

# 花生种质资源研究进展与展望

周小静,任小平,黄莉,罗怀勇,陈玉宁,刘念,陈伟刚,廖伯寿,雷永,姜慧芳  
(中国农业科学院油料作物研究所/农业部油料作物生物学与遗传育种重点实验室,武汉 430062)

**摘要:**种质资源是花生生物学研究和育种改良的重要基础。本文综述了花生种质资源的研究进展:(1)国内外对花生起源以及分类方法的研究;(2)我国及其他几个花生资源大国的花生收集保存概况;(3)花生优异种质鉴定评价方面取得的一系列进展;(4)介绍了我国花生品种的历次更新并预测了未来的发展趋势;(5)简述了我国花生种质创新的主要方法及取得的成效;(6)国内外关于花生基因组研究的重要成果及应用前景;(7)花生优异基因挖掘的现状。文中指出,对于栽培种花生起源问题还存在争议,在花生资源收集保存、优异种质鉴定评价、种质创新、优异基因挖掘方面还存在一些问题,并对今后解决这些问题的研究方向提出建议。期望为未来花生种质资源的利用和育种提供可参考的信息。

**关键词:**花生;种质资源;收集保存;鉴定评价;种质创新;基因发掘

## Research Progress and Prospect for Peanut Germplasm Resources

ZHOU Xiao-jing, REN Xiao-ping, HUANG Li, LUO Huai-yong, CHEN Yu-ning, LIU Nian,  
CHEN Wei-gang, LIAO Bo-shou, LEI Yong, JIANG Hui-fang

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

**Abstract:** Germplasm resources are the important basis of peanut biology research and breeding improvement. This paper reviews the research progress of peanut germplasm resources: (1) the research on the origin and classification of peanut at home and abroad, (2) the overview of peanut conservation in China and several other major countries, (3) a series of progress in the identification and evaluation of excellent peanut germplasm, (4) introducing the previous updates of peanut varieties in China and predicting the future development trend, (5) summarizing the main methods and achievements of peanut germplasm innovation in China, (6) introducing the important results of peanut genome research at home and abroad and prospecting their application, (7) the status quo of excellent gene mining in peanut. This paper points out that there are still some disputes about the origin of cultivated peanut, some problems exist in peanut resource conservation, evaluation, germplasm innovation, gene exploration and some suggestions for solving these problems in the future are proposed. This paper is expected to provide useful information for the utilization of peanut germplasm resources and breeding improvement in the future.

**Key words:** peanut; germplasm; conservation; evaluation; germplasm innovation; gene exploration

收稿日期: 2019-10-28 修回日期: 2019-11-18 网络出版日期: 2019-12-26

URL: <http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20191028002>

第一作者: 周小静, 主要从事花生种质资源研究, E-mail: zhouxiaojing@caas.cn

通信作者: 姜慧芳, 主要从事花生种质资源研究, E-mail: peanut@oilcrops.com

基金项目: 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(NICGR2019-014, NICGR2019-36); 国家现代农业产业技术体系建设专项(CARS-13)

**Foundation project:** The National Program for Crop Germplasm Protection of China(2019NWB033), The Plant Germplasm Resources Sharing Platform(NICGR2019-014, NICGR2019-36), National Peanut Industry Technology System Construction(CARS-13)

花生是世界范围内广泛栽培的油料和经济作物之一,是重要的食用油脂和蛋白质来源<sup>[1]</sup>。目前种植花生的国家有100多个,各大洲均有分布,尤其在热带和亚热带的干旱及半干旱地区种植相当普遍。中国是世界花生第一大国,据FAO数据,2017年中国花生种植面积462.79万hm<sup>2</sup>,产量1715万t<sup>[2]</sup>,占世界总产量的36%,其种植业产值达1200亿元,花生产业在我国国民经济和社会发展中具有重要地位。

花生种质资源是遗传育种研究的基础材料,其核心是所携带的基因。挖掘和充分利用花生种质资源中的优异基因是培育新品种的基础和花生产业持续发展的关键。根据国家科技发展总体布局以及经济发展和国家安全的需要,花生种质资源的工作重心近年来由收集、保存与鉴定等方面转向优异基因资源发掘与种质创新。本文对花生的起源与分类、收集与保存、优异种质鉴定评价、种质创新、优异基因挖掘等方面进行了综述,以期对未来花生种质资源的利用和育种工作提供可参考的信息。

## 1 花生的起源与分类

花生属植物起源于南美洲,在其大片地区均发现有花生属野生植物,覆盖的国家有巴西、巴拉圭、阿根廷、玻利维亚和乌拉圭等。主要的分布范围是从阿根廷北部和玻利维亚南部的安第斯山脉延伸至巴西的大西洋海岸,从亚马逊热带雨林的南部边界延伸至乌拉圭拉普拉塔河的北海岸<sup>[3]</sup>。

花生栽培种的起源问题也是人们长期关注的问题,目前仍存在争议。一些研究结果表明:花生栽培种是由野生花生*A.duranensis*(A基因组)和*A.ipaënsis*(B基因组)杂交后,经历了一次或少数几次染色体自然加倍而成的<sup>[4]</sup>,四倍体栽培花生形成不到一万年<sup>[5]</sup>。这种观点主要是基于对*A.duranensis*和*A.ipaënsis*的地理分布以及不同野生种间杂交亲和性的研究,对染色体特点<sup>[6-11]</sup>、分子标记聚类与遗传进化分析<sup>[12-16]</sup>以及后来的二倍体基因组的研究<sup>[5]</sup>。随着对栽培种花生基因组的研究,Zhuang等<sup>[17]</sup>认为野生种*A.duranensis*不是栽培种花生A亚基因组供体,栽培花生的2个变种和各亚种是独立驯化形成的,并提出了全新的花生进化学说,认为栽培种花生起源于42万~47万年前。

花生属植物属于豆科、蝶形花亚科。目前,花生属中已经鉴定了81个种,并且根据形态学特征、地理分布和杂交亲和性将花生属划分为9个区

组<sup>[3,18-19]</sup>。其中花生区组是最大也是最重要的一个区组,共33个种,花生栽培种属于该区组。

中国和国外学者对栽培种花生进行过独立的分类研究。孙大容等<sup>[20]</sup>以花生品种的开花习性及其他综合性状为依据,将中国花生栽培种分为交替开花亚种和连续开花亚种,进一步分为4大植物学类型,包括普通型、龙生型、珍珠豆型和多粒型。目前国际上普遍采用的是Krapovickas等<sup>[3]</sup>、Gibbons等<sup>[21]</sup>对栽培花生的分类,他们根据生长习性和形态特征把栽培种花生分为*fastigiata*和*hypogaea*2个亚种(分别对应中国分类的交替开花亚种和连续开花亚种),进一步分为6大变种类型,*hypogaea*(对应中国的普通型)、*hirsuta*(对应中国的龙生型)、*peruviana*、*fastigiata*(对应中国的多粒型)、*vulgaris*(对应中国的珍珠豆型)和*aequatoriana*。中国学者对栽培种花生的分类早于国外学者,而且分类结果不谋而合。

## 2 花生种质资源收集保存状况

花生种质资源的收集保存是一项长期性、基础性工作,各国政府和国际组织均十分重视。

中国从20世纪50年代开始开展了花生资源的收集整理工作。目前,国家作物种质资源长期库保存花生种质资源8173份。国家油料作物中期库保存了8957份花生栽培种资源,其中包括从33个国家引进的花生品种资源3025份。2011-2018年期间,中期库新增收集保存1425份花生种质。这些花生种质资源在长期库保存温度为-18℃,在中期库保存温度为-4℃。当库存花生资源活力达到监测预警指标,则进行繁殖更新,以确保库存种子活力<sup>[22]</sup>。国家种质武昌野生花生圃(武汉)以及南宁分圃保存了从印度、美国引进的野生花生资源338份,涵盖31个种。广东、江苏、山东、河南、山西等省农科院也收集保存了较大数量的栽培种花生资源。

国际热带半干旱地区作物研究所(ICRISAT)保存了15445份栽培种花生及453份野生花生资源;印度国家植物遗传资源署(NBPRG)保存了14585份栽培种花生种质资源;美国农业部农业研究局(USDA-ARS)作物种子基因库中保存了9917份的栽培种花生及800余份野生花生资源。收集花生资源较多的国家还有巴西和阿根廷等。

自中华人民共和国成立以来,先后3次组织全国农作物种质资源普查与收集工作,持续投入保障资源保存基础设施建设的完善,使得中国花生资源

收集保存工作成效显著,在世界花生种质遗传多样性中占有重要地位。但与印度、美国等花生资源大国相比,中国的花生资源仍相对较少,仍需加大花生资源的收集保护力度,加大地方种以及濒临消失的花生资源的保护力度,加强国际合作,收集引进国外种质,进一步丰富中国的花生资源。

### 3 花生优异种质的鉴定评价

优异种质的鉴定评价可以为作物品种改良、新品种选育、遗传及生物技术等研究提供原材料。从以往的经验看,作物育种取得突破性进展往往得益于优异种质的利用。我国未来作物遗传育种的重大突破仍将取决于关键性优异种质资源的发现与利用<sup>[23]</sup>。

为了规范花生种质资源的描述标准和鉴定评价,2006年由中国农业出版社出版的《花生种质资源描述规范和数据标准》推动了我国花生种质资源性状考察和鉴定评价工作的进程<sup>[24]</sup>。近年来,在花生优异种质鉴定评价方面取得了一系列的进展。姜慧芳等<sup>[25]</sup>对6000多份花生种质资源的主要植物学性状(包括主茎高、生育期、百果重等)、主要品质性状(包括油分和蛋白质、脂肪酸、氨基酸等)、抗病虫性(包括青枯病、锈病、红蜘蛛等)和抗非生物逆境因子(包括抗旱性、耐盐性、耐酸性)进行了系统鉴定评价,获得一批优良种质,并建立了包含576份材料的中国花生核心种质。中国农业科学院油料作物研究所在“十二五”期间对1100份花生种质资源进行抗黄曲霉、抗青枯病和品质特性鉴定,发掘出高含油量( $\geq 58\%$ )的材料2份(Zh.h3617、Zh.h4664),高油酸含量( $\geq 64\%$ )的材料2份(Zh.h2288、Zh.h2645),抗黄曲霉侵染的材料6份(豫花4号、天府7、美引选41033、豫花5号、特21、泰花),抗黄曲霉产毒的材料12份(贺油12号、天府7、豫花4号等),高抗青枯病材料3份(闽花8号、仲恺花2号、梧油1号),另外还发掘出农艺性状优异、抗病性(青枯病和黄曲霉侵染)强、品质优良(高含油量和油酸)的材料6份(开农60、开农H03-3、开农8号、鄂花2号、睢宁二窝、徐州402)。崔顺立等<sup>[26]</sup>对104份引进的美国花生微核心种质资源纯化系进行了农艺性状考察和抗病性鉴定,获得对褐斑病和网斑病表现免疫的多粒型材料PI478850和普通型材料PI497395等优异种质。孙东雷等<sup>[27]</sup>鉴定获得宿迁三窝、涟水二窝大睡秧等6份高耐盐材料;钟旒等<sup>[28]</sup>鉴定获得高固氮酶活性的花生品种粤油

55、粤油86和粤油20;何美敬等<sup>[29]</sup>鉴定获得高抗果腐病材料Grif14051和PI502111;白冬梅等<sup>[30]</sup>鉴定获得高耐寒材料临县多粒、新降大花生、榆次花生。

在对野生花生的鉴定评价中,野生花生对锈病、早斑病和晚斑病等病害,对蓟马、蚜虫、叶蝉等虫害具有普遍抗性,一些野生花生含油量也较高。国际热带半干旱地区作物研究所的Subrahmanyam等<sup>[31]</sup>鉴定发现绝大多数野生花生材料表现高抗锈病、早斑病和晚斑病,有些甚至表现免疫,如*A.duranensis*(K7988, PI219823),*A.batizocoi*(K9484, PI298639)等对锈病免疫;*A.sp*(GKPI0596, PI276233)对早斑病和晚斑病免疫。Abdou等<sup>[32]</sup>鉴定发现很多野生花生资源表现高抗早斑病和晚斑病,*A.cardenasii*(GKPI0017, PI262141)对晚斑病表现免疫。Gibbons<sup>[33]</sup>也得到了类似结果,*A.repens*和*A.glabrata*对早斑病免疫。Cherry<sup>[34]</sup>测定直立区组的*A.benthamii*和*A.paraguariensis*以及根茎区组的*A.glabrata*等含油量高达59.7%~63.1%。姜慧芳等<sup>[35]</sup>测定野生花生平均含油量为55.82%,目前所发现的花生资源中含油量最高的种质是*A.appressipila*,含油量达63.74%。因此,野生花生种质中的这些优良特性在改良栽培花生抗病虫害以及含油量方面具有潜在价值和利用前景。

目前,花生科技工作者已经积累了一定的鉴定数据并获得了一批优异种质,但花生优异种质挖掘仍然不够深入,许多鉴定评价基于的材料数目有限,还有许多材料未作性状鉴定,而且复杂性状的鉴定评价开展的很少。未来,要加强花生资源精细深入的鉴定评价,对花生种质资源的表型和基因型进行系统的精确鉴定和评价。应用表型组学的技术,严格控制生长条件,大规模地精细鉴定花生资源的表型。随着花生基因组测序的完成,利用重测序、SNP芯片等技术,批量鉴定花生资源的基因型,规模化发掘花生优异种质。

### 4 我国花生的育种历史与发展趋势

培育和推广花生优良品种是发展生产的重要措施。自中华人民共和国成立以来,我国花生品种已经历了5次更新,目前正在经历第6次更新。中国花生品种的第1次更新为20世纪50年代初期到60年代中期,在重点花生生产区开展试验鉴定评价出30余个优良地方品种,直接利用进行就地繁殖和

推广。花生品种的第2次更新大约在20世纪70年代,期间通过系统选育和杂交选育品种上百个,推广的品种单产水平比优良地方品种有显著提高。花生品种的第3次更新为20世纪80年代,在此期间花生品种选育和推广速度进一步加强,花生育种工作向早熟、高产、抗性好目标迈进,先后育成60余个品种,其中代表品种有海花1号、粤油116、花17、白沙1016等。花生品种的第4次更新为20世纪90年代,新育成的高产、优质、抗病花生新品种逐渐更替退化品种并实现推广利用,如鲁花9号、花育16号、中花4号、豫花7号。第5次更新在21世纪初,优质、高产、抗病等专用型花生新品种替代非专用型品种,一些优质加工型花生、高产油用型花生、高蛋白质含量等花生品种的推广利用,促进了花生品种优质专用化的进程。我国目前正在经历新一次的花生品种更新,此次更新以高油酸品种替代普通油酸品种为标志<sup>[36]</sup>。目前,我国已建立完善了高油酸花生选择鉴定技术,育成了一批高油酸花生新品种,截至2016年底,通过全国和(或)省级审(鉴)定的高油酸花生品种为38个,近3年来高油酸新品种的培育呈快速增长态势。以花育32号、开农61等为代表的高油酸品种的推广种植面积正在快速扩大。多家单位正在大力培育综合抗性强的花生品种、加工专用型高油酸品种等具有多个优良性状的高油酸品种。

近年来我国中央一号文件多次提到要加快发展农业机械化,提升我国现代农业生产水平。我国花生的生产和收获用工多、劳动强度大,机械化水平较低,生产成本相对较高。加快花生产业的机械化水平是我们迫切需要解决的问题。国家花生产业体系多家单位已经开始进行提高花生机械化生产和收获技术水平的研究,致力于培育、筛选、示范和推广适合于机械化脱壳、包衣、播种、收获的花生品种,相信将来会迎来一次适宜机械化的花生品种更新。

## 5 花生种质创新与利用

花生种质创新是品种遗传改良的重要组成部分,也是品种改良可持续发展的重要基础。迄今为止,我国利用常规有性杂交重组、远缘杂交、辐射与化学诱变、分子育种等方法进行的花生遗传改良与种质创新取得了一系列的重要进展,培育了一批具有高产、抗虫、抗病、高油酸等优良性状的花生新种质。

目前,我国种质创新主要以常规的杂交重组为

主,通过不同遗传背景亲本有性杂交和性状鉴定,育成了一大批具有优良性状的花生品种,如抗黄曲霉产毒的花生品种中花6号和天府10号;高产优质抗青枯病花生品种贺油10号;高含油量花生品种中花16;广适高产花生新品种桂花1026、桂花833等。通过远缘杂交进行花生种质创新,主要是利用鉴定的具有优异性状的野生花生种质,通过远缘杂交育种技术,育成同时具有野生花生和栽培花生优良特性的新品种。中国利用远缘杂交技术选育了一批抗病、优质、高产和适应性广的新品种,如远杂9102、远杂9307、远杂9847、桂花22、桂花30。其中远杂9102表现突出,实现了综合性状的重大创新,居国际花生远缘杂交育种的领先水平。利用分子标记辅助育种进行种质创新,我国目前运用最广泛的是对油酸分子标记的利用,通过连续回交、南繁加代和油酸分子标记辅助选择结合性状考察可在3年内快速改良现有品种中油酸性状,创制出高油酸花生新种质。中花16、开农H03-3等利用分子标记辅助选择技术改良为高油酸新种质的品种不断涌现,且数量逐年增多。山东省和潍坊市农科院利用化学和物理诱变技术构建了突变体库,筛选和创制了一批具有高油、高油酸、抗病和耐逆的花生新种质,并利用优异的花生突变体做亲本,通过常规杂交和分子标记检测技术,育成高产、优质、抗病大花生新品种潍花11号。这些创制的新品种在生产和遗传育种研究中得到广泛应用,创造了显著的社会经济效益。

在种质创新过程中,也存在一些问题。远缘杂交的主要问题表现为一些野生种与栽培种花生的亲缘关系远,直接杂交利用的难度较大,而且杂种后代存在定向选择目标性状困难,优良性状稳定耗时长。分子育种是近年来发展最快的领域之一,但到目前为止在花生中挖掘到的优良基因还有限,且基因还处于初级定位阶段,很少能做到精细定位。相信随着遗传学、分子生物学等学科的迅速发展,育种技术与育种手段将会不断得到完善;我们应该充分发挥各育种手段的优势,实施多种技术相结合的策略,创制出实现重大突破的新品种。

## 6 花生基因组研究

花生基因组研究起步较晚,但进展很快,近几年不同花生材料的基因组不断涌现。2016年由多国作物遗传学家参与的国际团队首先完成了花生的2个野生种(*A.duranensis*和*A.ipaënsis*)A和B高质量的全基因组工作框架图,基因的覆盖度达96%,

并进行了详细注释<sup>[5]</sup>。随后中国科学家也分别发表了野生花生 A 和 B 的基因组<sup>[37-38]</sup>。随着新一代测序技术的发展,2018 年河南农业大学发表了野生四倍体花生 *A.Monticola* 的基因组序列<sup>[39]</sup>。2019 年广东农科院发表了四倍体栽培花生伏花生的全基因组测序,注释了 39888 个 A 亚基因组的基因和 41526 个 B 亚基因组的基因<sup>[40]</sup>。2019 年,福建农林大学主导完成了四倍体栽培花生狮头企的全基因组序列和精细结构框架,并精确注释到无冗余等位性基因水平<sup>[17]</sup>,同时,美国也发表了四倍体栽培花生 Tifrunner 的全基因组测序文章<sup>[41]</sup>。

这些研究成果将为花生的基础生物学研究、重要基因精细定位与功能分析、花生分子遗传育种和生物技术等多个研究领域提供支持,将极大地促进花生分子遗传改良和产业升级发展。中国在花生基因组方面的成果,标志着我国在花生基因组方面的研究处于国际领先水平,极大地提高了我国基础生物学研究领域在全世界的地位,提高了我们在花生科研领域走在世界前列的信心。

## 7 花生优异基因挖掘前沿与展望

种质资源是基因的载体,对种质资源中一些优异基因的开发和利用,可以对农业产生巨大的推动作用,如引发小麦和水稻发生“绿色革命”的半矮秆基因 *sd1* 分别来自日本的农林 10 号矮化小麦和台湾的矮秆水稻农家品种低脚乌尖<sup>[42]</sup>,杂交水稻的培育成功得益于野生稻资源中不育基因的发现与利用。优异基因挖掘是农业生物技术的源头创新,是作物育种与改良最重要的农业研究领域之一<sup>[43]</sup>。

自“七五”计划起,我国已陆续鉴定了一批蕴藏产量、品质、抗性性状优异基因资源;构建了我国的花生核心种质,引进了印度、美国的花生核心种质;一些研究单位选用携带有优异基因的材料构建了大量作图群体或培育了大量突变体和近等基因系,这些材料为新基因挖掘奠定了良好的基础。

基因挖掘近年来陆续取得了一些进展。中国农业科学院油料作物研究所通过构建作图群体,对包括花生荚果大小、种子大小、百果重、百仁重、出仁率等产量相关性状,晚斑病抗性、青枯病抗性、黄曲霉抗性抗病性状,以及含油量、脂肪酸成分等品质性状约 20 多个重要性状进行了定位,获得多个主效 QTL,为下一步图位克隆基因打下了基础。山东省农科院利用花生转录组测序和大规模 EST 测序,克隆鉴定了多个与花生脂肪酸合成、抗性有关的优

异基因并对部分优异基因进行了转基因功能验证。Zhao 等<sup>[44]</sup>通过 QTL-seq 和 BSR 的方法,发现编码 MYB 转录因子的 *AhTc1* 为调控花生紫色种皮的基因,在烟草中过量表达该基因,能够增加转基因烟草花青素的积累。

但是,我们也应清楚地看到,花生基因资源的研究利用任重道远,优异基因挖掘研究的广度和深度还远远不够。目前,对基因资源的表型性状主要限于产量性状、抗病虫、抗逆性及品质性状,而对一些重要的生理生化性状则缺乏鉴定评价。只有进行这些性状的深入鉴定,才有可能获得控制这些性状的基因,尤其是特定代谢途径中的关键基因<sup>[45]</sup>。随着基因组学的迅速发展,高效的新基因发掘技术平台还有待建立完善。

在研究方法上我们应综合运用多种研究方法,加速花生基因资源中蕴藏的有重要经济价值与理论价值的基因的发掘和利用进程。通过传统的基因发掘手段,如遗传作图与图位克隆发掘新基因的途径、基因表达发掘新基因的途径,结合新兴发展的基因组学、表型组学、甚至蛋白组学、代谢组学,综合运用生物信息学手段,来确定目标基因。我们相信随着花生基因组学等组学的迅速发展,将大大提高新基因发掘的速度,新基因发掘将进入一个新的快速发展时期。

### 参考文献

- [1] Jania P, Nigam S N, Pandey M K, Nagesh P, Varshney R K. Groundnut improvement: use of genetic and genomic tools. *Frontiers in Plant Science*, 2013, 4 (3): 460-468
- [2] Food and Agriculture Organization. FAO statistical database : 2017. (2017-10-01) [2019-10-28]. <http://faostat.fao.org/>
- [3] Krapovickas A, Gregory W C. Taxonomy of the genus *Arachis* (Leguminosae). *Bonplandia*, 1994, 8: 1-186
- [4] Bertioli D J, Seijo G, Freitas F O, Valls J F M, Leal-Bertioli S C M, Moretzsohn M C. An overview of peanut and its wild relatives. *Plant Genetic Resources: Characterization and Utilization*, 2011, 9 (1): 134-149
- [5] Bertioli D J, Cannon S B, Froenicke L, Huang G, Farmer A D, Cannon E K S, Liu X, Gao D, Clevenger J, Dash S, Ren L, Moretzsohn M C, Shirasawa K, Huang W, Vidigal B, Abernathy B, Chu Y, Niederhuth C E, Umale P, Araújo A C G, Kozik A, Do Kim K, Burow M D, Varshney R K, Wang X, Zhang X, Barkley N, Guimarães P M, Isobe S, Guo B, Liao B, Stalker H T, Schmitz R J, Scheffler B E, Leal-Bertioli S C M, Xu X, Jackson S A, Michelmore R, Ozias-Akins P. The genome sequences of *Arachis duranensis* and *Arachis ipaënsis*, the diploid ancestors of cultivated peanut. *Nature Genetics*, 2016, 48 (4): 438-446
- [6] Seijo J G, Lavia G I, Fernández A, Krapovickas A, Ducasse D, Moscone E A. Physical mapping of 5S and 18S-25S rRNA

- genes evidences that *Arachis duranensis* and *A. ipaensis* are the wild diploid species involved in the origin of *A. hypogaea* (*Leguminosae*). *American Journal of Botany*, 2004, 91: 1294-1303
- [7] Seijo G, Lavia G I, Fernández A, Krapovickas A, Ducasse D A, Bertioli D J, Moscone E A. Genomic relationships between the cultivated peanut (*Arachis hypogaea*, *Leguminosae*) and its close relatives revealed by double GISH. *American Journal of Botany*, 2007, 94(12): 1963-1971
- [8] Robledo G, Seijo G. Species relationships among the wild B genome of *Arachis* species (section *Arachis*) based on FISH mapping of rDNA loci and heterochromatin detection: a new proposal for genome arrangement. *Theoretical and Applied Genetics*, 2010, 121(6): 1033-1046
- [9] Grabiele M, Chalup L, Robledo G, Seijo G. Genetic and geographic origin of domesticated peanut as evidenced by 5S rDNA and chloroplast DNA sequences. *Plant Systematics and Evolution*, 2012, 298: 1151-1165
- [10] 王兴军, 张新友. 花生生物技术研究: 第1版. 北京: 科学出版社, 2015: 1-17  
Wang X J, Zhang X Y. Peanut biotechnology research: The first edition. Beijing: Science press, 2015: 1-17
- [11] Zhang L, Yang X, Tian L, Chen L, Yu W. Identification of peanut (*Arachis hypogaea*) chromosomes using a fluorescence *in situ* hybridization system reveals multiple hybridization events during tetraploid peanut formation. *New Phytologist*, 2016, 211(4): 1424-1439
- [12] Kochert G, Halward T, Branch W D, Simpson C E. RFLP variability in peanut (*Arachis hypogaea*) cultivars and wild species. *Theoretical and Applied Genetics*, 1991, 81: 565-570
- [13] Gimenes M A, Lopes C R, Valls J F M. Genetic relationships among *Arachis* species based on AFLP. *Genetics and Molecular Biology*, 2002, 25: 349-353
- [14] Milla S R, Isleib T G, Stalker H T. Taxonomic relationships among *Arachis* sect. *Arachis* species as revealed by AFLP markers. *Genome*, 2005, 48: 1-11
- [15] Moretzsohn M C, Hopkins M S, Mitchell S E, Kresovich S, Valls J F M, Ferreira M E. Genetic diversity of peanut (*Arachis hypogaea* L.) and its wild relatives based on the analysis of hypervariable regions of the genome. *BMC Plant Biology*, 2004, 4: 11
- [16] Kochert G, Stalker H T, Gimenes M, Lopes C R, Moore K. RFLP and cytogenetic evidence on the origin and evolution of allotetraploid domesticated peanut, *Arachis hypogaea* (*Leguminosae*). *American Journal of Botany*, 1996, 83: 1282-1291
- [17] Zhuang W, Chen H, Yang M, Wang J, Pandey M K, Zhang C, Chang W C, Zhang L, Zhang X, Tang R, Garg V, Wang X, Tang H, Chow C N, Wang J, Deng Y, Wang D, Khan A W, Yang Q, Cai T, Bajaj P, Wu K, Guo B, Zhang X, Li J, Liang F, Hu J, Liao B, Liu Si, Chitkiren A, Yan H, Zheng Y, Shan S, Liu Q, Xie D, Wang Z, Khan S A, Ali N, Zhao C, Li X, Luo Z, Zhang S, Zhuang R, Peng Z, Wang S, Mamadou G, Zhuang Y, Zhao Z, Yu W, Xiong F, Quan W, Yuan M, Li Y, Zou H, Xia H, Zha L, Fan J, Yu J, Xie W, Yuan J, Chen K, Zhao S, Chu W, Chen Y, Sun P, Meng F, Zhuo T, Zhao Y, Li C, He G, Zhao Y, Wang C, Kavikishor P B, Pan R L, Paterson A H, Wang X, Ming R, Varshney R K. The genome of cultivated peanut provides insight into legume karyotypes, polyploid evolution and crop domestication. *Nature Genetics*, 2019, 51(5): 865-876.
- [18] Valls J F M, Simpson C E. New species of *Arachis* (*Leguminosae*) from Brazil, Paraguay and Bolivia. *Bonplandia*, 2005, 14: 35-63
- [19] Santana S H, Valls J F M. *Arachis veigae* (Fabaceae), the most dispersed wild species of the genus, and yet taxonomically overlooked. *Bonplandia*, 2015, 24: 139-150
- [20] 孙大容, 王玉莹, 王文藻, 刘运权, 张承祥, 王春华, 段迺熊. 中国栽培花生的品种分类: 研究工作年报. 武汉: 中国农业科学院油料作物研究所, 1963, 1-8  
Sun D R, Wang Y Y, Wan W Z, Liu Y Q, Zhang C X, Wang C H, Duan Q X. The classification of cultivated peanut varieties in China: The Annual Research Report. Wuhan: Oil Crops Research Institute of the Chinese Academy of Agricultural Sciences, 1963: 1-8
- [21] Gibbons R W, Bunting A H, Smartt J. The classification of varieties of groundnut (*Arachis hypogaea* L.). *Euphytica*, 1972, 21: 78-85
- [22] 卢新雄, 辛霞, 尹广鹏, 张金梅, 陈晓玲, 王述民, 方涛, 何娟娟. 中国作物种质资源安全保存理论与实践. 植物遗传资源学报, 2019, 20(1): 1-10  
Lu X X, Xin X, Yin G K, Zhang J M, Chen X L, Wang S M, Fang W, He J J. Theory and practice of the safe conservation of crop germplasm resources in China. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2019, 20(1): 1-10
- [23] 张天真. 作物育种学总论. 北京: 中国农业出版社, 2003: 21-22  
Zhang T Z. Crop breeding. Beijing: China Agriculture Press, 2003: 21-22
- [24] 姜慧芳, 段乃雄, 任小平. 花生种质资源描述规范和数据标准. 北京: 中国农业出版社, 2006  
Jiang H F, Duan N X, Ren X P. Descriptors and data standard for peanut (*Arachis* spp.). Beijing: China Agriculture Press, 2006
- [25] 姜慧芳, 任小平, 廖伯寿, 黄家权, 陈本银. 中国花生核心种质的建立. 武汉植物学研究, 2007, 25(3): 289-293  
Jiang H F, Ren X P, Liao B S, Huang J Q, Chen B Y. Establishment of peanut core collection in China. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 2007, 25(3): 289-293
- [26] 崔顺立, 孟硕, 何美敬, 杨鑫雷, 侯名语, 穆国俊, Charles Y. Chen, 刘立峰. 美国花生微核心种质资源纯化系的引进与表型评价. 植物遗传资源学报, 2017, 18(3): 381-389  
Cui S L, Meng S, He M J, Yang X L, Hou M Y, Mu G J, Charles Y C, Liu L F. Introduction and phenotypic evaluation of the purified lines of the U.S.A. peanut mini core collection. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2017, 18(3): 381-389
- [27] 孙东雷, 卞能飞, 陈志德, 邢兴华, 徐泽俊, 齐玉军, 王晓军, 王幸. 花生萌发期耐盐性综合评价及耐盐种质筛选. 植物遗传资源学报, 2017, 18(6): 1079-1087  
Sun D L, Bian N F, Chen Z D, Xing X H, Xu Z J, Qi Y J, Wang X J, Wang X. Comprehensive evaluation of salt tolerance and screening for salt tolerant accessions of peanut (*Arachis hypogaea* L.) at germination stage. *Journal of Plant Genetic Resources*. 2017, 18(6): 1079-1087
- [28] 钟旋, 周桂元, 梁炫强, 洪彦彬, 陈小平, 刘海燕, 李少雄. 花

- 生品种根瘤菌固氮酶活性的鉴定评价. 花生学报, 2011, 40(4): 31-33
- Zhong N, Zhou G Y, Liang X Q, Hong Y B, Chen X P, Liu H Y, Li S X. Identification of nitrogenase activity in rhizobia from peanut. *Journal of Peanut Science*, 2011, 40(4): 31-33
- [29] 何美敬, 刘阳杰, 崔顺立, 杨鑫雷, 穆国俊, Charles Y. Chen, 郭巍, 刘立峰. 花生种质资源果腐病的抗性评价. 植物遗传资源学报, 2018, 19(4): 780-789
- He M J, Liu Y J, Cui S L, Yang X L, Mu G J, Charles Y C, Guo W, Liu L F. Evaluation of peanut germplasm resources resistance to pod rot. *Journal of Plant Genetic Resources*. 2018, 19(4): 780-789
- [30] 白冬梅, 薛云云, 赵姣姣, 黄莉, 田跃霞, 权宝全, 姜慧芳. 山西花生地方品种芽期耐寒性鉴定及 SSR 遗传多样性. 作物学报, 2018, 44(10): 1459-1467
- Bai D M, Xue Y Y, Zhao J J, Huang L, Tian Y X, Quan B Q, Jiang H F. Identification of cold-tolerance during germination stage and genetic diversity of SSR markers in peanut landraces of Shanxi province. *Acta Agronomica Sinica*, 2018, 44(10): 1459-1467
- [31] Subrahmanyam P, Mehan V K, Nevill D J, McDonald D. Research on fungal diseases of groundnut at ICRISAT// Proceedings of the International Workshop on Groundnut. India: International Crops Research Institute for the Semi-Arid Tropics, 1980: 193-198
- [32] Abdou Y A M, Gregory W C, Cooper W E. Sources and nature of resistance to *Cercospora arachidicola* Hori. and *Cercosporidium personatum* (Beek. Et Curtis) Deighton in *Arachis* species. *Peanut Science*, 1974, 1: 6-11
- [33] Gibbons R W. *Mycosphaerella* leafspots of groundnuts. *FAO Plant Prot. Bull*, 1966, 14: 25-30
- [34] Cherry J P. Potential sources of peanut seed proteins and oil in the genus *Arachis*. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 1977, 25: 186-193
- [35] 姜慧芳, 任小平, 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(1): 30-34
- Jiang H F, Ren X P, Wang S Y, Huang J Q, Lei Y, Liao B S. Identification and evaluation of high oil content in wild *Arachis* species. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2010, 32(1): 30-34
- [36] 王传堂, 张建成, 唐月异, 于树涛, 王强, 刘峰, 李秋. 中国高油酸花生育种现状与展望. 山东农业科学, 2018, 50(6): 171-176
- Wang C T, Zhang J C, Tang Y Y, Yu S T, Wang Q, Liu F, Li Q. Current situation and future directions of high oleic peanut breeding in China. *Shandong Agricultural Sciences*, 2018, 50(6): 171-176
- [37] Chen X, Li H, Pandey M K, Yang Q, Wang X, Garg V, Li H, Chi X, Doddamani D, Hong Y, Upadhyaya H, Guo H, Khan A W, Zhu F, Zhang X, Pan L, Pierce G J, Zhou G, Krishnamohan K A V S, Chen M, Zhong N, Agarwal G, Li S, Chitkineni A, Zhang G Q, Sharma S, Chen N, Liu H, Janila P, Li S, Wang M, Wang T, Sun J, Li X, Li C, Wang M, Yu L, Wen S, Singh S, Yang Z, Zhao J, Zhang C, Yu Y, Bi J, Zhang X, Liu Z-J, Paterson A H, Wang S, Liang X, Varshney R K, Yu S. Draft genome of the peanut A-genome progenitor (*Arachis duranensis*) provides insights into geocarpy, oil biosynthesis, and allergens. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2016, 113(24): 6785-6790
- [38] Lu Q, Li H, Hong Y, Zhang G, Wen S, Li X, Zhou G, Li S, Liu H, Liu H, Liu Z, Varshney R K, Chen X, Liang X. Corrigendum: genome sequencing and analysis of the peanut B-Genome progenitor (*Arachis ipaensis*). *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 1099
- [39] Yin D, Ji C, Ma X, Li H, Zhang W, Li S, Liu F, Zhao K, Li F, Li K, Ning L, He J, Wang Y, Zhao F, Xie Y, Zheng H, Zhang X, Zhang Y, Zhang J. Genome of an allotetraploid wild peanut *Arachis monticola*: a *de novo* assembly. *Giga Science*, 2018, 7: 1-9
- [40] Chen X, Lu Q, Liu H, Zhang J, Hong Y, Lan H, Li H, Wang J, Liu H, Li S, Pandey M K, Zhang Z, Zhou G, Yu J, Zhang G, Yuan J, Li X, Wen S, Meng F, Yu S, Wang X, Siddique K H M, Liu Z J, Paterson A H, Varshney R K, Liang X. Sequencing of cultivated peanut, *Arachis hypogaea*, yields insights into genome evolution and oil improvement. *Molecular Plant*, 2019, 12(7): 920-934
- [41] Bertoli D J, Jenkins J, Clevenger J, Dudchenko O, Gao D, Seijo G, Leal-Bertoli S C M, Ren L, Farmer A D, Pandey M K, Samuluk S S, Abernathy B, Agarwal G, Ballén-Taborda C, Cameron C, Campbell J, Chavarro C, Chitkineni A, Chu Y, Dash S, Baidouri M E, Guo B, Huang W, Kim K D, Korani W, Lanciano S, Lui C G, Mirouze M, Moretzsohn M C, Pham M, Shin J H, Shirasawa K, Sinharoy S, Sreedasyam A, Weeks N T, Zhang X, Zheng Z, Sun Z, Froenicke L, Aiden E L, Michelmore R, Varshney R K, Holbrook C C, Cannon E K S, Scheffler B E, Grimwood J, Ozias-Akins P, Cannon S B, Jackson S A, Schmutz J. The genome sequence of segmental allotetraploid peanut *Arachis hypogaea*. *Nature Genetics*, 2019, 51: 877-884
- [42] Suh H S, Hue M H. The segregation mode of plant height in the cross of rice varieties. XI. Linkage analysis of the semi-dwarfness of the rice variety 'Tongil'. *Korean Journal of Breeding*, 1978, 10: 1-6
- [43] 贾继增, 黎裕. 植物基因组学与种质资源新基因发掘. 中国农业科学, 2004, 37(11): 1585-1592
- Jia J Z, Li Y. Plant genomics and gene discovery in germplasm resources. *Scientia Agricultura Sinica*, 2004, 37(11): 1585-1592
- [44] Zhao Y, Ma J, Li M, Deng L, Li G, Xia H, Zhao S, Hou L, Li P, Ma C, Yuan M, Ren L, Gu J, Guo B, Zhao C, Wang X. Whole-genome resequencing-based QTL-seq identified *AhTc1* gene encoding a R2R3-MYB transcription factor controlling peanut purple testa color. *Plant Biotechnology Journal*, 2019, doi: 10.1111/pbi.13175
- [45] Grusak M A. Genomics-assisted plant improvement to benefit human nutrition and health. *Trends in Plant Science*, 1999, 4: 164-166