

引用格式: 刘飞, 黄娟, 杜千禧, 等. 苦荞重组自交系的 RS 和 GABA 的 QTL 定位及候选基因分析[J]. 浙江农林大学学报, 2025, 42(4): 703–713. LIU Fei, HUANG Juan, DU Qianxi, *et al.* QTL mapping and candidate gene analysis of RS and GABA based on the recombinant inbred lines (RILs) of *Fagopyrum tataricum*[J]. *Journal of Zhejiang A&F University*, 2025, 42(4): 703–713.

苦荞重组自交系的 RS 和 GABA 的 QTL 定位及 候选基因分析

刘 飞¹, 黄 娟¹, 杜千禧¹, 朱丽伟¹, 邓 娇¹, 章洁琼², 石桃雄¹, 陈庆富¹

(1. 贵州师范大学生命科学院 荞麦产业技术研究中心, 贵州 贵阳 550025; 2. 贵州省农作物技术推广总站, 贵州 贵阳 550001)

摘要: 【目的】抗性淀粉(RS)和 γ -氨基丁酸(GABA)是苦荞 *Fagopyrum tataricum* 功能性成分, 对苦荞籽粒功能成分进行数量性状位点(QTL)定位对苦荞分子遗传改良具有重要意义。【方法】以‘小米荞’‘Xiaomiqiao’和‘晋荞麦2号’‘Jinqiaomai No. 2’为亲本构建的重组自交系(XJ-RILs)群体作为供试材料, 测定了XJ-RILs群体及其亲本的RS和GABA质量分数; 基于遗传图谱定位控制RS和GABA的QTL, 并对QTL区间内的候选基因进行鉴定和分析。【结果】XJ-RILs群体RS和GABA质量分数分别为4.51%~10.52%和0.37‰~2.50‰, 表现出明显的超亲优势和偏正态分布。根据RS和GABA质量分数将XJ-RILs分为5类(C1~C5), 其中C1类株系的RS和GABA质量分数均较高, 从中筛选出高RS和高GABA优异株系各3株。对XJ-RILs群体的RS和GABA进行QTL定位, 共检测到2个控制RS的QTL和1个控制GABA的QTL, 这3个位点表型贡献率分别为7.59%、6.34%和5.05%。对QTL内的基因进行鉴定, 共有108个RS候选基因, 将其表达模式分为6类(R1~R6), 其中R4、R5和R6中的30个基因在籽粒中的表达量较高。共鉴定到64个GABA候选基因, 其表达模式可以分6类(G1~G6), 其中G4、G5和G6中的21个基因在籽粒中的表达量较高。在RS和GABA候选基因中, 分别有16和6个基因存在SNP/Indel变异。【结论】筛选出高RS和高GABA优异株系各3株, 定位到2个控制RS和1个控制GABA的QTL位点, 其区间内分别筛选到108和64个基因, 初步锁定30个RS相关及21个GABA相关候选基因。图4表6参40

关键词: 苦荞; 数量性状位点(QTL); 抗性淀粉(RS); γ -氨基丁酸(GABA); 候选基因

中图分类号: S331 文献标志码: A 文章编号: 2095-0756(2025)04-0703-11

QTL mapping and candidate gene analysis of RS and GABA based on the recombinant inbred lines (RILs) of *Fagopyrum tataricum*

LIU Fei¹, HUANG Juan¹, DU Qianxi¹, ZHU Liwei¹, DENG Jiao¹, ZHANG Jieqiong²,
SHI Taoxiong¹, CHEN Qingfu¹

(1. Research Center for Buckwheat Industry Technology, College of Life Sciences, Guizhou Normal University, Guiyang 550025, Guizhou, China; 2. Guizhou Provincial Crop Technology Extension Station, Guiyang 550001, Guizhou, China)

Abstract: [Objective] Tartary buckwheat (*Fagopyrum tataricum*), as a high-quality minor grain crop, contains a variety of functional components, such as resistant starch (RS) and γ -aminobutyric acid (GABA). Quantitative trait locus (QTL) mapping of functional components in Tartary buckwheat grains is of great significance for molecular genetic improvement of Tartary buckwheat. [Method] The recombinant inbred

收稿日期: 2024-10-14; 修回日期: 2025-03-10

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(32060508); 贵州省科技计划项目(黔科合基础-ZK〔2021〕一般109); 国家现代农业产业技术体系荞麦育种岗位科学家专项资金(CARS-07-A5); 贵州师范大学学术新苗基金项目(黔师新苗〔2021〕A16号)

作者简介: 刘飞(ORCID: 009-009-9460-5302), 从事荞麦遗传育种研究。E-mail: 1324031781@qq.com。通信作者: 黄娟, 副教授, 从事遗传育种研究。E-mail: huang200669@163.com

lines population constructed by using ‘Xiaomijiao’ and ‘Jinqiaomai No. 2’ as parents (XJ-RILs) was used as the test material. The contents of RS and GABA of the XJ-RILs population and its parents were determined. Based on the genetic map, QTLs controlling RS and GABA were located, and candidate genes within the QTL intervals were identified and analyzed. [Result] The XJ-RILs population exhibited significant transgressive segregation and a skewed normal distribution for RS and GABA contents, ranging from 4.51% to 10.52% and 0.37‰ to 2.50‰, respectively. Based on their contents, the population was classified into five categories (C1 to C5), among which the C1 category had high levels of both RS and GABA, and three superior lines with high RS and three with high GABA were selected. QTL mapping for RS and GABA in the XJ-RILs population detected a total of two QTLs controlling RS and one controlling GABA, with phenotypic contribution rates of 7.59%, 6.34%, and 5.05%, respectively. A total of 108 candidate genes for RS were identified within the QTL regions, and their expression patterns were classified into six categories (R1 to R6). Among them, 30 genes in R4, R5, and R6 showed higher expression levels in seeds. Similarly, 64 candidate genes for GABA were identified and their expression patterns were classified into six categories (G1 to G6), with 21 genes in G4, G5, and G6 exhibiting higher expression in seeds. Among the candidate genes for RS and GABA, 16 and 6 genes, respectively, harbored SNP/Indel variations. [Conclusion] Three elite lines with high RS and three with high GABA were selected. Two QTL loci controlling RS and one QTL locus controlling GABA were identified. Within these loci intervals, 108 and 64 genes were screened respectively, with 30 RS-related and 21 GABA-related candidate genes preliminarily identified. [Ch, 4 fig. 6 tab. 40 ref.]

Key words: Tartary buckwheat; quantitative trait locus; resistant starch; γ -aminobutyric acid; candidate gene

苦荞 *Fagopyrum tataricum* 是一种既可食用又可药用的粮食作物, 喜旱怕水, 在中国西南部高海拔地区广泛种植^[1-2], 其籽粒含有抗性淀粉 (RS) 和 γ -氨基丁酸 (GABA) 等功能性成分, 对预防和治疗慢性疾病具有特殊功效和巨大药用价值, 有较高的营养和医疗保健价值^[3], 成为功能性食品开发和研究的热点之一^[4]。RS 主要指不能被健康人体小肠所吸收的部分淀粉及其降解产物的总和^[5]。食用富含 RS 的食物有助于增加饱腹感, 减少热量摄入^[6], 且引起的血糖波动较小, 有助于控制血糖浓度。对于苦荞中 RS 的研究主要集中在 RS 的制备, 如利用高压糊化、多次湿热处理等制备苦荞 RS^[7]。淀粉合成酶 (SS) 主要有颗粒结合淀粉合成酶 (GBSS) 和可溶性淀粉合成酶 (SSS) 2 种, 是淀粉生物合成过程中的关键酶之一^[8], WANG 等^[9] 从苦荞基因组中鉴定了 15 个 SS 基因家族成员, 对其分子特征进行了分析, WANG 等^[10] 分析了苦荞淀粉颗粒结合酶基因 (*FtGBSSI*) 完整的基因组序列。GABA 是一种广泛分布于动物、植物和微生物体内的非蛋白氨基酸^[11], 可作为应激反应信号参与植物的抗逆性调节, 也可作为神经递质, 参与动物神经元的兴奋和抑制调节, 帮助改善睡眠, 缓解抑郁和焦虑^[11-13]。外源摄入 GABA 还具有降血脂、预防肥胖症等功能^[14-15]。对于苦荞中 GABA 的研究主要集中在富集、功能性食品应用等方面, 张钰等^[16] 利用柠檬酸和亚精胺联合处理提高了苦荞芽中 GABA 的含量, CHEN 等^[17] 使用冷常压等离子体促进苦荞籽粒中 GABA 的积累。

数量性状位点 (QTL) 定位是揭示复杂数量性状和鉴定候选基因的有效植物育种方法^[18-19]。在不同的遗传背景下挖掘 QTL 对植物育种具有重要价值。RS 和 GABA 作为植物重要的功能性成分, 挖掘与其相关的 QTL, 了解其遗传基础对提高作物产量和优化作物品质具有重要意义。近年对 RS 和 GABA 的 QTL 研究多集中在水稻 *Oryza sativa* 等^[20] 农作物中, 目前还没有对苦荞籽粒中 RS 和 GABA 的 QTL 报道。

本研究以父本 ‘晋荞麦 2 号’ ‘Jinqiaomai No. 2’、母本 ‘小米荞’ ‘Xiaomijiao’ 及其构建的重组自交系 (XJ-RILs) 群体为供试材料, 基于黎瑞源等^[21] 构建的遗传图谱, 对 XJ-RILs 群体的 RS 和 GABA 2 个功能成分进行 QTL 定位研究, 以期鉴定控制苦荞 RS 和 GABA 的关键 QTL, 通过生物信息学分析找到相关的候选基因, 探索这 2 个功能成分在苦荞中的遗传基础, 为苦荞品种遗传改良及精确定位

RS 和 GABA 含量相关的基因提供基础材料。

1 材料与方法

1.1 材料

父本‘晋荞麦 2 号’、母本‘小米荞’及其构建的 XJ-RILs 群体于 2022 年种植于贵州师范大学荞麦产业技术研究中心安顺基地，常规大田管理。成熟期收获籽粒，在 30 ℃ 烘箱中烘干后剥壳，磨粉，存放于 4 ℃ 冰箱备用。取‘晋荞麦 2 号’和‘贵米苦 11 号’‘Guimiku No. 11’根、茎、叶、花、籽粒等不同部位组织，用液氮速冻后存放于 -80 ℃ 冰箱备用。

1.2 RS 的测定

参考张焕新^[22]的方法，略有改动，试剂购自伯远生物。准确称取 0.100 0 g 样品，添加 3 mL HCl-KCl (pH 2~3) 缓冲液，加入 1 mL 胃蛋白酶，60 ℃ 水浴振荡 1.0 h。取出冷却后用 HCl 和 NaOH 调 pH 至 5.4，加入 2 mL α -淀粉酶，90 ℃ 水浴振荡 1.5 h。样品冷却至室温整 pH 为 4.1~4.3，加入 1 mL 葡萄糖淀粉酶，60 ℃ 水浴振荡 2.0 h。加入 10 mL 无水乙醇，10 000 r·min⁻¹ 离心 2 min；弃去上清液，沉淀用 80% 乙醇洗 3 遍；加入 2 mL KOH 溶解沉淀，调整 pH 至 4.1~4.3，加入 1 mL 葡萄糖淀粉酶，60 ℃ 水浴振荡 1.0 h；沸水浴 5 min，10 000 r·min⁻¹ 离心 2 min，收集上清液，加 3 mL ddH₂O 洗涤沉淀 2 次，上清液合并，定容至 15 mL (待测样)。使用二硝基水杨酸 (DNS) 法在 540 nm 处测定吸光度 $[D(540)]$ ，根据公式计算 RS 质量分数：RS 质量分数=(葡萄糖质量×0.9/样品淀粉质量)×待测样体积×100%。

1.3 GABA 的测定

参考王传蔚^[23]的方法，略有改动，试剂购自伯远生物。准确称取 0.100 0 g 样品，加入 4 mL 甲醇，室温振荡 10 min；5 000 r·min⁻¹ 离心 15 min，弃上清液；重复上述甲醇处理步骤 1 次，待沉淀完全干燥后，加入 4 mL ddH₂O，40 ℃ 水浴振荡 10 min，5 000 r·min⁻¹ 离心 15 min，取上清液备用；重复上述步骤 1 次，合并上清液，定容至 10 mL。取 2 mL 溶液加入 0.8 mL 0.5 mol·L⁻¹ AlCl₃，室温振荡 5 min，12 000 r·min⁻¹ 离心 5 min，弃沉淀；加入 1.2 mL 的 10.5 mol·L⁻¹ KOH，室温振荡 5 min，12 000 r·min⁻¹ 离心 5 min，取上清液备用；重复上述步骤，直至将 10 mL 提取液全部处理完毕，合并所有得到的上清液；加入 4 mL 的四硼酸钠缓冲液 (pH 8.0) 和 1.4 mL 的质量分数为 6% 苯酚溶液；缓慢滴加 2.5 mL 质量分数为 5% NaClO 溶液，水浴 20 min；定容至 50 mL 后在 625 nm 处测定吸光度 $[D(625)]$ 。根据公式计算样品 GABA 质量分数：GABA 质量分数=待测液中总 GABA 质量浓度×待测液的体积×样品的总稀释倍数/(样品的质量×10⁶)×1 000‰。

1.4 QTL 定位

使用 WinQTL Cart 2.5 的复合区间作图法 (CIM)，设置对数优势比 (LOD) 为 2.5，对 XJ-RILs 群体进行 QTL 分析，采用“q+性状英文名缩写+所在染色体编号+序列号”对 QTL 位点进行命名^[24]。

1.5 候选基因筛选

基于 XJ-RILs 群体的 SNP 遗传图谱定位到控制 RS 和 GABA 相应的物理区间^[25]，将各 QTL 物理区间对应苦荞‘品苦 1 号’‘Pinku No. 1’参考基因组 (<https://www.mbkbase.org/Pinku1/>) 以获得 QTL 区间内基因及注释信息^[26]。

1.6 实时荧光定量 PCR (RT-qPCR)

使用 RNA Easy Fast 植物组织 RNA 快速提取试剂盒 (天根生化公司) 提取‘贵米苦 11 号’和‘晋荞麦 2 号’不同组织的 RNA，使用 PrimeScriptTM RT Master Mix (TaKaRa 生物公司) 反转录成 cDNA，选择了 *FtPinG0008597700.01*、*FtPinG0007011200.01*、*FtPinG0008803200.01* 和 *FtPinG0008811900.01* 等 4 个候选基因用 Primer3 Plus 设计 RT-qPCR 引物，由生工生物工程有限公司合成 (引物序列见表 1)，内参基因为 *FtActUniv*。以‘贵米苦 11 号’和‘晋荞麦 2 号’不同组织的 cDNA 为模板，按照 Eastep qPCR Mix (2x) 试剂盒 (普洛麦格生物公司) 说明书进行 RT-qPCR。采用 2^{- $\Delta\Delta C_t$} 法计算候选基因的表达量。

1.7 数据统计和分析

利用 Excel 2019 计算均值和变异系数，采用 IBM SPSS Statistics 26 计算峰度、偏度、绘制频率分布

表 1 RT-qPCR 引物序列

Table 1 Primers used for RT-qPCR analysis		
引物	正向引物(5'→3')	反向引物(5'→3')
<i>q-FtPinG0008597700.01</i>	GCGAACTATGGAGGGCTTGT	TCGTGCTCAGCCTGAAAAGT
<i>q-FtPinG0007011200.01</i>	CCATCATCAACTGGCTTCGG	GCAACAGAATTCACAAGGGACG
<i>q-FtPinG0008803200.01</i>	TTCAGAATCCCAAGTCCGGC	ATGAGGGGACAGAGACGTCA
<i>q-FtPinG0008811900.01</i>	GTTTGTTTCAGGTGGCAGTCG	CCTGCAAGTAGAAGGGCACA
<i>ActUniv</i>	GAGTTATGAGCTTCCTGATG	CCGCCACTCAACACAATGTT

图和进行各类群间研究性状的方差分析；采用 RStudio 应用程序作聚类分析，采用 iTOL 工具绘制聚类图^[27]。

2 结果与分析

2.1 苦荞籽粒中 RS 和 GABA 质量分数的描述统计分析

苦荞 XJ-RILs 群体亲本‘晋荞麦 2 号’和‘小米荞’RS 质量分数分别为 8.84% 和 9.26%，GABA 质量分数分别为 0.50‰和 0.56‰(表 2)，双亲间差异不显著；XJ-RILs 群体 RS 和 GABA 质量分数分别为 4.51%~10.52% 和 0.37‰~2.50‰，平均值分别为 7.53% 和 1.35‰，变异系数分别为 14.43% 和 38.21% (表 2)，均表现为偏正态分布，具超亲优势(图 1)，偏度分别为 0.123 和 0.018，峰度分别为 0.179 和 -0.875 (表 2)，表明这 2 种性状均是由多基因控制的数量性状。

表 2 苦荞 XJ-RILs 群体以及亲本 RS 和 GABA 的描述统计分析

Table 2 Descriptive statistical analysis of RS and GABA in the XJ-RILs population of Tartary buckwheat and the parents										
样本	RS					GABA				
	平均值±标准差/%	范围/%	偏度	峰度	变异系数/%	平均值±标准差/‰	范围/‰	偏度	峰度	变异系数/%
‘晋荞2号’	8.84±0.41					0.50±0.15				
‘小米荞’	9.26±0.35					0.56±0.04				
XJ-RILs 群体	7.53±1.09	4.51~10.52	0.123	0.179	14.43	1.35±0.52	0.37~2.50	0.018	-0.875	38.21

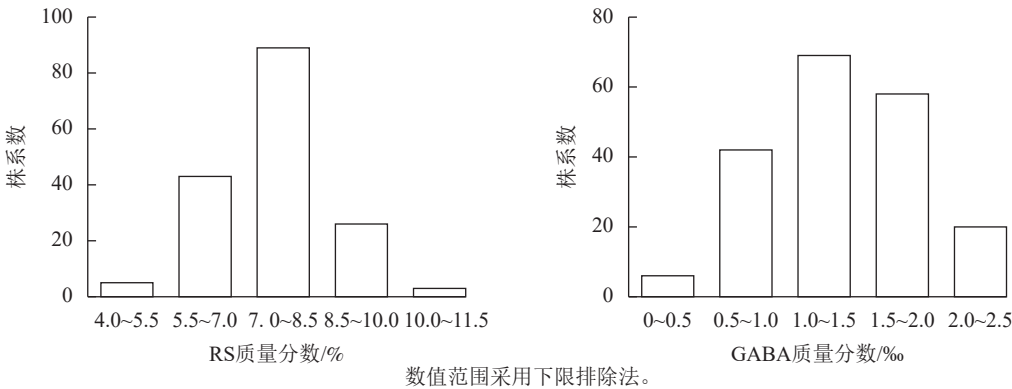
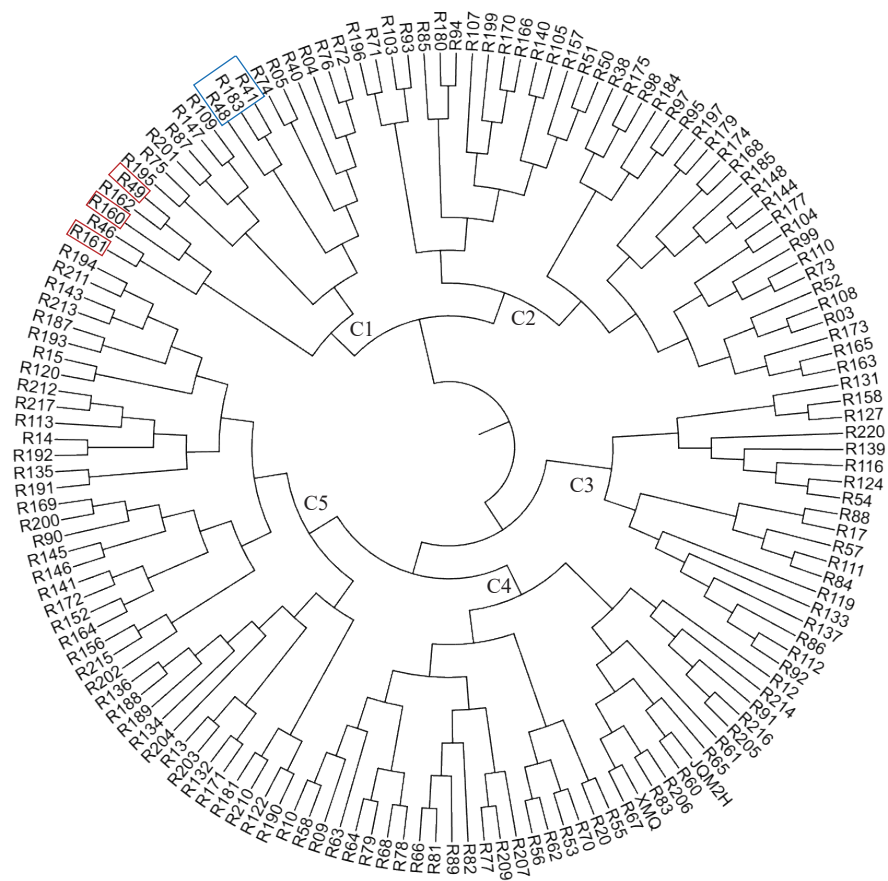


图 1 XJ-RILs 群体籽粒 RS 和 GABA 质量分数的频次分布图
Figure 1 Frequency histogram of RS and GABA content in the XJ-RILs

2.2 苦荞籽粒中 RS 和 GABA 的聚类分析及优异株系筛选

根据 RS 和 GABA 的质量分数对苦荞 XJ-RILs 群体及其亲本共计 153 个株系进行聚类分析。结果表明：153 个株系被分为 5 个类群(图 2)，C1 类群包含 20 个株系，RS 平均质量分数为 8.78%，GABA 平均质量分数为 1.99‰，均高于其他 4 个类群(表 3)；C2 类群包含 40 个株系，RS 平均质量分数为 6.89%，GABA 平均质量分数为 1.83‰；C3 类群包含 19 个株系，较其他 4 个类群最少，RS 质量分数也最低，为 6.00%，GABA 平均质量分数为 1.00‰；C4 类群包含 34 个株系，RS 平均质量分数为 8.27%，GABA 质量分数最低，为 0.69‰；C5 类群包含 40 个株系，RS 平均质量分数为 7.71%，GABA 平均质量



红色方框内为RS优异株系；蓝色方框内为GABA优异株系。

图 2 XJ-RILs 群体 RS 和 GABA 性状聚类图

Figure 2 Cluster analysis of the XJ-RILs population based on their RS and GABA

分数为 1.26‰。

从 XJ-RILs 群体中筛选出 R49、R160 和 R161 3 个 RS 优异株系可作为 RS 高含量的推荐材料，其 RS 质量分数分别为 9.93%、10.52% 和 9.91% (表 4)；从 XJ-RILs 群体中筛选出 GABA 表达优异的 3 个株系可作为 GABA 高含量的推荐材料，即 R41、R48 和 R183，其 GABA 质量分数分别为 2.39‰、2.50‰和 2.47‰ (表 4)。

表 3 XJ-RILs 群体各类群 RS 和 GABA 性状
的方差分析

Table 3 ANOVA analysis of RS and GABA among different groups in XJ-RILs population			
类群	株系数/个	RS质量分数/%	GABA质量分数/‰
C1	20	8.78±0.72 a	1.99±0.27 a
C2	40	6.89±0.62 d	1.83±0.20 b
C3	19	6.00±0.52 e	1.00±0.22 d
C4	34	8.27±0.97 b	0.69±0.24 e
C5	40	7.71±0.46 c	1.26±0.14 c

说明：不同小写字母表示差异显著($P<0.05$)。

表 4 XJ-RILs 群体优异株系的 RS 和 GABA 质
量分数

Table 4 Contents of RS and GABA in excellent lines of XJ-RILs		
株系	RS质量分数/%	GABA质量分数/‰
R41	8.20	2.39
R48	8.75	2.50
R49	9.93	2.00
R160	10.52	1.91
R161	9.91	1.73
R183	8.23	2.47

2.3 苦荞籽粒中 RS 和 GABA 的 QTL 定位

对 XJ-RILs 群体苦荞籽粒 RS 和 GABA 进行 QTL 定位，RS 共检测到 2 个 QTL 位点，即 $qRS3-1$ 和 $qRS4-1$ ；GABA 检测到 1 个 QTL 位点，即 $qGABA7-1$ 。 $qRS3-1$ 位于第 3 染色体 Block5310~Block5518 区间，表型贡献率 (R^2) 为 7.59%，LOD 为 3.2； $qRS4-1$ 位于第 4 染色体 Block9147~Block9171 区间， R^2 为

6.34%，LOD 为 2.82；*qGABA7-1* 位于第 7 染色体 Block14135~Block14149 区间， R^2 为 5.05%，LOD 为 1.01；其中 *qRS3-1* 和 *qRS4-1* 来自 ‘小米荞’，加性效应分别为-0.31 和-0.28，*qGABA7-1* 来自于 ‘晋荞麦 2 号’，加性效应为 0.11 (表 5)。

表 5 苦荞 XJ-RILs 群体 RS 和 GABA 的 QTL 定位

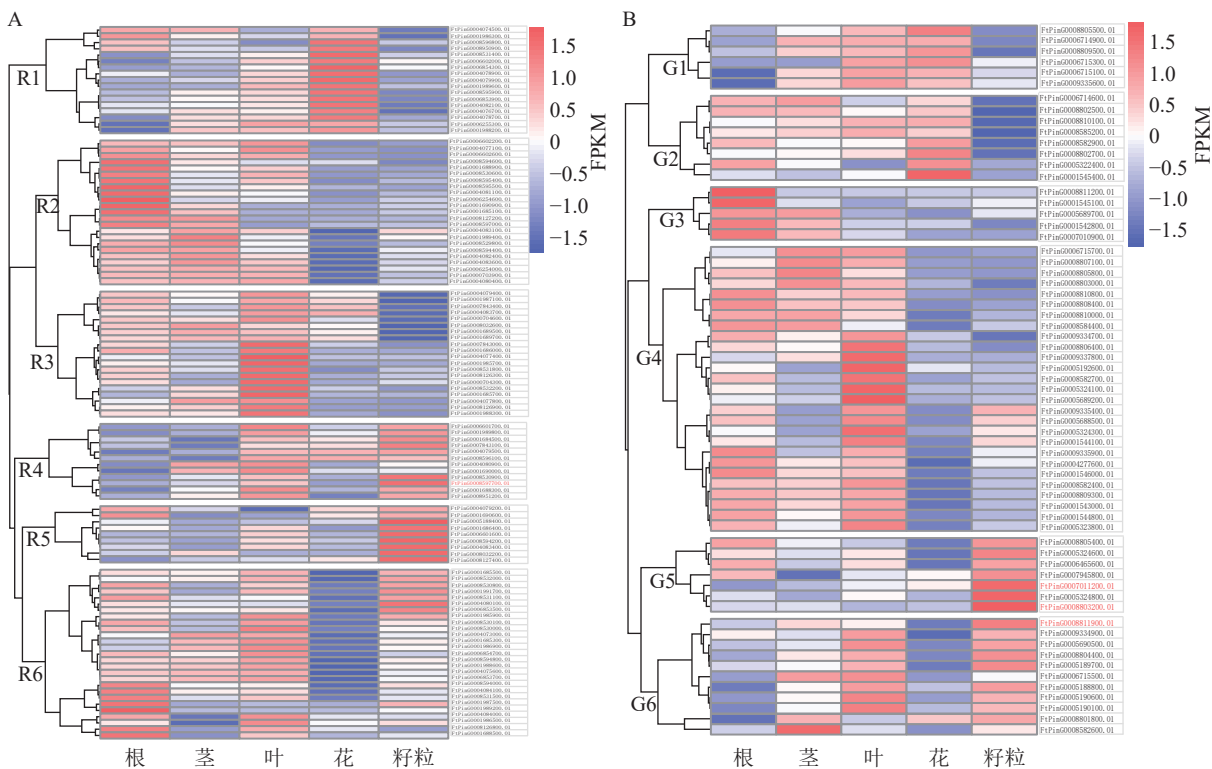
Table 5 QTL mapping of RS and GABA content in the XJ-RILs population of Tartary buckwheat

性状	QTL	染色体	位置/cM	LOD	R^2 /%	加性效应	置信区间/cM	标记区间	物理区间/Mb
RS	<i>qRS3-1</i>	Chr 3	0.39	3.20	7.59	-0.31	38.7~44.0	Block5310~Block5518	12.17~14.26
	<i>qRS4-1</i>	Chr 4	1.66	2.82	6.34	-0.28	165.1~168.9	Block9147~Block9171	50.92~51.33
GABA	<i>qGABA7-1</i>	Chr 7	1.01	2.52	5.05	0.11	98.9~101.8	Block14135~Block14149	32.352~33.13

说明：LOD. 对数优势比； R^2 . 表型贡献率。

2.4 RS 和 GABA QTL 位点内候选基因预测及表达分析

对 QTL 区段内的候选基因进行检测，*qRS3-1*、*qRS4-1* 和 *qGABA7-1* 分别检测到 96、20 和 70 个基因。基于转录组数据，3 个 QTL 位点中有 172 个基因在苦荞根、茎、叶、花和籽粒等至少一种组织中表达，其表达模式如图 3 所示。根据 RS 相关候选基因的表达情况，将在苦荞组织中表达的 108 个基因聚为 6 个类群 (图 3A)，即 R1~R6。其中，R1 类群含 17 个基因，该类群内基因在花中表达量最高，茎和叶次之，根中相对较低，籽粒中最低；R2 类群含 23 个基因，除 *FtPinG0004083100.01* 基因在籽粒中表达量较高外，其余基因在根中表达量最高，茎和叶中次之，籽粒中表达量较低，花中最低；R3 类群含 20 个基因，该类群内基因在叶中表达量最高，在根、茎和花中表达量次之，在籽粒中表达量最低；R4 类群含 12 个基因，除 *FtPinG0004080900.01* 和 *FtPinG0001690000.01* 基因在籽粒中表达量较低外，其余基因在叶和籽粒中表达量最高，茎和花中表达量次之，根中表达量最低；R5 类群含 9 个基因，该类群内基因在籽粒中表达量最高，在其余各组织中表达量相对较低；R6 类群含 27 个基因，除 11 个基因



A. RS候选基因在不同组织中的表达模式；B. GABA候选基因在不同组织中的表达模式；红色字体基因为进行RT-qPCR验证的基因。FPKM. 每千碱基转录本每百万印射片段数。

图 3 RS 和 GABA 候选基因在不同组织中的表达模式

Figure 3 The expression patterns of candidate genes controlling RS and GABA in different tissues

在籽粒中表达较高外，其余基因在根和叶中表达量较高，茎和籽粒中次之，花中最低。根据各类群基因在籽粒中的表达情况，R4 (10 个)、R5 (9 个) 和 R6 (11 个) 中的 30 个基因可能参与籽粒中 RS 合成。

根据 GABA 相关候选基因的表达情况，将在苦荞组织中表达的 64 个基因划分为 6 个类群 (图 3B)，即 G1~G6。其中，G1 类群含 6 个基因，该类群内基因在花和叶中表达量最高，茎中次之，根和籽粒中最低；G2 类群含 8 个基因，该类群内基因在花中表达量最高，根、茎和叶中次之，在籽粒中表达量最低；G3 类群含 5 个基因，该类群内基因在根中表达量最高，在茎中表达量次之，在叶、花和籽粒中表达量较低；G4 类群含 27 个基因，除 *FtPinG0009335400.01*、*FtPinG0005688500.01*、*FtPinG0005324300.01* 和 *FtPinG0001544100.01* 这 4 个基因在籽粒中表达量较高外，其余基因在根和叶中表达量最高，茎中次之，在花和籽粒中较低；G5 类群含 7 个基因，该类群内基因在籽粒中表达量最高，根中次之，茎、叶和花中均较低；G6 类群含 11 个基因，除 *FtPinG0006715500.01* 在籽粒中表达量较低外，其余基因在籽粒中表达量最高，叶中次之，其次在茎中表达量也较高，在根和花中表达量最低。根据各类群基因在籽粒中的表达情况，G4 (4 个)、G5 (7 个)、G6 (10 个) 中的 21 个基因可能参与籽粒中 GABA 的合成。

2.5 QTL 位点内候选基因 RT-qPCR 验证

为了确认基于苦荞 RNA-seq 所作 QTL 区段内基因组织特异性的准确性，选择了 *FtPinG0008597700.01*、*FtPinG0007011200.01*、*FtPinG0008803200.01* 和 *FtPinG0008811900.01* 等 4 个在籽粒中高表达的候选基因进行 RT-qPCR 验证 (图 4)。基于‘品苦 1 号’转录组数据对候选基因所作表达模式分析与实际表达情况存在差异，*FtPinG0008811900.01* 在 2 个品种的不同组织中表达模式与转录组一致，均在籽粒中表达量最高；*FtPinG0008803200.01* 在‘晋荞麦 2 号’的不同组织中表达量基本与转录组数据一致，但在‘贵米苦 11 号’的不同组织中表达情况与转录组存在较大差异；*FtPinG0008597700.01* 和 *FtPinG0007011200.01* 基因在 2 个品种中的实际表达量与转录组表达情况均存在差异，但与转录组数据一致的是 4 个基因在籽粒中均高表达。可见，基因的表达情况会受到遗传背景和环境因素的影响，但基于转录组在籽粒中高表达的基因实际也在籽粒中不同程度表达，参与籽粒中 RS 和 GABA 的合成调控。

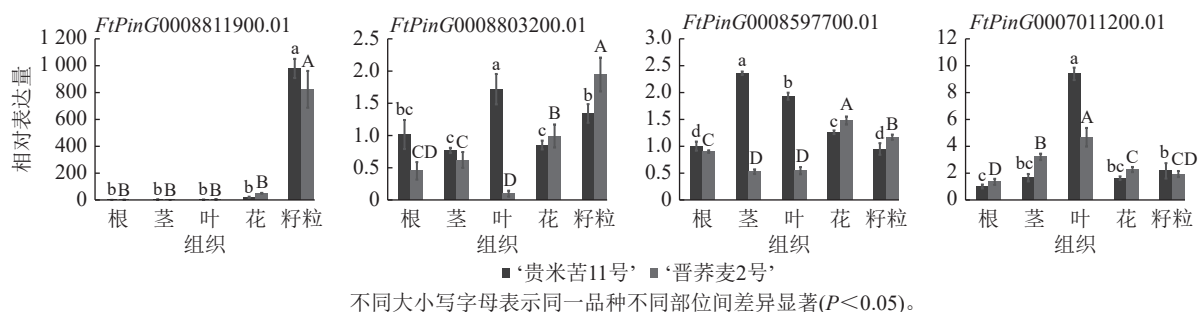


图 4 RS 和 GABA 候选基因在不同组织中的 RT-qPCR 验证

Figure 4 RT-qPCR validation of RS and GABA candidate genes in different tissues

2.6 候选基因的变异位点分析

基于 XJ-RILs 群体的 SNP 遗传图谱^[25]，对筛选的候选基因进行变异位点分析。表 6 结果表明：*qRS3-1*、*qRS4-1* 和 *qGABA7-1* 中有 22 个基因存在变异，均只有 1 个变异位点。*qRS3-1* 中有 7 个基因存在 SNP 变异，5 个存在 Indel 变异，其中有 4 个基因功能未得到注释，其余 8 个基因分别得到注释：Protein NLP (*FtPinG0008950900.01*)、SWEET sugar transporter (*FtPinG0008951200.01*)、Galactose-binding-like (*FtPinG0008595500.01*)、Homeobox (*FtPinG0004083400.01*)、Phosphoribosyltransferase C-terminal (*FtPinG0001685300.01*)、Protein kinase-like (*FtPinG0008594800.01*)、Protein DMP (*FtPinG0008594400.01*) 和 P-type ATPase (*FtPinG0001685100.01*)。

qRS4-1 中有 4 个基因存在变异，3 个基因存在 SNP 变异，1 个基因存在 Indel 变异。这些基因中只有 1 个基因未得到注释，其余 3 个基因分别得到注释：Ribosomal protein L7Ae (*FtPinG0001991700.01*)、Thioredoxin-like superfamily (*FtPinG0006853900.01*)、Cytochrome b5-like heme (*FtPinG0006854700.01*)。

qGABA7-1 中 6 个基因均为 Indel 变异，其中只有 1 个基因未得到注释，其余分别得到注释：Cyclophilin-type peptidyl-prolyl cis-trans isomerase (*FtPinG0009335600.01*)、Ubiquinol-Cytochrome

Reductase (*FtPinG0008807100.01*)、 B-box-type zinc finger (*FtPinG0008810800.01*)、 Phytocyanin (*FtPinG0008811900.01*) 和 Isoprenoid synthase (*FtPinG0006715500.01*)。

表 6 候选基因的 SNP/Indel 变异位点

Table 6 Variant SNP/Indel sites of candidate genes						
序号	基因	QTL	染色体	变异类型	变异位点信息 (‘小米荞’ / ‘晋荞麦2号’)	基因注释
1	<i>FtPinG0001690600.01</i>	<i>qRS3-1</i>	Chr 3	SNP	A/G	
2	<i>FtPinG0008950900.01</i>	<i>qRS3-1</i>	Chr 3	SNP	T/A	NLP蛋白
3	<i>FtPinG0008951200.01</i>	<i>qRS3-1</i>	Chr 3	SNP	T/A	SWEET糖转运蛋白
4	<i>FtPinG0008595500.01</i>	<i>qRS3-1</i>	Chr 3	SNP	A/T	半乳糖结合蛋白
5	<i>FtPinG0004079200.01</i>	<i>qRS3-1</i>	Chr 3	SNP	G/A	
6	<i>FtPinG0004083400.01</i>	<i>qRS3-1</i>	Chr 3	SNP	A/G	同源框基因
7	<i>FtPinG0001685300.01</i>	<i>qRS3-1</i>	Chr 3	SNP	G/A	磷酸核糖基转移酶
8	<i>FtPinG0008594800.01</i>	<i>qRS3-1</i>	Chr 3	Indel	G/GT	蛋白激酶
9	<i>FtPinG0008594400.01</i>	<i>qRS3-1</i>	Chr 3	Indel	CTTTTTC/A	DMP蛋白
10	<i>FtPinG0008127400.01</i>	<i>qRS3-1</i>	Chr 3	Indel	C/CA	
11	<i>FtPinG0008127200.01</i>	<i>qRS3-1</i>	Chr 3	Indel	A/AC	
12	<i>FtPinG0001685100.01</i>	<i>qRS3-1</i>	Chr 3	Indel	A/AATCAT	P型ATP酶
13	<i>FtPinG0001989400.01</i>	<i>qRS4-1</i>	Chr 4	SNP	G/A	
14	<i>FtPinG0001991700.01</i>	<i>qRS4-1</i>	Chr 4	SNP	T/C	核糖体蛋白L7Ae
15	<i>FtPinG0006853900.01</i>	<i>qRS4-1</i>	Chr 4	SNP	G/A	硫氧还原蛋白类超家族
16	<i>FtPinG0006854700.01</i>	<i>qRS4-1</i>	Chr 4	Indel	T/TG	细胞色素b5
17	<i>FtPinG0009335600.01</i>	<i>qGABA7-1</i>	Chr 7	Indel	AT/A	亲环素类肽基脯氨酸顺反异构酶
18	<i>FtPinG0008807100.01</i>	<i>qGABA7-1</i>	Chr 7	Indel	TC/T	泛醇-细胞色素c还原酶
19	<i>FtPinG0008810800.01</i>	<i>qGABA7-1</i>	Chr 7	Indel	AATAT/A	B-box型锌指结构
20	<i>FtPinG0008811900.01</i>	<i>qGABA7-1</i>	Chr 7	Indel	G/GT	质体蓝素
21	<i>FtPinG0006715500.01</i>	<i>qGABA7-1</i>	Chr 7	Indel	T/TATAATAATAATAATAATA	异戊二烯合成酶
22	<i>FtPinG0005188800.01</i>	<i>qGABA7-1</i>	Chr 7	Indel	CTTGTTAAAGAAGTTTTC/C	

3 讨论

本研究 XJ-RILs 群体中 RS 质量分数为 4.51%~10.52%，低于周一鸣等^[28]测得的 RS 范围 (7.00%~35.00%)，但也有研究表明苦荞中 RS 质量分数大于 4.00%^[29]，与本研究所测结果相符合。郑发英等^[30]研究表明不同提取方法得到的 RS 质量分数差异显著，因此推测可能是受到所用材料和 RS 提取方法的影响。不同品种的荞麦中，GABA 的质量分数存在差异，本研究所测 GABA 质量分数为 0.37‰~2.50‰，低于张余等^[31]所测不同地方品种荞麦中 GABA 的质量分数 (0.98‰~1.68‰)；也低于朱丽伟等^[32]所测多年生荞麦中 GABA 的质量分数 (1.439‰~3.968‰)；而邹亮等^[33]所测的 ‘米荞 1 号’ 的 GABA 质量分数为 0.048‰，低于本研究所测 ‘小米荞’ (0.50‰)，推测可能是 GABA 合成相关基因在不同品种荞麦中存在差异表达导致，RT-qPCR 验证实验也证明了同一基因在不同品种的苦荞中存在差异表达，因而在不同品种的苦荞中 GABA 的质量分数存在较大差异。

聚类分析作为评价种质资源的重要手段，可以为资源的挖掘利用提供参考^[34]。本研究通过聚类分析筛选到了苦荞 XJ-RILs 群体中 RS 优异的 3 个株系 (R49、R160 和 R161)，以及 GABA 优异的 3 个株系 (R41、R48 和 R183)，筛选到的株系可用于苦荞品种的遗传改良，也可作为高 RS 和 GABA 的选育材料。

本研究基于 QTL 定位预测到控制苦荞籽粒中 RS 和 GABA 的候选基因，在所定位筛选到的候选基因中，*FtPinG008951200.01* 注释到 SWEET 家族基因，SWEET 家族是一类糖转运蛋白，可以协助糖类顺浓度梯度运输^[35]。本研究中该基因存在 SNP 变异，即 A 变异为 T，在籽粒中高表达，推测该基因可以在苦荞籽粒发育的过程中协助蔗糖运输，为籽粒发育提供碳素营养。张计育等^[36]的研究也表明 SWEET 家族内基因与籽粒中淀粉积累有关，LI 等^[37]研究了 21 个 SWEET 基因，其中有 7 个在籽粒发育

的糖运输和从糖到淀粉的转化中起着重要作用。*FtPinG0008807100.01* 注释到 UQCR (ubiquinol-cytochrome c reductase) 家族内基因, UQCR 是一种多亚基跨膜复合物, 是线粒体电子传递链的一部分, 参与 ATP 生成^[38], 而 GABA 的合成和代谢也与细胞内能量代谢相关, 推测其可能参与 GABA 合成过程中能量代谢的调控。*FtPinG0008811900.01* 注释到 PC (phytocyanin), PC 是一类铜电子转移蛋白, 铜电子可作为 GABA 合成过程中的催化剂^[39-40], RT-qPCR 结果也显示 *FtPinG0008811900.01* 基因在籽粒中高表达, 表明该基因调控了苦荞籽粒中 GABA 的合成。

4 结论

本研究筛选到了 RS 高含量的株系 (R49、R160 和 R161) 以及 GABA 高含量的株系 (R41、R48 和 R183)。在 3 号和 4 号染色体上定位到了 2 个 RS 的 QTL 位点, 在 7 号染色体上定位到了 1 个 GABA 的 QTL 位点。对 QTL 区段内的候选基因进行检测, *qRS3-1*、*qRS4-1* 和 *qGABA7-1* 分别检测到 96、20 和 70 个基因, 从这些基因中初步筛选出 30 个调控 RS 的候选基因, 21 个调控 GABA 的候选基因, 22 个存在 SNP/Indel 变异的基因。本研究可为高 RS 和高 GABA 苦荞分子育种奠定基础, 并为高 RS 和高 GABA 苦荞育种提供候选材料。

5 参考文献

- [1] ZHOUE Yiming, LU Haoyou, ZHAO Shen, *et al.* The beneficial effects of Tartary buckwheat (*Fagopyrum tataricum* Gaertn.) on diet-induced obesity in mice are related to the modulation of gut microbiota composition[J]. *Food Science and Human Wellness*, 2023, **12**(4): 1323–1330.
- [2] 吕勇, 许学微, 陈庆富, 等. 苦荞种子活力测定方法与其田间成苗率的相关性[J]. 贵州师范大学学报(自然科学版), 2024, **42**(2): 112–117.
LÜ Yong, XU Xuewei, CHEN Qingfu, *et al.* Relativity analysis between the percentage of seedlings in the field and the methods of seed testing of Tartary buckwheat[J]. *Journal of Guizhou Normal University (Natural Sciences)*, 2024, **42**(2): 112–117.
- [3] 陈旭玲, 李显团, 王横, 等. ⁶⁰Co-γ 辐射诱变苦荞品系中淀粉与可溶性糖突变种质的鉴定[J]. 贵州师范大学学报(自然科学版), 2025, **43**(2): 85–92.
CHEN Xuling, LI Xiantuan, WANG Heng, *et al.* Identification of mutant germplasm of starch and soluble sugar in Tartary buckwheat strain induced by ⁶⁰Co-γ radiation[J]. *Journal of Guizhou Normal University (Natural Sciences)*, 2025, **43**(2): 85–92.
- [4] 吴姗姗, 夏雨, 吴俏瑾, 等. 5 种苦荞的营养成分分析及比较[J]. 食品工业, 2021, **42**(9): 334–337.
WU Shanshan, XIA Yu, WU Qiaojin, *et al.* Analysis of nutritional components of Tartary buckwheat in different varieties and different producing areas[J]. *The Food Industry*, 2021, **42**(9): 334–337.
- [5] CHAMP M, LANGKILDE A M, BROUNS F, *et al.* Advances in dietary fibre characterisation. 2. Consumption, chemistry, physiology and measurement of resistant starch; implications for health and food labelling[J]. *Nutrition Research Reviews*, 2003, **16**(2): 143–161.
- [6] REGINA A, BERBEZY P, KOSAR-HASHEMI B, *et al.* A genetic strategy generating wheat with very high amylose content[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2015, **13**(9): 1276–1286.
- [7] 张楚佳, 窦博鑫, 高嫚, 等. 物理法制备 RS3 型抗性淀粉的研究进展[J]. 食品工业科技, 2023, **44**(13): 425–433.
ZHANG Chujia, DOU Boxin, GAO Man, *et al.* Progress in the preparation of RS3 resistant starch by physical methods[J]. *Science and Technology of Food Industry*, 2023, **44**(13): 425–433.
- [8] 闵芮涵, 孙敏译, 吴昀, 等. 离体百合鳞茎发育及淀粉合成酶基因 *LohGBSSI* 的克隆与表达[J]. 浙江农林大学学报, 2020, **37**(2): 201–208.
MIN Ruihan, SUN Minyi, WU Yun, *et al.* *In vitro* bulblet development and analysis of starch synthase gene (*LohGBSSI*) from *Lilium* ‘Sorbonne’[J]. *Journal of Zhejiang A&F University*, 2020, **37**(2): 201–208.
- [9] WANG Lei, LIU Linling, WU Hualu, *et al.* Evolutionary and expression analysis of starch synthase genes from Tartary buckwheat revealed the potential function of *FtGBSSII-4* and *FtGBSSII-5* in seed amylose biosynthesis[J]. *Crop Science*, 2023, **63**(5): 2925–2940.
- [10] WANG Xun, FENG Bo, XU Zhibin, *et al.* Identification and characterization of granule bound starch synthase I (*GBSSI*)

- gene of Tartary buckwheat (*Fagopyrum tataricum* Gaertn.)[J]. *Gene*, 2014, **534**(2): 229–235.
- [11] HEPSONALI P, GROEGER J A, NISHIHARA J, *et al.* Effects of oral gamma-aminobutyric acid (GABA) administration on stress and sleep in humans: a systematic review[J/OL]. *Frontiers in Neuroscience*, 2020, **14**: 923[2024-09-25]. DOI: [10.3389/fnins.2020.00923](https://doi.org/10.3389/fnins.2020.00923).
- [12] ZHAO Mingxia, TUO Houzhen, WANG Shuhui, *et al.* The effects of dietary nutrition on sleep and sleep disorders[J/OL]. *Mediators of Inflammation*, 2020, **2020**: 3142874[2024-09-25]. DOI: [10.1155/2020/3142874](https://doi.org/10.1155/2020/3142874).
- [13] RONG Mei, JIA Jiujie, LIN Minqiu, *et al.* The effect of modified Qiyuan paste on mice with low immunity and sleep deprivation by regulating GABA nerve and immune system[J/OL]. *Chinese Medicine*, 2024, **19**(1): 84[2024-09-25]. DOI: [10.1186/s13020-024-00939-5](https://doi.org/10.1186/s13020-024-00939-5).
- [14] 金国明, 陈笑笑, 严国伟, 等. 发芽糙米 γ -氨基丁酸富集、调控及其功能食品研究进展[J]. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 2024, **50**(3): 353–367.
- JIN Guoming, CHEN Xiaoxiao, YAN Guowei, *et al.* Recent advances in enrichment, regulation and the functional foods of γ -aminobutyric acid in germinated brown rice[J]. *Journal of Zhejiang University (Agriculture and Life Sciences)*, 2024, **50**(3): 353–367.
- [15] 路静, 白术群, 郑学玲. 萌芽谷物中 γ -氨基丁酸代谢及应激积累机制的研究进展[J]. 食品与发酵工业, 2024, **50**(17): 380–386.
- LU Jing, BAI Shuqun, ZHENG Xueling. Research progress on the metabolism of γ -aminobutyric acid and the mechanism of stress accumulation in germinated grains[J]. *Food and Fermentation Industries*, 2024, **50**(17): 380–386.
- [16] 张钰, 李静媛, 雷琦, 等. 亚精胺和柠檬酸联合处理促进麦芽中 γ -氨基丁酸的富集[J]. 现代食品科技, 2024, **40**(3): 200–208.
- ZHANG Yu, LI Jingyuan, LEI Qi, *et al.* Improving the enrichment of γ -aminobutyric acid in buckwheat sprouts by combined treatments using spermidine and citric acid[J]. *Modern Food Science & Technology*, 2024, **40**(3): 200–208.
- [17] CHEN Guiyun, WANG Yushan, ZHANG Mingyue, *et al.* Cold atmospheric plasma treatment improves the γ -aminobutyric acid content of buckwheat seeds providing a new anti-hypertensive functional ingredient[J/OL]. *Food Chemistry*, 2022, **388**: 1330643[2024-09-25]. DOI: [10.1016/j.foodchem.2022.133064](https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2022.133064).
- [18] RAJ S R G, NADARAJAH K. QTL and candidate genes: techniques and advancement in abiotic stress resistance breeding of major cereals[J/OL]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2023, **24**(1): 63[2024-09-25]. DOI: [10.3390/ijms24010006](https://doi.org/10.3390/ijms24010006).
- [19] 吴家胜, 汪旭升. 数量性状位点 (QTLs) 内候选基因的生物信息学分析方法[J]. 浙江林学院学报, 2008, **25**(1): 104–108.
- WU Jiasheng, WANG Xusheng. Methods of bioinformatic analysis for candidate genes underlying quantitative trait loci(QTLs)[J]. *Journal of Zhejiang Forestry College*, 2008, **25**(1): 104–108.
- [20] 孙晓雪. 水稻功能性营养品质性状 QTL 定位及环境互作分析[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2017.
- SUN Xiaoxue. *Analysis of QTL Mapping and Environmental Interaction of Functional Nutritional Quality Traits in Rice*[D]. Harbin: Northeast Agricultural University, 2017.
- [21] 黎瑞源, 梁龙兵, 石桃雄, 等. 苦荞重组自交系群体 F_5 代 SSR 遗传图谱的构建[J]. 贵州师范大学学报(自然科学版), 2017, **35**(4): 31–45.
- LI Ruiyuan, LIANG Longbing, SHI Taoxiong, *et al.* Construction of a microsatellite-based genetic map of Tartary buckwheat using F_5 recombinant inbred lines[J]. *Journal of Guizhou Normal University (Natural Sciences)*, 2017, **35**(4): 31–45.
- [22] 张焕新. 抗性淀粉酶法制备及其特性与应用的研究[D]. 无锡: 江南大学, 2012.
- ZHANG Huanxin. *The Preparation and Application of Resistant Starch with a Combination of α -Amylase and Pullulanase*[D]. Wuxi: Jiangnan University, 2012.
- [23] 王传蔚. 多年生荞麦植物菜用品质评价[D]. 贵阳: 贵州师范大学, 2016.
- WANG Chuanwei. *The Vegetable Quality Evaluation of Perennial Buckwheat*[D]. Guiyang: Guizhou Normal University, 2016.
- [24] 薛贤滨, 黎瑞源, 任蓉蓉, 等. 苦荞 (*Fagopyrum tataricum*) RILs 群体果壳率相关性状的变异分析和 QTL 定位[J]. 基因组学与应用生物学, 2024, **43**(3): 428–441.
- XUE Xianbin, LI Ruiyuan, REN Rongrong, *et al.* Variation analysis and QTL mapping of grain shell rate-related traits of RILs population in Tartary buckwheat (*Fagopyrum tataricum*)[J]. *Genomics and Applied Biology*, 2024, **43**(3): 428–441.
- [25] SHI Taoxiong, LI Ruiyuan, ZHENG Ran, *et al.* Mapping QTLs for 1000-grain weight and genes controlling hull type using

- SNP marker in Tartary buckwheat (*Fagopyrum tataricum*) [J/OL]. *BMC Genomics*, 2021, **22**(1): 1423 [2024-09-25]. DOI: 10.1186/s12864-021-07449-w.
- [26] ZHANG Lijun, LI Xiuxiu, MA Bin, *et al.* The Tartary buckwheat genome provides insights into rutin biosynthesis and abiotic stress tolerance [J]. *Molecular Plant*, 2017, **10**(9): 1224–1237.
- [27] 石桃雄, 郑俊青, 郑冉, 等. 苦荞重组自交系群体淀粉组分含量和产量的变异分析 [J]. 贵州师范大学学报 (自然科学版), 2021, **39**(5): 1–6, 28.
- SHI Taoxiong, ZHENG Junqing, ZHENG Ran, *et al.* Variation analysis of starch components content and yield in recombinant inbred lines of Tartary buckwheat (*Fagopyrum tataricum*) [J]. *Journal of Guizhou Normal University (Natural Sciences)*, 2021, **39**(5): 1–6, 28.
- [28] 周一鸣, 李保国, 崔琳琳, 等. 荞麦淀粉及其抗性淀粉的颗粒结构 [J]. 食品科学, 2013, **34**(23): 25–27.
- ZHOU Yiming, LI Baoguo, CUI Linlin, *et al.* Granular structure of buckwheat starch and resistant starch [J]. *Food Science*, 2013, **34**(23): 25–27.
- [29] CHRISTA K, SORAL-ŚMIETANA M. Buckwheat grains and buckwheat products-nutritional and prophylactic value of their components - a review [J]. *Czech Journal of Food Sciences*, 2008, **26**(3): 153–162.
- [30] 郑发英, 曾姗姗, 刘思曼, 等. 黑苦荞淀粉与普通荞麦淀粉理化及结构性质的比较分析 [J]. 食品与发酵工业, 2024, **50**(10): 160–168.
- ZHENG Faying, ZENG Shanshan, LIU Siman, *et al.* Comparison and analysis of physicochemical and structural properties of black Tartary buckwheat starch and common buckwheat starch [J]. *Food and Fermentation Industries*, 2024, **50**(10): 160–168.
- [31] 张余, 吴兴慧, 黄凯丰. 不同产地金荞叶菜的产量与品质分析 [J]. 中国果菜, 2019, **39**(12): 52–55.
- ZHANG Yu, WU Xinghui, HUANG Kaifeng. Yield and quality of *Fagopyrum cymosums* from different producing areas [J]. *China Fruit & Vegetable*, 2019, **39**(12): 52–55.
- [32] 朱丽伟, 周焱, 蔡芳, 等. NIRS 法定量分析多年生苦荞叶片蛋白质与 GABA 含量 [J]. 光谱学与光谱分析, 2020, **40**(8): 2421–2426.
- ZHU Liwei, ZHOU Yan, CAI Fang, *et al.* Quantitative analysis of perennial buckwheat leaves protein and GABA using near infrared spectroscopy [J]. *Spectroscopy and Spectral Analysis*, 2020, **40**(8): 2421–2426.
- [33] 邹亮, 彭镰心, 许丽佳, 等. UPLC-TOF/MS 测定苦荞中的 γ -氨基丁酸 [J]. 华西药学杂志, 2012, **27**(3): 326–328.
- ZOU Liang, PENG Lianxin, XU Lijia, *et al.* Determination of γ -aminobutyric acid in Tartary buckwheat by UPLC-TOF/MS [J]. *West China Journal of Pharmaceutical Sciences*, 2012, **27**(3): 326–328.
- [34] 路子峰, 苏峻冬, 徐麟, 等. 110 份鹰嘴豆种质品质性状遗传多样性分析与综合评价 [J]. 西北农业学报, 2024, **33**(6): 1041–1048.
- LU Zifeng, SU Jundong, XU Lin, *et al.* Genetic diversity analysis and comprehensive evaluation of quality traits in 110 Chickpea (*Cicer arietinum* L.) germplasm [J]. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*, 2024, **33**(6): 1041–1048.
- [35] CHEN Liqing, LIN I W, QU Xiaoqing, *et al.* A cascade of sequentially expressed sucrose transporters in the seed coat and endosperm provides nutrition for the *Arabidopsis* embryo [J]. *The Plant Cell*, 2015, **27**(3): 607–619.
- [36] 张计育, 王刚, 王涛, 等. SWEET 蛋白在植物生长发育中的功能作用研究进展 [J]. 植物资源与环境学报, 2023, **32**(5): 1–15.
- ZHANG Jiyu, WANG Gang, WANG Tao, *et al.* Research progress on functional roles of SWEET proteins in plant growth and development [J]. *Journal of Plant Resources and Environment*, 2023, **32**(5): 1–15.
- [37] LI Pei, WANG Lihan, LIU Hongbo, *et al.* Impaired SWEET-mediated sugar transportation impacts starch metabolism in developing rice seeds [J]. *The Crop Journal*, 2022, **10**(1): 98–108.
- [38] CUI Tiezhong, CONTE A, FOX J L, *et al.* Modulation of the respiratory super complexes in yeast: enhanced formation of cytochrome oxidase increases the stability and abundance of respiratory supercomplexes [J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2014, **289**(9): 6133–6141.
- [39] MA Haoli, ZHAO Heming, LIU Zhi, *et al.* The phytoeyanin gene family in rice (*Oryza sativa* L.): genome-wide identification, classification and transcriptional analysis [J/OL]. *PLoS One*, 2011, **6**(10): 25184 [2024-09-25]. DOI: 10.1371/journal.pone.0025184.
- [40] ZHU Nengbo, WANG Ting, GE Liang, *et al.* γ -amino butyric acid (GABA) synthesis enabled by copper-catalyzed carboamination of alkenes [J]. *Organic Letters*, 2017, **19**(18): 4718–4721.