

花生籽仁蔗糖含量及脂肪酸组分的遗传分析与 QTL 定位

秦利^{1,2}, 莫自强^{1,2}, 齐飞艳^{1,2,3}, 刘华^{1,2}, 张新友^{1,2,3}, 代小冬^{1,2}, 孙子淇^{1,2,3}, 杜培^{1,2,3}, 董文召^{1,2}, 黄冰艳^{1,2}, 韩锁义^{1,2}, 张忠信^{1,2}, 徐静^{1,2}

(¹河南省农业科学院/河南省作物分子育种研究院/农业农村部黄淮海油料作物重点实验室/河南省油料作物遗传改良重点实验室/花生遗传改良国家地方联合工程实验室, 郑州 450002; ²河南生物育种中心有限公司, 郑州 450002; ³神农种业实验室, 郑州 450002)

摘要: 本研究以食用型品种冀花甜 1 号与低蔗糖品系 W191 构建的 F₈RIL 群体 (554 个家系) 为材料, 在多环境下进行遗传解析, 旨在突破花生蔗糖风味与脂肪酸健康协同改良的瓶颈。结果表明, 各性状具有高遗传力 (广义遗传力 0.76~0.94)。籽仁蔗糖含量与硬脂酸、花生酸、山萘酸等饱和脂肪酸含量呈极强负相关 ($|r|=0.84\sim 0.93$), 而与油酸、亚油酸等不饱和脂肪酸含量呈弱正相关 ($r=0.11\sim 0.49$)。通过 BSA-seq 和连锁分析, 在 6 号和 8 号染色体共鉴定到 12 个显著 QTL。其中, 主效蔗糖 QTL *qSUCA06* (LOD 85.90~148.78, 表型变异解释率 51.66%~66.99%) 在 6 号染色体 115.68~116.06 Mb 区间与调控 3 种饱和脂肪酸 (硬脂酸含量、花生酸含量、山萘酸含量) 的主效 QTL 高度重叠, 为籽仁蔗糖含量与饱和脂肪酸的强负相关提供了直接的遗传共域化证据。8 号染色体存在脂肪酸 QTL 富集区, 调控油酸含量 (*qOCA08*, LOD 6.86~32.98) 与亚油酸含量 (*qLACA08*, LOD 7.49~22.07) 的 QTL 紧密连锁且效应相反, 符合 $\Delta 12$ -去饱和酶的代谢规律。本研究揭示了调控花生籽仁糖脂代谢协同性的关键遗传区间, 为分子标记辅助选育兼具高蔗糖、高油酸、低饱和脂肪酸的优质食用型花生品种提供了关键理论依据与分子靶点。

关键词: 花生; 蔗糖含量; 脂肪酸组分; 遗传分析; QTL 定位

Genetic Analysis and QTL Mapping of Sucrose Content and Fatty Acid Components in Peanut Kernels

QIN Li^{1,2}, MO Ziqiang^{1,2}, QI Feiyan^{1,2,3}, LIU Hua^{1,2}, ZHANG Xinyou^{1,2,3}, DAI Xiaodong^{1,2}, SUN Ziqi^{1,2,3}, DU Pei^{1,2,3}, DONG Wenzhao^{1,2}, HUANG Bingyan^{1,2}, HAN Suoyin^{1,2}, ZHANG Zhongxin^{1,2}, XU Jing^{1,2}

(¹Henan Academy of Agricultural Sciences/Institute of Crop Molecular Breeding, Henan Academy of Agricultural Sciences/Key Laboratory of Oil Crops in Huanghuaihai Plains, Ministry of Agriculture and Rural Affairs/Henan Provincial Key Laboratory for Oil Crops Improvement/National and Provincial Joint Engineering Laboratory for Peanut Genetic Improvement, Zhengzhou 450002; ²Henan Biological Breeding Center CO. Ltd., Zhengzhou 450002; ³The Shennong Laboratory, Zhengzhou 450002)

Abstract: This study was conducted using an F₈-generation recombinant inbred line (RIL) population consisting of 554 lines, developed from a cross between the edible cultivar Jihuatian 1 (maternal parent) and the low-sucrose breeding line W191 (paternal parent). Multi-environment genetic dissection was performed to address the challenge of simultaneous improvement in both sucrose-related flavor and health-beneficial fatty acid composition in peanut. The results demonstrated high heritability for all traits investigated, with broad-sense heritability ranging from 0.76 to 0.94. Correlation analysis revealed strong negative correlations between sucrose content and saturated fatty acids—stearic acid, arachidic acid, and behenic acid ($|r|=0.84\sim 0.93$)—whereas weak positive correlations were observed between sucrose and unsaturated fatty acids, namely oleic acid and linoleic acid ($r=0.11\sim 0.49$). By combining bulked segregant analysis sequencing (BSA-seq) with linkage mapping, twelve significant quantitative trait loci (QTLs) were identified on chromosomes 6 and 8. Among them, a major sucrose QTL, *qSUCA06* (LOD 85.90~148.78, PVE 51.66~66.99%), was physically localized to the 115.68~116.06 Mb interval on chromosome 6. Notably, this interval exhibited substantial overlap with major QTLs governing three saturated fatty acids—*qSACA06* (stearic acid content), *qACA06* (arachidic acid content), and *qBACA06* (behenic acid content)—providing direct genetic evidence for the strong negative phenotypic correlation between sucrose and these saturated fatty acids. Additionally, chromosome 8 harbored a fatty-acid QTL hotspot, in which the QTLs for oleic acid (*qOCA08*,

收稿日期: 2025-12-18 网络出版日期: 2026-02-25

URL: <https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20251218001>

第一作者研究方向为花生遗传育种研究, E-mail: qinli1018@126.com

通信作者: 张新友, 研究方向为作物遗传育种, E-mail: haasz@126.com

基金项目: 辽宁省种质创新藏粮于技专项计划 (2023JH1/10200002); 国家花生产业技术体系 (CARS-13); 河南省现代农业产业技术体系项目 (S2012-5)

Foundation projects: Liaoning Province Specialized Program for Grain Storage Germplasm Innovation (2023JH/10200002); China Agricultural Research System of MOF and MARA (CARS-13); Henan Provincial Agriculture Research System (S2012-5)

LOD 6.86-32.98) and linoleic acid (*qLACA08*, LOD 7.49-22.07) were tightly linked but displayed opposite additive effects, consistent with the metabolic conversion catalyzed by the $\Delta 12$ -desaturase (FAD2) enzyme. In summary, this research identifies key genomic regions on chromosomes 6 and 8 that coordinately regulate sucrose and lipid metabolism in peanut kernels. The findings establish a theoretical foundation and offer concrete molecular targets for marker-assisted breeding, paving the way for the development of superior edible peanut varieties that combine high sucrose content, high oleic acid, and low saturated fatty acids.

Key words: peanut; sucrose content; fatty acid composition; genetic analysis; QTL mapping

花生 (*Arachis hypogaea* L.) 是我国重要的油料与经济作物，在保障食用油供给和农民增收中具有重要地位。我国是全球最大的花生生产国与消费国，2024 年花生产量达 1961.3 万 t (<https://www.stats.gov.cn/sj/ndsj/2025/indexch.htm>)，随着居民生活水平提升与健康饮食理念普及，我国花生表观消费量从 2016–2017 年度的 1617 万 t 增至 2022–2023 年度的 1917 万 t，增幅 18.37%，市场需求持续增长。

我国花生消费结构以榨油、食用和种用为主。近年来，食用花生需求显著提升，其核心品质包括聚焦蔗糖（风味决定因子）与脂肪酸（营养决定因子）两大关键性状^[1]。当前消费者对低脂肪、高蛋白、富含健康脂肪酸及优良口味的食品需求增加，而食用花生的风味主要源于糖类与挥发性物质的协同作用，其中甜度的正向影响尤为突出^[2]。花生食用口感的核心评价维度可归纳为甜度、香气、细腻度及硬度等 4 个层次，且各因素对整体品质的影响存在梯度差异^[3-4]。甜味作为花生风味的核心评价指标，其遗传调控机制已较为明确，含糖量受遗传因素显著调控^[5]。因此通过育种提升蔗糖含量成为改良花生食用品质的一个重要方向。在花生脂肪酸组分中，油酸（C18:1）和亚油酸（C18:2）约占 80%^[6]，其次是棕榈酸（C16:0），占比超 10%^[7]，其组成比例直接影响花生及加工品的营养保健价值。高油酸品种耐储性好、货架期长，且有益血脂调节^[8]；亚油酸可降低血清总胆固醇，但需控制摄入量^[9-11]；超长链饱和脂肪酸如花生酸（C20:0）、山嵛酸（C22:0）的过量摄入可能引发病变^[12]，而超长链单不饱和脂肪酸花生烯酸（C20:1）对健康有益。综上，蔗糖和脂肪酸组分的优化是食用花生育种的关键方向，对提升产品市场竞争力具有重要意义。

当前食用型花生面临风味与健康消费需求的矛盾，即市场对香甜口味与健康营养的双重期待。然而，影响风味的关键指标籽仁蔗糖含量及与健康关系密切的油酸含量均为复杂的数量性状，在传统育种中存在对其进行协同改良难、选择效率低、育种周期长的关键技术瓶颈。因此创制“高蔗糖+高油酸”双优种质是解决矛盾的关键。已有研究表明，蔗糖含量受 2 对加性主基因+多基因控制且存在母体效应^[13-14]，前人利用 RIL 群体在 A06、A07、A08 染色体上重复检测到了稳定控制蔗糖含量的主效 QTL^[15-17]，为花生甜度改良提供了分子基础。花生脂肪酸组成是影响其品质与耐储性的关键性状，QTL 定位是挖掘其遗传位点的核心手段。在棕榈酸、油酸、亚油酸等主要脂肪酸研究中，王瑶^[18]、李新平等^[19]分别通过重组自交系群体，定位到 67 个和 42 个脂肪酸含量相关 QTL；Shasidhar 等^[20]在 F₂ 群体中鉴定出 21 个多脂肪酸相关 QTL，其中棕榈酸 QTL 总表型变异解释率达 69.2%。多数研究显示，脂肪酸相关 QTL 集中分布于 A05 染色体且可多环境重复检测^[21-25]，说明该性状受环境影响较小。

针对花生酸、山嵛酸等低含量脂肪酸，曲艺伟^[26]以潍花 8 号和 12 L49 构建 F₂ 群体，分别定位到与脂肪酸相关的 12 个 QTL；郭建斌等^[27]在重组自交系中检测到 1 个位于 B04 染色体的稳定山嵛酸 QTL。尽管这些研究工作对花生单个品质性状的遗传改良提供了扎实的基础，然而，面对当前市场对“高蔗糖风味与高油酸营养”双重优质性状协同改良的需求，多数针对单一性状的遗传定位研究仍然无法从系统层面揭示两者之间的遗传关联及协同改良潜力。蔗糖含量与脂肪酸组分（特别是油酸）之间的遗传相关性、是否存在可共同选择的基因组共定位区间，以及是否存在系统性的代谢通路竞争或协同机制，已成为制约高效同步改良的核心科学问题。

为此，本研究首次选用高蔗糖优质食用品种冀花甜 1 号构建 RIL 群体，采用连续 3 个环境重复的系统性试验设计。同时通过 BSA-seq 与多环境单性状初定位相结合的分析方法，同步分析籽仁蔗糖含量与主要脂肪酸组分（特别是关键油酸）之间的遗传相关性；在同一群体中进行多性状比较定位，挖掘能够同时调控蔗糖含量与脂肪酸组分含量的关键 QTL 区域；以及评估在这些上位性或共定位位点上实现多性状协同改良的可行性。本研究旨在阐明蔗糖含量与脂肪酸含量之间的系统性关联，提供可用于设计的分子靶点工具，为解决“蔗糖风味与健康油脂需求”之间的矛盾奠定理论与技术基础，为专用型高品质花生的育种进程向更精准的系统设计和多性状并行选育方向发展提供支撑。

1 材料与方法

1.1 试验材料

选用冀花甜 1 号（JHT1）和低糖品系 W191 构建的包含 554 个家系的 F₈RIL 群体作为试验材料。RIL 群体 2024 年在河南省新乡市国家生物育种产业创新中心试验基地（2024XX）、山东省潍坊市现代农业科技示范园（2024WF）、河北省唐山市油榨镇（2024TS）3 个环境下种植以采集目标性状的表型。试验采取随机区组设计，两次重复，播种小区行长 2 m，每行播种 10 粒，每个家系播种 1 行，行距 0.4 m。

1.2 性状调查

花生收获后晒干，每个家系选取 20 粒成熟饱满且无病虫害侵染的籽仁，采用近红外反射光谱法测定籽仁蔗糖含量和 7 种脂肪酸组分（油酸、亚油酸、棕榈酸、硬脂酸、花生酸、花生烯酸及山嵛酸）含量。每个家系重复测量 3~5 次，取平均值。

使用 SPSS 27 软件 (<https://www.ibm.com/spss>) 对表型数据进行描述统计分析，使用 SAS 9.1 软件 (<https://www.sas.com>) 计算表型数据的广义遗传力 (H^2 , broad-sense heritability) 和最佳线性无偏预测 (BLUP, best linear unbiased prediction)。广义遗传力 $H^2=VG/(VG+VGE/r+VE)$ ，其中， VG 为基因型方差； VGE/r 为基因型与环境互作方差； VE 为误差方差（环境方差）^[28]。BLUP 的计算基于 Henderson^[29]提出的混合线性模型： $y=X\beta+Zu+e$ ，其中， y 为观察值向量； X 为固定效应设计矩阵（X matrix）； β 为固定效应向量（未

知参数)； Z 为随机效应设计矩阵(Z matrix)； u 为随机效应向量(包括基因型效应、环境效应等)； e 为随机误差向量，其均值为0。

1.3 全基因组重测序及BSA分析

本研究的全基因组重测序及BSA分析，直接利用了本课题组前期为定位花生籽仁总含油量主效QTL而构建的DNA样本^[33]。选取了40个高总含油量和40个低总含油量的极端家系，分别构建了高油混池与低油混池。该高、低油混池在蔗糖含量上相应地表现为极低和极高。使用植物基因组DNA提取试剂盒(北京天根生化科技有限公司)提取亲本及后代家系的基因组DNA。使用华大基因的DNBSEQ测序平台对亲本及两个极端混池进行全基因组重测序(~40×测序深度)，数据分析流程参照前人^[30-32]描述的方法。具体如下：利用Trimmomatic软件去除原始测序数据中含接头、N含量大于10%及质量值小于Q20的碱基。将各样本的高质量Clean reads使用SOAP2软件比对至栽培花生参考基因组(*A. hypogaea* cv. Tifrunner v2.0)，获得至少98.39%的比对率和约40×的平均测序深度。基于GATK标准流程检测亲本与混池间的SNP，并进一步筛选亲本间纯合多态且测序质量值(QUAL)≥200的SNP用于后续分析。

采用 Δ (SNP-index)、G统计量(G-statistic)、Fisher精确检验(Fisher-exact test)和欧氏距离(Euclidean distance)四种算法，以2 Mb为窗口、10 kb为步长进行全基因组滑动窗口分析。置信区间(或显著性阈值)设定为99%。最终将4种算法共同预测的基因组区间(交集)确定为控制目标性状的候选QTL区域。

1.4 遗传连锁图谱构建和QTL检测

基于本课题组前期利用同一RIL群体构建的高密度遗传连锁图谱^[33]进行QTL定位分析。该图谱已在含油量相关性状的BSA-seq分析中，于6号和8号染色体上定位到关键区间，并开发了相应的KASP标记^[33]。为验证该区间对蔗糖及脂肪酸组分的遗传效应，本研究直接采用了上述已发表的KASP标记(引物序列参见文献^[33])，利用河南省作物分子育种研究院基因分型平台(SNPLine, LGC)对亲本及本研究的554个家系RIL群体进行了基因分型。将获得的基因型数据整合至前述遗传图谱的对应位置，继而使用IciMapping 4.2软件进行完备区间作图(ICIM)以检测QTL，参数设置为：Step=0.1 cM，PIN=0.001，LOD阈值≥3.0。

2 结果与分析

2.1 群体表型分析

2.1.1 蔗糖含量的表型变异分析

为了明确环境和遗传因素对花生籽仁蔗糖含量的影响，在3个环境下对RIL群体进行籽仁蔗糖含量的遗传分析(表1)。结果显示，在3个种植环境下，所有家系的籽仁蔗糖含量分布在1.30%~8.59%之间。JHT1的籽仁蔗糖含量在6.03%~7.51%之间，W191的籽仁蔗糖含量在2.11%~3.76%之间，二者之间存在极显著差异($P<0.001$)；亲本籽仁蔗糖含量均处于群体最大值和最小值之间，说明RIL群体中部分家系出现了超亲

遗传。籽仁蔗糖含量的遗传力为 0.92，说明籽仁蔗糖含量的变异主要由基因型决定，受环境因素的影响相对较小，后代更易继承亲代的特征表现。

2.1.2 脂肪酸组分的表型变异分析

RIL 群体中 7 种脂肪酸组分（油酸、亚油酸、棕榈酸、硬脂酸、花生酸、花生烯酸及山萘酸）的平均含量相互差别较大，根据表 1 中 BLUP 值所示，其范围从花生烯酸含量的最低 0.63% 至亚油酸含量的最高 44.26%。根据 3 个环境重复计算 7 种脂肪酸组分含量的广义遗传力，范围在 0.76~0.94 之间，表明这些表型变异主要由基因型引起，环境影响较小。双亲中的 7 种脂肪酸组分含量均处于后代家系表型值分布范围（最大值与最小值所界定的区间）之内，这为广泛的超亲遗传现象提供了可能性。该 RIL 群体在每种脂肪酸性状上均展现出连续且广泛的表型变异（表 1），证实了家系间存在丰富的遗传变异，可用于后续遗传解析与选择。正态性检验（Shapiro-Wilk 检验）表明（表 1），3 个环境下及 BLUP 值的籽仁蔗糖含量均显著偏离正态分布（ $P < 0.01$ ），表现为略微右偏，这可能与群体中存在部分高蔗糖超亲家系有关；大多数脂肪酸组分在不同环境下的数据近似正态分布（ $P > 0.05$ ），仅少数性状在特定环境下存在轻微偏离，表明数据总体适合后续的常规参数统计分析。

表 1 3 个种植环境下 RIL 群体的蔗糖含量及脂肪酸组分的表型和遗传力

Table 1 Phenotypic data and H^2 of sucrose content and fatty acid composition for the RIL population in three environments

性状 Traits	环境 Environment	亲本 Parents		群体家系 Group family			正态性分析 Normality analysis			
		冀花甜 1 号 JHT1	W191	范围 Range	平均值 Mean	标准差 SD	遗传力 H^2	偏度 Skewness	峰度 Kurtosis	显著性 Significance
		蔗糖含量 (%) Sucrose content	2024XX	7.51	2.11	1.30~7.85	4.09	1.51		0.64
	2024WF	6.03	3.30	2.38~8.59	4.78	1.23		0.41	-0.64	0.97 (4.04E-09)
	2024TS	7.26	3.76	1.48~7.97	4.39	1.49		0.35	-0.82	0.97 (1.18E-09)
	BLUP	6.74	3.16	2.05~7.30	4.43	1.21	0.92	0.5	-0.83	0.94 (7.59E-14)
油酸含量 (%) Oleic acid content	2024XX	33.01	39.04	18.55~50.52	32.07	4.06		0.29	0.86	0.99 (3.44E-03)
	2024WF	30.29	35.00	25.87~53.57	36.49	3.6		0.36	1.20	0.99 (7.30E-05)
	2024TS	32.94	41.73	22.33~53.28	34.55	4.57		0.08	0.35	1.00 (6.70E-02)
	BLUP	32.62	37.76	27.21~47.22	34.38	2.59	0.77	0.19	1.06	0.99 (3.25E-04)
亚油酸含量 (%) Linoleic acid content	2024XX	47.05	37.80	29.81~56.23	46.07	3.49		-0.35	0.84	0.99 (1.52E-03)
	2024WF	49.32	42.92	27.42~52.89	42.82	3.20		-0.46	1.40	0.98 (4.00E-06)
	2024TS	45.71	37.39	27.41~57.17	43.90	3.75		-0.06	0.77	0.99 (4.32E-02)
	BLUP	46.78	40.29	32.09~50.91	44.26	2.41	0.81	-0.33	0.89	0.99 (3.08E-04)
棕榈酸含量 (%) Palmitic acid content	2024XX	13.39	12.77	11.41~15.97	13.85	0.64		-0.03	0.5	1.00 (1.30E-01)
	2024WF	13.71	13.07	10.66~14.69	12.75	0.59		-0.14	0.54	0.99 (3.23E-02)
	2024TS	13.49	12.23	10.28~16.37	13.11	0.84		0.05	0.12	1.00 (1.34E-01)
	BLUP	13.46	12.81	11.43~14.60	13.23	0.45	0.76	0.03	0.28	1.00 (1.64E-01)
硬脂酸含量 (%) Stearic acid content	2024XX	3.11	4.81	2.67~6.31	4.44	0.62		-0.19	-0.18	0.99 (6.30E-03)
	2024WF	3.93	4.43	2.55~5.35	4.03	0.55		0.02	-0.36	0.99 (3.04E-02)
	2024TS	3.52	3.99	2.13~5.85	4.10	0.67		-0.12	-0.39	1.00 (1.09E-01)

	BLUP	3.61	4.38	2.95~5.42	4.19	0.48	0.86	0.00	-0.42	1.00 (1.19E-01)
花生酸含量 (%)	2024XX	1.11	1.69	1.06~1.89	1.49	0.16		-0.37	-0.50	0.98 (1.97E-07)
Arachidic acid content	2024WF	1.33	1.69	1.08~1.78	1.44	0.14		-0.24	-0.48	0.99 (4.68E-04)
C20:0	2024TS	1.29	1.68	1.07~1.94	1.54	0.16		-0.34	-0.45	0.98 (4.00E-06)
	BLUP	1.27	1.67	1.14~1.76	1.49	0.13	0.91	-0.42	-0.51	0.97 (1.58E-08)
花生烯酸含量 (%)	2024XX	0.68	0.61	0.16~0.99	0.56	0.13		-0.07	-0.04	0.99 (5.72E-01)
Eicosenoic acid content	2024WF	0.54	0.57	0.30~1.08	0.66	0.11		0.01	0.16	0.99 (4.01E-01)
C20:1	2024TS	0.65	0.74	0.08~1.09	0.66	0.14		-0.18	0.37	0.99 (7.31E-01)
	BLUP	0.62	0.64	0.39~0.89	0.63	0.08	0.76	-0.21	0.23	0.99 (2.79E-01)
山嵛酸含量 (%)	2024XX	1.46	2.53	1.40~2.71	2.10	0.26		-0.38	-0.32	0.98 (5.00E-06)
Behenic acid content	2024WF	1.62	2.47	1.24~2.60	2.01	0.23		-0.46	0.09	0.99 (3.00E-05)
C22:0	2024TS	1.69	2.58	1.49~2.86	2.24	0.25		-0.38	-0.15	0.99 (4.30E-05)
	BLUP	1.62	2.50	1.47~2.66	2.11	0.22	0.94	-0.49	-0.16	0.98 (2.43E-07)

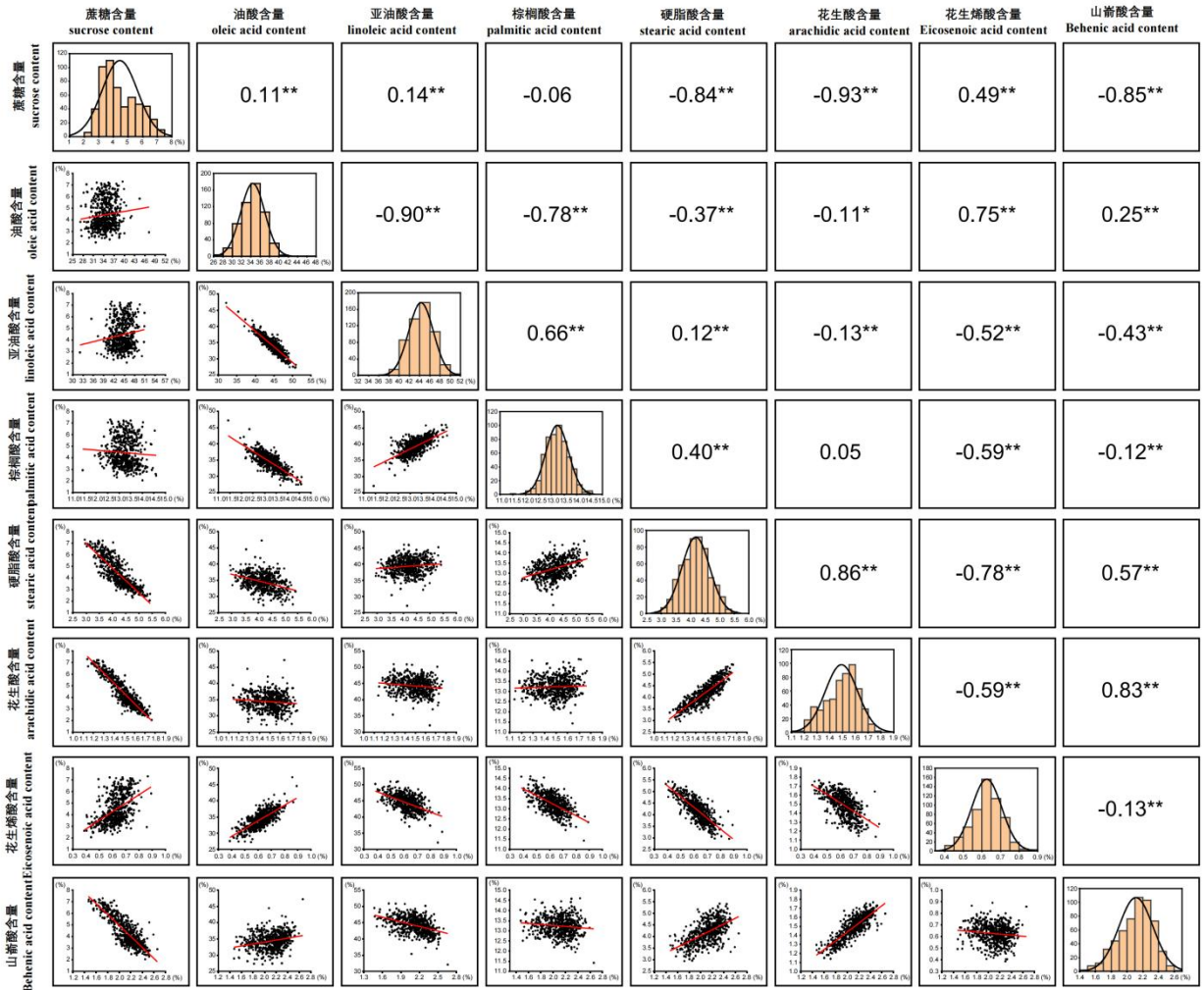
2024XX: 河南省新乡市国家生物育种产业创新中心试验基地; 2024WF: 山东省潍坊市现代农业科技示范园; 2024TS: 河北省唐山市油榨镇; 下同; BLUP: 最佳线性无偏预测;

2024XX: National Innovation Center for Bio-breeding Industry Experimental Base, Xinxiang city, Henan province; 2024WF: Modern Agricultural Science and Technology Demonstration Park, Weifang city, Shandong province;

2024TS: Youzha town, Tangshan city, Hebei province; The same as below; BLUP: best linear unbiased prediction; H^2 : broad-sense heritability

2.2 RIL 群体籽仁蔗糖含量与脂肪酸组分含量的相关性分析

进一步对籽仁蔗糖含量与各脂肪酸组分含量间的表型相关性进行了详细解析(图 1)。相关性分析表明,籽仁蔗糖含量与特定脂肪酸组分含量之间存在显著差异,籽仁蔗糖含量与棕榈酸含量无显著相关性,与硬脂酸、花生酸及山嵛酸含量均呈极显著负相关($|r|=0.84\sim 0.93$, $P<0.01$)。这一结果将前人观察到的总含油量与蔗糖含量的负向关联^[33],具体指向了籽仁蔗糖含量积累与这 3 种超长链饱和脂肪酸合成之间的强烈表型拮抗。值得注意的是,在本研究的 RIL 群体中,籽仁蔗糖含量与油酸、亚油酸含量虽呈现统计上的极显著正相关($P<0.01$),但其相关系数极低(r 分别为 0.11 和 0.14),这一微弱的正向关联并未改变油酸与亚油酸之间固有的强负相关关系(本研究中 $r=-0.90$, $P<0.01$)。该现象提示,在本研究特定的遗传背景下,籽仁蔗糖含量的变异与油酸/亚油酸比例的调控之间可能相对独立。脂肪酸组分间的相关性分析揭示了清晰的内部调控格局(图 1)。其中,硬脂酸、花生酸和山嵛酸含量三者构成了高度协同的正相关网络($r=0.57\sim 0.86$, $P<0.01$),而油酸含量则与花生烯酸含量呈极显著正相关($r=0.75$, $P<0.01$),与棕榈酸含量、亚油酸含量均呈极显著负相关。这些复杂的表型相关性为后续从遗传层面解析糖脂代谢的协同调控提供了重要线索。



*和**分别表示在 $P<0.05$ 和 $P<0.01$ 水平显著相关

* and ** indicated significant correlation at $P<0.05$ and $P<0.01$ levels, respectively

图 1 3 个种植环境下 RIL 群体的蔗糖及脂肪酸含量表型、频率分布和相关系数

Fig. 1 The phenotype, frequency distribution, and correlation coefficients of sucrose content and fatty acid composition for the RIL population in three environments

2.3 多环境下籽仁蔗糖含量和脂肪酸组分含量关联的 QTL 分析

利用高密度遗传连锁图谱^[33], 结合 3 个环境 (2024XX、2024WF、2024TS) 下的表型数据, 对籽仁蔗糖含量及 7 种脂肪酸组分含量进行了 QTL 定位 (表 2)。在 3 个环境下共检测到 12 个稳定的 QTL, 其中 2 个为控制蔗糖含量的 QTL, 分别命名为 $qSUCA06$ 和 $qSUCA08$; 10 个为脂肪酸组分含量 QTL, 包括棕榈酸含量 ($qPACA08$)、油酸含量 ($qOACA08$)、亚油酸含量 ($qLACA08$)、硬脂酸含量 ($qSACA06$)、花生

酸含量(*qAACA06*、*qAACA08*)、花生烯酸含量(*qEACA06*)及山嵛酸含量(*qBACA06*、*qBACA08-1*、*qBACA08-2*)。所有 QTL 均聚集分布在 6 号和 8 号染色体上, 表现出良好的多环境稳定性。

进一步分析揭示了不同性状 QTL 在特定染色体区段上的显著共定位现象, 其主要特征体现在以下两个关键区域: 在 6 号染色体的 115.68~116.06 Mb (约 0.38 Mb) 的狭窄物理区间内, 检测到控制籽仁蔗糖含量的主效 QTL *qSUCA06*, 其表型变异解释率 (PVE, phenotype variance explained) 为 51.66%~66.99%。值得注意的是, 该区间高度富集了多个超长链饱和脂肪酸的 QTL 位点, 包括硬脂酸含量 (*qSACA06*, PVE: 20.78%~40.83%)、花生酸含量 (*qAACA06*, PVE: 41.77%~52.34%)、山嵛酸含量 (*qBACA06*, PVE: 36.23%~43.95%) 以及花生烯酸含量 (*qEACA06*)。这一广泛的重叠与前人^[33]利用同一 RIL 群体所定位的籽仁总含油量主效 QTL 区间完全重合, 构成强有力的遗传学证据, 表明该区间极有可能存在一个调控碳源流向与代谢分配的“多效性”关键基因或调控元件, 协同影响蔗糖积累、油脂总量以及特定脂肪酸的合成。

8 号染色体聚集了大部分脂肪酸含量相关 QTL, 形成两个主要的 QTL 簇。其一位于 38.58~39.22 Mb 区间, 包含了籽仁蔗糖含量微效 QTL *qSUCA08* (PVE: 7.89%~21.27%) 和山嵛酸含量 QTL *qBACA08-1*。其二则位于 45.52~47.39 Mb 的更大范围内, 形成了一个代谢基因富集区, 该区域内油酸含量 QTL *qOACA08* (PVE: 5.66%~11.50%)、亚油酸含量 QTL *qLACA08* (PVE: 6.17%~16.72%)、棕榈酸含量 QTL *qPACA08* (PVE: 7.77%~8.06%) 及山嵛酸含量的另一个 QTL *qBACA08-2* 紧密连锁分布。尤其值得关注的是, *qOACA08* 与 *qLACA08* 效应相反且紧密共定位, 这与已知的 $\Delta 12$ -去饱和酶 (FAD2) 对油酸与亚油酸相互转化的酶学调控机理相符^[34], 提示该区域可能存在调控 C18 不饱和脂肪酸平衡的关键遗传因子。

表 2 RIL 群体籽仁蔗糖含量及脂肪酸组分含量的 QTL 定位

Table 2 QTL mapping for seed sugar content and fatty acid composition content in RIL population

性状	QTL	环境	左标记	右标记	LOD	表型变异解释率 (%)	加性效应	物理位置 (Mb)
Traits		Environment	Left marker	Right marker		PVE	Add	Physical position
蔗糖含量	<i>qSUCA06</i>	2024XX	Tif2.A06.115680092	Tif2.A06.116062484	87.03	52.26	1.10	Chr.06:115.68~116.06
Sucrose content		2024WF	Tif2.A06.115680092	Tif2.A06.116062484	85.90	51.66	0.91	Chr.06:115.68~116.06
		2024TS	Tif2.A06.115680092	Tif2.A06.116062484	148.78	66.99	1.22	Chr.06:115.68~116.06
	<i>qSUCA08</i>	2024XX	Tif2.A08.38582892	Tif2.A08.39227100	3.26	7.89	0.30	Chr.08:38.58~39.22
		2024WF	Tif2.A08.38582892	Tif2.A08.39227100	4.19	9.34	0.28	Chr.08:38.58~39.22
		2024TS	Tif2.A08.38582892	Tif2.A08.39227100	11.37	21.27	0.46	Chr.08:38.58~39.22
棕榈酸含量	<i>qPACA08</i>	2024XX	Tif2.A08.48164681	Tif2.A08.49213883	9.94	8.06	0.19	Chr.08:48.16~49.21
Palmitic acid content		2024WF	Tif2.A08.49524078	Tif2.A08.50136465	7.49	7.77	0.21	Chr.08:49.24~50.13
C16:0		2024TS	Tif2.A08.50136465	Tif2.A08.50540079	10.05	7.93	0.17	Chr.08:50.13~50.54
硬脂酸含量	<i>qSACA06</i>	2024XX	Tif2.A06.115680092	Tif2.A06.116062484	27.47	20.83	-0.32	Chr.06:115.68~116.06
Stearic acid content		2024WF	Tif2.A06.115680092	Tif2.A06.116062484	27.43	20.78	-0.26	Chr.06:115.68~116.06
C18:0		2024TS	Tif2.A06.115680092	Tif2.A06.116062484	66.72	40.83	-0.40	Chr.06:115.68~116.06
油酸含量	<i>qOACA08</i>	2024XX	Tif2.A08.45529685	Tif2.A08.46571311	32.98	11.44	-2.11	Chr.08:45.52~46.57
Oleic acid content		2024WF	Tif2.A08.46571311	Tif2.A08.47394178	14.38	11.50	-1.58	Chr.08:46.57~47.39
C18:1		2024TS	Tif2.A08.46571311	Tif2.A08.47394178	6.86	5.66	-0.85	Chr.08:46.57~47.39
亚油酸含量	<i>qLACA08</i>	2024XX	Tif2.A08.46571311	Tif2.A08.47394178	14.50	11.86	1.29	Chr.08:46.57~47.39
Linoleic acid content		2024WF	Tif2.A08.46571311	Tif2.A08.47394178	7.49	6.17	0.79	Chr.08:46.57~47.39
C18:2		2024TS	Tif2.A08.45529685	Tif2.A08.46571311	22.07	16.72	1.44	Chr.08:45.52~46.57
花生酸含量	<i>qAACA06</i>	2024XX	Tif2.A06.115680092	Tif2.A06.116062484	69.54	43.54	-0.10	Chr.06:115.68~116.06
Arachidic acid content		2024WF	Tif2.A06.115680092	Tif2.A06.116062484	65.84	41.77	-0.09	Chr.06:115.68~116.06
C20:0		2024TS	Tif2.A06.115680092	Tif2.A06.116062484	91.76	52.34	-0.11	Chr.06:115.68~116.06

	<i>qAACA08</i>	2024XX	Tif2.A08.44072881	Tif2.A08.44888621	8.11	3.99	-0.03	Chr.08:44.07~44.88
		2024WF	Tif2.A08.44072881	Tif2.A08.44888621	8.10	4.24	-0.03	Chr.08:44.07~44.88
		2024TS	Tif2.A08.44072881	Tif2.A08.44888621	10.83	4.52	-0.03	Chr.08:44.07~44.88
花生烯酸含量	<i>qEACA06</i>	2024XX	Tif2.A06.115680092	Tif2.A06.116062484	16.87	13.10	0.05	Chr.06:115.68~116.06
Eicosenoic acid content		2024WF	Tif2.A06.116245745	Tif2.A06.116449267	8.70	6.62	0.04	Chr.06:116.24~116.44
C20:1		2024TS	Tif2.A06.116245745	Tif2.A06.116449267	8.06	6.97	0.03	Chr.06:116.24~116.44
山嵛酸含量	<i>qBACA06</i>	2024XX	Tif2.A06.115680092	Tif2.A06.116062484	62.65	40.44	-0.15	Chr.06:115.68~116.06
Behenic acid content		2024WF	Tif2.A06.115680092	Tif2.A06.116062484	51.84	36.23	-0.13	Chr.06:115.68~116.06
C22:0		2024TS	Tif2.A06.115680092	Tif2.A06.116062484	74.30	43.95	-0.16	Chr.06:115.68~116.06
	<i>qBACA08-1</i>	2024XX	Tif2.A08.38166923	Tif2.A08.38582892	3.70	1.88	-0.03	Chr.08:38.16~38.58
		2024WF	Tif2.A08.38166923	Tif2.A08.38582892	3.83	2.18	-0.03	Chr.08:38.16~38.58
		2024TS	Tif2.A08.38582892	Tif2.A08.39227100	10.06	4.62	-0.05	Chr.08:38.58~39.22
	<i>qBACA08-2</i>	2024XX	Tif2.A08.45529685	Tif2.A08.46571311	16.17	7.42	-0.07	Chr.08:45.52~46.57
		2024WF	Tif2.A08.46571311	Tif2.A08.47394178	13.79	7.39	-0.06	Chr.08:46.57~47.39
		2024TS	Tif2.A08.46571311	Tif2.A08.47394178	7.48	4.28	-0.04	Chr.08:46.57~47.39

PVE: Phenotype variance explained

3 讨论

花生籽仁蔗糖含量（主导风味品质）与脂肪酸组成（决定营养与健康价值）是影响食用花生商品品质、消费者的接受度及其市场竞争力的关键性状。深入解析二者间的遗传关联及分子调控基础，是突破当前育种实践中“风味”与“健康”性状难以协同改良这一瓶颈的关键。本研究基于重组自交系 F₈ 群体，在多环境试验下系统揭示了蔗糖与多种主要脂肪酸组分之间复杂的表型及相关关系、连锁遗传基础，为花生品质性状协同改良提供了新的遗传信息与分子线索。

前人基于同一群体已发现总含油量与籽仁蔗糖含量之间呈显著负相关^[33]。本研究在此基础上进一步进行相关性分析，发现这一总体负相关格局主要是由籽仁蔗糖含量与硬脂酸、花生酸和山萆酸等饱和脂肪酸含量之间强烈的负相关性 ($r=0.84\sim0.93$) 所驱动；而籽仁蔗糖含量与主要不饱和脂肪酸（油酸含量、亚油酸含量）则呈现相对较弱的相关性 ($r=0.11\sim0.49$)。上述结果细化了对花生籽仁中糖脂代谢表型关联模式的认识。已有研究指出，花生籽仁蔗糖含量主要受母体加性效应影响，而脂肪含量则以胚加性效应为主，二者在表型水平上呈现显著的负相关^[35]。本研究不仅验证了这种总体趋势，更将相关性负趋势的主体从“总脂肪”指向了特定“饱和脂肪酸”组分。这种复杂相关性可能源于光合作用固定的碳源在蔗糖合成途径与脂肪酸（尤其能进一步延伸为超长链饱和脂肪酸的前体）合成途径之间发生的竞争性分配。与此同时，蔗糖含量与油酸含量、亚油酸含量等主要不饱和脂肪酸间表现出的微弱正相关或近似中性关联，则提示在总体碳源动态分配背景下，不同支路代谢通量可有一定程度的解耦，这为在特定遗传背景下筛选或创制具有“高蔗糖+高油酸”特性的“风味健康”型花生新种质提供了可行的遗传学依据。

为了从遗传学层面解析籽仁蔗糖含量与脂肪酸含量积累的内在关联，对相关 QTL 位点进行了整合分析。本研究整合了基于同一 RIL 群体的前期含油量 QTL 定位结果，该研究通过极端混池（40 个高油和 40 个低油家系）的 BSA-seq 分析，在 6 号和 8 号染色体上成功定位到显著控制籽仁总含油量的主效 QTL 区间^[33]，且“高油”混池家系普遍对应“极低蔗糖”表型。此现象与本研究中籽仁蔗糖含量与总含油量显著负相关的结论高度一致，共同暗示了籽仁蔗糖含量与油脂积累在代谢层面存在碳源分配的遗传协调。在此基础上，本研究通过多环境精细 QTL 定位，在相同染色体上鉴定了控制籽仁蔗糖含量的主效 QTL ($qSUCA06$, $qSUCA08$) 和多个脂肪酸组分的关键 QTL。值得注意的是，位于 6 号染色体 115.68~116.06 Mb 区间的 $qSUCA06$ 、 $qSACA06$ 、 $qAACA06$ 与 $qBACA06$ ，与前期研究中的含油量主效 QTL 区间高度重叠。这种籽仁蔗糖含量、总含油量及多个饱和脂肪酸组分含量 QTL 在基因组特定区域的精准共定位现象，构成了一个完整的证据链，强烈暗示该区间可能存在调控碳源分配与代谢网络的“多效性”关键基因或调控元件^[33]。此外，本研究定位的主效 QTL 其遗传效应与王志慧等^[36]关于籽仁蔗糖含量受多基因控制且具高遗传力的结论相互印证，进一步证实了利用 RIL 群体进行相关性状遗传解析的可靠性和稳定性。

另外, 8 号染色体在本群体中表现出对脂肪酸组分调控的中心性特征。已定位的油酸含量 QTL *qOACA08* 与亚油酸含量 QTL *qLACA08* 紧密连锁且遗传效应方向相反, 这与已知的油酸含量和亚油酸含量在代谢上互为前体-产物关系相符, 也与 Δ 12-油酸去饱和酶 (FAD2) 决定油酸/亚油酸相互转化的关键调控机制一致^[20]。但与吴贝等^[37]基于关联分析群体, 在 A03、A09、B09 等染色体上鉴定到的同时稳定解释棕榈酸含量、油酸含量、亚油酸含量变异的“热点”位点不同, 本研究在 8 号染色体上检出的脂肪酸组分含量 QTL 主要集中在油酸含量、亚油酸含量和棕榈酸含量, 且油酸含量 QTL *qOACA08* 的表型变异解释率 (5.66%~11.50%) 也低于已报道的 FAD2 主效位点。此种差异可能源于遗传背景的群体特异性, 本研究构建的是“高蔗糖×低蔗糖”RIL 群体, 不同于多态性更丰富的自然群体; 定位方法学的不同, QTL 定位相比全基因组关联分析在原理和性状遗传结构解析的敏感性上各有侧重; QTL 与环境互作存在差异。这些结果共同表明花生脂肪酸组分相关 QTL/标记的效应、定位及等位变异存在明显的群体依赖性, 为分子标记在不同遗传育种群体中的有效应用提供了重要参考。

本研究还发现, 前期基于同一群体油分极端混池 (BSA-seq) 定位的总脂肪含量关键区间 (A06: 109.32~118.43 Mb; A08: 37.51~51.53 Mb)^[33], 与本研究利用籽仁蔗糖含量极端混池定位到的 A06 (ChrA06: 115.68~116.06 Mb) 和 A08 关联信号在物理区域上存在重叠。尤其在 A06 重叠区间内注释到与脂质转运相关的功能基因, 为探索和精细定位一个可能在脂肪 (源于脂肪酸合成) 代谢与蔗糖代谢碳流分配过程中具有协同或平衡作用的关键调控位点/基因提供了新的线索, 值得后续进行精细定位和功能验证。

综上所述, 本研究在特定 RIL 群体中, 系统解析了籽仁蔗糖含量与多种脂肪酸组分之间的表型关联、遗传基础及 QTL 共域化模式, 为阐述花生品质性状协同改良的分子机理提供了新的证据, 并鉴定出一系列对高糖育种、高/低油酸改良及低饱和脂肪酸目标具有潜在应用价值的 QTL 位点, 特别是 6 号染色体上 *qSUCA06-qBACA06* 共区间。该区段可作为后续开发功能标记、辅助花生高蔗糖、低饱和脂肪酸理想复合性状分子设计育种的重要靶标。针对 8 号染色体上检测的油酸含量 QTL *qOACA08*, 尽管其效应值有限, 但在特定遗传组配下可能为协同改良油酸含量与蔗糖含量提供新的分子辅助点位。此外, 6 号染色体上的 *qBACA06* 作为一个表型变异解释率高、多环境稳定的位点, 对降低山嵛酸及总饱和脂肪含量具有明确育种应用潜力。

本研究获得的 QTL/标记的特异性与效应大小带有明显的遗传背景依赖性, 在未来的育种应用中, 有必要在不同群体、多环境下对这些 QTL 的稳定性和等位基因效值进行进一步验证评价。进一步的深入研究应整合转录组、代谢组等多组学及功能验证手段, 围绕 6 号染色体的 *qSUCA06-qBACA06* 区间、8 号染色体的脂肪酸 QTL 簇, 系统解析其调控网络的精细结构与分子机制, 为花生风味健康品质的分子设计育种奠定更坚实的理论基础。

参考文献

- [1] 房元瑾, 孙子淇, 苗利娟, 齐飞艳, 黄冰艳, 郑峥, 董文召, 汤丰收, 张新友. 花生籽仁外观和营养品质特征及食用型花生育种利用分析. 植物遗传资源学报, 2018, 19(5): 875-886
Fang Y J, Sun Z Q, Miao L J, Qi F Y, Huang B Y, Zheng Z, Dong W Z, Tang F S, Zhang X Y. Characterization of kernel appearance and nutritional quality in peanut accessions and its application for food-use peanut breeding. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2018, 19(5): 875-886
- [2] 卞能飞, 孙东雷, 巩佳莉, 王幸, 邢兴华, 金夏红, 王晓军. 花生烘烤食用品质评价及指标筛选. 中国农业科学, 2022, 55(4): 641-653
Bian N F, Sun D L, Gong J L, Wang X, Xing X H, Jin X H, Wang X J. Evaluation of edible quality of roasted peanuts and indexes screening. *Scientia Agricultura Sinica*, 2022, 55(4): 641-653
- [3] 王强. 粮油加工适宜性评价及风险监控. 北京: 科学出版社, 2018: 71-94
Wang Q. Suitability evaluation and risk monitoring of grain and oil processing. Beijing: Science Press, 2018.: 71-94
- [4] 郭曼莉, 李晓彤, 吴澎, 赵路苹, 丁秀臻, 李向阳. 花生加工副产物的综合利用及精深加工. 粮油食品科技, 2018, 26(3): 27-31
Guo M L, Li X T, Wu P, Zhao L P, Ding X Z, Li X Y. Comprehensive utilization and intensive processing of by-products during peanut processing. *Grain & Oil Science and Technology*, 2018, 26(3): 27-31
- [5] Pattee H E, Isleib T G, Giesbrecht F G, McFeeters R F. Relationships of sweet, bitter, and roasted peanut sensory attributes with carbohydrate components in peanuts. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2000, 48: 757-763
- [6] 陈静. 高油酸花生遗传育种研究进展. 植物遗传资源学报, 2011, 12(2): 190-196
Chen J. Advances in genetics and breeding of high oleic acid peanut. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2011, 12(2): 190-196
- [7] 田永全. 脂肪酸的营养功能. 中国食物与营养, 2007(8): 51-52
Tian Y Q. Nutritional function of fatty acids. *Food and Nutrition in China*, 2007(8): 51-52
- [8] Mercer L C, Wynne J C, Young C T. Inheritance of fatty acid content in peanut oil. *Journal of Peanut Science*, 1990, 17: 17-21
- [9] Norden A J, Gorbet D W, Knauff D A, Young C T. Variability in oil quality among peanut genotypes in Florida breeding program. *Journal of Peanut Science*, 1987, 14: 7-11
- [10] 李红艳, 邓泽元, 李静, 范亚苇, 刘蓉, 熊华, 谢明勇. 不同脂肪酸组成的植物油氧化稳定性的研究. 食品工业科技, 2010(1): 173-175
Li H Y, Deng Z Y, Li J, Fan Y W, Liu R, Xiong H, Xie M Y. Study on oxidative stability of plant oils with different fatty acid composition. *Science and Technology of Food Industry*, 2010(1): 173-175
- [11] 张建树, 王强, 刘红芝, 刘丽. 脂肪酸、VE、甾醇与植物油稳定性关系研究进展. 中国油脂, 2011, 36(10): 38-41
Zhang J S, Wang Q, Liu H Z, Liu L. Research progress on relationship between fatty acid, VE, sterol and vegetable oil stability. *China Oil*, 2011, 36(10): 38-41
- [12] 郑畅, 杨湄, 周琦, 黄凤洪, 邓乾春, 郭萍梅, 刘昌盛. 高油酸花生油与普通油酸花生油的脂肪酸、微量成分含量和氧化稳定性. 中国油脂, 2014, 39(11): 40-43
Zheng C, Yang M, Zhou Q, Huang F H, Deng Q C, Guo P M, Liu C S. Contents of fatty acid and minor component and oxidative stability of high oleic peanut oil and normal oleic peanut oil. *China Oil*, 2014, 39(11): 40-43
- [13] 秦利, 刘华, 张新友, 杜培, 代小冬, 孙子淇, 齐飞艳, 董文召, 黄冰艳, 韩锁义, 张忠信, 徐静. 花生籽仁蔗糖含量多世代联合群体主基因+多基因遗传模型分析. 中国油料作物学报, 2021, 43(4): 590-599
Qin L, Liu H, Zhang X Y, Du P, Dai X D, Sun Z Q, Qi F Y, Dong W Z, Huang B Y, Han S Y, Zhang Z X, Xu J. Genetic analysis of sugar content in peanut kernel via mixed major gene plus polygene inheritance model in multi-generation combined population. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2021, 43(4): 590-599
- [14] 郅晨阳, 薛晓梦, 吴洁, 李雄才, 王瑾, 晏立英, 王欣, 陈玉宁, 康彦平, 王志慧, 淮东欣, 洪彦彬, 姜慧芳, 雷永, 廖伯寿. 花生籽仁蔗糖含量遗传模型分析. 作物学报, 2024, 50(1): 32-41
Zhi C Y, Xue X M, Wu J, Li X C, Wang J, Yan L Y, Wang X, Chen Y N, Kang Y P, Wang Z H, Huai D X, Hong Y B, Jiang H F, Lei Y, Liao B S. Analysis of genetic model of sucrose content in peanut. *Acta Agronomica Sinica*, 2024, 50(1): 32-41
- [15] 李威涛. 花生蔗糖含量 QTL 定位及相关基因表达分析. 北京: 中国农业科学院, 2021
Li W T. QTL mapping and gene expression analysis for sucrose content in peanut. Beijing: China Academy of Agricultural Sciences, 2021

- [16] 郭建斌, 成良强, 李威涛, 刘念, 罗怀勇, 丁膺宾, 喻博伦, 陈伟刚, 黄莉, 周小静, 雷永, 廖伯寿, 姜慧芳. 花生蔗糖含量与蛋白质和含油量的相关性分析及蔗糖含量 QTL 定位. 作物学报, 2023, 49(10): 2698-2704
- Guo J B, Cheng L Q, Li W T, Liu N, Luo H Y, Ding Y B, Yu B L, Chen W G, Huang L, Zhou X J, Lei Y, Liao B S, Jiang H F. Correlation analysis of sucrose content with protein and oil content and QTL mapping of sucrose content in peanut. *Acta Agronomica Sinica*, 2023, 49(10): 2698-2704
- [17] Guo J J, Qi F Y, Qin L, Zhang M N, Sun Z Q, Li H Y, Cui M J, Zhang M Y, Li C Y, Li X N, Zhao Q, Luo D D, Tian M D, Liu H, Xu J, Miao L J, Huang B Y, Dong W Z, Han S Y, Zhang X Y. Mapping of a QTL associated with sucrose content in peanut kernels using BSA-seq. *Frontiers in Genetics*, 2023, 13: 1089389
- [18] 王瑶. 花生产量相关荚果性状及籽仁品质 QTL 定位分析. 泰安: 山东农业大学, 2018
- Wang Y. QTL Analysis for yield-related pod traits and quality traits of seed in peanut (*Arachis hypogaea* L.). Taian: Shandong Agricultural University, 2018
- [19] 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(4): 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.). *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2016, 38(4): 415-422
- [20] Shasidhar Y, Vishwakarma M K, Pandey M K, Janila P, Variath M T, Manohar S S, Nigam S N, Guo B, Varshney R K. Molecular mapping of oil content and fatty acids using dense genetic maps in groundnut (*Arachis hypogaea* L.). *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 794
- [21] Wang M L, Khera P, Pandey M K, Wang H, Qiao L, Feng S, Tonniss B, Barkley N A, Pinnow D, Holbrook C C, Clubreath A K, Varshney R K, Guo B. Genetic mapping of QTLs controlling fatty acids provided insights into the genetic control of fatty acid synthesis pathway in peanut (*Arachis hypogaea* L.). *PLoS ONE*, 2015, 10(4): e0119454
- [22] Zhou X Y, Luo H Y, Yu B, Huang L, Liu N, Chen W G, Liao B S, Lei Y, Huai D X, Guo P X, Li W T, Guo J B, Jiang H F. Genetic dissection of fatty acid components in the Chinese peanut (*Arachis hypogaea* L.) mini-core collection under multi-environments. *PLoS ONE*, 2022, 17(12): e0279650
- [23] Wilson J N, Chopra R, Baring M R, Selvaraj M G, Simpson C E, Chagoya J, Burow M D. Advanced backcross quantitative trait Loci(QTL) analysis of oil concentration and oil quality traits in peanut (*Arachis hypogaea* L.). *Tropical Plant Biology*, 2017, 10(1): 1-17
- [24] Kassie FC, Nguenpjo J R, Ngalle H B, Assaha D V M, Gessese M K, Abteu W G, Tossim H A, Sambou A, Seye M, Rami J F, Fonceka D, Bell J M. An overview of mapping quantitative trait loci in peanut (*Arachis hypogaea* L.). *Genes*, 2023, 14(6): 1176
- [25] 刘佳琪. 花生“山花 15 号×中花 12 号”RIL 群体农艺及品质性状 QTL 定位分析. 泰安: 山东农业大学, 2017
- Lu J Q. Mapping and analysis of QTLs for agronomic and quality traits using RIL population of “Shanhua15×Zhonghua12” in Peanut (*Arachis hypogaea* L.). Taian: Shandong Agricultural University, 2017
- [26] 曲艺伟. 花生脂肪酸 QTL 初步定位. 吉林: 吉林农业大学, 2019
- Qu Y W. QTL preliminary mapping of fatty acid in peanut. Jilin: Jilin Agricultural University, 2019
- [27] 郭建斌, 黄莉, 刘念, 罗怀勇, 周小静, 陈伟刚, 吴贝, 淮东欣, 任小平, 姜慧芳. 利用 RIL 群体创制低山萆酸花生新种质. 作物学报, 2020, 46(5): 661-667
- Guo J B, Huang L, Liu N, Luo H Y, Zhou X J, Chen W G, Wu B, Huai D X, Ren X P, Jiang H F. Novel peanut genotype with low behenic acid developed from recombinant inbred lines. *Acta Agronomica Sinica*, 2020, 46(5): 661-667
- [28] Smith S E, Kuehl R O, Ray I M, Hui R, Soleri D. Evaluation of simple methods for estimating broad-sense heritability in stands of randomly planted genotypes. *Crop Science*, 1998, 38: 1125-1129
- [29] Henderson C R. Statistical methods in animal improvement: Historical overview//Gianola D, Hammond K. Advances in statistical methods for genetic improvement of livestock. Berlin: Springer Berlin Heidelberg, 1990: 2-14
- [30] Sun Z Q, Qi F Y, Liu H, Qin L, Xu J, Shi L, Zhang Z Z, 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. *The Crop Journal*, 2022, 10(1): 177-184
- [31] Liu H F, Zheng Z, Sun Z Q, Qi F Y, Wang J, Wang M M, Dong W Z, Cui K L, Zhao M B, Wang X, Zhang M, Wu X H, Wu Y, Luo D D, Huang B Y, Zhang Z X, Cao G Q, Zhang X Y. Identification of two major QTLs for pod shell thickness in peanut (*Arachis hypogaea* L.) using BSA-seq analysis. *Bioinformatics and Computational Genomics*, 2024, 25: 65

- [32] Zhao M B, Sun Z Q, Qi F Y, Liu H, Pavan S, Fu L Y, Wang J, Chen G Q, Zeng F P, Liu H F, Wu X H, Qu P Y, Dong W Z, Zheng Z, Zhang X Y. Identification of two QTLs for web blotch resistance in peanut (*Arachis hypogaea* L.) based on BSA-seq. *Bioinformatics and Computational Genomics*, 2024, 24: 1193
- [33] Mo Z Q, Qi F Y, Sun Z Q, Qin L, Wang J, Wang M M, Pavan S, Chen G Q, Wang X, Liu H F, Hu Y J, Zheng Y Z, Zheng Z, Zhang X Y. Integration of BSA-seq and high-resolution mapping reveals genomic regions and candidate genes controlling seed oil accumulation in peanut (*Arachis hypogaea* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 2025, 138(7): 154
- [34] Chu Y, Ramos L, Holbrook C C, Ozias-Akins P. Frequency of a loss-of-function mutation in oleoyl-PC desaturase (*ahFAD2A*) in the minicore of the U.S. peanut germplasm collection. *Crop Science*, 2007, 47(6): 2372-2378
- [35] 胡美玲, 薛晓梦, 吴洁, 郅晨阳, 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(11): 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 Agronomica Sinica*, 2022, 48(11): 2724-2732
- [36] 王志慧, 张月, 陈玉宁, 淮东欣, 王欣, 康彦平, 晏立英, 姜慧芳, 雷永, 廖伯寿. 花生蔗糖含量的遗传和环境稳定性分析. *中国油料作物学报*, 2023, 45(5): 879-886
- Wang Z H, Zhang Y, Chen Y N, Huai D X, Wang X, Kang Y P, Yan L Y, Jiang H F, Lei Y, Liao B S. Genetic and environmental stability analysis of peanut sucrose content. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2023, 45(5): 879-886
- [37] 吴贝, 刘念, 黄莉, 罗怀勇, 周小静, 陈伟刚, 郭建斌, 淮东欣, 夏友霖, 雷永, 廖伯寿, 姜慧芳. 通过关联分析鉴定与花生脂肪酸含量相关分子标记. *中国油料作物学报*, 2022, 44(4): 818-825
- Wu B, Liu N, Huang L, Luo H Y, Zhou X J, Chen W G, Guo J B, Huai D X, Xia Y L, Lei Y, Liao B S, Jiang H F. Identification of markers stably associated with different fatty acid content in peanut through association analysis. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2022, 44(4): 818-825