



# 大豆疫霉根腐病抗性 QTL 的整合及 Meta 分析

王 帅<sup>1,2</sup>, 张子戌<sup>1,2</sup>, 赵洪锟<sup>1</sup>, 刘晓冬<sup>1</sup>, 袁翠平<sup>1</sup>, 王英男<sup>1</sup>, 王玉民<sup>1</sup>, 朴世领<sup>2</sup>

(1. 吉林省农业科学院 大豆研究所, 吉林 长春 130033; 2. 延边大学 农学院, 吉林 延吉 133002)

**摘 要:**为根据新进研究结果进一步查找大豆疫霉根腐病相关 QTL, 收集 2000–2018 年国内外文献报道的 74 个有关大豆疫霉根腐病相关的 QTL, 利用 Biomercator 2.1 软件的映射功能, 根据齐序函数计算共有标记的间距, 按比例在参考图谱 soymap2 上标注出来, 通过对映射后的一致性图谱进行 Meta 分析, 得到 12 个与大豆疫霉根腐病抗性相关“真实”QTL, 分布在 D1b、C2、A2、F、E、G 6 个连锁群上, 平均置信区间由原始图谱的 15.1 cM 降低到 4.18 cM。其中有 5 个“真实”QTL 图距小于 1 cM 的, 最小的图距仅有 0.10 cM, 为 QTL 进一步精细定位提供重要的依据, 为大豆疫霉根腐病的分子辅助育种提供理论基础。

**关键词:**大豆; 大豆疫霉根腐病; QTL; Meta 分析

## *Phytophthora sojae* Root Rot Resistance QTL Integration and Meta-analysis

WANG Shuai<sup>1,2</sup>, ZHANG Zi-xu<sup>1,2</sup>, ZHAO Hong-kun<sup>1</sup>, LIU Xiao-dong<sup>1</sup>, YUAN Cui-ping<sup>1</sup>, WANG Ying-nan<sup>1</sup>, WANG Yu-min<sup>1</sup>, PIAO Shi-ling<sup>2</sup>

(1. Soybean Research Institute of Jilin Academy of Agricultural Sciences, Changchun 130033, China; 2. College of Agronomy, Yanbian University, Yanji 133002, China)

**Abstract:** In order to further search QTLs related to *Phytophthora sojae* root rot according to the new research results. The study collected 74 QTLs related to *Phytophthora sojae* in the papers of domestic and abroad between 2000 and 2018 year. Using the mapping function of Biomercator 2.1 software, the common label was calculated according to the order function. The spacing was scaled out on the reference map soymap2. Through the Meta-analysis of the mapped consensus map, 12 ‘real’ QTLs related to *Phytophthora* root rot resistance were obtained, which were distributed on 6 linkage groups such as D1b, C2, A2, F, E and G. The average confidence interval was reduced from 15.1 cM of the original map to 4.18 cM. Among them, 5 ‘real’ QTL maps were less than 1 cM, and the minimum map distance was only 0.10 cM, which would provide an important basis for further fine mapping of QTL, and provide a theoretical basis for marker-assisted breeding of soybean resistant to *Phytophthora* root rot.

**Keywords:** Soybean; *Phytophthora sojae* root rot; QTL; Meta analysis

大豆疫霉根腐病 (*Phytophthora sojae* root rot) 是由大豆疫霉菌 (*Phytophthora sojae*) 引起的一种世界性的土传病害, 为大豆的三大病害之一, 感病品种几乎可造成绝产。利用抗病品种是目前最有效的预防方法, 大豆对大豆疫霉根腐病的抗性有完全抗性和部分抗性两种, 前者是单位点显性基因控制, 对大豆疫霉菌的抗性具有小种特异性, 已有 26 个大豆疫霉菌抗性单位点显性基因被分离鉴定出<sup>[1]</sup>; 后者是由多位点基因控制, 属于数量性状位点 (QTL), 表现出部分抗性, 具有广谱抗性<sup>[2]</sup>。国外抗大豆疫

霉根腐病的 QTL 最早于 2003 年被报道, Burnham 等<sup>[3]</sup>利用北美栽培品种 Conrad 与 Harosoy、Williams 开发了 3 个大豆重组自交系群体, 共鉴定出 2 个大豆疫霉根腐病抗病性 QTL; 国内 2005 年首次发表有关大豆疫霉根腐病抗性 QTL, 以 OX760 和 Conrad 杂交所衍生的 62 个 F<sub>2:6</sub> 重组自交系为材料, 用 341 对 SSR 引物和 1 200 条 PAPD 引物对耐大豆疫霉根腐病进行基因定位, 并构建了大豆分子遗传连锁图谱, 结合多年多地的疫霉根腐病病害损失率, 分析得到 3 个 QTL<sup>[4]</sup>。到目前为止, 已报道了 74 个大豆

收稿日期: 2019-04-25

基金项目: 国家重点研发计划 (2016YFD0100201); 吉林省农业科技创新工程人才基金 (C92070403); 吉林省农业科技创新工程重大项目 (CXGC2017ZD014)。

第一作者简介: 王帅 (1991-), 男, 硕士, 主要从事大豆分子育种研究。E-mail: 15036284007@163.com。

通讯作者: 王玉民 (1968-), 男, 博士, 研究员, 主要从事大豆种质资源研究。E-mail: wangym@cjaas.com;

朴世领 (1963-), 男, 硕士, 教授, 主要从事作物生理生化 and 分子育种研究。E-mail: pslpj@ybu.edu.cn。

疫霉根腐病抗性 QTL,许多 QTL 控制的大豆疫霉根腐病抗性资源也被发掘<sup>[5-20]</sup>。

大豆疫霉根腐病抗性 QTL 产生的抗性更加持久和稳定,不断定位与鉴定的 QTL 在一定程度上补充了大豆疫霉根腐病抗性基因,将 QTL 和单位点抗性位点结合起来共同选育大豆疫霉根腐病抗性品种,已经成为未来大豆分子育种抗病的一个重要部分。元分析(Meta-analysis)是一种对不同研究数据进行统计分析、整合的同时,通过对实际数据的全面检验得出最有效的结果<sup>[21]</sup>,可以对已鉴定出的 QTL 再次有效的利用,并使用建立的数学模型优化 QTL,在整合不同群体 QTL 的基础上,缩小各个 QTL 的置信区间,提高 QTL 定位的有效性和准确度<sup>[22]</sup>。它最早是由心理学家 Glass<sup>[23]</sup>在 1976 年提出,应用于医学和心理学,2002 年 Etzel 等<sup>[24]</sup>对人类基因组相关的 QTL 应用 Meta 分析方法进行研究,并取得了突破,目前,Meta 分析的应用领域已逐步由医学、社会学、心理学和行为科学研究等拓展到动植物进化分析和遗传学研究,玉米、小麦、棉花、水稻和大豆等主要农作物的部分性状相关的 QTL 已应用 Meta-analysis 的方法进行整合分析,但大豆疫霉根腐病的 QTL 元分析还鲜有报道。

本研究从大豆公共数据库 Soybase 以及国内外已发表的文献中收集近 20 年的与大豆疫霉根腐病相关 QTLs 信息,利用 BioMercator 2.1 软件将各个作图群体的 QTL 映射到公共遗传连锁图谱上,构建大豆疫霉根腐病抗性相关 QTL 的“一致性图谱”,并利用 Meta 分析方法进行“真实”QTL 整合挖掘,以为大豆疫霉根腐病抗性遗传机制研究及大豆的品质分子辅助育种提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 抗疫霉根腐病 QTL 信息收集和整理

在大豆公共数据库 Soybase (<https://www.soybase.org/>)以及国内外已发表的文献中收集 2000 – 2018 年与大豆抗疫霉根腐病相关的 QTL,下载公共图谱 soymap2。提取有效的 QTL 信息(作图群体大小、作图方法、QTL 的位置、置信区间、临近标记及 QTL 贡献率)建立文档,每篇文献内不同试验年份、场地的特定群体,对目标性状进行的 QTL 分析视为一次试验,进行多次试验数据,或者利用平均值所做的 QTL 分析也视作一次试验。其中 QTL 的位置(置信区间、最大可能性的位置)及其贡献率(用来解释表型变异的比例)是 2 个最重要的参数,95%

置信区间可根据 Darvas 等<sup>[25]</sup>的公式计算:

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

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

其中  $C.I.$  为 QTL 的置信区间(confidence interval), $N$  是作图群体的数量, $R^2$  表示 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  $R^2$  估计。以上公式(1)适用于回交(BC)和  $F_2$  作图群体(SF<sub>2</sub>),公式(2)适用于重组自交系群体(RILs)。

### 1.2 大豆疫霉根腐病的 QTL 信息处理

根据收集的 QTL 信息,建立新的 map 文件和 qtl 文件。map 文件包括的内容:亲本的属、种、杂交类型、群体的大小(数量)、作图的类型、作图函数(Haldane 或 Kosambi)、图谱名称、图谱单位(cM)、图谱范围、图谱质量(0~5 的数字)、标记位置(0 相对,1 绝对)、染色体(一条染色体至少含有一个连锁群)、连锁群;连锁群中标记包含 3 个信息:依次递增的序号、标记的名称、遗传图谱中的位置。QTL 文件第 1 行的图谱名称必须与原始遗传图一致。共 12 列,每一行代表着单一 QTL 的特定环境。第 1 列为 QTL 的名称,作图及元分析文档输出都会用到,名称必须独有不重复;第 2 列为对应性状;第 3 列为性状的名称,可用字母表示;第 4 和 5 列为试验信息,可为 NULL;第 6 列为染色体号;第 7 列是连锁群名称;第 8 列为 LOD 值;第 9 列为  $R^2$ ;第 10 列为 QTL 可能位置(cM);第 11 和 12 列为置信区间起始位置和结束位置(cM)。

**1.2.1 QTL 的映射** QTL 的映射是把原始图谱上的 QTL 的最大可能位置、两端的标记坐标、置信区间根据齐序函数(homogeneous function)<sup>[26]</sup>计算共有标记的间距,按比例在参考图谱(reference map)上标注出来。将整理 map 文件和 qtl 文件和公共图谱载入 Bio Mercator 2.1 软件,构建图谱库,利用 Bio Mercator 2.1 软件的映射功能将各个作图群体的 QTL 映射到参考图谱上。

映射之前要根据收集到的 QTL 原始定位的信息,将 QTL 定位的实际图谱(称为原始图谱)和参考图谱比对。不同试验所定位的 QTL 映射在公共图谱上,需要有共有标记作为原始图谱和公共图谱的连接点。QTL 两侧的标记如果没有包括在公共图谱中,或者不同试验构建的连锁图谱标记顺序显著不同于大豆的公共图谱中,则舍弃该 QTL。如果 QTL 最近的标记在参考图谱上没有对应的标记,则记下 QTL 位置最近的与参考图谱共有的标记,若无

共有标记不能映射,则需去掉该 QTL。

1.2.2 QTL 元分析 参考 Goffinet 等<sup>[22]</sup>开发的 Meta 分析,在 1 -、2 -、3 -、4 - 和 N-QTL 这 5 个给定的独立模型中,选定 Akaike information criterion (AIC)值最小的 QTL 模型为最优的独立模型,确定真实 QTL 的位置和置信区间。给出的 5 个独立模型都是按极大平均数计算出,符合高斯分布,可以此来估算各个连锁群上的 QTL 数量,“真实”QTL 的位置与所在连锁群的位置坐标有关,其方差计算方法如下:

$$Var(QTL) = 1 / \sum \sigma_i^2$$

其中  $\sigma_i^2$  表示连锁群上第  $i$  个 QTL 可能的位置坐标的方差。“真实”QTL 的 95% 置信区间计算公式如下:

$$CI = 3.92 \times 3.92 \times Var(QTL) 1/2$$

表 1 已报道的大豆疫霉根腐病相关 QTLs 信息

Table 1 Information on QTLs related to *Phytophthora sojae* root rot

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
3	OX760 × Conrad	62	CIM	RIL	[4]
3	东农 93-046 × Conrad	160	CIM	RIL	[5]
5	苏 88-M21 × 新沂小黑豆	176	CIM、MIM	RIL	[6]
4	Conrad × 和丰 25	140	CIM	RIL	[7]
8	Conrad × 和丰 25	140	CIM	RIL	[8]
3	OX760 × Conrad	112	CIM	RIL	[9]
1	OX760-6-1 × Conrad	62	CIM	RIL	[10]
3	Su88-M21 × Xinyixiaoheidou	176	MIM	RIL	[11]
6	Conrad × Sloan	186	IM	RIL	[12-13]
9	OX20-8 × PI407861A	157	CIM	RIL	[14]
10	OX20-8 × PI398841	305	CIM	RIL	[15-16]
2	Conrad × Harosoy( Williams)	64(79)	CIM	RIL	[3]
3	V71-370 × PI407162	298	CIM	RIL	[17]
4	Conrad × Williams	214	CIM	RIL	[18]
11	Conrad × Sloan	186	IM	RIL	[19-20]

2.2 QTL 一致性图谱的构建

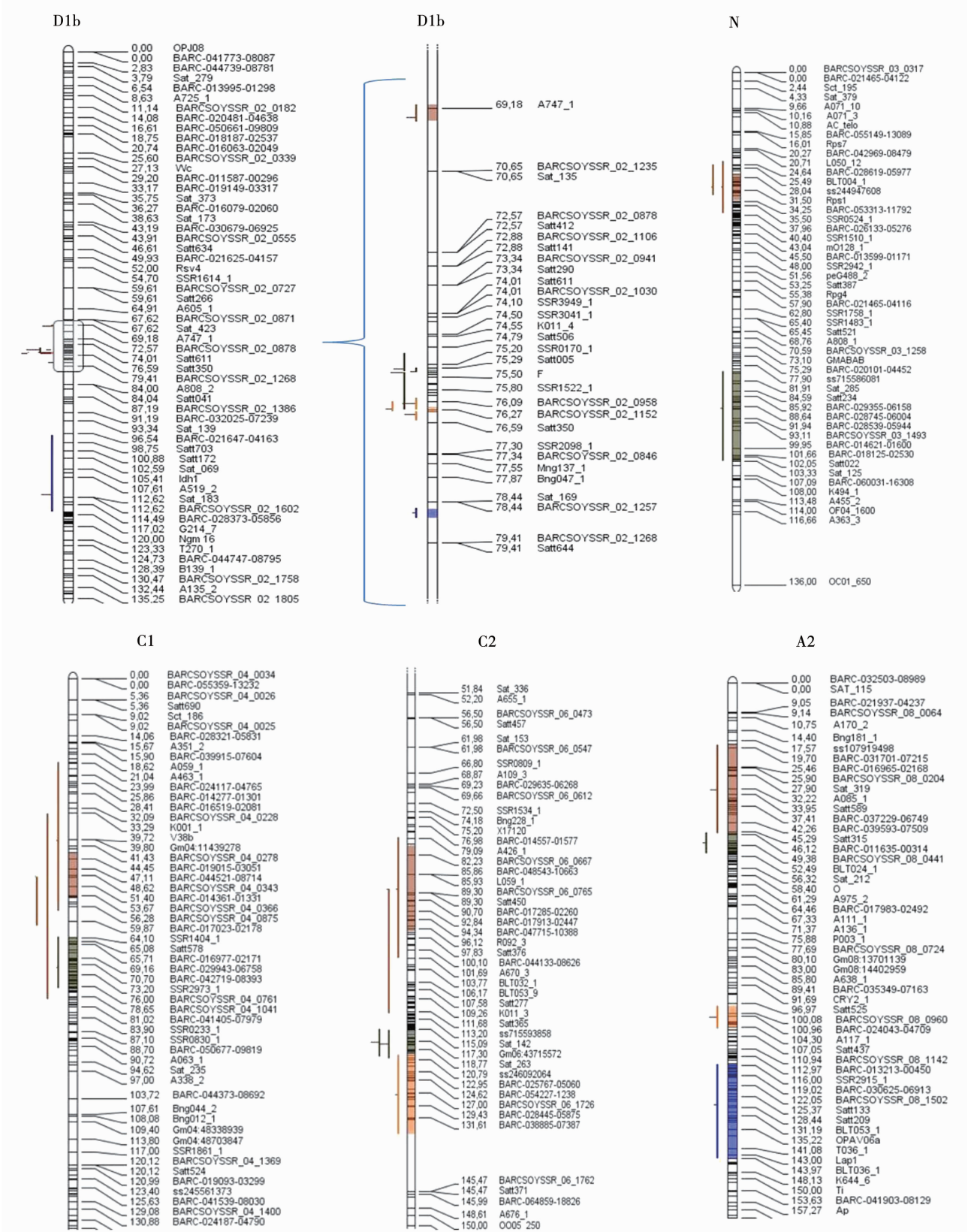
以公共图谱 Soymap2 为参考图谱 (reference map) 整合不同来源的 QTL,利用 BioMercator 2.1 软件中的 Projection 功能将各个文献中不同试验构建的独立的遗传图映射到公共图谱 Soymap2 上,得到一张涵盖国内外所有关于大豆疫霉根腐病相关的 QTL 的一致性 QTL 图谱,一致性图谱中包含 64 个 QTL (图 1),除连锁群 A1 (5 号染色体)、K (9 号染色体) 没有发现大豆疫霉根腐病相关的 QTL 外,其它

2 结果与分析

2.1 QTL 大豆疫霉根腐病相关 QTL 信息

收集 2000 - 2018 年有关大豆疫霉根腐病 QTL 的国内外文献共 23 篇,其中 18 篇含有 QTL 有效信息,结合大豆公共数据库 Soybase 上有关的大豆疫霉根腐病的 QTL,筛选出 74 个有效 QTL 信息 (表 1),文献中利用北美栽培品种 (Conrad) 鉴定大豆疫霉根腐病部分抗性 QTL 的报道最多,占 64.7%,作图群体类型都为重组自交系 (RIL),分析方法以复合区间作图法 (CIM) 为主,作图群体数量为 62 ~ 305。有效 QTL 的平均遗传距离为 15.1 cM 左右, LOD 值为 1.60 ~ 34.23,遗传贡献率 ( $R^2$ ) 为 1.90% ~ 27.98%,各个群体的 QTL 在各自的连锁图谱中分布分散。

连锁群上均有 QTL 发现。大豆疫霉根腐病抗性 QTL 主要分布在 D1b (11 个)、F (10 个)、C2 (5 个)、E (5 个)、G (5 个) 这 5 条连锁群上,在连锁群 D1b、F、C1、O、E、G、C2 上成簇分布,其中连锁群上 D1b、F、C1 成簇分布比较明显,其余 QTL 不同连锁群上分布情况不同,多数 QTL 有不同程度的重合区域,表明在这些连锁群存在与大豆疫霉根腐病抗性相关的 QTLs。





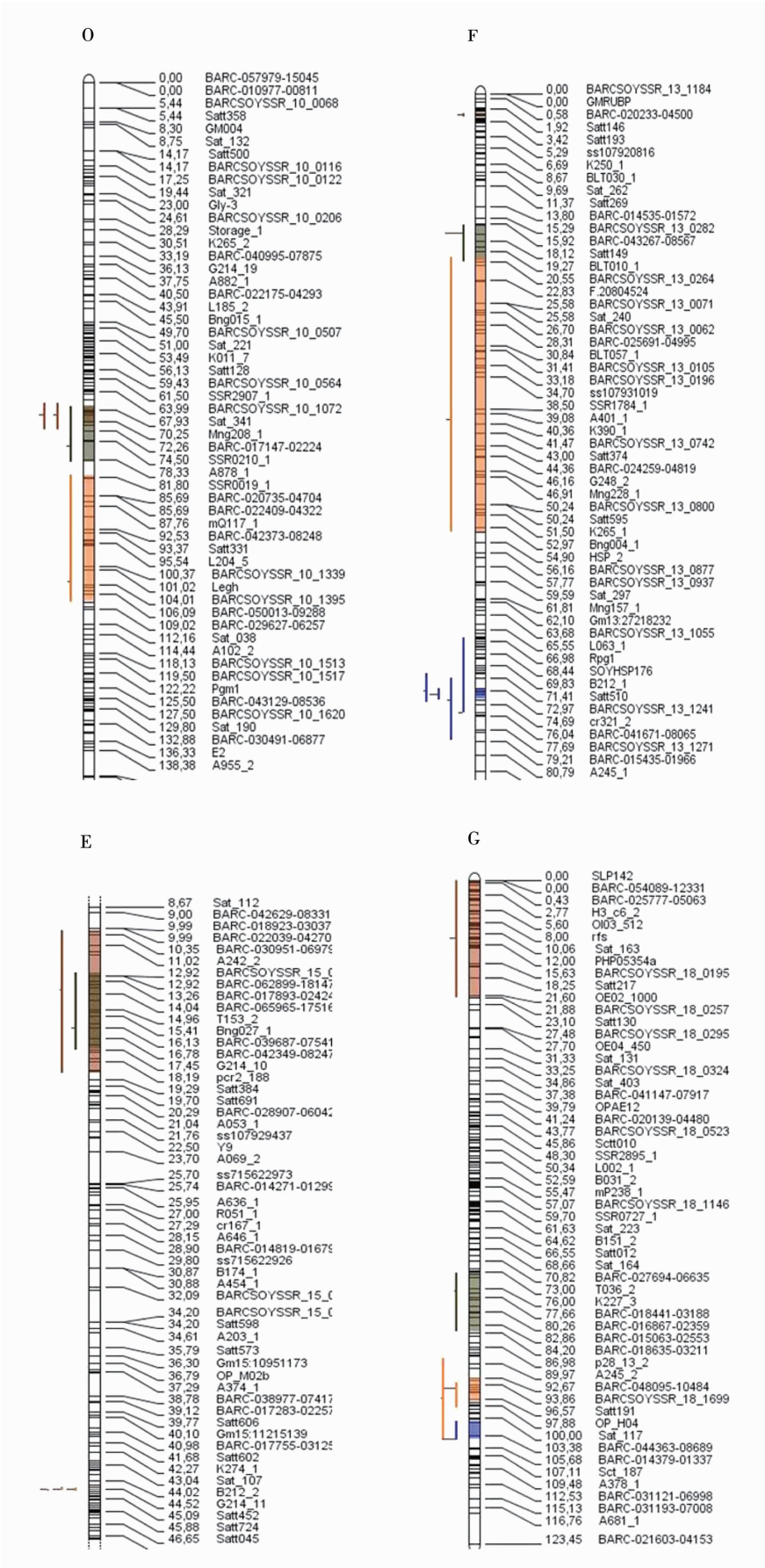


图 1 大豆疫霉根腐病相关 QTL 元分析整合一致性图谱

Fig. 1 Consistent map of QTL integration of *Phytophthora sojae* root rot

2.3 大豆抗疫霉根腐病 QTL 的元分析

通过软件 BioMercator 2.1 的 Meta-analysis 功能,对映射后的一致性图谱进行大豆疫霉根腐病 QTL 的元分析,选择每次分析结果给出的 5 组模型中 AIC 值最小的为“真实”QTL,为了减少假阳性(由选择合适的显著开始值来控制的)和假阴性错误(由试验设置和 QTL 的遗传效果大小决定),将分析过程中原始图谱中映射至参考图谱后,连锁群上只有单个或者 2 个一致性 QTL 的结果舍去,在各个群体选取数据时以 LOD 值大于 2.5 为阈值来减少

假阳性错误,以  $R^2$  值大于 10 为阈值来减少假阴性错误。分析结果显示:共有 12 个与大豆疫霉根腐病抗性相关“真实”QTL 分布在 D1b、C2、A2、F、E、G 这 6 个连锁群上,连锁群 D1b 和 F 上各有 3 个“真实”QTL,连锁群 A2 和 G 各有 2 个“真实”QTL,连锁群 E 和 C2 各有 1 个“真实”QTL,平均置信区间由原始图谱的 15.10 cM 降低到 4.18 cM。其中置信区间小于 10 cM 的由原来占原始图谱中全部 QTL 的 31.25%,升高至经过元分析后占“真实”QTL 的 91.7%(表 2)。

表 2 大豆疫霉根腐病 QTL 的元分析信息  
Table 2 Meta-analysis information of QTL for *Phytophthora sojae* root rot

连锁群	ACI	可能位置	置信区间	图距	左标记	坐标	右标记	坐标
LG	AIC value	Position/cM	C. I. /cM	Distance/cM	L-marker	Coordinate/cM	R-marker	Coordinate/cM
D1b	57.76	76.28	76.21 ~ 76.34	0.13	satt282	76.09	satt350	76.32
D1b	57.76	69.41	69.09 ~ 69.48	0.39	Sat_423	67.62	sat_135	70.65
D1b	57.76	75.39	75.34 ~ 75.44	0.10	satt005	75.29	I050_3	75.44
C2	31.31	117.93	115.87 ~ 119.67	3.80	C2.39393960	115.82	staga001	119.84
A2	28.77	32.51	18.93 ~ 45.57	26.64	Bng077_2	18.54	K400_2	45.59
A2	28.77	101.29	97.87 ~ 104.71	6.84	satt525	96.97	BARC-021577-04150	105.00
F	35.49	2.68	2.42 ~ 2.93	0.51	satt325	2.23	ss247942156	3.04
F	35.49	73.42	72.81 ~ 74.04	1.23	K007_2	72.73	Set_033	74.12
F	35.49	17.11	16.07 ~ 20.55	4.48	satt252	16.08	satt423	20.55
E	5.89	44.54	44.50 ~ 44.60	0.10	satt268	44.27	satt185	44.75
G	32.06	104.13	100.77 ~ 104.13	3.36	BARC-010491-00654	100.29	BARC-014379-01337	105.68
G	32.06	94.85	92.60 ~ 97.10	4.50	gm18;53459822	93	H3_54_1	98.52

各个“真实”QTL 的图距也有一定程度的缩小,最小的图距只有 0.10 cM,最大的图距 26.64 cM,图距小于 1 cM 的有 5 个“真实”QTL,分布于 D1b、F 和 E 3 个连锁群上,其中连锁群 D1b 上有 3 个,置信区间分别由原来的 259.3 ~ 264.9 cM、3.7 ~ 6.9 cM、148.3 ~ 179.7 cM 缩小为 69.09 ~ 69.48 cM(贡献率  $R^2$  为 20%)、75.34 ~ 75.44 cM(贡献率  $R^2$  为 11%)、76.21 ~ 76.34 cM(贡献率  $R^2$  为 13%);连锁群 F 上有 1 个,置信区间分别由原来的 43.6 ~ 61.7 cM 缩小到 2.43 ~ 2.93 cM(贡献率  $R^2$  为 10%);连锁群 E 上有 1 个,置信区间分别由原来的 95.4 ~ 111.7 cM 缩小到 44.49 ~ 44.60 cM(贡献率  $R^2$  为 16%)。“真实”QTL 图距在 1 ~ 5 cM 的有 5 个分布于 C2、F 和 G 3 个连锁群上,其中连锁群 C2 上有 1 个,图距缩小了 1.56 cM;连锁群 F 上有 2 个,图距分别缩小了 2.09 和 6.90 cM;连锁群 G 上有 2 个,图距分别缩小了 6.64 和 9.50 cM。连锁群 A2

上 101.29 cM 处的“真实”QTL 位置与元分析前的位置(101.30 cM)无明显变化,图距缩小了 0.13 cM。

3 讨 论

大豆中用来定位疫霉根腐病 QTL 的亲本群体数量和统计做图方法都有很大的差异,而且控制大豆疫霉根腐病 QTL 的基因属于数量性状,易受环境的影响,定位出来的 QTL 置信区间和定位结果差异普遍比较大<sup>[22]</sup>,单次试验中使用的分子标记的种类及标记密度也存在着一定的局限性,使得每次试验检验出的 QTL 不能真实地评估所有的遗传变异, QTL 精确性也随之下降,加之没有一致的参考图谱,使 QTL 研究出现了瓶颈。如何将已定位出的 QTL 应用到实际中去是一个值得思考的问题,对大豆疫霉根腐病 QTL 的 Meta 分析是解决此问题的一种途径,本研究对国内外已报道 74 个<sup>[3-20]</sup>大豆疫霉根腐病 QTL 进行 Meta 分析,最终得到了 12 个“真

实”QTL。平均置信区间缩小了 10.92 cM,最小图距仅有 0.10 cM,对 QTL 的精细定位有很大参考意义。

Meta 分析在医学和心理学等领域的运用逐渐成熟,特别是 2002 年人类基因组相关的 QTL 应用 Meta 分析方法进行研究并取得了突破<sup>[24]</sup>后在植物领域开始受到关注运用,利用 Meta 分析方法对大豆各个性状 QTL 的相关研究也取得了一定进展,李长育等<sup>[27]</sup>对 47 个大豆结瘤相关性状的 QTL 进行 Meta 分析,得到 2 个“通用 QTL”;李莹莹等<sup>[28]</sup>对 154 个荚粒性状相关 QTLs 进行 Meta 分析,得到 23 个 Meta-QTL 区间;王晶等<sup>[29]</sup>对 81 个与大豆昆虫抗性相关的 QTL 通过两种 Meta 分析途径分别得到 12 和 14 个 QTLs 位点;仕相林等<sup>[30]</sup>对 43 个叶长 QTL、45 个叶宽 QTL 和研究得到的 QTL 整合分析,最终得到 5 个大豆叶长的“通用”QTL,4 个大豆叶宽的“通用”QTL;宋万坤等<sup>[31]</sup>对 83 个大豆脂肪酸含量相关的 QTL 通过 Meta 分析,得到 19 个“真实”QTLs;孙亚男等<sup>[32]</sup>对经研究得到的 15 个株高 QTLs 与收集的 78 个株高 QTLs 进行整合 Meta 分析,最终得到 12 个大豆株高的“通用”QTL。这些性状相关的 QTL 都被优化整合,缩小置信区间,降低了 QTL 的误差,提升了可行性,为基因挖掘和分子标记辅助选择缩小了选择范围,也为 QTL 的利用奠定基础。

Lander 等<sup>[33]</sup>研究发现元分析就可以用来分析有 2 对以上相同性状数据的显著性,由于 QTL 的质量和数量存在差异,在 QTL 分析中会出现假阳性(与 LOD 有关)和假阴性(与贡献率  $R^2$  有关)两种误差,Meta 分析不受 LOD 值的影响,但 LOD 值会影响所选 QTL 的准确性进而影响元分析结果的准确性,为了减少这两类误差,本研究选择 LOD 阈值大于 2.5,  $R^2$  大于 10% 的 QTL 数据。公共图谱的构建是 Meta 分析中重要的环节,高密度标记的公共图谱可以减少整合 QTL 的偏差,增加分析结果的真实性和准确性,本研究所用 SoyMap2 是由 Song 等<sup>[34]</sup>构建好的遗传图谱整合成的公共图谱,涵盖 20 个连锁群,包括了 RFLP 标记、SSR 标记、AFLP 标记和其它类型的标记共计 4 683 个,总长 2 588.16 cM,平均每个标记间距离只有 0.553 cM,与原始图谱有大量的共有标记,使映射成功率大大提升,提高了分析的准确性。

随着 Meta 分析功能逐渐被挖掘,研究者通过利用 Meta 分析得到的缩小的 QTL 区段与已有基因注释进行比对,找到了与之相关的候选基因,宝华宾等<sup>[35]</sup>利用 Meta 分析和基因注释发现了 13 个控制玉米籽粒蛋白含量关键基因,Daware 等<sup>[36]</sup>利用 Meta

分析得到的 6 个不同区间结合基因注释发现了 2 个籽粒大小有关的候选基因。对已定位的 QTL 数据进行整合分析,综合生物信息学和分子生物学,将已定位的 QTL 应用到 QTL 精细定位和分子标记辅助选择中,可以很大程度上推动 QTL 分子育种实践的发展。

4 结 论

本研究收集 2000 - 2018 年 74 个有关大豆疫霉根腐病 QTL,对映射后的一致性图谱进行 Meta 分析,得到 12 个与大豆疫霉根腐病抗性相关“真实”QTL,分布在 D1b、C2、A2、F、E、G 6 个连锁群上,平均置信区间缩小了 10.92 cM,极大增加了 QTL 定位的准确性。发现了 5 个图距小于 1 cM 的“真实”QTL,分布于 D1b、F 和 E 3 个连锁群上,本研究中最小“真实”QTL 的图距仅有 0.10 cM,对大豆疫霉根腐病的基因挖掘及抗性相关 QTLs 精细定位提供了重要信息,对大豆抗病育种具有重要意义。

参考文献

[1] 刘世名,李魏,戴良英.大豆疫霉根腐病抗性研究进展[J].大豆科学,2016,35(2):320-329. (Liu S M, Li W, Dai L Y. Advances in research on resistance to *Phytophthora* root rot in soybean[J]. Soybean Science, 2016, 35(2): 320-329.)

[2] Takuma S, Masayasu K, Shinya Y, et al. Pathogenic diversity of *Phytophthora sojae* and breeding strategies to develop *Phytophthora*-resistant soybeans [J]. Breeding Science, 2012, 61 (5): 511-522.

[3] Burnham K D, Dorrance A E, Vantoai T T, et al. Quantitative trait loci for partial resistance to in soybean[J]. Crop Science, 2003, 43(5):673-675.

[4] 韩英鹏,李文滨, Yu K F, et al. 耐大豆疫霉根腐病 QTL 定位的研究[J]. 大豆科学, 2006, 25 (1): 23-27. (Han Y P, Li Wen B, Yu K F, et al. Study on QTL mapping of *Phytophthora* root toxin resistance in soybean[J]. Soybean Science, 2006, 25 (1): 23-27.)

[5] 卢双勇,韩英鹏,滕卫丽,等.大豆抗花叶病毒及耐疫霉根腐病的 SSR 标记分析[J]. 大豆科学, 2016, 27 (5): 746-750. (Lu S Y, Han Y P, Teng W L, et al. SSR marker analysis of soybean resistance to mosaic virus and *Phytophthora* root rot disease [J]. Soybean Science, 2016, 27(5): 746-750.)

[6] 武晓玲.大豆疫霉根腐病抗性评价、基因定位及抗性相关基因的筛选[D]. 南京:南京农业大学, 2009. (Wu X L. Evaluation of resistance to *Phytophthora sojae* root rot, gene mapping and screening of resistance-related genes[D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2009)

[7] 李修平,韩英鹏,丁俊杰,等.与耐大豆疫霉根腐病相关的 QTL 分析[J]. 大豆科学, 2008, 27 (4): 572-575. (Li X P, Han Y P, Ding J J, et al. QTL analysis related to *Phytophthora* root rot resistance [J]. Soybean Science, 2008, 27 (4):

572-575. )

[ 8 ] Li X P , Han Y P , Teng W L , et al. Pyramided QTL underlying tolerance to *Phytophthora* root rot in mega-environments from soybean cultivars ‘Conrad’ and ‘Hefeng 25’[J]. Theoretical & Applied Genetics, 2010, 121(4) :651-658.

[ 9 ] Han Y , Teng W , Yu K F , et al. Mapping QTL tolerance to *Phytophthora* root rot in soybean using microsatellite and RAPD/SCAR derived markers[J]. Euphytica, 2008, 162(2) :231-239.

[ 10 ] Weng C R , Yu K F , Anderson T R , et al. A quantitative trait locus influencing tolerance to *Phytophthora* root rot in the soybean cultivar ‘Conrad’[J]. Euphytica, 2007, 158(1-2) :81-86.

[ 11 ] Wu X , Zhou B , Zhao J , et al. Identification of quantitative trait loci for partial resistance to *Phytophthora sojae* in soybean[J]. Plant Breeding, 2011, 130(2) :144-149.

[ 12 ] Wang H H , Waller L , Tripathy S , et al. Analysis of genes underlying soybean quantitative trait loci conferring partial resistance to *Phytophthora sojae*[J]. Plant Genome, 2010, 3(1) :23-40.

[ 13 ] Wang H H , Wijeratne A , Wijeratne S , et al. Dissection of two soybean QTL conferring partial resistance to *Phytophthora sojae* through sequence and gene expression analysis[J]. BMC Genomics, 2012, 13(1) :428-430.

[ 14 ] Lee S , Mian M A R , Mchale L K , et al. Identification of quantitative trait loci conditioning partial resistance to in soybean PI 407861A[J]. Crop Science, 2013, 53(3) :1022-1031.

[ 15 ] Lee S , Mian M A R , Mchale L K , et al. Novel quantitative trait loci for partial resistance to *Phytophthora sojae* in soybean PI 398841[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2013, 126(4) :1121-1132.

[ 16 ] Lee S , Mian M A R , Sneller C H , et al. Joint linkage QTL analyses for partial resistance to *Phytophthora sojae*, in soybean using six nested inbred populations with heterogeneous conditions[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2014, 127(2) :429-444.

[ 17 ] Tucker D M , Maroof M A S , Mideros S , et al. Mapping quantitative trait loci for partial resistance to in a soybean interspecific cross[J]. Crop Science, 2010, 50(2) :628-635.

[ 18 ] Sun J T , Guo N , Lei J , et al. Association mapping for partial resistance to *Phytophthora sojae* in soybean [ *Glycine max* ( L. ) Merr. ] [J]. Journal of Genetics, 2014, 93(2) :355-363.

[ 19 ] Wang H H , St. Martin S K , Dorrance A E. Comparison of phenotypic methods and yield contributions of quantitative trait loci for partial resistance to in soybean[J]. Crop Science, 2012, 1 :609-622.

[ 20 ] Hyten D L , Choi Ik-Young , Song Q J , et al. A high density integrated genetic linkage map of soybean and the development of a 1536 universal soy linkage panel for quantitative trait locus mapping[J]. Crop Science, 2010, 50(3) :960-968.

[ 21 ] Rudner L M , Glass G V , Evartt D L , et al. A user’s guide to the meta-analysis of research studies[M]. Maryland: ER IC Clearinghouse on Assessment and Evaluation, 2002 :96-98.

[ 22 ] Goffinet B , Gerber S. Quantitative trait loci: A meta-analysis[J]. Genetics, 2000, 155(1) :463-473.

[ 23 ] Glass G V. Primary, secondary, and Meta-Analysis of research [J]. Educational Researcher, 1976, 5(10) :3-8.

[ 24 ] Etzel C J , Guerra R. Meta-analysis of genetic-linkage analysis of quantitative-trait loci[J]. American Journal of Human Genetics, 2002, 71(1) :56-65.

[ 25 ] Darvasi A , Soller M. A simple method to calculate resolving power and confidence interval of QTL map location[J]. Behavior Genetics, 1997, 27(2) :125-132.

[ 26 ] Chardon F , Virlon B , Moreau L , 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(4) :2169-2185.

[ 27 ] 李长育 , 张艳娇 , 王锦辉 , 等. 大豆结瘤相关性状的 Meta 分析及候选基因挖掘[J]. 沈阳农业大学学报, 2018(2) :188-195. ( Li C Y , Zhang Y J , Wang J H , et al. Meta-analysis of candidate nodulation traits in soybean and candidate gene mining[J]. Journal of Shenyang Agricultural University, 2018 ( 2 ) :188-195. )

[ 28 ] 李莹莹 , 李瑞超 , 程春光 , 等. 大豆荚粒数相关 QTL 的 Meta 和 Overview 分析及其候选基因预测[J]. 农业生物技术学报, 2018, 26(11) :5-17. ( Li Y Y , Li R C , Cheng C G , et al. Meta and overview analysis of QTLs related to soybean pellets and their candidate gene predictions[J]. Journal of Agricultural Biotechnology, 2018, 26(11) :5-17. )

[ 29 ] 王晶 , 宋万坤 , 张闻博 , 等. 大豆昆虫抗性相关 QTLs 的元分析[J]. 遗传, 2009, 31(9) :953-961. ( Wang J , Song W K , Zhang W B , et al. Meta-analysis of QTLs related to soybean insect resistance[J]. Genetics, 2009, 31(9) :953-961. )

[ 30 ] 仕相林 , 孙亚男 , 王家麟 , 等. 大豆叶片性状 QTL 的定位及 Meta 分析[J]. 作物学报, 2012, 38(2) :256-263. ( Shi X L , Sun Y N , Wang J L , et al. Mapping and Meta-analysis of QTLs in soybean leaf traits[J]. Acta Agronomica Sinica, 2012, 38(2) :256-263. )

[ 31 ] 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) :775-780. ( Song W K , Wang J , Zhu M X , et al. QTL analysis of fatty acid composition related to soybean[J]. Soybean Science, 2009, 28(5) :775-780. )

[ 32 ] 孙亚男 , 齐照明 , 单大鹏 , 等. 大豆株高 QTL 的定位与整合分析[J]. 分子植物育种, 2010, 8(4) :687-693. ( Sun Y N , Qi Z M , Shan D P , et al. Location and integration analysis of soybean plant height QTL[J]. Molecular Plant Breeding, 2010, 8(4) :687-693. )

[ 33 ] Lander E , Kruglyak L. Genetic dissection of complex traits: Guidelines for interpreting and reporting linkage results[J]. Nature Genetics, 1995, 11(3) :241-247.

[ 34 ] 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(1) :122-128.

[ 35 ] 宝华宾 , 梁帅强 , 吕远大 , 等. 玉米籽粒蛋白含量 Meta-QTL 及候选基因分析[J]. 江苏农业学报, 2016, 32(4) :736-745. ( Bao H B , Liang S Q , Lyu Y D , et al. Meta-QTL and candidate gene analysis of maize grain protein content[J]. Journal of Jiangsu Agricultural Sciences, 2016, 32(4) :736-745. )

[ 36 ] Daware A V , Srivastava R , Singh A K , et al. Regional association analysis of Meta QTLs delineates candidate grain size genes in rice [J]. Frontiers in Plant Science, 2017, 8 :807.