

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2024.34083

综述

花生含油量的遗传基础与 QTL 定位研究进展

张月 王志慧 淮东欣 刘念 姜慧芳 廖伯寿* 雷永*

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, 湖北武汉 430062

摘要: 花生是我国重要的油料作物, 含油量是花生重要的品质性状和育种目标。花生含油量每提高 1 个百分点, 相当于增产 2 个百分点, 油脂加工利润可提高 7 个百分点。培育高油高产花生品种是增加食用油供给和保障食用油供给安全的重要途径。本文概述了花生含油量表型鉴定的 4 种常用方法; 阐述了花生含油量的遗传特性是多基因控制的数量性状, 即受加性效应和显性效应的影响, 也存在基因型和环境互作; 总结了已报道的含油量 QTL 124 个, 表型变异解释率超过 10% 的主效位点有 36 个, 分布在 A03、A05 和 A08 上的 8 个主效 QTL 可重复检测到; 构建了一张花生含油量的一致性遗传图谱, A08 染色体上 33.59~50.24 Mb 为热点区间; 介绍了油脂合成及调控相关基因等方面的研究进展, 以期花生含油量遗传改良和高油品种培育提供理论指导。

关键词: 花生; 含油量; 遗传特性; QTL 定位; 基因

Research progress on genetic basis and QTL mapping of oil content in peanut seed

ZHANG Yue, WANG Zhi-Hui, HUAI Dong-Xin, LIU Nian, JIANG Hui-Fang, LIAO Bo-Shou*, and LEI Yong*

Oil Crops Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences / Key Laboratory of Biology and Genetic Improvement of Oil Crops, Ministry of Agricultural and Rural Affairs, Wuhan 430062, Hubei, China

Abstract: Peanut is an important oilseed crop in China, and oil content is an important quality trait and breeding target of peanut. One percentage point increase in peanut oil content is equivalent to an increase of two percentage points in yield, and oil processing profit can be increased by seven percentage points. This study outlined four predominant methods for phenotyping peanut oil content. The genetic characteristics of oil content in peanut were quantitative traits under polygenic control, that were affected by additive and dominant effects, and influenced by G×E interaction. There were 124 QTL reported for oil content, with 36 major effect loci by (phenotypic variation explained) more than 10%. Eight major effect QTL on A03, A05, and A08 can be consistently identified. A consistent genetic map of oil content in peanut was constructed, with a hotspot region on the 33.59–50.24 Mb of A08. In addition, the research progress of lipid synthesis and the regulatory mechanisms of associated genes was detailed. This review aspires to provide theoretical guidance for the genetic improvement of oil content and the breeding of high oil varieties of peanut.

Keywords: peanut; oil content; genetic characteristics; QTL mapping; genes

花生是重要的油料和经济作物, 在全球 100 多个国家种植, 2022 年全球种植面积达 2964 万公顷, 总产 5011 万吨, 花生油产量 643 万吨。我国花生种植面积 480 万公顷, 占全球的 16.2%, 位居全球第 2 位, 总产 1830 万吨, 占全球的 36.5%, 居全球首

位^[1]。我国花生总产的约 55% 用于榨油, 花生油年产量增加到 330 万吨, 是仅次于菜籽油的第二国产植物油。在我国目前食用植物油自给率仅约 30% 的背景下, 国内市场仍存在 100 万吨以上花生油供需缺口^[2]。花生是产油效率较高的大宗油料作物,

本研究由国家自然科学基金项目(32201770)、湖北省重点研发计划项目(2021BBA077)和湖北省自然科学基金项目(2022CFB332)资助。This study was supported by the National Natural Science Youth Foundation of China (32201770), the Key Area Research and Development Program of Hubei Province (2021BBA077), and the Natural Science Foundation of Hubei Province (2022CFB332).

* 通信作者(Corresponding authors): 雷永, E-mail: leiyong@caas.cn; 廖伯寿, E-mail: lboshou@hotmail.com

第一作者联系方式: E-mail: 508276591@qq.com

Received (收稿日期): 2023-04-10; Accepted (接受日期): 2023-09-28; Published online (网络出版日期): 2023-10-12.

URL: <https://link.cnki.net/urlid/11.1809.S.20231011.0827.002>

This is an open access article under the CC BY-NC-ND license (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).

通过强化遗传改良、培育和推广高油高产品种是提升国产植物油自给率的重要路径。高含油量是花生遗传改良的重要目标,据测算,花生含油量每提高 1 个百分点,相当于增产 2 个百分点,榨油企业利润可提高 7 个百分点^[3]。通过杂交、诱变结合分子标记辅助选择等技术,国内培育出了一批含油量超过 55% 的高油品种。据统计,目前我国审定(登记)的花生品种中含油量 $\geq 55\%$ 的高油品种约占 16%,其中含油量超过 57% 的品种有 27 个,最高含油量达 61.03% (农业农村部种业管理司中国种业大数据平台)。然而,目前生产上高油花生品种的含油量易受环境影响而表现不稳定,且普遍存在与高产、抗病、抗逆性不能很好协调等问题,这与花生含油量是多基因控制的数量性状密切相关。研究花生含油量的遗传基础,将为开展高油育种的亲本组配、高油高产高抗种质创制和高油品种培育奠定坚实的理论、技术和材料基础。本文综述了近年来花生含油量的鉴定方法、遗传分化、遗传特性、环境影响、QTL 定位和基因发掘等方面取得的相关研究进展,探讨了花生高油育种面临的挑战和对策,对花生含油量遗传改良的技术路径和目标进行了展望,以期为后续的相关研究提供参考。

1 花生含油量表型鉴定方法

花生含油量的精准、快速、高效鉴定技术是高油种质发掘、含油量遗传分析、QTL 定位和功能基因发掘的基础。含油量的测定方法有多种,主要有索氏抽提法^[4]、近红外光谱法^[5]、核磁共振法^[6-8]以及气相色谱法。索氏抽提法是国家标准方法(GB/T 14488.1-2008),也是仲裁方法,其原理是半连续溶剂萃取法,具有成本低、过程操作简单、重现性好、结果准确等优点,缺点是耗时长、通量和效率不高^[6]。近红外光谱法具有快速、无损、高效、简便等突出优点,但种子含水量、种皮颜色、种子饱满度等因素均会影响测试结果^[9]。核磁共振法是一种快速、简便、无损的含油量测定技术,具有精度高、稳定、简便、不破坏种子等特点,且不受样品均匀性的影响^[7],但依赖于样品标定过程中的精确性,尤其是温度对核磁检测结果的影响较大^[8];气相色谱法通过测定脂肪酸的绝对含量并换算成含油量,可对微量样品进行分析^[10]。

以上 4 种花生含油量的主要测定方法中,索氏抽提法和气相色谱法测定结果相对更准确,但测定

速度慢,效率不高且需要破坏种子,不能快速大批量地筛选优异材料,不能适用于育种后代材料的批量选择,索氏抽提法提取的是粗脂肪,其中包含游离的脂肪酸、磷酸等,气相色谱法可进行微量检测,分析不同的脂肪酸含量,如种子量较少可选择该种鉴定方法;而近红外光谱法和核磁共振法是含油量的无损检测方法,检测效率高但准确性一般,需要利用索氏抽提法检验其检测的准确性,不同的是近红外光谱法可同时测定多个品质参数,如蛋白质等,但易受到种皮颜色及粒型的影响,而核磁共振法只能获得含油量单一参数,易受到环境温度影响,费用也比较高。

研究者可根据样品数量、样品特性和试验精度的要求,选择合适的含油量测试方法,也可综合使用 2~3 种方法,最大限度提高表型鉴定效率和精度,如在杂交后代中筛选高油材料,可先利用无损检测方法进行初筛,然后用国标方法进行精测和验证。

2 花生含油量的遗传基础及环境影响

2.1 花生含油量的遗传分化

研究表明,栽培种花生资源的不同亚种、变种和育成品种之间的含油量都存在较大的差异。姜慧芳等^[11]分析了近 6000 份栽培种花生种质资源,发现其平均含油量为 50.62%,变异范围 32.35%~60.26%,不同变种中珍珠豆型的平均含油量最高。刘立峰等^[12]比较了 43 个花生地方品种的含油量,其变异系数为 2.39%。除了花生资源和育成品种之间的含油量存在较大变异,杂交组合后代不同株系之间也存在很大的含油量变异,为高油新品种选育提供了丰富的材料基础,如廖伯寿等^[13]对不同遗传背景构建的重组自交系(recombinant inbred line, RIL)群体后代进行含油量测试,发现花生含油量存在超亲遗传现象,而且含油量超过高油亲本的后代较多,可见除存在微效基因的累加效应外可能还存在基因间的互作,可利用不同遗传背景的亲本间杂交创造更高含油量的种质乃至培育出超高油品种,于海洋等^[14]利用不同的杂交组合,发现 F_2 群体的含油量性状均存在广泛的变异和超亲现象,张胜忠等^[15]对 RIL 群体的统计结果也得出了类似的结论。

2.2 花生含油量的遗传特性

多数研究结果表明,花生含油量属多基因控制的数量性状,受加性效应和显性效应影响(表 1)。Tai 等^[16]利用 6 个花生品种及其 F_2 种子群体进行了油脂

表 1 花生含油量的遗传特性

Table 1 Genetic characteristics of oil content in peanut

试验材料 Material name	分析方法 Analysis methods	遗传特性 Genetic characteristics	参考文献 Reference
亲本 SPI056 × 花育 17 及其 F ₁ 、F ₂ 群体 SPI056 with high oil content, Huayu 17 with low oil content, F ₁ and F ₂ populations derived from a cross between them	主基因+多基因混合遗传模型联合分析 Mixed major gene plus polygene inheritance model	2 对加性-显性-上位性主基因和加性-显性多基因共同控制 Two additive-dominant-epistatic major-genes plus additive-dominant polygenes	[22]
不同含油量亲本组成的 4 个杂交组合的 P ₁ 、P ₂ 、F ₁ 和 F ₂ P ₁ , P ₂ , F ₁ , and F ₂ of four hybrid combinations composed of parents with different oil contents	主基因-多基因遗传分离分析 Major gene-polygene genetic separation analysis	加性基因起主要作用 Additive gene effects	[18]
包含 215 个家系的重组自交系群体(F ₉)及其亲本郑 8903 × 豫花 4 号 215 F ₉ RILs and their parents Zheng 8903 and Yuhua 4	主基因+多基因混合遗传模型联合分析; 主基因-多基因遗传分离分析 Mixed major gene plus polygene inheritance model; major gene-polygene genetic separation analysis	2 对连锁互补的主基因+多基因控制 Two linked complementary major gene plus polygene inheritance mode	[21]
高油 613 × 花育 36 号及其构建的重组自交系, P ₁ 、P ₂ 、RIL Gaoyou 613 × Huayu 36, recombinant inbred line constructed by Gaoyou 613 × Huayu 36, P ₁ , P ₂ , RIL	主基因+多基因混合遗传模型联合分析 Mixed major gene plus polygene inheritance model	2 对主基因+加性多基因控制, 且主基因存在抑制作用 Two pairs of major genes with inhibiting effect and polygenes with additive effect	[15]
5 个花生材料、通过完全双列杂交构成 20 个杂交组合产生的 F ₁ 、F ₂ Five peanut varieties, F ₁ and F ₂ formed by 20 hybrid combinations of five parent varieties through complete diallel cross	广义遗传模型 General genetic model	胚基因型直接控制, 以加性为主; 同时存在母体加性和显性效应, 无细胞质效应 Mainly controlled by embryo genotype, based on additive effect; followed by maternal additive effect and dominant effects, but no cytoplasmic effect	[23]
高油品种 W191 和低油 JT1 配置的正反交组合及 F ₂ A reciprocal cross combination constructed using high-oil parent W191 and low-oil parent JT1, and F ₂ population	主基因+多基因混合遗传模型联合分析 Mixed major gene plus polygene inheritance model	2 对主基因等显性模型 Two pairs of major gene equal dominance model	[20]
潍花 8 号 × 12L49 的 5 个家系世代材料 Five pedigrees and generations from hybrid combination with Weihua 8 × 12L49	主基因+多基因混合遗传模型联合分析; 多世代联合分析 Mixed major gene plus polygene inheritance model; multi-generation joint analysis method	多基因遗传 Polygene inheritance	[17]
5 个花生亲本、采用 Griffing 完全双列杂交配制 20 个组合产生的 F ₁ Five parental lines, F ₁ hybrids produced by 20 peanut parents were prepared by Griffing complete diallel crossing design	完全双列杂交 Hayman 模型 Hayman model of complete diallel cross	加性效应为主, 显性效应较小且存在部分显性 Mainly additive effect, while the dominant effect was small and partial dominant	[19]
5 个亲本材料以及利用不完全双列杂交方式所配置的 8 个杂交组合产生的 F ₁ Five parental lines, F ₁ hybrids produced by incomplete diallel crosses	广义遗传模型 General genetic model	主要是胚加性效应, 其次是母体加性效应 Mainly controlled by embryo additive effect, followed by maternal additive effect	[24]

含量的遗传研究, 认为花生含油量是多基因控制的数量性状, 牟大林等^[17]利用潍花 8 号和 12L49 杂交产生的 5 个家系世代群体也得出了同样的结论; 陈

四龙等^[18]利用不同含油量的亲本杂交, 通过测定亲本及其产生的 F₁、F₂, 发现含油量遗传中加性基因起主要作用; 齐飞艳等^[19]认为含油量的遗传除加性

效应外还存在部分显性。多位学者均发现花生含油量遗传由 2 对主基因控制, 而张胜忠等^[15]认为花生含油量遗传由加性多基因控制, 而且主基因对于其余基因存在抑制作用, 王娟^[20]认为 2 对主基因等显性, 张新友等^[21]则认为 2 对主基因连锁互补; 禹山林等^[22]认为 2 对加性-显性-上位性主基因和加性-显性多基因共同控制了花生含油量的遗传; 黄冰艳等^[23]认为主要是胚基因型加性效应直接控制, 母体的加性效应和显性效应也存在影响, 胡美玲等^[24]认为除了胚的加性效应, 还存在母体的加性效应。以上关于花生含油量遗传特性的不同的研究结论可能是试验材料选择差异等因素造成的。

2.3 花生含油量稳定性的影响因素

除遗传因素之外, 光照、温度、水分、养分以及栽培措施等也对花生含油量的高低及其稳定性存在显著影响。Liu 等^[25]利用 292 份花生材料所构成的自然群体进行含油量表型和基因型关联分析, 认为花生含油量的遗传除受到基因型作用和环境作用外, 还存在基因型 and 环境的相互作用; 史可琳等^[26]认为花生的含油量与日照时数正相关, 与下针至成熟期间降水量存在较高负相关; 张昆^[27]认为结荚期和饱果期遮光处理可使花生含油量降低 0.6%~3.2%。李新华等^[28]认为影响花生脂肪含量的主要因素是生育期和>15℃积温。胡文广等^[29]则认为开花下针期干旱则会降低花生含油量, 时间越长影响越大。营养和施肥条件的差异也会影响含油量, 施肥不仅可以提高花生籽仁的产量也可提高含油量, 有机肥与无机肥配施情况下可增产 29.1%、脂肪含量增加 2.7%^[30], 单位面积产油量显著提高。不同栽培措施也会影响含油量, 胡文广等^[29]研究表明春播与夏播、覆膜与裸栽、轮作与连作、干旱以及不同收获期等均会对花生籽仁的含油量产生影响, 其中春播、裸栽、连作、苗期适度干旱等条件下的含油量较高。

3 花生含油量 QTL 定位研究进展

QTL 定位是作物分子育种和基因挖掘的基础。近年来, 花生含油量相关的 QTL 鉴定进展良好。通过连锁分析, 目前已定位到 124 个含油量 QTL (表 2), 表型变异解释率超过 10%的主效 QTL 有 36 个, 其中 8 个稳定主效 QTL 至少在 3 个环境中检测到(表 2 和图 1), 分布在 A03、A05、A08 染色体上。Gomez 等^[31]利用 TamrunOL01 × BSS56 构建 1 个含 88 个家系的重组自

交系群体, 利用 BSA-seq 方法定位到 1 个花生含油量 QTL, 表型变异解释率达到 11.03%。Sarvamangala 等^[32]利用 TG26 × GPBD4 构建出 1 个含 146 个家系的 RIL 群体, 利用 45 个简单序列重复标记(simple sequence repeat, SSR)定位到 4 个花生含油量 QTL, 表型变异解释率为 1.5%~10.2%。张新友等^[33]利用郑 8903 × 豫花 4 号构建出 1 个含 215 家系的 RIL 群体, 在 1556 个 SSR 标记的遗传连锁图的 LG1 和 LG17 连锁群上分别定位到 1 个 QTL, 可解释表型变异的 5.25%和 8.24%。Pandey 等^[34]利用 2 个 RIL 群体(S 群体, SunOleic97R × NC94022, 352 个家系; T 群体, Tifrunner × GT-C20, 248 个家系)开展了含油量 QTL 定位研究, 在 S 群体中利用 206 个 SSR 标记检测到 10 个 QTL, 表型变异解释率为 3.03%~25.52%, 在 T 群体中检测到 8 个 QTL, 表型变异解释率为 3.93%~14.07%。Huang 等^[35]利用中花 10 号 × ICG12625 构建的含 232 家系的 F_{2.3} 群体和 470 个 SSR 标记在 B03 染色体上检测到 1 个花生含油量 QTL *qOCB03*, 表型变异解释率为 14.36%。郭建斌^[36]利用中花 6 号 × 徐花 13 构建出含 187 家系的 RIL 群体, 定位到 2 个含油量 QTL *qOCA08* 和 *qOCB03*, 均在 2 个环境中重复检测到, 表型变异解释率分别为 9.76%~22.00%和 10.95%~16.00%。李新平等^[37]利用远杂 9102 × 徐州 68-4 构建出含 188 家系的 RIL 群体, 定位 3 个 QTL, 分别是 *qOCLG7.2*、*qOCLG7.3* 和 *qOCLG16.1*, 其中 *qOCLG16.1* 在 2 个环境中被重复检测到, 3 个 QTL 的表型变异解释率分别为 12.76%、16.24%和 6.11%~7.15%。Shasidhar 等^[38]利用 ICGV07368 × ICGV06420 构建的 F₂ 群体(184 个单株), 定位到 8 个 QTL, 表型变异解释率 5.6%~22.1%。Wilson 等^[39]利用杂交组合 Florunner × TxAG-6 构建出 1 个回交群体 BC₃F₆, 通过单标记 QTL 作图的方法, 结合 91 个 SSR 标记检测到 13 个含油量 QTL, 标记 TC7A02、PM36 和 PM238 在 3 个环境中均检测到, 表型变异解释率为 35%~39%、16%~43%和 11%~15%。曲艺伟^[40]利用潍花 8 号 × 12L49 的杂交组合所产生的 140 个 F₂ 个体以及 103 个 SSR 标记, 定位到 3 个 QTL, 表型变异解释率分别为 5.50%、10.47%和 6.47%。Liu 等^[41]利用徐花 13 × 中花 6 号构成的含 186 个家系的 RIL 群体, 结合高密度遗传连锁图谱标记定位到 7 个含油量 QTL, 其中位于 A08 染色体的 *qOCA08.1* 在 3 个环境中被重复检测到, 表型变异解释率为 10.14%~27.19%。李玉颖等^[42]以农大 D666 × P12 杂交构建的 F₂ 为材料, 利用 BSA 重测序的方法, 鉴定到 1 个与籽

表 2 花生含油量的 QTL
Table 2 QTL loci for oil content in peanut

杂交组合 Cross group	群体大小/类型 Population size/type	图谱标记数量/类型 Marker number /type	表型变异范围 Range of phenotypic variation (%)	QTL 数量 QTL number	染色体/连锁群 (Chr./LG)	参考文献 Reference
TamrunOL01 × BSS56	88/RIL	112/SSR	39.84–51.60	1	—	[31]
TG26 × GPBD4	146/RIL	45/SSR	40.76–49.55	4	LG1, LG2, LG3, LG8	[32]
郑 8903 × 豫花 4 号 Zheng 8903 × Yuhua 4	215/RILs	1556/SSR	—	2	LG1, LG17	[33]
SunOleic 97R × NC94022	352/RILs	206/SSR	—	10	A05, A07, A08, B03, B04, B08	[34]
Tifrunner × GT-C20	248/RILs	378/SSR	—	8	A01, A03, A06, A08, B06, B07, B08	[35]
中花 10 号 × ICG12625 Zhonghua 10 × ICG12625	232/F _{2:3}	470/SSR	45.40–57.10	1	B03	[36]
中花 6 号 × 徐花 13 Zhonghua 6 × Xuhua 13	187/RIL	868/SSR	43.19–56.70	2	A08, B03	[37]
远杂 9102 × 徐州 68-4 Yuanza 9102 × Xuzhou 68-4	188/RIL	365/SSR	47.20–55.29	3	LG7, LG16	[38]
ICGV07368 × ICGV06420	184/F ₂	854/DArT, SSR	47.2–55.7	8	A02, A08, A10, B03, B06, B09	[39]
Florunner × TxAG-6	90/BC ₃ F ₆	91/SSR	44.00–63.00	13	A05, A06	[40]
潍花 8 号 × 12L49 Weihua 8 × 12L49	140/F ₂	103/SSR	44.28–54.61	3	Chr13, Chr16, Chr18	[41]
徐花 13 × 中花 6 号 Xuhua 13 × Zhonghua 6	186/RIL	2595/SNP	43.19–56.37	7	A04, A05, A08, B05, B06	[42]
农大 D666 × P12 Nongda D666 × P12	568/F ₂	271376/SNP, 58903/InDel	47.04–61.91	1	A01	[43]
中花 10 号 × ICG12625 Zhonghua 10 × ICG12625	140/RILs	1443/SSR	39.84–51.60	18	A01, A02, A05, A08, A09, A10, B04, B06, B10	[44]
TMV2 × TMV2-NLM	432/RILs	713/SNP, 143/AhTE, 47/SSR	43–57	11	Ah03, Ah05, Ah10, Ah11, Ah13, Ah20	[45]
花育 36 × 6-13 Huayu 36 × 6-13	181/RILs	3866/SNP, SSR	43.18–61.39	5	A06, A08, B05, B07	[46]
豫花 15 × W1202 Yuhua 15 × W1202	329/RILs	213868/SNP	45.2–59.8	27	A01, A02, A03, A04, A05, A06, A07, A08, A09, A12, A14, A17	[47]

仁含油量相关候选区域, 位于花生Arahy.01染色体15.17~18.38 Mb区间内。Guo等^[43]利用中花10号 × ICG12625杂交产生的140个RIL家系以及1443个SSR标记, 定位到18个花生含油量QTL, 其中3个主效QTL在2个环境中被重复检测到, *qOCB06*的表型变异解释率为13.51%~22.59%, *qOCB10.1* 表型变异解释率为9.18%~12.55%, *qOCB10.4*表型变异解释率为7.8%~11.45%。Jadhav等^[44]利用杂交组合TMV2 × TMV2-NLM构建出含432个RIL家系, 定位到11个含油量QTL, 含2个主效QTL, 其中*qOIL-Ah03-3* (PVE

为6.2%~13.7%) 在4个环境中被重复检测到。Sun等^[45]利用豫花15 × W1202构建出含329个家系的RIL群体, 在含有213,868个单核苷酸多态性(single nucleotide polymorphism, SNP)标记的高密度遗传图谱上, 定位到27个含油量QTL, 其中*qA05.1*和*qA08.4*分别在4个和3个环境中被检测到, 表型变异解释率分别为0.8%~27.0%和3.9%~12.6%。张胜忠等^[46]利用花育36 × 6-13构建出含181个家系的 RIL 群体, 在含有3866个SNP及SSR标记的连锁图上定位到5个QTL, 含2个主效QTL, 其中*qOC15*在2个环境中被检测到,

表型变异解释率为16.53%~17.39%; *qOC6*在1个环境中被检测到, 表型变异解释率为17.67%。

以上QTL是基于特定群体的定位结果, 很难推广到其他材料群体的应用中, 限制了基于定位结果的诊断标记的发掘, 因此, 将定位信息整合到一张

图谱上, 对于发掘可辅助育种的分子标记具有重要作用。利用文献报道的含油量QTL或关联位点相关信息, 通过与花生四倍体基因组的比对, 明确QTL和关联位点的物理位置, 构建了一张花生含油量遗传位点一致性图谱(图1), 包含98个位点, 由于侧翼

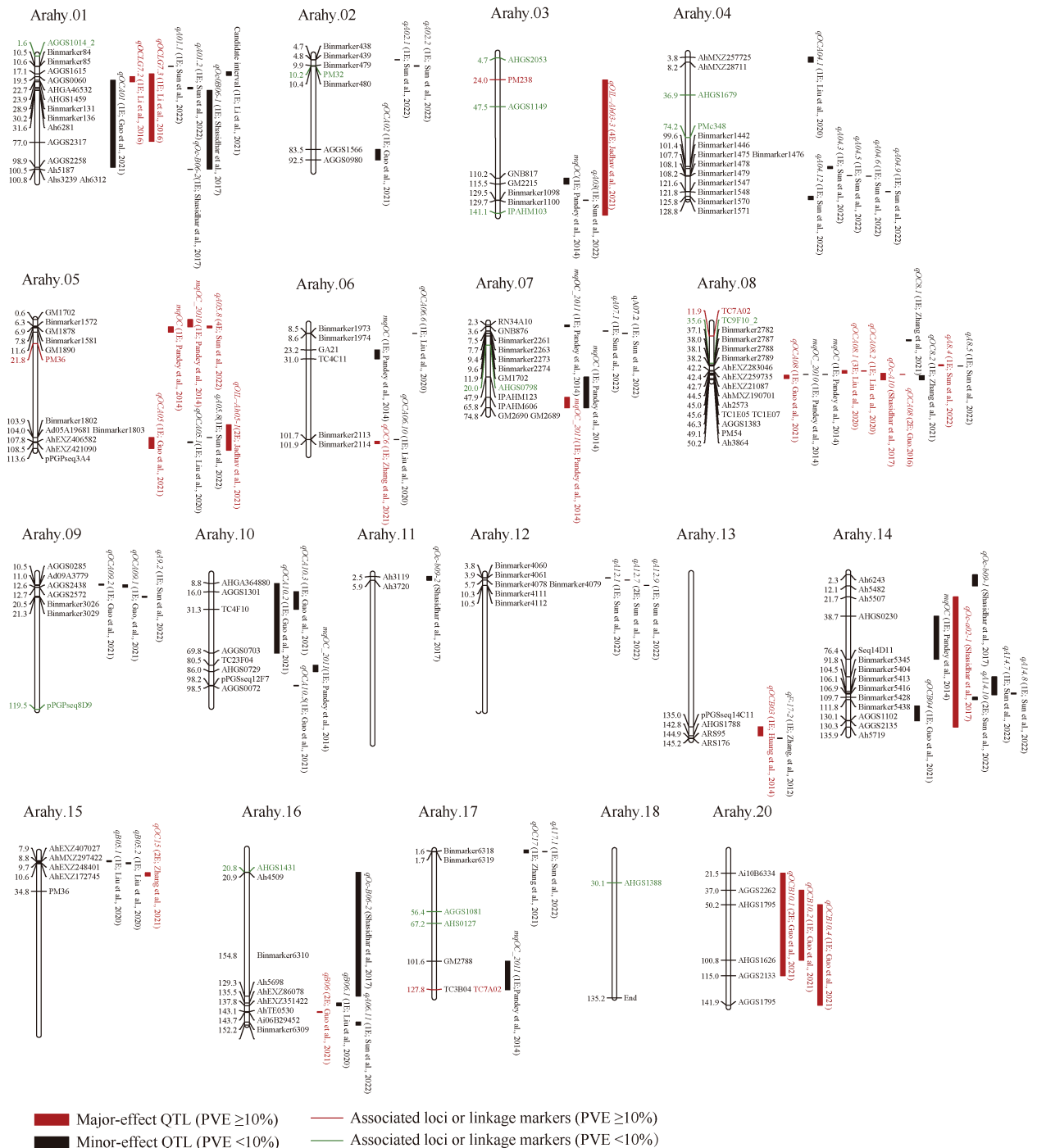


图 1 花生含油量遗传位点一致性图谱

Fig. 1 Consistency map of genetic loci for oil content in peanut

红色标记是表型变异解释率大于或等于 10% 的关联位点, 绿色标记是表型变异解释率小于 10% 的关联位点; 红色方框代表主效 QTL, 黑色方框代表微效 QTL。

Red marks are associated loci with phenotypic variation explained (PVE) greater than or equal to 10% while green marks are less than 10%. The red boxes represent the major-effect QTL loci, and the black boxes represent the minor-effect QTL loci.

标记未比对到同一条染色体上(10个位点)、文献未提供标记序列信息(28个位点)等原因,未上图的有38个位点。除B09染色体外,其余19条染色体均有含油量位点分布,在Arahy.01 (6个)、Arahy.03 (5个)、Arahy.04 (6个)、Arahy.08 (12个)、Arahy.14 (7个)等5条染色体上含有5个及以上的QTL,其中Arahy.08染色体中定位到含油量位点最多,发掘的12个位点中的11个位于33.59~50.24 Mb区间内,因而该区间是含油量QTL的热点区段。

已报道的8个稳定且主效QTL中,有7个位点定位到物理图谱上: Liu等^[41]定位 $qOCA08.1$ 位点位于Arahy.08的42.21~44.53 Mb区间内; Jadhav等^[44]定位的 $qOIL-Ah03-3$ 位于Arahy.03的142.74~24.23 Mb区间内; Sun等^[45]定位的 $qA05.1$ 和 $qA08.4$,分别位于Arahy.05的6.34~7.83 Mb和Arahy.08的37.11~37.99 Mb区间; Wilson等^[39]通过单标记QTL区间作图的方法定位到3个稳定且主效QTL,连锁标记分别在Arahy.03的23.97 Mb、Arahy.05的21.79 Mb和Arahy.08的11.87 Mb位置上。Liu等^[25]通过全基因组关联分析鉴定到一个微弱且稳点的位点(AGGS1014_2),该位点位于Arahy.01的1.64 Mb上。

4 油料作物种子含油量合成及调控基因发掘研究进展

植物种子中的油脂主要以三酰甘油(triacylglycerol, TAG)的形式积累和存在。TAG是甘油和3分子脂肪酸(fatty acid, FA)在多种酶催化下形成的甘油酯。TAG的合成主要分3个阶段:即脂肪酸的从头合成、三酰甘油的合成与组装、油体的形成和油脂的积累,每个阶段的合成、运输和组装效率均会影响种子含油量,相关基因突变和表达水平差异、油体大小和数量等均会影响种子最终的含油量。

4.1 脂肪酸从头合成阶段

乙酰辅酶A羧化酶(acetyl-CoA carboxylase, ACCase)是脂肪酸生物合成的限速酶,研究表明过表达 $ACCase$ 基因能提高作物中的油脂含量,如在种子特异性启动子的驱动下,分别过表达 $GhACCase$ 三个亚基 $GhBCCP1$ 、 $GhBC1$ 和 $GhCT\beta$,可有效提高转基因棉花籽粒含油量16.58%~21.92%^[47],转入异质型 $ACCase$ 的甘蓝型油菜转基因株系的含油量比对照提高近6%^[48]。酰基载体蛋白丙二酰基转移酶(malonyl-CoA:ACP malonyl trans-

ferase, MCAMT)在脂肪酸合成的酰基转移阶段起关键作用,拟南芥中过表达 $MCAMT$ 可提高种子的油脂含量和产量,抑制其表达不仅会降低种子油脂含量而且会因细胞分裂缺陷引起生长迟缓^[49]。 β -酮脂酰 ACP 合成酶(β -ketoacyl-[ACP]-synthetase, KAS)、 β -酮脂酰-ACP 还原酶(β -ketoacyl-[ACP]-reductase, KAR)、 β -羟丁酰 ACP 脱水酶(β -hydroxyacyl-[ACP]-dehydrase, HAD)和烯脂酰-ACP 还原酶(enoyl-[ACP]-reductase, ENR)基因分别参与脂肪酸的缩合、还原、脱水以及再还原等过程。KAS (KASI、KASII、KASIII)是进行脂肪酸链延伸过程中的关键酶,研究表明拟南芥 $KASI$ 缺失会导致种子中FAs含量显著降低,降为野生型的33.6%左右^[50]; RNAi- $KASII$ 转基因植株的棉籽中C16:0含量会增加到总脂肪酸含量的65%^[51];在文冠果中 KAR 、 HAD 和 EAR 基因的高表达协同酰基 ACP 硫酯酶B (fatty acyl-[ACP] thioesterase B, $FATB$)基因的低表达可以为硬脂酸的合成提供充足的前体物质C16:0-ACP^[52];水稻 $zll6$ 突变体中 HAD 因碱基替换造成错义突变(Arg164Trp),与野生型相比该酶活性显著降低,总脂肪酸含量也显著降低^[53];陆地棉过表达 $GhKAR$ 和 $GhENR$ 均能显著提高棉籽含油量,转 $GhKAR$ 株系种子含油量比野生型增高10.2%~10.7%,转 $GhENR$ 株系种子的含油量比野生型增高10.2%~14.14%,转基因株系与对照株系种子含油量的差异均达到了极显著水平^[54]。酰基 ACP 硫酯酶(acyl-[ACP]-thioesterase, FAT)、乙酰辅酶A合成酶(acyl-CoA synthetase, ACS)、十八烷酰-[ACP]-去饱和酶(stearoyl-[ACP]-desaturase, SAD)以及脂肪酸脱氢酶(fatty acid desaturase, FAD)基因在一定程度上可以决定脂肪酸的组成。研究表明,高含油量的甘蓝型油菜种子中 FAT 基因的表达水平显著高于低含油量油菜种子,且转入油菜该基因的拟南芥 T_1 种子含油量显著提高,种子中饱和脂肪酸含量显著降低,不饱和脂肪酸含量均显著增加^[55];甘蓝型油菜 $BnLACS2$ 基因主要在TAG合成活跃的发育的种子中表达,过表达 $BnLACS2$ 可增加籽仁含油量, $BnLACS2$ -RNAi株系中籽仁含油量显著下降,与 $BnLACS2$ 为TAG生物合成提供酰基CoAs的过程有关^[56];SAD是硬脂酸转化为油酸的关键酶,高油玉米中SAD的mRNA表达量显著高于正常系,这可能与高油玉米中含油量的增加有关^[57];拟南芥中过表达 $AtPDAT$ 的植株与野生型相比,种子中TAG含量没有显著差异^[58],但是在农杆菌介导的芝麻转化

试验中,同时过表达 *PDAT1* 和 *FAD3* 的转基因芝麻种子中 TAG 含量相比野生型增加 10%^[59]。

4.2 三酰甘油合成阶段

3-磷酸甘油酯酰转移酶(glycerol 3-phosphate acyltransferase, GPAT)催化的反应是 Kennedy 途径的第一步反应。研究表明,拟南芥中 *AtGPAT1* 基因的缺失会影响种子中脂肪酸组分的变化,但是油脂含量没有明显变化;过表达 *AtGPAT7* 和 *AtGPAT9* 的拟南芥种子油脂含量可增加 5%~9%, *gpat9* 突变体种子中 TAG 含量降低 5%左右,但 *gpat7* 突变体种子的油脂含量无明显变化^[60]。溶血磷酸酰基转移酶(lysophosphatidic acid acyltransferase, LPAAT)是 TAG 生物合成的一个限速酶,油菜 LPAAT 酶活性增强可将种子中 TAG 含量增加 25%以上^[61];磷脂酸磷酸酶(phosphatidic acid phosphatase, PAP)催化磷脂酸(phosphatidic acid, PA)而产生二脂酰甘油(diacylglycerol, DAG),PA 和 DAG 是脂质代谢的关键中间产物和信号分子。研究发现 *pah1* 和 *pah2* 双缺失的拟南芥突变体植株中单半乳糖甘油二酯和双半乳糖甘油二酯含量比野生型减少了 15%以上^[62],磷脂酰胆碱(PC)及磷脂酰乙醇胺(PE)分别增加了 47%和 20%,其底物 PA 比野生型增加了 26%^[63]。二酰甘油酯酰转移酶(diacylglycerol acyltransferase, DGAT)是三酰甘油合成的限速酶,拟南芥中过表达 *BnaDGAT* 能将种子含油量提高 4.24%~5.80%^[64];磷脂二酰甘油酰基转移酶(phospholipid : diacylglycerol acyl transferase, PDAT)参与油酸向三酰甘油的转化过程,将蓖麻的特异性基因 *PDAT1-2* 转拟南芥,可显著提高拟南芥种子中羟基脂肪酸的积累,最高可达 25%^[65]。

4.3 油体形成阶段

甘蓝型油菜中过表达核桃 Oleosin 基因 *JrOLE14.7* 会影响油菜籽仁中油体大小、籽仁直径,能够增加籽仁的含油量和百粒重^[66]。通过全基因组分析,在甘蓝型油菜中共鉴定到 48 个 Oleosin 基因,过表达 Oleosin 基因株系籽仁平均油体大小有所增大,亚油酸含量提高,花生酸含量降低,种子大小和千粒重也有所增加^[67];通过表达分析鉴定出在拟南芥种子中特异表达的 4 个 Caleosins (*CLO1*、*CLO2*、*CLO4*、*CLO6*)基因, *clo1-clo2* 双突变的拟南芥种子含油量降低 15%以上,在 *4CLO*-RNAi 品系的种子油脂含量降低 40%^[68]。

除油脂合成基因外,还存在许多如 *ABI3*、*WRI1*、

LEC1、*LEC2*、*FUS*、*Dof* 以及 *MYB* 等可以调控植物油脂合成的转录因子基因。拟南芥 *GmABI3* 转基因株系种子的 TAG 含量比野生型种子高 34.9%^[69];在玉米^[70]、烟草^[71]、油菜^[71]、棉花^[72]等作物中均发现转录因子基因 *WRI1* 对于油脂含量增加起到了促进作用;油菜基因 *BnLEC1* 和 *BnLEC1-like* 的过表达可使油菜种子含油量提高 2%~20%^[73]以及玉米 *ZmLEC1* 的过表达可使玉米种子油脂含量增加 48%^[70]; *WRI1* 诱导表达是脂肪酸合成的先决条件,该转录因子包含 *LEC2* 的一个靶点,是 *LEC2* 对脂肪酸代谢的调节作用所必需的^[74];甘蓝型油菜授粉后 30、45 和 50 d, *BnaA2.FUS3* 和 *BnaA6.FUS3* 的表达水平与脂肪酸含量积累趋势一致^[75];转录因子基因 *Dof* 的过表达能够增加莱茵衣藻种子油脂的合成与积累^[76];在干扰载体 pADOF1 的拟南芥植株中, *AtDof1.7* 基因的表达量显著低于野生型植株,种子油酸含量明显上升且亚麻酸含量明显下降^[77];花生籽仁中过表达 *AtMYB118* 基因,能够上调多个脂肪酸合成途径和油脂积累相关基因的表达,从而显著提高花生转基因株系籽粒的含油量^[78]。

种子中油脂合成代谢与糖代谢、蛋白质代谢密不可分。糖代谢不仅为油脂合成代谢提供了底物,还为之提供了必不可少的能量,如 ACCase 催化乙酰辅酶 A 形成丙二酰辅酶 A 的过程就需要 ATP 提供能量,而糖类分解代谢恰好可以提供 ATP。除此之外,如果糖代谢过程中一些酶的催化活性发生改变,也能调节脂类的代谢,如油菜籽粒发育的过程中,磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶(phosphoenolpyruvate carboxylase, PEPCase)活性与油脂含量/蛋白含量比值呈极显著负相关^[79]; *GhPEPC2* 可以调控棉籽油脂的积累,在转 *GhPEPC2* 基因的棉花植株中,未成熟胚中 PEPCase 活性显著降低,籽粒含油量可提高 7.3%^[80]。植物脂肪酸的积累受环境(如温度、光照)和激素等因素的影响,如温差大有利于向日葵油分的积累,且日照时间越长,油分积累越多^[81];沙棘中果实发育中后期脱落酸(abscisic acid, ABA)浓度较高,赤霉素(gibberellin, GA₄)浓度较低,ABA 与 GA₄ 的高比值有利于果实油脂的生物合成和积累^[82]。

上述分析表明,油料作物含油量相关基因的发掘取得了较大进展,但花生含油量相关的研究较为滞后,目前还没有关于花生含油量相关基因的报道,相关研究仍停留在 QTL 精细定位和候选基因发掘阶段,总结分析这些关键调控因子对于发掘花生含油

量的功能基因、揭示花生高含油量形成机制、创制和培育稳定高油的优异种质和优良高油花生新品种具有重要意义。

5 问题与展望

花生籽仁含油量是复杂的数量性状,受多基因控制,并存在与环境的复杂互作。从总体上看,迄今国内外花生含油量遗传特性和 QTL 定位研究还不够深入,大部分的 QTL 都为初定位,定位的区间较大,尚未发掘出功能基因,利用主效 QTL 开发的单个分子标记对表型的贡献率仍不高,用于杂交后代的选择效果不理想。目前已报道的 136 个含油量位点效应值普遍较低,稳定性一般,在不同的环境下较难重复。为此,花生含油量的遗传定位、基因克隆和高油育种等尚需要继续深入。

发掘花生含油量 QTL 和候选基因有赖于进一步利用基因组学技术。利用简化基因组测序和全基因组重测序等技术,开发大规模的 SNP 和 InDel 标记,用于高密度遗传图谱的构建和全基因组关联分析,对于群体遗传多样性较窄的花生来说尤为必要,如李丽^[83]通过采用特异性位点扩增片段测序技术(a specific length amplified fragment sequencing, SLAF-seq)测序结果,开发了与花生株型的 SNP 标记,构建了 1 张包含 2808 个 SNP 标记的高密度遗传图谱,并结合 7 个环境的表型数据,定位到 39 个与株型有关的 QTL;蒋艺飞^[84]对 RIL 群体及其亲本开展了全基因组重测序,构建了 1 张包含 2802 个 Bins 的高密度遗传图谱,其中包含了 213,622 个 SNP 和 19,743 个 InDels,图谱全长为 1573.85 cM,定位到黄曲霉侵染抗性 QTL 5 个和产毒抗性 QTL 8 个。花生含油量属于发育性状,其调控基因具有表达的时空发育特异性,在研究中需要对可能的候选基因进行不同发育时期种子的表达分析,以明确功能基因发生作用的关键时间点和表达的发育时空特性;此外,含油量的调控复杂,在 QTL 定位的基础上,通过多组学的联合分析,有助于揭示含油量调控的分子机制。如 Wang 等^[85]通过 QTL-seq 定位到与粒重相关的主效 QTL 位点,利用局部连锁分析成功缩小了主效 QTL 位点的物理区间,结合种子不同发育时期的转录组数据,分析候选区间内候选基因的表达模式,预测出候选基因;通过花生转录组和代谢组等多组学联合分析,发掘和预测了花生种皮花青素合成和耐冷性相关的候选基因,为相关性状的形成机制提供了重要线索^[86-88]。Li 等^[89]基于油菜自然群体的全

基因组关联分析和代谢物全转录组关联分析,结合加权相关网络分析,预测到 3 个与含油量相关的候选基因 *BnaA03.TT4*、*BnaC02.TT4* 和 *BnaC05.UK*,通过功能验证发现 *BnaTT4* 和 *BnaC05.UK* 突变后籽仁中含油量均会显著高于野生型。

近年来,油菜^[90]以及小麦^[91]等作物中的多个性状已进行了 QTL 整合,为遗传改良及分子育种提供了理论参考依据。本文对花生中与含油量相关的 QTL 进行了初步整合,构建了花生含油量 QTL 的“一致性图谱”,可用于进一步的精细定位和图位克隆。未来在进一步发掘花生含油量新位点和整合不同 QTL 的基础上,可开发出高效的多位点基因型鉴定方法,将有助于高油育种的亲本组配和后代选择,从而快速聚合不同的高油 QTL 或基因,培育出更高含油量的优良花生品种。

References

- [1] 国家统计局. 中国统计年鉴 2022. 北京: 中国统计出版社, 2022. pp 385–392.
National Bureau of Statistics. China Statistical Yearbook 2022. Beijing: China Statistics Press, 2022. pp 385–392 (in Chinese).
- [2] 廖伯寿. 我国花生生产发展现状与潜力分析. 中国油料作物学报, 2020, 42: 161–166.
Liao B S. A review on progress and prospects of peanut industry in China. *Chin J Oil Crop Sci*, 2020, 42: 161–166 (in Chinese with English abstract).
- [3] 任小平, 姜慧芳, 王圣玉, 黄家权, 雷永, 廖伯寿. 野生花生高油基因资源的发掘与鉴定. 中国油料作物学报, 2010, 32: 30–34.
Ren X P, Jiang H F, Wang S Y, Huang J Q, Lei Y, Liao B S. Identification and evaluation of high oil content in wild *Arachis* species. *Chin J Oil Crop Sci*, 2010, 32: 30–34 (in Chinese with English abstract).
- [4] 中华人民共和国国家质量监督检验检疫总局. GB/T 14488.1-2008, 植物油料含油量测定. 北京: 中国标准出版社, 2008. pp 1–16.
General Administration of Quality Supervision, Inspection and Quarantine of the People's Republic of China. GB/T 14488.1-2008, Oilseeds-Determination of Oil Content. Beijing: Standards Press of China, 2008. pp 1–16 (in Chinese).
- [5] 李钧, 王宁惠, 余青兰, 杜德志, 付忠. 傅立叶变换近红外光谱技术分析完整油菜籽含油量数学模型的建立. 青海大学学报(自然科学版), 2006, 24(6): 28–30.
Li J, Wang N H, Yu Q L, Du D Z, Fu Z. Establishment of math model of Fourier transform NIRS analysis for oil content in intact rapeseed. *J Qinghai Univ (Nat Sci Edn)*, 2006, 24(6): 28–30 (in Chinese with English abstract).
- [6] 郭建斌, 吴贝, 陈伟刚, 贾朝阳, 荆建国, 陈四龙, 刘念, 陈玉宁, 周小静, 罗怀勇, 任小平, 姜慧芳, 黄莉. 基于核磁共振法的花生品种含油量遗传变异分析. 中国油料作物学报, 2017, 39: 326–333.

- Guo J B, Wu B, Chen W G, Jia C Y, Jing J G, Chen S L, Liu N, Chen Y N, Zhou X J, Ren X P, Jiang H F, Huang L. Variation of oil content in peanut varieties based on nuclear magnetic. *Chin J Oil Crop Sci*, 2017, 39: 326–333 (in Chinese with English abstract).
- [7] 魏利斌, 苗红梅, 李春, 张海洋. 芝麻籽粒脂肪含量核磁共振无损快速测定方法的建立. *江苏农业科学*, 2016, 44: 386–388.
- Wei L B, Miao H M, Li C, Zhang H Y. Establishment of a method for non-destructive and rapid determination of fat content in sesame seeds by NMR. *Jiangsu Agric Sci*, 2016, 44: 386–388 (in Chinese with English abstract).
- [8] 雷蕾, 梁慧, 彭彤, 刘娟, 刘欣, 唐琳. 核磁共振法测麻树种子油含量的研究. *种子*, 2009, 28(5): 78–80.
- Lei L, Liang H, Peng T, Liu J, Liu X, Tang L. Study on detecting oil content in *Jatropha curca* seed by Nuclear Magnetic Resonance Technique. *Seed*, 2009, 28(5): 78–80 (in Chinese with English abstract).
- [9] 闫龙, 蒋春志, 于向鸿, 杨春燕, 张孟臣. 大豆粗蛋白、粗脂肪含量近红外检测模型建立及可靠性分析. *大豆科学*, 2008, 27: 833–837.
- Yan L, Jiang C Z, Yu X H, Yang C Y, Zhang M C. Development and reliability of near infrared spectroscopy (NIS) models protein and oil content in soybean. *Soybean Sci*, 2008, 27: 833–837 (in Chinese with English abstract).
- [10] 李思敏, 覃红阳, 王燕相, 肖惠峰, 林锐. 气相色谱质谱法测定塑胶跑道中邻苯二甲酸酯的含量及其影响因素研究. *合成材料老化与应用*, 2022, 51(3): 49–51.
- Li S M, Qin H Y, Wang Y X, Xiao H F, Lin R. Research on determination of phthalate content in plastic track mater and influencing factors. *Synthetic Mate Aging Appl*, 2022, 51(3): 49–51 (in Chinese with English abstract).
- [11] 姜慧芳, 任小平. 我国栽培种花生资源农艺和品质性状的遗传多样性. *中国油料作物学报*, 2006, 28: 421–426.
- Jiang H F, Ren X P. Genetic diversity of peanut resource on morphological characters and seed chemical components in China. *Chin J Oil Crop Sci*, 2006, 28: 421–426 (in Chinese with English abstract).
- [12] 刘立峰, 耿立格, 王静华, 孟成生, 王丽娜. 河北省花生地方品种农艺性状和品质性状的遗传分化. *植物遗传资源学报*, 2008, 92: 190–194.
- Liu L F, Geng L G, Wang J H, Meng C S, Wang L N. Genetic diversity of peanut landraces in Hebei province based on agronomic and quality traits. *J Plant Genet Resour*, 2008, 92: 190–194 (in Chinese with English abstract).
- [13] 廖伯寿, 雷永, 王圣玉, 李栋, 黄家权, 姜慧芳, 任小平. 花生重组近交系群体的遗传变异与高油种质的创新. *作物学报*, 2008, 34: 999–1004.
- Liao B S, Lei Y, Wang S Y, Li D, Huang J Q, Jiang H F, Ren X P. Genetic diversity of peanut RILs and enhancement for high oil genotypes. *Acta Agron Sin*, 2008, 34: 999–1004 (in Chinese with English abstract).
- [14] 于海洋, 李玉颖, 吕玉英, 张秀荣, 杨会, 张昆, 王林, 刘凤珍, 万勇善. 多群体解析高油花生籽仁含油量的遗传效应. *中国油料作物学报*, 2021, 43: 487–494.
- Yu H Y, Li Y Y, Lyu Y Y, Zhang X R, Yang H, Zhang K, Wang L, Liu F Z, Wan Y S. Analysis of genetic effects for seed high oil content based on multi-population in peanut (*Arachis hypogaea* L.). *Chin J Oil Crop Sci*, 2021, 43: 487–494 (in Chinese with English abstract).
- [15] 张胜忠, 焦坤, 胡晓辉. 花生百仁质量和含油量的遗传分析. *花生学报*, 2018, 47(4): 7–12.
- Zhang S Z, Jiao K, Hu X H. Genetic analysis for seed mass and oil content of peanuts. *J Peanut Sci*, 2018, 47(4): 7–12 (in Chinese with English abstract).
- [16] Tai Y P, Young C T. Genetic studies of peanut proteins and oils. *J Am Oil Chem Soc*, 1975, 52: 377–385.
- [17] 牟大林, 韩笑, 李雪莹, 姚丹, 杨松楠, 曲艺伟, 梁嘉宁, 张君. 花生主要品质性状的主基因+多基因遗传分析. *花生学报*, 2021, 50(1): 41–44.
- Mu D L, Han X, Li X Y, Yao D, Yang S N, Qu Y W, Liang J N, Zhang J. Genetic analysis of major gene plus polygene on main quality traits in peanut. *J Peanut Sci*, 2021, 50(1): 41–44 (in Chinese with English abstract).
- [18] 陈四龙, 李玉荣, 程增书, 廖伯寿, 雷永, 刘吉生. 花生含油量杂种优势表现及主基因+多基因遗传效应分析. *中国农业科学*, 2009, 42: 3048–3057.
- Chen S L, Li Y R, Cheng Z S, Liao B S, Lei Y, Liu J S. Heterosis and genetic analysis of oil content in peanut using mixed model of major gene and polygene. *Sci Agric Sin*, 2009, 42: 3048–3057 (in Chinese with English abstract).
- [19] 齐飞艳, 孙子淇, 黄冰艳, 秦利, 石磊, 刘华, 汪晓, 田梦迪, 郑峥, 董文召, 张新友. 基于双列杂交的花生主要品质性状遗传效应分析. *中国油料作物学报*, 2021, 43: 600–607.
- Qi F Y, Sun Z Q, Huang B Y, Qin L, Shi L, Liu H, Wang X, Tian M D, Zheng Z, Dong W Z, Zhang X Y. Genetic analysis of peanut quality traits based on a diallel cross design. *Chin J Oil Crop Sci*, 2021, 43: 600–607 (in Chinese with English abstract).
- [20] 王娟. 花生籽仁油脂合成遗传规律分析及相关基因的表达研究. 郑州大学硕士学位论文, 河南郑州, 2021.
- Wang J. Inheritance Analysis and Related Genes Expression Research of Lipid Synthesis in Peanut Kernel. MS Thesis of Zhengzhou University, Zhengzhou, Henan, China, 2021 (in Chinese with English abstract).
- [21] Zhang X Y, Zhu J S, Han S Y, Xu J, Liu H, Tang J F, Dong W Z, Jian X W, Zhang Z X. Inheritance of fat and fatty acid compositions in peanut (*Arachis hypogaea* L.). *Agric Sci Techol*, 2011, 12: 943–946.
- [22] 禹山林, 杨庆利, 潘丽娟, 薄文娜. 花生种子含油量的遗传分析. *植物遗传资源学报*, 2009, 10: 453–456.
- Yu S L, Yang Q L, Pan L J, Bo W N. Genetic analysis for oil content of peanut seeds. *J Plant Genet Resour*, 2009, 10: 453–456 (in Chinese with English abstract).
- [23] 黄冰艳, 胡京枝, 张新友, 苗利娟, 石磊, 吕登宇, 柴凡沛, 冯素萍, 刘华, 韩锁义, 汪晓, 齐飞艳, 孙子淇, 秦利, 董文召. 花生种子脂肪含量的直接和母体遗传效应分析. *中国油料作物学报*, 2021, 43: 582–589.
- Huang B Y, Hu J Z, Zhang X Y, Miao L J, Shi L, Lyu D Y, Chai P P, Feng S P, Liu H, Han S Y, Wang X, Qi F Y, Sun Z Q, Qin L, Dong W Z. Genetic analysis of direct and maternal effects of fat content in peanut seed. *Chin J Oil Crop Sci*, 2021, 43: 582–589 (in Chinese with English abstract).
- [24] 胡美玲, 薛晓梦, 吴洁, 鄧晨阳, 刘念, 陈小平, 王瑾, 晏立英,

- 王欣, 陈玉宁, 康彦平, 王志慧, 淮东欣, 姜慧芳, 雷永, 廖伯寿. 花生籽仁脂肪和蔗糖含量的胚、细胞质、母体遗传效应分析. 作物学报, 2022, 48: 2724–2732.
- Hu M L, Xue X M, Wu J, Zhi C Y, Liu N, Chen X P, Wang J, Yan L Y, Wang X, Chen Y N, Kang Y P, Wang Z H, Huai D X, Jiang H F, Lei Y, Liao B S. Genetic analysis of embryo, cytoplasm, and maternal effects for fat and sucrose contents in peanut seed. *Acta Agron Sin*, 2022, 48: 2724–2732 (in Chinese with English abstract).
- [25] Liu N, Huang L, Chen W G, Wu B, Pandey M K, Luo H Y, Zhou X J, Guo J B, Chen H W, Huai D X, Chen Y N, Lei Y, Liao B S, Ren X P, Varshney R K, Jiang H F. Dissection of the genetic basis of oil content in Chinese peanut cultivars through association mapping. *BMC Genet*, 2020, 21: 60.
- [26] 史可琳, 薛晓萍, 宋景义, 贾学彬. 花生品质气象条件初探. 花生科技, 1994, (1): 5–7.
- Shi K L, Xue X P, Song J Y, Jia X B. Preliminary study on meteorological conditions of peanut quality. *Peanut Sci Technol*, 1994, (1): 5–7 (in Chinese with English abstract).
- [27] 张昆. 光强对花生光合特性、产量和品质的影响及生长模型研究. 山东农业大学博士学位论文, 山东泰安, 2009.
- Zhang K. Influence of Light Intensity on Photosynthetic Characteristics, Yield and Quality of Peanut and Its Growth Model. PhD Dissertation of Graduate School of Shandong Agricultural University, Tai'an, Shandong, China, 2009 (in Chinese with English abstract).
- [28] 李新华, 郭洪海, 杨丽萍, 杨萍, 万书波. 气象因子对花生品质的影响. 中国农学通报, 2010, 26(16): 90–94.
- Li X H, Guo H M, Yang L P, Yang P, Wan S B. The effect of climatic factors on peanut quality. *Chin Agric Sci Bull*, 2010, 26(16): 90–94 (in Chinese with English abstract).
- [29] 胡文广, 邱庆树, 李正超, 吴兰荣, 董杰. 花生品质的影响因素研究: II. 栽培因素. 花生学报, 2002, 31(4): 14–18.
- Hu W G, Qiu Q S, Li Z C, Wu L R, Dong J. Studies of the effect factors on peanut qualities: II. Cultural factors. *J Peanut Sci*, 2002, 31(4): 14–18 (in Chinese with English abstract).
- [30] 成波, 王才斌, 孙秀山, 郑亚萍, 张吉民. 施肥对小麦花生两熟制作物产量和品质的影响. 花生科技, 1999, (3): 27–28.
- Cheng B, Wang C B, Sun X S, Zheng Y P, Zhang J M. Effect of fertilizer and manure application on wheat and peanut yield and quality. *Peanut Sci Technol*, 1999, (3): 27–28 (in Chinese with English abstract).
- [31] Gomez S M, Narayana M, Schubert A M, Ayers J L, 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: 3–4.
- [32] Sarvamangala C, Gowda M V C, Varshney R K. Identification of quantitative trait loci for protein content, oil content and oil quality for groundnut (*Arachis hypogaea* L.). *Field Crops Res*, 2011, 122: 49–59.
- [33] 张新友, 韩锁义, 徐静, 严玫, 刘华, 汤丰收, 董文召, 黄冰艳. 花生主要品质性状的 QTLs 定位分析. 中国油料作物学报, 2012, 34: 311–315.
- Zhang X Y, Han S Y, Xu J, Yan M, Liu H, Tang F S, Dong W Z, Huang B Y. Identification of QTLs for important quality traits in cultivated peanut (*Arachis hypogaea* L.). *Chin J Oil Crop Sci*, 2012, 34: 311–315 (in Chinese with English abstract).
- [34] Pandey M K, Wang M L, Qiao L X, Feng S P, Khera P, Wang H, Tonniss B, Barkley N A, Wang J P, Holbrook C C, Culbreath A K, Varshney R K, Guo B Z. Identification of QTLs associated with oil content and mapping FAD2 genes and their relative contribution to oil quality in peanut (*Arachis hypogaea* L.). *BMC Genet*, 2014, 15: 133.
- [35] Huang L, He H Y, Chen W G, Ren X P, Chen Y N, Zhou X J, Xia Y L, Wang X L, Jiang X G, 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.
- [36] 郭建斌. 花生含油量及脂肪酸组成的 QTL 分析. 华中农业大学硕士学位论文, 湖北武汉, 2016.
- Guo J B. QTL Analysis for Oil Content and Fatty Acid Traits in Peanut (*Arachis hypogaea* L.). MS Thesis of Huazhong Agricultural University, Wuhan, Hubei, China, 2016 (in Chinese with English abstract).
- [37] 李新平, 徐志军, 蔡岩, 郭建斌, 黄莉, 任小平, 李振动, 陈伟刚, 罗怀勇, 周小静, 陈玉宁, 吴明煜, 姜慧芳. 花生主要品质性状的 QTL 定位分析. 中国油料作物学报, 2016, 38: 415–422.
- Li X P, Xu Z J, Cai Y, Guo J B, Huang L, Ren X P, Li Z D, Chen W G, Luo H Y, Zhou X J, Chen Y N, Wu M Y, Jiang H F. Quantitative trait locus analysis for main quality traits in cultivated peanut (*Arachis hypogaea* L.). *Chin J Oil Crop Sci*, 2016, 38: 415–422 (in Chinese with English abstract).
- [38] Shasidhar Y, Vishwakarma M K, Pandey M K, Pasupuleti J, Murali T V, Surendra S M, Shyam N N, Guo B Z, Rajeev K V, Rajeev K V. Molecular mapping of oil content and fatty acids using dense genetic maps in groundnut (*Arachis hypogaea* L.). *Front Plant Sci*, 2017, 8: 794.
- [39] Jeffrey N W, Ratan C, Michael R B, Michael G S, Charles E S, Jennifer C, Mark D B. Advanced backcross quantitative trait loci (QTL) analysis of oil concentration and oil quality traits in peanut (*Arachis hypogaea* L.). *Trop Plant Biol*, 2017, 10: 1–17.
- [40] 曲艺伟. 花生脂肪酸 QTL 初步定位. 吉林农业大学硕士学位论文, 吉林长春, 2019.
- Qu Y W. QTL Preliminary Mapping of Fatty Acid in Peanut. MS Thesis of Jilin Agricultural University, Changchun, Jilin, China, 2019 (in Chinese with English abstract).
- [41] 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.). *Theor Appl Genet*, 2020, 133: 37–49.
- [42] 李玉颖, 于海洋, 吕玉英, 杨会, 张秀荣, 张昆, 刘凤珍, 万勇善. 基于 BSA 重测序定位花生含油量相关基因位点. 山东农业科学, 2021, 53(1): 1–6.
- Li Y Y, Yu H Y, Lyu Y Y, Yang H, Zhang X R, Zhang K, Liu F Z, Wan S Y. Gene mapping for oil content in peanut (*Arachis hypogaea* L.) using BSA re-sequencing analysis. *Shandong Agric Sci*, 2021, 53: 1–6 (in Chinese with English abstract).
- [43] Guo J B, Liu N, Li W T, Wu B, Chen H W, Huang L, Chen W G, Luo H Y, Zhou X J, Jiang H F. Identification of two major loci and linked marker for oil content in peanut (*Arachis hypogaea* L.).

- Euphytica*, 2021, 217: 29.
- [44] Jadhav M P, Gangurde S S, Hake A A, Yadawad A, Mahadevaiah S S, Pattanashetti S K, Gowda M V C, Shirasawa K, Varshney R K, Pandey M K, Bhat R S. Genotyping-by-Sequencing based genetic mapping identified major and consistent genomic regions for productivity and quality traits in peanut. *Front Plant Sci*, 2021, 12: 668020.
- [45] Sun Z Q, Qi F Y, Liu H, Qin L, Xu J, Shi L, Zhang Z X, Miao L J, Huang B Y, Dong W Z, Wang X, Tian M D, Feng J J, Zhao R F, Zhang X Y, Zheng Z. QTL mapping of quality traits in peanut using whole-genome resequencing. *Crop J*, 2022, 10: 177–184.
- [46] 张胜忠, 胡晓辉, 苗华荣, 杨伟强, 崔凤高, 邱俊兰, 陈四龙, 张建成, 陈静. 栽培种花生含油量 QTL 定位与上位性互作分析. *华北农学报*, 2021, 36(1): 27–35.
- Zhang S Z, Hu X H, Miao H R, Yang W Q, Cui F G, Qiu J L, Chen S L, Zhang J C, Chen J. QTL Mapping and epistatic interaction analysis for oil content in cultivated peanut. *Acta Agric Boreali-Sin*, 2021, 36(1): 27–35 (in Chinese with English abstract).
- [47] Cui Y P, Liu Z J, Zhao Y P, Wang Y M, Huang Y, Li L, Wu H, Xu S X, Hua J P. Overexpression of heteromeric *GhACC* subunits enhanced oil accumulation in upland cotton. *Plant Mol Biol Rep*, 2017, 35: 287–297.
- [48] Wang F L, Wu G T, Lang C X, Liu R H. Influence on *Brassica* seed oil content by transformation with heteromeric Acetyl-CoA Carboxylase (ACCCase) gene. *Mol Plant Breed*, 2017, 15: 920–927.
- [49] Jung S H, Kim R J, Kim K J, Lee D H, Suh M C. Plastidial and mitochondrial malonyl CoA-ACP malonyltransferase is essential for cell division and its overexpression increases storage oil content. *Plant Cell Physiol*, 2019, 60: 1239–1249.
- [50] Wu G Z, Xue H W. *Arabidopsis* beta-Ketoacyl-[Acyl Carrier Protein] synthase I is crucial for fatty acid synthesis and plays a role in chloroplast division and embryo development. *Plant Cell*, 2010, 22: 3726–3744.
- [51] Liu Q, Wu M, Zhang B, Shrestha P, Petrie J, Green A G, Singh S P. Genetic enhancement of palmitic acid accumulation in cotton seed oil through RNAi down-regulation of *ghKAS2* encoding β -ketoacyl-ACP synthase II (KASII). *Plant Biotechnol J*, 2017, 15: 132–143.
- [52] 刘凌悦, 阮成江, 王莉, 张莞晨, 王海明, 吴波, 闫蕊. 文冠果种仁油脂脂肪酸形成的多基因协同调控. *分子植物育种*, 2019, 17: 1834–1842.
- Liu L Y, Ruan C J, Wang L, Zhang W C, Wang H M, Wu B, Yan R. Coordinated regulation of multigenes formed by fatty acids in kernel of *Xanthoceras sorbifolium*. *Mol Plant Breed*, 2019, 17: 1834–1842 (in Chinese with English abstract).
- [53] Liu Z W, Wang Z Y, Gu H, You J, Hu M M, Zhang Y J, Zhu Z, Wang Y H, Liu S J, Chen L M, Liu X, Tian Y L, Zhou S R, Jiang L, Liu L L, Wan J M. Identification and phenotypic characterization of *ZEBRA LEAF16* encoding a β -hydroxyacyl-ACP dehydratase in rice. *Front Plant Sci*, 2018, 9: 782.
- [54] 刘丽, 王玉美, 赵彦朋, 王丹, 赵鹏, 刘正杰, 华金平. 棉花脂肪酸合成酶基因 *GhKAR* 和 *GhENR* 表达载体构建及其功能初探. *棉花学报*, 2016, 28: 527–537.
- Liu L, Wang Y M, Zhao Y P, Wang D, Zhao P, Liu Z J, Hua J P. Construction of expression vectors and a preliminarily functional analyse fatty acid synthetase genes of *GhKAR* and *GhENR* in upland cotton. *Cotton Sci*, 2016, 28: 527–537 (in Chinese with English abstract).
- [55] 熊腾, 陈张彬, 张振乾, 陈浩, 袁勇, 熊兴华, 邬贤梦, 官春云, 肖钢. 甘蓝型油菜中 5 个脂酰-ACP 硫酯酶基因的克隆与功能初步分析. *中国油料作物学报*, 2021, 43: 212–218.
- Xiong T, Chen Z B, Zhang Z Q, Chen H, Yuan Y, Xiong X H, Wu X M, Guan C Y, Xiao G. Gene isolation and characterization of 5 fatty acyl-ACP thioesterase in *Brassica napus*. *Chin J Oil Crop Sci*, 2021, 43: 212–218 (in Chinese with English abstract).
- [56] Ding L N, Gu S L, Zhu F G, Ma Z Y, Li J, Li M, Wang Z, Tan X L. Long-chain acyl-CoA synthetase 2 is involved in seed oil production in *Brassica napus*. *BioMed Cent*, 2020, 20: 21.
- [57] Liu Z J, Yang X H, Fu Y, Zhang Y R, Yan J B, Song T M, Rocheford T, Li J S. Proteomic analysis of early germs with high-oil and normal inbred lines in maize. *Mol Biol Rep*, 2009, 36: 813–821.
- [58] Xu C C, Shanklin J. Triacylglycerol metabolism, function, and accumulation in plant vegetative tissues. *Annu Rev Plant Biol*, 2016, 67: 179–206.
- [59] Muthulakshmi C, Sivarajani R, Selvi S. Modification of sesame (*Sesamum indicum* L.) for Triacylglycerol accumulation in plant biomass for biofuel applications. *Biotechnol Rep*, 2021, 32: e00668.
- [60] 郝静芳. 拟南芥甘油-3-磷酸酰基转移酶的三个基因(*GPAT6*, 7, 9)在种子油脂合成及幼苗耐盐中的作用. 南京农业大学硕士学位论文, 江苏南京, 2013.
- Hao J F. The Functions of Three Genes of Glycerol-3-Phosphate Acyltransferase (*GPAT6*, 7, 9) in Regulation of Seed-Oil Content and Salt Tolerance in *Arabidopsis*. MS Thesis of Nanjing Agricultural University, Nanjing, Jiangsu, China, 2013 (in Chinese with English abstract).
- [61] Woodfield H K, Fenik S, Wallington E, Bates R E, Brown A, Guschina I A, Marillia E F, Taylor D C, Fell D, Harwood J L, Fawcett T. Increase in lysophosphatidate acyltransferase activity in oilseed rape (*Brassica napus*) increases seed triacylglycerol content despite its low intrinsic flux control coefficient. *New Phytol*, 2019, 224: 700–711.
- [62] Nakamura Y, Koizumi R, Shui G H, Shimajima M, Wenk M R, Ito T, Ohta H. *Arabidopsis* lipins mediate eukaryotic pathway of lipid metabolism and cope critically with phosphate starvation. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2009, 106: 20978–20983.
- [63] Eastmond P J, Quettier A L, Kroon J T M, Craddock C, Adams N, Slabas A R. Phosphatidic acid phosphohydrolase 1 and 2 regulate phospholipid synthesis at the endoplasmic reticulum in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2010, 22: 2796–2811.
- [64] 刘铭宇. 过表达与三酰甘油有关的几个基因提高拟南芥种子的含油量. 华中农业大学硕士学位论文, 湖北武汉, 2020.
- Liu M Y. Enhanced *Arabidopsis* Seed Oil Content by Overexpressing Several Genes Related to Triacylglyceride Synthesis. MS Thesis of Huazhong Agricultural University, Wuhan, Hubei, China, 2020 (in Chinese with English abstract).
- [65] Kim H U, Lee K R, Go Y S, Jung J H, Suh M C, Kim J B. Endoplasmic reticulum-located *PDAT1-2* from castor bean enhances hydroxy fatty acid accumulation in transgenic plants. *Plant Cell Physiol*, 2011, 52: 983–993.
- [66] Jin F, Zhou Y, Zhang P, Huang R M, Fan W, Li B X, Li G Z, Song

- X B, Pei D. Identification of key lipogenesis stages and proteins involved in walnut kernel development. *J Agric Food Chem*, 2023, 71: 4306–4308.
- [67] Chen K, Yin Y T, Liu S, Guo Z Y, Zhang K, Liang Y, Zhang L N, Zhao W G, Chao H B, Li M T. Genome-wide identification and functional analysis of oleosin genes in *Brassica napus* L. *BMC Plant Biol*, 2019, 19: 294.
- [68] Liu X L, Yang Z, Wang Y, Shen Y, Jia Q L, Zhao C Z, Zhang M. Multiple caleosins have overlapping functions in oil accumulation and embryo development. *J Exp Bot*, 2022, 73: 3946–3962.
- [69] Manan S, Zhao J. Role of *Glycine max* abscisic acid insensitive 3 (*GmABI3*) in lipid biosynthesis and stress tolerance in soybean. *Funct Plant Biol*, 2021, 48: 171–179.
- [70] Shen B, Allen W B, Zheng P Z, Li C J, Glassman K, Ranch J, Nubel D, Tarczynski M C. Expression of *ZmLEC1* and *ZmWRI1* increases seed oil production in maize. *Plant Physiol*, 2010, 153: 980–987.
- [71] Thomas V, Anna E T, Pushkar S, Zhou X R, Surinder P S, James R P. Synergistic effect of *WRI1* and *DGAT1* coexpression on triacylglycerol biosynthesis in plants. *FEBS Lett*, 2013, 587: 364–369.
- [72] 李鑫, 王正明, 薛伟, 初光明. 棉花中一个新型转录因子 *GhWRI1* 的表达特征与功能分析. 生物技术通报, 2013, (6): 80–92.
- Li X, Wang Z M, Xue W, Chu G M. Identification and characterization of a novel gene, *GhWRI1*, encoding an AP2-type transcription factor in *Gossypium hirsutum*. *Biotechnol Bull*, 2013, (6): 80–92 (in Chinese with English abstract).
- [73] Tan H L, Yang X H, Zhang F C, Zheng X, Qu C M, Mu J Y, Fu F Y, Li J N, Guan R Z, Zhang H S, Wang G D, Zuo J R. Enhanced seed oil production in canola by conditional expression of *Brassica napus* *LEAFY COTYLEDON1* and *LEC1-LIKE* in developing seeds. *Plant Physiol*, 2011, 156: 1577–1588.
- [74] Baud S, Mendoza M S, Alexandra T, Harscoët E, Lepiniec L, Dubreucq B. *WRINKLED1* specifies the regulatory action of *LEAFY COTYLEDON2* towards fatty acid metabolism during seed maturation in *Arabidopsis*. *Plant J*, 2007, 50: 825–838.
- [75] 韦云婷, 彭烨, 吴宁柔, 冯韬, 官春云. 甘蓝型油菜转录因子 *FUS3* 的克隆、表达分析及其与脂肪酸组分的关系. 中国油料作物学报, 2018, 40: 1–9.
- Wei Y T, Peng Y, Wu N R, Feng T, Guan C Y. Transcription factor *FUS3* and its relation to fatty acid in *Brassica napus*. *Chin J Oil Crop Sci*, 2018, 40: 1–9 (in Chinese with English abstract).
- [76] Ibáñez-Salazar A, Sergio R M, Alejandro R U, Jocelin I R A, Ignacio L H, Araceli H T, Luz M T P, Ana S S R, Bernardo B H, José L M S, Elena R G. Over-expression of Dof-type transcription factor increases lipid production in *Chlamydomonas reinhardtii*. *J Biotechnol*, 2014, 184: 27–38.
- [77] 尹明智, 官梅, 肖钢, 李桐, 官春云. DOF 转录因子 *AtDof1.7* RNA 干扰载体的构建及拟南芥的遗传转化. 作物学报, 2011, 37: 1196–1204.
- Yin M Z, Guan M, Xiao G, Li X, Guan C Y. RNAi vector construction of *AtDof1.7* transcription factors and genetic transformation into *Arabidopsis thaliana*. *Acta Agron Sin*, 2011, 37: 1196–1204 (in Chinese with English abstract).
- [78] 马文华. 过量表达 *AtLEC1* 和 *AtMYB118* 基因改良花生籽粒含油量的研究. 山东大学硕士学位论文, 山东济南, 2015.
- Ma W H. Study on Genetic Improvement of Seed Oil Content in Peanut (*Arachis hypogaea* L.) by Overexpression of *AtLEC1* and *AtMYB118* Gene. MS Thesis of Shandong University, Jinan, Shandong, China, 2015 (in Chinese with English abstract).
- [79] 张占琴, 王金梅, 王学军, 汪凯华, 袁春新, 麻浩. 油菜籽粒发育过程中 PEPCase 活性与油脂, 蛋白及亚基积累的特点. 中国油料作物学报, 2009, 31: 14–18.
- Zhang Z Q, Wang J M, Wang X J, Wang K H, Yuan C X, Ma H. The characteristics of PEPCase activity and accumulation of oil, protein and major protein subunits during seed development of rape (*Brassica napus*). *Chin J Oil Crop Sci*, 2009, 31: 14–18 (in Chinese with English abstract).
- [80] Zhao Y P, Huang Y, Wang Y M, Cui Y P, Liu Z J, Hua J P. RNA interference of *GhPEPC2* enhanced seed oil accumulation and salt tolerance in upland cotton. *Plant Sci*, 2018, 271: 52–61.
- [81] 张运达, 王凤琴, 姚一萍. 海拔、纬度、温度对向日葵脂肪及脂肪酸、蛋白质及氨基酸含量的影响. 中国油料, 1993, (1): 65–66.
- Zhang Y D, Wang F Q, Yao Y P. Effects of altitude, latitude and temperature on contents of fat, fatty acid, protein and amino acid in sunflower. *Chin J Oil Crop Sci*, 1993, (1): 65–66 (in Chinese).
- [82] 杜维, 丁健, 阮成江. 沙棘果实发育过程中内源激素水平的动态变化. 植物学报, 2018, 53: 219–226.
- Du W, Ding J, Ruan C J. Dynamic changes of hormones contents in different fruit development stages of sea buckthorn. *Chin Bull Bot*, 2018, 53: 219–226 (in Chinese with English abstract).
- [83] 李丽. 利用连锁和全基因组关联分析鉴定花生株型相关性状的 QTLs. 河北农业大学博士学位论文, 河北保定, 2019.
- Li L. Quantitative Trait Loci Identification for Growth Habit-Related Traits Using the Linkage and Genome-wide Association Analysis in Peanut (*Arachis hypogaea* L.). PhD Dissertation of Graduate School of Hebei Agricultural University, Baoding, Hebei, China, 2019 (in Chinese with English abstract).
- [84] 蒋艺飞. 花生黄曲霉侵染抗性和产毒抗性的 QTL 分析. 中国农业科学院硕士学位论文, 北京, 2021.
- Jiang Y F. QTL Analysis of Resistance to *Aspergillus flavus* Infection and Aflatoxin Production in Peanut. MS Thesis of Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing, China, 2021 (in Chinese with English abstract).
- [85] Wang Z H, Yan L Y, Chen Y N, Huai D X, Kang Y P, Jiang H F, Liu K D, Lei Y, Liao B S. Detection of a major QTL and development of KASP markers for seed weight by combining QTL-seq, QTL-mapping and RNA-seq in peanut. *Theo Appl Genet*, 2022, 135: 1779–1795.
- [86] Wang X, Liu Y, Ou-Yang L, Yao R N, He D L, Han Z K, Li W T, Ding Y B, Wang Z H, Kang Y P, Yan L Y, Chen Y N, Huai D X, Jiang H F, Lei Y, Liao B S. Metabolomics combined with transcriptomics analyses of mechanism regulating testa pigmentation in peanut. *Front Plant Sci*, 2022, 13: 1065049.
- [87] Wang X, Liu Y, Han Z K, Chen Y N, Huai D X, Kang Y P, Wang Z H, Yan L Y, Jiang H F, Lei Y. Integrated transcriptomics and metabolomics analysis reveal key metabolism pathways contributing to cold tolerance in peanut. *Front Plant Sci*, 2021, 12: 752474.
- [88] Li J W, Ma Y C, Hu M D, Zhao Y L, Liu B, Wang C M, Zhang M,

- Zhang L P, Yang X L, Mu G J. Multi-omics and miRNA interaction joint analysis highlight new insights into anthocyanin biosynthesis in peanuts (*Arachis hypogaea* L.). *Front Plant Sci*, 2022, 13: 818345.
- [89] Li L, Tian Z, Chen J, Tan Z, Zhang Y, Zhao H, Wu X, Yao X, Wen W, Chen W, Guo L. Characterization of novel loci controlling seed oil content in *Brassica napus* by marker metabolite-based multi-omics analysis. *Genome Biol*, 2023, 24: 141.
- [90] 魏丽娟, 刘瑞影, 张莉, 陈志友, 杨鸿, 霍强, 李加纳. 甘蓝型油菜茎高 QTL 定位及株高相关位点整合. 作物学报, 2019, 45: 818–828.
- Wei L J, Liu R Y, Zhang L, Chen Z Y, Yang H, Huo Q, Li J N. Detection of stem height QTL and integration of the loci for plant height-related traits in *Brassica napus*. *Acta Agron Sin*, 2019, 45: 818–828 (in Chinese with English abstract).
- [91] 胡雅君, 栗孟飞, 杨德龙, 刘媛, 程洪波, 常磊, 柴守玺. 小麦籽粒 WSC 含量 QTL 的整合与元分析. 麦类作物学报, 2016, 36: 989–995.
- Hu Y J, Li M F, Yang D L, Liu Y, Cheng H B, Chang L, Chai S X. Integration and meta-analysis of quantitative trait loci for water-soluble carbohydrate content in wheat grain. *J Triticeae Crops*, 2016, 36: 989–995 (in Chinese with English abstract).