

网络出版时间:2021-11-11 14:25 DOI:10.13207/j.cnki.jnwafu.2022.05.012
网络出版地址:https://kns.cnki.net/kcms/detail/61.1390.S.20211110.1041.008.html

萝卜肉质根糖含量相关性状的关联位点分析

高明刚,刘 镒,王瑞华,韩 敏,李媛媛

(潍坊学院 生物与农业工程学院 山东省高校生物化学与分子生物学重点实验室,山东 潍坊 261061)

【摘 要】 【目的】挖掘与萝卜肉质根糖含量相关性状密切关联的 SSR 位点,为萝卜品质改良提供参考。【方法】以 134 份萝卜品种构成的自然群体为材料,在成熟期对萝卜肉质根中的果糖、葡萄糖、蔗糖、可溶性总糖含量和甜度值进行连续 3 年(2015—2017 年)的表型鉴定,利用 SPSS 20.0 软件对上述 5 个糖含量性状进行相关性分析,选用 156 对 SSR 引物进行群体扫描,利用 PowerMarker V3.25 软件分析 134 份萝卜品种的遗传多样性,应用 Structure 2.3.4 软件分析包含 134 份萝卜品种自然群体的遗传结构,利用 Tassel 3.0 软件对 SSR 标记与糖含量相关性状进行关联分析。【结果】134 份萝卜品种的糖含量相关性状在群体中变异较广,甜度值的广义遗传力最高(60.10%),其次是葡萄糖(53.79%)、可溶性总糖(48.51%)和果糖(40.73%),蔗糖的广义遗传力最低(30.67%)。用 156 对 SSR 引物从 134 份萝卜品种中共检测到 349 个多态性位点,多态性信息量(PIC)为 0.106~0.864,多样性指数为 0.112~0.877。群体结构分析表明,134 份萝卜品种可分为 2 个亚群,其中亚群 1 包含 46 个萝卜品种,对应表 1 中 1~46 号品种;亚群 2 包含 88 个萝卜品种,对应表 1 中 47~134 号品种;且亚群分类与地理来源无明显对应关系。在 $P\leq 0.01$ 阈值条件下,检测到与 5 个糖含量相关性状关联的位点 61 个,其中与葡萄糖含量关联的位点 16 个,与甜度值关联的位点 13 个,与蔗糖含量关联的位点 13 个,与可溶性总糖含量关联的位点 10 个,与果糖含量关联的位点 9 个,单个位点的表型变异解释率为 5.19%~16.29%。【结论】获得 61 个与萝卜肉质根糖含量相关性状显著关联的 SSR 位点,其中有 14 个标记位点具有“一因多效”现象,能同时被 2 个或 2 个以上性状检测到。

【关键词】 萝卜;糖含量;关联分析;遗传力;SSR

【中图分类号】 S631.1 【文献标志码】 A 【文章编号】 1671-9387(2022)05-0104-11

Analysis of loci related to sugar content traits in radish taproot

GAO Minggang, LIU Yi, WANG Ruihua, HAN Min, LI Yuanyuan

(Key Laboratory of Biochemistry and Molecular Biology in Universities of Shandong, College of Biological and Agricultural Engineering, Weifang University, Weifang, Shandong 261061, China)

Abstract: 【Objective】 This study mined SSR loci associated with sugar content traits in radish taproot to improve radish quality. 【Method】 Five sugar related traits including glucose content, fructose content, sucrose content, total sugar content and sweetness index of 134 radish varieties were investigated for three years (2015—2017). Correlation analyses between sugar-related traits were performed by SPSS 20.0 software. All radish varieties were genotyped using 156 simple sequence repeats (SSRs) before PowerMarker V3.25 was used to estimate genetic diversity of these 134 radish varieties and Structure 2.3.4 was used to assess genetic population structuring. Finally, genome-wide association study was performed using sugar phenotypic data of 134 radish cultivars and one set of genotypic data including 156 SSRs to identify loci associated with sugar content using Tassel 3.0. 【Result】 The values of sugar content related traits had a wide

〔收稿日期〕 2021-06-01
〔基金项目〕 山东省高校科技计划项目(J15LF04);山东省高等学校“青创科技计划”项目(2019KJF015);潍坊市科技发展计划项目(2018GX010);潍坊学院科研创新团队项目(2019-10)
〔作者简介〕 高明刚(1978—),男,山东潍坊人,讲师,博士,主要从事作物遗传育种研究。E-mail: chgaoming@126.com
〔通信作者〕 李媛媛(1979—),女,山东潍坊人,副教授,博士,主要从事蔬菜遗传育种研究。E-mail: yylilove@126.com

range among the 134 varieties. Sweetness index had the highest broad heredity (60.10%), followed by glucose content (53.79%), total sugar content (48.51%), and fructose content (40.73%), while sucrose content had the lowest broad heredity (30.67%). A total of 349 loci were detected by 156 SSR markers in the 134 radish cultivars with PIC values of 0.106 to 0.864 and gene diversity coefficients of 0.112 to 0.877. The population structure analysis revealed that the 134 radish cultivars can be divided into two subpopulations. Subpopulation 1 included 46 radish cultivars and subpopulation 2 contained 88 radish cultivars. A total of 61 SSR loci associated with sugar-related traits were detected, including 16 loci related to glucose content, 13 loci related to sweetness index, 13 loci related to sucrose index, 10 loci related to total sugar content, and 9 loci related to fructose content ($P \leq 0.01$). These loci explained 5.19% to 16.29% of phenotypic variance. 【Conclusion】 A total of 61 significant loci were detected and 14 loci were pleiotropic, which were simultaneously detected by 2 or more sugar-related traits.

Key words: radish; sugar content; association mapping; heredity; SSR

萝卜(*Raphanus sativus*)是原产于我国的一种以肉质根为主要食用部位的大众化蔬菜,其营养丰富,应用广泛,可熟食、生食和加工,并具有较高的药用价值,被誉为“小人参”。萝卜肉质根中的糖含量是决定萝卜品质和商品价值的重要因子,不仅显著影响其营养品质,还与风味品质、加工品质等密切相关^[1]。在萝卜选育过程中主要依赖品尝鉴评对该性状进行选择,缺乏准确性和预见性,且萝卜辣味常常掩盖甜味,造成选择结果错误^[2]。因此从分子水平开展萝卜肉质根糖含量相关性状研究,并开发有效的分子标记具有重要的现实意义。

目前,有关植物糖含量性状机理的研究已经取得了较大的进展。Islam等^[3]从柑橘中克隆了编码蔗糖合酶(sucrose synthase, SUSY)的6个基因,发现这些基因与柑橘果实的糖含量密切相关。在西瓜^[4]和甜瓜^[5]中的研究也发现,过表达编码液泡膜糖转运蛋白(tonoplast sugar transporter, TST)的基因能够增加果实中的可溶性糖含量。Sui等^[6]通过全基因组关联分析(genome-wide association studies, GWAS)鉴定出来源于10个基因的35个SNP(single nucleotide polymorphisms)标记与大豆蔗糖含量紧密关联。Tieman等^[7]基于GWAS技术在番茄9号和11号染色体中检测到2个与葡萄糖和果糖含量显著关联的位点,并对位于9号染色体的位点进行深入分析,发现位于*Lin5*基因366位的

SNP位点突变,由天冬酰胺(Asn)突变为天冬氨酸(Asp),且突变植株中糖含量更高。

相对于其他植物,萝卜肉质根糖含量的研究进展则严重滞后,目前仍主要集中在不同条件下糖含量的变化^[8-11]、最适遗传模型^[1,12]等研究。本试验以134份萝卜品种为研究材料,分别于2015—2017年在山东潍坊种植,在收获期对其肉质根的果糖、葡萄糖、蔗糖、可溶性总糖含量和甜度值进行分析,利用SSR标记进行全基因组关联分析,检测与萝卜肉质根糖含量性状显著关联的位点,以期萝卜品质改良提供参考。

1 材料与方法

1.1 试验材料

选用来自不同地区的萝卜品种共134份,作为自然群体。其中,北京品种34份,山东品种25份,湖北品种11份,广东品种8份,河北品种6份,吉林、江苏、天津和浙江品种各5份,辽宁品种4份,河南、重庆、四川品种各3份,沈阳品种2份,江西、福建、安徽品种各1份,外国品种12份(表1)。134份萝卜品种于2015年、2016年和2017年连续3年种植在山东潍坊寒亭区试验场。每年8月中旬播种,待萝卜肉质根成熟时,每个品种取3个萝卜,洗净擦干后,切取肉质根中间部分进行混合取样。样品贮藏于-20℃备测。

表 1 供试的 134 份萝卜品种

Table 1 A total of 134 radish varieties used in this study

序号 No.	材料名称 Variety name	产地 Source	序号 No.	材料名称 Variety name	产地 Source
1	五樱水萝卜 501 Wuying radish 501	辽宁 Liaoning	68	301A	湖北 Hubei
2	富丁 Fuding	山东 Shandong	69	鲁萝卜 1 号 Lu radish 1	山东 Shandong
3	开拓者 Kaituoazhe	荷兰 Holand	70	潍萝卜 1 号 Wei radish 1	山东 Shandong

表 1(续) Continued table 1

序号 No.	材料名称 Variety name	产地 Source	序号 No.	材料名称 Variety name	产地 Source
4	紫金陵 Zijinling	江苏 Jiangsu	71	潍萝卜 3 号 Wei radish 3	山东 Shandong
5	萨丁 Sading	意大利 Italy	72	改良潍县萝卜 Improved Weixian radish	山东 Shandong
6	笑脸 Xiaolian	河北 Hebei	73	常规潍县萝卜 Weixian radish	山东 Shandong
7	北京满膛红 Beijing mantanghong	北京 Beijing	74	青圆脆 Qingyuancui	山东 Shandong
8	满堂红 I Mantanghong I	北京 Beijing	75	特选大青 Texuandaqing	天津 Tianjin
9	青脆 Qingcui	湖北 Hubei	76	大白沙早萝卜 Dabaisha early radish	广东 Guangdong
10	九斤王 Jiujinwang	湖北 Hubei	77	韩晶玉翠 Hanjingyucui	重庆 Chongqing
11	德日 2 号 Deri 2	河北 Hebei	78	天字春迟萝卜 Tianzichun late radish	广东 Guangdong
12	鲁萝卜 2 号 Lu radish 2	山东 Shandong	79	南畔洲迟萝卜 Nanpanzhou late radish	广东 Guangdong
13	青萝卜 Qing radish	山东 Shandong	80	特种母株 13 号 Tezhongmuzhu 13	广东 Guangdong
14	德高一品青 Degaoyipinqing	山东 Shandong	81	潍萝卜 4 号 Wei radish 4	山东 Shandong
15	潍萝卜 2 号 Wei radish 2	山东 Shandong	82	潍萝卜 5 号 Wei radish 5	山东 Shandong
16	超级白玉春 Super baiyuchun	北京 Beijing	83	小五樱 Small wuying	辽宁 Liaoning
17	里外青 Liwaiqing	山东 Shandong	84	青翠一号 Qingcui 1	山东 Shandong
18	丰园春 Feiyuanchun	北京 Beijing	85	泰丰一号 Taifeng 1	北京 Beijing
19	北京春秋 Beijingchunqiu	北京 Beijing	86	西夏伏萝卜 3 号 Xixiafu radish 3	山东 Shandong
20	白雪春 2 号 Baixuechun 2	浙江 Zhejiang	87	雪剑春 Xuejianchun	韩国 Korean
21	北京满堂红 II Beijing mantanghong II	北京 Beijing	88	北京青脆 Beijingqingcui	北京 Beijing
22	绿宝 Lübao	河南 Henan	89	黄金 99 Huangjin 99	北京 Beijing
23	喜诺夏青玉 Xinoxiaqingyu	山东 Shandong	90	北京满堂红 III Beijing mantanghong III	北京 Beijing
24	青脆萝卜 5 号 Qingcui radish 5	北京 Beijing	91	甜脆水果萝卜 Tiancui radish	山东 Shandong
25	三尺白 Sanchibai	北京 Beijing	92	美白 1 号 Meibai 1	北京 Beijing
26	四季白 Sijibai	北京 Beijing	93	鲁萝卜 4 号 Lu radish 4	山东 Shandong
27	特新春白玉 Texinchunbaiyu	韩国 Korean	94	青玉 Qingyu	福建 Fujian
28	翠甜美娇 Cuitianmeijiao	河北 Hebei	95	安家沟水果萝卜 Anjiagou radish	山东 Shandong
29	302	江西 Jiangxi	96	北青一号 Beiqing 1	北京 Beijing
30	水果萝卜 Shuiguoguo radish	天津 Tianjin	97	北京三号 Beijing 3	北京 Beijing
31	精选大红袍 Jingxuandahongpao	吉林 Jilin	98	大青萝卜 Daqing radish	北京 Beijing
32	向阳红 Xiangyanghong	吉林 Jilin	99	里外青 Liwaiqing	北京 Beijing
33	日本长白 Japanese changbai	日本 Japan	100	丰秋青玉 Fengqiuqingyu	河北 Hebei
34	春不老 Chunbulao	四川 Sichuan	101	西星鲜食萝卜二号 Xixingxianshi radish 2	山东 Shandong
35	玉笋 Yusun	北京 Beijing	102	西星萝卜五号 Xixing radish 5	山东 Shandong
36	改良春不老 Improved chunbulao	重庆 Chongqing	103	特选胶州青大萝卜 Special Jiaozhouqing big radish	山东 Shandong
37	特大沙罐青头 Tedashaguanqingtou	重庆 Chongqing	104	白如玉 Bairuyu	韩国 Korean
38	一尺红不糠 Yichihongbukang	天津 Tianjin	105	韩美 Hanmei	韩国 Korean
39	韩白龙 Hanbailong	韩国 Korean	106	红脆美秋 Hongcuimeiqiu	河北 Hebei
40	四季京白 60 Sijijingbai 60	北京 Beijing	107	浙大长 Zhedachang	浙江 Zhejiang
41	明星 Star	荷兰 Holland	108	精选勾白 Speical goubai	浙江 Zhejiang
42	满膛红萝卜 Mantanghong radish	沈阳 Shenyang	109	水果青 Shuiguoguoqing	山东 Shandong
43	豫新 791 Yuxin 791	河南 Henan	110	北京满堂红 I Beijingmantanghong I	北京 Beijing
44	扬花萝卜 Yanghua radish	江苏 Jiangsu	111	绿瓢嘎嘎脆 Lüranggagacui	吉林 Jilin
45	白雪大根 Baixuedagen	日本 Japan	112	红丁 Hongding	吉林 Jilin
46	沙窝 Shawo	天津 Tianjin	113	参福 Shenfu	北京 Beijing
47	樱桃美人 Cherry beauty	北京 Beijing	114	改良浙大长 Improved zhedachang	浙江 Zhejiang
48	京红 30 Jinghong 30	北京 Beijing	115	红心红皮萝卜 Hongxinhongpi radish	四川 Sichuan
49	特种小白 Tezhongxiaobai	北京 Beijing	116	九斤王迟花萝卜 Jiujinwang late radish	四川 Sichuan
50	奇山老不糠 II Qishanlaobukang II	山东 Shandong	117	马耳萝卜 Maer radish	广东 Guangdong
51	黑萝卜 Black radish	俄罗斯 Russia	118	南畔洲晚萝卜 Nanpanzhou late radish	广东 Guangdong
52	华苏紫到心 Huasuzidaoxin	江苏 Jiangsu	119	美浓白萝卜 Meinongbai radish	北京 Beijing
53	露头青 Loutouqing	安徽 Anhui	120	满堂红 II Mantanghong II	北京 Beijing
54	扬州圆白萝卜 Yangzhouyuanbai radish	江苏 Jiangsu	121	抚顺红萝卜二号 Fushunhong radish 2	辽宁 Liaoning

表 1(续) Continued table 1

序号 No.	材料名称 Variety name	产地 Source	序号 No.	材料名称 Variety name	产地 Source
55	翠帅 Cuishuai	河北 Hebei	122	水果型萝卜 Shuiguo radish	北京 Beijing
56	绿领浙大长 Lulingzhedachang	浙江 Zhejiang	123	象牙白萝卜 Xiangyabai radish	北京 Beijing
57	日本真青脆甜 Japanese zhenqingcuitian	日本 Japan	124	碧玉春 Biyuchun	北京 Beijing
58	绿领大红袍 Lulingdahongpao	江苏 Jiangsu	125	四季青萝卜 Sijiqing radish	北京 Beijing
59	雪单一号 Xuedan 1	湖北 Hubei	126	春雪 Chunxue	北京 Beijing
60	露头青 Loutouqing	湖北 Hubei	127	红宝石 Hongbaoshi	北京 Beijing
61	红秀 Hongxiu	湖北 Hubei	128	北丰绿萝卜 Beifenglü radish	辽宁 Liaoning
62	短叶 13 Duanye 13	广东 Guangdong	129	三尺白萝卜 Sanchibai radish	沈阳 Shenyang
63	2011M151	湖北 Hubei	130	原种南畔洲 Yuanzhongnanpanzhou	广东 Guangdong
64	白粉团 Baifentuan	湖北 Hubei	131	北京心里美 Beijingxinlimei	北京 Beijing
65	2011M148	湖北 Hubei	132	甜脆青 Tiancuiqing	天津 Tianjin
66	301B	湖北 Hubei	133	甜脆王罐 Tiancuiwangguan	河南 Henan
67	韩雪 Hanxue	湖北 Hubei	134	抗病大青 Kangbingdaqing	吉林 Jilin

1.2 糖含量测定

采用高效液相色谱(HPLC)法测定萝卜肉质根中的蔗糖、果糖和葡萄糖含量。糖提取和 HPLC 测定步骤参照李媛媛等^[13]的方法。可溶性总糖含量(total sugar content, TS) = 果糖 + 葡萄糖 + 蔗糖^[14]。甜度值(sweetness index, SI) = 蔗糖含量 × 1.00 + 果糖含量 × 1.75 + 葡萄糖含量 × 0.70^[15]。

1.3 表型数据统计分析

利用 SPSS 20.0 软件对 134 份萝卜品种的 5 个糖含量性状(蔗糖、果糖、葡萄糖、TS 和 SI)进行正态性检验、方差分析和相关性分析。各性状的广义遗传力根据公式 $H_B^2 = \sigma_g^2 / (\sigma_g^2 + \sigma_e^2)$ 计算,其中 H_B^2 表示广义遗传力, σ_g^2 表示遗传方差, σ_e^2 表示环境方差^[16]。

1.4 SSR 标记分析

采用 CTAB 小样法^[17]提取萝卜叶片 DNA。SSR 引物预筛选用 1.2%琼脂糖,SSR 引物垂直电泳筛选和群体扩增检测用 6%聚丙烯酰胺凝胶,显色方法为银染法。本试验所选用的 400 对 SSR 引物均来源于公开发表的文献^[18-22]。引物序列由青岛擎科梓熙生物技术有限公司合成。

SSR 产物群体扩增的聚丙烯酰胺凝胶电泳结果统计采用“0,1”法,有条带为“1”,无条带为“0”。同一个引物扩增产物在材料中的不同位点,按照条带长度由大到小分别记为“a”、“b”、“c”等。利用 PowerMarker V3.25 软件^[23]对 SSR 分子标记数据进行多态性分析,计算基因多样性指数与多态性信息含量(polymorphism information content, PIC)。

1.5 群体结构分析和关联分析

基于获得的 SSR 分子标记数据,利用 Structure 2.3.4 软件^[24]进行群体结构分析。将起始不作数迭

代和不做数迭代后的 MCMC 分别设置为 50 000 和 500 000 次,类群数 K 设置为 1~10,重复 5 次,以获取材料相应的 Q 矩阵。然后根据 Evanno 等^[25]的方法确定群体的最佳 K 值。

利用 Spagedi 程序^[26]计算 134 份萝卜品种的 Kinship 矩阵。将得到的 Q 矩阵和 Kinship 矩阵作为协变量,利用 Tassel 3.0 软件^[27]的混合线性模型 (MLM)对标记与所测性状进行关联分析, $P \leq 0.01$ 认为标记与性状存在显著关联。

1.6 电子定位

根据 SSR 引物序列,利用 Primer-BLAST 在线程序 (<https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>) 与萝卜基因组序列进行序列比对,获取各标记位点在基因组上的定位信息。

2 结果与分析

2.1 134 份萝卜品种肉质根中的糖含量分析

分别于 2015 — 2017 年连续 3 年田间种植 134 份萝卜品种,利用 HPLC 法测定成熟萝卜肉质根中的果糖、葡萄糖和蔗糖含量,计算萝卜肉质根中可溶性总糖含量和甜度值,同时根据不同年份间的数据,对以上 5 个性状的基因型方差、环境方差、变异系数和广义遗传力进行计算,结果如表 2 所示。表 2 表明,连续 3 年内 5 个糖含量相关性状及其平均值都呈现出了较大的变异,变异均达到极显著水平 ($P \leq 0.01$)。各个性状的广义遗传力为 30.67%~60.10%,其中甜度值的广义遗传力最高(60.10%),其次为葡萄糖(53.79%)、可溶性总糖(48.51%)和果糖(40.73%),而蔗糖的广义遗传力最小,仅为 30.67%。

相关性分析发现,除果糖与蔗糖为显著正相关

外($P\leqslant0.05$),其他性状之间都表现出极显著正相关关系($P\leqslant0.01$)(表 3),表明各种糖含量相关性状间存在互相联系,某种程度上可能存在相同或相似的调控基因。

表 2 134 份萝卜品种肉质根中糖含量相关性状表型数据

Table 2 Statistics of phenotypic traits for sugar variables in 134 radish varieties

糖含量性状 Sugar trait	年份 Year	糖含量/(mg·g ⁻¹) Sugar content			变异系数/% CV	峰度系数 Kurtosis	偏度系数 Skewness	标准差 SD	K-S 检验 K-S test	基因型方差 Genotype mean square	环境方差 Environment mean square	广义遗传力/% H _B ²
		最小值 Min	最大值 Max	平均值 Mean								
果糖 Fructose	2015	1.86	19.10	11.83	29.84	-0.33	-0.24	3.53	0.83	19.47**	6.36**	40.73
	2016	0.60	19.61	8.93	36.28	0.90	0.34	3.24	0.61			
	2017	0.95	15.72	7.57	47.95	-0.52	0.46	3.63	0.41			
	平均 Average	2.48	16.17	9.44	27.01	0.12	0.06	2.55	0.75			
葡萄糖 Glucose	2015	4.19	28.99	16.65	31.59	-0.26	0.13	5.26	0.59	27.05**	6.02**	53.79
	2016	3.43	28.50	13.11	33.33	0.39	0.16	4.37	0.97			
	2017	2.26	20.41	8.66	43.65	-0.45	0.53	3.78	0.22			
	平均 Average	5.90	19.64	12.81	23.42	-0.41	0.09	3.00	0.90			
蔗糖 Sucrose	2015	0.00	8.68	2.01	76.62	4.38	1.65	1.54	0.07	6.70**	2.88**	30.67
	2016	0.00	2.79	0.65	87.69	3.87	1.80	0.57	0.07			
	2017	0.00	15.97	3.95	78.99	1.92	1.25	3.12	0.11			
	平均 Average	0.00	9.11	2.21	67.42	3.34	1.34	1.49	0.15			
可溶性总糖 TS	2015	10.72	49.97	30.49	23.65	0.00	-0.12	7.21	0.42	90.20**	23.58**	48.51
	2016	6.13	47.79	22.70	31.50	0.89	0.13	7.15	0.89			
	2017	4.73	39.47	20.18	41.53	-0.70	0.48	8.38	0.24			
	平均 Average	8.71	36.54	24.45	22.41	-0.37	-0.08	5.48	0.98			
甜度值 SI	2015	10.79	55.98	34.36	23.25	0.27	-0.25	7.99	0.94	123.66**	22.41**	60.10
	2016	6.68	52.71	25.46	32.33	0.98	0.19	8.23	0.72			
	2017	4.69	43.99	23.26	42.35	-0.74	0.43	9.85	0.34			
	平均 Average	8.80	42.46	27.69	23.19	-0.13	-0.06	6.42	1.00			

注(Note): ** $P\leqslant0.01$ 。

表 3 134 份萝卜品种肉质根中 5 个糖含量性状间的相关性

Table 3 Correlation coefficients among five sugar variables in 134 radish varieties

糖含量性状 Sugar trait	果糖 Fructose	葡萄糖 Glucose	蔗糖 Sucrose	可溶性总糖 TS	甜度值 SI
果糖 Fructose	1.00	0.58**	0.17*	0.83**	0.92**
葡萄糖 Glucose		1.00	0.23**	0.88**	0.78**
蔗糖 Sucrose			1.00	0.48**	0.43**
可溶性总糖 TS				1.00	0.97**
甜度值 SI					1.00

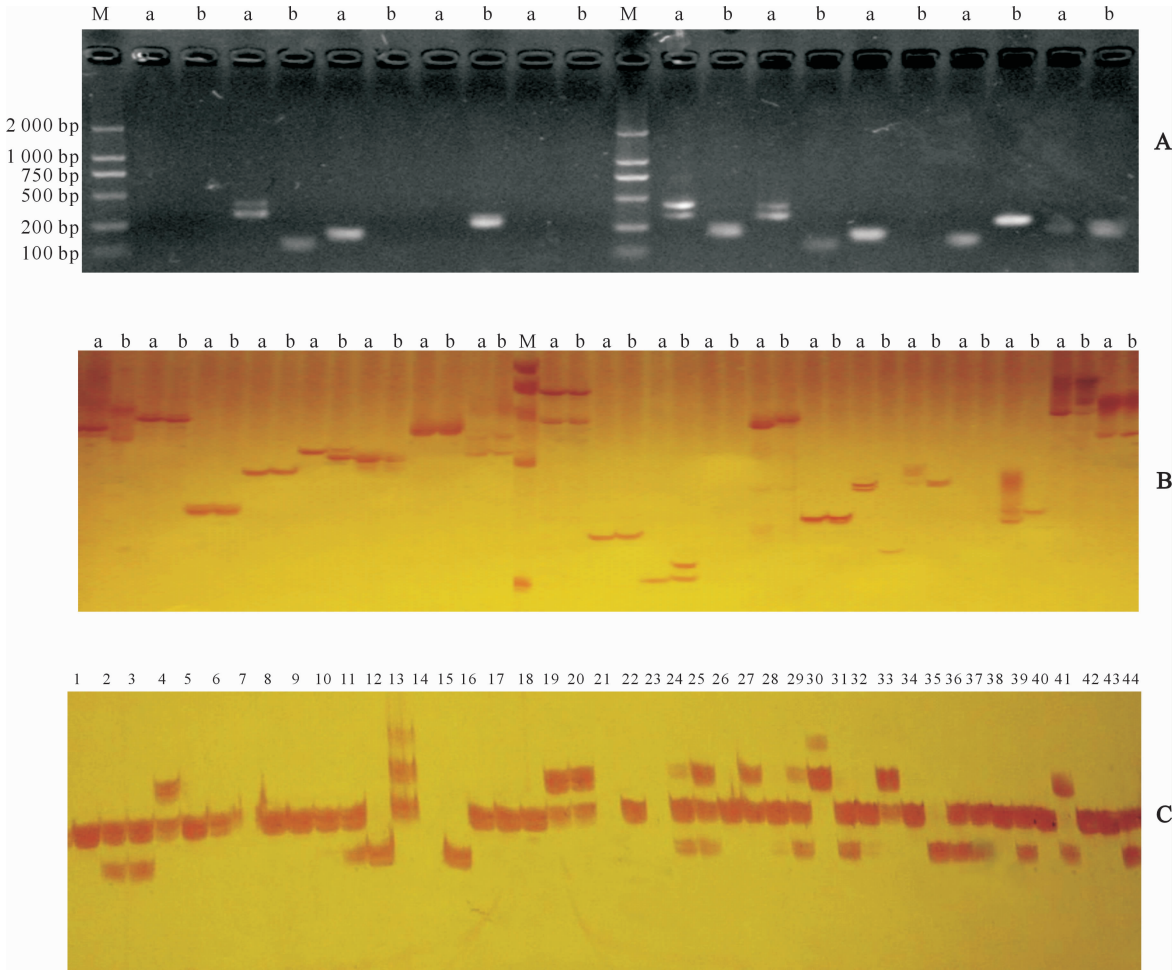
注(Note): * $P\leqslant0.05$; ** $P\leqslant0.01$ 。

2.2 134 份萝卜品种的 SSR 标记分析

根据公开发表的 SSR 标记信息,设计合成 400 对 SSR 引物。经过琼脂糖凝胶电泳初步检测,得到能扩增出清晰条带的 199 对 SSR 引物;再对 199 对 SSR 引物进行聚丙烯酰胺凝胶电泳检测,最终选用了重复性好、条带清晰的 156 对 SSR 引物。再用 156 对 SSR 引物对 134 份萝卜材料进行扩增,经聚丙烯酰胺凝胶电泳检测获得了 349 个多态性标记。

图 1 给出了部分标记琼脂糖凝胶电泳筛选、聚丙烯酰胺凝胶电泳筛选及群体扩增结果。

对获得的 349 个多态性标记进行统计分析,平均每对引物扩增得到 2.237 个等位变异,变异值为 1~4 个。SSR 引物的 PIC 为 0.106~0.864,平均为 0.498;基因多样性指数为 0.112~0.877,平均值为 0.542(图 2)。



A. 琼脂糖凝胶电泳筛选的部分标记;B. 聚丙烯酰胺凝胶电泳筛选的部分标记;C. 引物 PR039 在部分材料中的扩增检测。
a,b. 表型差异大的 2 份材料;1~44. 包含 134 份萝卜品种的自然群体中的部分材料;M. 分子量标准
A. Screening of partial markers by agarose gel electrophoresis;B. Screening of partial markers by PAGE electrophoresis;
C. PCR products electrophoresis of marker PR039 in partial varieties. a,b. Varieties with extremely different phenotypic traits;
1—44. Partial of 134 cultivars in radish natural population;M. Marker

图 1 部分标记筛选与群体扩增检测

Fig. 1 Screening and detection of markers in partial varieties

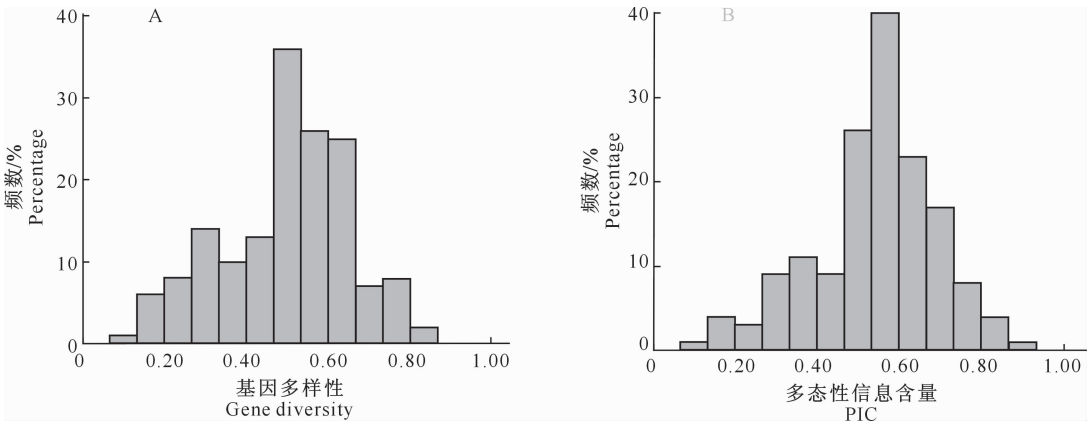


图 2 156 对 SSR 标记的基因多样性(A)与多态性信息含量(B)频数分布图
Fig. 2 Gene diversity (A) and PIC frequency (B) profiles of 156 SSR markers

2.3 134 份萝卜品种的群体结构分析

利用软件 Structure 2.3.4 对 134 个萝卜品种的群体结构进行分析。模拟类群数设为 K , 当 $K=1\sim 10$ 时, ΔK 在 $K=2$ 时出现最高峰(图 3-A), 因此将这些萝卜材料划分为 2 个亚群(Pop1 和 Pop2),

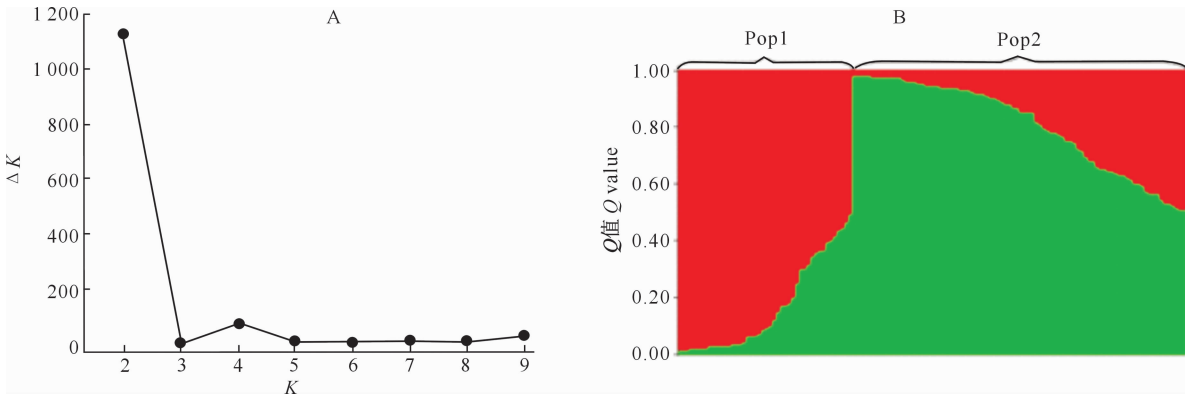


图 3 134 份萝卜品种的 K 值与 ΔK 值变化图(A)和群体结构图(B)

Fig. 3 Magnitude of ΔK as a function of K (A) and population structure (B) for 134 radish varieties

2.4 SSR 标记与萝卜品种糖含量性状的关联分析

基于混合线性模型 MLM($Q+K$), 利用获得的 349 个多态性标记对 2015—2017 年 3 年内 134 份萝卜肉质根糖含量相关性状及其 3 年平均值进行关联分析。结果(表 4)发现, 5 个糖含量相关性状共关联到 61 个位点, 其中与葡萄糖含量关联的位点最多, 达 16 个; 与果糖含量关联的位点最少, 为 9 个。单个关联标记位点解释的表型变异值为 5.19%~16.29%。

由表 4 可见, 与果糖含量关联的位点有 9 个, 2015 年关联 3 个, 2016 年关联 1 个, 2017 年关联 2 个, 3 年平均值关联 5 个, 其中标记 NRSr_417b 在 2017 年和 3 年平均值中能同时被检测到, 标记 PR015a 在 2015 年和 3 年平均值中也能同时被检测到。与葡萄糖含量关联的位点有 16 个, 2015 年关联 7 个, 2017 年关联 5 个, 3 年平均值关联 4 个, 但

在 2016 年未检测到关联标记, 且没有 1 个标记能够被重复检测到。与蔗糖含量关联的位点有 13 个, 2015 年关联 6 个, 2016 年关联 1 个, 2017 年关联 4 个, 3 年平均值关联 9 个, 其中标记 NRSr_730b 在 2015 年、2017 年和平均值中能同时被检测到, NRSr_767a、NRSr_71d 和 NRSr_230b 3 个标记在 2017 年和平均值中能同时被检测到, NRSr_240c 和 NRSr_389a 2 个标记在 2015 年和平均值中能同时被检测到。与可溶性总糖含量关联的位点有 10 个, 2015 年检测到 4 个, 2017 年检测到 5 个, 平均值检测到 1 个, 而 2016 年未检测到关联位点, 且没有 1 个关联位点能够被重复检测到。与甜度值关联的位点有 13 个, 其中 2015 年检测到 4 个关联位点, 2016 年检测到 1 个关联位点, 2017 年检测到 5 个关联位点, 平均值检测到 4 个关联位点, 标记 NRSr_417b 在 2017 年和平均值中能同时被检测到。

表 4 134 份萝卜品种糖含量性状显著相关的 SSR 位点

Table 4 Loci associated with sugar variables of 134 varieties

糖含量性状 Sugar trait	标记 Marker	贡献率/% (P 值) R^2 (P value)			
		2015	2016	2017	平均值 Average
果糖 Fructose	NRSr_3b	6.52 (4.23×10^{-3})			
	PR015a	5.81 (6.06×10^{-3})			9.32 (5.62×10^{-4})
	PR039b	6.32 (5.98×10^{-3})			
	NRSr_103a		6.14 (7.99×10^{-3})		
	NRSr_292			5.85 (6.00×10^{-3})	
	NRSr_417b			5.62 (7.01×10^{-3})	6.04 (5.15×10^{-3})
	NRSr_148d				5.19 (9.35×10^{-3})
	PR107b				7.97 (2.19×10^{-3})
	RES_1b				5.82 (5.99×10^{-3})

表 4(续) Continued table 4					
糖含量性状 Sugar trait	标记 Marker	贡献率/% (<i>P</i> 值) <i>R</i> ² (<i>P</i> value)			平均值 Average
		2015	2016	2017	
葡萄糖 Glucose	NauESR77a	5.35 (8.58×10 ⁻³)			
	NRSr_25a	5.19 (9.60×10 ⁻³)			
	NRSr_444	6.77 (3.22×10 ⁻³)			
	NRSr_71d	7.11 (2.55×10 ⁻³)			
	NRSr_730b	10.83 (6.34×10 ⁻⁴)			
	NRSr_84a	6.52 (3.82×10 ⁻³)			
	PR085c	9.99 (3.44×10 ⁻³)			
	NRSr_292			6.35 (4.25×10 ⁻³)	
	NRSr_332a			5.37 (9.54×10 ⁻³)	
	PR107b			7.71 (2.15×10 ⁻³)	
	RES_12c			5.24 (9.24×10 ⁻³)	
	RES_4a			7.52 (1.92×10 ⁻³)	
	NRSr_1076				5.20 (9.37×10 ⁻³)
	NRSr_230a				5.72 (6.64×10 ⁻³)
	NRSr_663b				5.38 (8.27×10 ⁻³)
	PR071b				5.26 (9.97×10 ⁻³)
蔗糖 Sucrose	NRSr_240b	9.07 (6.92×10 ⁻⁴)			
	NRSr_240c	5.72 (6.59×10 ⁻³)			6.59 (3.63×10 ⁻³)
	NRSr_389a	8.41 (1.07×10 ⁻³)			6.38 (4.20×10 ⁻³)
	NRSr_730b	10.66 (7.77×10 ⁻⁴)		13.72 (1.53×10 ⁻⁴)	16.29 (4.54×10 ⁻⁵)
	UgRsr27a	5.64 (7.14×10 ⁻³)			
	UgRsr27b	8.19 (1.27×10 ⁻³)			
	NRSr_84a		11.75 (4.00×10 ⁻⁴)		
	NRSr_230b			7.71 (1.77×10 ⁻³)	8.31 (1.15×10 ⁻³)
	NRSr_71d			6.47 (3.94×10 ⁻³)	6.99 (2.77×10 ⁻³)
	NRSr_767a			6.76 (4.11×10 ⁻³)	6.60 (4.66×10 ⁻³)
	NRSr_1015b				6.84 (3.06×10 ⁻³)
	NRSr_730a				6.26 (9.74×10 ⁻³)
	UgRsr66b				6.37 (4.24×10 ⁻³)
可溶性总糖 TS	NRSr_71d	8.31 (1.13×10 ⁻³)			
	NRSr_730b	14.17 (1.11×10 ⁻⁴)			
	PR077b	6.51 (3.80×10 ⁻³)			
	PR085c	9.29 (5.88×10 ⁻³)			
	NRSr_292			6.87 (2.94×10 ⁻³)	
	NRSr_417b			5.66 (6.79×10 ⁻³)	
	NRSr_68c			5.73 (6.46×10 ⁻³)	
	RES_4a			5.69 (6.64×10 ⁻³)	
	UgRsr66b			5.47 (7.75×10 ⁻³)	
	NRSr_730a				8.34 (2.13×10 ⁻³)
甜度值 SI	NRSr_71d	5.73 (6.44×10 ⁻³)			
	NRSr_730b	6.35 (8.59×10 ⁻³)			
	PR077b	6.37 (4.11×10 ⁻³)			
	PR085c	8.53 (8.20×10 ⁻³)			
	NRSr_103a		5.84 (9.60×10 ⁻³)		
	NRSr_292			6.97 (2.75×10 ⁻³)	
	NRSr_417b			5.80 (6.17×10 ⁻³)	5.59 (7.03×10 ⁻³)
	NRSr_68c			5.26 (9.02×10 ⁻³)	
	RES_4a			5.33 (8.56×10 ⁻³)	
	UgRsr66b			5.47 (7.76×10 ⁻³)	
	NRSr_730a				7.19 (5.13×10 ⁻³)
	PR015a				5.65 (6.74×10 ⁻³)
	PR107b				5.82 (7.78×10 ⁻³)

此外,本研究中还发现 14 个分子标记具有“一因多效”现象(表 5)。如标记 NRSr_292 能同时与

果糖、葡萄糖、可溶性总糖含量及甜度值 4 个性状关联,标记 NRSr_71d 和 NRSr_730b 能同时与葡萄

糖、蔗糖、可溶性总糖含量及甜度值相关联。

表 5 与糖含量性状显著相关的“一因多效”标记信息
Table 5 Pleiotropic markers associated with sugar variables

标记 Marker	染色体 Chromosome	位置/bp Position	关联性状 Traits
NRSr_292	3R	1 580 455—1 580 636	果糖、葡萄糖、可溶性总糖、甜度值 Fructose,glucose,TS,SI
PR107b	5R	42 800 977—42 800 523	果糖、葡萄糖、甜度值 Fructose,glucose,SI
NRSr_103a	3R	7 121 423—7 121 576	果糖、甜度值 Fructose,SI
PR015a	8R	30 681 924—30 681 706	果糖、甜度值 Fructose,SI
NRSr_417b	1R	57 884 045—57 884 166	果糖、可溶性总糖、甜度值 Fructose,TS,SI
NRSr_68c	4R	43 794 743—43 794 457	可溶性总糖、甜度值 TS,SI
PR077b	8R	21 305 637—21 305 453	可溶性总糖、甜度值 TS,SI
NRSr_71d	4R	33 712 154—33 712 427	葡萄糖、蔗糖、可溶性总糖、甜度值 Glucose,sucrose,TS,SI
NRSr_730b	9R	26 097 524—26 097 338	葡萄糖、蔗糖、可溶性总糖、甜度值 Glucose,sucrose,TS,SI
NRSr_730a	9R	15 060 101—15 059 885	蔗糖、可溶性总糖、甜度值 Sucrose,TS,SI
UgRsr66b	1R	46 396 072—46 395 722	蔗糖、可溶性总糖、甜度值 Sucrose,TS,SI
NRSr_84a	1R	58 736 553—58 736 872	葡萄糖、蔗糖 Glucose,sucrose
PR085c	9R	1 803 969—1 804 217	葡萄糖、可溶性总糖、甜度值 Glucose,TS,SI
RES_4a	3R	33 040 394—33 040 578	葡萄糖、可溶性总糖、甜度值 Glucose,TS,SI

3 讨论与结论

前人研究表明,许多植物的糖含量相关性状是典型的数量性状,由多个基因控制^[28-31]。本研究也发现,不同萝卜材料中蔗糖、果糖、葡萄糖、TS 和 SI 都表现出连续性变化趋势,基本符合正态分布,因此认为萝卜肉质根中这 5 个糖含量相关性状也是数量性状,是由多个基因共同作用的。糖含量相关性状的遗传力研究是对其进行遗传改良的基础,此类研究受到了国内外学者的广泛关注^[30-33]。本研究发现,蔗糖、果糖、葡萄糖、可溶性总糖(TS)和甜度值(SI)的广义遗传力(H_B^2)分别为 30.67%,40.73%,53.79%,48.51%和 60.10%。这与任喜波等^[12]在萝卜中的研究结果(可溶性糖、果糖和蔗糖的 H_B^2 分别为 44.29%,50.08%和 47.24%)相近。以上结果表明,萝卜中糖含量相关性状是典型的数量性状,虽受环境影响较大,但也有较强的遗传效应。

关联分析是从分子水平研究数量性状的主要方法之一。目前,该方法已应用于植物糖含量相关性状机理研究。如 Ferrão 等^[34]利用 80 591 个 SNPs 标记进行 GWAS 分析,发现有 3 个标记与四倍体蓝莓的可溶性固形物含量密切相关。Fickett 等^[31]研究发现 56 个标记与甘蔗糖含量相关性状紧密关联。Sui 等^[6]通过 GWAS 分析鉴定出了来源于 10 个基因的 35 个 SNP 标记与大豆蔗糖含量紧密关联。Tieman 等^[7]在 9 号和 11 号染色体中检测到 2 个与番茄葡萄糖和果糖含量显著关联的位点。

本研究利用 SSR 标记对萝卜肉质根 5 个糖含量相关性状进行了关联分析,共关联到 61 个位点。

单个关联标记位点的贡献率为 5.19%~16.29%,绝大多数位点的贡献率在 10% 以下。这可能是因为该位点本身为微效等位基因所致,也可能是因为该位点并非真正的目标位点,而只是与目标位点处于同一 LD 水平^[35]。此外,也有研究表明,在自然群体中检测到的单个效应值会相对偏小^[36]。

在与葡萄糖关联的位点中,NRSr_663b 标记是一个 EST-SSR 标记,经过电子定位,发现其位于基因 *ERD6-like 4* (sugar transporter ERD6-like4) 中。*ERD6-like* 是一类单糖转运子^[37]。Yamada 等^[38]推测,该类基因可能具有通过与植物细胞中的液泡转化酶协同反应来调节糖的再分配和细胞渗透压的作用。Zhang 等^[39]研究认为,*BnERD6-like14* 可能参与了油菜中库器官的糖卸载过程。本研究中,*ERD6-like 4* (NRSr_663b) 是葡萄糖 3 年平均值的关联位点,可以解释变异率的 5.38%。推测该基因可能参与了萝卜肉质根中葡萄糖含量的形成。

Fickett 等^[31]研究发现,与甘蔗糖含量相关性状关联的 SNP 标记中,大多数标记存在“一因多效”现象。本研究发现,糖含量相关性状之间存在明显的相关关系,在遗传基础上也存在“一因多效”,如位于 3 号染色体的 NRSr_292 标记同时与果糖、葡萄糖、可溶性总糖、甜度值密切相关;分别位于 4 号和 9 号染色体的 NRSr_71d 和 NRSr_730b,也都与葡萄糖、蔗糖、可溶性总糖和甜度值关联。该结果表明,萝卜肉质根糖含量相关性状之间存在一定的遗传相关性。

本研究中,仅有 1 个与蔗糖含量相关的标记 (NRSr_730b) 能够在不同年份中被检测到。这表明

萝卜糖含量性状的分子机理具有很大的复杂性,环境和基因型的互作可能对糖含量相关性状影响较大,且这些关联位点的检测与环境条件和试验条件密切相关。

综上,本研究在包含 134 份萝卜品种的自然群体中,利用 349 个 SSR 标记对萝卜肉质根果糖、葡萄糖、蔗糖、可溶性总糖含量和甜度值进行了 GWAS 分析。在 $P \leq 0.01$ 阈值下共获得了 61 个关联位点,单个位点贡献率为 5.19%~16.29%,其中有 14 个关联位点存在“一因多效”现象。

[参考文献]

- [1] 路昭亮,柳李旺,龚义勤,等.萝卜干物重和可溶性总糖含量的遗传分析[J].南京农业大学学报,2009,32(3):25-29.
Lu Z L, Liu L W, Gong Y Q, et al. Genetic analysis of dry matter weight and total soluble sugar contents in radish (*Raphanus sativus* L.) [J]. Journal of Nanjing Agricultural University, 2009, 32(3): 25-29.
- [2] 汪隆植,何启伟.中国萝卜[M].北京:科学技术文献出版社,2005.
Wang L Z, He Q W. Chinese radish [M]. Beijing: Scientific and Technological Literature Publishing House, 2005.
- [3] Islam M Z, Hu X M, Jin L F, et al. Genome-wide identification and expression profile analysis of citrus sucrose synthase genes: investigation of possible roles in the regulation of sugar accumulation [J]. PLoS ONE, 2014, 9: e113623.
- [4] Ren Y, Guo S G, Zhang J, et al. A tonoplast sugar transporter underlies a sugar accumulation QTL in watermelon [J]. Plant Physiology, 2018, 176(1): 836-850.
- [5] Cheng J T, Wen S Y, Xiao S, et al. Overexpression of the tonoplast sugar transporter CmTST2 in melon fruit increases sugar accumulation [J]. Journal of Experimental Botany, 2018, 69(3): 511-523.
- [6] Sui M N, Wang Y, Bao Y Y, et al. Genome-wide association analysis of sucrose concentration in soybean (*Glycine max* L.) seed based on high-throughput sequencing [J]. Plant Genome, 2020, 13(3): e220059.
- [7] Tieman D, Zhu G T, Resende M F J, et al. A chemical genetic road map to improved tomato flavor [J]. Science, 2017, 355(6323): 391-394.
- [8] 王 玮,龚义勤,柳李旺,等.萝卜肉质根膨大过程中糖含量及蔗糖代谢相关酶活性分析[J].园艺学报,2007,34(5):1313-1316.
Wang W, Gong Y Q, Liu L W, et al. Changes of sugar content and sucrose metabolizing enzyme activities during fleshy taproot development in radish (*Raphanus sativus* L.) [J]. Acta Horticulturae Sinica, 2007, 34(5): 1313-1316.
- [9] 李媛媛,高明刚,韩太利,等.萝卜种质资源肉质根可溶性糖组分质量分数特征及与肉色的关系[J].西北农业学报,2020,29(5):718-726.
Li Y Y, Gao M G, Han T L, et al. Natural variation of soluble sugar content and its relationship with visual flesh color in radish (*Raphanus Sativus* L.) taproots [J]. Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica, 2020, 29(5): 718-726.
- [10] 李媛媛,赵 静,张 军,等.低温贮藏期间萝卜不同部位可溶性糖变化规律研究[J].西北农业学报,2019,28(10):1639-1646.
Li Y Y, Zhao J, Zhang J, et al. Change of soluble sugar in skin and flesh tissues of radish taproot with low temperature storage [J]. Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica, 2019, 28(10): 1639-1646.
- [11] Park C H, Baskar T B, Park S Y, et al. Metabolic profiling and antioxidant assay of metabolites from three radish cultivars (*Raphanus sativus*) [J]. Molecules, 2016, 21(2): 157.
- [12] 任喜波,高金远,戴希尧,等.萝卜主要糖分含量的配合力分析[J].吉林农业大学学报,2012,34(3):281-284,304.
Ren X B, Gao J Y, Dai X Y, et al. Combining ability analysis of main sugar content in radish [J]. Journal of Jilin Agricultural University, 2012, 34(3): 281-284, 304.
- [13] 李媛媛,王冰林,张 军,等.不同萝卜肉质根中可溶性糖组分及含量分析[J].北方园艺,2017(4):4-9.
Li Y Y, Wang B L, Zhang J, et al. Component and content analysis of soluble sugar in various radish cultivars [J]. Northern Horticulture, 2017(4): 4-9.
- [14] Ma B Q, Chen J, Zheng H Y, et al. Comparative assessment of sugar and malic acid composition in cultivated and wild apples [J]. Food Chemistry, 2015, 172: 86-91.
- [15] 王镜岩.生物化学[M].北京:高等教育出版社,2002.
Wang J Y. Biochemistry [M]. Beijing: Higher Education Press, 2002.
- [16] Knapp S J, Stroup W W, Ross W M. Exact confidence intervals for heritability on a progeny mean basis [J]. Crop Science, 1985, 25(1): 192-194.
- [17] 李 佳,沈斌章,韩继祥,等.一种有效提取油菜叶片总 DNA 的方法 [J].华中农业大学学报,1994,13(5):521-523.
Li J, Shen B Z, Han J X, et al. An effective procedure for extracting total DNA in rape [J]. Journal of Huazhong Agricultural University, 1994, 13(5): 521-523.
- [18] Zhai L L, Liu L W, Zhu X W, et al. Development, characterization and application of novel expressed sequence tag-simple sequence repeat (EST-SSR) markers in radish (*Raphanus sativus* L.) [J]. African Journal of Biotechnology, 2013, 12(9): 921-935.
- [19] Wang N, Hu J J, Ohsawa R, et al. Identification and characterization of microsatellite markers derived from expressed sequence tags (ESTs) of radish (*Raphanus sativus* L.) [J]. Molecular Ecology Notes, 2007, 7(3): 503-506.
- [20] Zhai L L, Xu L, Wang Y, et al. Novel and useful genic-SSR markers from de novo transcriptome sequencing of radish (*Raphanus sativus* L.) [J]. Molecular Breeding, 2014, 33(3): 611-624.
- [21] Jiang L N, Wang L J, Liu L W, et al. Development and charac-

- terization of cDNA library based novel EST-SSR marker in radish (*Raphanus sativus* L.) [J]. *Scientia Horticulturae*, 2012, 140: 164-172.
- [22] 崔娜, 邱杨, 李锡香, 等. 萝卜 EST 资源的 SSR 信息分析及 EST-SSRs 标记开发 [J]. *园艺学报*, 2012, 39(7): 1303-1312.
- Cui N, Qiu Y, Li X X, et al. Data mining for SSRs in EST resources and EST-SSR markers development in radish [J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2012, 39(7): 1303-1312.
- [23] Liu K, Muse S V. PowerMarker: an integrated analysis environment for genetic marker analysis [J]. *Bioinformatics*, 2005, 21: 2128-2129.
- [24] Pritchard J K, Stephens M, Donnelly P. Inference of population structure using multilocus genotype data [J]. *Genetics*, 2000, 155(2): 945-959.
- [25] Evanno G, Regnaut S, Goudet J. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study [J]. *Molecular Ecology*, 2005, 14(8): 2611-2620.
- [26] Hardy O J, Vekemans X. SPAGeDI: a versatile computer program to analyse spatial genetic structure at the individual or population levels [J]. *Molecular Ecology Notes*, 2010, 2: 618-620.
- [27] Bradbury P J, Zhang Z W, Kroon D E, et al. TASSEL: software for association mapping of complex traits in diverse samples [J]. *Bioinformatics*, 2007, 23: 2633-2635.
- [28] 卞云龙, 顾啸, 孙东雷, 等. 玉米茎秆糖含量的遗传模式分析 [J]. *作物学报*, 2013, 39(2): 249-257.
- Bian Y L, Gu X, Sun D L, et al. Inheritance analysis of stalk sugar content in maize [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2013, 39(2): 249-257.
- [29] Wang Y, Chen P, Zhang B. Quantitative trait loci analysis of soluble sugar contents in soybean [J]. *Plant Breeding*, 2014, 133(4): 493-498.
- [30] Khanbo S, Tangphatsornruang S, Piriyaongsa J, et al. Candidate gene association of gene expression data in sugarcane contrasting for sucrose content [J]. *Genomics*, 2021, 113: 229-237.
- [31] Fickett N, Gutierrez A, Verma M, et al. Genome-wide association mapping identifies markers associated with cane yield components and sucrose traits in the Louisiana sugarcane core collection [J]. *Genomics*, 2019, 111(6): 1794-1801.
- [32] 井立军, 崔鸿文, 张秉奎. 茄子品质性状遗传研究 [J]. *西北农业学报*, 1998, 7(1): 45-48.
- Jing L J, Cui H W, Zhang B K. Study on the genetic law of quality characters in eggplant [J]. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*, 1998, 7(1): 45-48.
- [33] 阎世江, 张建军, 张继宁, 等. 不同基因型大白菜品质性状的遗传研究 [J]. *烟台大学学报(自然科学与工程版)*, 2013, 26(2): 111-114.
- Yan S J, Zhang J J, Zhang J N, et al. Genetic analysis of quality traits in different genotypes of Chinese cabbage (*Brassica campestris* L. ssp. *pekinensis* (Lour) Olsson) [J]. *Journal of Yantai University (Natural Science and Engineering Edition)*, 2013, 26(2): 111-114.
- [34] Ferrão L F V, Benevenuto J, de Bem Oliveira I, et al. Insights into the genetic basis of blueberry fruit-related traits using diploid and polyploid models in a GWAS context [J]. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2018, 6: 107.
- [35] Weber A L, Briggs W H, Rucker J, et al. The genetic architecture of complex traits in teosinte (*Zea mays* ssp. *parviglumis*): new evidence from association mapping [J]. *Genetics*, 2008, 180(2): 1221.
- [36] Tian F, Bradbury P J, Brown P J, et al. Genome-wide association study of leaf architecture in the maize nested association mapping population [J]. *Nature Genetics*, 2011, 43(2): 159-162.
- [37] Huang B L, Li X, Liu P, et al. Transcriptomic analysis of *Eruca vesicaria* subs. *sativa* lines with contrasting tolerance to polyethylene glycol-simulated drought stress [J]. *BMC Plant Biology*, 2019, 19(1): 419.
- [38] Yamada K, Osakabe Y, Mizoi J, et al. Functional analysis of an arabidopsis thaliana abiotic stress-inducible facilitated diffusion transporter for monosaccharides [J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2009, 285(2): 1138-1146.
- [39] Zhang L Y, Zhang C, Yang B, et al. Genome-wide identification and expression profiling of monosaccharide transporter genes associated with high harvest index values in rapeseed (*Brassica napus* L.) [J]. *Genes*, 2020, 11(6): 653.