

大豆花叶病毒抗性基因及分子标记研究进展

王大刚, 黄志平, 杨 勇, 李杰坤, 吴 倩

(安徽省农业科学院作物研究所/安徽省农作物品质改良重点实验室, 合肥 230031)

摘要: 大豆花叶病毒(SMV, soybean mosaic virus)病是世界大豆主产区广泛存在且普遍发生的主要病害之一, 对大豆的产量和品质均可造成严重危害。本文综合分析了近年来通过遗传定位发现的大豆花叶病毒抗性基因及其紧密连锁的分子标记, 探讨了分子标记在提高大豆抗病育种中的应用, 总结了 $R_{SC3(w)}$ 、 R_{SC14r} 和 R_{SC18} 等抗大豆花叶病毒基因的物理位置及其候选基因。基于候选基因测序、实时荧光定量PCR、病毒介导基因沉默(VIGS, virus induced gene silencing)和基因编辑CRISPR/Cas9等技术梳理出 $GsCADI$ 、 $GmCAL$ 和 $GmMLRK1$ 等一系列直接或间接参与大豆花叶病毒抗性的相关基因, 为大豆抗大豆花叶病毒基因调控网络的完善奠定了基础。本综述总结分析了大豆与大豆花叶病毒的相互作用机制, 聚焦分析大豆抗性基因 $Rsv3$ 等对大豆花叶病毒抗病机制研究进展, 并对抗大豆花叶病毒育种的研究方向提出了展望, 以期为大豆抗性基因分子标记的应用和分子调控机制的研究提供参考。

关键词: 大豆; 病毒; 抗性; 分子标记; 基因

Progress on Studies of Resistance Genes and Molecular Markers of Soybean Mosaic Virus

WANG Dagang, HUANG Zhiping, YANG Yong, LI Jiekun, WU Qian

(Crop Institute of Anhui Academy of Agricultural Sciences/Key Laboratory of

Crop Quality Improvement of Anhui Province, Hefei 230031)

Abstract: Soybean mosaic virus (SMV) occurs in nearly all soybean-growing areas worldwide and it causes severe yield loss and seed quality reduction in soybean. This review summarizes the recent progress in identification of SMV resistance genes and linked molecular markers, and discusses pyramiding of multiple molecular markers to facilitate breeding of soybean varieties resistant to SMV, and analyzes physical position of SMV resistance genes, for example $R_{SC3(w)}$, R_{SC14r} and R_{SC18} etc. Many candidate genes (such as $GsCADI$, $GmCAL$ and $GmMLRK1$) were proposed based on sequence variation, quantitative real-time polymerase chain reaction (qRT-PCR), virus induced gene silencing (VIGS) and CRISPR (clustered regularly interspersed short palindromic repeats)/Cas9. Collectively, this study highlights the molecular mechanism of SMV-soybean interactions, e.g. the progress of the $Rsv3$ gene conferring SMV resistance, and provides perspectives for future studies via applying the markers or mechanism for SMV resistance breeding.

Key words: soybean; virus; resistance; molecular marker; gene

收稿日期: 2023-12-22 网络出版日期: 2024-01-31

URL: <https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20231222004>

第一作者研究方向为大豆分子遗传育种, E-mail: smvwang@163.com

通信作者: 黄志平, 研究方向为大豆遗传育种, E-mail: hzhpsoy@163.com

基金项目: 国家重点研发计划项目(2023YFD1401000); 安徽省农业科学院青年英才项目(QNYC-201909); 国家大豆产业技术体系项目(CARS-04-PS07)

Foundation projects: National Key Research and Development Program of China (2023YFD1401000); Youth Development Fund from Anhui Academy of Agricultural Sciences (QNYC-201909); Program on Industrial Technology System of National Soybean (CARS-04-PS07)

大豆花叶病毒(SMV, soybean mosaic virus)病毒感染大豆后主要引起褪绿、皱缩和矮化等花叶症状及顶枯等坏死症状,是世界大豆主产区广泛存在且普遍发生的主要病害之一,对大豆产量和品质均可造成严重危害。由于其分布广、危害重、化学药剂难以防治,大豆花叶病毒病一直是大豆种植区域需要解决的重要问题之一。对大豆花叶病毒防治最为经济有效的手段是寻找优异的抗大豆花叶病毒基因,发掘有效的分子标记,通过分子生物育种技术培育抗病大豆新品种。

美国等国外学者在通过接种大豆花叶病毒鉴定筛选出Tousan140、Columbia和SL-1104等抗病材料的基础上^[1-2],利用简单重复序列(SSR, simple sequence repeat)、单核苷酸多态性(SNP, single nucleotide polymorphism)等分子标记对大豆花叶病毒抗性基因进行了标记定位、功能研究和机理解析等^[3-8]。在国内的过去20年,大豆花叶病毒抗性“一票否决”制对大豆抗大豆花叶病毒新品种的培育起到关键性作用^[9-10],同时也促进了大豆抗大豆花叶病毒基因分子标记的发掘和功能分析研究等^[11-12],为减轻我国大豆主产区大豆花叶病毒的危害奠定了坚实的基础。然而,随着抗病品种的大面积推广,大豆花叶病毒也相应地进化出能够攻克抗性基因的强致病力株系^[13-15],导致现有的抗病品种失去抗性。因此,持续寻找新的抗病材料并发掘新的抗性基因是抗大豆花叶病毒分子育种的长期目标。

近年,随着大豆产业的蓬勃发展以及分子生物技术的进步,对大豆花叶病毒抗性基因的研究取得了一系列新的进展^[16-21],特别是大豆抗大豆花叶病毒的机理研究取得了实质性的突破^[6,17,20,22]。本文在王大刚等^[10]对大豆花叶病毒抗性基因综合分析研究的基础上,梳理出新定位的大豆花叶病毒抗性基因位点及紧密连锁的分子标记,重点对大豆花叶病毒抗性基因的功能及参与调控网络的研究进展进行了系统的总结和分析,以期为大豆分子生物育种等研究提供参考。

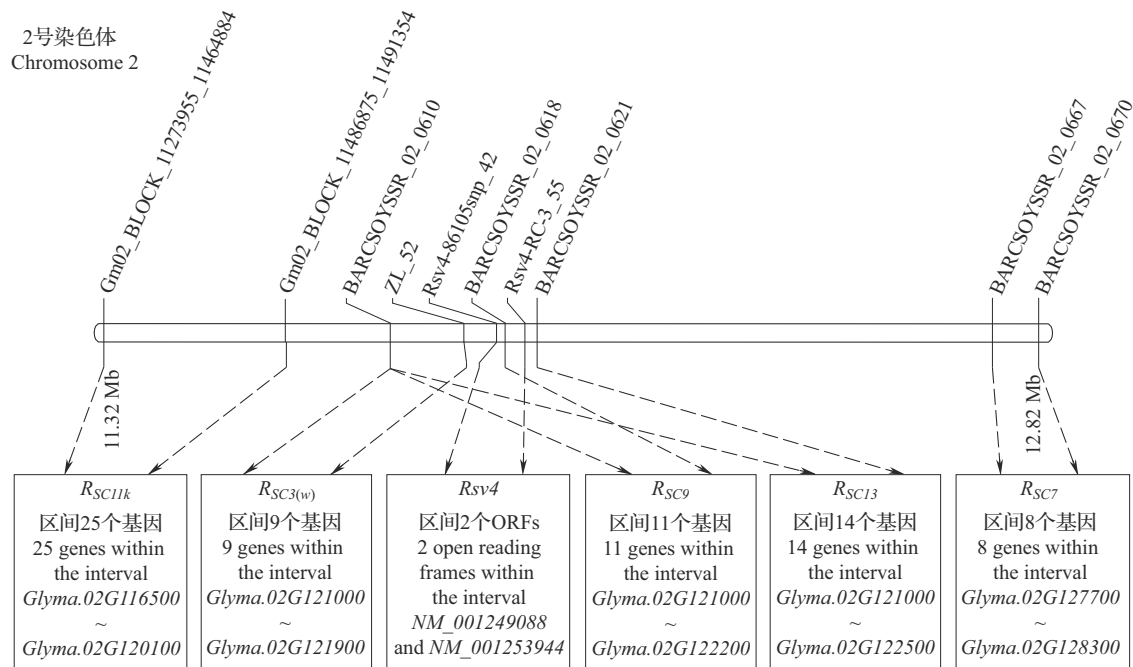
1 大豆花叶病毒抗性基因的标记定位

大豆对大豆花叶病毒存在质量抗性和数量抗性2种类型的抗性位点,王大刚等^[10]分析报道国内

外已标记定位的大豆花叶病毒质量抗性基因位点有20余个,其中定位在大豆2号染色体上基因位点有8个^[3-4,23-26],6号染色体上有2个^[27-29],13号染色体上的基因位点有8个^[30-37],14号染色体上有2个^[38-39]。近些年,研究者又标记定位了一些新的大豆花叶病毒抗性基因^[40-42],发掘出一批可用于辅助育种的与大豆花叶病毒抗性基因紧密连锁或共分离的分子标记。

1.1 大豆花叶病毒质量抗性基因位点

在2号染色体上,基于抗性基因位点*Rsv4*的标记定位^[3,43],Ishibashi等^[17]利用抗病品种Peking和感病品种Enrei构建了超大群体(9320个后代),将其精细定位在SNP标记*Rsv4-86105snp_42*和*Rsv4-RC-3_55*之间9.8 kb的区域,参考大豆Willimas82全基因组序列(https://phytozome-next.jgi.doe.gov/info/Gmax_Wm82_a4_v1)发现这一区域存在两个开放阅读框(ORFs, open reading frames)NM_001249088和NM_001253944(图1,表1)。科丰1号是一个大豆花叶病毒抗性优异的中国大豆品种,利用科丰1号×南农1138-2的重组自交家系(RIL, recombinant inbred lines)群体,将科丰1号携带的抗性基因*R_{SC7}*、*R_{SC9}*、*R_{SC11K}*和*R_{SC13}*定位在大豆2号染色体上^[40-41,44]。其中*R_{SC7}*在SSR标记BARCSOYSSR_02_0667和BARCSOYSSR_02_0670之间,物理距离为77.0 kb,候选抗性基因有2个,1个是具有F-box结构域的基因(*Glyma.02G127700*),1个是具有富亮氨酸重复(LRR, leucine rich repeat)结构域的基因(*Glyma.02G127800*)^[40]; *R_{SC9}*在BARCSOYSSR_02_0610和BARCSOYSSR_02_0618之间,物理距离为163.0 kb, *Glyma.02G122000*和*LOC100812666*可能与大豆对大豆花叶病毒株系SC9的抗性有关^[41]; *R_{SC11K}*在Gm02_BLOCK_11273955_11464884和Gm02_BLOCK_11486875_11491354之间,物理距离为217.0 kb, *Glyma.02G119700*可能与大豆对大豆花叶病毒株系SC11的抗性有关^[44]; *R_{SC13}*在BARCSOYSSR_02_0610和BARCSOYSSR_02_0621之间,物理距离为191.0 kb, 转录因子*Glyma.02G121500*和*Glyma.02G121600*的编码基因、丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶基因*Glyma.02G121900*和*Glyma.02G122000*及GmHSP40家族基因*Glyma.02G122200*为候选基因^[40]。



虚线箭头部分表示大豆花叶病毒抗性基因的物理区间;最下面的框内是大豆花叶病毒抗性候选基因的个数及范围。下同
The dashed lines arrow indicated that the physical distance of SMV resistance gene; the number and range of SMV resistance candidate genes in the bottom box. The same as below

图1 大豆抗大豆花叶病毒基因在2号染色体上的物理位置及候选基因

Fig. 1 Candidate genes, physical maps of SMV resistance loci on chromosome 2

此外,王大刚等^[45]利用皖豆33×南农1138-2的F₂群体,将皖豆33携带的对株系SC3的抗性基因*R_{SC3(w)}*定位在2号染色体标记BARCSOYSSR_02_0610和ZL-52之间,遗传距离分别为0.29 cM和0.35 cM,物理距离约为175.0 kb;陈珊宇等^[46]将科丰1号携带的抗性基因(*R_{SC13}*)定位在2号染色体上Satt558和Sat254标记之间,遗传距离分别为3.7 cM和16.1 cM。研究发现天龙1号(TL1)对大豆花叶病毒株系SC9的抗性由隐性基因控制,在2号染色体上标记SLAF76064和SLAF77518之间,物理距离为1.3 Mb,区间内有148个基因^[47]。

在6号染色体上,继Yang等^[27]和Ren等^[28]将大豆抗病品种RN-9携带的对大豆花叶病毒株系SC15抗性基因*R_{SC15}*定位后,Ren等^[49]把RN-9对SC10和SC18的抗性基因*Rsc10-r*和*Rsc18-r*定位于简单重复序列标记Satt286和Satt277之间,区间内有136个基因;RN-9携带的对SC14的抗性基因*Rsc14-r*在6号染色体的BARCSOYSSR_06_0786和BARCSOYSSR_06_0790之间,物理距离为136.8 kb,编码细胞色素P450蛋白基因(*Glyma.06G176000*和*Glyma.06G1761*

00)为候选抗性基因(表1,图2)。6号染色体上标记定位的位置差异的4个基因说明RN-9携带对大豆花叶病毒不同株系的抗性基因可能是1个抗性基因簇^[49]。

在大豆13号染色体上(表1,图3),Lin等^[48]利用JD12×HT的重组自交系对大豆花叶病毒质量抗性位点*qTsmv-13*进行标记定位,与已知的抗性位点相比,*qTsmv-13*可能与*Rsv1*属于同一个位点。Wu等^[50]利用抗病品种Raiden和感病品种Williams82的F₂群体,将Raiden携带的抗性基因*Rsv1-r*精细定位在2个SNP标记SNP-38和SNP-50之间,物理距离为154.5 kb (https://phytozome-next.jgi.doe.gov/info/Gmax_Wm82_a4_v1)。2个螺旋卷曲-核苷酸结合位点(Coiled-coil nucleotide binding site)-富亮氨酸重复结构域基因(*Glyma.13G184800*和*Glyma.13G184900*)在Raiden和Williams82间表现出明显的序列差异^[50]。Li等^[54]将黑农84携带的对大豆花叶病毒株系N3的抗性基因*RSMV-N3*定位在大豆13号染色体上,序列分析表明其可能是*Rsv1*的等位基因,2个酶切扩增多态性序列标记SNP3194和SNP3084与该基因共分离。

表 1 部分大豆花叶病毒抗性基因位点的标记定位

Table 1 The markers location of resistance gene loci to soybean mosaic virus in soybean

染色体 Chr.	抗性基因 位点 Resistance gene loci	标记及物理距离(kb) The flanking markers and physical distance	候选基因 Putative candidate gene	参考文献 References
2	<i>Rsv4</i>	Rsv4-86105snp_42~Rsv4-RC-3_55, 9.8	<i>NM_001249088</i> 、 <i>NM_001253944</i>	[17]
2	<i>R_{SC3(w)}</i>	BARCSOYSSR_02_0610~ZL-52, 175.0	-	[45]
2	<i>R_{SC7}</i>	BARCSOYSSR_02_0667~BARCSOYSSR_02_0670, 77.0	<i>Glyma.02G127700</i> 、 <i>Glyma.02G127800</i>	[40]
2	<i>R_{SC13}</i>	BARCSOYSSR_02_0610~BARCSOYSSR_02_0621, 191.0	<i>Glyma.02G121500</i> 、 <i>Glyma.02G121600</i> 、 <i>Glyma.02G121900</i> 、 <i>Glyma.02G122000</i> 、 <i>Glyma.02G122200</i>	[40]
2	<i>R_{SC11K}</i>	Gm02_BLOCK_11273955_11464884~Gm02_BLOCK_11486875_11491354, 217.0	<i>Glyma.02G119700</i>	[44]
2	<i>R_{SC9}</i>	BARCSOYSSR_02_0610~BARCSOYSSR_02_0618, 163.0	<i>Glyma.02G122000</i> 、 <i>LOC100812666</i>	[41]
3	<i>qTsmv-3</i>	Sat_379~Chr03-4, 86.0	<i>Glyma.03G005500</i>	[48]
6	<i>R_{SC14-r}</i>	BARCSOYSSR_06_0786~BARCSOYSSR_06_0790, 136.8	<i>Glyma.06G176000</i> 、 <i>Glyma.06G176100</i>	[49]
13	<i>Rsv1-r</i>	SNP-38~SNP-50, 154.5	<i>Glyma.13G184800</i> 、 <i>Glyma.13G184900</i>	[50]
13	<i>R_{SC18}</i>	Gm13_bin65, 415.357	<i>Glyma.13G150000</i> 、 <i>Glyma.13G151100</i> 、 <i>Glyma.13G21640</i>	[51]
13	<i>Rsvg2</i>	BARCSOYSSR_13_1138~BARCSOYSSR_13_1139, 2.83	<i>Glyma.13G191400</i>	[19]
13	<i>qSMV13</i>	ss715614844~ss715614864, 97.2	<i>Glyma13G184200</i>	[52]
13	<i>GmRmv</i>	dCAPS3029~dCAPS3045, 157.0	<i>Glyma.13G190000</i> 、 <i>Glyma.13G190300</i> 、 <i>Glyma.13G190400</i>	[53]

-表示无

- indicated no

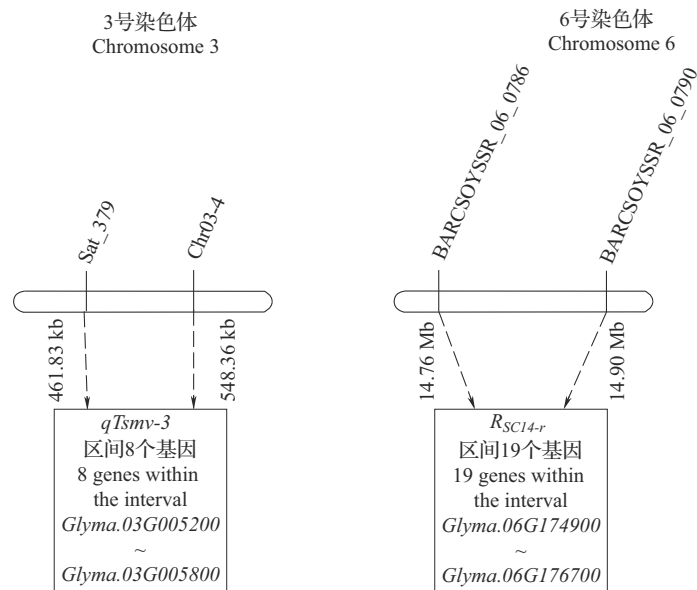


图 2 大豆抗大豆花叶病毒基因在 3 号和 6 号染色体上的物理位置及候选基因

Fig. 2 Candidate genes, physical maps of SMV resistance loci on chromosome 3 and 6

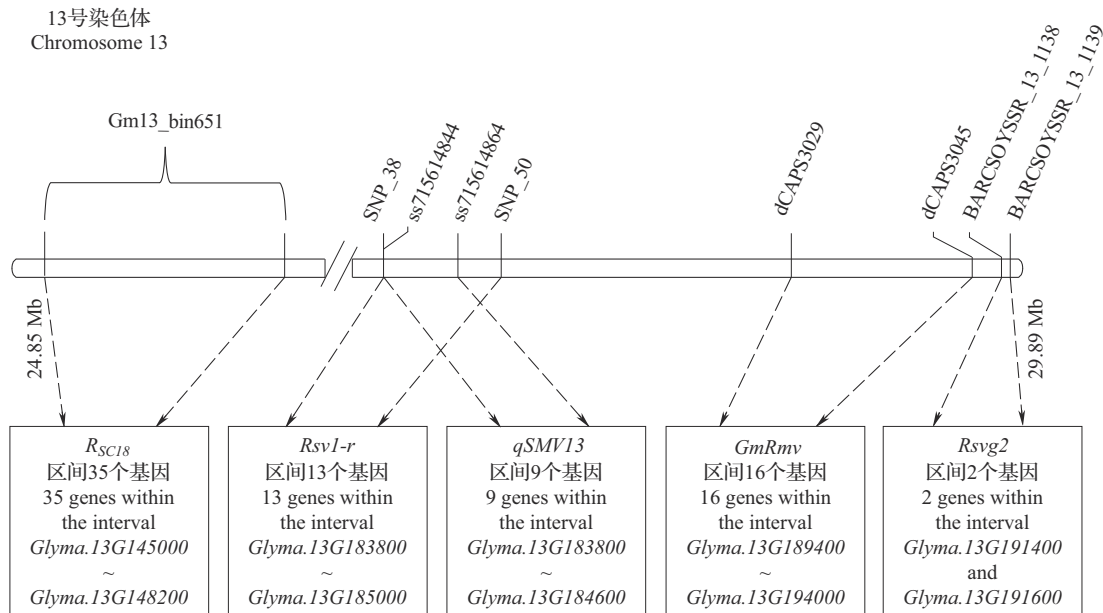


图3 大豆抗大豆花叶病毒基因在13号染色体上的物理位置及候选基因

Fig. 3 Candidate genes, physical maps of SMV resistance loci on chromosome 13

此外,在13号染色体上定位的抗性基因还有 *Rsvg2* 和 *R_{SC3Q}*^[19,55],其中 *Rsvg2*在标记 BARCSOYSSR_13_1138 和 BARCSOYSSR_13_1139 之间,物理距离为 2.83 kb,磺基转移酶编码基因 *GmST1* (*Glyma.13G191400*) 为唯一的候选基因^[19]; *R_{SC3Q}* 在13号染色体 27.4 Mb 至 29.8 Mb 之间,比较抗感家系间的序列差异和转录组数据,共鉴定出 3 个候选抗性基因 (*Glyma.13G190300*、*Glyma.13G190400* 和 *Glyma.13G194500*)^[55]。陈珊宇等^[46]发现野生大豆 ZYD03715 对 SC13 的抗性基因 *ry_{SC13}* 位于大豆 14 号染色体上,处于 2 个简单重复序列标记 Satt416 和 Satt083 一侧,与其距离分别为 4.1 cM 和 0.9 cM。

1.2 大豆花叶病毒数量抗性基因位点

基于全基因组关联分析 (GWAS, genome wide association study) 的方法, Che 等^[42]研究发现大豆 2 号染色体上的 4 个 (AX-93681616、AX-93977811、AX-93681618 和 AX-93681619) 与大豆花叶病毒抗性相关的 SNP 标记在 4 个环境和最优线性无偏预测 (BLUP, best linear unbiased predictor) 中均被检测到,可解释表型变异的 23.34%~40.24%^[42]。利用 JD12×HT 的重组自交系群体, Lin 等^[48]将对大豆花叶病毒具有抗性的数量性状位点 (QTL, quantitative trait locus) *qTsmv-2* 和 *qTsmv-3* 分别定位在大豆 2 号和 3 号染色体上。与已知的抗性基因位点相比, *qTsmv-2* 可能对应于 *Rsv4*, 而 *qTsmv-3* 则属于新发现的抗性位点 (表 1, 图 2)。基于新开发的分子标记, 将 *qTsmv-3* 定位在 Sat_379 和 Chr03-4 之间, 物理距

离为 86.0 kb, *Glyma.03G005500* 是 *qTsmv-3* 的候选基因^[48]。武小霞等^[56]利用大豆染色体单片段代换系 (CSSLs, chromosome segment substitution lines) 群体接种大豆花叶病毒株系 N1, 采用基于 binmap 的完备区间作图法 (ICIM, inclusive composite interval mapping) 将抗病相关的 3 个数量性状位点 (*q-SMV-1*、*q-SMV-2* 和 *q-SMV-3*) 定位在大豆 4 号染色体上。

Che 等^[18]利用 219 份大豆自然群体材料, 基于全基因组关联分析发掘抗 SC3 的相关位点, 共鉴定出 24 个与 SC3 抗性显著相关的单核苷酸多态性位点, 许多重要的 SNP 位点与 2 号和 13 号染色体上已知的大豆花叶病毒抗性位点一致。此外, 8 号染色体上的 1 个 SNP 位点 (AX-93753793) 和 20 号染色体上的 4 个 SNP 位点 (AX-93957459、AX-93661259、AX-94207740 和 AX-93957473) 是新位点^[18]。这 2 个染色体的 3 个基因 (*Glyma.08G175800*、*Glyma.08G175900* 和 *Glyma.20G190000*) 在抗感种质之间具有不同的遗传变异, 推测为大豆抗 SC3 的候选基因。牛景萍等^[57]研究发现与 SC7 抗性显著相关的位点有 1 个, 位于 15 号染色体上; 与 SC15 抗性显著相关的位点有 10 个, 分别位于 2 号、3 号、4 号、5 号、9 号、12 号、14 号、17 号和 19 号染色体上, 推测可能参与大豆对 SC15 抗性的基因有 *Glyma.02G163300*、*Glyma.19G027200* 和 *Glyma.19G057700*^[57]。数量性状位点 *GmRmv* 和 *qSMV13* 均定位在 13 号染色体上^[52-53], 其中 *GmRmv* 在标记 dCAPS3029 和 dCAPS3045 之间, 物理距离为 157.0 kb。候选基因测序分析发现, 3 个

含有富亮氨酸重复结构域的基因(*Glyma.13G190000*、*Glyma.13G190300* 和 *Glyma.13G190400*) 编码序列存在显著差异,为大豆抗病毒的重要候选基因^[53]。*qSMV13* 位于已知的大豆花叶病毒抗性位点 *Rsv1-h* 附近,在单核苷酸位点标记 ss715614844 和 ss715614864 之间,物理距离为 97.2 kb,对 SC3 和 SC7 均具有抗性,可分别解释 71.21% 和 76.59% 的表型变异,编码富亮氨酸重复结构域-类受体蛋白激酶(RLK, receptor-like protein kinase) 基因 *Glyma13G184200* 为候选抗性基因^[52]。Liu 等^[51] 将中黄 24 携带的对 SC18 的数量抗性位点定位在 13 号染色体 Gm13_bin65 区间内,物理距离为 415.357 kb,1 个基因(*Glyma.13G150000*) 和 2 个丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶基因(*Glyma.13G151100* 和 *Glyma.13G21640*) 是其候选基因^[51]。

2 抗性基因的功能分析

核苷酸结合位点-富亮氨酸重复结构域类基因家族是目前从植物中克隆得到抗性基因数目最多的一类,也是植物基因组中最大的基因家族之一,在真核生物中广泛存在。通过构建大豆花叶病毒抗性品种早熟 18 的细菌人工染色体(BAC, bacterial artificial chromosome)文库并进行测序,Ma 等^[16] 发现大豆抗性基因 *NBS_C* 和 *NBS_D* 在抗、感

品种间的序列存在较大差异,同时在大豆栽培品种 Columbia 中获得的基因 *NBS_E* 与早熟 18 以及感病大豆品种的序列差异也较大,推测这 3 个基因均为 *Rsv3* 位点上的抗大豆花叶病毒基因(表 2)。转基因过表达和病毒介导基因沉默(VIGS, virus induced gene silencing) 技术研究发现抗病品种 L29 携带的 *Glyma.14G204700* (与 *NBS_C* 属于同一个基因)很可能是 *Rsv3* 基因^[5]。过表达编码 Toll/白介素-1 受体(TIR, toll/interleukin 1 receptor)-核苷酸结合位点-富亮氨酸重复典型结构域的抗性基因 *GmKR3* 转基因大豆接种大豆花叶病毒后,大豆花叶病毒的积累及症状发展显著的被抑制,证实了其对大豆花叶病毒的抗性是有效的^[58]。接种大豆花叶病毒后,实时荧光定量 PCR 检测发现编码 Toll/白介素-1 受体-核苷酸结合位点-富亮氨酸重复典型结构域的基因 *GmR47* 和 *GmR51* 在抗感品种间的表达存在差异,推测它们可能与大豆对大豆花叶病毒的抗性有关^[59]。Yin 等^[20] 在大豆 14 号染色体上克隆了抗性基因 *Rsc4-3* (*Glyma.14G204700*),其介导对 SC3、SC7、SC8、SC11、SC14、G5 和 G7 等多个大豆花叶病毒株系的抗性。深入研究发现,该基因编码核苷酸结合位点-富亮氨酸重复结构域类型抗性蛋白,此蛋白在植物细胞壁上与大豆花叶病毒无毒因子 *CI* 特异识别并介导对大豆花叶病毒的抗性^[20,60]。

表 2 大豆抗大豆花叶病毒相关基因的分析

Table 2 Analysis of genes related to soybean mosaic virus in soybean

基因名称 Gene name	版本 (Wm82.a4.v1) Version (Wm82.a4.v1)	染色体位置 (bp) Chr. location	氨基酸 AA	基因注释 Gene annotation (BLASTX)	研究方法 Research methods	参考文献 References
<i>GsCAD1</i>	<i>Glyma.01G025800</i>	Gm01: 2712068~2715389	231	肉桂醇脱氢酶	转基因	[72]
<i>GmCAL</i>	<i>Glyma.02G121600</i>	Chr02: 11802163~11806533	243	MADS-box 蛋白	转基因、基因沉默	[61]
<i>GmMLRK1</i>	<i>Glyma.02G122000</i>	Gm02: 11833114~11836011	847	凝集素类受体激酶	转基因、基因编辑	[42]
<i>GmPAP2.1</i>	<i>Glyma.06G028100</i>	Gm06: 2182332~2187155	474	紫色酸性磷酸酶	转基因、基因沉默	[7]
<i>GmKR3</i>	<i>Glyma.06G267300</i>	Gm06: 45145421~45149155	636	TIR-NB-LRR 蛋白	转基因	[58]
<i>GmGSL7c</i>	<i>Glyma.08G308200</i>	Gm08: 42057929~42095863	1412	胍胍质合酶	基因沉默	[67]
<i>GmST1</i>	<i>Glyma.13G191400</i>	Gm13: 29886351~29887777	344	磺基转移酶	转基因	[19]
<i>R_{SC3Q}</i>	<i>Glyma.13G263800</i>	Gm13: 36098210~36100800	357	2OG-Fe(II)的氧化还原酶	基因沉默	[55]
<i>Rsc4-3</i>	<i>Glyma.14G204700</i>	Chr.14: 47831268~47846928	1307	NB-LRR 蛋白	转基因、基因编辑	[20]
<i>NBS_C</i>	<i>Glyma.14G204700</i>	Chr.14: 47831268~47846928	1307	NB-LRR 蛋白	序列比对、转基因、基因沉默	[5, 16]
<i>NBS_D</i>	<i>Glyma.14G205000</i>	Chr.14: 47855677~47868591	1292	NB-LRR 蛋白	序列比对	[16]
<i>NBS_E</i>	<i>Glyma.14G205300</i>	Chr.14: 47895256~47907012	1302	NB-LRR 蛋白	序列比对	[16]
<i>GmPRI-6</i>	<i>Glyma.15G062400</i>	Gm15: 4787447~4788213	164	病程相关蛋白	基因沉默	[63]
<i>GmSZFP</i>	<i>Glyma.18G003600</i>	Gm18: 299768~302374	356	C2H2 型锌指蛋白	基因沉默	[62]

转录因子在植物抗病过程中具有重要的作用, Ren等^[61]研究发现,与对照相比,过表达MADS-box转录因子*GmCAL*基因的感病品种南农1138-2的转基因植株接种株系SC3、SC7和SC8后,大豆花叶病毒含量显著降低,表明*GmCAL*的过表达增强了转基因植株对多种大豆花叶病毒株系抗性,说明*GmCAL*是大豆抗大豆花叶病毒的关键正调控因子。赵玢玲等^[62]和苏伟华等^[63]的研究表明,与对照相比,病毒介导沉默的大豆锌指蛋白基因*GmSZFP*和与大豆病程相关蛋白基因*GmPRI-6*植株接种大豆花叶病毒后,接种部位胼胝质的积累水平降低,荧光强度减弱,大豆花叶病毒在胞间扩散和长距离运输的能力均增强,说明*GmSZFP*和*GmPRI-6*在大豆抵抗大豆花叶病毒侵染过程中发挥正调控作用^[62-63]。Eid等^[8]和任秋燕等^[64]通过实时荧光定量PCR表达分析显示,大豆花叶病毒抗性相关基因*GmMADS*、*EDS1*、*PAD4*、*EDR1*、*ERF1*和*JAR*在接种和未接种大豆品种间的变化存在差异,*EDR1*和*ERF1*间的表达水平存在正相关^[8,64]。

此外,大豆氧化还原酶、磺基转移酶、类受体激酶、胼胝质合酶和异黄酮合成酶等也参与了大豆对大豆花叶病毒的抗性反应^[65-67]。沉默大豆氧化还原酶基因*Glyma.13G263800*后,抗性品种齐黄1号增加了大豆花叶病毒的积累,Yuan等^[65]推测该基因参与了大豆抗大豆花叶病毒的过程。在感病品种中过表达*GmST1*基因,发现转基因植株抑制了病毒RNA的积累,增强了对大豆花叶病毒株系G2和G3的抗性^[19]。接种大豆花叶病毒后,实时荧光定量PCR检测发现类受体激酶基因*GmNIK*在抗感品种间的表达存在差异,推测这些基因可能与大豆对大豆花叶病毒的抗性有关^[66]。病毒介导沉默大豆胼胝质合酶基因*GmGSL7c*(*Glyma.08G308200*)植株接种大豆花叶病毒后,与对照相比,转基因植株胼胝质面积明显增加,但荧光强度更弱,在上位叶检测到大豆花叶病毒并观察到发病症状,表明*GmGSL7c*基因的沉默抑制了大豆对大豆花叶病毒的抗性^[67]。

过表达来源于粟酒裂殖酵母菌的核糖核酸酶基因*PAC1*的转基因大豆接种大豆花叶病毒后,大豆花叶病毒的积累及症状发展显著的被抑制,且其同时可增强对菜豆普通花叶病毒(BCMV, bean common mosaic virus)、西瓜花叶病毒(WMV, watermelon mosaic virus)和菜豆荚斑驳病毒(BPMV, bean pod mottle virus)等多种病毒的抗性,为抵抗RNA病毒提供了有效的控制策略^[68-69]。

Zhang等^[70]采用簇状规则间隔短回文重复序列(CRISPR, clustered regularly interspersed short palindromic repeats)/Cas9介导的多重基因编辑技术,同时定点突变异黄酮竞争途径基因*GmF3H1*、*GmF3H2*和*GmFNSII-1*,结果发现,与野生型相比,3个基因同时突变的转基因突变体株系异黄酮含量均显著增加,大豆花叶病毒外壳蛋白CP含量在SC7侵染后显著降低,表明异黄酮含量的增加增强了大豆对大豆花叶病毒的抗性。Jiang等^[71]通过瞬时表达研究发现,TGACG基序结合转录因子*GmTGA8*和*GmTGA19*能够对大豆花叶病毒的侵染快速响应,且其对大豆花叶病毒扩繁的抑制效果更好。

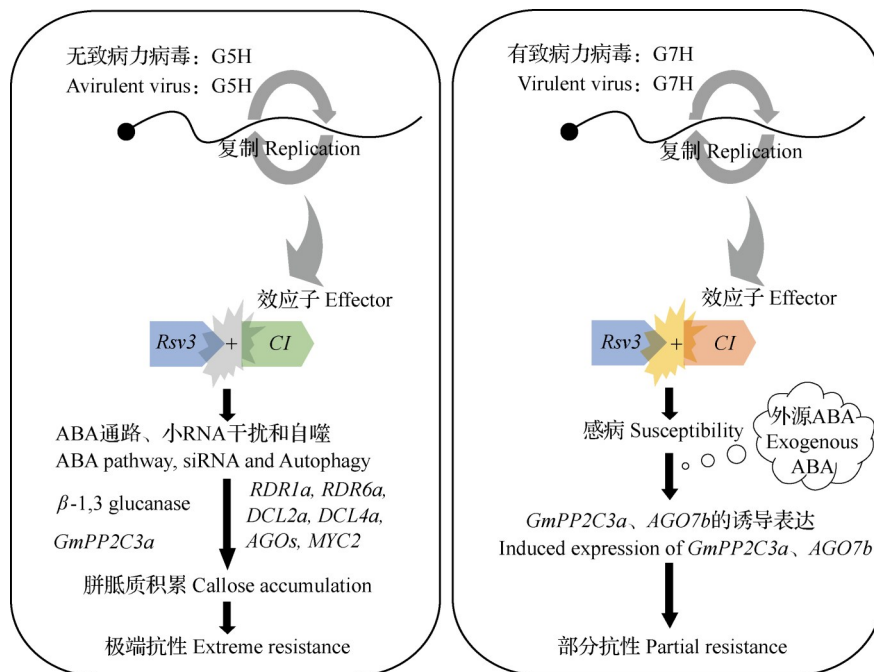
Widyasari等^[7]研究发现大豆花叶病毒抗病品种L29的紫色酸性磷酸酶基因*GmPAP2.1*过表达增强了感病品种Lee74对大豆花叶病毒的抗性,且其在抗病品种中受大豆花叶病毒诱导上调表达。与野生型相比,在大豆花叶病毒感病品种Williams82过表达肉桂醇脱氢酶基因*GsCAD1*,Xun等^[72]研究发现过表达转基因植株显著增强了对大豆花叶病毒的抗性。Che等^[42]研究发现凝集素类受体激酶基因*GmMLRK1*主要在大豆叶片表达,在大豆抗大豆花叶病毒材料中显著受到大豆花叶病毒株系SC7诱导,其受诱导时间早于大豆感病材料,且受诱导强度也高于大豆感病材料。过表达*GmMLRK1*的大豆植株通过减少病毒积累、增加活性氧产生和局部细胞坏死的超敏反应,从而表现出对SC3和SC7的广谱抗性^[42],相比之下,敲除*GmMLRK1*基因的突变体更易感染大豆花叶病毒株系SC3和SC7。单倍型分析显示,*GmMLRK1*在大豆群体中存在5种单倍型(H1~H5),只有H1具有大豆花叶病毒抗性,表明其与同一位点的另一个大豆花叶病毒抗性基因*RNase-H*是不相同的^[42]。

3 抗性基因的调控分析

在Seo等^[73]构建*Rsv3*介导对大豆花叶病毒极端抗性(ER, extreme resistance)调控模型的基础上,Alazem等^[6,74]深化并完善了*Rsv3*介导的调控途径(图4)。当无致病力大豆花叶病毒株系G5H侵染大豆时,*Rsv3*通过R蛋白识别大豆花叶病毒复制并与大豆花叶病毒效应因子*CI*相互作用,进而诱导内源激素脱落酸(ABA, abscisic acid)在大豆体内的积累,从而激活脱落酸信号通路,同时也会引起RNA沉默和自噬反应。脱落酸诱导 β -1,3葡聚糖酶下调和基因*PP2C3a*的上调,转录因子MYC2参与了这

一过程, RNA 沉默和自噬反应可诱导 *RDR1a*、*RDR6a*、*DCL2a*、*DLC4a* 和部分 *AGOs* 基因的表达, 进而刺激胼胝质沉积。最终, 在胞间连丝处的胼胝质沉积抑制病毒从最初侵染的细胞向健康细胞的移动并限制病毒的积累^[6,74]。当致病株系 G7H 侵染时, 多数脱落酸通路基因被抑制。而当使用外源激素脱落酸时, *PP2C3a* 和 *AGO7b* 等基因被诱导表达, 使感病品种产生部分抗性。研究还发现, 抑制茉莉酸 (JA, jasmonic acid) 通路和大多数 WRKY 转录因

子能够提高感病品种对大豆花叶病毒的抗性, 水杨酸 (SA, salicylic acid)、细胞分裂素 (CKs, cytokinins) 和芸苔类固醇 (BRs, brassinosteroids) 可能不参与 *Rsv3* 介导的大豆对大豆花叶病毒株系 G5H 的抗性^[6,22,74]。由此可见, *Rsv3* 介导大豆对大豆花叶病毒抗性从激活脱落酸信号转导途径开始, 细胞内发生一系列与抗病相关的反应, 激活大豆的防御能力并诱导大豆产生抗性, 自噬途径和 RNA 沉默参与了这一过程。



左边表示 *Rsv3* 介导的抗性反应; 右边表示感病反应, 施用外源脱落酸后产生部分抗性

The left represents the *Rsv3*-mediated resistance; The right represents the susceptibility, and showed partial resistance with exogenous ABA

图 4 *Rsv3* 介导对大豆花叶病毒抗性的调控网络^[6,73-74]

Fig. 4 Proposed signaling network for *Rsv3*-mediated resistance to soybean mosaic virus

转基因过表达研究表明 *GmKR3* 增强了大豆对病毒的抗性, 而转录组测序以及基因定量表达分析发现抗性的增强至少有一部分是通过脱落酸信号转导实现的^[58]。转录组表达分析发现茉莉酸抑制蛋白基因 *TIFY/JAZ* 和 *PP2C3a* 在大豆抗病品系中表达上调, 在感病品系中表达未上调^[65]。施用外源水杨酸能够激活植物对病毒感染的抵抗力, 从而诱导核苷酸结合位点-富亮氨酸重复结构域基因的上调表达, 减少大豆花叶病毒在大豆中的积累^[75]。Zhao 等^[75] 研究发现, 在大豆花叶病毒侵染后, 与感病品种合丰 25 相比, 抗病品种 RV8143 的内源水杨酸表达水平更高。此外, RV8143 中核苷酸结合位点-富亮氨酸重复结构域家族基因表达上调, 而在感病品种合丰 25 中该家族基因表达下调。研究结果表明, 水杨酸和核苷酸结合位点-富亮氨酸重复结构域家

族基因可能参与大豆花叶病毒与大豆的相互作用^[75]。

大豆花叶病毒抗性基因 *Rsc4-3* 编码螺旋卷曲-核苷酸结合位点-富亮氨酸重复结构域类抗病蛋白^[62,76], 该蛋白存在于细胞壁上, 其 N 端可能存在对抗病反应至关重要的棕榈酰化位点^[20]。*Rsc4-3* 只在胞外通过直接互作识别分布在胞外的 CI 蛋白引发抗病反应。通过进一步氨基酸点突变, Yin 等^[20] 研究发现 CI 蛋白第 572 个氨基酸的变异决定大豆花叶病毒的毒性, 即 572 位酪氨酸 (Y) 突变为组氨酸 (H) 或谷氨酰胺 (Q) 时会导致 *Rsc4-3* 的抗性丧失。SC15 株系的毒性 CI 蛋白可以抑制 SC4 株系的无毒 CI 蛋白所诱发的 *Rsc4-3* 介导的抗病反应, 田间无毒和有毒株系混合侵染时, 有毒株系表现上位性^[20]。

不同于 *Rsv3* 介导的抗病途径, *Rsv4* 介导大豆抗病毒免疫途径, 该基因不仅对大豆花叶病毒具有抗性, 且对马铃薯 Y 病毒属的病毒也存在广谱抗性。当真核正链 RNA 病毒在宿主细胞形成的膜室复合物中复制其基因组时, 双链 RNA (dsRNA, double-stranded RNA) 复合物在膜室内复制形成, 从而逃避抗病毒免疫监测。大豆中的 *Rsv4* 基因具有广谱的抗性, 在感病品种 Enrei 中包含两个串联重复的同源开放阅读框 (NM_001249088 和 NM_001253944) 编码 RNase H 蛋白, 而在大豆花叶病毒抗性品种 Peking 中, 有 3.6 kb 的核苷酸序列缺失, 导致只有一个开放阅读框^[17]。转基因试验表明抗性基因 *Rsv4* 的过表达植株增加了对大豆花叶病毒的抗性, *Rsv4* 功能域点突变和免疫沉淀实验表明其具有双链核糖核酸酶 dsRNase 活性, 该酶蛋白在高水平表达时可以通过与 RNA 复制机制互作进入 dsRNA 膜保卫的复制区, 利用其 dsRNase 活性直接降解 dsRNA 复制中间体, 抑制目标病毒的增殖^[17]。根据真核生物正义链病毒在膜保卫结构中复制的特点, 利用 *Rsv4* 的抗病机制, 将无膜结构且有 dsRNase 活性的蛋白与病毒复制复合体相关蛋白融合转染烟草, 大大降低了相应病毒的复制能力^[17]。

此外, 茉莉酸途径、水杨酸信号通路和胼胝质沉积途径可能参与了大豆其他相关基因对大豆花叶病毒的抗性反应。Zhao 等^[19] 研究发现由 *GmSTI* 介导的大豆对大豆花叶病毒抗性依赖于茉莉酸途径的防御反应, 而茉莉酸通路是由大豆花叶病毒侵染诱导的。Widyasari 等^[7] 确定 *GmPAP2.1* 在叶绿体中与大豆花叶病毒蛋白 P1 相互作用, 引起 *ICSI* 基因上调, 进而激活大豆水杨酸途径, 促进抗病功能。转录组分析显示, *GmMLR1* 通过诱导转基因材料中的乙烯及水杨酸积累, 从而影响其抗性反应^[42]。过表达分析研究发现 *GsCAD1* 增强了大豆对大豆花叶病毒抗性, 进一步的液相色谱分析表明, 过表达植株中木质素和水杨酸含量显著高于野生型^[72]。

Helm 等^[77] 研究发现通过对大豆 *PBS1* 中 *AvrPphB* 切割位点的修饰, 使其能够被大豆花叶病毒中 NIa 蛋白酶切割, 从而触发大豆原生质体中的细胞死亡, 即 *AvrPphB* 依赖性细胞死亡的激活反应能有效地抑制大豆花叶病毒在大豆植株中的扩散。与野生型植株相比, 经过编辑的两种 *Gmtoc1b* 突变体均增强了对大豆花叶病毒株系 SC3 的抗性^[71]。利用 RNA-seq 和实时荧光定量 PCR 对其调控的下游基因进行发掘及初步验证, 发现 *GmTOC1b* 能够

结合到 *GmWRKY40* 基因的启动子上抑制其转录活性, 从而影响 *GmWRKY40* 所激活的下游病程相关蛋白基因的表达, 进而抑制水杨酸信号通路相关基因的表达与水杨酸的积累^[78]。

冀豆 17 对大豆花叶病毒 N3 表现抗病, 而对 SC8 表现感病, 当 N3 株系侵染冀豆 17 时, 涉及硝酸还原酶 (NR, nitrate reductase) 和一氧化氮合酶 (NOS, nitric oxide synthase) 途径的一氧化氮 (NO, nitric oxide) 被诱导产生, 并在细胞膜和细胞壁上产生丰富的 H_2O_2 , 促进胼胝质积累^[79]; 而当致病株系 SC8 侵染冀豆 17 时, 未观察到明显的 H_2O_2 产生。利用病毒介导基因沉默技术研究表明, 受 H_2O_2 调控的两个基因 *GmSEOB* 和 *GmPAP27* 通过正向调节胼胝质的积累以应对大豆花叶病毒感染, 从而在抗病中发挥作用^[80]。胼胝质在韧皮部的沉积限制了大豆花叶病毒的长距离运输, 为大豆抗病毒的主要因素之一^[21]。利用病毒介导基因沉默技术沉默 *GmSZFP* 后, 结果发现接种部位胼胝质的积累水平较对照大大降低, 实时荧光定量 PCR 检测胼胝质合酶基因 *GmGSL7c* 和 *GmGSL12b* 的表达量较对照降低, 胼胝质水解酶基因的表达量较对照增加^[62]。

4 抗大豆花叶病毒的分子标记育种应用

刘士超等^[81] 研究发现分子标记 Sat_246 和 Satt286 对抗性基因 R_{SC15} 的选择平均符合率分别为 63.89% 和 66.67%; Satt634、BARCSOYSSR_02_0667 和 Satt266 对 R_{SC18} 选择的平均符合率分别为 67.92%、68.09% 和 63.10%; 标记 Sat_246 和 Satt286 在科丰 1 号×RN-9 的 3 个分离世代对 SC15 抗性基因筛选的符合率分别为 72.13%、68.83% 和 84.25%, 在 F_2 筛选到 18 个对 SC15 和 SC18 均为抗病且标记带型完全纯合的抗病家系, 加快了抗病品系的选育^[81]。叶俊华等^[82] 利用与大豆花叶病毒抗性相关的序列特异性扩增区域 (SCAR, sequence characterized amplified region) 标记 (SCN11), 筛选到携带大豆花叶病毒优异抗性基因位点的大豆种质 26 份。

王大刚等^[83] 利用已知的与 7 个大豆花叶病毒抗性基因紧密连锁的 12 对分子标记对 193 份大豆新品系进行抗性基因的检测, 结果显示, 感病对照南农 1138-2 和 54 份品系中未检测到抗性基因位点; 检测到 1 个和 2 个抗性基因位点的品系数分别有 26 份和 41 份, 中抗以上的分别为 13 份和 25 份, 占 50.00% 和 60.98%; 含有 3 个及以上抗性基因位点的品系数有 72 份, 中抗以上的有 65 份, 占 90.28%, 说

明抗性品种携带的抗性位点越多,对大豆花叶病毒抗性的表现越强。Gao等^[84]对大豆抗大豆花叶病毒鉴定发现24个大豆品种具有广谱抗性,6个大豆花叶病毒株系的平均病情指数(ADI, average disease index)值在0.80~35.52之间,13个大豆品种对至少1个大豆花叶病毒株系表现高抗。

蔡晗等^[85]筛选到1个新开发的简单重复序列标记CH0211,与大豆品种抗性表型选择的符合率为87.80%,进一步利用该标记对288份大豆品种(系)进行检测和分析,结合人工接种表型和血清学联合鉴定分析发现,抗病表型与基因型符合率为80.56%。Wang等^[86]利用与大豆花叶病毒抗性基因紧密连锁的分子标记成功地将分布在大豆3条不同染色体上抗性基因精准地聚合在同一个大豆品系中。王传之等^[87]利用与抗性基因连锁分子标记BARCSOYSSR_02_0631鉴定选育出抗大豆花叶病毒株系SC7的大豆新品种阜豆169,为分子标记辅助抗病育种提供了参考。Eid等^[8]利用聚合酶链式反应扩增的方法在抗病品种H4L4和Crawford中检测到*Rsv1(3gG2)*、*Rsv1(5gG3)*和*Rsv3*位点,而*Rsv4*位点缺失。卡方分析显示,选择不同的大豆品种及其对大豆花叶病毒侵染的反应之间存在显著相关性^[8]。

5 展望

加强抗病品种选育,提高作物抗病性是防治作物病害的主要途径之一。从诸多大豆种质资源中鉴定新的大豆花叶病毒抗性位点对抗大豆花叶病毒育种至关重要。我国是大豆发源地和大豆分布区域最广的国家,从南到北拥有数量十分丰富的野生大豆种质资源^[88]。其中,在野生大豆材料筛选出2010编10、2012编66、LYD140983、LYD121905、LYD141046、ZYD02740和ZYD03715等对大豆花叶病毒表现抗病的材料^[36,89-92],WDD00412、WDD01215、WDD01622、WDD03001、WDD03137等国外大豆材料^[93-94]和铁荚子、天鹅蛋、黑豆、大白麻等地方材料^[95-96]的抗性均较好。黄志平等^[97]和王大刚等^[98]对选育大豆新品系的抗性来源分析发现,对大豆花叶病毒具有抗病性的亲本组合获得抗病性后代品系的概率高,山东和安徽大豆材料作为亲本育成高抗品系的概率最高,而这两个省份所在的区域则是我国栽培大豆的起源中心和遗传多样性中心之一^[99],野生大豆和地方品种资源丰富。

随着大豆全基因组测序的完善和优化,分子设

计育种技术成为大豆抗病育种的关键之一。而新的抗性基因的发掘可以持续为不断变化的大豆花叶病毒株系提供有效的抗性位点。近年,新发掘的与大豆花叶病毒抗性基因位点共分离或紧密连锁的分子标记为辅助抗病育种奠定了基础^[19,42,57,83],如王大刚等^[83]获得含有3个及以上抗性基因位点的品系数有72份;蔡晗等^[85]筛选到的简单重复序列标记CH0211与大豆品种抗性表型选择的符合率为87.80%;王传之等^[87]利用标记BARCSOYSSR_02_0631鉴定选育出抗大豆花叶病毒大豆新品种阜豆169。

尽管已经定位了许多大豆花叶病毒抗性位点,但多数的推广品种是否携带抗性基因,携带多少抗性基因仍然需要进一步明确。此外,随着突破现有抗性基因的新大豆花叶病毒株系的出现^[13-15],持续发掘新的抗性基因是抗大豆花叶病毒育种的必要手段。研究同一位点携带不同等位基因的抗病品种,并根据大豆花叶病毒株系的分布变化情况进行聚合育种^[86],对控制多个大豆花叶病毒株系的危害具有重要作用。构建重组自交家系、剩余杂合系和染色体单片段代换系等群体可为抗大豆花叶病毒的遗传分析、精细定位和图位克隆提供良好的材料。

抗性基因的标记定位对锁定关键基因具有重要作用,然而在同一基因区域中存在较为紧密连锁的抗性基因为研究单个基因的功能及作用机理提出了难题。通过扩大后代分离群体的构建及精细定位,利用完整的大豆基因组序列和蛋白质组学、代谢组学等技术对单个抗性基因进行分子克隆具有一定的可行性,而抗性基因功能的明确也为利用抗大豆花叶病毒分子育种奠定扎实的基因基础。

抗病育种最好的结果是选育出对多个病毒或株系均具有抗性的品种,而利用新的分子生物技术,如病毒介导基因沉默、转基因过表达、基因编辑CRISPR/Cas9等为实现这一目标提供了可能^[100]。与其他正义RNA病毒一样,大豆花叶病毒需要许多宿主因子才能在大豆中建立感染,宿主因子基因的沉默或突变可能产生对大豆花叶病毒的抗性。通过CRISPR/Cas9等基因编辑技术可实现对宿主基因的精准突变,进而通过基因转化以精确地突变或删除目标宿主因子基因,然后通过传统育种进行转基因去除,从而开发出对大豆花叶病毒具有抗性的无转基因植株。使用CRISPR/Cas9编辑病毒复制所需的宿主因子*eIF4E*,结果证实突变的品系对西葫

芦黄化病毒和W型木瓜环斑病毒均具有抗性^[101]。

分子标记,特别是与抗性基因紧密连锁或共分离的分子标记,在大豆抗病种质鉴定^[102-103]、基因聚合以及大豆花叶病毒抗性育种和选择中,在鉴定、分化和选择感兴趣的特定抗性基因/等位基因等方面均具有重要作用。随着大豆花叶病毒致病性的变化以及宿主抗病性被攻克的不变化中,抗病育种家与病毒学家应加强合作交流,从而了解病毒与宿主之间相互作用的分子机制,为病毒突变及抗性破坏的研究奠定基础。同时,抗病育种家应充分利用抗病遗传资源、分子生物技术等不断培育持久多抗的大豆新品种。

参考文献

- [1] Gunduz I, Buss G R, Chen P Y, Tolin S A. Characterization of SMV resistance genes in Tousan 140 and Hourei soybean. *Crop Science*, 2002, 42 (1): 90-95
- [2] Bachkar C B, Balgude Y S, Shinde P B, Deokar C. Screening of soybean genotypes against soybean mosaic virus under natural and glass house conditions. *International Journal of Chemical Studies*, 2019, 7 (1): 2267-2269
- [3] Ilut D C, Lipka A E, Jeong N, Bae D N, Kim D H, Kim J H, Redekar N, Yang K, Park W, Kang S T, Kim N, Moon J K, Saghai Maroof M A, Gore M A, Jeong S C. Identification of haplotypes at the *Rsv4* genomic region in soybean associated with durable resistance to soybean mosaic virus. *Theoretical & Applied Genetics*, 2016, 129 (3): 453-468
- [4] Adhimoolam K, Li K, Jiang H, Ren R, Li G, Zhi H J, Chen S Y, Gai J Y. Inheritance, fine-mapping, and candidate gene analyses of resistance to soybean mosaic virus strain SC5 in soybean. *Molecular Genetics & Genomics*, 2017, 292 (4): 811-822
- [5] Tran P T, Widyasari K, Seo J K, Kim K H. Isolation and validation of a candidate *Rsv3* gene from a soybean genotype that confers strain-specific resistance to soybean mosaic virus. *Virology*, 2018, 513: 153-159
- [6] Alazem M, Widyasari K, Kim K H. An avirulent strain of soybean mosaic virus reverses the defensive effect of abscisic acid in a susceptible soybean cultivar. *Viruses*, 2019, 11 (9): 879
- [7] Widyasari K, Tran P T, Shin J Y, Son H Y, Kim K H. Overexpression of purple acid phosphatase *GmPAP2.1* confers resistance to soybean mosaic virus in a susceptible soybean cultivar. *Journal of Experimental Botany*, 2022, 73 (5): 1623-1642
- [8] Eid M A, Momeh G N, El-Shanshoury A E R R, Allam N G, Gaafar R M. Comprehensive analysis of soybean cultivars' response to SMV infection: Genotypic association, molecular characterization, and defense gene expressions. *Journal of Genetic Engineering and Biotechnology*, 2023, 21: 102
- [9] 李凯, 刘志涛, 李海朝, 张镨, 王成坤, 任锐, 卢为国, 智海剑. 国家大豆区域试验品种对SMV和SCN的抗性分析. *大豆科学*, 2013, 32 (5): 670-675
- Li K, Liu Z T, Li H C, Zhang K, Wang C K, Ren R, Lu W G, Zhi H J. Resistance to soybean mosaic virus and soybean cyst nematode of soybean cultivars from China national soybean uniform trials. *Soybean Science*, 2013, 32 (5): 670-675
- [10] 王大刚, 李凯, 智海剑. 大豆抗大豆花叶病毒病基因研究进展. *中国农业科学*, 2018, 51 (16): 3040-3059
- Wang D G, Li K, Zhi H J. Progresses of resistance on soybean mosaic virus in soybean. *Scientia Agricultura Sinica*, 2018, 51 (16): 3040-3059
- [11] Widyasari K, Alazem M, Kim K H. Soybean resistance to soybean mosaic virus. *Plants*, 2020, 9: 219
- [12] Usovsky M, Chen P Y, Li D X, Wang A M, Shi A N, Zheng C M, Shakiba E, Lee D H, Canella Vieira C, Lee Y C, Wu C J, Cervantez I N, Dong D K. Decades of genetic research on soybean mosaic virus resistance in soybean. *Viruses*, 2022, 14 (6): 1122
- [13] Choi B K, Koo J M, Ahn H J, Yum H J, Choi C W, Ryu K H, Chen P Y, Tolin S A. Emergence of *Rsv*-resistance breaking soybean mosaic virus isolates from Korean soybean cultivars. *Virus Research*, 2005, 112 (1-2): 42-51
- [14] Gagarinova A G, Babu M, Poysa V, Hill J H, Wang A M. Identification and molecular characterization of two naturally occurring soybean mosaic virus isolates that are closely related but differ in their ability to overcome *Rsv4* resistance. *Virus Research*, 2008, 138 (1-2): 50-56
- [15] Wang Y, Hajimorad M R. Gain of virulence by soybean mosaic virus on *Rsv4*-genotype soybeans is associated with a relative fitness loss in a susceptible host. *Molecular Plant Pathology*, 2016, 17 (7): 1154-1159
- [16] Ma F F, Wu M, Liu Y N, Feng X Y, Wu X Z, Chen J Q, Wang B. Molecular characterization of NBS-LRR genes in the soybean *Rsv3* locus reveals several divergent alleles that likely confer resistance to the soybean mosaic virus. *Theoretical & Applied Genetics*, 2018, 131 (2): 253-265
- [17] Ishibashi K, Saruta M, Shimizu T, Shu M, Anai T, Komatsu K, Yamada N, Katayose Y C, Ishikawa M, Ishimoto M, Kaga A. Soybean antiviral immunity conferred by dsRNase targets the viral replication complex. *Nature Communications*, 2019, 10 (1): 4033
- [18] Che Z J, Yan H L, Liu H L, Yang H, Du H P, Yang Y M, Liu B H, Yu D Y. Genome-wide association study for soybean mosaic virus SC3 resistance in soybean. *Molecular Breeding*, 2020, 40: 69
- [19] Zhao X, Jing Y, Luo Z H, Gao S N, Teng W L, Zhan Y H, Qiu L J, Zheng H K, Li W B, Han Y P. *GmSTI*, which encodes a sulfotransferase, confers resistance to soybean mosaic virus strains G2 and G3. *Plant Cell Environment*,

- 2021, 44 (8): 2777-2792
- [20] Yin J L, Wang L Q, Jin T T, Nie Y, Liu H, Qiu Y L, Yang Y H, Li B W, Zhang J J, Wang D G, Li K, Xu K, Zhi H J. A cell wall-localized NLR confers resistance to soybean mosaic virus by recognizing viral-encoded cylindrical inclusion protein. *Molecular Plant*, 2021, 14 (11): 1881-1900
- [21] Zhang J, Liu N, Yan A H, Sun T J, Sun X Z, Yao G B, Xiao D Q, Li W L, Hou C Y, Yang C Y, Wang D M. Callose deposited at soybean sieve element inhibits long-distance transport of soybean mosaic virus. *Applied Microbiology and Biotechnology Express*, 2022, 12 (1): 66
- [22] DeMers L C, Redekar N R, Kachroo A, Tolin S A, Li S, Saghai Maroof M A. A transcriptional regulatory network of *Rsv3*-mediated extreme resistance against soybean mosaic virus. *PLoS ONE*, 2020, 15 (4): e0231658
- [23] Wang D G, Ma Y, Yang Y Q, Liu N, Li C Y, Song Y P, Zhi H J. Fine mapping and analyses of R_{SC8} resistance candidate genes to soybean mosaic virus in soybean. *Theoretical & Applied Genetics*, 2011, 122 (3): 555-565
- [24] 李春燕, 杨永庆, 王大刚, 李华伟, 郑桂杰, 王涛, 智海剑. 大豆对 SMV 株系 SC10 的抗性遗传及抗病基因的定位研究. *中国农业科学*, 2012, 45 (21): 4335-4342
Li C Y, Yang Y Q, Wang D G, Li H W, Zheng G J, Wang T, Zhi H J. Studies on mapping and inheritance of resistance genes to SMV strain SC10 in soybean. *Scientia Agricultura Sinica*, 2012, 45 (21): 4335-4342
- [25] Yan H L, Wang H, Cheng H, Hu Z B, Chu S S, Zhang G Z, Yu D Y. Detection and fine-mapping of SC7 resistance genes via linkage and association analysis in soybean. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2015, 57 (8): 722-729
- [26] Zhao L, Wang D G, Zhang H Y, Shen Y C, Yang Y Q, Li K, Wang L Q, Yang Y H, Zhi H J. Fine mapping of the R_{SC8} locus and expression analysis of candidate SMV resistance genes in soybean. *Plant Breeding*, 2016, 135 (6): 701-706
- [27] Yang Q H, Gai J Y. Identification, inheritance and gene mapping of resistance to a virulent soybean mosaic virus strain SC15 in soybean. *Plant Breeding*, 2011, 130 (2): 128-132
- [28] Ren R, Liu S C, Adhimoalam K, Wang T, Niu H P, Yin J L, Yang Y H, Wang L Q, Yang Q H, Zhi H J, Li K. Fine-mapping and identification of a novel locus R_{SC15} underlying soybean resistance to soybean mosaic virus. *Theoretical & Applied Genetics*, 2017, 130 (11): 2395-2410
- [29] 李凯, 任锐, 王涛, 高乐, 落金艳, 刘士超, 智海剑, 盖钧镒. 大豆对大豆花叶病毒 SC18 株系的抗性遗传和基因定位. *大豆科学*, 2017, 36 (2): 187-192
Li K, Ren R, Wang T, Gao L, Luo J Y, Liu S C, Zhi H J, Gai J Y. Genetic analysis and mapping of soybean mosaic virus resistance genes to SC18 in soybean. *Soybean Science*, 2017, 36 (2): 187-192
- [30] Ma Y, Wang D G, Li H C, Zheng G J, Yang Y Q, Li H W, Zhi H J. Fine mapping of the R_{SC14Q} locus for resistance to soybean mosaic virus in soybean. *Euphytica*, 2011, 181 (1): 127-135
- [31] Yang Y Q, Zheng G J, Han L, Wang D G, Yang X F, Yuan Y, Huang S H, Zhi H J. Genetic analysis and mapping of genes for resistance to multiple strains of soybean mosaic virus in a single resistant soybean accession PI96983. *Theoretical & Applied Genetics*, 2013, 126 (7): 1783-1791
- [32] Zheng G J, Yang Y Q, Ma Y, Yang X F, Chen S Y, Ren R, Wang D G, Yang Z L, Zhi H J. Fine mapping and candidate gene analysis of resistance gene R_{SC3Q} to soybean mosaic virus in Qihuang 1. *Journal of Integrative Agriculture*, 2014, 13 (12): 2608-2615
- [33] Li K, Ren R, Adhimoalam K, Gao L, Yuan Y, Liu Z T, Zhong Y K, Zhi H J. Genetic analysis and identification of two soybean mosaic virus resistance genes in soybean [*Glycine max* (L.) Merr]. *Plant Breeding*, 2015, 134 (6): 684-695
- [34] Klepadlo M, Chen P Y, Shi A N, Mason R E, Korth K L, Srivastava V S, Wu C J. Two tightly linked genes for soybean mosaic virus resistance in soybean. *Crop Science*, 2017, 57 (4): 1-10
- [35] Li C, Adhimoalam K, Yuan Y, Yin J L, Ren R, Yang Y Q, Zhi H J. Identification of candidate genes for resistance to soybean mosaic virus strain SC3 by using fine mapping and transcriptome analyses. *Crop & Pasture Science*, 2017, 68 (2): 156-166
- [36] Adhimoalam K, Li K, Li C, Yin J L, Li N, Yang Y H, Song Y P, Ren R, Zhi H J, Gai J Y. Fine-mapping and identifying candidate genes conferring resistance to soybean mosaic virus strain SC20 in soybean. *Theoretical & Applied Genetics*, 2018, 131 (2): 461-476
- [37] Ma F F, Wu X Y, Chen Y X, Liu Y N, Shao Z Q, Wu P, Wu M, Liu C C, Wu W P, Yang J Y, Li D X, Chen J Q, Wang B. 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. *Theoretical & Applied Genetics*, 2016, 129 (11): 2227-2236
- [38] Suh S J, Bowman B C, Jeong N, Yang K, Kastl C, Tolin S A, Saghai Maroof M A, Jeong S C. The *Rsv3* locus conferring resistance to soybean mosaic virus is associated with a cluster of coiled-coil nucleotide-binding leucine-rich repeat genes. *Plant Genome*, 2011, 4 (1): 55-64
- [39] Wang D G, Ma Y, Liu N, Yang Z L, Zheng G J, Zhi H J. Fine mapping and identification of the soybean R_{SC4} resistance candidate gene to soybean mosaic virus. *Plant Breeding*, 2011, 130 (6): 653-659
- [40] Luan H X, Zhong Y K, Wang D G, Ren R, Gao L, Zhi H J. Genetic analysis and fine-mapping of soybean mosaic virus SC7 and SC13 resistance genes in soybean (*Glycine max*). *Crop & Pasture Science*, 2020, 71: 477-483
- [41] Shen Y C, Xie L J, Chen B Y, Cai H, Chen Y Y, Zhi H J, Li K. Fine mapping of the R_{SC9} gene and preliminary functional analysis of candidate resistance genes in soybean (*Glycine max*). *Plant Breeding*, 2022, 141 (1): 49-62

- [42] Che Z J, Zhang S Y, Pu Y X, Yang Y M, Liu H L, Yang H, Wang L, Zhang Y H, Liu B H, Zhang H Y, Wang H, Cheng H, Yu D Y. A novel soybean malectin-like receptor kinase-encoding gene, *GmMLRK1*, provides resistance to soybean mosaic virus. *Journal of Experimental Botany*, 2023, 74 (8): 2692-2706
- [43] Saghai Maroof M A, Tucker D M, Skoneczka J A, Bowman B C, Tripathy S, Tolin S A. Fine mapping and candidate gene discovery of the soybean mosaic virus resistance gene, *Rsv4*. *Plant Genome*, 2010, 3 (1): 14-22
- [44] Jiang H, Jia H Y, Hao X S, Li K, Gai J Y. Mapping locus *R_{SC1K}* and predicting candidate gene resistant to Soybean mosaic virus strain SC11 through linkage analysis combined with genome resequencing of the parents in soybean. *Genomics*, 2022, 114 (4): 110387
- [45] 王大刚, 陈圣男, 黄志平, 于国宜, 吴倩, 胡国玉, 李杰坤. 皖豆33对SMV株系SC3的抗性遗传分析及分子标记定位. *中国油料作物学报*, 2019, 41 (4): 531-536
Wang D G, Chen S N, Huang Z P, Yu G Y, Wu Q, Hu G Y, Li J K. Inheritance and gene mapping of resistance to soybean mosaic virus strain SC3 in soybean cultivar Wandou 33. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2019, 41 (4): 531-536
- [46] 陈珊宇, 王大刚, 郑桂杰, 马莹, 杨中路, 曹栋栋, 黄玉韬, 智海剑. 野生大豆对大豆花叶病毒株系SC13的抗性遗传和基因定位. *植物遗传资源学报*, 2020, 21 (1): 139-145
Chen S Y, Wang D G, Zheng G J, Ma Y, Yang Z L, Cao D D, Huang Y T, Zhi H J. Inheritance and gene mapping of resistance to soybean mosaic virus strain SC13 in *Glycine soja*. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2020, 21 (1): 139-145
- [47] Yang Q H, Jin H X, Yu X M, Fu X J, Zhi H J, Yuan F J. Rapid identification of soybean resistance genes to soybean mosaic virus by SLAF-seq bulked segregant analysis. *Plant Molecular Biology Reporter*, 2020, 38: 666-675
- [48] Lin J, Lan Z J, Hou W H, Yang C Y, Wang D G, Zhang M C, Zhi H J. Identification and fine-mapping of a genetic locus underlying soybean tolerance to SMV infections. *Plant Science*, 2019, 292: 110367
- [49] Ren R, Yin J L, Zheng H F, Wang T, Liu S C, Adhimoalam K, Yang Q H, Gao L, Zhi H J, Li K. Characterization of broad-spectrum resistance to soybean mosaic virus in soybean [*Glycine max* (L.) Merr.] cultivar 'RN-9'. *Plant Breeding*, 2018, 137 (4): 605-613
- [50] Wu M, Liu Y N, Zhang C, Liu X T, Liu C C, Guo R, Niu K X, Zhu A Q, Yang J Y, Chen J Q, Wang B. Molecular mapping of the gene(s) conferring resistance to soybean mosaic virus and bean common mosaic virus in the soybean cultivar Raiden. *Theoretical & Applied Genetics*, 2019, 132: 3101-3114
- [51] Liu S L, Cheng Y B, Ma Q B, Mu L, Jiang Z, Xia Q J, Nian H. Fine mapping and genetic analysis of resistance genes, *R_{SC18*}*, against soybean mosaic virus. *Journal of Integrative Agriculture*, 2022, 21 (3): 644-653
- [52] Chu J H, Li W L, Piao D R, Lin F, Huo X B, Zhang H, Du H, Kong Y B, Jin Y, Li X H, Zhang C Y. Identification of a major QTL related to resistance to soybean mosaic virus in diverse soybean genetic populations. *Euphytica*, 2021, 217: 176
- [53] Wang D G, Chen S N, Huang Z P, Lin J. Identification and mapping of genetic locus conferring resistance to multiple plant viruses in soybean. *Theoretical & Applied Genetics*, 2022, 135: 3293-3305
- [54] Li Y, Liu X L, Deng W J, Liu J H, Fang Y, Liu Y, Ma T S, Zhang Y, Xue Y G, Tang X F, Cao D, Zhu Z F, Luan X Y, Cheng X F. Fine mapping the soybean mosaic virus resistance gene in soybean cultivar Heinong 84 and development of CAPS markers for rapid identification. *Viruses*, 2022, 14 (11): 2533
- [55] Yuan Y, Yang Y Q, Shen Y C, Yu K S, Wang L Q, Ren R, Yin J L, Zhi H J. Mapping and functional analysis of candidate genes involved in resistance to soybean (*Glycine max*) mosaic virus strain SC3. *Plant Breeding*, 2020, 139 (3): 618-625
- [56] 武小霞, 张清秀, 李淑萍, 潘校成, 陈庆山, 刘春燕. 大豆抗花叶病毒病QTL定位及其对花叶病毒病的响应. *东北农业大学学报*, 2019, 50 (8): 1-7
Wu X X, Zhang Q X, Li S P, Pan X C, Chen Q S, Liu C Y. QTL mapping of soybean resistance to soybean mosaic virus and its response to mosaic virus disease. *Journal of Northeast Agricultural University*, 2019, 50 (8): 1-7
- [57] 牛景萍, 杨彩妮, 赵晋忠, 陈钰涛, 王迎新, 李丽, 王敏, 岳爱琴, 杜维俊. 大豆抗大豆花叶病毒SC7和SC15株系基因的全基因组关联分析. *中国油料作物学报*, 2024, 46 (1): 166-174
Niu J P, Yang C N, Zhao J Z, Chen Y T, Wang Y X, Li L, Wang M, Yue A Q, Du W J. Genome-wide association mapping of resistance to soybean mosaic virus SC7 and SC15 in soybean. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2024, 46 (1): 166-174
- [58] Xun H W, Yang X D, He H L, Wang M, Guo P, Wang Y, Pang J S, Dong Y S, Feng X Z, Wang S C, Li B. Over-expression of *GmKR3*, a TIR-NBS-LRR type *R* gene, confers resistance to multiple viruses in soybean. *Plant Molecular Biology*, 2019, 99 (1-2): 95-111
- [59] 向文扬, 杨永庆, 任秋燕, 晋彤彤, 王丽群, 王大刚, 智海剑. 大豆抗SC3候选基因的克隆及分析. *作物学报*, 2019, 45 (12): 1822-1831
Xiang W Y, Yang Y Q, Ren Q Y, Jin T T, Wang L Q, Wang D G, Zhi H J. Cloning and analysis of candidate gene resistant to SC3 in soybean. *Acta Agronomica Sinica*, 2019, 45 (12): 1822-1831
- [60] 王大刚, 陈圣男, 杨勇, 李杰坤, 吴倩, 胡国玉, 黄志平. 大豆 *R_{SC4}* 抗病候选基因 *Glyma.14G204700* 的克隆及其生物信息学分析. *植物保护学报*, 2022, 49 (4): 1013-1021
Wang D G, Chen S N, Yang Y, Li J K, Wu Q, Hu G Y, Huang Z P. Cloning and bioinformatics analysis of *R_{SC4}*

- resistance candidate gene *Glyma.14G204700* in soybean. *Journal of Plant Protection*, 2022, 49 (4): 1013-1021
- [61] Ren Q Y, Jiang H, Xiang W Y, Nie Y, Xue S, Zhi H J, Li K, Gai J Y. A MADS-box gene is involved in soybean resistance to multiple soybean mosaic virus strains. *The Crop Journal*, 2021, 10 (3): 802-808
- [62] 赵玢玲, 王梦璇, 孙天杰, 苏伟华, 赵志华, 肖付明, 赵青松, 闫龙, 张洁, 王冬梅. 大豆单锌指蛋白基因 *GmSZFP* 的克隆及其在 SMV 与寄主互作中的功能. *中国农业科学*, 2022, 55 (14): 2685-2695
- Zhao D L, Wang M X, Sun T J, Su W H, Zhao Z H, Xiao F M, Zhao Q S, Yan L, Zhang J, Wang D M. Cloning of the soybean single zinc finger protein gene *GmSZFP* and its functional analysis in SMV-host interactions. *Scientia Agricultura Sinica*, 2022, 55 (14): 2685-2695
- [63] 苏伟华, 赵志华, 齐梦楠, 孙天杰, 王冬梅, 张洁. 病程相关蛋白基因 *GmPRI-6* 的克隆及其在大豆抵抗 SMV 侵染过程中的功能初探. *河北农业大学学报*, 2023, 46 (4): 8-15
- Su W H, Zhao Z H, Qi M N, Sun T J, Wang D M, Zhang J. Cloning and functional analysis of pathogenesis-related protein gene *GmPRI-6* in soybean resistance to SMV. *Journal of Hebei Agricultural University*, 2023, 46 (4): 8-15
- [64] 任秋燕, 盖钧镒, 李凯. 大豆 *GmMADS* 基因的克隆及表达分析. *大豆科学*, 2020, 39 (1): 30-38
- Ren Q Y, Gai J Y, Li K. Cloning and expression analysis of soybean stress-tolerant gene *GmMADS*. *Soybean Science*, 2020, 39 (1): 30-38
- [65] Yuan Y, Yang Y Q, Yin J L, Shen Y C, Li B W, Wang L Q, Zhi H J. Transcriptome-based discovery of genes and networks related to *R_{sc3G}*-mediated resistance to soybean mosaic virus in soybean. *Crop & Pasture Science*, 2021, 71: 987-995
- [66] 方飞, 杨云华, 王丽群, 晋彤彤, 向文扬, 智海剑. 大豆类受体激酶基因 *GmNIK* 的克隆与表达分析. *大豆科学*, 2019, 38 (5): 704-711
- Fang F, Yang Y H, Wang L Q, Jin T T, Xiang W Y, Zhi H J. Cloning and analysis of receptor-like kinase gene *GmNIK* in soybean. *Soybean Science*, 2019, 38 (5): 704-711
- [67] 王梦璇, 孙希哲, 孙天杰, 张洁, 王冬梅. *GmGSL7c* 在大豆抗 SMV 过程中的作用. *河北大学学报: 自然科学版*, 2021, 41 (1): 47-54
- Wang M X, Sun X Z, Sun T J, Zhang J, Wang D M. Effect of *GmGSL7c* in SMV infected soybean. *Journal of Hebei University: Natural Science Edition*, 2021, 41 (1): 47-54
- [68] Yang X D, Niu L, Zhang W, He H L, Yang J, Xing G J, Guo D Q, Zhao Q Q, Zhong X F, Li H Y, Li Q, Dong Y S. Increased multiple virus resistance in transgenic soybean overexpressing the double-strand RNA-specific ribonuclease gene *PAC1*. *Transgenic Research*, 2019, 28: 129-140
- [69] 牛陆, 赵倩倩, 杨静, 邢国杰, 张伟, 贺红利, 杨向东. 过表达酵母 *PAC1* 增强转基因大豆对大豆花叶病毒的抗性. *中国农业科学*, 2018, 51 (2): 217-225
- Niu L, Zhao Q Q, Yang J, Xing G J, Zhang W, He H L, Yang X D. Over-expression of yeast *PAC1* confers enhanced resistance to soybean mosaic virus in transgenic soybean. *Scientia Agricultura Sinica*, 2018, 51 (2): 217-225
- [70] Zhang P P, Du H Y, Wang J, Pu Y X, Yang C Y, Yan R J, Yang H, Cheng H, Yu D Y. Multiplex CRISPR/Cas9-mediated metabolic engineering increases soybean isoflavone content and resistance to soybean mosaic virus. *Plant Biotechnology Journal*, 2020, 18 (6): 1384-1395
- [71] Jiang H, Gu S Y, Li K, Gai J Y. Two TGA transcription factor members from hyper-susceptible soybean exhibiting significant basal resistance to soybean mosaic virus. *International Journal of Molecular Sciences*, 2021, 22 (21): 11329
- [72] Xun H W, Qian X Y, Wang M, Yu J X, Zhang X, Pang J S, Wang S C, Jiang L L, Dong Y S, Liu B. Overexpression of a cinnamyl alcohol dehydrogenase-coding gene, *GsCAD1*, from wild soybean enhances resistance to soybean mosaic virus. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23 (23): 15206
- [73] Seo J K, Kwon S J, Cho W K, Choi H S, Kim K H. Type 2C protein phosphatase is a key regulator of antiviral extreme resistance limiting virus spread. *Scientific Reports*, 2014, 4: 5905-5913
- [74] Alazem M, Tseng K C, Chang W C, Seo J K, Kim K H. Elements involved in the *Rsv3*-mediated extreme resistance against an avirulent strain of soybean mosaic virus. *Viruses*, 2018, 10 (11): 581
- [75] Zhao Q Q, Li H N, Sun H Y, Li A G, Liu S X, Yu R N, Cui X Q, Zhang D J, Wuriyangan H D. Salicylic acid and broad spectrum of NBS-LRR family genes are involved in SMV-soybean interactions. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2018, 123: 132-140
- [76] Li N, Yin J L, Li C, Wang D G, Yang Y Q, Adhimoolam K, Luan H X, Zhi H J. NB-LRR gene family required for *Rsc4*-mediated resistance to soybean mosaic virus. *Crop & Pasture Science*, 2016, 67 (5): 541-552
- [77] Helm M, Qi M S, Sarkar S Y, Yu H Y, Whitham S A, Innes R W. Engineering a decoy substrate in soybean to enable recognition of the soybean mosaic virus NIa protease. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2019, 32 (6): 760-769
- [78] Zhang Y H, Du H P, Zhao T T, Liao C M, Feng T, Qin J, Liu B H, Kong F J, Che Z J, Chen L Y. *GmTOC1b* negatively regulates resistance to soybean mosaic virus. *The Crop Journal*, 2023, 11 (6): 1762-1773
- [79] Xiao D, Duan X, Zhang M, Sun T, Sun X, Li F, Liu N, Zhang J, Hou C, Wang D. Changes in nitric oxide levels and their relationship with callose deposition during the interaction between soybean and soybean mosaic virus. *Plant Biology (Stuttgart)*, 2018, 20 (2): 318-326
- [80] Sun T J, Sun X Z, Li F K, Ma N, Wang M X, Chen Y, Liu N, Jin Y, Zhang J, Hou C Y, Yang C Y, Wang D M. H_2O_2 mediates transcriptome reprogramming during soybean mosaic virus-induced callose deposition in soybean. *The Crop Journal*,

- 2022, 10 (1): 262-272
- [81] 刘士超, 任锐, 王丽群, 王涛, 落金艳, 郑欢芳, 智海剑, 李凯. 分子标记在大豆种质和分离群体中对SMV抗性基因的选择效果研究. 大豆科学, 2018, 37 (1): 14-21
Liu S C, Ren R, Wang L Q, Wang T, Luo J Y, Zheng H F, Zhi H J, Li K. Study on selection of SMV resistance genes in soybean germplasm and segregation populations using molecular marker. Soybean Science, 2018, 37 (1): 14-21
- [82] 叶俊华, 杨启台, 刘章雄, 郭勇, 李英慧, 关荣霞, 邱丽娟. 大豆引进种质抗胞囊线虫病、抗花叶病毒病和耐盐基因型鉴定及优异等位基因聚合种质筛选. 作物学报, 2018, 44 (9): 1263-1273
Ye J H, Yang Q T, Liu Z X, Guo Y, Li Y H, Guan R X, Qiu L J. Genotyping of SCN, SMV resistance, salinity tolerance and screening of pyramiding favorable alleles in introduced soybean accessions. Acta Agronomica Sinica, 2018, 44 (9): 1263-1273
- [83] 王大刚, 陈圣男, 黄志平, 吴倩, 胡国玉, 李杰坤. 193份大豆品系对SMV抗性鉴定与分子标记检测. 分子植物育种, 2019, 17 (24): 8138-8151
Wang D G, Chen S N, Huang Z P, Wu Q, Hu G Y, Li J K. Identification and molecular detection of soybean mosaic virus resistance of 193 soybean lines. Molecular Plant Breeding, 2019, 17 (24): 8138-8151
- [84] Gao L, Sun S, Li K, Wang L W, Hou W H, Wu C X, Zhi H J, Han T F. Spatio-temporal characterization of changes in the resistance of widely grown soybean cultivars to soybean mosaic virus across a century of breeding in China. Crop & Pasture Science, 2018, 69 (4): 395-405
- [85] 蔡晗, 赵琳, 沈颖, 陈圆圆, 智海剑, 李凯. 大豆抗花叶病毒SC3株系的分子标记筛选及种质抗性鉴定. 大豆科学, 2021, 40 (1): 1-10
Cai H, Zhao L, Shen Y C, Chen Y Y, Zhi H J, Li K. Molecular marker screening and resistance identification of soybean germplasm to SMV strain SC3. Soybean Science, 2021, 40 (1): 1-10
- [86] Wang D G, Zhao L, Li K, Ma Y, Wang L Q, Yang Y Q, Yang Q H, Zhi H J. Marker-assisted pyramiding of soybean resistance genes R_{SC4} , R_{SC8} , and R_{SC14Q} to soybean mosaic virus. Journal of Integrative Agriculture, 2017, 16 (11): 2413-2420
- [87] 王传之, 李智, 王敏, 樊志明, 周洪利, 杜霄力, 孙云飞, 于伟. 利用MAS选育抗大豆花叶病毒病SC7新品种阜豆169. 大豆科学, 2022, 41 (2): 244-248
Wang C Z, Li Z, Wang M, Fan Z M, Zhou H L, Du X L, Sun Y F, Yu W. Breeding of the new soybean cultivar Fudou 169 resistant to soybean mosaic virus SC7 by molecular marker-assisted selection. Soybean Science, 2022, 41 (2): 244-248
- [88] 李向华, 王克晶. 野生大豆遗传多样性研究进展. 植物遗传资源学报, 2020, 21 (6): 1344-1356
Li X H, Wang K J. Research progress of genetic diversity in wild soybean (*Glycine soja* Siebold & Zucc.). Journal of Plant Genetic Resources, 2020, 21 (6): 1344-1356
- [89] 侯文焕, 杨永庆, 林静, 张孟臣, 智海剑, 杨春燕. 不同来源大豆材料对SMV株系SC3和SC7的抗性分析. 大豆科学, 2015, 34 (5): 861-866
Hou W H, Yang Y Q, Lin J, Zhang M C, Zhi H J, Yang C Y. Resistance of different origin soybeans to SMV strains SC3 and SC7. Soybean Science, 2015, 34 (5): 861-866
- [90] 王宇, 张锴, 孙伟明, 王帅, 曹红梅, 董秋平, 张华雪, 李凯. 冀东野生大豆对大豆花叶病毒的抗性鉴定及抗病反应. 大豆科学, 2017, 36 (1): 92-97
Wang Y, Zhang K, Sun W M, Wang S, Cao H M, Dong Q P, Zhang H X, Li K. Resistance identification and response of wild soybean (*Glycine soja*) to soybean mosaic virus in eastern Hebei province. Soybean Science, 2017, 36 (1): 92-97
- [91] 陈爱国, 王岩, 孟未来, 李兆波, 崔晓光, 吴禹. 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. 辽宁农业科学, 2020 (1): 7-13
Chen A G, Wang Y, Meng W L, Li Z B, Cui X G, Wu Y. Evaluation, cluster analysis for *Glycine soja* of different habitats resistant to soybean mosaic virus (SMV). Liaoning Agricultural Sciences, 2020 (1): 7-13
- [92] 张华, 李娜, 邢馨竹, 邵振启, 李喜焕, 张彩英. 野生大豆与栽培大豆几丁质酶基因鉴定及其表达分析. 植物遗传资源学报, 2024, <https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20231125001>
Zhang H, Li N, Xing X Z, Shao Z Q, Li X H, Zhang C Y. Identification and expression analysis of chitinase genes in wild and cultivated soybeans. Journal of Plant Genetic Resources, 2024, <https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20231125001>
- [93] 赵朝森, 王瑞珍, 赵现伟. 国外大豆种质资源农艺及品质性状分析与评价. 植物遗传资源学报, 2021, 22 (3): 665-673
Zhao C S, Wang R Z, Zhao X W. Analysis and evaluation of agronomic and quality traits of soybean germplasm resources from abroad. Journal of Plant Genetic Resources, 2021, 22 (3): 665-673
- [94] 齐广勋, 董岭超, 张伟, 袁翠平, 刘晓冬, 王英男, 董英山, 王玉民, 赵洪锬. 国外大豆种质资源对大豆花叶病毒株系3 (SMV3)的抗性评价. 作物杂志, 2022 (6): 70-74
Qi G X, Dong L C, Zhang W, Yuan C P, Liu X D, Wang Y N, Dong Y S, Wang Y M, Zhao H K. Evaluation of resistance to soybean mosaic virus strain 3 (SMV3) in foreign soybean germplasm resources. Crops, 2022 (6): 70-74
- [95] 高赛男, 赵雪, 李文滨, 李海燕, 韩英鹏. 农家大豆种质对花叶病毒病N1和N3株系的抗性鉴定. 大豆科学, 2016, 35 (1): 117-123
Gao S N, Zhao X, Li W B, Li H Y, Han Y P. Identification of resistance of soybean landraces to N1 and N3 strains of soybean mosaic virus. Soybean Science, 2016, 35 (1): 117-123
- [96] 孟珊, 徐婷婷, 朱小品, 狄佳春, 朱银, 杨欣, 邹淑琼, 杨雪, 覃翠华, 颜伟. 江苏大豆地方种质资源表型多样性分析. 植物遗传资源学报, 2023, 24 (2): 419-436

- Meng S, Xu T T, Zhu X P, Di J C, Zhu Y, Yang X, Zou S Q, Yang X, Qin C H, Yan W. Diversity analysis of soybean landraces collected from Jiangsu province using phenotypic traits. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2023, 24 (2): 419-436
- [97] 黄志平, 李杰坤, 王维虎, 胡国玉, 吴倩, 王大刚. 大豆新品系抗 SMV 鉴定及其抗性来源分析. *大豆科学*, 2017, 36 (4): 598-605
- Huang Z P, Li J K, Wang W H, Hu G Y, Wu Q, Wang D G. Identification of resistance and preliminary analysis of resistance sources for the soybean mosaic virus in the new soybean lines. *Soybean Science*, 2017, 36 (4): 598-605
- [98] 王大刚, 陈圣男, 李杰坤, 吴倩, 胡国玉, 黄志平. 大豆品系抗 SMV 评价及亲本来源分析. *大豆科学*, 2018, 37 (5): 657-663
- Wang D G, Chen S N, Li J K, Wu Q, Hu G Y, Huang Z P. Evaluation of resistance and analysis of parental origins for soybean lines to soybean mosaic virus. *Soybean Science*, 2018, 37 (5): 657-663
- [99] 王栋, 丁汉凤, 王效睦, 孔维国, 李润芳, 李湛, 谢坤, 李群, 戴双, 张晓冬. 山东省野生大豆种质资源保护利用现状分析. *农学学报*, 2016, 6 (12): 23-29
- Wang D, Ding H F, Wang X M, Kong W G, Li R F, Li Z, Xie K, Li Q, Dai S, Zhang X D. Protection and utilization of wild soybean germplasm resources in Shandong province. *Journal of Agriculture*, 2016, 6 (12): 23-29
- [100] 刘佳瑞, 张钰, 彭国庆, 齐照明, 陈庆山, 辛大伟, 胡利民. 基因编辑技术在大豆基因功能鉴定及遗传改良上的应用. *植物遗传资源学报*, <https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20231113003>
- Liu J R, Zhang Y, Peng G Q, Qi Z M, Chen Q S, Xin D W, Hu L M. The application of gene editing technology to soybean in gene function identification and genetic improvement. *Journal of Plant Genetic Resources*, <https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20231113003>
- [101] Chandrasekaran J, Brumin M, Wolf D, Leibman D, Klap C, Pearlsman M, Sherman A, Arazi T, Gal-On A. Development of broad virus resistance in non-transgenic cucumber using CRISPR/Cas9 technology. *Molecular Plant Pathology*, 2016, 17 (7): 1140-1153
- [102] 王静华, 王凤敏, 秦君, 杨永庆, 闫龙, 刘兵强, 谷峰, 冯燕, 张孟臣, 赵宝华, 杨春燕. 大豆品种对花叶病毒病系 SC3 的抗性鉴定与农艺性状评价. *植物遗传资源学报*, 2019, 20 (4): 880-890
- Wang J H, Wang F M, Qin J, Yang Y Q, Yan L, Liu B Q, Gu F, Feng Y, Zhang M C, Zhao B H, Yang C Y. Test for resistance to soybean mosaic virus isolate SC3 and evaluation of agronomic characters in soybean varieties. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2019, 20 (4): 880-890
- [103] 王帅, 张子戌, 齐广勋, 王英男, 赵洪锬, 刘晓冬, 袁翠平, 王玉民, 朴世领. 基于 SSR 标记分析大豆疫霉根腐病抗源的遗传多样性. *植物遗传资源学报*, 2020, 21 (2): 394-402
- Wang S, Zhang Z X, Qi G X, Wang Y N, Zhao H K, Liu X D, Yuan C P, Wang Y M, Piao S L. Genetic diversity of resistance to *Phytophthora* root rot based on SSR markers. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2020, 21 (2): 394-402