

大豆抗蚜虫研究进展

董岭超¹, 蔡汶妤², 齐广勋¹, 王玉民^{1*}, 姜晓莉^{1*}

(1. 吉林省农业科学院, 长春 130033; 2. 启东市开发区中学, 江苏 启东 226200)

摘要:大豆蚜虫(*Aphis glycines* Matsumura)是危害大豆(*Glycine max*)生产的主要害虫之一, 而抗蚜品种培育是控制大豆蚜虫最为经济有效的途径。本文综述了大豆蚜虫及其危害、抗蚜评价方法、抗性类型及抗蚜虫资源、蚜虫的生物型、抗性遗传、抗蚜虫基因定位及抗蚜虫基因聚合育种等方面的研究进展, 希望对我国大豆抗蚜虫研究起到积极的促进作用。

关键词:大豆; 蚜虫; 生物型; 抗性遗传; 基因定位

中图分类号: S435.651

文献标识码: A

文章编号: 2096-5877(2023)04-0028-06

Research Advances in Soybean Aphid Resistance

DONG Lingchao¹, CAI Wenyu², QI Guangxun¹, WANG Yumin^{1*}, JIANG Xiaoli^{1*}

(1. Jilin Academy of Agricultural Sciences, Changchun 130033; 2. Qidong Development Zone Middle School, Qidong 226200, China)

Abstract: The soybean aphid (*Aphis glycines* Matsumura) is one of the major agricultural pests in soybean production, and the breeding of aphid resistant varieties is the most economical and effective approach to control soybean aphids. This paper reviewed the research progress of soybean aphids and their damage, evaluation methods of aphid resistance, resistance types and aphid resistant germplasm resources, biotypes of aphids, resistance inheritance, mapping of aphid resistant genes, and pyramiding of aphid resistant genes. Hopefully this information will actively contribute to the advancement of soybean aphid resistance research in China.

Key words: Soybean; Aphid; Biotype; Resistance inheritance; Gene mapping

大豆蚜虫(*Aphis glycines* Matsumura)是大豆生产上的一种重要害虫, 主要分布在俄罗斯东部、中国、日本、韩国、泰国、越南、缅甸、马来西亚、菲律宾、印度尼西亚等地^[1]。1999年在澳大利亚首次发现大豆蚜虫, 2000年7月在美国威斯康星州被首次发现, 2000年9月在美国中北部共有10个州发现大豆蚜虫^[2]。在4年间迅速扩展到美国的22个州和加拿大的3个省, 并认为大豆蚜虫可能在2000年之前已经在美国存在, 但由于数量少未能引起注意^[3]。目前大豆蚜虫已成为北美洲最重要的农业入侵害虫之一。

培育抗蚜虫品种是防治大豆蚜虫的有效途径之一, 国内外已筛选出一批抗蚜虫大豆资源, 并通过生物技术手段定位到一些抗蚜虫基因位点, 现已育成了抗蚜虫大豆品种并在生产上应用。本

文综述了大豆抗蚜虫方面的研究进展, 并对未来的发展趋势进行了展望, 以期为大豆抗蚜虫研究工作提供有用信息。

1 大豆蚜虫的危害及其防治

大豆蚜虫生命周期中在不同的植物寄主上产生有性和无性变体, 鼠李属植物是主要宿主。秋季由于气温下降、寄主衰老等条件影响, 有翅型性母蚜虫先迁回越冬寄主, 繁殖产卵雌性蚜虫, 与后迁回的有翅型雄性蚜虫交配产卵越冬。当平均气温达10℃, 越冬卵开始孵化为干母, 成长后开始孤雌胎生繁殖后代, 产生有翅蚜虫, 开始春季迁飞, 危害大豆幼苗^[4]。导致植株矮小、叶片变黄卷缩、光合作用降低、百粒重和品质下降, 产量降低可达40%。大豆蚜虫能传播大豆花叶病毒、苜蓿花叶病毒、菜豆黄色花叶病毒、马铃薯Y病毒。此外, 大豆蚜虫蜜露的沉积能够促进黑霉形成。调查研究表明, 2004年黑龙江全省大豆种植面积为340万hm², 大豆蚜虫发生面积达139.3万hm², 其中超过40万hm²达到大发生指标以上, 对黑龙

收稿日期: 2022-09-05

基金项目: 国家重点研发计划项目(2021YFD1201604-04)

作者简介: 董岭超(1966-), 男, 助理研究员, 从事大豆育种研究。

通讯作者: 王玉民, 男, 博士, 研究员, E-mail: wangym@cjaas.com

姜晓莉, 女, 硕士, 研究员, E-mail: jxl1990@sohu.com

江大豆生产造成了严重损失^[1]。2000年大豆蚜虫传入北美,对大豆的危害非常严重。据报道2001年明尼苏达州大豆产量损失超过50%。Regsdale等^[5]报道2003年大豆产量损失达40%,明尼苏达州和伊利诺伊州分别损失8 000万美元和4 500万美元,伊利诺伊州为控制大豆蚜虫使用的杀虫剂约在900万~1 200万美元。Song等^[6]估计如果不采用任何处理措施,大豆蚜虫每年造成的损失约为24亿美元。防治大豆蚜虫最常用的方法是使用杀虫剂,大量施用杀虫剂不仅会造成严重的环境污染,还会使大豆蚜虫产生抗药性,降低大豆蚜虫天敌的数量,危害整个生态系统平衡。因此,发掘抗蚜虫资源、培育抗蚜虫品种被认为是防治大豆蚜虫最有效的方法^[7]。

2 大豆抗蚜虫评价方法

蚜虫的发生量有许多计数方法,其中有直接计数法、读秒法等,1988年岳德荣等^[8]从植株寄居蚜虫的数量和植株外部表现两个方面综合评价,按5个级别划分各材料的感蚜严重度。0级:植株发育正常,全株无蚜虫;1级:植株发育正常,有零星蚜虫(100头以内);2级:植株发育基本正常,顶部嫩茎及嫩叶有较多蚜虫(101~300头);3级:叶片起油,稍微卷曲,嫩茎及嫩叶布满蚜虫(301~800头);4级:植株矮小,叶变黄,严重卷曲,蚜虫数量在801头以上。在分级的基础上计算受害指数,受害指数= $(\sum \text{严重度的代表值} \times \text{相应级别的株数}) / (4 \times \text{调查总株数}) \times 100$,然后根据受害指数进行抗级划分。Mensah等^[9]2005年采用的分级方法与以上方法基本相同。2008年Mensah等^[10]按照苗期每植株接种2头若蚜,3周后调查,并对分级标准进行了细化,结合植株受害表型与蚜虫数量,在两级之间增加了半级:0=无蚜虫,植株正常;0.5=<10头,无蚜虫聚集;1=11~100头,植株看起来正常;1.5=101~150头,主要在幼叶上;2.0=151~300头,主要在幼叶和顶部嫩茎上;2.5=301~500头,植株看起来健康;3.0=501~800头,叶稍卷曲,有光泽,幼叶和茎被蚜虫覆盖;3.5>800头,植株发育不良,叶片卷曲,微黄,无黑霉,少量蜕皮;4.0>800头,植株发育不良,叶子严重卷曲,黄色,覆盖着黑霉和蜕皮。1.5级以下为抗蚜,1.5级以上为感蚜。后来进行抗蚜虫鉴定所采用的分级标准均有所不同^[11-14],到目前为止,关于抗蚜虫鉴定的分级标准尚未统一,但主流的方法与岳德荣等建立的方法基本相同或在其基础上进行修改补

充,被多数研究者采用。

3 抗性类型及抗蚜虫资源鉴定

Smith^[15]将植物对害虫的抗性划分为抗生性、排趋性、忍耐性3种类型。应用抗蚜虫大豆品种可以有效抑制蚜虫危害,减少产量损失,还可以减少使用化学杀虫剂造成的环境污染。目前鉴定出的抗蚜虫资源有些表现为抗生性,有些表现为排趋性,一些资源兼具抗生性和排趋性,极少数资源对蚜虫表现忍耐性。范遗传^[16]对902份栽培大豆资源进行了抗蚜虫鉴定,发现青皮平顶香和嘟噜豆对大豆蚜虫有一定的抗性。岳德荣等(1989)^[17]从985份野生和半野生大豆资源中筛选出85-39、85-32和85-1等3份高抗大豆蚜虫的野生大豆资源。杨振宇等^[18]在人工气候箱内对这3份材料进行抗蚜虫重复鉴定,发现只有85-32为抗蚜虫材料。武天龙等^[19]对1 000份大豆资源进行田间抗性鉴定,筛选出P189、P203、P574和P746等4份抗蚜虫栽培大豆资源,其中P189、P574和P746为抗生性品种,P203为排趋性品种。Liu等^[20]从500份早熟大豆资源中鉴定出4份抗蚜虫资源,其中ZDD0219、ZYD00022和ZYD00033为抗生性品种,ZDD0326为排趋性品种。Yang等^[21]从1 469份大豆种质中鉴定出22份高抗蚜虫大豆种质(抗蚜虫等级为1级),利用位于*Rag1*、*rag1b*、*Rag1*、*Rag2*、*Rag3*、*Rag3b*、*Rag3d*、*Rag3G*、*Rag3*、*rag4*和*Rag5*侧翼的16个SSR标记,及包含158 327个SNP的基因芯片对这22个携带已知*Rag*基因的高抗性大豆和11个对照品种的SNP进行了基因分型。结果表明22份材料中有14份携带抗性基因*Rag2*,6份携带*Rag2*和*Rag3/Rag3b/Rag3d/Rag3*,一份携带*Rag1/rag1c*和*Rag2*。另一份可能携带新的蚜虫抗性基因,因其在包含所有测试*Rag*基因的区间内具有独特的单倍型。

大豆蚜虫传入北美后不久,Hill等^[22]2004年采用选择性和非选择性试验在温室内对大豆资源进行抗性筛选,发现Dowling、Jackson和PI71506等3个大豆品种为抗蚜虫材料,其中Dowling和Jackson为抗生性品种,PI71506为排趋性品种。此外,在选择性试验中,发现Sugao Zarai、Sato、T260H、PI230977与以上3份抗蚜虫资源的抗性水平差异不显著。Yan等^[23]证实了Sugao Zarai(PI 200538)为抗生性品种。Mensah等^[9]利用选择性与非选择性试验筛选出来源于中国的4份抗蚜虫材料,其中PI567541B和PI567598B为抗生性材料,

PI567543C 和 PI567597C 为排趋性材料。同年, Mian 等^[12]在温室中利用选择性和非选择性试验, 接种俄亥俄州蚜虫, 筛选出 3 份抗性材料和 6 份中抗材料, 其中 PI243540 表现为抗性性, PI567301B 和 PI567324 表现为排趋性。2013 年 Bhusal 等^[24]在温室和田间利用非选择性试验, 在温室试验中筛选出 4 份早熟抗蚜材料, 分别是: PI603712、PI464911、PI430491 和 PI603432B, 以及 3 种中抗材料; 在田间试验中, 仅筛选出 PI603712 和 PI430491 这 2 份抗蚜虫材料。同年 Bansal 等^[25]在温室和田间试验筛选出 11 份 PI 材料对 1 型蚜虫具有抗性, 其中 7 种 PIs 对 2 型蚜虫具有抗性, 5 种 PIs 对 3 型蚜虫具有抗性, 2 份 PI 材料 (PI606390A 和 PI340034) 对 3 种蚜虫生物型均具有抗性。2013 年 Hesler 等^[26]利用选择性和非选择性试验筛选出 3 份抗蚜野生大豆资源, 其中 PI468397A 和 PI479749 兼具排趋性和抗性性, PI549046 表现为抗性性。并认为与栽培大豆相比, 从野生大豆中筛选出高抗蚜虫材料的可能性更高, 在抗蚜虫大豆品种选育研究中具有更好的应用前景。Pierson 等^[27]发现大豆品种 KS4202 对大豆蚜虫具有一定程度耐受性, 接种蚜虫后其平均粒重和每荚粒数与对照相近。Prochaska 等^[28]研究认为该品种的耐受性可能是由于 1,5-二磷酸核糖酶的快速调节和解毒基因的上调。据统计, 美国已鉴定出抗蚜虫大豆种质 69 份, 包括 49 份栽培大豆资源和 20 份野生大豆资源^[29]。

4 大豆蚜虫的生物型

生物型是一个伪分类单位, 是根据共享表型和对特定品种的毒力来分类的昆虫种群。对任何包含抗性基因 (*Rag*) 或其他 QTL 位点的大豆植株都是无毒力的大豆蚜虫属于生物型 1 (Cooper 等)^[30]。Kim 等^[31]研究发现俄亥俄州蚜虫能取食含 *Rag1* 基因的植株, 命名为生物型 2 (*Rag1* 毒力), 认为生物型 2 是北美东部蚜虫的主要生物型。但 Hessler 等^[32]在多个州进行的田间试验结果表明能够在含 *Rag1* 大豆上存活的大豆蚜虫群体不仅仅局限在俄亥俄州。Hill 等^[33]发现来自印第安纳州的蚜虫 SF-55 能在含有抗性基因 *Rag2* 的大豆植株上大量繁殖, 但对 *Rag1* 大豆植株适应性差, 是一种新的蚜虫生物型, 被定为生物型 3。Alt 等^[34]、Crossley 等^[35]发现来源于威斯康星州的蚜虫能够危害含有 *Rag1*、*Rag2* 和聚合 *Rag1* 和 *Rag2* 抗性基因的品系, 被定为生物型 4。Cooper 等^[30]2008~2010 年研究发现美国 11 个州和加拿大 1 个州的

大豆蚜虫生物型在地理分布、蚜虫种群属于生物型 2、3、4 的频率分别为 54%、18% 和 7%。来自威斯康星州的蚜虫种群显示出更高的毒力变异性。

杨振宇等^[36]对美国引进的 5 份抗蚜虫大豆资源 PI567543C、PI567541B、PI567598B、ML2008 和 A32-2 进行田间和网室接虫鉴定。结果表明, PI567543C 和 PI567598B 表现抗东北大豆蚜虫, 其他 3 份材料均为感蚜虫材料, 说明东北大豆蚜虫和美国的大豆蚜虫属于不同的生物型。张俊杰等^[37]比较了 7 个大豆资源对来自上海和哈尔滨 2 个地区蚜虫的反应, 推断 2 个地区的蚜虫可能存在生物型的差异。肖亮^[38]等比较了 7 份大豆资源对我国吉林蚜虫和上海蚜虫的反应, 结果表明, 上海蚜虫和吉林蚜虫属于不同的生物型。Zhong 等^[39]报告了中国 4 种大豆生物型。上海的中国生物型 1 (*Rag5* 或 *Rag6* 毒力), 贵阳的中国生物型 2 (*Rag1*、*Rag3* 或 *Rag5* 毒力), 济南的中国生物型 3 (*Rag1*、*Rag3* 或 *Rag6* 毒力) 和长春的中国生物型 4 (*Rag1*、*Rag2*、*Rag3* 或 *Rag5* 毒力)。由此可见, 中国蚜虫生物型的毒力更强, 增加了抗蚜虫资源筛选的难度。

5 大豆抗蚜虫性状的遗传

明确大豆抗蚜虫性状的遗传规律, 对抗蚜虫大豆新品种选育以及抗蚜虫基因的定位具有重要意义。孙志强等^[40]以 3 份栽培大豆与 2 份野生抗蚜虫大豆 (野 85-32, 野 85-39) 配制 3 个杂交组合, 用人工接虫鉴定的方法研究了杂交 F_2 代的抗蚜性分离特点和抗性遗传规律。结果表明, 有 2 个组合的抗蚜性分离非常适合 2 对主效基因控制抗蚜性的假设 ($P>0.50$), 而另一组合的抗蚜性分离也倾向于 2 对基因的假设, 野生大豆的抗蚜性可能是由 2 个独立的隐性基因和一些微效基因共同控制的。国外研究表明, 大豆的抗蚜性是由单一显性基因控制的, 这种遗传规律植株表现为 F_1 代全部是抗性植株, F_2 代中抗蚜虫植株与感蚜虫植株的分离比为 3:1, $F_{2.3}$ 群体中分离比符合 1:2:1 的遗传规律^[41-44]。Mensah 等^[10]研究了 PI567541B 和 PI567598B 的抗性遗传规律, 利用感病材料与其杂交, 所有 F_1 植株均对大豆蚜虫敏感; 7 个 F_2 群体感蚜虫和抗蚜虫的分离比例符合 15:1, $F_{2.3}$ 家系也符合 15:1 的分离比例。因此, 控制 PI567541B 和 PI567598B 的抗性包括两个主要的隐性基因。

6 大豆抗蚜虫基因的定位

利用分子标记技术对抗蚜虫基因进行定位,

通过与目标性状紧密连锁的分子标记来辅助选择,对培育抗蚜虫大豆品种具有重要意义。到目前

为止,已经鉴定且命名的抗蚜虫基因位点有 11 个^[45],具体见表 1。

表 1 已定位的抗蚜虫基因位点及其在染色体上的位置(引自 Hanson 等^[45])

抗性基因	抗性资源	染色体	位置(bp)	参考文献
<i>Rag1</i>	Dowling	7	5,529,532–5,770,718	Kim et al. (2010) ^[49]
<i>rag1b</i> (暂定)	PI567598B	7	5,523,128–5,909,485	Bales et al. (2013) ^[50]
<i>rag1c</i>	PI567541B	7	2,434,259–8,234,168	Zhang et al. (2009) ^[51]
<i>Rag2</i>	PI243540	13	29,609,521–31,802,676	Kim et al. (2010) ^[52]
<i>Rag3</i>	PI567543C	16	4,964,852–7,212,164	Zhang et al. (2010) ^[53]
<i>rag3</i> (暂定)	PI567598B	16	6,314,120–6,570,336	Bales et al. (2013) ^[50]
<i>rag3b</i>	PI567537	16	4,964,852–7,957,026	Zhang et al. (2013) ^[54]
<i>Rag3c</i> (暂定)	85–32	16	6,617,689–6,771,675	Zhang et al. (2017) ^[55]
<i>rag4</i>	PI567541B	13	1,225,665–16,340,514	Zhang et al. (2009) ^[51]
<i>Rag5</i> (暂定)	PI567301B	13	30,236,183–30,749,047	Jun et al. (2012) ^[14]
<i>Rag6</i> (暂定)	85–32	8	42,146,252–42,195,720	Zhang et al. (2017) ^[55]
SA resistance gene(<i>Rag6</i>)	P203	8	39,218,719–39,410,489	Zhong et al. (2014) ^[39] Xiao et al. (2013) ^[56]

此外,Jun 等^[46]在排趋性品种 PI567324 中定位到 3 个 QTL 位点,其中 2 个位于 13 号染色体上,1 个位于 6 号染色体上。Bhusal 等^[47]定位了 4 个抗蚜虫 QTL 位点,分别位于大豆 7、13、16 和 17 号染色体上。Lamantia 等^[48]利用抗生物型 3 和生物型 4 的抗性资源 PI606390A,定位了一个抗蚜虫主效 QTL 位点,位于 18 号染色体上,命名为 *qRag-G*。Hanson 等^[45]通过全基因组关联分析,在已知 *Rag* 基因的 7、8、13 和 16 号染色体上发现了重要的 SNP 位点。在尚未定位 *Rag* 基因的 1、2、4、5、6、9、10、11、12、14、17、18、19 和 20 号染色体上也检测到显著关联的 SNP 位点,这表明许多 *Rag* 基因仍有待发现,这些 SNP 位点可用于确定新的抗蚜虫大豆种质。

7 大豆抗蚜虫基因聚合

在大豆资源中,有些天然存在多个抗性基因。Zhang 等^[51]发现 PI567541B 含有 *rag1c* 和 *rag4*; Jun 等^[14]发现有 2 个 QTL 位点控制 PI567301B 对蚜虫的抗性,其中位于 13 号染色体上的主效 QTL 位点暂定名为 *Rag5*; Bales 等^[50]研究表明,PI567598B 含有 *rag1b* 和 *rag3*; Fox 等^[57]对 21 份抗蚜虫大豆资源进行了遗传分析,发现 PI71506 含有 *Rag1* 和 *Rag3*; PI437696、PI587870、PI588000 和 PI594573 含有 *Rag1* 和 *Rag2*。Kim 等^[58]发现 PI587732 含有 2 个抗性位点,其中 7 号染色体上 *Rag1* 区域的抗性基因可能是新的等位基因或新基因; Hill 等^[59]研究表明,大豆资源 PI587685 可能含有 *Rag1* 和 *Rag2*;

PI587663 和 PI594592 可能含有 *Rag1*、*Rag2* 和 *Rag3*; PI587677 可能含有 *Rag1*、*Rag2* 和 *Rag4*。

抗蚜虫相关基因的遗传和精细定位研究,为聚合多个抗性基因、培育广谱和持久抗性大豆品种奠定了基础。Mccarville 等^[60]比较了分别含有 *Rag1* 或 *Rag2* 基因和同时含有这两种基因的大豆抗蚜虫能力。结果表明,大豆蚜虫可使感蚜虫品系减产 14%,含有单个 *Rag1* 或 *Rag2* 品系减产 5%,而聚合抗性基因 *Rag1* 和 *Rag2* 的大豆品系产量没有明显下降。Chandrasena 等^[61]通过田间和温室试验,评价了含有 *rag3*、*rag4*、*rag1b*、*rag1c* 单个抗蚜虫基因或其组合大豆品系的抗蚜虫性,利用与这些基因连锁的单核苷酸多态性(SNP)标记筛选出 12 种抗性基因组合。含有单个抗性基因 *rag3* 或 *rag1c*,以及聚合 *rag3* 和 *rag1c* 的大豆品系抗性水平较高,并检测到在 *Rag3* 和 *Rag1c* 之间存在较好的加性互作;含有 *rag4* 或 *rag1b* 的品系抗性水平较低,同时含有 *rag4* 和 *rag1b* 的品系抗性效果最差。

8 结语和展望

大豆蚜虫是大豆最重要的害虫之一,严重影响大豆的产量和品质。近年来在抗性资源筛选、抗性类型划分,大豆蚜虫的生物型、抗性遗传、抗蚜虫基因定位、抗蚜虫基因聚合育种等方面均取得了重要进展。我国是大豆原产地,大豆种质资源丰富,抗蚜虫资源鉴定工作开展较早,但进展较慢,目前筛选出的抗性资源数量仍较少,有待进一步发掘。大豆蚜虫在美国出现仅 20 年时间,

目前已发现4种生物型。大豆蚜虫进化速度较快^[62], Zhong等^[39]研究表明, 长春、济南、上海和贵阳4地大豆蚜虫属于不同的生物型, 我国从南到北均有大豆种植, 大豆蚜虫的生物多样性可能更高, 生物型也可能更多, 有待进一步明确。我国在抗性遗传和抗性基因定位方面仍落后于美国, 未见抗蚜虫基因在育种方面利用的报道。因此, 研究者应在这些方面投入更多精力, 鉴定更多的抗蚜虫资源, 明确其抗谱, 挖掘优异基因, 培育抗蚜虫大豆品种, 为我国大豆产业振兴和可持续发展提供技术支撑。

参考文献:

- [1] Wu Z, Donna S H, Zhan W, et al. The Soybean Aphid in China: A Historical Review[J]. Annals of the Entomological Society of America, 2004, 97(2): 209–218.
- [2] Ragsdale D W, Voegtlin D J, O'Neil R J. Soybean aphid biology in North America[J]. Annals of the Entomological Society of America, 2004, 97(2): 204–208.
- [3] Venette R, Ragsdale D W. Assessing the invasion by soybean aphid (Homoptera: Aphididae): where will it end?[J]. Annals of the Entomological Society of America, 2004, 97(2): 219–226.
- [4] 王承纶, 相连英, 张广学, 等. 大豆蚜 *Aphis glycines* Matsumura 的研究[J]. 昆虫学报, 1962, 11(1): 31–44.
- [5] Ragsdale D W, McCornack B P, Venette R C, et al. Economic threshold for soybean aphid (Hemiptera: Aphididae)[J]. Journal of Economic Entomology, 2007, 100(4): 1258–1267.
- [6] Song F S, Swinton S M, DiFonzo C, et al. Profitability Analysis of Soybean Aphid Control Treatments in Three North-Central States. Michigan State University Department of Agricultural Economics[J]. Staff Paper Series, 2006, 18(2): 117–122.
- [7] 孟凡立, 李文滨, 段玉玺, 等. 大豆蚜虫抗性鉴定技术及抗性资源筛选[J]. 大豆科学, 2010, 29(3): 457–460.
- [8] 岳德荣, 郭守桂, 单玉莲. 野生大豆 (*Glycine Soja*) 抗蚜鉴定技术方法研究初报[J]. 吉林农业科学, 1988, 13(3): 1–3, 11.
- [9] Mensah C, DiFonzo C, Nelson R L, et al. Resistance to soybean aphid in early maturing soybean germplasm[J]. Crop Science, 2005, 45(6): 2228–2233.
- [10] Mensah C, DiFonzo C, Wang D. Inheritance of soybean aphid resistance in PI567541B and PI567598B[J]. Crop Science, 2008, 48(5): 1759–1763.
- [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] Mian M A R, Hammond R B, Martin S K S. New plant introductions with resistance to the soybean aphid[J]. Crop Science, 2008, 48(3): 1055–1061.
- [13] Mian M A R, Kang S T, Beil S E, et al. Genetic linkage mapping of the soybean aphid resistance gene in PI243540[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2008, 117(6): 955–962.
- [14] Jun T H, Mian M A R, Michel P A. Genetic mapping revealed two loci for soybean aphid resistance in PI 567301B [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2012, 124(1): 13–22.
- [15] Smith C M 著. 冯明光译. 植物抗虫性的研究与应用[M]. 北京: 中国农业科技出版社, 1993: 152–178.
- [16] 范遗恒. 大豆抗蚜品种的筛选[J]. 大豆科学, 1988, 7(2): 167–169.
- [17] 岳德荣, 郭守桂, 单玉莲. 野生大豆 (*Glycine Soja*) 抗大豆蚜 (*Aphis glycinece*) 研究 I. 抗源筛选[J]. 吉林农业科学, 1989, 14(3): 15–19, 39.
- [18] 杨振宇, 本多健一郎, 王曙明, 等. 中国东北抗蚜野生大豆重复鉴定的研究[J]. 吉林农业科学, 2004, 29(5): 3–6.
- [19] 武天龙, 马晓红, 姚陆铭, 等. 大豆抗蚜性资源抗性的鉴定分析[J]. 中国农业科学, 2009, 42(4): 1258–1263.
- [20] Liu G, Han X, Diao Y, et al. Identification of resistance to soybean aphids in early germplasm[J]. Crop Science, 2014, 54(6): 2707–2712.
- [21] Yang J, Liu G, Wang X, et al. Identification and characterization of resistance to soybean aphid in 22 highly resistant soybean accessions[J]. Euphytica, 2022, 218(10): 1–14.
- [22] Hill C B, Li Y, Hartman G L. Resistance to the soybean aphid in soybean germplasm[J]. Crop Science, 2004, 44(1): 98–106.
- [23] Yan L, Hill C B, Hartman G L. Effect of Three Resistant Soybean Genotypes on the Fecundity, Mortality, and Maturation of Soybean Aphid (Homoptera: Aphididae)[J]. Journal of Economic Entomology, 2004, 97(3): 1106–1111.
- [24] Bhusal S J, Jiang G L, Tilmon K J, et al. Identification of soybean aphid resistance in early maturing genotypes of soybean[J]. Crop Science, 2013, 53(2): 491–499.
- [25] Bansal R, Mian M A R, Michel A P. Identification of novel sources of host plant resistance to known soybean aphid biotypes [J]. Journal of Economic Entomology, 2013, 106(3): 1479–1485.
- [26] Hesler L S. Resistance to soybean aphid among wild soybean lines under controlled conditions[J]. Crop Protection, 2013, 53 (Complete): 139–146.
- [27] Pierson L M, Heng-Moss T M, Hunt T E, et al. Categorizing the resistance of soybean genotypes to the soybean aphid (Hemiptera: Aphididae)[J]. Journal of Economic Entomology, 2010, 103 (4): 1405–1411.
- [28] Prochaska T J, Donze-Reiner T, Marchi-Werle L, et al. Transcriptional responses of tolerant and susceptible soybeans to soybean aphid (*Aphis glycines* Matsumura) herbivory[J]. Arthropod-Plant Interactions, 2015, 9(4): 347–359.
- [29] Natukunda M I, Macintosh G C. The Resistant Soybean-Aphis glycines Interaction: Current Knowledge and Prospects[J]. Frontiers in Plant Science, 2020, 11: 1223.
- [30] Cooper S G, Concibido V, Estes R, et al. Geographic distribution of soybean aphid biotypes in the United States and Canada during 2008–2010[J]. Crop Science, 2015, 55(6): 2598–2608.
- [31] Kim K S, Hill C B, Hartman G L, et al. Discovery of Soybean Aphid Biotypes[J]. Crop Science, 2008, 48(3): 923–928.
- [32] Hesler L S, Chiozza M V, O'neal M E, et al. Performance and prospects of Rag genes for management of soybean aphid[J]. Entomologia Experimentalis et Applicata, 2013, 147(3): 201–216.

- [33] Hill C B, Laura C, Herman T K, et al. A new soybean aphid (Hemiptera: Aphididae) biotype identified[J]. Journal of Economic Entomology, 2010, 103(2): 509–515.
- [34] Alt J, Ryan–Mahmutagic M. Soybean aphid biotype 4 identified[J]. Crop Science, 2013, 53(4): 1491–1495.
- [35] Crossley M S, Hogg D B. Rag virulence among soybean aphids (Hemiptera: Aphididae) in wisconsin[J]. Journal of Economic Entomology, 2015, 108(1): 326–338.
- [36] 杨振宇, 闫日红, 王曙明, 等. 美国引进(P1)大豆抗蚜资源的抗性评价[J]. 东北农业科学, 2017, 42(2): 14–16.
- [37] 张俊杰, 王瑞珍, 肖亮, 等. 大豆蚜虫生物型鉴定初探[J]. 大豆科学, 2013, 32(2): 234–237.
- [38] 肖亮, 王彪, 武天龙. 两个大豆蚜虫生物型的初步划分[J]. 作物杂志, 2013(4): 137–139.
- [39] Zhong Y P, Xiao L, Wang B, et al. Biotypic variation among soybean aphid isolates from four provinces in China[J]. Crop Science, 2014, 54(5): 2023–2029.
- [40] 孙志强, 田佩占, 王继安. 野生大豆抗蚜性的利用研究 I 栽培大豆和野生大豆杂交 F₂ 代的抗蚜性[J]. 大豆科学, 1991, 10(2): 98–103.
- [41] 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): 1601–1605.
- [42] Hill C B, Yan L, Hartman G L. Soybean aphid resistance in soybean Jackson is controlled by a single dominant gene[J]. Crop Science, 2006, 46(4): 1606–1608.
- [43] Hill C B, Kim K S, Crull L, et al. Inheritance of resistance to the soybean aphid in soybean PI200538[J]. Crop Science, 2009, 49(4): 1193–1200.
- [44] Van N A, Scott R A, Hesler L, et al. Inheritance of soybean aphid resistance from PI71506[J]. Journal of Crop Improvement, 2010, 24(4): 400–416.
- [45] Hanson A A, Lorenz A J, Hesler L S, et al. Genome-wide association mapping of host-plant resistance to soybean aphid[J]. The Plant Genome, 2018, 11(3): 1–12.
- [46] Jun T H, Mian M, Michel A P. Genetic mapping of three quantitative trait loci for soybean aphid resistance in PI567324[J]. Heredity, 2013, 111(1): 16–22.
- [47] Bhusal S J, Jiang G L, Song Q J, et al. Genome-wide detection of genetic loci associated with soybean aphid resistance in soybean germplasm PI603712[J]. Euphytica, 2017, 213(7): 144.
- [48] Lamantia J M, Mian M, Redinbaugh M G. Genetic mapping of soybean aphid biotype 3 and 4 resistance in PI606390A[J]. Molecular Breeding, 2019, 39(4): 53.
- [49] Kim K S, Bellendir S, Hudson K A, et al. Fine mapping the soybean aphid resistance gene Rag1 in soybean[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2010, 120(5): 1063–1071.
- [50] Bales C, Zhang G, Liu M, et al. Mapping soybean aphid resistance genes in PI567598B[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2013, 126(8): 2081–2091.
- [51] Zhang G, Gu C, Wang D. Molecular mapping of soybean aphid resistance genes in PI567541B[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2009, 118(3): 473–482.
- [52] Kim K S, Hill C B, Hartman G L, et al. Fine mapping of the soybean aphid-resistance gene Rag2 in soybean PI200538[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2010, 121(3): 599–610.
- [53] Zhang G, Gu C, Wang D. A novel locus for soybean aphid resistance[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2010, 120(6): 1183–1191.
- [54] Zhang G, Gu C, Wang D. Mapping and validation of a gene for soybean aphid resistance in PI567537[J]. Molecular Breeding, 2013, 32(1): 131–138.
- [55] Zhang S, Zhang Z, Wen Z, et al. Fine mapping of the soybean aphid-resistance genes Rag6 and Rag3c from Glycine soja 85–32[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2017, 130(12): 2601–2615.
- [56] 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.
- [57] Fox C M, Kim K S, Cregan P B, et al. Inheritance of soybean aphid resistance in 21 soybean plant introductions[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2014, 127(1): 43–50.
- [58] Kim K S, Chirumamilla A, Hill C B, et al. Identification and molecular mapping of two soybean aphid resistance genes in soybean PI587732[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2014, 127(5): 1251–1259.
- [59] Hill C B, Shiao D, Fox C M, et al. Characterization and genetics of multiple soybean aphid biotype resistance in five soybean plant introductions[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2017, 130(7): 1335–1348.
- [60] Mearville M T, O’Neal M E, Potter B D, et al. One gene versus two: a regional study on the efficacy of single gene versus pyramided resistance for soybean aphid management[J]. Journal of Economic Entomology, 2014, 107(4): 1680–1687.
- [61] Chandrasena D, Wang Y, Bales C, et al. Pyramiding rag3, rag1b, rag4, and rag1c aphid-resistant genes in soybean germplasm[J]. Crop Science, 2015, 55(1): 1–8.
- [62] O’Neal M E, Varenhorst A D, Kaiser M C. Rapid evolution to host plant resistance by an invasive herbivore: soybean aphid (*Aphis glycines*) virulence in North America to aphid resistant cultivars[J]. Current Opinion in Insect Science, 2018(26): 1–7.

(责任编辑:范杰英)