



代表性春大豆种质资源叶片蔗糖含量全基因组关联分析

王象然¹, 张大勇², 郑伟¹, 张振宇¹, 徐杰飞¹, 赵星棋¹, 孙长恒², 吴雨恒²

(1. 黑龙江省农业科学院 佳木斯分院/国家大豆产业技术体系佳木斯综合试验站/三江平原主要作物育种栽培重点实验室, 黑龙江 佳木斯 154007; 2. 东北农业大学 农学院, 黑龙江 哈尔滨 150030)

摘要:蔗糖是植物糖类源库运输的主要形式, 是植物生长中重要的能源物质。本研究利用 196 份已重测序的国内外品种构成的自然群体为试验材料, 测定该群体苗期叶片蔗糖含量, 结合混合线性模型 (Mixed Linear Model) 进行全基因组关联分析。结果显示: 根据阈值筛选得到 5 个显著相关 SNP 位点, 分别位于第 15 和 20 号染色体上, 且在 SNP 位点上下游各 100 kb 搜索到 27 个相关基因。通过 GO 功能富集分析、KEGG 代谢通路富集分析及基因功能注释, 筛选得到 5 个可能与大豆叶片蔗糖含量相关的候选基因, 并通过相对表达量分析鉴定得到 *Glyma.15G023800*、*Glyma.15G024000*、*Glyma.15G024600* 共 3 个与大豆叶片蔗糖含量相关基因。研究结果为探究大豆叶片蔗糖含量遗传机理提供理论参考。

关键词:大豆; 叶片; 蔗糖; 全基因组关联分析; 候选基因

Genome-wide Association Study of Sucrose Content in Leaves of Representative Spring Soybean Germplasm Resources

WANG Xiangran¹, ZHANG Dayong², ZHENG Wei¹, ZHANG Zhenyu¹, XU Jiefei¹, ZHAO Xingqi¹, SUN Changheng², WU Yuheng²

(1. Jiamusi Branch of Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences/Jiamusi Comprehensive Experiment Station of National Soybean Industry Technology System/Key Laboratory of Breeding and Cultivation of Main Crops in Sanjiang Plain, Jiamusi 154007, China; 2. School of Agriculture, Northeast Agricultural University, Harbin 150030, China)

Abstract: Sucrose is the main form of plant sugar source and storage transportation, and is an important energy substance in plant growth. In this study, the 196 natural populations consisting of domestic and foreign varieties that had been re-sequenced were used as test materials, and sucrose content of seedling stage in leaves in this population was measured, and a genome wide association analysis was performed with a mixed linear mode. The results showed that 5 significantly related SNP loci were screened according to the threshold, which were located on chromosomes 15 and 20, and 27 related genes were searched in the interval of 100 kb upstream and 100 kb downstream of the SNP loci. The 5 candidate genes that might be related to sucrose content in soybean leaves were screened by GO functional enrichment analysis, KEGG metabolic pathway enrichment analysis and gene function annotation. Three genes related to sucrose content in soybean leaves, including *Glyma.15G023800*, *Glyma.15G024000* and *Glyma.15G024600*, were identified by relative expression analysis. The results of this study provide a theoretical reference to investigate the genetic mechanism of sucrose content in soybean leaves.

Keywords: soybean; leaves; sucrose; genome wide association analysis; candidate gene

大豆是我国主要油料及经济作物, 富含优质的植物蛋白及油脂, 是食品加工及畜禽饲料重要来源^[1]。随着经济发展及人民生活水平的日益提高, 大豆需求量逐渐增大, 为补足大豆总需求量缺口, 大豆高产育种成为育种家重要科研目标之一^[2]。

植物生殖生长期的碳同化作用对产量形成具有重要作用, 主要受叶片中的净光合作用和同化物向花、豆荚和种子的输送率所影响^[3]。蔗糖是植物糖类源库运输的主要形式, 是其他可溶性碳水化合物之间碳代谢和相互转化的来源^[4-8], 作为碳代谢过程的核心物质, 也是植物生长中重要的能源物

质^[9]。近年来已有大量的研究证明蔗糖可以更全面地参与植物生长发育^[10]。植物生长发育所需的能量, 有机物合成所需的大部分原料都需要由蔗糖裂解提供碳架^[11]。赵鑫等^[12]以“黑比诺”葡萄试管苗为试材, 在不同蔗糖含量的 GS 培养基上进行培养, 并对生理指标和光合参数进行测定, 发现蔗糖浓度能够影响葡萄试管苗生物量变化。宋苗影等^[13]利用南瓜幼苗针对外源蔗糖对弱光胁迫下南瓜幼苗生长和光合特性的影响进行研究, 发现弱光下叶面喷施蔗糖提高了南瓜幼苗的株高、茎粗、生物量、比叶重、叶绿素含量等, 说明弱光下喷施蔗糖

收稿日期: 2023-05-26

基金项目: 国家重点研发计划 (2021YFD1201102); 黑龙江省揭榜挂帅项目 (2021ZXJ05B02)。

第一作者: 王象然 (1997—), 男, 硕士, 研究实习员, 主要从事大豆育种与栽培研究。E-mail: xiangrandadou@163.com。

通讯作者: 张大勇 (1976—), 男, 博士, 教授, 主要从事大豆遗传育种研究。E-mail: dongnongzhangdy@163.com。

可促进南瓜幼苗的生长并有效改善光合性能。

蔗糖作为可溶性糖主要成分,属于多基因控制的数量性状^[14]。侯金锋^[15]利用323份栽培大豆通过关联作图和连锁作图方法发掘与大豆鲜籽粒蔗糖含量相关的QTL,得到2个与蔗糖含量相关的QTL。Maughan等^[16]利用分子标记在分离的大豆F₂群体中鉴定控制蔗糖含量的数量性状位点(QTL),在第5、7、8、13、15、19和20号染色体上发现了17个与蔗糖相关的QTL。Kim等^[17]利用大豆Keunolkong和Shinpaldalkong杂交的RIL群体,在第2、11和19号染色体上找到了4个控制蔗糖浓度的QTL。Skoneczka等^[18]利用大豆PI 87013 × PI 200508和PI 243545 × PI 200508的F₂衍生群体,在6号染色体上定位了1个QTL。Zeng等^[19]将大豆MFS-553与PI 243545杂交构建F₂代QTL定位群体,构建连锁图谱后,采用复合区间作图法(CIM)和多重区间作图法(MIM)定位蔗糖QTL,发现了3个新的控制蔗糖浓度的QTL,分别位于第5、9和16号染色体上。

近年来,全基因组关联分析在大豆遗传分析中应用越来越广泛,学者多利用全基因组关联分析进行大豆抗性性状以及产量方面的研究^[20-22],对大豆蔗糖含量遗传基础方面研究也仅限基于双亲本分离群体进行QTL定位分析。由此可见,除大多数在生理生化水平上测定大豆蔗糖含量外,利用全基因组关联分析对大豆叶片蔗糖含量相关基因定位研究较少。

本研究拟以196份国内外大豆种质资源组成的自然群体为试验材料,测定大豆叶片蔗糖含量,并结合高密度SNP标记,运用混合线性模型(Mixed Linear Model)进行全基因组关联分析,对影响大豆叶片蔗糖含量相关基因进行预测与筛选,为探究大豆叶片蔗糖含量遗传机理提供理论参考。

1 材料与方法

1.1 材料

以196份国内外大豆品种构成的自然群体为试验材料,其中包括国外品种6份、国内品种190份(黑龙江省141份、吉林省41份、内蒙古自治区5份、辽宁省3份)。

1.2 方法

1.2.1 田间试验方法 该群体于2021年5月种植于黑龙江省哈尔滨市东北农业大学向阳试验示

范基地,采用随机区组设计,3次试验重复,每小区60行,行长3 m,行距65 cm,株距6 cm,同当地大田田间管理。

1.2.2 表型数据采集 对该自然群体每一个株行中随机选取第五片三出复叶完全展开且长势相同的连续5株,取顶部第四片三出复叶装入EP管中,置于液氮中保存,采用间二苯酚法对大豆叶片的蔗糖含量进行测定^[23],重复3次,以3次测量的均值作为该叶片蔗糖含量;以5株对应叶片蔗糖含量的均值作为该区组对应品种叶片蔗糖含量,以3次区组重复对应品种叶片蔗糖含量的均值作为该品种叶片蔗糖含量,并用于后续表型一般统计分析和全基因组关联分析。

1.2.3 数据处理与分析 利用Excel 2016对大豆自然群体叶片蔗糖含量进行统计分析并剔除离群值,利用SPSS 22.0分析基因相对表达量数据,并作独立样本T检验。

1.2.4 基因型鉴定 材料通过Illumina HiSeq™测序平台进行测序,流程按照Illumina公司提供标准协议执行。对获得的59 071个SNP标记按等位基因频率条件(maf) < 0.05进行质量筛选共获得52 391个高质量SNP。利用Haploview 4.2软件对质控后SNP进行连锁不平衡分析,划分单倍型块。

1.2.5 群体结构亲缘关系分析 在RStudio中采用GAPIT软件^[24]对该自然群体进行群体结构、亲缘关系分析。

1.2.6 全基因组关联分析 GWAS分析在RStudio中利用GAPIT软件MLM模型进行分析^[24]。

1.2.7 候选基因筛选 根据大豆参考基因组,在获得叶片蔗糖含量显著关联的SNP标记上下游各100 kb内搜索基因,利用网站(<https://www.soybase.org/>)对所搜索到的基因进行GO分子功能注释,利用网站(<https://www.genome.jp/kegg/pathway.html>)对搜索到的基因进行KEGG途径注释,将已获得基因与拟南芥基因进行序列对比(<https://phytozome-next.jgi.doe.gov/>),并进行功能注释以筛选与叶片蔗糖含量相关的候选基因。

1.2.8 表达量分析 设计候选基因的qRT-PCR引物序列(<http://biodb.swu.edu.cn/qprimerdb>),引物序列由睿博兴科生物技术有限公司合成(表1)。

在蔗糖含量高低两类极端材料中连续选择各10个品种,选取前期测定蔗糖含量所取得并且低温保存的苗期叶片提取RNA(Simgen公司Ultra Pure

Total RNA Extration Kit 试剂盒),设置 9 次生物学重复。将提取的 RNA 反转录合成 cDNA (Simgen 公司,cDNA 第一链合成试剂盒)。使用 Gene Copoeia 公司 Blaze Taq™ SYBR® Green qPCR Mix 2.0 试剂盒进行候选基因相对表达量验证。每个样品设置 3 次重复,在 Bio-Rad CFX96 定量 PCR 仪上进行 qRT-PCR 扩增。

表 1 叶片蔗糖含量相关候选基因引物
Table 1 Primers of candidate genes related to sucrose content in leaves

基因 ID Gene ID	引物序列(5'-3') Primer sequence	
<i>Actin</i>	F:AAGCTTTCTTACATTGCCCTTG	R:CAACTCATAGCTCTTCTCCACA
<i>Glyma. 15G023800</i>	F:CTTTAAATCAAAGTCGGGAGCC	R:TATAGACCAAGGAGGCAAGTTG
<i>Glyma. 15G024600</i>	F:GAAAGCTTACGTGTGAATCCTG	R:ACGAGAAGCAAAAAGTAGCAAG
<i>Glyma. 15G024000</i>	F:CCAGTTGTTAAGGTTGACAAGG	R:CCCAAAAGTGAAGTGCACATTA
<i>Glyma. 15G025500</i>	F:CACAACAACATCGTCTTCATCA	R:GCATGGAATTAATCGTGCTCAT
<i>Glyma. 15G024200</i>	F:TATTAGTTATAGCCCCTGGGAC	R:TTTAAGTTTAAACCCGGCCTTG

2 结果与分析

2.1 大豆自然群体叶片蔗糖含量表型分析

由 196 份大豆品种构成的自然群体叶片蔗糖平均含量为 13.51 mg·g⁻¹,含量变化范围在 0.57 ~

27.09 mg·g⁻¹,标准差为 4.26,变异系数为 31.50%,偏度值和峰度值分别为 0.27 和 0.29,并且偏度值和峰度值绝对值均小于 1,说明叶片蔗糖含量出现连续正态分布,符合多基因控制的数量性状特征(图 1)。

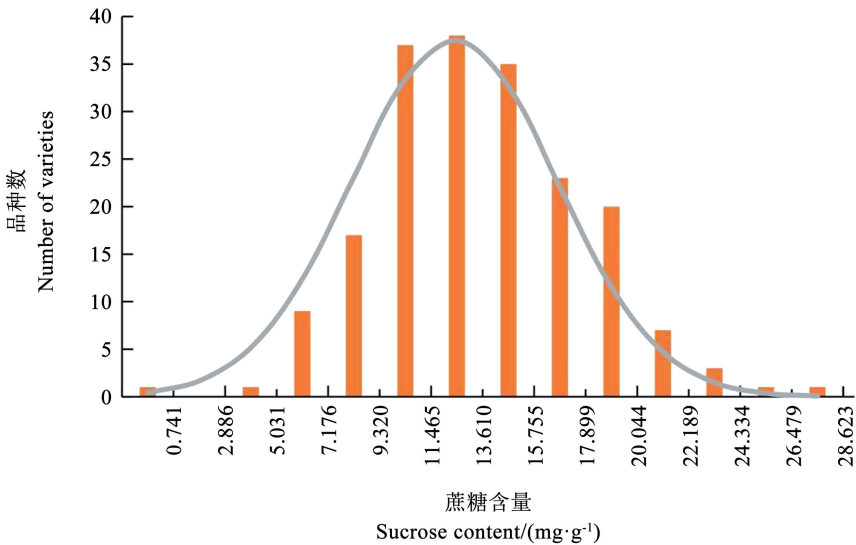
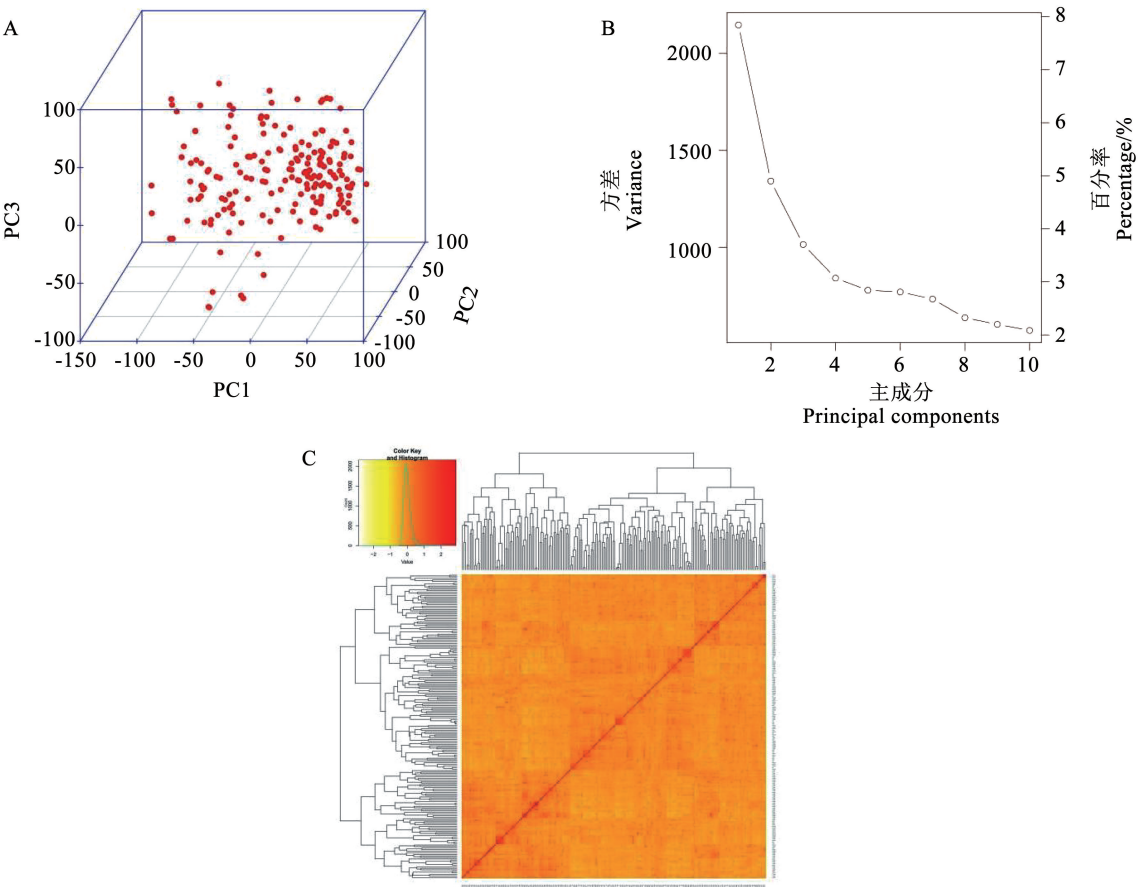


图 1 大豆自然群体叶片蔗糖含量频次分布
Fig. 1 Frequency distribution of sucrose content in leaves of natural soybean population

2.2 大豆自然群体结构评价

分析该自然群体的群体结构,PCA 主成分分析结果表明该自然群体无明显分层,种质间亲缘关系

均衡,从亲缘关系 Kinship 图也可看出,群体间无显著群体结构。选前 3 个主成分作协变量对群体结构进行校正(图 2)。



注：A. PCA 分析图；B. PCA 特征图；C. 亲缘关系热图。
Note: A. PCA analysis chart; B. PCA characteristic chart; C. Heat map of the kinship.

图2 主成分和大豆遗传数据亲缘关系分析

Fig.2 Principal component and kinship analysis of soybean genetic data

2.3 大豆自然群体叶片蔗糖含量全基因组关联分析

利用 GAPIT 对该自然群体叶片蔗糖含量采用 MLM 模型进行全基因组关联分析,并绘制 Manhattan 图与 QQ-Plot(图3)。根据 0.05 水平的

Bonfferoni 校正法设 $P=0.5/52\,391$ 为显著关联 SNP 阈值,共筛选得到显著 SNP 共 5 个,分别位于 15 和 20 号染色体上。其中 15 号染色体上存在 4 个 SNP;20 号染色体上存在 1 个 SNP,并结合 Block 进行分类(表2)。

表2 叶片蔗糖含量显著关联 SNP 位点
Table 2 SNP sites significantly associated with sucrose content in leaves

单倍型块	SNP 位点	染色体	物理位置	P 值	$-\log_{10}P$	SNP 遗传贡献率
Haplotype block	SNP site	Chromosome	Position	P value		Genetic contribution
BLK_15_1827268_1967867	rs1944401	15	1944401	7.55E-06	5.12	0.11
	rs1967867	15	1967867	9.94E-07	6.00	0.13
BLK_15_1978827_2264544	rs1978827	15	1978827	5.90E-06	5.23	0.11
	rs1992714	15	1992714	1.48E-06	5.83	0.13
BLK_20_29045360_29530000	rs29163085	20	29163085	2.13E-06	5.67	0.12

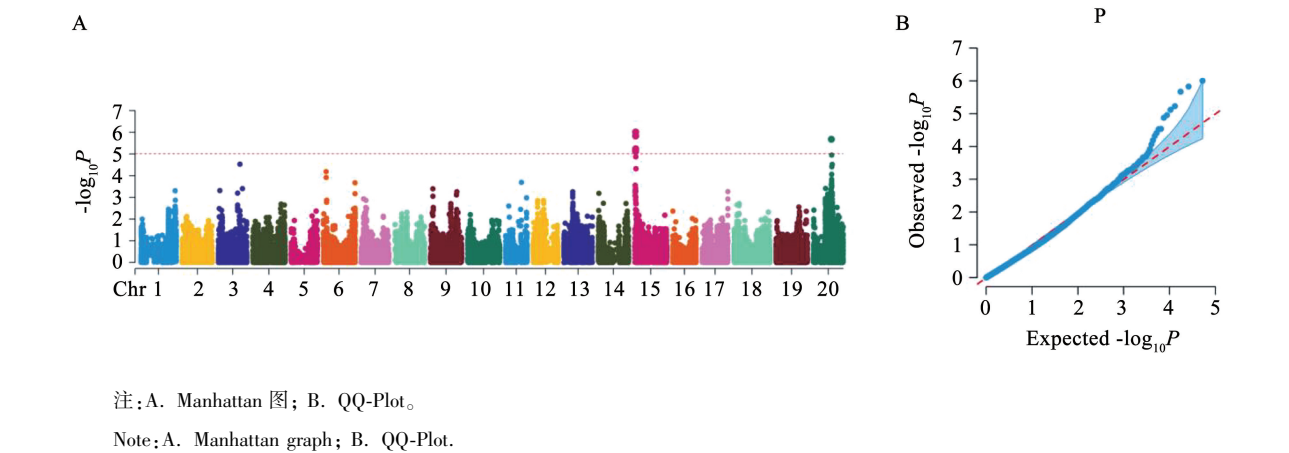


图3 叶片蔗糖含量全基因组关联分析 Manhattan 图与 QQ-Plot

Fig.3 Manhattan graph and QQ-Plot of genome wide association analysis on sucrose content in leaves

2.4 大豆自然群体叶片蔗糖含量候选基因预测

对阈值以上 SNP 位点在其上下游各 100 kb 范围内根据大豆基因组数据库搜索到基因 27 个,并对其进行 GO 功能富集分析以及 KEGG 代谢通路富集分析。在 GO 富集分析中,基因可分为 12 个功能类型(图 4)。其中基因功能主要集中在 DNA 结合、序列特异性 DNA 结合转录因子活性、催化活性以及蛋白质结合上,表明大多数基因具有与蛋白质、DNA 结合的能力,能够参与转录调控,与催化活性相关。并且还有些基因具有与糖类结合能力、与酶活性相

关等功能。在 KEGG 途径分析中,基因可分为 11 个途径类型(图 5)。基因的代谢途径主要与次生代谢物的生物合成、角质与软木脂和蜡的生物合成等相关,其中与次生代谢物的生物合成相关的基因最多。此外还有基因参与糖类相关的代谢如半乳糖代谢、淀粉和蔗糖代谢。

结合 GO、KEGG 富集分析结果将搜索到的 27 个基因与拟南芥基因进行序列对比,并根据前人研究的拟南芥同源基因功能,筛选出可能影响叶片蔗糖含量基因 5 个(表 3)。均位于第 15 号染色体上。

表 3 叶片蔗糖含量候选基因以及注释信息

Table 3 Candidate genes and annotation information for sucrose content in leaves						
位点 Locus	染色体 Chromosome	基因 ID Gene ID	GO 分子功能 GO molecular function	KEGG 代谢通路 KEGG metabolic pathway	拟南芥同源基因 <i>Arabidopsis</i> homologous gene	基因注释 Gene annotation
rs1967867	15	<i>Glyma. 15G023800</i>	GO:0005975		<i>AT3G13750. 1</i>	beta galactosidase 1
rs1967867	15	<i>Glyma. 15G024000</i>	GO:00030154	K10752	<i>AT2G19520. 1</i>	Transducin family protein/ WD-40 repeat family protein
rs1967867	15	<i>Glyma. 15G025500</i>	GO:0003700	K09422	<i>AT3G13890. 2</i>	myb domain protein 26
rs1967867	15	<i>Glyma. 15G024200</i>	GO:0016614	K15403	<i>AT1G72970. 1</i>	Glucose-methanol-choline (GMC) oxidoreductase family protein
rs1967867	15	<i>Glyma. 15G024600</i>	GO:0005975	K01193	<i>AT3G13790. 1</i>	Glycosyl hydrolases family 32 protein

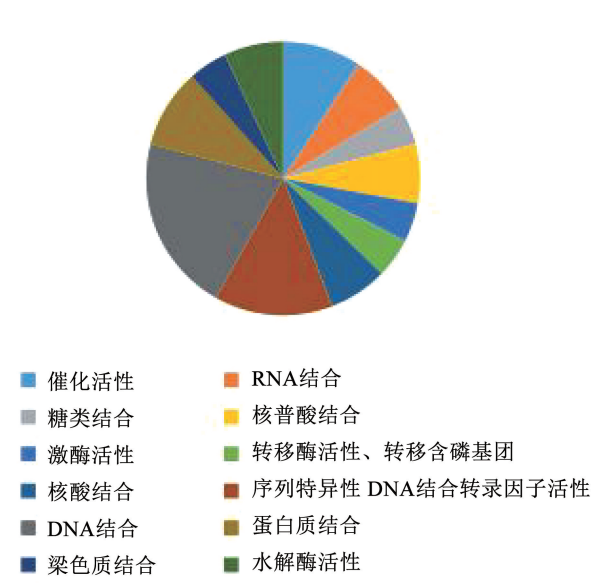


图 4 蔗糖含量候选基因 GO 富集分析

Fig. 4 Sucrose content candidate genes GO analysis

2.5 候选基因荧光定量分析

将筛选出的 5 个基因在蔗糖含量差异极端的两类材料中进行相对表达量验证 (表 4), 结合 *T* 检验分析结果得出 3 个基因 *Glyma. 15G023800*、*Glyma. 15G024000* 和 *Glyma. 15G024600* 在两类材料中具有显著差异 (图 6)。结合两类材料的叶片蔗糖含量与基因的表达量发现, 相对于蔗糖含量低

的 *Glyma. 15G024600* 基因在高含量材料中相对表达量较低, 故推测该基因对叶片蔗糖代谢可能起负调控作用。 *Glyma. 15G023800* 和 *Glyma. 15G024000* 基因相对于蔗糖含量低

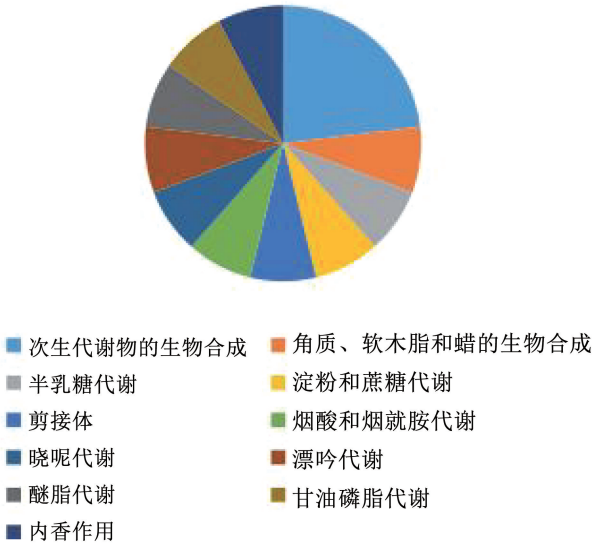


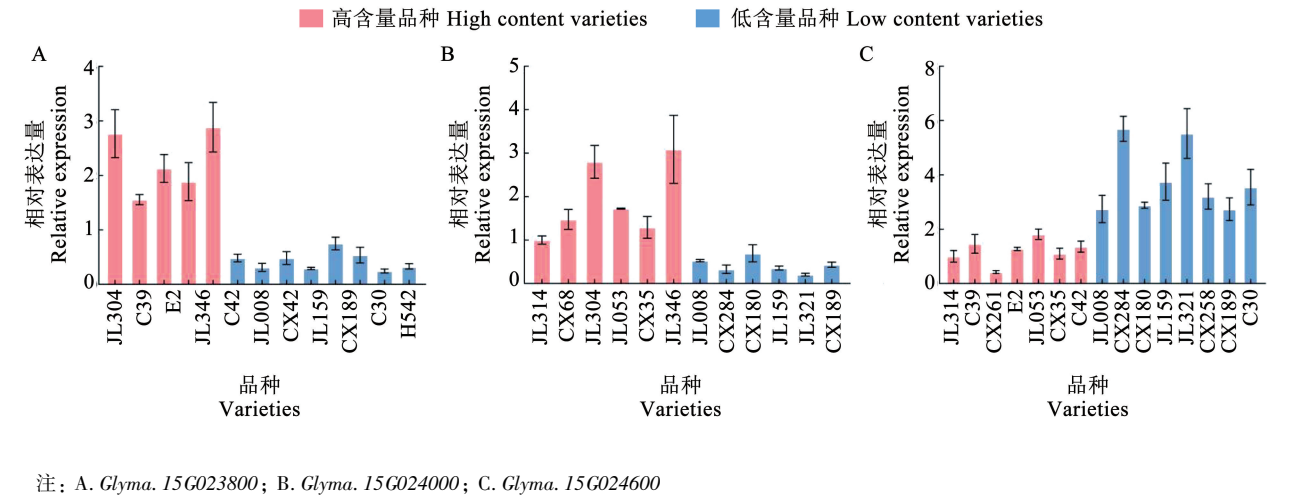
图 5 蔗糖含量候选基因 KEGG 途径分析

Fig. 5 Sucrose content candidate genes KEGG pathway analysis

表 4 叶片蔗糖含量高/低大豆品种名称及其含量

Table 4 Names and contents of soybean varieties with high sucrose content in leaves

高含量品种 High content varieties			低含量品种 Low content varieties		
编号 Number	品种名称 Variety name	蔗糖含量 Sucrose content/(mg·g ⁻¹)	编号 Number	品种名称 Variety name	蔗糖含量 Sucrose content/(mg·g ⁻¹)
JL314	Williams 82	22.468	JL008	绥农 15	4.788
CX68	合农 62 号	21.137	CX284	Holt	9.740
JL304	绥农 26	21.083	CX180	哈 05-7778	9.475
C39	合农 75	19.515	CX42	黑河 50 号	5.955
CX261	哈 14-2146	19.191	JL159	黑农 24	5.097
E2	丰收 27	18.608	JL321	黑农 69	5.310
JL053	蒙豆 14	18.566	CX258	哈 14-2028	5.129
CX35	绥农 22 号	18.556	CX189	HP202	6.060
JL346	克 4430-20	18.446	C30	H10-268	5.464
C42	合农 85	18.318	H542	哈 13-2185	6.455



注: A. *Glyma.15G023800*; B. *Glyma.15G024000*; C. *Glyma.15G024600*

图6 大豆叶片蔗糖含量候选基因定量分析

Fig.6 Quantitative analysis of candidate genes for soybean sucrose content in leaves

3 讨论与结论

植物蔗糖代谢过程十分复杂,本研究以 196 份国内外大豆品种组成的自然群体为试验材料,结合高密度 SNP 位点,对大豆叶片蔗糖含量进行全基因组关联分析,最终得到 5 个显著关联的 SNP 位点。其中 4 个位点位于 15 号染色体,一个位点位于 20 号染色体,与前人使用分子标记对蔗糖含量进行 QTL 分析结果对比发现,其位点共同位于第 15 和 20 号染色体^[16]。Vaughn 等^[25]以自然群体为材料,通过关联分析鉴定到 3 个与蔗糖含量显著关联的 SNP 亦位于 15 号染色体。通过 GO 功能富集分析、KEGG 代谢通路富集分析、基因功能注释以及 qRT-PCR 筛选鉴定出 3 个与大豆叶片蔗糖含量相关候选基因。其中 *Glyma.15G024600* 基因属于糖基水解酶家族 32,编码细胞壁转化酶 1 (*AtcwINV1*),参与碳水化合物代谢过程,蔗糖的降解。熊思亦等^[27]对西瓜所有蔗糖转化酶基因家族成员进行搜索鉴定及分析,鉴定出 *AtcwINV1* 的同源基因 *CICWINV1* 并认为该基因与蔗糖代谢相关。*Glyma.15G024000* 基因属于转导蛋白家族蛋白/WD-40 重复家族蛋白,包含 WD40 重复的结构域,编码 MSI1 (Multi-Copy Suppressor of *IRAI*) 样蛋白,有助于调节植物的生长和发育 (包括控制开花)^[28]。有前人对与糖信号传导和植物激素信号转导相关的基因进行 GO 和 KEGG 富集分析,富集到 WD40 重复样超家族蛋白 (WD40s),并且发现其对腋芽的生长发育具有重要意义^[29]。*Glyma.15G023800* 基因编码 β -半乳糖苷酶,属于糖苷水解酶超家族,参与碳水化合物代谢

过程与细胞的伸长。 β -半乳糖苷酶能够在细胞伸长之前发生的细胞壁松动过程中降解细胞壁果胶,在细胞壁果胶修饰和软化中起重要作用^[30-31]。并且有研究表明 β -半乳糖苷酶活性受蔗糖调控^[32]。本研究利用全基因组关联分析对影响大豆叶片蔗糖含量基因进行预测,为探究大豆叶片蔗糖含量遗传机理提供理论参考。为进一步探究与大豆叶片蔗糖含量相关候选基因,后期将对候选基因功能进行有效验证,为相关大豆分子育种研究提供有效依据。

参考文献

[1] PATIL G, MIAN R, VUONG T, et al. Molecular mapping and genomics of soybean seed protein: A review and perspective for the future[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2017, 130(10): 1975-1991.

[2] 石楠, 郭恬, 卢俊玮. 大豆产业发展的困境及出路探析[J]. 湖南农业科学, 2020(9): 88-90. (SHI N, GUO T, LU J W. Discussion on the predicament and future of soybean industry development [J]. Hunan Agricultural Sciences, 2020 (9): 88-90.)

[3] YUN D Y, KANG Y G, YUN B, et al. Distinctive metabolism of flavonoid between cultivated and semiwild soybean unveiled through metabolomics approach[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2016, 64(29): 5773-5783.

[4] CAO Y Y, YANG M T, CHEN S Y, et al. Exogenous sucrose influences antioxidant enzyme activities and reduces lipid peroxidation in water-stressed cucumber leaves [J]. Biologia Plantarum, 2015, 59(1): 147-153.

[5] LOTHIER J, VAN LAERE A, PRUD' HOMME M P, et al. Cloning and characterization of a novel fructan 6-exohydrolase strongly inhibited by sucrose in *Lolium perenne*[J]. Planta, 2014, 240(3): 629-643.

[6] LI Y, XIONG Y, CHEN M, et al. Effects of nitrogen, phosphorus and potassium fertilization on sucrose accumulation in flag leaf and

- starch accumulation in kernel of weak gluten wheat [J]. The Journal of Applied Ecology, 2006, 17(7): 1196-1200.
- [7] TREVANION S. Regulation of sucrose and starch synthesis in wheat (*Triticum aestivum* L.) leaves: Role of fructose 2, 6-bisphosphate[J]. Planta, 2002, 215(4): 653-665.
- [8] VAN QUY L, LAMAZE T, CHAMPIGNY M L. Short-term effects of nitrate on sucrose synthesis in wheat leaves[J]. Planta, 1991, 185(1): 53-57.
- [9] LE6N P, SHEEN J. Sugar and hormone connections[J]. Trends in Plant Science, 2003, 8(3): 110-116.
- [10] RUAN Y L, JIN Y, YANG Y J, et al. Sugar input, metabolism, and signaling mediated by invertase: Roles in development, yield potential, and response to drought and heat[J]. Molecular Plant, 2010, 3(6): 942-955.
- [11] FARRAR J, POLLOCK C, GALLAGHER J. Sucrose and the integration of metabolism in vascular plants[J]. Plant Science, 2000, 154(1): 1-11.
- [12] 赵鑫, 毛娟, 刘雪, 等. 蔗糖浓度对葡萄试管苗生长及光合作用的影响[J]. 中国果树, 2021(2): 20-25. (ZHAO X, MAO J, LIU X, et al. Effects of sucrose concentration on growth and photosynthesis of grape plantlets *in vitro*[J]. China Fruits, 2021(2): 20-25.)
- [13] 宋苗影, 廖媛琦, 方珂, 等. 叶面喷施蔗糖对弱光胁迫下南瓜幼苗生长和光合特性的影响[J]. 中国瓜菜, 2021, 34(3): 21-26. (SONG M Y, LIAO Y Q, FANG K, et al. Effects of foliar spraying sucrose on growth and photosynthetic characteristics of pumpkin seedlings under weak light stress[J]. China Cucurbits and Vegetables, 2021, 34(3): 21-26.)
- [14] 周延峰. 西瓜主要品质及种子性状遗传分析[D]. 北京: 中国农业科学院, 2014. (ZHOU Y F. Genetic analysis of main quality and seed traits of watermelon [D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2014.)
- [15] 侯金锋. 大豆鲜籽粒蔗糖含量的研究及糖代谢相关基因的克隆与功能分析[D]. 南京: 南京农业大学, 2012. (HOU J F. Studies on the sucrose contents of fresh seeds and functional analysis of key genes involved in sugar accumulation in soybean [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2012.)
- [16] MAUGHAN P J, SAGHAI MAROOF M A, BUSS G R. Identification of quantitative trait loci controlling sucrose content in soybean (*Glycine max*) [J]. Molecular Breeding, 2000, 6(1): 105-111.
- [17] KIM H K, KANG S T, CHO J H, et al. Quantitative trait loci associated with oligosaccharide and sucrose contents in soybean (*Glycine max* L.) [J]. Journal of Plant Biology, 2005, 48(1): 106-112.
- [18] SKONECZKA J A, SAGHAI MAROOF M A, SHANG C, et al. Identification of candidate gene mutation associated with low stachyose phenotype in soybean line PI200508[J]. Crop Science, 2009, 49(1): 247-255.
- [19] ZENG A, CHEN P, SHI A, et al. Identification of quantitative trait loci for sucrose content in soybean seed[J]. Crop Science, 2014, 54(2): 554-564.
- [20] 李廷雨, 黎永力, 甘卓然, 等. 全基因组关联分析在大豆中的研究进展[J]. 大豆科学, 2020, 39(3): 479-484. (LI T Y, LI Y L, GAN Z R, et al. Research progress of genome-wide association studies in soybean[J]. Soybean Science, 2020, 39(3): 479-484.)
- [21] WEN Z, BOYSE J F, SONG Q, et al. Genomic consequences of selection and genome-wide association mapping in soybean[J]. BMC Genomics, 2015, 16(1): 671.
- [22] 张友谊. 大豆微核心种质群体产量相关性状的全基因组关联分析[D]. 南京: 南京农业大学, 2017. (ZHANG Y Y. Genome-wide association analysis for yield-related agronomic traits of soybean mini core collection [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2017.)
- [23] 何照范. 粮油籽粒品质及其分析技术[M]. 北京: 农业出版社, 1985: 290-294. (HE Z F. Grain quality of grain and oil and its analysis technology[M]. Beijing: Agricultural Press, 1985: 290-294.)
- [24] LIPKA A E, TIAN F, WANG Q, et al. GAPIT: Genome association and prediction integrated tool[J]. Bioinformatics, 2012, 28(18): 2397-2399.
- [25] VAUGHN J N, NELSON R L, SONG Q, et al. The genetic architecture of seed composition in soybean is refined by genome-wide association scans across multiple populations[J]. Genes Genomes Genetics, 2014, 4(11): 2283-2294.
- [26] VERHAEST M, LE ROY K, SANSEN S, et al. Crystallization and preliminary X-ray diffraction study of a cell-wall invertase from *Arabidopsis thaliana* [J]. Acta Crystallographica Section F, Structural Biology and Crystallization Communications, 2005, 61(Pt 8): 766-768.
- [27] 熊思亦, 张聪聪, 马荣雪, 等. 西瓜、甜瓜蔗糖转化酶基因家族鉴定及表达分析[J]. 分子植物育种, 2023, 21(12): 3829-3839. (XIONG S Y, ZHANG C C, MA R X, et al. Identification and expression analysis of invertase gene family in watermelon and melon [J]. Molecular Plant Breeding, 2023, 21(12): 3829-3839.)
- [28] KENZIOR A, FOLK W R. *Arabidopsis thaliana* MS14/FVE associates with members of a novel family of plant specific PWWP/RRM domain proteins[J]. Plant Molecular Biology, 2015, 87(4): 329-339.
- [29] LI Z, DING Y, XIE L, et al. Regulation by sugar and hormone signaling of the growth of *Brassica napus* L. axillary buds at the transcriptome level[J]. Plant Growth Regulation, 2020, 90(3): 571-584.
- [30] MARTIN I, DOPICO B, MUÑOZ F J, et al. *In vivo* expression of a *Cicer arietinum* beta-galactosidase in potato tubers leads to a reduction of the galactan side-chains in cell wall pectin[J]. Plant & Cell Physiology, 2005, 46(10): 1613-1622.
- [31] ALI Z M, ARMUGAM S, LAZAN H. β -Galactosidase and its significance in ripening mango fruit[J]. Phytochemistry, 1995, 38(5): 1109-1114.
- [32] MITCHELL E D, WHITTLE J T. β -Galactosidase activity in cultured cotton cells (*Gossypium Hirsutum* L.): A comparison between cells growing on sucrose and lactose[J]. *In Vitro Cellular & Developmental Biology-Plant*, 1980, 16(10): 907-912.