

茄果类蔬菜抗根结线虫分子育种研究进展

翁 伟, 罗晓文, 杨 旭*, 成玉富

(扬州大学园艺与植物保护学院, 江苏扬州 225009)

摘 要: 综述了茄果类蔬菜抗根结线虫分子育种近年来的研究进展及所取得的成果, 探讨了今后研究需要解决的问题, 并对发展方向作了展望。

关键词: 番茄; 辣椒; 茄子; 根结线虫; 基因定位; 分子标记

中图分类号: S 641

文献标志码: A

文章编号: 0513-353X (2013) 09-1741-11

Research Progress on Root-knot Nematode Disease Resistance Breeding of Solanaceous Fruit Vegetable

WENG Wei, LUO Xiao-wen, YANG Xu*, and CHENG Yu-fu

(College of Horticulture & Plant Protection, Yangzhou University, Yangzhou, Jiangsu 225009, China)

Abstract: In this paper, progress and achievements of molecular breeding for tomato, pepper root-knot nematode resistance have been reviewed. It analyzes the existing problems and prospects the future research orientation.

Key words: tomato; pepper; eggplant; root-knot nematodes; genes location; genes molecular markers

据有关报道, 线虫每年给全世界作物造成的损失高达 1 180 亿美元 (McCarter, 2009), 其中根结线虫每年给园艺作物造成的损失占总损失的 20% (魏振林 等, 2007)。近年来, 中国茄果类蔬菜 (番茄 *Solanum lycopersicon* Mill., 辣椒 *Capsicum annum* L., 茄子 *Solanum melongena* L.) 的根结线虫病害发生越来越严重。这主要是因为保护地面积不断增加, 一方面为根结线虫的越冬提供了更加适宜场所, 延长了为害时间, 发生世代增加, 为害加重; 另一方面, 保护地位置相对固定, 难于深耕改土, 表土层中根结线虫密度大, 加上栽培连作年限长, 且水肥投入大, 尤其是生理酸性肥料导致土壤 pH 下降, 有利于根结线虫病的发生。为此, 防治根结线虫病迫在眉睫。

国内外对番茄和辣椒抗根结线虫的分子研究较深入, 而对茄子的研究较少, 茄子上根结线虫爆发的报道也较少, 所以对茄子抗根结线虫的分子育种研究较为缓慢。

1 根结线虫的种类及致病机理

根结线虫有 80 多个种 (Karssen, 2002), 其中危害蔬菜最严重的有 4 个, 分别是南方根结线虫 *Meloidogyne incognita* (包括 4 个生理小种)、爪哇根结线虫 *M. javanica*、花生根结线虫 *M. arenaria* (包括 2 个生理小种) 和北方根结线虫 *M. hapla* (包括 A 和 B 两个明显的细胞遗传学小种) (Eisenback

收稿日期: 2013-04-23; 修回日期: 2013-07-08

基金项目: 国家科技支撑计划项目 (2009BADB8B01); 江苏省自然科学基金项目 (BK2010320)

* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: yangxu@yzu.edu.cn, Tel: 13912145746)

et al., 1986)。中国大部分省市, 如广东、福建、海南、云南、江西、湖北、河南、黑龙江、辽宁、安徽、贵州、北京、江苏、山东、浙江、陕西等, 都有根结线虫发生和危害的报道(文廷刚 等, 2008), 其中南方根结线虫造成的危害较为严重, 为优势种。

根结线虫从卵中孵化出以后, 其二龄幼虫进入土壤并在土壤中移动, 通过头部敏感的化感器寻找到寄主植物根后, 在寄主根尖分生组织附近侵入, 并在其细胞间移动, 直到找到适于取食位点形成的细胞时停止移动(Davis et al., 2000), 通过食道分泌吲哚乙酸等生长激素, 作用于 1 至数个细胞, 刺激其分裂和生长, 形成巨型细胞, 以利于自身生长发育。这些巨型细胞在植物根系上呈念珠状排列, 看上去像似一串串珠链。巨型细胞是根结线虫取食营养的来源, 影响植株根部对水分、养分的吸收和植株正常生理代谢, 导致地上部表现为矮小, 叶色发黄, 小叶, 不结实或者结实不良等症状。根结线虫食道腺分泌物还刺激寄主根部的皮层和中柱细胞异常分裂, 导致根组织膨大形成根结, 对根的输导系统造成严重危害。在寄主体内, 根结线虫的真皮及表皮还产生抗寄主的防御蛋白, 如 SOD、硫氧还蛋白氧化酶、脂氧化酶、抑制蛋白等, 阻止寄主依赖茉莉酸途径的防御反应(Gheysen & Fenoll, 2002; McCarter et al., 2003)。

2 植物抗根结线虫机制

2.1 植物根的阻碍作用

根结线虫是从植物根系侵染引发植物病害, 根的结构决定了根结线虫侵染的难易程度。玉米的根有一层可以用来引诱根结线虫的可隔离的细胞, 当根结线虫侵染时, 这层细胞引诱根结线虫对该层细胞侵染, 致使根结线虫不能直接进入内层细胞, 从而减少了对根的损害(Rodger et al., 2003)。Bendezu 和 Starr (2003) 通过让根结线虫同时侵染抗病花生品种 COAN 和感病花生品种 Florunner 的根, 发现 COAN 的维管束里只有不到 1% 的 2 龄根结线虫幼虫; 而 Florunner 的维管束中有超过 70% 的 2 龄根结线虫幼虫, 说明抗病品种 COAN 的根在根结线虫侵染过程中起了阻碍作用。

2.2 植物体内的酶

贾双双等(2012)研究了番茄砧木高感品种 Ls-89 与高抗品种坂砧 2 号幼苗接种南方根结线虫前后活性氧代谢的差异。结果表明, 未接种南方根结线虫的番茄砧木幼苗, 其根系与叶片活性氧水平及超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)活性未表现出显著差异。接种南方根结线虫后, 高抗品种幼苗中 SOD、CAT 活性显著高于高感品种; 高感品种受侵染后与正常根系差异不明显。徐小明等(2008a, 2008b)研究了茄子砧木中高抗品种托鲁巴姆和感病品种赤茄幼苗接种前后活性氧代谢的差异: 未接种南方根结线虫时, 高抗品种幼苗根系中 SOD、POD、CAT 活性显著高于感病品种; 接种后, 高抗品种幼苗根系的 SOD、CAT、POD 活性明显高于正常根系酶的活性。由此可以看出番茄和茄子对根结线虫的抗性与其体内 SOD、CAT、POD 活性有关。

2.3 植物 R 基因及过敏性反应

植物对根结线虫的抗性反应主要表现为两个方面: 一是依赖于植物体内的抗性基因(R 基因), 二是依赖于植物根系局部发生的过敏性坏死反应。

从甜菜、马铃薯、番茄、辣椒中已经克隆出多个 R 基因(Cai et al., 1997; Milligan et al., 1998; Paal et al., 2004; 张丽英 等, 2008), 并且其中很多基因已经被定位。如番茄对根结线虫的抗性是由主效单显性基因 *Mi-1* 决定的(Gilbert & Mcguire, 1956)。*Mi-1* 基因中的 *Mi-1.2* 基因定位于番茄 6 号染色体(Seah et al., 2004), 它编码一个富含亮氨酸的重复序列蛋白, 对南方根结线虫、爪哇根

结线虫、花生根结线虫具有抗性 (Zhang et al., 2010), 将 *Mi-1.2* 通过转基因技术在烟草、马铃薯中表达, 表现出对根结线虫抗性 (Goggin et al., 2006)。

过敏性坏死反应是指当根结线虫侵染植物根系后, 植物体内发生一系列生理生化反应, 使得根结线虫周围的植物细胞坏死, 以致根结线虫赖以生存的条件被破坏, 从而影响了其发育和繁殖。Kouassi 等 (2004) 报道根结线虫 2 龄幼虫在侵入一种茄属植物 *Solanum sparsipilum* 根系后, 其维管束细胞大量坏死, 导致取食位点的巨型细胞崩解。Williamson (1998) 用根结线虫侵染含有 *Mi* 基因的番茄, 几天后寄主侵染部位发生细胞坏死。Chris 等 (2004) 对新西兰三叶草抗病品种和感病品种接种根结线虫的卵, 发现在抗病品种中发育到 2 龄幼虫以后不能进一步发育, 而在感病品种中能够发育成成虫; 若直接接种根结线虫 2 龄幼虫, 则在抗病品种中表现出过敏性坏死反应。由此可以说明部分植物抗根结线虫基因表达可能是通过诱导植物根系局部过敏性反应来实现的, 对这些抗病基因的具体抗性机制还有待进一步研究。

3 植物对根结线虫的抗性鉴定方法

(1) 田间鉴定: 将鉴定的作物种子或种苗种植于被根结线虫感染的田间病圃, 数周后将根拔起调查根部发病情况。此法简单易行, 但费时占地, 且难以对根结线虫的繁殖情况进行定量统计, 所以该方法适合于材料的初选 (刘维志, 1995)。

(2) 卵液接种鉴定: 将供试材料播种于育苗盘中, 2 片真叶时移苗于直径 15 cm, 深度 25 cm 的盆中。2 周后用虫卵悬浮液或二龄幼虫接种, 每株接种 2 000 ~ 5 000 头, 40 ~ 50 d 后调查发病情况: 0 级, 没有根结; 1 级, 1% ~ 15% 根系有根结; 2 级, 16% ~ 25% 根系有根结; 3 级, 26% ~ 50% 根系有根结; 4 级, 51% ~ 75% 根系有根结; 5 级, 76% 以上根系有根结 (Barker, 1985)。

(3) 聚类分析鉴定: 利用多指标对植物抗根结线虫水平进行聚类分析和隶属函数分析, 对抗性进行分类。此方法可以克服单指标 (根结指数、卵块个数或病情指数) 划分标准不同而易出现的偏差 (赵洪海 等, 2004; 邓莲 等, 2007), 可以对抗性作出客观评价 (徐小明 等, 2008c)。贾双双等 (2009) 通过运用聚类分析和隶属函数相结合的方法确定番茄砧木 Baliya 为免疫材料, BESUPA、坂砧 2 号、砧木 606、砧木 002、砧木 001、TMS-150、Support、MIKADO、砧木 401 为抗病材料, Anka-T 为耐病材料, 坂砧 1 号、北京 1 号为感病材料, 128、BF 兴津 101、Ls-89 为高感材料。

由于作物病害的发生和发展受外界环境因素的影响, 仅依靠作物抗病性的表型进行目标性状的选择较为困难, 育种效率受到影响。随着分子标记技术的发展, 利用与抗病基因紧密连锁的分子标记, 对不同条件下不同抗性鉴定方法得到的结果进行检测, 可筛选出正确有效的鉴定方法。

4 茄果类蔬菜抗根结线虫基因特性及分子标记研究进展

4.1 番茄抗根结线虫 *Mi* 基因及分子标记研究进展

4.1.1 番茄 *Mi* 基因的特性

根结线虫病害是一种高温病害, 在亚热带、热带地区危害较为严重; 在温室大棚或其他可调控温度的农产品生产系统中危害也十分严重 (Sasser, 1977; Lamberti, 1979)。栽培番茄 *Solanum lycopersicum* 易受根结线虫侵染, 主要因为栽培番茄中没有抗根结线虫基因。已经在野生番茄中发现 9 个抗根结线虫的基因, 分别命名为 *Mi-1* ~ *Mi-9* (于力 等, 2006), 其中 *Mi-1* 基因在生产上被广泛应用 (表 1)。*Mi-1* 基因来源于秘鲁番茄 *Solanum peruvianum* ‘P II 28657’, 能有效抵抗南方根

结线虫、爪哇根结线虫、花生根结线虫 (Zhang et al., 2010)、马铃薯蚜虫和烟草烟粉虱 (Rossi et al., 1998; Nombela et al., 2003), 但不抗北方根结线虫 (Castagnone-Sereno et al., 1994, 2001; Kaloshian et al., 1996; Pegard et al., 2005)。Smith (1944) 通过胚挽救的方法, 实现了秘鲁番茄 ‘P II 28657’ 与栽培番茄的杂交, 杂交后代 F_1 是目前栽培番茄抗根结线虫病材料的唯一来源 (Medina-Filho & Tanksley, 1983)。尽管 *Mi-1* 基因能有效控制多种害虫侵染, 但是当土壤温度高于 28 °C 时将丧失抗性 (Dropkin, 1969; Ammati et al., 1986; Tzortzakakis et al., 2005)。其它的 8 个 *Mi* 基因中, *Mi-2*、*Mi-8* 当温度超过 25 °C 时丧失活性, *Mi-3* 基因当温度超过 32 °C 时丧失活性 (表 1), *Mi-4*、*Mi-5*、*Mi-6*、*Mi-9* 对温度不敏感, 属于热稳定型 (Wu et al., 2009)。

表 1 番茄抗根结线虫基因

Table 1 The genes controlling root-knot nematode disease on tomato

基因位点 Locus	来源品种 Species or origin	特性 Propertie	遗传 Genetics	遗传位点 Genetic location
<i>Mi-1</i>	<i>Solanum peruvianum</i> P II 28657	抗南方根结线虫、爪哇根结线虫、花生根结线虫; 对 28 °C 以上温度敏感 Resistance to <i>M. incognita</i> , <i>M. javanica</i> , <i>M. arenaria</i> ; Sensitivity to more than 28 °C	单显性 The single dominant gene	6 号染色体 P6
<i>Mi-2</i>	<i>Solanum peruvianum</i> P1270435-2R2	抗南方根结线虫、北方根结线虫; 对温度稳定; 与 <i>Mi-8</i> 连锁 Resistance to <i>M. incognita</i> , <i>M. hapla</i> ; Steady to high temperature; Linked to <i>Mi-8</i>	-	-
<i>Mi-3</i>	<i>Solanum peruvianum</i> P II 26443-1MH	抗南方根结线虫、爪哇根结线虫、花生根结线虫; 对 32 °C 以上温度敏感; 与 <i>Mi-5</i> 连锁 Resistance to <i>M. incognita</i> , <i>M. javanica</i> , <i>M. arenaria</i> ; Sensitivity to more than 32 °C; Linked to <i>Mi-5</i>	单显性 The single dominant gene	12 号染色体 P12
<i>Mi-4</i>	<i>Solanum peruvianum</i> LA1708-1	抗南方根结线虫; 对温度稳定 Resistance to <i>M. incognita</i> ; Steady to high temperature	-	-
<i>Mi-5</i>	<i>Solanum peruvianum</i> P II 26443-1MH	抗南方根结线虫、爪哇根结线虫、花生根结线虫; 对温度稳定; 与 <i>Mi-3</i> 连锁 Resistance to <i>M. incognita</i> , <i>M. javanica</i> , <i>M. arenaria</i> ; Steady to high temperature; Linked to <i>Mi-3</i>	-	12 号染色体 P12
<i>Mi-6</i>	<i>Solanum peruvianum</i> P1270435-3MH	抗南方根结线虫; 对温度稳定; 与 <i>Mi-7</i> 连锁 Resistance to <i>M. incognita</i> ; Steady to high temperature; Linked to <i>Mi-7</i>	-	-
<i>Mi-7</i>	<i>Solanum peruvianum</i> P1270435-3MH	抗南方根结线虫; 对 25 °C 以上温度敏感; 与 <i>Mi-6</i> 连锁 Resistance to <i>M. incognita</i> ; Sensitivity to more than 25 °C; Linked to <i>Mi-6</i>	-	-
<i>Mi-8</i>	<i>Solanum peruvianum</i> P1270435-2R2	抗南方根结线虫; 对 25 °C 以上温度敏感; 与 <i>Mi-2</i> 连锁 Resistance to <i>M. incognita</i> ; Sensitivity to more than 25 °C; Linked to <i>Mi-2</i>	-	-
<i>Mi-9</i>	<i>Solanum peruvianum</i> LA2157	抗南方根结线虫、爪哇根结线虫、花生根结线虫; 对温度稳定 Resistance to <i>M. incognita</i> , <i>M. javanica</i> , <i>M. arenaria</i> ; Steady to high temperature	单显性 The single dominant gene	6 号染色体 P6

4.1.2 番茄 *Mi* 基因定位

Milligan 等 (1998) 利用连锁图谱将 *Mi-1* 基因定位在 6 号染色体的短臂上 (表 1), 并且已经成功克隆。*Mi-1* 基因包括 7 个基因簇 *Mi-1.1* ~ *Mi-1.7* (Hulbert et al., 2001), 都位于 6 号染色体上, 其中只有 *Mi-1.2* 基因抗根结线虫 (Seah et al., 2004)。在这 7 个基因中有的具有一个完整的开放阅读框, 可以转录, 但其功能不详 (Milligan et al., 1998; Seah et al., 2004)。*Mi-3* 基因定位在 12 号染色体的短臂上 (Yaghoobi et al., 2005), *Mi-9* 和 *Mi-1* 连锁 (Jablonska et al., 2007) 定位在 6 号染色体上 (Ammiraju et al., 2003), 其他 4 个热稳定型的基因至今还没有定位和克隆。

由于部分 *Mi* 基因存在热不稳定性和在自然界中存在部分或全部打破 *Mi* 抗性的线虫群体等特点, 其应用受到了限制。人们尝试从番茄种质材料中寻找新的抗源及抗根结线虫基因。陆秀红等

(2012) 根据已知 NBS-LRR 类抗线虫基因的保守序列设计简并引物扩增抗性材料的 RGAs, 筛选抗线虫种质资源, 为进一步选育抗根结线虫番茄新品种积累抗源材料。

4.1.3 番茄 *Mi* 基因分子标记

Ho 等 (1992) 找到一个与 *Mi-1* 基因紧密连锁 SCAR 标记 REX-1, 该标记广泛用于育种过程中检测 *Mi-1* 基因存在与否。李红双等 (2006) 利用 RAPD 技术, 采用 BAS 法获得了 1 个与抗根结线虫基因紧密连锁的 RAPD 标记 OPD20/1500, 并将其转化为 SCAR 标记 SCD20/1000, 该标记与抗病基因紧密连锁。Kuroyanagi 等 (2009) 设计特异引物进行 PCR 扩增, 并用限制性内切酶 *Mse* I 进行酶切, 得到能区分纯合抗病材料、感病材料和杂合抗病材料的 *Mi* 基因的共显性分子标记。2005 年李君明等 (2005) 利用两个与 *Mi*、*Tm2²* 紧密连锁的 SCAR 标记 (Williamson et al., 1994) 建立了利用多重 PCR 技术同时鉴定番茄抗根结线虫病和抗花叶病毒病基因的反应体系。于力等 (2008) 利用前人发现的与 *Ty-1*、*Mi* 基因连锁的 CAPS 标记 (Williamson et al., 1994), 建立了利用多重 PCR 技术体系, 可以同时检测 12 株自交后代进行检测, 为分子标记辅助抗性基因聚合提供了依据。

4.2 辣椒抗根结线虫基因及分子标记研究进展

4.2.1 辣椒抗根结线虫基因的特性

辣椒主要受南方根结线虫为害 (Thies & Fery, 2002)。辣椒有很多显性抗根结线虫基因, 当根结线虫侵染时寄主细胞会发生过敏性坏死反应 (Kaplan & Keen, 1980; Hendy et al., 1985; Bleve-Zacheo et al., 1998; Williamson, 1999; Pegard et al., 2005)。N 和 Me 基因已经证实能有效控制根结线虫 (Hare, 1956; Hendy et al., 1985; Fery & Dukes, 1996; Djian-Caporalino et al., 2001, 2007; Castagnone-Sereno, 2002)。其中 N 基因最早是由 Hare (1956) 在辣椒上发现的, 是单显性基因, 它除了抗南方根结线虫外还抗爪哇根结线虫、花生根结线虫 (表 2)。Hendy 等 (1985) 通过 DH 群体, 在辣椒品系 ‘PM217’ 和 ‘PM687’ 中共发现了 5 个抗病显性基因 (*Me1*、*Me2*、*Me3*、*Me4*、*Me5*), 其中 *Me3* 基因是热稳定型, 对南方根结线虫、爪哇根结线虫、花生根结线虫均有较高的抗性 (Hendy et al., 1985; Djian-Caporalino et al., 1999) (表 2)。Berthou 等 (2003) 在 ‘PM217’ 品系中又发现了抗奇氏根结线虫 (*M. chitwoodi*) 的 *Mech2* 基因。Djian-Caporalino 等 (2007) 在辣椒材料 ‘PM702’ 中发现抗奇氏根结线虫的 *Mech1* 基因和抗 3 种根结线虫 (南方根结线虫、爪哇根结线虫、花生根结线虫) 的 *Me7* 基因。

4.2.2 辣椒抗根结线虫基因定位

辣椒 N、Me、*Mech1*、*Mech2* 基因成簇排列于间距为 28 cM 的 9 号染色体上并且相互连锁 (Djian-Caporalino et al., 2001, 2007; Ariane et al., 2012) (表 2)。其中 N 基因与 *Me3* 基因紧密连锁, 遗传图距为 2 cM, 与 *Me1* 基因遗传图距为 7 cM (Ariane et al., 2012); *Mech2* 与 *Me1* 基因紧密连锁 (Berthou et al., 2003)。张维等 (2012) 找到了 1 个新基因 *Me8* (暂命名), 该基因位于标记 COS710 和 COS970 之间, 分别相距 0.1 和 3.3 cM。根据 *Me8* 基因与 SSCP-B322 共分离, 与 SCAR-315 相距 1.3 cM, 可推测 *Me8* 基因与 N 及 *Me1*、*Me3*、*Me7* 基因连锁, 但也可能与其中的某个基因为同一个基因。*Me8* 基因是否为新发现的基因还需进一步的研究确认。

4.2.3 辣椒抗根结线虫基因分子标记

国内外对辣椒抗根结线虫分子标记研究并不多。Caporalino 等 (1999, 2001) 运用 RAPD、AFLP 技术构建了 *Me3* 和 *Me4* 基因的高分辨率遗传图谱, 分别获得了与 *Me3*、*Me4* 紧密连锁的分子标记, 遗传图距为 0.5 和 1.0 cM。Wang 等 (2009) 采用 BSA-AFLP 法, 筛选到与 N 基因紧密连锁的 AFLP 标记, 并进一步将其转化为与 N 基因遗传图距为 6.3 cM 的 SCAR 标记。许小艳等 (2011) 采用群体分离分析法, 发现 SSCP-B322 和 EPMS658 标记位于 *Me3* 基因两侧, 遗传图距分别为 0.56 和 1.33

cM。张宇等（2011）利用 BSA 法共筛选到 3 对 EST-SSR 标记（118、141 和 211），这 3 对标记与 *Me1* 的遗传距离分别为 6.984、18.684 和 29.310 cM。

表 2 辣椒抗根结线虫基因
Table 2 The genes controlling root-knot nematode disease on tomato

基因位点 Locus	来源品种 Species or origin	特性 Propertie	遗传 Genetics	遗传位点 Genetic location
<i>N</i>	Santaka X S	抗南方根结线虫、爪哇根结线虫、花生根结线虫；对高温较敏感；与 <i>Me3</i> 连锁 Resistance to <i>M. incognita</i> , <i>M. javanica</i> , <i>M. arenaria</i> ; Sensitivity to high temperature; Linked to <i>Me3</i>	单显性 The single dominant gene	9 号染色体 P9
<i>Me1</i>	PM217	抗南方根结线虫、爪哇根结线虫、花生根结线虫；对高温较敏感；与 <i>Me2</i> 不连锁 Resistance to <i>M. incognita</i> , <i>M. javanica</i> , <i>M. arenaria</i> ; Sensitivity to high temperature; Not link to <i>Me2</i>	-	9 号染色体 P9
<i>Me2</i>	PM217	抗爪哇根结线虫；与 <i>Me1</i> 不连锁 Resistance to <i>M. javanica</i> ; Not link to <i>Me1</i>	单显性 The single dominant gene	9 号染色体 P9
<i>Me3</i>	PM687	抗南方根结线虫、花生根结线虫；对温度稳定；与 <i>Me4</i> 、 <i>N</i> 连锁 Resistance to <i>M. incognita</i> , <i>M. arenaria</i> ; Steady to high temperature; Linked to <i>Me4</i> , <i>N</i>	-	9 号染色体 P9
<i>Me4</i>	PM687	抗花生根结线虫；与 <i>Me3</i> 、 <i>N</i> 连锁 Resistance to <i>M. arenaria</i> ; Linked to <i>Me3</i> , <i>N</i>	-	9 号染色体 P9
<i>Me5</i>	YoloWonder	抗爪哇根结线虫较弱 Weak resistance to <i>M. javanica</i>	-	9 号染色体 P9
<i>Me7</i>	PM702	抗南方根结线虫、爪哇根结线虫、花生根结线虫；对温度稳定 Resistance to <i>M. incognita</i> , <i>M. javanica</i> , <i>M. arenaria</i> ; Steady to high temperature	-	9 号染色体 P9
<i>Mech1</i>	PM702	抗奇氏根结线虫 Resistance to <i>M. chitwoodi</i>	-	9 号染色体 P9
<i>Mech2</i>	PM217	抗奇氏根结线虫；与 <i>Me1</i> 紧密连锁 Resistance to <i>M. chitwoodi</i> ; Linked to <i>Me1</i>	-	9 号染色体 P9

5 茄果类蔬菜抗根结线虫基因克隆

现在已经克隆的天然抗线虫基因主要集中于番茄、辣椒、甜菜、马铃薯和小麦，其中以番茄 *Mi* 基因研究的最为详细。抗线虫基因编码的蛋白大多含有保守的结构域（Jeff Ellis et al., 2000），如 C - 端存在富亮氨酸重复序列（leucine-rich repeat, LRR），N - 端存在核苷酸结合位点（nucleotide binding site, NBS）、亮氨酸拉链（leucine zipper, LZ）、跨膜结构域（transmembrane domain, TM）等。第一个克隆到的抗线虫基因是 *HsI^{Pro-1}*，它来自甜菜，抗甜菜胞囊线虫。其编码的蛋白有一个 LRR 结构域和一个 TM 结构域，但是它的 LRR 结构域很小，序列与其它 R 基因编码的蛋白的 LRR 有明显差异（Cai et al., 1997）。番茄 *Mi* 是利用图位克隆从秘鲁番茄 *Solanum peruvianum* 中分离到的，属于 LZ-NBS-LRR 家族（Milligan et al., 1998）。马铃薯抗白线虫基因 *Gpa2*（Bendahmane et al., 1999）、番茄的抗根腐线虫基因 *Hero A*（Milligan et al., 1998）和小麦抗胞囊线虫基因 *Cre3*（Valerie, 2006）等都属于 NBS-LRR 家族，只是在 N 端的连接序列不同。由以上来看，在不同植物上克隆出来的抗根结线虫基因大多属于 NBS-LRR 家族（*HsI^{Pro-1}* 除外）。对 *Gpa2*、*Hero A*、*Mi*、*Cre3* 进行序列分析发现，大多具有 NBS-LRR 保守序列，因此可以通过同源序列克隆抗根结线虫基因。陈儒钢（2006）利用同源序列克隆的方法，分别从抗根结线虫的番茄和辣椒材料中克隆抗性基因 *SIMi* 及 *CaMi*，并利用农杆菌介导的遗传转化方法把辣椒的 *CaMi* 转入对根结线虫敏感的番茄中，获得了抗根结线虫的番茄转基因株系，应用于育种中。张丽英（2007）、张丽英等（2008）利用同源序列克隆

的方法将克隆得到的 *SIMi* 基因通过农杆菌介导法转入到缺乏抗性的莴苣中, 为莴苣抗根结线虫育种中异源基因的成功应用奠定了基础。

近年来, 人们除了对番茄、辣椒直接抗根结线虫基因克隆外, 还对其相关的 *WRKY* 基因进行克隆。*WRKY* 转录因子是在植物中起特异作用的一类转录调控因子, 它参与抗病反应, 同时影响植物的衰老、抗胁迫能力以及生长和发育 (Eulgem et al., 2000; Sun et al., 2003)。在辣椒上已成功克隆 6 个 *WRKY* 基因 (Oh et al., 2006, 2008; Park et al., 2006)。李淑敏等 (2008) 从辣椒中分离到 6 个 *WRKY* 基因 *WRKY-a*、*WRKY-b*、*WRKY-c*、*WRKY1*、*CaWRKY1* 和 *CaWRKY2*, 这 6 个基因在接种根结线虫 36 h 后的辣椒根尖、茎、叶片中都表达, 而 *CaWRKY1* 在接种 36 h 后的根尖、叶片中表达, 在茎中不表达, 这表明辣椒 *WRKY-b*、*WRKY-c*、*CaWRKY1* 和 *WRKY1* 这 4 个基因表现为组成型表达, 而 *WRKY-a* 和 *CaWRKY2* 是诱导型表达, *CaWRKY1* 的表达具有组织特异性。郑井元等 (2010) 克隆出 1 个辣椒在南方根结线虫侵染早期应答的抗性相关转录因子 *CaRKNIF2*。实时荧光定量 PCR 分析表明该基因在线虫侵染 3 h 后表达量即明显上升, 到 12 h 时表达量达到最大, 表明 *CaRKNIF2* 参与了辣椒与南方根结线虫的不亲和互作。在不同组织进行的实时荧光定量 PCR 分析显示, 该基因在根尖组织中的表达量最高, 具有组织特异性, 表明其在参与根尖组织的应急反应中具有重要功能。

6 问题及展望

对茄果类蔬菜抗根结线虫的相关研究虽然已卓有成效, 但仍有许多需加强的基础研究和亟待解决的问题。①高抗根结线虫的材料多为野生种和半野生种, 与普通栽培品种的远缘杂交存在杂交不亲和或杂种不育等问题。②对根结线虫病害的抗性遗传机制和抗性基因的抗性机制研究太少, 抗性鉴定技术和方法也不够完善, 缺乏统一的鉴别寄主、标准和方法。③虽然番茄、辣椒中抗根结线虫的相关基因已被克隆, 但国内将其通过转基因技术成功转入到感病番茄、辣椒或其他茄科作物上的相关研究报道较少。④茄子抗根结线虫的基因还未发现, 对茄子抗根结线虫基因的研究还处在空白阶段。⑤尽管已经有许多番茄、辣椒抗根结线虫基因的分子标记, 但是一些分子标记稳定性差, 特异性不强, 操作繁琐, 与抗根结线虫基因的遗传距离较远。

野生番茄、辣椒、茄子中的抗根结线虫基因的定位, 可以用于分子标记辅助育种, 加快新的抗性品种的培育。对抗根结线虫基因的克隆, 一方面可以为尚未克隆相关基因的其他作物提供研究基础; 另一方面可以将已克隆的抗病基因通过转基因技术转入到感病品种中或其它没有抗根结线虫的作物中, 来提高作物的抗病性。随着对抗病机理和抗性遗传机制的深入研究, 以及调控抗病相关的转录因子不断发现, 将揭示茄果类蔬菜抗根结线虫基因的作用机理, 解决抗病育种中的实际问题。

References

- Ammati M, Thomason I, McKinney H. 1986. Retention of resistance to *Meloidogyne incognita* in *Lycopersicon* genotypes at high soil temperature. *J Nematol*, 18: 491 - 495.
- Ammiraju J S, Veremis J C, Huang X, Roberts P A, Kaloshian I. 2003. The heat-stable root-knot nematode resistance gene *Mi-9* from *Lycopersicon peruvianum* is localized on the short arm of chromosome 6. *Theor Appl Genet*, 106: 478 - 484.
- Ariane Fazari, Alain Palloix, Li hao Wang, Ming Yan Hua, Anne-Marie Sage-Palloix, Bao Xi Zhang, Caroline Djian-Caporalino. 2012. The root-knot nematode resistance N-gene co-localizes in the Me-genes cluster on the pepper (*Capsicum annuum* L.) P9 chromosome. *Plant Breeding Early View*, 131: 571 - 685.
- Barker K R. 1985. Nematode extraction and bioassays// Barker K R, Carter C C, Sasser J N. An advanced treatise on *Meloidogyne*. Raleigh: North

- Carolina State Univ Graphics: 19 – 35.
- Bendahmane A, Mooijman P, Klein-Iankhorst R, van der Voort J R, van der Vossen E, Stiekema W, Baulcombe D, Bakker J. 1999. Tight physical linkage of the nematode resistance gene *Gpa2* and the virus resistance gene *Rx* on a single segment introgressed from the wild species *Solanum tuberosum* subsp. *andigena* CPC1673 into cultivated potato. *Mol Plant-Microbe Intetact*, 12: 197 – 206.
- Bendezu I F, Starr J L. 2003. Mechanism of resistance to *Meloidogyne arenaria* in the peanut cultivar COAN. *Journal of Nematology*, 35 (1): 115 – 118.
- Berthou F, Palloix, Mugniery D. 2003. Characterisation of virulence in populations of *Meloidogyne chitwoodi* and evidence for a resistance gene in pepper *Capsicum annuum* L. line PM217. *Nematology*, 5: 383 – 390.
- Bleve-Zacheo T, Bongiovanni T M, Melillo T M, Castagnone-Sereno P. 1998. The pepper resistance genes *Me1* and *Me3* induce differential penetration rates and temporal sequences of root cell ultrastructural changes upon nematode infection. *Plant Science*, 133: 79 – 90.
- Cai D, Hleine M, Kifle S, Klein-Lankhorst, Rene M, Salentijn, Elma M J. 1997. Positional cloning of a gene for nematode resistance in sugar beet. *Science*, 275: 832 – 834.
- Castagnone-Sereno P, Bongiovanni M, Djian-Caporalino C. 2001. New data on the specificity of the root-knot nematode resistance genes *Me1* and *Me3* in pepper. *Plant Breed*, 120: 429 – 433.
- Castagnone-Sereno P, Wajnberg E, Bongiovanni M, Leroy F, Dalmasso A. 1994. Genetic variation in *Meloidogyne incognita* virulence against the tomato *Mi* resistance gene: Evidence from isofemale line selection studies. *Theor Appl Genet*, 88: 749 – 753.
- Castagnone-Sereno P. 2002. Genetic variability of nematodes: A threat to the durability of plant resistance genes? *Euphytica*, 124: 193 – 199.
- Chen Ru-gang. 2006. Cloning and characterization of the root knot nematode resistant genes from tomato and pepper [Ph. D. Dissertation]. Wuhan: Huazhong Agricultural University. (in Chinese)
- 陈儒钢. 2006. 番茄和辣椒抗根结线虫基因的克隆与鉴定 [博士论文]. 武汉: 华中农业大学.
- Davis E L, Hussey R S, Baum T J, Eric L, Richard S, Thomas J, Schots A, Rosso M, Abad P. 2000. Nematode parasitism genes. *Ann Rev Phytopathol*, 38: 365 – 396.
- Deng Lian, Zhao Ling-zhi, Liu Li-ying, Ren Hua-zhong. 2007. Effects of different rootstocks with resistance to root-knot nematode on growth, quality and yield of tomato in greenhouse. *China Vegetables*, (6): 13 – 16. (in Chinese)
- 邓 莲, 赵灵芝, 刘丽英, 任华中. 2007. 抗南方根结线虫不同番茄砧木田间综合评价. *中国蔬菜*, (6): 13 – 16.
- Djian-Caporalino C, Fazari A, Arguel M J, Vernie T, Van de Castele C, Faure I. 2007. Root-knot nematode (*Meloidogyne* spp.) *Me* resistance genes in pepper (*Capsicum annuum* L.) are clustered on the P9 chromosome. *Theoretical and Applied Genetics*, 114: 473 – 486.
- Djian-Caporalino C, Pijarowski L, Fazari A, Samson M, Gaveau L, Byrne C, Arguel M J, Abad P, Lefebvre V, Palloix A. 2001. High-resolution genetic mapping of the pepper (*Capsicum annuum* L.) resistance loci *Me3* and *Me4* conferring heat-stable resistance to root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.). *Theoretical and Applied Genetics*, 103: 592 – 600.
- Djian-Caporalino C, Pijarowski L, Januel A, Lefebvre V, Daubeze A, Palloix A, Dalmasso A, Abad P. 1999. Spectrum of resistance to root-knot nematodes and inheritance of heat-stable resistance in pepper (*Capsicum annuum* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 99 (3/4): 496 – 502.
- Dropkin V H. 1969. The necrotic reaction of tomatoes and other hosts resistant to *Meloidogyne*: Reversal by temperature. *Phytopathology*, 59: 1632 – 1637.
- Eisenback J D, Hirschmann H, Sasser J N. 1986. The four most common root knot nematode classification guide. Translated by Yang Baojun. Kunming: People's Publishing House. (in Chinese)
- Eisenback J D, Hirschmann H, Sasser J N. 1986. 四种最常见根结线虫分类指南. 杨宝君译. 昆明: 云南人民出版社.
- Eulgem T, Rushton P J, Robatzek S, Somssich I E. 2000. The WRKY superfamily of plant transcription factors. *Trends in Plant Science*, 5 (5): 199 – 206.
- Fery R L, Dukes P D. 1996. The inheritance of resistance to the southern root-knot nematode in 'Carolina Hot' cayenne pepper. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 121: 1024 – 1027.
- Gheysen G, Fenoll C. 2002. Gene expression in nematode feeding sites. *Annu Rev Phytopathology*, 40: 191 – 219.
- Gilbert J C, McGuire D C. 1956. Inheritance of resistance to severe root knot from *Meloidogyne incognita* in commercial type tomatoes. *Proc Amer Soc Hort Sci*, 68: 437 – 442.
- Goggin F L, Jia L, Shah G, Hebert S, Williamson V M, Ullman D E. 2006. Heterologous expression of the *Mi-1.2* gene from tomato confers resistance against nematodes but not aphids in eggplants. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 19: 383 – 388.

- Hare W W. 1956. Resistance in pepper to *Meloidogyne incognita* acrita. *Phytopathology*, 46: 98 - 104.
- Hendy H, Dalmasso A, Cardin C. 1985. Differences in resistant *Capsicum annuum* attacked by different *Meloidogyne* species. *Nematologica*, 31: 72 - 78.
- Ho J Y, Weide R, Ma H M, Lambert K N, Koornneef M, Zabel P, Williamson V M. 1992. The root-knot nematode resistance gene (*Mi*) in tomato: Construction of a molecular linkage map and identification of dominant cDNA markers in resistant genotypes. *Plant J*, 2 (6): 971 - 982.
- Hulbert S H, Webb C A, Smith S M, Sun Q. 2001. Resistance gene complexes: Evolution and utilization. *Annu Rev Phytopathol*, 39: 285 - 312.
- Jablonska B, Ammiraju J S S, Bhattacharai K K, Mantelin S, Martinez de Ilarduya O M, Roberts P A, Kaloshian I. 2007. The *Mi-9* gene from *Solanum arcanum* conferring heat-stable resistance to root-knot nematodes is a homolog of *Mi-1*. *Plant Physiol*, 143: 1044 - 1054.
- Jeff Ellis, Peter Dodds, Tony Pryor. 2000. Structure, function and evolution of plant disease resistance genes. *Current Opinion in Plant Biology*, 3: 278 - 284.
- Jia Shuang-shuang, Gao Rong-guang, Xu Kun. 2009. Screening and evaluation of tomato rootstocks for resistance to *Meloidogyne incognita*. *Scientia Agricultura Sinica*, 42 (12): 4301 - 4307. (in Chinese)
- 贾双双, 高荣广, 徐 坤. 2009. 番茄砧木对南方根结线虫抗性鉴定. *中国农业科学*, 42 (12): 4301 - 4307.
- Jia Shuang-shuang. 2012. Study on evaluation and mechanism of tomato rootstocks for resistance to *Meloidogyne incognita* [Ph. D. Dissertation]. Tai'an: Shandong Agricultural University. (in Chinese)
- 贾双双. 2012. 番茄砧木对南方根结线虫抗性鉴定及抗性机制研究[博士论文]. 泰安: 山东农业大学.
- Kaloshian I, Williamson V M, Miyao G, Lawn D A, Westerdahl B B. 1996. "Resistance-breaking" nematodes identified in California tomatoes. *Calif Agric*, 50: 18 - 19.
- Kaplan D T, Keen N T. 1980. Mechanisms conferring plant incompatibility to nematodes. *Revue de nématologie*, 3: 123 - 134.
- Karssen G. 2002. The plant-parasitic nematode genus *Meloidogyne goldi*, 1982 (Tylenchida) in Europe.
- Kouassi Abou Bakari, Kerlan Marie-Claire, Sobczak Miroslaw, Dantec Jean-Paul, Rouaux Claudia, Ellissèche Daniel. 2004. Resistance to the root-knot nematode *Meloidogyne fallax* in *Solanum sparsipilum*: Analysis of the mechanisms. *Nematology*, 6 (3): 389 - 400.
- Kuroyanagi S, Ishida A, Fukuta S. 2009. Development of a DNA marker tightly linked to the root-knot nematode resistance gene, *Mi*, in tomato. *Research Bulletin of the Aichi Agricultural Research Center*, 40: 35 - 40.
- Lamberti F. 1979. Economic importance of *Meloidogyne* spp. in subtropical and Mediterranean climates//Lamberti F, Taylor C E. Root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.): Systematic, biology and control. New York: Academic: 342 - 357.
- Li Hong-shuang, Li Jing-fu, Xu Xiang-yang. 2006. Identification of RAPD and SCAR markers linked to root-knot nematode resistant genes in tomato. *Acta Phytopathologica Sinica*, 36 (2): 155 - 158. (in Chinese)
- 李红双, 李景富, 许向阳. 2006. 番茄抗根结线虫病基因的 RAPD 和 SCAR 标记. *植物病理学报*, 36 (2): 155 - 158.
- Li Jun-ming, Song Yan, Chen Li-jing, Yang Yu-hong, Xu He-jin, Feng Lan-xiang, Zhang Zhi, Zhou Yong-jian. 2005. Simultaneous identification of multi-genes with resistance to root-knot nematode and tomato mosaic virus respectively by multiplex PCR markers in tomato. *Agricultural Biotechnology*, 13 (6): 698 - 702. (in Chinese)
- 李君明, 宋 燕, 陈丽静, 杨宇红, 徐和金, 冯兰香, 张 智, 周永健. 2005. 利用多重 PCR 反应同时筛选番茄 *Tm-22* 和 *Mi* 基因. *农业生物技术学报*, 13 (6): 698 - 702.
- Li Shu-min, Mao Zhen-chuan, Li Lei, Feng Dong-xin, Yang Yu-hong, Xie Bing-yan. 2008. Isolation of WRKY genes in the incompatible interaction between *Meloidogyne incognita* and *Capsicum annuum*. *Acta Horticulturae Sinica*, 35 (10): 1467 - 1472. (in Chinese)
- 李淑敏, 茆振川, 李 蕾, 冯东昕, 杨宇红, 谢丙炎. 2008. 辣椒抗根结线虫相关 WRKY 基因的分离. *园艺学报*, 35 (10): 1467 - 1472.
- Liu Wei-zhi. 1995. Technology for nematological research. Shenyang: Liaoning Science and Technology Press: 195 - 196. (in Chinese)
- 刘维志. 1995. 植物线虫学研究技术. 沈阳: 辽宁科学技术出版社: 195 - 196.
- Lu Xiu-hong, Huang Jin-ling, Liu Zhi-ming, Qin Bi-xia, Qiao Li-ya. 2012. Detection of NBS-LRR type disease resistance gene in the resistance cultivars of tomato to *Meloidogyne incognita*. *Journal of Huazhong Agricultural University*, 31 (2): 208 - 211. (in Chinese)
- 陆秀红, 黄金玲, 刘志明, 秦碧霞, 乔丽娅. 2012. 番茄抗南方根结线虫种质材料 NBS-LRR 类抗病基因的检测. *华中农业大学学报*, 31 (2): 208 - 211.
- McCarter J P, Mitreva M D, Martin J, Dante M, Wylie T, Rao U, Pape D, Bowers Y, Theising B, Murphy C V, Kloek A P, Chiapelli B J, Clifton S W, Bird D M, Waterston R H. 2003. Analysis and functional classification of transcripts from the nematode *Meloidogyne incognita*.

- Genome Biology, 4 (4): 1 – 8.
- McCarter J P. 2009. Molecular approaches toward resistance to plant-parasitic nematodes. Plant Cell Monographs, 15: 239 – 267 .
- Medina-Filho, Tanksley S. 1983. Breeding for nematode resistance. Handbook of Plant Cell Culture, 904 – 923.
- Milligan S B, Bodeau J, Yaghoobi J, Kaloshian I, Zabel P, Williamson V M. 1998. The root knot nematode resistance gene *Mi* from tomato is of the leucine zipper, nucleotide binding, leucine-rich repeat family of plant genes. Plant Cell, 10: 1307 – 1319.
- Nombela G, Williamson V M, Muniz M. 2003. The root-knot nematode resistance gene *Mi-1.2* of tomato is responsible for resistance against the whitefly *Bemisia tabaci*. Mol Plant Microbe Interact, 16: 645 – 649.
- Oh S K, Baek K H, Park J M, Yi S Y, Yu S H, Kamoun S, Choi D. 2008. *Capsicum annuum* WRKY protein *CaWRKY1* is a negative regulator of pathogen defense. New Phytologist, 177 (4): 977 – 989.
- Oh S K, Yi S Y, Yu S H, Moon J S, Park J M, Choi D. 2006. *CaWRKY2* a chili pepper transcription factor is rapidly induced by incompatible plant pathogens. Molecular Cell, 22 (1): 58 – 64.
- Paal J, Henselewski H, Muth J, Meksem K, Menendez C M, Salamini F, Ballvora A, Gerhardt C. 2004. Molecularcloning of the potato *Gro1-4* gene conferring resistance to pathotype Ro1 of the root cyst nematode *Globodera rostochiensis*, based on a candidate gene approach. Plant Journal, 38: 285 – 297.
- Park C J, Shin Y C, Lee B J, Kim K J, Kim J K, Paek K H. 2006. A hot pepper gene encoding WRKY transcription factor is induced during hypersensitive response to *Tobacco mosaic virus* and *Xanthomonas campestris*. Planta, 223 (2): 168 – 179.
- Pegard A, Brizzard G, Fazari A, Soucaze O, Abad P, Djian-Caporalino C. 2005. Histological characterization of resistance to different root-knot nematode species related to phenolics accumulation in *Capsicum annuum*. Phytopathology, 95: 158 – 165.
- Rodger S, Bengough A G, Griffiths B S, Stubbs V, Young I M. 2003. Does the presence of detached root border cells of *Zea mays* alter the activity of the pathogenic nematode *M. incognita*. Phytopathology, 93: 1111 – 1114.
- Rossi M, Goggin F L, Milligan S B, Kaloshian I, Ullman D E, Williamson V M. 1998. The nematode resistance gene *Mi* of tomato confers resistance against the potato aphid. Proc Natl Acad Sci USA, 95: 9750 – 9754.
- Sasser J. 1977. Worldwide dissemination and importance of the rootknot nematodes, *Meloidogyne* spp. J Nematol, 9: 26 – 29.
- Seah S, Yaghoobi J, Rossi M, Gleason C A, Williamson V M. 2004. The nematode-resistance gene, *Mi-1*, is associated with an inverted chromosomal segment in susceptible compared to resistant tomato. Theor Appl Genet, 108: 1635 – 1642.
- Smith P G. 1944. Embryo culture of a tomato species hybrid. Proc Am Soc Hortic Sci, 44: 413 – 416.
- Sun C X, Palmqvist S, Olsson H, Boren M, Ahlandsberg S, Jansson C. 2003. A novel WRKY transcription factor, *SUSIBA2*, participates in sugar signaling in barley by binding to the sugar-responsive elements of the iso1 promoter. Plant Cell, 15 (9): 2076 – 2092.
- Thies J A, Fery R L. 2002. Host plant resistance as an alternative to methyl bromide for managing *Meloidogyne incognita* in pepper. Journal of Nematology, 34: 374 – 377.
- Tzortzakakis E A, Adam M A M, Blok V C, Paraskevopoulos C, Bourtzis K. 2005. Occurrence of resistance-breaking populations of rootknot nematodes on tomato in Greece. Eur J Plant Pathol, 113: 101 – 105.
- Valerie. 2006. Nematode resistance in plants: The battle underground. TRENDS in Genetics, 22 (7): 396 – 403.
- Wang L H, Gu X H, Hua M Y, Mao S L, Zhang Z H, Peng D L, Yun X F, Zhang B X. 2009. A SCAR marker linked to the *N* gene for resistance to root-knot nematodes. Scientia Horticulture, 122: 318 – 322.
- Wei Zhen-lin, Dong Ling, Rui Yu-kui. 2007. Research progress of transgenic breeding of plant resistance to root-knot nematode. Northern Horticulture, (4): 70 – 72. (in Chinese)
- 魏振林, 董 玲, 芮玉奎. 2007. 植物抗根结线虫转基因育种研究进展. 北方园艺, (4): 70 – 72.
- Wen Ting-gang, Liu Feng-huai, Du Xiao-feng, Wu Chuan-wan, Wang Wei-zhong. 2008. Root knot nematode disease occurrence and control of progress. Anhui Agricultural Science Bulletin, 14 (9): 183 – 184. (in Chinese)
- 文廷刚, 刘凤淮, 杜小凤, 吴传万, 王伟中. 2008. 根结线虫病发生与防治进展. 安徽农学通报, 14 (9): 183 – 184.
- Williamson V M, Ho J Y, Wu F F, Miller N, Kaloshian I. 1994. A PCR-based marker tightly linked to the nematode resistance gene, *Mi*, in tomato. Theor Appl Genet, 87: 757 – 763
- Williamson V M. 1998. Root-knot nematode resistance genes in tomato and their potential for future use. Annu Rev Phytopathol, 36: 277 – 293.

- Williamson V W. 1999. Plant nematode resistance genes. *Current Opinion in Plant Biology*, 2: 327 - 331.
- Wu W W, Shen H L, Yang W C. 2009. Sources for heat-stable resistance to southern root-knot nematode (*Meloidogyne incognita*) in *Solanum lycopersicum*. *Agric Sci China*, 8: 697 - 702.
- Xu Xiao-ming, Xu Kun, Yu Qin, Zhang Xiao-yan. 2008b. The relationship between resistance to *Meloidogyne incognita* and phenylpropanes metabolism in roots of eggplant rootstock. *Acta Phytophylacica Sinica*, 35 (1): 43 - 46. (in Chinese)
- 徐小明, 徐 坤, 于 芹, 张晓艳. 2008b. 茄子砧木根系苯丙烷类代谢与抗南方根结线虫水平的关系. *植物保护学报*, 35 (1): 43 - 46.
- Xu Xiao-ming, Xu Kun, Yu Qin, Zhang Xiao-yan. 2008c. Screening and evaluation of eggplant rootstock for resistance to *Meloidogyne incognita*. *Acta Horticulturae Sinica*, 35 (10): 1461 - 1466. (in Chinese)
- 徐小明, 徐 坤, 于 芹, 张晓艳. 2008c. 茄子砧木对南方根结线虫抗性的鉴定与评价. *园艺学报*, 35 (10): 1461 - 1466.
- Xu Xiao-ming, Yu Qin, Xu Kun, Dong Can-xing, Wang Yu-guang. 2008a. Effects of infection with *Meloidogyne incognita* on reactive oxygen metabolism and correlated enzyme activities in roots of eggplant rootstock seedlings. *Acta Horticulturae Sinica*, 35 (12): 1767 - 1772. (in Chinese)
- 徐小明, 于 芹, 徐 坤, 董灿兴, 王玉光. 2008a. 南方根结线虫侵染对茄子砧木幼苗根系活性氧代谢及相关酶活性的影响. *园艺学报*, 35 (12): 1767 - 1772.
- Xu Xiao-yan, Liu Feng, Kang Hou-xiang, Zhang Zhu-qing, Zou Xue-xiao, Xie Bing-yan. 2011. Fine mapping of the root-knot nematode resistance gene *Me3* in pepper. *Acta Horticulturae Sinica*, 38 (2): 288 - 294. (in Chinese)
- 许小艳, 刘 峰, 康厚祥, 张竹青, 邹学校, 谢丙炎. 2011. 辣椒抗根结线虫基因 *Me3* 的精细定位. *园艺学报*, 38 (2): 288 - 294.
- Yaghoobi J, Yates J L, Williamson V M. 2005. Fine mapping of the nematode resistance gene *Mi-3* in *Solanum peruvianum* and construction of a *S. lycopersicum* DNA contig spanning the locus. *Mol Genet Genomics*, 274: 60 - 69.
- Yu Li, Zhu Wei-min, Xue Lin-bao, Yan Jun. 2006. Research progress of tomato root knot nematode disease. *China Vegetables*, (11): 35 - 38. (in Chinese)
- 于 力, 朱为民, 薛林宝, 阎 君. 2006. 番茄根结线虫病的研究进展. *中国蔬菜*, (11): 35 - 38.
- Yu Li, Zhu Ying-long, Wan Yan-hui, Yang Shao-jun, Zhu Wei-min, Xue Lin-Bao. 2008. Identification of *Ty-1* Gene and *Mi* gene by multiplex PCR reaction in tomato. *Molecular Plant Breeding*, 6 (1): 165 - 169. (in Chinese)
- 于 力, 朱英龙, 万慧慧, 杨少军, 朱为民, 薛林宝. 2008. 多重 PCR 技术鉴定番茄 *Ty-1* 和 *Mi* 基因. *分子植物育种*, 6 (1): 165 - 169.
- Zhang L Y, Zhang Y Y, Chen R G, Zhang J H, Wang T T, Li H X, Ye Z B. 2010. Ectopic expression of the tomato *Mi-1* gene confers resistance to root knot nematodes in lettuce (*Lactuca sativa*). *Plant Mol Biol Rep*, 28: 204 - 211.
- Zhang Li-ying, Chen Ru-gang, Zhang Jun-hong, Ouyang Bo, Xiao Jing-ha, Li Han-xia, Ye Zhi-biao. 2008. Cloning and analysis of resistance gene analogs from pepper (*Capsicum annuum* L.). *Scientia Agricultura Sinica*, 41 (1): 169 - 175. (in Chinese)
- 张丽英, 陈儒钢, 张俊红, 欧阳波, 肖景华, 李汉霞, 叶志彪. 2008. 辣椒抗病基因同源序列的克隆与分析. *中国农业科学*, 41 (1): 169 - 175.
- Zhang Li-ying. 2007. Tomato root-knot nematode resistant gene *SIMi* transferring into lettuce (*Lactuca sativa*) [M. D. Dissertation]. Wuhan: Huazhong Agricultural University. (in Chinese)
- 张丽英. 2007. 番茄抗根结线虫基因 *SIMi* 导入莴苣的研究[硕士论文]. 武汉: 华中农业大学
- Zhang Wei, Fang Yuan, Shen Huo-lin. 2012. Mapping of a southern root-knot nematode resistance gene in pepper and marker-assisted selection. *Journal of China Agricultural University*, 17 (2): 102 - 107. (in Chinese)
- 张 维, 方 源, 沈火林. 2012. 辣椒抗南方根结线虫基因的定位及标记辅助选择. *中国农业大学学报*, 17 (2): 102 - 107.
- Zhang Yu, Zhang Xiao-fen, Chen Bin, Geng San-sheng, Li Huan-xiu. 2011. Development of EST-SSR marks linked to *Me1*, a nematodes resistance gene in pepper. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 25 (5): 933 - 938. (in Chinese)
- 张 宇, 张晓芬, 陈 斌, 耿三省, 李焕秀. 2011. 与辣椒抗根结线虫基因 *Me1* 紧密连锁的 EST-SSR 标记开发. *核农学报*, 25 (5): 933 - 938.
- Zhao Hong-hai, Wu Xia, Chi Xiao-hong. 2004. Determination of different tomato varieties on infection of root-knot nematode. *Journal of Laiyang Agricultural College*, 21 (2): 180 - 181. (in Chinese)
- 赵洪海, 武 侠, 迟晓红. 2004. 不同番茄品种对根结线虫的感染性测定简报. *莱阳农学院学报*, 21 (2): 180 - 181.
- Zheng Jing-yuan, Zou Xue-xiao, Mao Zhen-chuan, Chen Guo-hua, Xie Bing-yan. 2010. Cloning and analysis of gene *CaRKNIF2* isolated from *Capsicum annuum* induced by *Meloidogyne incognita*. *Scientia Agricultura Sinica*, 43 (24): 5046 - 5054. (in Chinese)
- 郑井元, 邹学校, 茆振川, 陈国华, 谢丙炎. 2010. 南方根结线虫诱导辣椒基因 *CaRKNIF2* 的克隆与分析. *中国农业科学*, 43 (24): 5046 - 5054.