

## 研究论文

## Research Article

# 大豆对大豆花叶病毒抗病基因 $R_{SC-12}$ 的标记定位与标记辅助选择

马莹<sup>✉</sup>, 李海朝<sup>✉</sup>, 王大刚<sup>✉</sup>, 刘宁<sup>✉</sup>, 智海剑<sup>✉</sup>

南京农业大学国家大豆改良中心, 作物遗传与种质创新国家重点实验室, 南京, 210095

✉ 通讯作者: zhj@njau.edu.cn; ✉ 作者

豆科基因组学与遗传学, 2010 年, 第 1 卷, 第 2 篇 DOI: 10.5376/lgg.cn.2010.01.0002

收稿日期: 2010 年 05 月 14 日

接受日期: 2010 年 07 月 06 日

发表日期: 2010 年 11 月 22 日

这是一篇采用《Creative Commons Attribution License》进行授权的开放取阅论文。只要对本原作有恰当的引用, 版权所有人允许并同意第三方无条件的使用与传播。

建议的引用格式如下:

Ma et al., 2010, Molecular Mapping and Marker Assisted Selection of Resistance Gene  $R_{SC-12}$  to Soybean Mosaic Virus in Soybean, Douke Jiyinzuxue Yu Yichuanxue (online) (Legume Genomics and Genetics), Vol.1 No.2 pp.8-14 (doi: 10.5376/lgg.cn.2010.01.0002) (马莹等, 2010, 大豆对大豆花叶病毒抗病基因  $R_{SC-12}$  的标记定位与标记辅助选择, 豆科基因组学与遗传学(online), Vol.1 No.2 pp.8-14 (doi 10.5376/lgg.cn.2010.01.0002))

**摘 要** 利用对大豆花叶病毒株系 SC-12 分别表现抗病和感病的齐黄 22 和南农 1138-2 为亲本杂交的  $F_1$  以及包含 219 个单株的  $F_2$  群体和  $F_{2,3}$  家系, 研究了大豆对 SC-12 的抗性遗传, 采用分离群体分组分析法(BSA), 应用 Mapmaker3.0 软件进行抗性基因的连锁分析, 对抗性基因进行了标记定位, 并利用所获得的 SSR 标记对  $F_2$ 、 $F_3$  和  $F_4$  3 个世代的群体进行抗性基因的标记辅助选择。结果表明, 抗感杂交的  $F_1$  表现抗病,  $F_2$  群体抗感分离比例符合 3:1,  $F_{2,3}$  家系呈 1 抗:2 分离:1 感的分离比例, 说明抗性由一对显性基因控制。在 F 连锁群上找到 7 个与抗病基因  $R_{SC-12}$  连锁的 SSR 标记, 标记顺序和距离为: Sat\_297 6.4 cM Sat\_234 4.9 cM Sat\_154 1.1 cM Satt114 0.7 cM SOYHSP176 1.6 cM Satt334 2.4 cM  $R_{SC-12}$  6.3cM Sct\_033。利用抗病基因两侧的 SSR 分子标记 Satt334 和 Sct\_033 对齐黄 22×南农 1138-2 的  $F_2$ 、 $F_3$  和  $F_4$  世代进行抗病基因的标记辅助选择(MAS)以验证标记定位的可靠性和实用性。结果表明: 单独使用标记 Satt334 或 Sct\_033 对三个世代的抗性基因 MAS 准确率均在 85%以上, 同时使用两个标记准确率近 95%。证明 2 个标记可以有效地代替人工接种鉴定用于大豆抗 SMV 育种中对抗病基因  $R_{SC-12}$  的选择。

**关键词** 大豆; 大豆花叶病毒; 抗性遗传; 基因定位; 标记辅助选择

## Molecular Mapping and Marker Assisted Selection of Resistance Gene $R_{SC-12}$ to Soybean Mosaic Virus in Soybean

Ma Ying<sup>✉</sup>, Li Haichao<sup>✉</sup>, Wang Dagang<sup>✉</sup>, Liu Ning<sup>✉</sup>, Zhi Haijian<sup>✉</sup>

National Key Laboratory for Crop Genetics and Germplasm Enhancement, National Center for Soybean Improvement of Nanjing Agricultural University, Nanjing, 210095

✉ Corresponding author, zhj@njau.edu.cn; ✉ Authors

**Abstract** The  $P_1$ ,  $P_2$ ,  $F_1$  plants,  $F_2$  populations and  $F_{2,3}$  lines from the cross of Qihuang No.22×Nannong1138-2 were inoculated with the soybean mosaic virus (SMV) strain SC-12 for identification of their resistance in the greenhouse. Qihuang No.22 and  $F_1$  individuals were resistant (R), and Nannong1138-2 were susceptible (S). The  $F_2$  populations segregated in a ratio of 3(R):1(S), and the  $F_{2,3}$  lines exhibited a segregation pattern of 1(R):2(Segregating):1(S). These results indicated that a single dominant gene controlled the resistance to SC-12. A  $F_2$  population of Qihuang No.22×Nannong 1138-2 with 219 individuals was constructed for molecular mapping of resistance gene  $R_{SC-12}$  to soybean mosaic virus in soybean. Linkage analysis with bulk segregant analysis (BSA) demonstrated that the resistance gene  $R_{SC-12}$  was located on the linkage group F and linked with seven SSR markers. The order and genetic distance of linked  $R_{SC-12}$  were Sat\_297 6.4 cM Sat\_234 4.9 cM Sat\_154 1.1 cM Satt114 0.7 cM SOYHSP176 1.6 cM Satt334 2.4 cM  $R_{SC-12}$  6.3cM Sct\_033. The marker-assisted selection (MAS) efficiency of SSR markers Satt334 and Sct\_033 was evaluated in  $F_2$ ,  $F_3$  and  $F_4$  populations. The results showed that the MAS efficiency of Satt334 and Sct\_033 was more than 85%, and that the MAS efficiency reached almostly as high as 95% when these two markers were co-used. Therefore, the two SSR markers can be used effectively in selecting for resistance genes to SMV instead of inoculation identification.

**Keywords** Soybean; Soybean mosaic virus; Inheritance of resistance; Gene mapping; Marker assisted selection

## 研究背景

大豆花叶病毒(soybean mosaic virus, SMV)病是大豆生产上的一种世界性病害,严重影响大豆产量和品质。种植抗病品种是减少危害发生的最经济、有效和安全的措施。利用传统育种方法培育抗病品种不但费时,而且受病毒接种鉴定条件的限制,许多育种单位难以实施。分子标记辅助选择(molecular marker-assisted selection, MAS)既快速又简便,且不易受环境条件的影响,已成为提高育种效率的有效方法。简单重复序列(simple sequence repeat, SSR)多态性标记是共显性标记,具有多态性丰富,试验重复性好,简单,快捷等诸多优点,已在MAS育种中得到广泛应用。

在大豆抗性研究中,迄今已鉴定出多个SSR标记,如Satt309 (Cregan et al., 1999; 王文辉等, 2003)、Sat\_168 (Cregan et al., 1999)、Satt038 (Mudge et al., 1997; Prabhu et al., 1999)、Satt130 (Mudge et al., 1997)、Sat\_162 (蒙忻等, 2003)和Satt610 (蒙忻等, 2003)等,用于大豆胞囊线虫抗性辅助选择。但大豆抗SMV研究还主要集中在对SMV抗性基因的定位方面。Yu et al.(1994), Jeong et al. (2002), Hayes et al. (2000)将抗SMV基因*Rsv1*、*Rsv3*和*Rsv4*分别定位到大豆连锁群F、B2和D1b+W连锁群上,并找到了与抗病基因紧密连锁的分子标记。张志永等(1998, 科学通报, 43(20): 2197-2202)、王永军等(2004)对SMV株系Sa、SC-8、SC-9、N1和N3的抗病基因进行了标记定位。郑翠明等(2001)对东北的SMV3号株系进行了RAPD (Random Amplified Polymorphic DNA)标记定位。以上定位多数采用RFLP (Restriction fragment length polymorphism)和RAPD标记,可利

用性较低。最近, Li等(2006)和白丽等(2009)分别将抗SC-14和SC-11的基因定位在F连锁群上,并找到了位于抗病基因两侧紧密连锁的SSR分子标记。而与大豆花叶病毒抗病基因紧密连锁的分子标记的应用研究至今未见报道。

本研究测定了广谱抗性品种齐黄22对SC-12抗性遗传方式,找到了与抗病基因紧密连锁的分子标记,并定位抗病基因,同时利用与抗病基因紧密连锁的分子标记进行标记辅助选择以验证其选择效率,以期为大豆抗大豆花叶病毒病育种及抗性基因聚合提供理论和方法指导。

## 1 结果与分析

### 1.1 大豆对 SMV 株系 SC-12 的抗性遗传分析

抗病性鉴定结果(表1)显示齐黄22 ( $P_1$ )对SC-12表现抗病,南农1138-2 ( $P_2$ )表现感病,齐黄22×南农1138-2的 $F_1$ 表现抗病, $F_2$ 分离结果经 $\chi^2$ 测验符合3抗:1感分离比率, $F_{2,3}$ 分离结果经 $\chi^2$ 测验符合1抗:2分离:1感的分离比率,表明齐黄22对SC-12的抗性是由1对显性基因控制,这里以 $R_{SC-12}$ 表示。

### 1.2 抗病基因 $R_{SC-12}$ 的 SSR 标记定位

采用BSA法构建抗感池,筛选出在亲本及抗感池间均有多态的7对SSR标记,分别是Sat\_297、Sat\_234、Sat\_154、SOYHSP176、Satt114、Satt334 (图1)和Set\_033。这些标记经 $\chi^2$ 测验,在分离群体中均呈1:2:1分布(表2)。利用Mapmaker3.0软件进行标记与抗病基因 $R_{SC-12}$ 的连锁分析,结果发现7个标记均与 $R_{SC-12}$ 连锁。根据Song et al.(2004)整合的大豆分子标

表1 齐黄22×南农1138-2各世代对SC-12的抗性反应

Table 1 Segregation analysis of reaction to SMV strain SC-12 in Qihuang No.22×Nannong1138-2

亲本或后代 Generation	总株数 Total	株数或家系数 No. of plants or families			期望比 Expected ratio	$\chi^2$	P
		抗 R	分离 Seg.	感 S			
齐黄 22 ( $P_1$ )	34	34		0			
Qihuang No.22 ( $P_1$ )							
$F_1$	16	16		0			
$F_2$	219	164		55	3R:1S	0.002 0.969	
$F_{2,3}$	126	27	67	32	1R:2Seg.:1S	0.905 0.636	
南农 1138-2 ( $P_2$ )	36	0		36			
Nannong1138-2 ( $P_2$ )							

记公共图谱, 将齐黄22的抗病基因 $R_{SC-12}$ 定位在F连锁群上。这7个SSR标记与 $R_{SC-12}$ 的位置关系及遗传图距为Sat\_297 6.4 cM Sat\_234 4.9 cM Sat\_154 1.1 cM Satt114 0.7 cM SOYHSP176 1.6 cM Satt334 2.4 cM  $R_{SC-12}$  6.3cM Sct\_033 (图2)。

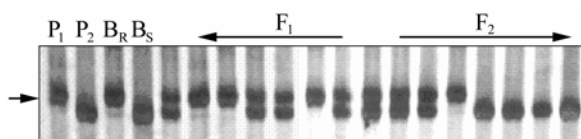


图1与 $R_{SC-12}$ 连锁的SSR标记Satt334在齐黄22×南农1138-2的 $F_2$ 群体中的基因型分析  
 注: 1~5 泳道分别是齐黄22, 南农1138-2, 抗病池, 感病池,  $F_1$ ;  $F_2$ : 部分 $F_2$ 单株; 箭头处示为与抗性表型一致的分子带型  
 Figure 1 Analyses for genotype of SSR marker Satt334 closely linked to  $R_{SC-12}$  in  $F_2$  population of Qihuang×Nannong138-2  
 Notes: 1~5: Qihuang No.22, Nannong1138-2, resistant bulk, susceptible bulk and  $F_1$ , respectively; 6~19: A portion of the  $F_2$  plants; The arrow indicates the band specific to the resistance phenotype

### 1.3 对抗病基因 $R_{SC-12}$ 的标记辅助选择效率

统计  $F_2$  代抗感表型及与  $R_{SC-12}$  两侧紧密连锁的 SSR 标记 Satt334、Sct\_033 在  $F_2$  群体中的分子带型, 并对齐黄 22×南农 1138-2 的  $F_3$  和  $F_4$  代群体进行接种鉴定, 同时选用 Satt334 和 Sct\_033 对每个单株进行分子标记检测。利用所获得的数据评估这两个标记在辅助选择  $R_{SC-12}$  时的效率, 以验证标记的可靠性及实用性。

在 $F_2$ 群体中, 有164株在接种鉴定中表现为抗病, 用 Satt334检测159株表现为抗病带型( $P_1$ 或 $F_1$ 带型), 符合率为97.0%, 用Sct\_033检测有155株表现为抗病带型, 符合率为94.5%; 在接种鉴定中表现为感病的55株单株中, 用Satt334检测到54株表现为感病( $P_2$ )带型, 符合率为98.0%, 用Sct\_033检测有49株表现为感病带型, 符合率为89.1% (表3)。同时用Satt334和Sct\_033检测的均表现抗病带型的153个单株中, 接种鉴定全部表现为抗病, 表明同时使用位于 $R_{SC-12}$ 基因两侧的Satt334和Sct\_033标记, 可使MAS的准确率达到100% (表4)。

同样, 使用标记Satt334和Sct\_033对 $F_3$ 、 $F_4$ 代做标记辅助选择, 单个标记的标记辅助选择效率都在85%以上(表3), 同时使用Satt334和Sct\_033选择抗病单株符合率均可达100% (表4)。

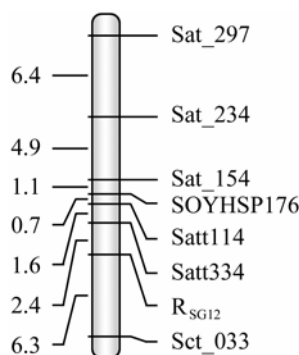


图2 大豆抗花叶病毒基因  $R_{SC-12}$  的遗传连锁图谱

Figure 2 The genetic linkage map of SMV resistance gene  $R_{SC-12}$

表2 与  $R_{SC-12}$  连锁的分子标记在齐黄 22×南农 1138-2  $F_2$  群体中的分离分析

Table 2 Segregation analyses for molecular markers closely linked to  $R_{SC-12}$  in a  $F_2$  population from the cross of Qihuang22 and Nannong1138-2

标记 Markers	群体数 No. of $F_2$ population	观察数 Observed No.			期望比 Expected ratio	$\chi^2$	P
		RR	Rr	rr			
Sat_297	218	54	106	58	1:2:1	0.312	0.856
Sat_234	219	56	112	51	1:2:1	0.342	0.843
Sat_154	219	56	105	58	1:2:1	0.406	0.816
SOYHSP176	219	58	104	57	1:2:1	0.562	0.755
Satt114	218	57	103	58	1:2:1	0.670	0.715
Satt334	219	58	102	59	1:2:1	1.037	0.596
Sct_033	219	57	104	58	1:2:1	0.562	0.755

注: RR: SSR 检测的带型与抗病亲本的扩增带型一致; Rr: 与  $F_1$  的带型一致; rr: 与感病亲本的带型一致; 以下同

Note: RR: The banding pattern tested by SSR marker consistent with the one of the R parent; Rr: Consistent with the one of  $F_1$ ; rr: Consistent with one of the S parent; The followings are the same



本研究结果表明, 利用 SSR 标记 Satt334 和 Sct\_033 鉴定待测植株的抗性与人工接种结果表现出很高的符合率。因此, 在大豆抗 SMV 育种中, 完全可以将 SSR 标记 Satt334 和 Sct\_033 应用于对抗性基因的选择。

## 2 讨论

本研究将齐黄22对SC-12的抗性基因 $R_{SC-12}$ 定位在F连锁群上的Satt334和Sct\_033之间, 而Li等(2006), 白丽等(2009)分别将齐黄1号对SMV SC-14和SC-11的抗性基因 $R_{SC-14}$ 和 $R_{SC-11}$ 也定位在F连锁群上的Satt334和Sct\_033之间。因齐黄1号是齐黄22的亲本之一, 齐黄22与齐黄1号的抗性可能由同一基因控制。也有研究报道, Satt334和Sct\_033与R基因的密集区紧密连锁(刘峰等, 2000, 自然科学进展, 10(11): 1012-1017)。究竟对3个株系的抗性是同一个基因控制, 还是连锁的3个基因控制尚需进一步研究。

从实验成本和技术可行性考虑, 开展MAS首选基于PCR的分子标记。郑康乐等(1997)认为, 用于MAS的分子标记与目标基因的遗传距离最好小于5.0 cM。Yu等(1994)、Jeong等(2002)、Hayes等(2000)、张志永等(1996)、郑翠明等(2001)和王永军等(2004)定位多数采用RAPD和RFLP标记, 距离较远, 且重复性差或实验过程复杂、费工费时, 在育种利用上有较大限制。本研究所获得的与抗SMV基因紧密连锁的Satt334和Sct\_033是共显性的SSR标记, 通过简单便捷的试验操作在早代就可选择纯合型单株; 且选择效率高, 利用抗病基因单侧标记选择抗病单株选择效率在94%以上, 而同时使用两侧的标记进行抗病单株选择准确率达100%。因此, 在大豆花叶病毒抗病育种中利用Satt334和Sct\_033进行MAS是完全可行的。

表 3 齐黄 22×南农 1138-2 各世代群体 SSR 标记检测与接种鉴定的符合率

Table 3 Coincidental rate between SSR detection and inoculation in F<sub>2</sub>, F<sub>3</sub> and F<sub>4</sub> populations

群体 Population	标记 Markers	总株数 Total	人工接种 Inoculation		SSR 检测基因型 Genotype tested by SSR		分子检测符合率 MAS efficiency	
			表型 Phenotype	株数 No. of plants	RR+Rr	rr	抗(感)符合率(%) R(S) %	平均符合率(%) Mean (%)
			F <sub>2</sub>	Satt334	219	R	164	159
			S	55	1	54	98.0	
	Sct_033	219	R	164	155	9	94.5	93.2
			S	55	6	49	89.1	
F <sub>3</sub>	Satt334	192	R	120	119	1	99.2	99.5
			S	72	0	72	100	
	Sct_033	192	R	120	114	6	95	92.7
			S	72	8	64	88.9	
F <sub>4</sub>	Satt334	152	R	94	94	0	100	98.7
			S	58	2	56	96.6	
	Sct_033	150	R	94	94	0	100	95.3
			S	56	7	49	87.5	

注: R: 抗病; S: 感病

Note: R: Resistant; S: Susceptible

表 4 同时使用  $R_{SC-12}$  基因两侧的分子标记的 MAS 符合率

Table 4 MAS efficiency when two markers flanking  $R_{SC-12}$  were co-used

群体 Population	Satt334-Sct_033					
	抗病株数 No. of R plants	RR+Rr	R (%)	感病株数 No. of susceptible plants	rr	S%
F <sub>2</sub>	153	153	100	51	48	94.1
F <sub>3</sub>	114	114	100	64	64	100
F <sub>4</sub>	94	94	100	49	49	100

近年来育种家们致力于将多个不同抗性基因聚合到一个优良品种中,以提高抗性,拓宽抗谱,延长优良品种的使用年限。通过传统的病原接种法不能同时对同一植株接种不同株系,因此,给杂交后代个体的筛选鉴定带来很大不便。而应用与目标性状紧密连锁的分子标记进行辅助选择,可以快速准确地将多个目标基因聚合于同一品种中,提高了育种效率。本研究所获得的对SMV抗性基因连锁的SSR标记为大豆抗病基因的聚合提供了基础信息。

### 3 材料与amp;方法

#### 3.1 材料

抗大豆花叶病毒株系SC-12大豆品种齐黄22由沂水平顶黄、齐黄1号、莒选23和农杂9-3复交选育而成(徐冉等, 2004),兼抗多个不同的SMV株系(尚佑芬等, 1999; 王修强等, 2003; 李海朝等, 2006)。齐黄22与感病品种南农1138-2杂交获得F<sub>1</sub>、F<sub>2</sub>、F<sub>2,3</sub>、F<sub>3</sub>和F<sub>4</sub>。

参试大豆花叶病毒株系SC-12是一流行弱毒株系,在我国北方春大豆区与黄淮和长江中下游地区都有分布,它与东北2号株系群(吕文清等, 1985)在鉴别寄主上的症状反应相似(郭东全等, 2005; 王延伟等, 2005)。

#### 3.2 植株表型鉴定

将亲本及其杂交各世代于温室内盆栽,在第一对真叶展平时人工摩擦接种大豆花叶病毒株系SC-12,第一对复叶展开时重复接种。接种后一周开始调查记录发病情况,连续观察3周,并挂牌标记显示症状的植株,以防后期隐症的影响。定期喷药,以防蚜虫传毒造成交叉感染。

凡是上位叶有花叶症状反应的均视为感病。统计调查发病情况,对各组合分离世代的调查结果做 $\chi^2$ 适合性测验。

#### 3.3 抗感池的制备

采用CTAB法提取亲本, F<sub>1</sub>、F<sub>2</sub>、F<sub>3</sub>和F<sub>4</sub>群体各单株基因组DNA。从齐黄22×南农1138-2的F<sub>2</sub>群体中分别随机选取各15株抗病、感病植株的DNA等量(约1  $\mu$ g)混合构成抗池、感池。

#### 3.4 PCR 反应及电泳检测

SSR引物序列来自Soybase (<http://129.186.26.94/ssr.html>),由上海英骏生物技术公司合成。

html),由上海英骏生物技术公司合成。

在分子标记筛选以及MAS时,PCR反应体系总体积为10  $\mu$ L,反应液包括50 ng模板DNA、1.5  $\mu$ L 10×PCR buffer、2 mmol/L MgCl<sub>2</sub>、0.3  $\mu$ mol/L引物、0.24 mmol/L dNTP和0.6 U *Taq*酶, ddH<sub>2</sub>O补至10  $\mu$ L,石蜡油覆盖。PCR反应程序为:94℃预变性3 min,然后每个循环:95℃变性30 s,55℃复性30 s,72℃延伸40 s,共30个循环,最后72℃保温8 min。

PCR扩增产物中加入2  $\mu$ L溴酚蓝缓冲液,在8%非变性聚丙烯酰胺凝胶上电泳分离产物,然后银染检测。

#### 3.5 分子标记与基因的连锁分析

根据分离群体中分子标记多态性及鉴定的抗感表型,应用Mapmaker3.0软件(Lander et al., 1987)计算连锁距离,临界LOD值为3.0,用Kosambi函数将重组率转换成图距单位厘摩(cM)(Kosambi, 1944)。利用Excel的一种宏绘制连锁图(刘仁虎和孟金陵, 2003)。

#### 致谢

本研究由国家自然科学基金资助项目(30971815)、国家科技支撑计划资助项目(2006BAD01A04)、国家高技术研究发展计划资助项目(2006A10A111)、农业部大豆产业技术体系(nycytx-04)、高等学校创新引智计划资助项目(B08025)和转基因生物新品种培育重大专项(2008ZX08004-004)共同资助。

#### 参考文献

- Bai L., Li H.C., Ma Y., Wang D.G., Liu N., and Zhi H.J., 2009, Inheritance and gene mapping of resistance to soybean mosaic virus strain SC-11 in soybean, *Soybean Science*, 28(1): 1-6 (白丽, 李海朝, 马莹, 王大刚, 刘宁, 智海剑, 2009, 大豆对大豆花叶病毒 SC-11 株系抗性的遗传及基因定位, *大豆科学*, 28(1): 1-6)
- Cregan P.B., Mudge J., Fickus E.W., Danesh D., Denny R., and Young N.D., 1999, Two simple sequence repeat markers to select for soybean cyst nematode resistance conditioned by the *rhg1* locus, *Theor. Appl. Genet.*, 99: 811-818 doi: 10.1007/s001220051300
- Guo D.Q., Zhi H.J., Wang Y.W., Gai J.Y., Zhou X.A., Yang C.L., Li K., and Li H.C., 2005, Identification and distribution of soybean mosaic virus strains in Middle and Northern Huang Huai Region of China, *Chinese journal of oil crop science*, 27(4): 64-68 (郭东全, 智海剑, 王延伟, 盖钧镒, 周新安, 杨崇良, 李凯, 李海朝, 2005, 黄淮中

- 北部地区大豆花叶病毒株系的鉴定与分布, 中国油料作物学报, 27(4): 64-68)
- Hayes A.J., Ma G., Buss G.R., and Saghai Maroof M.A., 2000, Molecular marker mapping of Rsv4, a gene conferring resistance to all known strains of soybean mosaic virus, *Crop Sci.*, 40: 1434-1437 doi:10.2135/cropsci2000.4051434x
- Jeong S.C., Kristipati S., Hayes A.J., Maughan P.J., Noffsinger S.L., Gunduz I., Buss G.R., and Saghai Maroof M.A., 2002, Genetic and sequence analysis of markers tightly linked to the soybean mosaic virus resistance gene, Rsv3, *Crop Sci.*, 42: 265-270 doi:10.2135/cropsci2002.0265 PMID:11756284
- Kosambi D.D., 1944, The estimation of map distances from recombination values, *Ann. Eugen.*, 12: 172-175 doi:10.1111/j.1469-1809.1943.tb02321.x
- Lander E.S., Green P., Abrahamson J., Barlow A., Daly M.J., Lincoln S.E., and Newburg L., 1987, MAPMAKER: An interactive computer package for constructing primary genetic linkage maps of experimental and natural populations, *Genomics*, 1: 174-181 doi: 10.1016/0888-7543(87)90010-3
- Li H.C., Zhi H.J., Bai L., Yang H., Ma Y., Liu N., and Wang D.G., 2006, Studies on inheritance and allelism of resistance genes to SMV strain SC-11 in soybean, 2006, *Soybean Science*, 25(4): 365-368 (李海朝, 智海剑, 白丽, 杨华, 马莹, 刘宁, 王大刚, 2006, 大豆对 SMV 株系 SC-11 的抗性遗传及抗病基因的等位性研究, *大豆科学*, 25(4): 365-368)
- Li H.C., Zhi H.J., Gai J.Y., Guo D.Q., Wang Y.W., Li K., Bai L., and Yang H., 2006, Inheritance and gene mapping of resistance to soybean mosaic virus strain SC14 in Soybean, *Journal of Integrative Plant Biology*, 48(12): 1466-1472 doi:10.1111/j.1744-7909.2006.00365.x
- Liu R.H., and Meng J.L., 2003, MapDraw: a microsoft Excel macro for drawing genetic linkage maps based on given Genetic linkage data, *Hereditas*, 25(3): 317-321 (刘仁虎, 孟金陵, 2003, MapDraw, 在 Excel 中绘制遗传连锁图的宏, *遗传*, 25(3): 317-321)
- Lv W.Q., Zhang M.H., Wei P.W., Xie S.Y., GUO J.Q., Jiang Y.Y., and Geng Y.C., 1985, Classification and distribution of strains of soybean mosaic virus in Northeast China, *Acta Phytopathologica Sinica*, 15(4): 226-229 (吕文清, 张明厚, 魏培文, 谢淑仪, 郭井泉, 姜永业, 耿迎春, 1985, 东北三省大豆花叶病毒(SMV)株系的种类与分布, *植物病理学报*, 15(4): 225-229)
- Meng X., Liu X.Y., and Fang X.J., 2003, QTL mapping genes conferring resistance to race 4 of soybean cyst nematode in soybean ZDD2315 (*Glycine max* (L.) Merr.) based on public molecular genetic linkage map, *Fenzi Zhiwu Yuzhong* (Molecular Plant Breeding), 1(1): 6-21 (蒙忻, 刘学义, 方宣钧, 2003, 利用大豆分子连锁图定位大豆孢囊线虫 4 号小种抗性 QTL, *分子植物育种*, 1(1): 6-21)
- Mudge J., Cregan P.B., Kenworthy J.P., Kenworthy W.J., Orf J.H., and Young N.D., 1997, Two SSR markers that flank the major soybean cyst nematode resistance locus, *Crop Sci.*, 37: 1611-1615 doi: 10.2135/cropsci1997.0011183X003700050034x
- Prabhu R.R., Njiti V.N., Bell-Johnson B., Johnson J.E., Schmidt M.E., Klein J.H., and Lightfoot D.A., 1999, Selecting soybean cultivars for dual resistance to soybean cyst nematode and sudden death syndrome using two DNA markers, *Crop Sci.*, 39: 982-987 doi:10.2135/cropsci1999.0011183X003900040005x
- Shang Y.F., Zhao J.H., Yang C.L., Li C.S., Lu X.B., Xin X.Q., and Luo R.W., 1999, Classification and distribution of strains of soybean mosaic virus in Huang-Huai area of China, *Zhiwu Bingli Xuebao* (*Acta Phytopathologica Sinica*), 9(2): 115-119 (尚佑芬, 赵玖华, 杨崇良, 李长松, 路兴波, 辛相启, 罗瑞梧, 1999, 黄淮区大豆花叶病毒株系组成与分布, *植物病理学报*, 29(2): 115-119)
- Song Q.J., Marek L.F., Shoemaker R.C., Lark K.G., Concibido V.C., Delannay X., Specht J.E., and Cregan P.B., 2004, A new integrated genetic linkage map of the soybean, *Theor. Appl. Genet.*, 109(1): 122-128 doi:10.1007/s00122-004-1602-3 PMID:14991109
- Wang W.H., Qiu L.J., Chang R.Z., Ma F.M., Xie H., and Lin F.Y., 2003, Characteristics of alleles at Satt309 loci associated with rhg1 gene resistant to SCN of Chinese soybean germplasm, *Dadou Kexue* (*Soybean Science*), 22(4): 246-250 (王文辉, 邱丽娟, 常汝镇, 马凤鸣, 谢华, 林凡云, 2003, 中国大豆种质抗 SCN 基因 rhg1 位点 SSR 标记等位变异特点分析, *大豆科学*, 22(4): 246-250)
- Wang X.Q., Gai J.U., Yu D.Y., and Zhi H.J., 2003, Identification of sources of soybeans resistant to new SMV strain groups in middle and lower Huang-Huai and Changjiang valleys, *Dadou Kexue* (*Soybean Science*), 22(4): 241-245 (王修强, 盖钧镒, 喻德跃, 智海剑, 2003, 大豆品种(品系)对黄淮和长江中下游地区 SMV 株系群的抗性反应, *大豆科学*, 4(22): 241-245)
- Wang Y.J., Dongfang Y., Wang X.Q., Yang Y.L., Yu D.Y., Gai J.Y., Wu X.L., He C.Y., Zhang J.S., and Chen S.Y., 2004, Mapping of five genes resistant to SMV strains in soybean,

- Yichuan Xuebao (*Acta Genetica Sinica*), 31(1): 87-90 (王永军, 东方阳, 王修强, 杨雅麟, 喻德跃, 盖钧镒, 吴晓雷, 贺超英, 张劲松, 陈受宜, 2004, 大豆 5 个花叶病毒株系抗性基因的定位, *遗传学报*, 31(1): 87-90)
- Wang Y.W., Zhi H.J., Guo D.Q., Gai J.Y., Chen Q.S., Li K., and Li H.C., 2005, Classification and distribution of strain groups of soybean mosaic virus in Northern China spring planting soybean region, *Soybean science*, 24(4): 263-268 (王延伟, 智海剑, 郭东全, 盖钧镒, 陈庆山, 李凯, 李海朝, 2005, 中国北方春大豆区大豆花叶病毒株系的鉴定与分布, *大豆科学*, 24(4): 263-268)
- Xu R., Shi C.E., Zhang L.F., Wang C.J., Nie C.Q., Li J.H., 2004, Utilization of Qihuang 1 in soybean breeding in the Huanghuaihai region, *Zhiwu Yuchuan Ziyuan Xuebao (Journal of Plant Genetic Resource)*, 5(2): 170-175 (徐冉, 时传娥, 张礼凤, 王彩洁, 聂翠琴, 李建和, 2004, 黄淮海大豆优异种质齐黄 1 号的育种应用, *植物遗传资源学报*, 5(2): 170-175)
- Yu Y.G., Saghai-Marooof M.A., Buss G.R., Maughan P.J., and Tolin S.A., 1994, RFLP and microsatellite mapping of a gene for soybean mosaic virus resistance, *Phytopathology*, 84: 60-64 doi:10.1094/Phyto-84-60
- Zhan Y., Yu D.Y., Chen S.Y., and Gai J.Y., 2006, Inheritance and gene mapping of resistance to SMV strain SC-7 in soybean, *Zuowu Xuebao (Acta Agronomica Sinica)*, 32(6): 936-938 (战勇, 喻德跃, 陈受宜, 盖钧镒, 2006, 大豆对 SMV SC-7 株系群的抗性遗传与基因定位, *作物学报*, 32(6): 936-938)
- Zheng C.M., Chang R.Z., and Qiu L.J., 2001, Inheritance of resistance to SMV3 and identification of RAPD marker linked to the resistance gene in soybean, *Zhongguo Nongye Kexue (Scientia Agricultura Sinica)*, 34(1): 1-4 (郑翠明, 常汝镇, 邱丽娟, 2001, 大豆对 SMV3 号株系的抗性遗传分析及抗病基因的 RAPD 标记研究, *中国农业科学*, 34(1): 1-4)
- Zheng K.L., and Huang N., 1997, Outlook on the application of marker-assisted selection in rice improvement, *Yichuan (Hereditas)*, 19(2): 40-44 (郑康乐, 黄宁, 1997, 标记辅助选择在水稻改良中的应用前景, *遗传*, 19(2): 40-44)



**BioPublisher**是一个致力于发表生物科学研究论文、开放取阅的出版平台

在BioPublisher上发表论文, 任何人都可以免费在线取阅您的论文

- ※同行评审, 论文接受严格的高质量的评审
- ※在线发表, 论文一经接受, 即刻在线发表
- ※开放取阅, 任何人都可免费取阅无限使用
- ※快捷搜索, 涵盖谷歌学术搜索与知名数据库
- ※论文版权, 作者拥有版权读者自动授权使用

在线投稿: <http://chinese.sophiapublisher.com>