

# 大豆脂肪酸组分相关 QTL 元分析

宋万坤<sup>1,2</sup>,王 晶<sup>2</sup>,朱命喜<sup>2</sup>,齐照明<sup>2</sup>,刘春燕<sup>1,2</sup>,陈庆山<sup>2</sup>,胡国华<sup>1,2</sup>

(1. 黑龙江省农垦科研育种中心,黑龙江 哈尔滨 150090;2. 东北农业大学 农学院,黑龙江 哈尔滨 150030)

**摘 要:**大豆油中脂肪酸的种类与含量是衡量其品质的主要指标。目前,对大豆脂肪酸组分相关的 QTL 研究较多,然而这些结果之间由于作图群体、分析方法以及环境条件的差异造成了 QTL 定位的区间过大或定位区间重叠等问题。通过搜集已报道的与大豆脂肪酸含量相关的 83 个 QTL,提取相对有效且可靠的 QTL 标记信息,利用元分析软件 BioMercator2.1 将这些 QTL 映射到大豆公共遗传连锁图谱 Soymap2 上,构建了一张大豆脂肪酸组分相关 QTL 一致性图谱。并利用 QTL 的 95% 的置信区间来元分析推断“真实”QTL 的位置。结果共得到定位在 10 个连锁群上的 19 个“真实”QTLs,他们主要分布在 A1、B2、D1b、D2、E、G、L 这 7 条连锁群上且成簇分布,明显缩短了其 QTL 的置信区间。研究结果为大豆脂肪酸组分相关的 QTL 的精细定位以及脂肪酸组分相关基因挖掘提供了有力的依据。  
**关键词:**大豆;脂肪酸;QTL;元分析;定位  
**中图分类号:**S565.1 **文献标识码:**A **文章编号:**1000-9841(2009)05-0774-07

## Meta-analysis of Fatty Acid QTLs in Soybean

SONG Wan-kun<sup>1,2</sup>,WANG Jing<sup>2</sup>,ZHU Ming-xi<sup>2</sup>,QI Zhao-ming<sup>2</sup>,LIU Chun-yan<sup>1,2</sup>,CHEN Qing-shan<sup>2</sup>,  
HU Guo-hua<sup>1,2</sup>

(1. Crop Research and Breeding Center of Land-Reclamation, Harbin 150090, Heilongjiang;2. College of Agriculture, Northeast Agricultural University, Harbin 150030, Heilongjiang, China)

**Abstract:**The component and content of fatty acid are important standard to evaluate the quality of soybean (*Glycine max* L.). Although more and more QTLs related with fatty acid were developed, but the accuracy and validity of these QTLs didn't show very well in different populations by different method of data analysis, or in different environment. In this paper, 83 fatty acid QTLs were collected. They were all projected on the public genetic linkage map, Soymap2, by BioMercator2.1. And a consensus genetic map from individual map with QTLs, genes and other loci was built. A method of meta-analysis was used to deduce the true QTLs' locus with confidence interval of 95%. Nineteen true QTLs were acquired. All the QTLs were mapped on 10 linkages group, mainly distributed on A1, B2, D1b, D2, E, G, and L linkages group as clusters. Most QTLs were related with multiple trait of fatty acid in soybean. The results narrowed down the reported QTLs, which provided the base for QTL fine mapping and gene cloning.  
**Key words:**Soybean (*Glycine max* L.); Fat acid; QTL; Meta-analysis; Mapping

大豆是重要的油料作物,大豆油中脂肪酸的种类与配比是衡量其品质的主要指标。人们通过传统育种、分子辅助选择等多种手段来提高大豆产量和品质。而与产量和品质相关的性状大多数都属于数量性状,由多个基因位点所控制,利用传统遗传手段很难获得较为全面的分子标记信息。自从分子标记定位 QTL 技术<sup>[1]</sup>出现以来,复杂数量性状的定位已经成为许多研究的热点。目前,这些研究多采用初

级群体进行 QTL 分析,定位精确度有限,而且没有高密度的遗传连锁图谱,很难找到与之相关 QTL 紧密连锁的分子标记。在一些试验中,QTL 的峰值所在区域与其实所在的区域并非完全一致,也就是说,由于置信区间过大而导致很难确定其准确位置,不同研究人员利用不同群体所得到的 QTL 位置差异很大,要将这些 QTL 直接应用于育种实践当中尚存在一定难度。因此对已定位的 QTL 进行比较整

收稿日期:2009-04-07  
基金项目:转基因专项资助项目(2009ZX08009-013B);农业部引进国际先进农业科学技术计划(948 计划)资助项目(2006-G1(A));国家  
高技术研究发展计划(863 计划)资助项目(2006AA10Z1F4);黑龙江省博士后科研启动基金资助项目(LHK-04014)。  
作者简介:宋万坤(1982-),男,硕士,研究方向为大豆生物技术。E-mail: songwankun001@126.com;王晶为共同第一作者。  
通讯作者:胡国华,研究员,博士。E-mail: hugh757@vip.163.com;陈庆山,教授,博士。E-mail: qshchen126@.com。

合,筛选出效应高、置信区间小的 QTL 正在逐渐引起人们的关注。

近年来,国际玉米小麦改良中心提出在构建“一致性图谱(consensus map)”的基础上发掘耐旱 QTL 的设想,并探讨了其在玉米耐旱种质改良中应用的可能性。大豆也急需建立各个性状相应的“一致性图谱”,为 QTL 的元分析及分子辅助育种提供基础。李雪华等<sup>[2]</sup>整合玉米干旱条件下 181 个农艺性状和生理性状的 QTL 信息,发掘出 15 个耐旱 QTLs,并在 QTL 区间内发现相关基因。Thomson 等<sup>[3]</sup>指出,仅靠图谱比对进行 QTL 整合并不能保证其位置信息的有效性,比较定位结果会存在偏差,QTL 的定位结果也不完全一致,存在 QTL 定位区间过大或大量假阳性 QTL 产生的情况。元分析(meta-analysis)方法可以合并不同研究数据进行统计分析,它最早应用于医学和心理学,且可以对实际数据进行全面检验<sup>[4]</sup>。采用元分析方法,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,提高 QTL 定位的准确度和有效性<sup>[5]</sup>。目前,在大豆上应用元分析方法来定位 QTL 的相关报道很少,Guo 等<sup>[6]</sup>对抗大豆胞囊线虫 QTL 进行了元分

析,并得到“真实”QTL 及其连锁标记。但对大豆脂肪酸组分 QTL 元分析还未见报道。

搜集整理近几年来报道的 83 个与大豆脂肪酸组分相关的 QTLs,并利用 BioMercator2.1 软件的映射功能将其它作图群体的脂肪酸组分相关 QTL 映射到公共图谱上,构建了 1 张大豆脂肪酸组分相关 QTL“一致性图谱”,利用元分析方法获得“真实”QTL,为已报道大豆脂肪酸组分相关 QTL 的评估提供依据,同时从已报道的大量 QTL 中提取相对可靠且有用的信息,为 QTL 的精细定位和发现 QTC (quantitative trait gene)候选基因提供有力依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 材料

1.1.1 大豆脂肪酸组分相关 QTL 信息收集和整理  
从 Soybase 网站(<http://soybase.org>)和国内外文献中搜集了近十年的研究有效且可靠的大豆中脂肪酸组分相关 QTL 共 83 个(表 1)。2007 年 Lee 等<sup>[7]</sup>总结从 1992 年到 2008 年 60 个大豆脂肪酸组分相关的 QTLs,而本研究是基于公共图谱的整合元分析,所以舍弃了其中在公共图谱上没有的部分 RFLP 标记。

表 1 已报道的部分大豆脂肪酸相关 QTLs 信息  
Table 1 Reported information of fat acid QTLs in soybean

性状 Trait	标记 Marker	连锁群 LG	群体类型 Population type	研究方法 Data analysis	参考文献 Reference
棕榈酸 Palmitic acid	Satt537	D1b	RIL	CIM	Panthee et al,2006 <sup>[8]</sup>
棕榈酸 Palmitic acid	Satt330-Sat_155	I	BC1F1	CIM MIM	郑永战等,2005 <sup>[9]</sup>
棕榈酸 Palmitic acid	Satt175	M	F2	ANOVA	Li et al,2002 <sup>[10]</sup>
棕榈酸 Palmitic acid	Sat_132	O	RIL	CIM ANVOA	Yarmilla et al,2006 <sup>[11]</sup>
棕榈酸 Palmitic acid	Satt684	A1	F4	SAS	Andrea et al,2008 <sup>[12]</sup>
硬脂酸 Stearic acid	Satt249	J	RIL	CIM	Panthee et al,2006 <sup>[8]</sup>
硬脂酸 Stearic acid	Sat_245-Satt373	L	BC1F1	CIM MIM	郑永战等,2005 <sup>[9]</sup>
硬脂酸 Stearic acid	Sat_090	F	RIL	CIM & ANVOA	Yarmilla et al,2006 <sup>[11]</sup>
硬脂酸 Stearic acid	Satt474	B2	F2	BSA	Spencer et al,2003 <sup>[13]</sup>
油酸 Oleic acid	Satt263	E	RIL	CIM	Panthee et al,2006 <sup>[8]</sup>
油酸 Oleic acid	Sat_356-Satt615	D2	BC1F1	CIM & MIM	郑永战等,2005 <sup>[9]</sup>
油酸 Oleic acid	Satt163	G	RIL	CIM ANVOA	Yarmilla et al,2006 <sup>[11]</sup>
油酸 Oleic acid	Satt143	L	F2;3	CIM	Maria et al,2008 <sup>[14]</sup>
亚油酸 Linoleic acid	Satt235	G	RIL	CIM	Panthee et al,2006 <sup>[8]</sup>
亚油酸 Linoleic acid	Satt166-Satt156	L	BC1F1	CIM & MIM	郑永战等,2005 <sup>[9]</sup>
亚油酸 Linoleic acid	Satt349	K	RIL	CIM & ANVOA	Yarmilla et al,2006 <sup>[11]</sup>
亚油酸 Linoleic acid	Sat_274	O	RIL	IM	Masayuki et al,2008 <sup>[15]</sup>
亚麻酸 Linolenic acid	Satt185	E	RIL	CIM	Panthee et al,2006 <sup>[8]</sup>
亚麻酸 Linolenic acid	Satt579-Satt600	D1b	BC1F1	CIM & MIM	郑永战等,2005 <sup>[9]</sup>
亚麻酸 Linolenic acid	Satt349	K	RIL	CIM & ANVOA	Yarmilla et al,2007 <sup>[11]</sup>

CIM, composite interval mapping; IM, Interval mapping; MIM, multiple interval mapping; ANOVA, Analysis of variance; BSA, Bulk segregant analysis

对这些 QTL 的名称、所在连锁群、连锁群上位置、临近标记、置信区间、作图群体和贡献率等信息构建文档。在特定环境下,利用特定群体对目标性

状进行的 QTL 分析视为一次试验(取多点数据的平均值所做的 QTL 分析也视作一次试验)。位置(最大可能性的位置及其置信区间)和贡献率(解释表

型变异的比例)是 QTL 的 2 个重要参数,因为不同试验所定位的 QTL 将被映射到一个公共图谱上,如果不同试验中的 QTL 的标记为原始图谱和公共图谱共有标记则记录其最有效的标记位置,如果这些 QTL 两侧最有效的标记没有包括在公共图谱或者不同试验构建的连锁图谱显著不同于大豆的公共图谱中标记的顺序,则这些 QTL 就会被舍弃。如果 QTL 的置信区间未知,可以根据 Darvas 等<sup>[16]</sup>的公式推断其 95% 置信区间:

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

$$C.I. = 163 / (N \times R^2) \tag{2}$$

其中 *C. I.* 指 QTL 的置信区间 (*CI*, Confidence Interval), *N* 代表作图群体的大小, *R*<sup>2</sup> 代表该 QTL 的贡献率,可以通过区间定位、复合区间定位或 ANOVA 提供,被用作 *R*<sup>2</sup> 估计。以上公式(1)适用于回交和 *F*<sub>2</sub> 作图群体,公式(2)适用于重组自交系群体。在大豆遗传连锁图谱上的 QTL 的 *CI* 区是通过它所在位置估计 *CI* 中心的定位,如果 QTL 的一边超过了一个连锁群的末端就会被切掉。

1.2 方法

1.2.1 大豆脂肪酸组分相关 QTL 的映射 QTL 映射的目的是将一个连锁图谱上的 QTL 位点映射到另一个图谱上,从而实现利用一张连锁图谱反映所有遗传标记信息的目的。Soymap2 是整合其它图谱标记形成的高密度遗传连锁图,因此它与 QTL 原始定位图谱可能存在大量的共同标记<sup>[17]</sup>。所以,以 Soymap2 为参考图谱 (reference map) 有利于整合不同来源的 QTL。

映射的计算主要依赖于标记位点的数据,利用齐序函数 (homothetic function)<sup>[18]</sup> 就可以计算同源染色体上的共有标记间距,将同一试验中的大豆脂肪酸组分相关 QTL 的位置和置信区间的两端标记按比例标注到该研究所建立的遗传连锁图上,形成该试验的 QTL 映射图谱。利用软件 BioMercator2.1 软件的 Projection 功能将每张不同试验的映射图谱再分别映射到整合最多标记的映射图谱上。构建一张大豆脂肪酸组分相关 QTL 的“一致性图谱”,如果是不同脂肪酸组分或不同试验研究的 QTL 的 95% 的置信区间内有共同区域,那么它们就被分成一个簇,相同簇的 QTL 就可能共享一个位点。如果是不同脂肪酸组分或不同研究的 QTL 的置信区间没有共同区域且彼此之间超过 20cM,那么他们就会被分成不同簇,不同簇可能代表不同位点<sup>[6]</sup>。若某个

QTL 的位置标记不能被映射,则去掉该 QTL。

1.2.2 大豆脂肪酸组分相关 QTL 元分析 QTL 元分析程序是 Goffinet 等<sup>[19]</sup>在 2000 年开发的。元分析基本过程为:独立试验中检测到连锁相同或相关性状的 *N* 个 QTLs,定位在同一区域,与 1-, 2-, 3-, 4 或 *N*-QTL 模型一致。其中每一个模型都是按照极大似然平均数计算,符合高斯分布,给出在染色体上最大可能排列的位置,于是在这 5 个模型中便由最小的 AIC 值 (Akaike-type criteria values) 给出最优 QTL 模型即“真实 QTL”。模型中一致性 QTL 的位置取决于每个 QTL 在染色体上分布的平均值,其方差由下列公式计算:

$$var(QTL) = \frac{1}{\sum \frac{1}{\sigma_i^2}}$$

其中,  $\sigma_{i2}$  为染色体上每一个 QTL 分布位置方差。

“真实” QTL 95% 的置信区间由 var (QTL) 计算:

$$C.I. = 3.92 * var \sqrt{(QTL)}$$

AIC 值取决于每个模型的模拟过程。当 AIC 值较小, QTL 模型比较接近“真实” QTL。

QTLs 应严格的来自于独立试验; QTL 的数量也应在 10 ~ 40 个为好; QTL 在染色体上覆盖的区域不超过 200cM。如果进行研究的染色体过大或 QTL 过多,可将它们分成不同部分满足上述条件,并且对每一部分进行重复的元分析。

2 结果与分析

2.1 大豆脂肪酸组分相关 QTL 信息收集及映射构建一致性图谱

从 Soybase 网站 (<http://soybase.org>) 和国内外文献中搜集 2002 年至今研究的有用且有效的大豆脂肪酸组分相关 QTL 共 83 个。其中与大豆棕榈酸相关的 QTL 有 16 个<sup>[8-12]</sup>, 与硬脂酸相关的 QTL 有 11 个<sup>[8-9, 11, 13]</sup> 以及 与油酸相关的 QTL 有 32 个<sup>[8-9, 11, 14]</sup>, 与亚油酸和亚麻酸相关的 QTL 分别有 10 个<sup>[8-9, 11, 15]</sup> 和 14 个<sup>[8-9, 11]</sup>。并且所有这些定位的 QTL 的平均遗传距离在 15 cM 左右。

将文献中不同试验构建的独立的遗传图,利用 BioMercator2.1 软件的 Projection 功能将它们分别逐一映射到公共图谱 Soymap2 上,从而得到一张涵盖国内外所有关于大豆脂肪酸组分相关的 QTL 的一

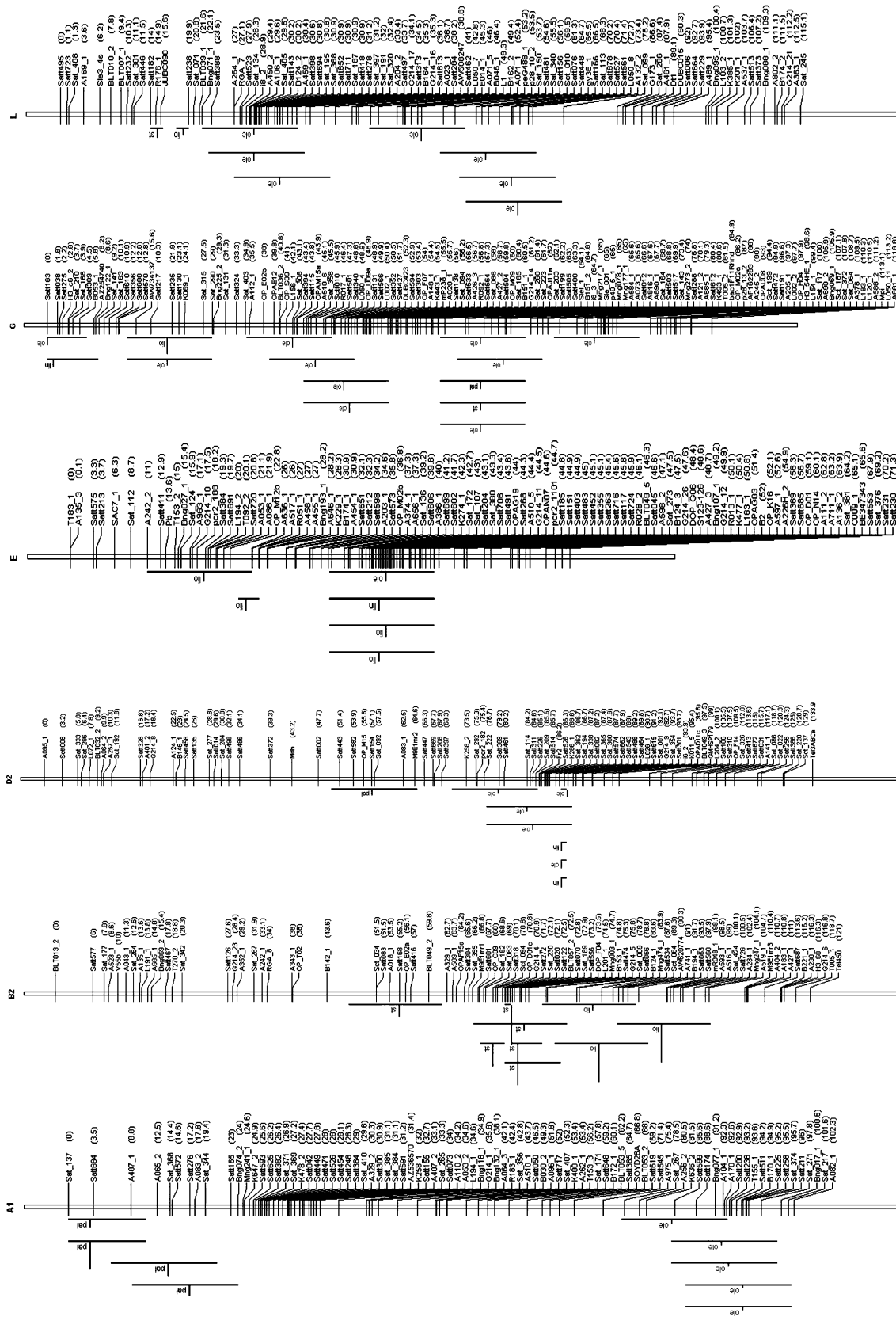


图1 大豆脂肪酸组分相关QTL元分析整合一致性图谱  
Fig.1 Consensus map of fatty acid QTL in soybean

致性图谱。从图谱中可以发现:大豆脂肪酸组分相关 QTL 主要分布在 A1、B2、D1b、D2、E、G、L 这 7 条连锁群上且成簇分布,只有在 B2 连锁群上分布区间相对较大但局部也呈簇状分部,利于运用元分析的方法进行分析整合。

2.2 大豆脂肪酸组分相关 QTL 的元分析

Lander 等<sup>[21]</sup>研究发现当有两对以上相同性状的研究时,元分析就可以被用来分析不同研究数据的显著性,以便于它们被作为一个整体进行评估,同时也提高了 QTL 的检测力度。根据大豆脂肪酸组分相关 QTL 定位的情况,利用 BioMercator2.1 软件中 tools- Meta- analysis 分别对大豆棕榈酸、硬脂酸、油酸、亚油酸和亚麻酸相关 QTL 进行元分析,发现这些相关标记定位在染色体上的位置以及分布情况。分析结果中以每次元分析中 AIC 值最小的模

型为准,确定“真实”的 QTL。

对大豆脂肪酸组分相关 QTL 元分析共得到 19 个真实的 QTLs(表 2)。其中有的 QTL 与单一组分相关,如在 D1b 连锁群上 73.12cM 位置附近的一簇 QTL 与棕榈酸含量相关,置信区间为 70.57 ~ 75.67,共有区域为 5.1cM(图 2)。与硬脂酸相关的一簇 QTL 定位在 B2 连锁群上 73 cM 处,置信区间内共有区域为 0.4cM。而该连锁群上 90.49cM 位置的一簇 QTL 则与亚麻酸含量相关。定位在 C2、D2、G、K 连锁群上的 QTL 大都与多种脂肪酸组分含量相关,如 G 连锁群上 80.67 cM 处,共有区域为 6.12 cM 的一簇 QTL 与油酸、棕榈酸以及硬脂酸 3 种脂肪酸含量相关。与油酸相关的 QTL 主要成簇分布于 L 连锁群上。

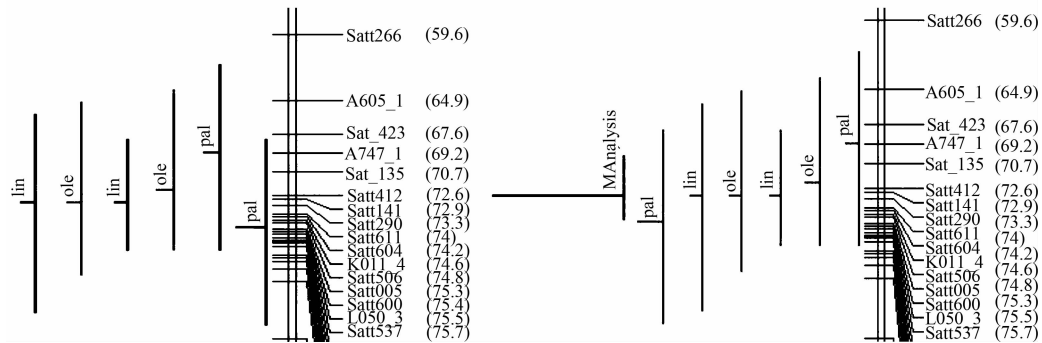


图 2 D1b 连锁群上大豆脂肪酸组分相关 QTL 整合及元分析

Fig. 2 Meta-analysis and integrated of fatty acid QTLs on D1b linkage group of soybean

表 2 大豆脂肪酸组分相关 QTL 元分析信息

Table 2 The information of fatty acid QTL meta-analysis in soybean

连锁群	AIC 值	位置 (cM)	置信区间	图距 (cM)	左标记	右标记	性状
LG	AIC value	Map-position	C. I	Map distance	L- marker	R- marker	Trait
A1	64.01	3.54	0-7.44	7.44	Sat_137	A487_1	Palmitic acid
A1	64.01	15.76	10.46-21.07	10.61	Satt572	Satt276	Palmitic acid
A1	64.01	92.41	89.06-95.77	6.71	A104_1	A170_1	Oleic acid
B2	60.00	73.00	72.80-73.20	0.40	Sat_189	Satt556	Stearic acid
B2	60.00	90.49	86.19-94.78	8.59	AW620774	A741_1	Linoleic acid
C2	11.04	113.39	108.09-118.69	10.60	Sat_312	Satt319	Oleic acid, Palmitic acid
D1b	28.81	73.12	70.57-75.67	5.10	Satt141	Satt290	Palmitic acid
D2	34.21	83.00	78.67-87.33	8.66	Satt461	Satt_114	Oleic acid
D2	34.21	91.00	90.81-91.19	0.38	L026_1	Satt615	Linolenic acid, Oleic acid
E	35.08	25.38	23.84-26.93	3.09	OP_M12b	A636_1	Linoleic acid
E	35.08	45.09	41.34-48.84	7.50	Satt483	Satt452	Linoleic acid, Oleic acid
G	127.82	0.72	0-3.65	3.65	Satt163	Satt038	Oleic acid, Linolenic acid,
G	127.82	21.90	16.59-27.2	10.61	Satt235	Satt130	Oleic acid, Linolenic acid,
G	127.82	49.25	45.5-53.00	7.50	Satt131	Satt566	Oleic acid
G	127.82	80.67	77.61-83.73	6.12	K493_1	T005_2	Oleic acid, Palmitic acid, Stearic acid
K	11.08	42.89	37.58-48.19	10.61	Satt555	Sct_196	Linolenic acid, Linoleic acid
L	69.71	31.89	27.56-36.22	8.66	Sat_397	Satt_191	Oleic acid
L	69.71	66.11	62.36-69.86	7.50	gy3E_1	Satt166	Oleic acid
N	6.69	34.09	32.42-35.76	3.34	Satt530	Satt683	Linolenic acid

将元分析后得到的 QTL 与不同试验中定位的 QTL 进行比较发现:元分析明显缩短了 QTL 的图

距。如定位于 A1 连锁群上 3.45 cM 位置的“真实”QTL 与原实验中定位的位置相同,但其图距则从原来的 11.04 cM 缩短到现在的 7.44 cM。而定位在 D1b 连锁群上 28.81 cM 处与棕榈酸相关的“真实”QTL,其图距则由原来的平均 19.11 cM 缩短到 5.1 cM。定位在 D2 连锁群上 91 cM 位置的“真实”QTL 在原试验中定位的平均位置为 263.5 cM 的位置,图距为 19.28 cM,而经过元分析该 QTL 则被定位在 91 cM 的位置,图距缩短到 0.38 cM。

### 3 讨论

#### 3.1 大豆脂肪酸组分相关的 QTL 可靠性分析

在 QTL 分析中存在两种误差:一是有分离的 QTL,但实际上不是;二是没有检测到 QTL,但实际上它存在。第一类错误是假阳性,第二类错误是假阴性。假阳性的概率——显著水平,是通过选择合适的显著开始值来控制的。假阴性的比率是由试验设置和 QTLs 的遗传效果大小决定的。对于各种试验群体类型,存在连锁的 LOD 的开始值分别为 1.9 (BC)、2.7 ( $F_2$ )、2.1 (RI) 和 3.2 (FS) 等固定值<sup>[22]</sup>。对于已选定的 QTL 来说,其元分析的结果并不受 LOD 值的影响,但元分析结果的准确性却紧密依赖于所选 QTL 的准确性,即 LOD 值越大假阳性越低,所以选择  $LOD > 4.0$  和  $R^2 > 10$  的 QTL 来减少这两类错误的发生。基于以上对于假阳性和假阴性的考虑,该文所收集的大豆脂肪酸组分相关 QTL 信息用于元分析的结果具有一定的可靠性。

#### 3.2 大豆脂肪酸组分相关的 QTL 一致性图谱构建及相关的特异 QTLs

研究构建的一致性图谱所用的公共图谱 Soy-map2 是 Song 等<sup>[17]</sup>利用已经构建好的 5 张大豆遗传图谱整合的一张新的公共图谱,共有 20 个连锁群,包括 709 个 RFLP 标记、1015 个 SSR 标记、73 个 RAPD 标记、6 个 AFLP 标记、46 个其它类型的标记等 1849 个标记。该图谱标记丰富,与国内外 QTL 定位图谱之间的共同标记较多,缩短 QTL 的置信区间,提高 QTL 定位的准确性,从而提高分子标记辅助选择 MAS 的效率。

大豆脂肪酸组分相关 QTL 元分析发现,与不同脂肪酸含量相关的 QTL 主要分布于 A1、B2、D1b、D2、E、G、L7 条连锁群上,且与同一脂肪酸相关的 QTL 大都成簇分布。对于同一位点与多种性状相关如 C2、D2、E、G、K 连锁群上定位的一些 QTL 大都与

2~3 个性状相关,这主要是因为不同脂肪酸组分相关的 QTL 分布于同一连锁群上相同区间被分成同一簇,这可能说明该位点 QTL 与多种脂肪酸的含量都有关系。前人对抗病基因的成簇分布现象进行研究<sup>[23-25]</sup>发现是由基因的跳跃复制和突变机制形成的,这与病原微生物的突变、进化相适应。而且这种成簇分布的情况在水稻和玉米的 QTL 整合过程中也被发现<sup>[26]</sup>,所以大豆脂肪酸组分相关 QTL 也可能与进化有关。

#### 3.3 大豆脂肪酸组分相关 QTL 整合对 MAS 实践的指导意义

分子标记辅助选择 (MAS) 是作物分子育种的重要领域,近几年通过 MAS 技术对玉米<sup>[27]</sup>、大麦<sup>[28]</sup>、水稻<sup>[29]</sup>等作物的产量性状相关 QTL 的遗传改良已经取得了一些成果。利用 QTL 进行分子标记辅助选择关键在于发掘稳定表达的 QTL 及其紧密连锁的分子标记。在大豆基因组中 D2 连锁群上 91 cM 位置发现大豆脂肪酸相关的基因 *Fap<sub>nc</sub>*<sup>[12]</sup> QTL 分析可以探明控制表型性状染色体的位置和效应,有助于了解基因对表型作用的分子机制。利用 Darvasi<sup>[16]</sup>早期描述的公式可以在分布密度均匀的连锁图谱上获得精确的,无偏估计的 QTL 位点。事实上构建分布密度均匀的连锁图谱并不容易,并且在之前的关于大豆脂肪酸组分相关 QTL 的定位研究中所使用的图谱不但标记少,而且覆盖率低。因此,本研究所估计的置信区间也是近似的。此外,关于大豆脂肪酸组分相关 QTL 的信息很有限,这给 QTL 的精确定位和提高元分析数据的显著性带来了难度。然而,采用元分析方法,整合 QTL,建立数学模型优化 QTL,仍然可以大大缩小置信区间,提高 QTL 定位的准确度和有效性<sup>[19]</sup>,利于分子标记辅助选择和和基因挖掘,为 QTL 到 QTG 的进程奠定了基础。

### 4 结论

构建了一张大豆脂肪酸组分相关 QTL 的一致性图谱。并对这些 QTL 进行元分析,得到与大豆棕榈酸、油酸、或亚油酸含量相关 QTL 分别为 3、5、2 个;与硬脂酸和亚麻酸含量相关 QTL 都为 1 个;油酸和棕榈酸、亚麻酸和亚油酸、亚油酸和油酸、油酸和亚麻酸等两种脂肪酸含量相关的 QTL 分别为 1、1、3 个;与油酸,硬脂酸和棕榈酸 3 种脂肪酸含量共同相关的 QTL 有 1 个。

参考文献

[1] Paterson A H, Lander E S, Hewitt J D, et al. Resolution of quantitative traits into Mendelian factors by using a complete linkage map of restriction fragment length polymorphisms [ J ]. Nature, 1988, 335:721-726.

[2] 李雪华, 李新海, 郝转芳, 等. 干旱条件下玉米耐旱相关性状的 QTL 一致性图谱构建 [ J ]. 中国农业科学, 2005, 38 ( 5 ): 882-890. ( Li X H, Li X H, Hao Z F, et al. Consensus map of the QTL relevant to drought tolerance of maize under drought conditions [ J ]. Scientia Agricultura Sinica, 2005, 38 ( 5 ): 882-890. )

[3] Thomson M J, Tai T H, McClung A M, et al. Mapping quantitative trait loci for yield, yield components and morphological traits in an advanced backcross population between *Oryza rufipogon* and the *Oryza sativa* cultivar Jefferson [ J ]. Theoretical and Applied Genetics, 2003, 107:479-493.

[4] Rudner L, Glass G V, Evaritt D L, et al. A user's guide to the meta-analysis of research studies [ M ]. ER IC Clearinghouse on Assessment and Evaluation, University of Maryland, College Park, 2002.

[5] Goffinet B, Gerber S. Quantitative trait loci: a meta- analysis [ J ]. Genetics, 2000, 155:463-473.

[6] Guo B, Slepier D A, Lu P, et al. QTLs associated with resistance to soybean cyst nematode in soybean; Meta- analysis of QTL location [ J ]. Crop Science, 2006. 46:595-602.

[7] Lee J D, Bilyeu K, Shannon J G. Genetics and breeding for modified fatty acid profile in soybean seed oil [ J ]. Journal of Crop Science and Biotechnology, 2007, 10 ( 4 ): 201-210.

[8] Panthee D R, Pantalone V R, Saxton A M. Modifier QTL for fatty acid composition in soybean oil [ J ]. Euphytica, 2006, 152:67-73.

[9] 郑永战, 盖钧镒, 卢为国, 等. 大豆脂肪及脂肪酸组分含量的 QTL 定位 [ J ]. 作物学报, 2006, 32 ( 12 ): 1823-1830. ( Zheng Y Z, Gai J Y, Lu W G, et al. QTL Mapping for fat and fatty acid composition contents in soybean [ J ]. Acta Agronomica Sinica, 2006, 32 ( 12 ): 1823-1830. )

[10] Zeng L L, Wilson R F, Rayford W E, et al. Molecular mapping genes conditioning reduced palmitic acid content in N87-2122-4 soybean polymorphism [ J ]. Crop Science, 2002, 42:373-378.

[11] Reinprecht Y, Poysa V W, Yu K, et al. Seed and agronomic QTL in low linolenic acid lipoxygenase-free soybean ( *Glycine max* ( L. ) Merrill) germplasms [ J ]. Genome, 2006, 49:1510-1527.

[12] Cardinal A J, Burton J W, Camacho Roger A M, et al. Molecular analysis of soybean lines with low palmitic acid content in the seed oil [ J ]. Crop Science, 2007, 47:304-310.

[13] Spencer M M, Landau- Ellis D, Meyer E J, et al. Molecular markers associated with linolenic acid content in soybean [ J ]. Journal of the American Oil Chemists' Society, 2004, 81:559-562.

[14] Monteros M J, Burton J W, Boerma H R. Molecular mapping and confirmation of QTLs associated with oleic acid content in N00-3350 soybean [ J ]. Crop Science, 2008, 48:2223-2234.

[15] Masayuki S, kiyohiko T, Aya U, et al. Genetic relationship between lipid content and linolenic acid concentration in soybean seeds [ J ]. Breeding Science, 2008, 58:361-366.

[16] Darvasi A, Soller M. A simple method to calculate resolving power and confidence interval of QTL map location [ J ]. Behavior Genetics, 1997, 27:125-132.

[17] Song Q J, Marek L F, Shoemaker R C, et al. A new integrated genetic linkage map of the soybean [ J ]. Theoretical and Applied Genetics, 2004, 109:122-128.

[18] Sasaki A, Ashikari M, Ueguchi Tanaka M, et al. Genetic architecture of flowering time in maize as inferred from quantitative trait loci meta- analysis and syntenic conservation with the rice genome [ J ]. Genetics, 2004, 168:2169-2185.

[19] Goffinet B, Gerber S. Quantitative trait loci: a meta- analysis [ J ]. Genetics, 2000, 155:463-473.

[20] Diers B W, Shoemaker R C. Restriction fragment length polymorphism analysis of soybean fatty acid content [ J ]. Journal of the American Oil Chemists' Society, 1992, 69 ( 12 ): 1242-1244.

[21] Lander E, Kruglyak L. Genetic dissection of complex traits: Guidelines for interpreting and reporting linkage results [ J ]. Nature Genetics, 1995, 11:241-247.

[22] Jonan W, Van O. LOD significance thresholds for QTL analysis in experimental populations of diploid species [ J ]. Heredity, 1999, 83:613-624.

[23] Kruijt M, Brandwagt B F, Wit P J. Rearrangements in the *Cf-9* disease resistance gene cluster of wild tomato have resulted in three genes that mediate *Avr9* responsiveness [ J ]. Genetics, 2004, 168 ( 3 ): 1655-1663.

[24] Liu X M, Gill B S, Chen M S. Hessian fly resistance gene H13 is mapped to a distal cluster of resistance genes in chromosome 6DS of wheat [ J ]. Theoretical and Applied Genetics, 2005, 11 ( 2 ): 243-249.

[25] Qu S, Liu G, Zhou B, et al. The broad- spectrum blast resistance gene *pi9* encodes a nucleotide- binding site- leucine- rich repeat protein and is a member of a multigene family in rice [ J ]. Genetics, 2006, 172 ( 3 ): 1901-1914.

[26] 王毅, 姚骥, 张征锋, 等. 基于玉米综合 QTL 图谱的比较分析及株高 QTL 的统合分析 [ J ]. 科学通报, 2006, 51 ( 15 ): 1776-1786. ( Wang Y, Yao J, Zhang Z F, et al. The comparative analysis based on maize integrated QTL map and meta- analysis of plant height QTLs [ J ]. Chinese Science Bulletin, 2006, 51 ( 15 ): 1776-1786. )

[27] Stuber C W. Mapping and manipulating quantitative traits in maize [ J ]. Trends Genetics, 1995, 11:477-481.

[28] Romagosa I, Han F, Ullrich S E, et al. Verification of yield QTL through realized molecular marker-assisted selection responses in a barley cross [ J ]. Molecular Breeding, 1999, 5:143-152.

[29] Wang Y G, Deng Q Y, Liang F S, et al. Molecular marker assisted selection for yield-enhancing genes in the progeny of *Minghui63* × *O. rufipogo* [ J ]. Agricultural Sciences in China, 2001, 103:75-83.