

花生种子大小相关性状 QTL 定位及 与出仁率的关系

郭建斌, 李威涛, 罗怀勇, 陈伟刚, 喻博伦, 黄 莉, 刘 念, 周小静, 姜慧芳

(中国农业科学院油料作物研究所 / 农业农村部油料作物生物学与遗传育种重点实验室, 武汉 430062)

摘要: 花生是我国重要的油料作物之一, 高产是花生育种的重要目标性状, 种子大小和出仁率是花生产量构成的因素。定位种子大小性状相关 QTL, 并分析其与出仁率的关系, 将为花生高产分子育种奠定基础。本研究以种子大小差异显著的徐花 13 和中花 6 号为亲本构建的重组自交系群体 (RIL, recombinant inbred line) 为材料, 连续 3 年对种子大小性状进行考察, 种子长、种子宽和百仁重在 RIL 群体中变异广泛, 并且性状间均极显著正相关。通过前期构建的遗传图谱, 共检测到 52 个 QTL 位点, 贡献率为 3.09%~17.34%, 其中 *qSLA05.2* 和 *qHSA05.2*, *qSWA07.1* 和 *qHSA07* 为两个性状共定位的主效 QTL 并且能在多个环境下被重复检测到。*qHSA05.2* 和 *qHSA07* 的有利等位基因分别来自于母本和父本, 利用连锁标记发现这两个有利等位基因组合在 RIL 群体中能使百仁重平均增加 33.80 g。结合前期利用该群体出仁率 QTL 定位结果, 发现出仁率与种子大小主效 QTL 除存在共定位外, 也存在特有 QTL。上述结果为精细定位和分子标记辅助育种以及多性状协同改良花生产量提供了重要信息。

关键词: 花生; 种子大小; 出仁率; QTL

QTL Mapping for Seed Size Related Traits and Its Relationship with Shelling Percentage in Peanut

GUO Jian-Bin, LI Wei-Tao, LUO Huai-Yong, CHEN Wei-Gang, YU Bo-Lun, HUANG Li,

LIU Nian, ZHOU Xiao-Jing, JIANG Hui-Fang

(Oil Crops Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences/Key Laboratory of Biology and
Genetic Improvement of Oil Crops, the Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Wuhan 430062)

Abstract: Peanut is one of the important oilseed crops in China. Breeding for high yield is an important target. Seed size and shelling percentage are the factors effecting of peanut yield. QTL mapping for seed size and analyzing its relationship with shelling percentage will lay a foundation for high yield molecular breeding. In this study, the seed size of a recombinant inbred line (RIL) population (Xuhua 13 × Zhonghua 6) were investigated at three consecutive years. The seed length (SL), seed width (SW), and hundred seed weight (HSW) were variable in RIL population, and a significant positive correlation was detected among them. 52 QTL were detected with 3.09%-17.34% phenotypic variations explained (PVE), of which *qSLA05.2* and *qHSA05.2*, *qSWA07.1* and *qHSA07* are co-localized and they can be repeatedly detected in multiple environments. Favorable alleles of *qHSA05.2* and *qHSA07* were derived from the female and male parents, respectively. A combination of the

收稿日期: 2022-03-23 修回日期: 2022-04-19 网络出版日期: 2022-05-10

URL: <https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20220323002>

第一作者研究方向为花生分子遗传育种, E-mail: guojianbin1990@163.com

通信作者: 姜慧芳, 研究方向为花生种质资源收集与评价利用, E-mail: peanutlab@oilcrops.cn

基金项目: 国家自然科学基金 (31971903); 农作物种质资源保护项目 (2019NWB033); 国家农作物种质资源共享服务平台 (NICGR2021-016); 国家花生产业技术体系建设 (CARS-13- 种质资源评价)

Foundation projects: National Natural Science Foundation of China (31971903); Crop Germplasm Resources Protection Project (2019NWB033); Plant Germplasm Resources Sharing Platform (NICGR2021-016); National Peanut Industry Technology System Construction (CARS-13-Germplasm Resource Evaluation)

two favorable alleles using the linked markers was verified to average increase hundred seed weight by 33.80 g in the RIL population. In conjugation with the QTL mapping result of shelling percentage, co-localized QTL and specific QTL for either trait were found. Collectively, this study laid a foundation for future fine mapping, molecular marker-assisted breeding and synergistic improvement of high yield in peanut.

Key words: peanut; seed size; shelling percentage; QTL

花生 (*Arachis hypogaea* L.) 是重要的油料作物和经济作物,高产是花生育种的重要目标之一,而种子大小和出仁率是决定产量的直接因素,并且育种过程中产量的实现是多性状协同改良的结果。因此,在花生育种过程中研究产量相关性状的分子基础及关系对花生高产品种的选育具有重要意义。

种子大小是一个复杂的农艺性状,通常由一系列基因或数量性状位点 (QTL) 调控。这些功能基因影响植物种子的大小和作物产量^[1]。花生种子大小是一个由多基因和环境因子共同调控的典型数量性状,主要由种子长、种子宽和种子厚决定,其 QTL 定位一直是花生产量研究的热点之一。Chen 等^[2]利用 RIL 群体在 3 个环境下检测到了 40 个与种子大小相关的加性 QTL,贡献率为 5.44%~13.20%。Wang 等^[3]利用 SNP 图谱检测到了 22 个与种子大小相关的 QTL,贡献率为 4.03%~18.22%,在 B06 和 B07 上检测到了主效 QTL。曾新颖等^[4]在两个环境下检测到了 66 个与种子大小相关的加性 QTL,在 A05 和 B06 上检测到了控制种子长、种子宽和百仁重的主效 QTL。Zhang 等^[5]在 4 个环境下检测到 27 个与种子大小相关的 QTL,分布在 8 条染色体上。Mondal 等^[6]检测到了 9 个与百仁重相关的 QTL,并且在 B07 染色体上检测到了 1 个主效 QTL。此外,通过关联分析也检测到了一些与种子大小显著关联的位点。Pandey 等^[7]对 300 份花生资源材料进行关联分析,鉴定到 17 个与种子大小显著关联的位点。Wang 等^[8]对 195 份花生资源材料进行关联分析,鉴定到 38 个与百仁重显著关联的 SNP 位点。Gangurde 等^[9]利用 58 K SNP 芯片对 2 个巢式关联作图群体 (NAM, nested association mapping) 进行全基因组关联分析,分别鉴定到 28 个和 17 个与籽仁重显著关联的 SNP 位点。综合前人研究结果可以看出,花生种子大小的遗传主要以加性效应为主,且由少数主效基因和多个微效基因共同控制。虽然目前鉴定到了一些控制花生种子大小的 QTL,但这些 QTL

与产量相关的其他性状 (出仁率等) QTL 关系的研究未见报道。本研究利用种子大小差异显著的徐花 13 和中花 6 号组合衍生的重组自交系群体,对种子大小相关性状进行 QTL 分析,旨在鉴定控制种子大小的主效 QTL 和连锁标记,并结合前期利用该群体的出仁率 QTL 定位结果,分析种子大小和出仁率之间的关系,为多性状协同改良提高花生产量奠定分子遗传基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料

以徐花 13 × 中花 6 号构建的包含 186 个家系的重组自交系群体 $F_5 \sim F_7$ 为材料,其中徐花 13 为大粒品种,中花 6 号为小粒品种。

1.2 试验方法

于 2014-2016 年在中国农业科学院油料作物研究所试验田 (湖北武汉) 连续种植 RIL 群体和亲本材料,每份材料 1 行,行长 2.50 m,行距 0.30 m,完全随机区组设计,2 次重复 (2014 年无重复),常规田间管理。收获晒干后剥壳,随机选取 25~30 粒成熟饱满的种子,采用万深 SC-G 自动种子考种及千粒重分析仪 (杭州万深检测科技公司,中国) 测量种子长、宽及百仁重。采用 Microsoft Excel 统计与计算数据,SPSS 软件 (<https://www.ibm.com/products/spss-statistics>) 进行方差分析及多重比较,利用 Graphpad Prism8.0 软件 (https://www.graphpad.com/guides/prism/8/user-guide/Citing_GraphPad_Prism.htm) 分析不同基因型间百仁重的表型差异及绘制箱线图。

1.3 QTL 定位

基于已构建的遗传连锁图谱^[10],利用 WinQTL Cart 2.5 软件^[11],采用复合区间作图法进行 QTL 分析,作图步长设置为 1 cM,LOD 值设置为 2.5。按照 q+性状缩写+染色体的原则命名 QTL。同一区间存在控制不同性状的 QTL 视为共定位,利用 Mapchart 软件 (<https://www.wur.nl/en/show/Mapchart.htm>) 绘制 QTL 在染色体上的位置。

2 结果与分析

2.1 RIL 群体种子大小性状的变异

从表 1 可以看出,亲本徐花 13 在种子长、种子宽和百仁重性状上均显著大于中花 6 号。在 RIL 群体中,3 个性状的变异均超出了亲本间的差异,变异广泛且呈连续分布(图 1)。百仁重的变异范围为 35.05~139.25 g,3 年均值分别为 74.06 g、76.42 g 和 65.49 g。种子长的变异范围为 1.07~2.36 cm,均值为 1.68~1.78 cm。种子宽的变异最小,3 年变异系数分别为 11.62%、9.21% 和 9.77%。种子长、种子

宽和百仁重两两之间均呈极显著正相关(表 2)。其中 2015 年百仁重与种子宽的相关性最高,相关系数为 0.917,2014 年种子长和种子宽的相关系数最小为 0.607。方差分析表明(表 3),不同个体间和环境间均表现出极显著差异,而基因型 and 环境的互作效应差异不显著,说明群体内性状变异丰富,环境对种子大小性状的影响较小。进一步对 3 个性状的广义遗传力进行计算,发现种子长、种子宽和百仁重的广义遗传力分别为 0.899、0.800 和 0.936,说明种子大小性状主要受遗传效应控制。

表 1 亲本及 RIL 群体种子大小性状表型统计分析
Table 1 Statistical analysis of phenotypic traits related to seed size in parents and RIL populations

性状 Trait	环境 Environments	亲本 Parents		重组自交系群体 RIL population								夏皮洛 - 威尔克 检验	
		徐花 13 Xuhua 13	中花 6 Zhonghua 6	最小值 Min.	最大值 Max.	均值 Mean	标准差 SD	变异系数 (%) CV	偏度 Skewness	峰度 Kurtosis	Shapiro-Wilk test		
											W 值 W value	P 值 P value	
种子长 (cm)	2014	1.76	1.72	1.18	2.30	1.73	0.21	12.43	0.14	0.04	0.992	0.427	
SL	2015	1.85	1.58	1.31	2.36	1.78	0.21	11.68	0.21	-0.55	0.988	0.141	
	2016	1.86	1.61	1.07	2.27	1.68	0.20	11.68	-0.01	0.21	0.996	0.946	
种子宽 (cm)	2014	1.08	0.88	0.76	1.56	0.94	0.11	11.62	1.53	5.51	0.90	0.000	
SW	2015	1.11	0.9	0.76	1.26	0.99	0.09	9.21	0.21	-0.15	0.987	0.105	
	2016	1.02	0.88	0.55	1.16	0.94	0.09	9.77	-0.39	1.06	0.981	0.013	
百仁重 (g)	2014	95.51	63.7	40.24	127.23	74.06	17.94	24.22	0.29	-0.26	0.984	0.037	
HSW	2015	98.94	59.84	39.62	139.25	76.42	17.75	23.23	0.40	-0.04	0.983	0.028	
	2016	90.08	58.77	35.05	113.45	65.49	15.71	23.98	0.39	-0.03	0.983	0.024	

SL: Seed length; SW: Seed width; HSW: Hundred seed weight, the same as below

2.2 种子大小性状 QTL 定位

利用中国农科院油料作物研究所花生研究室通过该群体已构建的遗传连锁图^[10],结合 3 年表型数据,采用 WinQTLCart 2.5 软件^[11]进行 QTL 定位分析。在 3 个环境下共检测到 52 个 QTL,分布在 11 条染色体上,贡献率为 3.09%~17.34%。与种子长相关的 QTL 22 个,贡献率为 3.09%~14.69%。其中 *qSLA02.1*、*qSLA02.3*、*qSLA05.1*、*qSLA05.4*、*qSLA05.5* 和 *qSLA09.1* 能在两个环境中被重复检测到(表 4)。*qSLA05.2* 能在 3 个环境下被重复检测到,贡献率分别为 11.82%、12.62% 和 14.69%,为主效 QTL。除在 A02 和 A07 上检测到的 QTL 加性效应为负值外,其余 QTL 加性效应均为正值,即增效等位基因来自于母本徐花 13。

种子宽在 3 个环境下共检测到 14 个 QTL,贡献率为 3.42%~17.20%。*qSWA05.1*、*qSWA05.3* 和 *qSWA07.1* 能在两个环境下被检测到,其中 *qSWA07.1* 为主效 QTL,贡献率分别为 17.20% 和 14.93%,加性效应为负值,说明其增效等位基因来源于中花 6 号。*qSWA05.2* 在 3 个环境下均能检测到。

百仁重在 3 个环境下检测到 16 个 QTL,贡献率为 3.28%~17.34%。其中 *qHSA05.2* 能在 3 个环境下检测到,贡献率分别为 15.28%、10.65% 和 12.60%,为主效 QTL。*qHSA05.4*、*qHSA07*、*qHSA09.2*、*qHSA09.3* 和 *qHSA09.4* 在两个环境下被重复检测到,且 *qHSA07* 的贡献率分别为 14.90% 和 17.34%,为主效 QTL。

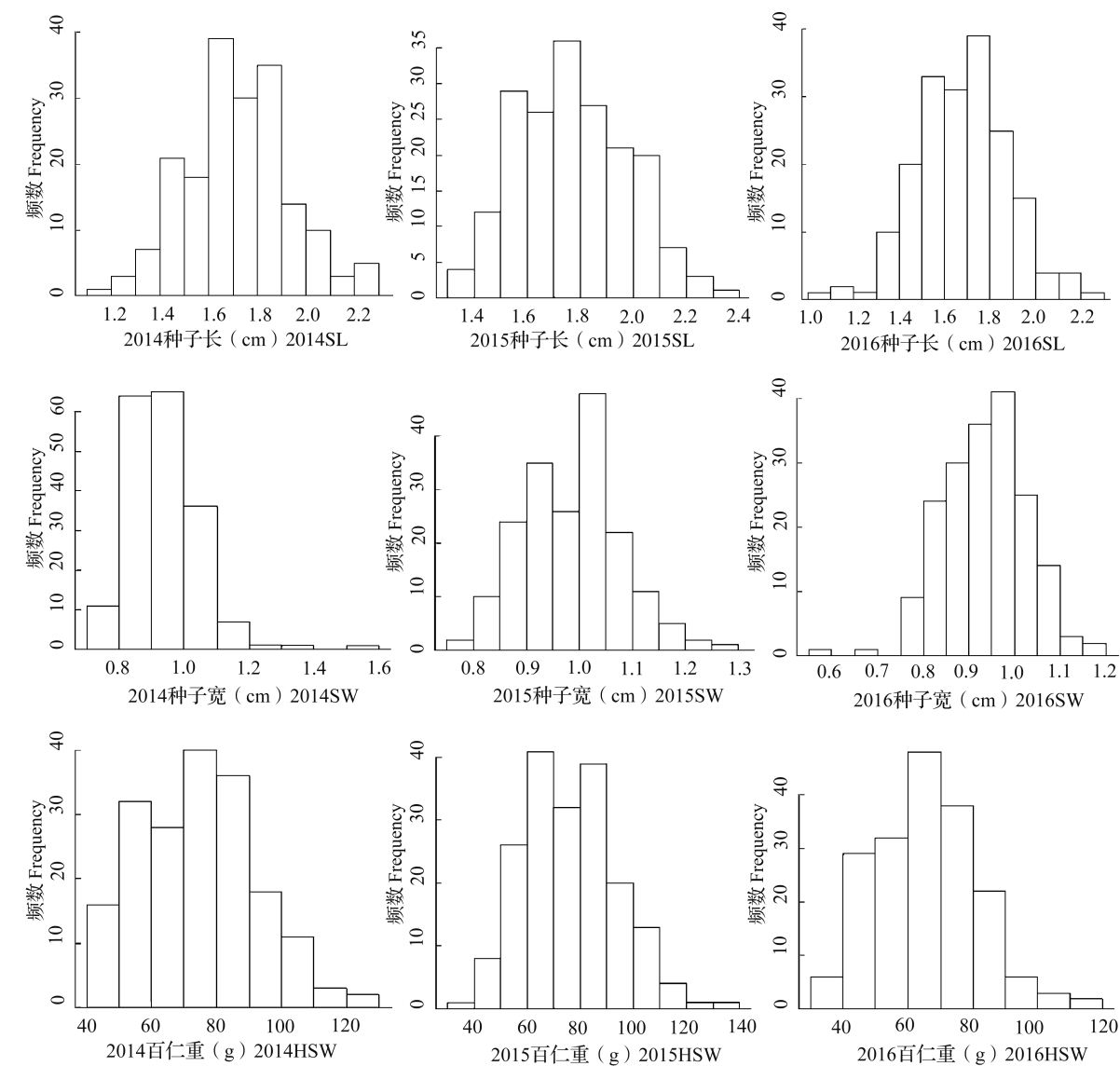


图 1 3 个环境下 RIL 群体种子长、种子宽和百仁重的表型分布
Fig.1 Phenotypic distributions of seed length, seed width and hundred seed weight in the RIL population across three environments

表 2 种子大小相关性状相关性分析

Table 2 Correlationship between seed size-related traits

环境 Environment	性状 Trait	种子长 SL	种子宽 SW	百仁重 HSW
2014	种子长	1		
	种子宽	0.607**	1	
	百仁重	0.815**	0.627**	1
2015	种子长	1		
	种子宽	0.812**	1	
	百仁重	0.894**	0.917**	1
2016	种子长	1		
	种子宽	0.753**	1	
	百仁重	0.828**	0.738**	1

** 表示在 0.01 概率水平上差异显著
** Significant difference at the 0.01 probability level

表 3 花生种子大小相关性状的方差分析

Table 3 Analysis of variance of size related traits for peanut seeds

性状 Trait	变异来源 Source	自由度 DF	平方和 SS	均方 MS	F 值 F value	P 值 P value	遗传力 H^2
种子长 SL	基因型	185	29.20	0.16	7.61	<0.0001	0.899
	环境	2	1.66	0.83	39.92	<0.0001	
	基因型 × 环境	370	5.91	0.02	0.77	0.994	
	误差	363	7.53	0.02			
种子宽 SW	基因型	185	5.58	0.03	5.47	<0.0001	0.800
	环境	2	0.53	0.27	48.23	<0.0001	
	基因型 × 环境	370	2.23	0.01	1.10	0.192	
	误差	362	2.00	0.01			
百仁重 HSW	基因型	185	215724.10	1166.08	11.54	<0.0001	0.936
	环境	2	22930.60	11465.30	113.47	<0.0001	
	基因型 × 环境	370	27795.13	75.12	0.74	0.998	
	误差	362	36576.70	101.04			

表 4 不同环境下重复检测到的 QTL

Table 4 QTL repeatedly detected in different environment

性状 Trait	QTL 名称 QTL name	环境 Environment	位置 (cM) Position	标记区间 Marker interval	LOD 值 LOD	加性效应 Additive_effect	贡献率 (%) R^2
种子长 SL	<i>qSLA02.1</i>	2015	53.81	AhEXZ317125~AhMXZ85964	3.47	-0.05	4.01
		2016	53.81		3.12	-0.02	3.80
	<i>qSLA02.3</i>	2015	63.91	AhEXZ7105~AhMXZ198009	3.16	-0.04	3.70
		2016	63.91		3.87	-0.02	4.70
	<i>qSLA05.1</i>	2014	37.01	AhEXZ421090~AhMXZ212107	3.56	0.07	6.22
		2015	37.01		5.63	0.07	9.16
	<i>qSLA05.2</i>	2014	42.41	AhEXZ354229~AhEXZ401972	7.22	0.09	11.82
		2015	42.41		8.53	0.08	12.62
		2016	42.41		9.24	0.04	14.69
	<i>qSLA05.4</i>	2014	47.41	AhMXZ65147~AhEXZ191678	6.85	0.08	10.86
		2016	47.41		8.23	0.04	12.92
	<i>qSLA05.5</i>	2015	52.01	AhEXZ422203~AhEXZ431105	4.90	0.07	7.51
		2016	52.01		5.68	0.03	9.35
	<i>qSLA09.1</i>	2014	58.71	AhEXZ100897~AhEXZ407009	4.51	0.06	6.65
		2015	58.71		5.62	0.06	7.30
种子宽 SW	<i>qSWA05.1</i>	2015	37.01	AhEXZ421090~AhMXZ212107	3.02	0.02	4.28
		2016	37.01		2.74	0.01	4.46
	<i>qSWA05.2</i>	2014	42.41	AhEXZ354229~AhEXZ401972	2.72	0.03	5.36
		2015	42.41		5.44	0.03	7.60
		2016	42.41		5.88	0.02	8.93
	<i>qSWA05.3</i>	2014	47.41	AhMXZ65147~AhEXZ191678	3.07	0.03	5.57
		2016	47.41		6.05	0.01	8.90
	<i>qSWA07.1</i>	2015	14.01	AhMXZ301307~AhMXZ296233	8.59	-0.04	17.20
		2016	14.01		6.99	-0.02	14.93

表 4(续)

性状	QTL 名称	环境	位置 (cM)	标记区间	LOD 值	加性效应	贡献率 (%)
Trait	QTL name	Environment	Position	Marker interval	LOD	Additive_effect	R ²
百仁重 HSW	<i>qHSA05.2</i>	2014	42.41	AhEXZ354229~AhEXZ401972	9.05	7.93	15.28
		2015	42.41		6.98	6.54	10.65
		2016	42.41		8.35	6.40	12.60
	<i>qHSA05.4</i>	2014	50.01	AhEXZ91242~AhMXZ27264	8.53	7.75	15.46
		2015	50.01		5.18	5.83	8.79
	<i>qHSA07</i>	2015	14.01	AhMXZ301307~AhMXZ296233	7.70	-7.46	14.90
		2016	14.01		9.65	-7.09	17.34
	<i>qHSA09.2</i>	2014	60.41	AhEXZ25771~AhEXZ228814	3.52	4.03	4.97
		2015	60.41		3.43	3.85	4.54
	<i>qHSA09.3</i>	2014	61.61	AhMXZ214027~AhMXZ278151	3.34	3.92	4.71
		2015	61.61		3.28	3.76	4.35
	<i>qHSA09.4</i>	2014	64.11	AhMXZ30863~AhMXZ143631	3.41	3.98	4.81
		2015	64.11		3.05	3.64	4.05

加性效应为正值,增效基因来自于母本徐花 13; 加性效应为负值,增效等位基因来自于父本中花 6 号

The additive effects of QTLs were positive, indicating that the alleles for enhancing were from Xuhua 13; The additive effects of QTLs were negative, indicating that the alleles for enhancing were from zhonghua 6

2.3 种子大小相关性状 QTL 共定位

如图 2 可知, 在 A05 染色体 AhEXZ421090~AhMXZ212107 区间和 AhMXZ65147~AhEXZ191678 内同时检测到了控制种子长和种子宽的 QTL (*qSLA05.1* 和 *qSWA05.1*, *qSLA05.4* 和 *qSWA05.3*)。在 A07 染色体 AhMXZ301307~AhMXZ296233 区间内同

时检测到了控制种子宽和百仁重的 QTL (*qSWA07.1* 和 *qHSA07*), 贡献率均达 10% 以上, 为主效 QTL。在 A05 染色体 AhEXZ354229~AhEXZ401972 区间里同时检测到了控制种子长、种子宽和百仁重的 QTL (*qSLA05.2*, *qSWA05.2* 和 *qHSA05.2*), 其中 *qSLA05.2* 和 *qHSA05.2* 为主效 QTL。

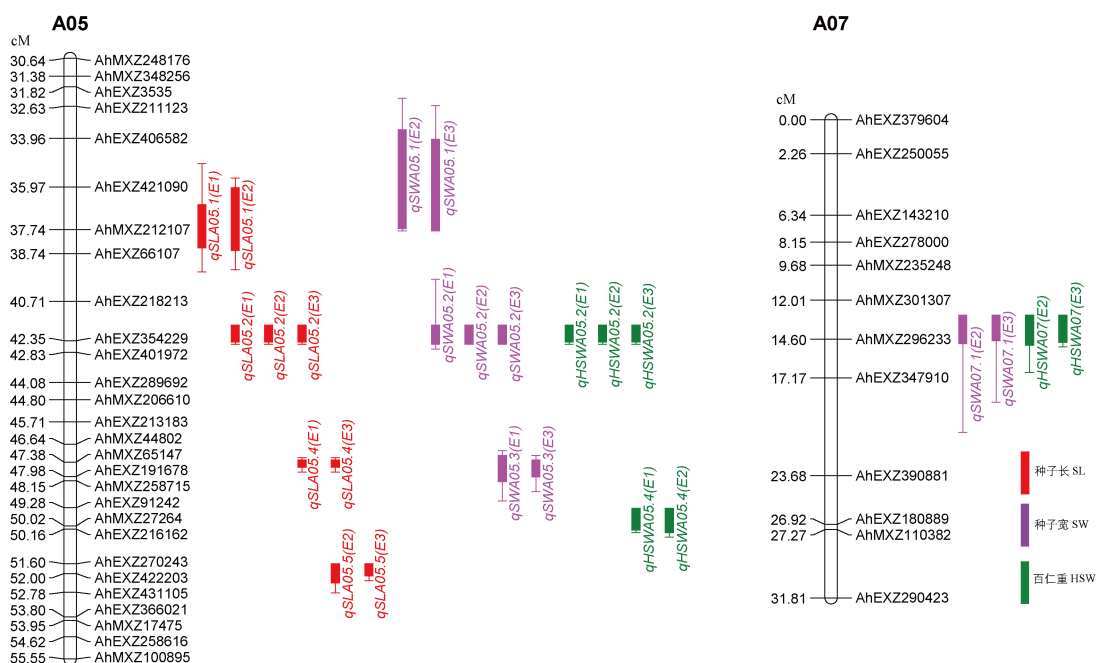


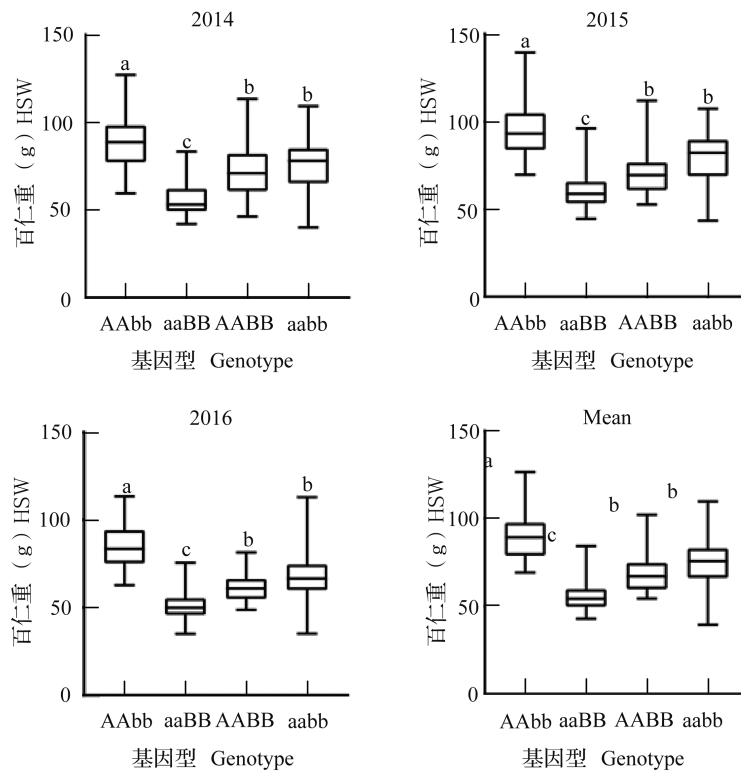
图 2 QTL 在 A05 和 A07 染色体上的分布

Fig.2 Distribution of QTLs for seed traits on the A05 and A07 chromosomes

2.4 RIL 群体中百仁重 QTL 的组合效应分析

16 个与百仁重相关的 QTL 中, *qHSA05.2* 和 *qHSA07* 是稳定存在的主效 QTL, *qHSA05.2* 加性效应为正值, *qHSA07* 加性效应为负值。为了评估主效 QTL *qHSA05.2* 和 *qHSA07* 对表型的贡献, 与 QTL 峰值最近的 SNP 标记(AhEXZ354229 和 AhMXZ296233) 被选择用于评估其表型效应。AhEXZ354229 和 AhMXZ296233 标记中与徐花 13 带型一致的记为 AA 和 BB, 与中花 6 号带型一致的记为 aa 和 bb。3 个环境的均值下, 基因型为 AA 的

家系(80.85 g)百仁重显著高于基因型为 aa 的家系(65.23 g), 基因型 BB 的家系(61.17 g)百仁重显著低于基因型 bb 的家系(80.51 g)。为了分析 QTL 的联合效应, 根据这两个标记的基因型将 RIL 群体家系分为 4 组(aabb、aaBB、AAbb 和 AABB)。3 个环境下, aabb 基因型的均值为 73.80 g, aaBB 基因型为 55.74 g, AAbb 基因型为 89.55 g, AABB 基因型为 68.73 g。多重比较试验结果显示, 基因型 AAbb 家系的百仁重显著高于其他 3 种基因型家系(图 3), 说明携带两个 QTL 位点优异基因的家系百仁重优于单个 QTL。



AA 和 BB 代表 RIL 群体家系等位基因来自于徐花 13, aa 和 bb 代表 RIL 群体家系等位基因来自于中花 6 号;

不同小写字母表示不同基因型在 0.05 水平差异显著

AA and BB represent RILs with alleles from Xuhua13, aa and bb represent RILs with alleles from Zhonghua6; Different letters

(a, b and c) in the plot represented values were significantly different at the 0.05 probability level

图 3 QTL (*qHSA05.2* 和 *qHSA07*) 在 RIL 群体中的表型效应

Fig.3 Phenotypic effect of QTL (*qHSA05.2* and *qHSA07*) in the RIL population

2.5 种子大小与出仁率的关系及高百仁重高出仁率种质筛选

利用前期对该群体出仁率的鉴定结果, 分析种子大小与出仁率的相关性。结果表明, 百仁重与出仁率呈极显著负相关($r=-0.468$, $P<0.001$)。结合前期的 QTL 定位结果^[12] 比较分析, 发现 A07 染色体上与种子大小相关的 QTL (*qHSA07*) 与前期定位的出仁率 QTL (*qSPA07.1*) 区间重叠, 均处在 0~0.85 Mb 区间内, 并且 QTL 效应值均为负值, 说明

A07 染色体上存在来自于中花 6 号的增效等位基因。前期还在 A08 染色体上定位到了出仁率主效 QTL (*qSPA08.2*, 29.00~32.93 Mb), 在 A09 染色体上定位到出仁率微效 QTL (*qSPA09.2*, 44.02~83.80 Mb), 而本研究在 A08 染色体上未检测到种子大小 QTL, 在 A09 染色体上重复检测到 3 个百仁重微效 QTL, 对比物理区间发现这 3 个微效 QTL 与出仁率微效 QTL 有重叠。QTL 定位结果进一步验证了性状间的相关性, 同时也说明存在相关性的不同性状有着

不同的遗传机制。虽然种子大小与出仁率存在负相关,但本研究也筛选获得了两份高百仁重、高出仁率家系 QT1768 和 QT1878 (表 5),百仁重均值分别为 90.89 g、93.10 g,出仁率均值分别为 79.49%、

79.61%。百仁重和出仁率是与花生产量相关的重要性状,本研究筛选出的两份集大粒和出仁率高两种优良性状的新种质,可以作为育种中间材料或亲本来培育高产新品种,为花生的高产育种提供种质基础。

表 5 兼具高百仁重高出仁率优良性状的新种质

Table 5 Novel genotypes with high hundred seed weight and high shelling percentage

家系 Line	百仁重 (g) Hundred seed weight				出仁率 (%) Shelling percentage			
	2014	2015	2016	均值 Mean	2014	2015	2016	均值 Mean
QT1768	87.4	101.69	83.58	90.89	79.74	79.03	79.71	79.49
QT1878	88.34	103.06	87.89	93.10	79.8	79.48	79.55	79.61

3 讨论

种子大小是决定产量高低的重要农艺性状。在花生中,种子大小主要由种子长度、宽度和厚度等因素控制。种子长和种子宽均与百仁重高度正相关,说明种子长和种子宽是决定百仁重高低的重要因素。这与 Chen 等^[13]、孟鑫浩等^[14]和曾新颖等^[4]的研究结果一致。种子大小是一个由多基因控制的数量性状,受环境因素的影响。本研究发现,种子长、种子宽和百仁重具有高遗传率,遗传率分别为 0.899、0.800 和 0.936,说明这 3 个性状受外界环境因素的影响小,有利于稳定 QTL 的发掘。环境稳定的主效 QTL 对于种子大小等性状的分子遗传改良具有重要意义。本研究利用徐花 13×中花 6 号 RIL 群体连续 3 年的表型数据共检测到影响种子大小性状的 QTL 52 个,其中 14 个 QTL 在两个环境下被检测到,3 个 QTL 在 3 个环境下检测到。说明种子大小 QTL 受到环境条件的影响,不能重复检测到的 QTL 可能代表了该环境下特异表达的基因。Chen 等^[2]在 A10 染色体上重复鉴定到 1 个控制种子宽的 QTL,在 A7 (8.47~24.14 Mb)、B6 和 B8 染色体上重复鉴定到控制百仁重的 QTL。曾新颖等^[4]在 A05 染色体 97.54~100.08 Mb 区间内重复鉴定到 2 个与种子长相关的 QTL 和 1 个与百仁重相关的 QTL,在染色体 B06 上重复鉴定到 2 个种子宽 QTL 和 1 个百仁重 QTL。Zhang 等^[5]在 B06 染色体 8.49~11.61 Mb 区间内检测到 1 个控制百仁重的主效 QTL。Chu 等^[15]在 A05 染色体 93.46~101.62 Mb 的区间内检测到 1 个控制百仁重的主效 QTL,贡献率达到了 58%。本研究在 A02、A05 和 A09 染色体上重复检测到 7 个控制种子长的 QTL,在 A05 和 A07 染色体上重复检测到 4 个与种子宽相关的 QTL,在 A05、A07 和 A09 染色体上重复检测到 6

个与百仁重相关的 QTL。此外,在 A05 染色体同一区间内 (105.23~107.65 Mb) 同时检测到了 1 个控制种子长、1 个控制种子宽和 1 个控制百仁重的 QTL,并且这 3 个 QTL 在 3 个环境下均能被重复检测到,在 A07 染色体 0~0.85 Mb 区间内检测到控制种子宽和百仁重的 QTL。将本研究的结果与前人 QTL 定位结果相比,发现在 A05 染色体上稳定存在控制种子大小的 QTL 位点,A07 染色体上控制百仁重的 QTL 为新 QTL,这些在不同环境条件或不同遗传背景下稳定存在的 QTL,在生产应用中尤为重要。此外,与出仁率 QTL 比较,发现控制种子大小的 QTL 与出仁率 QTL 存在共定位现象,说明控制这些性状的 QTL 紧密连锁或基因存在多效性,在育种过程中可以对这些性状进行协同改良。

SNP 标记 AhEXZ354229 和 AhMXZ296233 被选择用于评估主效 QTL *qHSA05.2* 和 *qHSA07* 的表型效应。结果表明,*qHSA05.2* 和 *qHSA07* 的两个有利等位基因在不同环境下能使百仁重增加 33.80 g,并且携带两个 QTL 位点优异基因的家系百仁重优于单 QTL。该标记在百仁重的分子育种中具有重要的应用潜力。

参考文献

- [1] Fathi A, Zbierzak A M, Dörmann P. Alterations in seed development gene expression affect size and oil content of Arabidopsis seeds. *Plant Physiology*, 2013, 163 (2): 973-985
- [2] Chen Y N, Ren X P, Zheng Y L, Zhou X J, Huang L, Yan L Y, Jiao Y Q, Chen W G, Huang S M, Wan L Y, Lei Y, Liao B S, Huai D X, Wei W H, Jiang H F. Genetic mapping of yield traits using RIL population derived from Fuchuan Dahuasheng and ICG6375 of peanut (*Arachis hypogaea* L.). *Molecular Breeding*, 2017, 37 (2): 17
- [3] 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. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 827
- [4] 曾新颖, 郭建斌, 赵姣姣, 陈伟刚, 邱西克, 黄莉, 罗怀勇, 周小静, 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(8): 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 Agronomica Sinica*, 2019, 45(8): 1200–1207
- [5] Zhang S Z, Hu X H, Miao H R, Chu Y, Cui F G, Yang W Q, Wang C M, Shen Y, Xu T T, Zhao L B, Zhang J C, Chen J. QTL identification for seed weight and size based on a high-density SLAF-seq genetic map in peanut(*Arachis hypogaea* L.). *BMC Plant Biology*, 2019, 19(1): 537
- [6] Mondal S, Badigannavar A M. Identification of major consensus QTLs for seed size and minor QTLs for pod traits in cultivated groundnut(*Arachis hypogaea* L.). *3 Biotech*, 2019, 9(9): 347
- [7] Pandey M K, Upadhyaya H D, Rathore A, Vadez V, Sheshshayee M, Sriswathi M, Govil M, Kumar A, Gowda M V C, Sharma S, Hamidou F, Kumar V A, Khera P, Bhat R S, Khan A W, Singh S, Li H, Monyo E, Nadaf H L, Mukri G, Jackson S A, Guo B Z, Liang X Q, Varshney R K. Genome wide association studies for 50 agronomic traits in peanut using the ‘Reference Set’ comprising 300 genotypes from 48 countries of the semi-arid tropics of the world. *PLoS ONE*, 2014, 9: e105228
- [8] Wang J, Yan C X, Li Y, Li C J, Zhao X B, Yuan C L, Sun Q X, Shan S H. GWAS discovery of candidate genes for yield-related traits in peanut and support from earlier QTL mapping studies. *Genes(Basel)*, 2019, 10(10): 803
- [9] Gangurde S S, Wang H, Yaduru S, Pandey M K, Fountain J C, Chu Y, Isleib T, Holbrook C C, Xavier A, Culbreath A K, Ozias-Akins P, Varshney R K, Guo B Z. Nested-association mapping(NAM)-based genetic dissection uncovers candidate genes for seed and pod weights in peanut(*Arachis hypogaea*). *Plant Biotechnology Journal*, 2020, 18(6): 1457–1471
- [10] Liu N, Guo J B, Zhou X J, Wu B, Huang L, Luo H Y, Chen Y N, Chen W G, Lei Y, Huang Y, Liao B S, Jiang H F. High resolution mapping of a major and consensus quantitative trait locus for oil content to a ~0.8 Mb region on chromosome A08 in peanut(*Arachis hypogaea* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 2020, 133(1): 37–49
- [11] Silva L D C E, Wang S, Zeng Z B. Composite interval mapping and multiple interval mapping: procedures and guidelines for using Windows QTL Cartographer. *Methods in Molecular Biology*, 2012, 871: 75–119
- [12] Li W T, Liu N, Huang L, Chen Y N, Guo J B, Yu B L, Luo H Y, Zhou X J, Huai D X, Chen W G, Yan L Y, Wang X, Lei Y, Liao B S, Jiang H F. Stable major QTL on chromosomes A07 and A08 increase shelling percentage in peanut(*Arachis hypogaea* L.). *Crop Journal*, 2021, URL: <https://doi.org/10.1016/j.cj.2021.09.003>
- [13] Chen W G, Jiao Y Q, Cheng L Q, Huang L, Liao B S, Tang M, Ren X P, Zhou X J, Chen Y N, Jiang H F. Quantitative trait locus analysis for pod-and kernel-related traits in the cultivated peanut(*Arachis hypogaea* L.). *BMC Genetics*, 2016, 17(1): 25
- [14] 孟鑫浩, 张靖男, 崔顺立, Charles Y. Chen, 穆国俊, 侯名语, 杨鑫雷, 刘立峰. 花生荚果与种子相关性状 QTL 定位及与环境互作分析. *作物学报*, 2021, 47(10): 1874–1890
- Meng X H, Zhang J N, Cui S L, Chen C Y, Mu G J, Hou M Y, Yang X L, Liu L F. QTL mapping and QTL × Environment interaction analysis of pod and seed related traits in cultivated peanut(*Arachis hypogaea* L.). *Acta Agronomica Sinica*, 2021, 47(10): 1874–1890
- [15] Chu Y, Chee P, Isleib T G, Holbrook C C, Ozias-Akins P. Major seed size QTL on chromosome A05 of peanut(*Arachis hypogaea*) is conserved in the US mini core germplasm collection. *Molecular Breeding*, 2020, 40(1): 6