# 花生网斑病抗性基因的遗传分析及QTL定位

刘齐妹<sup>1,2</sup>,张晓宇<sup>1,2</sup>,张晓吉<sup>2,3</sup>,王露欢<sup>2,3</sup>,白冬梅<sup>2,3</sup>,张 鑫<sup>1,2</sup>

(1山西农业大学植物保护学院,太原 030031; 2山西农业大学经济作物研究所,太原 030031; 3山西农业大学农学院,太谷 030801)

摘要:花生网斑病是发生在花生叶部的一种真菌性病害,严重时会影响花生的产量和品质。对花生网斑病抗性基因的遗传分析及QTL定位,有利于指导挖掘抗病种质资源,对指导花生育种具有重要意义。本研究以"花育44"和"DF12"构建的807份高世代RIL群体(F<sub>8</sub>)为研究材料,对网斑病抗性进行遗传模型分析和QTL定位。分析表明,花生网斑病抗性主要受MX1-A-AI模型控制,该模型结合了一对加性主基因及加性与上位性交互的多基因。在3个不同环境条件下,主基因的遗传率依次为63.44%、60.70%和74.64%;共检测到5个与网斑病抗性相关的QTL,分别为qDIA02.1、qDIA02.2、qDIB07、qDIB08、qDIB09,分布在4个连锁群上,可解释4.68%~15.91%的表型变异,其中qDIA02.1、qDIB07、qDIB09在3个环境下被重复检测到,分别解释了5.15%~9.43%、7.62%~15.91%、5.24%~6.16%的表型变异,且qDIB07可能为主效QTL,说明花生网斑病抗性以主基因效应调控为主。本研究成果既为花生网斑病抗性基因的准确定位提供了依据,同时也为花生抗病遗传改良提供了一定的理论基础。

关键词:花生;网斑病;RIL群体;遗传分析;QTL

## Genetic Analysis and QTL Mapping of Resistance Genes for Peanut Web Blotch

LIU Qimei<sup>1,2</sup>, ZHANG Xiaoyu<sup>1,2</sup>, ZHANG Xiaoji<sup>2,3</sup>, WANG Luhuan<sup>2,3</sup>, BAI Dongmei<sup>2,3</sup>, ZHANG Xing<sup>1,2</sup> (<sup>1</sup>College of Plant Protection, Shanxi Agricultural University, Taiyuan 030031;<sup>2</sup>Institute of Industrial Crops, Shanxi Agricultural University, Taiyuan 030031;<sup>3</sup>College of Agronomy, Shanxi Agricultural University, Taigu 030801)

**Abstract:** Peanut web blotch, a fungal disease affecting the leaves of peanut plants, can substantially impact both yield and quality. Genetic analysis and QTL mapping of resistance genes against this disease are crucial for identifying resistant germplasm resources and advancing peanut breeding. This study employed a recombinant inbred line (RIL) population consisting of 807 individuals derived from the cross between 'Huayu 44' and 'DF12' to dissect the genetic basis through QTL mapping for resistance. The analysis showed that the resistance mechanism followed the MX1-A-AI inheritance model, characterized by a combination of one major additive gene and multiple minor-effect genes and epistatic interactions. The major gene exhibited substantial heritability across three environmental conditions (63.44%, 60.70% and 74.64%, respectively). Through QTL mapping, we identified five QTLs, *qDIA02.1*, *qDIA02.2*, *qDIB07*, *qDIB08*, and *qDIB09*, distributed across four linkage groups, explaining 4.68%-15.91% of the phenotypic variation. Three QTLs, *qDIA02.1*, *qDIB07*, and *qDIB09*, were repeatedly detected across three environments, explaining 5.15%-9.43%, 7.62%-15.91%,

收稿日期: 2024-09-07 网络出版日期: 2025-01-06

URL: https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20240907001

第一作者研究方向为植物病理学, E-mail: 1460615989@qq.com

通信作者:张 鑫,研究方向为花生遗传育种, E-mail: 15177178@qq.com

基金项目:山西省基础研究计划项目(202203021221178);山西省科技重大专项(202201140601025);国家花生产业技术体系建设专项 (CARS-13);山西农业大学生物育种工程项目(YZGC049);山西省现代农业产业技术体系建设专项资金(2024CYJSTX05)

Foundation projects: The Fundamental Research Program of Shanxi Province (202203021221178); The Science and Technology Major Project of Shanxi Province (202201140601025); The National Peanut Industry Technology System Construction (CARS-13); Biological Breeding Projects of Shanxi Agricultural University (YZGC049); The Earnarked Fund for Modern Agro-industry Technology Research System of Shanxi Province(2024CYJSTX05)

and 5.24%-6.16% of phenotypic variation, respectively. *qDIB07* was identified as a potential major QTL, indicating that peanut web blotch resistance is predominantly regulated by major genes. These findings provide a basis for future precisely localizing resistance genes to peanut web blotch and developing disease-resistant peanut varieties.

Key words: peanut; web blotch; RIL population; genetic analysis; QTL

栽培花生(Arachis hypogaea L.)是重要的油料 作物和经济作物,起源于南美洲<sup>[1]</sup>。其中,中国的种 植面积位居世界第二,产量高达1700多万吨,占世 界总产量的36%<sup>[2]</sup>。

花生网斑病是一种由真菌引起的病害,致病菌 为花生茎点霉(Phoma arachidicola),隶属于半知菌 亚门、球壳孢目、茎点霉属<sup>[3]</sup>,该病在花生整个生长 周期内都有可能发生,尤其在中后期的发病情况最 为严重,发病快,蔓延迅速,危害严重,会导致后期 大量落叶<sup>[4]</sup>,通常会导致10%~20%的减产,严重情 况下减产幅度可超过30%<sup>[5]</sup>。1973年,美国得克萨 斯州首次报道了该病,随后在俄罗斯、阿根廷、南 非、中国和西班牙等地相继发现并报道<sup>[6]</sup>。1982年, 我国首次在山东、辽宁等地区发现该病的存在<sup>[7]</sup>,目 前,花生网斑病最有效的防治手段以选育抗病品种 为主,因此,解析花生抗网斑病遗传机制,创制抗病 新种质对花生生产具有重要意义。

前人对花生网斑病的研究主要集中在病原菌 的分离[3-4]、流行规律[5-7]、病原菌致病性以及抗性遗 传机制[8-10]等方面。近几年,花生网斑病的抗性遗 传机制方面也取得了一定的研究进展。2020年, Liu等<sup>[5]</sup>以花生重组自交系(RIL, recombinant inbred line)群体为材料,通过高通量测序技术对网斑病抗 性进行QTL定位。在5个不同环境下共检测到8个 与花生网斑病抗性相关的QTL,解释了2.8%~15.1% 的表型变异,定位到两个主效QTL,即qWBRA04和 qWBRA14。2023年,张梦圆[11]以冀农99与豫花22 号杂交构建的F,,群体为材料,通过BSA-seq分析, 共定位到8个候选QTL区间。2021年,程俞杰<sup>[12]</sup>采 用全基因组关联的方法发现了11个与花生网斑病 相关的SNP位点。2024年,Wu等<sup>[1]</sup>对花生网斑病 抗性相关的候选基因实现了精细定位,并利用 KASP标记技术对F,,,群体和434个重组自交系进 行了基因分型,最终在B06染色体上定位到1个大 小约169 kb的网斑病抗性区间。在此基础上,许多 学者参考盖钧镒等[13]提出的数量性状的主基因与 多基因遗传模型,对花生网斑病抗性的遗传模型进 行了探索,2012年,张新友<sup>[14]</sup>利用"豫花4号×郑

8903"构建了RIL群体,对网斑病抗性进行遗传模型 分析,结果表明网斑病抗性由3对主基因加多基因 控制。2022年,张梦圆等[15]使用"豫花22×冀农99" 构建F2:3群体,对网斑病抗性进行遗传模型分析,结 果表明该性状主要由一对具有加性和显性效应的 主基因控制。2023年,刘华等<sup>[16]</sup>使用"YH×G99"配 制正反交W1701、W1702群体,对 $P_1$ 、 $P_2$ 、 $F_1$ 和 $F_2$ 的病 情指数进行主基因+多基因混合遗传分析,确定该 遗传模型由两对加性-显性-上位性主基因+加性-显 性多基因控制,W1701、W1702的遗传率分别为 80.09%、88.29%,受环境影响较小。先前对花生网 斑病抗性基因的QTL定位研究中图谱构建主要依 赖SNP芯片技术和简化基因组测序技术,而本研究 以极端材料"花育44"和"DF12"杂交构建了807份 高世代RIL群体,该群体遗传背景更稳定,基因型更 纯合,并基于全基因组重测序技术构建了花生高密 度遗传图谱<sup>[17]</sup>,且创新性地将遗传模型分析与QTL 定位相结合,通过综合分析遗传模型与抗性相关的 QTL位点,从而为花生网斑病抗性基因的精细定位 和育种奠定了坚实的理论基础和数据支持。

## 1 材料与方法

#### 1.1 试验材料

以山东省花生研究所培育的"花育44"为母本, 海南热带海洋学院选育的"DF12"为父本进行杂交, 2016年5-9月在山西农业大学经济作物研究所花生 试验站通过单籽粒法连续多代自交,构建了一个包 含807个后代材料的高世代RIL群体(F<sub>8</sub>),并随机抽 取了200份后代材料进行全基因组重测序<sup>[17]</sup>。亲本 "花育44"为感病品种,"DF12"为抗病品种。

#### 1.2 田间试验及花生网斑病发病情况调查

亲本及 RIL 群体材料分别于 2021、2022、2023 年种植于山西农业大学经济作物研究所花生试验 田,亲本及每份家系种植一行,行长 2.0 m,行距 0.35 m,株距 0.25 m,3 次重复,采用常规田间管理, 病害在田间自然发生。调查方法采用李绍建等<sup>[8]</sup>的 分级标准,根据叶片受病斑影响的面积比例,分为9 级:若叶片完全无病斑,评为 0级,为高抗;若病斑覆 评为最严重的9级,为高感。
 病情指数计算公式:病情指数 = Σ[(各级发病
 叶面积 × 相对极值)/调查总叶面积 × 9]×100

利用 SPSS v25.0 软件计算病情指数的各项参数,病情指数可以通过量化评估植物病害的严重程度,为科学制定防治策略和减少农业损失提供依据;用 Excel 2010 计算变异系数,变异系数(%)=标准差/平均值×100%;用 Origin 7.0 绘制正态分布曲线。

#### 1.3 主基因+多基因混合遗传模型方法

参考盖钩镒等<sup>[13]</sup>提出的多世代联合分析方法, 对花生网斑病进行遗传模型分析。

应用曹锡文等<sup>[18]</sup>开发的 SEA v2.0 软件对病情 指数结果进行分析。根据赤池信息准则(AIC, akaike information criterion),得到3年的AIC值,并 按照AIC值最小原则每年分别选取5个备选模型, 并对其进行U<sub>1</sub><sup>2</sup>、U<sub>2</sub><sup>2</sup>、U<sub>3</sub><sup>2</sup>、nW<sup>2</sup>和Dn五种适合性检 验。最终,选出AIC值最小且显著统计量最少的模 型作为最优模型。

#### 1.4 QTL定位

QTL分析所使用的遗传图谱前期已经构建完成<sup>[17]</sup>,结合3年病情指数,采用QTLIciMapping v4.2的复合区间作图法(ICIM=ADD)<sup>[19]</sup>,通过置换检验1000次重复,具体参数设置如下:扫描步长Step(cM)为1.0,最大P值PIN为0.001、Mannual input的

LOD 阈值为 2.5,结果在 RIL.bip下的 RIL.qic 查看。 使用 mapchart v2.3 软件绘制 QTL 共定位遗传图谱, 将表型变异比例(PVE,phenotypic variance explained) 超过 10% 的数量性状基因座(QTL)定义为主效 QTL (Major QTL),而将表型变异比例不足 10% 的 QTL 归类为微效 QTL(Minor QTL)。QTL 命名规则参照 郭 建斌等<sup>[20]</sup>的方法,即 q+DI+连锁群+"."+QTL 序号。

## 2 结果与分析

## 2.1 不同环境下亲本和 RIL 群体的病情指数统计 分析

以"花育44"和"DF12"为试验材料构建的807 份高世代RIL群体(F<sub>s</sub>)中,母本"花育44"是感病品 种,父本"DF12"是抗网斑病品种,R137、R219为高 抗品种、R207为中抗品种,R141、R143、R213为低抗 品种,R139、R145、R217为低感品种,R205、R209、 R215 为中感品种, R201、R203、R211 为高感品种 (图1A)。由表1可见,母本"花育44"3年的病情指 数分别为90、88、89,父本"DF12"3年的病情指数分 别为32、34、35,两者之间有显著性差异。RIL群体 的3年变异系数分别为19.44%、18.66%、17.56%,说 明该性状在后代分离中的变异程度较大。RIL群体 网斑病病情指数表现为超亲分布,3年数据的峰度 值和偏度值的绝对值均小于1,表明该性状受主效 基因控制。RIL群体病情指数分布呈现正态分布 (图1B),可用于QTL分析且可能存在主基因调控 网络。



(图1)



population under three environments

表1	亲	本及RIL群体病情指数统计结果
Table	1	Statistical results of disease index for parents and RIL population

	亲本 Parents			重组自交系群体						
年份				RIL						
Year	花育44	DE12	最大值	最小值	平均数	标准差	变异系数(%)	偏度	峰度	
	Huayu 44	DF12	Maximum	Minimum	Mean	SD	CV	Skew	Kurt	
2021	90	32**	100	23	72	14	19.44	0.05	0.65	
2022	88	34**	100	20	75	14	18.66	0.01	0.75	
2023	89	35**	100	25	74	13	17.56	0.21	0.94	

\*\*代表在P<0.01水平上差异显著

\*\* indicate significant difference at the P<0.01 level

#### 2.2 RIL 群体病情指数3个环境下最优模型的选择

根据构建的RIL群体,对网斑病的病情指数进 行遗传模型分析,根据AIC最小原则,再结合U12、 U<sub>2</sub><sup>2</sup>、U<sub>3</sub><sup>2</sup>、nW<sup>2</sup>和Dn等适合性检验,每个环境选取5 个备选模型(表2)。对2021年的5个模型进行适 合性检验,其对应的适合性检验统计量显著性均为 0/0/0/0,再结合AIC最小原则,确定最优模型为一

对加性-加性主基因+加性-上位性多基因混合模型 (MX1-A-AI)。对 2022 和 2023 年的 5 个备选模型 进行适合性检验,除四对加性-上位性主基因 (4MG-AI)的适合性检验统计量显著水平数量为1/ 0/1/1/1 外,其余4个适合性检验统计量水平数量均为 0/0/0/0,再结合AIC值最小原则,最适模型为MX1-A-AI

表2	RIL群体病情指数备选模型的极大似然函数值、	AIC值和适合性检验

Tabla 2	MIV AIC	values and	omnatibility	tost of	condidate	models f	or discos	o indox in	noonut DII s
Table 2	WILV AIC	values and o	company	test of	canuluate	models I	or uiseas	e maex m	peanut KILS

年份	备选模型	极大似然函数值	AIC值	适合性检验
Year	Candicate model	Max.log likelihood value	AIC value	Test of goodness-of-fit
2021	MX1-A-AI	-804.9806	1621.961	0/0/0/0/0
	MX2-AE-A	-804.9919	1621.984	0/0/0/0/0
	MX2-AI-A	-804.9902	1623.980	0/0/0/0/0
	MX3-AI-A	-801.6979	1625.396	0/0/0/0/0
	MX2-AI-AI	-804.9803	1625.960	0/0/0/0/0
2022	MX1-A-AI	-811.1733	1634.347	0/0/0/0/0
	MX2-AI-A	-812.0087	1638.017	0/0/0/0/0
	MX2-AI-AI	-811.1715	1638.343	0/0/0/0/0
	MX2-AE-A	-814.9614	1641.923	0/0/0/0/0
	4MG-AI	-806.1232	1634.246	1/0/1/1/1

		<b>秋</b> 2(決)		
年份	备选模型	极大似然函数值	AIC值	适合性检验
Year	Candicate model	Max.log likelihood value	AIC value	Test of goodness-of-fit
2023	MX1-A-AI	-780.4100	1572.820	0/0/0/0/0
	MX2-IE-A	-781.3822	1572.764	0/0/0/0/0
	MX2-AE-A	-781.0469	1574.094	0/0/0/0/0
	MX2-CE-A	-782.1402	1574.280	0/0/0/0/0
	4MG-AI	-751.3923	1524.784	1/0/1/1/1

表2(续)

MX:主基因+多基因混合模型;A:加性效应;AI:加性上位性效应;AE:累加作用;IE:抑制作用;CE:互补作用;MG:主基因模型;适合性检验数据顺序为U<sup>2</sup><sub>1</sub>/U<sup>2</sup><sub>2</sub>/U<sup>2</sup><sub>3</sub>/nW<sup>2</sup>/D<sub>n</sub>;U<sup>2</sup><sub>1</sub>、U<sup>2</sup><sub>2</sub>和U<sup>2</sup><sub>3</sub>分别为均匀性检验的统计量;nW<sup>2</sup>为Smirnov检验所采用的统计量;D<sub>n</sub>代表Kolmogorov检验中的统计量;0、1分别代表在*P*<0.05水平上差异不显著、显著

MX: Mixed major gene and polygene model; A: Additive effect; AI: Additive+epistasis effect; AE: Accumulative effect; IE: Inhabitional effect; CE: Complementary effect; MG: Major gene model; The order of suitability test data is  $U^{2}_{1}/U^{2}_{2}/U^{2}_{3}/nW^{2}/D_{n}$ ;  $U^{2}_{1}$ ,  $U^{2}_{2}$ , and  $U^{2}_{3}$  are the statistics for the homogeneity test, respectively;  $nW^{2}$  is the statistic used in Smirnov's test;  $D_{n}$  stands for the statistic in Kolmogorov's test; 0, 1 indicate no significant difference, significant difference at the P < 0.05 level, respectively

通过对2021、2022、2023年遗传模型的统计分析,在本研究中,MX1-A-AI模型经评定为最优。该 模型结合了一对加性-加性主基因效应与加性-上位 性的多基因效应,其优越性通过AIC值最小化及适 合性检验的统计显著性低水平得到验证。

## 2.3 RIL 群体在3个环境下最优模型的遗传参数 估计

对 RIL 群体采用植物数量性状主基因+多基因 混合遗传模型的分析和适合性检验方法,通过遗传

#### 表3 RIL 群体病情指数最优模型的遗传参数

Table 3 The estimates of genetic parameters of the optimal models for disease index in peanut RILs

年份 Year	ない生ませては		一阶参数			二阶参数			
		First order parameters			Second order parameters				
	Candidate model	m	$d(d_a)$	$\sigma^2_{mg}$	$\sigma^2_{pg}$	$h^2_{mg}(\%)$	$h^{2}_{pg}(\%)$		
2021	MX1-A-AI	64.79	71.70	114.65	64.95	63.44	35.94		
2022	MX1-A-AI	66.03	75.43	115.63	73.74	60.70	38.71		
2023	MX1-A-AI	64.88	71.98	121.42	40.15	74.64	24.68		

m:群体均值; $d(d_a)$ :主基因的加性效应; $\sigma^2_{mg}$ :主基因遗传方差; $\sigma^2_{pg}$ :表型方差; $h^2_{mg}$ :主基因遗传率; $h^2_{pg}$ :多基因遗传率

m: Mean of population;  $d(d_a)$ : Additive effect of the major genes;  $\sigma_{mg}^2$ : Major gene variance;  $\sigma_{pg}^2$ : Phenotypic variance;  $h_{mg}^2$ : Heritability for major-gene;  $h_{pg}^2$ : Polygenic heritability

#### 2.4 花生网斑病QTL定位及共定位的QTL区间

利用RIL群体3年病情指数的表型数据进行QTL 定位,共检测到5个QTL(表4),分布在4个连锁群,分 别是qDIA02.1、qDIA02.2、qDIB07、qDIB08、qDIB09, 分别位于A02号染色体上的C02P5212605~ C02P5303559、C02P96940649~C02P97016584区间, B07号染色体上的C17P124934379~C17P125267053 区间,B08号染色体的C18P123930580~C18P124011 289区间,B09号染色体上的C19P155555990~C19P1 55632100区间,解释了3个环境中4.68%~15.91%的 表型变异,LOD值范围为2.88~8.01,加性效应值范围 为-0.07~0.04。*qDIA02.1、qDIB07、qDIB09*三个QTL的加性效应均为负值,说明等位基因均由亲本"DF12" 提供,*qDIA02.2、qDIB08*两个QTL的加性效应为正值,由亲本"花育44"提供。其中*qDIB07*的3年的平均 表型变异率>10%,很可能是稳定表达的主效QTL。

模型的成分分布计算极大似然估计值,并进一步估

算出一阶和二阶参数(表3)。结果显示,在MX1-A-

AI遗传模型下,2021、2022、2023年病情指数的主基

因加性效应值d(d\_)分别为71.70、75.43、71.98,说明

主基因受加性效应影响大,表明网斑病抗性基因主

要受主基因调控。花生网斑病主基因遗传率(h<sup>2</sup>mg) 分别 63.44%、60.70%、74.64%,多基因遗传率(h<sup>2</sup>mg)

为35.94%、38.71%、24.68%,说明病情指数存在多基

因效应,且多基因效应小于主基因效应。

根据QTL定位结果,共检测到3个共定位的QTL 区间(图2),分别为A02染色体的C02P5212605~ C02P5303559标记区间、B07染色体的C17P124934 379~C17P125267053标记区间和B09染色体的 C19P155555990~C19P155632100的标记区间,说明 这些QTL受环境影响较小。

数量性状 位点 QTL	年份 Year	染色体 Chromosome	遗传位置 (cM) Position	标记区间 Maker interval	区间范围 (cM) Range	LOD 值 LOD value	表型贡献率 (%) PVE	加性效应 Additive effect
qDIA02.1	2021	A02	31	C02P5212605~C02P5303559	30.7392~31.0081	5.65	9.43	-0.04
	2022					4.51	7.43	-0.04
	2023					2.88	5.15	-0.03
qDIA02.2	2022	A02	67	C02P96940649~C02P97016584	66.7633~67.0321	2.90	4.68	0.03
qDIB07	2021	B07	32	C17P124934379~C17P125267053	30.3828~38.0903	8.01	15.91	-0.07
	2022					4.05	7.62	-0.05
	2023					5.59	10.80	-0.05
qDIB08	2021	B08	3	C18P123930580~C18P124011289	32.7337~33.5402	4.61	7.63	0.04
qDIB09	2021	B09	57	C19P155555990~C19P155632100	56.3745~57.1810	3.73	6.16	-0.03
	2023					2.89	5.24	-0.03

## 表 4 RIL 群体病情指数 QTL 定位结果

Table 4 QTL mapping results using disease index in peanut RILs

加性效应正值表示等位基因对表型值有增加作用,负值表示等位基因对表型值有减少作用

A positive value of additive effect indicates that the allele has an increasing effect on phenotypic value , while a negative value indicates that the allele has a decreasing effect on the phenotypic value; PVE: Phenotypic variance explained





### 3 讨论

目前,植物数量性状的"主基因+多基因遗传模型"分析方法在各类植物抗病育种研究中得到了广泛的应用,如小麦茎腐病、纹枯病、赤霉病<sup>[21-24]</sup>,玉米纹枯病<sup>[25]</sup>,水稻白叶枯病<sup>[26]</sup>,辣椒白粉病、抗黄瓜病

毒<sup>[27-28]</sup>,烟草青枯病<sup>[29]</sup>等抗病品种。这种分析方法 已应用于花生的多种农艺性状中,如花生产量<sup>[30]</sup>、 花生籽仁<sup>[31]</sup>、花生脂肪含量<sup>[32]</sup>、花生出仁率<sup>[33]</sup>等,其 中也有与花生网斑病抗性相关的研究。张新友<sup>[14]</sup> 构建了203份RIL群体,对网斑病抗性进行遗传模 型分析,结果表明网斑病抗性由3对主基因加多基 因控制。刘华等<sup>[16]</sup>确定的花生网斑病基因模式主 要受两对加性-显性-上位性主基因+加性-显性多基 因调控,与本研究的花生网斑病遗传模型相似,说 明花生网斑病抗性主要受主基因调控,但同时也受 多基因的影响。而张梦圆等<sup>[15]</sup>的研究发现,网斑病 的抗性由1对主基因加性-显性效应控制,且抗性仅 受主基因影响,推测可能与亲本材料的选择以及构 建的群体之间不一致有关。

国内外学者在分析花生网斑病遗传规律的基 础上,进一步结合分子遗传图谱对花生网斑病进行 了 OTL 定位研究。本研究利用"花育 44×DF12"杂 交构建的RIL群体,对网斑病抗性基因进行了QTL 定位。基于前期全基因组重测序构建的高密度遗 传图谱,3年共定位到5个QTL,分别是qDIA02.1、 qDIA02.2、qDIB07、qDIB08、qDIB09,分布在A02号、 B07号、B08号和B09号连锁群上,解释了4.68%~ 15.91%的表型变异,LOD值范围为2.88~8.01。已 有研究揭示,花生网斑病的抗性易受环境因素影 响,无法在不同环境中一致检测到的QTL可能反映 了基因的环境特异性表达。程俞杰[12]研究指出,与 网斑病抗性相关的 SNP 位点分布于8条染色体,分 别是A02、A03、A10、B03、B06、B07、B08、B09号染 色体;Liu 等<sup>[5]</sup>在A03、B03、B06、B07、B09号染色体 发现了相关位点;张新友<sup>[14]</sup>则在A02、A10、B06、 B08号染色体上发现了相关位点;Wu等<sup>[1]</sup>也在B06 号染色体发现与网斑病抗性基因相关的位点;综 上,花生的A02、A10、B06、B07、B08、B09号染色体 更可能存在与网斑病抗性相关的基因,这与本研究 的A02、B07、B08、B09号染色体定位到的相关QTL 的结果一致。另外,Liu等<sup>[5]</sup>在B07的Chr17 bin325 3~Chr17 bin3254 区间检测到1个QTL、B09的 Chr19 bin3690~Chr19 bin3691 区间检测到1个 QTL与网斑病抗性相关,而本研究则是在B08的 C18P123930580~C18P124011289 区间、B09 的 C19P155555990~C19P155632100区间分别检测到 1个QTL与网斑病抗性相关,图谱标记种类的不同 可能会导致QTL标记区间的差异。张梦圆<sup>[11]</sup>在 A02 的 81090001~84990000 bp、B08 的 69370001~ 73320000 bp、B09的64060001~66560000 bp区间分 别检测到1个QTL,与本研究的A02的5156086 bp~ 5337994 bp、B08 的 123876316 bp~124037734 bp、 B09的155542801~155695022 bp区间不同,说明这 些QTL可能是全新的。

本研究与前人研究存在差异,推测与构建的群

体有关。本研究使用"花育44×DF12"杂交构建 RIL 群体,而其他研究分别使用不同的亲本和构建方 法,如F<sub>2.3</sub>群体及P<sub>1</sub>、P<sub>2</sub>、F<sub>1</sub>、F<sub>2</sub>联合分析。此外,与接 种方法的差异也可能有关,本研究采用田间自然发 病,而另一些研究采用室内或田间人工接种。这些 差异可能导致了不同的遗传分析结果与定位结果。

## 4 结论

本研究通过对花生网斑病抗性进行遗传模型 分析,发现花生网斑病抗性基因在3个环境中的最 适模型均为MX1-A-AI模型,即一对加性-加性主基 因+加性-上位性多基因混合模型调控。通过构建 RIL 群体和表型连锁分析,共检测到5个与网斑病 抗性相关的QTL,解释了4.68%~15.91%的表型变 异,加性效应范围为-0.07~0.04。其中,qDIA02.1、 qDIB07和qDIB09在3个环境下均被重复检测到, 分别解释了5.15%~9.43%、7.62%~15.91%和5.24%~ 6.16%的表型变异,这与最适模型的主基因数量一 致。研究结果为花生抗网斑病种质的开发提供了 重要参考。

#### 参考文献

- [1] Wu X H, Zhang M Y, Zheng Z, Sun Z Y, Qi F Y, Liu H, Wang J, Wang M M, Zhao R, Wu Y, Wang X, Liu H F, Dong W Z, Zhang X Y. Fine-mapping of a candidate gene for web blotch resistance in *Arachis hypogaea* L.. Journal of Integrative Agriculture, 2024, 23(5): 1494-1506
- [2] 张枫叶,贺群岭,陈雷,李可,吴继华,张梦圆.河南省麦套花生育成品种农艺、产量及品质性状综合鉴定与评价分析.农业科技通讯,2022(7):122-128
  Zhang F Y, He Q L, Chen L, Li K, Wu J H, Zhang M Y. Comprehensive identification and evaluation of agronomic, yield, and quality traits of peanut cultivars in the wheat-peanut intercropping system in Henan province. Bulletin of Agricultural Science and Technology, 2022(7), 122-128
- [3] 许欣然,张新友,汤丰收,燕照玲,王东国,黄冰艳,董文 召,杜培,苗利娟,刘华.花生网斑病病原菌分离及生物学 特性研究.河南农业科学,2014,43(12):91-95
  Xu X R, Zhang X Y, Tang F S, Yan Z L, Wang D G, Huang B Y, Dong W Z, Du P, Miao L J, Liu H. Isolation and biological characteristics study of *Phoma arachidicola* Marasas Pauer & Boerema. Journal of Henan Agricultural Sciences, 2014,43(12):91-95
- [4] 吴献忠,张卫,李荣花,刘思国.花生网斑病研究进展.青岛 农业大学学报,2000,17(4):294-297
  Wu X Z, Zhang W, Li R H, Liu S G. Research progress on peanut web blotch. Journal of Qingdao Agricultural University, 2000, 17(4):294-297

- [5] Liu H, Sun Z Q, Zhang X Y, Qin L, Qi F Y, Wang Z Y, Du P, Xu J, Zhang Z X, Han S Y, Li S Y, Gao M, Zhang L, Cheng Y J, Zheng Z, Huang B Y, Dong W Z. QTL mapping of web blotch resistance in peanut by high-throughput genomewide sequencing. BMC Plant Biology, 2020, 20(1): 249
- [6] Zhang X, Xu M L, Wu J X, Dong W B, Chen D X, Wang L, Chi Y C. Draft genome sequence of *Phoma arachidicola* Wb2 causing peanut web blotch in China. Current Microbiology, 2019, 76(2): 200-206
- [7] 李绍建,高蒙,王娜,崔小伟,刘春燕,王振宇.花生网斑病不同病斑类型及其病原菌致病力差异.植物保护,2018,44
  (3):150-155
  Li S J, Gao M, Wang N, Cui X W, Liu C Y, Wang Z Y.

Different lesion types of peanut web blotch and virulence differences of their pathogens. Plant Protection, 2018, 44(3): 150-155

- [8] 李绍建,高蒙,王娜,范腕腕,桑素玲,杨光,李航宇,崔小 伟,王振宇.花生网斑病原菌孢子差异及其致病力分析.中 国油料作物学报,2022,44(6):1341-1348 Li S J, Gao M, Wang N, Fan W W, Sang S L, Yang G, Li H Y, Cui X W, Wang Z Y. Differences in conidia of peanut web blotch pathogen and its pathogenicity analysis. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2022, 44(6): 1341-1348
- [9] 于静,许曼琳,张霞,吴菊香,董炜博,迟玉成.花生网斑病 原菌鉴定及致病力的测定//中国作物学会油料作物专业委员 会,《中国油料作物学报》编辑部.中国作物学会油料作物专 业委员会第八次会员代表大会暨学术年会综述与摘要集.青 岛:山东省花生研究所,2018:1

Yu J, Xu M L, Zhang X, Wu J X, Dong W B, Chi Y C. Identification of the pathogen causing peanut web blotch and determination of its pathogenicity//Oil Crops Professional Committee of the Crop Science Society of China , Editorial Office of the Chinese Journal of Oil Crops. Proceedings and abstracts of the 8th member representative conference and annual academic meeting of the Oil Crops Professional Committee of the Crop Science Society of China. Qingdao: Shandong Peanut Research Institute, 2018: 1

- [10] 徐明显,石延茂,徐秀娟.花生网斑病原培养和鉴定.植物病 理学报,1992,22(3):80
   Xu M X, Shi Y M, Xu X J. Cultural characteristics and identity of causal fungus of peanut web blotch. Acta Phytopathologica Sinica, 1992, 22(3):80
- [11] 张梦圆. 花生网斑病抗性遗传分析与QTL定位. 洛阳: 河南 科技大学, 2022
   Zhang M Y. Genetic analysis and QTL mapping for peanut web blotch resistance. Luoyang: Henan University of Science and
- [12] 程俞杰.花生网斑病抗性全基因组关联分析及抗病机理的细胞学研究.郑州:郑州大学,2021
   Cheng Y J.Genome association analysis of resistance to peanut

Technology, 2022

web blotch and cytology study on the mechanism of resistance. Zhengzhou: Zhengzhou University, 2022 [13] 盖钧镒,章元明,王健康,何小红.植物数量性状泛主基因+ 多基因分离分析方法体系的拓展//江苏省遗传学会.江苏省 遗传学会第七届二次代表大会暨学术研讨会论文摘要汇编. 南京:南京农业大学,2008:1

Gai J Y, Zhang Y M, Wang J K, He X H. Separation of quantitative traits major gene-multigene genetic system in plants//Genetics Society of Jiangsu Province. Proceedings of abstracts of the 2nd session of the 7th representative assembly and academic symposium of the Genetics Society of Jiangsu Province. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2008: 1

- [14] 张新友.栽培花生产量、品质和抗病性的遗传分析与QTL定位研究.杭州:浙江大学,2012
   Zhang X Y. Inheritance of main traits related to yield, quality and disease resistance and their OTLs mapping in peanut (*Arachis hypogaea* L.). Hangzhou: Zhejiang University, 2012
- [15] 张梦圆,田梦迪,孙子淇,齐飞艳,吴晓慧,王娟,赵瑞芳, 石欣隆,黄冰艳,董文召,郑峥,张新友.花生网斑病抗性遗 传分析.中国油料作物学报,2023,45(3):608-613
  Zhang M Y, Tian M D, Sun Z Q, Qi F Y, Wu X H, Wang J, Zhao R F, Shi X L, Huang B Y, Dong W Z, Zheng Z, Zhang X Y. Genetic analysis of resistance to web blotch in peanut. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2023, 45(3): 608-613
- [16] 刘华,秦利,杜培,孙子淇,齐飞艳,张忠信,徐静,韩锁义,代小冬,董文召,张新友.基于多世代分离群体的花生网斑病抗性遗传分析.江苏农业学报,2022,38(2):326-333
  Liu H, Qin L, Du P, Sun Z Q, Qi F Y, Zhang Z X, Xu J, Han S Y, Dai X D, Dong W Z, Zhang X Y. Genetic analysis of peanut web blotch resistance based on multi-generation segregation population. Jiangsu Journal of Agricultural Sciences, 2022, 38(2): 326-333
- [17] Zhang X, Zhang X J, Wang L H, Liu Q M, Liang Y Y, Zhang J Y, Xue Y Y, Tian Y X, Zhang H Q, Li N, Sheng C, Nie P P, Feng S P, Liao B S, Bai D M. Fine mapping of a QTL and identification of candidate genes associated with cold tolerance during germination in peanut (*Arachis hypogaea* L.) on chromosome B09 using whole genome re-sequencing. Frontiers in Plant Science, 2023, 14: 1153293
- [18] 曹锡文,刘兵,章元明.植物数量性状分离分析 Windows 软件包 SEA 的研制.南京农业大学学报,2013,36(6):1-6
   Cao X W, Liu B, Zhang Y M. SEA: A software package of segregation analysis of quantitative traits in plants. Journal of Nanjing Agricultural University, 2013, 36(6):1-6
- [19] Li H, Ribaut J M, Li Z, Wang J. Inclusive composite interval mapping (ICIM) for digenic epistasis of quantitative traits in biparental populations. Theoretische and Angewandte Genetik, 2008, 116(2): 243-260
- [20] 郭建斌,李威涛,罗怀勇,陈伟刚,喻博伦,黄莉,刘念,周 小静,姜慧芳.花生种子大小相关性状QTL定位及与出仁率 的关系.植物遗传资源学报,2022,23(5):1465-1473
  Guo J B, Li W T, Luo H Y, Chen W G, Yu B L, Huang L, Liu N, Zhou X J, Jiang H F. QTL mapping for seed size related traits and its relationship with shelling percentage in

peanut. Journal of Plant Genetic Resources, 2022, 23 (5): 1465-1473

[21] 任丽娟, 霍燕, 张鹏, 马鸿翔. 禾谷镰刀菌引起的小麦茎腐 病抗性主基因+多基因混合遗传分析. 麦类作物学报, 2011, 31(2): 358-363

Ren L J, Huo Y, Zhang P, Ma H X. The mixed inheritance analysis of resistance to crown rot caused by *Fusarium graminearum* in wheat. Journal of Triticeae Crops, 2011, 31 (2): 358-363

[22] 张勇,张伯桥,高德荣,程顺和.小麦赤霉病抗源N553的主 基因+多基因遗传分析.中国农学通报,2005(6):305-307,336

> Zhang Y, Zhang B Q, Gao D R, Cheng S H. Major genes plus polygenes inheritance of wheat scab in resource N553. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2005(6): 305-307, 336

 [23] 张勇,张伯桥,高德荣,程顺和.小麦抗病新材料S42抗赤霉病性的主基因+多基因遗传分析.江苏农业学报,2005(4): 272-276

Zhang Y, Zhang B Q, Gao D R, Cheng S H. Major genes plus polygenes inheritance analysis of resistance to scab in a new wheat line S42. Jiangsu Journal of Agricultural Sciences, 2005 (4): 272-276

[24] 任丽娟,颜伟,陈怀谷,姚金保,马鸿翔.小麦纹枯病抗性的 主基因+多基因遗传分析.江苏农业学报,2010,26(6): 1156-1161

Ren L J, Yan W, Chen H G, Yao J B, Ma H X. Major genes plus polygenes inheritance analysis of resistance to wheat sharp eyespot. Jiangsu Journal of Agricultural Sciences, 2010, 26 (6): 1156-1161

[25] 程伟东,谭贤杰,覃兰秋,周锦国,江禹奉,谢和霞,吴子 恺.玉米纹枯病抗性的主基因+多基因混合遗传分析.玉米 科学,2009,17(2):1-6

Cheng W D, Tan X J, Qin L Q, Zhou J G, Jiang Y F, Xie H X, Wu Z K. Genetic analysis of maize sheath blight resistance by using major gene plus polygene mixed inheritance model. Journal of Maize Sciences, 2009, 17(2): 1-6

[26] 王建设,王建康,朱立宏,盖钧镒.水稻主基因-多基因混合 遗传控制白叶枯病抗性的基因效应分析.遗传学报,2000 (1):34-38

> Wang J S, Wang J K, Zhu L H, Gai J Y. Gene effect analysis of major gene-polygene mixed inheritance controlling resistance to bacterial blight in rice. Journal of Genetics and Genomics, 2000(1): 34-38

[27] 张涛,马正宝,张茹,汪来田,王永富,黄立娟,郭娜纳,李 伟,魏兵强.辣椒白粉病抗性主基因+多基因混合遗传分析. 西北农业学报,2024,33(6):1122-1130 Zhang T, Ma Z B, Zhang R, Wang L T, Wang Y F, Huang L J, Guo N N, Li W, Wei B Q. Genetic analysis of resistance to powdery mildew by mixed model of major genes plus polygenes in chili paper. Journal of Northwest A&F University, 2024, 33(6): 1122-1130

- [28] 杨辉, 沈火林. 辣椒抗黄瓜病毒的主基因-多基因混合遗传分析. 安徽农业科学, 2023, 51(13): 86-88
  Yang H, Shen H L. Analysis of main gene and polygene mixture heredity in pepper to CMV. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2023, 51(13): 86-88
- [29] 方敦煌, 焦芳婵, 卢灿华, 谢贺, 曾建敏, 陈学军, 童治军. 烟草青枯病抗性的主基因+多基因混合遗传分析. 分子植物 育种, 2023, 21(18): 6072-6079
  Fang D H, Jiao F C, Lu C H, Xie H, Zeng J M, Chen X J, Tong Z J. Genetic analysis on resistance to bacterial wilt of tobacco by mixture model of major gene plus polygene. Molecular Plant Breeding, 2023, 21(18): 6072-6079
- [30] 王晓帅,梁明磊,胡长敏,王嵩,倪皖莉,江建华.不同环境 条件下花生产量相关农艺性状的遗传分析.花生学报, 2016,45(2):9-14
  Wang X S, Liang M L, Hu C M, Wang S, Ni W L, Jiang J H. Genetic analysis of 9 yield-related peanut agronomic traits under 2 environments. Journal of Peanut Science, 2016, 45 (2):9-14
- [31] 张毛宁,黄冰艳,苗利娟,徐静,石磊,张忠信,孙子淇,刘华,齐飞艳,董文召,郑峥,张新友.巢式杂交分离群体的花 生籽仁性状的主基因+多基因混合遗传模型分析.中国农业 科学,2021,54(13):2916-2939
  Zhang M N, Huang B Y, Miao L J, Xu J, Shi L, Zhang Z X, Sun Z Q, Liu H, Qi F Y, Dong W Z, Zheng Z, Zhang X Y. Genetic analysis of peanut kernel traits in a nested-crossing population by major gene plus polygenes mixed model. Scientia Agricultura Sinica, 2021, 54(13): 2916-2939
- [32] 黄冰艳,孙子淇,刘华,房元瑾,石磊,苗利娟,张毛宁,张忠信,徐静,张梦圆,董文召,张新友.花生巢式群体的脂肪含量遗传分析.作物学报,2021,47(6):1100-1108
  Huang B Y, Sun Z Q, Liu H, Fang Y J, Shi L, Miao L J, Zhang M N, Zhang Z X, Xu J, Zhang M Y, Dong W Z, Zhang X Y. Genetic analysis of fat content based on nested populations in peanut(*Arachis hypogaea* L.). Acta Agronomica Sinica, 2021, 47(6): 1100-1108
- [33] 薛云云,张蕙琪,张鑫,田跃霞,李娜,梁煜莹,张加羽,张晓吉,王露欢,白冬梅.花生RIL群体出仁率的遗传特性分析.花生学报,2024,53(3):9-13
  Xue Y Y, Zhang H Q, Zhang X, Tian Y X, Li N, Liang Y Y, Zhang J Y, Zhang X J, Wang L H, Bai D M. Genetic analysis of shelling percentage in RIL population of peanut. Journal of Peanut Science, 2024, 53(3): 9-13