DOI: 10.3724/SP.J.1006.2021.04216

花生荚果与种子相关性状 QTL 定位及与环境互作分析

孟鑫浩¹ 张靖男¹ 崔顺立¹ Charles Y. Chen² 穆国俊¹ 侯名语¹
杨鑫雷^{1,*} 刘立峰^{1,*}

¹ 华北作物改良与调控国家重点实验室 / 河北省种质资源重点实验室 / 河北农业大学, 河北保定 071001; ² 奥本大学作物、土壤与环境科学系, 美国奥本 36849

摘要: 花生荚果、种子性状与产量紧密相关, 是重要的农艺性状。为挖掘与荚果、种子性状紧密连锁的分子标记, 本研究以大果品种冀花 5 号和小果美国资源 M130 组配衍生的 315 个家系 RIL₈ 群体为材料, 利用 SSR、AhtE、SRAP 和 TRAP 等标记构建了一张包含 363 个多态性位点的遗传连锁图谱。该图谱共包含 21 个连锁群, 总长为 1360.38 cM, 标记间平均距离为 3.75 cM。利用完备区间作图法对 2017—2018 年 5 个环境的荚果、种子相关性状进行数量性状基因座(quantitative trait locus, QTL)分析, 共鉴定到 97 个与荚果、种子性状相关的 QTL, 可解释的表型变异为 2.36%~12.15%, 分布在 A02、A05、A08、A09、B02、B03、B04、B08 和 B09 等 9 条染色体上。其中, 9 个与荚果长相关, 13 个与荚果宽相关, 14 个与荚果厚相关, 11 个与种子长相关, 14 个与种子宽相关, 13 个与种子厚相关, 13 个与百果重相关, 10 个与百仁重相关; 4 个主效 QTL 分别为 *qPWA08.1*、*qPTA08.3*、*qPTA08.4* 和 *qSWB08.5*, 可解释的表型变异分别为 10.02%、11.06%、12.15% 和 11.97%; 45 个稳定表达的 QTL 在 3 个以上环境可被重复检测; 连锁群 A02、A08、B02、B04 和 B08 上存在 QTL 聚集区。另外, 检测到 15 对上上位性 QTL, 可解释的表型变异为 10.23%~51.84%。研究结果将为花生荚果、种子性状的分子标记辅助育种提供重要的理论依据。

关键词: 花生; 荚果; 种子; QTL; QTL×E

QTL mapping and QTL × Environment interaction analysis of pod and seed related traits in cultivated peanut (*Arachis hypogaea* L.)

MENG Xin-Hao¹, ZHANG Jing-Nan¹, CUI Shun-Li¹, Charles Y. Chen², MU Guo-Jun¹, HOU Ming-Yu¹, YANG Xin-Lei^{1,*}, and LIU Li-Feng^{1,*}

¹ State Key Laboratory of North China for Crop Improvement and Regulation / Key laboratory of Crop Germplasm Resources of Hebei Province / Hebei Agricultural University, Baoding 071001, Hebei, China; ² Department of Crop, Soil and Environmental Sciences, Auburn University, Auburn 36849, USA

Abstract: Pod and seed traits are important agronomy traits, which are closely related to yield in cultivated peanut (*Arachis hypogaea* L.). In the present study, to identify molecular markers closely linked to pod and seed traits, a RIL₈ population with 315 families was developed that derived from Jihua 5 with large pod and M130 with small pod of US germplasm. A genetic linkage map containing 363 polymorphic loci was constructed using SSR, AhtE, SRAP, and TRAP markers. All polymorphic loci were mapped on 21 linkage groups, which spanned 1360.38 cM with an average distance of 3.75 cM. Subsequently, a total of 97 QTLs for pod and seed traits were identified by ICIM method at five environments from 2017 to 2018, explaining the phenotypic variations of 2.36%–12.15%, and located on A02, A05, A08, A09, B02, B03, B04, B08, and B09 chromosomes. Among them,

本研究由国家现代农业产业技术体系建设专项(CARS-13), 国家自然科学基金项目(31701459, 31771833), 河北省科技计划项目(16226301D), 河北省现代农业产业技术体系油料创新团队项目(HBCT2018090202)和河北省青年拔尖人才项目(0602015)资助。

This study was supported by the Special Fund for Modern Agro-industry Technology Research System of China (CARS-13), the National Natural Science Foundation of China (31701459, 31771833), the Science and Technology Research and Development Program of Hebei Province (16226301D), the Earmarked Fund for Hebei Oil Crop Innovation Team of Modern Agro-industry Technology Research System (HBCT2018090202), and the Support Program for the Top Young Talents of Hebei Province (0602015).

* 通信作者(Corresponding authors): 杨鑫雷, E-mail: peanut@hebau.edu.cn; 刘立峰, E-mail: liulifeng@hebau.edu.cn

第一作者联系方式: E-mail: mxinhao1994@126.com

Received (收稿日期): 2020-09-22; Accepted (接受日期): 2021-03-19; Published online (网络出版日期): 2021-04-08.

URL: <https://kns.cnki.net/kcms/detail/11.1809.S.20210407.1849.008.html>

nine QTLs were detected for pod length, 13 QTLs for pod width, 14 QTLs for pod thickness, 11 QTLs for seed length, 13 QTLs for seed width, 13 QTLs for hundred-pod weight, 10 QTLs for hundred-seed weight. Four QTLs with major effect were detected, including *qPWA08.1*, *qPTA08.3*, *qPTA08.4*, and *qSWB08.5*, which explained the phenotypic variations of 10.02%–12.15%. Furthermore, 45 stable QTLs were repeatedly detected in more than three environments. QTL clusters were detected on A02, A08, B02, B04, and B08 chromosomes, respectively. In addition, 15 epistatic QTLs were identified that explaining phenotypic variation of 10.23%–51.84%. These results will provide an important theoretical basis for molecular marker-assisted breeding of pod and seed traits in peanut.

Keywords: peanut; pod; seed; QTL; QTL×E

花生(*Arachis hypogaea* L.)又名落花生, 起源于南美洲, 是热带和亚热带地区种植广泛的油料作物和经济作物, 也是人类食用油的主要来源之一^[1], 产量相关性状遗传研究广受关注。花生荚果、种子性状属于重要的产量性状, 是典型的数量性状, 受多基因与环境共同调控, 其遗传规律十分复杂^[2]。研究数量性状的遗传机制为花生分子育种提供了新的可能, 而单靠常规育种已无法满足生产上的需要, 需借助分子标记辅助选择技术^[3]。分子标记可以对与产量性状密切相关的数量性状进行选择, 提高选择的准确性, 从而加快花生育种进程, 对培育高产花生新品种具有重要意义。数量性状定位是研究数量性状的主要方法之一, 亦是揭示花生荚果、种子相关性状遗传规律的重要途径^[4]。RIL 群体属于永久性定位群体, 具有遗传稳定、QTL 定位及遗传效应分析准确等优点^[5]。

利用 RIL 群体进行多环境花生荚果、种子性状 QTL 定位的研究已有进展。Luo 等^[6]利用“徐花 13×中花 6 号”重组自交系群体, 在 4 个环境下检测到 33 个与荚果性状相关的 QTL, 主要分布在 A05、A07、A08 等染色体上。Wang 等^[7]利用“ZH16×sd-H1”构建的 RIL 群体作为研究材料, 在 3 个环境下获得 30 个荚果相关的 QTL, 主要分布在 B06 和 B07 染色体上。Luo 等^[8]利用构建的栽培种花生遗传图谱, 在 4 个环境下重复检测到 42 个与荚果性状相关的 QTL, 主要分布在 A05、A06、A09 和 B05 染色体上。李英杰^[9]利用已构建的遗传图谱, 对 10 个产量相关性状进行 QTL 定位分析, 共检测到 8 个主效 QTL, 单个 QTL 的 PVE 为 5.66%~28.05%。李振动等^[10]以“远杂 9102×徐州 68-4”衍生的 RIL 群体为材料, 2 年间共检测到 41 个数量性状位点, 其可解释的表型变异 (phenotypic variation explained, PVE) 为 3.14%~18.27%, 有 6 个位点在 2 个环境下被稳定检测到。吕维娜等^[11]利用“白沙 1016×*A. monticola*”构建的 RIL 群体为试验材料, 在 3 个不同的环境下定位到 72 个与百果重、百仁重等农艺性状相关的数量性状

位点。成良强^[12]以“富川大花生×ICG6375”衍生的 F₂ 群体为研究材料进行 QTL 定位, 获得 68 个与荚果长、荚果宽、种子长、种子宽、百果重和百仁重等产量性状相关的 QTL。Shirasawa 等^[13]以 2 个 F₂ 群体为材料, 检测到 23 个 QTL 与荚果、种子性状相关, 其 PVE 为 4.8%~28.2%。

目前, 花生荚果、种子相关性状 QTL 在不同研究间仍存在较大差异, 多环境下稳定的 QTL 仍较少。因此, 本研究以大果型花生品种冀花 5 号和小果型美国种质资源 M130 组配衍生的包含 315 个家系的 RIL 群体为材料, 利用 SSR、SRAP、TRAP 等分子标记构建花生遗传连锁图, 并利用完备区间作图法对 5 个环境下的 8 个荚果、种子相关性状进行 QTL 定位及与环境的互作效应分析。鉴定出的 QTL 将为荚果和种子性状的遗传解析、图位克隆和遗传改良提供理论参考。

1 材料与方法

1.1 试验材料

以大果型花生品种冀花 5 号为母本, 小果型美国花生种质资源 M130 为父本(图 1), 采用单粒传法, 构建包含 315 个家系的 F₈ 重组自交系群体为研究材料。2017 年分别种植在河北省邯郸市大名县(DM, 35°57'N & 115°09'E)和河北省保定市清苑区(QY, 38°40'N & 115°30'E)。2018 年在河北省唐山市迁安市(QA, 39°99'N & 118°70'E)、河北省邯郸市大名县和河北省保定市清苑区等地分别种植亲本和群体。每个家系种植 1 行, 行长 1.5 m, 行距为 0.5 m, 株距为 0.17 m。每行种植 10 株。随机区组设计, 2 次重复, 常规田间管理。试验材料收获晒干后, 参考姜慧芳等^[14]的《花生种质资源描述规范和数据标准》对荚果长(pod length, PL)、荚果宽(pod width, PW)、荚果厚(pod thickness, PT)、种子长(seed length, SL)、种子宽(seed width, SW)、种子厚(seed thickness, ST)、百果重(hundred-pods weight, HPW)、百仁重(hundred-seeds weight, HSW)等 8 个产量相关性状进

行表型鉴定。

图 1 荚果及种子表型图

Fig. 1 Phenotypes of pods and seeds

白色指示条为标尺, 大小为 1 cm。The white bar indicates 1 cm.

1.2 DNA 提取及引物筛选

在田间取亲本和 RIL 群体各株系的幼嫩倒三叶, 采用改良 SDS-CTAB 法^[15]提取花生基因组总 DNA。利用 3964 对 SSR 标记和转座子引物(<https://peanutbase.org/>)、238 对 SRAP 引物^[16]、155 对 TRAP 引物^[17]等对双亲进行多态性筛选。PCR 体系及 PCR 扩增的反应程序参考崔顺立等^[18]的试验方法进行, PCR 产物通过 8% 非变性聚丙烯酰胺凝胶电泳进行分子标记的多态性检测。

1.3 基因型统计及连锁图谱构建

群体基因型采用母本带型记为“a”, 父本带型记为“b”, 杂合带型记为“h”的标记方法进行统计。带型模糊不清或数据缺失使用“-”替代。群体基因型通过 JoinMap 4.0^[19]进行连锁分析, 设置步长为 0.5, LOD > 3, 在 LOD 值 3~10 范围内将所得到的标记进行分组, 利用 Kosambi 函数将重组率转化为连锁距离^[20]。采用 Mapchart 2.3^[21]绘制遗传连锁图谱。构建好的遗传连锁图谱与 Peanut genome resource (http://peanutgr.fafu.edu.cn/Maps_traits.php)网站上公布的包含 1954 个标记位点的整合图谱进行共线性分析。

1.4 表型统计及 QTL 定位

采用 GraphPad Prism 8 (<https://www.graphpad.com/scientific-software/prism/>)对 2 年 5 个环境的群体

表型值进行统计分析, 估计基因型与环境互作的效应^[22], 计算广义遗传力^[23]。利用 QTL IciMapping 4.2^[24]中的 ICIM-ADD 方法对不同环境下各性状进行 QTL 定位和效应估计, 采用 ICIM-EPI 方法评估 QTL 与环境之间的效应。一般来说, 可解释的表型变异(phenotypic variation explained, PVE)大于 10% 的 QTL 被认为是主效 QTL, 其他 QTL 被称为微效 QTL^[25]。QTL 的命名以“q”开头, 加上性状名称和染色体名称, 如果同一连锁群上出现 2 个或 2 个以上相同性状的 QTL, 则在连锁群后面加上“.”和数字进行区分^[11], 如在 A08 染色体上有 2 个与荚果长相关的 QTL, 则分别命名为 *qPLA08.1* 和 *qPLA08.2*。

2 结果与分析

2.1 表型统计分析

2.1.1 荚果和种子的表型及相关性分析 对 2017—2018 年花生亲本及其 RIL 群体各家系荚果长、荚果宽、荚果厚、种子长、种子宽、种子厚、百果重、百仁重等 8 个性状进行描述性统计分析(表 1)和相关性分析(表 2)。结果表明, 在 5 个环境中, 父母本在每个性状均表现出显著差异, RIL 群体具有较大的变异范围, 且群体各性状的最小值和最大值均超过亲本, 说明各性状都具有正向超亲和负向超亲优势。群体表型值的偏度和峰度均趋于 0, 且 *w*-test 均表现出不同程度的显著性, 说明各性状符合正态性(表 1 和图 2), 适合 QTL 分析。相关性分析结果表明, 各个性状在同一环境下均表现为极显著的正相关关系($P < 0.001$) (表 2), 推测多个性状可能被定位到同一个 QTL 区间, 即“一因多效”。

2.1.2 方差分析 通过 2017—2018 年的 8 个荚果、种子相关性状方差分析(表 3)可知, 同一环境下各性状在重复间不存在显著性差异($P > 0.05$); 群体各家系的同一性状存在极显著差异($P < 0.01$); 同一性状在不同环境下表现出极显著差异($P < 0.01$); 群体基因型与环境互作(G×E)在不同性状间均呈现极显著差异($P < 0.01$)。各性状遗传变异系数最小的为荚果长(GCV=12.87%), 最大的为百果重(GCV=17.54%); 荚果、种子相关性状均呈现中等遗传力(54.09%~67.50%), 说明各性状受环境影响较大。综合方差分析结果推测, 荚果、种子相关性状受微效多基因控制的可能性较大, 各性状可能会定位到多个 QTL 位点。

表 1 亲本及 RIL 群体的描述性统计结果
Table 1 Descriptive statistical results of the RILs and their parents

性状 Trait	环境 Environment	亲本 Parents		RIL 群体 RIL population						
		冀花 5 号 Jihua 5	M130	最小值 Minimum	最大值 Maximum	平均值±标准误差 Mean±SD	变异系数 CV	Shapiro-Wilk (w-test)	偏度 Skewness	峰度 Kurtosis
荚果长 PL (mm)	17QY	43.28±1.46**	30.25±1.24	24.09	47.94	33.08±3.80	0.11	0.9592***	0.75	0.72
	17DM	43.57±0.96**	29.84±0.65	24.81	49.04	34.72±4.13	0.12	0.9606***	0.69	0.52
	18QY	45.33±0.99**	31.66±1.15	23.96	49.04	34.53±4.18	0.12	0.9685***	0.58	0.20
	18DM	41.25±2.08**	28.84±1.06	24.80	44.60	33.23±3.61	0.11	0.9685***	0.46	-0.18
	18QA	43.59±1.03**	30.18±1.17	23.35	46.95	33.01±3.79	0.11	0.9723**	0.53	0.13
荚果宽 PW (mm)	17QY	15.17±0.39**	12.42±0.50	9.12	17.88	12.86±1.63	0.13	0.9649***	0.54	0.24
	17DM	15.16±0.97**	12.81±0.51	9.32	18.04	12.94±1.72	0.13	0.9597***	0.47	0.13
	18QY	14.95±1.03**	11.90±0.49	10.16	19.09	12.77±1.65	0.13	0.9327***	0.91	0.74
	18DM	15.40±0.81**	12.95±1.12	9.21	19.79	13.50±1.73	0.13	0.9668***	0.61	0.25
	18QA	15.02±0.86**	12.51±0.79	9.79	18.20	12.68±1.57	0.12	0.9347***	0.87	0.53
荚果厚 PT (mm)	17QY	15.33±0.54**	12.98±0.43	8.51	17.17	12.30±1.66	0.13	0.9262***	0.85	0.22
	17DM	15.53±0.90**	13.20±0.38	8.78	18.79	12.41±1.72	0.14	0.9254***	0.98	0.77
	18QY	15.28±0.65**	13.19±0.59	9.65	19.50	13.21±1.64	0.12	0.9647***	0.66	0.72
	18DM	15.39±0.85**	12.77±0.71	9.16	17.73	13.46±1.58	0.12	0.9820*	0.04	-0.14
	18QA	15.23±0.95**	12.86±0.35	9.32	19.65	12.98±1.62	0.12	0.9698**	0.6	0.79
种子长 SL (mm)	17QY	19.56±0.64**	16.38±0.96	12.26	23.09	16.43±1.88	0.11	0.9691**	0.54	0.24
	17DM	19.58±0.38**	16.12±0.56	11.89	22.94	16.94±2.04	0.12	0.9728**	0.38	-0.15
	18QY	20.32±0.79**	17.30±0.79	13.34	23.33	17.17±1.95	0.11	0.9594***	0.57	0.01
	18DM	18.79±1.75**	15.47±0.91	12.98	22.44	16.46±1.66	0.10	0.9723**	0.47	0.10
	18QA	18.18±0.69**	16.03±0.81	13.06	22.03	16.63±1.65	0.10	0.9703**	0.47	0.17

(续表 1)

性状 Trait	环境 Environment	亲本 Parents		RIL 群体 RIL population						
		冀花 5 号 Jihua 5	M130	最小值 Minimum	最大值 Maximum	平均值±标准差 Mean±SD	变异系数 CV	Shapiro-Wilk (w-test)	偏度 Skewness	峰度 Kurtosis
种子宽 SW (mm)	17QY	9.89±0.24**	8.67±0.63	5.89	11.02	8.29±0.89	0.11	0.9852*	0.01	0.09
	17DM	9.78±0.53**	8.39±0.22	6.33	11.19	8.37±0.80	0.10	0.9849*	0.20	0.36
	18QY	10.42±0.74**	8.91±0.62	7.14	10.91	8.82±0.65	0.07	0.9725**	0.44	0.17
	18DM	9.37±0.78**	8.43±0.54	6.89	11.32	8.70±0.67	0.08	0.9855*	0.35	0.64
	18QA	9.49±0.40*	8.57±0.89	6.39	10.93	8.32±0.68	0.08	0.9848*	0.34	0.52
种子厚 ST (mm)	17QY	10.29±0.32**	9.46±0.45	6.00	10.04	7.78±0.76	0.10	0.9783*	0.20	-0.22
	17DM	10.28±0.38**	9.20±0.37	6.18	10.39	7.96±0.67	0.08	0.9763*	0.51	0.82
	18QY	10.45±0.93*	9.74±0.61	7.29	12.42	9.41±0.77	0.08	0.9899*	0.09	0.40
	18DM	10.13±0.45**	9.18±0.94	6.91	11.96	9.34±0.82	0.09	0.9853*	-0.13	0.19
	18QA	9.83±0.36*	9.07±0.65	6.95	11.99	9.33±0.90	0.10	0.9811*	0.17	0.06
百果重 HPW (g)	17QY	254.03±6.84**	170.13±0.91	71.04	239.22	144.50±30.93	0.21	0.9812*	0.19	-0.12
	17DM	247.18±2.30**	164.64±3.78	79.86	245.97	157.07±33.15	0.21	0.9681***	0.37	-0.23
	18QY	271.28±8.80**	184.48±2.45	94.85	325.53	180.11±40.66	0.23	0.9678***	0.54	0.19
	18DM	236.77±6.46**	155.79±3.57	61.32	256.43	163.31±36.51	0.22	0.9825*	0.05	-0.17
	18QA	233.38±1.89**	159.70±5.95	78.28	296.87	159.77±34.14	0.21	0.9788*	0.51	0.51
百仁重 HSW (g)	17QY	105.22±2.17**	70.04±0.69	27.73	91.24	56.08±11.05	0.20	0.9859*	0.05	-0.11
	17DM	100.82±1.49**	68.83±1.14	36.93	101.23	62.80±12.11	0.19	0.9719**	0.42	0.07
	18QY	114.32±2.73**	76.20±3.11	43.73	119.87	74.77±13.96	0.19	0.9775*	0.34	-0.03
	18DM	96.12±2.48**	63.88±1.06	30.07	106.51	67.38±13.71	0.20	0.9826*	0.14	-0.21
	18QA	100.24±1.44**	63.90±1.65	37.21	108.20	63.25±13.05	0.21	0.9666***	0.53	0.14

*、**和***分别代表在 0.05、0.01 和 0.001 水平上差异显著。17QY、17DM、18QY、18DM 和 18QA 分别代表 2017 年和 2018 年清苑(QY)、大名(DM)和迁安(QA)。

*, **, and *** indicate significant difference at the 0.05, 0.01, and 0.001 probability levels, respectively. 17QY, 17DM, 18QY, 18DM, and 18QA represent sampling in 2017 and 2018 from Qingyuan (QY), Daming (DM), and Qianan (QA), respectively. PL, PW, PT, SL, SW, ST, HPW, and HSW represent pod length, pod width, pod thickness, seed length, seed width, seed thickness, hundred-pod weight, and hundred-seed weight, respectively.

图 2 不同环境下 RIL 群体各性状的频率分布图

Fig. 2 Frequency profile for each trait of RIL population in different environments

缩写同表 1。Abbreviations are the same as those given in Table 1.

2.2 遗传连锁图构建与共线性分析

利用 SSR、AhTE、SRAP 和 TRAP 等分子标记对亲本进行多态性筛选, 获得 640 对条带清晰、多态性好的分子标记用于 RIL 群体基因分型。将分型后的基因型数据通过 JoinMap 4.0 软件(设置 LOD=3.0~10.0)进行连锁分析, 获得 1 张包含 21 个

连锁群的遗传连锁图谱(图 3)。该图谱包含 363 个标记位点, 单条连锁群长度为 39.59~101.05 cM, 包含 4~50 个分子标记, 标记间平均距离为 3.75 cM。其中, 标记位点最少的染色体为 B06 (4 个), 标记位点最多的染色体为 B09 (50 个), 29 个标记位点未匹配到染色体上, 命名为 Unknown 连锁群。与高密度图谱进

表 2 不同环境下各性状的相关性分析结果

Table 2 Correlation analysis of each trait in different environments

环境 Environment	性状 Trait	荚果长 PL	荚果宽 PW	荚果厚 PT	种子长 SL	种子宽 SW	种子厚 ST	百果重 HPW
17QY	荚果宽 PW	0.6536***						
	荚果厚 PT	0.7286***	0.9226***					
	种子长 SL	0.8522***	0.6346***	0.7011***				
	种子宽 SW	0.2752***	0.5291***	0.4692***	0.5357***			
	种子厚 ST	0.3724***	0.4974***	0.5333***	0.5713***	0.7453***		
	百果重 HPW	0.6587***	0.6515***	0.6454***	0.6549***	0.5196***	0.5614***	
	百仁重 HSW	0.6242***	0.6188***	0.6282***	0.6737***	0.6041***	0.5970***	0.8280***
17DM	荚果宽 PW	0.6667***						
	荚果厚 PT	0.7353***	0.9087***					
	种子长 SL	0.8430***	0.6208***	0.6751***				
	种子宽 SW	0.2599***	0.4804***	0.3924***	0.4370***			
	种子厚 ST	0.3991***	0.5326***	0.6052***	0.5025***	0.6033***		
	百果重 HPW	0.6214***	0.6927***	0.6884***	0.6196***	0.4634***	0.5350***	
	百仁重 HSW	0.6037***	0.6143***	0.6171***	0.6326***	0.5256***	0.5961***	0.8651***
18QY	荚果宽 PW	0.7442***						
	荚果厚 PT	0.6400***	0.9129***					
	种子长 SL	0.8711***	0.6054***	0.4848***				
	种子宽 SW	0.4281***	0.6622***	0.5653***	0.4141***			
	种子厚 ST	0.3921***	0.5563***	0.5647***	0.4347***	0.6530***		
	百果重 HPW	0.6801***	0.6522***	0.5825***	0.7041***	0.5554***	0.6193***	
	百仁重 HSW	0.7373***	0.7132***	0.6362***	0.7571***	0.6475***	0.6927***	0.8726***
18DM	荚果宽 PW	0.6995***						
	荚果厚 PT	0.6364***	0.9102***					
	种子长 SL	0.8786***	0.6328***	0.5997***				
	种子宽 SW	0.4231***	0.5523***	0.5578***	0.4899***			
	种子厚 ST	0.3408***	0.4766***	0.5764***	0.4895***	0.6946***		
	百果重 HPW	0.6586***	0.6285***	0.6474***	0.6724***	0.6040***	0.6302***	
	百仁重 HSW	0.6676***	0.6262***	0.6347***	0.7130***	0.6717***	0.7052***	0.8606***
18QA	荚果宽 PW	0.7231***						
	荚果厚 PT	0.6760***	0.9333***					
	种子长 SL	0.8586***	0.6254***	0.5920***				
	种子宽 SW	0.2765***	0.4873***	0.4558***	0.3500***			
	种子厚 ST	0.3117***	0.4761***	0.5240***	0.4215***	0.6740***		
	百果重 HPW	0.5869***	0.6571***	0.6460***	0.6029***	0.4700***	0.5189***	
	百仁重 HSW	0.4829***	0.5246***	0.5032***	0.5874***	0.5972***	0.6089***	0.8070***

***表示在 0.001 水平显著相关。缩写同表 1。

***: Significant correlation at $P < 0.001$. Abbreviations are the same as those given in Table 1.

表 3 RIL 群体各性状方差分析及广义遗传力

Table 3 Analysis of variance of each trait and broad-sense heritability in RIL population

变异来源 Source of variation	自由度 DF	荚果长 PL (mm)	荚果宽 PW (mm)	荚果厚 PT (mm)	种子长 SL (mm)	种子宽 SW (mm)	种子厚 ST (mm)	百果重 HPW (g)	百仁重 HSW (g)
区组间 Block/environment	5	2.05 ^{ns}	3.39 ^{ns}	5.87 ^{ns}	2.84 ^{ns}	3.23 ^{ns}	4.53 ^{ns}	29.36 ^{ns}	14.19 ^{ns}
基因型 Genotype (G)	314	143.74**	101.27**	105.53**	46.78**	10.30**	17.39**	31.78**	77.12**
环境 Environment (E)	4	502.85**	310.54**	915.58**	112.56**	154.97**	2337.02**	349.28**	1898.64**
基因型×环境 G × E	1196	8.79**	7.36**	7.53**	3.82**	3.08**	4.54**	4.30**	10.18**
遗传变异系数 GVC (%)	—	12.87	15.34	14.21	13.96	16.39	15.68	17.54	17.28
广义遗传力 h^2_B (%)	—	64.61	60.76	61.21	65.88	61.71	67.50	54.09	57.83

^{ns}代表差异不显著, *和**分别代表在 0.05 和 0.01 水平差异显著。缩写同表 1。^{ns}: not significant; * and ** represent significant difference at the 0.05 and 0.01 probability levels, respectively. Abbreviations are the same as those given in Table 1. GVC: genetic coefficient of variation.

B06 (1 个)、B07 (4 个)、B08 (6 个)、B09 (8 个)、B10 (5 个) 染色体上。除 A05 染色体外, 其他染色体上的标记顺序均存在位置颠倒变化。此外, A03 和 A06 染色体上的标记与整合图谱无共线性标记。

2.3 QTL 定位

2.3.1 加性 QTL 分析 英果、种子性状 QTL 定位分析表明, 在 2017—2018 年 5 个环境下共检测到 97 个 QTL (表 4 和图 3), 分布在 A02、A05、A08、A09、B02、B03、B04、B08 等 8 条染色体上, 其贡献率在 2.36%~12.15%, LOD 值在 2.52~11.01, 加性效应为-10.993~12.309。其中, 主效 QTL 有 4 个, 2 个与英果厚相关($qPTA08.3$ 和 $qPTA08.4$), 位于 A08 染色体 HBAUAh177~AhTE0658 标记区间, PVE 分

别为 11.06% (LOD=11.01) 和 12.15% (LOD=9.44); 1 个与英果宽相关($qPWA08.1$), 位于 A08 染色体 HBAUAh177~AhTE0658 标记区间, PVE 为 10.02% (LOD=8.35); 1 个与种子宽相关($qKWB08.5$), 位于 B08 染色体 AHGS1286~TC20B05 标记区间, PVE 为 11.97% (LOD=9.98)。58 个 QTL 的加性效应值为正, 推测控制性状的基因可能来源于母本; 39 个 QTL 的加性效应值为负, 推测控制性状的基因可能来源于父本。本研究共检测到 9 个 QTL 聚集区 (图 3), 分别为 A02 染色体的 AHGS1163~AHGS1886 标记区间、A08 染色体上的 Ah4-4~TC9B08、me3em14-196~Ah4-4、AhTE0658~TC6H03、TC6H03~AhTE0477 和 HBAUAh177~AhTE0658 标记区间, B02 染色体的

图 4 本研究遗传图谱与整合图谱的共线性

Fig. 4 Collinearity between genetic map and integrated map of this study

AHTE0398~CTW_NEW_38 标记区间、B04 染色体的 T3em5-340~me1em3-75 标记区间、B08 染色体的 AHGS1286~TC20B05 标记区间, 涉及荚果、种子 8 个相关性状, 说明这些染色体区段上的基因可能存在“一因多效”的现象。另外, 本研究在 3 个以上环境重复检测到的稳定 QTL 有 45 个(表 4 和图 3), 分布在 A02、A08、B04 和 B08 染色体上, 说明这些 QTL 受环境影响较小。

2.3.2 上位性 QTL 分析 对 8 个荚果、种子性状在 5 个环境下进行上位性 QTL 分析(表 5), 共获得 15 对上位性 QTL, 涉及荚果长、荚果宽、荚果厚、种子长、百果重和百仁重等 6 个性状, 其 LOD 值为 5.09~8.05, PVE 为 10.23%~51.84%。其中, 控制荚果长、种子长和百仁重的上位性 QTL 各 1 对, 其 LOD 值分别为 5.09、7.60 和 7.30, PVE 分别为 10.23%、11.61%、13.99%; 控制百果重的上位性 QTL 有 2 对, 其 LOD 值为 8.05 和 5.04, PVE 为 15.36%、17.75%; 控制荚果宽的上位性 QTL 有 2 对, 其 LOD 值为 5.33 和 5.54, PVE 为 11.95%~42.46%; 控制荚果厚的上位性 QTL 有 8 对, 其 LOD 值为 5.01~7.66, PVE 为 26.30%~51.84%。

2.4 QTL 与环境互作效应结果分析

2.4.1 加性 QTL 与环境互作分析 利用 IciMapping 4.2 软件加性 QTL 与环境的互作效应进行分析(表 6), 共有 6 对与环境有互作效应的加性 QTL, 与荚果长、种子厚和百果重相关的 QTL 各 1 个, 其加性效应值分别为 -0.55、-0.37 和 0.36, 加性遗传贡献率分别为 1.280%、0.624%和 0.618%, 与环境互作的遗传贡献率分别为 0.082%、0.059%和 0.014%; 与种子长相关的 QTL 有 3 个, 其加性效应值为 -0.642~-0.491, 加性遗传贡献率为 1.10%~1.90%, 与环境互作的遗传贡献率为 0.046%~0.159%。

2.4.2 上位性 QTL 与环境互作分析 由表 7 可知, 共有 13 对上位性 QTL 与环境有互作效应, 其中 3 对与荚果长相关, PVE 为 1.95%~2.65%, PVE (AAE) 为 0.007%~0.089%; 与荚果厚相关的 QTL 有 6 对, PVE 为 1.47%~2.81%, PVE (AAE) 为 0.007%~0.073%; 与种子长和百仁重分别相关的 QTL 各 2 对, 其 PVE 分别为 1.286%、4.009%和 2.417%、1.489%, PVE (AAE) 分别为 0.137%、0.024%和 0.039%、0.019%。所有和环境互作的 QTL, 在不同的环境下均表现出不同的互作效应。

3 讨论

花生荚果、种子性状与产量紧密相关, 是重要的农艺性状。本研究选用冀花 5 号和 M130 2 个花生品种作

为亲本材料, 其生长发育和对环境的适应性均表现良好, 而且 2 个亲本间与荚果、种子相关的 8 个性状差异显著($P < 0.01$)。在构建的 RIL 群体中, 荚果长、荚果宽、荚果厚、种子长、种子宽、种子厚、百果重和百仁重等 8 个性状的变异符合正态分布(图 2), 且表现出较大的变异范围, 其最大、最小值均超过双亲, 这为构建花生遗传连锁图以及 QTL 分析奠定了坚实的基础。

一般认为, 主效 QTL 的贡献率大于 10%, LOD 值越大, QTL 越稳定。本研究通过构建遗传连锁图谱, 结合多年多环境的表型数据共检测到 97 个 QTL, 其中, 在 A08 染色体 AHTE0658 标记附近检测到与百仁重相关的 QTL, 与 Lu 等^[27]的产量 QTLs meta 分析结果一致。然而, Lu 等^[27]在 B08 染色体 AHGS2268~AHGS494 区间检测到 2 个与百果重相关的 Meta QTL, 而本研究与百果重相关的 QTL 则是在 B08 染色体的 AHGS1286~TC20B05 区间, QTL 标记区间的差异可能是由于图谱之间的标记种类不一致所造成。在与前人^[13,28-32]的研究对比中发现, 前人重复检测到的 QTL 主要集中在 A05 染色体上, 而本研究定位到的 QTL 集中分布在 A02、A08 和 B02 染色体上, 并且具有较高的贡献率。此外, 4 个主效 QTL 分别分布在 A08 染色体(*qPWA08.1*、*qPTA08.3*、*qPTA08.4*) HBAUAh177~AhTE0658 区间和 B08 染色体上(*qKWB08.5*) AHGS1286~TC20B05 区间上, 与 Lu 等^[27]的研究结果不同, 说明这些 QTL 是全新的。本研究发现了 9 个 QTL 聚集区, 其中 5 个 QTL 聚集区分布在 A08 染色体上, 涉及所有的荚果、种子相关性状, 且在多个环境下能够被重复检测到, 表明所检测到的 QTL 是稳定的, 且在 A08 染色体上与荚果、种子性状相关的 QTL 鲜有报道。因此, A08 染色体是研究花生荚果、种子相关性状十分重要的染色体之一, 可进一步进行分子标记的加密研究。

基因型×环境互作是作物数量性状的普遍属性和遗传育种改良的关注重点, 但在前人^[27-32]的研究中未进行基因型×环境互作分析, 本研究共获得 6 个与环境互作的加性 QTL 和 15 对上位性 QTL, 涉及荚果长、荚果厚、种子长、种子厚、百果重和百仁重等性状, 说明在花生荚果、种子相关性状中存在基因型×环境互作效应。因此, 在利用 QTL 改良作物品种时, 既需注重 QTL 的遗传主效应, 还需重视 QTL 与环境的互作效应^[33], 上位性效应对数量性状亦有重要的作用^[34]。

Table 4 QTL-mapping of pod and kernel related traits

性状	位点	环境	染色体	位置	范围	标记区间	LOD	可解释的表型变异	加性效应	品种
Trait	QTL	Environment	Chr.	Position	Range	Marker interval		PVE (%)	Additive	Variety
荚果长 PL (mm)	<i>qPLA08.5</i>	17QY	A08	19.317	1.395–24.581	me3em14-196-Ah4-4	3.0543	4.5412	1.0026	冀花 5 号 Jihua 5
	<i>qPLB04.2</i>	18QY	B04	48.814	45.200–53.084	T3em5-340-me1em3-75	3.1524	4.4841	–1.0520	M130
	<i>qPLA02.2</i>	18QY	A02	33	28.586–35.04	AHGS1163–AHGS1886	3.4276	4.1455	–1.0090	M130
	<i>qPLA08.2</i>	18QY	A08	16.487	1.395–24.581	me3em14-196-Ah4-4	3.1650	5.3035	1.1420	冀花 5 号 Jihua 5
	<i>qPLB04.1</i>	18DM	B04	31.814	29.825–32.253	PMc348–GM1641	2.7216	2.4116	–0.7788	M130
	<i>qPLA08.3</i>	18DM	A08	17.43	1.395–24.581	me3em14-196-Ah4-4	3.6112	5.5059	1.1219	冀花 5 号 Jihua 5
	<i>qPLA02.1</i>	18QA	A02	31	28.586–35.040	AHGS1163–AHGS1886	3.1466	3.8886	–0.8444	M130
	<i>qPLA08.4</i>	18QA	A08	17.43	1.395–24.581	me3em14-196-Ah4-4	3.1664	6.2318	1.0698	冀花 5 号 Jihua 5
	<i>qPLA08.1</i>	18QA	A08	8.403	2.674–9.420	HBAAh177–AhTE0658	3.1246	3.7403	0.8300	冀花 5 号 Jihua 5
	<i>qPW408.9</i>	17QY	A08	27	24.581–32.375	Ah4-4–TC9B08	3.0347	3.4027	0.3487	冀花 5 号 Jihua 5
	<i>qPW408.1</i>	17QY	A08	5.539	2.674–9.420	HBAAh177–AhTE0658	8.3529	10.0181	0.6021	冀花 5 号 Jihua 5
	<i>qPW409.1</i>	17DM	A09	47.976	44.512–52.510	AHS1620-me4em15-230	3.4111	5.6928	–0.4961	M130
	<i>qPW408.5</i>	17DM	A08	25	24.581–32.375	Ah4-4–TC9B08	2.6823	2.4856	0.3265	冀花 5 号 Jihua 5
	<i>qPW408.1</i>	17DM	B08	0	0–6.125	AHGS1286–TC20B05	4.5802	4.1738	–0.4260	M130
	<i>qPW408.2</i>	17DM	A08	6.971	2.674–9.420	HBAAh177–AhTE0658	7.2488	8.0948	0.5908	冀花 5 号 Jihua 5
荚果厚 PT (mm)	<i>qPW408.6</i>	18QY	A08	26	24.581–32.375	Ah4-4–TC9B08	3.4050	4.9727	0.3919	冀花 5 号 Jihua 5
	<i>qPW408.7</i>	18DM	A08	27	24.581–32.375	Ah4-4–TC9B08	5.1642	6.0632	0.4812	冀花 5 号 Jihua 5
	<i>qPW408.3</i>	18DM	B08	1	0–6.125	AHGS1286–TC20B05	4.8423	5.3595	–0.4547	M130
	<i>qPW408.3</i>	18DM	A08	6.971	2.674–9.420	HBAAh177–AhTE0658	6.2926	7.5419	0.5384	冀花 5 号 Jihua 5
	<i>qPW408.8</i>	18QA	A08	27	24.581–32.375	Ah4-4–TC9B08	4.0778	5.4765	0.3976	冀花 5 号 Jihua 5
	<i>qPW408.2</i>	18QA	B08	0	0–6.125	AHGS1286–TC20B05	3.2573	3.7144	–0.3288	M130
	<i>qPW408.4</i>	18QA	A08	7.687	2.674–9.420	HBAAh177–AhTE0658	5.0836	6.6321	0.4390	冀花 5 号 Jihua 5
	<i>qPTA08.6</i>	17QY	A08	22.146	1.395–24.581	me3em14-196-Ah4-4	4.2717	6.0053	0.4499	冀花 5 号 Jihua 5
	<i>qPTA08.1</i>	17QY	A08	6.255	2.674–9.420	HBAAh177–AhTE0658	3.8997	5.4416	0.4305	冀花 5 号 Jihua 5
	<i>qPTA08.7</i>	17DM	A08	25	24.581–32.375	Ah4-4–TC9B08	4.6830	5.2195	0.4340	冀花 5 号 Jihua 5
	<i>qPTB08.1</i>	17DM	B08	0	0–6.125	AHGS1286–TC20B05	3.5352	3.7738	–0.3716	M130
	<i>qPTA08.2</i>	17DM	A08	6.255	2.674–9.420	HBAAh177–AhTE0658	4.1823	5.3897	0.4421	冀花 5 号 Jihua 5
	<i>qPTA08.5</i>	18QY	A08	12	9.420–15.535	AhTE0658–TC6H03	3.3146	4.8431	0.3898	冀花 5 号 Jihua 5
	<i>qPTA09.1</i>	18DM	A09	46.976	44.512–52.510	AHS1620-me4em15-230	3.9877	5.5482	–0.4349	M130

(续表 4)

性状 Trait	位点 QTL	环境 Environment	染色体 Chr.	位置 Position	范围 Range	标记区间 Marker interval	LOD	可解释的表型变异 PVE (%)	加性效应 Additive	品种 Variety
种子长 SL (mm)	<i>qPTB08.2</i>	18QA	B08	0	0-6.125	AHGS1286-TC20B05	3.3221	3.5571	-0.3361	M130
	<i>qPT408.4</i>	18QA	A08	7.688	2.674-9.420	HBAUAh177-AhTE0658	9.4370	12.1489	0.6205	冀花 5 号 Jihua 5
	<i>qSLB04.3</i>	17QY	B04	51.814	45.200-53.084	T3em5-340-me1em3-75	3.5098	4.5251	-0.4663	M130
	<i>qSLA02.4</i>	17QY	A02	34	28.586-35.040	AHGS1163-AHGS1886	4.5943	5.4414	-0.5079	M130
	<i>qSLA02.2</i>	17DM	A02	33	28.586-35.040	AHGS1163-AHGS1886	5.3238	7.4048	-0.6248	M130
	<i>qSLB04.2</i>	18QY	B04	49.814	45.200-53.084	T3em5-340-me1em3-75	4.3546	6.0388	-0.5601	M130
	<i>qSLA02.3</i>	18QY	A02	33	28.586-35.040	AHGS1163-AHGS1886	5.7194	6.4678	-0.5774	M130
	<i>qSLA08.2</i>	18QY	A08	18.373	1.395-24.581	me3em14-196-Ah4-4	4.3920	6.4226	0.5760	冀花 5 号 Jihua 5
	<i>qSLB02.1</i>	18QY	B02	10	10.000-29.536	AHTE0398-CTW_NEW_38	2.5587	2.3638	-0.3495	M130
	<i>qSLB04.1</i>	18DM	B04	16.405	43.260-4.103	AHTE0001-AHM091	3.9425	5.5578	-0.4300	M130
	<i>qSLA08.1</i>	18DM	A08	9.119	2.674-9.420	HBAUAh177-AhTE0658	2.8980	3.8087	0.3432	冀花 5 号 Jihua 5
	<i>qSLA02.1</i>	18QA	A02	32	28.586-35.040	AHGS1163-AHGS1886	3.3469	3.8192	-0.3879	M130
	<i>qSLA08.3</i>	18QA	A08	18.373	1.395-24.581	me3em14-196-Ah4-4	4.1987	6.4454	0.5045	冀花 5 号 Jihua 5
	<i>qSWB08.1</i>	17QY	B08	0	0-6.125	AHGS1286-TC20B05	3.3062	5.0411	-0.1970	M130
	<i>qSWB08.2</i>	17DM	B08	0	0-6.125	AHGS1286-TC20B05	3.2831	3.6766	-0.1703	M130
种子宽 SW (mm)	<i>qSWA08.2</i>	17DM	A08	26	15.535-26.911	TC6H03-AhTE0477	3.9168	4.8359	0.1949	冀花 5 号 Jihua 5
	<i>qSWA08.4</i>	18QY	A08	27	24.581-32.375	Ah4-4-TC9B08	2.7094	3.7658	0.1335	JH5
	<i>qSWB08.4</i>	18QY	B08	2	0-6.125	AHGS1286-TC20B05	5.5200	7.3282	-0.1880	M130
	<i>qSWB02.1</i>	18QY	B02	12	10.000-29.536	AHTE0398-CTW_NEW_38	2.5171	3.4186	-0.1275	M130
	<i>qSWA09.1</i>	18DM	A09	23.976	23.052-24.982	RN27A10-AHTE0122	2.6959	3.1535	0.1305	冀花 5 号 Jihua 5
	<i>qSWA02.1</i>	18DM	A02	30	28.586-35.040	AHGS1163-AHGS1886	3.4558	3.8727	0.1449	冀花 5 号 Jihua 5
	<i>qSWB08.5</i>	18DM	B08	3	0-6.125	AHGS1286-TC20B05	9.9761	11.9698	-0.2551	M130
	<i>qSWA08.1</i>	18DM	A08	12	9.420-15.535	AhTE0658-TC6H03	4.1572	4.7351	0.1598	冀花 5 号 Jihua 5
	<i>qSWA02.2</i>	18QA	A02	32	28.586-35.040	AHGS1163-AHGS1886	3.2739	4.3875	0.1518	冀花 5 号 Jihua 5
	<i>qSWA08.3</i>	18QA	A08	26	24.581-32.375	Ah4-4-TC9B08	3.5110	4.5457	0.1544	冀花 5 号 Jihua 5
	<i>qSWB08.3</i>	18QA	B08	0	0-6.125	AHGS1286-TC20B05	4.8277	5.6235	-0.1723	M130
	<i>qSWB02.2</i>	18QA	B02	13	10.000-29.536	AHTE0398-CTW_NEW_38	3.0550	4.4285	-0.1526	M130
	<i>qST409.1</i>	17QY	A09	22.976	21.827-23.052	T1me13-75-RN27A10	2.9792	4.3897	0.1586	冀花 5 号 Jihua 5
	<i>qSTB08.1</i>	17QY	B08	0	0-6.125	AHGS1286-TC20B05	4.1523	5.9184	-0.1856	M130
	<i>qSTB08.5</i>	17DM	B08	1	0-6.125	AHGS1286-TC20B05	3.5110	5.2695	-0.1578	M130
种子厚 ST (mm)	<i>qSTB08.3</i>	18QY	A08	19.317	1.395-24.581	me3em14-196-Ah4-4	4.3155	6.9533	0.2296	冀花 5 号 Jihua 5
	<i>qSTB08.2</i>	18QY	B08	0	0-6.125	AHGS1286-TC20B05	4.6686	4.8687	-0.1935	M130
	<i>qST408.4</i>	18QY	A08	21	15.535-26.911	TC6H03-AhTE0477	2.8698	3.8907	0.1716	冀花 5 号 Jihua 5

(续表 4)

性状 Trait	位点 QTL	环境 Environment	染色体 Chr.	位置 Position	范围 Range	标记区间 Marker interval	LOD	可解释的表型变异 PVE (%)	加性效应 Additive	品种 Variety
百果重 HPW (g)	<i>qSTA09.2</i>	18DM	A09	24.976	23.052–24.982	RN27A10–AHTe0122	3.8787	4.1400	0.1812	冀花 5 号 Jihua 5
	<i>qSTB08.3</i>	18DM	B08	0	0–6.125	AHGS1286–TC20B05	5.4215	5.8448	–0.2147	M130
	<i>qSTB03.1</i>	18DM	B03	59.043	27.960–64.668	GM1954–IPAHM103	2.8689	3.5976	0.1682	冀花 5 号 Jihua 5
	<i>qSTA08.1</i>	18DM	A08	10	9.420–15.535	AHTe0658–TC6H03	6.5305	7.3459	0.2400	冀花 5 号 Jihua 5
	<i>qSTA08.5</i>	18QA	A08	29	24.581–32.375	Ah4-4–TC9B08	5.1955	7.3853	0.2579	冀花 5 号 Jihua 5
	<i>qSTB08.4</i>	18QA	B08	0	0–6.125	AHGS1286–TC20B05	2.6080	3.1638	–0.1697	M130
	<i>qSTA08.2</i>	18QA	A08	18	15.535–26.911	TC6H03–AHTe0477	3.5829	5.2767	0.2178	冀花 5 号 Jihua 5
	<i>qHPW408.8</i>	17QY	A08	31	24.581–32.375	Ah4-4–TC9B08	2.6120	2.8840	6.1294	J 冀花 5 号 Jihua 5
	<i>qHPW408.3</i>	17QY	B08	1	0–6.125	AHGS1286–TC20B05	4.2913	4.8043	–7.9731	M130
	<i>qHPW408.1</i>	17QY	A08	6.971	2.674–9.420	HBAUAh177–AHTe0658	3.9420	5.0068	8.1239	冀花 5 号 Jihua 5
	<i>qHPW408.1</i>	17DM	B08	0	0–6.125	AHGS1286–TC20B05	5.4732	6.1589	–9.2979	M130
	<i>qHPW408.2</i>	17DM	A08	6.971	2.674–9.420	HBAUAh177–AHTe0658	3.3610	4.5239	7.9317	冀花 5 号 Jihua 5
	<i>qHPW408.5</i>	18QY	A08	26	24.581–32.375	Ah4-4–TC9B08	3.7742	5.4674	10.1994	冀花 5 号 Jihua 5
	<i>qHPW409.1</i>	18DM	A09	1.574	1.243–1.881	me10em6-244–T3me4-50	2.9275	4.4348	9.1722	冀花 5 号 Jihua 5
	<i>qHPW408.6</i>	18DM	A08	27	24.581–32.375	Ah4-4–TC9B08	4.3701	4.5890	9.3388	冀花 5 号 Jihua 5
	<i>qHPW408.4</i>	18DM	B08	1	0–6.125	AHGS1286–TC20B05	6.3447	6.2963	–10.9930	M130
	<i>qHPW408.3</i>	18DM	A08	7.687	2.674–9.420	HBAUAh177–AHTe0658	7.3085	7.9283	12.3093	冀花 5 号 Jihua 5
	<i>qHPW408.7</i>	18QA	A08	27	24.581–32.375	Ah4-4–TC9B08	3.3108	4.3355	7.7270	冀花 5 号 Jihua 5
	<i>qHPW408.2</i>	18QA	B08	0	0–6.125	AHGS1286–TC20B05	3.1924	3.6078	–7.0792	M130
	<i>qHPW408.4</i>	18QA	A08	8.403	2.674–9.420	HBAUAh177–AHTe0658	6.2150	7.9641	10.5143	冀花 5 号 Jihua 5
百仁重 HSW (g)	<i>qHSW409.2</i>	17QY	A09	19.976	19.851–20.044	AHGS0362–AHS1950	2.7386	3.9653	2.2810	冀花 5 号 Jihua 5
	<i>qHSW408.6</i>	17QY	A08	28	24.581–32.375	Ah4-4–TC9B08	3.2048	4.9840	2.5511	冀花 5 号 Jihua 5
	<i>qHSW408.4</i>	18QY	A08	26	24.581–32.375	Ah4-4–TC9B08	6.1813	8.9514	4.4051	冀花 5 号 Jihua 5
	<i>qHSW402.1</i>	18QY	B02	10	10–29.536	AHTe0398–CTW_NEW_38	3.4265	4.1876	–3.0213	M130
	<i>qHSW408.5</i>	18DM	A08	27	24.581–32.375	Ah4-4–TC9B08	3.1160	4.3944	2.9937	冀花 5 号 Jihua 5
	<i>qHSW408.1</i>	18DM	B08	0	0–6.125	AHGS1286–TC20B05	4.3546	5.0700	–3.2325	M130
	<i>qHSW408.1</i>	18DM	A08	9.119	2.674–9.420	HBAUAh177–AHTe0658	4.7443	5.7178	3.4257	冀花 5 号 Jihua 5
	<i>qHSW409.1</i>	18QA	A09	1.574	1.243–1.881	me10em6-244–T3me4-50	2.6987	4.1254	3.2042	冀花 5 号 Jihua 5
	<i>qHSW408.2</i>	18QA	A08	18.373	1.395–24.581	me3em14-196–Ah4-4	2.6696	4.3569	3.3060	冀花 5 号 Jihua 5
	<i>qHSW408.3</i>	18QA	A08	20	15.535–26.911	TC6H03–AHTe0477	4.2105	5.6344	3.7483	冀花 5 号 Jihua 5

缩写同表 1。Abbreviations are the same as those given in Table 1. PVE: phenotypic variation explained.

表 5 荚果和种子相关性状的上位性 QTL 定位结果
Table 5 Epistatic QTL mapping for pod and seed related traits

性状	上位性 QTL 名称	环境	染色体	位置 1	标记区间 1	上位性 QTL 名称	染色体	位置 2	标记区间 2	LOD	可解释的遗传变异 PVE (%)
Trait	Epi-QTL name	Environment	Chr.	Position 1	Marker interval 1	Epi-QTL name	Chr.	Position 2	Marker interval 2	LOD	PVE (%)
PL (mm)	Epi-qPLA09.1	18BD	A09	50.976	AHS1620-me4em15-230	Epi-qPLA05.1	A05	50	T2me4-75-seq18C2	5.09	10.23
PW (mm)	Epi-qPWB08.1	17BD	B08	5	AHGS1286-TC20B05	Epi-qPWA08.2	A08	25	TC6H03-AhTE0477	5.33	11.95
	Epi-qPWA08.1	18BD	A08	15.544	me3em14-196-Ah4-4	Epi-qPWA08.1	A08	20.26	me3em14-196-Ah4-4	5.54	42.46
PT (mm)	Epi-qPTB09.1	17BD	B09	5	T3me2-388-AHGS1576	Epi-qPTB09.1	B09	10	T3me2-388-AHGS1576	6.05	39.57
	Epi-qPTA02.3	17BD	A02	50	AHGS1886-AHGS1159	Epi-qPTA02.3	A02	55	AHGS1886-AHGS1159	5.05	40.63
	Epi-qPTA08.1	17BD	A08	10.827	me3em14-196-Ah4-4	Epi-qPTA08.1	A08	15.544	me3em14-196-Ah4-4	7.66	51.84
	Epi-qPTA03.1	17BD	A03	40	AhTE0570-TC4G02	Epi-qPTA03.1	A03	45	AhTE0570-TC4G02	6.42	37.16
	Epi-qPTA10.1	17BD	A10	20	AhTE0586-AHGS1192	Epi-qPTA10.1	A10	25	AHGS1192-seq3e10	6.56	38.94
	Epi-qPTA02.2	17DM	A02	45	AHGS1886-AHGS1159	Epi-qPTA02.2	A02	50	AHGS1886-AHGS1159	6.05	40.39
	Epi-qPTA08.2	17DM	A08	15.544	me3em14-196-Ah4-4	Epi-qPTA08.2	A08	20.26	me3em14-196-Ah4-4	5.01	39.62
SL (mm)	Epi-qPTA02.1	18QA	A02	10	pPGSseq14F4-Ah3TC13E05	Epi-qPTA02.1	A02	15	Ah3TC13E05-AHGS1463	5.37	26.30
	Epi-qSLB08.1	17BD	B08	0	AHGS1286-TC20B05	Epi-qSLA08.1	A08	25	TC6H03-AhTE0477	7.60	11.61
HPW (g)	Epi-qHPWB08.1	17BD	B08	5	AHGS1286-TC20B05	Epi-qHPWA08.1	A08	25	TC6H03-AhTE0477	8.05	17.75
	Epi-qHPWB08.2	18DM	B08	5	AHGS1286-TC20B05	Epi-qHPWA08.2	A08	25	TC6H03-AhTE0477	5.04	15.36
HSW (g)	Epi-qHSWB08.1	17BD	B08	5	AHGS1286-TC20B05	Epi-qHSWA08.1	A08	25	TC6H03-AhTE0477	7.30	13.99

缩写同表 1。Abbreviations are the same as those given in Table 1. PVE: phenotypic variation explained.

表 6 荚果和种子相关性状的加性 QTL 与环境互作结果
Table 6 Interaction effects of additive QTLs by environments for pod and seed related traits

性状	位置	标记区间	LOD	LOD(A)	LOD (AbyE)	可解释的遗传变异 PVE	可解释的遗传变异 PVE(A)	可解释的遗传变异 PVE (AbyE)	加性效应 Add	AbyE_01	AbyE_02	AbyE_03	AbyE_04	AbyE_05
Trait	Position	Marker interval	LOD	LOD(A)	LOD (AbyE)	PVE	PVE(A)	PVE(AbyE)	Add	AbyE_01	AbyE_02	AbyE_03	AbyE_04	AbyE_05
HPW	1.976	T3me4-50-me10em13-84	3.2854	3.1620	0.1234	0.6316	0.6176	0.0140	0.3661	-0.0060	-0.0408	0.0953	0.0160	-0.0645
SL	16.405	AHM091-AHTE0001	6.4625	6.2415	0.2211	1.1913	1.1450	0.0462	-0.5154	0.1206	-0.1441	-0.0132	0.1118	-0.0751
PL	32.814	GM1641-Ah3TC39B04	7.7019	7.1093	0.5927	1.3629	1.2801	0.0828	-0.5506	0.1878	0.0587	-0.1780	-0.1467	0.0782
SL	49.814	T3em5-340-me1em3-75	6.2931	5.6064	0.6866	1.2594	1.1008	0.1586	-0.4907	0.0103	-0.1087	-0.2820	0.2596	0.1208
SL	33.000	AHGS1163-AHGS1886	10.3475	9.9861	0.3615	1.9775	1.9001	0.0773	-0.6416	0.0270	0.0248	-0.1949	0.2023	-0.0592
ST	37.706	GM1954-seq2H08	3.4137	3.1998	0.2139	0.6830	0.6243	0.0588	-0.3667	-0.0110	-0.2127	0.0458	0.0907	0.0872

缩写同表 1。Abbreviations are the same as those given in Table 1. PVE: phenotypic variation explained.

表 7 荚果和种子相关性状的上位性 QTL 与环境互作效应
Table 7 Interaction effects of epistatic QTLs by environments for pod and seed related traits

Chr.1	位置 1 Position 1	性状 Trait	标记区间 1 Marker interval 1	Chr.2	位置 2 Position 2	标记区间 2 Marker interval 2	LOD	LOD (AAbYE)	PVE	PVE (AAbYE)	Add1	Add2	AddbyAdd	AAbYE_01	AAbYE_02	AAbYE_03	AAbYE_04	AAbYE_05
A09	45.976	PL	AHS1620-me4em15-230	B07	0	TC1A08-TC9H09	7.0121	0.0728	1.9524	0.0197	-0.1218	0.0794	-0.5448	-0.0493	-0.0654	0.0668	0.0148	0.0331
A09	50.976	PL	AHS1620-me4em15-230	A06	35	me7em1-83-me8em16-92	7.8477	0.0188	2.2588	0.0066	0.0036	0.2423	-0.5959	0.0149	-0.0405	-0.0235	0.0533	-0.0043
A09	45.976	PL	AHS1620-me4em15-230	B03	31.236	GM1954-IPAHM103	10.0123	0.4698	2.6465	0.0887	-0.1830	-0.3668	0.6229	-0.1048	0.1381	0.1390	-0.1102	-0.0622
A02	0	PT	pGSSseq14F4-Ah3TC13E05	A05	5	me7em9-96-me13em5-112	8.6941	0.3066	2.3716	0.0727	-0.0142	-0.1429	-0.5926	-0.0159	-0.1916	0.0964	0.0257	0.0854
A02	60	PT	AHGS1886-AHGS1159	A03	10	RM17H09-me8em1-286	7.1732	0.1598	1.9488	0.0372	0.1981	0.0409	-0.5484	0.0342	0.0110	-0.1155	-0.0432	0.1136
A02	45	PT	AHGS1886-AHGS1159	A06	36.412	TC7C06-AHTE0372	8.9590	0.1938	2.4400	0.0354	-0.2324	0.4976	-0.6080	-0.0709	-0.0324	-0.0690	0.1100	0.0623
A08	6.111	PT	me3em14-196-Ah4-4	B03	2.834	AHBGSC1003E10-GM1996	10.1986	0.0214	2.8149	0.0074	0.5756	0.2100	0.6596	0.0296	0.0139	0.0111	-0.0598	0.0053
A08	1.395	PT	me3em14-196-Ah4-4	A08	25	TC6H03-AhTE0477	5.4087	0.2251	1.4752	0.0536	0.4861	0.1886	-0.4783	-0.1029	0.1750	-0.0222	-0.0274	-0.0225
A08	15.544	PT	me3em14-196-Ah4-4	B02	10	AHTE0398-CTW_NEW_38	6.5397	0.3284	1.6356	0.0709	0.7735	-0.5558	-0.4935	0.0526	-0.1013	-0.0825	-0.0451	0.1763
B08	0	SL	AHGS1286-TC20B05	B03	59.043	GM1954-IPAHM103	5.0287	0.5997	1.2864	0.1371	-0.0958	-0.1712	0.4220	-0.1143	0.2612	-0.0654	-0.1314	0.0500
B08	0	SL	AHGS1286-TC20B05	A08	25	TC6H03-AhTE0477	15.7588	0.1295	4.0090	0.0244	-0.1851	0.4017	0.7983	0.1060	0.0345	-0.0720	-0.0220	-0.0465
A03	35	HSW	AhTE0570-TC4G02	B03	6.453	AHGS1940a-AHGS1940b	9.1572	0.2059	2.4169	0.0351	-0.2737	-0.1534	-0.6022	0.0048	-0.1046	0.0963	-0.0615	0.0650
A10	20	HSW	AhTE0586-AHGS1192	B02	25	AHTE0398-CTW_NEW_38	5.4877	0.1016	1.4894	0.0194	0.0107	-0.2795	-0.4755	0.0571	-0.0731	-0.0229	0.0769	-0.0380

缩写同表 1。PVE: 可解释的遗传变异。
Abbreviations are the same as those given in Table 1. PVE: phenotypic variation explained.

随着分子标记的开发应用和 QTL 定位技术的不断发展, 在分子标记辅助育种中既应该考虑起主效作用的 QTL, 又要考虑与其存在上位效应的 QTL。然而, 同一性状的 QTL 在不同定位群体和不同环境下可能表现不一致, 通过对 QTL 在不同环境背景下的研究, 有利于定位到受环境影响较小的 QTL。不仅考虑到显性和上位性, 同时考虑到与环境的互作效应, 有助于提高分子标记选择的效率。

4 结论

本研究构建了 1 张包含 363 个标记位点、21 条连锁群、覆盖长度为 1360.38 cM 的花生遗传连锁图谱。利用该图谱对 2017—2018 年 5 个环境下 8 个荚果、种子相关性状进行 QTL 定位, 获得 97 个 QTL, 其中, 4 个主效 QTL 分别为 *qPWA08.1*、*qPTA08.3*、*qPTA08.4* 和 *qSWB08.5*。3 个以上环境重复检测到的稳定 QTL 有 45 个, A02、A08、B02、B04 和 B08 染色体上存在 9 个 QTL 聚集区。对 8 个荚果、种子相关性状在 5 个环境下进行上位性 QTL 定位分析, 检测到 15 对上位性 QTL, 涉及荚果长、荚果宽、荚果厚、种子长、百果重和百仁重等 6 个性状。

References

- [1] 禹山林. 中国花生品种及其系谱. 上海: 上海科技出版社, 2008. pp 353–465.
Yu S L. Chinese Peanut Varieties and Their Lines. Shanghai: Shanghai Scientific & Technical Publishers, 2018. pp 353–465 (in Chinese).
- [2] Xiang D Q, Cao H H, Cao Y G, Yang J P, Huang L J, Wang S C, Dai J R. Construction of a genetic map and location of quantitative trait loci for yield component traits in maize by SSR markers. *Acta Genet Sin*, 2001, 28: 778–784.
- [3] Varshney R K, Close T J, Singh N K, Hoisington D A, Cook D R. Orphan legume crops enter the genomics era! *Curr Opin Plant Biol*, 2009, 12: 202–210.
- [4] 方宣钧. 作物 DNA 标记辅助育种. 北京: 科学出版社, 2001. pp 305–336.
Fang X J. Crop DNA Marker-assisted Breeding. Beijing: Science Press, 2001. pp 305–336 (in Chinese).
- [5] Wang B H, Guo W Z, Zhu X F, Wu Y T, Huang N T, Zhang T Z. QTL mapping of yield and yield components for elite hybrid derived-RILs in upland cotton. *J Genet Genomics*, 2007, 34: 35–45.
- [6] Luo H Y, Guo J B, Ren X P, Chen W G, Huang L, Zhou X J, Chen Y N, Liu N, Xiong F, Lei Y, Liao B S, Jiang H F. Chromosomes A07 and A05 associated with stable and major QTLs for pod weight and size in cultivated peanut (*Arachis hypogaea* L.). *Theor Appl Genet*, 2018, 131: 267–282.
- [7] Wang Z H, Huai D X, Zhang Z H, Cheng K, Kang Y P, Wan L Y, Yan L Y, Jiang H F, Lei Y, Liao B S. Development of a high-density genetic map based on specific length amplified fragment sequencing and its application in quantitative trait loci analysis for yield-related traits in cultivated peanut. *Front Plant Sci*, 2018, 9: 827.
- [8] Luo H Y, Ren X P, Li Z D, Xu Z H, Li X P, Huang L, Zhou X J, Chen Y N, Chen W G, Lei Y, Liao B S, Pandey M K, Varshney R K, Guo B Z, Jiang X G, Liu F, Jiang H F. Co-localization of major quantitative trait loci for pod size and weight to a 3.7 cM interval on chromosome A05 in cultivated peanut (*Arachis hypogaea* L.). *BMC Genomics*, 2017, 18: 58.
- [9] 李英杰. 栽培种花生株高、分枝数及荚果性状 QTL 定位分析. 山东农业大学硕士学位论文, 山东泰安, 2016.
Li Y J. QTL Analysis for Plant Height, Total Branching Number and Pod Traits in Peanut (*Arachis hypogaea* L.). MS Thesis of Shandong Agricultural University, Tai'an, Shandong, China, 2016 (in Chinese with English abstract).
- [10] 李振东, 李新平, 黄莉, 任小平, 陈玉宁, 周小静, 廖伯寿, 姜慧芳. 栽培种花生荚果大小相关性状 QTL 定位. 作物学报, 2015, 41: 1313–1323.
Li Z D, Li X P, Huang L, Ren X P, Chen Y N, Zhou X J, Liao B S, Jiang H F. Mapping of QTLs for pod size related traits in cultivated peanut (*Arachis hypogaea* L.). *Acta Agron Sin*, 2015, 41: 1313–1323 (in Chinese with English abstract).
- [11] 吕维娜. 花生栽培种 SSR 遗传连锁图谱构建及重要产量性状 QTL 定位分析. 郑州大学硕士学位论文, 河南郑州, 2014.
Lyu W N. Construction of Genetic Linkage Map Based on SSR Markers and QTLs Identification for Major Yield Traits in the Cultivated Peanut (*Arachis hypogaea* L.). MS Thesis of Zhengzhou University, Zhengzhou, Henan, China, 2014 (in Chinese with English abstract).
- [12] 成良强. 花生遗传图谱构建及产量相关性状的 QTL 分析. 中国农业科学院硕士学位论文, 北京, 2014.
Cheng L Q. Construction of Genetic Linkage Map and QTL Analysis for Yield Related Traits in Peanut (*Arachis hypogaea* L.). MS Thesis of Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing, China, 2014 (in Chinese with English abstract).
- [13] Shirasawa K, Koilkonda P, Aoki K, Hirakawa H, Tabata S, Watanabe M, Hasegawa M, Kiyoshima H, Suzuki S, Kuwata C, Naito Y, Kuboyama T, Nakaya A, Sasamoto S, Watanabe A, Kato M, Kawashima K, Kishida Y, Kohara M, Kurabayashi A, Chika T, Tsuruoka H, Wada T, Isobe S. In silico polymorphism analysis for the development of simple sequence repeat and transposon markers and construction of linkage map in cultivated peanut. *BMC Plant Biol*, 2012, 12: 80.
- [14] 姜慧芳. 花生种质资源描述规范和数据标准, 3-9. 北京: 中国农业出版社, 2006. pp 355–455.
Jiang H F. Specification for Description and Data of Peanut Germplasm Resources, 3-9. Beijing: China Agriculture Press, 2016. pp 355–455 (in Chinese).
- [15] 王亮, 杨鑫雷, Getahun A, 崔顺立, 穆国俊, 刘立峰, 李自超. 栽培种花生 AFLP 标记体系的优化及多态性引物筛选. 核农学报, 2017, 31: 2087–2095.
Wang L, Yang X L, Getahun A, Cui S L, Mu G J, Liu L F, Li Z C. Screening for polymorphic primer pairs and optimization of AFLP marker system in peanut. *J Nucl Agric Sci*, 2017, 31: 2087–2095 (in Chinese with English abstract).

- [16] Lin Z X, He D H, Zhang X L, Nie Y C, Guo X P, Feng C D, Stewart J M. Linkage map construction and mapping QTL for cotton fibre quality using SRAP, SSR and RAPD. *Plant Breed*, 2008, 124: 180–187.
- [17] Yu J W, Yu S X, Lu C R, Wang W, Fan S L, Song M Z, Lin Z X, Zhang X L, Zhang J F. High-density linkage map of cultivated allotetraploid cotton based on SSR, TRAP, SRAP and AFLP markers. *J Integr Plant Biol*, 2007, 49: 716–724.
- [18] 崔顺立, 刘立峰, 陈焕英, 耿立格, 孟成生, 杨余. 河北省花生地方品种基于 SSR 标记的遗传多样性. *中国农业科学*, 2009, 42: 3346–3353.
- Cui S L, Liu L F, Chen H Y, Geng L G, Meng C S, Yang Y. Genetic diversity of peanut landraces in Hebei province revealed by SSR markers. *Sci Agric Sin*, 2009, 42: 3346–3353 (in Chinese with English abstract).
- [19] JoinMap 4.0 Software for the Calculation of Genetic Linkage Maps in Experimental Populations. Wageningen: Kyazma B V, 2006.
- [20] Kosambi D D. The estimation of map distances from recombination values. *Ann Hum Genet*, 2011, 1: 172–175.
- [21] Voorrips RE. MapChart: software for the graphical presentation of linkage maps and QTLs. *J Hered*, 2002, 93: 77–78.
- [22] 陈建国, 朱军. 粳交稻米蛋白质含量的基因型与环境互作效应的分析. *作物学报*, 1999, 25: 579–584.
- Chen J G, Zhu J. Analysis of genotype by environment interaction for protein content in *indica-japonica* crosses of rice (*Oryza sativa* L.). *Acta Agron Sin*, 1999, 25: 579–584 (in Chinese with English abstract).
- [23] 刘雪海, 田俊芹. 花生品种主要性状遗传力和遗传进度的估算. *华北农学报*, 1981, 1(2): 48–50.
- Liu X M, Tian J Q. Estimation of heritability and genetic progress of main traits of peanut varieties. *Acta Agric Boreali-Sin*, 1981, 1(2): 48–50 (in Chinese).
- [24] Meng L, Li H H, Zhang L Y, Wang J K. QTL IciMapping: Integrated software for genetic linkage map construction and quantitative trait locus mapping in biparental populations. *Crop J*, 2015, 3: 269–283.
- [25] 张志勇. 水稻粒型和粒重性状的主效 QTL 定位研究. 厦门大学硕士学位论文, 福建厦门, 2008.
- Zhang Z Y. Mapping of Major QTL for Grain Shape and Weight Traits in Rice (*Oryza sativa* L.). MS Thesis of Xiamen University, Xiamen, Fujian, China, 2008 (in Chinese with English abstract).
- [26] Varshney R K, Bertoli D J, Moretzsohn M C, Vadez V, Krishnamurthy L, Aruna R, Nigam S N, Moss B J, Seetha K, Ravi K, He G, Knapp S J, Hoisington D A. The first SSR-based genetic linkage map for cultivated groundnut (*Arachis hypogaea* L.). *Theor Appl Genet*, 2009, 118: 729–739.
- [27] Lu Q, Liu H, Hong Y B, Li H F, Liu H Y, Li X Y, Wen S J, Zhou G Y, Li S X, Chen X P, Liang X Q. Consensus map integration and QTL meta-analysis narrowed a locus for yield traits to 0.7 cM and refined a region for late leaf spot resistance traits to 0.38 cM on linkage group A05 in peanut (*Arachis hypogaea* L.). *BMC Genomics*, 2018, 19: 887.
- [28] Liang Y B, Liang X Q, Chen X P, Zhou H Y, Li G Y, Shao X, Wen S J. Construction of genetic linkage map based on SSR markers in peanut (*Arachis hypogaea* L.). *Agric Sci China*, 2008, 7: 915–921.
- [29] Hong Y B, Chen X P, Liang X Q, Liu H Y, Zhou G Y, Li S X, Wen S J, Holbrook C, Guo B Z. A SSR-based composite genetic linkage map for the cultivated peanut (*Arachis hypogaea* L.) genome. *BMC Plant Biol*, 2010, 10: 17.
- [30] Huang L, He H, Chen W G, Ren X P, Chen Y N, Zhou X J, Xia Y L, Wang X L, Jiang X J, Liao B S, Jiang H F. Quantitative trait locus analysis of agronomic and quality-related traits in cultivated peanut (*Arachis hypogaea* L.). *Theor Appl Genet*, 2015, 128: 1103–1115.
- [31] 曾新颖, 郭建斌, 赵姣姣, 陈伟刚, 邱西克, 黄莉, 罗怀勇, 周晓静, 姜慧芳, 黄家权. 花生籽仁大小相关性状 QTL 定位. *作物学报*, 2019, 45: 1200–1207.
- Zeng X Y, Guo J B, Zhao J J, Chen W G, Qiu X K, Huang L, Luo H Y, Zhou X J, Jiang H F, Huang J Q. Identification of QTL related to seed size in peanut (*Arachis hypogaea* L.). *Acta Agron Sin*, 2019, 45: 1200–1207 (in Chinese with English abstract).
- [32] Gomez S M, Narayana M, Schubert A M, Ayers J, Baring M R, Burow M D. Identification of QTLs for pod and kernel traits in cultivated peanut by bulked segregant analysis. *Electr J Biotechnol*, 2009, 12: 1–10.
- [33] Yuan A P, Cao L Y, Zhuang J Y, Li R Z, Zheng K L, Zhu J, Cheng S H. Analysis of additive and AE interaction effects of QTLs controlling plant height, heading date and panicle number in rice (*Oryza sativa* L.). *J Genet Genomics*, 2003, 30: 899–906.
- [34] Specht J E, Chase K, Macrander M, Graef G L, Chung J, Markwell J P, Germann M, Orf J H, Lark K G. Soybean response to water. *Crop Sci*, 2001, 41: 493–509.