

大豆对大豆花叶病毒 SC18 株系的抗性遗传和基因定位

李凯,任锐,王涛,高乐,落金艳,刘士超,智海剑,盖钧镒

(南京农业大学大豆研究所/农业部大豆生物学与遗传育种重点实验室/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:大豆花叶病毒(*soybean mosaic virus*, SMV)病是我国大豆生产上的一种主要病毒病害,SMV 株系 SC18 是我国东北和南方两大产区的优势株系,在黄淮大豆产区亦零星发生。本研究对 5 个抗×感杂交组合衍生后代分离群体接种 SC18 后,发现各组合 F₁ 均抗病, F₂ 表现 3:1(抗:感)分离比, F_{2,3} 表现 1:2:1(抗:分离:感)的分离比,表明 5 个抗病亲本(中作 00-683、滨豆 95-20、东大 2 号、中品 661 和 RN-9)对 SC18 的抗性由一对显性基因控制。抗×抗杂交组合“中作 00-683×东大 2 号”衍生后代分离群体接种 SC18, F₂ 出现 15:1(抗:感)的分离比,表明中作 00-683 与东大 2 号可能各携带一对显性基因,控制对 SC18 的抗性,且独立遗传;抗×抗杂交组合“中作 00-683×滨豆 95-20”的 F₁、F₂ 和 F_{2,3} 在接种 SC18 后均未检测出感病株,表明中作 00-683 与滨豆 95-20 所携带的对 SC18 的抗性基因是等位的。利用 RN-9×7605 重组自交家系将 RN-9 对 SC18 的抗病基因 *Rsc18* 定位到大豆 6 号染色体(C2 连锁群)SSR 标记 Satt286 和 Satt277 之间,遗传距离为 6.12 和 4.69 cM。

关键词:大豆;大豆花叶病毒(SMV);遗传分析;基因定位

中图分类号:S565.1 **文献标识码:**A **DOI:**10.11861/j.issn.1000-9841.2017.02.0187

Genetic Analysis and Mapping of Soybean Mosaic Virus Resistance Genes to SC18 in Soybean

LI Kai, REN Rui, WANG Tao, GAO Le, LUO Jin-yan, LIU Shi-chao, ZHI Hai-jian, GAI Jun-yi

(Soybean Research Institute of Nanjing Agricultural University/Key Laboratory of Biology and Genetic Improvement of Soybean, Ministry of Agriculture / National Center for Soybean Improvement/National Key Laboratory for Crop Genetics and Germplasm Enhancement, Nanjing 210095, China)

Abstract: *Soybean mosaic virus* (SMV) disease is a major soybean disease in soybean production in China, and SMV strain SC18 is one of the most popular strain in soybean producing regions of southern and northeastern China, and it is also coming up in Huanghuai valleys. In this study, progenies derived from the resistance (R) soybean cultivar × susceptible (S) soybean cultivar were inoculated with SC18, all F₁ plants were resistant to SC18, the segregation of R and S individuals fitted a 3:1 ratio in the F₂ population, and fitted a 1:2:1 ratio in the segregation of resistant, segregating and susceptible in the F_{2,3} lines, the results suggested that all the 5 resistance parents Zhongzuo 00-683, Bindou 95-20, Dongda 2, Zhongpin 661 and RN-9 possess one dominant resistance gene to SC18. The segregation pattern of F₂ individuals from the resistance (R) soybean cultivar × resistance (R) soybean cultivar ‘Zhongzuo 00-683 × Dongda 2’ fitted a 15R:1S ratio, support the hypothesis that two possible independent dominant genes confer resistance to SC18 in Zhongzuo 00-683 and Dongda 2. And all F₁, F₂, and F_{2,3} progenies derived from R × R cross ‘Zhongzuo 00-683 × Bindou 95-20’ were resistant to SC18, showed that SC18 resistance genes in Zhongzuo 00-683 and Bindou 95-20 are allelic. Further, the SC18 resistance gene in RN-9 (designated *Rsc18*) was mapped on soybean chromosome 6 (linkage group C2) between the two SSR markers Satt286 and Satt277 Using RN-9 × 7605 recombinant inbred lines (RILs), with the genetic distance 6.12 and 4.69 cM, respectively.

Keywords: Soybean; *Soybean mosaic virus*; Genetic analysis; Gene mapping

大豆花叶病毒病是由大豆花叶病毒(*soybean mosaic virus*, SMV)引起的一种世界性大豆病害,在我国各大豆产区也普遍发生。在一定的环境条件下能引起大豆 35%~50% 的产量损失^[1],严重时病粒褐斑率达 50% 以上。SMV 的发生严重降低大豆的产量和品质^[2]。

SMV 在与大豆寄主互作过程中产生致病性分

化,产生不同的 SMV 株系。根据 SMV 在不同大豆鉴别寄主上的症状反应,美、韩两国将其分为 7 个株系群(G1~G7)^[3-8],以后又陆续发现了 G3A、G5H、G7A、C14、G5HD 和 G7H 新的 SMV 株系^[9-13]。中国将其分为 22 个株系群^[14-20]。其中,SMV 株系 SC18 是我国南方和东北大豆主产区的优势、广分布株系^[18-19],在黄淮地区的河北省也检测到该株系的

收稿日期:2016-11-17

基金项目:国家自然科学基金(31671718,31571690);中央高校基本科研业务费(Y0201600115);现代农业产业技术体系(CARS-04);转基因生物新品种培育科技重大专项(2016ZX08004-004);江苏省现代作物生产协同创新中心(JCIC-MCP)。

第一作者简介:李凯(1979-),男,博士,副教授,主要从事大豆抗病遗传育种研究。E-mail: kail@njau.edu.cn。

通讯作者:盖钧镒(1936-),男,教授,博导,主要从事大豆遗传育种研究。E-mail: sri@njau.edu.cn;

智海剑(1957-),男,教授,博导,主要从事大豆抗病遗传育种研究。E-mail: zhj@njau.edu.cn。

存在^[21]。

由于 SMV 分布广、化学药剂难以防治,因而培育抗性强、抗性持久的优良大豆品系是防控病害流行最经济、有效的手段之一。为此,科研工作者投入大量精力来解析大豆对 SMV 的抗性遗传机制、寻求并定位大豆中的抗病基因,并通过与抗病基因紧密连锁的分子标记辅助选择(marker assisted selection, MAS)聚合多条染色体上的抗病基因及利用转基因等分子生物学手段,以期获得抗谱广、抗性持久的优良大豆品系。

研究发现大豆对 SMV 的抗侵染遗传多由单显性基因控制,目前报道的抗病基因有 *Rsv1*、*Rsv3*、*Rsv4*、*Rsc3Q*、*Rsc4*、*Rsc6*、*Rsc7*、*Rsc8*、*Rsc9*、*Rsc10*、*Rsc11*、*Rsc12*、*Rsc13*、*Rsc14Q*、和 *Rsc15* 等^[6,22-40]。不同来源的抗病基因抗谱不尽相同,*Rsv1* 可抗 G1 ~ G5 弱毒株系,*Rsv3* 对 G6 和 G7 强毒株系表现抗性;而 *Rsv4* 对 G1 ~ G7 株系都表现抗性^[22,41-42]。齐黄 1 号携带多个抗病基因(位于大豆 13 号染色体),为广谱抗源,其对 SC3、SC7、SC12 和 SC14 等 17 个 SMV 株系均表现抗性^[24,26,38]。科丰 1 号为另一优异广谱抗源,其携带的抗病基因(位于大豆 2 号染色体)可对 SC3、SC7 和 SC11 等 18 个 SMV 株系表现抗病^[28,30,32-35]。RN-9 为本课题组筛选到的第三个优异广谱抗源,其携带的抗病基因(位于大豆 6 号染色体)可对 SC10、SC14 和 SC15 等 15 个 SMV 株系表现极端抗性(待发表)。

目前,大豆对 SC18 株系的抗性遗传机制尚不完全清楚,为更好的防控 SMV 在我国南方和东北地区的流行,本研究的主要目的是明确 SC18 株系在中作 00-683、滨豆 95-20、东大 2 号、中品 661、RN-9、8101、7605 及南农 1138-2 等大豆品种(系)上的症状表现、大豆对 SC18 的抗性遗传方式及抗性基因间的等位性关系,利用抗病品种 RN-9 对 SC18 株系的抗病基因进行初定位,为抗病基因的精细定位及图位克隆提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 材料

经多次重复验证确定对 SC18 表现抗病的大豆品种(系)中作 00-683、滨豆 95-20、东大 2 号、中品 661(来自参加国家大豆新品种区域试验的品系)和已报道的抗病品种(系)RN-9^[39]。以上述 5 个品种为抗病亲本,以 8101、7605 及南农 1138-2 为感病亲本,配制“抗×感”和“抗×抗”杂交组合,并衍生后

代分离群体 F_1 、 F_2 、 $F_{2:3}$ 。“RN-9 × 7605”重组自交系(recombinant inbred line, RIL)群体共有 216 个家系,已由前人构建完成。SMV 株系 SC18 由感病品种南农 1138-2 繁殖保存。以上材料均由南京农业大学国家大豆改良中心提供。

1.2 方法

1.2.1 接种鉴定及抗性遗传分析 在防虫网室内将 SMV 株系分离物繁殖于感病品种南农 1138-2 上,各杂交组合亲本及 F_1 、 F_2 和 $F_{2:3}$ 均盆栽于防虫网室内,当真叶完全展开时摩擦接种 SMV 分离物。“RN-9 × 7605”RIL 群体接种 SC18 分离物。接种后每隔 10 d 调查发病情况,直至接种后 30 d 为止。植株上的症状记为抗病(无症状)和感病(系统花叶、皱缩、卷曲、坏死等症状)。各杂交组合 F_2 、 $F_{2:3}$ 及 RIL 群体表型调查结果与理论预期比率进行卡平方适合性测验,卡方值及其概率值由统计软件 SAS 9.2 给出。

1.2.2 抗病基因定位 用 CTAB 法提取“RN-9 × 7605”RIL 群体 216 个家系的植物基因组 DNA。分别随机选取 10 个极抗家系和 10 个极感家系的 DNA,等量混合,构建抗感池。选择在亲本 RN-9 和 7605 间有多态的 SSR 标记^[39,43],进一步筛选在抗、感池间有多态的标记,即为与抗病位点紧密连锁的标记。用抗感池间筛选出的多态标记在 RIL 群体间进行 PCR 扩增和凝胶电泳检测。将带型按亲本类型归类,与 RN-9 相同者赋值为“a”,与 7605 相同的为“b”,与杂合 F_1 带型相同的为“h”,带型不清楚或数据缺失者为“-”。结合表型调查数据,抗病家系赋值为 d,感病家系赋值为 b,应用软件 JoinMap 4.0^[44]进行遗传连锁分析,定位抗病基因(LOD = 3.0)。

1.3 数据分析

各世代分离群体适合性测验的卡方值及其概率值由统计软件 SAS 9.2 给出。

2 结果与分析

2.1 抗感品种验证

将参试品种(系)接种 SMV 株系 SC18,结果显示:中作 00-683、滨豆 95-20、东大 2 号、中品 661 和 RN-9 所有复叶均没有任何症状出现,表现抗病,而 8101、7605 及南农 1138-2 所有复叶均出现明显花叶症状,表现感病(表 1)。表明上述抗感品种(系)可进一步用来配制杂交组合进行遗传分析和抗病基因定位。

表 1 SMV 株系 SC18 在各抗感亲本上的症状表现
Table 1 Symptoms of SMV strain SC18 induced on the soybean cultivars

SMV 株系 SMV strain	大豆品种(系) Soybean cultivars(lines)							
	中作 00-683	滨豆 95-20	东大 2 号	中品 661	RN-9	南农 1138-2	8101	7605
SC18	Zhongzuo00-683	Bindou95-20	Dongda No. 2	Zhongpin 661		Nannong1138-2		
	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/M	-/M	-/M

- :无症状;M:花叶;分子为接种叶反应,分母为上位叶反应。

- :Symptomless; M: Mosaic; Format: Reactions on inoculated primary leaves/reactions on noninoculated upper leaves.

2.2 大豆品种对 SC18 的抗性遗传分析

表 2 和表 3 可以看出抗 × 感杂交组合(中作 00-683 × 南农 1138-2、8101 × 滨豆 95-20、8101 × 东大 2 号、中品 661 × 南农 1138-2 和 RN-9 × 7605)的 F₁ 对 SC18 均表现抗病,表明这 5 个抗性亲本对 SC18 的抗性均为显性,F₂ 表现 3:1(抗:感)的分离比;F_{2:3} 家系均表现为 1:2:1(抗:分离:感)的分离比,以上结果初步表明中作 00-683、滨豆 95-20、东大 2 号、中品 661 和 RN-9 这 5 个抗性亲本对 SC18 的抗性均由一对显性基因控制。

2.3 大豆品种对 SC18 抗病基因等位性测验

进一步对抗病基因等位性进行验证,发现抗 × 抗杂交组合“中作 00-683 × 滨豆 95-20”的 F₁、F₂ 和 F_{2:3} 在接种 SC18 后均未检测出感病株,表明“中作 00-683”与“滨豆 95-20”所携带的对 SC18 的抗性基因是等位或紧密连锁的。抗 × 抗杂交组合“中作 00-683 × 东大 2 号”的 F₂ 在接种 SC18 后均出现 15 抗 1 感的分离比(表 2),初步表明“中作 00-683”与“东大 2 号”可能各携带 1 个 SC18 的抗病基因,且独立遗传。

表 2 抗感/抗杂交组合各世代对 SC18 株系的遗传分析
Table 2 Analysis of genetics from crosses between R × S or R × R crosses to SC18

杂交组合 Cross	亲本或后代 Parents or progeny	株数或家系数 No. of plants(lines)			理论分离比 Expected ratio	χ^2	p
		总数 Total	R	S (M + N)			
中作 00-683(R) × 南农 1138-2(S)	中作 00-683	30	30	0			
Zhongzuo 00683-2(R) × Nannong 1138-2(S)	Zhongzuo 00683-2						
	F ₁	12	12	0			
	F ₂	158	116	42	3R:1S	0.211	0.6460
	南农 1138-2	30	0	30			
	Nannong 1138-2						
8101(S) × 滨豆 95-20(R)	8101	30	0	30			
8101(S) × Bindou 95-20(R)	F ₁	13	13	0			
	F ₂	121	85	36	3R:1S	1.4573	0.2274
	滨豆 95-20	30	30	0			
	Bindou 95-20						
中作 00-683(R) × 滨豆 95-20(R)	中作 00-683	20	20	0			
Zhongzuo 00-683(R) × Bindou 95-20(R)	Zhongzuo 00-683						
	F ₁	9	9	0			
	F ₂	188	188	0			
	滨豆 95-20	20	20	0			
	Bindou 95-20						
8101(S) × 东大 2 号(R)	8101	20	0	20			
8101(S) × Dongda 2(R)	F ₁	8	8	0			
	F ₂	130	92	38	3R:1S	1.241	0.2653
	东大 2 号	20	20	0			
	Dongda 2						

续表 2

杂交组合 Cross	亲本或后代 Parents or progeny	株数或家系数 No. of plants (lines)			理论分离比 Expected ratio	χ^2	P
		总数 Total	R	S (M + N)			
Zhongzuo00-683 (R) × Dongda 2 (R)	Zhongzuo00-683						
	F ₁	10	10	0			
	F ₂	170	156	14	15R:1S	1.1435	0.2849
	东大 2 号 Dongda 2	25	25	0			
中品 661 (R) × 南农 1138-2 (S)	中品 661	20	20	0			
	Zhongpin661						
	F ₁	8	8	0			
	F ₂	164	116	48	3R:1S	1.5935	0.2068
RN-9 (R) × 7605 (S)	南农 1138-2 Nannong1138-2	20	0	20			
	RN-9	18	18	0			
	F ₁	10	10	0			
	F ₂	135	99	36	3R:1S	0.2000	0.6547
	RIL	216	103	113	1R:1S	0.463	0.4962
	7605	21	0	21			

R = 抗 (无症状), N = 坏死, S = 感 (花叶)

R = Resistant (symptomless), N = Necrotic, S = Susceptible (Mosaic)

表 3 抗感/抗杂交组合 F_{2:3} 代对 SC18 株系的遗传分析Table 3 Analysis of genetics of F_{2:3} progenies from crosses between R × S and R × R when inoculated with SC18

杂交组合 Cross	家系数 Lines Number				期望比例 Expected ratio	χ^2	P
	总数 Total	R	Seg	S (M + N)			
中作 00-683 (R) × 南农 1138-2 (S)	50	14	26	10	1 (all R) : 2 (Seg) : 1 (all S)	0.72	0.6977
Zhongzuo 00683-2 (R) × Nannong 1138-2 (S)							
8101 (S) × 滨豆 95-20 (R)	70	19	36	15	1 (all R) : 2 (Seg) : 1 (all S)	0.5143	0.7733
8101 (S) × Bindou 95-20 (R)							
中作 00-683 (R) × 滨豆 95-20 (R)	44	44	0	0	1 (all R) : 2 (Seg) : 1 (all S)		
Zhongzuo 00-683 (R) × Bindou 95-20 (R)							
8101 (S) × 东大 2 号 (R)	81	23	36	22	1 (all R) : 2 (Seg) : 1 (all S)	1.0247	0.5991
8101 (S) × Dongda 2 (R)							
中品 661 (R) × 南农 1138-2 (S)	53	11	27	15	1 (all R) : 2 (Seg) : 1 (all S)	0.6226	0.7325
Zhongpin661 (R) × Nannong1138-2 (S)							
RN-9 (R) × 7605 (S)	89	24	44	21	1 (all R) : 2 (Seg) : 1 (all S)	0.2135	0.8988

R = 抗, Seg = 抗感分离, S = 感, M = 花叶, N = 坏死

R = Resistant, Seg = Segregating (R and S), S = Susceptible, M = Mosaic, N = Necrotic

2.4 大豆品种 RN-9 对 SC18 抗病基因的定位

本研究以“RN-9 × 7605”RIL 群体进行 RN-9 对 SC18 抗病基因 Rsc18 的遗传连锁分析和定位。以全基因组 957 对 SSR 引物在抗、感亲本及抗、感池间进行多态引物筛选,最终筛选出 540 对 SSR 标记在亲本 RN-9 和 7605 间有多态,其中标记 Sat₂₄₆、Sat₂₁₃、Sat₂₈₆ 和 Sat₁₀₀ 等标记在抗、感池间有多

态。用抗感池间筛选出的多态标记和定位区段附近的标记在 RIL 群体间进行 PCR 扩增、凝胶电泳检测和遗传连锁分析,将 RN-9 对 SC18 的抗病基因 Rsc18 定位到大豆 6 号染色体 (C2 连锁群) SSR 标记 Sat₂₈₆ 和 Sat₂₇₇ 之间,遗传距离分别为 6.12 和 4.69 cM (图 1)。

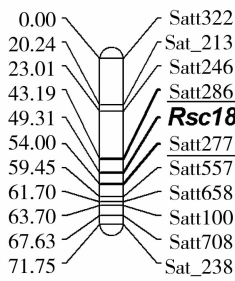


图 1 RN-9 × 7605 群体对 *Rsc18* 的遗传连锁图谱

Fig. 1 Linkage map of *Rsc18* with the RIL population derived from RN-9 × 7605

3 结论与讨论

大豆对 SMV 的抗性遗传与抗病基因等位性测验研究对抗病育种亲本的选配至关重要,只有选用含不同位点抗病基因的材料通过杂交或回交聚合多个抗病基因,才能培育持久抗性品种。本试验通过对我国南方和东北大豆主产区的优势 SMV 株系 SC18 的抗性遗传研究,初步表明抗病品种中作 00-683、滨豆 95-20、东大 2 号、中品 661、和 RN-9 对 SC18 的抗性均由一对显性基因控制,此结果与国内外多数学者观点一致^[22-39]。

如果两个抗病亲本所携带的抗性基因紧密连锁,由于感病基因型频率极低,在一般的小群体中很难出现,所以结果与单基因分离结果相同。但本研究中由于组合“中作 00-683 × 滨豆 95-20”接种了 188 个 F₂ 单株,同时还接种了 44 个 F_{2:3} 家系(约 880 个单株),均未检测到感病株,因此本研究认为中作 00-683 与滨豆 95-20 所携带的对 SC18 的抗性基因是等位的而非紧密连锁。本研究表明中作 00-683 与东大 2 号可能各携带 1 个 SC18 的抗病基因,且独立遗传,需进一步利用 2 个抗病亲本对 SC18 株系的定位结果验证。由于并未对 6 个抗性亲本互配杂交组合来验证它们相互之间的抗性基因等位性关系,而仅中作 00-683 与东大 2 号及中作 00-683 与滨豆 95-20 三个亲本作等位性验证,故其它抗病品种所含 SC18 抗病基因的等位性关系有待进一步验证。

RN-9 是继科丰 1 号、齐黄 1 号之后又一个广谱抗病品种,对 SC14、SC15 和 SC18 等 15 个株系表现极端抗性(结果待发表)。Yang 等^[39]用“RN-9 × 7605”RIL 群体把 RN-9 对 SC15 的抗病基因 *Rsc15* 定位到大豆 6 号染色体(C2 连锁群)SSR 标记 Sat_213 和 Sat_286 之间,遗传距离分别为 8.0 和 6.6 cM。本研究利用该群体将 RN-9 对 SC18 的抗病基因 *Rsc18* 定位到大豆 6 号染色体(C2 连锁群)SSR 标记 Satt286 和 Satt277 之间,遗传距离分别为 6.12 和 4.69 cM,两个抗病基因(*Rsc15* 和 *Rsc18*)紧密连锁但位于不同区段^[39],表明 RN-9 对 SC15 和 SC18

的抗病基因可能不同,需进一步研究证实。

本研究将为 SC18 抗病基因的精细定位、分子标记辅助选择提供理论依据,为培育抗谱广、抗性持久大豆品系奠定基础。

参考文献

- [1] Wrather J A, Anderson T R, Arsyad D M, et al. Soybean disease loss estimates for the top ten soybean-producing countries in 1998 [J]. Canadian Journal of Plant Pathology, 2001, 23 (2): 115-121.
- [2] 刘伟. 大豆花叶病毒病[J]. 大豆通报, 1998 (2): 29-29. (Liu W. Soybean mosaic virus [J]. Soybean Bulletin, 1998 (2): 29-29.)
- [3] Cho E K, Goodman R M. Strains of soybean mosaic virus: Classification based on virulence in resistant soybean cultivars [J]. Phytopathology, 1979, 69(5): 467-470.
- [4] Cho E K, Choi S H, Cho W T. Newly recognized soybean mosaic virus mutants and sources of resistance in soybeans [J]. The research report of the Office of Rural Development, Korea (SPMU), 1983, 25: 18-22.
- [5] Buzzell R I, Tu J C. Inheritance of soybean resistance to soybean mosaic virus [J]. Journal of Heredity, 1984, 75(1): 82-82.
- [6] Lim S M. Resistance to soybean mosaic virus in soybeans [J]. Phytopathology, 1985, 75(2): 199-201.
- [7] Kim J S, Lee E J, Cho E K. A new virulent strain of soybean mosaic virus infecting SMV resistant soybean cultivar Deogyou [J]. Korean Journal of Plant Pathology (Korea Republic), 1991, 7(1): 37-41.
- [8] Kim Y H, Kim O S, Lee B C, et al. G7H, a new soybean mosaic virus strain: Its virulence and nucleotide sequence of CI gene [J]. Plant disease, 2003, 87(11): 1372-1375.
- [9] Cho E K, Choi S H, Cho W T. Newly recognized soybean mosaic virus mutants sources of resistance in soybeans [J]. Research Report of the Office of Rural Development, 1983, 25: 18-22.
- [10] Buzzell R I, Tu J C. Inheritance of soybean resistance to soybean mosaic virus [J]. Journal of Heredity, 1984, 75(1): 82.
- [11] Lim S M. Resistance to soybean mosaic virus in soybeans [J]. Phytopathology, 1985, 75(2): 199-201.
- [12] Kim J S, Lee E J. A new virulent strain of soybean mosaic virus infecting SMV resistant soybean cultivar, Deogyou [J]. Korean Journal of Plant Pathology, 1991, 7: 37-41.
- [13] Kim Y H, Kim O S, Lee B C, et al. G7H, a new soybean mosaic virus strain: Its virulence and nucleotide sequence of CI gene [J]. Plant Disease, 2003, 87: 1372-1375.
- [14] 王延伟, 智海剑, 郭东全, 等. 中国北方春大豆区大豆花叶病毒株系的鉴定与分布 [J]. 大豆科学, 2005, 24(4): 263-268. (Wang Y W, Zhi H J, Guo D Q, et al. Classification and distribution of strain groups of soybean mosaic virus in Northern China spring planting soybean region [J]. Soybean Science, 2004, 24 (4): 263-268.)
- [15] 王修强, 盖钧镛, 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, Pu Z Q. 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.)
- [16] 郭东全, 智海剑, 王延伟, 等. 黄淮中北部大豆花叶病毒株系的鉴定与分布 [J]. 中国油料作物学报, 2005, 27(4): 64-68. (Guo D Q, Zhi H J, Wang Y W, et al. Identification and distri-

- bution of soybean mosaic virus strains in Middle and Northern Huang Huai Region of China[J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2005, 27(4): 64.)
- [17] 战勇, 智海剑, 喻德跃, 等. 黄淮地区大豆花叶病毒株系的鉴定与分布[J]. 中国农业科学, 2006, 39(10): 2009-2015. (Zhan Y, Zhi H J, Yu D Y, et al. Identification and distribution of SMV strains in Huang-Huai valleys[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2005, 39(10): 2009-2015.)
- [18] Li K, Yang Q H, Zhi H J, et al. Identification and distribution of soybean mosaic virus strains in southern China[J]. Plant Disease, 2010, 94(3): 351-357.
- [19] 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, Zhi H J, et al. Analysis of dynamic change of soybean mosaic virus strains in Heilongjiang province of China[J]. Soybean Science, 2014, 33(6): 880-884.)
- [20] 王大刚, 田震, 李凯, 等. 鲁豫皖大豆产区大豆花叶病毒株系的鉴定及动态变化分析[J]. 大豆科学, 2013, 32(6): 806-809. (Wang D G, Tian Z, Li K, et al. Identification and variation analysis of soybean mosaic virus strains in Shandong, Henan and Anhui provinces of China[J]. Soybean Science, 2013, 32(6): 806-809.)
- [21] 杨永庆, 侯文焕, 边全乐, 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): 87-90. (Yang Y Q, Hou W H, Bian Q L, et al. Composition and distribution of SMV strains in Hebei [J]. Soybean Science, 2014, 33(1): 87-90.)
- [22] Kiihl R A S, Hartwig E E. Inheritance of reaction to soybean mosaic virus in soybeans [J]. Crop Science, 1979, 19(3): 372-375.
- [23] 陈怡, 栾晓燕, 黄承运, 等. 大豆对两个大豆花叶病毒株系的抗性遗传研究[J]. 黑龙江农业科学, 1991, 5: 21-24. (Chen Y, Luan X Y, Huang C Y, et al. Inheritance of the resistance two soybean mosaic virus strains [J]. Agricultural Sciences of Heilongjiang, 1991, 5: 21-24.)
- [24] Zheng G J, Yang Y Q, Ma Y, et al. Fine mapping and candidate gene analysis of resistance gene *RSC3Q* to soybean mosaic virus in Qihuang 1 [J]. Journal of Integrative Agriculture, 2014, 13(12): 2608-2615.
- [25] 李海朝, 智海剑, 白丽, 等. 大豆对 SMV 株系 SC-11 的抗性遗传及抗病基因的等位性研究[J]. 大豆科学, 2006, 25(4): 365-368. (Li H C, Zhi H J, Bai Li, et al. Studies on inheritance and allelism of resistance genes to SMV strain SC11 in soybean [J]. Soybean Science, 2006, 25(4): 365-368.)
- [26] 白丽, 李海朝, 马莹, 等. 大豆对大豆花叶病毒 SC-11 株系抗性的遗传及基因定位[J]. 大豆科学, 2009, 28(1): 1-6. (Bai L, Li H C, Ma Y, et al. Inheritance and gene mapping of resistance to soybean mosaic virus strain SC-11 in soybean[J]. Soybean Science, 2009, 28(1): 1-6.)
- [27] 王大刚, 马莹, 刘宁, 等. 大豆花叶病毒(SMV)株系 SC4 和 SC8 的抗性遗传分析[J]. 作物学报, 2012, 38(2): 202-209. (Wang D G, Ma Y, Liu N, et al. Inheritance of resistance to soybean mosaic virus strains SC4 and SC8 in soybean[J]. Acta Agronomica Sinica, 2012, 38(2): 202-209.)
- [28] Li K, Ren R, Adhimoalam K, et al. Genetic analysis and identification of two soybean mosaic virus resistance genes in soybean [*Glycine max* (L.) Merr.] [J]. Plant Breeding, 2015, 134(6): 684-695.
- [29] Wang D G, Ma Y, Liu N, et al. Fine mapping and identification of the soybean *RSC4* resistance candidate gene to soybean mosaic virus[J]. Plant Breeding, 2011, 130(6): 653-659.
- [30] Wang D G, Ma Y, Yang Y Q, et al. Fine mapping and analyses of *RSC8* resistance candidate genes to soybean mosaic virus in soybean[J]. Theoretical and applied genetics, 2011, 122(3): 555-565.
- [31] 阳小凤, 杨永庆, 郑桂杰, 等. 大豆对大豆花叶病毒株系 SC6 和 SC17 抗病基因的精确定位[J]. 作物学报, 2013, 39(2): 216-221. (Yang X F, Yang Y Q, Zheng G J. Fine mapping of resistance genes to SMV strains SC6 and SC17 in soybean[J]. Acta Agronomica Sinica, 2013, 39(2): 216-221.)
- [32] Fu S X, Zhan Y, Zhi H J, et al. Mapping of SMV resistance gene *Rsc-7* by SSR markers in soybean[J]. Genetica, 2006, 128(1-3): 63-69.
- [33] 王永军, 东方阳, 王修强, 等. 大豆 5 个花叶病毒株系抗性基因的定位[J]. 遗传学报, 2004, 31(1): 87-90. (Wang Y J, Dongfang Y, Wang X Q, et al. Mapping of five genes resistant to SMV strains in soybean[J]. Acta genetica Sinica, 2004, 31(1): 87-90.)
- [34] 李春燕, 杨永庆, 王大刚, 等. 大豆对 SMV 株系 SC10 的抗性遗传及抗病基因的定位研究[J]. 中国农业科学, 2012, 45(21): 4335-4342. (Li C Y, Yang Y Q, Wang D G, et al. Studies on mapping and inheritance of resistance genes to SMV strain SC10 in soybean [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2012, 45(21): 4335-4342.)
- [35] 李海朝, 智海剑, 白丽, 等. 大豆对 SMV 株系 SC-11 的抗性遗传及抗病基因的等位性研究[J]. 大豆科学, 2006, 25(4): 365-368. (Li H C, Zhi H J, Bai L, et al. Studies on inheritance and allelism of resistance genes to SMV strain SC-11 in soybean [J]. Soybean Science, 2006, 25(4): 365-368.)
- [36] 郭东全, 王延伟, 智海剑, 等. 大豆对 SMVSC-13 株系群的抗性遗传及基因定位的研究[J]. 大豆科学, 2007, 26(1): 21-24. (Guo D Q, Wang Y W, Zhi H J, et al. Inheritance and gene mapping of resistance to SMV strain group SC-13 in soybean[J]. Soybean Science, 2007, 26(1): 21.)
- [37] Ma Y, Wang D G, Li H C, et al. Fine mapping of the *RSC14Q* locus for resistance to soybean mosaic virus in soybean[J]. Euphytica, 2011, 181(1): 127-135.
- [38] Ma Y, Li H C, Wang D G, et al. Molecular mapping and marker assisted selection of soybean mosaic virus resistance gene *RSC12* in soybean [J]. Legume Genomics and Genetics, 2010, 1(8): 41-46.
- [39] Yang Q H, Gai J Y. Identification, inheritance and gene mapping of resistance to a virulent soybean mosaic virus strain SC15 in soybean[J]. Plant Breeding, 2011, 130(2): 128-132.
- [40] 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[J]. 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[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2001, 34(1): 14-18.)
- [41] Jeong S C, Kristipati S, Hayes A J, et al. Genetic and sequence analysis of markers tightly linked to the resistance gene, *Rsv3*[J]. Crop Science, 2002, 42(1): 265-270.
- [42] Hayes A J, Ma G, Buss G R, et al. Molecular marker mapping of *rsr4*, a gene conferring resistance to all known strains of soybean mosaic virus[J]. Crop Science, 2000, 40(5): 1434-1437.
- [43] Song Q J, Marek L F, Shoemaker R C, et al. A new integrated genetic linkage map of the soybean [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2004, 109(1): 122-128.
- [44] van Ooijen J W. JoinMap[®] 4, Software for the calculation of genetic linkage maps in experimental populations. Kyazma BV, Wageningen, Netherlands, 2006.