

# ‘红玉’×‘金冠’苹果杂交后代果实糖酸组分遗传分析

闫忠业<sup>1</sup>, 伊凯<sup>1\*</sup>, 刘志<sup>1\*</sup>, 王冬梅<sup>1</sup>, 吕天星<sup>1</sup>, 李春敏<sup>2</sup>, 陈东玫<sup>2</sup>

(<sup>1</sup>辽宁省果树科学研究所, 辽宁熊岳 115009; <sup>2</sup>河北省农林科学院昌黎果树研究所, 河北昌黎 066600)

**摘要:**【目的】探讨糖酸组分在苹果杂交后代中的遗传规律。【方法】以苹果品种‘红玉’与‘金冠’及其杂交后代的实生群体为试材,利用高效液相色谱方法(HPLC),测定‘红玉’与‘金冠’及其杂交后代果实糖酸组分含量。【结果】糖组分含量在‘红玉’与‘金冠’杂交后代中呈正态分布,符合数量性状的遗传特点。在亲本与其杂交后代果实中,果糖、葡萄糖、蔗糖是主要糖组分。亲本的果糖与葡萄糖含量比例要低于杂交后代中2者的平均比例。杂交后代群体果实中果糖、葡萄糖、蔗糖平均质量分数分别为39.86、15.46、23.02 mg·g<sup>-1</sup>,遗传传递力分别为71.59%、65.56%、182.55%;果糖、葡萄糖的遗传主要是加性效应引起的,蔗糖的遗传除存在加性效应外,还存在一定程度的非加性效应。果实中酸的主要成分有苹果酸、枸橼酸、琥珀酸和草酸,草酸、琥珀酸、枸橼酸含量都呈不连续变异,苹果酸呈连续变异,具有典型的数量性状遗传特征。杂交后代群体果实中苹果酸、枸橼酸、琥珀酸、草酸平均质量分数分别为0.55、0.04、0.03、0.02 mg·g<sup>-1</sup>,遗传传递力分别为90.09%、57.62%、84.26%、91.57%。【结论】果糖、葡萄糖、蔗糖、苹果酸是由微效基因控制的数量性状。草酸、枸橼酸、琥珀酸可能是由2对主效基因控制的质量性状,并受微效基因影响;分别控制琥珀酸、枸橼酸含量的2对基因间可能存在互补作用。

**关键词:** 苹果;杂交后代;糖组分;酸组分;遗传

中图分类号: S661.1

文献标志码: A

文章编号: 1009-9980(2017)02-0129-08

## A study of genetic trend of sugar and acid components in the fruits of apple hybrid progeny of ‘Jonathan’ × ‘Golden Delicious’

YAN Zhongye<sup>1</sup>, YI Kai<sup>1\*</sup>, LIU Zhi<sup>1\*</sup>, WANG Dongmei<sup>1</sup>, LÜ Tianxing<sup>1</sup>, LI Chunmin<sup>2</sup>, CHEN Dongmei<sup>2</sup>

(<sup>1</sup>Liaoning Research Institute of Pomology, Xiongyue 115009, Liaoning, China; <sup>2</sup>Changli Institute of Pomology, Hebei Academy of Agricultural and Forestry Science, Changli 066600, Hebei, China)

**Abstract:** 【Objective】Sugars and acids are the main components determining fruit eating quality in apple. Sugar and acid composition is also related to the flavor of the fruits. Previous study showed that the total sugar content of apple fruit was controlled by multiple genes and total acid content was controlled by major gene although the cases were not always the same. There were a few reports on genetic trend of sugar and acid components. Therefore, it is necessary to carry out further research on the inheritance of sugar and acid components for providing more reference for quality breeding in apple. 【Methods】The parents and hybrid progeny of ‘Jonathan’ × ‘Golden Delicious’ were used as materials. The sugar and acid components of the fruits of the parents and the 186 hybrid seedling trees were measured by using high performance liquid chromatography (HPLC). The flesh of matured fruit was cut into small pieces and put in liquid nitrogen. Then they were ground by SPEX6870 frozen mill into pulp and were stored at -20 °C. One gram pulp was put into the 10 mL centrifuge tube, adding 4 mL redistilled water for mixing, and it was kept static at room temperature for 10 min for sugar components extraction. The samples were centrifuged at 10 000 g for 15 min at 4 °C. The supernatant was filtered through a 0.45 μm filter to 1.5 mL tube, and were stored at -20 °C for test. Sugar components were measured by LC-10ATVP HPLC. The column was

收稿日期: 2016-07-12 接受日期: 2016-09-16

基金项目: 国家苹果产业技术体系晚熟育种岗位专家项目(CARS-28); 辽宁省科技攻关项目(2011204001)

作者简介: 闫忠业,男,研究员,主要从事苹果芽变选种及遗传育种研究。Tel: 0417-7033412, E-mail: yanzhongye@163.com

\*通信作者 Author for correspondence. Tel: 0417-7033452, 7843411, E-mail: lnyikai@163.com, lnliuzhi@163.com

CLC-NH<sub>2</sub>, column temperature was 40 °C. The mobile phase was 80% acetonitrile. The flow rate was 0.7 mL·min<sup>-1</sup>. The samples were injected by automatic sampling device. The injection volume was 10 μL. The samples were detected with RID-10A refractive index detector. For acids extraction, two grams of pulp were put in 10 mL volumetric flask, and extracting solution (0.2% metaphosphoric acid) was added to constant volume. After ultrasonic extraction for 15 min, the solution was transferred to 10 mL centrifuge tube, and was centrifuged at 10 000 r·min<sup>-1</sup> for 15 min at 4 °C, the supernatants were decanted and filtered through a 0.45 μm filter to 1.5 mL tube, and were stored at -20 °C for test. Acid components were measured by Dionex U3000 HPLC, with VWD UV detector. Chromatography column was Welch materials C18 column (250 mm×4.6 mm). The mobile phase was 0.2% metaphosphoric acid. The flow rate was 1 mL·min<sup>-1</sup>, column temperature was 35 °C. The injection volume was 20 μL. The histogram and normal distribution of sugar and acid components were mapped with Excel. All statistical analyses were performed by Excel.【Results】The sugar components of the fruits of the hybrid progeny were quantitative characters according to the normal distribution. Fructose, glucose and sucrose were main sugar components in the fruits of parents and their F<sub>1</sub> offsprings. The ratio of fructose and glucose was lower in the parents than that in the offspring. The average content of fructose, glucose and sucrose in the fruits of hybrids were 39.86, 15.46 and 23.02 mg·g<sup>-1</sup>. The genetic transmitting ability(*Ta*) were 71.59%, 65.56% and 182.55% respectively. Fructose and glucose were mainly controlled by additive effect although they were partially controlled by non-additive effect. Malic acid, citric acid, succinic acid and oxalic acid were main acid components in the fruits of parents and their F<sub>1</sub> offsprings. The content of malic acid in F<sub>1</sub> generation displayed a continuous distribution and was probably governed by polygenes. The content of oxalic acid, succinic acid and citric acid displayed a noncontinuous distribution. The ratio of individuals with lower content (<0.04 mg·g<sup>-1</sup>) and higher content (>0.04 mg·g<sup>-1</sup>) of oxalic acid in the progeny was 177:9, close to 15:1. The ratio of individuals lower content (<0.03 mg·g<sup>-1</sup>) and higher content (>0.03 mg·g<sup>-1</sup>) of succinic acid content in the progeny was 106:80, close to 9:7. The ratio of individuals lower with lower content (<0.03 mg·g<sup>-1</sup>) and higher content (>0.03 mg·g<sup>-1</sup>) of citric acid in the progeny was 105:81, close to 9:7. The average contents of malic acid, citric acid, succinic acid, oxalic acid in the fruits of hybrid progeny were 0.55, 0.04, 0.03 and 0.02 mg·g<sup>-1</sup> and the values of *Ta* were 90.09%, 57.62%, 84.26% and 91.57% respectively.【Conclusion】Fructose, glucose, sucrose and malic acid were quantitative characters governed by polygenes. The content of oxalic acid, succinic acid and citric acid were mainly governed by two major genes and partially by polygenes. The two major genes had complementary effect on controlling succinic acid and citric acid content respectively.

**Key words:** Apple (*Malus domestica* Borkh.); Hybrid progeny; Sugar components; Acid components; Inheritance

苹果是我国北方栽培面积最大的果树树种,其产量和面积均居全国水果首位。品种改良对苹果生产有重要意义。果实品质是苹果品种改良的首要目标。糖酸是苹果果实品质和风味物质的主要成分。果实积累的糖分主要为果糖、葡萄糖和蔗糖,其中果糖的甜度最高,其甜度为蔗糖的 1.8 倍、葡萄糖的 3 倍。因此,果实甜度除与糖总量有关之外,还取决于糖分组成,糖酸比是决定苹果食用品质的重要因

素<sup>[1]</sup>。Wu 等<sup>[2]</sup>报道了鲜食果品的食用品质主要依赖于总糖、总酸的含量,并且单一糖酸组分也与果实的甜味、酸味等风味品质相关。王海波等<sup>[3]</sup>认为果糖、葡萄糖、蔗糖共同影响了中早熟苹果的甜味感。因而利用糖酸组分进行果实风味品质评价尤为重要,是新品种选育的重要指标。

杂交育种是培育苹果新品种的最常用的方法,研究父母本对杂交后代性状遗传的影响对于理解性

状的遗传特点、科学选配亲本具有重要意义<sup>[4-5]</sup>。关于苹果糖酸遗传研究已有一些报道, Brown等<sup>[6]</sup>认为甜度为数量性状遗传, 甜味表现数量性状遗传模式, 后代平均值接近亲中值。酸是单一基因控制的, 中高酸对低酸是显性的, 可从亲本的糖酸浓度来预测后代糖酸的变异范围。Visser等<sup>[7]</sup>报道苹果糖含量表现为正态分布, pH值表现分离, 后代亲本糖酸含量明显是由亲本糖酸含量确定的。刘志等<sup>[8]</sup>报道苹果果实总糖及可溶性固形物含量是受多基因控制的数量性状, 不仅存在加性效应, 还存在一定程度的非加性效应。崔艳波等<sup>[9]</sup>对梨的杂交后代果实性状遗传倾向研究认为, 果实可溶性固形物与可溶性糖含量都呈升高的趋势。李俊才等<sup>[10]</sup>报道了梨果实含糖量表现为数量性状, 呈正态分布。刘振中等<sup>[11]</sup>报道了苹果杂交后代可溶性固形物含量及含糖量呈退化的负向优势, 后代群体有劣变趋势。Celia等<sup>[12]</sup>报道桃、油桃后代可溶性固形物含量表现连续分布, 可能是多基因控制的遗传。以上糖酸遗传的报道大多是在研究总糖、总酸的基础上进行的, 对果实糖酸遗传的报道也不完全相同, 对单一糖酸组分遗传报道的较少, 因此有必要进一步对糖酸组分的遗传开展深入的研究。

笔者以‘红玉’和‘金冠’杂交组合后代为试材, 利用高效液相色谱法, 对‘红玉’与‘金冠’杂交后代果实的糖酸组分进行测定, 探讨不同组分在后代的分布及分离比例, 推测不同组分遗传特点及基因型, 旨在为苹果品质育种及进一步的糖酸组分分子标记提供依据和参考。

## 1 材料和方法

### 1.1 材料

以河北省农林科学院昌黎果树研究所试验园栽培的2002年‘红玉’与‘金冠’杂交群体为试材, 杂交次年定植杂交苗, 定植行株距为0.50 m×2.0 m, “十”字整形, 干高1.8 m, 树高2.5~3.0 m。果园土质为沙壤土, 田间管理按常规方法进行, 立地条件及管理措施一致。2010年, 选出186株结果株, 测定亲本及其杂交后代的果实糖酸组分含量。

### 1.2 方法

1.2.1 糖组分的提取及测定 待果实成熟后, 每株随机选取10~15个果实, 取成熟样品果肉, 利用

SPEX6870冷冻研磨机将果肉研磨成匀浆, -20℃保存。

糖组分提取: 称取低温保存的苹果匀浆1 g, 放入10 mL的离心管中, 加入4 mL重蒸水混匀, 室温下静置10 min, 4℃10 000 g离心15 min。取上清液, 经0.45 μm滤膜过滤至1.5 mL的离心管中, 置于-20℃保存待测。

利用LC-10ATVP高效液相色谱仪, 色谱柱为CLC-NH<sub>2</sub>, 柱温40℃; 流动相为乙腈:水=80:20, 流速为0.7 mL·min<sup>-1</sup>; 利用自动进样器进样, 进样量为10 μL。用RID-10A折光检测器检测。所用标样为Sigma公司提供的色谱纯果糖、葡萄糖、蔗糖, 配成不同浓度的混标进行测定, 绘制标准曲线。

1.2.2 酸组分的提取及测定 酸组分的提取: 称取低温保存的苹果匀浆2.0 g, 放入10 mL的容量瓶中, 加入0.2%(φ)的偏磷酸定容至刻度。将容量瓶放入超声波清洗机中, 超声15 min, 完毕后将容量瓶中的样品溶液转移至10 mL离心管, 放入离心机中, 10 000 r·min<sup>-1</sup>离心15 min, 然后提取上清液, 过0.45 μm滤膜, 待测。

酸组分测定使用仪器为DIONEX U3000高效液相色谱, 配有VWD紫外检测器, 色谱柱为WELCH Materials C18柱(250 mm×4.6 mm), 流动相为0.2%偏磷酸, 流速为1 mL·min<sup>-1</sup>, 柱温35℃, 进样量20 μL。所用标样为Sigma公司提供的色谱纯苹果酸、枸橼酸、琥珀酸、酒石酸、奎宁酸、富马酸、维生素C、乙酸、草酸、莽草酸、乳酸, 配成不同浓度的混标进行测定, 绘制标准曲线。

### 1.3 数据分析

用Excel进行原始数据整理, 利用Excel作糖酸组分的直方图和正态分布图。

相应的遗传指标用Excel进行统计分析, 相关计算公式如下: 变异系数(CV)/%=标准差/F×100; 遗传传递力(Ta)/%=F/MP×100; 优势率(H)/%=F-MP/0.5(P1+P2)×100。公式中的F为后代平均值, MP为亲中值, P1和P2为亲本值。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同糖酸组分含量的分布

2.1.1 不同糖组分含量的分布 ‘红玉’与‘金冠’杂交群体的不同糖组分含量分布见图1。果糖、葡萄糖、蔗糖含量都呈连续变异。各组分的偏态方向和

程度略有不同,其中果糖、葡萄糖含量的次数分布属于负偏态,偏于低亲亲本,即母本‘红玉’,葡萄糖含量的次数分布偏离程度更大些;蔗糖含量的次数分

布属于对称型。从图 1 可以看出,果糖、葡萄糖、蔗糖含量具有典型的数量性状遗传特征,属于微效基因控制的数量性状。

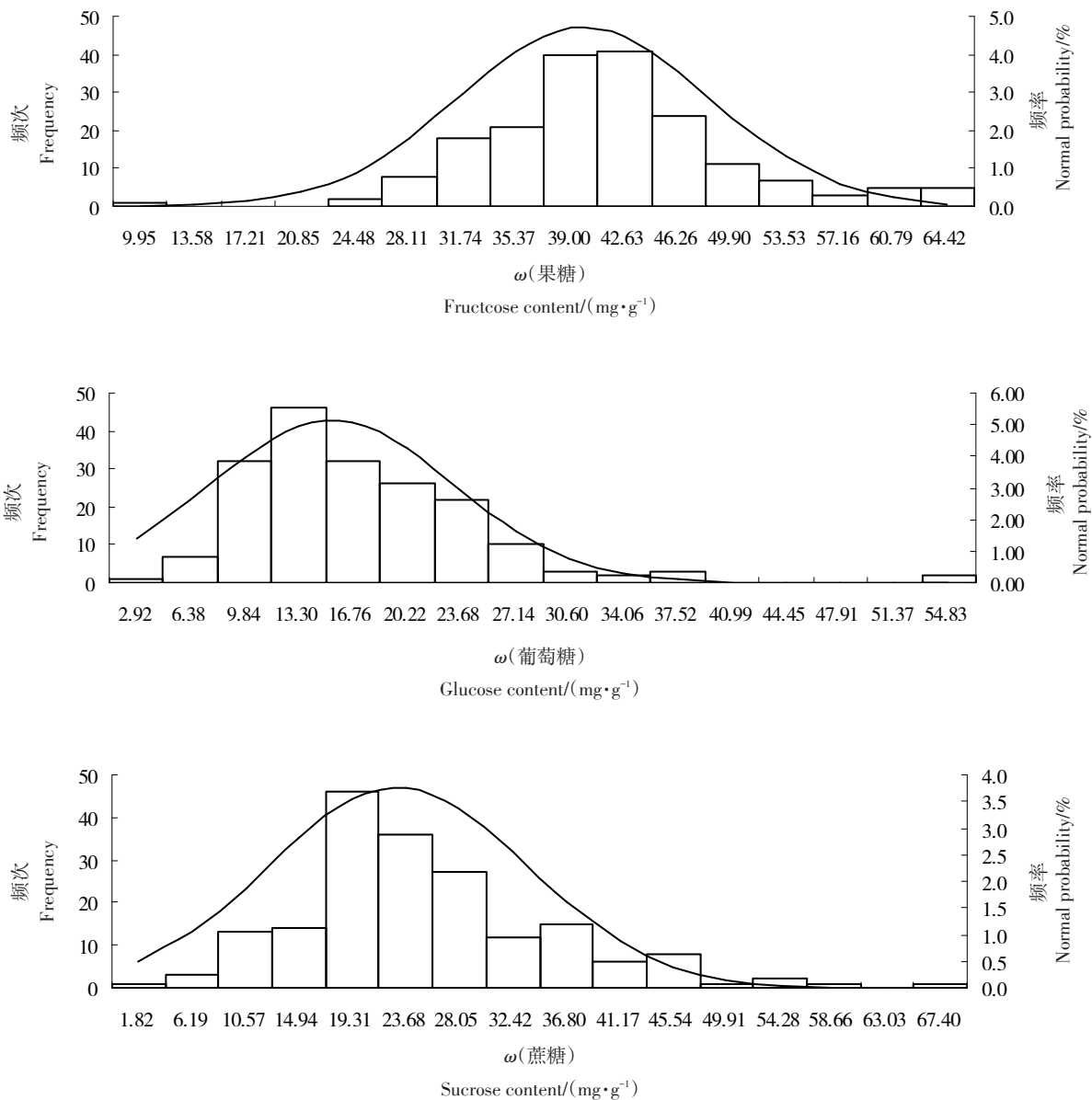


图 1 ‘红玉’与‘金冠’杂交后代糖组分次数分布

Fig. 1 The frequency distribution of the sugar components in the F<sub>1</sub> generation of ‘Jonathan’ and ‘Golden Delicious’

2.1.2 不同酸组分含量的分布 不同酸组分含量分布见图 2。苹果酸呈连续变异,具有微效基因控制的数量性状遗传特征。草酸、琥珀酸、枸橼酸含量都呈不连续变异,但是在不同区段内,株系间又表现出较明显连续性变异。因而,草酸、琥珀酸、枸橼酸遗传可能是由主效基因和微效多基因共同控制的复杂遗传。经统计,草酸质量分数主要分布在

0~0.04 mg·g<sup>-1</sup>,有 177 株,占 95.2%,0.09~0.12 mg·g<sup>-1</sup>只有 7 株,占 4.8%;琥珀酸质量分数主要分布在 0~0.02 mg·g<sup>-1</sup>,有 80 株,占 43%,0.03~0.16 mg·g<sup>-1</sup>有 106 株,占 57%;枸橼酸质量分数主要分布在 0~0.02 mg·g<sup>-1</sup>,有 81 株,占 43.5%,0.06~0.08 mg·g<sup>-1</sup>有 105 株,占 56.5%;苹果酸质量分数主要分布在 0~0.41 mg·g<sup>-1</sup>,有 55 株,占 29.6%,0.41~1.18 mg·g<sup>-1</sup>有 131 株,占



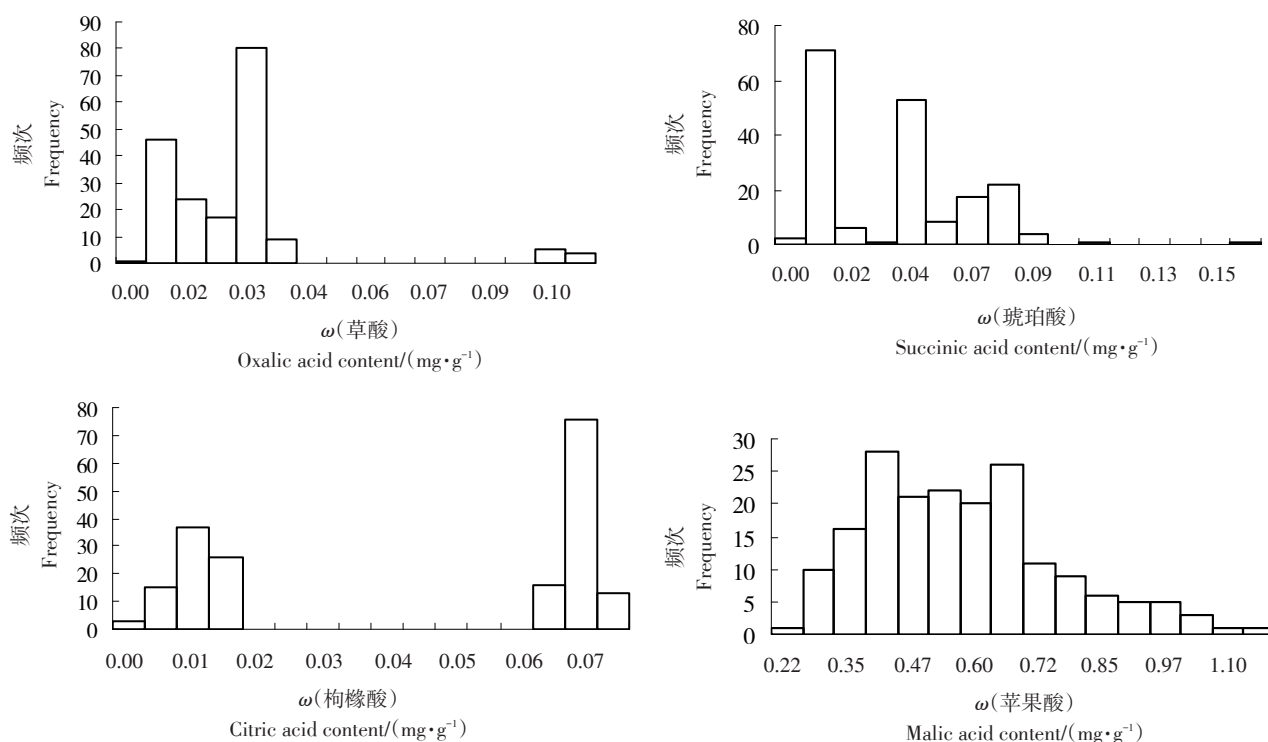


图2 ‘红玉’与‘金冠’杂交后代酸组分次数分布

Fig. 2 The frequency distribution of the acid components in the F<sub>1</sub> generation of ‘Jonathan’ and ‘Golden Delicious’

70.4%。

## 2.2 糖酸组分的遗传分析

**2.2.1 糖组分的遗传分析** 对于亲本‘金冠’和‘红玉’而言,果糖是主要糖组分,其次为葡萄糖,蔗糖在成熟果实中相对含量低(表1)。**‘金冠’**的果糖、葡萄

糖的含量高于‘红玉’,蔗糖含量低于‘红玉’。对‘金冠’与‘红玉’组合杂交群体果实糖组分测定结果表明,果实中糖的主要成分与亲本相同,有果糖、葡萄糖、蔗糖,其中果糖是主要糖组分,其次是蔗糖、葡萄糖,蔗糖含量高于葡萄糖含量。

表1 ‘红玉’与‘金冠’杂交后代糖组分的遗传变异

Table 1 The hereditary variation of sugar components in the F<sub>1</sub> generation of ‘Jonathan’ and ‘Golden Delicious’

| 糖组分<br>Sugar components | 在红玉内含量<br>The content in<br>Jonathan/(mg·g <sup>-1</sup> ) | 在金冠内含量<br>The content in<br>Golden Delicious/<br>(mg·g <sup>-1</sup> ) | 亲中值<br>Mid-parent<br>value/<br>(mg·g <sup>-1</sup> ) | 平均值<br>Average<br>value/<br>(mg·g <sup>-1</sup> ) | 标准差<br>SD | 变异<br>系数<br>CV/% | 遗传<br>传递力<br>Ta/% | 优势率<br>H/% | 超高<br>亲率<br>HH/% | 低于<br>低亲率<br>LL/% |
|-------------------------|--|--|--|---|-----------|------------------|-------------------|------------|------------------|-------------------|
| 果糖 Fructose             | 53.40  | 57.95  | 55.68  | 39.86   | 8.45      | 21.19            | 71.59             | -28.41     | 4.30             | 93.01             |
| 葡萄糖 Glucose             | 20.81  | 26.34  | 23.58  | 15.46   | 7.74      | 50.04            | 65.56             | -34.44     | 6.99             | 89.25             |
| 蔗糖 Sucrose              | 14.55  | 10.66  | 12.61  | 23.02   | 10.55     | 45.83            | 182.55            | 82.55      | 84.41            | 9.14              |

‘金冠’与‘红玉’组合杂交群体果实果糖的平均质量分数为 39.86 mg·g<sup>-1</sup>, 低于亲中值 55.68 mg·g<sup>-1</sup>。后代分离较广泛, 质量分数为 9.952~64.420 mg·g<sup>-1</sup>, 变异系数为 21.19%。遗传传递力为 71.59%, 超高亲率 (4.30%) 较低, 后代出现较多的低低亲株, 占 93.01%。

‘金冠’与‘红玉’组合杂交群体果实葡萄糖的平均质量分数为 15.46 mg·g<sup>-1</sup>, 低于亲中值 23.58 mg·g<sup>-1</sup>。后代分离广泛, 质量分数为 2.921~54.830 mg·g<sup>-1</sup>, 变异系数为 50.04%。遗传传递力为 65.56%, 超高亲率

(6.99%) 较低, 后代出现较多的低低亲株, 占 89.25%。

‘金冠’与‘红玉’组合杂交群体果实蔗糖的平均质量分数为 23.02 mg·g<sup>-1</sup>, 高于亲中值 12.61 mg·g<sup>-1</sup>。后代分离广泛, 质量分数为 1.821~67.400 mg·g<sup>-1</sup>, 变异系数为 45.83%。遗传传递力为 182.55%, 后代出现较多的超高亲率株, 超高亲率较高, 为 84.41%。

**2.2.2 酸组分的遗传分析** 对亲本酸组分测定结果(表2)表明, 果实中酸的主要成分有苹果酸、枸橼酸、琥珀酸和草酸, 其中苹果酸是‘金冠’和‘红玉’的

表 2 ‘红玉’与‘金冠’杂交后代酸组分的遗传变异

Table 2 The hereditary variation of acid components in the F<sub>1</sub> generation of ‘Jonathan’ and ‘Golden Delicious’

| 酸组分<br>Acid components | 在红玉内含量<br>The content in<br>Jonathan/(mg·g <sup>-1</sup> ) | 在金冠内含量<br>The content in<br>Golden Delicious/<br>(mg·g <sup>-1</sup> ) | 亲中值<br>Mid-parent<br>value/<br>(mg·g <sup>-1</sup> ) | 平均值<br>Average<br>value/<br>(mg·g <sup>-1</sup> ) | 标准差<br>SD | 变异<br>系数<br>CV/% | 遗传<br>传递力<br>Ta/% | 优势率<br>H/% | 超高<br>亲率<br>HH/% | 低于<br>低亲率<br>L/% |
|------------------------|--|--|--|---|-----------|------------------|-------------------|------------|------------------|------------------|
| 草酸 Oxalic              | 0.02   | 0.03   | 0.02   | 0.02  | 0.02      | 86.63            | 91.57             | -8.43      | 30.11            | 45.70            |
| 琥珀酸 Succinic           | 0.04   | 0.04   | 0.04   | 0.03  | 0.03      | 69.51            | 84.26             | -15.74     | 37.63            | 60.75            |
| 枸橼酸 Citric             | 0.07   | 0.07   | 0.07   | 0.04  | 0.03      | 41.50            | 57.62             | -42.38     | 0.54             | 89.25            |
| 苹果酸 Malic              | 0.65   | 0.56   | 0.61   | 0.55  | 0.20      | 32.47            | 90.09             | -9.91      | 24.73            | 54.84            |

主要酸组分,其次为枸橼酸和琥珀酸,草酸在成熟果实中相对含量低。‘金冠’的草酸含量高于‘红玉’,苹果酸含量低于‘红玉’,枸橼酸和琥珀酸含量与‘红玉’一致。

‘金冠’与‘红玉’组合杂交群体果实草酸的平均质量分数为0.02 mg·g<sup>-1</sup>,与亲中值一致,后代分离广泛,质量分数为0.000 2~0.111 2 mg·g<sup>-1</sup>,变异系数为86.63%。遗传传递力强,为91.57%,超高亲率为30.11%,后代出现较多的低低亲株,低于低亲的比率为45.70%。草酸质量分数以0.04 mg·g<sup>-1</sup>为界,低于0.04 mg·g<sup>-1</sup>与高于0.04 mg·g<sup>-1</sup>的后代植株的比例为177:9,接近15:1,这一分离比例可能属于2对独立遗传基因的互补作用控制,分别以A、a和B、b代表2对基因,只要基因型中有A或B的皆为低草酸。‘金冠’的草酸含量高于‘红玉’,但2者都低于0.04 mg·g<sup>-1</sup>,推测2个亲本的基因型可能是AaBb,低草酸含量为显性性状,高草酸含量为隐性性状aabb。另外草酸含量还受微效多基因控制。

‘金冠’与‘红玉’组合杂交群体果实琥珀酸的平均质量分数为0.03 mg·g<sup>-1</sup>,低于亲中值0.04%,后代分离广泛,质量分数为0~0.163 9 mg·g<sup>-1</sup>,变异系数为69.51%。遗传传递力强,为84.26%,超高亲率为37.63%,后代出现较多的低低亲株,低于低亲的比率为60.75%。琥珀酸质量分数以0.03 mg·g<sup>-1</sup>为界,高于0.03 mg·g<sup>-1</sup>与低于0.03 mg·g<sup>-1</sup>的后代植株的比例为106:80,接近9:7,这一分离比例可能属于2对独立遗传基因的互补作用控制,分别以S、s和D、d代表2对基因,只有S\_D\_基因型为高琥珀酸。亲本的琥珀酸质量分数都高于0.03 mg·g<sup>-1</sup>,推测2个亲本的基因型可能由2对互补作用基因控制,基因型都为杂合型SsDd,高琥珀酸含量为显性性状,由S和D基因共同控制,低琥珀酸含量为隐性性状;另外琥珀酸含量还受微效多基因控制。

‘金冠’与‘红玉’组合杂交群体果实枸橼酸的平

均质量分数为0.04 mg·g<sup>-1</sup>,明显低于亲中值0.07 mg·g<sup>-1</sup>,后代分离广泛,质量分数为0.000 1~0.073 7 mg·g<sup>-1</sup>,变异系数为41.50%。遗传传递力为57.62%,超高亲率为0.54%,后代出现较多的低低亲株,低于低亲的比率为89.25%。枸橼酸质量分数以0.02 mg·g<sup>-1</sup>为界,高于0.02 mg·g<sup>-1</sup>与低于0.02 mg·g<sup>-1</sup>的后代植株的比例为105:81,接近9:7,这一分离比例可能属于2对独立遗传基因的互补作用控制,分别以C、c和L、l代表2对基因,只有C\_L\_基因型为高枸橼酸。亲本的枸橼酸质量分数都高于0.02 mg·g<sup>-1</sup>,推测2个亲本的基因型可能由2对互补作用基因控制,基因型都为杂合型CcLl,高枸橼酸含量为显性性状,由C和L基因共同控制,低琥珀酸含量为隐性性状;另外琥珀酸含量还受微效多基因控制。

‘金冠’与‘红玉’组合杂交群体果实苹果酸的平均质量分数为0.55 mg·g<sup>-1</sup>,低于亲中值0.61 mg·g<sup>-1</sup>,后代分离广泛,质量分数为0.221 0~1.161 5 mg·g<sup>-1</sup>,变异系数为32.47%。遗传传递力强,为90.09%,超高亲率为24.73%,后代出现较多的低低亲株,低于低亲的比率为54.84%。

### 3 讨 论

#### 3.1 关于糖酸组分的探讨

赵剑波等<sup>[12]</sup>报道桃果实的可溶性糖主要是蔗糖,占总可溶性糖的60%以上,其次是葡萄糖、果糖和山梨糖醇。桃果实的有机酸主要是苹果酸、枸橼酸和奎宁酸;郭梁等<sup>[13]</sup>报道甜桃果实可溶性糖组分主要是果糖和葡萄糖,有机酸组分主要为苹果酸;越橘品种的可溶性糖主要是果糖和葡萄糖,越橘品种有机酸以枸橼酸为主<sup>[5]</sup>。周兆禧等<sup>[14]</sup>报道香蕉成熟果实中均含有蔗糖、葡萄糖和果糖,并以积累蔗糖为主,酸组分以苹果酸为主,同时含有大量的枸橼酸。Liu等<sup>[15]</sup>报道葡萄糖和果糖为葡萄杂交后代中主要的成分,蔗糖含量很少。总酸含量受苹果酸影

响较大。本研究结果表明,苹果糖组分以果糖为主,酸组分以苹果酸为主,这与Sun等<sup>[16]</sup>、王海波等<sup>[3,17]</sup>在苹果上糖酸组分的报道一致,但不同树种间糖酸组分差异较大。

### 3.2 关于糖酸组分的遗传

陈美霞等<sup>[18]</sup>报道了杏的果糖、葡萄糖的遗传除存在加性效应外,还存在一定程度的非加性效应;而蔗糖的遗传主要是加性效应引起的,非加性效应所占比重较小。Liu等<sup>[19]</sup>报道‘砀山酥梨’和‘丰水梨’的后代的糖酸遗传表现为趋中遗传,葡萄糖含量在后代有增加的趋势,蔗糖含量有超亲遗传特征。而本研究的结果是苹果果实中的果糖、葡萄糖的遗传主要是加性效应引起的,蔗糖的遗传除存在加性效应外,还存在一定程度的非加性效应,这可能是不同树种糖组分遗传效应不同引起的;Visser等<sup>[20]</sup>和李宝江等<sup>[21]</sup>研究认为,苹果含酸量是由1对主效基因和加性多基因共同控制,主基因隐性纯合体表现为低酸,而显性纯合体和杂合体表现为高酸和中酸。陈美霞等<sup>[18]</sup>、王宏伟等<sup>[22]</sup>、沙守峰<sup>[23]</sup>研究表明苹果酸、枸橼酸和总酸在梨的杂种后代中均表现为连续性变异,呈典型的数量性状遗传特征。Sun等<sup>[16]</sup>报道了‘红玉’与‘金冠’的杂交后代中果糖是苹果果实中主要的可溶性糖,果糖、蔗糖表现为正态分布,而葡萄糖表现为偏态分布。苹果酸、草酸是主要酸组分,苹果酸、草酸表现为正态分布;枸橼酸和琥珀酸表现为偏态分布。本研究结果表明,果糖含量、葡萄糖含量的次数分布属于负偏态,蔗糖含量的次数分布表现正态分布,苹果酸在苹果的杂种后代中呈连续变异,具有典型的数量性状遗传特征,这与前人的报道基本一致。

对单一糖酸组分的标记也不一致,Xu等<sup>[24]</sup>报道苹果风味主要受成熟果实苹果酸的影响。主效基因定位在第16连锁群上,发现2个新的与酸关联的QTL标记,M2在‘皇家嘎拉’的第6连锁群上,M3位于第1连锁群上。Sabaz等<sup>[25]</sup>报道酸度对苹果风味有较深远的影响。苹果酸是主要有机酸,苹果酸含量的差异是由液泡中苹果酸的积累差异引起的。酸度含量高低可能是由位于LG16上的苹果酸转运基因表达水平差异引起的。Sun等<sup>[16]</sup>利用‘红玉’与‘金冠’组合构建高密度的连锁群体,发现苹果酸、总酸定位在‘红玉’第8连锁群上,枸橼酸定位在‘红玉’第8、第15及‘金冠’的第8连锁群上;乙酸定位在

‘红玉’第7连锁群上,果糖定位在‘红玉’第1连锁群上,蔗糖定位在‘金冠’第1连锁群上。这些都进一步说明了糖酸组分有较复杂的遗传模式,不同的试验群体、不同的试验方法标记的结果可能不同。本研究结果表明,草酸、琥珀酸、枸橼酸含量都呈不连续变异,推测可能是由多对基因控制的质量性状,同样受微效多基因影响。

## 4 结 论

在亲本与后代成熟苹果果实中,果糖、葡萄糖、蔗糖是主要糖组分,苹果酸、枸橼酸、琥珀酸和草酸是主要的酸组分。果糖、葡萄糖的遗传主要是加性效应引起的,蔗糖的遗传除存在加性效应外,还存在一定程度的非加性效应。果糖、葡萄糖、蔗糖、苹果酸呈连续变异,具有典型的数量性状遗传特征。草酸、琥珀酸、枸橼酸含量都呈不连续变异,可能是由2对主效基因控制的质量性状,控制琥珀酸、枸橼酸含量的2对基因间可能存在互补作用,并受微效多基因影响。

### 参考文献 References:

- [1] 张上隆,陈昆松.果实品质形成与调控的分子生理[M].北京:中国农业出版社,2007:1-5.  
ZHANG Shanglong, CHEN Kunsong. Molecular physiology of fruit quality development and regulation[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2007: 1-5.
- [2] WU B H, QUILOT B, KERVELLA J, GÉNARD M, LI S H. Analysis of genotypic variation of sugar and acid contents in peaches and nectarines through the principle component analysis [J]. Euphytica, 2003, 132: 375-384.
- [3] 王海波,李林光,陈学森,李慧峰,杨建明,刘嘉芬,王超.中早熟苹果品种果实的风味物质和风味品质[J].中国农业科学,2010,43(11):2300-2306.  
WANG Haibo, LI Linguang, CHEN Xuesen, LI Huifeng, YANG Jianming, LIU Jiafen, WANG Chao. Flavor compounds and flavor quality of fruits of mid-season apple cultivars[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2010, 43(11): 2300-2306.
- [4] CELIA M C, YOLANDA G, MARÍA A M. Phenotypic diversity and relationships of fruit quality traits in peach and nectarine [*Prunus persica* (L.) Batsch] breeding progenies [J]. Euphytica, 2010, 171: 211-226.
- [5] 刘有春,魏永祥,王兴东,刘成,蒋明三,张舵,袁兴福,陶承光.南高丛越橘品种‘Sapphire’和北高丛品种‘Berkeley’正反交后代果实糖酸组分含量的遗传倾向[J].中国农业科学,2014,47(24):4878-4885.  
LIU Youchun, WEI Yongxiang, WANG Xingdong, LIU Cheng, JIANG Mingsan, ZHANG Duo, YUAN Xingfu, TAO Chengguang. Inheritance tendency of sugar and acid contents in the reciprocal cross progenies fruits of Southern × Northern high bush blueberry



- (*Vaccinium*) [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2014, 47 (24): 4878-4885.
- [6] BROWN A G, HARVEY D M. The nature and inheritance of sweetness and acidity in the cultivated apple [J]. *Euphytica*, 1971, 20: 68-80.
- [7] VISSER T, VERHAEGH J J. Inheritance and selection of some fruit characters of apple. II The relation between leaf and fruit pH as a basis for preselection[J]. *Euphytica*, 1978, 27: 761-765.
- [8] 刘志, 伊凯, 王冬梅, 杨巍, 杨锋, 张景娥. 富士杂交代果实内在品质性状的遗传[J]. *果树学报*, 2004, 21(2): 95-102.  
LIU Zhi, YI Kai, WANG Dongmei, YANG Wei, YANG Feng, ZHANG Jing'e. Studies on the fruit internal characteristics inheritance trends of Fuji apple variety crossed progenies[J]. *Journal of Fruit Science*, 2004, 21(2): 95-102.
- [9] 崔艳波, 陈慧, 乐文全, 张树军, 伍涛, 陶书田, 张绍铃. '京白梨'与'鸭梨'正反交后代果实性状遗传倾向研究[J]. *园艺学报*, 2011, 38(2): 215-224.  
CUI Yanbo, CHEN Hui, YUE Wenquan, ZHANG Shujun, WU Tao, TAO Shutian, ZHANG Shaoling. Studies on genetic tendency of fruit characters in reciprocal crosses generation between 'Jingbaili' and 'Yali' pear cultivars[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2011, 38(2): 215-224.
- [10] 李俊才, 伊凯, 刘成, 隋洪涛, 王家珍. 梨果实若干性状的遗传倾向[J]. *园艺学报*, 2002, 29(4): 307-312.  
LI Juncai, YI Kai, LIU Cheng, SUI Hongtao, WANG Jiazhen. Studies on inheritance tendency of some characters of pears[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2002, 29(4): 307-312.
- [11] 刘振中, 樊红科, 高华, 赵政阳. 苹果杂交代果实性状遗传变异分析[J]. *北方园艺*, 2012(5): 5-8.  
LIU Zhenzhong, FAN Hongke, GAO Hua, ZHAO Zhengyang. Analysis on the genetic variation of fruit characters in apple hybrids[J]. *Northern Horticulture*, 2012(5): 5-8.
- [12] 赵剑波, 姜全, 郭继英, 陈青华, 李绍华. 桃不同种质资源成熟果实葡萄糖、果糖含量比例研究[J]. *中国农业大学学报*, 2008, 13(2): 30-34.  
ZHAO Jianbo, JIANG Quan, GUO Jiying, CHEN Qinghua, LI Shaohua. Study on glucose/fructose in fruit of peach germplasm resources[J]. *Journal of China Agricultural University*, 2008, 13(2): 30-34.
- [13] 郭梁, 陈学森, 王海波, 石俊, 晋学娟, 刘晓静, 王娜. 甜樱桃实生后代部分品质性状的遗传变异[J]. *中国农学通报*, 2009, 25(5): 200-204.  
GUO Liang, CHEN Xuesen, WANG Haibo, SHI Jun, JIN Xuejuan, LIU Xiaojing, WANG Na. Genetic variation of parts of quality characteristics about sweet cherry seedling progeny[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2009, 25(5): 200-204.
- [14] 周兆禧, 赵家桔, 马蔚红, 臧小平, 何应对, 李敬阳, 蔡胜忠. 3个品种香蕉果实中糖酸组分及含量的比较分析[J]. *热带作物学报*, 2011, 32(8): 1453-1456.  
ZHOU Zhaoxi, ZHAO Jiaju, MA Weihong, ZANG Xiaoping, HE Yingdui, LI Jingyang, CAI Shengzhong. The composition and contents of sugars and acids in three types of bananas[J]. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 2011, 32(8): 1453-1456.
- [15] LIU H F, WU B H, FAN P G, XU H Y, LI S H. Inheritance of sugars and acids in berries of grape (*Vitis vinifera* L.)[J]. *Euphytica*, 2007, 153: 99-107.
- [16] SUN R, CHANG Y S, YANG F Q, WANG Y, LI H, ZHAO Y B, CHEN D M, WU T, ZHANG X Z, HAN Z H. A dense SNP genetic map constructed using restriction site-associated DNA sequencing enables detection of QTLs controlling apple fruit quality [J]. *BMC Genomics*, 2015, 16: 747.
- [17] 王海波, 陈学森, 辛培刚, 张小燕, 慈志娟, 石俊, 张红. 几个早熟苹果品种果实糖酸组分及风味品质的评价[J]. *果树学报*, 2007, 24(4): 513-516.  
WANG Haibo, CHEN Xuesen, XIN Peigang, ZHANG Xiaoyan, CI Zhijuan, SHI Jun, ZHANG Hong. Study on sugar and acid constituents in several early apple cultivars and evaluation of their flavor quality[J]. *Journal of Fruit Science*, 2007, 24(4): 513-516.
- [18] 陈美霞, 陈学森, 王新国, 慈志娟. '凯特'与'新世纪'杏杂种后代风味物质遗传的初步研究[J]. *园艺学报*, 2006, 33(5): 942-946.  
CHEN Meixia, CHEN Xuesen, WANG Xinguo, CI Zhijuan. Inheritance of flavor constituents in F<sub>1</sub> progenies of 'Katy' and 'Xinshiji' apricot[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2006, 33(5): 942-946.
- [19] LIU L, CHEN C X, ZHU Y F, XUE L, LIU Q W, QI K J, ZHANG S L, WU J. Maternal inheritance has impact on organic acid content in progeny of pear (*Pyrus* spp.) fruit[J]. *Euphytica*, 2016, 209: 305-321.
- [20] VISSER T, ERHAEGH J J. Inheritance and selection of some fruit characters of apple. I. Inheritance of low and high acidity[J]. *Euphytica*, 1978, 27(3): 753-760.
- [21] 李宝江, 景士西, 丁玉英, 张景娥. 苹果糖酸遗传和选择研究[J]. *遗传学报*, 1994, 21(2): 147-154.  
LI Baojiang, JING Shixi, DING Yuying, ZHANG Jing'e. Studies of the inheritance and selection of sweetness and acidity in apples [J]. *Acta Genetica Sinica*, 1994, 21(2): 147-154.
- [22] 王宏伟, 王成荣, 于森, 戴洪义, 王然. 梨杂交代果实主要有机酸遗传动态的研究[J]. *青岛农业大学学报(自然科学版)*, 2008, 25(3): 231-235.  
WANG Hongwei, WANG Chengrong, YU Miao, DAI Hongyi, WANG Ran. Genetic tendency of organic acid in the pear hybrid progeny[J]. *Journal of Qingdao Agricultural University (Natural Science)*, 2008, 25(3): 231-235.
- [23] 沙守峰. 梨有机酸组分及含量变化与遗传鉴定[D]. 南京: 南京农业大学, 2012.  
SHA Shoufeng. Pear organic acid components content changes and genetic identification[D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2012.
- [24] XU K N, WANG A D, BROWN S. Genetic characterization of the *Ma* locus with pH and titratable acidity in apple [J]. *Molecular Breeding*, 2012, 30: 899-912.
- [25] SABAZ A K, JULES B, JAN G S, ROLAND M, JOSE M S, EVERT J, HENK J S. Differences in acidity of apples are probably mainly caused by a malic acid transporter gene on LG16[J]. *Tree Genetics & Genomes*, 2013, 9: 475-487.