

冀东野生大豆对大豆花叶病毒的抗性鉴定及抗病反应

王 宇¹, 张 锴², 孙伟明², 王 帅¹, 曹红梅¹, 董秋平², 张华雪², 李 凯³

(1. 河北科技师范学院 园艺科技学院, 河北 秦皇岛 066000; 2. 河北科技师范学院 生命科技学院, 河北 秦皇岛 066000; 3. 南京农业大学 国家大豆改良中心/作物遗传与种质创新国家重点实验室, 江苏 南京 210095)

摘 要:对冀东地区收集的 162 份野生大豆 (*Glycine soja*) 材料进行大豆花叶病毒 (SMV) 抗性鉴定并对筛选到的抗、感材料植株体内的过氧化物酶 (POD)、过氧化氢酶 (CAT)、超氧化物歧化酶 (SOD)、抗坏血酸过氧化物酶 (APX) 活性及病程相关基因 *GmPR-1* 和 *GmPR-10* 的表达进行测定。结果表明:抗病野生大豆材料 7 份 (4.3%), 中抗材料 6 份 (3.7%), 中感材料 62 份 (38.3%), 感病材料 87 份 (53.7%);抗病材料 POD 和 CAT 活性比对照显著增加, 而感病材料显著降低, 抗病材料的 *GmPR-1* 和 *GmPR-10* 基因表达量比对照显著增加, 感病材料与对照无显著差异, 初步表明 POD、CAT 及病程相关基因 *GmPR-1* 和 *GmPR-10* 可能与大豆抗病性有关。

关键词:野生大豆;大豆花叶病毒;抗性鉴定;基因表达

中图分类号:S565.1 **文献标识码:**A **DOI:**10.11861/j.issn.1000-9841.2017.01.0092

Resistance Identification and Response of Wild Soybean (*Glycine soja*) to Soybean Mosaic Virus in Eastern Hebei Province

WANG Yu¹, ZHANG Kai², SUN Wei-ming², WANG Shuai¹, CAO Hong-mei¹, DONG Qiu-ping², ZHANG Hua-xue², LI Kai³

(1. College of Horticultural Science and Technology, Hebei Normal University of Science and Technology, Qinhuangdao 066000, China; 2. Life Science and Technology Institute, Hebei Normal University of Science and Technology, Qinhuangdao 066000, China; 3. National Center for Soybean Improvement of Nanjing Agricultural University/National Key Laboratory for Crop Genetics and Germplasm Enhancement, Nanjing 210095, China)

Abstract: In this study, the resistance identification of 162 wild soybean (*Glycine soja*) to *Soybean Mosaic Virus* (SMV) and the enzymatic activity of peroxidase (POD), catalase (CAT), superoxide dismutase (SOD), ascorbate peroxidase (APX) and genes expression of *GmPR-1* and *GmPR-10* in resistance/susceptible wild soybean plants were investigated. The results showed that 7 wild soybean materials were resistance accessions (4.3%), 6 materials were moderately resistance accessions (3.7%), 62 materials were intermediate accessions (38.3%) and 87 materials were susceptible accessions (53.7%). The activity of POD and CAT in resistance plants were significantly increased compared to CK, whereas the activity of these two enzymes were significantly decreased in susceptible plants, the expression of *GmPR-1* and *GmPR-10* in resistance plants were significantly increased compared to susceptible plants. Preliminarily showed that POD, CAT and *GmPR-1* and *GmPR-10* may be related to resistance response in soybean-SMV interaction.

Keywords: Wild soybean (*Glycine soja*); *Soybean Mosaic Virus*; Resistance identification; Gene expression

大豆花叶病毒 (*Soybean Mosaic Virus*, SMV) 病是大豆的主要病害之一, 在我国东北^[1], 黄淮海^[2-4] 及南方大豆产区^[5] 都有流行。由于缺少防治病毒的专用药剂, 种植抗病品种成为降低病毒危害的主要途径。我国是大豆的起源地, 保存有丰富的野生大豆 (*Glycine soja*) 资源, 其中绝大多数是我国特有的, 野生大豆资源中蕴含丰富的抗性基因。史凤玉等^[6-7] 分别对来源于河北东部沿海地区的 129 和 85 份野生大豆材料进行抗 SMV 鉴定, 结果表明分别有

3 和 5 份材料抗大豆花叶病毒病, 证明野生大豆中的抗性基因十分丰富。

植物对病原物的抗扩展性 (抗病反应) 分为组成型抗性和诱导型抗性^[8], 前者是指植物细胞表面的物理屏障、细胞内部固有的对病原菌有毒的物质等, 是植物在与病原菌接触以前就存在的。史凤玉等^[7] 对野生大豆叶片形态结构与抗病毒病关系的研究表明, 野生大豆叶片蜡质含量与其对病毒病的抗性呈显著正相关, 表明野生大豆对 SMV 存在组成

收稿日期: 2016-11-04
基金项目: 河北省自然科学基金 (C2016407069); 河北省高校科学技术研究项目 (QN2015097); 国家自然科学基金 (31671718); 中央高校基本科研业务费 (Y0201600115); 国家现代农业产业技术体系 (CARS-04)。
第一作者简介: 王宇 (1986-), 女, 硕士, 主要从事大豆抗病育种研究。E-mail: Wangyu66yuanyi@163.com。
通讯作者: 李凯 (1979-), 男, 博士, 副教授, 从事大豆抗病育种研究。E-mail: Kail@njau.edu.cn。

型抗性;诱导型抗性是在病原物感染植物过程中产生的,可通过多种方式来抵御病原物的侵染,如加固细胞壁、合成植保素、表达病程相关蛋白以及发生过敏反应(hypersensitive reaction, HR)、系统获得性抗性(systemic acquired resistance, SAR)等。其中,HR 是植物在受到病原物侵染后,其 *R* 基因特异性识别病原物的无毒基因(*avr*),激发抗病信号通路而引发的一种抗性反应。发生 HR 的植株其体内活性氧(reactive oxygen species, ROS)含量升高,内源 SA 含量升高伴随着病程相关蛋白的表达,一氧化氮(nitric oxide, NO)含量、Ca²⁺ 流向发生变化。病原物侵染植株常伴随着植株体内活性氧(ROS)爆发,ROS 被认为是直接的杀菌物质^[9],在适宜的浓度下抑制某些病原物的侵染。此外,ROS 在一些信号通路中还扮演着信号分子的作用。已有研究表明,ROS 可促进植保素以及活性氧保护酶类的合成,使细胞壁发生木质化而强化细胞壁,并且在 MAPK 信号通路中可以激活 MAPK 活性,导致 Ca²⁺ 流向变化并最终激活一些 ROS 敏感型转录因子的表达^[10-11]。对于野生大豆 SMV 的诱导型抗性研究方面,李开盛等^[12]以不同 SMV 抗性的野生大豆和栽培大豆为材料对植株体内的苯丙氨酸解氨酶(PAL)、过氧化物酶(POD)、超氧化物歧化酶(SOD)活性进行了动态测定,发现抗病品种感染病毒后,叶片中各酶活性比对照高,感病品种比对照低;野生大豆酶活性变化比较缓慢,栽培大豆酶活性变化比较迅速,说明野生大豆和栽培大豆 SMV 抗性有相同之处。

诱导型抗性是多种生物物质参与调控的复杂网络系统,在植物对抗病原物的侵染中发挥十分重要的作用。目前,野生大豆是否存在相应抗性机制还不清楚。本研究在前人基础上进一步对野生大豆进行 SMV 抗性鉴定,并对 SMV 侵染抗性野生大豆体内抗氧化酶活性及抗病相关基因的表达进行测定,以探究野生大豆 SMV 抗性机制。

1 材料与方法

1.1 材料

供试的 162 份野生大豆材料由河北科技师范学院野生大豆遗传资源课题组提供。

河北省 SMV 优势株系 SC7^[3]由南京农业大学提供。SC7 是黄淮海、长江流域以及北方春大豆产区的强毒、优势株系^[13]。

1.2 方法

接种前将 SMV 株系 SC7 的毒源接种于感病品种南农 1138-2 上,接种时取发病严重植株的上位叶在磷酸缓冲液(pH7.4)中研磨成匀浆,以保证所

接种病毒的活力。

接种材料种于温室中,接种在第一对真叶完全展开时进行,采用人工摩擦接种,以南农 1138-2 为感病对照品种,以检测接种操作和环境条件是否适合感病品种充分发病。温室定期喷药杀灭蚜虫,以防止蚜虫对 SMV 的传播而造成不同株系之间的交叉感染。

于 V3 期对 SMV 接种后的野生大豆上位叶症状进行调查。按智海剑等^[14]的方法对野生大豆接种 SMV 后的症状、病级进行调查并计算病情指数(disease index, DI)。

抗氧化酶活性测定在接种 0,2,4,6 h 后测定。选取抗性鉴定为抗病的野生大豆材料 2010 编 10,感病野生大豆材料 2010 编 6 为试验对象,以接种缓冲液为对照。过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)、超氧化物歧化酶(SOD)及抗坏血酸过氧化物酶(APX)均采用南京建成生物技术公司的试剂盒进行测定。

抗病相关基因表达分析利用 Real-time PCR 技术进行。取接种 0,2,4,6 h 后抗、感植株叶片提取总 RNA,以反转录后的 cDNA 为模板,大豆 *β-Tubulin* 基因为内参基因,实时定量 PCR 体系按照 One Step SYBR[®] PrimeScript[™] RT-PCR Kit (Code No. RR066A, TAKARA)试剂盒说明书进行。各引物序列见表 1。Real time-PCR 仪器为 Bio-Rad CFX96 荧光定量 PCR 仪。

表 1 qRT-PCR 技术所用引物

Table 1 Primer sequences used for qRT-PCR

基因	上游引物	下游引物
Genes	Forward primers	Reverse primers
<i>GmPR-1</i>	AAAATGTGGCTTGATGAG AAAT	ATCCAAGACGCACCGAGT
<i>GmNPR1</i>	CTCCGCCGCAAACCT	ATCATCTGAGTCCAACGCC
<i>Tubulin</i>	GGAGTTCACAGAGGCAGAG	CACTTACGCATCACATAGCA

1.3 数据分析

采用 SAS 9.2 统计软件进行差异显著性分析。

2 结果与分析

2.1 野生大豆对 SMV 的抗性鉴定结果

由表 2 可知,表现抗病的大豆材料(DI = 0 ~ 15)有 7 份:2010 编 10,2010 编 20,2010 编 16,2012 编 66,2012 编 87,2012 编 89,2012 编 100,占供试材料的 4.3%;表现中抗(DI = 16 ~ 30)的有 6 份,占供试材料的 3.7%;表现中感(DI = 31 ~ 50)的有 62 份,占供试材料的 38.3%;表现感病(DI = 51 ~ 100)的有 87 份,占供试材料的 53.7%。

表 2 野生大豆材料的 SMV 抗性鉴定结果

Table 2 The results of SMV resistance identification of wild soybean

材料编号 Material No.	症状 Symptom	病情指数 Disease index/%	抗感类型 Disease reaction type	材料编号 Material No.	症状 Symptom	病情指数 Disease index/%	抗感类型 Disease reaction type	材料编号 Material No.	症状 Symptom	病情指数 Disease index/%	抗感类型 Disease reaction type
2010 编 10	—	0	R	2010 编 27	MN	0.50	MS	2012 编 47	MN	0.63	S
2010 编 16	—	0	R	2010 编 32	MN	0.50	MS	2012 编 71	MN	0.63	S
2012 编 66	—	0	R	2010 编 34	M	0.50	MS	2010 编 14	N	0.67	S
2012 编 87	—	0	R	2010 编 42	M	0.50	MS	2010 编 28	MN	0.67	S
2012 编 89	—	0	R	2010 编 50	M	0.50	MS	2010 编 37	MN	0.67	S
2012 编 100	—	0	R	2010 编 59	M	0.50	MS	2010 编 49	LMN	0.67	S
2010 编 20	LM	0.14	R	2010 编 62	MN	0.50	MS	2010 编 65	MN	0.67	S
2010 编 47	M	0.17	MR	2010 编 75	MN	0.50	MS	2010 编 70	MN	0.67	S
2010 编 12	LM	0.25	MR	2010 编 78	MN	0.50	MS	2010 编 71	LM	0.67	S
2010 编 40	LM	0.25	MR	2010 编 99	MN	0.50	MS	2010 编 73	MN	0.67	S
2010 编 79	LM	0.25	MR	2010 编 105	M	0.50	MS	2010 编 85	MN	0.67	S
2012 编 12	M	0.25	MR	2012 编 18	LM	0.50	MS	2012 编 25	MN	0.67	S
2010 编 15	M	0.29	MR	2012 编 18	LM	0.50	MS	2012 编 75	MN	0.67	S
2010 编 1	MN	0.33	MS	2012 编 24	MN	0.50	MS	2010 编 91	M	0.68	S
2010 编 48	LM	0.33	MS	2012 编 54	M	0.50	MS	2010 编 84	MN	0.69	S
2010 编 57	M	0.33	MS	2012 编 68	M	0.50	MS	2010 编 58	M	0.70	S
2010 编 93	MN	0.33	MS	2012 编 69	MN	0.50	MS	2012 编 38	N	0.71	S
2012 编 8	MN	0.33	MS	2012 编 70	MN	0.50	MS	2012 编 32	MN	0.72	S
2012 编 49	M	0.33	MS	2012 编 90	LM	0.50	MS	2012 编 5	MN	0.72	S
2012 编 52	M	0.33	MS	2012 编 98	LM	0.50	MS	2010 编 89	MN	0.73	S
2012 编 94	M	0.33	MS	2012 编 99	M	0.50	MS	2010 编 8	M	0.75	S
2010 编 24	M	0.36	MS	2012 编 73	MN	0.51	S	2010 编 23	MN	0.75	S
2012 编 40	MN	0.38	MS	2010 编 53	MN	0.51	S	2010 编 43	MN	0.75	S
2010 编 100	M	0.39	MS	2010 编 2	MN	0.53	S	2010 编 46	MN	0.75	S
2010 编 4	MN	0.40	MS	2012 编 23	MN	0.53	S	2010 编 55	MN	0.75	S
2010 编 25	M	0.40	MS	2012 编 59	M	0.53	S	2010 编 66	MN	0.75	S
2010 编 35	MN	0.40	MS	2012 编 26	MN	0.54	S	2010 编 69	MN	0.75	S
2010 编 38	M	0.40	MS	2012 编 72	MN	0.54	S	2010 编 72	M	0.75	S
2010 编 45	MN	0.40	MS	2010 编 36	MN	0.54	S	2010 编 76	M	0.75	S
2010 编 51	M	0.40	MS	2012 编 34	MN	0.54	S	2010 编 92	MN	0.75	S
2010 编 104	MN	0.40	MS	2012 编 46	M	0.56	S	2010 编 95	M	0.75	S
2012 编 9	LM	0.40	MS	2012 编 65	N	0.56	S	2010 编 96	MN	0.75	S
2012 编 16	M	0.40	MS	2012 编 39	MN	0.56	S	2012 编 12	MN	0.75	S
2012 编 27	MN	0.40	MS	2012 编 20	MN	0.57	S	2012 编 16	M	0.75	S
2012 编 42	MN	0.40	MS	2010 编 14	MN	0.58	S	2012 编 35	MN	0.79	S
2012 编 51	N	0.40	MS	2010 编 39	MN	0.58	S	2010 编 29	MN	0.80	S
2012 编 55	M	0.40	MS	2012 编 11	M	0.58	S	2012 编 1	MN	0.80	S
2010 编 94	MN	0.41	MS	2012 编 641	M	0.58	S	2012 编 44	MN	0.80	S
2010 编 22	M	0.42	MS	2010 编 44	MN	0.60	S	2010 编 56	MN	0.83	S
2010 编 26	MN	0.42	MS	2010 编 52	MN	0.60	S	2010 编 67	MN	0.83	S
2010 编 98	MN	0.42	MS	2010 编 60	M	0.60	S	2012 编 22	MN	0.83	S

续表 2

材料编号 Material No.	症状 Symptom	病情指数 Disease index/%	抗感类型 Disease reaction type	材料编号 Material No.	症状 Symptom	病情指数 Disease index/%	抗感类型 Disease reaction type	材料编号 Material No.	症状 Symptom	病情指数 Disease index/%	抗感类型 Disease reaction type
2010 编 102	MN	0.42	MS	2010 编 61	M	0.60	S	2010 编 87	M	0.88	S
2012 编 6	MN	0.43	MS	2010 编 77	M	0.60	S	2012 编 74	MN	0.88	S
2010 编 12	MN	0.43	MS	2010 编 81	MN	0.60	S	2010 编 6	M	1.00	S
2010 编 101	MN	0.43	MS	2010 编 88	M	0.60	S	2010 编 31	M	1.00	S
2010 编 16	MN	0.44	MS	2012 编 4	MN	0.60	S	2010 编 54	MN	1.00	S
2010 编 90	MN	0.44	MS	2012 编 7	MN	0.60	S	2010 编 63	MN	1.00	S
2010 编 86	MN	0.44	MS	2012 编 29	MN	0.60	S	2010 编 68	MN	1.00	S
2012 编 53	M	0.46	MS	2012 编 36	MN	0.60	S	2010 编 80	MN	1.00	S
2012 编 56	MN	0.46	MS	2012 编 2	MN	0.62	S	2012 编 19	LM	1.00	S
2010 编 74	NM	0.48	MS	2010 编 83	M	0.63	S	2012 编 48	MN	1.00	S
2012 编 37	MN	0.48	MS	2012 编 3	M	0.63	S	2012 编 58	N	1.00	S
2010 编 10	MN	0.50	MS	2012 编 17	MN	0.63	S	2012 编 84	M	1.00	S
2010 编 15	M	0.50	MS	2012 编 33	MN	0.63	S	2012 编 93	LM	1.00	S

- : 无症状;M:花叶症状;LM:轻花叶症状;N:坏死症状;R:抗;MR:中抗;MS:中感;S:感病。
- : Symptomless; M; Mosaic symptom; LM; Little mosaic symptom; N; Necrosis; R; Resistant; MR; Moderate resistant; MS; Moderate susceptible; S;Susceptible.

2.2 接种 SMV 后抗、感野生大豆材料的抗氧化酶系活性情况

由表 3 可知,抗性野生大豆材料体内 CAT 活性在接种后 0,2 h 比对照显著增加,之后与对照无显著差别,而感病材料 CAT 活性在接种后 0,2,4,6 h

比对照均显著下降;抗性野生大豆材料体内 POD 活性在接种后比对照显著升高,感病材料 POD 活性在接种各时间点均比对照显著降低;SOD 和 APX 两种酶活性在抗、感野生大豆材料接种 SMV 后与对照相比各时间点均无显著差别。

表 3 抗、感野生大豆材料接种 SMV 后的酶活性
Table 3 The enzymatic activity in resistance/susceptible wild soybean after SMV inoculation (U·g⁻¹FW)

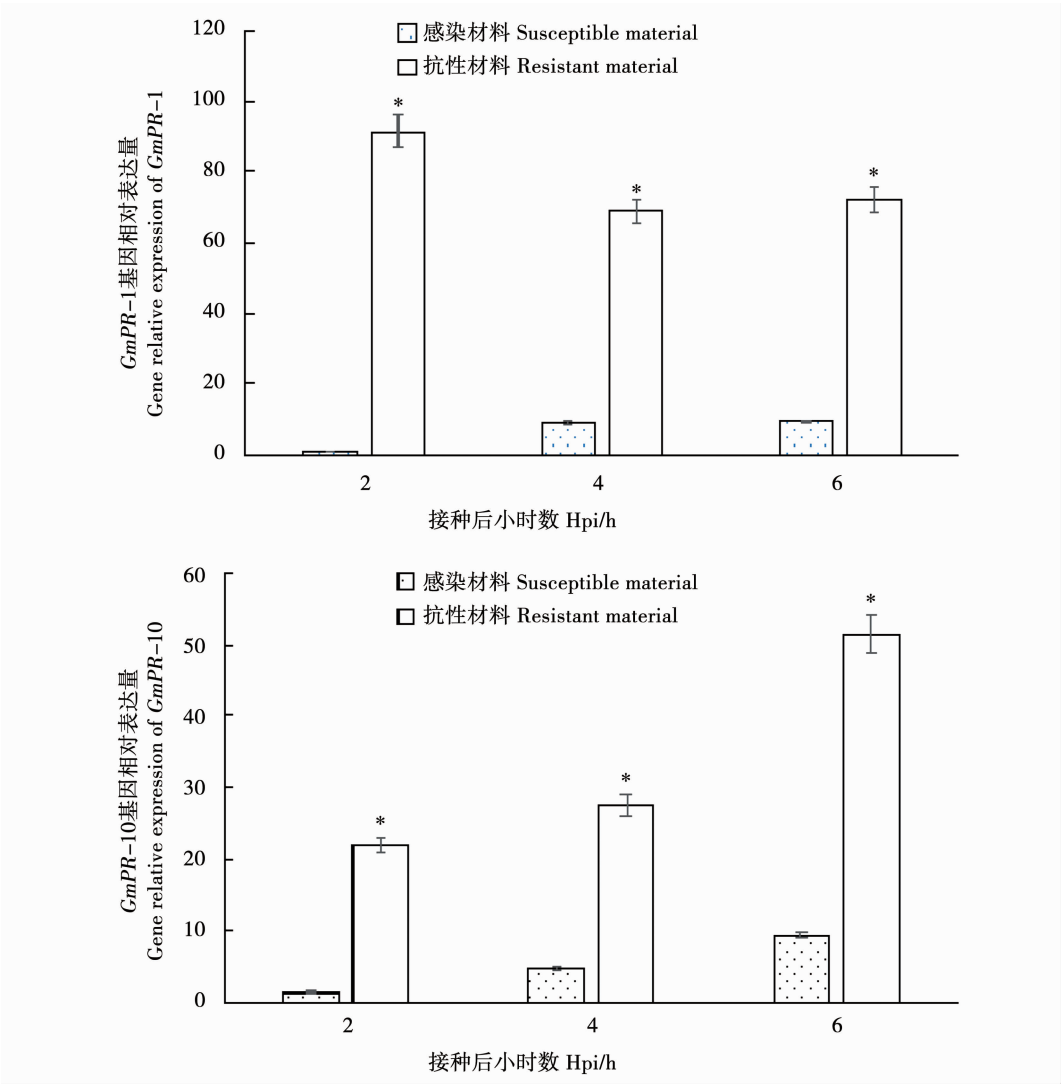
抗氧化酶类 Antioxidant enzymes	材料抗感类型 Resistance/ susceptible type	接种后小时数 Hours post inoculation/h				
		CK	0	2	4	6
POD	R	346.90 a	439.48 b	442.14 b	501.56 b	487.68 b
	S	465.54 a	322.69 b	328.64 b	395.06 b	329.71 b
CAT	R	58.62 a	79.79 b	72.57 b	55.30 a	61.33 a
	S	59.02 a	10.74 b	17.36 b	6.83 b	6.22 b
SOD	R	121.98 a	102.72 a	100.99 a	92.47 a	114.81 a
	S	88.64 a	103.70 a	105.93 a	98.77 a	100.25 a
APX	R	0.07 a	0.04 a	0.04 a	0.17 a	0.19 a
	S	0.01 a	0.04 a	0.27 a	0.06 a	0.01 a

横向比较,不同小写字母表示差异显著($P<0.05$)。R:抗性野生大豆材料;S:感病野生大豆材料。
By horizontal comparison, different lowercase indicate significant difference ($P<0.05$). R;Resistance wild soybean material;S;Susceptible wild soybean material.

2.3 接种 SMV 后抗、感野生大豆材料抗病相关基因的表达

对 SMV 侵染后抗、感野生大豆植株内抗病相关基因的表达进行了测定(图 1)。发现抗性材料在接

种后的 2,4,6 h *GmPR*-1 及 *GmPR*-10 基因的表达量比对照显著升高,而感病材料各时间点的两个基因表达量与对照相比无显著差异。



* 表示在 0.05 水平上差异显著。
* indicate significant difference at 0.05 probability level.

图 1 抗性材料与感病材料中 *GmPR-1* 及 *GmPR-10* 的基因表达量

Fig. 1 The genes expression of *GmPR-1* and *GmPR-10* in resistance and susceptible materials

3 结论与讨论

野生大豆中蕴含有丰富的抗性基因,可以作为改善和扩展栽培大豆基因的来源。野生大豆对 SMV 的抗性表现多样,大部分表现中感或感病^[15],但也有抗性较好的报道。史凤玉等^[6-7]通过野生大豆对 SMV 的抗性鉴定,发现 8 份材料表现抗病。本研究通过人工接种方式发现对 SMV 表现抗病的野生大豆材料 7 份,进一步发掘出抗性优异的野生大豆种质资源。本研究中表现中抗的材料有 6 份,数量与前人报道相比较少,可能因为本次选用的 SMV 株系 SC 7 为强毒株系所致。SMV 侵染野生大豆后引发的症状以花叶和坏死混合症状为主,有 92 个,占 59.0%,花叶症状次之,有 59 个,占 37.8%,坏死症状最少,有 5 个,占 3.2%,其症状所占比例与栽培大豆类似^[16]。

李开盛等^[12]在接种后 1 ~ 13 d 对抗、感的野生大豆与栽培大豆植株的丙氨酸解氨酶(PAL)、过氧化物酶(POD)、超氧化物歧化酶(SOD)活性进行了动态测定,发现抗病材料各酶活性比对照高,感病品种比对照低。本研究选取接种后 0 ~ 6 h,对接种后短期内的抗、感野生大豆材料植株的 POD、SOD、CAT 及 APX 含量进行了动态测定,发现抗性材料接种后 POD 和 CAT 活性与对照相比显著增加,而感病材料比对照显著降低。POD 和 CAT 是植株体内清除 ROS 的关键酶。植物体内适量的 ROS 可发挥信号分子作用,诱导植保素以及活性氧保护酶类的合成,但过量 ROS 会引起质膜过氧化,对细胞膜造成损伤^[17]。抗病材料中 POD 和 CAT 活性的增加可能维持植株体内 ROS 的含量处于正常水平,这两种酶活性的差异可能与抗病性有一定关系,但尚需进一步的试验验证。

PR-1 和 *PR-10* 属于病程相关基因 (pathogenesis-related genes, *PR* genes) 家族成员。Whitham 等^[18]研究了拟南芥被 5 种 RNA 病毒侵染后 *PR-1* 基因的表达,发现 *PR-1* 基因的转录丰度显著提高。芜菁缩叶病毒 (TCV) 在亲和性和非亲和互作的拟南芥中侵染后都有 *PR-1* 基因的上调表达,但是在非亲和性品种中的表达更快并且表达量更^[19]。*PR-1* 基因的上调表达一般被当作 SA 含量升高和 SAR 产生的标志^[20]。*PR-10* 编码蛋白已表明在体外有核糖核酸酶活性,Lusso 等^[21]研究指出在对烟草花叶病毒的过敏性反应中,*PR-10* 编码蛋白的 RNase 活性可能有助于促进在感染部位及其周围细胞的程序性细胞死亡以保护植物。本研究中发现抗病野生大豆材料在接种后 *GmPR-1* 和 *GmPR-10* 表达量比对照显著增加,而感病材料与对照无显著差异,说明两个基因的上调表达可能与抗病反应有一定关系。

参考文献

- [1] 李凯,夏迎春,王大刚,等. 黑龙江省大豆花叶病毒(SMV)株系的动态变化分析[J]. 大豆科学, 2014, 33(6):880-884. (Li K, Xia Y C, Wang D G, et al. Analysis of dynamic change of soybean mosaic virus strains in Heilongjiang province of China [J]. Soybean Science, 2014, 33(6):880-884.)
- [2] 王大刚,李华伟,智海剑,等. 安徽省 SMV 株系的鉴定及其抗源筛选[J]. 中国油料作物学报, 2014, 36(3):374-379. (Wang D G, Li H W, Zhi H J, et al. Identification of strains and screening of resistance resources to soybean mosaic virus in Anhui province[J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2014, 36(3):374-379.)
- [3] 杨永庆,侯文焕,边全,等. 河北地区大豆花叶病毒株系的组成与分布[J]. 大豆科学, 2014, 33(1):88-90. (Yang Y Q, Hou W H, Bian Q, et al. Composition and distribution of SMV strains in Hebei[J]. Soybean Science, 2014, 33(1):88-90.)
- [4] 侯文焕,林静,闫龙,等. 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[J]. 植物遗传资源学报, 2014, 15(4):888-893. (Hou W H, Lin J, Yan L, et al. evaluating soybean cultivars (accessions) from Northern Huang-Huai-Hai resistance to major SMV strains of Huang-Huai-Hai[J]. Journal of Plant Genetic Resources, 2014, 15(4):888-893.)
- [5] 陈文杰,梁江,钟开珍,等. 大豆抗花叶病毒材料初步筛选及评价[J]. 大豆科学, 2002, 31(4):617-620. (Chen W J, Liang J, Zhong K Z, et al. Preliminary selection and evaluation for *Glycine max* resistant to soybean mosaic virus[J]. Soybean Science, 2002, 31(4):617-620.)
- [6] 史凤玉,朱英波,龙茹,等. 野生大豆抗大豆花叶病毒病评价、聚类及性状间相关分析[J]. 大豆科学, 2010, 29(6):976-981. (Shi F Y, Zhu Y B, Long R, et al. Evaluation, cluster analysis for *Glycine soja* resistant to soybean mosaic virus (SMV) and correlation analysis between characters[J]. Soybean Science, 2010, 29(6):976-981.)
- [7] 史凤玉,朱英波,李海潮,等. 野生大豆叶片形态结构与抗病

- 毒病关系的研究[J]. 大豆科学, 2008, 27(1):52-60. (Shi F Y, Zhu Y B, Li H C, et al. Relationships between SMV resistance and morphological structures in wild soybean [J]. Soybean Science, 2008, 27(1):52-60.)
- [8] 王媛,杨红玉. 植物的抗病性及其分子机制[J]. 安徽农学通报, 2006, 12(9):47-50. (Wang Y, Yang H Y. Disease resistance of plant and its molecular mechanism[J]. Anhui Agricultural Science Bulletin, 2006, 12(9):47-50.)
- [9] Levine A, Tenhaken R, Dixon R, et al. H₂O₂ from the oxidative burst orchestrates the plant hypersensitive disease resistance response[J]. Cell, 1994, 79: 583-593.
- [10] Rentel M C, Knight M R. Oxidative stress-induced calcium signaling in *Arabidopsis* [J]. American Society of Plant Biologist, 2004, 135: 1471-1479.
- [11] Desikan R, Clarke A, Neill S J, et al. H₂O₂ activates a MAP kinase-like enzyme in *Arabidopsis thaliana* suspension cultures[J]. Journal of Experimental Botany, 1999, 50: 1863-1866.
- [12] 李开盛,曹越平. 野生大豆抗花叶病毒病生化机制的研究[J]. 大豆科学, 2011, 30(2):254-258. (Li K S, Cao Y P. Biochemical mechanism of resistance to SMV in wild soybean (*Glycine soja*) [J]. Soybean Science, 2011, 30(2):254-258.)
- [13] 王修强,盖钧镒,濮祖芹. 黄淮和长江中下游地区大豆花叶病毒株系鉴定与分布[J]. 大豆科学, 2003, 22(2): 102-107. (Wang X Q, Gai J Y. Classification and distribution of strain groups of soybean mosaic virus in middle and lower Huang-Huai and Changjiang valleys [J]. Soybean Science, 2003, 22(2): 102-107.)
- [14] 智海剑,盖钧镒. 大豆花叶病毒症状反应的遗传研究[J]. 中国农业科学, 2005(5):944-949. (Zhi H J, Gai J Y. Studies on inheritance of symptom reaction to soybean mosaic virus in soybean [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2005(5):944-949.)
- [15] 谢淑仪,阎万元,金莲香,等. 吉林省栽培和野生大豆病毒病的毒原种类及野生资源抗性鉴定报告[J]. 吉林农业科学, 1982(1): 60-69. (Xie S Y, Yan W Y, Jin L X. et al. The report about the virus diseases on cultivated and wild soybean in Jilin province[J]. Jilin Agricultural Sciences, 1982(1): 60-69.)
- [16] 张锴,任锐,王宇,等. 大豆花叶病毒引发大豆症状类型的研究[J]. 大豆科学, 2015,34(6):1011-1014. (Zhang K, Ren R, Wang Y, et al. The types of symptoms in soybean leaves caused by soybean mosaic virus[J]. Soybean Science, 2015,34(6):1011-1014.)
- [17] Desikan R, Clarke A, Neill S J, et al. H₂O₂ activates a MAP kinase-like enzyme in *Arabidopsis thaliana* suspension cultures[J]. Journal of Experimental Botany, 1999, 50: 1863-1866.
- [18] Whitham S A, Quan S, Chang H S, et al. Diverse RNA viruses elicit the expression of common sets of genes in susceptible *Arabidopsis thaliana* plants[J]. Plant Journal, 2003, 33: 271-283.
- [19] Dempsey D A, Pathirana M S, Wobbe K K, et al. Identification of an *Arabidopsis* locus required for resistance to turnip crinkle virus[J]. Plant Journal, 1997, 11: 301-311.
- [20] Volko S M, Boller T, Ausubel F M. Isolation of new *Arabidopsis* mutants with enhanced disease susceptibility to *Pseudomonas syringae* by direct screening[J]. Genetics, 1998, 149: 537-548.
- [21] Lusso M, Kué J. Increased activities of ribonuclease and protease after challenge in tobacco plants with induced systemic resistance [J]. Physiological Molecular Plant Pathology, 1995, 47: 419-428.