



# 大豆花叶病毒病抗性基因发掘及分子育种研究进展及展望

张 雪<sup>1,2</sup>, 罗俊杰<sup>1,2</sup>, 欧巧明<sup>1,2</sup>, 何 瑞<sup>2</sup>, 李兰兰<sup>1,2</sup>, 祁旭升<sup>3</sup>

(1. 甘肃农业大学 资源与环境学院, 甘肃 兰州 730070; 2. 甘肃省农业科学院 生物技术研究所, 甘肃 兰州 730070; 3. 甘肃省农业科学院 作物研究所, 甘肃 兰州 730070)

**摘 要:**大豆花叶病毒(Soybean Mosaic Virus, SMV)病作为一种全球性病害,严重制约着大豆的高产稳产和品质。通过发掘和利用优异 SMV 抗性基因资源,提高抗病品种选择效率,是控制 SMV 危害的有效途径。然而目前国内外对 SMV 特性、株系划分、抗性鉴定、遗传特性及抗性基因发掘等多见于研究性报道,对相关研究现状、热点问题及其进展缺乏系统的探讨分析和梳理。本文结合国内外大豆 SMV 最新研究进展,从 SMV 的特征、株系划分及危害、抗性基因的定位及其种质资源鉴定、分子标记辅助育种方面,对该领域研究现状、最新研究进展与动态以及存在的问题进行梳理和分析,并对支撑大豆分子标记辅助育种的种质资源基因型信息平台构建等热点问题系统进行系统阐述,以期为推动大豆分子育种进程及其创新体系建设提供信息支持和参考依据。

**关键词:**大豆;大豆花叶病毒;抗性基因;分子育种

## Advances and Prospect in Gene Mining and Molecular Breeding on Mosaic Virus Disease Resistance of Soybean

ZHANG Xue<sup>1,2</sup>, LUO Jun-jie<sup>1,2</sup>, OU Qiao-ming<sup>1,2</sup>, HE Rui<sup>2</sup>, LI Lan-lan<sup>1,2</sup>, QI Xu-sheng<sup>3</sup>

(1. College of Resources and Environment, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China; 2. Institute of Biotechnology, Gansu Academy of Agricultural Sciences, Lanzhou 730070, China; 3. Crop Research Institute, Gansu Academy of Agricultural Sciences, Lanzhou 730070, China)

**Abstract:** As a global disease, soybean mosaic virus (SMV) seriously restricts the high and stable yield and quality of soybean. It is an effective way to control the harm of SMV by exploring and utilizing the excellent germplasm (genes) resources of SMV resistance and improving the selection efficiency of resistant varieties. However, at present, the characteristics, strain classification, resistance identification, genetic characteristics and resistance gene discovery of SMV are widely reported in research reports in China and abroad, and there is a lack of systematic discussion, analysis and combing on the related research status, hot issues and progress. In view of the above problems, combined with the latest research progress of soybean SMV at home and abroad, this paper reviewed and analyzed the research status, the latest research progress and trends, and the existing problems from the aspects of the characteristics of soybean mosaic virus, strain division and harm, the location of resistance genes, germplasm (gene) resource identification, and molecular marker-assisted breeding. In addition, this paper expounded on the hot issues such as the construction of germplasm resource genotype information data platform supporting soybean molecular marker-assisted breeding, in order to provide information support and reference for promoting the process of soybean molecular breeding and the construction of its innovation system.

**Keywords:** soybean; soybean mosaic virus; resistance gene; molecular breeding

大豆是世界上主要的油料和饲料作物,也是植物蛋白的重要来源,提高单产和品质是当前大豆育种的重要目标。然而大豆病害,特别是大豆花叶病毒(Soybean Mosaic Virus, SMV)病作为全球性病害,在一定环境条件下可造成大豆 35% ~ 50% 产量损失,严重时病粒褐斑率达 50% 以上<sup>[1]</sup>,严重制约了大豆高产稳产和品质,目前还没有安全有效的化学防治药剂。培育和推广抗花叶病毒的大豆品种是防治花叶病毒病、提高大豆产量和品质最经济有效的方法。而种质资源是大豆品种遗传改良的基础性材料,其研究水平既关系到大豆育种和生产发

展的水平,同时也是衡量国家农业竞争力的重要指标<sup>[2-4]</sup>。当前,分子(设计)育种已成为作物育种发展的主流方向和今后种业创新战略实施需解决的热点问题<sup>[5-6]</sup>。利用特异性分子标记发掘和利用大豆重要性状相关基因、优异种质及其遗传背景信息,创建种质资源平台,有利于提高亲本选配的精淮性和后代选择的预见性,加速其种质创新和育种选择效率。

目前,在大豆 SMV 抗性基因发掘及分子育种研究方面还存在许多问题,如其抗性遗传方式还无定论;其抗性基因标记与定位受限于基因连锁群的影

收稿日期:2021-10-13

基金项目:甘肃省农业科学院现代生物育种项目(2019GAAS05,2019GAAS07);国家自然科学基金地区基金(31860378)。

第一作者:张雪(1998—),女,硕士研究生,主要从事作物分子育种研究。E-mail:xiaoxiaozhang000@163.com。

通讯作者:罗俊杰(1962—),男,博士,研究员,主要从事旱作农业与栽培研究。E-mail:hnsjjie@163.com;

欧巧明(1976—),男,硕士,副研究员,主要从事作物分子育种研究。E-mail:ouqiaoming@163.com。

响,检测准确度还需进一步提高;其抗性育种环节的多数基础研究成果仅限于试验阶段,投入生产应用的突破性品种较少,其抗性表型鉴定难度大,因病害小种选择压力而导致的育成新品种抗性消失的状况较为普遍。此外,SMV 抗性相关基因分子信息研究报道还不够系统和全面;基于基因组测序和单核苷酸标记与定位的研究仍然较为欠缺;对于大豆优异种质及其基因型数据信息缺乏系统梳理和相应的信息共享平台等。因此,有必要对上述问题进行讨论和归纳分析,这对大豆抗病分子育种具有重要参考意义。

鉴于此,本文在研究分析了相关研究成果的基础上,从大豆 SMV 特性与危害、抗病基因标记与定位、抗病种质挖掘及其分子育种等方面,对大豆 SMV 抗性基因研究的现状、主要研究热点、存在的问题等进行梳理和分析,以期为大豆种质资源库基因型分子信息的完善和分子标记育种提供参考。

1 SMV 特征、株系划分及危害

1.1 大豆花叶病毒的特征

大豆花叶病毒(SMV)属马铃薯 Y 病毒组<sup>[7]</sup>,以蚜虫传播为主要传播方式(蚜虫自身感病时间为 30~60 s,其传播距离最远不超过 15 m<sup>[8]</sup>),其症状因品种、感病阶段及气温不同存在较大差异,这造成其表型鉴定难度加大。SMV 与寄主在自然选择压力下长期协同演化并发生致病性分化而演变成不同致病株系,其毒力强弱差异处于动态变化状态中<sup>[9]</sup>。而 SMV 寄主范围相对较窄,其寄主范围因毒株不同存在在一定程度差异,致病性强的毒株往往传染范围较广且感染概率相对较大,在感染过程中大部分毒株通常会系统性地对大豆进行感染<sup>[7-9]</sup>。

1.2 大豆花叶病毒的株系划分

因 SMV 毒株的毒性强弱不一,当前国内外对 SMV 株系的划分尚不统一。Cho 和 Goodman<sup>[10]</sup>将美国 98 个 SMV 毒株划分为 G1~G7 株系;日本学者 Takahashi 等<sup>[11]</sup>利用 Harosoy 将日本的 SMV 株系划分为 A~E 株系;我国早期因为地域不同、流行毒株不一,毒力强弱田间表现存在差异等问题,一直在 SMV 毒株株系划分上不统一,直到“十二五”前后由南京农业大学国家大豆改良中心基于国内外 SMV 鉴别体系,以 10 个大豆品种建立了新的鉴别寄主体系,并根据全国各大豆主产区的分离物在鉴别寄主上的症状反应,将中国 SMV 划分为 22 个株系(SC1~SC22)<sup>[1,12-15]</sup>,是当前公认和权威的划分模式。

1.3 大豆花叶病毒的危害

SMV 在不同生育期感染大豆所产生的危害也各有不同,生育早期对其产量损害最大,出苗期到开花期为敏感期,苗期感染会使其营养生长受阻,产量会随着病害级别的升高以每级别 20% 的速度递减,开花期至鼓粒后期对植株再无明显的影响,而种子带毒的主要原因则是胚珠在发育早期(受粉前)受到 SMV 侵染,但带毒花粉使种胚受到病毒侵染的作用较小<sup>[16]</sup>。

大豆在感染 SMV 后会导致内部细胞发生病理变化,并导致大豆籽粒的斑驳、不饱满和皱皮等外观品质变化,且在感病品种细胞质束丝、叶肉细胞中均有病毒粒子聚集,而抗性品种仅少数叶绿体、细胞核及线粒体会受到轻微损伤<sup>[8,17]</sup>。

2 SMV 抗性基因的标记与定位

近年来,随着大豆全基因组序列的公布和相关功能基因组学及生物信息学的发展,通过从较大的定位区段和较多的候选基因中找到最有可能的候选基因,使得 SMV 抗病基因在染色体范围上的标记定位成为可能。目前,国内外专家学者普遍承认大豆 SMV 抗性遗传是由 1 对显性基因控制,最早鉴定了 *Rsv1*、*Rsv3* 和 *Rsv4* 3 个抗性基因位点<sup>[18-20]</sup>。后续也有研究报道其它抗性遗传方式,包括 1 对隐性抗性基因<sup>[14]</sup>、2 对隐性互补抗性基因<sup>[15]</sup>、2 对显性互补抗性基因<sup>[21]</sup>和 2 对具有抑制作用的显性基因<sup>[18]</sup>,说明国内外对大豆 SMV 抗性遗传方式的研究结论还未明确,这可能是由于选择的抗源材料、病毒株系和抗性鉴定的环境或抗感划分标准不同所造成的。

利用分子标记对目标抗性基因进行检测,发掘抗病优异载体种质,并借助杂交转育实现抗病多基因聚合,可以达到选择抗病基因型的目的。目前,在大豆 SMV 抗性基因发掘和检测方面已有较多报道,主要集中在基于 F<sub>2</sub>、RIL 群体的研究,大多采用 SSR 标记等方法实现 *Rsv1*、*Rsv3*、*Rsv4*、*Rc*、*Rn1*、*RN1*、*RN3*、*Rn3*、*Rsa*、*Rs4*、*Rsc7*、*Rsc8*、*Rsc9*、*RSMV3*、*Rsc11*、*Rsc12*、*Rsc13*、*Rsc14*、*Rsc14Q*、*Rsc15*、*Rsc18*、*Rsc20*、*Rsc-pm*、*Rsc-ps* 等抗性基因的连锁分析和定位。且现有研究多集中在 F、D1b 和 B2 等连锁群上,而 PI96983、科丰 1 号和齐黄 1 号等为应用最多的标记定位抗源材料,而针对自然群体和关联分析相关的抗性基因定位的报道相对较少(表 1)。

Yu 等<sup>[19]</sup>最早利用 F<sub>2</sub> 群体将 *Rsv1* 定位在连锁群 F 上,并筛选到 3 个与 *Rsv1* 抗性基因紧密连锁的

标记 (SSR 标记 SM179、RFLP 标记 PK664a、PA189),后续学者们又标记定位了9个 *Rsv1* 的复等位基因 *Rsv1-h*、*Rsv1-k*、*Rsv1-m*、*Rsv1-n*、*Rsv1-r*、*Rsv1-s*、*Rsv1-t*、*Rsv1-y* 和 *Rsv1-0*。Chen 等<sup>[22]</sup> 将抗病基因 (*Rsv1-y*) 重新命名为 *Rsv5*;Jeong 等<sup>[23]</sup> 将 *Rsv4* 基因定位在 D1b + W 连锁群上,并筛选到其紧密连锁标记 (SSR 标记 Satt558、RFLP 标记 Satt542)。

科丰 1 号是由中国科学院从河南地方大豆中选育出来,对我国大多数花叶病毒株系具有抗性的品种。Karthikeyan 等<sup>[24]</sup>、李春燕等<sup>[25]</sup> 和 Li 等<sup>[26]</sup> 利用科丰 1 号的杂合系 RHL 群体,将其抗病基因 *Rsc5*、*Rsc10* 和 *Rsc18A* 定位在大豆 2 号染色体上。Fu 等<sup>[27]</sup>、Zhao 等<sup>[28]</sup> 和郭东全等<sup>[29]</sup> 利用科丰 1 号 × 南农 1138-2 的 F<sub>2</sub>、RIL 群体,将科丰 1 号对 SMV 抗性

基因 *Rsc7*、*Rsc8*、*Rsc13* 定位在大豆 2 号染色体上。齐黄 1 号是从山东寿张地方品种系统选择育成的另一个对 SMV 具有广谱抗性的品种。Li 等<sup>[26]</sup>、Ma 等<sup>[30]</sup> 将齐黄 1 号携带的抗病基因 *Rsc3Q*、*Rsc18B* 定位到大豆第 13 号染色体上。白丽等<sup>[20]</sup>、Ma 等<sup>[31]</sup> 和 Karthikeyan 等<sup>[32]</sup> 利用 F<sub>2</sub>、RIL 群体,将齐黄 1 号及其衍生系齐黄 22 将 SMV 抗性基因 *Rsc11*、*Rsc12* 和 *Rsc20* 定位在大豆第 13 号染色体上。Yang 等<sup>[33]</sup> 利用美国抗源品种 PI96983 和中国抗源品种南农 1138-2 杂交,将对 SC3、SC6、SC7、SC17 的抗病基因 *Rsc-pm*、*Rsc-ps* 定位于第 13 号染色体上相邻的区域内。

随着上述大量 SMV 抗性基因被报道,育种学家们可利用分子标记辅助选择对大批种质进行抗源筛选,进而培育出更多的抗病品种。

表 1 大豆花叶病毒抗性基因的分子标记及定位

Table 1 The molecular markers and location of soybean mosaic virus resistance genes

基因 Gene	抗性亲本 Resistant parent	群体类型 Population type	连锁群 Linkage	标记类型 Marker type	分子标记 Molecular marker	遗传距离 Genetic distance/cM	参考文献 Reference
<i>Rsv1</i>	PI96983	F <sub>2</sub>	F	SSR	SM176	0.5	[19]
<i>Rsv4</i>	LR2	F <sub>2</sub>	D1b	SSR	Satt542	4.7	[34]
<i>Rsv3</i>	L29	F <sub>2</sub>	B2	RFLP	A519	0.9	[23]
	Tousan 140	F <sub>2</sub>	B2	AFLP	M3a	0.8	[23]
<i>Rc</i>	科丰 1 号	F <sub>2</sub>		RAPD	OPW_05 <sub>2000</sub>	9.7	[35]
<i>Rn1</i>	科丰 1 号	RIL	N8 – D1b + W	RFLP	A691T	15.04	[36]
<i>RN1</i>	东农 93-046	F <sub>5</sub>	F	SSR	Satt114	5.2	[37]
<i>RN3</i>	东农 93-046	F <sub>5</sub>	F	SSR	Satt114	4.9	[37]
<i>Rn3</i>	科丰 1 号 Kefeng 1	RIL	N8 – D1b + W	RFLP	A691T	16.14	[36]
<i>Rsa</i>	科丰 1 号 Kefeng 1	RIL	N8 – D1b + W	RFLP	Rn1	23.5	[36]
<i>Rsc7</i>	科丰 1 号 Kefeng 1	RIL	G8 – D1b + W	SSR	Satt634	18.1	[27]
<i>Rsc8</i>	科丰 1 号 Kefeng 1	F <sub>2</sub>	D1b	SSR	BARSOYSSR_02_02580	0.8	[25]
	科丰 1 号 Kefeng 1	RIL	D1b	SSR	BARSOYSSR_02_0610	0.32	[29]
	科丰 1 号 Kefeng 1	RIL	N8 – D1b + W	SSR	Rn3	48.9	[36]
<i>Rsc9</i>	科丰 1 号 Kefeng 1	RIL	N8 – D1b + W	SSR	Rsa	35.3	[36]
	95-5383	RIL	N8 – D1b + W	SSR	OPN11 <sub>980/1070</sub>	2.1	[14]
<i>Rsvm3</i>	中选 95-5117	RIL	F	SSR	Satt114	2.3	[21]
	91R3 – 301	F <sub>2</sub>	D1b	SSR	Satt296	6.5	[15]
<i>Rsc11</i>	齐黄 1 号	F <sub>2</sub>	F	SSR	Sat_234	4.6	[20]
<i>Rsc12</i>	齐黄 22	F <sub>2</sub>	F	SSR	Satt334	2.4	[31]
<i>Rsc13</i>	科丰 1 号	RIL	N8 – D1b + W	SSR	Rn3	14.7	[29]
<i>Rsc14</i>	PI96983	F <sub>2</sub>	F	SSR	Sct_033	3.2	[38]
<i>Rsc14Q</i>	齐黄 1 号	F <sub>2</sub>	F	SSR	Satt334	1.4	[38]
	齐黄 1 号	RIL	F	Indel	MY750	0.5	[39]
<i>Rsc15</i>	RN – 9	RIL	C2	SSR	Sat_286	6.6	[40]

续表 1

基因 Gene	抗性亲本 Resistant parent	群体类型 Population type	连锁群 Linkage	标记类型 Marker type	分子标记 Molecular marker	遗传距离 Genetic distance/cM	参考文献 Reference
<i>Rsc18</i>	RN -9 × 7605	RIL	F	SSR	BARCSOYSSR_02_0667/ BARCSOYSSR_02_0670	1.6 ~ 2.2	[1]
<i>Rsc20</i>	齐黄 1 号 × 南农 1138-2	RIL	F	SSR	BARCSOYSSR_13_1099	3.9	[32]
<i>Rsc-pm</i>	PI96983 × 南农 1138-2	F <sub>2</sub>	F	SSR	BARCSOYSSR_13_1114/ BARCSOYSSR_13_1136	0.8 ~ 1.2	[33]
<i>Rsc-ps</i>	PI96983 × 南农 1138-2	F <sub>2</sub>	F	SSR	BARCSOYSSR_13_1140/ BARCSOYSSR_13_1185	1.2	[33]

3 抗 SMV 大豆种质资源研究

3.1 国内外研究进展

优异种质资源是开展生物技术研究、大豆定向育种和发展农业生产的重要基础性材料。国内外育种学家们通过选育抗病品种获得大批优异抗源材料,为大豆抗病的亲本选育积累了大量材料。

美国学者针对本国的 G1 ~ G7 大豆花叶病毒株系筛选出 York、PI96983、Raiden、Kwanggyo、Ogden、Marshall、J05、OX670、Zao18、Tousan140、Hourei 和 PI486355 等一批抗性品种,后续又发现来自韩国的 5 个品系 Suweon86、Suweon94、Suweon95、Suweon97 和 Suweon106 对 G1 ~ G7 株系表现出抗病性<sup>[10, 41]</sup>。Li 等<sup>[38]</sup>对全球 254 份大豆种质进行抗性鉴定,发现 56 份中国大豆种质中有 25 份对美国的 1 个或多个 SMV 株系有较好抗性,其中科丰 1 号、齐黄 1 号、齐黄 22、大白麻、早熟 18 和鲁豆 4 号等对美国的 6 个 SMV 株系(G1 ~ G3、G5 ~ G7)表现高抗。战勇<sup>[13]</sup>发现科丰 1 号、齐黄 1 号、早熟 18、汾豆 56、中作 229 和晋大 74 对 SMV 小种 SC4、SC8、SC10 均表现为抗侵染。日本学者则通过 Harosoy 杂交转育得到大豆品种出羽娘,对日本 SMV 株系 A、B、C 和 D 表现为抗侵染<sup>[11]</sup>。可见,上述研究除说明中国大豆 SMV 抗源丰富外,科丰 1 号、齐黄 1 号、齐黄 22 和早熟 18 等中国大豆特异性种质已然成为全球广泛应用的 SMV 抗源材料和抗性基因载体。

3.2 各大豆生产区研究进展

大豆花叶病毒病在中国东北、黄淮和南方地区尤为流行,且毒力自北向南逐渐增强,国内品种对 SMV 抗性也自北向南逐渐增强<sup>[42]</sup>。作为中国大豆主要生产区,东北地区最新审定了吉利豆 4 号、吉农 30 和铁豆 53 等新品种,并已广泛投入生产<sup>[43]</sup>。王传之等<sup>[44]</sup>通过 SSR 标记筛选鉴定出抗 SC7 株系的新品系阜 Y31 和阜豆 169 等,增强了黄淮地区和长

江流域大豆抗性品种的多样性。李春燕等<sup>[25]</sup>发现科丰 1 号、齐黄 1 号、早熟 18、汾豆 56、中作 229 和晋大 74 对 SC4、SC8、SC10 均表现为抗侵染。西南地区虽然不是大豆主产区,但也挖掘了鄂农 W/早枝豆、贡豆 22、黔豆 7 号、交大 133 和华夏 9 号等多个抗性品种且适合多地种植<sup>[45]</sup>。

3.3 抗性资源研究方向

由于大豆花叶病在田间的变异速度快,流行病株毒力不断加强,造成品种的抗性易丧失,出现经育种筛选出的大豆抗性品种抗性基因相对狭窄、抗性消失等现象,因此,遗传多样性丰富的野生大豆 SMV 抗源筛选逐渐成为焦点。陈云霞<sup>[46]</sup>从 59 份野生大豆资源中筛选出 33 份对 SMV 分离物 HLJBADS001 和 SC7-N 兼抗的种质和 26 份 HLJBADS001 单抗种质。陈爱国等<sup>[47]</sup>从 120 份野生大豆资源中筛选出 1 份 SMV1 抗性种质、6 份 SMV3 抗性种质以及 1 份兼抗 SMV1 和 SMV3 的优良种质(LYD141046)。野生大豆抗性资源对拓宽大豆遗传基础、挖掘新抗病基因、避免抗性及品种单一化,培育广谱持久抗性品种具有重要意义。

不同抗性基因聚合,不仅可弥补基因间的差异,还能提高抗病基因强度,延长基因使用寿命,使抗病表现更加持久。然而许多研究中发现大豆 SMV 抗性基因型和田间表型存在较多不吻合的情况,主要原因是虽然大豆携带有某种抗性基因,但在田间不一定具备相应表现型,这与基因型所对应表型的复杂性有关,需要不断地在育种中加以验证和校正。需要说明的是,抗性基因的检测准确率依赖于标记连锁程度,其现有检测准确率不能达到 100%,多个检测标记同时检测某一基因时,检测效率和准确性更高。且目前公认的是聚合抗性基因越多,其抗病表现越持久。此外,针对大豆育种中某些抗病基因使用频率过高的情况,应结合不同抗病基因整体布局,提高抗性基因多样性,降低对小

种的选择压力,避免新生理小种速变。可见,发掘抗病新基因和新种质仍是提高大豆抗病育种的刚性需求。

4 抗 SMV 大豆分子育种研究现状及发展趋势

发掘和利用作物优异种质及基因资源则是提高亲本选配、种质创新和育种选择效率的首要手段。分子育种需众多学科的综合利用,是未来作物育种的首要选择,可精确地预测不同亲本杂交后代,以为种子未来在不同生态环境下的表现提供可靠的理论信息支撑。

近 10 年来,在大豆对 SMV 抗性品系选育方面,分子标记辅助选择的利用对于实现多个 SMV 抗性基因位点聚合培育新种质、新品系具有显著作用,为选育抗 SMV 的优异大豆种质奠定了良好基础。王大刚等<sup>[48]</sup>以齐黄 1 号、科丰 1 号和大白麻为抗性基因(RSC14Q、RSC8 和 RSC4)的供体,通过分子标记辅助选择,获得了 20 株携带抗性基因的聚合材料。王彩洁等<sup>[49]</sup>研究认为,东北大豆的遗传多态信息含量低于黄淮地区,并推断国内大豆品种 SSR 标记遗传多态性自北向南逐渐升高。王欢等<sup>[50]</sup>利用 SSR 标记的关联分析进行东北春大豆花荚脱落验证,结果表明有 33 个 SSR 标记位点与东北春大豆花荚脱落性状显著相关。韩英鹏等<sup>[51]</sup>对大豆花叶病毒病 N1 株系抗性基因进行鉴定,获得分子标记 Satt114,其选择准确率可达 80.00%。王传之等<sup>[44]</sup>在对花叶病毒病 SC7 的研究中利用抗性基因的连锁分子标记 BARCSOYSSR\_02\_0631 鉴定选育出大豆新品种阜豆 169,且该品种耐渍耐旱、抗倒抗病、高产稳产。

目前我国在大豆、水稻、小麦、玉米等的分子设计育种方面已取得突破性进展,在部分研究领域属于世界领先水平<sup>[52-54]</sup>。我国率先实现了对水稻、玉米、小麦等农作物重要育种性状基因的定点突变、插入、替换、碱基的精准突变等操作,并建立了植物 CRISPR/Cas9 基因组编辑技术体系、DNA-free 转化技术<sup>[55-56]</sup>。目前“水稻高产优质性状形成分子机理及品种设计”“耦合小麦不同性状的分子模块育种”“杂交马铃薯基因组设计育种”等分子设计育种理念已被广为使用推广。可见,分子设计育种和定制化品种已成为当前全球大豆育种的发展趋势。目前,田志喜团队和刘宝辉团队结合分子模块育种理念,通过分子设计手段,已经可以实现部分大豆性状的“定制化”生产,选育出中黄 13、东生 77、东生 78 和东生 79 等品种<sup>[57]</sup>。作为我国大豆主产区的

黑龙江省现已建立了大豆分子设计育种重点实验室,审定大豆品种 13 个,优良品种推广种植到达 360 万 hm<sup>2</sup><sup>[58]</sup>。

5 优质大豆种质资源基因型信息数据平台建设

众所周知,优异种质及基因资源是提高亲本选配、种质创新和育种选择效率的首要基础。而实现该目标的前提是掌握和拥有海量的优异种质及其遗传背景基因型信息,在参考目标性状表型条件下,利用分子标记辅助选择获得理想基因型,实现优异等位基因聚合和高效育种。

当前国内包括大豆在内的大部分作物育种及种质资源库整体处于常规表型选择水平,主要原因是优异种质及基因资源遗传背景信息不清,缺乏与表型信息相匹配的共享种质资源基因型信息大数据平台。因此,尽快建立优异种质遗传背景基因型信息数据库平台及高级核心种质库,特别是通过挖掘和评价全国抗病、抗逆、品质等作物优异种质、优异基因载体及其分子信息,逐步建立起全国统一的能服务于精准化、高效化作物分子育种的种质资源遗传背景分子信息数据库平台,已成为当前作物分子育种乃至分子设计育种的必然选择。

目前包括大豆种质在内的作物优异基因载体及其遗传背景信息相较 10 年前已相当丰富。然而这些基因型信息往往由不同育种家筛选挖掘,因信息不共享而需要重复搜集、挖掘和验证,利用水平始终不高。可见统筹规划现有作物种质(基因)资源的大规模基因型分析与遗传背景评价已成为当前育种工作的重中之重。为解决这一问题,我国相关科研教学单位在“十三五”期间已着手开展大豆优异种质及基因资源遗传背景分子信息挖掘与大数据平台构建的研究。中国农业科学院任毅等<sup>[4]</sup>建立的小麦育种 KASP 标记高通量检测平台已开发整合 20 多个目标性状的相关基因标记 100 多个;中国科学院也启动了 A 类战略性先导科技专项“分子模块设计育种创新体系”<sup>[57]</sup>;山东省农业科学院已研发并应用“小麦分子育种信息共享系统”(http://123.232.115.143:8097/Frame/Login.htm)。目前,甘肃省农业科学院生物技术研究所以参照国家种质资源库数据网络平台等,建立了小麦、大豆等 2 700 多份材料的 20 多个性状 60 多个基因(160 多个检测标记)的包含 6 万多条信息的作物优异种质基因型信息数据库平台(http://139.196.229.35:8080/crop/)。

基于上述基础,通过大数据分享云平台,育种家们有望准确掌握大量大豆等作物骨干亲本及其分子遗传信息,能够有针对性地开展亲本选配、杂交聚合及后期的分子标记辅助选择,高效创制 SMV 抗性等多基因聚合新种质,提高新品种选育效率。

6 存在的问题及建议

当前,随着对大豆 SMV 抗性研究的不断深入,大豆抗病基因的分子标记和大豆种质候选基因鉴定进展良好、成果突出。然而相比于其他作物,大豆基因组庞大、在进化中出现过多倍化现象及遗传转化率相对较低等,导致应用于大豆分子标记辅助选择的抗性基因标记及其功能性基因较少和准确性不够,常出现目标基因信息跟踪丢失和基因型选择偏离等问题;此外,研究重心侧重于构建和完善遗传图谱、标记开发等试验阶段,分子育种与常规育种结合仍然不紧密,选育的多数新品种田间适应能力仍需加强,突破性品种较少。因此,未来大豆抗 SMV 等育种研究应更多集中于 SMV 等抗病功能基因发掘、抗病过程调控信号网络研究、分子信息数据库平台构建等领域,以期加快分子设计育种的创新体系,并结合智能大数据技术,共同创建国家种质资源与分子信息共享平台,高效推动大豆育种进程,全面提高我国大豆育种的综合实力。

参考文献

[1] 李凯,任锐,王涛,等. 大豆对大豆花叶病毒 SC18 株系的抗性遗传和基因定位[J]. 大豆科学, 2017, 36(2): 187-192. (LI K, REN R, WANG T, et al. Inheritance and gene mapping of soybean resistance to soybean mosaic virus SC18[J]. Soybean Science, 2017, 36(2): 187-192.)

[2] KYUNGJUNG M, SOON-CHUN J, KYUJUNG V, et al. Marker-assisted identification of resistance genes to soybean mosaic virus in soybean lines[J]. Euphytica, 2009, 169(11): 375-385.

[3] DANIEL C I, ALEXANDER E L, NAMHEE J, et al. Identification of haplotypes at the *Rsv4* genomic region in soybean associated with durable resistance to soybean mosaic virus[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2016, 129(9): 453-468.

[4] 任毅,颜安,夏先春,等. 小麦种质资源萌发期抗旱性鉴定及评价[C]//中国作物学会 2018 学术年会论文摘要集. 江苏:中国作物学会, 2018: 1. (REN Y, YAN A, XIA X C, et al. Identification and evaluation of drought resistance of wheat germplasm resources at germination stage[C]//Abstracts of papers of 2018 academic annual meeting of Chinese Crop Society. Jiangsu: Chinese Crop Society, 2018: 1.)

[5] ANTWI-BOASIAKO A, ZHENG L Y, BEGUM N, et al. Progress

towards germplasm evaluation and genetic improvement for resistance to Sclerotinia white mold in soybean [J]. Euphytica, 2021, 217(12): 178-186.

[6] JEONG S C, ILUT D, ALEXANDER L, et al. Identification of haplotypes at the *Rsv4* region associated with resistance to Soybean mosaic virus in soybean [C]//第七届国际作物科学大会摘要集. 北京: 中国农业科学院, 中国作物学会, 2016: 1. (JEONG S C, LLUT D, ALEXANDER L, et al. Identification of haplotypes at the *Rsv4* region associated with resistance to Soybean mosaic virus in soybean [C]//Abstracts of papers of 7th International Crop Science Congress. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, Chinese Crop Society, 2016: 1.)

[7] HAJIMORAD M R, DOMIER L L, TOLIN S A, et al. Soybean mosaic virus: a successful potyvirus with a wide distribution but restricted natural host range [J]. Molecular Plant Pathology, 2018, 19(7): 1563-1579.

[8] 马娜,栾鹤翔,沈颖超,等. 大豆花叶病毒侵染大豆抗感近等基因系后叶片超微结构变化的比较[J]. 大豆科学, 2016, 35(2): 280-284. (MA N, LUAN H X, SHEN Y C, et al. Comparison of ultrastructural changes in leaves of soybean near isogenic lines infected by soybean mosaic virus [J]. Soybean Science, 2016, 35(2): 280-284.)

[9] WIDYASARI K, ALAZEM M, KIM K H. Soybean resistance to soybean mosaic virus[J]. Plants, 2020, 9(2): 219.

[10] 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.

[11] TAKAHASHI K, IIZUKA N. The distinction of the soybean viral disease[J]. Plant Protection, 1965, 19(8): 339-342.

[12] 李凯. 中国南方大豆花叶病毒株系的鉴定、抗性遗传和抗性基因的定位 [D]. 南京: 南京农业大学, 2009. (LI K. Identification, inheritance and mapping of resistance genes of soybean mosaic virus in southern China [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2009.)

[13] 战勇. 黄淮地区大豆花叶病毒的生物学检测、株系鉴定及大豆抗性的遗传与基因定位 [D]. 南京: 南京农业大学, 2003. (ZHAN Y. Biological detection and line identification of soybean mosaic virus in Huanghuai area and genetic and gene mapping of soybean resistance [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2003.)

[14] 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性基因的 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. Genetic analysis of soybean resistance to SMV3 strain and RAPD markers of resistance genes [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2001, 34(1): 14-18.)

[15] 栾晓燕,李宗飞,满为群,等. 与大豆 SMV3 号株系抗性相关的分子标记的鉴定[J]. 分子植物育种, 2006, 4(6): 841-845. (LUAN X Y, LI Z F, MAN W Q, et al. Identification of molecular markers related to resistance of soybean SMV3 [J]. Molecular Plant Breeding, 2006, 4(6): 841-845.)

[16] HOSSAIN M, AKAMATSU H, MORISHITA M, et al. Molecular mapping of Asian soybean rust resistance in soybean landraces PI594767A, PI587905 and PI416764 [J]. Plant Pathology, 2015, 3(64): 147-156.

[17] 吴思思,李文龙,肖东强,等. 大豆不同花叶病毒抗性品种胼胝质荧光标记初探[J]. 植物遗传资源学报, 2013, 14(1): 132-140. (WU S S, LI W L, XIAO D Q. Preliminary study on fluorescent labeling of callose in different soybean mosaic virus resistant varieties[J]. Journal of Plant Genetic Resources, 2013, 14(1): 132-140.)

[18] 廖林,刘玉芝,孙大敏,等. 大豆花叶病的抗性遗传 I. 几个引用抗原对东北大豆花叶病毒二号株的抗性遗传[J]. 遗传学报, 1994, 21(5): 403-408. (LIAO L, LIU Y Z, SUN D M, et al. Inheritance of resistance to soybean mosaic virus I. Inheritance of resistance of several reference antigens to northeast soybean mosaic virus strain II[J]. Genetics, 1994, 21(5): 403-408.)

[19] YU Y G, SAGHAI MAROOF M A, BUSS G R, et al. RFLP and microsatellite mapping of a gene for soybean mosaic virus resistance [J]. Phytopathology, 1994, 84(1): 60-64.

[20] 白丽,李海朝,王大刚,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, WANG D G, et al. Inheritance and gene mapping of soybean resistance to soybean mosaic virus SC-11[J]. Soybean Science, 2009, 28(1): 1-6.)

[21] 滕卫丽,李文滨,邱丽娟,等. 大豆 SMV3 号株系抗性基因的 SSR 标记[J]. 大豆科学, 2006, 24(3): 244-249. (TENG W L, LI W B, QIU L J, et al. SSR markers of resistance genes in soybean SMV3 line [J]. Soybean Science, 2006, 24(3): 244-249.)

[22] CHEN P Y, BUSS G R, ROANE C W, et al. Allelism among genes for resistance to soybean mosaic virus in strain-differential soybean cultivars[J]. Crop Science, 1991, 31(2): 305-309.

[23] JEONG S C, KRISTIPATI S, HAYES A J, et al. Genetic and sequence analysis of markers tightly linked to the soybean mosaic virus resistance gene, *Rsv3* [J]. Crop Science, 2002, 42(1): 654-678.

[24] KARTHIKEYAN A, LI K, JIANG H, et al. Inheritance fine-mapping and candidate gene analyses of resistance to soybean mosaic virus strain SC5 in soybean [J]. Molecular Genetics & Genomics, 2017, 292(4): 811-822.

[25] 李春燕,智海剑. 大豆对大豆花叶病毒 SC10 株系抗性的遗传和抗性基因的定位及标记辅助选择[C]//中国作物学会大豆专业委员会第 23 届全国大豆科研生产研讨会论文摘要集,大庆:中国作物学会,2012: 1. (LI C Y, ZHI H J. Inheritance of soybean resistance to soybean mosaic virus SC10 strains and mapping of resistant genes and marker assistant selection[C]//Summary of papers from the 23rd national soybean scientific research and production symposium of the Chinese crop association, daqing City, Daqing: Chinese Crop Association, 2012: 1.)

[26] LI K, REN R, ADHIMOOLAM K, et al. Genetic analysis and identification of two soybean mosaic virus resistance genes in soybean [*Glycine max* (L.)] [J]. Plant Breeding, 2015, 134(6): 684-695.

[27] FU S X, ZHAN Y, ZHI H J, et al. Mapping of SMV resistance gene *Rsc-7* by SSR markers in soybean [J]. Genetic, 2006, 128(1): 63-69.

[28] ZHAO L, WANG D G, ZHANG H Y, et al. Fine mapping of the *Rsc8* locus and expression analysis of candidate SMV resistance genes in soybean [J]. Plant Breeding, 2016, 135(6): 701-706.

[29] 郭东全,王延伟,智海剑,等. 大豆对 SMV SC13 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 soybean resistance to SMV SC13 strain group [J]. Soybean Science, 2007, 26(1): 21-24.)

[30] MA Y, WANG D G, LI H C, et al. Fine mapping of the *Rsc 14Q* locus for resistance to soybean mosaic virus in soybean [J]. Euphytica, 2011, 181(1): 127-135.

[31] MA Y, LI H C, WANG D G, et al. Molecular mapping and marker assisted selection of soybean mosaic virus resistance gene *R<sub>SC12</sub>* in soybean [J]. Legume Genomics & Genetics, 2010, 1(8): 41-46.

[32] KARTHIKEYAN A, LI K, LI C, et al. Fine-mapping and identifying candidate genes conferring resistance to soybean mosaic virus strain SC20 in soybean [J]. Theoretical & Applied Genetics, 2018, 131(2): 461-476.

[33] YANG Y Q, ZHENG G J. Genetic analysis and mapping of gene for resistance to multiple strains of soybean mosaic virus in a single resistant soybean accession PI96983 [J]. Theoretical & Applied Genetics, 2013, 126(7): 1783-1791.

[34] HAYES A J, MA G R, BUSS G R, et al. Molecular marker mapping of *Rsv4* a gene conferring resistance to all known strains of soybean mosaic virus [J]. Crop Science, 2000, 40(5): 1434-1437.

[35] 东方阳. 大豆对 SMV 抗病遗传分析和 RAPD 标记研究[D]. 南京:南京农业大学,1999. (DONGFANG Y. Genetic analysis and RAPD markers of soybean resistance to SMV [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 1999.)

[36] 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 resistance genes in five soybean mosaic virus strains [J]. Journal of Genetics, 2004, 31(1): 87-90.)

[37] 卢双勇,韩英鹏,滕卫丽,等. 大豆抗花叶病毒及耐疫霉根腐病的 SSR 标记分析[J]. 大豆科学, 2008, 27(5): 746-750. (LU S Y, HAN Y P, TENG W L, et al. Analysis of soybean resistance to mosaic virus and phytophthora root rot by SSR markers [J]. Soybean Science, 2008, 27(5): 746-750.)

[38] LI H C, ZHI H J, GAI J Y, et al. Inheritance and gene mapping of resistance to soybean mosaic virus strain SC14 in soybean [J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2006, 48(12): 1466-1472.



[39] MA Y, WANG D G, LI H C, et al. Fine mapping of the *R<sub>SC</sub>* 14Q locus for resistance to soybean mosaic virus in soybean [J]. *Euphytica*, 2011, 181(1): 127-135.

[40] REN R, LIU S C, ADHIMOOL A M K, et al. Fine-mapping and identification of a novel locus *Rsc 15* underlying soybean resistance to soybean mosaic virus [J]. *Theoretical & Applied Genetics*, 2017, 130(11): 2395-2410.

[41] MA F F, WU X Y, CHEN Y X, et al. Fine mapping of the *Rsv1-h* gene in the soybean cultivar Suweon 97 that confers resistance to two Chinese strains of the soybean mosaic virus [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2016, 129(11): 2227-2236.

[42] 张明厚, 魏培文, 张春泉. 我国东北部五省市 SMV 对大豆主栽品种的毒力测定 [J]. *植物病理学报*, 1998(3): 46-51. (ZHANG H M, WEI P W, ZHANG C Q. Toxicity of SMV to main soybean cultivars in five provinces of northeast China [J]. *Plant Pathology Report*, 1998(3): 46-51.)

[43] 刘佳, 衣志刚, 董志敏, 等. 2016-2019 年北方春大豆参试品种(系)花叶病和灰斑病抗性鉴定及分析 [J]. *大豆科学*, 2021, 40(1): 130-141. (LIU J, YI Z G, DONG Z M, et al. Resistance identification and analysis of spring soybean varieties (lines) to mosaic and grey spot disease in northern China from 2016 to 2019 [J]. *Soybean Science*, 2021, 40(1): 130-141.)

[44] 王传之, 李智, 王敏, 等. 利用 MAS 进行大豆花叶病毒 SC7 抗性鉴定及分子育种初探 [J]. *大豆科技*, 2019(5): 10-14. (WANG C Z, LI Z, WANG M, et al. Resistance identification and molecular breeding of soybean mosaic virus SC7 by MAS [J]. *Soybean Science & Technology*, 2019(5): 10-14.)

[45] 谭千军, 吴雨珊, 刘卫国, 等. 西南夏大豆种质资源的筛选与鉴定 [J]. *大豆科学*, 2015, 34(6): 921-926. (TAN Q J, WU Y S, LIU W G, et al. Screening and identification of germplasm resources of southwest summer soybean [J]. *Soybean Science*, 2015, 34(6): 921-926.)

[46] 陈云霞. 中国野生大豆中大豆花叶病毒的鉴定及演化分析 [D]. 南京: 南京农业大学, 2017. (CHEN Y X. Identification and evolution of soybean mosaic virus in Chinese wild soybean [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2017.)

[47] 陈爱国, 王岩, 孟未来, 等. 不同原生境来源野生大豆抗花叶病毒(SMV)综合评价及聚类分析 [J]. *辽宁农业科学*, 2020(1): 7-13. (CHEN A G, WANG Y, MENG W L, et al. Comprehensive evaluation and cluster analysis of resistance to mosaic virus (SMV) of wild soybean from different habitats [J]. *Liaoning Agricultural Sciences*, 2020(1): 7-13.)

[48] 王大刚. 大豆对大豆花叶病毒抗性遗传、抗性基因精细定位及表达分析 [D]. 南京: 南京农业大学, 2010. (WANG D G. Inheritance of soybean resistance to soybean mosaic virus, fine mapping of resistance genes and expression analysis [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2010.)

[49] 王彩洁, 孙石, 韩天富, 等. 中国大豆主产区不同年代大面积种植品种的遗传多样性分析 [J]. *作物学报*, 2013, 39(11): 1917-1926. (WANG C J, SUN S, HAN T F, et al. Genetic diversity analysis of large area soybean varieties planted in main soybean producing areas of China in different ages [J]. *Journal of Crops*, 2013, 39(11): 1917-1926.)

[50] 王欢, 孙霞, 岳岩磊, 等. 东北春大豆花荚脱落性状与 SSR 标记的关联分析 [J]. *土壤与作物*, 2014, 3(1): 32-40. (WANG H, SUN X, YUE Y L, et al. The correlation analysis between flower and pod abscission traits and SSR markers of spring soybean in northeast China [J]. *Soil and Crops*, 2014, 3(1): 32-40.)

[51] 韩英鹏, 赵雪, 高赛男, 等. 大豆花叶病毒病 N1 株系抗性基因定位分析 [J]. *大豆科学*, 2016, 35(3): 407-410. (HAN Y P, ZHAO X, GAO S N, et al. Location analysis of resistance gene of soybean mosaic virus N1 strain [J]. *Soybean Science*, 2016, 35(3): 407-410.)

[52] 韩扬眉. 大豆高产背后的微观世界 [J]. *粮食科技与经济*, 2020(9): 2. (HAN Y M. The micro world behind the high yield of soybean [J]. *Grain Science Technology and Economy*, 2020(9): 2.)

[53] 左建儒, 漆小泉, 林荣呈, 等. 2019 年中国植物科学若干领域重要研究进展 [J]. *植物学报*, 2020, 55(3): 257-269. (ZUO J R, QI X Q, LIN R C, et al. Achievements and advance in Chinese plant sciences in 2019 [J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2020, 55(3): 257-269.)

[54] 顾红雅, 左建儒, 漆小泉, 等. 2020 年中国植物科学若干领域重要研究进展 [J]. *植物学报*, 2020, 56(2): 119-133. (GU H Y, ZUO J R, QI X Q, et al. Achievements and advances in the plant sciences field in China in 2020 [J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2021, 56(2): 119-133.)

[55] SHAN Q, WANG Y, LI J, et al. Targeted genome modification of crop plants using a CRISPR-Cas system [J]. *Nature Biotechnology*, 2013, 31: 686-688.

[56] FENG Z, ZHANG B, DING W, et al. Efficient genome editing in plants using a CRISPR/Cas system [J]. *Cell Research*, 2013, 23: 1229-1232.

[57] 田志喜, 刘宝辉, 杨艳萍, 等. 我国大豆分子设计育种成果与展望 [J]. *中国科学院院刊*, 2018, 33(9): 915-922. (TIAN Z X, LIU B H, YANG Y P, et al. Achievements and prospects of soybean molecular design breeding in China [J]. *Bulletin of the Chinese Academy of Sciences*, 2018, 33(9): 915-922.)

[58] 李凤双, 管建涛. 国产大豆种业如何“脱困” [J]. *食品界*, 2021(9): 23-25. (LI F S, GUAN J T. How to ‘get out of difficulties’ in domestic soybean seed industry [J]. *Food Industry*, 2021(9): 23-25.)