

野生大豆对大豆花叶病毒株系 SC13 的 抗性遗传和基因定位

陈珊宇^{1,2}, 王大刚^{2,3}, 郑桂杰², 马莹², 杨中路², 曹栋栋¹, 黄玉韬¹, 智海剑²

(¹ 浙江省农业科学院作物与核技术利用研究所, 杭州 310021; ² 作物遗传与种质创新国家重点实验室 /

南京农业大学大豆研究所 / 国家大豆改良中心, 南京 210095; ³ 安徽省农业科学院作物研究所 /

安徽省农作物品质改良重点实验室, 合肥 230031)

摘要: 大豆花叶病毒(SMV, soybean mosaic virus)病是广泛分布于我国各大豆产区的大豆主要病害之一。SMV 株系 SC13 是我国北方大豆产区广泛分布的株系之一。为拓宽大豆对 SMV 的抗病种质, 研究了我国大豆核心种质材料野生大豆 ZYD03715 对大豆花叶病毒株系 SC13 的抗性遗传方式, 确定与栽培大豆抗源对同一株系的抗性位点间的等位性关系, 并对抗性基因进行了标记定位。结果表明: 野生大豆抗源 ZYD03715 对 SMV 株系 SC13 的抗性由 1 对隐性基因控制, 广谱抗源科丰 1 号的抗性受 1 对显性基因控制, 且两个抗源携带的抗性基因是不等位的。采用分离群体组群分析发现, 野生大豆 ZYD03715 对 SC13 的抗性位点(r^sSC13)位于大豆 14 号染色体(B2 连锁群)上, 处于 2 个 SSR 标记 Satt416 和 Satt083 一侧, 与其距离分别为 4.1 cM 和 0.9 cM。利用科丰 1 号 × 南农 1138-2 的 F₂ 群体, 将科丰 1 号所携带的抗性基因(R^k_{SC13})定位在大豆 2 号染色体(D1b 连锁群)上的 Satt558 和 Sat_254 标记之间, 遗传距离分别为 3.7 cM 和 16.1 cM。以往发现大豆对 SMV 不同株系的抗性都分别由 1 对显性基因控制, 本研究在野生大豆中鉴定出隐性抗病基因, 并标记定位了该隐性抗病基因, 它将为大豆抗病性育种的分子标记辅助选择以及抗性基因的精细定位和克隆奠定基础。

关键词: 野生大豆; 大豆花叶病毒; 抗性; 隐性; 基因定位

Inheritance and Gene Mapping of Resistance to Soybean Mosaic Virus Strain SC13 in Soybean [*Glycine soja* Sieb. & Zucc.]

CHEN Shan-yu^{1,2}, WANG Da-gang^{2,3}, ZHENG Gui-jie², MA Ying², YANG Zhong-lu²,
CAO Dong-dong¹, HUANG Yu-tao¹, ZHI Hai-jian²

(¹ Institute of Crops and Nuclear Technology Utilization, Zhejiang Academy of Agricultural Sciences, Hangzhou 310021;

² National Key Laboratory for Crop Genetics and Germplasm Enhancement/Soybean Research Institute of Nanjing

Agricultural University/National Center for Soybean Improvement, Nanjing 210095; ³ Crop Institute of Anhui Academy

of Agricultural Sciences/Key Laboratory of Crop Quality Improvement of Anhui Province, Hefei 230031)

Abstract: Soybean mosaic virus (SMV) disease is one of the major soybean diseases widely distributed in soybean production areas in China. SMV strain SC13 is among the major strains occurring in northern China.

收稿日期: 2019-05-13 修回日期: 2019-06-17 网络出版日期: 2019-07-24

URL: <http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20190513001>

第一作者研究方向为豆类种质资源评价与抗病基因挖掘, E-mail: csy6227862@163.com

通信作者: 智海剑, 研究方向为大豆抗病遗传育种, E-mail: zhj@njau.edu.cn

基金项目: 国家重点研发计划(2017YFD0101501); 国家自然科学基金(31571687, 31571690); 中央高校基本科研业务费专项资金(KYT201801); 长江学者和创新团队发展计划(PCSIRT_17R55); 国家大豆产业技术体系(CARS-04); 浙江省重点研发计划(2019C02004); 江苏省现代作物生产协同创新(JCIC-MCP); 安徽省自然科学基金(1708085MC69)

Foundation project: The National Key R&D Program of China (2017YFD0101501), The National Natural Science Foundation of China (31571687, 31571690), The Fundamental Research Funds for the Central Universities (KYT201801), Program for Changjiang Scholars and Innovative Research Team in University (PCSIRT_17R55), The National Soybean Industrial Technology System of China (CARS-04), The National Key R&D Program of Zhejiang (2019C02004), Jiangsu Collaborative Innovation Center for Modern Crop Production (JCIC-MCP), The Natural Science Foundation of Anhui (1708085MC69)

In order to broaden the germplasm of soybean resistant to SMV, the inheritance mode of resistance of wild soybean ZYD03715, a core germplasm material of soybean in China, against SMV strain SC13 was studied. The allelic relationship between the resistant germplasm of cultivated soybean and the resistance loci against the same strain was determined, and the resistance genes were marked and mapped. The results showed that the resistance of the wild soybean ZYD03715 against SMV strain SC13 was controlled by a pair of recessive genes, whereas the resistance of the broad-spectrum resistant germplasm 'Kefeng 1 Hao' was controlled by a pair of dominant genes, and the resistance genes carried by the two resistant germplasms were nonallelic. Through the bulked segregant analysis, the resistance loci (r_{SC13}^y) of the wild soybean ZYD03715 against SC13 were located on soybean chromosome 14 (B2 linkage group), on the side of two SSR markers Satt416 and Satt083, with genetic distances of 4.1 cM and 0.9 cM, respectively. The resistance gene (R_{SC13}^k) carried by 'Kefeng 1 Hao' was mapped between Satt558 and Sat_254 markers on soybean chromosome 2 (D1b linkage group) by using F₂ population of 'Kefeng 1 Hao' × 'Nannong 1138-2', with genetic distances of 3.7 cM and 16.1 cM. In the past, it was found that the SMV-resistance of soybean was controlled by a pair of dominant genes. In this study, recessive resistance genes were identified in wild soybean and marked and mapped. It will lay a foundation for molecular marker-assisted selection and fine mapping and cloning of resistance genes in soybean breeding for disease-resistance.

Key words: soybean [*Glycine soja* Sieb. & Zucc.] soybean mosaic virus; resistance inheritance; recessive; gene mapping

大豆花叶病毒 (SMV, Soybean mosaic virus) 病在各个大豆产区广泛分布,大豆感染 SMV 后,其产量和品质受到严重影响,且没有有效的化学药剂可以防治。控制该病经济又有效的方法即是选育和种植抗病品种,针对当地优势大豆花叶病毒株系寻找优异的抗源,明确抗性遗传方式,并对抗性基因进行标记定位,将为大豆花叶病毒抗病品种的选育奠定基础。

获得优异的抗性资源是选育抗病品种的基础,栽培大豆的抗性材料筛选研究较多,刘玉芝等^[1]、周新安^[2]、李凯等^[3]、王大刚等^[4]、侯文焕等^[5]、王静华等^[6]从多年育成的栽培大豆中鉴定出一批优异的抗性材料。栽培大豆是由野生大豆驯化而成,国家种质资源库内保存了近万份野生大豆资源,野生大豆保留了许多优异基因,例如对多种病害的抗性基因(抗蚜虫、抗灰斑病、抗孢囊线虫)^[7],因此,开展野生大豆抗性基因的鉴定对拓宽抗病种质,降低抗性基因的遗传脆弱性具有重要意义。陈珊宇等^[8]研究发现野生大豆 ZYD03715 对 SMV 株系 SC13 等 3 个株系表现高抗。李开盛等^[9]发现了对东北 3 号株系表现高抗的野生大豆材料 1 份。史玉凤等^[10]也报道发现了 3 份河北野生大豆资源对 SMV 表现抗病。

野生大豆遗传多样性高,与栽培大豆间杂交结实性良好,将野生大豆携带的优异抗性基因转入栽培大豆可以改良大豆的抗性,而明确抗性遗传方式并定位新的抗性基因是发掘新基因进而开展大豆遗传改良的重要基础工作。国内外已有许多学者利

用筛选的抗性材料,先后研究了大豆对 SMV 的抗性遗传方式,大部分结果显示,栽培大豆对 SMV 的抗性主要由 1 对显性基因控制^[11-17],在大豆的 2、6、13 和 14 号染色体上标记定位了 21 个 SMV 抗病基因^[18-26],但对野生大豆抗性遗传方式的研究和抗性基因的标记定位鲜有见闻。

同一病毒株系对不同品种的侵染力存在差异,不同来源和类型的抗源所携带的抗性基因也并非完全一致。大豆花叶病毒株系 SC13 是我国北方大豆产区分布较广泛的株系之一,本研究在前期发现野生大豆 ZYD03715 对 SC13 株系具有抗性的基础上^[8],进一步研究野生大豆 ZYD03715 对 SC13 株系的抗性遗传方式,利用分子标记对 ZYD03715 携带的抗性基因进行定位,同时比较野生大豆抗源 ZYD03715 与栽培大豆广谱抗源科丰 1 号所携带的抗性基因之间是否存在等位关系,为丰富抗性基因类型以及分子标记辅助抗病基因的选择提供技术支撑。

1 材料与方法

1.1 材料

利用前期筛选出的抗 SC13 株系的野生大豆材料 ZYD03715 与感病品种南农 1138-2、大黄珠配置抗感杂交组合,广谱抗源栽培大豆品种科丰 1 号与野生大豆品种 ZYD03715 配置抗抗杂交组合,加代衍生出 F₁ 单株、F₂ 群体及 F_{2,3} 家系。其中我国北方大豆产区分布较广泛的 SMV 株系 SC13 由

南京农业大学提供,繁殖保存在南农 1138-2 上。ZYD03715、大黄珠(赣)由农业部种质资源与生物技术重点开放实验室邱丽娟研究员提供。

1.2 方法

1.2.1 人工摩擦接种法 在防虫网室内种植感病品种南农 1138-2 用于繁殖 SC13 株系。各抗感、抗抗杂交组合的 P₁、P₂、F₁、F₂ 和 F_{2,3} 在试验盆内播种,每盆留健康豆苗 25 株。当供试材料的首对真叶展平时,采用汁液人工摩擦接种法接种 SC13 株系,待第 1 对三出复叶展平时重复接种。设置南农 1138-2 为感病对照品种,以检查接种操作和环境因素的可靠性,当感病对照接种后完全发病才认定接种操作和环境条件能保证实验结果的可靠。

1.2.2 抗性遗传规律分析 接种 1 周后显症时开始定期调查发病情况,连续调查 2 个月至病情基本稳定。抗性反应分为抗病、顶枯和花叶 3 种类型,参照李海朝等^[13]的抗感划分标准,将抗性反应划分成 3 个级别,抗病(接种后没有症状或只在接种叶上出现局部枯斑而上位叶无症状)、顶枯(顶端生长点枯死,植株不能继续生长和结实,逐渐枯死)、花叶(系统花叶、皱缩、卷曲),本研究将花叶和顶枯划分为感病。分别统计各组合的 F₁、F₂ 和 F_{2,3} 各世代的抗感株数和比率,各世代抗感表型分离比例进行卡方(χ^2)适合性测验。

1.2.3 抗性基因定位 用 CTAB 法提取南农 1138-2 × ZYD03715 及科丰 1 号 × 南农 1138-2 组合 P₁、P₂、F₁、F₂ 群体基因组 DNA^[27]。随机选择等量的抗和感家系进行 DNA 混合,抗感家系各选择 15 株,制

备抗感池。选取在亲本 ZYD03715 和南农 1138-2 及科丰 1 号和南农 1138-2 间有多态性的 SSR 标记,用于抗、感池多态标记的筛选,在亲本、抗感池中均有多态性的标记即为与抗病位点紧密连锁的标记^[28]。

1.2.4 数据分析 分别将在抗、感池间筛选出的多态性标记在两个 F₂ 群体中进行 PCR 扩增和凝胶电泳检测。共出现 4 种带型,与抗病亲本 ZYD03715 和科丰 1 号呈现相同带型的植株(家系)记作“1”,与感病亲本南农 1138-2 和大黄珠呈现相同带型的植株(家系)记作“2”,和各组合的 F₁ 相同带型的植株(家系)记作“3”,无带型或带型不清记作“0”,将带型数据与表型鉴定数据共同分析,连锁分析软件使用 JoinMap 3.0,临界 LOD 值设为 10.0,重组率转化成图距采用 Kosambi 函数方法,单位 cM,构建连锁图并标定抗病基因。

2 结果与分析

2.1 抗性遗传分析

抗病鉴定结果表明(表 1),野生大豆材料 ZYD03715 和栽培大豆品种科丰 1 号对 SC13 均表现抗病,南农 1138-2 和大黄珠均表现感病。抗感杂交组合南农 1138-2 × ZYD03715 和大黄珠 × ZYD03715 的 F₁ 均表现感病, F₂ 出现抗感分离,经卡方测验分离比率符合 3:1(感:抗), F_{2,3} 各家系鉴定结果比例符合 1:2:1(抗:分离:感),说明 1 对隐性基因控制着野生大豆 ZYD03715 对 SC13 株系的抗性,用 r_{SC13}^y 定名该野生大豆携带的抗性基因。

表 1 参试杂交组合各世代对 SC13 株系的抗性反应

Table 1 Reaction of generations of crosses to strain SC13

亲本或后代 Parent or progeny of cross	株数或家系数 No. of plants or lines			χ^2	P
	总株数 Total	抗病 Resistance	分离 Separate		
南农 1138-2 (P ₁)	25				
ZYD03715 (P ₂)	20	20			
F ₁	6			6	
F ₂	153	37		116	0.05 (1:3)
F _{2,3}	118	29	58	31	0.10 (1:2:1)
大黄珠 (P ₁)	18			18	
ZYD03715 (P ₂)	20	20			
F ₁	9			9	
F ₂	145	37		108	0.02 (1:3)
F _{2,3}	141	33	68	40	0.87 (1:2:1)
科丰 1 号 (P ₁)	15	15			
南农 1138-2 (P ₂)	15			15	
F ₁	5	5			
F ₂	119	92		27	0.34 (3:1)
科丰 1 号 (P ₁)	15	15			
ZYD03715 (P ₂)	20	20			
F ₁	7	7			
F ₂	88	67		21	1.51 (13:3)

科丰1号 × 南农1138-2组合的F₁表现抗病, F₂群体卡方测验符合3:1(抗:感)的理论比率, 表明广谱抗源科丰1号对SC13株系的抗性由1对显性基因(R_{SC13}^k)控制, 该结果与郭东全等^[29]的报道一致。

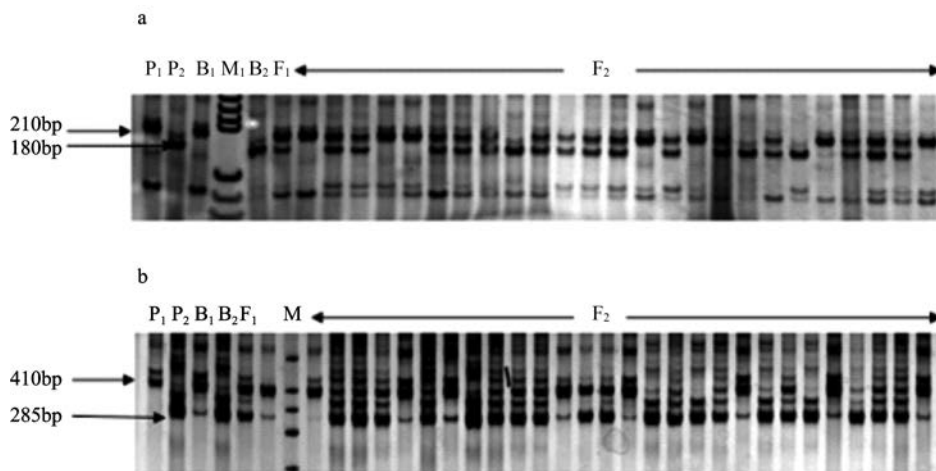
2.2 抗性基因的等位性分析

科丰1号 × ZYD03715抗抗杂交组合的F₁全部表现抗病, F₂出现抗感分离。由于科丰1号携带1个显性抗病基因 R_{SC13}^k , 而ZYD03715携带隐性抗病基因 r_{SC13}^y (这里加上标以区别两个不同抗性基因), 如果两个基因不在同一位点, F₂群体中只有 $r_{SC13}^k r_{SC13}^k R_{SC13}^y R_{SC13}^y$ 和 $r_{SC13}^k r_{SC13}^k R_{SC13}^y r_{SC13}^y$ 两种基因型的个体为感病, 其余基因型的个体都应是抗病。抗感表型理论分离比率为13:3, 实际得到的分离结果经卡方测验符合13:3(抗:感)的比率, 说

明科丰1号和ZYD03715各自携带一个不在同一位点的抗性基因, 即两个基因独立遗传。

2.3 抗性基因的定位

亲本南农1138-2和ZYD03715间开展了864对SSR标记的多态性筛选, 其中36.23%的标记表现多态性, 即313对。利用BSA研究发现, B2连锁群上的2个标记, 分别为Satt416和Satt083, 在感病亲本南农1138-2、抗病亲本ZYD03715及其杂交组合、抗感基因池中都表现多态性(图1)。将Satt083和Satt416分别检测含有152个F₂单株的群体, 验证与抗病基因 r_{SC13}^y 间的关系。结果发现, 野生抗病大豆品种ZYD03715携带对SC13的抗病基因 r_{SC13}^y 位于大豆14号染色体, 2个标记均与 r_{SC13}^y 紧密连锁, 遗传距离分别为0.9 cM和4.1 cM(图2)。



a: Satt083, b: Satt416; P₁: 南农1138-2, P₂: ZYD03715, B₁: 抗池, B₂: 感池, M: 分子量, F₁: F₁单株, F₂: F₂群体
a: Satt083, b: Satt416, P₁: 'Nannong 1138-2', P₂: ZYD03715, B₁: resistance bulk,
B₂: susceptible bulk, M: marker, F₁: F₁ plants, F₂: F₂ population

图1 SSR标记Satt083和Satt416在南农1138-2 × ZYD03715的F₂群体带型

Fig. 1 Amplification products of F₂ population from 'Nannong1138-2' × ZYD03715 with two SSR markers Satt083 and Satt416

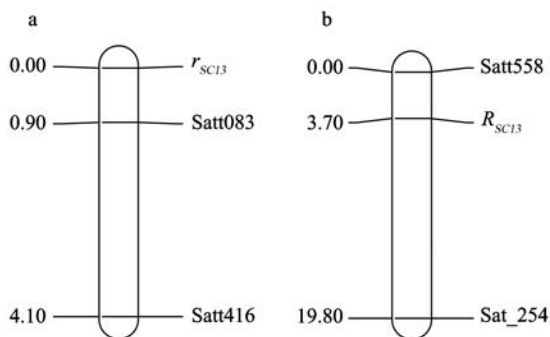
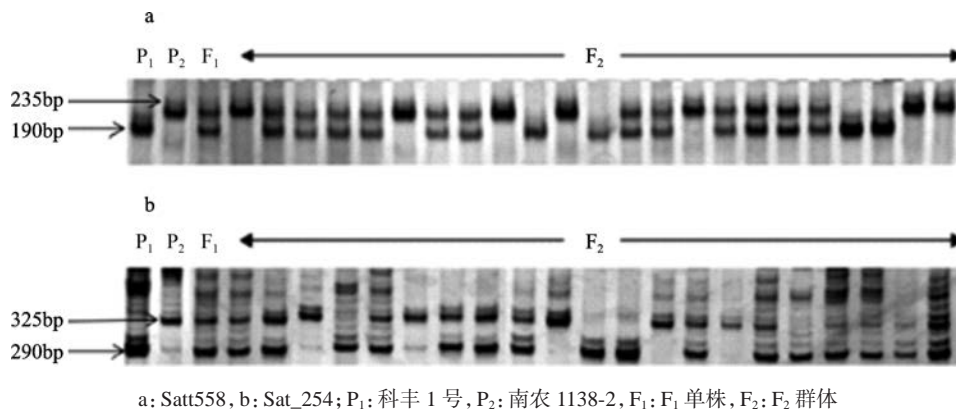


图2 抗性基因 r_{SC13} (a)和 R_{SC13} (b)在大豆14号和2号染色体上的遗传连锁图谱

Fig. 2 Genetic linkage map of r_{SC13} (a) and R_{SC13} (b) loci in chromosomes 14 and 2

将位于大豆2号(D1b连锁群)、13号(F连锁群)和14号(B2连锁群)染色体上的138对引物在亲本科丰1号和南农1138-2上进行筛选, 表现多态性有54对引物, 比例达到39%。在科丰1号和南农1138-2组成的杂交组合的F₂群体中, 亲本和抗感池中均表现多态性的微卫星标记分别为Sat_254和Satt558(图3), 在对含有119个F₂单株的群体进行检测和遗传连锁分析后, 结果将科丰1号携带对SC13的抗病基因RkSC13定位到大豆2号染色体(D1b连锁群)SSR标记Satt558和Sat_254之间, 遗传距离分别为3.7 cM和16.1 cM(图2)。



a: Satt558, b: Sat_254; P₁: 科丰 1 号, P₂: 南农 1138-2, F₁: F₁ 单株, F₂: F₂ 群体
a: Satt558, b: Sat_254, P₁: 'Kefeng 1 Hao', P₂: 'Nannong 1138-2', F₁: F₁ plants, F₂: F₂ population

图 3 SSR 标记 Satt558 和 Sat_254 在科丰 1 号 × 南农 1138-2 的 F₂ 群体带型
Fig. 3 Amplification products of F₂ population from 'Kefeng No.1 Hao' × 'Nannong 1138-2' with SSR markers Satt558 and Sat_254

3 讨论

中国拥有丰富的野生大豆资源^[30],栽培大豆是经过近 5000 年的驯化而来^[31]。目前,大豆对 SMV 的抗性遗传较多聚焦在栽培大豆中,部分学者也开展了对野生抗性资源的挖掘工作。Zhou 等^[31]研究表明:野生大豆中一半的抗性相关序列已在地方品种和育成品种中丢失。因此发掘野生大豆的抗性基因对挽救和拓宽大豆抗性种质十分必要。

以往较多研究表明,大豆对 SMV 的抗性遗传主要由 1 对显性基因控制^[11-17],这些抗性基因主要集中在 D1b、F 和 B2 等染色体上^[16-17]。也有个别报道显示大豆对 SMV 的抗性遗传由 1 对隐性基因控制,如郑翠明等^[32]曾发现栽培大豆品系 95-5383 对东北 3 号 SMV 株系是由 1 对隐性基因控制的且抗性基因不等位,并利用共显性 PAPD 标记 OPN11 980 /1070 确定了与 95-5383 抗病基因的遗传距离为 2.1cM,但没有明确与 95-5383 携带的抗病基因所在的大豆染色体位置。

本研究利用前期鉴定的野生大豆抗病材料 ZYD03715 配置抗感和抗抗杂交组合,结果发现 ZYD03715 对 SMV 优势株系 SC13 的抗性由 1 对隐性基因(r_{sc13}^y)控制,通过连锁分析,将该基因定位于大豆 14 号染色体(B₂ 连锁群)上,标记定位研究表明 Satt416 和 Satt083 等 2 个标记与 r_{sc13}^y 紧密连锁,与抗性基因间的遗传距离分别为 4.1cM 和 0.9cM。它是与栽培大豆不同的一个隐性抗病基因,也是野生大豆中发现抗大豆花叶病毒的新基因。拓宽了大豆抗 SMV 基因的数量,为利用野生大豆包含的优异基因改良栽培大豆抗 SMV 育种提供了支撑,为分子标记辅助育种及抗病基因的精细定位

和功能研究奠定了基础。

本研究对 SMV 株系 SC13 均表现抗病的科丰 1 号和 ZYD03715^[8,29]抗性基因间的关系也进行了分析,发现 ZYD03715 对 SMV 优势株系 SC13 的抗性由 1 对隐性基因(r_{sc13}^y)控制,定位在大豆 14 号染色体上,连锁的标记和遗传距离如上文所述。而广谱抗源科丰 1 号对 SMV 株系 SC13 的抗性由 1 对显性基因(R_{sc13}^k)控制,定位在大豆 2 号染色体上,位于 SSR 标记 Satt558 和 Sat_254 之间,遗传距离分别为 3.7 cM 和 16.1 cM。野生大豆 ZYD03715 所携带的抗性基因与栽培大豆科丰 1 号所携带的抗性基因一个是隐性抗病基因,一个是显性抗病基因,二者不等位,分别处于 14 号和 2 号染色体。

随着转基因技术的发展,克隆抗病基因有助于将抗病基因直接导入优良品种,加速抗病品种的培育。目前研究最为深入的是位于 13 号染色体上的抗病基因,这些抗性位点属于编码 NBS-LLR 结构域的抗性基因,介导大豆对 SMV 的抗性,这类抗性基因与病毒的无毒基因一般符合基因对基因假说,且遗传方式多为显性遗传。对于隐性抗病基因的研究,尽管在大豆中还鲜有报道,但在小麦、水稻、烟草等其他植物中已经被广泛证明^[33-36],例如, *eIF4E* 为植物中的一个重要转录因子,而病毒在转录的过程中也利用到此基因,通过多种研究手段证明 *eIF4E* 功能丧失时,植株的抗病能力会显著提升,表明在不影响植株基本生长的前提下,突变 *eIF4E* 基因可以作为一种抗病策略。本研究从野生大豆中鉴定出隐性遗传抗性位点,尽管其遗传位置与以往鉴定的位于 B₂ 上的抗性位点相近,但从遗传机制上分析,介导其抗性的基因类型可能与 *eIF4E* 基因类似,而非 NBS-LRR 类的抗性基因。

本研究从野生大豆中鉴定的抗性基因材料首先丰富了抗性遗传资源;其次,以往抗性基因多为显性基因,而发现的隐性抗性基因为抗病分子机制和机理的研究提供了新的方向,研究结果将丰富大豆抗 SMV 的理论。

参考文献

- [1] 刘玉芝,刘佳,王昱,任淑华,衣志刚. 国家大区北方春大豆参试品种(系)对大豆花叶病抗性鉴定. 吉林农业科学, 2005, 30(3): 41-42, 48
Liu Y Z, Liu J, Wang Y, Ren S H, Yi Z G. Identification of resistance of spring soybean cultivars (lines) to soybean mosaic disease in northern China. Journal of Jilin Agricultural Sciences, 2005, 30(3): 41-42, 48
- [2] 周新安. 春大豆中豆 29. 农家顾问, 2004(4): 28
Zhou X A. Spring soybean Zhongdou 29. Nongjia Guwen, 2004(4): 28
- [3] 李凯,刘志涛,李海朝,张锴,王成坤,任锐,卢为国,智海剑. 国家大豆区域试验品种对 SMV 和 SCN 的抗性分析. 大豆科学, 2013, 32(5): 670-675
Li K, Liu Z T, Li H C, Zhang K, Wang C K, Ren R, Lu W G, Zhi H J. Resistance to soybean mosaic virus and soybean cyst nematode of soybean cultivars from China national soybean uniform trials. Soybean Science, 2013, 32(5): 670-675
- [4] 王大刚,卢为国,马莹,刘宁,陈珊宇,郑桂杰,杨中路,刘若森,智海剑. 新育成大豆品种对 SMV 和 SCN 的抗性评价. 大豆科学, 2009, 28(6): 949-953
Wang D G, Lu W G, Ma Y, Liu N, Chen S Y, Zheng G J, Yang Z L, Liu R M, Zhi H J. Evaluation of resistance of soybean cultivars to soybean mosaic virus and soybean cyst nematode. Soybean Science, 2009, 28(6): 949-953
- [5] 侯文焕,林静,闫龙,杨春燕,陈强,杨永庆,王辰,谢令琴,张孟臣. 黄淮海北部地区大豆育成品种(系)对黄淮海主要 SMV 流行株系的抗性评价. 植物遗传资源学报, 2014, 15(4): 888-893
Hou W H, Lin J, Yan L, Yang C Y, Chen Q, Yang Y Q, Wang C, Xie L Q, Zhang M C. Evaluating soybean cultivars (accessions) from northern Huang-Huai-Hai resistance to major SMV strains of Huang-Huai-Hai. Journal of Plant Genetic Resources, 2014, 15(4): 888-893
- [6] 王静华,王凤敏,秦君,杨永庆,闫龙,刘兵强,谷峰,冯燕,张孟臣,赵宝华,杨春燕. 大豆品种对花叶病毒病株系 SC3 的抗性鉴定与农艺性状评价. 植物遗传资源学报, 2019, 20(4): 880-890
Wang J H, Wang F M, Qin J, Yang Y Q, Yan L, Liu B Q, Gu F, Feng Y, Zhang M C, Zhao B H, Yang C Y. Test for resistance to soybean mosaic virus isolate SC3 and evaluation of agronomic characters in soybean varieties. Journal of Plant Genetic Resources, 2019, 20(4): 880-890
- [7] 钟超,李银萍,孙素丽,刘章雄,邱丽娟,朱振东. 野生大豆资源对大豆疫病抗病性和耐病性鉴定. 植物遗传资源学报, 2015, 16(4): 684-690
Zhong C, Li Y P, Sun S L, Liu Z X, Qiu L J, Zhu Z D. Identification of resistance and tolerance to *Phytophthora sojae* in wild soybean germplasm. Journal of Plant Genetic Resources, 2015, 16(4): 684-690
- [8] 陈珊宇,郑桂杰,杨中路,刘若森,智海剑. 我国大豆核心种质南方材料对 SMV 流行株系的抗性评价. 中国油料作物学报, 2009, 31(4): 513-516
Chen S Y, Zheng G J, Yang Z L, Liu R M, Zhi H J. Evaluation of resistance to SMV of soybean core collection from southern China. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2009, 31(4): 513-516
- [9] 李开盛,王洪岩,曹越平. 大豆资源对大豆花叶病毒(SMV)东北 3 号株系与黄淮 7 号株系的抗性反应. 上海交通大学学报: 农业科学版, 2011, 29(3): 53-56, 61
Li K S, Wang H Y, Cao Y P. Investigation of the resistance characteristics of the soybean from various resources to the SMV-inoculated N3 and SC-7 germplasm. Journal of Shanghai Jiaotong University: Agricultural Science, 2011, 29(3): 53-56, 61
- [10] 史玉凤,朱英波,龙茹,杨晴,李海潮,李桂兰,乔亚科. 河北东部沿海地区野生大豆病毒病抗性与几种酶活性的关系. 植物病理学报, 2008, 38(4): 382-387
Shi Y F, Zhu Y B, Long R, Yang Q, Li H C, Li G L, Qiao Y K. Relationships between soybean mosaic virus (SMV) resistance and several enzyme activities from wild soybean in the eastern coastal region of Hebei province. Acta Phytopathologica Sinica, 2008, 38(4): 382-387
- [11] Chen P Y, Ma G, Buss G R, Gunduz I, Roane C W, Tolin S A. Inheritance and allelism tests of Raiden soybean for resistance to soybean mosaic virus. Journal of Heredity, 2001, 92(1): 51-55
- [12] Gunduz I, Buss G R, Chen P Y, Tolin S A. Genetic and phenotypic analysis of soybean mosaic virus resistance in PI88788 soybean. Phytopathology, 2004, 94(7): 678-692
- [13] 李海朝,智海剑,白丽,杨华,马莹,刘宁,王大刚. 大豆对 SMV 株系 SC-11 的抗性遗传及抗性基因的等位性研究. 大豆科学, 2006, 25(4): 365-368
Li H C, Zhi H J, Bai L, Yang H, Ma Y, Liu N, Wang D G. Studies on inheritance and allelism of resistance genes to SMV strain SC-11 in soybean. Soybean Science, 2006, 25(4): 365-368
- [14] 白丽,李海朝,马莹,王大刚,刘宁,智海剑. 大豆对大豆花叶病毒 SC-11 株系抗性的遗传及基因定位. 大豆科学, 2009, 28(1): 1-6
Bai L, Li H C, Ma Y, Wang D G, Liu N, Zhi H J. Inheritance and gene mapping of resistance to soybean mosaic virus strain SC-11 in soybean. Soybean Science, 2009, 28(1): 1-6
- [15] 王大刚,马莹,刘宁,郑桂杰,杨中路,杨永庆,智海剑. 大豆花叶病毒(SMV)株系 SC4 和 SC8 的抗性遗传分析. 作物学报, 2012, 38(2): 202-209
Wang D G, Ma Y, Liu N, Zheng G J, Yang Z L, Yang Y Q, Zhi H J. Inheritance of resistances to soybean mosaic virus strains SC4 and SC8 in soybean. Acta Agronomica Sinica, 2012, 38(2): 202-209
- [16] 王大刚,智海剑,张磊. 大豆抗大豆花叶病毒研究进展. 中国油料作物学报, 2013, 35(3): 341-348
Wang D G, Zhi H J, Zhang L. Review on resistance to soybean mosaic virus in soybean. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2013, 35(3): 341-348
- [17] 王大刚,李凯,智海剑. 大豆抗大豆花叶病毒病基因研究进展. 中国农业科学, 2018, 51(16): 3040-3059
Wang D G, Li K, Zhi H J. Progresses of resistance on soybean mosaic virus in soybean. Agricultural Sciences in China, 2018, 51(16): 3040-3059
- [18] 李凯,智海剑. 大豆对大豆花叶病毒病抗性的研究进展. 大豆科学, 2016, 35(4): 525-530

- Li K, Zhi H J. Advances in resistance to soybean mosaic virus disease in soybean. *Soybean Science*, 2016, 35 (4): 525-530
- [19] Suh S J, Bowman B C, Jeong N, Yang K, Kastl C, Tolin S A, Saghai-Marooof M A, Jeong S C. The Rsv3 locus conferring resistance to soybean mosaic virus is associated with a cluster of coiled-coil nucleotide-binding leucine-rich repeat genes. *The Plant Genome*, 2011, 4 (1): 55-64
- [20] Ilut D C, Lipka A E, Jeong N, Bae D N, Kim D H, Kim J H, Redekar N, Yang K, Park W, Kang S T, Kim N, Moon J K, Saghai M M A, Gore M A, Jeong S C. Identification of haplotypes at the Rsv4 genomic region in soybean associated with durable resistance to soybean mosaic virus. *Theoretical and Applied Genetics*, 2016, 129 (3): 453-468
- [21] Klepadlo M, Chen P Y, Shi A N, Mason R E, Korth K L, Srivastava V S, Wu C J. Two tightly linked genes for soybean mosaic virus resistance in soybean. *Crop Science*, 2017, 57 (4): 1-10
- [22] Zhao L, Wang D G, Zhang H Y, Shen Y C, Yang Y Q, Li K, Wang L Q, Yang Y H, Zhi H J. Fine mapping of the RSC8 locus and expression analysis of candidate SMV resistance genes in soybean. *Plant Breeding*, 2016, 135 (6): 701-706
- [23] Adhimoalam K, Li K, Jiang H, Ren R, Li G, Zhi H J, Chen S Y, Gai J Y. Inheritance, fine-mapping, and candidate gene analyses of resistance to soybean mosaic virus strain SC5 in soybean. *Molecular Genetics and Genomics*, 2017, 292 (4): 811-822
- [24] Adhimoalam K, Li K, Li C, Yin J L, Li N, Yang Y H, Song Y P, Ren R, Zhi H J, Gai J Y. Fine-mapping and identifying candidate genes conferring resistance to soybean mosaic virus strain SC20 in soybean. *Theoretical and Applied Genetics*, 2018, 131 (2): 461-476
- [25] Ren R, Liu S C, Adhimoalam K, Wang T, Niu H P, Yin J L, Yang Y H, Wang L Q, Yang Q H, Zhi H J, Li K. Fine-mapping and identification of a novel locus *Rsc₁₅* underlying soybean resistance to soybean mosaic virus. *Theoretical & Applied Genetics*, 2017, 130 (11): 2395-2410
- [26] 李凯, 任锐, 王涛, 高乐, 落金艳, 刘士超, 智海剑, 盖钧镒. 大豆对大豆花叶病毒 SC18 株系的抗性遗传和基因定位. *大豆科学*, 2017, 36 (2): 187-192
- Li K, Ren R, Wang T, Gao L, Luo J Y, Liu S C, Zhi H J, Gai J Y. Genetic analysis and mapping of soybean mosaic virus resistance genes to SC18 in soybean. *Soybean Science*, 2017, 36 (2): 187-192
- [27] Saghai-Marooof M A, Soliman K M, Jorgensen R A, Allard R W. Ribosomal DNA spacer-length polymorphisms in barley: mendelian inheritance, chromosomal location, and population dynamics. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1984, 81 (24): 8014-8018
- [28] Michelmore R M, Paran I, Kesseli R V. Identification of markers linked to disease-resistance genes by bulked segregant analysis: a rapid method to detect markers in specific genomic regions by using segregating populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1991, 88 (21): 9828-9832
- [29] 郭东全, 王延伟, 智海剑, 盖钧镒, 李海朝, 李凯. 大豆对 SMV SC-13 株系群的抗性遗传及基因定位的研究. *大豆科学*, 2007, 26 (1): 21-24
- Guo D Q, Wang Y W, Zhi H J, Gai J Y, Li H C, Li K. Inheritance and gene mapping of resistance to SMV strain group SC-13 in soybean. *Soybean Science*, 2007, 26 (1): 21-24
- [30] 董英山. 中国野生大豆研究进展. *吉林农业大学学报*, 2008, 30 (4): 394-400
- Dong Y S. Advances of research on wild soybean in China. *Journal of Jilin Agricultural University*, 2008, 30 (4): 394-400
- [31] Zhou Z K, Jiang Y, Wang Z, Gou Z H, Yu J L, Li W Y, Yu Y J, Shu L P, Zhao Y J, Ma Y M, Fang C, Shen Y T, Liu T F, Li C C, Gao Y D, Xiang H, Zhu B G, Lee S H, Wang W, Tian Z X. Resequencing 302 wild and cultivated accessions identifies genes related to domestication and improvement in soybean. *Nature Biotechnology*, 2015, 33 (4): 408-414
- [32] 郑翠明, 常汝镇, 邱丽娟. 大豆对 SMV3 号株系的抗性遗传分析及抗病基因的 RAPD 标记研究. *中国农业科学*, 2001, 34 (1): 14-18
- Zheng C M, Chang R Z, Qiu L J. Inheritance of resistance to SMV3 and identification of RAPD marker linked to the resistance gene in soybean. *Agricultural Sciences in China*, 2001, 34 (1): 14-18
- [33] Maule A J, Caranta C, Boulton M I. Sources of natural resistance to plant viruses: status and prospects. *Molecular Plant Pathology*, 2007, 8 (2): 223-231
- [34] 白耀博, 张玉, 姚未远, 李强, 井金学, 王保通. 普通小麦 - 柔软滨麦草易位系 M852-1 抗条锈基因的遗传分析和分子作图. *植物病理学报*, 2013, 43 (2): 166-172
- Bai Y B, Zhang Y, Yao W Y, Li Q, Jing J X, Wang B T. Genetic analysis and molecular mapping of stripe rust resistance gene in wheat *Leymus mollis* translocation line M852. *Acta Phytopathologica Sinica*, 2013, 43 (2): 166-172
- [35] 孙明铭, 蒋彩虹, 罗朝鹏, 杨军, 张剑锋, 蒲文宣, 刘万峰, 杨爱国, 程立锐. 烟草黄绿叶突变体的遗传分析与基因定位. *植物遗传资源学报*, 2018, 19 (5): 942-950
- Sun M M, Jiang C H, Luo C P, Yang J, Zhang J F, Pu W X, Liu W F, Yang A G, Cheng L R. Genetic analysis and mapping of a yellow-green leaf mutant of tobacco (*Nicotiana tabacum* L.). *Journal of Plant Genetic Resources*, 2018, 19 (5): 942-950
- [36] 储昭晖. 水稻白叶枯病隐性抗病基因 *xa13* 的分离与鉴定. 武汉: 华中农业大学, 2005
- Chu Z H. Isolation and characterization of a recessive resistance gene, *xa13*, for bacterial blight in rice. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2005