeds. *Bio-Technol Bull*, 2016, 32(6): 10 (in Chinese with English abstract).
- [27] Sosso D, Luo D, Li Q B, Sasse J, Yang J, Gendrot G, Suzuki M, Koch K E, McCarty D R, Chourey P S, Rogowsky P M, Ross-Ibarra J, Yang B, Frommer W B. Seed filling in domesticated maize and rice depends on SWEET-mediated hexose transport. *Nat Genet*, 2015, 47: 1489–1493.
- [28] Fei H, Yang Z, Lu Q, Wen X, Lu C. OsSWEET14 cooperates with OsSWEET11 to contribute to Kernel filling in rice. *Plant Sci*, 2021, 306: 110851.
- [29] 郭磊. 甘蓝型油菜功能未知基因 *Bna88* 的研究. 湖南农业大学硕士学位论文, 湖南长沙, 2015.
- Guo L. Study on the Unknown-function Gene *Bna88* of *Brassica napus*. MS Thesis of Hunan Agricultural University, Changsha, Hunan, China, 2015 (in Chinese with English abstract).
- [30] Li P, Wang L H, Liu H H, Yuan M. Impaired SWEET-mediated sugar transportation impacts starch metabolism in developing rice seeds. *Crop J*, 2022, 10: 98–108.
- [31] Patil G, Vuong T D, Kale S, Valliyodan B, Deshmukh R, Zhu C, Wu X, Bai Y, Yungbluth D, Lu F, Kumpatla S, Shannon J G, Varshney R K, Nguyen H T. Dissecting genomic hotspots underlying seed protein, oil, and sucrose content in an interspecific mapping population of soybean using high-density linkage mapping. *Plant Biotechnol J*, 2018, 16: 1939–1953.
- [32] 王飞, 范斌, 张启鑫, 田佳昕. 施肥模式对花生碳氮代谢产物的影响. 耕作与栽培, 2022, 42(4): 34–38.
- Wang F, Fan B, Zhang Q X, Tian J X. Effects of fertilization mode on carbon and nitrogen metabolites in peanut. *Tillage Cult*, 2022, 42(4): 34–38 (in Chinese with English abstract).
- [33] 赵桂兰, 陈锦清, 尹爱萍, 胡张华, 钱雪燕, 郭东全. 获得转反义 PEP 基因超高油大豆新材料. 分子植物育种, 2005, 3: 792–796.
- Zhao G L, Chen J Q, Yin A P, Hu Z H, Qian X Y, Guo D Q. A new high oil soybean with antisense PEP gene. *Mol Plant Breed*, 2005, 3: 792–796 (in Chinese with English abstract).
- [34] 赵彦朋, 梁伟, 王丹, 王玉美, 刘正杰, 崔宇鹏, 华金平. 植物油脂合成调控与遗传改良研究进展. 中国农业科技导报, 2018, 20(1): 14–24.
- Zhao Y P, Liang W, Wang D, Wang Y M, Liu Z J, Cui Y P, Hua J P. Regulation of oil biosynthesis and genetic improvement in plant: advances and prospects. *J Agric Sci Technol*, 2018, 20(1): 14–24 (in Chinese with English abstract).
- [35] Jones S I, Hunt M R, Vodkin L O. An embryo lethal transgenic line manifests global expression changes and elevated protein/oil ratios in heterozygous soybean plants. *PLoS One*, 2020, 15: e0233721.
- [36] 张婵娟, 申佳芳, 单志慧, 陈海峰, 曹东, 袁松丽, 黄毅, 陈李森, 郝青南, 郭蕊, 杨红丽, 陈水莲, 杨中路, 周新安. GmSWEET20 蛋白及其编码基因在调控大豆单株英数和产量中的应用. 中国专利: 202210748349, 2022-10-04.
- Zhang C J, Shen J F, Shan Z H, Chen H F, Cao D, Huang Y, Chen L M, Hao Q N, Guo W, Yang H L, Chen S L, Yang Z L, Zhou X A. Application of GmSWEET20 protein and its encoding gene in regulating pod number and yield of soybean per plant. China patent: 202210748349, 2022-10-04 (in Chinese with English abstract).
- [37] 李艳娇, 李文才, 孙琦, 赵勤, 李文兰, 于彦丽, 孟昭东. SWEET 转运蛋白在作物中的功能研究及前景展望. 山东农业科学, 2019, 51(6): 154–159.
- Li Y J, Li W C, Sun Q, Zhao M, Li W L, Yu Y L, Meng Z D. Functional research and prospect of SWEET transporter in crops. *Shandong Agric Sci*, 2019, 51(6): 154–159 (in Chinese with English abstract).
- [38] 胡丽萍, 张峰, 徐惠, 刘光敏, 王亚钦, 何洪巨. 植物 SWEET 基因家族结构、功能及调控研究进展. 生物技术通报, 2017,

- 33(4): 27–37.
- Hu L P, Zhang F, Xu H, Liu G M, Wang Y Q, He H J. Research advances in the structure, function and regulation of SWEET gene family in plants. *Bio-Technol Bull*, 2017, 33(4): 27–37 (in Chinese with English abstract).
- [39] 陈昕钰, 陈铭鑫, 杨阳, 李波, 董召娣, 汪巧菊, 余徐润, 熊飞. 干旱胁迫下小麦颖果内源激素的变化及其与胚乳发育的关系. *麦类作物学报*, 2019, 39(4): 9.
- Chen X Y, Chen M X, Yang Y, Li B, Dong S D, Wang Q J, Yu X R, Xiong F. Relationship between changes of endogenous hormones and development of endosperm in wheat caryopsis under drought stress. *J Triticeae Crops*, 2019, 39(4): 9 (in Chinese with English abstract).
- [40] 柯媛媛, 陈翔, 倪芊芊, 张乐乐, 魏凤珍, 李金才. 小麦干物质积累与分配规律研究进展. *大麦与谷类科学*, 2021, 38(3): 1–7.
- Ke Y Y, Chen X, Ni Q Q, Zhang L L, Wei F Z, Li J C. Research progress of dry matter accumulation and distribution pattern in wheat. *Barl Cereal Sci*, 2021, 38(3): 1–7 (in Chinese with English abstract).
- [41] Wang S, Liu S, Wang J, Yokosho K, Tian Z. Simultaneous changes in seed size, oil content and protein content driven by selection of SWEET homologues during soybean domestication. *Natl Sci Rev*, 2020, 7: 1776–1786.
- [42] Sun C, Wang Y, Yang X, Tang L, Wan C, Liu J, Chen C, Zhang H, He C, Liu C, Wang Q, Zhang K, Zhang W, Yang B, Li S, Zhu J, Sun Y, Li W, Zhou Y, Wang P, Deng X. MATE transporter GFD1 cooperates with sugar transporters, mediates carbohydrate partitioning, and controls grain filling duration, grain size and number in rice. *Plant Biotechnol J*, 2023, 21: 621–634.

附表1  $F_{2:3}$  群体蔗糖含量表型统计Table S1 Phenotypic statistics of sucrose content in  $F_{2:3}$  population

杂交组合 Cross	亲本 Parents		$F_{2:3}$ 群体 $F_{2:3}$ population						
	NYBP	SYT5-1 (2.53%) <sup>a</sup>	最小值 Minimum	最大值 Maximum	平均值 Mean	标准差 SD	变异系数 CV	偏度 Skewness	峰度 Kurtosis
			(%)	(%)	(%)	(%)	(%)		
NYBP×SYT5-1	NYBP (2.53%) <sup>a</sup>	SYT5-1 (6.41%) <sup>a</sup>	0.19	9.36	4.37	158.00	0.36	0.578	-0.194
19-1934×JHT1	19-1934 (2.61%) <sup>a</sup>	JHT1 (6.34%) <sup>a</sup>	0.09	9.51	3.75	2.03	0.54	—	—

<sup>a</sup> 亲本的蔗糖含量。NYBP: 南阳白皮; JHT1: 冀花甜1号。<sup>a</sup> Sucrose content of parent. NYBP: Nanyangbaipi; JHT1: Jihuatan 1.