

花生荚果发育及其调控研究进展

刘文文¹, 王建国², 万书波³, 彭振英^{1,2*}, 李新国^{1,2*}

(1. 山东师范大学, 山东 济南, 250100;

2. 山东省农业科学院生物技术研究中心/山东省作物遗传改良与生态生理重点实验室, 山东 济南, 250100;

3. 山东省农业科学院, 山东 济南, 250100)

摘要:花生是重要的油料与经济作物,在农业种植业结构调整中发挥重要作用。荚果是花生的收获器官,深入研究花生荚果发育及其调控,可以为高产育种提供理论依据。本文从花生荚果发育过程和内外限制因素的调控作用,并结合激素、营养元素、遗传学研究以及DNA、RNA等分子调控机制,综述了近年来花生荚果发育相关的研究进展,为后续研究提供参考。

关键词:花生;荚果发育;激素调控;营养元素调控;遗传学研究;分子调控机制

中图分类号:S565.2

文献标识码:A

文章编号:1007-9084(2020)06-0940-11

Research progress of peanut pod development and its regulation mechanisms

LIU Wen-wen¹, WANG Jian-guo², WAN Shu-bo³, PENG Zhen-ying^{1,2*}, LI Xin-guo^{1,2*}

(1. Shandong Normal University, Jinan 250100, China; 2. Bio-Tech Research Center, Shandong Academy of Agricultural Science / Shandong Provincial Key Laboratory of Genetic Improvement, Ecology and Physiology of Crops, Jinan 250100, China; 3. Shandong Academy of Agricultural Science, Jinan 250100, China)

Abstract: Peanut is an important oil and cash crop, and plays an important role in adjusting the structure of agricultural planting industry. Pods are the harvesting organs of peanuts. Further research on the development and regulation of peanut pods can provide a theoretical basis for high-yield breeding. This article reviewed the development of peanut pod in recent years, including the effects of internal and external limiting factors on peanut pod development, the better understanding of their molecular regulatory mechanisms such as hormones, nutrients, genetics research, DNA and RNA, which would provide a good reference for the subsequent researches.

Key words: peanut; pod development; hormone regulation; nutrients regulation; genetics research; molecular regulation mechanism

花生(*Arachis hypogaea* L.)是世界范围内广泛栽培的油料和经济作物,属于豆科蝶形花亚科花生属,起源于南美洲,该属由二倍体种和少量四倍体种组成^[1]。花生仁含有50%以上的粗脂肪和约30%的蛋白质,以及多种维生素和矿物质,常用于制作糖果、花生酱、花生糖等主要食品^[2]。花生作为一种高产作物,用途广泛且容易种植,在农作物中有着很大的市场和需求量^[3],世界花生产量超过4000万吨,其中大部分来自亚洲和非洲,在100多个花生种植国中,印度、中国、美国 and 尼日利亚花生种植面积

超过90%。其中,印度的种植面积达530万公顷,总产量达918万吨^[4,5]。我国花生生产与消费近十年来持续增长,2018年总产量和花生油产量分别达到创纪录的1733万吨和294万吨,在国内油料作物中花生的总产量、总产值、单产水平、单位面积产油量、单位面积种植效益、国际竞争力等方面均存在诸多优势^[6],而且中国为世界花生生产做出了巨大贡献,其总产量、单产量和出口量均居世界首位^[7]。

荚果是花生的收获器官,荚果的生长发育是影响花生产量和质量的直接因素,通过荚果发育阶段

收稿日期:2020-07-30

基金项目:国家重点研发计划(2018YFD021000);山东省自然科学基金重大基础研究项目(2018GHZ007);山东省重大科技创新工程项目(2018YFJH0601、2019JZZY010702);山东省农业科学院农业科技创新工程(CXGC2018D04, CXGC2018B05)

作者简介:刘文文(1997-),女,山东青岛人,硕士研究生,从事植物分子和生理研究,E-mail: 2419168608@qq.com

* 通讯作者:彭振英(1970-),女,山东菏泽人,副研究员,博士,从事花生遗传育种研究,E-mail: pengzhenying2005@126.com

李新国(1972-),男,山东菏泽人,研究员,博士,从事花生生理生态研究,E-mail: xinguol@163.com

划分,对荚果发育过程中外部形态特性和内部有机物的积累及消长情况进行研究,可以系统地了解荚果发育的生物学特性,为科研取材和适期收获等提供理论依据。花生地上开花地下结果,开花是结果的基础,研究开花下针等基础因素,黑暗与机械刺激等环境因素,生长素、赤霉素等各类相关激素,以及氮、磷、钾、钙等营养元素对荚果发育的调控作用,并对荚果发育过程进行遗传学分析,从分子水平上深入研究荚果发育机制,不仅具有重要的理论价值,而且在提高花生产量、改善花生品质及培育花生新品种等方面具有重要的实践意义。

1 花生荚果发育过程

1.1 荚果发育的阶段划分

前人对花生荚果发育过程进行了大量研究。藤吉清次等根据组织、器官分化特点,将花生荚果中种子胚的发育分为10期,即:受精期、原胚分裂期I、原胚分裂期II、组织原分化期、子叶分化期、子叶伸长期、真叶分化期、真叶形成期、子叶节分枝期、子叶节分枝形成期^[8];赵世绪等认为这种分期法太繁琐,而将其概括为受精时期、原胚分裂期、子叶形成期、真叶出现期^[9];而花科兵将荚果的发育过程分为8期,除没有“受精期”外,其它分期基本上与藤吉清次相同^[10];罗葆兴等将真叶分化期与真叶形成期、子叶节分枝分化期与子叶节分枝形成期合并,分别命名为真叶分化形成期、子叶节侧芽分化形成期^[11]。除上述划分方式之外,黄上志等根据成熟度将种子发育分为5个时期:组织分化期(果针入土0~20 DAP)、成熟前期(果针入土21~28 DAP)、成熟中期(果针入土29~40 DAP)、成熟中后期(果针入土41~62 DAP)和成熟后期(果针入土63~88 DAP)^[12];王小纯等根据有机物含量的动态变化将荚果发育动态分为3个阶段:快速膨大阶段、缓慢增加阶段和失水收缩阶段^[13];李安妮等根据花生荚果发育过程中形态及有机成分的变化将荚果发育分为3个阶段:荚果膨大期(开花后约23~40 d),种仁充实期(开花后约30~65 d)和成熟期(开花后约65~85 d)^[14]。

1.2 荚果发育外部形态的变化

花生地上开花,而在地下产生果实和种子,荚果膨胀在花生荚果和种子发育中起着至关重要的作用。受精后,胚胎停止生长,子房基部的茎间分生组织开始迅速分裂,形成一个尖的针状结构,称为果针或雌蕊柄,这个特殊器官可将花的受精子房送入地下,当雌蕊柄埋入土壤后,胚胎发育在黑

暗中恢复^[15,16]。刚入土的雌蕊柄顶端呈紫色或绿色,3 d后顶端变白,9 d后顶端膨大呈球形荚果^[17]。荚果发育过程中荚壳和籽仁形态、色泽等都有明显变化,荚壳颜色经历白、浅黄、黄色三个阶段,荚壳表面由光滑慢慢出现网纹并逐渐失水收缩而发生木质化,荚壳内部海绵状组织随荚壳膨大先变厚,后干缩出现裂纹,最终紧贴荚壳内壁,颜色由白色逐渐变棕;种皮开始时呈白色,随着种仁的充实,种皮由厚变薄,颜色逐渐变为粉红色,之后进一步加深达到品种固有的颜色^[14]。花生种皮颜色因品种、基因型而异,甚至在不同的种子发育阶段也存在差异,主要受花青素、黄酮醇、原花青素等黄酮类化合物影响^[18]。近年来,具有黑色种皮的花生品种因其含较高的花青素和微量元素,有利于人体健康,成为一种潜在的保健品来源而受到越来越多的关注^[19,20]。

1.3 荚果发育内部有机物成分的变化及其调控

花生荚果发育过程中有机成分的变化,国内外已经进行了不少研究。果针入土后,新环境和土壤摩擦导致荚壳内蛋白质含量随荚壳膨大略微增加^[21],可溶性糖与淀粉变化趋势与蛋白质相似,而荚壳中脂肪含量少,且在整个发育过程变化不大^[14]。种仁中脂肪在发育早期出现,以后急剧上升,直到成熟时趋于稳定,以油酸、亚油酸为主要组成成分,二者总含量大约为80%,呈现负相关^[14,22]。花生种子中油酸的水平是决定种子质量的最重要因素之一,并且受两对同源基因(*FAD2A*和*FAD2B*)控制^[23]。为确定影响油酸形成的关键候选因素而进行的比较蛋白质组分析结果表明,*KASI*、*KASII*、*FAB2*、乙酰辅酶A家族蛋白和*LCAS*家族蛋白等差异表达蛋白参与了脂肪酸生物合成和降解的调控,*KASI*和*KASII*在开花后30 d显著增加,在开花后70 d下降,表明油酸的积累与种子发育相一致^[24]。同一品种(系)籽仁蛋白质和脂肪含量协同增长,在荚果发育过程中总体呈上升趋势,而籽仁中可溶性糖与脂肪、蛋白质含量呈显著负相关,在荚果发育过程中总体呈下降趋势^[25]。

2 影响花生荚果发育的因素

2.1 花生开花部位及时期对结果的影响

花生开花是结果的基础,从日开花量来看,高峰期越早到达,越有利于有效花和有效果针的形成,结果率越高^[26]。从整个花期来看,盛花期之前开的花节位低,形成的果针(有效果针)距地面近,果

针更容易入土,结果率较高,是花生结实的主要时期;盛花期以后开的花节位高,果针不容易入土,结果少;而终花期开的花为无效花,不能发育成有效荚果^[27]。

2.2 环境因素对荚果发育的调控作用

花生荚果多位于地下,土壤质地显著影响荚果发育,其中砂土有利于花生荚果的膨大,且砂土中花生荚果干物质积累早而快,但后期荚果干物质积累少;壤土中花生荚果干物质积累中后期多;黏土则在整個生育期均不利于花生荚果干物质积累^[28]。在花生果针延伸入土的过程中,由于不同土壤质地代表不同的土壤紧实程度,子房受到来自土壤的挤压、阻碍等机械刺激也就不同,而土壤紧实程度又与土壤通气性、含水量等物理特性密切相关^[29,30]。

花生开花下针期充足的降水是花生高产的关键因素之一,当降水量大于 50 mm 时,有利于花生产量的提高,反之,当降水量低于 50 mm 时,花量减少,花器官发育受损,最终导致减产。花生荚果成熟期,适宜降水量为 200~400 mm,过多或过少均不利于花生高产^[31]。

温度对花生荚果发育的影响与有效积温密切相关。荚果发育阶段有效积温在 450℃ 以下时,起主要作用的是温度因素^[32]。有效积温越高,荚果也就越饱满,二者呈极显著正相关。日平均气温每增加 1℃,百果重将随之增加 58 g^[33]。有效积温在 450℃ 以上时,对荚果发育起主要作用的是植株内因素^[32]。如果温度过高,则植株营养生长衰退期过快、过早,果仁增重不大,反而导致花生减产^[31]。

黑暗与机械刺激是花生子房膨大及形成荚果的基本条件^[34],而延长光照会限制花生的生殖发育,从而减少花生开花和结荚数量以及荚果形成^[35]。光敏色素能够感应光信号调节花生胚的体外生长发育。研究表明,持续白光、红光或蓝光照射抑制胚胎和荚果发育但促进雌蕊柄伸长,而黑暗或远红光的作用恰好相反。雌蕊柄从长 3~5 cm 至入土约 3 d 期间,均未检测到 AhphyA 和 AhphyB 蛋白,而在入土约 9 d 时检测到这两种蛋白的显著积累,表明在黑暗条件下 AhphyA 和 AhphyB 对花生雌蕊柄的膨大起重要作用^[36,37]。且只有黑暗与机械刺激两种条件同时满足,并结合激素代谢调控及相关信号途径,才能诱发显著的生理生化变化,从而调控花生子房膨大和荚果发育^[30]。

综上所述,土壤类型、降水、温度、光照、黑暗与机械刺激等环境因素对花生荚果能否正常发育产

生饱满果实具有非常重要的影响。

2.3 激素对荚果发育的调控作用

植物激素是植物生长发育过程中必不可少的重要调节物质,它们直接或间接参与调控从种子萌发到成熟的各个发育阶段以及对生物/非生物胁迫的响应^[38]。目前花生中研究较深入的植物激素有生长素、乙烯、油菜素内酯、赤霉素、细胞分裂素和脱落酸等。

花生果针在顶端区域产生生长素吲哚-3-乙酸(IAA),该生长素以极性方式分布,协助重力作用,导致果针向地弯曲生长^[39]。研究表明,低浓度 IAA 促进花生荚果发育,而高浓度 IAA 抑制花生雌蕊柄伸长^[15,40]。初花期喷施 10 μmol/L IAA 能显著提高开花下针期花生不同部位中的 IAA 含量,对花生的主茎高、果针长、果针数目、花朵数目及叶片的光合速率也有促进作用^[41]。

果针入土后,乙烯对生长素发生拮抗作用,导致生长素趋于耗尽,而乙烯水平趋于升高^[42]。且在花生荚果发育的整个过程中均有乙烯生成,并有 2 次释放高峰,第 1 次在荚果膨大早期,此时乙烯产生较多,可能与“启动”荚果迅速膨大有关。随着荚果的发育完善,乙烯释放出现第 2 次高峰,这与乙烯参与荚果成熟的调节有关^[43]。

油菜素内酯在花生伸长组织中的含量较高,而在膨大组织中含量较低,未入土果针油菜素内酯含量明显高于膨大果针,果针开始膨大后油菜素内酯含量明显下降且不再升高。对花生入土果针进行表油菜素内酯(epibrassinolide)处理,发现低浓度的表油菜素内酯对入土 9 d 果针的膨大有一定作用,而高浓度的表油菜素内酯对果针膨大没有明显作用。整株喷施油菜素内酯时,花生产量得到提高,荚果干重和鲜重增加^[44]。

脱落酸在荚果膨大阶段和成熟期对荚果干物质积累起促进作用,在荚果充实后期起抑制作用^[45]。细胞分裂素调节幼嫩果针的细胞分裂,主要在荚果膨大阶段和充实初期对荚果干物质积累起促进作用。赤霉素促进细胞伸长,最终促进果针伸长,在花生果针发育初期,以及荚果膨大期、荚果充实后期和成熟期对荚果干物质积累起明显的促进作用,并在荚果膨大中后期与细胞分裂素和脱落酸共同对荚果和籽仁干物质积累起正调控作用^[15,45,46]。

总之,植物激素对花生荚果发育的调控是一个非常复杂的过程,荚果发育是各种激素协同作用的结果。

2.4 营养元素对荚果发育的影响

2.4.1 氮磷钾钙肥对荚果发育的影响 氮、磷、钾是花生生长发育必需的三大营养元素,科学施用氮磷钾肥可促进花生生长发育,提高肥料利用效率,增加花生产量和改善花生品质^[47]。不施氮、磷、钾肥会显著降低花生营养生长期的生物量和花生的产量,不施氮肥和磷肥主要通过减少花生单株果数而减产,不施钾肥主要是通过降低花生百果重而减产^[48]。一般情况下,夏花生每生产 100 kg 花生荚果,需要氮(纯氮)4.5~6.4 kg、磷(P_2O_5)0.8~1.3 kg、钾(K_2O)3~4.5 kg^[49]。花生根系着生根瘤,能够直接利用大气中的氮气作为氮源,根瘤生物固氮比例平均占总氮量的 2/5 以上,最高可达 50%。除根瘤固氮,肥料氮也是花生氮素的主要来源^[50]。氮用量 0~150 kg/hm² 范围内,施氮量提高能够促进氮磷钾吸收和植株生长及增加粗蛋白含量,且氮用量为 120 kg/hm² 时花生产量最高。氮用量超过 150 kg/hm²,增加施氮量会导致花生养分吸收减少,荚果数下降,蛋白质、粗脂肪含量和产量也随之下降^[51]。施中等钾肥量即 150 kg/hm²,并配合适量氮、磷肥能获得最高的产量和经济效益,且氮、磷、钾配比为 2:1:2 时,花生的产量、产量构成因素以及经济效益均最佳^[52]。

钙是植物生长发育不可缺少的营养元素之一,钙素对维持花生正常生长发育,保证花生高产优质栽培具有不可替代的作用^[53]。花生是喜钙植物,其对钙肥的需求量仅次于氮肥和钾肥。每形成 100 kg 荚果产量吸收的钙高达 2.0~2.5 kg,且施钙量为 300 kg/hm² 时可提高干旱胁迫下的花生产量,也可提高花生单作与玉米 || 花生 3:4 间作种植模式下花生荚果产量^[54,55]。花生对钙非常敏感,缺钙导致花生植株营养生长旺盛,表现为地上部植株高,叶大茎粗,返青现象明显^[56]。相对于地上部,缺钙对地下部影响更为显著,钙胁迫使花芽分化率及花粉活力降低,花粉管伸长受阻,影响双受精过程及受精质量,导致早期胚败育并趋于腐烂,严重影响后续果针膨大和荚果发育^[57~59]。而钙肥可以协调营养生长与生殖生长之间的关系,从而使总果数增加、空秕率降低、饱果率增加,提高花生总产量^[60]。研究表明,当土壤钙含量低于 250 mg/kg 时,种植花生就需要补充钙肥,对于缺钙的盐碱土壤要选择过磷酸钙、石膏、磷石膏等偏酸性钙肥^[61]。钙肥一般施加在结实层,由于这层土壤花生根系量大,根系吸收功能强,且花生入土的果针及形成的幼果基本全在该层土壤中。而花生荚果中的钙主要是由果针和幼

果直接从土壤中吸取,因此在结实层施用钙肥,花生单株总果重最高,可以显著提高花生产量^[62]。

2.4.2 硼钼锌肥对荚果发育的影响 硼、钼、锌是花生生长发育所需的中微量元素,在生理代谢和产量品质形成上起着重要的作用,在一定的氮、磷、钾大量元素供给水平上,配合施用中微肥,可以促进花生的生长发育,有利于植株的干物质积累,增加根瘤数和结果数,提高花生产量和经济效益,改善花生品质性状^[63,64]。在秋花生上喷施浓度均为 0.2% 的微量元素肥料 B、Mo、Zn,无论是单个喷施、两两混合喷施还是三种混合喷施,都能使秋花生结果枝数、荚果数、粒数、粒重、饱果率等产量构成因素显著增加,增产幅度可达 6.81%~18.03%,但以混合喷施效果最佳^[65]。硼、钼、锌等几种微量元素都在含量临界值以下的江汉平原等地区,建议在花生种植中每公顷施硼砂 15.0 kg、硫酸锌 15.0 kg,苗期和花期共喷施钼酸铵 0.6 kg^[66]。

硼肥能促进花生对钙元素的吸收利用,有利于开花与受精,提高饱果率。缺硼时,根系发育不良、植株生长点枯死、分枝增多。严重缺硼时,花生不开花,不受精,结果很少,甚至出现“有壳无仁”现象^[67]。土壤缺硼地块(有效硼含量 < 0.25 mg/kg)应施用硼肥 15 kg/hm²;有效硼含量 0.25~0.4 mg/kg 时,建议施用硼肥 11.25 kg/hm²;有效硼含量为 0.4~0.7 mg/kg 时,建议施用硼肥 7.5 kg/hm²;有效硼含量 0.7~1.0 mg/kg 时,建议施用硼肥 3.75 kg/hm²;当土壤有效硼含量 > 1.0 mg/kg 时,可以不再施用硼肥^[68]。

钼肥有利于花生蛋白质的合成,促使植株较好的利用氮素养分,在花生根瘤菌的固氮过程中起催化剂作用,可提高固氮能力。缺钼时根瘤发育不良,植株生长受到抑制,表现为植株矮小,叶片黄绿或叶脉间失绿,严重时叶缘焦枯,下部叶片失绿严重,叶色与缺氮相似,但缺氮先表现在老叶上,而缺钼先表现在新生叶片上^[67]。当土壤有效钼含量处于 0.16~0.20 mg/kg 的中等水平时,夏花生钼肥施用量控制在 750~1130 g/hm² 之间,增产效果和经济效益最佳^[69]。

锌肥能明显改善花生植株的产量性状,增加单株有效荚果数并改善其质量,提高荚果产量和经济效益,锌肥作为基肥施用,以每公顷施 15 kg 硫酸锌最为经济有效,施用方法最好采取春季耕耙时和有机肥混拌铺施^[70]。

3 花生荚果发育的遗传学研究

从遗传学角度看,花生产量受许多农艺性状的影响,如主茎高、总分枝数、荚果和种子/籽仁性状^[71]。其中,荚果和籽仁性状是决定花生产量的直接因素^[72]。

荚果相关性状包括荚果长、荚果宽、荚果重、果腰、果嘴以及网纹等,以远杂9102与徐州68-4的重组自交系(RIL)为材料,在A05染色体上共鉴定出15个荚果长、11个荚果宽和16个百荚重的QTL,解释表型变异在3.68%~27.84%之间^[73]。以福川大花生×ICG 6375(FI群体)和徐花13×中花6(XZ群体)两个F_{2,3}群体为研究材料,在FI群体中,检测到4个荚果长的QTL解释表型变异为5.7%~26.11%,6个荚果宽的QTL解释表型变异为7.42%~16.14%;在XZ群体中,检测到4个荚果长的QTL解释表型变异为1.25%~7.79%,4个荚果宽的QTL解释表型变异为4.48%~8.78%^[72]。除此之外,果腰、果嘴、网纹等荚果相关性状对消费者或市场的可接受性具有重要影响。在连锁群B03和A08中检测到两个与果嘴相关的QTL,分别解释表型变异8.73%~8.89%和6.31%~6.78%。在连锁群A08中另有一个QTL与荚果网状结构相关,解释表型变异7.30%~7.80%。相关分析表明,荚果网状结构与果嘴性状呈显著正相关^[74]。果腰是花生重要的描述性状和农艺性状,深度收缩的荚果有破裂的倾向,并且有可能会对胚胎造成损害,影响种子的发育,这使它们无法销售。经典遗传研究表明,花生荚果收缩受1~4个基因控制,其中一个主要隐性基因起主要控制作用,三个互补显性基因中的任何两个都可以导致果腰缩窄^[75]。

籽仁相关性状包括粒长、粒宽、长宽比、百粒重等。在104份花生品种材料中,对其粒长、粒宽、长宽比和百粒重4个种子相关性状进行关联作图,每个性状解释表型变异为11.22%~32.30%^[76]。以品种花育36和种质6-13为研究材料,在8条染色体上共鉴定出27个粒长、粒宽、长宽比和百粒重的QTL,LOD值在3.16~31.5之间,解释表型变异为0.74%~83.23%^[77]。以福川大花生×ICG 6375(FI群体)和徐花13×中花6(XZ群体)两个F_{2,3}群体为研究材料,在FI群体中,检测到5个籽仁长的QTL解释表型变异为5.66%~20.8%,3个籽仁宽的QTL解释表型变异为7.42%~12.6%;在XZ群体中,检测到2个籽仁长的QTL解释表型变异为3.03%~4.87%,3个籽仁宽的QTL解释表型变异为3.77%~9.76%^[72]。

出仁率是继结荚后第二重要的农艺性状,是花生生产中一个重要的经济性性状,对花生的市场经济价值有重要影响^[78]。以远杂9102×徐州68-4杂交后的重组自交系为研究材料,共鉴定出25个与出仁率相关的QTL,分别定位在A05、A09、B02、B03、B04、B05和B10染色体上,LOD值在3.3~11.1之间,解释表型变异为4.46%~17.01%^[79]。

4 花生荚果发育的分子调控机制

4.1 DNA甲基化对花生荚果发育的调控

DNA甲基化、组蛋白修饰和染色质改变通常构成表观基因组,表观遗传变异在改变花生表型中起着重要作用^[80]。DNA甲基化是在DNA复制后,经DNA甲基转移酶催化,将S-腺苷甲硫氨酸(SAM)上的甲基连接到DNA分子的胞嘧啶碱基或腺嘌呤碱基上的过程^[81,82]。一般来说,植物DNA甲基化模式是由胞嘧啶-5DNA甲基转移酶(C5-MTase)和DNA去甲基化酶介导的。系统发育树表明,C5-MTase家族可分为MET、DRM2、CMT三个类群^[83]。花生荚果发育过程中,两个重要的DNA甲基转移酶基因,*MET1*和*DRM2*在雌蕊柄从地上到入土3 d这个时期内,表达量上调^[17,84]; *CMT3*在雌蕊柄入土3~9 d表达量上调,9~20 d表达量下调;雌蕊柄从地上到入土9 d,经历由光照到黑暗的过程,DNA去甲基酶基因(*ROS1*、*ROS1-like*和*ROSIX2*)的表达水平增加,静止的前胚胎开始发育^[83]。

4.2 miRNA对花生荚果发育的调控

MicroRNA(miRNA)是一类内源性的非编码小RNA,通过在转录后水平上负调控目的基因的表达,参与植物发育阶段的转换^[85]。在花生荚果发育过程中,miRNA参与生长素、赤霉素、油菜素甾醇等激素信号转导,并且在光信号转导、钙调控等过程中起重要作用。

miR156靶向*SPL*基因,参与BR信号转导,miR156在开花后35 d上调,使*SPL*基因的表达模式显著下调,而*SPL*表达的降低可能延长花生种子膨大相关的发育期。miR319靶向*TCP4-like(TCP4)*基因,参与茉莉酸生物合成,miR319在开花后35 d下调使*TCP4*的表达增加,*TCP4*通过提高茉莉酸水平来增强种子活力,进而促进花生种子膨大。miR160靶向*ARF*基因,在生长素早期应答中起作用,且*ARF*家族的*ARF10*、*ARF16*和*ARF17*具有负调控作用,miR160在开花后35 d下调引起*ARF16*的积累,增强生长素反应,从而促进花生种子发育^[86]。miR396靶

向 *GFRs* 基因,参与赤霉素信号转导,外源 GA_3 能激活 *AhGRF5a* 和 *AhGRF5b* 基因,且 *AhGRF5a* 基因在花生荚果快速膨大期表达量较高^[87]。由此可见,miRNAs 可以通过影响激素信号转导途径对花生种子膨大发挥调控作用。

光信号能够影响参与花生胚胎发育的 miRNA 表达。光照条件下 miR167 和 miR1088 介导的 PPRP 裂解以及 miR390 介导的 ARF 裂解参与花生胚胎发育形成^[88]。此外,miRNA 在钙调控过程中起重要作用,缺钙条件下,花生胚 miR398 和 miR408 的表达均上调,miR167 和 miR156 的表达均下调,导致花生胚败育,无法正常发育形成荚果^[59]。

由此可见,miRNA 是一个分子整合体,可将激素、光信号传递与钙调控等多种途径联系起来,共同在花生荚果发育过程中起着重要作用。

4.3 长链非编码 RNA 对花生荚果发育的调控

长链非编码 RNA(lncRNA)虽然不编码蛋白质,但参与多种调控过程,lncRNA 靶基因预测主要基于其顺反作用,在顺式作用中,lncRNA 的功能与邻近的蛋白编码基因有关,在反式作用中,lncRNA 的功能与共表达蛋白编码基因有关。与 mRNA 相比,lncRNA 的序列长度更短,外显子数目更少,表达水平更低,这与之之前对其他生物体的研究一致^[89]。花生根、叶、花、荚果、种子等部位均鉴定出 lncRNA,为了研究 lncRNA 与花生荚果发育的关系,以花油 7 号和花油 4 号的重组自交系 RIL8106 和 RIL8107 为研究材料,开花后 35 d,RIL8106 中有 3 个 lncRNA 表达上调,分别是 lncRNA MSTRG. 18462.1、lncRNA MSTRG. 34915.1 和 lncRNA MSTRG. 41848.1,通过调节 *MADS*、*SEC31* 和 *VRN1* 基因的表达促进花生种子发育。RIL8107 中有 4 个 lncRNA 表达上调,分别是 lncRNA MSTRG. 22884.1、lncRNA MSTRG. 12404.1、lncRNA MSTRG. 26719.1 和 lncRNA MSTRG. 35761.1,通过调节 *UPL4*、*AAP6*、*ZF-HD8* 和 *EPFL2* 基因的表达促进花生种子发育^[89-91]。

4.4 环状 RNA 对花生荚果发育的调控

环状 RNA(circRNA)是一类广泛表达的内源性调节 RNA,参与真核细胞的多种生理和发育过程。然而,其在花生中的研究很少,近期以花油 7 号和花油 4 号的重组自交系 RIL8106(中果)和 RIL8107(大果)为研究材料,分别在开花后 15 d 和 35 d 对两个花生品系进行转录组 circRNA 的鉴定,结果不仅证实了花生中 circRNA 的存在,而且为进一步研究 circRNA 在花生中的潜在功能提供了线索。研究结果

显示,同一系开花后 15 d 和 35 d 种子差异表达的 circRNA 中,下调的 circRNA 多于上调的 circRNA。然而,在同一发育阶段,大种子(RIL 8107)比中种子系(RIL 8106)有更多的 circRNA 上调而不是下调。这些结果表明,差异表达的 circRNA 可能参与了种子发育及其大小的调控^[92]。

4.5 转录因子对花生荚果发育的调控

在植物中,转录因子(transcription factors, TFs)具有特定的结构域,这些结构域与目的基因的上游结合以调节基因表达。碱性亮氨酸拉链(bZIP)转录因子家族是最大的转录因子家族之一,在花生种子发育中起着重要作用。开花后 20 d,有 3 对基因(*AdbZIP5* and *AibZIP5*, *AdbZIP17* and *AibZIP15*, *AdbZIP46* and *AibZIP41*)差异表达;开花后 40 d,有 3 对基因(*AdbZIP3* and *AibZIP1*, *AdbZIP4* and *AibZIP4*, *AdbZIP49* and *AibZIP45*)差异表达;开花后 60 d,有 5 对基因(*AdbZIP3* and *AibZIP1*, *AdbZIP33* and *AibZIP28*, *AdbZIP37* and *AibZIP30*, *AdbZIP10* and *AibZIP10*, *AdbZIP1* and *AibZIP3*)差异表达^[93]。 R_2R_3 -MYB 转录因子也是植物中最大的转录因子家族之一,花生中编码 R_2R_3 -MYB 转录因子的候选基因为 *AhTcl*,在花青素生物合成中起着重要的调控作用,正向遗传学和反向遗传学的证据都支持 *AhTcl* 是控制花生紫色种皮的关键基因^[94]。bHLH 转录因子是一个蛋白质超家族,在二倍体野生花生 *Arachis duranensis* (AA-type genome) 和 *A. ipaensis* (BB-type genome) 中各鉴定出 132 和 129 个 bHLH 蛋白。其中,*AdbHLH* 和 *AibHLH* 基因在花生荚果发育早期的高度表达和差异表达,直接影响花生荚果的形成和发育^[95]。热休克蛋白(HSP)作为转录因子,在植物生长发育过程中发挥着重要作用^[96]。花生果针转录组和蛋白质组分析显示,超过 100 个 HSP 相关的单基因表达与重力反应、机械刺激和光暗调节有关,其中 13 个 HSP 被认为是重力响应的关键控制器,3 个高表达 Hsp70 单基因在果针入土 9 d 的表达水平显著下降,对花生荚果发育起着重要作用^[21,97]。

5 展望

花生是重要的油料和粮食作物,根据花生荚果发育阶段、外部形态和内部有机物变化情况,可以对荚果发育过程进行系统划分。花生种子富含糖、蛋白质、脂肪等有机物,其中油酸和亚油酸占比很高,常用于制作花生油。与其它植物不同,花生在地上开花受精,然后果针伸长将子房带入地下,才

能形成荚果。这一特殊的生理现象使花生荚果发育不仅受开花时间、花量、果柄长短、果针入土时间等植株自身因素影响,土壤类型、降水、温度、光照、黑暗与机械刺激等环境因素对花生荚果能否正常发育产生饱满果实也具有非常重要的影响。

内源激素相互作用对花生雌蕊柄伸长和胚胎分化等生理过程起着重要作用。关于内源激素对花生荚果发育的影响已有许多报道,但花生品种多样,种植地区广泛,受内外因素等影响,外源激素用量、使用时期、各种激素之间比例等问题,仍需进一步研究。花生是喜钙作物,90%以上的钙由荚果直接从土壤中吸收,花生种子发育可能受 Ca^{2+} 信号转导途径和激素调节途径共同调控,或者 Ca^{2+} 信号转导途径通过激素调节荚果发育^[98]。已有研究显示钙加喷激素的处理更能提高猕猴桃和梨果实对钙的吸收^[99,100],对于钙加喷激素是否能促进花生荚果对钙的吸收,是否有利于荚果发育,能否提高花生产量等仍需实践验证。

氮、磷、钾作为花生生长发育所必需的三大营养元素,目前关于它们之间单独或配合施用对花生产量和品质的影响研究相对较充分。钙、钼、硼、锌等微量元素单独施用对花生荚果发育及产量影响的研究也较多,但中微量元素种类和功能多样,其与大量元素的混合施用及不同中微量元素之间的混合施用仍需进一步研究。花生在我国种植分布较广,研究不同地区及不同土壤质地花生对各种营养元素的需求,按照合适比例制备复合肥料,即可满足花生荚果发育需求提高产量,又可以节约时间和成本为生产带来便利,具有非常重要的研究价值。

花生种子形成和荚果膨大是荚果发育两个重要过程。早期研究主要集中于花生荚果发育的生理基础层面,近几年对遗传学方面、DNA、RNA等分子层面的调控机制进行了较为深入的研究。从遗传学角度看,花生荚果发育主要与荚果长、荚果宽、荚果重、果腰、果嘴、网纹、粒长、粒宽、长宽比、百粒重等相关性状有关。在花生中发现了多种类型的非编码RNA,如miRNA、lncRNA和circRNA等。对非编码RNA的研究主要集中在miRNA的鉴定和功能分析,然而lncRNA在花生荚果发育中的作用,特别是与花生种子发育相关的报道很少。而circRNA作为一类新发现的内源性调节RNA,其功能还不十分清楚,但其进化具有保守性并且来源于重要的基因位点,意味着circRNA是调控后剪接产物,而不是

剪接错误的副产物^[92]。对于circRNA在花生荚果发育中的作用,已有研究显示其可能参与了种子发育和种子大小的调控,但相关研究还需进一步深入。

花生生产严重依赖于果针的产生及其对土壤的渗透,光信号在果针伸长期可以抑制胚胎分化,果针穿透土壤失败会引起内部种子败育,从而影响花生产量^[101]。近年来,发现个别未入土的果针在水分亏缺条件下也可膨大形成荚果^[2],虽与正常地下荚果相比果壳和种子都较小,但却打破了对传统空中果针败育的认知。未来能否培育出在正常环境中也可膨大的空中荚果,充分利用未入土果针提高花生产量,这些问题仍需进一步深入研究。

参考文献:

- [1] 潘玲华, 蒋菁, 钟瑞春, 等. 花生属植物起源、分类及花生栽培种祖先研究进展[J]. 广西农业科学, 2009, 40(4): 344-347. DOI: 10.3969/j.issn. 2095-1191.2009.04.005.
- [2] Kumar R, Pandey M K, Roychoudhry S, et al. Peg biology: deciphering the molecular regulations involved during peanut peg development[J]. Front Plant Sci, 2019, 10: 1289. DOI:10.3389/fpls.2019.01289.
- [3] 李花云. 花生高产种植及田间管理技术的研究[J]. 中国农业文摘-农业工程, 2020, 32(2): 79-80.
- [4] FAO. Food and Agricultural Organization of the United Nations[OL]. 2017.
- [5] FAO. Food and Agriculture Organization of the United Nations[OL]. 2016.
- [6] 廖伯寿. 我国花生生产发展现状与潜力分析[J]. 中国油料作物学报, 2020, 42(2): 161-166. DOI: 10.19802/j.issn.1007-9084.2020115.
- [7] 谢焕雄, 彭宝良, 张会娟, 等. 我国花生加工利用概况与发展思考[J]. 中国农机化, 2010, 31(5): 46-49. DOI: 10.3969/j.issn.1006-7205.2010.05.012.
- [8] 藤吉清次. 关于花生花器形成及种子发育解剖学的观察[J]. 油料作物科学研究参考资料, 1963(7): 327-332.
- [9] 赵世绪, 顾淑媛, 申复玉, 等. 花生受精过程及胚胎发育的观察[J]. 花生科技, 1978(2): 13-14.
- [10] 花科兵. 花生的一生(三)[J]. 花生科技, 1978(3): 23-24.
- [11] 罗葆兴, 李煜祥, 温桂芳, 等. 花生荚果发育的形态解剖学研究初报[J]. 广东农业科学, 1981(4): 7-9+49.
- [12] 黄上志, 傅家瑞. 花生种子的发育与贮藏蛋白质的合成和积累[J]. 植物生理学报, 1992(2): 142-150.
- [13] 王小纯, 马新明, 常思敏, 等. 不同花生品种荚果发育及有机物积累动态研究[J]. 中国油料作物学报,

- 2003, 25(1): 37–39, 44. DOI: 10.3321/j.issn: 1007–9084.2003.01.010.
- [14] 李安妮, 叶柏荣, 刘敏敏, 等. 花生荚果发育过程中形态及有机成分的变化[J]. 华南农学院学报, 1983, (1): 21–30.
- [15] Moctezuma E. The peanut gynophore: a developmental and physiological perspective[J]. Can J Bot, 2003, 81(3): 183–190. DOI: 10.1139/b03–024.
- [16] Zhang Y, Wang P F, Xia H, et al. Comparative transcriptome analysis of basal and zygote–located tip regions of peanut ovaries provides insight into the mechanism of light regulation in peanut embryo and pod development[J]. BMC Genom, 2016, 17(1): 1–13. DOI: 10.1186/s12864–016–2857–1.
- [17] Wang P F, Shi S H, Ma J J, et al. Global methylome and gene expression analysis during early peanut pod development[J]. BMC Plant Biol, 2018, 18(1): 1–13. DOI: 10.1186/s12870–018–1546–4.
- [18] Wan L Y, Li B, Pandey M K, et al. Transcriptome analysis of a new peanut seed coat mutant for the physiological regulatory mechanism involved in seed coat cracking and pigmentation[J]. Front Plant Sci, 2016, 7: 1491. DOI: 10.3389/fpls.2016.01491.
- [19] Kuang Q J, Yu Y Y, Attree R, et al. A comparative study on anthocyanin, saponin, and oil profiles of black and red seed coat peanut (*Arachis hypogaea*) grown in China[J]. Int J Food Prop, 2017, 20(sup1): S131–S140. DOI: 10.1080/10942912.2017.1291676.
- [20] Attree R, Du B, Xu B J. Distribution of phenolic compounds in seed coat and cotyledon, and their contribution to antioxidant capacities of red and black seed coat peanuts (*Arachis hypogaea* L.) [J]. Ind Crop Prod, 2015, 67: 448–456. DOI: 10.1016/j. indcrop.2015.01.080.
- [21] Zhao C Z, Zhao S Z, Hou L, et al. Proteomics analysis reveals differentially activated pathways that operate in peanut gynophores at different developmental stages[J]. BMC Plant Biol, 2015, 15(1): 1–12. DOI: 10.1186/s12870–015–0582–6.
- [22] 董礼, 樊悦. 浅析花生营养品质遗传改良的前景[J]. 农家参谋, 2019(9): 78.
- [23] Wang M L, Chen C Y, Tonniss B, et al. Changes of seed weight, fatty acid composition, and oil and protein contents from different peanut FAD2 genotypes at different seed developmental and maturation stages[J]. J Agric Food Chem, 2018, 66(14): 3658–3665. DOI: 10.1021/acs.jafc.8b01238.
- [24] Liu H, Li H F, Gu J Z, et al. Identification of the candidate proteins related to oleic acid accumulation during peanut (*Arachis hypogaea* L.) seed development through comparative proteome analysis[J]. Int J Mol Sci, 2018, 19(4): 1235. DOI: 10.3390/ijms19041235.
- [25] 鲍广峰. 含油量不同花生品种(系)籽仁营养物质积累特征的研究[D]. 泰安: 山东农业大学, 2019.
- [26] 郭永华, 郭护团, 李君, 等. 渭北旱原花生开花规律及对结实性的影响[J]. 陕西农业科学, 2002, 48(7): 8, 19. DOI: 10.3969/j.issn.0488–5368.2002.07.003.
- [27] 甄志高, 段莹, 王晓林, 等. 豫南旱地花生开花及干物质积累规律研究[J]. 花生学报, 2007, 36(2): 16–18. DOI: 10.3969/j.issn.1002–4093.2007.02.004.
- [28] 贾立华, 赵长星, 王月福, 等. 不同质地土壤对花生根系生长、分布和产量的影响[J]. 植物生态学报, 2013, 37(7): 684–690. DOI: 10.3724/SP.J.1258.2013.00071.
- [29] 李潮海, 王群, 郝四平. 土壤物理性质对土壤生物活性及作物生长的影响研究进展[J]. 河南农业大学学报, 2002, 36(1): 32–37. DOI: 10.3969/j.issn.1000–2340.2002.01.008.
- [30] 李臻, 刘炜, 王庆国, 等. 黑暗和机械刺激对花生果针中激素含量的影响[J]. 中国油料作物学报, 2014, 36(6): 784–788. DOI: 10.7505/j. issn. 1007–9084.2014.06.014.
- [31] 王兰芸, 杨智媛, 丁立, 等. 白城市气象条件对花生生产的影响[J]. 现代农业科技, 2019(16): 50, 53. DOI: 10.3969/j.issn.1007–5739.2019.16.034.
- [32] 刘德金. 气温对花生荚果发育和产量的影响[J]. 福建农业科技, 1978, (6): 42–43.
- [33] 曹延松, 滕义元. 几个限制花生荚果发育因素的初步分析[J]. 花生科技, 1986, (2): 15–17.
- [34] Sun Y, Wang Q G, Li Z, et al. Comparative proteomics of peanut gynophore development under dark and mechanical stimulation[J]. J Proteome Res, 2013, 12(12): 5502–5511. DOI: 10.1021/pr4003504.
- [35] Quamruzzaman M, Ullah M J, Karim M F, et al. Reproductive development of two groundnut cultivars as influenced by boron and light[J]. Inf Process Agric, 2018, 5(2): 289–293. DOI: 10.1016/j.inpa.2017.12.004.
- [36] Ziv M, Sager J C. The influence of light quality on peanut (*Arachis hypogaea* L.) gynophore pod and embryo development *in vitro* [J]. Plant Sci Lett, 1984, 34(1): 211–218. DOI: 10.1016/0304–4211(84)90144–5.
- [37] Zhang Y, Sun J B, Xia H, et al. Characterization of peanut phytochromes and their possible regulating roles in early peanut pod development[J]. PLoS One, 2018, 13(5): e0198041. DOI: 10.1371/journal.pone.0198041.
- [38] 徐佳慧, 代宇佳, 罗晓峰, 等. 植物激素研究中的化学生物学思路与应用[J]. 植物学报, 2020, 55(3): 369–381. DOI: 10.11983/CBB19150.
- [39] Moctezuma E, Feldman L J. Auxin redistributes upwards in

- graviresponding gynophores of the peanut plant[J]. *Planta*, 1999, 209(2): 180–186. DOI:10.1007/s004250050620.
- [40] Moctezuma E, Feldman L J. Growth rates and auxin effects in graviresponding gynophores of the peanut, *Arachis hypogaea* (Fabaceae) [J]. *Am J Bot*, 1998, 85(10): 1369–1376.
- [41] 彭琼. 花生开花下针期生长素的极性运输及分布研究[D]. 长沙: 湖南农业大学, 2013.
- [42] Shlamovitz N, Ziv M, Zamski E. Light, dark and growth regulator involvement in groundnut (*Arachis hypogaea* L.) pod development[J]. *Plant Growth Regul*, 1995, 16(1): 37–42. DOI:10.1007/bf00040505.
- [43] 王铭伦, 何钟佩, 李丕明. 花生荚果及种子发育过程中乙烯 CTK 和 ABA 水平的变化[J]. 莱阳农学院学报, 1992(1): 1–5.
- [44] 关红杉. 油菜素内酯对花生荚果发育的作用机理研究[D]. 济南: 山东大学, 2015.
- [45] 骆兵, 刘凤珍, 万勇善, 等. 不同花生品种(系)荚果和籽仁内源激素含量变化与干物质积累特征分析[J]. 作物学报, 2013, 39(11): 2083–2093. DOI: 10.3724/SP.J.1006.2013.02083.
- [46] 王成祥. 花生荚果发育初期赤霉素合成和信号传导关键基因的研究[D]. 济南: 山东师范大学, 2013.
- [47] 司贤宗, 张翔, 索炎炎, 等. 砂姜黑土区不同品种花生干物质积累和氮磷钾养分需求的差异[J]. 山西农业科学, 2020, 48(1): 87–91, 95. DOI: 10.3969/j.issn.1002–2481.2020.01.22.
- [48] 赵英杰, 刘建玲, 张月博, 等. 氮磷钾在冀东春花生上的产量效应研究[J]. 华北农学报, 2019, 34(4): 192–198. DOI: 10.7668/hbxb.201751749.
- [49] 张翔, 司贤宗, 毛家伟. 夏花生高产施肥有步骤[N]. 河南科技报, 2014, B07.
- [50] 郑永美, 杜连涛, 王春晓, 等. 不同花生品种根瘤固氮特点及其与产量的关系[J]. 应用生态学报, 2019, 30(3): 961–968. DOI:10.13287/j.1001–9332.201903.019.
- [51] 于俊红, 彭智平, 黄继川, 等. 施氮量对花生养分吸收及产量品质的影响[J]. 花生学报, 2011, 40(3): 20–23. DOI:10.3969/j.issn.1002–4093.2011.03.006.
- [52] 周可金, 马成泽, 李定波, 等. 施钾对花生生长发育与产量效益的影响[J]. 安徽农业大学学报, 2002, 29(2): 123–126. DOI: 10.3969/j.issn.1672–352X.2002.02.005.
- [53] 李东霞, 符海泉, 杨伟波, 等. 不同钙处理对花生农艺性状和钙含量的影响[J]. 西南农业学报, 2018, 31(2): 354–359. DOI:10.16213/j.cnki.scjas.2018.2.023.
- [54] 林松明, 张正, 南镇武, 等. 施钙对不同种植模式下花生产量及生理特性的影响[J]. 华北农学报, 2019, 34(3): 111–118. DOI:10.7668/hbxb.201751319.
- [55] 顾学花, 孙莲强, 高波, 等. 施钙对干旱胁迫下花生生理特性、产量和品质的影响[J]. 应用生态学报, 2015, 26(5): 1433–1439.
- [56] 张君诚, 蔡宁波, 张新文, 等. 钙影响花生胚胎发育/败育特异蛋白质的筛选与鉴定[J]. 作物学报, 2007, 33(5): 814–819. DOI: 10.3321/j.issn: 0496–3490.2007.05.018.
- [57] 张海平. 钙调控花生(*Arachis hypogaea* L.)生长发育的细胞生理机制研究[D]. 福州: 福建农业大学, 2003.
- [58] Yang S, Li L, Zhang J L, et al. Transcriptome and differential expression profiling analysis of the mechanism of Ca^{2+} regulation in peanut (*Arachis hypogaea*) pod development[J]. *Front Plant Sci*, 2017, 8: 1609. DOI: 10.3389/fpls.2017.01609.
- [59] Chen H, Yang Q, Chen K, et al. Integrated microRNA and transcriptome profiling reveals a miRNA-mediated regulatory network of embryo abortion under calcium deficiency in peanut (*Arachis hypogaea* L.) [J]. *BMC Genom*, 2019, 20(1): 1–17. DOI:10.1186/s12864–019–5770–6.
- [60] 陈梅, 刘云虹, 姚红燕, 等. 钙肥对花生空秕果形成影响试验[J]. 南方农业, 2015, 9(30): 42–43. DOI: 10.3969/j.issn.1673–890X.2015.30.023.
- [61] 赵品绩, 王显志. 花生科学施肥预防荚果空壳技术[J]. 植物医生, 2019, 32(3): 57–59. DOI:10.13718/j.cnki.zwys.2019.03.015.
- [62] 于伯成, 肖英, 陈江青, 等. 不同施肥方式对花生部分经济性状与单株产量的影响[J]. 新疆农业科学, 2018, 55(12): 2242–2250. DOI: 10.6048/j.issn.1001–4330.2018.12.011.
- [63] 甄志高, 段莹, 吴峰, 等. Zn、B、Mo、Ca 肥对花生产量和品质的影响[J]. 土壤肥料, 2005(3): 48–50. DOI: 10.3969/j.issn.1673–6257.2005.03.014.
- [64] 蒋春姬, 王宁, 王晓光, 等. 钙钼硼肥对花生生长发育及产量品质的影响[J]. 中国油料作物学报, 2017, 39(4): 524–531. DOI: 10.7505/j.issn. 1007–9084.2017.04.014.
- [65] 马三元. 微量元素 Zn、B、Mo 在花生上的应用研究试验报告[J]. 南方农业, 2018, 12(33): 41–43. DOI: 10.19415/j.cnki.1673–890x.2018.33.024.
- [66] 董申平, 李少华, 高三明, 等. 花生硼、钼、锌微肥配合施用效应的研究[J]. 湖北农业科学, 2003, 42(6): 38–39. DOI:10.3969/j.issn.0439–8114.2003.06.014.
- [67] 吴永梅. 花生生产中硼肥、钼肥的施用研究[J]. 现代农业, 2016(2): 26. DOI: 10.3969/j.issn. 1008–0708.2016.02.022.
- [68] 刘献宇. 新野县夏花生硼肥施用指标研究与应用[J]. 农业科技通讯, 2019(4): 130–132. DOI:10.3969/j.issn.1000–6400.2019.04.044.
- [69] 徐连生, 刘昕报. 夏花生施用钼肥效果试验[J]. 现代

- 农业科技, 2017(11): 21. DOI: 10.3969/j.issn.1007-5739.2017.11.010.
- [70] 苏兴智, 李丹, 徐宗进, 等. 锌肥不同用量对丰花1号产量和效益的影响[J]. 山西农业科学, 2010, 38(9): 42-44. DOI: 10.3969/j.issn.1002-2481.2010.09.13.
- [71] Chen Y N, Ren X P, Zheng Y L, et al. Genetic mapping of yield traits using RIL population derived from Fuchuan Dahuasheng and ICG6375 of peanut (*Arachis hypogaea* L.) [J]. Mol Breed, 2017, 37(2): 1-14. DOI: 10.1007/s11032-016-0587-3.
- [72] Chen W G, Jiao Y Q, Cheng L Q, et al. Quantitative trait locus analysis for pod- and kernel-related traits in the cultivated peanut (*Arachis hypogaea* L.) [J]. BMC Genet, 2016, 17(1): 1-9. DOI: 10.1186/s12863-016-0337-x.
- [73] Luo H Y, Ren X P, Li Z D, et al. 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.) [J]. BMC Genom, 2017, 18(1): 1-12. DOI: 10.1186/s12864-016-3456-x.
- [74] 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.) [J]. 3 Biotech, 2019, 9(9): 1-9. DOI: 10.1007/s13205-019-1881-7.
- [75] Patil A S, Popovsky S, Levy Y, et al. Genetic insight and mapping of the pod constriction trait in Virginia-type peanut [J]. BMC Genet, 2018, 19(1): 1-9. DOI: 10.1186/s12863-018-0674-z.
- [76] Zhao J J, Huang L, Ren X P, et al. Genetic variation and association mapping of seed-related traits in cultivated peanut (*Arachis hypogaea* L.) using single-locus simple sequence repeat markers [J]. Front Plant Sci, 2017, 8: 2105. DOI: 10.3389/fpls.2017.02105.
- [77] Zhang S Z, Hu X H, Miao H R, et al. QTL identification for seed weight and size based on a high-density SLAF-seq genetic map in peanut (*Arachis hypogaea* L.) [J]. BMC Plant Biol, 2019, 19(1): 1-15. DOI: 10.1186/s12870-019-2164-5.
- [78] Luo H, Pandey M K, Khan A W, et al. Discovery of genomic regions and candidate genes controlling shelling percentage using QTL-seq approach in cultivated peanut (*Arachis hypogaea* L.) [J]. Plant Biotechnol J, 2019, 17(7): 1248-1260. DOI: 10.1111/pbi.13050.
- [79] Luo H Y, Xu Z J, Li Z D, et al. Development of SSR markers and identification of major quantitative trait loci controlling shelling percentage in cultivated peanut (*Arachis hypogaea* L.) [J]. Theor Appl Genet, 2017, 130(8): 1635-1648. DOI: 10.1007/s00122-017-2915-3.
- [80] Bhat R S, Rockey J, Shirasawa K, et al. DNA methylation and expression analyses reveal epialleles for the foliar disease resistance genes in peanut (*Arachis hypogaea* L.) [J]. BMC Res Notes, 2020, 13(1): 20. DOI: 10.1186/s13104-020-4883-y.
- [81] 郑鑫. 作物种子活力与DNA甲基化之间的相关性分析[D]. 西宁: 青海大学, 2009.
- [82] Lu S C, Mato J M. S-adenosylmethionine in liver health, injury, and cancer [J]. Physiol Rev, 2012, 92(4): 1515-1542. DOI: 10.1152/physrev.00047.2011.
- [83] Wang P F, Gao C, Bian X T, et al. Genome-wide identification and comparative analysis of cytosine-5 DNA methyltransferase and demethylase families in wild and cultivated peanut [J]. Front Plant Sci, 2016, 7: 7. DOI: 10.3389/fpls.2016.00007.
- [84] 夏晗, 王鹏飞, 赵传志, 等. 花生荚果发育初期DNA甲基化组和基因表达分析研究[A]. 中国作物学会油料作物专业委员会第八次会员代表大会暨学术年会[C], 2018. 224.
- [85] Ma J Y, Zhao P, Liu S B, et al. The control of developmental phase transitions by microRNAs and their targets in seed plants [J]. Int J Mol Sci, 2020, 21(6): 1971. DOI: 10.3390/ijms21061971.
- [86] Ma X L, Zhang X G, Zhao K K, et al. Small RNA and degradome deep sequencing reveals the roles of microRNAs in seed expansion in peanut (*Arachis hypogaea* L.) [J]. Front Plant Sci, 2018, 9: 349. DOI: 10.3389/fpls.2018.00349.
- [87] Zhao K K, Li K, Ning L L, et al. Genome-wide analysis of the growth-regulating factor family in peanut (*Arachis hypogaea* L.) [J]. Int J Mol Sci, 2019, 20(17): 4120. DOI: 10.3390/ijms20174120.
- [88] Gao C, Wang P F, Zhao S Z, et al. Small RNA profiling and degradome analysis reveal regulation of microRNA in peanut embryogenesis and early pod development [J]. BMC Genom, 2017, 18(1): 1-18. DOI: 10.1186/s12864-017-3587-8.
- [89] Zhao X B, Gan L M, Yan C X, et al. Genome-wide identification and characterization of long non-coding RNAs in peanut [J]. Genes, 2019, 10(7): 536. DOI: 10.3390/genes10070536.
- [90] Ma X L, Zhang X G, Traore S M, et al. Genome-wide identification and analysis of long noncoding RNAs (lncRNAs) during seed development in peanut (*Arachis hypogaea* L.) [J]. BMC Plant Biol, 2020, 20: 192. DOI: 10.1186/s12870-020-02405-4.
- [91] Tian H Y, Guo F, Zhang Z M, et al. Discovery, identification, and functional characterization of long noncoding RNAs in *Arachis hypogaea* L. [J]. BMC Plant Biol,

- 2020, 20 (1) : 308. DOI: 10.1186/s12870-020-02510-4
- [92] Zhang X G, Ma X L, Ning L L, et al. Genome-wide identification of circular RNAs in peanut (*Arachis hypogaea* L.) [J]. BMC Genom, 2019, 20(1): 1-10. DOI: 10.1186/s12864-019-6020-7.
- [93] Wang Z H, Yan L Y, Wan L Y, et al. Genome-wide systematic characterization of bZIP transcription factors and their expression profiles during seed development and in response to salt stress in peanut [J]. BMC Genom, 2019, 20 (1) : 51. DOI: 10.1186/s12864-019-5434-6.
- [94] Zhao Y H, Ma J J, Li M, et al. Whole-genome resequencing-based QTL-seq identified AhTc1 gene encoding a R2R3-MYB transcription factor controlling peanut purple testa colour [J]. Plant Biotechnol J, 2020, 18 (1): 96-105. DOI:10.1111/pbi.13175.
- [95] Gao C, Sun J L, Wang C Q, et al. Genome-wide analysis of basic/Helix-loop-Helix gene family in peanut and assessment of its roles in pod development [J]. PLoS One, 2017, 12 (7) : e0181843. DOI: 10.1371/journal.pone.0181843.
- [96] Park C J, Seo Y S. Heat shock proteins: a review of the molecular chaperones for plant immunity [J]. Plant Pathol J, 2015, 31 (4) : 323-333. DOI: 10.5423/PPJ.RW.08.2015.0150.
- [97] Xia H, Zhao C Z, Hou L, et al. Transcriptome profiling of peanut gynophores revealed global reprogramming of gene expression during early pod development in darkness [J]. BMC Genom, 2013, 14 (1) : 1-12. DOI: 10.1186/1471-2164-14-517.
- [98] Li Y, Meng J J, Yang S, et al. Transcriptome analysis of calcium- and hormone-related gene expressions during different stages of peanut pod development [J]. Front Plant Sci, 2017, 8: 1241. DOI: 10.3389/fpls.2017.01241.
- [99] 王仁才, 闫瑞香, 于慧瑛. 猕猴桃幼果期钙处理对果实贮藏和品质的影响[J]. 果树科学, 2000, 17(1): 45-47. DOI:10.3969/j.issn.1009-9980.2000.01.010.
- [100] 刘剑锋, 程云清, 彭抒昂. 梨果肉与种子中钙与内源激素含量变化关系研究[J]. 植物营养与肥料学报, 2005, 11 (2) : 269-272, 278. DOI: 10.3321/j.issn:1008-505X.2005.02.023.
- [101] Zhu W, Chen X P, Li H F, et al. Comparative transcriptome analysis of aerial and subterranean pods development provides insights into seed abortion in peanut [J]. Plant Mol Biol, 2014, 85 (4/5) : 395-409. DOI: 10.1007/s11103-014-0193-x.

(责任编辑:王丽芳)