

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2012.00256

大豆叶片性状 QTL 的定位及 Meta 分析

仕相林¹ 孙亚男¹ 王家麟¹ 刘春燕^{1,2} 陈庆山^{1,*} 胡国华^{2,3,*}

¹ 东北农业大学研究生院, 黑龙江哈尔滨 150030; ² 黑龙江省农垦科研育种中心, 黑龙江哈尔滨 150090; ³ 国家大豆工程技术研究中心, 黑龙江哈尔滨 150050

摘要: 利用 Charleston×东农 594 重组自交系构建 SSR 遗传图谱, 采用 WinQTLCartographer Ver. 2.5 软件的 CIM 和 MIM 分析方法对 2006—2010 年(F_{2:14}~F_{2:18})连续 5 年的大豆叶长、叶宽以及叶柄长数据进行 QTL 定位。检测到 8 个与叶长有关的 QTL, 位于染色体 Gm01、02、05、11 和 18 上; 9 个与叶宽有关的 QTL, 位于染色体 Gm01、03、05、06、11、12 和 16 上; 8 个与有关叶柄长的 QTL, 位于染色体 Gm01、03、05、06、11、17 和 18 上。2 年以上均检测到的叶长 QTL 为 *qLL5a*、*qLL5b*、*qLL1a* 和 *qLL18*; 叶宽 QTL 为 *qLW5a*、*qLW11a*、*qLW11b* 和 *qLW12*; 叶柄长 QTL 为 *qLSL11b*。另外, 利用 BioMercator2.1 的映射功能将国内外常用的大豆图谱上的叶长、叶宽 QTL 通过公共标记映射整合到大豆公共遗传连锁图谱 SoyMap2 上, 将搜集到的 35 个叶长 QTL、37 个叶宽 QTL 和本研究得到的 QTL 整合分析, 最终得到 5 个大豆叶长的“通用”QTL, 位于 Gm09、18 和 19, 其置信区间最小可达 5.66 cM; 4 个大豆叶宽的“通用”QTL, 位于 Gm07、Gm18 和 Gm19 上, 其置信区间最小可达 5.67 cM, 为今后对大豆叶片性状 QTL 精细定位提供了信息。

关键词: 大豆; 叶片性状; QTL 定位; 整合分析

Mapping and Meta-analysis of QTLs for Leaf Traits in Soybean

SHI Xiang-Lin¹, SUN Ya-Nan¹, WANG Jia-Lin¹, LIU Chun-Yan^{1,2}, CHEN Qing-Shan^{1,*}, and HU Guo-Hua^{2,3,*}

¹ Graduate College of Northeast Agricultural University, Harbin 150030, China; ² The Crop Research and Breeding Center of Land-Reclamation, Harbin 150090, China; ³ The National Research Center of Soybean Engineering and Technology, Harbin 150050, China

Abstract: Leaf length, width, and leafstalk length affect the photosynthetic capability of plant, and increasing photosynthetic rate per unit leaf area may improve seed yield in soybean. In this study, we analyzed QTLs data of soybean leaf length, width and leafstalk length from 2006 to 2010 with a F_{2:14}~F_{2:18} of recombination inbred lines (RIL) population derived from a cross between Charleston and Dongnong 594 by mixed linear model approach. Eight QTLs for leaf length (LL) were mapped on the chromosomes Gm01, Gm02, Gm05, Gm11, Gm18 by software WinQTLCartographer Ver. 2.5, nine QTLs were identified for leaf width (LW) on the chromosomes Gm01, Gm03, Gm05, Gm06, Gm11, Gm12, Gm16; eight QTLs were identified for leafstalk length (LSL) on Gm01, Gm03, Gm05, Gm06, Gm11, Gm17, Gm18. QTLs *qLL5a*, *qLL5b*, *qLL1a*, and *qLL18* for LL, *qLW5a*, *qLW11a*, *qLW11b*, and *qLW12* for LW, and *qLSL11b* for LSL were identified in more than two years. Furthermore, not only 72 QTLs of leaf traits that have been mapped in many different populations and environments were collected but also QTL mapped by WinQTLCartographer Ver. 2.5 were projected and integrated in the reference map with the software BioMercator2.1. In total, the consensus QTLs of five for leaf length and four for leaf width were obtained in soybean. The minimum confidence interval of leaf length was shrunk to 5.66 cM. These results would provide a basis for fine mapping of QTL and cloning genes in soybean.

Keywords: Soybean [*Glycine max* (L.) Merr.]; Leaf traits; QTL mapping; Meta-analysis

叶片性状通过影响光的穿透力、光的吸收以及 CO₂ 的固定, 而影响植物光合作用。国内外已有利用剪叶方式研究大豆叶片在各生育阶段对产量影响的研究报道, Kokubun 等^[1]认为大豆的叶片性状与产量

本研究由国家现代农业产业体系(CARS-04-02A), 国家公益性行业(农业)科研专项(200903003), 黑龙江省重大科技攻关项目(GA09 B103)和黑龙江省高校青年学术骨干支持计划项目(1152G007)资助。

* 通讯作者(Corresponding authors): 胡国华, E-mail: Hugh757@vip.163.com, Tel: 0451-55199475; 陈庆山, E-mail: qshchen@126.com, Tel: 0451-55191945

第一作者联系方式: E-mail: slinshi@126.com, Tel: 13766828306

Received(收稿日期): 2011-04-25; Accepted(接受日期): 2011-10-12; Published online(网络出版日期): 2011-12-01.

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.1809.S.20111201.0920.003.html>

相关。胡明祥等^[2]指出, 群体叶面积或叶面积指数是决定光合产物数量的重要性状。傅艳华等^[3]从第一复叶开始一直跟踪剪掉最后一复叶, 系统研究了大豆花期叶片对干物质积累和产量形成的影响。以期通过栽培管理措施调节叶片功能, 为获得理想的高产群体和预报产量提供理论依据。Thompson 等^[4]发现提高大豆叶片光合作用效率能够增加大豆产量。Ellis 等^[5]认为大豆中产量与种粒的灌浆期有重要关系, 灌浆期越长或者光合作用能力越强越有利于提高产量。与其他农艺性状相比, 国内外有关大豆叶片性状的 QTL 定位研究非常少, 而且这些研究中使用的群体较小, 检测的分子标记数不多, 以及利用种间杂交作为构图群体, 所以 QTL 定位的数量很少, 精度不高^[6-9]。

高密度遗传连锁图谱 Soymap2 的构建^[10], 为大豆叶片 QTL 精细定位乃至基因定位的研究提供了有利分子基础。在 SoyBase (<http://soybeanbreederstoolbox.org/>) 的数据库中仅收录了 31 个与叶长相关的 QTL 和 34 个与叶宽相关的 QTL, 没有与叶柄长相关的 QTL。Kim 等^[9]利用来自于 Keounolkong × Shinpaldalkong 和 Keounolkong × Iksan10 两套重组自交系 F_{2:10} 的群体对大豆叶片性状进行了定位。Mansur 等^[6]在大豆中利用 Minsoy × Noir 1 群体定位了 2 个与叶片大小相关的 QTL。Keim 等^[11]利用一套来自于 *Glycine max* × *G. soja* 的群体, 将叶长 QTL 定位于 LG H 上。他们也将叶宽 QTL 定位于 LG A 和 LG H。Mansur 等^[7]定位了 3 个叶长 QTL (LG U5, U6 和 U14) 和 3 个叶宽 QTL (LG U2a, U10a 和 U11)。由于对叶片性状的不同研究建立在不同的群体和作图方法基础上, 因此利用不同分析方法发掘在不同群体和不同环境条件下均能检测到的主效 QTL 成为国内外研究的热点。Meta 分析(meta-analysis)最早由 Glass 应用于医学、社会学和行为科学的研究, 并可将其已有的结果进一步整合, 以发现更精确的结果^[11]。Goffinet 等^[12]提出将 Meta 分析用于整合分析已经定位的 QTL, 在整合 QTL 的基础上建立数学模型可以优化 QTL, 缩小置信区间, 提高 QTL 定位的准确度和有效性。Etzet 等^[13]应用 Meta 分析方法对人类基因组的数量性状进行研究, 并取得了一定的突破。Chardon 等^[14]在整合 313 个玉米花期相关 QTL 信息的基础上, 进行 Meta 分析, 发现 62 个“通用 QTL”, 其定位准确度是相应区域定位最准确的 QTL 的 2 倍。Truntzler 等^[15]

通过对玉米青贮饲料的质量 QTL 的 Meta 分析, 得到了 15 个 QTL, 其置信区间小于 10 cM。在大豆上, Guo 等^[16]对抗大豆胞囊线虫 QTL 进行了 Meta 分析, 并得到 10 个“通用”QTL 及其连锁标记。孙亚男等^[17]采用 Meta 分析得到 12 个大豆株高“通用”QTL 及其连锁标记。但是对于大豆叶片 QTL 定位的较少。

本研究利用 WinQTL Cartographer Ver. 2.5 遗传统计软件^[18], 对 2006—2010 年连续 5 年种植的 Charleston (母本) × 东农 594 (父本) F_{2:14}~F_{2:18} 代重组自交系(RIL)进行大豆叶长、叶宽和叶柄长 QTL 定位, 并结合 Meta 分析, 从搜集的 QTL 和本研究得到的 QTL 中得到大豆叶长和叶宽的“通用”QTL, 为今后分子辅助育种提供基础。

1 材料与方 法

1.1 QTL 分析材料与方法

1.1.1 供试材料 2006 至 2010 年连续 5 年在黑龙江省农垦科研育种基地种植中国农业科学院作物科学研究所提供的 Charleston (♀) 和东北农业大学大豆研究所提供的东农 594 (♂) 及其 147 个 F_{2:14}~F_{2:18} 代重组自交系, 行长 1 m, 2~3 次重复, 随机区组设计, 管理同一般大田。2006 和 2007 年分别为 2 次重复, 2008—2010 年分别为 3 次重复。

1.1.2 叶片相关性状的测定 对亲本和重组自交系群体每个株系随机取 5 株, 按照《大豆种质资源描述规范和数据标准》中的标准考察农艺性状及进行测量叶片相关性状。

1.1.3 统计分析 本群体的遗传图谱已经由陈庆山等^[19]完成。采用 WinQTL Cartographer Ver. 2.5 软件分析叶片相关性状 QTL。以 $P < 0.005$ 和 $LOD > 2.5$ 为阈值来判断 QTL 的存在。

1.2 Meta 分析材料与方法

从大豆公共数据库(<http://www.soybase.org/>)和现有文献中下载和收集大豆叶长、叶宽性状相关的 QTL 信息, 包括 QTL 名称、所在染色体位置、临近标记、作图群体等。在特定环境下, 利用特定群体对目标性状进行 QTL 分析视为一次试验(取多试验数据平均值所做的 QTL 分析也视作一次试验)。如果 QTL 的置信区间未知, 则根据 Darvasi 等^[20-21]的公式推断其 95% 的置信区间:

$$C.I. = 530 / (N \times R^2) \quad (1)$$

$$C.I. = 163 / (N \times R^2) \quad (2)$$

其中 C.I. 指 QTL 的置信区间(confidence inter-

val), N 代表作图群体的大小, R^2 代表该 QTL 的贡献率。以上公式(1)适用于回交和 F_2 作图群体, 公式(2)适用于重组自交系群体。

将收集到的 QTL 根据其原始定位的信息将 QTL 定位的实际图谱(称为原始图谱)和目标图谱 soymap2^[10]加以比对。利用齐序函数(homothetic function)计算共有标记间距, 将原始 QTL 的最大可能位置及置信区间的两端标记按比例标注到参考图谱上称为映射(projection)。参阅 Chardon 等^[14]的计算方法, 利用软件 BioMercator2.1 软件的映射功能将其他作图群体的叶片相关性状 QTL 映射到参考图谱上, 分别构建叶长、叶宽 QTL“一致性图谱”。可参考孙亚男等^[17]方法。

采用 Meta 分析方法估算“通用”QTL 存在的位置和置信区间, 优化大豆叶片相关性状 QTL。Meta 分析基本过程即: 由 N 个独立存在的与 1 个性状相关且位于同一染色体同一位点附近的 QTL 计算出一个“通用”QTL。这个 QTL 会给出 5 个模型, 由最小 AIC 值(akaike information criterion)给出最优 QTL 模型即“通用”QTL。每一个模型都是按照最大似然函数比通过高斯定理给出在染色体上最大可能排列的位置, 推导公式参考 Goffinet 等^[12]。

利用 BioMercator2.1 软件中 tools-Meta-analysis 分析各个 QTL 簇。由于分析模型不同, 以每次 Meta 分析中 AIC 值最小者为依据, 确定 1 个“通用”QTL。

2 结果与分析

2.1 群体表型信息

母本 Charleston 和父本东农 594 各项数值在 5 年间差异不大(表 1)。叶片相关性状总体呈现典型的数量遗传模式—近似正态的连续分布。

2.2 大豆叶片相关性状 QTL 分析及定位

采用基于最大似然方法的复合区间作图法(CIM, composite interval mapping)和多区间作图法(MIM, multiple interval mapping), 分析 2006—2010 间 5 年的大豆叶长、叶宽和叶柄长性状数据, 检测到 8 个与叶长有关的 QTL; 9 个与叶宽有关的 QTL 和 8 个与叶柄长有关的 QTL (表 2 和表 3)。

其中, 与叶长有关的 QTL 位于 Gm01、Gm02、Gm05、Gm11 和 Gm18 染色体上, LOD 值在 2.7~11.8 之间, 遗传贡献率在 4.40%~37.80%之间。在 Gm05

上, 采用 CIM 法在 2007、2008 和 2009 年均检测到 *qLL5a*, 置信区间依次为 106.7~115.8、92.9~123.7 和 89.2~125.3 cM。采用 MIM 法在 2007、2008 和 2009 年均检测到 Gm05 上的 *qLL5a*, 在 2007 和 2009 年均检测到 *qLL5b*; 在 2007 和 2009 年均检测到 Gm11 上的 *qLL11b*; 在 2008 和 2009 年均检测到 Gm18 上的 *qLL18*。

与叶宽有关的 9 个 QTL 位于 Gm01、Gm03、Gm05、Gm06、Gm11、Gm12 和 Gm16 染色体上, LOD 值在 2.8~11.6 之间, 遗传贡献率在 4.00%~61.60%之间。通过 MIM 法, 在 2007 和 2009 年均检测到 Gm05 上的 *qLW5a*。在 2008 和 2009 年均检测到 Gm11 上的 *qLW11a*、*qLW11b* 和 Gm12 上的 *qLW12*。

与叶柄长有关的 8 个 QTL 位于 Gm01、Gm03、Gm05、Gm06、Gm11 和 Gm17 染色体上。LOD 值在 3.0~7.9 之间, 遗传贡献率在 1.20%~69.80%之间。在 Gm11 上, 采用 CIM 法在 2009 和 2010 连续 2 年检测到 *qLSL11b*, 置信区间分别为 80.9~119.1 cM 和 95.6~130.7 cM, 遗传贡献率分别为 30.00%和 12.00%。采用 MIM 法在 2008 和 2009 年也均检测到 *qLSL11b*。本试验通过 WinQTLCartographer Ver. 2.5 软件对多年叶片性状数据定位, 得到多个 QTL, 在不同年份环境条件影响下, 仍然重复检测到多个位置偏差不大的 QTL。多年间被重复检测到的叶长 QTL 在 Gm01 和 Gm05 上, 叶宽 QTL 在 Gm05、Gm11 和 Gm12 上, 叶柄长 QTL 在 Gm11 上, 这些 QTL 位置偏差较小, 稳定性较高, 可能是受环境影响较小、稳定的 QTL。

2.3 大豆叶片性状的 Meta 分析

从大豆公共数据库(<http://www.soybase.org/>)和已发表的文献中下载收集与大豆叶长、叶宽性状相关的 QTL 信息, 包括亲本、群体大小、分析方法、群体类型等。本研究共搜集到 35 个叶长 QTL、37 个叶宽 QTL (表 4)。

最终得到 5 个大豆叶长性状的“通用”QTL, 分别位于 Gm09、Gm18 和 Gm19, 其置信区间最小可达到 5.66 cM; 4 个大豆叶宽性状的“通用”QTL, 分别位于 Gm07、Gm18 和 Gm19, 其置信区间最小可达到 5.67 cM (表 5), 其中叶长 Gm19 上的 QTL 分析结果如图 1-A 所示, 2 个“通用”QTL 分别由 6 个、7 个 QTL 分析得到; 叶宽 Gm19 上的 QTL 分析结果如图 1-B 所示, 2 个“通用”QTL 分别由 7 个、2 个 QTL 分析得到。

表 1 2006–2010 年大豆亲本及群体的叶片性状表型数据统计

Table 1 Soybean leaf traits in recombinant inbred lines and its parents in 2006–2010

性状 Trait	年份 Year	亲本 Parents				群体 Population					
		Charleston (♀)	标准差 Standard deviation	东农 594 (♂) Dongnong 594 (♂) (cm)	标准差 Standard deviation	平均值 Mean (cm)	标准差 Standard deviation	最大值 Max (cm)	最小值 Min (cm)	峰度 Kurtosis	偏度 Skewness
叶长 Leaf length	2006	14.87	±2.28	13.20	±0.52	14.28	±1.41	18.53	10.78	-0.16	0.39
	2007	13.65	±1.80	12.82	±0.23	14.44	±2.00	20.89	9.50	0.58	0.42
	2008	13.05	±0.58	12.64	±2.17	11.04	±2.92	19.43	5.55	0.33	0.97
	2009	13.09	±1.91	12.08	±0.77	11.07	±2.14	17.33	6.91	0.33	0.82
	2010	13.87	±2.13	17.44	±0.83	13.62	±4.80	19.98	8.39	-0.57	0.47
叶宽 Leaf width	2006	7.26	±1.20	8.77	±0.20	6.96	±1.05	9.28	4.97	-0.86	0.07
	2007	7.17	±0.23	8.36	±0.28	7.43	±1.45	11.15	4.35	-0.55	0.24
	2008	8.25	±0.70	4.44	±0.47	5.41	±1.69	13.02	2.88	3.34	1.64
	2009	8.43	±0.56	5.03	±1.30	5.50	±1.44	11.01	3.06	1.66	1.19
	2010	8.61	±2.47	6.05	±0.18	6.69	±2.70	11.46	3.69	1.60	1.15
叶柄长 Leaf stalk length	2006	19.19	±2.41	19.36	±0.08	19.49	±4.05	29.42	7.46	0.20	-0.16
	2007	20.14	±2.12	20.15	±0.04	17.82	±3.93	27.91	7.11	0.06	-0.05
	2008	21.24	±1.65	15.37	±2.40	16.14	±4.86	29.70	7.93	0.28	1.02
	2009	17.71	±1.28	16.63	±0.50	16.22	±3.19	25.11	8.47	-0.25	0.51
	2010	24.17	±0.28	26.60	±1.97	20.69	±3.79	31.69	11.34	0.23	-0.18

表 2 CIM 法构建大豆 RIL 群体的叶片相关 QTL 分析
Table 2 Mapping QTL of soybean leaf traits in recombinant inbred line population using composite interval mapping

性状 Trait	年份 Year	名称 QTL	染色体 Chr.	置信区间 (C.I.) Interval	标记区间 Marker interval	QTL 位置 QTL pos.	LOD	R^2 (%)	加性效应 Additive affect
叶长 Leaf length	2007	<i>qLL5a</i>	5	106.7–115.8	Satt042–Satt155	111.5	2.8	10.0	0.60
		<i>qLL1a</i>	1	70.2–94.3	Satt175–Satt495	79.3	3.6	20.0	-0.90
	2008	<i>qLL5a</i>	5	92.9–123.7	Satt164–Satt522	103.2	4.7	20.0	1.31
		<i>qLL5a</i>	5	89.2–125.3	Satt164–Satt522	118.5	6.9	10.0	0.90
	2009	<i>qLL11a</i>	11	63.2–90.9	Satt251–Sat_113	69.6	8.5	30.0	-1.40
叶宽 Leaf width	2008	<i>qLW11a</i>	11	47.5–70.1	Satt197–Satt229	58.3	5.9	20.0	-0.90
		<i>qLW3</i>	3	94.6–108.9	Sat_095–Sat_091	100.7	3.8	10.0	0.61
	2009	<i>qLW11b</i>	11	96.2–116.3	Sat_113–Satt521	107.4	4.3	50.0	-1.20
		<i>qLW6</i>	6	112.0–120.8	Sat_092–Satt460	114.9	3.6	10.0	-0.50
叶柄长 Leaf stalk length	2008	<i>qLSL11a</i>	11	52.0–68.6	Satt197–Satt229	58.3	4.3	10.0	-2.35
		<i>qLSL6</i>	6	146.2–155.4	Satt289–Satt243	150.3	3.5	9.0	-1.78
		<i>qLSL3</i>	3	92.3–113.0	Sat_095–Sat_091	104.9	4.5	18.0	2.50
	2009	<i>qLSL5</i>	5	121.0–131.9	Satt300–Satt571	126.4	3.2	10.0	1.00
		<i>qLSL11b</i>	11	80.9–119.1	Sat_099–Satt521	89.0	7.7	30.0	-1.70
	2010	<i>qLSL11b</i>	11	95.6–130.7	Satt042–Satt571	116.6	5.0	12.0	1.50

3 讨论

3.1 多环境下 CIM 和 MIM 方法的叶片相关 QTL 定位

数量性状是由许多微小的多基因决定的, 但任何数量性状的表现, 如同其他性状一样都是遗传与环境共同作用的结果。因为不同年份间的 QTL 易受环境影响丢失, 本研究中通过对多个环境下的数据进行分析, 可以增大 QTL 检测的强度, 更准确估计 QTL 的位置和效应, 有利于挖掘稳定的 QTL。大豆叶片的基因型主要依赖于早期世代的基因型, 较易受环境的影响。本研究通过增加多年群体种植, 对 147 个 $F_{2:14} \sim F_{2:18}$ 代重组自交系的 5 年表型值进行大豆叶片相关性状 QTL 分析, 减少了 QTL 受环境影响产生的误差, 减少了假阳性。CIM 和 MIM 是 2 种不同的作图方法, 基于不同的模型。CIM 法充分利用了整个基因组的标记信息, 在较大程度上控制了背景的遗传效应, 提高了作图的精度和效率^[24-25]。Kao 等^[25]利用非正式(ad hoc)标准(适用于 1 个 QTL 的模型)确定显著性阈值, 发现 MIM 法比 CIM 有更好的 QTL 检测能力。MIM 法在 QTL 数目较多的时候有

较大的优势, CIM 法在 QTL 数目适中的情况下定位效果较好。尽管这 2 种方法不能对环境互作 QTL 进行有效的检测, 但在分析多年份数据时不易损失主效 QTL, 从而可以为 Meta 分析获得更精准的数据结果。本研究运用 CIM 方法和 MIM 方法对连续 5 年的大豆叶片相关性状分析, 共检测到 8 个控制叶长的 QTL, 9 个控制叶宽的 QTL 和 8 个控制叶柄长的 QTL。

3.2 Meta 分析 QTL 定位与传统 QTL 定位的比较

传统方法定位的 QTL 往往难以在实践中应用, 一方面由于 QTL 定位受标记密度的局限, 使定位的 QTL 置信区间跨度较大, 降低了标记的有效性; 另一方面, 控制性状的基因多呈数量性状遗传, 受到群体大小、遗传背景、统计方法等因素影响, 加上基因与环境互作, 难以一次检测到控制性状的全部 QTL, 也无法真实地评价每个 QTL 所能解释的遗传变异。采用 Meta 分析方法, 在整合 QTL 的基础上建立数学模型, 可以优化 QTL, 缩小置信区间。置信区间可缩小到 5.66 cM, 大大减小了 QTL 误差, 具有较高的可信度。另外, 有关大豆叶片相关性状 QTL 定位的研究在国内外报道很少, QTL 定位较少,

表 3 MIM 法构建大豆 RIL 群体的叶片相关 QTL 分析
Table 3 Mapping QTL of soybean leaf traits in recombinant inbred line populations using multiple interval mapping

性状 Trait	年份 Year	名称 QTL	染色体 Chr.	置信区间 (C.I.) Interval (C.I.)	标记区间 Marker interval	QTL 位置 QTL pos.	LOD	R ² (%)	加性效应 Additive affect
叶长 Leaf length	2007	<i>qLL5a</i>	5	98.7–115.8	Satt042–Satt155	107.6	3.6	11.2	0.70
		<i>qLL5b</i>	5	203.8–222.5	Satt270–Satt218	209.1	2.8	—	0.60
		<i>qLL11b</i>	11	100.5–116.3	Sat_113–Satt521	107.5	3.0	19.9	-1.10
		<i>qLL1a</i>	1	58.7–105.5	Satt175–Satt584	75.1	5.2	16.8	-0.80
		<i>qLL2</i>	2	29.4–59.5	Sat_069–Sat_135	39.2	4.4	15.3	-0.90
	2008	<i>qLL5a</i>	5	92.1–134.0	Satt164–Satt587	118.7	4.4	11.9	0.90
		<i>qLL11a</i>	11	56.6–72.1	Satt197–Satt229	66.2	4.1	16.0	-1.40
		<i>qLL1b</i>	1	195.2–208.4	Satt482–Sat_106	203.5	4.3	4.4	1.04
		<i>qLL18</i>	18	0–2.8	Satt199–Sat_088	0.4	2.7	7.9	0.70
	2009	<i>qLL5a</i>	5	75.1–144.3	Satt200–Satt276	118.7	11.8	27.6	1.20
		<i>qLL5b</i>	5	192.2–230.2	Sat_105–Satt218	218.2	5.1	—	1.00
		<i>qLL11b</i>	11	97.1–119.0	Sat_113–Satt521	107.8	4.9	37.8	-1.39
<i>qLL18</i>		18	0–7.8	Satt199–Sat_088	0.5	3.9	6.3	0.49	
叶宽 Leaf width	2007	<i>qLW5a</i>	5	181.7–195.5	Satt242–Satt270	190.5	2.9	9.4	-0.45
	2008	<i>qLL11a</i>	11	51.0–70.2	Satt197–Satt229	59.3	3.3	—	-0.70
		<i>qLW11b</i>	11	90.1–122.7	Sat_113–Satt521	109.4	11.6	61.6	-1.80
		<i>qLW1</i>	1	213.6–223.2	Sat_106–Satt383	216.7	5.4	15.2	2.10
		<i>qLW12</i>	12	3.5–38.0	Sat_117–Satt191	16.1	6.9	7.4	-0.50
		<i>qLW16</i>	16	8.2–20.5	Satt457–Satt244	14.6	2.8	4.5	-0.40
	2009	<i>qLW5b</i>	5	132.3–141.6	Satt571–Satt276	135.8	4.7	4.0	-0.50
		<i>qLW5a</i>	5	187.7–195.5	Sat_105–Satt270	191.6	3.1	—	-0.40
		<i>qLW11a</i>	11	64.7–78.1	Satt251–Sat_099	69.2	3.5	—	-0.70
		<i>qLW11b</i>	11	83.0–123.6	Sat_099–Satt521	103.6	9.4	56.7	-1.20
<i>qLW12</i>	12	17.8–30.3	Satt191–Satt293	23.6	2.9	6.2	-0.40		
叶柄长 Leafstalk length	2006	<i>qLSL17</i>	17	1.4–8.8	Sat_086–Sat_022	4.6	7.7	29.9	9.00
	2007	<i>qLSL1</i>	1	104.7–112.3	Satt584–Sat_124	107.8	7.9	1.2	-15.80
		<i>qLSL11a</i>	11	55.0–70.8	Satt197–Satt229	65.7	3.1	—	-3.40
	2008	<i>qLSL11b</i>	11	99.0–121.5	Sat_113–Satt521	108.2	9.3	69.8	-5.70
		<i>qLSL11c</i>	11	71.8–78.2	Satt229–Sat_099	74.6	3.0	—	-1.40
		<i>qLSL11b</i>	11	81.9–116.7	Sat_099–Satt521	88.3	5.8	23.1	-1.72
	2010	<i>qLSL5</i>	5	114.8–123.4	Satt449–Satt522	116.6	3.1	9.9	1.30

且置信区间较大, 未见以多年多方法对数据联合分析检测 QTL 的报道。从统计上讲, 运用不同方法, 同时分析多年间不同环境下的数据, 能增大 QTL 的检测强度, 准确估计 QTL 的位置和效应^[26]。在多环

境定位 QTL 的基础上, 将 CIM 和 MIM 方法定位得到的 QTL 与搜集到的 QTL 进行 Meta 整合分析, 可以获得较小置信区间, 提高 QTL 定位的准确度和有效性, 有利于对大豆叶片相关性状 QTL 的精细定位

表 4 大豆叶片相关性状 QTL 信息的搜集
Table 4 Summary of mapping QTL for soybean leaf traits

性状 Trait	QTL 个数 No. of QTL	亲本 Parent	群体大小 Population size	分析方法 Analysis method	群体类型 Population type	参考文献 Reference
叶长 Leaf length	11	Keunolkong×Shinpaldalkong	117	ANOVA	RIL	[9]
	15	Iksan10×Keunolkong	117	ANOVA	RIL	[9]
	1	PI27890×PI290136	—	ANOVA	RIL	[7]
	1	Archer×Noir1	240	IM	RIL	[22]
	3	Archer×Minsoy	240	IM	RIL	[22]
	4	晋豆 23×灰布支黑豆 Jindou 23×Huibu zhiheidou	118	CIM	RIL	[23]
叶宽 Leaf width	14	Keunolkong×Shinpaldalkong	117	ANOVA	RIL	[9]
	15	Iksan10×Keunolkong	117	ANOVA	RIL	[9]
	2	Archer×Noir1	240	IM	RIL	[22]
	3	Archer×Minsoy	240	IM	RIL	[22]
	3	晋豆 23×灰布支黑豆 Jindou 23×Huibu zhiheidou	118	CIM	RIL	[23]

ANOVA: 方差分析; IM: 区间作图法; CIM: 复合区间作图法。
ANOVA: analysis of variance; IM: interval mapping; CIM: composite interval mapping.

表 5 大豆叶片相关性状 QTL 的 Meta 分析结果
Table 5 Summary of meta-analysis for mapping QTL of soybean leaf traits

性状 Trait	染色体 Chr.	AIC 值 AIC value	通用 QTL 位置 MQTL pos. (cM)	置信区间(95%) Interval (95%) (cM)	左标记 L-marker	左标记坐标 L-marker coordinate (cM)	右标记 R-marker	右标记坐标 R-marker coordinate (cM)
叶长 Leaf length	18	11.84	33.25	25.75–40.75	Sat_315	27.48	OP_S09	40.93
	18	11.84	47.27	39.77–54.77	Sat_308	43.09	Satt138	55.99
	9	11.05	45.97	40.67–51.27	Satt178	40.86	Satt710	51.00
	19	66.52	19.93	12.43–27.43	Satt446	11.47	Satt523	27.92
	19	66.52	32.84	30.01–35.67	Satt143	30.19	Satt613	36.05
叶宽 Leaf width	18	11.84	33.25	25.75–40.75	Sat_315	27.48	OP_S09	40.93
	19	102.45	30.75	27.92–33.59	Satt523	27.92	Satt497	33.71
	19	102.45	100.55	95.25–105.86	Satt229	93.89	Satt513	106.37
	7	15.57	17.34	10.87–23.81	Satt201	13.56	Sat_316	21.00

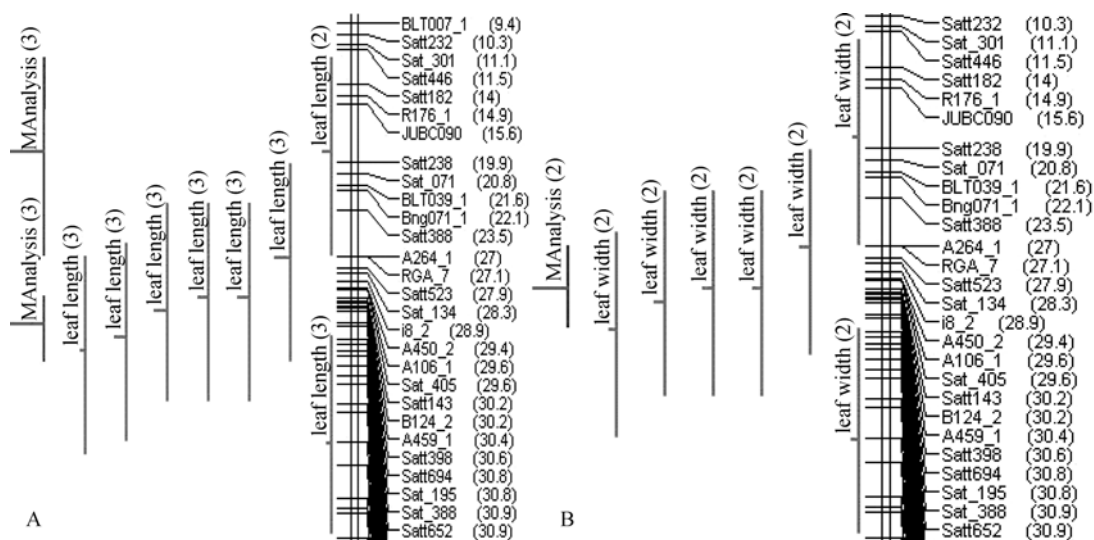


图 1 叶片性状 Gm19 上的 Meta 分析
Fig. 1 Meta-analysis of leaf traits in Gm19
A: 叶长; B: 叶宽。A: leaf length; B: leaf width.

及基因挖掘, 对大豆高产、稳产分子设计育种具有重要意义。

4 结论

检测到 8 个控制叶长的 QTL、9 个控制叶宽的 QTL 和 8 个控制叶柄长的 QTL。多年间重复检测到的叶长 QTL 有位于 Gm05 上的 *qLL5a* 和 *qLL5b*、Gm01 上的 *qLL1a* 和 Gm18 上的 *qLL18*; 叶宽 QTL 有位于 Gm05 上的 *qLW5a*、Gm11 上的 *qLW11a* 和 *qLW11b* 和 Gm12 上的 *qLW12*; 叶柄长 QTL 为位于 Gm11 上的 *qLSL11b*。结合 Meta 整合分析, 最终得到 5 个大豆叶长的“通用”QTL, 位于 Gm09、Gm18 和 Gm19, 其置信区间最小可达到 5.66 cM; 4 个控制大豆叶宽的“通用”QTL 位于 Gm07、Gm18 和 Gm19, 其置信区间最小可达到 5.67 cM。

References

- [1] Kokubun M. Soybean cultivar difference in leaf photo-synthetic rate and its relation to seed yield. *Jpn J Crop Sci*, 1988, 57: 743–748
- [2] Hu M-X(胡明祥), Li K-M(李开明), Tian P-Z(田佩占), Yu D-Y(于德洋). Breeding for high yield and plant type of soybean. *J Jilin Agric Sci* (吉林农业科学), 1980, (3): 1–14 (in Chinese)
- [3] Fu Y-H(傅艳华), Sun S-X(孙淑贤), Peng B(彭宝). Effect of soybean yield and nitrogen uptake by cutting leaves. *Crops* (作物杂志), 1997, (2): 27–28 (in Chinese)
- [4] Thompson J A, Nelson R L, Schweitzer L E. Relationships among specific leaf weight, photosynthetic rate, and seed yield in soybean. *Crop Sci*, 1995, 35: 1575–1581
- [5] Ellis R H, Asumada H, Qi A, Summerfield R J. Effects of photoperiod and maturity genes on plant growth, partitioning radiation use efficiency, and yield in soybean [*Glycine max* (L.) Merrill] ‘Clark’. *Ann Bot*, 2000, 85: 335–343
- [6] Mansur L M, Lark K G, Kross H, Oliveira A. Interval mapping of quantitative trait loci for reproductive, morphological, and seed traits of soybean (*Glycine max* L.). *Theor Appl Genet*, 1993, 86: 907–913
- [7] Mansur L M, Orf J H, Chase K, Jarvik T, Cregan P B, Lark K G. Genetic mapping of agronomic traits using recombinant inbred lines of soybean. *Crop Sci*, 1996, 36: 1327–1336
- [8] Keim P, Diers B W, Olson T C, Shoemaker R C. RFLP mapping in soybean: association between marker loci and variation in quantitative traits. *Genetics*, 1990, 126: 735–742
- [9] Kim H K, Kang S T, Suh D Y. Analysis of quantitative trait loci associated with leaflet types in two recombinant inbred lines of soybean. *Plant Breed*, 2005, 124: 582–589
- [10] Song Q J, Marek L F, Shoemaker R C, Lark K G, Concibido V C, Delannay X, Specht J E, Cregan P B. A new integrated genetic linkage map of the soybean. *Theor Appl Genet*, 2004, 109: 122–128
- [11] Glass G V. Primary, secondary, and meta-analysis of research. *Educatl Res*, 1976, 5: 3–8
- [12] Goffinet B, Gerber S. Quantitative trait loci: a meta-analysis. *Genetics*, 2000, 155: 463–473
- [13] Etzel C J, Guerra R. Meta-analysis of genetic-linkage analysis of quantitative-trait loci. *Am J Human Genet*, 2002, 71: 56–65
- [14] Chardon F, Virlon B, Moreau L, Falque M, Joets J, Decousset L, Murigneux A, Charcosset A. Genetic architecture of flowering time in maize as inferred from quantitative trait loci meta-analysis and synteny conservation with the rice genome. *Genetics*, 2004, 168: 2169–2185
- [15] Truntzler M, Barriere Y, Sawkins M C, Lespinasse D, Betran J, Charcosset A, Moreau L. Meta-analysis of QTL involved in silage quality of maize and comparison with the position of candidate genes. *Theor Appl Genet*, 2010, 121: 1465–1482
- [16] Guo B, Slepner D A, Lu P, Shannon J G, Nguyen H T, Arelli P R. QTLs associated with resistance to soybean cyst nematode in soybean: meta-analysis of QTL location. *Crop Sci*, 2006, 46: 595–602
- [17] Sun Y-N(孙亚男), Qi Z-M(齐照明), Shan D-P(单大鹏), Liu C-Y(刘春燕), Hu G-H(胡国华), Chen Q-S(陈庆山). Mapping and meta-analysis of height QTLs in soybean. *Mol Plant Breed* (分子植物育种), 2010, 4(8): 687–693 (in Chinese with English abstract)
- [18] Wang X-Z(王贤智), Zhang X-J(张晓娟), Zhou R(周蓉), Sha A-H(沙爱华), Wu X-J(吴学军), Cai S-P(蔡淑平), Qiu D-Z(邱德珍), Zhou X-A(周新安). QTL analysis of seed and pod traits in soybean RIL population. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2007, 33(3): 441–448 (in Chinese with English abstract)
- [19] Chen Q-S(陈庆山), Zhang Z-C(张忠臣), Liu C-Y(刘春燕), Wang W-Q(王伟权), Li W-B(李文滨). Construction and analysis of soybean genetic map using recombinant inbred line of Charleston×Dongnong 594. *Sci Agric Sin* (中国农业科学), 2005, 38(7): 1312–1316 (in Chinese with English abstract)
- [20] Darvasi A, Weinreb A, Minke V, Weller J I, Soller M. Detecting marker-QTL linkage and estimating QTL gene effect and map location using a saturated genetic map. *Genetics*, 1993, 134: 943–951
- [21] Darvasi A, Soller M. A simple method to calculate resolving power and confidence interval of QTL map location. *Behavior Genet*, 1997, 27: 125–132
- [22] Orf J H, Chase K, Jarvik T, Mansur L M, Cregan P B, Adler F R, Lark K G. Genetics of soybean agronomic traits: I. Comparison of three related recombinant inbred populations. *Crop Sci*, 1999, 39: 1642–1651
- [23] Wang Z(王珍). Construction of Soybean SSR Based Map and QTL Analysis Important Agronomic Traits. MS Dissertation of Guangxi University, 2004. pp 66–72 (in Chinese with English abstract)
- [24] Zeng Z B. Precision mapping of quantitative trait loci. *Genetics*, 1994, 136: 1457–1468
- [25] Kao C H, Zeng Z B, Robert D T. Multiple interval mapping for quantitative trait loci. *Genetics*, 1999, 152: 1203–1216
- [26] Jansen R C, Van Ooijen J M, Stam P, Lister C, Dean C. Genotype-by-environment interaction in genetic mapping of multiple quantitative trait loci. *Theor Appl Genet*, 1995, 91: 33–37