



# 大豆鲜籽粒可溶性糖含量的主基因 + 多基因遗传分析

张玉梅<sup>1</sup>, 蓝新隆<sup>1</sup>, 滕振勇<sup>2</sup>, 陆佩兰<sup>2</sup>, 林国强<sup>1</sup>, 胡润芳<sup>1</sup>

(1. 福建省农业科学院 作物研究所/福建省特色旱作物品种选育工程技术研究中心/福建省蔬菜遗传育种重点实验室, 福建 福州 350013;  
2. 福建省种子总站, 福建 福州 350003)

**摘要:** 为明确大豆鲜籽粒可溶性糖含量的遗传规律, 应用数量性状主基因 + 多基因混合遗传模型联合分析方法, 检测闽豆 7 号、福豆 234 及其杂交后代  $F_1$  和  $F_2$  群体鲜籽粒的可溶性糖含量。结果表明: 大豆鲜籽粒可溶性糖含量遗传规律符合 2MG-EA 模型, 鲜籽粒可溶性糖含量受两对等加性主基因控制, 加性效应来自母本闽豆 7 号, 主基因遗传率为 72.86%。综上说明在鲜食大豆育种过程中应选择可溶性糖含量相对较高的品种为双亲, 且对可溶性糖含量的定向选择宜在早世代进行。

**关键词:** 大豆; 鲜籽粒; 可溶性糖含量; 主基因 + 多基因; 遗传分析

## Genetic Analysis of Fresh Seeds Soluble Sugar Content in Soybean Based on A Mixed Model of Major-genes plus Polygenes

ZHANG Yu-mei<sup>1</sup>, LAN Xin-long<sup>1</sup>, TENG Zhen-yong<sup>2</sup>, LU Pei-lan<sup>2</sup>, LIN Guo-qiang<sup>1</sup>, HU Run-fang<sup>1</sup>

(1. Crop Research Institute, Fujian Academy of Agricultural Sciences, Fujian Engineering Research Center for Characteristic Dry Crop Varieties Breeding, Fujian Key Laboratory of Vegetable Genetics and Breeding Fuzhou, Fuzhou 350013, China; 2. Fujian Seed Station, Fuzhou 350003, China)

**Abstract:** To understand the inheritance pattern of soluble sugar content for soybean fresh seeds, we applied combined analysis method of mixed quantitative major-genes plus polygenes inheritance model to investigate inheritance of soluble sugar content in Mindou 7, Fudou 234, and the  $F_1$  and  $F_2$  populations of Mindou 7  $\times$  Fudou 234. The results showed that the genetic model 2MG-EA, incorporating two pairs of equal additive major genes, was the best-fitting genetic model for soluble sugar content of soybean fresh seeds. The additive effects came from the female parent Mindou 7. The heritability of major genes in the  $F_2$  population conferring soluble sugar content was 72.86%. Thus, in the process of vegetable soybean breeding, selected parents should be with relatively high soluble sugar content, and the directional selection of soluble sugar content should be carried out in the early generation.

**Keywords:** soybean; fresh seeds; soluble sugar content; major-gene plus polygenes; genetic analysis

大豆根据用途可分为鲜食大豆和粒用大豆两个类型, 鲜食大豆(毛豆)系豆荚鼓粒饱满, 荚色、籽粒呈翠绿时采青食用的大豆, 是大豆的专用型品种, 富含游离氨基酸、膳食纤维、碳水化合物、蛋白质以及植物雌激素等<sup>[1-3]</sup>, 日益受到消费者的青睐和市场的认可<sup>[4]</sup>。相对于粒用大豆来说, 鲜食大豆营养丰富, 风味独特, 生育期较短、潜力大、经济效益好<sup>[5-6]</sup>, 是我国东南沿海区域特色明显的优势农作物。

甜味是与鲜食大豆食味品质高度相关的遗传性状, 主要来源于籽粒的可溶性糖<sup>[7-8]</sup>, 可溶性糖含量越高, 其口感和风味越好。因此, 提高鲜食大豆可溶性糖含量是改善其食味品质的重要途径之一。

大豆尤其是鲜食大豆种质资源的可溶性糖含量存在着丰富的遗传变异<sup>[9-11]</sup>, 其含量受气候、年份、生态类型等影响较大<sup>[12]</sup>。籽粒可溶性糖含量是个重要的数量性状<sup>[13-14]</sup>。数量性状多由微效基因控制, 由于其效应值较小而难以检测。为进行植物数量性状的遗传分析, 盖钧镒等<sup>[15]</sup>提出植物数量性状主基因 + 多基因混合遗传模型, 该体系是孟德尔遗传试验分离分析方法在植物数量性状遗传中的延伸, 以分离世代次数分布提供的信息为基础, 结合统计学的混合分布理论、极大似然估计、EM 或 IECM 算法、AIC 准则、统计测验以及 Mather 联合世代分析, 给出数量性状基因体系及其效应的最佳估计, 已广泛应用在大豆<sup>[16]</sup>、小麦<sup>[17]</sup>、棉花<sup>[18]</sup>等作物中。赵

收稿日期: 2022-03-02

基金项目: 福建省自然科学基金(2020J011372); 福建省蔬菜遗传育种重点实验室开放基金(FJVR2020-02); 福建省财政专项—福建省农科院特色旱地作物科技创新团队建设项目(CXTD2021011-2)。

第一作者: 张玉梅(1980—), 女, 博士, 副研究员, 主要从事大豆育种与栽培研究。E-mail: 2407270791@qq.com。

通讯作者: 林国强(1965—), 男, 研究员, 主要从事大豆育种与栽培研究。E-mail: 542057656@qq.com;

胡润芳(1969—), 女, 研究员, 主要从事大豆育种与栽培研究。E-mail: 279071648@qq.com。

晋铭等<sup>[19]</sup>应用植物数量性状主基因 + 多基因分离分析法,研究表明鲜食大豆鲜籽粒可溶性糖含量由两对主基因控制,同时存在多基因修饰,主基因遗传率为 40.4% ~ 85.8%;多基因遗传率相对较低。Hou 等<sup>[20]</sup>利用 101 个 SSR 标记对 323 份中国大豆栽培品种 R6 ~ R7 期鲜籽粒的蔗糖含量进行关联分析,两年共检测到 9 个显著关联的 SSR 标记( $P \leq 0.01$ ),对表型变异的解释率为 2.5% ~ 6.4%,未鉴定到年份间稳定的位点。

为进一步研究鲜食大豆可溶性糖含量的遗传规律,本研究以鲜食大豆闽豆 7 号为母本,以高蛋白大豆福豆 234 为父本,进行杂交,获得  $F_1$ 、 $F_2$  群体,应用主基因 + 多基因混合遗传分析方法,剖析大豆籽粒可溶性糖含量的遗传基础,对鲜食大豆可溶性糖含量品质性状开展遗传机理研究,以期为高产优质专用型鲜食大豆新品种选育奠定理论基础和提供实践依据。

1 材料与方法

1.1 材料

以鲜食大豆闽豆 7 号为母本( $P_1$ )、高蛋白大豆福豆 234 为父本( $P_2$ )进行杂交,获得  $F_1$  和  $F_2$  世代的种子。其中, $P_1$  为干籽粒青色、茸毛灰色、白花; $P_2$  为干籽粒黄色、茸毛棕色、紫花; $F_1$  为干籽粒青色、茸毛棕色、紫花; $F_2$  的茸毛色、花色和干籽粒颜色性状发生分离。

1.2 试验设计

试验于 2021 年春季在福建省连江县丹阳基地进行,窄畦双行播种,畦带沟宽 1.2 m,畦长 3 m,常规管理。 $P_1$ 、 $P_2$  各种植 1 畦,为便于取样每穴定苗 1 株。 $F_1$  和  $F_2$  每穴播种 1 粒, $F_1$  保留紫花植株,去除白花植株,共 8 株, $F_2$  群体共 288 株。待鼓粒饱满时  $P_1$ 、 $P_2$  各取样 10 株, $F_1$  和  $F_2$  鼓粒饱满时每株均采样。为避免试验误差,早晨采样并选择中上部位鼓粒饱满的 10 个荚取样,置于干冰中保存,之后放置于  $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$  冰箱中,备用。

采用章元明教授课题组开发的 Windows 软件包中的 SEA-G4F2<sup>[21]</sup> 分析试验数据,采用植物数量性

状主基因 + 多基因混合遗传模型对  $P_1$ 、 $P_2$ 、 $F_1$  和  $F_2$  可溶性糖含量的遗传规律进行联合分析。

1.3 方法

1.3.1 可溶性糖测定 采用蒽酮比色法测定大豆鲜籽粒的可溶性糖含量<sup>[22]</sup>。每个样品重复 3 次。

1.3.2 遗传规律分析 用极大似然法(maximum likelihood method)和迭代期望条件最大化(Iterated Expectation and Conditional Maximization, IECM)算法估计混合分布中的有关成分分布参数,根据最大熵(信息)准则(Akaike's Information Criterion, AIC)选出 AIC 值最小的模型及最小值与之比较接近的模型作为备选模型,然后利用均匀性检验( $U_{12}$ 、 $U_{22}$ 、 $U_{32}$ )、Smirnov 检验( ${}_nW^2$ )和 Kolmogorov 检验( $D_n$ )对备选模型的各世代进行适合性检验,并选择统计量达到显著水平的个数最少的模型作为该性状的最优模型,最后根据最小二乘法估计主基因和多基因效应值、方差等遗传参数。

1.4 数据分析

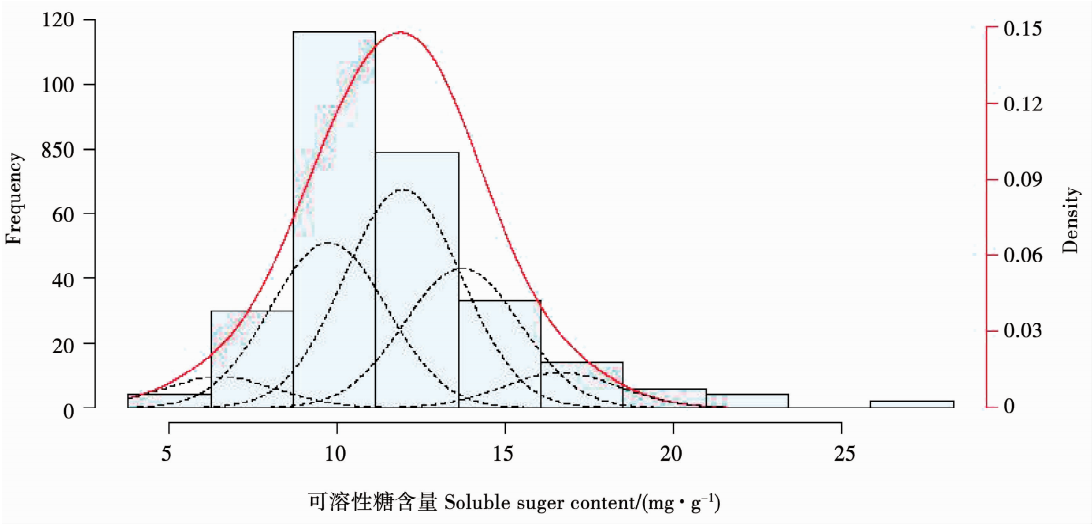
利用 Excel 2016 对  $P_1$ 、 $P_2$  和  $F_1$  可溶性糖含量进行差异显著性分析,并绘制  $F_2$  分离世代可溶性糖含量的频次分布图。

2 结果与分析

2.1 不同世代可溶性糖含量的表型特点

经检测,母本  $P_1$  闽豆 7 号、父本  $P_2$  福豆 234 和  $F_1$  鲜籽粒可溶性糖含量分别为 14.058、9.650 和  $8.702\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 。LSR 显著性检验结果表明,母本鲜籽粒可溶性糖含量高于父本和  $F_1$ ,与父本和  $F_1$  的差异达到极显著水平; $F_1$  可溶性糖含量略低于父本福豆 234,但差异未达到显著水平。

$F_2$  群体鲜籽粒可溶性糖含量的频次分布呈现正态分布(图 1),籽粒可溶性糖含量较高和较低的植株较少(表 1)。288 个  $F_2$  群体鲜籽粒可溶性糖含量平均值为  $11.698\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ,低于母本闽豆 7 号,高于父本福豆 234 和  $F_1$ ,表明  $F_2$  群体鲜籽粒可溶性糖含量变异较大,可以从中筛选出可溶性糖含量较高的单株。



注:红线为F<sub>2</sub>群体最优模型拟合混合分布;虚线为5个组成成分分布。  
Note:The red line means the optimal model fitted mixed distribution of the F<sub>2</sub> population; The dotted line means the distribution of 5 components.

图1 F<sub>2</sub>群体可溶性糖含量的频次、最优模型拟合混合及其组成成分分布

Fig.1 Frequency, fitted mixed and its component distributions for soluble sugar content in F<sub>2</sub> population

表1 可溶性糖含量的频次分布  
Table 1 Frequency distributions of soluble sugar content

亲本/世代	可溶性糖含量 Soluble suger content/(mg·g <sup>-1</sup> )										个体数	平均值	标准差
Parent/Generation	5.0	7.5	10.0	12.5	15.0	17.5	20.0	22.5	25.0	27.5	Sample size	Mean/(mg·g <sup>-1</sup> )	Standard deviation
P <sub>1</sub>				2	5	3					10	14.058	1.821
F <sub>1</sub>		4	1	3							8	8.702	2.653
P <sub>2</sub>		1	5	4							10	9.650	2.107
F <sub>2</sub>	2	10	74	117	48	17	14	2	2	2	288	11.698	3.317

2.2 遗传模型的选择

对4个世代鲜籽粒可溶性糖含量进行主基因+多基因混合遗传模型分析,得到1对主基因、2对主基因、多基因、1对主基因+多基因和2对主基因+多基因等5类24种遗传模型的AIC值(表2)。根据遗传模型选取的AIC值最小原则,选取AIC值最

小的模型及与最小AIC值差异不大的遗传模型作为备选模型。AIC值最小的模型为2MG-EA(2对主基因等加性模型),模型2MG-A(2对主基因加性模型)、1MG-AD(1对主基因加性-显性模型)和1MG-NCD(1对主基因负向完全显性模型)的AIC值与2MG-EA接近。

表2 大豆鲜籽粒可溶性糖含量各遗传模型的AIC值  
Table 2 Akaike's information criterion (AIC) value of various genetic models for soluble sugar content in fresh soybean seeds

模型 Model	AIC	模型 Model	AIC	模型 Model	AIC
1MG-AD	1556.881	2MG-CD	1583.023	MX1-NCD-AD	1619.312
1MG-A	1562.782	2MG-EAD	1566.402	MX2-ADI-ADI	1572.802
1MG-EAD	1582.734	PG-ADI	1638.888	MX2-ADI-AD	1568.145
1MG-NCD	1556.905	PG-AD	1685.539	MX2-AD-AD	1617.770
2MG-ADI	1595.653	MX1-AD-ADI	1596.439	MX2-A-AD	1640.961
2MG-AD	1624.755	MX1-AD-AD	1621.311	MX2-EA-AD	1638.961
2MG-A	1555.921	MX1-A-AD	1646.970	MX2-CD-AD	1640.978
2MG-EA	1555.217	MX1-EAD-AD	1646.978	MX2-EAD-AD	1638.978

对可溶性糖含量中 AIC 值较低的 4 个备选模型进行适合性检验,以选择最优模型。由表 3 可知,2MG-EA、1MG-AD 和 1MG-NCD 这 3 个模型的所有统计量均未达到显著性水平,而 2MG-A 模型中有 1 个统计量达到显著性水平,根据 AIC 值最小和适应性检验显著性最少的判别标准,大豆鲜籽粒可溶性糖含量的最适遗传模型为 2MG-EA,即 2 对主基因等加性模型。

表 3 大豆鲜籽粒可溶性糖含量备选模型适合性检验

Table 3 Fitness test of alternative inheritance models for soluble sugar content in fresh soybean seeds

模型 Model	亲本/世代 Parent/Generation	适合性检验 Suitability test				
		$U_{12}$	$U_{22}$	$U_{32}$	${}_nW^2$	$D_n$
2MG-EA	P <sub>1</sub>	0.0029(0.9570)	0.0154(0.9013)	0.0825(0.7740)	0.0324(0.9676)	0.1202(0.9947)
	F <sub>1</sub>	0.0162(0.8989)	0.0143(0.9048)	0.9420(0.3318)	0.1283(0.4673)	0.3054(0.3687)
	P <sub>2</sub>	0.0130(0.9093)	0.0254(0.8734)	0.0385(0.8445)	0.0327(0.9664)	0.1318(0.9856)
	F <sub>2</sub>	0.4881(0.4848)	0.6715(0.4125)	0.3272(0.5673)	0.1053(0.5693)	0.0456(0.5711)
2MG-A	P <sub>1</sub>	0.0029(0.9570)	0.0154(0.9013)	0.0825(0.7740)	0.0324(0.9676)	0.1202(0.9947)
	F <sub>1</sub>	0.0461(0.8300)	0.1515(0.6971)	5.7034(0.0169)	0.2121(0.2480)	0.3657(0.1821)
	P <sub>2</sub>	0.0197(0.8883)	0.1099(0.7402)	0.6119(0.4341)	0.0445(0.9087)	0.1423(0.9703)
	F <sub>2</sub>	0.2695(0.6037)	0.3794(0.5379)	0.2054(0.6504)	0.0557(0.8425)	0.0390(0.7591)
1MG-AD	P <sub>1</sub>	0.0029(0.9570)	0.0154(0.9013)	0.0825(0.7740)	0.0324(0.9676)	0.1202(0.9947)
	F <sub>1</sub>	0.0162(0.8989)	0.0143(0.9048)	0.9420(0.3318)	0.1283(0.4673)	0.3054(0.3687)
	P <sub>2</sub>	0.0130(0.9093)	0.0254(0.8734)	0.0385(0.8445)	0.0327(0.9664)	0.1318(0.9856)
	F <sub>2</sub>	3.00E-04(0.9852)	0.0025(0.9600)	0.0165(0.8978)	0.0131(0.9999)	0.0251(0.9914)
1MG-NCD	P <sub>1</sub>	0.0029(0.9570)	0.0154(0.9013)	0.0825(0.7740)	0.0324(0.9676)	0.1202(0.9947)
	F <sub>1</sub>	0.0162(0.8989)	0.0143(0.9048)	0.9420(0.3318)	0.1283(0.4673)	0.3054(0.3687)
	P <sub>2</sub>	0.0130(0.9093)	0.0254(0.8734)	0.0385(0.8445)	0.0327(0.9664)	0.1318(0.9856)
	F <sub>2</sub>	0.0076(0.9305)	0.0117(0.9139)	0.009(0.9245)	0.0353(0.9557)	0.0392(0.7530)

在最优模型下,最优模型拟合混合及其成分分布与该性状的次数分布如图 1 所示,可溶性糖含量受 2 对主基因等加性控制,共有 5 个成分的分布,在 F<sub>2</sub>群体中其成分的分布比例表现为 1:4:6:4:1,其最优模型拟合混合分布与可溶性糖含量次数分布一致。

2.3 最优遗传模型的遗传参数估计

根据最小二乘法原理对该最优遗传模型估计可溶性糖含量的一阶和二阶遗传参数的结果如表 4 所示,控制大豆鲜籽粒可溶性糖含量的两对主基因加性效应相等为 1.277 8,主基因遗传率为 72.863 1%,不存在显性效应和上位性效应。

表 4 大豆鲜籽粒可溶性糖含量的一阶和二阶遗传参数估值

Table 4 The first and second genetic parameters estimated from the best model for fresh soybean seeds

参数 Parameter	$m_1$	$m_2$	$m_3$	$m_4$	$m_5$	$m$	$d_a$	$\sigma^2_{mg}$	$h^2_{mg}$
可溶性糖含量 Soluble sugar content	16.6651	13.7165	11.9619	9.7536	6.5112	11.1759	1.2778	8.0148	72.8631

注: $m_1 \sim m_5$  和  $m$ : 群体平均值; $d_a$ : 第 1 对主基因加性效应; $\sigma^2_{mg}$  和  $h^2_{mg}$ : 主基因遗传方差和遗传率。  
Note:  $m_1 \sim m_5$  and  $m$ : Total average;  $d_a$ : Additive effects for the first major genes;  $\sigma^2_{mg}$  and  $h^2_{mg}$ : Genetic variance and heritability for major-gene.

3 讨论

可溶性糖含量是鲜食大豆育种中重要的营养品质和食味品质性状,对鲜食大豆可溶性糖含量遗传规律的研究是鲜食大豆品质改良的必要前提,同

时也可以为合理的世代选择提供理论依据。秦利等<sup>[23]</sup>研究表明花生籽仁蔗糖含量受 2 对加性 - 显性 - 上位性主基因 + 加性 - 显性 - 上位性多基因控制(MX2-ADI-ADI),主基因遗传效应较大并具有明显的母体遗传效应。路昭亮等<sup>[24]</sup>研究表明萝卜

可溶性总糖含量受 2 对加性 - 显性主基因 + 加性 - 显性多基因控制 (MX2-AD-AD), 主基因遗传率为 98.33%。赵晋铭等<sup>[19]</sup>研究表明鲜食大豆可溶性糖含量受两对加性 - 显性 - 上位性主基因 + 加性 - 显性多基因控制 (MX2-ADI-AD), 主基因遗传率较高为 85.8%, 且加性效应大于显性效应。本研究以鲜食大豆闽豆 7 号为母本, 以高蛋白大豆福豆 234 为父本进行的群体联合分析表明, 可溶性糖含量遗传的最适模型为 2MG-EA, 即 2 对主基因等加性模型, 主基因遗传率达 72.86%, 两对主基因主要由加性效应控制, 未检测到显性效应和上位性效应, 也没有检测到微效多基因。

与上述研究结果相比, 不同作物可溶性糖含量均由两对主基因控制, 并且主基因遗传率较高, 不同的是两对主基因的作用方式不同, 本研究中仅检测到加性效应, 未检测到显性效应和上位性效应, 也未检测到多基因遗传效应, 这可能与试验所用材料的遗传背景、联合分析世代群体大小以及种植环境有关。可溶性糖在不结球白菜两个组合的单世代分析中检测到主基因存在, 而在联合世代分析时, 一个组合 4 类模型均不适合, 另一个组合无法估计多基因遗传方差, 其原因可能是遗传机制较复杂, 也有可能受环境影响较大造成<sup>[25]</sup>。研究表明同一性状不同年份间遗传模型有一定的差异, 这与不同年份光、温及水等环境因素有关, 但主基因数目基本一致, 而主基因间的互作略有不同, 可能与多基因间的互作相关<sup>[18,26]</sup>。因此, 在品质性状的研究及育种工作中既要考虑主基因, 也要考虑到微效多基因, 同时还要考虑环境因素的影响, 故应进行多年多点的试验, 从而提高遗传模型估计的可靠性。

植物数量性状主基因 + 多基因遗传分离分析仅能检测主基因的数量以及估算主基因、多基因及其相互作用的遗传参数, 其优点在于不需要分子标记, 缺点在于不能定位主基因在特定染色体上的位置, 但利用植物数量性状主基因 + 多基因遗传模型分析的结果与 QTL 定位检测到的主基因数量相符<sup>[27]</sup>, 因此, 该遗传分离分析法对研究性状进行初步判断并制定下一步研究策略提供依据和参考。在提高鲜食大豆可溶性糖含量的品质育种工作中不宜利用杂种优势, 而应适当选择可溶性糖含量相对较高亲本, 利用主效基因的累积效应, 通过重组育种获得表型稳定的理想品种。

4 结论

应用数量性状主基因 + 多基因混合遗传 P<sub>1</sub>、P<sub>2</sub>、F<sub>1</sub> 和 F<sub>2</sub> 群体联合分析方法研究表明, 闽豆 7 号与福豆 234 的世代鲜籽粒可溶性糖含量受两对等加性主基因控制 (2MG-EA), 加性效应来自母本闽豆 7 号, 主基因遗传率为 72.86%。因此, 在鲜食大豆育种过程中应选择可溶性糖含量相对较高的品种为双亲, 且对可溶性糖含量的定向选择宜在早世代进行。

参考文献

[1] SONG J Y, AN G H, KIM C J. Color, texture, nutrient contents, and sensory values of vegetable soybeans [*Glycine max* (L.) Merrill] as affected by blanching[J]. Food Chemistry, 2003, 83 (1): 69-74.

[2] CZAİKOSKI K, LEITE R S, MANDARINO J M G, et al. Canning of vegetable-type soybean in acidified brine: Effect of the addition of sucrose and pasteurisation time on color and other characteristics [J]. Industrial Crops and Products, 2013, 45: 472-476.

[3] KIM S Y, KIM B M, KIM J B, et al. Effect of steaming, blanching, and high temperature/ high pressure processing on the amino acid contents of commonly consumed Korean vegetables and pulses [J]. Preventive Nutrition and Food Science, 2014; 19: 220-226.

[4] DUPPONG L M, HATTERMAN-VALENTI H. Yield and quality of vegetable soybean cultivars for production in North Dakota[J]. Hort Technology, 2005, 15(4): 896-900.

[5] 韩天富, 盖钧镒. 世界菜用大豆生产、贸易和研究的进展[J]. 大豆科学, 2002, 21(4): 278-284. (HAN T F, GAI J Y. Advances in production, trade and research of vegetable soybeans in the world[J]. Soybean Science, 2002, 21(4): 278-284.)

[6] 张秋英, 杨文月, 李艳华, 等. 中国菜用大豆研究现状、生产中的问题及展望[J]. 大豆科学, 2007, 26(6): 950-954. (ZHANG Q Y, YANG W Y, LI Y H, et al. Current status production problem and prospects of vegetable soybean in China [J]. Soybean Science, 2007, 26(6): 950-954.)

[7] 张玉梅, 胡润芳, 林国强. 菜用大豆品质性质研究进展[J]. 大豆科学, 2013, 32(5): 698-702. (ZHANG Y M, HU R F, LIN G Q. Research advance on quality traits of vegetable soybean [J]. Soybean Science, 2013, 32(5): 698-702.)

[8] HU R F, ZHANG Y M, CHEN Y H, et al. Dynamic metabolic profiling in vegetable soybean seed development [J]. Emirates Journal of Food and Agriculture, 2018, 30(2): 90-98.

[9] 郁晓敏, 袁凤杰, 傅旭军, 等. 浙江大豆核心亲本可溶性糖含量分析[J]. 中国油料作物学报, 2015, 30(7): 19-22. (YU X M, YUAN F J, FU X J, et al. Analysis of seed soluble sugar content in Zhejiang soybean core collections[J]. Chinese Journal

of Oil Crop Sciences, 2015, 30(7): 19-22. )

[10] LI Y S, DU M, ZHANG Q Y, et al. Greater differences exist in seed protein, oil, total soluble sugar and sucrose content of vegetable soybean genotypes [ *Glycine max* ( L. ) Merrill ] in Northeast China[J]. Australian Journal of Crop Science, 2012, 6: 1681-1686.

[11] SONG J, LIU C, LI D, et al. Evaluation of sugar, free amino acid, and organic acid compositions of different varieties of vegetable soybean( *Glycine max* [ L. ] Merr)[J]. Industrial Crop & Products, 2013, 50: 743-749.

[12] KUMAR V, RANI A, GOYAL L, et al. Sucrose and raffinose family oligosaccharides (RFOs) in soybean seed as influenced by genotype and growing location[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2010, 58: 5081-5085.

[13] WANG Y, CHEN P, BO Z. Quantitative trait loci analysis of soluble sugar contents in soybean[J]. Plant Breeding, 2014, 133(4): 493-498.

[14] JU S L, KIM S M, KANG S. Fine mapping of quantitative trait loci for sucrose and oligosaccharide contents in soybean[ *Glycine max* ( L. ) Merr. ] using 180K Axiom SoyaSNP genotyping platform[J]. Euphytica, 2016, 208(1): 195-203.

[15] 盖钧镒, 章元明, 王建康. 植物数量性状遗传体系[M]. 北京: 科学出版社, 2003. (GAI J Y, ZHANG Y M, WANG J K. Genetic system of quantitative traits in plants [ M ]. Beijing: Science Press, 2003. )

[16] 李河南, 汪霞, 李广军, 等. 大豆粒形的主基因 + 多基因混合遗传[J]. 大豆科学, 2009, 28(1): 16-20. (LI H N, WANG X, LI G J, et al. Mixed major-gene plus polygenes inheritance analysis for seed length and width in soybean [ J ]. Soybean Science, 2009,28(1): 16-20. )

[17] 解松峰, 吉万全, 张耀元, 等. 小麦重要产量性状的主基因 + 多基因混合遗传分析[J]. 作物学报, 2020, 46(3): 365-384. (XIE S F, JI W Q, ZHANG Y Y, et al. Genetic effects of important yield traits analysed by mixture model of major gene plus polygene in wheat[J]. Acta Agronomica Sinica, 2020, 46(3): 365-384. )

[18] 狄佳春, 陈旭升, 赵亮, 等. 利用主基因 + 多基因混合遗传分析解析陆地棉铃重与铃壳率杂种优势的遗传基础[J]. 棉花学报, 2016, 28(2): 115-121. (DI J C, CHEN X S, ZHAO L, et al. Genetic foundation of heterosis for boll weight and shell ratio in upland cotton ( *Gossypium hirsutum* L. ) using mixed major-genes plus polygenes inheritance analysis [ J ]. Cotton Science, 2016, 28(2): 115-121. )

[19] 赵晋铭, 王灿, 张玉梅, 等. 菜用大豆感官品质性状发育特性及其遗传分析[J]. 园艺学报, 2008, 35(2): 201-206. (ZHAO J M, WANG C, ZHANG Y M, et al. Genetic analysis and developmental speciality of sensory quality traits in vegetable soybean [ *Glycine max* ( L. ) Merill ] [ J ]. Acta Horticulturae Sinica, 2008, 35(2): 201-206. )

[20] HOU J, WANG C, HONG X, et al. Association analysis of vegetable soybean quality traits with SSR markers [ J ]. Plant Breeding, 2011, 130(4): 444-449.

[21] 曹锡文, 刘兵, 章元明. 植物数量性状分离分析 Window 软件 SEA 的研制[J]. 南京农业大学学报, 2013, 36(6): 1-6. (CAO X W, LIU B, ZHANG Y M. SEA: A software package of segregation analysis of quantitative traits in plants[J]. Journal of Nanjing Agricultural University, 2013, 36(6): 1-6. )

[22] 张志良. 植物生理学实验指导(第二版)[M]. 北京: 高等教育出版社, 2009. (ZHANG Z L. Experimental guidance of plant physiology( second edition ) [ M ]. Beijing: Higher Education Press, 2009. )

[23] 秦利, 刘华, 张新友, 等. 花生籽仁蔗糖含量多世代联合群体主基因 + 多基因遗传模型分析[J]. 中国油料作物学报, 2021, 43(4): 590-599. (QIN L, LIU H, ZHANG X Y, et al. Genetic analysis of sugar content in peanut kernel *via* mixed major gene plus polygene inheritance[J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2021, 43(4): 590-599. )

[24] 路昭亮, 柳李旺, 龚义勤, 等. 萝卜干物重和可溶性总糖含量的遗传分析[J]. 南京农业大学学报, 2009, 32(3): 25-29. (LU Z L, LIU L W, GONG Y Q, et al. Genetic analysis of dry matter weight and total soluble sugar contents in radish ( *Raphanus sativus* L. ) [ J ]. Journal of Nanjing Agricultural University, 2021, 43(4): 590-599. )

[25] 张增翠, 侯喜林, 曹寿椿. 不结球白菜维生素 C 和可溶性糖含量的遗传分析[J]. 园艺学报, 1999, 26(3): 170-174. (ZHANG Z C, HOU X L, CAO S C. Genetic analysis of vitamin C and soluble sugar content in nonheading Chinese cabbage [ J ]. Acta Horticulture Sinica, 1999, 26(3): 170-174. )

[26] 吕亮杰, 郭元世, 杜丽杰, 等. 大麦籽粒淀粉含量的主基因 + 多基因遗传模型分析[J]. 麦类作物学报, 2014, 34(1): 13-22. (LYU L J, GUO Y S, DU L J, et al. Major genes plus polygenes mixed inheritance model for starch contents in barley seed [ J ]. Journal of Triticeae Crops, 2014, 34(1): 13-22. )

[27] WANG C E, GAI J Y, FU S X, et al. Inheritance and QTL mapping of Tofu and soymilk output in soybean [ J ]. Scientia Agricultura Sinica, 2008, 41(5): 1274-1282.