



RIL 群体中大豆籽粒脂肪酸组分 QTL 分析

王茜^{1,2}, 刘兵强², 贾馨元³, 杨庆², 黄冀楠², 史晓蕾², 杨春燕², 陈庆山¹

(1. 东北农业大学 农学院, 黑龙江 哈尔滨 150030; 2. 河北省农林科学院 粮油作物研究所/国家大豆改良中心石家庄分中心/农业农村部黄淮海大豆生物学与遗传育种重点实验室/河北省作物遗传育种实验室, 河北 石家庄 050035; 3. 衡水学院 生命科学学院, 河北 衡水 053000)

摘要:大豆是世界上主要的油料作物,其脂肪酸各组分比例决定了大豆油的质量。本研究以“徐豆 16 × 冀 HJ117”构建的包含 183 个家系的重组自交系 (Recombinant Inbred Lines, RILs) 群体 XH1617 为材料,通过气相色谱法检测棕榈酸、硬脂酸、油酸、亚油酸、亚麻酸 5 种脂肪酸含量。表型变异分析显示, RIL 群体的 5 种脂肪酸含量均呈近似正态分布,说明大豆 5 种脂肪酸含量均为典型的数量性状。通过 QTL 定位,共鉴定到 13 个与大豆脂肪酸含量相关的 QTL 位点,分别位于 05、06、08、13、14、15 和 19 号染色体上, LOD 值为 2.50 ~ 12.35,可解释的表型变异范围为 6.1% ~ 26.7%。其中 6 个 QTL 是新鉴定到的与大豆脂肪酸含量相关的遗传位点。另外,在 15 号染色体上鉴定到 1 个主效且协同调控大豆棕榈酸含量和油酸含量的遗传位点, *Locus_15_POA*, 在标记 Gm15_3702534_C_T ~ Gm15_4491175_T_C 之间, LOD 值为 4.71 ~ 5.11,可解释的表型变异为 11.20% ~ 12.10%。相关性分析发现,除硬脂酸含量与油酸含量无显著性相关外,其他脂肪酸含量之间均具有显著相关性 ($P < 0.05$)。研究结果可为培育高油酸且低棕榈酸的高品质大豆提供遗传材料和理论依据。

关键词:大豆;脂肪酸含量;QTL 定位分析;遗传分析;相关性分析

QTL Analysis of Fatty Acid Composition in Soybean Seeds from RIL Population

WANG Xi^{1,2}, LIU Bingqiang², JIA Xinyuan³, YANG Qing², HUANG Jinan², SHI Xiaolei², YANG Chunyan², CHEN Qingshan¹

(1. College of Agriculture, Northeast Agricultural University, Harbin 150030, China; 2. Institute of Cereal and Oil Crops, Hebei Academy of Agricultural and Forestry Sciences/Shijiazhuang Branch Center of National Center for Soybean Improvement/Huang-Huai-Hai Key Laboratory of Biology and Genetic Improvement of Soybean, Ministry of Agriculture and Rural Affairs/The Key Laboratory of Crop Genetics and Breeding, Shijiazhuang 050035, China; 3. College of Life Science, Hengshui College, Hengshui 053000, China)

Abstract: As a major oil crop in the world, the proportion of each fatty acid determined the quality of seed oil in soybean. In this study, XH1617, a set of recombinant inbred lines (RILs) population consisting of 183 lines and were derived from a cross between Xudou 16 and HJ117, were used as the experimental materials. The contents of five fatty acids, palmitic, stearic, oleic, linoleic and linolenic acids, were determined by gas chromatograph. The phenotypic variation analysis showed that these five fatty acids contents approximately showed a normal distribution, suggesting that the contents of five fatty acids were typical quantitative traits. The results of QTL mapping showed that a total of 13 QTLs associated with soybean fatty acids were identified on chromosome 05, 06, 08, 13, 14, 15 and 19, respectively. And the LOD were ranged from 2.50 to 12.35, explaining 6.1%-26.7% of phenotypic variation. Among them, 6 new QTLs associated with soybean fatty acids were identified. In addition, one main-effect QTL, *Locus_15_POA*, synergistically regulating the content of palmitic acid and oleic acid, was identified between the markers of Gm15_3702534_C_T and Gm15_4491175_T_C on chromosome 15. Its LOD were ranged from 4.71 to 5.11, explaining 11.20%-12.10% of phenotypic variation. Pearson correlation analysis showed that there were significant differences among the fatty acids, except for the stearic acid content and oleic acid content ($P < 0.05$). In conclusion, these results could provide theoretical basis and genetic resources for breeders to develop new soybean varieties with high oleic acid content and low palmitic acid content.

Keywords: soybean; fatty acid content; QTL identification; genetic analysis; pearson correlation analysis

大豆 [*Glycine max* (L.) Merr.] 是世界四大油料作物之一,占世界油籽产量的 60.70%,大豆油占世界植物油消费总量的 28.70% (<http://www.soystats.com>)。中国是大豆油的主要消费国家,

2021 年,中国大豆油的消费量为 1 762.40 万 t,占全球大豆油总消费量的 29.82%,位居世界之首 (USDA, 2021),因此大豆油对我国的国民经济发展和居民生活水平有重要的影响。大豆油中主要包

收稿日期:2023-06-26

基金项目:国家大豆产业技术体系 (CARS04);河北省农林科学院科技创新专项课题 (2022KJCXZX-LYS-7);河北省现代农业产业技术体系 (HBCT2019190201);大豆现代种业科技创新团队 (21326313D);河北省高端人才专项;河北省农林科学院院士后基金 (C22R0309)。

第一作者:王茜 (1998—),女,硕士研究生,主要从事大豆遗传育种研究。E-mail:16635049853@163.com。

通讯作者:陈庆山 (1973—),男,教授,主要从事大豆遗传改良研究。E-mail:qshchen@126.com;

杨春燕 (1966—),女,研究员,主要从事大豆遗传育种研究。E-mail:chyyang66@163.com。

含棕榈酸(Palmitic Acid, PA)、硬脂酸(Stearic Acid, SA)、油酸(Oleic Acid, OA)、亚油酸(Linoleic Acid, LA)和亚麻酸(Linolenic Acid, LNA)5 种脂肪酸^[1-2]。棕榈酸和硬脂酸是饱和脂肪酸,贮藏过程中较为稳定,但摄入过多可能会导致心脑血管疾病发生^[3-4]。油酸、亚油酸和亚麻酸为不饱和脂肪酸,对人体健康有益^[5-6]。然而,不饱和脂肪酸组分亚油酸和亚麻酸在贮藏过程中易氧化而产生酸败,对油脂风味及品质造成影响^[7]。因此,改善大豆油脂的脂肪酸组成,提高不饱和脂肪酸在贮藏过程中的稳定性,是近年来大豆品质育种的重要目标之一^[8-9]。

品种遗传改良是改善大豆脂肪酸组成的重要手段。大豆脂肪酸含量是典型的数量遗传性状^[10-12],通过 QTL(Quantitative Trait Locus)定位分析,检测与脂肪酸组分相关的 QTL,对解析大豆脂肪酸组分相关分子机制及分子标记辅助选择育种具有重要的指导意义。研究发现,大豆脂肪酸含量涉及多个效应位点,除主效基因外可能还存在微效基因进行调控^[13-15]。盛英华等^[16]在两个群体中对脂肪酸含量进行 QTL 定位分析,共定位到 57 个相关的 QTL 位点。渠可心等^[17]在重组自交系和染色体片段代换系群体共定位到 54 个 QTL,分布在 13 个连锁群上。Hyten 等^[18]在大豆连锁群 C2、D2、D1b、F、K 和 L 上发现了 12 个与脂肪酸含量性状相关的 QTL。Fan 等^[19]定位到 52 个基因座,其中包括 15 个新的遗传位点。南金平^[20]利用回交导入系群体,定位影响大豆脂肪酸含量的 71 个相关 QTL。

综上所述,大豆脂肪酸的组分含量对大豆油的品质至关重要,前人对大豆脂肪酸含量的遗传机制已有一定的研究,但大豆脂肪酸含量是典型的数量性状,受到多个遗传位点的调控,其主效调控大豆脂肪酸含量的遗传位点还有待进一步丰富和明确,且棕榈酸含量和油酸含量共定位的研究还鲜有报道。本研究利用“徐豆 16 × 冀 HJ117”构建的 RIL 群体为材料,对亲本和群体进行表型变异和遗传分析、QTL 定位分析和大豆脂肪酸各组分含量的相关性分析对调控大豆脂肪酸含量的主效遗传位点进行挖掘,以期为培育高品质大豆新品种提供理论基础和遗传材料。

1 材料与方法

1.1 材料

以徐豆 16 和冀 HJ117 为亲本构建的重组自交系群体(Recombinant Inbred Lines, RILs)为 F₆代,包含 183 个家系,由河北省农林科学院粮油作物研究所提供,于 2021 年 6 月种植于河北省石家庄市藁城区马庄试验站(38.05°N, 113.30°E),采用完全随机区组设计,两次重复,3 m 行长,株距为 0.1 m,行距为 0.5 m。常规田间管理,2021 年 10 月植株成熟后,每行选取 3 株具有代表性的单株进行收获、脱粒和晾干,用于脂肪酸含量测定。

1.2 方法

1.2.1 脂肪酸含量测定 挑选干燥、无破损、颗粒大小均匀且饱满的大豆籽粒,利用小型高速粉碎机将大豆籽粒研磨粉碎。使用安捷伦 6890 气相色谱仪,参照范胜栩等^[21]甲酯化提取与气相色谱分析相结合的方法,测定棕榈酸、硬脂酸、油酸、亚油酸、亚麻酸 5 种大豆脂肪酸含量。通过安捷伦 6890 气相色谱仪配备的 Agilent Chem Station 软件对输出图谱进行分析,采用面积归一化法,根据目标脂肪酸信号峰面积与各脂肪酸信号峰总面积的比值得出 5 种脂肪酸的相对含量(%),每份材料均重复检测 3 次,取平均值作为其脂肪酸组分含量。

1.2.2 QTL 定位 RIL 群体的 SNP 标记基因型检测和分子遗传连锁图谱由河北省农林科学院粮油作物研究所大豆中心构建,包含 2 111 个 SNP 标记,平均覆盖距离 2.33 cM,图谱总长度为 4 798.8 cM。

运用 MapQTL 6.0 中的区间作图法(Interval Mapping, IM)和多 QTL 模型(Multiple-QTL model, MQM)两种算法对大豆 5 种脂肪酸含量进行 QTL 定位分析。运用区间作图法进行大豆性状的 QTL 定位分析,以 LOD 值 = 2.5 为阈值,检测初步可信的 QTL,选择与 LOD 值最高或者最紧密相关的标记作为辅助因子,进行多 QTL 复合作图(MQM)验证。本研究认为多个 QTL 聚集于同一染色体上且遗传距离小于 10 cM 被认为是 1 个遗传位点。参考 McCouch 等^[22]的原则命名 QTL。

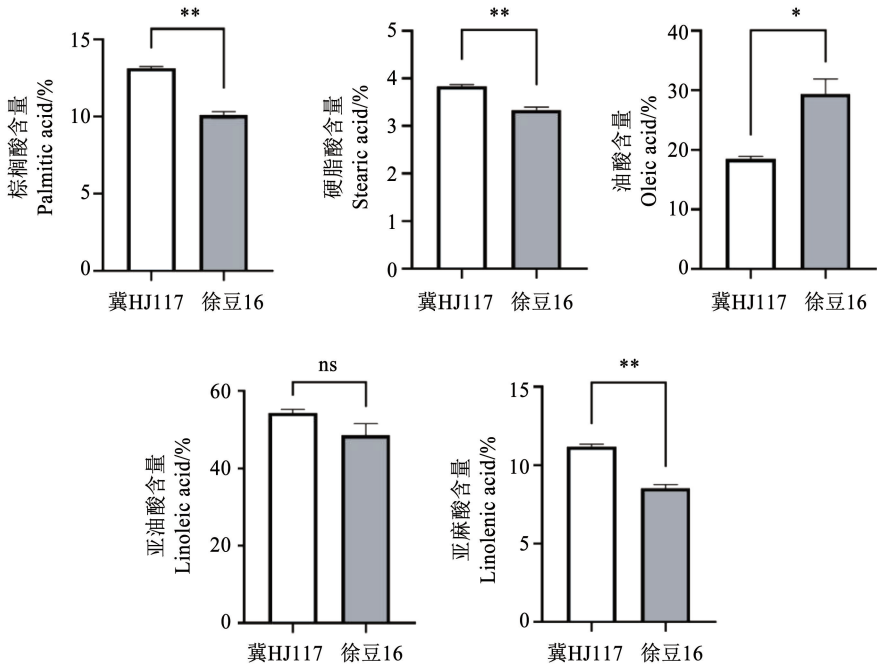
1.2.3 数据分析 使用 SPSS 27.0 进行最大值、最小值、变异系数、正态分析和脂肪酸各组分含量相关性分析。使用 IciMapping 4.2 计算脂肪酸各组分含量遗传率。

2 结果与分析

2.1 亲本材料脂肪酸含量表型变异和遗传分析

为探究亲本及 RIL 群体脂肪酸含量之间的差异,对亲本籽粒中 5 种脂肪酸组分含量进行统计分析。结果显示,与母本徐豆 16 相比,父本冀 HJ117

棕榈酸、硬脂酸、亚麻酸含量分别显著高 3. 10, 0. 50,2. 67 百分点,油酸含量则显著降低 10. 92 百分点(图 1)。说明在亲本材料中,除亚油酸含量无显著差异外,其它 4 种脂肪酸含量均具有显著性差异。



注: *. 在 $P<0.05$ 水平上差异显著; **. 在 $P<0.01$ 水平差异上显著。
Note: *. Significant different at the $P<0.05$ level; **. Significant different at the $P<0.01$ level.

图 1 亲本脂肪酸含量直方图

Fig. 1 Histogram of fatty acid content of parents

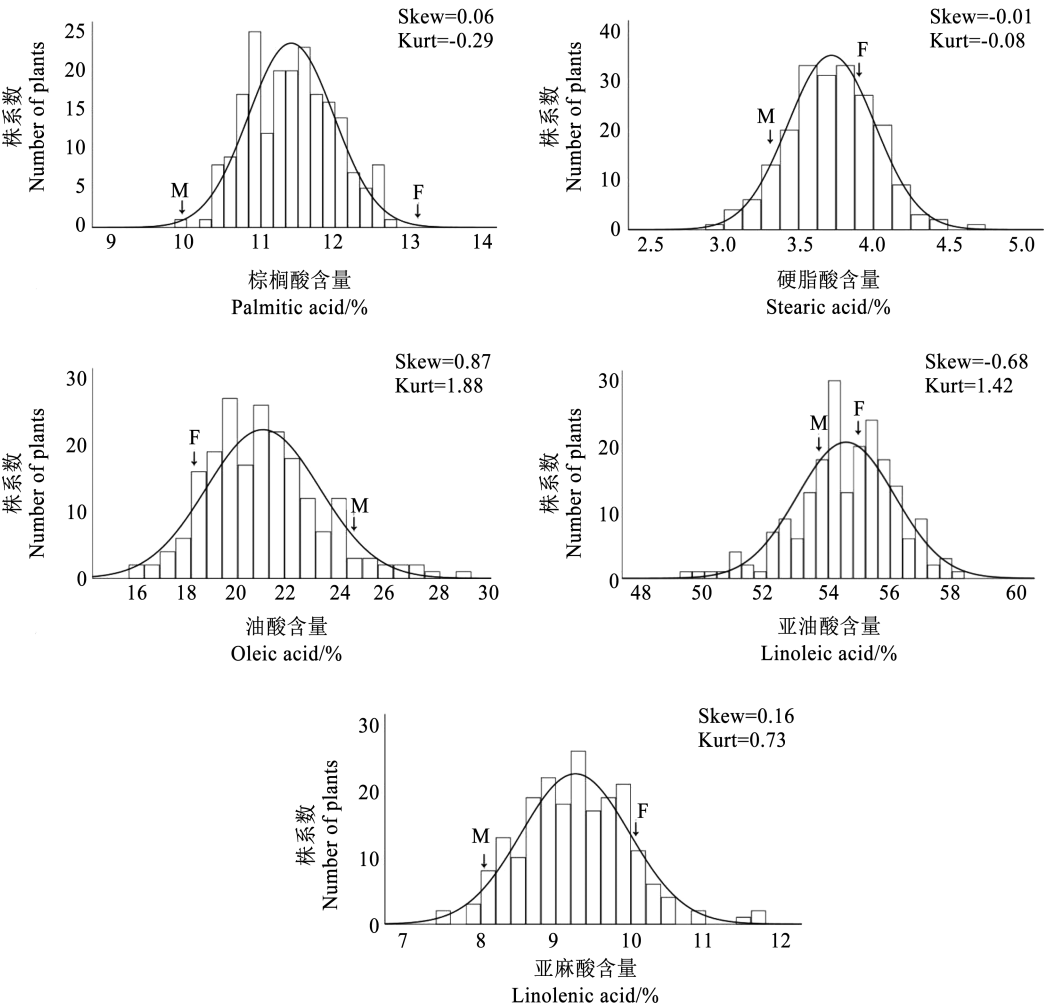
2.2 RIL 群体脂肪酸含量表型变异和遗传分析

对群体间的表型变异进行统计分析,结果显示:5 种脂肪酸在群体中变异范围为 3. 04% ~ 59. 36%,变异系数为 2. 99% ~ 11. 32%。其中,油酸的变异系数最大,为 11. 32%;亚麻酸的变异系数仅次于油酸,变异系数达到 8. 18%;硬脂酸变异系数为 7. 71%;亚油酸的变异系数最小,为 2. 99%。后代群体 5 种脂肪酸含量的最大值均显著高于亲

本,说明该 RIL 群体出现超亲分离。5 种脂肪酸含量的峰度取值范围为 -0. 29 ~ 1. 88,偏度取值范围为 -0. 68 ~ 0. 87,均呈近似正态分布(图 2)。结果表明大豆 5 种脂肪酸含量均为典型的数量性状,5 种脂肪酸含量的遗传率范围为 0. 28 ~ 0. 85,说明大豆 5 种脂肪酸含量主要受遗传调控,该 RIL 群体可用于大豆 5 种脂肪酸含量的 QTL 定位分析。

表 1 群体脂肪酸含量表型变异和遗传分析
Table 1 Statistical analysis of fatty acid content in individuals

性状 Trait	最大值 Max. /%	最小值 Min. /%	平均值 Mean/%	标准差 SD	变异系数 CV/%	遗传率 h^2b
棕榈酸 PA	12. 74	9. 93	11. 46	0. 55	4. 76	0. 85
硬脂酸 SA	4. 63	3. 04	3. 72	0. 29	7. 71	0. 62
油酸 OA	31. 23	15. 85	21. 00	2. 38	11. 32	0. 51
亚油酸 LA	59. 36	48. 32	54. 56	1. 63	2. 99	0. 28
亚麻酸 LNA	11. 78	7. 05	9. 26	0. 76	8. 18	0. 65



注：F、M 分别表示 RIL 群体亲本徐豆 16 和冀 HJ117 脂肪酸含量值。
Note: F and M indicated the content of fatty acids in soybean Xudou16(Female) and JiHJ117 (Male).

图 2 脂肪酸含量在 RIL 群体中的分布

Fig. 2 Distribution of fatty acid content in RIL population

2.3 大豆脂肪酸含量加性 QTL 定位分析

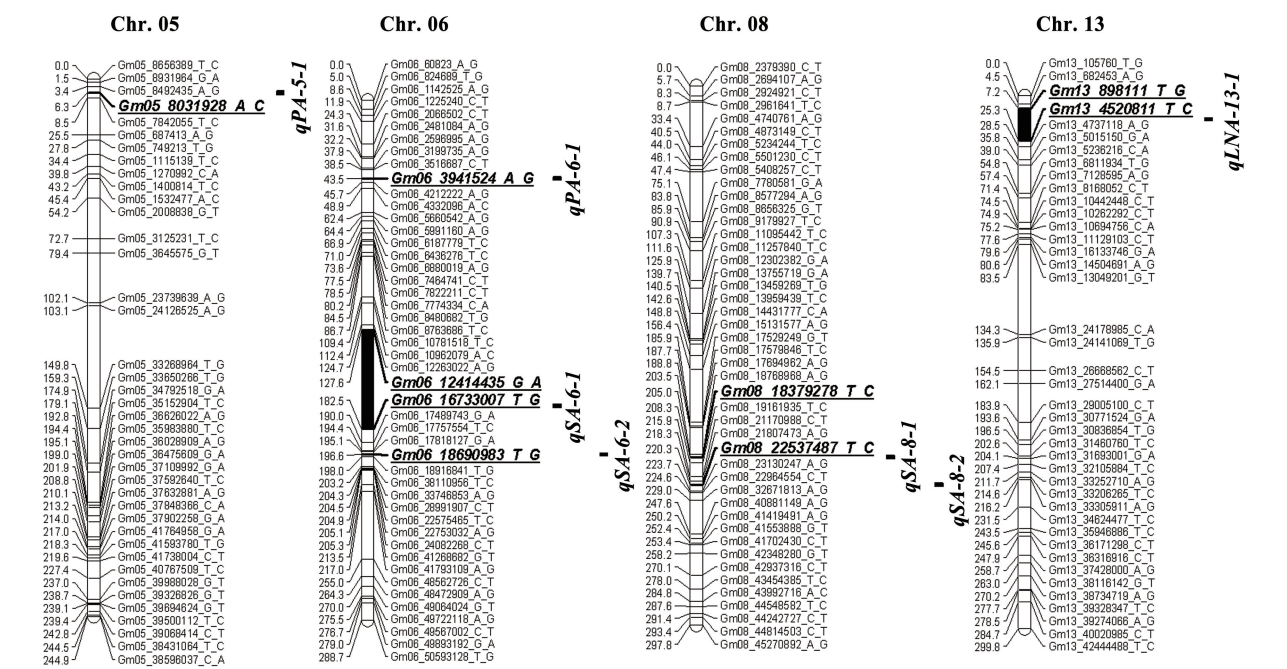
为了丰富和明确调控大豆脂肪酸含量的遗传位点,运用表型数据和基因型数据对大豆脂肪酸含量进行 QTL 定位。参考 Yang 等^[23] 构建的遗传图谱,检测到与棕榈酸、硬脂酸、油酸和亚麻酸 4 种脂肪酸组分相关的 QTL 位点共有 13 个,分别分布在 05、06、08、13、14、15、19 号染色体上。LOD 值为 2.50 ~ 12.35,可解释的表型变异范围为 6.10% ~ 26.70%。其中,与棕榈酸含量相关的 QTL 位点有 3 个,分别位于 05、06、15 号染色体上,LOD 值为 2.51 ~ 12.35,可解释的表型变异范围为 6.10% ~ 26.70%,其中 *qPA-5-1* 的 LOD 值最高,增效基因来源于父本冀 HJ117;与硬脂酸含量相关的 QTL 位点有 6 个,分别位于 06、08、14、19 号染色体上,LOD 值

为 2.51 ~ 7.02,可解释的表型变异范围为 6.10% ~ 16.20%,其中 *qSA-6-2* 的 LOD 值最高,增效基因来源于母本徐豆 16;与油酸相关 QTL 位点被定位在 15 号染色体上,LOD 值为 5.11,可解释的表型变异率为 12.10%,加性效应来源于母本徐豆 16。检测到 3 个与亚麻酸相关的 QTL 位点,分别在 13、14、15 号染色体上,LOD 值为 2.50 ~ 6.75,可解释的表型变异范围为 6.10% ~ 15.60%,增效基因来源于父本冀 HJ117(表 2 和图 3)。另外,在 15 号染色体上鉴定到 1 个主效且协同调控大豆棕榈酸含量和油酸含量的遗传位点, *Locus_15_POA*, 在标记 Gm15_3702534_C_T ~ Gm15_4491175_T_C 之间,LOD 值为 4.71 ~ 5.11,可解释的表型变异范围为 11.20% ~ 12.10%。

表 2 RIL 群体脂肪酸含量 QTL 定位
Table 2 QTL mapping of fatty acid content in RIL population

性状	QTL 名称	染色体	位点	标记区间	LOD 值	贡献率	加性效应
Trait	QTL name	Chr.	Position	Marker or interval	LOD value	PV	Add
棕榈酸 PA	<i>qPA-5-1</i>	5	6.299	Gm05_8031928_A_C	12.35	26.70	0.0029
	<i>qPA-6-1</i>	6	43.515	Gm06_3941524_A_G	2.51	6.10	-0.0014
	<i>qPA-15-1</i>	15	36.819	Gm15_4031152_C_T—Gm15_4491175_T_C	4.71	11.20	0.0019
硬脂酸 SA	<i>qSA-6-1</i>	6	168.595	Gm06_12414435_G_A—Gm06_16733007_T_G	4.90	11.60	-0.0015
	<i>qSA-6-2</i>	6	196.606	Gm06_18690983_T_G	7.02	16.20	-0.0012
	<i>qSA-8-1</i>	8	204.950	Gm08_18379278_T_C	2.51	6.10	0.0007
	<i>qSA-8-2</i>	8	220.339	Gm08_22537487_T_C	2.59	6.30	0.0007
	<i>qSA-14-1</i>	14	137.896	Gm14_40193681_C_T	3.78	9.10	0.0009
	<i>qSA-19-1</i>	19	100.947	Gm19_36758516_T_C—Gm19_36909806_A_G	2.95	7.10	-0.0008
油酸 OA	<i>qOA-15-1</i>	15	33.728	Gm15_3702534_C_T	5.11	12.10	-0.0085
亚麻酸 LNA	<i>qLNA-13-1</i>	13	12.197	Gm13_898111_T_G—Gm13_4520811_T_C	3.71	8.90	-0.0026
	<i>qLNA-14-1</i>	14	92.731	Gm14_7778233_G_A—Gm14_8755748_C_T	2.50	6.10	-0.0020
	<i>qLNA-15-1</i>	15	23.543	Gm15_943943_T_C—Gm15_3442797_A_G	6.75	15.60	0.0037

注:在同一条染色体上,遗传距离小于 10 cM 的 QTL 视为同一个位点。
Note: On the same chromosome, QTLs with genetic distance less than 10 cM were regarded as the same locus.



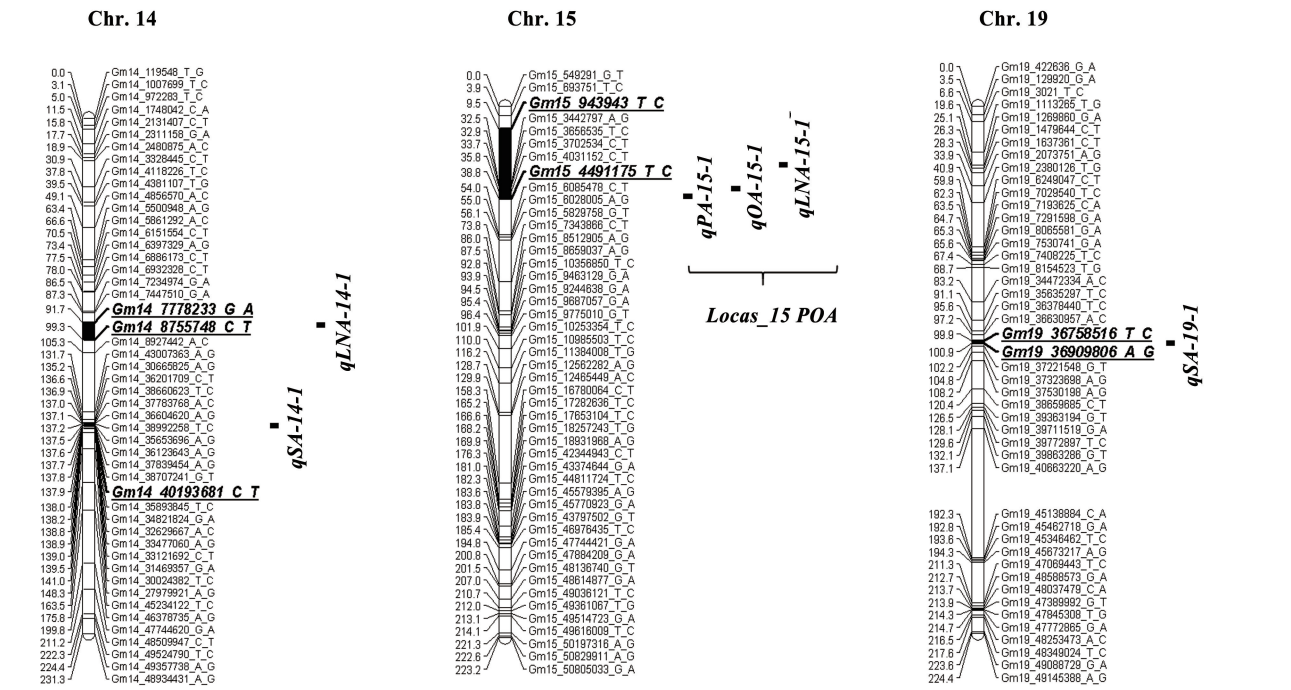


图 3 RIL 群体脂肪酸组分 QTL 在染色体上的分布

Fig. 3 Chromosomal distribution of QTLs for fatty acid composition in RIL population

2.4 大豆脂肪酸含量的相关性分析

对 RIL 群体的 5 种脂肪酸含量进行相关性分析结果显示:棕榈酸和硬脂酸、亚麻酸之间呈显著正相关,相关系数分别为 0.485 ** 和 0.484 ** ;棕榈酸与油酸($r = -0.398^{**}$)、亚油酸($r = -0.175^{*}$)呈

显著负相关;硬脂酸与亚油酸($r = -0.259^{**}$)、亚麻酸($r = -0.277^{**}$)之间呈显著负相关;油酸与亚油酸($r = -0.779^{**}$)、亚麻酸($r = -0.738^{**}$)呈显著负相关,亚油酸与亚麻酸之间呈显著正相关($r = 0.273^{**}$)(表 3)。

表 3 RIL 群体脂肪酸含量相关分析

Table 3 Correlation analysis of fatty acid content in RIL population

性状 Trait	棕榈酸 PA	硬脂酸 SA	油酸 OA	亚油酸 LA	亚麻酸 LNA
棕榈酸 PA	1				
硬脂酸 SA	0.485 **	1			
油酸 OA	-0.398 **	-0.174	1		
亚油酸 LA	-0.175 *	-0.259 **	-0.779 **	1	
亚麻酸 LNA	0.484 **	-0.277 **	-0.738 **	0.273 **	1

注:*. $P < 0.05$; **. $P < 0.01$ 。

3 讨论

脂肪酸作为大豆油脂的主要组成成分,占比高达 90% [5],科学摄入脂肪酸可以有效预防心脑血管疾病。关于脂肪酸含量的研究已经取得了较多成果,但对脂肪酸含量遗传规律的了解仍然不够深入,有必要在不同遗传背景下检测与脂肪酸含量相关的 QTL 位点,以便于有效利用优异脂肪酸的种质资源,开展大豆油脂优质育种。

在 Soybase 数据库 (<http://soybase.org>) 中,可查到与脂肪酸组分相关的 QTL 位点共有 226 个,包括亚麻酸含量相关 QTL 68 个,亚油酸含量相关 QTL 44 个,油酸含量相关 QTL 43 个,棕榈酸含量相关 QTL 39,硬脂酸含量相关 QTL 32 个。与前人定位结果相比,本研究中共有 7 个 QTL 区间与前人定位区间相近。其中,在与棕榈酸含量相关的 QTL 位点中,qPA-6-1 与南金平 [20]、Reinprecht 等 [24] 检测到的 QTL 位点相近;qPA-15-1 与渠可心等 [17]、Yang

等^[23]、Li 等^[25]的定位结果基本一致,可能为同一位点;与硬脂酸含量相关的 QTL 位点 *qSA-6-1*,盛英华等^[16]、苗兴芬等^[26]也曾检测到,19 号染色体上的 *qSA-19-1*,与 Wang 等^[27]的定位结果较近;*qOA-15-1* 与 Akond 等^[28]、渠可心等^[17]定位到的位点位置相近;2 个与亚麻酸含量相关的 QTL 位点 *qLNA-13-1*、*qLNA-15-1* 前人也有报道^[16-17, 29]。以上位点在多种遗传背景、多种环境中被重复检测到,说明上述 7 个 QTL 位点可能是稳定调控大豆脂肪酸含量的遗传位点。本研究共检测到 6 个新的 QTL 位点,分别是 *qPA-5-1*、*qSA-6-2*、*qSA-8-1*、*qSA-8-2*、*qSA-14-1* 和 *qLNA-14-1*,均未见前人报道。研究结果可丰富调控大豆脂肪酸含量的遗传机制,为培育优质油用大豆新品种提供新的遗传材料和理论支撑。

本研究结果发现,棕榈酸、油酸相关 QTL 位点 *qPA-15-1* 和 *qOA-15-1* 被共定位在 15 号染色体上的标记 Gm15_3702534_C_T 至 Gm15_4491175_T_C 之间,说明该遗传区间可同时调控大豆棕榈酸含量和油酸含量。通过表型分析发现,RIL 群体中大豆籽粒棕榈酸含量与油酸含量呈显著负相关(表 2),说明两性状间的遗传基础较为密切,这可能是棕榈酸和油酸共定位的原因所在。因此在大豆脂肪酸组分的遗传改良育种中,该位点可以满足提高油酸含量的同时降低棕榈酸含量的育种目标,有必要对该标记区间开展进一步研究,挖掘该遗传位点调控大豆棕榈酸含量与油酸含量的候选基因。

随着现代分子育种技术的快速发展,分子标记辅助育种已广泛应用于作物育种工作,且显著提高了育种效率^[30]。本研究发现同步调控大豆棕榈酸含量和油酸含量的遗传位点 *Locus_15_POA*,在其区间开发分子标记,可用于一定大豆饱和脂肪酸含量与不饱和脂肪酸含量的分子标记辅助育种,为大豆脂肪酸组分的改良提供新手段。

4 结论

(1)在供试亲本材料徐豆 16 与冀 HJ117 中,除亚油酸含量无显著差异外,其它 4 种脂肪酸含量均具有显著性差异。对群体间的表型变异进行统计分析的结果显示,大豆 5 种脂肪酸含量主要受遗传调控,该 RIL 群体可用于大豆 5 种脂肪酸含量的 QTL 定位分析。

(2)共鉴定到 13 个与大豆脂肪酸含量相关的 QTL 位点。与前人定位结果相比,本研究中共有 7

个 QTL 区间与前人定位区间相近。在 15 号染色体上鉴定到 1 个主效且协同调控大豆棕榈酸含量和油酸含量的遗传位点。

(3)对 RIL 群体的 5 种脂肪酸含量进行相关性分析的结果显示:棕榈酸与硬脂酸、亚麻酸之间呈显著正相关;棕榈酸与油酸、亚油酸呈显著负相关;硬脂酸与亚油酸、亚麻酸之间呈显著负相关;油酸与亚油酸呈显著负相关;亚油酸与亚麻酸之间呈显著正相关。

参考文献

[1] 庄无忌,韩华琼,谢发明,等.栽培、野生、半野生大豆脂肪酸组成的初步分析研究[J].大豆科学,1984,3(3):223-230. (ZHUANG W J, HAN H Q, XIE F M, et al. Composition of fatty acid in cultivated, semi-cultivated and wild soybean[J]. Soybean Science, 1984, 3(3): 223-230.)

[2] 吕景良,邵荣春,吴百灵,等.东北地区大豆品种资源脂肪酸组成的分析研究[J].作物学报,1990,16(4):349-356. (LYU J L, SHAO R C, WU B L, et al. Analysis of the fatty acid composition of soybean varieties in northeast China [J]. Acta Agronomica Sinica, 1990, 16(4): 349-356.)

[3] CAPONIO G R, WANG Q H, CIAULA A D, et al. Regulation of cholesterol metabolism by bioactive components of soy proteins: Novel translational evidence[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2020, 22: 227.

[4] RASHEEQ A I S, KHUZAIMAH M S, SYAZWANI S A, et al. Systematic review of palm oil consumption and the risk of cardiovascular disease[J]. PLoS One, 2018, 13(2): e0193533.

[5] 宋晓昆,张颖君,闫龙,等.大豆脂肪酸组份相关、变异特点分析[J].华北农学报,2010,25(S2):68-73. (SONG X K, ZHANG Y J, YAN L, et al. A study on correlation and variability of fatty acid composition contents of soybean cultivars [J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 2010, 25(S2): 68-73.)

[6] LU C, LYU J W, JIANG N, et al. Protective effects of genistein on the cognitive deficits induced by chronic sleep deprivation[J]. Phytotherapy Research, 2020, 34: 846-858.)

[7] 任波,李毅.大豆种子脂肪酸合成代谢的研究进展[J].分子植物育种,2005,3(3):301-306. (REN B, LI Y. Research advances on fatty acid biogynthesis metabolism in soybean seed [J]. Molecular Plant Breeding, 2005, 3(3): 301-306.)

[8] OLIVA M L, SHANNON J G, SLEPER D A, et al. Stability of fatty acid profile in soybean genotypes with modified seed oil composition[J]. Crop Science, 2006, 46(5): 2069-2075.

[9] FEHR W R. Breeding for modified fatty acid composition in soybean[J]. Crop Science, 2007, 47(3): S72-S87.

[10] BURTON J W, WILSON R F, BRIM C A. Recurrent selection in soybeans. IV. selection for increased oleic acid percentage in seed oil[J]. Crop Science, 1983, 23(4): 744-747.

[11] QI Z M, ZHANG Z G, WANG Z Y, et al. Meta-analysis and transcriptome profiling reveal hub genes for soybean seed storage composition during seed development [J]. Plant, Cell & Environment, 2018, 41(9): 2109-2127.

[12] BACHLAVA E, DEWEY R E, BURTON J W, et al. Mapping and comparison of quantitative trait loci for oleic acid seed content in two segregating soybean populations[J]. Crop Science, 2009, 49 (2): 433-442.

[13] PHAM A T, LEE J D, SHANNON J G, et al. Mutant alleles of *FAD2-1A* and *FAD2-1B* combine to produce soybeans with high oleic acid seed oil trait[J]. BMC Plant Biology, 2010, 10(1): 195-207.

[14] DIERS B W, KEIM P, FEHR W R, et al. RFLP analysis of soybean seed protein and oil content[J]. Theoretical and Applied Genetics, 1992, 83(5): 608-612.

[15] SPENCER M M, PANTALONE V R, MEYER E J, et al. Mapping the *Fas* locus controlling stearic acid content in soybean [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2003, 106(4): 615-619.

[16] 盛英华, 张延瑞, 戴亚楠, 等. 不同群体中大豆脂肪酸组分 QTL 定位研究[J]. 中国油料作物学报, 2020, 42(5): 796-806. (SHENG Y H, ZHANG Y R, DAI Y N, et al. QTL mapping of fatty acids in different F₂ populations in soybean[J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2020, 42(5): 796-806.)

[17] 渠可心, 韩露, 谢建国, 等. 基于 RIL 和 CSSL 群体定位大豆脂肪酸组分 QTL[J]. 中国农业科学, 2021, 54(15): 3168-3182. (QU K X, HAN L, XIE J G, et al. Mapping QTL for soybean fatty acid composition based on RIL and CSSL population [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2021, 54(15): 3168-3182.)

[18] 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.

[19] FAN S X, LI B, YU F K, et al. Analysis of additive and epistatic quantitative trait loci underlying fatty acid concentrations in soybean seeds across multiple environments[J]. Euphytica, 2015, 206(3): 689-700.

[20] 南金平. 利用回交导入系群体定位大豆脂肪和脂肪酸含量的 QTL[D]. 北京: 中国农业科院, 2015. (NAN J P. Identification of quantitative trait loci controlling oil concentration and fatty acid components with backcross introgression lines in soybean [D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2015.)

[21] 范胜栩, 李斌, 孙君明, 等. 气相色谱方法定量检测大豆 5 种脂肪酸[J]. 中国油料作物学报, 2015, 37(4): 548-553. (FAN S X, LI B, SUN J M, et al. A quantitative gas chromatographic method for determination of soybean seed fatty acid components [J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2015, 37(4): 548-553.)

[22] MCCOUCH S R, CHEN X L, PANAUD O, et al. Microsatellite marker development, mapping and application in rice genetics and breeding[J]. Plant Molecular Biology, 1997, 35(1-2): 89-99.

[23] YANG Q, ZHANG J N, SHI X L, et al. Development of SNP marker panels for genotyping by target sequencing (GBTS) and its application in soybean[J]. Molecular Breeding, 2023, 43(26): 1-11.

[24] REINPRECHT Y, POYSA V W, YU K, et al. Seed and agronomic QTL in low linolenic acid, lipoxygenase-free soybean (*Glycine max* (L.) Merrill) germplasm [J]. Genome, 2006, 49(12): 1510-1527.

[25] LI H W, ZHAO T J, WANG Y F, et al. Genetic structure composed of additive QTL, epistatic QTL pairs and collective unmapped minor QTL conferring oil content and fatty acid components of soybeans [J]. Euphytica, 2011, 182(1): 117-132.

[26] 苗兴芬, 胡国华, 朱命喜, 等. 大豆脂肪酸含量的 QTL 分析 [J]. 作物学报, 2010, 36(9): 1498-1505. (MIAO X F, HU G H, ZHU M X, et al. QTL analysis of fatty acids contents in soybean [J]. Acta Agronomica Sinica, 2010, 36(9): 1498-1505.)

[27] WANG X Z, JIANG G L, GREEN M, et al. Quantitative trait locus analysis of saturated fatty acids in a population of recombinant inbred lines of soybean [J]. Molecular Breeding, 2012, 30(2): 1163-1179.

[28] AKOND M, LIU S, BONEY M, et al. Identification of quantitative trait loci (QTL) underlying protein, oil, and five major fatty acids contents in soybean [J]. American Journal of Plant Sciences, 2014, 5(1): 158-167.

[29] HA B K, KIM H J, VELUSAMY V, et al. Identification of quantitative trait loci controlling linolenic acid concentration in PI483463 (*Glycine soja*) [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2014, 127(7): 1501-1512.

[30] VARSHNEY R K, GRANER A, SORRELLS M E. Genomics-assisted breeding for crop improvement [J]. Trends in Plant Science, 2005, 10(12): 621-630.

[31] 怀园园, 张晟瑞, 武婷婷, 等. 大豆主要营养品质性状相关分子标记的育种应用潜力评价[J]. 作物学报, 2022, 48(8): 1957-1976. (HUAI Y Y, ZHANG S R, WU T T, et al. Potential evaluation of molecular markers related to major nutritional quality traits in soybean breeding[J]. Acta Agronomica Sinica, 2022, 48(8): 1957-1976.)

[32] BASU U, PARIDA S K. Restructuring plant types for developing tailor-made crops[J]. Plant Biotechnology Journal, 2021. DOI: 10.1002/ptr.6567.