

DOI: 10.13718/j.cnki.xdzk.2024.08.002

李熙, 易靖, 熊郭烯, 等. 大豆遗传图谱构建及粗脂肪含量 QTL 定位 [J]. 西南大学学报(自然科学版), 2024, 46(8): 12-21.

大豆遗传图谱构建及粗脂肪含量 QTL 定位

李熙¹, 易靖², 熊郭烯¹, 马蓉寒¹, 高伟然¹, 孙浩¹,
刘佳琦¹, 姜澳华¹, 方小梅¹, 易泽林¹, 张建¹

1. 西南大学 农学与生物科技学院, 重庆 400715; 2. 重庆市农业技术推广总站, 重庆 401121

摘要: 大豆是我国重要的粮油作物, 提高其粗脂肪含量是我国大豆育种的重要目标. 以长江春 2 号与渝蜀鲜 2 号杂交的 F₂ 代 186 株单株为定位群体, 在实验室前期构建的遗传图谱基础上进行标记加密, 利用 Joinmap 4.0 软件进行遗传连锁分析, 构建了包含 480 个标记的大豆遗传图谱, 总长度为 2 469.3 cM, 标记间平均距离为 5.14 cM. 结合大豆在 2021 年重庆、2022 年重庆、2022 年云南和 2023 年重庆 4 个环境下的粗脂肪含量表型数据, 通过区间作图 (Interval Mapping, IM) 检测相应性状的数量性状位点 (Quantitative Trait Locus, QTL). 在 4 个环境中共检测到 21 个与粗脂肪含量相关的 QTLs, 分布在 16 个连锁群上, 其中, 有 3 个 QTLs (qOIL01.1, qOIL04.1 和 qOIL14.2) 在两个环境中均能检测到.

关键词: 大豆; 粗脂肪含量; 遗传图谱; 数量性状位点

中图分类号: Q943.2; S565.1

文献标志码: A

文章编号: 1673-9868(2024)08-0012-10

开放科学(资源服务)标识码 (OSID):



Construction of Genetic Map and QTL Mapping of Crude Fat Content in Soybean

LI Xi¹, YI Jing², XIONG Guoxi¹, MA Ronghan¹,
GAO Weiran¹, SUN Hao¹, LIU Jiaqi¹, JIANG Aohua¹,
FANG Xiaomei¹, YI Zelin¹, ZHANG Jian¹

1. School of Agronomy and Biotechnology, Southwest University, Chongqing 400715, China;

2. Chongqing Agro-Tech Extension Station, Chongqing 401121, China

收稿日期: 2024-05-14

基金项目: 国家自然科学基金面上项目 (31971984); 重庆市大学生创新创业训练计划资助项目 (202310635404); 重庆市技术创新与应用发展专项-重点项目 (cstc2021jscx-gksbX0011); 重庆市科企联合体种质资源收集利用与品种试验项目 (cqynxw-kqlhtxm).

作者简介: 李熙, 硕士研究生, 主要从事大豆分子育种研究.

通信作者: 张建, 副教授, 硕士研究生导师.

Abstract: Soybean is an important grain and oil crop, so increasing crude fat content of soybean seed is an important goal of soybean breeding in China. Based on the genetic map constructed in the laboratory, the density of the marker was increased. By using Joinmap 4.0 software, a soybean genetic map containing 480 markers with an average distance of 5.14 cM and a total length of 2 469.3 cM was obtained. Combined with the phenotypic data of crude fat content of soybean in Chongqing in 2021, 2022 and 2023, Yunnan in 2022, QTLs (quantitative trait locus) were detected by IM mapping (interval mapping). Twenty-one QTLs related to the crude fat content of soybean were obtained under four environmental conditions, distributed on 16 linkage groups, among which, three QTLs (qOIL01.1, qOIL04.1 and qOIL14.2) were detected in two environments. The research results will lay the foundation of map-based cloning and gene functional analysis for QTL affecting crude oil content in soybean.

Key words: soybean; crude fat content; genetic mapping; quantitative trait loci (QTL)

大豆(*Glycine max*)起源于中国,是双子叶植物纲蔷薇目豆科豆属的一年生草本植物,至今已有 5 000 年左右的栽培耕作和食用历史。大豆目前作为全球重要的粮油作物之一,供给全球 70.86%的植物蛋白和 28.88%的植物油脂^[1]。2020 年,我国大豆播种面积仅次于玉米、稻谷和小麦。国家统计局数据显示,2020 年我国进口大豆首次突破 1 亿 t,占当年国内大豆总消耗量的 90%。

大豆主要用途是榨油,不饱和脂肪酸中的亚油酸和亚麻酸具有功能性保健作用。大豆粗脂肪中的不饱和脂肪酸包括棕榈油酸、油酸、亚油酸、亚麻酸和二十碳烯酸,其中亚油酸和油酸含量最高,分别占不饱和脂肪酸的 35%~60%和 20%~50%^[2]。我国大豆含油量较低且胞内存在占比较大的蛋白质,使得其油脂提取困难^[3],提高我国大豆粗脂肪含量十分必要。

大豆品质性状粗脂肪含量属多基因控制的数量性状,易受环境影响。现代分子标记的发展为改良数量性状提供了一种快速有效的方法。高密度遗传连锁图谱的构建为大豆重要农艺性状的数量性状位点(Quantitative Trait Locus, QTL)挖掘奠定了基础,但已经公布的大豆蛋白质含量和脂肪含量相关 QTL 与其连锁标记距离较远,还不能满足分子标记辅助选择和图位克隆的要求。本研究利用高品质大豆品种长江春 2 号^[4]与适合重庆气候条件的鲜食大豆品种渝蜀鲜 2 号为亲本,建立了春大豆品种间杂交(长江春 2 号×渝蜀鲜 2 号)F₂ 群体。采用 SSR 和 In-del 标记,在构建该群体高密度遗传连锁图谱的基础上,结合 F₂ 单株和 F_{2:3}, F_{2:4}, F_{2:5} 共 4 个世代的粗脂肪含量,对大豆粗脂肪含量 QTL 进行定位,并筛选含有增加粗脂肪含量等位基因的株系,为进一步实现大豆粗脂肪含量 QTL 的精细定位和图位克隆奠定基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料

大豆品种长江春 2 号由重庆市农业科学院和自贡市农业科学研究所选育,该品种属于高蛋白中熟常规大豆,综合性状优良。渝蜀鲜 2 号是经重庆市农业科学院和四川省农业科学院经济作物研究所合作审定的鲜食大豆。

本研究材料为长江春 2 号(母本)与渝蜀鲜 2 号(父本)杂交得到的 F₂ 代分离群体,2021 年在重庆播种后就已经采用 Zhang 等^[5]改良后的 CTAB 法提取了该群体 186 株单株 DNA 用于后续试验。此外,在 2022 年重庆、2022 年云南和 2023 年重庆分别播种后收获了 F_{2:3}, F_{2:4}, F_{2:5} 代的种子,并测出两个亲本及其 4 个不同环境下大豆种子的粗脂肪含量用于后续定位。

1.2 粗脂肪含量的测定

1.2.1 测定方法

本研究使用 FOSS NIRS DS 2500 对两个亲本以及 F_2 , $F_{2:3}$, $F_{2:4}$, $F_{2:5}$ 等材料进行粗脂肪含量测定。

1.2.2 表型数据统计分析

通过 SPSS 软件对亲本和上述 4 个不同环境下的大豆粗脂肪含量进行统计分析, 计算出平均值、最大值、最小值、偏度、峰度和变异系数等统计指标。此外, 利用该软件对这些性状进行相关性分析, 以探究它们之间的关系。同时, 使用 Origin 2019 软件来绘制这些性状的频率分布直方图, 以便更直观地展示数据分布情况。

1.3 遗传连锁图谱构建

1.3.1 多态性引物筛选与群体标记基因型检测

本项研究中所使用的简单重复序列(Simple Sequence Repeats, SSR)引物序列是从大豆标记的公共数据库 Soybase(<http://www.soybase.org/>)中下载获取的。同时针对两个亲本品种设计插入和缺失(Insertion and Deletion, InDel)引物, SSR 和 InDel 引物由上海生工生物工程有限公司合成。从大豆的 20 条染色体中挑选出 3 780 对均匀分布的 SSR 引物, 用于筛选具有多态性的引物对。这些多态性引物被用于对(长江春 2 号 $\times$ 渝蜀鲜 2 号) F_2 群体进行标记基因型的检测。在数据统计过程中, 将带型与长江春 2 号相同的标记为 A, 与渝蜀鲜 2 号相同的标记为 B, 出现杂合型(同时具有 A 和 B 带型)的标记为 H, 缺失带型的标记为 U。

1.3.2 遗传连锁图谱构建

利用 JoinMap 4.0 软件作图, 采用 LOD 值为 4.0 和重组率阈值为 0.4 的标准, 同时应用了 Kosambi 作图函数进行遗传连锁分析^[6]。

1.4 粗脂肪(OIL)含量 QTL 定位

在本项研究中, 利用 MapQTL 6.0 软件对大豆的品质性状进行了 QTL 定位以及效应的检测。当 LOD 值超过 3.0 时, 判定为存在粗脂肪含量 QTL。在评估加性效应时, 以渝蜀鲜 2 号为遗传背景, 其中正效应意味着长江春 2 号的等位基因会增加性状的表型值, 而负效应则表示长江春 2 号的等位基因会减少性状的表型值。

QTL 命名方式定为“QTL+性状+染色体+数字”, 其中以小写字母 q 开头表示 QTL, 英文缩写表示性状, 后续数字表示该 QTL 位于哪条染色体, 最后的数字则表示同一性状在该连锁群上检测到的不同 QTL 的个数。例如: qOIL14.2 表示在 14 号染色体上与粗脂肪含量相关的第 2 个 QTL。

2 结果与分析

2.1 亲本及群体粗脂肪含量表型分析

在 2021 年到 2023 年的 4 个环境中, 分别对两个亲本以及 F_2 , $F_{2:3}$, $F_{2:4}$, $F_{2:5}$ 群体进行粗脂肪含量表型性状鉴定(表 1)。

数据显示, 2021 年重庆, 群体粗脂肪含量的平均值是 20.01 g, 在 18.07~22.21 g 范围内; 2022 重庆, 群体粗脂肪含量的平均值是 19.22 g, 在 15.15~22.92 g 范围内; 2022 年云南, 群体粗脂肪含量的平均值是 17.24 g, 在 13.58~22.73 g 范围内; 2023 年重庆, 群体粗脂肪含量的平均值是 21.04 g, 在 19.20~23.61 g 范围内。2021 年重庆和 2023 年重庆两个亲本的粗脂肪含量相近, 而 2022 年重庆和云南出现了两个亲本表型差异较大的现象。2021 年重庆, 粗脂肪含量平均值略低于两个亲本, 但差距很小, 其余 3 个环境下群体的粗脂肪含量都位于两个亲本之间。大豆脂肪含量是复杂的数量性状, 受主效和微效的多基因控制^[7], 在已经报道的大豆粗脂肪含量 QTL 中, 绝大多数都不能在多个环境中被检测

到^[8-10], 本研究在不同环境间粗脂肪含量的平均值和变幅都存在一定差异, 这也是造成粗脂肪含量 QTL 定位结果不稳定的原因.

对各个性状偏度和峰度的分析揭示了粗脂肪含量的分布接近正态分布(表 1). 性状的表型值频率分布直方图也显示了性状的连续性和近似正态分布(图 1), 这与由多个基因控制的数量性状的遗传特性相符. 此外, 性状的频率分布情况随环境的不同而变化, 这表明它们都受到环境因素的影响.

表 1 亲本及 F₂ 群体 4 个环境下品质性状表型分析

性状	环境	亲本		群体							
		P1	P2	最小值	最大值	平均值	标准差	方差	CV/%	偏度	峰度
粗脂肪	21CQ	20.96	17.09	18.07	22.21	20.01	1.04	1.08	5.19	0.26	−0.31
	22CQ	20.35	17.72	15.15	22.92	19.22	1.83	3.34	9.51	0.09	−0.63
	22YN	18.55	16.14	13.58	22.73	17.24	2.05	4.22	11.92	0.44	−0.32
	23CQ	22.19	20.55	19.20	23.61	21.04	0.81	0.65	3.84	0.40	0.96

注: P1 为长江春 2 号, P2 为渝蜀鲜 2 号.

2.2 引物多态性筛选

本研究共计利用 3 780 对 SSR 引物对亲本长江春 2 号和渝蜀鲜 2 号进行引物多态性筛选, 获得 493 对多态性引物, 多态性比例为 13.04%. 不同引物间的多态性差异很大. 其中 Sat 引物多态性比例最高, 占比 24.92%, 其次为 CSSR 引物, 占比 24.14%, 后面依次为 Satt 引物, 占比 16.28%; SSR 引物, 占比 15.56%; GMES 引物, 占比 14.40%; SWU 引物多态性比例最低, 仅占比 10.18%, 具体数据如表 2 所示.

2.3 群体基因型检测

利用 493 对(表 2)经过筛选的对两亲本具有多态性的 SSR 引物, 以及针对亲本品种长江春 2 号和渝蜀鲜 2 号设计的 86 对 Indel 引物, 对 F₂ 群体中的 186 株单株进行了标记基因型的检测(图 2), 共发现了 518 个具有多态性的位点.

表 2 SSR 引物在亲本间的多态性

SSR 引物	引物对数	多态性引物对数	多态性引物比例/%
Sat	333	83	24.92
Satt	602	98	16.28
CMES	125	18	14.40
CSSR	87	21	24.14
SSR2	90	14	15.56
SWU	2 543	259	10.18
共计	3 780	493	—

2.4 遗传图谱的构建

在实验室前期构建的遗传图谱基础上^[9], 通过 JoinMap 4.0 分析软件, 对 518 对具有多态性的标记位点进行了遗传连锁分析, 并构建了长江春 2 号和渝蜀鲜 2 号之间的遗传连锁图谱(图 3). 该图谱的总长度为 2 469.3 cM, 包含了 20 个连锁群, 这些连锁群均匀分布在大豆 20 条染色体上, 每条染色体上标记数目

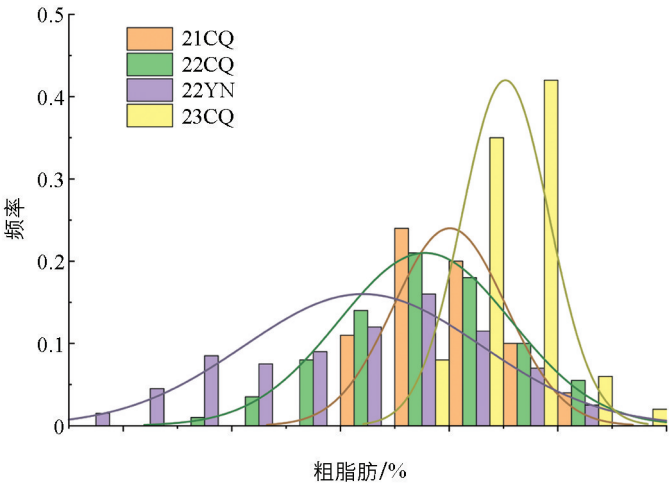
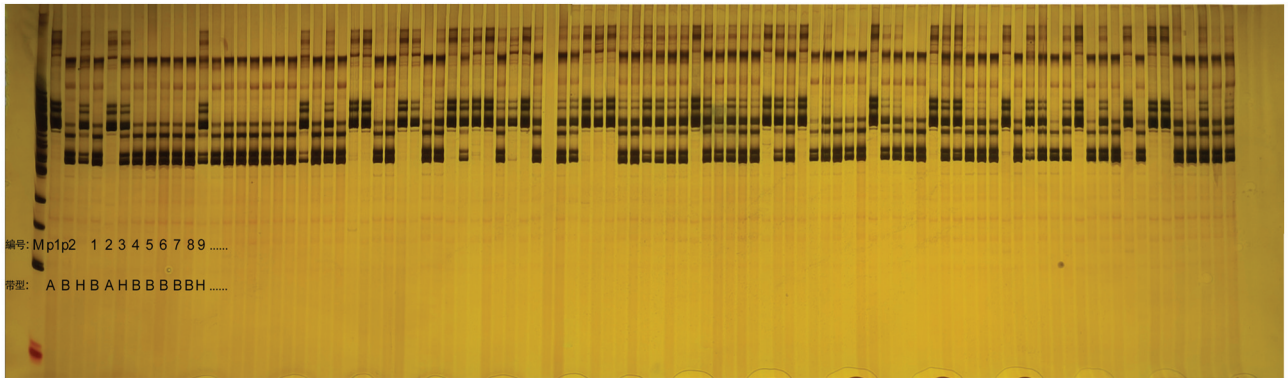


图 1 F₂ 群体 4 个环境下粗脂肪含量频率分布图

差异较大. 图谱中共包含 480 个标记(表 3), 标记间的平均距离为 5.14 cM. 在图谱中, 覆盖度最大的是第 13 号染色体(Chr. 13), 其总长度为 200.30 cM, 包含了 44 个标记位点, 是标记数目最多的连锁群, 且其标记间的平均距离为 4.55 cM, 覆盖度最小的为 5 号染色体(Chr. 5), 总长度为 29.80 cM, 包含 7 个标记位点, 标记间的平均距离为 4.26 cM.



M: 标准分子量, P1: 长江春 2 号, P2: 渝蜀鲜 2 号, 1~93: F₂ 单株.

图 2 SSR 标记 SWU19095 在群体中的基因型检测

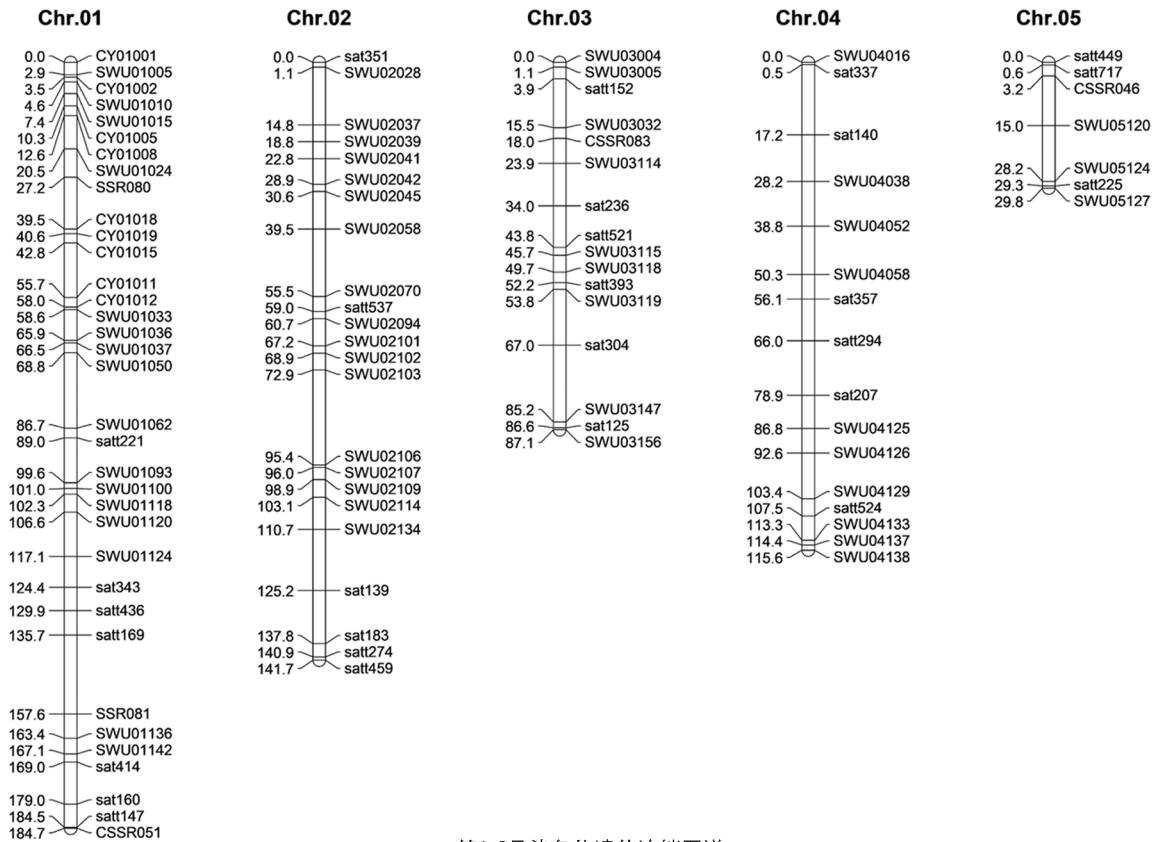
表 3 (长江春 2 号×渝蜀鲜 2 号)F₂ 群体染色体上的标记分布

染色体	位点数	长度/cM	平均距离/cM	染色体	位点数	长度/cM	平均距离/cM
Chr. 1	35	184.70	5.28	Chr. 12	14	124.80	8.91
Chr. 2	23	141.70	6.16	Chr. 13	44	200.30	4.55
Chr. 3	16	87.10	5.44	Chr. 14	40	141.20	3.53
Chr. 4	16	115.60	7.23	Chr. 15	17	43.80	2.58
Chr. 5	7	29.80	4.26	Chr. 16	25	122.80	4.91
Chr. 6	18	102.20	5.68	Chr. 17	29	123.60	4.26
Chr. 7	31	189.10	6.10	Chr. 18	19	143.70	7.56
Chr. 8	38	188.60	4.96	Chr. 19	22	167.30	7.60
Chr. 9	19	63.80	3.36	Chr. 20	14	64.20	4.59
Chr. 10	17	89.20	5.25	总计	480	2 469.30	5.14
Chr. 11	36	145.80	4.05				

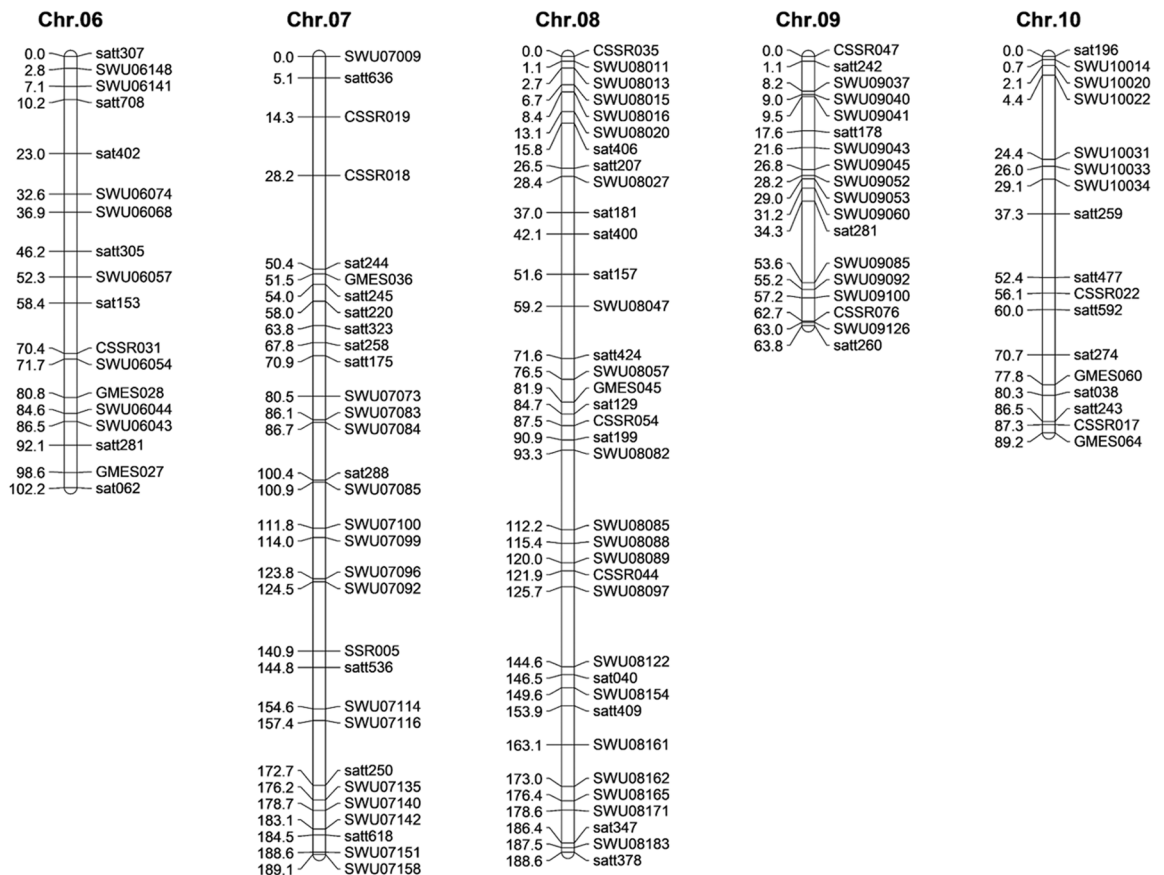
2.5 粗脂肪含量 QTL 定位

定位结果如表 4 所示, 共检测到 21 个粗脂肪含量(OIL)QTL, 除了 3,11,15,16 号染色体(Chr. 3, Chr. 11, Chr. 15, Chr. 16)以外, 其余 16 条大豆染色体上均检测到了不少于一个与粗脂肪含量相关的 QTL, LOD 值大小为 3.00~8.08, 表型贡献率为 7.20%~18.10%. 定位到的粗脂肪含量相关的 QTLs 在染色体上的位置如图 4 所示

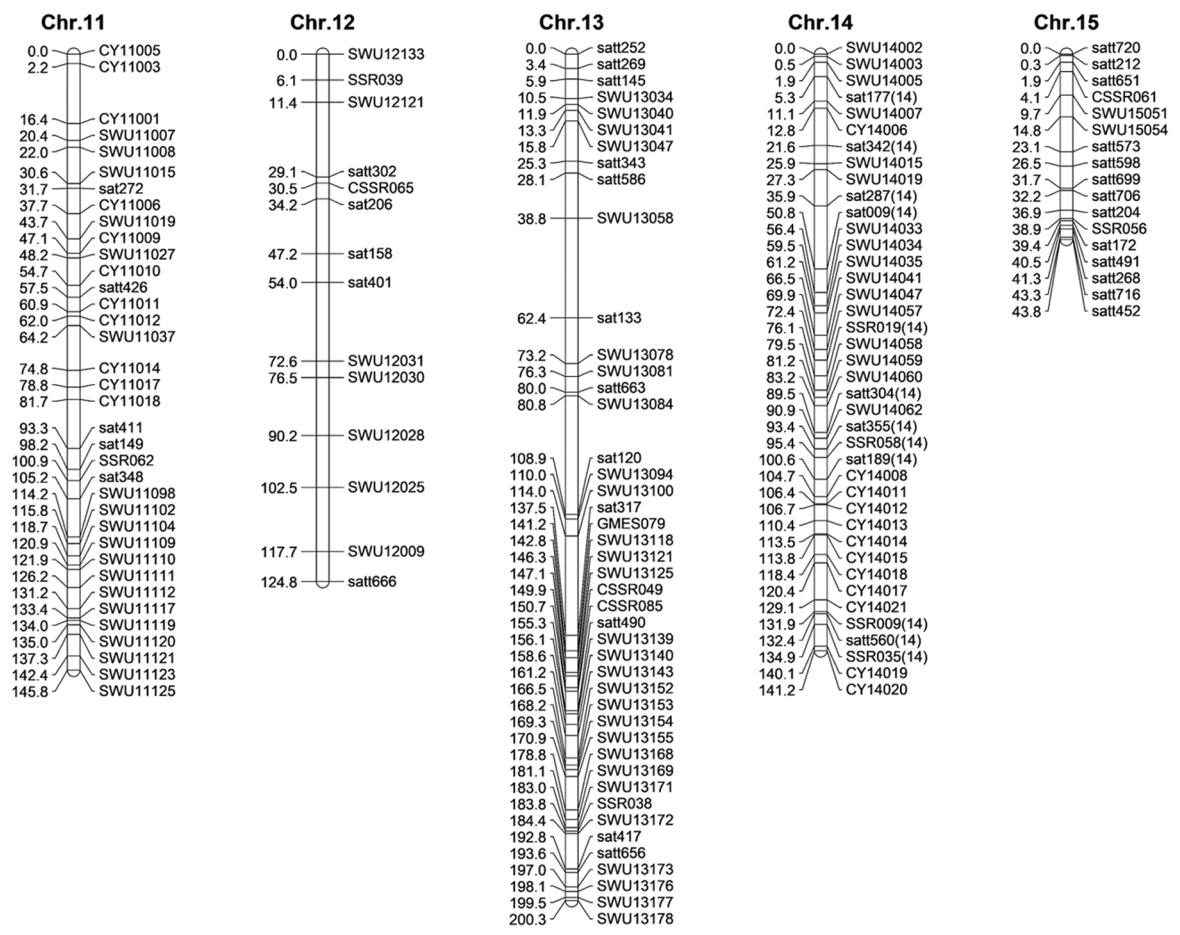
在这些 QTL 中, LOD 值最高的是位于 2023 年重庆环境的 qOIL01.2, 其 LOD 值为 8.08, 解释粗脂肪含量表型变异率为 18.10%, 长江春 2 号的等位基因的加性效应表现为增加大豆粗脂肪含量 0.47%. 在这些 QTL 中, 有 3 个(qOIL01.1, qOIL04.1, qOIL14.2)在两个不同的环境中被检测到. qOIL01.1 在 2022 年重庆和 2022 年云南的 LOD 值分别为 3.00 和 3.72, 分别解释了 7.20%和 9.10%的表型变异, 其中 2022 年重庆长江春 2 号等位基因的加性效应表现为增加表型值 0.57%, 而 2022 年云南表现为降低表型值 0.44%. qOIL04.1 在 2021 年重庆和 2022 年云南的 LOD 值分别为 3.42 和 3.29, 分别解释了 10.80%和 8.10%的表型变异, 长江春 2 号的等位基因加性效应均表现为减少表型值. qOIL14.2 在 2022 年重庆和 2023 年重庆的 LOD 值分别为 5.78 和 4.18, 分别解释了 13.30%和 9.80%的表型变异, 2022 年重庆长江春 2 号等位基因的加性效应表现为增加表型值 0.48%, 而 2023 年重庆表现为降低表型值 0.28%.



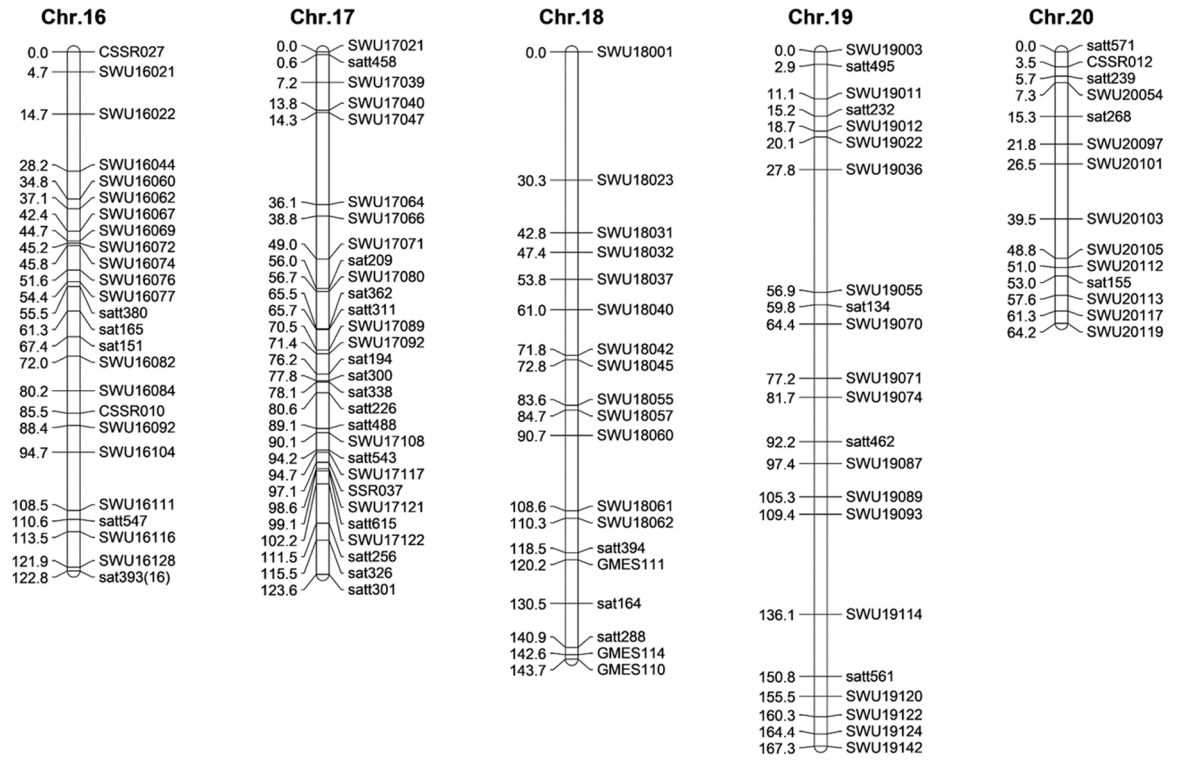
a. 第1-5号染色体遗传连锁图谱



b. 第6-10号染色体遗传连锁图谱



c. 第11-15号染色体遗传连锁图谱



d. 第16-20号染色体遗传连锁图谱

图 3 (长江春 2 号×渝蜀鲜 2 号)F₂ 群体遗传连锁图谱

表 4 在 4 个环境定位到的粗脂肪 QTL

QTL	环境	染色体	邻近标记	物理距离/ cM	LOD 值	表型 贡献率/%	加性 效应	显性 效应
qOIL01.1	22CQ	1	SWU01100	98.99~101.98	3.00	7.20	0.57	0.14
	22YN	1	SWU01118	98.99~113.57	3.72	9.10	-0.44	1.30
qOIL01.2	23CQ	1	SWU01062	73.81~86.66	8.08	18.10	0.47	0.34
qOIL02.1	22CQ	2	SWU02101	59.00~69.90	4.32	10.10	-0.86	-0.18
qOIL04.1	21CQ	4	SWU04058	41.77~50.32	3.42	10.80	-0.40	-0.35
	22YN	4	SWU04058	48.77~55.32	3.29	8.10	-0.31	1.02
qOIL05.1	21CQ	5	SWU05120	7.22~18.03	5.17	15.80	-0.63	0.28
qOIL05.2	22CQ	5	SWU05127	29.21~29.85	3.75	8.90	-0.83	-0.70
qOIL06.1	22YN	6	satt708	7.14~22.95	4.70	11.30	0.09	1.68
qOIL06.2	22CQ	6	SWU06057	46.16~58.44	5.68	13.10	-0.66	0.75
qOIL07.1	22CQ	7	sat258	63.78~70.85	3.81	9.00	-1.18	-0.01
qOIL08.1	22YN	8	SWU08013	0.00~3.68	3.05	7.50	-0.69	1.08
qOIL09.1	23CQ	9	SWU09043	10.54~24.61	3.26	7.70	0.27	-0.22
qOIL10.1	22CQ	10	SWU10022	0.00~11.43	4.15	9.80	-0.41	-0.96
qOIL12.1	22CQ	12	SWU12025	101.22~115.48	4.45	10.40	0.67	0.42
qOIL12.2	23CQ	12	SWU12133	0.00~6.00	3.65	8.60	0.16	-0.53
qOIL13.1	22CQ	13	SWU13058	35.10~55.76	4.45	10.40	0.38	1.06
qOIL14.1	2CQ	14	SWU14015	80.06~88.62	6.71	15.30	0.62	1.83
qOIL14.2	22CQ	14	sat342	16.75~25.94	5.78	13.30	0.48	1.58
	23CQ	14	sat342	19.75~24.63	4.18	9.80	-0.28	-0.46
qOIL17.1	22CQ	17	SWU17092	61.74~80.09	3.92	9.20	-0.23	1.02
qOIL18.1	22YN	18	SWU18060	90.66~107.66	3.64	8.90	0.1	1.20
qOIL19.1	22YN	19	SWU19070	56.90~66.42	4.35	10.50	-0.73	1.11
qOIL20.1	21CQ	20	SWU20113	53.96~60.56	3.33	10.50	-0.39	0.41

3 讨论

大豆遗传图谱的早期研究起步晚、发展速度慢,随着分子标记技术的发展,遗传学家开始运用 SSR 等分子标记技术辅助构建大豆遗传图谱^[12], Akkaya 等^[13]证实了 SSR 标记在大豆基因组中的多态性. 本研究除了利用 SSR 引物,还设计出一套针对(长江春 2 号×渝蜀鲜 2 号)F₂ 群体的 InDel 引物,使得构建的图谱具有更丰富、更准确的标记.

本课题组前期已经开展大豆种子大小以及品质性状的 QTLs 定位研究,最终筛选出了 18 个可能参与种子大小调控的候选基因^[14]和 32 个品质相关的候选基因^[15]. 自 Cregan 等^[16]构建了第一张大豆的公共遗传连锁图谱以来,利用高密度遗传连锁图谱进行 QTL 定位的研究陆续开展^[17-18]. 本研究基于对构建的遗传图谱进行加密,结合 F₂ 和 F_{2:3}, F_{2:4}, F_{2:5} 4 个世代粗脂肪含量表型数据进行粗脂肪含量的 QTL 定位.

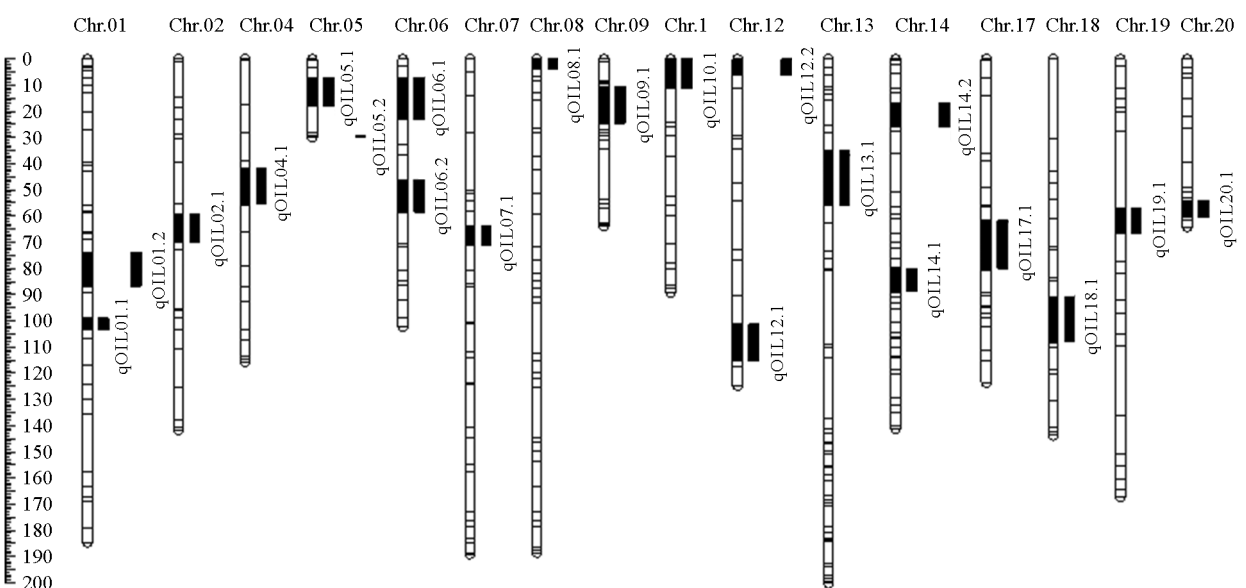


图 4 大豆粗脂肪含量 QTL 在染色体上的位置

目前我们成功构建的大豆遗传连锁图谱具有更高的标记密度和更大的覆盖度，相邻标记之间的距离相对较短，有助于提高 QTL 定位的精度。

通过检测在不同遗传背景和环境条件下稳定表达的 QTL，利用与目标性状基因连锁的分子标记来筛选目标性状基因型，可以提高 QTL 的跟踪效率，缩短育种周期，提高育种效率^[19]。不同环境下均检测出来的 QTL 为稳定 QTL。本研究结果显示，其中 3 个 QTLs(qOIL01.1, qOIL04.1 和 qOIL14.2)在两个环境中均能检测到，增强了这些 QTLs 与粗脂肪含量的关联可靠性，更有可能为未来的育种工作提供重要的候选基因。

本研究所用的亲本材料长江春 2 号是重庆市审定的高蛋白大豆品种中脂肪含量最高的品种，渝蜀鲜 2 号是重庆市审定的鲜食大豆品种中脂肪含量较低品种，两个亲本间的粗脂肪含量差异显著，是挖掘粗脂肪含量候选基因理想的亲本品种。另外，长江春 2 号具有种子产量高和品质优等特点，渝蜀鲜 2 号具有种子百粒质量高和发芽率高等特点，两个品种配制的杂交分离后代，是较好开展产量、品质性状基因定位和分子标记辅助选择的群体材料。

本研究旨在更深入地探索大豆粗脂肪含量的遗传基础，为下一步挖掘出粗脂肪含量候选基因、基因克隆和功能验证奠定坚实基础，为我国大豆育种中的粗脂肪含量提升提供有效分子标记和遗传资源。

参考文献：

[1] 王文月, 姚志鹏, 于洋, 等. 我国大豆种业科技创新发展现状及对策建议 [J]. 中国农业科技导报, 2024, 26(3): 1-6.

[2] 李傲辰. 大豆的主要营养成分及营养价值研究进展 [J]. 现代农业科技, 2020(23): 213-214, 218.

[3] 朱行. 美国科学家正在开发大豆新用途 [J]. 世界农业, 2006(8): 62.

[4] 杜成章, 李艳花, 杨华伟, 等. 长江春 2 号大豆新品种选育 [J]. 大豆科学, 2012, 31(6): 1033-1034.

[5] ZHANG Z S, XIAO Y H, LUO M, et al. Construction of a Genetic Linkage Map and QTL Analysis of Fiber-Related Traits in Upland Cotton (*Gossypium hirsutum* L.) [J]. Euphytica, 2005, 144(1): 91-99.

[6] 魏新琦, 张建, 刘大军, 等. 陆地棉开花期 QTL 定位 [J]. 西南大学学报(自然科学版), 2008, 30(12): 61-64.

[7] HYTEN D L, PANTALONE V R, SAXTON A M, et al. Molecular Mapping and Identification of Soybean Fatty Acid

Modifier Quantitative Trait Loci [J]. Journal of the American Oil Chemists’ Society, 2004, 81(12): 1115-1118.

[8] DIERS B W, KEIM P, FEHR W R, et al. RFLP Analysis of Soybean Seed Protein and Oil Content [J]. TAG Theoretical and Applied Genetics, 1992, 83(5): 608-612.

[9] LEE S H, BAILEY M A, MIAN M A, et al. RFLP Loci Associated with Soybean Seed Protein and Oil Content across Populations and Locations [J]. TAG Theoretical and Applied Genetics, 1996, 93(5/6): 649-657.

[10] PATHAN S M, VUONG T, CLARK K, et al. Genetic Mapping and Confirmation of Quantitative Trait Loci for Seed Protein and Oil Contents and Seed Weight in Soybean [J]. Crop Science, 2013, 53(3): 765-774.

[11] GAO W R, MA R H, LI X, et al. Construction of Genetic Map and QTL Mapping for Seed Size and Quality Traits in Soybean (*Glycine max* L.) [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2024, 25: 2857.

[12] 王博, 董莹莹, 付雪, 等. 大豆高密度遗传图谱的构建及产量相关性状 QTL 定位 [J]. 中国油料作物学报, 2022, 44(6): 1228-1238.

[13] AKKAYA M S, BHAGWAT A A, CREGAN P B. Length Polymorphisms of Simple Sequence Repeat DNA in Soybean [J]. Genetics, 1992, 132(4): 1131-1139.

[14] JIANG A H, LIU J Q, GAO W R, et al. Construction of a Genetic Map and QTL Mapping of Seed Size Traits in Soybean [J]. Frontiers in Genetics, 2023, 14: 1248315.

[15] LIU J Q, JIANG A H, MA R H, et al. QTL Mapping for Seed Quality Traits under Multiple Environments in Soybean (*Glycine max* L.) [J]. Agronomy, 2023, 13: 2382

[16] CREGAN P, JARVIK T, BUSH A L, et al. An Integrated Genetic Linkage Map of the Soybean Genome [J]. Crop Science, 1999, 39(5): 1464-1490.

[17] BRUMMER E C, GRAEF G L, ORF J, et al. Mapping QTL for Seed Protein and Oil Content in Eight Soybean Populations [J]. Crop Science, 1997, 37(2): 370-378.

[18] SEBOLT A M, SHOEMAKER R C, DIERS B W. Analysis of a Quantitative Trait Locus Allele from Wild Soybean that Increases Seed Protein Concentration in Soybean [J]. Crop Science, 2000, 40(5): 1438-1444.

[19] 付威, 韦素云, 陈赢男. 植物生长发育动态 QTL 解析研究进展 [J]. 生物技术通报, 2024, 40(2): 9-19.

责任编辑 包颖