



# 大豆品种安豆 1498 对大豆疫霉菌株 PsJS2 的抗性遗传分析及基因定位

陈亚光, 咎 凯, 徐淑霞, 王凤菊, 张志民, 郑丽敏, 周 青, 申为民

(安阳市农业科学院/河南省优质大豆改良工程技术研究中心, 河南 安阳 455000)

**摘 要:**为发掘新的抗病基因以增强大豆对疫霉根腐病的抗性,本研究以大豆品种安豆 1498 和 Williams 为材料,采用下胚轴创伤接种法鉴定二者对 Race1、Race3、Race4、NKI、USAR2、Ps41-1、PsMC1 和 PsJS2 等 8 个大豆疫霉菌株的抗性;对安豆 1498 与 Williams 杂交组合获得 167 个  $F_{2:3}$  代家系群体接种 PsJS2 菌株,进行抗性遗传分析;并利用 618 个 SSR 分子标记对抗性基因进行初步定位。结果表明:安豆 1498 对 Race1、Race3、Race4、Ps41-1、PsMC1 和 PsJS2 等 6 个大豆疫霉菌株表现为抗病,表明安豆 1498 是一个优良的疫霉根腐病抗性材料;抗性遗传分析结果显示安豆 1498 和  $F_1$  代都表现抗病,Williams 表现感病, $F_{2:3}$  代群体中抗病:分离:感病株数表现为 1:2:1 的分离比,表明安豆 1498 对大豆疫霉菌株 PsJS2 的抗性由单个显性基因控制,暂命名为 *RpsI498*;基因定位结果显示 *RpsI498* 与大豆 3 号染色体(N 连锁群)上的 5 个 SSR 标记(Satt152、Satt631、Sat\_186、Satt683 和 Satt624)连锁,通过分子作图分析 *RpsI498* 位于 SSR 标记 Sat\_186 和 Satt683 之间,遗传距离分别为 5.1 和 9.3 cM。

**关键词:**安豆 1498;大豆疫霉根腐病;分子标记;抗病基因

## Genetic Analysis of Resistance to *Phytophthora sojae* PsJS2 and Mapping of Resistance Gene in Soybean Cultivar Andou 1498

CHEN Ya-guang, ZAN Kai, XU Shu-xia, WANG Feng-ju, ZHANG Zhi-min, ZHENG Li-min, ZHOU Qing, SHEN Wei-min

(Anyang Academy of Agricultural Sciences/Henan Province High Quality Soybean Improvement Engineering Technology Research Center, Anyang 455000, China)

**Abstract:** In order to discover new disease resistance genes to enhance soybean resistance to *Phytophthora* root rot (PRR). In this study, we used the hypocotyls inoculation technique to identify the resistance of soybean cultivars Andou 1498 and Williams to eight *Phytophthora sojae* (*P. sojae*) including Race1, Race3, Race4, NKI, USAR2, Ps41-1, PsMC1 and PsJS2. The  $F_{2:3}$  generation population derived from the cross of Williams  $\times$  Andou 1498 were inoculated *P. sojae* PsJS2 for each generation of the cross of Andou 1498 and Williams for resistance genetic analysis. 618 SSR molecular markers were used for preliminary mapping of antagonistic genes. The results showed that Andou 1498 was resistant to six soybean *Phytophthora* strains, such as Race1, Race3, Race4, Ps41-1, Psmc1 and Psjs2, indicating that Andou 1498 was an excellent material resistant to *Phytophthora* root rot. The results of resistance genetic analysis showed that both the Andou 1498 and  $F_1$  generations were resistant to *P. sojae* PsJS2, Williams was susceptible, and the  $F_{2:3}$  generation showed a segregation ratio of 1:2:1 (resistance: segregation: susceptible). The resistance of Andou 1498 to *P. sojae* PsJS2 is controlled by a single dominant gene, temporarily named *RpsI498*. The gene mapping results showed that *RpsI498* is linked to 5 SSR markers on soybean chromosome 3 (N linkage group) including Satt152, Satt631, Sat\_186, Satt683 and Satt624. Basis of linkage analysis with SSR markers the *RpsI498* was located on molecular linkage group N and flanked by Sat\_186 and Satt683 with genetic distances 5.1 and 9.3 cM, respectively.

**Keywords:** Andou 1498; *Phytophthora* root rot (PRR); Molecular marker; Resistant gene

大豆疫霉根腐病是由疫霉菌侵染引起的严重影响大豆产量和品质的病害,1948 年美国初次报道发生<sup>[1]</sup>,随后在全世界大豆产区不断蔓延,每年因大豆疫霉根腐病造成的经济损失大约为 10 亿美元<sup>[2]</sup>。1989 年我国东北地区首次发现大豆疫霉根腐病<sup>[3]</sup>,之后其他大豆产区也相继发现该病,危害不断增大。研究证明,培育并利用抗病大豆品种可以有效防治大豆疫霉根腐病<sup>[4]</sup>。大豆与大豆疫霉

菌的互作关系是典型的“基因对基因”<sup>[5]</sup>,大豆中的每个抗性基因在大豆疫霉菌中都有无毒基因相对应,它们的互作共同调控大豆对疫霉根腐病的抗性<sup>[6]</sup>。目前已鉴定了 30 多个大豆疫霉根腐病的抗病基因<sup>[7]</sup>,但能有效抵抗我国病区菌株的抗病基因较少<sup>[8]</sup>。大豆疫霉菌容易变异产生新的毒力型,使大豆品种丧失原有抗性。因此,迫切需要发掘新的抗病基因以应对大豆疫霉菌的毒力变异。

收稿日期:2021-03-22

基金项目:河南省农业领域科技攻关项目(172102110002)。

第一作者:陈亚光(1990—),男,硕士,助理研究员,主要从事大豆遗传育种研究。E-mail:cyg0372@163.com。

通讯作者:申为民(1971—),男,硕士,副研究员,主要从事大豆遗传育种研究。E-mail:329302914@qq.com。

安豆 1498 是由安阳市农业科学院系统选育而成的夏大豆新品种,具有高产、高油、抗病性强等优点。张志民等<sup>[9]</sup>研究表明,安豆 1498 对 8 个大豆疫霉菌生理小种表现抗病,可能含有新的抗病基因。张雪翠等<sup>[10]</sup>利用 PsJS2 和 Ps41-1 菌株对 64 个河南省大豆新品种(系)进行接种,其中 PsJS2 为强毒力菌株,能够克服除 *Rps9*、*RpsQ*、*RpsHC18*、*RpsX*、*RpsZheng* 以外的其他已知抗疫霉根腐病基因,鉴定结果显示安豆 1498 对这 2 个菌株都表现为抗病,用大豆疫霉根腐病广谱抗性基因共分离标记 WZInDel11 进行检测,显示安豆 1498 中不含有目标片段,表明该品种可能含有新的广谱抗性基因。为进一步明确安豆 1498 对不同毒力大豆疫霉菌株的抗性水平,发掘其含有的抗病基因,本研究利用安豆 1498 与 Williams 配置杂交组合产生的 F<sub>2:3</sub> 代家系为材料,分析安豆 1498 对强毒力菌株 PsJS2 的抗性遗传规律,进一步通过 SSR 分子标记对抗性基因进行初步定位,以期为后续基因的精细定位及克隆奠定基础。

1 材料与方法

1.1 材料

1.1.1 大豆材料 大豆品种安豆 1498 由安阳市农业科学院选育而成,大豆品种 Williams 来自河南省农业科学院经济作物研究所。以安豆 1498(P1)作父本,Williams(P2)作母本,杂交得到 F<sub>1</sub> 代,F<sub>1</sub> 代自交得到 F<sub>2</sub> 代,F<sub>2</sub> 代自交产生 167 个 F<sub>2:3</sub> 代家系全部用于抗性遗传分析和抗病基因定位。

1.1.2 供试菌株 供试菌种由中国农业科学院作物科学研究所朱振东研究员提供,来自于国内外大豆疫霉根腐病发病区(表 1)。菌种保存在稀释的 V8 汁琼脂培养基,试验前转至 10% V8 固体培养基上,25℃暗培养 6~10 d 用于接种。

表 1 供试菌株的毒力型

Table 1 The virulence types of tested <i>P. sojae</i>	
菌株 <i>P. sojae</i>	毒力型 Virulent type
Race1	7
Race3	1a,7
Race4	1a,1c,7
NK1	1a,1c,6,7
USAR2	1b,2,3c,5,7
Ps41-1	1a,1d,2,3b,3c,5,7,8
PsMC1	1a,1c,1k,2,3b,3c,4,5,6,7,8
PsJS2	1a,1b,1c,1d,1k,2,3a,3b,3c,4,5,6,7,8

1.2 方法

1.2.1 接种鉴定 采用下胚轴创伤接种法进行抗性鉴定<sup>[11]</sup>,将亲本及各世代材料分别播种于装有草木灰和蛭石(3:1)的 7.5 cm × 5.3 cm × 8.7 cm (口径×底径×高)纸杯中,每份播种 15~20 粒,置于培养箱内(温度 25℃,湿度 70%,14 h 光照;10 h 黑暗),待第 1 片真叶完全展开后选 10 株长势一致的植株接种。接种时,首先用解剖刀在子叶节下方约 1~2 cm 处的下胚轴表皮划开约 0.5 cm 的伤口,然后从培养基上割取带有菌丝的琼脂块紧贴伤口,接种后的植株置于 20~25℃,14 h 光照,10 h 黑暗,湿度 100% 的环境内保湿 2 d,然后转入相同温度光周期条件 70% 湿度的温室内继续培养。接种 6 d 后调查病情。以 Williams 作为感病对照,3 次重复。参照 Gordon 等<sup>[12]</sup>的方法评价抗性,若有 80% 及以上植株存活记为抗病,若有 80% 及以上植株死亡记为感病,植株死亡率为 21%~79% 的则记为抗感分离。

1.2.2 基因组 DNA 提取和抗感池构建 大豆亲本和 F<sub>2:3</sub> 代家系基因组 DNA 参照改良的 SDS 法提取<sup>[13]</sup>。每个 F<sub>2:3</sub> 代家系随机取 10 个单株嫩叶样品,等量混合进行 DNA 提取。按 Michelmores 等<sup>[14]</sup>的方法构建用于分离群体分组分析(Bulk Segregant Analysis,BSA)的抗、感池。根据抗病性鉴定结果,随机把 10 个抗病家系 DNA 等量混合建立抗池,把 10 个感病家系 DNA 等量混合建立感池。

1.2.3 SSR 标记选择和分析 利用 Soybase (<http://129.186.26.94/ssr.html>) 网站在大豆基因组均匀选取 618 个 SSR 分子标记,由福州擎科生物技术公司合成。PCR 反应程序:94℃预变性 5 min;94℃变性 30 s,55℃退火 30 s,72℃延伸 30 s,循环 32 次;72℃延伸 5 min。PCR 反应体系、电泳和银染方法参照文献<sup>[15]</sup>进行。先在亲本安豆 1498 和 Williams 之间进行多态性标记筛选,再用亲本间的多态性标记在抗、感池之间筛选多态性,最后用抗、感池之间具有多态性的标记对安豆 1498 × Williams 组合的 167 个 F<sub>2:3</sub> 代家系基因组 DNA 进行 PCR 扩增。

1.3 数据分析

将各 F<sub>2:3</sub> 代家系和亲本相对应分子标记的带型进行比对,与安豆 1498 相同的带型记为“b”,与 Williams 相同的带型记为“a”,杂合带型记为“h”,不清楚的带型或缺失数据的记为“-”,用 JoinMap 4.0 软件分析抗病位点和分子标记的连锁关系。

2 结果与分析

2.1 亲本对不同毒力型菌株的抗病性鉴定

将大豆品种安豆 1498 和 Williams 分别接种 Race1、Race3、Race4、NKI、USAR2、Ps41-1、PsMC1 和 PsJS2 等 8 个大豆疫霉菌株的结果显示:安豆 1498

对 Race1、Race3、Race4、Ps41-1、PsMC1 和 PsJS2 等 6 个菌株表现为抗病,对 NKI、USAR2 菌株抗性分离;Williams 对 Race1、Race3、Race4、NKI、USAR2、PsMC1 和 PsJS2 等 7 个菌株表现感病,对 Ps41-1 菌株抗性分离(表 2、图 1)。

表 2 大豆品种接种疫霉菌后的植株死亡率  
Table 2 The plant mortality of soybean varieties inoculated with *Phytophthora sojae* 单位: %

品种名称 Cultivar	PsMc1	PsJS2	Race1	Race3	Race4	NKI	USAR2	Ps41-1
安豆 1498 Andou 1498	0	0	11.11	0	0	25.00	33.33	0
Williams	100.00	100.00	100.00	85.71	90.00	100.00	100.00	44.44



图 1 安豆 1498(左)和 Williams(右)接种大豆疫霉菌株 PsJS2 后的表型  
Fig.1 The phenotype of Andou 1498 (left) and Williams (right) inoculated with *Phytophthora sojae* PsJS2

2.2 安豆 1498 抗大豆疫霉菌株 PsJS2 的遗传分析

将安豆 1498 和 Williams 组合的各世代接种大

豆疫霉菌株 PsJS2 的结果显示:亲本安豆 1498 对大豆疫霉菌株 PsJS2 表现抗病,亲本 Williams 表现感病;安豆 1498 和 Williams 组合的 F<sub>1</sub> 都表现抗病;安豆 1498 和 Williams 组合的 167 个 F<sub>2,3</sub> 衍生家系中有 45 个家系表现为抗病,86 个家系表现为杂合型,36 个家系表现为感病, $\chi^2$  测验结果显示分离比符合期望的 1:2:1 比例,表明安豆 1498 对大豆疫霉菌株 PsJS2 的抗性由单个显性基因控制(表 3),将该抗病基因暂命名为 *RpsI498*。

2.3 抗病基因连锁分子标记筛选

在 Soybase 网站上均匀选择 618 个 SSR 标记进行多态性筛选,亲本安豆 1498 和 Williams 之间有 178 个标记具有多态性,出现多态性的比率为 27.02%。将这 178 个标记用于抗池和感池间多态性标记筛选,其中大豆 3 号染色体(N 连锁群)的 5 个标记 Satt152、Satt631、Sat\_186、Satt683 和 Satt624 产生多态性,推测它们可能与抗病基因 *RpsI498* 连锁,*RpsI498* 可能位于大豆基因组分子图谱的 N 连锁群上。

表 3 安豆 1498 和 Williams 及其后代对 PsJS2 菌株的抗性反应  
Table 3 The resistance of Andu 1498 ,Williams and their progenies to PsJs2

亲本或后代 Parents or cross	株数 Plants number				期望比 Expected ratio	$\chi^2$
	总株数 Total	抗病 Resistant	分离 Segregated	感病 Susceptible		
安豆 1498 Andou 1498 (P <sub>1</sub> )	27	27	0	0		
Williams (P <sub>2</sub> )	23	0	0	23		
F <sub>1</sub>	13	13	0	0		
F <sub>2,3</sub>	167	45	86	36	1:2:1	$\chi^2_{1:2:1} = 1.12$ $0 < \chi^2_{20.05} = 5.99$

2.4 安豆 1498 抗大豆疫霉菌株 PsJS2 基因定位

进一步用筛选出的 5 个 SSR 标记 (Satt152、Satt631、Sat\_186、Satt683 和 Satt624) 对安豆 1498 × Williams 组合衍生的 167 个 F<sub>2,3</sub> 代家系与抗病基因 *RpsI498* 进行的连锁验证(图 2)结果表明这 5 个 SSR 标记与 *RpsI498* 连锁。这 5 个标记在群体中分

离比均为 1:2:1,为 *RpsI498* 的共显性标记。用 JionMap4 软件构建一个抗病基因 *RpsI498* 和 5 个连锁 SSR 标记的遗传连锁图(图 3)。在该遗传连锁图上,*RpsI498* 位于大豆 N 连锁群上标记 Sat\_186 和 Satt683 之间,遗传距离分别为 5.1 和 9.3 cM。

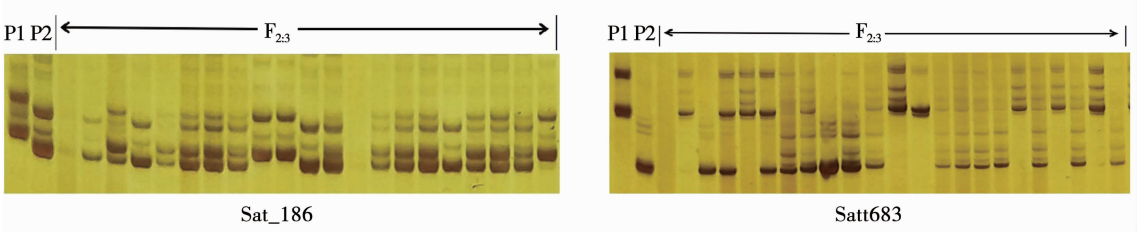


图 2 SSR 标记 Sat\_186 和 Satt683 在安豆 1498 和 Williams 及 F<sub>2:3</sub> 部分家系中的扩增结果

Fig. 2 The amplification results of SSR markers Sat\_186 and Satt683 among parents and F<sub>2:3</sub> of Andou 1498 and Williams

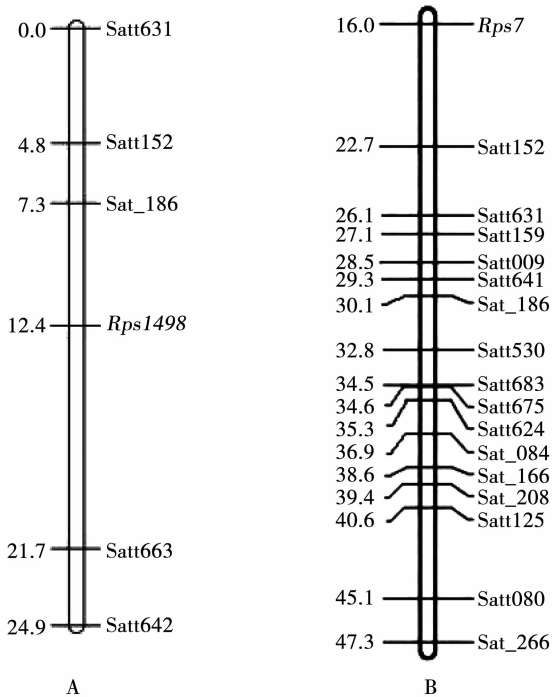


图 3 *Rps1498* 定位图谱 (A) 和大豆 N 连锁群整合图谱 (B)

Fig. 3 The location of *Rps1498* on MLG N (A) and the linkage map of SSR markers (B)

3 讨论

大豆对疫霉根腐病的抗性主要分为完全抗性和部分抗性<sup>[16]</sup>,完全抗性具有小种特异性,由单显性基因控制;部分抗性对多个小种具有广谱抗性,是数量性状位点<sup>[17]</sup>。本研究利用 PsJS2 菌株对安豆 1498 和 Williams 及其衍生的家系进行抗病性鉴定,结果表明安豆 1498 和 F<sub>1</sub> 全部抗病, F<sub>2:3</sub> 代家系抗病性符合 1:2:1 的分离比,遗传分析结果显示安豆 1498 对 PsJS2 菌株的抗性由单个显性基因控制,此结果与国内外多数学者观点一致。

目前国外已经鉴定的 30 多个抗大豆疫霉根腐病基因中,有 12 个定位在大豆分子遗传连锁群 N 连锁群上(3 号染色体),其中 *Rps1a*, *Rps1d*, *Rps7*, *RpsYD25*, *RpsYD29*, *Rps9*, *RpsAH* 和 *RpsZheng* 是已获得连锁的分子标记。Weng 等<sup>[18]</sup> 将 *Rps1a* 定位在分子标记 Satt159 和 Satt009 之间,遗传距离分别为 0.7 和 3.2 cM; Sugimoto 等<sup>[19]</sup> 将 *Rps1d* 定位在分子标记 Satt152 和 Sat\_186 之间,遗传距离分别为 11.5 和

5.7 cM; *Rps7* 被定位在分子标记 Satt009 一侧,遗传距离为 10.6 cM; 张海鹏等<sup>[20]</sup> 将 *RpsZheng* 定位于标记 Satt485 和 Satt584 之间,与这两个标记的遗传距离分别为 2.1 和 3.7 cM; *RpsAH* 位于 Sat166 下游,距离为 4.1 cM。本研究将抗病基因 *Rps1498* 定位在 N 连锁群标记 Sat186 和 Satt683 之间,与上述几个抗病基因距离较远,推测不是同一位点。范爱颖等<sup>[21]</sup> 将 *RpsYD25* 定位在分子标记 Satt530 和 Sat\_084 之间,遗传距离分别为 6.3 和 7.7 cM; *Rps9* 被定位在 Satt631 和 Sat\_186 之间,距离分别为 7.5 和 4.3 cM; *RpsYD29* 位于标记 SattWM82-50 和 Satt1k4b 之间,距离分别为 0.5 和 0.2 cM<sup>[22]</sup>。 *Rps1498* 与这几个标记距离较近,不排除连锁的可能,但由于本研究作图群体较小,基因和标记之间可能存在误差。*Rps1498* 究竟是这几个抗性位点的等位基因,还是一个抗病位点还需要进一步研究。

我国黄淮地区大豆疫霉菌毒力结构复杂<sup>[23]</sup>,大豆抗性资源和抗性多样性丰富<sup>[24]</sup>,科研人员进行了大量大豆疫霉根腐病抗性材料筛选工作。朱振东等<sup>[25]</sup> 对 120 个大豆品种(系)进行疫霉根腐病抗源筛选,发现有 110 个品种(系)分别抗 1~10 个大豆疫霉菌菌株,其中河南地区疫霉菌抗性材料最丰富。本研究发现安阳市农业科学院选育的大豆新品种安豆 1498 不仅对 PsJS2 菌株具有抗性,还对另外 5 个菌株表现抗病,但安豆 1498 的抗病性是由同一个基因控制还是聚合了其他抗病基因还不明确。总的来说,将安豆 1498 作为优异的大豆疫霉根腐病抗性材料进行进一步的研究、利用和推广,对大豆疫霉根腐病抗病育种具有重要意义。

4 结论

本研究用 8 个大豆疫霉根腐病菌株对安豆 1498 进行鉴定,结果表明安豆 1498 对其中 6 个表现抗病,说明安豆 1498 是一个优良的抗病材料。遗传分析结果显示安豆 1498 对 PsJS2 菌株的抗性由单个显性基因控制。用 618 个分子标记将安豆 1498 抗病基因定位在大豆 3 号染色体(N 连锁群)标记 Sat\_186 和 Satt683 之间,遗传距离分别为 5.1 和 9.3 cM。



参考文献

[1] Schmitthenner A F. Problems and progress in control of *Phytophthora* root rot of soybean[J]. Plant Disease,1985,69(4):362.

[2] Tyler B M. *Phytophthora sojae*: Root rot pathogen of soybean and model oomycete[J]. Molecular Plant Pathology,2007,8(1):1-8.

[3] 沈崇尧,苏彦纯. 中国大豆疫霉病菌的发现及初步研究[J]. 植物病理学报,1991,21(4):298. (Shen C Y, Su Y C. Discovery and preliminary studies of *Phytophthora megasperma* on soybean in China[J]. Acta Phytopathologica Sinica,1991,21(4):298. )

[4] 朱振东,王晓鸣,常汝镇,等. 黑龙江省大豆疫霉菌生理小种鉴定及大豆种质的抗性评价[J]. 中国农业科学,2000,33(1):62-67. (Zhu Z D, Wang X M, Chang R Z, et al. Identification of race of *Phytophthora sojae* and reaction of soybean germplasm resources in Heilongjiang Province [J]. Scientia Agricultura Sinica,2000,33(1):62-67. )

[5] 姚海燕,王晓鸣,武小菲,等. 大豆品种早熟18抗疫霉根腐病基因的SSR分子标记[J]. 植物遗传资源学报,2010,11(2):213-217. (Yao H Y, Wang X M, Wu X F, et al. Molecular mapping of *Phytophthora* resistance gene in soybean cultivar Zaoshu 18[J]. Journal of Plant Genetic Resources,2010,11(2):213-217. )

[6] Tyler B M. Molecular basis of recognition between *Phytophthora* pathogens and their hosts [J]. Annual Review of Phytopathology, 2002,40:137-167.

[7] Zhong C,Sun S,Yao L L,et al. Fine mapping and identification of a novel *Phytophthora* root rot resistance locus RpsZS18 on chromosome 2 in soybean[J]. Frontiers in Plant Science,2018,9:44.

[8] 陈晓玲,朱振东,王晓鸣,等. 大豆品种(系)抗疫霉根腐病基因推导[J]. 中国农业科学,2008,41(4):1227-1234. (Chen X L, Zhu Z D, Wang X M, et al. Postulation of *Phytophthora* resistance genes in soybean cultivars or lines[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2008,41(4):1227-1234. )

[9] 张志民,陈亚光,周青,等. 安豆1498-疫霉根腐病抗性新种质[J]. 中国油料作物学报,2017,39(6):855-860. (Zhang Z M, Chen Y G, Zhou Q, et al. Resistance identification of a new soybean germplasm Andou 1498 to *Phytophthora* root rot [J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences,2017,39(6):855-860. )

[10] 张雪翠,孙素丽,卢为国,等. 河南大豆新品系抗大豆疫霉根腐病基因鉴定[J]. 作物学报,2021,47(2):93-102. (Zhang X C, Sun S L, Lu W G, et al. Identification of resistance gene against *Phytophthora* root rot in new soybean lines breded in Henan Province[J]. Acta Agronomica Sinica,2021,47(2):93-102. )

[11] Zhang J, Xia C, Wang X, et al. Genetic characterization and fine mapping of the novel *Phytophthora* resistance gene in a Chinese soybean cultivar[J]. Theoretical and Applied Genetics,2013,126:1555-1561.

[12] Gordon S G, Martin S, Dorrance A E. Rps8 maps to a resistance gene rich region on soybean molecular linkage group F[J]. Crop Science,2006,46:168-173.

[13] Sharp P J, Kreis M, Shewry P R, et al. Location of  $\beta$ -amylase sequence in wheat and its relatives [J]. Theoretical Applied Genetics,1988,75:289-290.

[14] Michelmore R W, 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 [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America,1991,88:9828-9832.

[15] 武晓玲,赵晋铭,王永林,等. 南京大豆根腐病原物的分离及毒性鉴定[J]. 南京农业大学学报,2009,32(2):61-64. (Wu X L, Zhao J M, Wang Y L, et al. Identification and isolation of soybean root rot in Nanjing [J]. Journal of Nanjing Agricultural University,2009,32(2):61-64. )

[16] 郭娜,胡冠军,赵晋铭,等. 一对单显性大豆抗疫霉根腐病基因的遗传分析及定位[J]. 南京农业大学学报,2015,38(4):532-537. (Guo N, Hu G, Zhao J M, et al. Genetic analysis and mapping of a single dominant *Phytophthora sojae* resistance gene in soybean[J]. Journal of Nanjing Agricultural University,2015,38(4):532-537. )

[17] Lin F, Zhao M X, Ping J Q, et al. Molecular mapping of two genes conferring resistance to *Phytophthora sojae* in a soybean landrace PI 567139B [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2013, 126: 2177-2185.

[18] Weng C. Mapping genes conferring resistance to *Phytophthora* root rot of soybean, Rps1a and Rps7[J]. Hered,2001,92:442-446.

[19] Sugimoto T, Yoshida S, Watanabe K, et al. Identification of SSR markers linked to the *Phytophthora* resistance gene Rps1-d in soybean[J]. Plant Breeding,2008,127(127):154-159.

[20] 张海鹏,郭娜,牛景萍,等. 大豆品种郑97196对疫霉根腐病的抗性遗传分析及基因定位[J]. 大豆科学,2016,35(3):373-379. (Zhang H P, Guo N, Niu J P, et al. Genetic analysis of resistance to *Phytophthora sojae* and mapping of resistance gene in soybean cultivar Zheng 97196[J]. Soybean Science,2016,35(3):373-379. )

[21] 范爱颖,王晓鸣,方小平,等. 大豆品种豫豆25抗疫霉根腐病基因的鉴定[J]. 作物学报,2009,35(10):1844-1850. (Fan A Y, Wang X M, Fang X P, et al. Molecular identification of *Phytophthora* resistance gene in soybean cultivar Yudou 25 [J]. Acta Agronomica Sinica,2009,35(10):1844-1850. )

[22] 张吉清. 大豆对疫病的抗性评价、抗病基因挖掘及候选基因分析[D]. 北京:中国农业科学院,2013. (The evaluation of the phytophthora resistance in soybean cultivars, mining and analysis of the Rps candidate gene [D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences,2013. )

[23] Zhu Z D, Wang H B, Wang X M, et al. Distribution and virulence diversity of *Phytophthora sojae* in China[J]. Agricultural Sciences in China,2004(2):116-123.

[24] Lohnes D G, Nickell C D, Schmitthenner A F. Origin of soybean alleles for *Phytophthora* resistance in China[J]. Crop Science, 1996,36:1689-1692.

[25] 朱振东,霍云龙,王晓鸣,等. 大豆疫霉根腐病抗源筛选[J]. 植物遗传资源学报,2006(1):24-30. (Zhu Z D, Huo Y L, Wang X M, et al. Screening for resistance sources to *Phytophthora* root rot in soybean [J]. Journal of Plant Genetic Resources, 2006 (1): 24-30. )