

大豆倒伏性相关 QTL 的整合及 Overview 分析

刘 硕^{1,2}, 郭 勇¹, 罗 玲², 邱丽娟¹

(¹中国农业科学院作物科学研究所/农作物基因资源与遗传改良国家重大科学工程, 北京 100081;

²南昌大学生命科学学院, 南昌 330031)

摘要: 倒伏性是影响大豆产量的重要因素, 发掘与大豆倒伏相关的基因对于培育抗倒伏优良高产大豆品种具有重要意义。目前利用不同群体所构建的遗传图谱已经定位了大量与大豆倒伏性相关的 QTLs。本研究在对已报道的 QTLs 进行物理整合的基础上, 选择元分析方法将这些倒伏性相关的 QTLs 进一步整合, 鉴定出位于 C2(6 号染色体)、F(13 号染色体)、L(19 号染色体) 这 3 个连锁群上重复次数较多的 QTL 区间 6 个。选用基于统计学原理的 Overview 方法进行优化, 获得了这些 QTL 在各个连锁群上的有效遗传位置, 这些 QTL 的置信区间长度最小可缩至 0.2 cM。通过在上述区间内进一步筛选, 获得一个稳定性较好的标记 Satt277。本研究可为大豆抗倒伏基因发掘及分子标记辅助选择育种提供理论依据。

关键词: 大豆; 倒伏性; 物理整合; 元分析; Overview 分析

Integration and Overview Analysis of QTLs Related to Lodging in Soybean (*Glycine max*)

LIU Shuo^{1,2}, GUO Yong¹, LUO Ling², QIU Li-Juan¹

(¹National Key Facility for Crop Gene Resources and Genetic Improvement (NFCRI)/
Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081;

²College of Life Sciences, Nanchang University, Nanchang 330031)

Abstract: Lodging is one of important factors influencing the yield of soybean, therefore, identification genes/loci related to lodging is of great importance for breeding high-yield varieties in soybean. Up to now, lots of QTLs related to lodging have been identified based on the construction of various genetic linkage maps using different segregation population. In this study, meta-analysis was used to integrate QTLs published in the references based on the physical integration of these QTLs. The results showed that six QTL regions located on three linkage groups (LG C2, F, and L) had the most repetitive times in the integration analysis. Overview method was also used to optimize the genetic position of each integrated QTL on different linkage groups. The valid QTL regions were all narrowed down and some of them even narrowed to the 0.2 cM. Finally, an SSR marker Satt277 was selected according to the screening of these valid QTL regions. These results could be used for gene isolation and marker-assisted breeding of lodging resistant varieties in soybean.

Key words: soybean; lodging; physical integration; meta-analysis; overview analysis

倒伏是由外界因素引发的农作物植株茎秆从自然直立状态到永久失稳的现象, 是在作物生产中普

收稿日期: 2013-04-15 修回日期: 2013-05-15 网络出版日期: 2013-12-19

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20131219.1311.029.html>

基金项目: 国家自然科学基金项目(31271753 和 31071446); 国家高科技研究发展计划(“863”计划)(2012AA101106); 国家科技支撑计划(2013BAD01B03)

第一作者研究方向为大豆农艺性状 QTL 定位。E-mail: ls20023002ls@yahoo.com.cn

郭勇同为第一作者, 主要从事大豆分子遗传学研究。E-mail: guoyong@caas.cn

通信作者: 邱丽娟, 研究方向为大豆基因资源发掘。E-mail: qiulijuan@caas.cn

遍存在的严重问题^[1]。倒伏不仅对作物产量造成影响,而且也给收获带来了困难,甚至无法正常收获,从而导致丰产不丰收。大豆倒伏性状是影响大豆产量的重要因素^[2],大豆倒伏可以导致籽粒产量和品质的降低,尤其在盛荚期到鼓粒盛期发生的倒伏,减产幅度可高达 22% 以上^[3]。国内外大豆创高产的经验均表明,抑制倒伏是突破大豆高产的重要途径之一^[4-5]。因此,研究大豆的倒伏机理,培育抗倒伏性的大豆,是大豆超高产育种的重要目标。

大豆倒伏性属于典型数量性状,对外界环境比较敏感而且遗传力较高,是多个因素共同作用的结果。目前国内外已利用多个遗传群体定位了控制大豆倒伏的 QTLs,这些 QTLs 广泛分布于大豆的 15 个连锁群。很多研究结果还表明大豆中控制倒伏的 QTL 与一些株高、主茎节数等 QTL 处于同一区域^[6-7],这也说明了倒伏性和大豆产量的密切关系。但是,来自不同群体的单个 QTL 的贡献率差异较大,大豆倒伏性 QTL 的定位还有待利用更多的群体作进一步研究证实。

随着 QTL 定位数目和遗传图谱的增加,如何整合利用不同图谱所定位的 QTL 已成为一个科学问题。V. C. Concibido 等^[8]对大豆胞囊线虫病的抗性 QTL 进行物理整合,发现 G 连锁群(18 号染色体)的抗性 QTL 区域(9 个)数目居 20 个连锁群之首,而 B1(11 号染色体)、C2(6 号染色体)、D2(17 号染色体)连锁群上分别有 3 个。除物理整合方法外,元分析方法(Meta-analysis)也可以整合不同群体的 QTL,该方法最早由 G. V. Glass^[9]在心理学领域提出,后在大豆抗胞囊线虫病^[10]、大豆生育期相关性状^[11]、大豆百粒重^[12]、大豆脂肪酸组分^[13]和大豆真菌抗性^[14]等重要性状分析中加以应用。元分析的不足之处是所需数据量较大,且原始图谱相邻标记间距、目标性状 QTL 的遗传位置、公共图谱所有

的相邻标记间距缺一不可。另一统计方法 Overview 则对此要求不高,F. Chardon 等^[15]最早利用此法分析玉米,将玉米开花期相关的 313 个原始 QTL 优化为 62 个“真实”QTL;王毅^[16]和史利玉^[17]把 127 个玉米株高 QTL 和 57 个玉米灰斑病 QTL 分别优化为 40 个“真实”QTL 和 7 个“真实”QTL。在大豆中,刘硕等^[18]选用 Overview 分析法对 138 个与大豆蛋白质含量相关的原始 QTL 进行优化,鉴定出 6 个重复次数较多的 QTL 区间。高利芳等^[19]利用 201 个与大豆株高相关的 QTL 信息,得到 15 个株高的“通用”QTL,并初步筛选出 17 个可能与株高相关的候选基因。

本研究对文献报道的大豆倒伏性相关的 QTL 进行物理整合,选用元分析方法验证了重演性较好的 6 个区间,并通过 Overview 分析对这些区间进行优化,最终得到了 6 个“真实”QTL 的遗传位置,并筛选出了稳定性较高的分子标记 Satt277,可为大豆抗倒伏分子标记辅助选择提供参考。

1 材料与方法

1.1 大豆倒伏性相关 QTL 信息的收集

本研究所用的数据来自已发表文献中定位的与大豆倒伏性相关的 QTL 位点,鉴于物理整合、元分析和 Overview 分析所需 QTL 定位信息不完全相同,3 种分析方法所选取的数据来源也不尽相同(表 1),其中物理整合选用了 18 篇文献^[20-37],原始 QTL 共计 71 个;元分析方法选用 17 篇文献^[20-36]中的 66 个 QTL 位点;Overview 方法选用 15 篇文献^[21-24,26-35,37]中的 49 个 QTL 位点。其中多种条件(不同年代或环境)下的研究结果按不同试验来处理。统计各个 QTL 的染色体名称、染色体长度、连锁群上 QTL 数目、QTL 试验数目、QTL 名称、QTL 在公共图谱上的遗传位置、QTL 在公共图谱上左右标记的遗传位置等信息。

表 1 物理整合、元分析、Overview 分析 3 种方法的数据来源

Table 1 Source of original QTLs for physical integration, meta-analysis, and overview analysis

方法 Methods	原始 QTL 数目 No. of original QTLs	分布的连锁群 Linkage group of QTLs		文献数 No. of references
		数目 Numbers	名称 Name	
物理整合 Physical integration	71	15	A2、B1、B2、C1、C2、D2、E、F、G、H、I、J、K、L、N	18
元分析 Meta-analysis	66	15	A2、B1、B2、C1、C2、D2、E、F、G、H、I、J、K、L、N	17
Overview 分析 Overview analysis	49	9	B1、C1、C2、F、G、I、K、L、N	15

1.2 物理整合

在公共图谱上搜索已定位的遗传标记 (SSR、RFLP 和 AFLP 等), 统计其在公共图谱上的遗传位置以备比对; 根据 V. C. Concibido 等^[8] 选取的 QTL 发生重演的区间 (20 cM) 作为区间大小来进行物理整合。对于同时定位在 2 个或多个 20 cM 区间内的 QTL, 通过多次统计以保证研究的精准度; 对于区间跨度较大 (介于相邻的两段 20 cM 的区间内) 的 QTL 将会被计入 2 个 20 cM 区间内。

1.3 元分析

将原始图谱上的相邻标记按照标记名称、距离下一标记的遗传距离、标记类型制成 txt 格式文件, 利用 Biomercator 2.0 的映射功能将这些标记映射到公共图谱上 (Soymap2), 最后通过该软件的元分析功能来挑选最优 QTL 模型, 确定最优 QTL 模型的指标为 AIC 值^[38] (Akaike's information criterion), 锚定 AIC 值最小的 QTL 模型为最优模型。

1.4 Overview 分析

Overview 方法基于 QTL 的真实位置在其染色体上的可能位置附近呈现正态分布的假设, 即连锁群上第 i 个 QTL 的真实位置符合 $N(p_i, S_i^2)$ 的正态分布, 其中 p_i 是第 i 个 QTL 的最可能位置, 而方差 S_i 源自根据 QTL 的置信区间运算的公式 $S_i^2 = (C. I. / 2/1.96)^2$, 其中 C. I. $_i$ 表示第 i 个 QTL 的置信区间; 利用 Excel 自带的函数 NORMDIST (p_i : QTL Position; S_i : false = 0) 来模拟运算染色体上每 0.5 cM 单位内的正态函数值, QTL Position 是 QTL 的遗传位置, 而把 false 设为 0 就实现正态函数到概率密度函数的回归; QTL 的密度函数 $P(x)$ 是第 x 个位置上 i 个 QTL 的正态分布函数的总和, 公式如下:

$$P(x, x + 0.5) = \frac{\sum_{i=1}^{nbqtl} \int_x^{x+0.5} N(p_i, S_i^2) d(x)}{nbE},$$

$P(x)$ 的标尺为统一可能性函数 $u(x)$, 是通过估测单次试验中染色体的单位长度内出现 QTL 的统一可能性来实现的, $P(x)$ 曲线上位于 $u(x)$ 直线之上的峰值即认定为“真实”QTL 的位置, $u(x)$ 的公式如下: $u(x) = nbQTL/nbE/Total\ length\ of\ map/2$, 其中 nbQTL 表示 QTL 的数目, nbE 表示试验总数目, Total length of map 表示图谱总长度。

2 结果与分析

2.1 大豆倒伏性相关 QTL 的物理整合

通过物理整合, 将分布在 15 个连锁群的 71 个

倒伏性相关 QTL 整合为 39 个, 其中只出现 1 次的 QTL 有 17 个, 重复 2 次、3 次、4 次和 5 次的 QTL 各有 3 个。通过物理整合, 在 C2 连锁群 (6 号染色体) 上 100 ~ 120 cM 区间内倒伏性相关 QTL 重复次数最多, 为 11 次, 来自 6 篇文献^[21-22, 26-27, 32, 36], 其中 QTL 遗传贡献率的最大值为 29%^[26]; 其次为在 L 连锁群上 0 ~ 20 cM 区间内 QTL 的重复次数, 为 8 次, 来自 5 篇文献^[21-22, 24, 27, 29], 其 QTL 遗传贡献率的最大值为 13.3%^[29]; F 连锁群 (13 号染色体) 上的 100 ~ 120 cM 区间内 QTL 重复次数为 5 次。

2.2 大豆倒伏性相关 QTL 的元分析

在物理整合的 71 个 QTL 中, 只有重演性的 52 个 QTL 进行了元分析, 分布在 C2、E、F、G、I、K、L、N 等 8 个连锁群上。利用元分析法将大豆倒伏性相关的 QTL 整合到 C2 连锁群上 100 ~ 120 cM 区间, 这与物理整合法所得到的重复次数最多的区间一致。通过元分析确定物理整合中重演性较好的大豆抗倒伏性 QTL 所处 3 个连锁群即 C2、F、L 连锁群的 AIC 值, 并据最优模型确定这 6 个 QTL 的侧翼标记, 分别为 Satt277 (C2 连锁群, 6 号染色体)、Satt658 (C2 连锁群)、Satt554-AW756935 (F 连锁群, 13 号染色体)、Sat_301 (L 连锁群, 19 号染色体)、Sat_405-Satt313 (L 连锁群)、Sat_286-Satt006 (L 连锁群) (图 1, 表 2)。

2.3 大豆倒伏性相关 QTL 的 Overview 分析

利用来自 9 个连锁群的 49 个原始 QTL 进行了 Overview 分析, 其中 B1、C1、C2、F、G、I、K、L 和 N 上的原始 QTL 数目分别为 3、2、5、6、6、4、3、15 和 5; 选取前 2 种方法确定的具有较好重演性的 QTL 的 6 个连锁群作为参考, 结果表明其中的 3 个连锁群上都有重演次数较多的遗传位置, 即在 C2 连锁群 (6 号染色体) 的 107.5 cM 和 113.5 cM、F 连锁群 (13 号染色体) 的 117 cM、L 连锁群 (19 号染色体) 的 10.5 cM、31 cM 和 89 cM 附近 (图 2)。

2.4 3 种方法的对比

通过对 3 种方法鉴定区间的对比, 可以看出, 抗倒伏性 QTL 重演性次数最多的区间位于 C2、F 和 L 连锁群上, 采用不同的研究方法均多次重现 (表 3)。其中 C2 连锁群 (6 号染色体) 通过元分析整合的抗倒伏性 QTL 位于 107.59 cM, Overview 分析定位到 107.50 cM, 均位于重复次数最多 (11 次) 的 100 ~ 120 cM 区间内; L 连锁群 (19 号染色体) 上元分析方法和 Overview 方法定位到了 32.12 cM 和 31 cM 处, 均位于重复次数第二 (9 次) 的 20 ~ 40 cM 区间内。

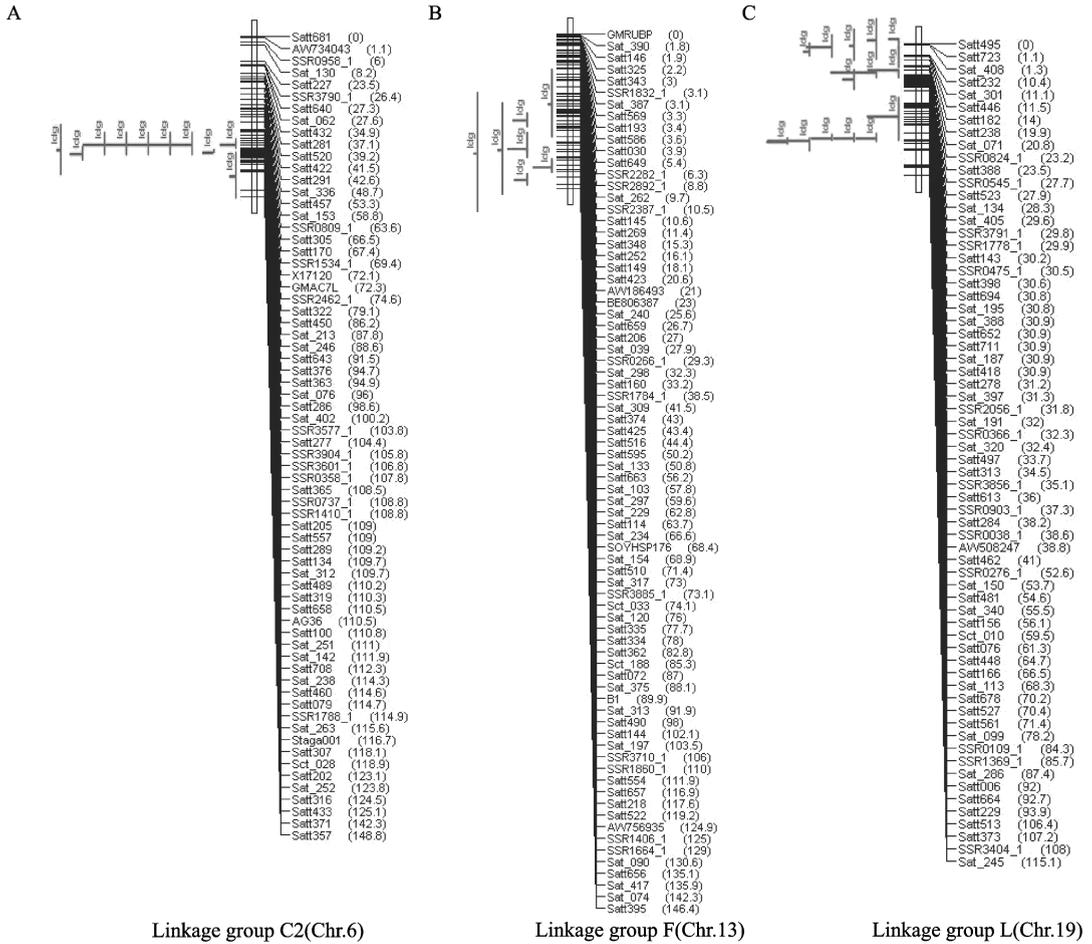


图 1 C2、F 和 L 连锁群上大豆倒伏性相关 QTL 映射后的整合图谱

Fig. 1 The integrated map of QTLs related to lodging in linkage group C2, F, and L of soybean

表 2 通过元分析整合获得的倒伏性相关 QTL 数目及最小的置信区间

Table 2 The numbers and valid regions of QTLs related to lodging after integration of meta-analysis

连锁群 Linkage group	整合前 QTL 数目 QTL number before integration	整合后 QTL 数目 QTL number after integration	AIC 值 AICvalue	最小置信区间 QTL The smallest valid regions of QTLs		
				范围 (cM) Range	左标记位置 Position of left marker	右标记位置 Position of right marker
C2	10	2	38.51	2.96	112.13	115.09
F	14	3	62.3	10.24	124.87	135.11
L	7	4	103.38	3.22	88.31	91.53

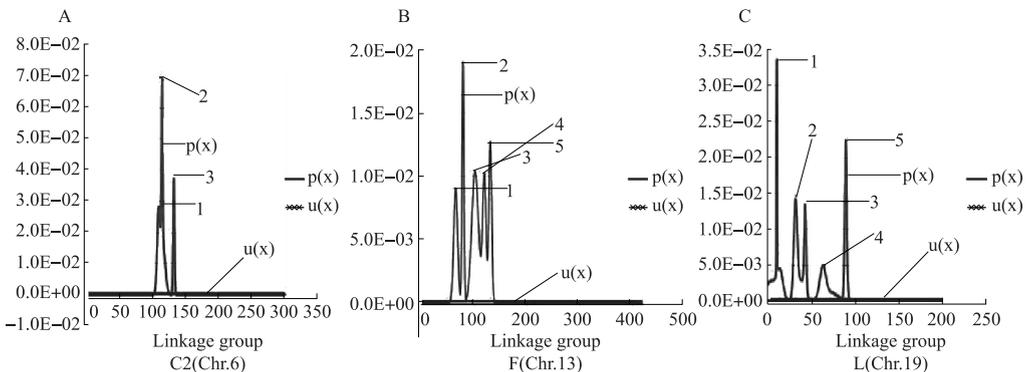


图 2 C2、F 和 L 连锁群上大豆倒伏相关 QTLs 的 Overview 分析
横坐标为 Overview 优化后 QTL 的遗传位置, 纵坐标代表连锁群上每一个 QTL 从 x 到 x + 0.5 每 0.5 cM 区域上 QTL 真实位置的可能性
The horizontal axis indicate the genetic position of QTL after overview analysis. The ordinate axis indicate the possibility of the true position existing in the interval between x and x + 0.5 on the whole linkage group

图 2 C2、F 和 L 连锁群上大豆倒伏相关 QTLs 的 Overview 分析

Fig. 2 Overview analysis of QTLs related to lodging on linkage group C2, F, and L of soybean

表 3 利用 3 种方法整合得到的大豆倒伏性相关 QTL 重演次数较多的区间的比较

Table 3 Comparison of regions in most stable QTLs related to lodging integrated by three methods

连锁群 Linkage group	重演性 QTL 区间 (cM) Interval of repeated QTL	元分析 QTL 区间 (cM) QTL regions after meta-analysis	Overview 分析得到的 QTL 遗传位置 (cM) Genetic position of QTL by overview analysis
C2	100 ~ 120	107.59 (103.95 ~ 111.23)	107.5
C2	100 ~ 120	113.61 (112.13 ~ 115.09)	113.5
F	100 ~ 120	118.14 (111.88 ~ 124.87)	117
L	0 ~ 20	11.10 (6.63 ~ 15.56)	10.5
L	20 ~ 40	32.12 (29.65 ~ 34.58)	31
L	80 ~ 100	89.92 (88.31 ~ 91.53)	89

通过对比发现, C2 连锁群(6 号染色体)上的抗倒伏性 QTL 遗传贡献率最大, 为 29%, 与其相关联的标记为 Satt277, 其在公共图谱上的遗传位置为 107.59 cM, 而元分析定位的最小置信区间为 7.28 cM, Satt277 与此位置重合; 另外 Overview 分析 C2 连锁群上的倒伏性“真实”QTL 的一个位置为 107.50 cM, 接近标记 Satt277, 这也证实了其倒伏性相关 QTL 的稳定性。

2.5 3 种方法大豆重演性较好的主效 QTL 置信区间的变化

通过 3 种方法的比较, 筛选出重演性较好的主效 QTL(表 4), 元分析整合得到的 QTL 和 Overview 优化得到的 QTL 的置信区间均比原始 QTL 要小, 其中在 2 个连锁群(F 和 L 连锁群)还出现了大幅度的

缩减, 以 QTL 重复 6 次的 L 连锁群上的 80 ~ 100 cM 区间为例, 该区间内有 2 个主效原始 QTL(遗传贡献率分别为 45% 和 56.4%), 其遗传位置分别为: 68.20 ~ 86.60 cM 和 89.10 ~ 101.30 cM, 原始 QTL 的置信区间分别为 18.40 cM 和 12.20 cM, 而元分析整合到的 QTL 置信区间为 3.22 cM (88.31 ~ 91.53 cM), Overview 方法优化得到 QTL 的遗传位置为 89 cM, 按照 Soymap 2 上的相邻标记估算得到置信区间为 1.25 cM (87.88 ~ 89.13 cM), 整合及优化后的置信区间比原始 QTL 的置信区间要小的多, 同时还可以发现其余连锁群(C2 和 F 连锁群)上的 QTL 经 Overview 优化后的置信区间均小于元分析整合的置信区间。

表 4 利用 3 种方法整合得到的大豆倒伏性相关主效 QTL 置信区间的比较

Table 4 The comparison of valid regions in integrated QTLs related to lodging after analysis of three methods

QTL 的遗传贡献率/连锁群 The genetic contribution rate of QTL/linkage group	原始 QTL 的遗传 位置/置信区间 (cM) Genetic position of original QTL/valid region	元分析方法整合到的 遗传位置/置信区间 (cM) Genetic position after meta-analysis/valid region	Overview 方法优化的遗传 位置/置信区间长度* (cM) Genetic position after overview/valid region*
12%/C2	116.72 ~ 131.75/15.03	112.13 ~ 115.09/12.96	113.42 ~ 113.62/0.20
23.5%/F	88.09 ~ 111.89/23.80	111.88 ~ 124.87/12.99	116.91 ~ 117.65/0.74
16%/L	30.88 ~ 38.16/7.28	29.65 ~ 34.58/4.93	30.93 ~ 31.22/0.29
45%/L	68.20 ~ 86.60/18.40	88.31 ~ 91.53/3.22	87.88 ~ 89.13/1.25

* 该置信区间为根据公共图谱上 Overview 分析获得的遗传位置相邻左右标记估算得到

* The valid regions were calculated according to the markers around the genetic position after overview analysis public genetic map of soybean

3 讨论

Overview 方法是一种统计学的方法, 迄今为止在作物中仅仅在玉米和大豆品质、抗病等性状相关 QTL 分析中被应用。本研究将 Overview 方法应用到大豆抗倒伏性 QTL 分析中, 并鉴定出重演性的大

豆抗倒伏性 QTL。虽然 Overview 分析方法的实质与元分析方法一样都是基于原始 QTL 到公共图谱上的映射, 但 Overview 方法对原始数据量要求不高, 不需要原始图谱上所有标记的遗传距离, 仅仅要求有 QTL 在公共图谱上的遗传位置和其两端相邻标记的相应遗传位置, 并最终得到 QTL 的最终遗传位

置(即散点图在 $u(x)$ 之上的峰值)。本研究通过优化得到了6个最优抗倒伏性 QTL 区间(表3),有5个区间可以追溯其原始 QTL,推测其分别来自 Satt277(C2 连锁群)、Satt489(C2 连锁群)、Satt554-AW756935(F 连锁群)和 Satt232(L 连锁群)、Sat_286(L 连锁群),其遗传贡献率分别为 21%^[22]、15%^[22]、22.3%^[33]、12.9%^[27]和 27.4%^[27],这可能是对应区间易优化产生最优 QTL 的原因;L 连锁群上的最优倒伏性 QTL 区间邻近标记为 Satt652(30.88 cM),由于其遗传贡献率仅为 8%^[27],故未将该区间追溯到该标记附近。根据散点图上的遗传位置查找其在公共图谱上的侧翼标记,发现 C2(6 号染色体)、F(13 号染色体)和 L 连锁群(19 号染色体)上的真实 QTL 的侧翼标记区间长度均小于元分析整合得到的置信区间长度(如 C2 连锁群上的 Overview 得到 QTL 的置信区间为 0.20 cM,而元分析整合 QTL 的置信区间为 12.96 cM)(表3),因此利用 Overview 方法确实可以缩短元分析得到的置信区间。

作物的倒伏性容易受外界环境及相邻品种倒伏干扰等因素的影响^[39-40],目前已采用多种计算方法和指标对抗倒伏性 QTL 进行分析,如水稻和小麦中多采用倒伏指数来进行分析^[41-42],大豆中多采用倒伏性差异大的群体并在鼓粒期和成熟期记录倒伏即主茎和地面成角小于 30°的植株的比率并分级^[43],这些方法分级较明确,而多种方法(鲜/干重力矩、单位抗折力鲜/干重力矩)^[32]的结合更增加了抗倒伏性 QTL 定位的稳定性和代表性。本研究通过优化采用不同方法所定位的原始倒伏性 QTL 可达成整合不同遗传背景的目的,并有助于消减环境等因素的影响。通过比较大豆新的抗倒伏指标(鲜/干重力矩、单位抗折力鲜/干重力矩)定位到的区间与大豆传统倒伏程度定位区间的主效 QTL 区间,发现 C2 连锁群(6 号染色体)上的 A748V-A397I 区间与优化后的抗倒伏性主效 QTL 区间(表4)重合,而用干重力矩及单位抗折力干重力矩指标^[32]时都定位到该区间,同时还发现 F 连锁群上的 Satt156-Sat_113 与优化后的抗倒伏性主效 QTL 区间(表4)重合,该区间分别用单位抗折力鲜重力矩和干重力矩指标都被定位,这暗示该位点与大豆抗倒伏性关系比较密切且具有一定的稳定性。

大豆倒伏性和产量的密切关系也可以从本研究整合获得的“一致性”QTL 位点与大豆其他重要农艺性状 QTL 位点存在一定的重合来解释。本研究

在 C2(6 号染色体)和 L 连锁群(19 号染色体)上优化后的抗倒伏性主效 QTL 区间(表4)与多种数量性状相关,其中 C2 连锁群的 Satt277 标记与株高和种子产量相关,遗传贡献率分别为 14%和 11%^[18],这与倒伏性和株高的正相关关系是一致的^[33];L 连锁群上的 A385_1 和 G173_1 两个标记分别与株高和叶长、株高和茎粗等数量性状相关,其中 A385_1 所解释的株高性状为 53%^[25],G173_1 所解释的叶长、株高和茎粗性状分别为 14%^[21]、28%^[44]和 54%^[45],这也验证了倒伏性与株高和茎粗的正相关性^[46],而倒伏性与叶长的 QTL 位点存在重合暗示了叶长可能影响大豆的倒伏程度,这些性状之间的关系也是在在大豆倒伏性进行深入研究需要重视的内容。

4 结论

通过对大豆倒伏性相关 QTL 整合,在 C2(6 号染色体)、F(13 号染色体)和 L(19 号染色体)连锁群上发现了 6 个重演性较好的大豆倒伏性相关 QTL,相关区间侧翼标记分别为 Satt277(C2)、Satt658(C2)、Satt554-AW756935(F)、Sat_301(L)、Sat_405-Satt313(L)和 Sat_286-Satt006(L);由于 C2 连锁群上的 Satt277 具有较高的遗传贡献率,并且在元分析中最小置信区间附近,Overview 方法也优化到该标记附近,为分子标记辅助选择提供了理论参考。

参考文献

- [1] Berry P M, Sterling M, Spink J H, et al. Understanding and reducing lodging in cereals [J]. *Adv Agron*, 2004, 84: 217-271
- [2] Wilcox J R, Sediya T. Interrelationships among height, lodging and yield in determinate and indeterminate soybeans [J]. *Euphytica*, 1981, 30: 323-326
- [3] Noor R B M, Caviness C E. Influence of induced lodging on pod distribution and seed yield in soybeans [J]. *Agron J*, 1980, 72: 904-906
- [4] Alliprandini L F, Vello N A. Heritability and correlations among traits in four-way soybean crosses [J]. *Euphytica*, 2004, 136: 81-91
- [5] 赵团结, 盖钧镒, 李海旺, 等. 超高产大豆育种研究的进展与讨论 [J]. *中国农业科学*, 2006, 39(1): 29-37
- [6] 吴晓雷, 王永军, 贺超英, 等. 大豆重要农艺性状的 QTL 分析 [J]. *遗传学报*, 2001, 28(10): 947-955
- [7] Guzman P S, Diers B W, Neece D J, et al. QTL associated with yield in three backcross-derived populations of soybean [J]. *Crop Sci*, 2007, 47: 111-122
- [8] Concibido V C, Diers B W, Arelli P R. A decade of QTL mapping for cyst nematode resistance in soybean [J]. *Crop Sci*, 2004, 44:

- 1121-1131
- [9] Glass G V. Primary, secondary, and meta-analysis of research [J]. *Educ Res*, 1976, 5:3-8
- [10] Guo B, Slepner D A, Lu P, et al. QTLs associated with resistance to soybean cyst nematode in soybean; meta-analysis of QTL location [J]. *Crop Sci*, 2006, 46(2):595-602
- [11] 吴琼, 齐照明, 刘春燕, 等. 基于元分析的大豆生育期 QTL 的整合[J]. *作物学报*, 2009, 35(8):1418-1424
- [12] 齐照明, 孙亚男, 陈立君, 等. 基于 Meta 分析的大豆百粒重的 QTLs 定位[J]. *中国农业科学*, 2009, 42(11):3795-3803
- [13] 宋万坤, 王晶, 朱命喜, 等. 大豆脂肪酸组分相关 QTL 元分析[J]. *大豆科学*, 2009, 28(5):774-780
- [14] Wang J L, Liu C Y, Wang J, et al. An integrated QTL map of fungal disease resistance in soybean (*Glycine max* L. Merr.): A method of meta-analysis for mining *R* genes [J]. *Agri Sci China*, 2010, 9(2):223-232
- [15] Chardon F, Virlon B, Moreau L, et al. Genetic architecture of flowering time in maize as inferred from quantitative trait loci meta-analysis and synteny conservation with the rice genome [J]. *Genetics*, 2004, 168:2169-2185
- [16] 王毅. 玉米本地化生物信息库的构建和 QTL 的整合、比较和元分析[D]. 武汉:华中农业大学, 2006
- [17] 史利玉. 玉米抗粗缩病及灰斑病基因的初步定位[D]. 成都:四川农业大学, 2007
- [18] 刘硕, 罗玲, 刘章雄, 等. 大豆蛋白质含量 QTL 的“整合”及 Overview 分析[J]. *大豆科学*, 2011, 30(1):1-7
- [19] 高利芳, 郭勇, 郝再彬, 等. 大豆株高 QTL 的“整合”及 Overview 分析[J]. *遗传*, 2013, 35(2):215-224
- [20] Kabelka E A, Diers B W, Fehr W R, et al. Putative alleles for increased yield from soybean plant introductions [J]. *Crop Sci*, 2004, 44:784-791
- [21] Mansur L M, Orf J H, Chase K, et al. Genetic mapping of agronomic traits using recombinant inbred lines of soybean [J]. *Crop Sci*, 1996, 36:1327-1336
- [22] Orf J H, Chase K, Jarvik T, et al. Genetics of soybean agronomic traits; I. comparison of three related recombinant inbred populations [J]. *Crop Sci*, 1999, 39:1642-1651
- [23] Zhang W K, Wang Y J, Luo G Z, et al. QTL mapping of ten agronomic traits on the soybean (*Glycine max* L. Merr.) genetic map and their association with EST markers [J]. *Theor Appl Genet*, 2004, 108:1131-1139
- [24] Guzman P S, Diers B W, Neece D J, et al. QTL associated with yield in three backcross-derived populations of soybean [J]. *Crop Sci*, 2007, 47:111-122
- [25] Mansur L M, Lark K G, Kross H, et al. Interval mapping of quantitative trait loci for reproductive, morphological, and seed traits of soybean (*Glycine max* L.) [J]. *Theor Appl Genet*, 1993, 86:907-913
- [26] Palomeque L, Liu L J, Li W B, et al. QTL in mega-environments; I. universal and specific seed yield QTL detected in a population derived from a cross of high-yielding adapted × high-yielding exotic soybean lines [J]. *Theor Appl Genet*, 2009, 119:417-427
- [27] Specht J E, Chase K, Macrander M, et al. Soybean response to water: A QTL analysis of drought tolerance [J]. *Crop Sci*, 2001, 41(2):493-509
- [28] Wang D, Graef G L, Procopiuk A M, et al. Identification of nutative QTL that underlie yield in interspecific soybean backcross populations [J]. *Theor Appl Genet*, 2004, 108:458-467
- [29] Lee S H, Bailey M A, Mian M A R, et al. Molecular markers associated with soybean plant height, lodging, and maturity across locations [J]. *Crop Sci*, 1996, 36(3):728-735
- [30] Li D D. Soybean QTL for yield and yield components associated with *Glycine soja* alleles [D]. Lexington: University of Kentucky, 2006
- [31] 王珍. 大豆 SSR 遗传图谱构建及重要农艺性状 QTL 分析[D]. 南宁:广西大学, 2004
- [32] 黄中文, 赵团结, 喻德跃, 等. 大豆抗倒伏的评价指标及其 QTL 分析[J]. *作物学报*, 2008, 34(4):605-611
- [33] 周蓉, 陈海峰, 王贤智, 等. 大豆倒伏性及其相关性状的 QTL 分析[J]. *作物学报*, 2009, 35(1):57-65
- [34] Chapman A, Pantalone V R, Ustun A, et al. Quantitative trait loci for agronomic and seed quality traits in an F₂ and F_{4,6} soybean population [J]. *Euphytica*, 2003, 129:387-393
- [35] Kassem M A, Shultz J, Meksem K, et al. An updated ‘Essex’ by ‘Forrest’ linkage map and first composite interval map of QTL underlying six soybean traits [J]. *Theor Appl Genet*, 2006, 113:1015-1026
- [36] Mansur L M, Orf J, Lark K G. Determining the linkage of quantitative trait loci RFLP markers using extreme phenotypes of recombinant inbreds of soybean (*Glycine max* L. Merr.) [J]. *Theor Appl Genet*, 1993, 86:914-918
- [37] Palomeque L, Liu L J, Li W, et al. Validation of mega-environment universal and specific QTL associated with seed yield and agronomic traits in soybeans [J]. *Theor Appl Genet*, 2010, 120:997-1003
- [38] Goffinet B, Gerber S. Quantitative trait loci: a meta-analysis [J]. *Genetics*, 2000, 155:463-473
- [39] Brandy J. Some factors influencing lodging in cereals [J]. *J Agric Sci*, 1934, 24:209-231
- [40] Xie F T, Dong Z, Wang X G, et al. Effect of lodging on soybean yield formation [J]. *Soybean Sci*, 1993, 12(1):81-85
- [41] Xiao Y H, Luo L H, Yan X Y, et al. Quantitative trait locus analysis of lodging index in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Acta Agron Sin*, 2005, 31(3):348-354
- [42] Li J C, Yin J, Wei F Z. Effects of planting density on characters of culm and culm lodging resistant index in winter wheat [J]. *Acta Agric Univ Jilin*, 1988, 10(1):7-10
- [43] Qiu L J, Chang R Z. Descriptors and Data Standard for Soybean (*Glycine* spp.) [M]. Beijing: China Agriculture Press, 2006
- [44] Adler F R, Chase K, Lark K G, et al. Interactions between quantitative trait loci in soybean in which trait variation at one locus is conditional upon a specific allele at another [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1995, 92:4656-4660
- [45] Diers B W, Keim P, Olson T C, et al. RFLP mapping in soybean; association between marker loci and variation in quantitative traits [J]. *Genetics*, 1990, 126(3):735-742
- [46] 周蓉, 涂赣英, 沙爱华, 等. 大豆种质的倒伏性调查及其相关农艺性状分析[J]. *大豆科学*, 2007, 26(1):41-44