



植物遗传资源学报  
*Journal of Plant Genetic Resources*  
ISSN 1672-1810, CN 11-4996/S

## 《植物遗传资源学报》网络首发论文

题目：花生网斑病抗性基因的遗传分析及 QTL 定位  
作者：刘齐妹，张晓宇，张晓吉，王露欢，白冬梅，张鑫  
DOI：10.13430/j.cnki.jpgr.20240907001  
收稿日期：2024-09-07  
网络首发日期：2025-01-06  
引用格式：刘齐妹，张晓宇，张晓吉，王露欢，白冬梅，张鑫. 花生网斑病抗性基因的遗传分析及 QTL 定位[J/OL]. 植物遗传资源学报. <https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20240907001>



**网络首发：**在编辑部工作流程中，稿件从录用到出版要经历录用定稿、排版定稿、整期汇编定稿等阶段。录用定稿指内容已经确定，且通过同行评议、主编终审同意刊用的稿件。排版定稿指录用定稿按照期刊特定版式（包括网络呈现版式）排版后的稿件，可暂不确定出版年、卷、期和页码。整期汇编定稿指出版年、卷、期、页码均已确定的印刷或数字出版的整期汇编稿件。录用定稿网络首发稿件内容必须符合《出版管理条例》和《期刊出版管理规定》的有关规定；学术研究成果具有创新性、科学性和先进性，符合编辑部对刊文的录用要求，不存在学术不端行为及其他侵权行为；稿件内容应基本符合国家有关书刊编辑、出版的技术标准，正确使用和统一规范语言文字、符号、数字、外文字母、法定计量单位及地图标注等。为确保录用定稿网络首发的严肃性，录用定稿一经发布，不得修改论文题目、作者、机构名称和学术内容，只可基于编辑规范进行少量文字的修改。

**出版确认：**纸质期刊编辑部通过与《中国学术期刊（光盘版）》电子杂志社有限公司签约，在《中国学术期刊（网络版）》出版传播平台上创办与纸质期刊内容一致的网络版，以单篇或整期出版形式，在印刷出版之前刊发论文的录用定稿、排版定稿、整期汇编定稿。因为《中国学术期刊（网络版）》是国家新闻出版广电总局批准的网络连续型出版物（ISSN 2096-4188，CN 11-6037/Z），所以签约期刊的网络版上网络首发论文视为正式出版。

## 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>

(<sup>1</sup>山西农业大学植物保护学院, 太原 030031; <sup>2</sup>山西农业大学经济作物研究所, 太原 030031; <sup>3</sup>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。在三种不同环境条件下, 这些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*, 分布到 4 个连锁群上, 可解释 4.68%~15.91% 的表型变异, 其中, *qDIA02.1*、*qDIB07*、*qDIB09* 在三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* 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 Donmei<sup>2,3</sup>, ZHANG Xin<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 leaf spot, a fungal disease affecting the leaves of peanut plants, can severely impact both yield and quality when it becomes rampant. Genetic analysis and QTL mapping of resistance genes to peanut leaf spot are beneficial for guiding the identification of disease-resistant germplasm resources and are of significant importance for guiding peanut breeding. This study employed a high-generation RIL (Recombinant Inbred Line) population of 807 individuals derived from the cross between 'Huayu 44' and 'DF12' to conduct genetic model analysis and QTL mapping for resistance to leaf spot. The analysis showed that the resistance to peanut reticulostasis was mainly controlled by the MX1-A-AI model, which combined a pair of additive main genes and multiple genes that interacted with additive and epistasis. The heritability of these main genes was 63.44%, 60.70% and 74.64% under the three

收稿日期: 2024-09-07

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, 主要从事花生遗传育种, 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资助(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 Academy University (YZGC049); The Earmarked Fund for Modern Agro-industry Technology Research System of Shanxi Province(2024CYJSTX05)

different environmental conditions, respectively. A total of five QTLs associated with web blotch resistance were identified: *qDIA02.1*, *qDIA02.2*, *qDIB07*, *qDIB08*, and *qDIB09*, distributed across four linkage groups, explaining 4.68%-15.91% of the phenotypic variation. Among these, *qDIA02.1*, *qDIB07*, and *qDIB09* were consistently detected across the three environments, explaining 5.15%-9.43%, 7.62%-15.91%, and 5.24%-6.16% of phenotypic variation, respectively. Notably, *qDIB07* was identified as a major QTL, indicating that peanut web blotch resistance is predominantly regulated by major gene effects. The results of this study not only provide a basis for the accurate localization of resistance genes to peanut web blotch but also offer a theoretical foundation for the genetic improvement of disease resistance in peanuts.

**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,创新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、流行规律、病原菌致病性以及抗性遗传机制等方面<sup>[3-10]</sup>。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。在五个不同环境下共检测到八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<sup>[11]</sup>以冀农 99 与豫花 22 号杂交构建的 F<sub>2:3</sub> 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。他们利用 KASP 标记技术对 F<sub>2:3</sub> 群体和 434 个重组自交系进行了基因分型。最终在 B06 染色体上定位到一个大小约 169 kb 的网斑病抗性区间。在此基础上,许多人采用盖钧镒<sup>[13]</sup>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>以“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三对主基因加多基因控制。2022 年,张梦圆等<sup>[15]</sup>使用“豫花 22×冀农 99”构建 F<sub>2:3</sub> 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<sub>1</sub>、P<sub>2</sub>、F<sub>1</sub> 和 F<sub>2</sub> 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 2 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 data 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,河南省农业科学院经济作物研究所选育的 DF12 为父本进行杂交,5~9 月在山西农业大学经作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,并随机抽取了 200 份后代材料进行全基因组重测序。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 群体材料于 2021、2022、2023 年分别种植于山西农业大学汾阳市经济作物研究所花生试验田,每份家系种植一行,行长 2.0 m,行距 0.35 m,重复三次试验,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,分为 9 级:在植物病理学评级系统中,根据叶片受病斑影响的面积比例,我们将叶片病情分为不同的等级:若叶片完全无病斑,评为 0 级;若病斑覆盖面积不超过 5%,则评为 1 级;病斑覆盖面积在 6%至 25%之间的叶片评为 3 级;26%至 50%的覆盖率评定为 5 级;51%至 75%的覆盖率为 7 级;超过 76%的覆盖率则评为最严重的 9 级。这一分类法有助于精确地描述植物叶片的健康状况,为病害管理提供依据。

病情指数计算公式: 
$$\text{病情指数} = \sum \left[ \frac{\text{各级发病叶面积} \times \text{相对极值}}{\text{调查总叶面积}} \times 9 \right] \times 100$$

利用 SPSS v25.0 软件计算病情指数的各项参数;用 EXCEL 2010 计算变异系数,变异系数=标准差/平均值;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

使用盖钧镒<sup>[13]</sup>等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<sup>[18]</sup>等开发的 SEA v2.0 软件进行分析。得到三年的 AIC 值，按照 AIC 值最小原则选取备选模型，并对其进行  $U_1^2$ 、 $U_2^2$ 、 $U_3^2$ 、 $nW^2$  和 Dn 五种适配性检验。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，结合三年表型数据，采用 QTL IciMapping 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、Manual input 的 LOD 阈值为 2.5，结果可在 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，表型变异率 >10% 被认为是主效 QTL，表型变异率 <10% 则被认为是微效 QTL。QTL 命名规则参照郭建斌<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，构建了 807 份高世代 RIL 群体，其中母本“花育 44”是感病品种，父本“DF12”是抗网斑病品种。左图是亲本表型，右图是部分 RIL 群体表型（图 1A）。由表 1 可见，母本花育 44 三年的病情指数分别为 90，88，89，父本 DF12 三年的病情指数分别为 32，34，35，两者之间有显著性差异。三年变异系数分别为 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出现超亲分布，三年数据的峰度值和偏度值的绝对值均小于 3，表明该性状受主效基因控制。三年的 RIL 群体病情指数分布呈现正态分布（图 1B），适合 QTL 分析且可能存在主基因调控病情指数。

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

年份 Year	亲本 (%) Parent		重组自交系群体 RIL						
	花育 44 Huayu 44	DF12	最大值 (%) Maximum	最小值 (%) Minimum	平均数 (%) Mean	标准差 SD	变异系数 (%) CV	偏度 Skew	峰度 Kurt
	2021	90	32	100	23	72	14	19.44	0.05
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



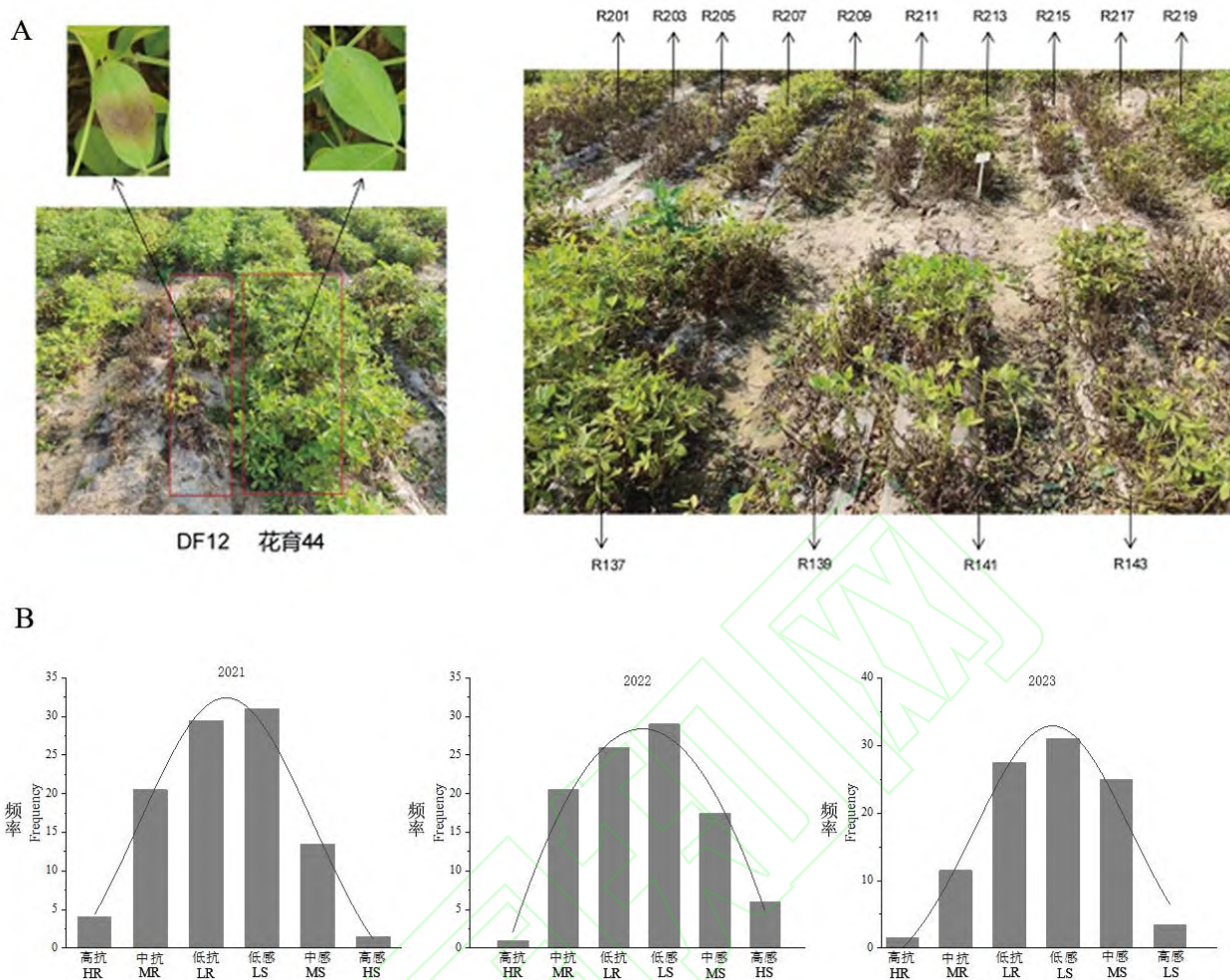


图1 亲本及 RIL 群体的表型和 RIL 群体病情指数在 3 个环境下的的频率分布

Fig.1 The phenotype of parents and RIL populations and the frequency distribution for disease index in the peanut RIL population under three environments

## 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，再结合适配性检验，包括  $U_1^2$ 、 $U_2^2$ 、 $U_3^2$ 、 $nW^2$  和  $Dn$ ，每个环境选取 5 个备选模型（表 2）。对 2021 年对 5 个模型进行了适配性检验，其对应的适配性检验统计量显著性均为 0/0/0/0。最终依据 AIC 最小原则，确定最优模型为 MX1-A-AI。对 2022 年的五个备选模型做适合性检验，除 4MG-AI 的适合性检验统计量显著水平数量为 1/0/1/1/1 外，其余四个适合性检验统计量水平数量均为 0/0/0/0/0，再结合 AIC 值最小原则，最适模型为 MX1-A-AI。对 2023 年的五个备选模型做适合性检验，除 4MG-AI 的适合性检验统计量显著水平数量为 1/0/1/1/1 外，其余四个适合性检验统计量水平数量均为 0/0/0/0/0，再结合 AIC 值最小原则，最适模型为 MX1-A-AI。

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

型结合了加性-加性的主基因效应与加性-上位性的多基因效应,其优越性通过 AIC 值最小化及适配性检验的统计显著性低水平得到验证。

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

Table 2 MLV、AIC values and compatibility test of candidate models for disease index in peanut RILs

年份	备选模型	极大似然函数值	AIC 值	适合性检验
Year	Candidate 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
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

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

MX: mixed major gene and polygene model; A: additive effect; AI: additive+epistasis effect; AE: accumulative effect; IE: inhabitational effect; CE: complementary effect

### 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 and 适配性检验方法,通过遗传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)。

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	备选模型	一阶参数			二阶参数		
Year	Candidate model	First order parameters			Second order parameters		
		m	d(d <sub>a</sub> )	$\sigma_{mg}^2$	$\sigma_{pg}^2$	h <sup>2</sup> <sub>mg</sub> (%)	h <sup>2</sup> <sub>pg</sub> (%)
2021	MX1-A-AI	64.7883	71.6982	114.6488	64.9489	63.4441	35.9413
2022	MX1-A-AI	66.0337	75.4346	115.6336	73.7435	60.7038	38.7129
2023	MX1-A-AI	64.8809	71.9761	121.4204	40.1500	74.6369	24.6801

m: 群体均值; d(d<sub>a</sub>): 第一对主基因的加性效应;  $\sigma_{mg}^2$ : 主基因遗传方差;  $\sigma_{pg}^2$ : 表型方差; h<sup>2</sup><sub>mg</sub>: 主基因遗传率, h<sup>2</sup><sub>pg</sub>: 多基因遗传率

m: Mean of population; d(d<sub>a</sub>): Additive effect of the first major genes;  $\sigma_{mg}^2$ : Major gene variance;  $\sigma_{pg}^2$ : Phenotypic variance; h<sup>2</sup><sub>mg</sub>: Heritability for major-gene; h<sup>2</sup><sub>pg</sub>: Polygenic heritability

在 MX1-A-AI 遗传模型下, 2021, 2022, 2023 年病情指数的一对主基因加性效应值(d<sub>a</sub>)分别为 71.6982、75.4346、71.9761, 主基因受第一对加性效应影响大, 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分别 63.44%、60.70%、74.64%, 多基因遗传率为 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。

#### 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~C18P124011289 区间, B09 号染色体上的 C19P15555990~C19P155632100 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* 的表型变异率>10%, 很可能是稳定表达的主效 QTL。

表 4 RIL 群体病情指数 QTL 定位结果

Table 4 QTL-mapping results of disease index in peanut RILs

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

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 C17P124934379~C17P125267053 标记区间和 B09 染色体的 C19P155555990~C19P155632100 的标记区间,说明这些染色体上的 QTL 受环境影响较小。

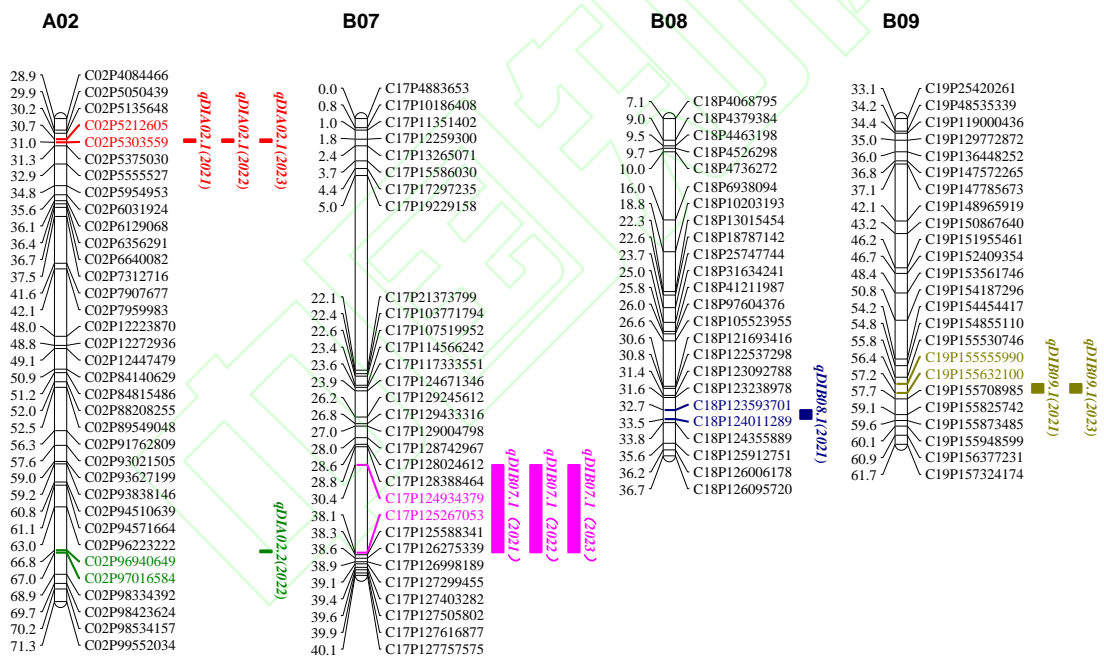


图 2 RIL 群体病情指数共定位区间

Fig.2 disease index co-localized interval in peanut RILs

### 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,这种分析方法也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三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二对加性-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一致，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，而在张梦圆等<sup>[15]</sup>的研究中，发现网斑病抗性由 1 对主基因加性-显性效应控制，仅只受主基因影响，推测与亲本材料与构建的群体不一致有关。

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 QTL 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，我们共定位了 5 个 QTL，分别是 *qDIA02.1*、*qDIA02.2*、*qDIB07*、*qDIB08*、*qDIB09*，这些 QTL 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 至 8.01。研究揭示，花生网斑病的抗性明显受环境因素影响，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<sup>[12]</sup>研究指出，与网斑病抗性相关联的 SNP 位点分布于 8 条染色体上。分别是 A02、A03、A10、B03、B06、B07、B08、B09，也与 Liu 等<sup>[5]</sup>在 A03、B03、B06、B07、B09 号染色体，张新友<sup>[14]</sup>在 A02、A10、B06、B08 号染色体，Wu 等<sup>[1]</sup>在 B06 号染色体发现与网斑病相关抗性基因相一致，说明花生的 A02、A10、B06、B07、B08、B09 染色体更有可能存在与网斑病抗性相关的基因，与本研究的 A02、B07、B08、B09 号染色体定位到相关 QTL 相似。另外，Liu 等<sup>[5]</sup>在 B07 的 Chr17\_bin3253-Chr17\_bin3254 区间检测到一个 QTL、B09 的 Chr19\_bin3690~Chr19\_bin3691 区间检测到一个 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 81090001~84990000bp、B08 的 69370001~73320000bp、B09 的 64060001~66560000bp 区间分别检测到 1 个 QTL，与本研究的 A02 的 5156086bp~5337994bp、B08 的 123876316bp~124037734bp、B09 的 155542801~155695022bp 区间结果不同，说明这些 QTL 是全新的。

此前，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三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* 在三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 genome-wide 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 Technology, 2022
- [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 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: 南京农业大学大豆研究所国家大豆改良中心作物遗传与种质创新国家重点实验室, 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: Soybean Research Institute of Nanjing Agricultural University / National Center for Soybean Improvement / State Key Laboratory of Crop Genetics and Germplasm Enhancement, 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(03): 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(03): 9-13