

花生分子遗传图谱构建与 QTL 定位研究进展

朱亚娟¹, 张伯阳², 崔建民¹, 王晓林^{1*}

(1. 驻马店市农业科学院 油料作物研究所, 河南 驻马店 463000; 2. 河南农业大学 生命科学学院, 河南 郑州 450002)

摘要: 近年来, 随着分子标记技术及统计分析方法的迅速发展, 许多作物已构建了较为饱和的分子遗传连锁图谱, 利用这些图谱已定位了很多重要性状的 QTL。综述了近年来花生分子遗传图谱构建以及重要性状的 QTL 定位研究进展, 包括花生野生种、栽培种、栽培-野生种间分子遗传图谱的构建, 以及抗病性、产量、品质、形态和生理等性状的 QTL 定位, 并对今后的发展方向进行了展望。

关键词: 花生; 遗传连锁图谱; QTL 定位; 分子标记

中图分类号: S565.2 文献标志码: A 文章编号: 1004-3268(2014)09-0001-05

Research Advances in Molecular Genetic Map Construction and QTL Mapping in Peanut

ZHU Ya-juan¹, ZHANG Bo-yang², CUI Jian-min¹, WANG Xiao-lin^{1*}

(1. Oil Crops Research Institute, Zhumadian Academy of Agricultural Sciences, Zhumadian 463000, China;

2. College of Life Sciences, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China)

Abstract: In recent years, with the rapid development of molecular marker technology and statistical analysis methods, saturated molecular genetic maps have been constructed for many crops, and a lot of QTLs for many important traits have been located. Recent progress on genetic map construction and QTL mapping for important traits in peanut was reviewed, including the intra-specific and inter-specific linkage map construction for wild and cultivated peanut species and QTL mapping for disease resistance, yield, morphological and physiological traits. The perspective for further research was also proposed in this review.

Key words: peanut; genetic linkage map; QTL mapping; molecular marker

20 世纪 80 年代以来, 随着分子生物学技术的迅速发展, 诞生了各类 DNA 分子标记技术, 主要包括 RFLP、RAPD、SSR、ISSR、AFLP、STS、SRAP、TRAP、SNP、RGA 等。利用分子标记构建遗传连锁图谱, 之后基于图谱进行重要农艺性状的标记和定位, 已成为目前作物分子育种的重要组成部分。花生是世界性的经济作物和油料作物, 是植物油和蛋白质的重要来源之一, 具有较高的经济价值^[1], 其遗传育种研究一直受到广泛重视。尽管花生基因组

研究相对滞后, 但近年来随着分子标记技术的飞速发展, 其分子遗传图谱构建及重要性状的 QTL 定位取得了重大进展。综述了花生分子遗传图谱构建与 QTL 定位的研究进展, 以期为花生分子标记辅助选择及相关研究提供理论参考。

1 花生分子遗传图谱构建

遗传图谱是进行基因/QTL 定位和标记辅助选择的重要基础, 同时也是研究植物基因组结构、进化

收稿日期: 2014-02-21

基金项目: 国家农业科技成果转化资金项目(2013GB2D000303)

作者简介: 朱亚娟(1982-), 女, 河南长葛人, 助理研究员, 硕士, 主要从事花生栽培及新品种选育研究。

E-mail: zhuyajuan6418@126.com

* 通讯作者: 王晓林(1967-), 男, 河南上蔡人, 副研究员, 本科, 主要从事花生栽培及新品种选育研究。

E-mail: wxl2962603@163.com

以及基因排列顺序的有力工具^[2]。在花生的分子标记及遗传图谱研究方面,早期研究表明,栽培种花生间的 DNA 多态性较低^[3-4]。因此,有关花生遗传图谱的构建一般以二倍体野生种为材料^[5-6]。近几年的研究表明,栽培种花生间也具有较丰富的多态性^[7],而且也有遗传图谱的报道。

1.1 花生野生种分子遗传图谱构建

花生的分子标记研究始于 RFLP 和 RAPD。Halward 等^[5]利用花生二倍体野生种 *A. stenoperma* × *A. cardenasii* 的 87 株 F_2 分离群体,结合 AFLP 标记,构建了第一张花生属遗传图谱,该图谱共有 117 个标记定位到 11 个连锁群上,图谱覆盖长度为 1 063 cM,为后来花生遗传图谱的研究工作奠定了重要基础。随后,Garcia 等^[8]在该图谱上增加了一些 RAPD 标记,并发现 RAPD 标记和 RFLP 标记间有共线性。Garcia 等^[6]利用 *A. stenoperma* × *A. cardenasii* 与 *A. stenoperma* 的回交群体,构建了一张基于 RAPD 的花生遗传连锁图谱。Moretzsohn 等^[9]应用新开发的 271 个 SSR 标记和之前从亲缘种中筛选出的 162 个 SSR 标记,在 2 个具有 A 基因组的二倍体野生种(*A. duranensis* × *A. stenoperma*)的杂种 F_2 群体中检测到 204 个多态性标记,采用 80 个共显性标记构建了花生 AA 基因组的首张 SSR 分子遗传连锁图谱,覆盖长度为 1 230.89 cM。Moretzsohn 等^[10]利用 *A. ipensis*(K30076) × *A. magna*(K30097)的 F_2 群体,采用 SSR、STS 等标记构建了包含 10 个连锁群、149 个位点、全长 1 294.4 cM 的 B 基因组连锁图谱。

1.2 花生栽培种分子遗传图谱构建

Herselman 等^[11]利用抗花生矮化病毒病材料 ICG 12991 和感病材料 ICGV-SM 93541 构建了 F_2 群体及 $F_{2,3}$ 家系,并用 308 对 AFLP 引物对 $F_{2,3}$ 家系进行分析,得到一张包含 5 个连锁群的花生栽培种遗传图谱,总图距为 139.4 cM。姜慧芳等^[12]利用重组近交系群体检测花生青枯病抗性 SSR 标记,获得一张包含 8 个连锁群的栽培花生部分遗传图谱,图谱总长度为 603.9 cM。洪彦彬等^[13]以粤油 13 和阜 95-5 为亲本构建重组自交系群体,获得了一张包含 20 个连锁群、123 个位点、全长 568 cM 的遗传连锁图谱。Varshney 等^[14]利用以 TAG 24 和 ICGV 86031 为亲本构建的重组自交系群体,构建了第一张基于 SSR 标记的栽培种花生遗传图谱;随后,Ravi 等^[15]在该图谱基础上又增加了 56 个位点,新图谱包含 22 个连锁群上的 191 个 SSR 标记位点,总图距为 1 785.4 cM,标记间平均距离为 9.34

cM。Hong 等^[16]利用 3 个栽培种花生重组自交系群体构建了含有 22 个连锁群、175 个位点、全长 885.4 cM 的复合遗传图谱。彭文舫等^[17]利用抗青枯病品种远杂 9102 与感病品种 Chico 杂交构建的重组自交系群体,构建了一张包含 98 个 AFLP 标记、覆盖总距离 285 cM 的栽培种花生 AFLP 遗传连锁图谱。张新友^[18]以重组自交系群体(郑 8903 × 豫花 4 号)构建的框架图为基础,结合“郑 9001 × 郑 8903”、“白籽 × 豫花 4 号”、“开农白 2 号 × 豫花 4 号”3 个作图群体,以共有标记为桥梁,构建了一张包含 17 个连锁群、101 个标记、总图距为 953.88 cM 的栽培种花生复合遗传图谱。王强等^[19]采用新型分子标记 SRAP,构建了一张总长 2 129.4 cM、标记间平均间距为 9.55 cM 的首张花生栽培种 SRAP 标记连锁图谱,该图谱是迄今包含 DNA 标记最多的花生栽培种间遗传连锁图谱。

1.3 花生栽培-野生种间遗传图谱构建

近年来,利用花生栽培种和野生种的杂交组合进行花生栽培-野生种间遗传图谱构建也有一些报道。Foncéka 等^[20]以 2 个二倍体野生种 *A. duranensis* V14167(AA) × *A. ipensis* KG30076(BB)的 F_1 经秋水仙素加倍成的双二倍体 AiAd 为供体亲本,以栽培种 Fleur11 作为轮回亲本,得到 BC_1F_1 作图群体,构建了一张包含 21 个连锁群、298 个位点、全长 1 843.7 cM、平均距离 6.1 cM 的花生栽培-野生种间遗传图谱。Burow 等^[21]利用包括 3 个野生种的双二倍体 {[*A. batizocoi* K9484 × (*A. cardenasii* GKP10017 × *A. diogoi* GKP10602)](4 ×)} 作为供体亲本,栽培种花生品种(Florunner)作为轮回亲本,得到包含 78 个 BC_1 植株的作图群体,构建了一张四倍体水平的花生 RFLP 标记遗传连锁图谱,370 个 RFLP 位点分布在 23 个连锁群上,图谱总长为 2 210 cM。

2 花生重要性状的 QTL 定位

花生的许多重要农艺性状和经济性状都属于复杂的数量性状,受多基因控制,表现为连续变异。目前,花生上定位的 QTL 主要集中在抗病性方面,在产量、品质、形态和生理性状上也有一些报道。

2.1 抗病性状

在花生抗病性方面,分子标记最先用于抗线虫病研究。Halward 等^[5]在其构建的 RFLP 遗传图谱上定位了 1 个与线虫病抗性连锁的标记 R239。王辉等^[22]获得了 2 个与抗北方根结线虫基因连锁的 SSR 标记 S32-380 和 S89-140,标记与抗病基因间的

遗传距离分别为 4.421 cM 和 7.404 cM。雷永等^[23]获得了 2 个与花生黄曲霉菌侵染抗性连锁的 AFLP 标记 E44/M53-520 和 E45/M53-440,与抗性基因间的距离分别为 8.8 cM 和 6.6 cM。随后,雷永等^[24]又将 AFLP 标记 E45/M53-440 转化为 SCAR 标记,标记与黄曲霉侵染抗性基因间的距离为 6.5 cM。在花生抗青枯病方面,姜慧芳等^[12]检测到位于抗青枯病基因两侧的标记 7G02 和 PM137,与青枯病抗性基因间的距离分别为 10.9 cM 和 13.8 cM;彭文舫等^[17]检测到与青枯病抗性相关的 3 个 QTL(*qBWr1*、*qBWr2* 和 *qBWr3*),这 3 个 QTL 形成 2 对具有加性×加性上位性互作效应的 QTL 区段(*qBWr1/qBWr3* 和 *qBWr2/qBWr3*),贡献率分别为 12.81% 和 16.56%,共解释青枯病抗性总变异的 21.62%。在花生叶斑病方面,夏友霖等^[25]以抗感晚斑病组合“中花 5 号×ICGV 86699”的 F₂ 分离群体为材料,首次报道了有关花生晚斑病抗性分子标记 E35/M51、E37/M48 和 E41/M47,与抗性基因间的距离分别为 7.40 cM、7.40 cM 和 8.67 cM。侯慧敏等^[26]获得了 2 个与花生锈病抗性连锁的标记 M3L3 和 M8L8,与抗性基因间的遗传距离分别为 10.90 cM 和 7.86 cM。Khedikar 等^[27]检测到 11 个与晚斑病有关的 QTL,解释遗传变异的 1.70%~6.50%;12 个与锈病有关的 QTL,解释遗传变异的 1.70%~55.20%。张新友^[18]检测到与网斑病抗性有关的位点 *qWB-7-1*,位于 Lg7 上标记 ARS131—ARS120 之间,遗传贡献率为 5.76%。Herselman 等^[11]定位到 1 个抗花生矮化病毒病的隐性单基因,标记与抗性基因的遗传距离为 3.9 cM,解释 76.1% 的遗传变异。肖洋等^[28]检测到与花生矮化病毒病抗性连锁的分子标记 XY38,与抗性基因间的遗传距离为 7.5 cM。

2.2 产量性状

Selvaraj 等^[29]利用 Tamrun OL01×BSS 56 构建的重组自交系群体,结合分离群体分组分析方法,首次应用 SSR 标记开展栽培种花生荚果和籽仁相关性状的 QTL 检测,认为花生存在着与单株荚果数、饱果数和产量有关的主效 QTL。张新友^[18]基于以“郑 8903×豫花 4 号”重组自交系群体构建的花生遗传图谱,利用 WinQTLCart 2.5 和 QTLNetwork 2.0 软件分别对海南三亚和河南原阳 2 个环境的花生产量性状的数据进行 QTL 检测,利用 WinQTLCart 2.5 软件在一个环境中检测到与主茎高、侧枝长、总分枝数、结果枝数、单株饱果数、单株秕果数、单株产量、出仁率、百果质量 9 个产量性状

相关的 QTL 12 个,遗传贡献率为 5.36%~14.45%;在另一环境中检测到与产量性状相关的 QTL 13 个,遗传贡献率为 5.10%~11.73%;利用 QTLNetwork 2.0 软件在 2 个环境中共定位到 20 个产量性状相关的 QTL。刘华^[30]利用郑 9001×郑 8903 的重组自交系群体,应用 WinQTLCart 2.5 软件在一个环境中检测到主茎高 QTL 4 个,侧枝长 QTL 5 个,出仁率 QTL 3 个,总分枝数、结果枝数、单株饱果数、单株果质量 QTL 各 1 个,遗传贡献率为 5.61%~17.98%;在另一环境中检测到主茎高 QTL 6 个,侧枝长 QTL 8 个,总分枝数 QTL 4 个,结果枝数 QTL 1 个,百果质量 QTL 4 个,单株饱果数和单株果质量 QTL 各 2 个,遗传贡献率为 5.03%~25.12%;用 QTLNetwork 2.0 软件同时对 2 个环境进行检测,定位到主茎高 QTL 7 个,侧枝长 QTL 3 个,总分枝数 QTL 7 个,结果枝数 QTL 5 个,单株饱果数 QTL 3 个,百果质量 QTL 1 个,出仁率 QTL 5 个,单株果质量 QTL 4 个,遗传贡献率为 2.1%~32.86%。

2.3 品质性状

张新友^[18]基于以“郑 8903×豫花 4 号”重组自交系群体构建的花生遗传图谱,应用 WinQTLCart 2.5 软件在环境 1(2007 年,海南三亚)中定位到 2 个蛋白质含量的 QTL,贡献率分别为 6.26% 和 8.79%;在环境 2(2008 年,河南原阳)中检测到蛋白质、花生酸、脂肪含量 QTL 各 2 个,油酸含量、亚油酸含量、油亚比、硬脂酸含量和山萘酸含量 QTL 各 1 个,贡献率为 4.82%~24.14%;应用 QTLNetwork 2.0 软件在 2 个环境中检测到蛋白质含量和花生酸含量 QTL 各 2 个,脂肪含量、亚油酸含量、油亚比、硬脂酸含量和山萘酸含量 QTL 各 1 个。刘华^[30]应用 QTLNetwork 2.0 软件对海南三亚和河南原阳 2 个环境的花生品质性状数据进行 QTL 检测,共定位到 10 个品质相关性状的 QTL,其中蛋白质含量 3 个,脂肪含量 1 个,油酸含量、亚油酸含量和油亚比各 2 个,贡献率为 3.73%~17.37%。张新友等^[31]检测到 10 个花生品质性状相关的 QTL,其中蛋白质含量 QTL 2 个,遗传贡献率分别为 4.82% 和 9.66%,脂肪含量 QTL 2 个,遗传贡献率分别为 5.25% 和 8.24%;油酸、亚油酸、硬脂酸和山萘酸含量 QTL 各检测到 1 个,遗传贡献率分别为 5.13%、8.28%、24.14% 和 7.88%;花生酸含量 QTL 2 个,遗传贡献率分别为 7.12% 和 18.32%。

2.4 形态、生理性状

洪彦彬等^[32]以种皮呈深紫色的花生品种珍珠

黑和呈粉红色的花生品种粤油 13 的杂交后代 F_1 — F_3 群体为材料,通过遗传分析和 SSR 分子标记探讨花生种皮颜色基因的遗传连锁规律。结果表明,花生深紫色种皮颜色受 1 对不完全显性主效基因控制,该基因与 SSR 标记 PM93/630-600 连锁,连锁距离为 5.4 cM。Varshney 等^[14]利用 1 145 对 SSR 引物对由 TAG 24×ICGV 86031 构建的重组自交系群体进行扫描,共检测到与蒸腾作用、蒸腾效率、比叶面积和叶绿素含量 4 个花生耐旱性状相关的 38 个 QTL,单个 QTL 解释的表型变异率介于 3.5%~17.6%。Ravi 等^[15]利用 QTL Cartographer 和 QTL Network 软件分析蒸腾作用、蒸腾效率、叶面积等 9 个与花生抗旱性相关的性状,2 个软件分别检测到 105 个和 65 个主效 QTL,同时利用 QTLNetwork 软件检测到 8 个上位性 QTL,为抗旱性分子标记辅助选择育种奠定了基础。

3 展望

目前,一些重要农作物都已建立了较为饱和的分子遗传连锁图谱,极大地推进了 QTL 定位和标记辅助选择育种的进程。花生分子标记研究起步较晚,多态性标记的缺乏影响了花生遗传图谱的构建。以往研究多是基于野生种间或栽培-野生种间构建的图谱,迄今还没有一张完整的栽培种间花生遗传连锁图谱。有研究表明,花生栽培种间多态性 SSR 标记相对较丰富,但仍不能满足高密度图谱构建的需求^[13,33]。近年虽有栽培种花生遗传图谱的报道,但这些图谱大多是以单一的 RFLP、RAPD、SSR、SRAP 标记构建,其覆盖率普遍偏低、密度小,QTL 搜索空间非常有限,很难获得可直接用于 MAS 的与目标性状紧密连锁的分子标记。因此,笔者认为,联合运用多种分子标记或者对已有图谱进行整合,将极大增加图谱的标记数量。高密度遗传连锁图谱的构建为目标性状的 QTL 检测和分子标记辅助选择奠定了坚实的基础。

目前,花生 QTL 定位研究还处于初级阶段,检测到的多是与抗病性相关的 QTL。虽有产量、品质、形态和生理方面相关的 QTL 的报道,但这些研究很有限。大多数定位的 QTL 其位置和效应因试验材料和环境而异,很难与常规育种实践结合起来,主要原因是基于线性模型模拟的数量性状基因表达能力有限且不完整,基因间相互作用不仅存在着复杂的网络联系,还与环境关系密切^[30]。筛选到的目标性状 QTL 与其连锁的分子标记距离偏远,定位的 QTL 遗传贡献率较低,推测可能受遗传材料及

遗传连锁图谱上标记密度的限制^[31],目前,可利用的分子标记已不能满足花生分子标记研究的要求。因此,今后应进一步开发大量的不同类型的分子标记,特别是新的、稳定的 SSR、SNP 以及其他分子标记,以增加遗传图谱的标记密度;结合多年多点表型数据发掘稳定的、贡献率较大的目标性状 QTL。随着花生基因组测序计划的启动,花生的生物信息数据库资源将日益丰富,这将使花生饱和遗传图谱的构建、QTL 的精细定位和图位克隆成为可能,花生分子遗传改良的进程也将加速。

参考文献:

- [1] He G H, Meng R H, Gao H, et al. Simple sequence repeat markers for botanical varieties of cultivated peanut (*Arachis hypogaea* L.) [J]. Euphytica, 2005, 142 (1-2): 131-136.
- [2] Knapp S J, Bridges Jr W C, Birkes D. Mapping quantitative trait loci using molecular marker linkage maps [J]. Theoretical and Applied Genetics, 1990, 79 (5): 583-592.
- [3] Kochert G, Halward T, Branch W D, et al. RFLP variability in peanut (*Arachis hypogaea* L.) cultivars and wild species [J]. Theoretical and Applied Genetics, 1991, 81 (5): 565-570.
- [4] Subramanian V, Gurtu S, Nageswara Rao R C, et al. Identification of DNA polymorphism in cultivated groundnut using random amplified polymorphic DNA (RAPD) assay [J]. Genome, 2000, 43 (4): 656-660.
- [5] Halward T, Stalker H T, Kochert G. Development of an RFLP linkage map in diploid peanut species [J]. Theoretical and Applied Genetics, 1993, 87 (3): 379-384.
- [6] Garcia G M, Stalker H T, Shroeder E, et al. Identification of RAPD, SCAR and RFLP markers tightly linked to nematode resistance genes introgressed from *Arachis cardenasii* into *Arachis hypogaea* [J]. Genome, 1996, 39 (5): 836-845.
- [7] Gimenes M A, Hoshino A A, Barbosa A V G, et al. Characterization and transferability of microsatellite markers of the cultivated peanut (*Arachis hypogaea*) [J]. BMC Plant Biology, 2007, 7: 9.
- [8] Garcia G M, Stalker H T, Kochert G. Introgression analysis of an interspecific hybrid population in peanuts (*Arachis hypogaea* L.) using RFLP and RAPD markers [J]. Genome, 1995, 38 (1): 166-176.
- [9] Moretzsohn M C, Leoi L, Proite K, et al. A microsatellite-based, gene-rich linkage map for the AA genome of *Arachis* (Fabaceae) [J]. Theoretical and Applied Ge-

- netics, 2005, 111(6): 1060-1071.
- [10] Moretzsohn M C, Barbosa A V G, Alves-Freitas D MT, *et al.* A linkage map for the B-genome of *Arachis* (Fabaceae) and its synteny to the A-genome[J]. BMC Plant Biology, 2009, 9: 40.
- [11] Herselman L, Thwaites R, Kimmins F M, *et al.* Identification and mapping of AFLP markers linked to peanut (*Arachis hypogaea* L.) resistance to the aphid vector of groundnut rosette disease[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2004, 109(7): 1426-1433.
- [12] 姜慧芳, 陈本银, 任小平, 等. 利用重组近交系群体检测花生青枯病抗性 SSR 标记[J]. 中国油料作物学报, 2007, 29(1): 26-30.
- [13] 洪彦彬, 梁炫强, 陈小平, 等. 花生栽培种 SSR 遗传图谱的构建[J]. 作物学报, 2009, 35(3): 395-402.
- [14] Varshney R K, Bertoli D J, Moretzsohn M C, *et al.* The first SSR-based genetic linkage map for cultivated groundnut (*Arachis hypogaea* L.) [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2009, 118(4): 729-739.
- [15] Ravi K, Vadez V, Isobe S, *et al.* Identification of several small main-effect QTLs and a large number of epistatic QTLs for drought tolerance related traits in groundnut (*Arachis hypogaea* L.) [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2011, 122(6): 1119-1132.
- [16] Hong Y B, Chen X P, Liang X Q, *et al.* A SSR-based composite genetic linkage map for the cultivated peanut (*Arachis hypogaea* L.) genome[J]. BMC Plant Biology, 2010, 10: 17.
- [17] 彭文舫, 姜慧芳, 任小平, 等. 花生 AFLP 遗传图谱构建及青枯病抗性 QTL 分析[J]. 华北农学报, 2010, 25(6): 81-86.
- [18] 张新友. 栽培花生产量、品质和抗病性的遗传分析与 QTL 定位研究[D]. 杭州: 浙江大学, 2010.
- [19] 王强, 张新友, 汤丰收, 等. 基于 SRAP 分子标记的栽培花生遗传连锁图谱构建[J]. 中国油料作物学报, 2010, 32(3): 374-378.
- [20] Foncéka D, Hodo-Abalo T, Rivallan R, *et al.* Genetic mapping of wild introgressions into cultivated peanut: A way toward enlarging the genetic basis of a recent allotetraploid[J]. BMC Plant Biology, 2009, 9: 103.
- [21] Burow M D, Simpson C E, Starr J L, *et al.* Transmission genetics of chromatin from a synthetic amphidiploid to cultivated Peanut (*Arachis hypogaea* L.): Broadening the gene pool of a monophyletic polyploid species[J]. Genetics, 2001, 159(2): 823-837.
- [22] 王辉, 石延茂, 任艳, 等. 花生抗北方根结线虫病 SSR 标记研究[J]. 花生学报, 2008, 37(2): 14-17.
- [23] 雷永, 廖伯寿, 王圣玉, 等. 花生黄曲霉侵染抗性的 AFLP 标记[J]. 作物学报, 2005, 31(10): 1349-1353.
- [24] 雷永, 廖伯寿, 王圣玉, 等. 花生黄曲霉侵染抗性的 SCAR 标记[J]. 遗传, 2006, 28(9): 1107-1111.
- [25] 夏友霖, 廖伯寿, 李加纳, 等. 花生晚斑病抗性 AFLP 标记[J]. 中国油料作物学报, 2007, 29(3): 318-321.
- [26] 侯慧敏, 廖伯寿, 雷永, 等. 花生锈病抗性的 AFLP 标记[J]. 中国油料作物学报, 2007, 29(2): 89-92.
- [27] Khedikar Y P, Gowda M V C, Sarvamangala C, *et al.* A QTL study on late leaf spot and rust revealed one major QTL for molecular breeding for rust resistance in groundnut (*Arachis hypogaea* L.) [J]. Theor Appl Genet, 2010, 121(5): 971-984.
- [28] 肖洋, 晏立英, 雷永, 等. 花生矮化病毒病抗性 SSR 标记[J]. 中国油料作物学报, 2011, 33(6): 561-566.
- [29] Selvaraj M G, Narayana M, Schubert A M, *et al.* Identification of QTLs for pod and kernel traits in cultivated peanut by bulked segregant analysis[J/OL]. Electronic Journal of Biotechnology, 2009, 12(2): 1-13. http://www.scielo.cl/scielo.php?pid=S0717-34582009000200003&script=sci_arttext&tlng=e.
- [30] 刘华. 栽培花生产量和品质相关性状遗传分析与 QTL 定位研究[D]. 郑州: 河南农业大学, 2011.
- [31] 张新友, 韩锁义, 徐静, 等. 花生主要品质性状的 QTLs 定位分析[J]. 中国油料作物学报, 2012, 34(3): 311-315.
- [32] 洪彦彬, 林坤耀, 周桂元, 等. 花生深紫色种皮颜色基因的遗传分析及 SSR 标记[J]. 中国油料作物学报, 2007, 29(1): 35-38.
- [33] 唐荣华, 高国庆, 韩柱强, 等. 花生种质资源的遗传变异与 DNA 分子多态性[J]. 花生学报, 2003, 32(增刊): 277-284.