



# 大豆对黄蓍马抗性遗传分析

包选平<sup>1</sup>, 吴月颖<sup>1</sup>, 李旻耕<sup>1</sup>, 高 乐<sup>1</sup>, 石旺鹏<sup>2</sup>, 徐 冉<sup>3</sup>, 孙连军<sup>1</sup>

(1. 中国农业大学 农学院, 北京 100193; 2. 中国农业大学 植物保护学院, 北京 100193; 3. 山东省农业科学院 作物研究所, 山东 济南 250100)

**摘 要:**为促进大豆对黄蓍马抗性的研究,同时推动黄蓍马及其它类蓍马的防治工作,本研究利用齐黄 34 与冀豆 17 为亲本构建的重组自交系群体,采用黄蓍马自然侵食幼苗的方法对 128 个株系进行抗虫鉴定,以虫害指数表征各株系苗期抗虫能力,基于各株系基因型进行连锁遗传分析。初步鉴定了 3 个大豆苗期抗黄蓍马的遗传位点 *rtf1*、*rtf2*、*rtf3*,其中,位于大豆 11 号染色体上的 *rtf1* 是主效位点,可解释表型变异的 15.8%,且与已报道的大豆抗蚜虫位点 *qRAP\_B1\_1* 位置重合,研究结果能为大豆抗虫机制解析和大豆抗虫品种的选育提供重要参考。

**关键词:**大豆;黄蓍马;抗虫性;连锁分析;*rtf1*

## Genetic Analysis of Soybean Resistance to *Thrips flavus*

BAO Xuan-ping<sup>1</sup>, WU Yue-ying<sup>1</sup>, LI Min-geng<sup>1</sup>, GAO Le<sup>1</sup>, SHI Wang-peng<sup>2</sup>, XU Ran<sup>3</sup>, SUN Lian-jun<sup>1</sup>

(1. College of Agronomy and Biotechnology, China Agricultural University, Beijing 100193, China; 2. College of Plant Protection, China Agricultural University, Beijing 100193, China; 3. Crop Institute of Shandong Academy of Agricultural Sciences, Jinan 250100, China)

**Abstract:** In order to promote the study of resistance of soybean to *Thrips flavus* and promote the control of *Thrips flavus* and other *Thrips*, we used the recombinant inbred line population constructed by Qihuang 34 and Jidou 17 as the parents, made the identification of insect-resistance on 128 lines by *Thrips flavus* invading soybean seedlings naturally. We used the pest index to characterize the insect-resistance of each line, and analysed the linkage genetic based on the genotypes of each line. We initially located 3 soybean *Thrips flavus*-resistant loci, named *rtf1*, *rtf2* and *rtf3*, respectively. The locus *rtf1* on chromosome 11 is the major one, which explaining 15.8% of the phenotypic variance, and interestingly, it has an overlap region with the soybean aphid-resistant locus *qRAP\_B1\_1*. The mapping of soybean *Thrips flavus*-resistant genetic loci may provide an important reference for the analysis on the mechanism of soybean insect-resistance and the selection and breeding of insect-resistant soybean.

**Keywords:** Soybean; *Thrips flavus*; Insect resistance; Linkage genetic analysis; *rtf1*

大豆(*Glycine max*)是世界种植面积最大的油料作物,是我国重要的粮油饲兼用型经济作物,随着国际贸易环境的变化,国内大豆产量的高低及其产能的稳定性备受人们关注。在全球气候变暖的大背景下,冬季温度常处于高位,大量农业害虫的田间越冬成功率提高,再遇苗期干旱少雨,近 30 年大豆害虫种群数量快速上升,蚜虫(*Aphis glycines*)、点蜂缘蝽(*Riptortus pedestris*)和黄蓍马(*Thrips flavus*)等刺吸式和锉吸式昆虫引起的虫害在局部地区频繁爆发,尤其是近几年点蜂缘蝽在黄淮海地区的爆发,危害面非常大,给大豆等农作物造成大幅减产甚至绝产。黄蓍马是我国大豆田主要的锉吸式害虫之一,能够阻碍植物生长发育并增加病原物传播几率。随着全球气候变暖 and 极端天气增加,大豆田锉吸式害虫的危害等级显著上升,成为大豆产量稳定的潜在制约因素。黄蓍马属缨翅目(Thysan-

optera)蓍马科(Thripidae),是一种寄主范围较广的植食性昆虫,至少可侵害 33 个科的 100 多种植物,在国内外均有分布,是影响经济作物的重要害虫<sup>[1]</sup>。黄蓍马在苗期危害最为严重,主要锉吸大豆植株的幼嫩部位,受害的叶片初期呈现白色斑点状,而后颜色逐渐加深,进而引发萎蔫、局部枯死<sup>[2]</sup>,严重影响大豆的产量<sup>[3]</sup>。此外,黄蓍马具有较强移动性,更换采食对象的过程中会增加植物病原物传播的风险,对同一生态区其它作物形成交叉威胁<sup>[4]</sup>。

目前,在我国大豆田间防治黄蓍马采取的措施与其它蓍马类昆虫相似,主要采取农业防治、物理防治、生物防治与化学防治相结合的综合治理策略<sup>[5]</sup>。现有防治策略防治成本较高,而且长期使用化学农药可能会促进黄蓍马抗药性产生,增大环境破坏的风险<sup>[6-7]</sup>。而大豆抗黄蓍马品种选育和抗蓍

收稿日期:2019-07-06

基金项目:国家级大学生创新创业训练计划(201810019023);国家自然科学基金(31871708)。

第一作者简介:包选平(1998-),女,学士,主要从事大豆抗病虫遗传育种研究。E-mail:linda980920@outlook.com。

通讯作者:孙连军(1978-),男,博士,教授,主要从事大豆遗传育种研究。E-mail:sunlj@cau.edu.cn。

马类害虫遗传特点的研究报道却很少。特木尔布和等<sup>[8]</sup>研究发现,紫花苜蓿对蓟马存在抗感差异,不同抗感材料在叶片的颜色、形态、柔毛上存在显著差异,说明豆科存在抗虫性的遗传变异,但是遗传位点的鉴定还未见报道。蚜虫对大豆的主要危害部位与蓟马类似,都是通过采食叶片造成危害,国内外学者围绕蚜虫的抗性育种进行了大量的研究,利用遗传学的方法鉴定了多个大豆抗蚜虫位点,如如 *Rag1*<sup>[9-11]</sup>、*Rag2*<sup>[12-14]</sup>、*Rag3*<sup>[15]</sup>、*Rag4*<sup>[16]</sup>等,这些遗传位点集中分布在大豆 6<sup>[17]</sup>、7<sup>[11]</sup>、8<sup>[18]</sup>、11<sup>[19]</sup>、13<sup>[14]</sup>、16<sup>[15]</sup>等染色体上,部分抗虫位点在不同遗传背景下被多次定位,说明大豆抗刺吸式昆虫的遗传位点在大豆染色体上是充分存在的。那么,大豆与锉吸式昆虫经过长期的共同进化,可遗传的抗虫性是否已经得到积累,即大豆基因组中是否存在黄蓟马的抗性位点,存在的位点是否与已知的抗蚜虫位点存在联系,以及这些位点对防治锉吸式昆虫是否存在水平抗性,都是值得深入研究的问题。

齐黄 34 和冀豆 17 是我国黄淮海大豆产区的主栽品种,具有高产、优质、适应性强等优异特点,同时两者在叶片厚度、色泽、形状等方面存在明显的生物学差异<sup>[20-21]</sup>。温室内的观察结果表明,齐黄 34 和冀豆 17 苗期在黄蓟马的抗性上存在显著差异,冀豆 17 对黄蓟马具有更强的抗性。本研究利用齐黄 34 与冀豆 17 为亲本构建的重组自交系群体,从锉吸式昆虫黄蓟马室内苗期表型鉴定为切入点,基于亲本和各株系抗虫能力差异,通过连锁分析定位与大豆抗虫有关的遗传位点,与已知的抗大豆蚜虫抗性位点进行比较,以期解析大豆抗虫机制奠定遗传学基础,为大豆防治相关害虫和大豆抗虫育种提供重要参考。

1 材料与方法

1.1 材料

以齐黄 34 为母本、冀豆 17 为父本构建的重组自交系群体( $F_8$ ,256 个子代)为基础,从中随机选取 128 个株系进行大豆对黄蓟马的抗性鉴定。

供试 SNP 标记为北京百迈客生物科技有限公司测序分析获得:对齐黄 34 和冀豆 17 的基因组进行重测序(30×),并利用 SLAF-seq 技术对该重组自交系所有子代( $F_6$ )完成简化基因组测序和基因型鉴定,共获得可用于连锁遗传分析的 SNP 标记 6 402 个。

供试黄蓟马虫源为在同一温室内、由紫花苜蓿自行继代繁殖获得。

1.2 试验设计

采用独立温室盆栽大豆、苗期虫害鉴定的方法,于 2018 年 9 月在中国农业大学科学园温室进行试验。每个子代株系播种 1 盆(直径 20 cm),每盆均匀播种 15 粒种子,各株系均匀放置于温室中部,种子发芽出土并生长到第 1 对真叶展开后,去除病弱株,保留生长状态一致大豆幼苗 10 株,正常管理至大豆 V4 时期。大豆播种后将黄蓟马虫源一起置于温室,黄蓟马在温室内自然觅食幼嫩叶片,鉴定不同株系的抗虫表型。

1.3 方法

1.3.1 抗虫表型的苗期鉴定 大豆苗期是黄蓟马危害最严重的时期,植株叶片上存在极少量蓟马类昆虫就会影响大豆生长发育。黄蓟马为害大豆嫩叶后,起初为叶片白点,后期为叶片萎蔫,甚至局部枯死,从轻到重表现为一定累积性和扩展性的特点。因此,本研究参照大豆抗病表型鉴定的方法以及病情指数<sup>[22]</sup>,着重评价黄蓟马侵食后的特征,引入虫害指数(pest index,PI)作为大豆对黄蓟马抗性鉴定的指标。即,大豆从幼苗生长到 V2 时期开始,对 128 个株系受黄蓟马为害的程度进行调查,统计每盆发生虫害的株数和整盆平均虫害等级,并计算虫害指数 *PI*,最终得出对该株系抗感虫表型的判定。

虫害指数( $PI, \%$ ) =  $\frac{\text{感虫株数} \times \text{平均虫害等级}}{\text{总株数} \times \text{最高虫害等级}} \times 100$ ,式中,平均虫害等级表征某株系内每个感虫植株受害级别的平均值,根据感虫程度进行划分:0 = R,抗虫;1 = LS,轻感;2 = MS,中感;3 = S,感虫;4 = HS,高感。

1.3.2 QTL 定位和分析 依据 128 个株系对黄蓟马的虫害指数,利用 QTL IciMapping(4.1.0.0)软件,采用复合区间作图法(composite interval mapping,ICIM-ADD)对大豆抗黄蓟马遗传位点进行 QTL 分析,并分析获得主效 QTL。显著性阈值(threshold) = 2.5,输出以 LOD 值形式显示,以 LOD > 2.5 作为 QTL 存在的阈值,利用 Kosambi 函数将重组率转化为遗传图距(cM)。

根据抗黄蓟马主效 QTL 的具体物理位置,参照 Phytozome 网站上 Williams 82. a2. v1 基因注释,分析该位点内包含的基因并预测基因功能。

2 结果与分析

2.1 不同株系苗期抗黄蓟马表型解析

温室条件下各子代株系( $F_8$ )种子播种萌发后进入大豆营养生长阶段,从 V2 时期开始,已经展开

的叶片,尤其是叶脉部位,可观察到黄蓍马的附着和啃食,但是整体症状不明显。随着大豆植株的进一步发育,随着黄蓍马的加代繁殖(黄蓍马繁殖1代所需时间约为10 d),V3时期(V2后8~10 d)可以观察到黄蓍马虫体的明显增加,叶片呈现出黄蓍马带来的采食伤害,V4时期(V2后14 d左右)已经能够观察到黄蓍马危害程度在不同株系间存在明显差异与分离。V4时期各株系的虫害等级的评价和记录结果如图1所示:虫害等级可达3级的感虫株系有14个,表现出完全不感虫的株系(0级)有37个,同期播种的齐黄34与冀豆17的虫害等级为3级和1级。

2.2 不同株系虫害指数分析

利用虫害等级计算各株系的虫害指数(PI),亲本齐黄34与冀豆17对应PI值为80%和40%,黄蓍马对该重组自交系群体的128个株系造成的危害程度存在明显差异:14个株系受黄蓍马危害的程度较重,PI值高达75%,与遗传分离群体亲本齐黄34虫害指数相当,此时叶脉出现大量黄蓍马侵食形成的黄色斑点,造成叶片皱缩、变形等症状(图2A);

77株出现不同程度的虫害症状,PI值大致为0~50%,叶片出现不同程度的黄斑点,沿着叶脉出现部分突起皱缩(图2B);37个株系为未发现受到虫害的植株,表现为极端抗虫(图2C)。群体PI值呈现非连续分布,说明在该遗传背景下可能存在对黄蓍马主效抗性位点,抗性上为寡基因抗性类型,为进行后续的大豆抗黄蓍马主效遗传位点鉴定创造了条件。

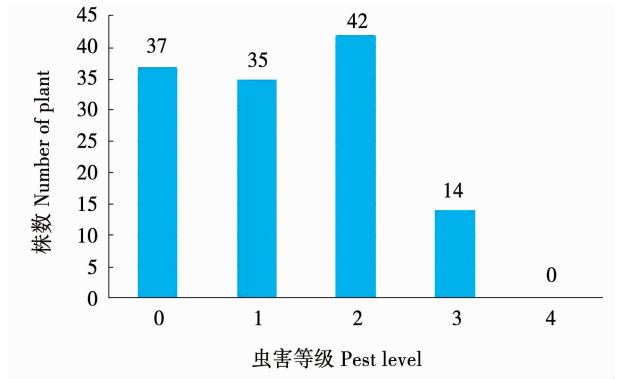
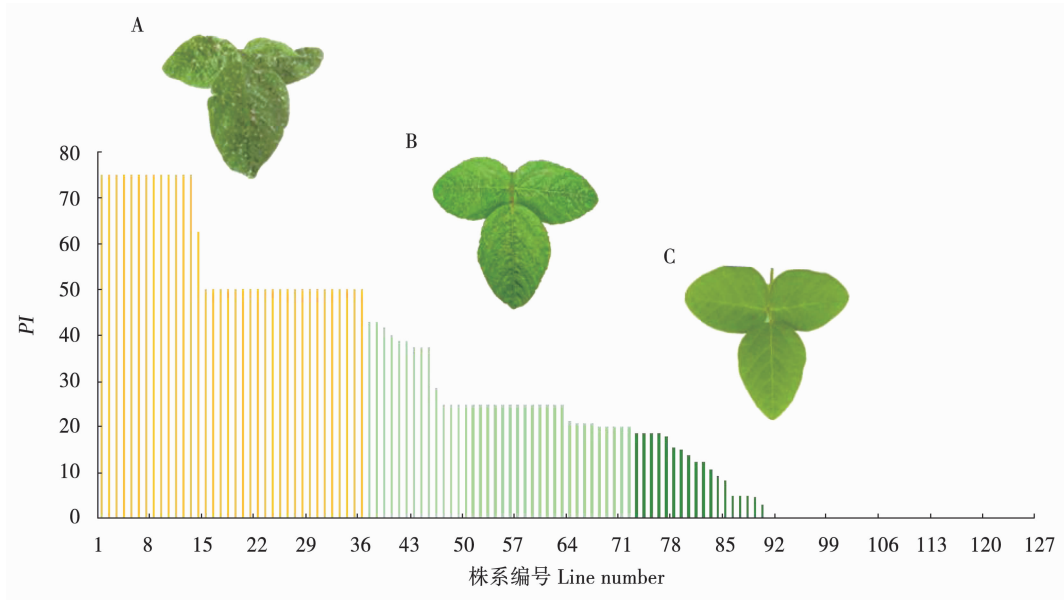


图1 128个株系V4时期虫害等级统计  
Fig.1 Pest level in V4 period of 128 lines



A:严重受害症状;B:轻度受害症状;C:抗虫表现。  
A: Serious victimization; B: Moderate victimization; C: *Thrips flavus* resistance.

图2 不同株系受黄蓍马危害的虫害指数  
Fig.2 PI of *Thrips flavus* on different lines

2.3 大豆抗黄蓍马遗传位点的鉴定

依据128个株系对黄蓍马的PI值进行的QTL定位共获得3个大豆抗黄蓍马遗传位点:位于大豆11号染色体上两个标记之间的rtf1,位于大豆13号染色体上40.855 2~41.113 2 Mb的rtf2以及14号染色体上rtf3(表1)。rtf1位点区间LOD数值最高点位于大豆11号染色体21.0 cM处(图3),物理距

离约为1 Mb,对黄蓍马抗性的贡献率最高,可解释表型变异的15.8%;rtf1、rtf2对黄蓍马抗性的贡献率均较小,仅能解释表型变异6%左右。其中,rtf1、rtf2两个位点对黄蓍马抗性的贡献均来自冀豆17,而rtf3对黄蓍马的抗性的贡献来自齐黄34,反映了大豆对黄蓍马抗性的不同遗传位点可能在功能上存在差异。

表 1 抗虫位点的定位结果

Table 1 Mapping results of *Thrips flavus* resistance loci

抗虫位点 Locus	染色体 Chromosome	物理位置 Position	LOD	表型变异解释率 PVE/%	加性效应 Additive effect
<i>rtf1</i>	11	30705855 ~ 31732545	6.8180	15.7295	11.3234
<i>rtf2</i>	13	40855233 ~ 41113159	2.6085	5.2233	6.5245
<i>rtf3</i>	14	844625 ~ 6004881	3.3862	6.9324	-7.4959

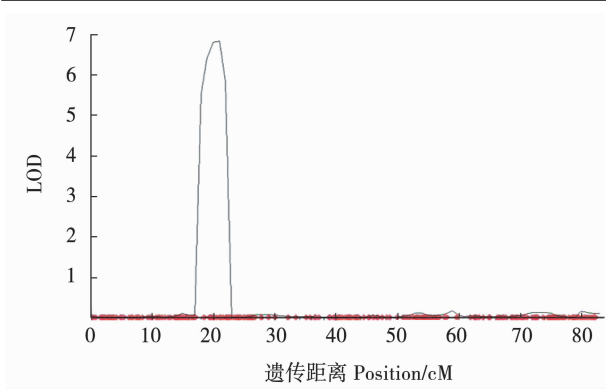


图 3 大豆 11 号染色体遗传图谱上的抗黄蓍马位点

Fig. 3 Mapping region of gene resistant to *Thrips flavus* in Chr. 11

2.4 主效位点 *rtf1* 区间内差异基因的分析

根据抗黄蓍马主效 QTL 位点 *rtf1* 具体物理位置,参照 Phytozome 网站上 Williams 82. a2. v1 基因注释,该位点内包含 *Glyma. 11G213800* 到 *Glyma. 11G222200* 范围内的基因共 85 个,涉及到激素应激反应、叶绿素合成、抗病毒病、胚胎发育等多个

生物过程。齐黄 34 与冀豆 17 重测序结果显示,两亲本在这 1 Mb 的区间内基因组序列上存在大量变异,比如 SNP 变异位点数达到 924 个,两亲本在基因的编码区、非编码区、内含子、上下游序列上存在 SNP 或 InDel 变异的基因共有 49 个,在编码区存在变异的基因仅有 16 个,其中,基因 *Glyma. 11G213800* 仅存在同义突变,不存在氨基酸的差异(表 2),*Glyma. 11G213900*、*Glyma. 11G214300*、*Glyma. 11G222000* 为新起始密码子获得的变异,*Glyma. 11G213900* 和 *Glyma. 11G214300* 同时存在非同义突变和同义突变位点。基因功能的预测结果显示:这些差异基因除包含大量生物代谢过程的基因外,也存在与锉吸式或刺吸式昆虫采食有关的基因,如细胞壁果胶代谢基因 *Glyma. 11G214000*、叶片近/远端叶脉形成基因 *Glyma. 11G217600*、纤维素生物合成基因 *Glyma. 11G221800* 和 *Glyma. 11G221900* 等(表 2)。目前暂时无法确定与黄蓍马抗性的因果关系,需要进一步的定位与分析。

表 2 两亲本在 CDS 区存在差异的基因及其功能分析

Table 2 Genes with differences in CDS region and their functional analysis

基因 Gene	引起氨基酸变异 Amino acid variation	基因功能注释 Gene function annotation
<i>Glyma. 11G213800</i>	否	生物过程 Biological process
<i>Glyma. 11G213900</i>	是	内质网组织;核转录 mRNA 分解代谢过程;核蛋白输出;次生壁的生物发生 Endoplasmic reticulum organization; Nuclear-transcribed mRNA catabolic process; Protein export from nucleus; Secondary cell wall biogenesis
<i>Glyma. 11G214000</i>	是	细胞壁果胶代谢过程;核苷酸生物合成过程;植物型细胞壁纤维素代谢过程 Cell wall pectin metabolic process; Nucleotide biosynthetic process; Plant-type cell wall cellulose metabolic process
<i>Glyma. 11G214200</i>	是	胚胎发育;胚囊发育;花粉发育 Embryo development; Embryo sac development; Pollen development
<i>Glyma. 11G214300</i>	是	转录调控;DNA 依赖性 Regulation of transcription; DNA-dependent

续表 2

基因 Gene	引起氨基酸变异 Amino acid variation	基因功能注释 Gene function annotation
<i>Glyma. 11G216600</i>	是	生物过程 Biological process
<i>Glyma. 11G217500</i>	是	生物过程 Biological process
<i>Glyma. 11G217600</i>	是	叶近端/远端模式形成; 叶片维管组织形态的形成; 对脱落酸刺激的反应; 对生长素刺激的反应; 对细胞分裂素刺激的反应 Leaf proximal/distal pattern formation; Leaf vascular tissue pattern formation; Response to abscisic acid stimulus; Response to auxin stimulus; Response to cytokinin stimulus
<i>Glyma. 11G217700</i>	是	转录调控; DNA 依赖性 Regulation of transcription; DNA-dependent
<i>Glyma. 11G218300</i>	是	未知 NA
<i>Glyma. 11G219800</i>	是	蛋白质磷酸化 Protein phosphorylation
<i>Glyma. 11G221400</i>	是	代谢过程 Metabolic process
<i>Glyma. 11G221500</i>	是	花瓣发育; 分生组织结构调控; 转录调控; DNA 依赖性; 对寒冷的反应 Petal development; Regulation of meristem structural organization; Regulation of transcription; DNA-dependent; Response to cold
<i>Glyma. 11G221800</i>	是	生长素运输; 细胞分裂; 细胞壁组织; 纤维素生物合成过程; 韧皮部或木质部组织发生 Auxin transport; Cell division; Cell wall organization; Cellulose biosynthetic process; Phloem or xylem histogenesis
<i>Glyma. 11G221900</i>	是	同上 The same above
<i>Glyma. 11G222000</i>	是	代谢过程 Metabolic process

3 讨 论

受全球气候变暖、耕作方式和繁殖方式等因素的影响,以吸取植物幼嫩叶片、茎秆的汁液为生的昆虫数量迅猛增加,虫害大面积暴发的风险激增。近几年刺吸式昆虫点蜂缘蝽对大豆黄淮海产区的疯狂危害足以证明,环境的改变可能使部分地区的次要虫害快速上升为主要虫害,上世纪 90 年代黄蓍马也曾在我国河南省周口地区<sup>[23]</sup>、安徽省汤山县<sup>[24]</sup>、广东省广州市<sup>[25]</sup>、四川省凉山州<sup>[26]</sup>等地局部暴发,造成包括大豆在内的众多农作物的减产。寻找和鉴定大豆对黄蓍马抗性位点对从分子育种的角度防治蓍马类昆虫具有重要的意义。

齐黄 34 与冀豆 17 在黄蓍马的抗性上存在显著差异,冀豆 17 对黄蓍马具有更强的抗性但未表现对黄蓍马的完全抗性,然而,在分离群体中近 30% 的株系虫害指数为零,说明大豆抗黄蓍马受到多个遗传因素调控,通过分子育种手段进行基因组合,可形成大豆对黄蓍马的完全抗性,提高大豆的抗虫性是可行的。本研究利用齐黄 34 和冀豆 17 为亲本构建的遗传分离群体中的 128 个子代株系在大豆苗期进行抗黄蓍马鉴定,利用虫害指数 *PI* 表征各株系对黄蓍马的抗性,最终定位到 3 个大豆对黄蓍马抗性有关的遗传位点 *rtf1*、*trf2* 和 *rtf3*,分别位于大豆不同的染色体上,其中位于 11 染色体 *rtf1* 是主效抗虫位点,说明在该遗传背景下大豆对黄蓍马的抗性属于

寡位点调控类型,由主效和微效位点组合应对黄蓍马对大豆幼苗的采食。

黄蓍马与蚜虫具有类似的取食偏好性,大豆对二者可能存在水平抗虫性。东北农业大学黄珊珊等<sup>[19]</sup>2013 年利用筛选出的高抗蚜品种野生 85-32、抗蚜品种国育 98-4 和感蚜品种东农 49,组配遗传分离群体定位了 5 个 QTL 位点,其中位于 B1 连锁群(大豆 11 号染色体)的 QTL 位点 *qRAP\_B1\_1* (Sat123-satt415),贡献率为 7.64%,包含了本研究所鉴定的大豆抗黄蓍马主效遗传位点 *rtf1*。说明大豆应对锉吸式昆虫的危害,可能会与大豆抗蚜虫危害存在一些共性的机制,分子机制上可以相互借鉴,比如,叶片质地差异对锉吸式和刺吸式昆虫采食和生存可能产生相同的影响。

黄蓍马的侵食范围多达 33 个科,其中在豆科(Fabaceae)等 5 个科的经济作物危害都较为严重<sup>[1]</sup>,说明黄蓍马与不同作物的共同进化过程中,可能形成垂直抗虫性。抗蓍马紫花苜蓿品种往往具备叶色深绿,叶片窄而厚,茸毛质硬、短粗、紧密的特点,这些特征与大豆对抗虫性的特点极为类似<sup>[8]</sup>。根据 Phytozome 植物基因组网站注释,本研究定位到的大豆对黄蓍马抗性的 3 个遗传位点 *rtf1*、*rtf2* 和 *rtf3*,各自区间内含有多个与果胶、纤维素合成及叶脉形成有关的基因,这些基因存在的变异可造成叶片在厚薄、蜡质层、茸毛等性状的差异,进而影响黄蓍马采食生存性的差异。另外,黄蓍马对叶色选择的偏好性也存在取食倾向上的差异<sup>[5]</sup>,即品种间叶片颜色的差异产生对黄蓍马不同的诱集效果,对黄蓍马抗性较弱的齐黄 34 的叶色较倾向于浅绿。大豆 14 染色体 *rtf3* 区间内至少有 12 个基因与类胡萝卜素、叶绿素生物合成密切相关,且这些基因在齐黄 34 与冀豆 17 中编码区存在氨基酸变异。那么,该类基因是否能够影响不同大豆品种叶片颜色的形成,进而形成对黄蓍马吸引力的差异,仍需要进一步的分析和功能验证。

阐明大豆对黄蓍马抗性的机制不仅能够为大豆抗黄蓍马育种提供新的遗传位点,还为综合防治类似的大豆害虫提供了重要参考。由于本研究仅从齐黄 34 和冀豆 17 两个主栽品种入手,数量非常有限,在大豆种质资源中是否存在对黄蓍马完全抗性的大豆品系,需要进一步系统鉴定、分析和归类。

4 结 论

本研究利用对黄蓍马抗性存在显著差异的两大豆主栽品种齐黄 34 和冀豆 17 为亲本构建的重组自交系群体中的 128 个株系进行温室内苗期抗虫表

型鉴定,以各株系对黄蓍马的虫害指数表征各株系的抗黄蓍马的能力,结合各株系基因型进行大豆抗虫位点的分析,鉴定了 3 个大豆苗期抗黄蓍马的遗传位点 *rtf1*、*rtf2*、*rtf3*。其中,*rtf1* 为主效位点,且与抗大豆蚜虫位点 *qRAP\_B1\_1* 位置重合,说明大豆抗黄蓍马与大豆抗蚜虫原因极有可能存在一些共性的机制。细胞壁、叶脉形成、纤维素生物合成等基因位列 *rtf1* 区间之内且存在氨基酸变异,其功能可能影响黄蓍马对叶片的采食取向,进而导致大豆对黄蓍马的抗性差异,精细定位与功能分析将助力大豆抗虫机制的精确解析。

参考文献

[1] 高宇,刘延超,夏婷婷,等. 黄蓍马的寄主范围、生物学特性及危害特点综述[J]. 江苏农业科学, 2018, 46(17): 87-90. (Gao Y, Liu Y C, Xia T T, et al. Host range, biological characteristics and hazard characteristics of honeysuckle thrips (*Thrips flavus*): A review[J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2018, 46(17): 87-90.)

[2] 戚克耀,赵宪兴,王治. 大豆蓍马的发生危害及防治[J]. 大豆通报, 2002(1): 13. (Qi K Y, Zhao X X, Wang Z. Harm and prevention of soybean trips [J]. Soybean Bulletin, 2002(1): 13.)

[3] 谭国忠,李春杰,许艳丽,等. 豆黄蓍马的识别与综合防治[J]. 大豆科技, 2008(3): 29-30. (Tan G Z, Li C J, Xu Y L, et al. Identification and integrated managements of *Thrips nigropilosus* Uzel [J]. Soybean Science & Technology, 2008(3): 29-30.)

[4] Singh S J, Krishnareddy M. *Thrips flavus* Schrank (Thysanoptera: Thripidae), a new insect vector of a tospovirus infecting watermelon in India[J]. Pest Management in Horticultural Ecosystems, 1995, 1(2): 115-118.

[5] 高宇,史树森,崔娟,等. 三种颜色色板对大豆田蓍马的诱集效果[J]. 中国油料作物学报, 2016, 38(6): 838-842. (Gao Y, Shi S S, Cui J, et al. Trapping effect of three color sticky traps on thrips in soybean fields[J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2016, 38(6): 838-842.)

[6] 万岩然,何秉青,苑广迪,等. 北京和云南地区西花蓍马对多杀菌素类药剂产生抗性[J]. 应用昆虫学报, 2016, 53(2): 396-402. (Wan Y R, He B Q, Yuan G D, et al. Development of resistance to spinosyns in populations of western flower thrips in Beijing and Yunnan [J]. Chinese Journal of Applied Entomology, 2016, 53(2): 396-402.)

[7] 高宇,刘延超,史树森,等. 我国大豆田蓍马研究现状[J]. 作物杂志, 2017(1): 8-13. (Gao Y, Liu Y C, Shi S S, et al. Review on soybean thrips in China[J]. Crops, 2017(1): 8-13.)

[8] 特木尔布和,斯琴. 抗蓍马紫花苜蓿形态特征及其抗虫性研究[J]. 内蒙古农业大学学报(自然科学版), 2014(5): 51-58. (Temuerbuhe, Si Q. Morphological characteristics and insect resistance of thrips-resistant *alfalfa* [J]. Journal of Inner Mongolia Agricultural University (Natural Science Edition), 2014(5): 51-58.)

[9] Hill C B, Yan L, Hartman G L. A Single dominant gene for resistance to the soybean aphid in the soybean cultivar dowling[J]. Crop Science, 2006, 46(4): 1601.

[10] Kim K S, Hill C B, Hartman G L, et al. Fine mapping of the soybean aphid-resistance gene *Rag2* in soybean PI 200538[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2010, 121(3): 599-610.

[11] Li Y, Hill C B, Carlson S R, et al. Soybean aphid resistance genes in the soybean cultivars Dowling and Jackson map to linkage group M[J]. Molecular Breeding, 2007, 19(1): 25-34.

[12] Kim K S, Bellendir S, Hudson K A, et al. Fine mapping the soybean aphid resistance gene *Rag1* in soybean[J]. Theoretical & Applied Genetics, 2010, 120(5): 1063-1071.

[13] Kang S T, Mian M A R, Hammond R B. Soybean aphid resistance in PI 243540 is controlled by a single dominant gene[J]. Crop Science, 2008, 48(5): 1744-1748.

[14] Mian M A R, Kang S T, Beil S E, et al. Genetic linkage mapping of the soybean aphid resistance gene in PI 243540[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2008, 117(6): 955-962.

[15] Zhang G, Gu C, Wang D. A novel locus for soybean aphid resistance[J]. Theoretical & Applied Genetics, 2010, 120(6): 1183-1191.

[16] Zhang G, Gu C, Wang D. Molecular mapping of soybean aphid resistance genes in PI 567541B[J]. Theoretical & Applied Genetics, 2009, 118(3): 473-482.

[17] Jun T H, Rouf M A, Michel A P. Genetic mapping of three quantitative trait loci for soybean aphid resistance in PI 567324[J]. Heredity, 2013, 111(1): 16-22.

[18] Xiao L, Hu Y, Wang B, et al. Genetic mapping of a novel gene for soybean aphid resistance in soybean (*Glycine max* [L.] Merr.) line P203 from China[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2013, 126(9): 2279-2287.

[19] 黄珊珊. 东北春大豆抗蚜关键酶活性测定、遗传分析及 QTL 定位[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2013. (Huang S S. Determination of key enzyme activity, inheritance and QTL analysis of resistance to Soybean Aphid [*Aphis glycines* Matsumura] in spring soybean of northeast China[D]. Harbin: Northeast Agricultural University, 2013.)

[20] 徐冉, 王彩洁, 张礼凤, 等. 高产优质多抗广适大豆新品种齐黄 34 的选育[J]. 山东农业科学, 2013, 45(3): 107-108. (Xu R, Wang C J, Zhang L F, et al. Breeding of high-yield high-quality widespread and multiple disease resistant soybean Qihuang 34 [J]. Shandong Agricultural Sciences, 2013, 45(3): 107-108.)

[21] 赵青松, 闫龙, 刘兵强, 等. 高产广适优质大豆品种冀豆 17 [J]. 大豆科学, 2015, 34(4): 736-739, 741. (Zhao Q S, Yan L, Liu B Q, et al. Breeding of high-yield widespread and high-quality soybean cultivar Jidou 17[J]. Soybean Science, 2015, 34(4): 736-739, 741.)

[22] 邱丽娟, 常汝镇, 刘章雄, 等. 大豆种质资源描述规范和数据标准[M]. 北京: 中国农业出版社, 2006: 78-79. (Qiu L J, Chang R Z, Liu Z X, et al. Description specification and data standard of soybean germplasm resources[M]. Beijing: Agricultural Press, 2006: 78-79.)

[23] 郭继红, 于连成, 邵素兰. 黄蓍马在河南周口地区秋田大发生[J]. 植保技术与推广, 1997, 17(5): 40-40. (Guo J H, Yu L C, Shao S L. *Thrips flavus* erupt in the autumn field in Zhoukou, Henan [J]. Plant Protection Technology and Extension, 1997, 17(5): 40-40.)

[24] 赵昶灵, 和钧秋, 武绍波, 等. 危害漠中砀山酥梨花的蓍马种类初报[J]. 落叶果树, 2002, 34(6): 6-7. (Zhao C L, He J Q, Wu S B, et al. Preliminary report on common thrips species harming ‘Dangshansu’ pear flowers [J]. Deciduous Fruits, 2002, 34(6): 6-7.)

[25] 魏潮生, 梁伟坤. 菜田黄蓍马生物学特性及其防治[J]. 植物保护, 1983(4): 28-28. (Wei C S, Liang W K. Biological characteristics and control of *Thrips flavus* in vegetable field [J]. Plant Protection, 1983(4): 28-28.)

[26] 卿贵华. 石榴黄蓍马生物学特性研究[J]. 山地农业生物学报, 2008, 27(5): 402-406. (Qing G H. Biological characteristics of *Thrips flavus* schrank on *Punica Granatum* [J]. Journal of Mountain Agriculture and Biology, 2008, 27(5): 402-406.)