

我国蔬菜根结线虫发生、致害和绿色防控研究进展

金娜¹ 陈永攀² 刘倩^{2,3} 简恒^{2*}

(1. 北京农业职业学院, 北京 102442; 2. 中国农业大学植物保护学院植物病理学系, 北京 100193;
3. 三亚中国农业大学研究院, 海南 三亚 572025)

摘要: 根结线虫是威胁我国蔬菜生产的最重要病原物类群之一, 寄主达 3 000 多种, 每年造成的蔬菜损失价值高达 5 亿美元, 目前缺乏安全高效的防治方法。近年来, 随着保护地蔬菜种植面积的增加, 根结线虫病对我国蔬菜生产的危害逐年加重, 因此必须加强对蔬菜根结线虫病发生、致害和防治的深入研究。该文对近 10 年来我国根结线虫的发生分布和危害、主要种类、鉴定和快速诊断方法、成灾规律、与植物的互作及机理、绿色防控等方面的研究进展进行综述, 并展望我国根结线虫的研究趋势。

关键词: 根结线虫; 发生规律; 快速诊断; 致病机理; 绿色防控

Research progresses in occurrence, diagnoses, pathogenic mechanisms and integrated management of vegetable root-knot nematodes in China

Jin Na¹ Chen Yongpan² Liu Qian^{2,3} Jian Heng^{2*}

(1. Beijing Vocational College of Agriculture, Beijing 102442, China; 2. Department of Plant Pathology, College of Plant Protection, China Agricultural University, Beijing 100193, China; 3. Sanya Institute of China Agricultural University, Sanya 572025, Hainan Province, China)

Abstract: Root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.) are one of the most important pathogens threatening vegetable production in China, which annually causes about 0.5 billion US\$ loss in vegetable production. Safe and efficient management techniques for root knot nematodes are urgently needed. In recent years, with the increase of acreage in protected vegetable production, the harm of root-knot nematodes to vegetable production in China has been increasing year by year. Therefore, it is necessary to strengthen the research on the occurrence, harm and control of root-knot nematodes. In this paper, the occurrence, distribution, damage loss, main pathogen species, identification and rapid diagnosis methods, causes and patterns of outbreaks, pathogenic mechanism, interactions between root-knot nematodes and plants and green control measures of root knot nematodes in China in past ten years were summarized and reviewed, and the future directions for research of root knot nematodes in China were also prospected.

Key words: *Meloidogyne* spp.; occurrence regularity; rapid diagnosis; pathogenic mechanism; interaction, integrated management

植物寄生线虫是植物侵染性病害的重要病原物之一, 根结线虫 *Meloidogyne* spp. 是一类重要的植物寄生线虫, 严重威胁世界各地蔬菜、果树及其他农作物的生产, 每年在全球范围内造成的经济损失达到

数十亿美元(金娜等, 2015)。在我国, 随着保护地蔬菜种植面积的增加, 特别是日光温室的大面积推广以来, 复种指数增加, 加之重茬种植严重, 为根结线虫病的发生、发展提供了适宜环境, 使得土壤中根结线

基金项目: 三亚崖州湾科技城管理局项目(SYND-2021-11), 北京农业职业学院科技创新项目(XY-YF-21-02)

* 通信作者 (Author for correspondence), E-mail: hengjian@cau.edu.cn

收稿日期: 2022-02-11

虫得以积聚增殖,成为危害我国农作物生产的重要病害(卢志军,2016)。本文综述了过去10年来我国在蔬菜根结线虫的发生分布、对作物的危害,以及根结线虫主要种类、鉴定和快速诊断方法、成灾规律、致病机理及其与植物的互作、防治措施等方面的最新研究进展,以期为我国蔬菜根结线虫的研究提供重要信息,为进一步制订高效安全的根结线虫病绿色防控技术奠定基础。

1 根结线虫的发生、分布及危害

根结线虫隶属于线虫门、线形动物纲、小杆目、垫刃亚目、垫刃总科、根结线虫科、根结线虫属 *Meloidogyne* (Perry & Moens, 2011)。在我国分布广泛,在温带和寒冷地区的保护地栽培中均有根结线虫发生,尤其是在热带和亚热带地区,由于温度较高,线虫无需休眠越冬,导致根结线虫的发生非常普遍(赵磊等,2011)。迄今为止,根结线虫已在我国27个省市发生,在北京、辽宁、湖北、海南和黑龙江等省市都有根结线虫大面积发生和流行的报道(卢志军,2016)。根结线虫寄主范围广,超过3 000多种植物,在蔬菜作物中可寄生番葫芦科、茄科、豆科、十字花科和百合科等蔬菜,特别在番茄、黄瓜等蔬菜上发生最为严重(李瑞等,2020)。我国蔬菜种植面积超过1 100万 hm^2 ,因根结线虫为害造成约30%的减产,严重时甚至绝收,年经济损失约5亿美元(段玉玺,2011)。同时根结线虫病的发生又加重了枯萎病、根腐病等土传真菌病害和部分细菌病害的发生,已成为蔬菜生产的一大障碍(陈志杰等,2013)。黄伟明等(2010)调查发现海南省11个县市葫芦科蔬菜主产区根结线虫病的发病率均高于50%,部分地区达100%;李周容等(2020)对海南省蔬菜根结线虫病进行了田间随机采样调查,结果显示,蔬菜根结线虫病在海南省18市县均有发生,且大部分旱田连作地块病株率达到80%以上;成飞雪等(2010)调查结果显示湖南省13个县保护地蔬菜根结线虫病的发病率在80%以上;梁剡赫(2017)调查发现辽宁省大部分设施蔬菜生产区均有根结线虫病发生,吉林省和黑龙江省部分蔬菜生产区有根结线虫病发生,一般发病率在65%以上,严重地区发病率达100%;李天予(2020)调查发现河北省邯郸市主要设施蔬菜种植区近50%的采样点有根结线虫病发生,发病率在33%~60%之间;党金欢(2021)研究发现根结线虫病在新疆维吾尔自治区(简称新疆)昆玉市224团和皮山农场均有分布,平均发病率达到58.8%。四川省成都平原地区水旱轮作田根结线虫平均检出率为

40.25%(徐幸等,2021)。综上所述,我国根结线虫病发生面积逐年增加,危害程度逐年加重,已成为制约蔬菜生产的重要因素,引起有关部门的高度重视。

2 根结线虫主要种类、鉴定和快速诊断方法

2.1 主要种类

目前,世界上已报道的根结线虫有近100种,我国有58种(陈志杰等,2013)。其中南方根结线虫 *M. incognita*、花生根结线虫 *M. arenaria*、爪哇根结线虫 *M. javanica* 和北方根结线虫 *M. hapla* 这4种发生最为普遍,其所造成的作物损失占全部根结线虫所引起损失的90%以上(金娜,2016)。南方根结线虫为我国蔬菜主产区的优势种,可分为1、2、3、4号生理小种,以1号生理小种为优势生理小种(张铭真,2017)。花生根结线虫有2个生理小种,2号生理小种为优势生理小种,分布范围及为害程度仅次于南方根结线虫(崔江宽等,2021)。北方根结线虫由2个明显的细胞遗传学小种组成,即A小种和B小种(张晓博和王帅,2013)。

目前,根结线虫在我国诸多省区市均有分布。赵传波等(2015)在深圳市蔬菜基地鉴定出4种常见根结线虫;李克梅等(2015)在新疆的瓜果蔬菜上发现有南方根结线虫和北方根结线虫;李敏等(2017)对内蒙古自治区赤峰市20个根结线虫样本进行鉴定,均为南方根结线虫;蔡毓新等(2018)在河南省17个县市的设施蔬菜中只鉴定出了南方根结线虫;曹业凡等(2019)在四川省花椒上首次鉴定出了南方根结线虫;练冬梅等(2019)在福建省黄秋葵上鉴定出南方根结线虫;李天予(2020)发现邯郸市设施蔬菜根结线虫发生种类为南方根结线虫;宫远福(2020)对东北3省的根结线虫种类鉴定结果表明,黑龙江省、吉林省和辽宁省蔬菜根结线虫主要为南方根结线虫、北方根结线虫和花生根结线虫,其中南方根结线虫为优势种;党金欢(2021)调查发现昆玉市番茄根结线虫主要为南方根结线虫,无花果根结线虫有南方根结线虫、花生根结线虫和摩洛哥根结线虫 *M. morocciensis*;徐幸等(2021)在成都平原水旱轮作田共鉴定出5种根结线虫,即拟禾谷根结线虫 *M. graminicola*、花生根结线虫、南方根结线虫、北方根结线虫和爪哇根结线虫。

近年来,象耳豆根结线虫 *M. enterolobii* 已逐渐演变为海南省、广东省和福建省等华南地区蔬菜栽培中最重要的一种根结线虫,在蔬菜生产中造成的损失越来越严重(田潇潇等,2022)。随着温室保护地面积的不断增加,象耳豆根结线虫逐渐向北方地

区扩散,在我国的蔓延速度不断加快,应严密跟踪其扩散动向。李周荣等(2020)研究结果显示象耳豆根结线虫在海南省蔬菜上的检出率超过60%,已取代南方根结线虫成为蔬菜上的优势种类;Wang et al. (2015)在云南省发现了象耳豆根结线虫;王剑等(2015)在湖南省辣椒上发现了象耳豆根结线虫;张锋等(2014)在陕西省20个县市区的设施蔬菜上鉴定出了象耳豆根结线虫;刘晨等(2020)在陕西省发现象耳豆根结线虫还受害洛阳白菜。

2.2 鉴定和快速诊断方法

根结线虫的检测及鉴定方法包括传统的形态学鉴定和分子生物学鉴定。传统的形态学鉴定是最基本和重要的鉴定方法,主要是通过显微镜观察和测量根结线虫的雌虫、雄虫和2龄幼虫的形态,其中会阴花纹是根结线虫属最重要的分类形态特征。如梁剡赫(2017)通过观察根结线虫雌虫形态、雌虫会阴花纹及2龄幼虫,鉴定出东北地区所采集到的根结线虫样品全部为南方根结线虫。由于根结线虫种类众多,其形态特征在种内存在变异,因此形态学鉴定需要丰富的经验和技巧,对专业性有很高的要求。此外形态学鉴定并不能鉴定根结线虫生理小种。

生理小种的鉴定目前主要依靠鉴别寄主。Sasser & Triantaphyllou (1977)通过根结线虫对烟草、棉花、辣椒、西瓜、花生和番茄的致病性测定,将南方根结线虫分为4个生理小种,花生根结线虫分为2个生理小种。徐建华等(1999)利用烟草和棉花鉴定出我国南方根结线虫可分为1号生理小种和2号生理小种。廖金铃等(2003)通过烟草和番茄对我国南方地区的南方根结线虫进行了鉴定,共发现3个生理小种,其中以1号生理小种居多。利用鉴别寄主法可以鉴定常见根结线虫的种及其生理小种,结合生态学特征可以得到更准确的结果。

同工酶表型分析鉴定方法也可用于根结线虫的分类鉴定。种内的同工酶谱带一致,而种间则有不同,通过分析谱带类型即可进行根结线虫种的鉴定。秦公伟等(2010)利用酯酶和苹果酸脱氢酶对陕西省南部地区3个市的37个线虫群体进行鉴定,结果表明这些群体分别为南方根结线虫、花生根结线虫和北方根结线虫,并鉴定出1个包含南方根结线虫和花生根结线虫的混合群体。同工酶表型操作简单,且不易受环境影响,可靠性高。但仍具有一定的局限性,鉴定雌虫的效果较好,似乎不适用于卵的鉴定和检测(赵洪海,2000)。

分子生物学技术主要包括DNA探针、限制性片段长度多态性(restriction fragment length polymor-

phism, RFLP)分析、随机扩增多态性DNA(random amplified polymorphic DNA, RAPD)分析、序列特异扩增区(sequence characterized amplified region, SCAR)分析和实时荧光定量PCR等。如蒋寒等(2003)对我国南方地区30个根结线虫种群进行RAPD分析,从中筛选出多态性较好的12个引物;李周容等(2020)应用根结线虫的SCAR标记引物对海南省蔬菜根结线虫进行分子鉴定,鉴定出象耳豆根结线虫、南方根结线虫和爪哇根结线虫;梁剡赫(2017)采用ITS-PCR技术对东北地区温室蔬菜根结线虫样本进行鉴定,结果表明侵染东北3省蔬菜的根结线虫为南方根结线虫;李天予(2020)对邯郸市设施蔬菜根结线虫进行种类鉴定,采用通用引物和特异性引物扩增样品的rDNA-ITS序列,比对结果显示调查样品全部为南方根结线虫;徐幸等(2021)采用ITS-PCR技术对成都平原水旱轮作田常见根结线虫进行鉴定,共鉴定出5种根结线虫。双重PCR或多重PCR技术也是根结线虫鉴定的重要方法。如林宇等(2016)筛选出最具稳定性的3对特异性引物,构建了南方根结线虫、花生根结线虫和爪哇根结线虫的多重PCR检测体系,实现了3种根结线虫高效、准确的鉴定。宋志强等(2013)根据SCAR标记设计南方根结线虫的特异性引物和TaqMan探针,分别建立了卵和2龄幼虫的实时荧光PCR定量检测体系。

环介导等温扩增(loop-mediated isothermal amplification, LAMP)技术具有简便、快速、精确且成本低的特点(魏洪岩,2015),是鉴定根结线虫的重要手段。Niu et al. (2011)建立了一种LAMP技术可检测南方根结线虫、北方根结线虫、花生根结线虫和爪哇根结线虫,为根结线虫的监测和防治提供了技术支持;随后Niu et al. (2012)在5S DNA-IGS2的特异性区域设计LAMP引物,可特异性检测象耳豆根结线虫,其灵敏度比普通PCR方法高10倍;何旭峰等(2013)建立的LAMP技术可以从植物罹病组织中直接检测出象耳豆根结线虫;朱琳峰(2014)建立的北方根结线虫LAMP检测体系灵敏度比普通PCR方法高100倍;魏洪岩等(2016)通过LAMP特异性引物的设计、反应条件的优化及特异性和灵敏度的检测,建立了山茶根结线虫*M. camelliae*的LAMP快速检测体系;彭德良等(2012)在ITS区设计了北方根结线虫特异性引物用于LAMP检测;吴文涛等(2019)建立了能够从罹病植物组织中快速准确地检测出南方根结线虫、花生根结线虫和爪哇根结线虫的LAMP分子检测方法。但LAMP反应产物在检

测过程中易受到操作环境及试剂污染的影响而出现假阳性,因此高效、准确、成本低廉和简便的根结线虫快速检测和诊断技术还需要进一步研发和完善(魏洪岩,2015)。

2.3 毒性变异研究

自然界存在着多种抗线虫基因。目前番茄中共发现了9个抗根结线虫基因 *Mi-1*~*Mi-9*。其中 *Mi-1* 和 *Mi-9* 基因对南方根结线虫、花生根结线虫和爪哇根结线虫有较强的抗性作用;*Mi-4* 和 *Mi-5* 基因可以抗南方根结线虫和爪哇根结线虫;*Mi-2*、*Mi-3*、*Mi-6* 和 *Mi-8* 基因仅抗南方根结线虫(沈锦华,2016)。辣椒上抗根结线虫基因有 *Me* 家族基因 *Me1*~*Me8*、*Mech1*、*Mech2*、*CaMi* 和单显性基因 *N*(蒋丽芬等,2011)。在 *Me* 家族中,*Me4*、*Mech1* 和 *Mech2* 仅抗特定的根结线虫种和种群;*Me1*、*Me3*、*Me7* 和 *N* 基因的抗性广泛,可以抗南方根结线虫、花生根结线虫和爪哇根结线虫(陈志杰等,2013)。

Mi-1 是唯一被克隆和商品化利用的抗性基因,在番茄生产中发挥了巨大作用,我国含 *Mi-1* 基因的仙客1号、仙客6号以及中杂302等番茄品种对南方根结线虫均表现为高抗。但随着抗性品种的连年种植,毒性线虫群体开始出现。如徐建华等(1999)从我国广东省白菜上分离到1个南方根结线虫毒性群体 MIGD1-1,可在抗性番茄上大量繁殖和发育;冯辉等(2021)对我国6省19种不同寄主植物上的根结线虫群体进行毒力测定,发现山东省潍坊市蔬菜基地的1个南方根结线虫群体 CN19 可在携带 *Mi* 抗性基因的番茄上侵染繁殖,为毒性群体。此外 *Mi* 抗性基因在土壤温度高于 32℃ 时就会失去抗性(赵统敏等,2012)。为了弥补 *Mi-1* 基因在热稳定性及抗性中的不足,需要对其他根结线虫抗性基因加以研究利用,确定新的抗病基因,以加快抗线虫番茄的育种进程。目前在辣椒种植区还未发现抗 *Me* 基因的毒性线虫群体。但在实验室条件下,含有抗性基因 *Me* 的辣椒品种,经连续多代接种南方根结线虫后,也能够产生毒性群体(蒋丽芬等,2011)。另外,象耳豆根结线虫能够克服携带 *Mi-1* 基因番茄和携带 *N* 基因辣椒的抗性(田潇潇等,2022),但关于其如何克服番茄 *Mi-1* 基因介导的抗性目前尚不清楚。

研究表明孤雌生殖及基因组可塑性是根结线虫种群多样性的变异来源,无性生殖方式存在转位因子、染色体重排或者染色体组型的变异等多种变异来源,这些变异都可能导致毒性变异发生(杨明星等,2015)。根结线虫从非毒性到毒性种群的改变是由于出现了抗病基因型的突变型还是由于长期基因

选择压力下基因组逐渐改变其遗传变异机制仍然不清楚,在线虫中已经确定了3个编码非毒性效应子的基因 *msp-1*、*map-1* 和 *cg-1*,其缺失可导致 *Mi-1* 介导的抗性丧失(Semlat et al.,2001;Adam et al.,2014a)。目前,基于根结线虫基因组、转录组分析以及效应子候选基因功能的深入研究,将会进一步解析根结线虫毒性种群的多样性及毒性线虫的进化机制。

目前,SCAR 等分子生物学技术已用于特异性毒性线虫分子标记的挖掘利用。王刚(2014)开发了对 *Me3* 抗线虫基因具有毒性的线虫群体的 2 对 SCAR 标记,可以利用 PCR 快速检测毒性线虫的存在。今后,开发毒性线虫快速检测技术将成为研究重点,这对于了解毒性变异的发生情况以及抗性品种的布局都具有重要意义。

3 根结线虫成灾规律、致病机理及其与植物的互作

3.1 发生成灾规律

根结线虫雌虫将卵产于植物根表或根结上,每个卵囊含有几百个虫卵,卵在卵囊内发育成 1 龄幼虫,经蜕皮形成 2 龄幼虫,该龄幼虫是根结线虫侵染植物的唯一虫态,可以在土壤中移动,并在条件合适时通过头部敏感的化感器寻找植物根系,通过口针分泌纤维素分解酶和果胶裂解酶等酶类溶解植物细胞壁并侵入根系(Adam et al.,2014b)。根结线虫 2 龄幼虫侵入后迁移至维管束,食道腺分泌液诱导植物细胞膨大形成多核的巨细胞,然后在巨细胞内发育成 3 龄、4 龄幼虫直至成虫阶段(Moens et al.,2009)。根结线虫雄虫以蠕虫状离开寄主进入土壤;雌虫梨形寄生于根结,通过孤雌生殖或与雄虫交配产卵,完成生活周期。

根结线虫主要分布在地下 0~30 cm 土层中,以土壤表层 5~10 cm 土层内的数量最多,主要以卵和 2 龄幼虫随病残体存留在土壤中越冬,可存活 1~3 年(金娜,2016)。翌年条件适宜,越冬卵孵化为幼虫,侵入寄主。根结线虫生活史受温度的影响很大,土壤温度为 25~30℃、土壤湿度为 40%~70% 时发育最快,完成一个生活史需 25 d 左右;而当温度过高或过低时,所需时间更长。温度低于 10℃ 或高于 40℃ 时根结线虫很少活动,55℃ 处理 10 min 即死亡(Perry & Moens,2011)。在温室大棚蔬菜上根结线虫 1 年可以发生 5~6 代,一般在 3 月开始为害,第 1 代、第 2 代和第 3 代在 5—6 月发生,为第 1 个为害高峰期;6 月下旬—8 月上旬为害程度降低,是第 4 代;8 月下旬—10 月为第 2 个为害高峰期,是第 5 代和第 6 代(陈志

杰等,2013)。根结线虫主要通过土壤、病残体、灌溉水以及农机具等传播(党金欢,2021)。根结线虫在土壤pH 4~8、土壤质地疏松、盐分低、透气性好的砂壤土中发生严重(陈志杰等,2013)。

3.2 根结线虫致病的分子基础

根结线虫作为根结线虫病的病原,从寄主植物根部伸长区侵入,并在植物根细胞间向着根尖部位移动,绕过植物根部的环状物理屏障凯氏带(Holbein et al., 2019),然后向上移动进入维管组织。根结线虫会在维管组织中选择诱导5~7个维管细胞成为巨大细胞作为其取食位点(Escobar et al., 2015; Favery et al., 2016)。

3.3 致病基因的分离鉴定和功能分析

根结线虫在侵染寄生过程中会面临着植物的重重障碍,包括植物细胞壁对线虫移动的限制,植物免疫反应产生的胁迫,以及将维管细胞诱导形成巨大细胞的过程等(Sato et al., 2019)。而根结线虫为了成功寄生,会通过分泌效应蛋白帮助寄生,这些效应蛋白是由根结线虫的致病相关基因编码,在线虫的致病寄生中发挥着重要功能。最早由Ding et al. (1998)克隆到了根结线虫的第1个致病基因*Mi-cbp-1*,这一发现为根结线虫致病基因的分离鉴定拉开了序幕,随着分子生物学及生物信息学等技术手段的快速发展,克隆与鉴定根结线虫致病基因也逐步加快,在此过程中,我国研究人员紧跟国际前沿,对根结线虫致病基因的功能进行了大量研究,引起了国际同行的关注和反响。

华南农业大学廖金铃教授实验室通过抑制消减杂交获得了爪哇根结线虫的致病基因*MjNULG1a*,获得了水稻根结线虫*Meloidogyne graminicola*的3龄、4龄幼虫高表达的致病基因*MgMO237*和*MgMO289*(Lin et al., 2013; Chen et al., 2018; Song et al., 2021);此外,通过对爪哇根结线虫的分泌组进行筛选,克隆到了具有TTL结构域的效应蛋白基因*MjTTL5*(Lin et al., 2016)。中国农业大学简恒教授实验室以混合龄期的象耳豆根结线虫为材料进行了转录组测序,经过生物信息学分析,获得具有分泌信号肽、预测在线虫食道腺表达的75个潜在效应蛋白基因(Li et al., 2016)。中国农业科学院蔬菜花卉研究所谢丙炎研究员实验室通过对南方根结线虫的转录组测序,并经核定位信号预测,筛选到110个具有核定位信号的效应蛋白,并克隆到了效应蛋白基因*MiISE5*和*MiISE6*(Shi et al., 2018a, b)。通过对大量已发表基因组及转录组数据进行分析,并经过蛋白结构域预测,我国研究人员筛选并克隆到具有

特殊结构域的根结线虫致病基因有*Me-pel-1*(卓侃等,2011)、*Mj-eng-3*(Hu et al., 2013)、*Me-pel-2*(龙海波等,2016)、*MiMSP40*(Niu et al., 2016)、*MiMSP12*(Xie et al., 2016)、*MgGPP*(Chen et al., 2017)、*Mj-1-1*(扈丽丽等,2017)、*MeTCTP*(Zhuo et al., 2017)、*Mi-CM-3*(Wang et al., 2018)、*MgPDI*(Tian et al., 2019)、*MiMIF-2*(Zhao et al., 2019)、*MiRALF1/3*(Zhang et al., 2020)、*MiPDI1*(Zhao et al., 2020a)、*Mi-isc-1*(Qin et al., 2021)和*MiCTL1a*(Zhao et al., 2021)。

这些被克隆到的根结线虫候选致病基因功能大多未知,了解效应蛋白在植物细胞中发挥作用的部位尤为重要,现已有成熟的瞬时表达体系在本氏烟叶片细胞、洋葱表皮细胞或者原生质体中瞬时表达融合了标签蛋白如绿色荧光蛋白(green fluorescent protein, GFP)的效应蛋白载体,从而在共聚焦显微镜下观察效应蛋白在植物细胞中的定位。近年来,免疫组织化学法也被用于鉴定效应蛋白是否被分泌进入寄主植物中,并确定其在植物细胞中的定位,这种通过抗体直接鉴定根结线虫效应蛋白分泌进入植物组织中的证据非常有力,但由于特异性抗体制备困难、切片难以获得的原因,迄今为止,通过这种方法已经验证能够进入植物组织的效应蛋白也只有*Mj-NULG1a*(Lin et al., 2013)、*MgGPP*(Chen et al., 2017)、*Mi-MIF2*(Zhao et al., 2019)、*MiPDI1*(Zhao et al., 2020a)和*MiCTL1a*(Zhao et al., 2021)等。

由于根结线虫的基因组编辑技术尚未成功建立,现在主要是通过RNA干扰(RNA interference, RNAi)技术研究致病基因对根结线虫致病性的影响。根据将双链RNA(double-stranded RNA, dsRNA)或者小干扰RNA(small interfering RNA, siRNA)导入根结线虫体内方式的不同,可以将用于根结线虫效应子基因功能研究的RNAi方法分为2类,即浸泡法和寄主介导的RNAi法。浸泡法是指通过将根结线虫的2龄幼虫浸泡于事先合成并纯化好的dsRNA或者siRNA中,这种方法由于只能在线虫接种前进行浸泡处理,一旦线虫脱离浸泡液,干扰并不具有持久性,浙江大学郑经武教授实验室就使用dsRNA浸泡侵染前的水稻根结线虫,成功降低了致病基因*MgPDI*的表达量,由此导致根结线虫的侵染量也显著减少(Tian et al., 2019)。近年来,植物寄主介导的RNAi方法越来越多被应用于根结线虫效应子功能研究,这种方法能够持续表达dsRNA,具有较好的持久性。中国农业大学简恒教授实验室利用该方法成功干扰了编码*MiMSP40*、*MiMIF2*和*MiPDI1*等根结线虫效应蛋白基因的表达(Niu et al., 2016; Zhao

et al., 2019; 2020a), 并确定了他们对根结线虫致病性的影响。通过植物病毒在植物中表达 dsRNA 片段也被证实是一种有效的方法。中国农业科学研究院蔬菜花卉研究所谢丙炎研究员实验室用该方法成功降低了效应蛋白基因 *MiISE5* 和 *MiISE6* 的表达量 (Shi et al., 2018a, b); 华南农业大学廖金铃教授实验室也利用病毒介导的 RNAi 成功降低了 *MeTCTP* 和 *MjTTL5* 等致病基因的表达量, 并确定了其对根结线虫致病性的影响 (Lin et al., 2016; Zhuo et al., 2017)。

此外也可以通过在寄主植物中异位表达根结线虫致病基因的方式来研究其功能, 通过这种转基因植物不仅能够确定效应子在根结线虫致病性中的作用, 还能研究效应子对植物细胞生理以及生长发育的影响。随着转录组测序技术的普及, 通过对比分析异位表达效应子的拟南芥株系和野生型拟南芥株系其转录组变化也可以为根结线虫效应子的功能分析提供一些新线索。如在拟南芥中过量表达南方根结线虫效应蛋白基因 *MiISE5* 或 *MiISE6* 能够影响拟南芥的茉莉酸信号途径, 从而有利于线虫的寄生 (Shi et al., 2018a, b)。Zhao et al. (2020b) 同样通过这种方法揭示了南方根结线虫效应蛋白基因 *MiMIF2* 能够影响拟南芥中水杨酸的含量, 从而调节植物的免疫反应。

根结线虫从侵入点移动到维管部位以及在巨大细胞形成的过程中, 都需要通过分泌效应蛋白来软化植物细胞壁。华南农业大学廖金铃教授实验室克隆到的爪哇根结线虫效应蛋白 *Mj-eng-3* 就具有纤维素酶活性, 通过参与降解植物细胞壁来帮助线虫寄生 (Hu et al., 2013), 从象耳豆根结线虫中克隆到的果胶裂解酶类似基因 *Me-pel-1* 和 *Me-pel-2* 也可能通过类似作用来帮助线虫寄生 (卓侃等, 2011; 龙海波等, 2016)。由于根结线虫是活体寄生且生命周期长达几周, 因此在与植物互作的过程中需要分泌大量效应蛋白来克服寄主的免疫反应, 根结线虫会分泌效应蛋白抑制寄主免疫反应的产生, 如 *MiMSP40* (Niu et al., 2016)、*MiISE5* (Shi et al., 2018a)、*MiISE6* (Shi et al., 2018b)、*MgMO237* (Chen et al., 2018)、*MiMIF2* (Zhao et al., 2019)、*MiRALF1/3* (Zhang et al., 2020) 和 *MgMO289* (Song et al., 2021) 等能够抑制由病原菌或其病原相关分子 (pathogen-associated molecular patterns, PAMP) 诱导的免疫反应 (PAMP-triggered immunity, PTI), 根结线虫的效应蛋白 *MiMSP40* (Niu et al., 2016)、*Misp12* (Xie et al., 2016)、*Me-TCTP* (Zhuo et al., 2017)、*MgGPP* (Chen et al., 2017)、*MiMIF2* (Zhao et al., 2019) 和 *MgMO289* (Song

et al., 2021) 还可以抑制由不同病原物的激发子诱导的免疫反应 (effector-triggered immunity, ETI)。根结线虫的效应蛋白还可以通过直接调控植物的氧化还原平衡来使线虫免受活性氧 (reactive oxygen species, ROS) 胁迫的影响, 如爪哇根结线虫的效应蛋白 *Mj-TTL5*、南方根结线虫的效应蛋白 *MiCTL1a* 都可以通过调控植物产生 ROS 来帮助寄生 (Lin et al., 2016; Zhao et al., 2021)。此外根结线虫还会通过分泌效应蛋白来提高自己对植物免疫反应的耐受性, 如水稻根结线虫的效应蛋白 *MgPDI* 会被 H_2O_2 激活表达, 并提高水稻根结线虫对 H_2O_2 的耐受性, 效应蛋白 *MiMIF-2* 的表达不仅能够减少线虫感染过程中 H_2O_2 的产生量, 由于 *MiMIF-2* 具有互变异构酶活性, 也能够保护线虫免受 H_2O_2 损伤 (Tian et al., 2019; Zhao et al., 2020b)。此外, 根结线虫还会通过分泌效应蛋白干扰植物的激素合成通路从而帮助寄生, 如南方根结线虫的效应蛋白 *MiMSP12*、*Mi-CM-3* 和 *Mi-isc-1* 就能够通过影响植物激素水杨酸的合成来调控植物的免疫反应 (Xie et al., 2016; Wang et al., 2018; Qin et al., 2021)。

3.4 植物响应根结线虫寄生蛋白的分子基础

近年来, 通过应用酵母双杂交或免疫沉淀与质谱 (immunoprecipitation-mass, IP-MS) 联用等技术鉴定了一批根结线虫效应蛋白的植物靶标。华南农业大学廖金铃教授实验室通过酵母双杂交法筛选鉴定到效应蛋白 *MjTTL5* 的靶标是拟南芥铁氧-硫氧还原蛋白 (*Arabidopsis thaliana* ferredoxin-thioredoxin reductase catalytic subunit, AtFTRc), 两者互作能够提高植物清除 ROS 的能力, 从而帮助线虫寄生 (Lin et al., 2016); 效应蛋白 *MgMO237* 在水稻中的靶标有 2 个, 即富含半胱氨酸的重复分泌蛋白 55 (cysteine-rich repeat secretory protein 55, OsCRRSP55) 和病原相关蛋白 *OsBetvI*, 两者互作能够抑制植物的多重免疫反应, 进一步的研究表明 *MgMO237* 可能通过与水稻 *OsCRRSP55* 蛋白互作来调控茉莉酸激素信号传导, 从而抑制植物对线虫的防卫反应 (Chen et al., 2018; 李治文等, 2021)。中国农业大学简恒教授实验室应用酵母双杂交法筛选到效应蛋白 *MiPDI1* 在拟南芥和番茄中的靶标有 2 个, 即半胱氨酸蛋白酶 (cysteine protease, CYP) 和应激相关蛋白 *SAP12* (AN1-type stress-associated protein 12), 但经免疫共沉淀 (Co-immunoprecipitation, CoIP) 和双分子荧光互补 (bimolecular fluorescence complementation, BiFC) 试验验证发现 *MiPDI1* 只与 *SAP12* 互作, 调控植物中的氧化还原平衡, 从而有利于线虫的寄生

(Zhao et al., 2020a);应用 IP-MS 联用法筛选到 MiMIF2 的靶标是拟南芥膜连蛋白 (*Arabidopsis thaliana* annexins, AtAnn) 1 和 4, 并通过 Co-IP 和 BiFC 试验进行验证, 证明 MiMIF2 通过干扰 AtAnn 介导的植物免疫反应来促进寄生, 进一步的研究表明两者互作也会导致植物抗病激素水杨酸的合成量下降 (Zhao et al., 2019; 2020b)。中国农业科学研究院蔬菜花卉研究所谢丙炎研究员实验室通过 IP-MS 联用法鉴定到效应蛋白 MiCTL1a 能够与拟南芥过氧化氢酶 AtCAT3 互作, 影响植物过氧化氢酶的活性, 从而抑制植物免疫反应时 ROS 的爆发 (Zhao et al., 2021)。根结线虫的快速碱化因子 (rapid alkalization factor, RALF) 效应蛋白 MiRALF1/3 通过模仿植物的 RALF 与植物受体激酶 FERONIA 互作, 不仅可以抑制植物的免疫反应, 还能够帮助巨大细胞的形成 (Zhang et al., 2020)。

4 根结线虫病的防治措施

蔬菜根结线虫病的防治应以“预防为主, 综合治理”为方针, 综合利用农业防治、抗性品种选育、物理防治、化学防治和生物防治, 实现对蔬菜根结线虫病的可持续控制。

4.1 农业防治

研究发现设施蔬菜与较抗病或感病轻的甜椒、葱、蒜、韭菜、万寿菊和水稻等轮作, 或与速生的诱集作物如小白菜、芫荽、茴香、小葱和菠菜轮作, 不仅可以减轻根结线虫的侵染, 还可以增加蔬菜的产量 (李兴东等, 2016)。王丹等 (2020) 研究发现轮作万寿菊并将其粉碎还田, 对发病程度较轻的芹菜田根结线虫病的防效可达 62.4%, 防效与 20% 噻唑膦水乳剂相当。利用抗病砧木培育嫁接苗也可防治蔬菜根结线虫病。如采用优良番茄品种作接穗, 与抗病番茄砧木嫁接能有效防治根结线虫病, 还可促进番茄增产 (王明耀等, 2016)。黄瓜与黑籽南瓜嫁接可以有效提高植株的抗病性, 防治黄瓜根结线虫病 (姚美玲, 2018)。当前我国抗性砧木较稀缺, 寻找优良嫁接砧木将为今后蔬菜根结线虫病的防治提供资源。合理间作也是减轻根结线虫病环保且有效的途径。杨帆 (2020) 研究发现将白芥、白菜、万寿菊、薄荷、莴苣、茴香、黑麦草、分蘖洋葱或紫苏等植物与番茄等相伴种植能够提高番茄对根结线虫的抗性, 减轻根结线虫为害 (李晴晴, 2020)。此外加强田间管理, 及时清除田间病残体, 集中销毁; 深翻和日晒土壤; 清理田间杂草并合理施肥灌溉, 增强植株抗病能力; 选择无病土或基质育苗, 农机具及时消毒等措施都可

以有效降低根结线虫为害。

土壤改良也能有效防治根结线虫。向土壤中添加绿肥、工业废料等有机物质, 可以提高土壤肥力, 改良土壤微生物群落结构, 或分泌杀线虫的化合物等, 从而防治根结线虫 (Thoden et al., 2011)。例如, 添加曼陀罗、十字花科植物、万寿菊属植物和菊芋等植物绿肥施入土壤对根结线虫有明显的抑制作用 (高博等, 2020)。梁玉芹等 (2017) 利用竹醋液灌根来防治根结线虫病, 不仅可以抑制根结线虫, 还在一定程度上促进番茄果实品质的提升和产量的增长, 改善土壤结构, 补充土壤养分等。分蘖洋葱秸秆拌土、平菇培养废料、施用有机改性凹凸棒肥料对蔬菜根结线虫有较好的防效 (李增亮, 2018; 刘中良等, 2020; 王凯等, 2021)。

4.2 抗性品种选育

选育和利用抗根结线虫品种是一种经济、安全、有效防治根结线虫的措施。抗根结线虫基因 *Mi* 被最早发现并用于番茄种苗的商业化生产。辣椒的显性抗根结线虫 *N* 基因和 *Me* 基因已经被证实能有效控制根结线虫 (蒋丽芬等, 2011)。目前生产上应用的抗根结线虫番茄品种有金冠号、罗曼娜、仙客号、春展号、耐莫尼塔、春雪红、千禧、莱红 1 号、粉太郎号、伞番 2 号、佳红 6 号、金鹏 M6、MS、M18、M15s、MZ13、M6088 及 JPOS-6 等, 辣椒品种有日本朝天椒、早美和 22 号尖椒 (丁磊, 2017; 苏兰茜, 2017)。辣椒抗性筛选结果显示泡椒一号对南方根结线虫表现为中抗, 丰收五号、正大 128、天王星三号、红金条、线王八号和陇川 79 等品种表现为抗病 (王兵丽等, 2019)。黄瓜是根结线虫的重要寄主, 但目前并未在黄瓜中发现抗线虫基因, 而黄瓜近缘野生资源中含有抗根结线虫基因, 是栽培黄瓜遗传改良的丰富基因源和物质基础 (董邵云等, 2020)。Walters et al. (1997) 研究表明哈氏黄瓜有 1 对隐性基因 *mj* 可以控制对爪哇根结线虫的抗性; 陈劲枫等 (2003) 发现酸黄瓜对南方根结线虫具有抗性, 且抗性可以通过酸黄瓜与栽培黄瓜种间杂交和回交向栽培黄瓜转移; Walters & Wehner (1990) 研究发现刺角瓜对南方根结线虫、花生根结线虫和北方根结线虫都具有抗性。因此挖掘优质野生资源进行黄瓜抗根结线虫种质资源筛选已成为黄瓜遗传育种的紧迫任务。

抗根结线虫病育种在我国起步较晚, 抗性品种不足、效果不理想、抗性基因较单一、选择性强、毒性变异等问题制约着其在蔬菜生产上的应用。因此田间合理布局, 加强优质抗性品种的筛选, 通过转基因或基因组合的方法使作物获得更加广泛的抗性, 研

究毒性变异的机理是提高抗病品种开发利用的有效途径。

4.3 化学防治

化学防治是简便、快速、高效防治根结线虫的措施。目前,我国登记的防治根结线虫化学药剂有20多种,分为非熏蒸剂和熏蒸剂。常用的非熏蒸化学药剂包括10%噻唑磷、吡菌酰胺等(李今朝,2019)。噻唑磷是一种有机磷类非熏蒸性杀线虫剂,具有高效、低残留等优点。噻唑磷主要通过抑制根结线虫乙酰胆碱酯酶的合成来防治根结线虫,何成毅等(2010)和李春蕴(2015)研究发现,10%噻唑磷颗粒剂对番茄和黄瓜上根结线虫的防效可达60%以上。但伴随着噻唑磷的长期施用,目前已有根结线虫抗药性产生的报道(吴青松,2016)。氟吡菌酰胺是2017年上市的吡啶乙基苯酰胺类新型杀线虫剂,主要通过限制呼吸链中琥珀酸脱氢酶的电子转移,进而抑制线粒体呼吸,阻碍其产生能量,抑制病原菌生长,最终导致其死亡(李今朝,2019)。刘晓宇等(2018)使用41.7%氟吡菌酰胺悬浮剂138倍稀释液灌根处理对番茄根结线虫病的防效高达76.0%,并可促进植株生长。李今朝(2019)滴灌施用41.7%氟吡菌酰胺悬浮剂能有效防治茄子根结线虫病,防效达70%以上。氟吡菌酰胺用量低,对于降低农药残留、保护生态环境具有重大意义。

熏蒸剂主要有硫酰氟、1,3-二氯丙烯、威百亩和棉隆等。硫酰氟是由陶氏益农公司开发的环保型气态杀线虫熏蒸剂,可以显著降低土壤中根结线虫的数量,对根结线虫病的防效达71.78%(姚玉荣等,2021)。席先梅等(2017)于黄瓜定植前,用98.1%的1,3-二氯丙烯·氯化苦胶囊剂进行土壤熏蒸处理,对黄瓜根结线虫病有较好的防效。范继巧等(2020)测定了3种熏蒸剂土壤消毒对黄瓜根结线虫病的防效,结果表明99.5%氯化苦液剂、98%棉隆微粒剂、42%威百亩水剂对黄瓜根结线虫病的防效为82%~97%,且对黄瓜生长无不良影响。熏蒸剂虽然操作方便,见效快,但却存在诸多安全隐患,如对人畜和土壤中其他有益微生物都有很高的毒性,容易引发环境污染等问题,因此这类药剂的使用受到严格限制。目前,我国在蔬菜生产上能够有效防治根结线虫的化学药剂很少,且伴随着人们对生态友好农药的要求,开发高效低毒、专一性农药,改进施药技术,或研究现有杀线虫剂的增效组合,以及将化学防治与农业防治、生物防治等结合以达到化学农药减量增效的目的,是根结线虫化学防治发展的一个重要方向。

4.4 生物防治

生物防治是利用植物、微生物或其产生的代谢产物来防治蔬菜根结线虫。生物防治绿色环保且高效,有利于农业生产的可持续发展。蔬菜根结线虫的生防微生物主要包括真菌、细菌和放线菌。真菌资源中我国研究应用较多的是淡紫拟青霉 *Paecilomyces lilacinus* 和厚垣普奇尼亚菌 *Pochonia chlamydosporia*。淡紫拟青霉已被产业化生产,广泛用于蔬菜根结线虫的生物防治。刘晓宇等(2020)研究表明淡紫拟青霉粉剂对番茄根结线虫的田间防效为44.0%,增产率为15.9%。另外,也有学者将淡紫拟青霉和其他防治方法相结合,取得了较好的防效。如聂海珍等(2016)将棉隆和淡紫拟青霉菌剂联合使用不仅能显著降低番茄根结线虫数量,防效较单独使用淡紫拟青霉提高了4.1倍,同时还能促进植株生长并提高产量。厚垣普奇尼亚菌是根结线虫卵及雌虫的寄生菌,目前已制成商品化制剂在田间应用,对蔬菜根结线虫的防效较好(金娜等,2016)。细菌资源如寄生细菌巴氏杆菌 *Pasteurella* sp. 对根结线虫有较好的防效,但巴氏杆菌是专性寄生,难以人工培养,所以产业化生产受到了限制。根际细菌假单胞菌寄主范围广,适应性强,既能分泌具有杀线虫活性的代谢产物,诱导植物抗性,又能促进植物生长。如荧光假单胞菌 *Psdeuomnoda fluerncnet* Sn-cb825 菌株能够诱导番茄抵抗南方根结线虫的侵染,降低根结指数并促进番茄生长发育(尤杨等,2018)。放线菌中的链霉菌是一类控制植物病原线虫的重要微生物资源,该类菌主要以拮抗或毒杀方式作用于线虫。如阿维链霉菌 *Streptomyces avermitilis* 产生的一种十六元大环内酯化合物阿维菌素可抑制线虫神经,导致线虫麻痹死亡,现已被开发为商业化杀线虫剂。全连芳和邵玉丽(2015)用1.8%阿维菌素乳油灌根,对蔬菜根结线虫的防效达76%~82%。

杀线虫植物的研究较早,到目前为止已有102科316种植物被报道具有杀线虫活性,如曼陀罗、大蒜、薄荷、蓖麻、茵陈蒿、日本杉、万寿菊、合欢叶和黄菊花等(王诗雯,2018)。苦参碱是从豆科植物苦参中提取的全部生物碱,是一种低毒、低残留的植物源农药,目前已在田间广泛应用,对蔬菜根结线虫的田间防效可达60%以上(刘晓宇等,2020)。辣根素是从辣根中提取出来的一类天然含硫次生代谢产物,主要成分为异硫氰酸烯丙酯,在田间对蔬菜根结线虫有很好的防效,目前已产业化生产(李迎宾等,2018)。

4.5 物理防治

物理防治主要是通过阳光消毒、土壤熏蒸、土壤

热水处理、石灰氮、臭氧处理等措施防治根结线虫。土壤阳光消毒可杀死土壤表层中的蔬菜根结线虫2龄幼虫。如冯推紫等(2018)在海南省研究发现通过覆盖透明塑料地膜对土壤产生的高温可以有效减少根结线虫数量;王山松(2021)采用地表覆膜蒸汽消毒2 h,根结线虫的虫口减退率为92.9%,对番茄根结线虫的防效达92.7%。但该方法操作比较繁琐,未能大面积推广(赵晓曼,2021)。石灰氮土壤消毒可降低土壤中根结线虫等土传病原菌的数量,同时补充土壤氮肥和钙肥,促进有机物的腐熟等。氰氨化钙土壤改良与修复技术可以有效杀灭土壤中的根结线虫(刘玉云和吕丽英,2017)。此外,一般休闲期土壤淹水处理2~3周,大多数线虫会窒息而死,可以防治根结线虫为害。陈志杰等(2008)研究发现田间经过90 d水淹处理后,黄瓜根结线虫病的发病率可降低78.9%。但淹水处理会降低棚室利用率,长期淹水会造成土壤板结,养分淋溶,通透性变差,从而影响作物产量(段玉玺,2011)。土壤通电6 min可以杀死土壤中的根结线虫,且可增加黄瓜产量(陈曦,2019)。此外红光可以诱导番茄抗南方根结线虫感染(蔡加星,2016)。微波辐射处理可以影响根结线虫的生长发育(王明友等,2013)。根结线虫一般生存于pH 4~6的砂壤土中,通过施加碱性肥料或深耕翻土破坏其生存条件,可达到较好的防效(郑婷婷,2019)。

5 问题与展望

5.1 蔬菜根结线虫发生分布产生新变化

全球变暖及设施蔬菜的大面积推广为蔬菜根结线虫的发生提供了适宜环境,导致根结线虫在我国发生面积逐年扩大,成为影响我国蔬菜安全生产的一大障碍。目前除了我国常见的4种根结线虫外,象耳豆根结线虫的蔓延速度不断加快,成为华南一些地区的优势种群,同时在北方多地的温室中也被检出,如不及时控制其蔓延,将会给我国蔬菜生产带来新的问题。

随着连年种植抗性品种,毒性线虫群体开始出现,此外*Mi*抗性基因在高温下失去了抗性,因此今后亟需开发其他根结线虫抗性基因,以加快抗线虫番茄育种。象耳豆根结线虫具高度致病性,能够克服携带*Mi-1*基因番茄和携带*N*基因辣椒的抗性,今后要深入研究象耳豆根结线虫克服抗病基因的机理。

5.2 快速检测诊断技术

常规的形态学检测和分子检测技术不能从植物

和土壤中快速、简便地检测根结线虫。目前,根结线虫的快速检测技术主要是LAMP技术,该技术快速简便,灵敏度高。但引物设计较难且要求高,不能进行长链DNA扩增,易被污染且会产生假阳性。因此高效、准确、成本低廉和简便实用的根结线虫快速检测和诊断技术还需要进一步研发和完善。此外开发根结线虫毒性群体的分子标记可快速检测毒性线虫群体,对了解毒性变异的发生情况以及抗性品种的合理布局都具有重要意义,将成为今后研究的重点。

5.3 致病机理

根结线虫分泌进入植物组织的效应蛋白是其入侵寄生期间的主要武器,对此在未来根结线虫致病机理研究中也有一些新的科学问题值得特别关注。一是需要进一步对根结线虫寄生致病核心效应子的鉴定和功能研究,此外,之前的研究多集中在根结线虫的食道腺效应子,而关于非食道腺效应子的筛选鉴定及功能分析的研究报道并不多;二是需要加强根结线虫与植物互作的研究,鉴定一些植物的感线虫病基因,为创建新型抗线虫作物品种奠定基础 and 提供靶标;三是需要进一步解析根结线虫分泌的数量众多的效应子是如何协同工作帮助线虫寄生的。尽管近年来我国在根结线虫效应子功能的研究方面取得了长足进步,但与国际顶级实验室在研究策略和方法上的原创性以及在线虫与植物互作的分子机理方面还需要进一步加强,以期进一步解析根结线虫的致病机理。

5.4 根结线虫防治技术

目前,根结线虫的防治措施主要依靠化学防治,但化学防治污染环境,对人畜健康有影响,许多化学农药都被禁止或限制使用,且根结线虫对许多常用药剂已出现了抗性,因此开发高效低毒的药剂,改进施药技术,或研究现有杀线虫剂的增效组合,以及将化学防治与农业防治、生物防治等结合以达到化学农药减量增效的目的,这将是未来根结线虫化学防治发展的一个重要方向。目前已有许多生防菌株被报道,但商业化生产、大规模推广应用的很少。主要是由于大规模生产、运输、储存、防效不稳定等因素制约了其进一步的开发和利用,因此筛选和研发高效稳定的根结线虫生防制剂,以及优化生防制剂的生产施用技术是今后研究的热点。应用抗性品种是防治根结线虫最经济有效的措施,但是由于毒性线虫的快速产生及扩繁使得抗线虫基因的持久利用面临重大挑战。因此针对毒性线虫的多样性及毒性变异机理,开发新的抗性种质资源、品种的合理

布局仍然是未来研究的重点。根结线虫对黄瓜为害严重,目前还未在黄瓜中发现抗线虫基因,通过种间杂交发掘利用黄瓜近缘野生种的抗根结线虫基因将是今后开发抗性种质资源的重要途径。

参 考 文 献 (References)

- Adam M, Hallmann J, Heuer H. 2014b. Identification of *msp1* gene variants in populations of *Meloidogyne incognita* using PCR-DGGE. *Journal of Nematology*, 46(3): 275–280
- Adam M, Westphal A, Hallmann J, Heuer H. 2014a. Specific microbial attachment to root knot nematodes in suppressive soil. *Applied and Environmental Microbiology*, 80(9): 2679–2686
- Cai JX. 2016. Study on control technology of *Meloidogyne incognita* in tomato. Master thesis. Hangzhou: Zhejiang University (in Chinese) [蔡加星. 2016. 番茄南方根结线虫防控技术的研究. 硕士学位论文. 杭州: 浙江大学]
- Cai YX, Tang YL, Shi XJ, Yang F. 2018. Investigation and identification of vegetable root knot nematodes species in Henan. *China Cucurbits and Vegetables*, 31(10): 41–44 (in Chinese) [蔡毓新, 唐艳领, 史宣杰, 杨凡. 2018. 河南省设施保护地蔬菜根结线虫种类调查及鉴定. *中国瓜菜*, 31(10): 41–44]
- Cao YF, Wang LF, Wang XZ, Xu ZL, Li Y, Yao L. 2019. Identification of root-knot nematode on *Zanthoxylum armatum* var. *novemfolius*. *Plant Protection*, 45(5): 242–246 (in Chinese) [曹业凡, 汪来发, 王曦苗, 徐志伦, 李央, 姚玲. 2019. 九叶青花椒根结线虫病的病原鉴定. *植物保护*, 45(5): 242–246]
- Chen JF, Zhuang FY, Lu MH, Qian CT, Ren G. 2003. Phylogenetic relationships in *Cucumis* (Cucurbitaceae) revealed by SSR and RAPD analyses. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 41(5): 427–435 (in Chinese) [陈劲枫, 庄飞云, 透明辉, 钱春桃, 任刚. 2003. 采用SSR和RAPD标记研究黄瓜属(葫芦科)的系统发育关系. *植物分类学报*, 41(5): 427–435]
- Chen JS, Hu LL, Sun LH, Lin BR, Huang K, Zhuo K, Liao JL. 2018. A novel *Meloidogyne graminicola* effector, MgMO237, interacts with multiple host defence-related proteins to manipulate plant basal immunity and promote parasitism. *Molecular Plant Pathology*, 19(8): 1942–1955
- Chen JS, Lin BR, Huang QL, Hu LL, Zhuo K, Liao JL. 2017. A novel *Meloidogyne graminicola* effector, MgGPP, is secreted into host cells and undergoes glycosylation in concert with proteolysis to suppress plant defenses and promote parasitism. *PLoS Pathogens*, 13(4): e1006301
- Chen X. 2019. Test of soil electrochemical sterilization for *Meloidogyne incognita* Chitwood in cucumber soil. *Agricultural Engineering*, 9(3): 104–106 (in Chinese) [陈曦. 2019. 土壤电处理技术防治黄瓜土壤根结线虫试验. *农业工程*, 9(3): 104–106]
- Chen ZJ, Zhang F, Zhang SL, Yang ZS, Wang Q, Zhang ZL, Lei H. 2008. Studies on different control measures of the cucumber root knot nematodes disease in solar greenhouse of Shaanxi. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 24(1): 367–370 (in Chinese) [陈志杰, 张锋, 张淑莲, 杨兆森, 王琦, 张战利, 雷虹. 2008. 温室黄瓜根结线虫病非化学防治技术研究初报. *中国农学通报*, 24(1): 367–370]
- Chen ZJ, Zhang SL, Zhang F. 2013. Control basis and technology of root knot nematode in protected vegetables. Beijing: Science Press (in Chinese) [陈志杰, 张淑莲, 张锋. 2013. 设施蔬菜根结线虫防治基础与技术. 北京: 科学出版社]
- Cheng FX, Zhang DY, He MY, Cheng J, Xiao QM, Liu Y. 2010. Species identification and occurrence investigation of root-knot nematodes on vegetables in Hunan Province. *Plant Protection*, 36(5): 128–132 (in Chinese) [成飞雪, 张德咏, 何明远, 程菊娥, 肖启明, 刘勇. 2010. 湖南省蔬菜根结线虫发生及种类鉴定. *植物保护*, 36(5): 128–132]
- Cui JK, Ren HH, Meng HG, Chang D, Jiang SJ. 2021. Research progress on the occurrence and control of tobacco root knot nematode in China. *Acta Phytopathologica Sinica*, 51(5): 663–682 (in Chinese) [崔江宽, 任豪豪, 孟颀光, 常栋, 蒋士君. 2021. 我国烟草根结线虫病发生与防治研究进展. *植物病理学报*, 51(5): 663–682]
- Dang JH. 2021. Identification of root-knot nematodes in protected tomatoes and figs in Kunyu City and research on their control. Master thesis. Ala'er: Tarim University (in Chinese) [党金欢. 2021. 昆玉市设施番茄和无花果根结线虫的鉴定及防治研究. 硕士学位论文. 阿拉尔: 塔里木大学]
- Ding L. 2017. Appraisal and biocontrol mechanism of biocontrol bacteria PFMP-5 against root-knot nematodes. Master thesis. Taigu: Shanxi Agricultural University (in Chinese) [丁磊. 2017. 生防细菌PFMP-5对根结线虫的生防机制及其应用研究. 硕士学位论文. 太谷: 山西农业大学]
- Ding X, Shields J, Allen R, Hussey RS. 1998. A secretory cellulose-binding protein cDNA cloned from the root-knot nematode (*Meloidogyne incognita*). *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 11(10): 952–959
- Dong SY, Miao H, Bo KL, Zhang SP, Gu XF. 2020. Research progress on wild relatives of cucumber. *Journal of Plant Genetic Resources*, 21(6): 1446–1460 (in Chinese) [董邵云, 苗晗, 薄凯亮, 张圣平, 顾兴芳. 2020. 黄瓜近缘野生资源的研究进展. *植物遗传资源学报*, 21(6): 1446–1460]
- Duan YX. 2011. *Plant nematology*. Beijing: Science Press (in Chinese) [段玉玺. 2011. *植物线虫学*. 北京: 科学出版社]
- Escobar C, Barcala M, Cabrera J, Fenoll C. 2015. Overview of root-knot nematodes and giant cells. *Advances in Botanical Research*, 73: 1–32
- Fan JQ, Zhang DB, Zhang ZJ, Han PJ, Zhao JQ. 2020. Effects of soil disinfection with three fumigants on the control of cucumber root-knot nematode. *Journal of Shanxi Agricultural Sciences*, 48(9): 1514–1516 (in Chinese) [范继巧, 张殿斌, 张治家, 韩鹏杰, 赵家琪. 2020. 3种熏蒸剂土壤消毒对黄瓜根结线虫病的防治效果. *山西农业科学*, 48(9): 1514–1516]
- Favery B, Quentin M, Jaubert-Possamai S, Abad P. 2016. Gall-forming root-knot nematodes hijack key plant cellular functions to induce multinucleate and hypertrophied feeding cells. *Journal of Insect Physiology*, 84: 60–69
- Feng H, Zhao M, Zhou DM, Zhang JF, Zhang AH, Yang RM, Huang WK, Wei LH. 2021. Intraspecific variability of the southern root-knot nematode *Meloidogyne incognita* in China. *Journal of Plant*

- Protection, 48(2): 423–433 (in Chinese) [冯辉, 赵敏, 周冬梅, 张金凤, 张爱华, 杨荣明, 黄文坤, 魏利辉. 2021. 南方根结线虫中国分离群体种内变异分析. 植物保护学报, 48(2): 423–433]
- Feng TZ, Pei YL, Sun YF, Chen Y, Long HB. 2018. Evaluation of soil solarization for controlling root-knot nematodes on tropical peppers in open-fields. Fujian Journal of Agricultural Sciences, 33(11): 1172–1175 (in Chinese) [冯推紫, 裴月令, 孙燕芳, 陈园, 龙海波. 2018. 阳光消毒防治海南冬季辣椒根结线虫病效果评价. 福建农业学报, 33(11): 1172–1175]
- Gao B, Hao YL, Liu QP, Qi MY, Zhang W, Zhao WQ, Zhao YF. 2020. Inhibition of root knot nematode in protected soil by smashing and returning marigold. Northern Horticulture, (18): 32–37 (in Chinese) [高博, 郝永丽, 刘庆鹏, 琦明玉, 张玮, 赵伟强, 赵永锋. 2020. 万寿菊粉碎还田对设施土壤根结线虫的抑制作用. 北方园艺, (18): 32–37]
- Gong YF. 2020. Species distribution of root-knot nematodes in north-east China and analysis of chloride channel genes in *Meloidogyne incognita*. Master thesis. Shenyang: Shenyang Agricultural University (in Chinese) [宫远福. 2020. 东北地区根结线虫的种类分布及南方根结线虫氯离子通道基因分析. 硕士学位论文. 沈阳: 沈阳农业大学]
- He CY, Shao HJ, Wang HQ, Wang KF, Guo JN, He GJ, Sun Y, Li N. 2010. Control effect of 10% thiazolophosphine granules on eggplant root knot nematodes in protected areas. Shaanxi Journal of Agricultural Sciences, 56(6): 16–17 (in Chinese) [何成毅, 邵红军, 王红旗, 王科峰, 郭建安, 何国俊, 孙永, 李宁. 2010. 10% 噻唑膦颗粒剂防治保护地茄子根结线虫效果研究. 陕西农业科学, 56(6): 16–17]
- He XF, Peng H, Ding Z, He WT, Huang WK, Peng DL. 2013. Loop-mediated isothermal amplification assay for rapid diagnosis of *Meloidogyne enterolobii* directly from infected plants. Scientia Agricultura Sinica, 46(3): 534–544 (in Chinese) [何旭峰, 彭煊, 丁中, 贺文婷, 黄文坤, 彭德良. 2013. 植物罹病组织中象耳豆根结线虫的LAMP快速检测方法. 中国农业科学, 46(3): 534–544]
- Holbein J, Franke RB, Marhavý P, Fujita S, Górecka M, Sobczak M, Geldner N, Schreiber L, Grundler FMW, Siddique S. 2019. Root endodermal barrier system contributes to defence against plant-parasitic cyst and root-knot nematodes. The Plant Journal, 100(2): 221–236
- Hu LL, Cui RQ, Sun LH, Lin BR, Zhuo K, Liao JL. 2013. Molecular and biochemical characterization of the β -1, 4-endoglucanase gene *Mj-eng-3* in the root-knot nematode *Meloidogyne javanica*. Experimental Parasitology, 135(1): 15–23
- Hu LL, Zhuo K, Lin BR, Chen HY, Liao JL. 2017. Cloning, identification and RNA interference analysis of *Mj-I-1* gene from *Meloidogyne javanica*. Acta Phytopathologica Sinica, 47(1): 75–81 (in Chinese) [扈丽丽, 卓侃, 林柏荣, 陈海燕, 廖金铃. 2017. 爪哇根结线虫 *Mj-I-1* 基因的克隆、鉴定及RNAi表型分析. 植物病理学报, 47(1): 75–81]
- Huang WM, Chen MC, Xiao TB, Wang HF. 2010. A preliminary report on damage investigation and species identification of the root-knot nematodes on Cucurbitaceae vegetables in Hainan Island. Plant Protection, 36(4): 134–137 (in Chinese) [黄伟明, 陈绵才, 肖彤斌, 王会芳. 2010. 海南岛葫芦科蔬菜根结线虫危害性调查与种类鉴定初报. 植物保护, 36(4): 134–137]
- Jiang H, Liao JL, Hu XQ, Wang XR, Feng ZX. 2003. DNA polymorphism of root-knot nematodes in South China revealed by RAPD. Acta Phytopathologica Sinica, 33(6): 530–534 (in Chinese) [蒋寒, 廖金铃, 胡先奇, 王新荣, 冯志新. 2003. 我国南方地区主要根结线虫DNA变异的RAPD分析. 植物病理学报, 33(6): 530–534]
- Jiang LF, Mao ZC, Chen GH, Yang YH, Xie BY. 2011. Fitness cost and specialization of pepper *Me3* virulent population in the parthenogenetic nematode *Meloidogyne incognita*. Acta Horticulturae Sinica, 38(3): 479–486 (in Chinese) [蒋丽芬, 茆振川, 陈国华, 杨宇红, 谢丙炎. 2011. 南方根结线虫辣椒 *Me3* 毒性群体适合度代价及专化性分析. 园艺学报, 38(3): 479–486]
- Jin N. 2016. Production technique and effects on soil biological community of *Streptomyces rubrogriseus* HDZ-9-47. PhD thesis. Beijing: China Agricultural University (in Chinese) [金娜. 2016. 红灰链霉菌HDZ-9-47生产技术及对土壤生物群落的影响研究. 博士学位论文. 北京: 中国农业大学]
- Jin N, Liu Q, Jian H. 2015. Advances on biological control of plant-parasitic nematodes. Chinese Journal of Biological Control, 31(5): 789–800 (in Chinese) [金娜, 刘倩, 简恒. 2015. 植物寄生线虫生物防治研究新进展. 中国生物防治学报, 31(5): 789–800]
- Li CY. 2015. Efficacy test of fosthiazate on the prevention of cucumber root knot nematode disease. Agricultural Science & Technology and Equipment, (5): 29–30 (in Chinese) [李春蕴. 2015. 噻唑膦防治黄瓜根结线虫药效试验. 农业科技与装备, (5): 29–30]
- Li JZ. 2019. Preliminary research on fluopyram against eggplant *Meloidogyne incognita* spp. via chemigation. Master thesis. Nanning: Guangxi University (in Chinese) [李今朝. 2019. 滴灌施用氟吡菌酰胺防治茄子根结线虫的初步研究. 硕士学位论文. 南宁: 广西大学]
- Li KM, Dong YQ, Cao XS, Bayer. 2015. Occurrence and identification of root-knot nematode on greenhouse vegetables in Xinjiang. Plant Protection, 41(6): 191–194, 204 (in Chinese) [李克梅, 董艳秋, 曹雪松, 巴依尔. 2015. 新疆设施蔬菜根结线虫病发生调查及病原鉴定. 植物保护, 41(6): 191–194, 204]
- Li M, Bai QJ, Xi XM, Li YM, Jian H. 2017. Identification of the root-knot nematodes on vegetables in greenhouses in Chifeng City of Inner Mongolia. Acta Phytopathologica Sinica, 47(2): 286–288 (in Chinese) [李敏, 白全江, 席先梅, 李玉民, 简恒. 2017. 内蒙古赤峰市保护地蔬菜根结线虫种类鉴定. 植物病理学报, 47(2): 286–288]
- Li QQ. 2020. Bioactivity and control efficiency of three nematocides mixture against *Meloidogyne incognita* in tomato. Master thesis. Tai'an: Shandong Agricultural University (in Chinese) [李晴晴. 2020. 三种药剂组配对番茄南方根结线虫的生物活性与防效. 硕士学位论文. 泰安: 山东农业大学]
- Li R, Li HX, Xie BY, Lu ZQ, Luo N. 2020. The control mechanism of fungus *Trichoderma longibrachiatum* TL16 against root-knot nematode *Meloidogyne incognita*. Journal of Plant Protection, 47(2): 384–393 (in Chinese) [李瑞, 李惠霞, 谢丙炎, 卢智琴, 罗宁. 2020. 长枝木霉菌株TL16防治南方根结线虫的作用机理. 植物保护学报, 47(2): 384–393]

- Li TY. 2020. Current situation, species identification and toxicity variation of root-knot nematode in Handan protected vegetables. Master thesis. Handan: Hebei University of Engineering (in Chinese) [李天宇. 2020. 邯郸市设施蔬菜根结线虫发生现状、种类鉴定及毒性变异研究. 硕士学位论文. 邯郸: 河北工程大学]
- Li XD, Yao HZ, Zhang FR, Wang LG. 2016. Study on occurrence and control technology of root knot nematode in protected vegetables. *Agricultural Technology Service*, 33(15): 70–71, 18 (in Chinese) [李兴东, 姚焕钊, 张富荣, 王立光. 2016. 设施蔬菜根结线虫病发生危害及绿色防控技术研究. *农技服务*, 33(15): 70–71, 18]
- Li XY, Yang D, Niu JH, Zhao JL, Jian H. 2016. De novo analysis of the transcriptome of *Meloidogyne enterolobii* to uncover potential target genes for biological control. *International Journal of Molecular Sciences*, 17(9): 1442
- Li YB, Cao YS, Luo LX, Zhang ZP, Li JQ. 2018. Research progresses on the anti-microbial activity and application of allyl isothiocyanate in agriculture. *Plant Protection*, 44(5): 108–119 (in Chinese) [李迎宾, 曹永松, 罗来鑫, 张治萍, 李健强. 2018. 异硫氰酸烯丙酯的农用活性与应用研究进展. *植物保护*, 44(5): 108–119]
- Li ZL. 2018. Effects of different plant straws on tomato growth and soil microbial community in continuous cropping soil of tomato. Master thesis. Harbin: Northeast Agricultural University (in Chinese) [李增亮. 2018. 不同植物秸秆对连作番茄生长及土壤微生物群落的影响. 硕士学位论文. 哈尔滨: 东北农业大学]
- Li ZR, Long HB, Sun YF, Pei YL, Chen Y, Feng TZ. 2020. Occurrence and distribution of the root-knot nematode species in vegetables in Hainan Province. *Plant Protection*, 46(6): 213–216, 245 (in Chinese) [李周容, 龙海波, 孙燕芳, 裴月令, 陈园, 冯推紫. 2020. 海南省蔬菜根结线虫发生种类与分布. *植物保护*, 46(6): 213–216, 245]
- Li ZW, Liu PY, Chen JS, Liao JL, Lin BR, Zhuo K. 2021. Identification of rice genes responding to both the nematode effector MgMO237 and its interacting protein OsCRRSP55. *Biotechnology Bulletin*, 37(7): 88–97 (in Chinese) [李治文, 刘培燕, 陈建松, 廖金铃, 林柏荣, 卓侃. 2021. 线虫效应子 MgMO237 及互作蛋白 OsCRRSP55 在水稻中的共响应基因鉴定. *生物技术通报*, 37(7): 88–97]
- Lian DM, Lai ZF, Yao YF, Hong JJ. 2019. Pathogen identification of root-knot nematode on okra. *Fujian Agricultural Science and Technology*, (3): 40–42 (in Chinese) [练冬梅, 赖正锋, 姚运法, 洪建基. 2019. 黄秋葵根结线虫病的病原鉴定. *福建农业科技*, (3): 40–42]
- Liang YH. 2017. Investigation and identification of root knot nematode in greenhouse vegetable of northeast China. Master thesis. Shenyang: Shenyang Agricultural University (in Chinese) [梁刻赫. 2017. 东北地区设施蔬菜根结线虫发生情况与种类鉴定研究. 硕士学位论文. 沈阳: 沈阳农业大学]
- Liang YQ, Yang Y, Liu Y, Dong P, Zhang YC, Song BY. 2017. Control effect of root irrigation with bamboo vinegar on tomato root knot nematode. *Journal of Hebei Agricultural Sciences*, 21(4): 40–43 (in Chinese) [梁玉芹, 杨阳, 刘云, 董畔, 张彦才, 宋炳彦. 2017. 竹醋液灌根对番茄根结线虫的防治效果研究. *河北农业科学*, 21(4): 40–43]
- Liao JL, Jiang H, Sun LH, Hu XQ, Zhang ZR, Wang XR. 2003. Identification of species and race of root-knot nematodes on crops in southern China. *Journal of Huazhong Agricultural*, 22(6): 544–548 (in Chinese) [廖金铃, 蒋寒, 孙龙华, 胡先奇, 张志荣, 王新荣. 2003. 中国南方地区作物根结线虫种和小种的鉴定. *华中农业大学学报*, 22(6): 544–548]
- Lin BR, Zhuo K, Chen SY, Hu LL, Sun LH, Wang XH, Zhang LH, Liao JL. 2016. A novel nematode effector suppresses plant immunity by activating host reactive oxygen species-scavenging system. *New Phytologist*, 209(3): 1159–1173
- Lin BR, Zhuo K, Wu P, Cui RQ, Zhang LH, Liao JL. 2013. A novel effector protein, MJ-NULG1a, targeted to giant cell nuclei plays a role in *Meloidogyne javanica* parasitism. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 26(1): 55–66
- Lin Y. 2016. Establishment of multiplex PCR method for three important root knot nematodes. Tianjin: Animal, Plant and Food Testing Center of Tianjin Entry Exit Inspection and Quarantine Bureau (in Chinese) [林宇. 2016. 3种重要根结线虫多重PCR方法的建立. 天津: 天津出入境检验检疫局动植物与食品检测中心]
- Liu C, Chen ZJ, Yang YW, Zheng XH, Wang JZ, Zhang SL, Li YM. 2020. First report of *Meloidogyne enterolobii* infecting cabbage in Luonan County, Shaanxi Province. *Plant Protection*, 46(5): 156–159 (in Chinese) [刘晨, 陈志杰, 杨艺炜, 郑小慧, 王家哲, 张淑莲, 李英梅. 2020. 陕西省首次发现象耳豆根结线虫危害洛南白菜. *植物保护*, 46(5): 156–159]
- Liu XY, Chen LJ, Xing ZF, Wang HM, Duan YX. 2020. Field efficacy of four bio-nematicides against tomato root-knot nematodes. *Plant Protection*, 46(6): 228–232, 253 (in Chinese) [刘晓宇, 陈立杰, 邢志富, 王海明, 段玉玺. 2020. 4种生物源杀线剂对番茄根结线虫的田间防效. *植物保护*, 46(6): 228–232, 253]
- Liu XY, Chen LJ, Yao ML, Xing ZF, Zhao H, Zhu XF, Wang YY, Fan HY, Duan YX. 2018. Field control effect of a new pesticide flupiride on tomato root knot nematode. *China Plant Protection*, 38(8): 75–77 (in Chinese) [刘晓宇, 陈立杰, 姚美玲, 邢志富, 赵惠, 朱晓峰, 王媛媛, 范海燕, 段玉玺. 2018. 新型农药氟吡菌酰胺对番茄根结线虫的田间防效. *中国植保导刊*, 38(8): 75–77]
- Liu YY, Lü LY. 2017. Effects of calcium cyanamide soil improvement and remediation technology on tomato production. *Agricultural Engineering Technology*, 37(28): 73–75 (in Chinese) [刘玉云, 吕丽英. 2017. 氰氨化钙土壤改良与修复技术对番茄生产的影响. *农业工程技术*, 37(28): 73–75]
- Liu ZL, Gao JJ, Gu DY, Yan WQ. 2020. Mushroom dregs compost and control of tomato root-knot nematodes. *Northern Horticulture*, (6): 49–54 (in Chinese) [刘中良, 高俊杰, 谷端银, 闫伟强. 2020. 菌渣堆肥处理及其对番茄根结线虫病的防效. *北方园艺*, (6): 49–54]
- Long HB, Sun YF, Zeng FY, Peng J, Bai C. 2016. Identification and developmental analysis of a new pectate lyase gene *Me-pel2* in the root-knot nematode *Meloidogyne enterolobii*. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 37(1): 92–98 (in Chinese) [龙海波, 孙燕芳, 曾凡云, 彭军, 白成. 2016. 象耳豆根结线虫果胶酸裂解酶新基因 *Me-pel2* 的鉴定及发育表达分析. *热带作物学报*, 37(1): 92–98]
- Lu ZJ. 2016. Control efficiency of biological fumigation against veg-

- etable root-knot nematodes. PhD thesis. Beijing: China Agricultural University (in Chinese) [卢志军. 2016. 蔬菜根结线虫病生物熏蒸控制作用研究. 博士学位论文. 北京: 中国农业大学]
- Moens M, Perry RN, Starr JL. 2009. Root-knot nematodes. London: CABI
- Nie HZ, Sun MH, Li SD, Zhong ZM. 2016. Integrated control of root-knot nematode disease of tomato by dazomet and *Paecilomyces lilacinus*. Journal of Plant Protection, 43(4): 689–696 (in Chinese) [聂海珍, 孙漫红, 李世东, 钟增明. 2016. 棉隆与淡紫拟青霉联合防治番茄根结线虫病的效果评价. 植物保护学报, 43(4): 689–696]
- Niu JH, Jian H, Guo QX, Chen CL, Wang XY, Liu Q, Guo YD. 2012. Evaluation of loop-mediated isothermal amplification (LAMP) assays based on 5S rDNA-IGS2 regions for detecting *Meloidogyne enterolobii*. Plant Pathology, 61(4): 809–819
- Niu JH, Guo QX, Jian H, Chen CL, Yang D, Liu Q, Guo YD. 2011. Rapid detection of *Meloidogyne* spp. by LAMP assay in soil and roots. Crop Protection, 30(8): 1063–1069
- Niu JH, Liu Q, Chen CL, Guo QX, Yin JM, Yang GS, Jian H. 2016. Msp40 effector of root-knot nematode manipulates plant immunity to facilitate parasitism. Scientific Reports, 6: 19443
- Peng DL, He XF, Peng H. 2012. A rapid detection method for LAMP of northern root knot nematode and its application: CN102586461A. 2012-07-18 (in Chinese) [彭德良, 何旭峰, 彭焕. 2012. 一种北方根结线虫 LAMP 快速检测方法及应用: CN102586461A. 2012-07-18]
- Perry RN, Moens M. 2011. Jian H, translated. Plant nematology. Beijing: China Agricultural University Press (in Chinese) [Perry RN, Moens M. 2011. 简恒, 译. 植物线虫学. 北京: 中国农业大学出版社]
- Qin GW, Li LX, Wang F, Zhou JJ, Han CJ. 2010. Identification on the isozyme spectrum of root-knot nematodes species in vegetables of south Shaanxi. Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica, 19(1): 49–52 (in Chinese) [秦公伟, 李丽霞, 王富, 周建军, 韩崇剑. 2010. 陕南蔬菜根结线虫种类的同工酶谱鉴定. 西北农业学报, 19(1): 49–52]
- Qin X, Xue B, Tian H, Fang C, Yu J, Chen C, Xue Q, Jones J, Wang X. 2021. An unconventionally secreted effector from the root knot nematode *Meloidogyne incognita*, Mi-ISC-1, promotes parasitism by disrupting salicylic acid biosynthesis in host plants. Molecular Plant Pathology, <https://doi.org/10.1111/mpp.13175>
- Sasser JN, Triantaphyllou AC. 1977. Identification of *Meloidogyne* species and race. Journal of Nematology, 18(9): 283–284
- Sato K, Kadota Y, Shirasu K. 2019. Plant immune responses to parasitic nematodes. Frontiers in Plant Science, 10: 1165
- Semlat JP, Rosso MN, Hussey RS, Abad P, Castagnone-Sereno P. 2001. Molecular cloning of a cDNA encoding an amphid-secreted putative avirulence protein from the root-knot nematode *Meloidogyne incognita*. Molecular Plant-Microbe Interactions: MPMI, 14(1): 72–79
- Shen JH. 2016. Silencing effects of *map-1* and *Cg-1* genes on virulence of *Meloidogyne incognita* using RNAi technique. Master thesis. Nanjing: Nanjing Agricultural University (in Chinese) [沈锦华. 2016. 利用基因沉默技术研究 *map-1* 和 *Cg-1* 基因对南方根结线虫毒性的影响. 硕士学位论文. 南京: 南京农业大学]
- Shi QQ, Mao ZC, Zhang X, Zhang XP, Wang YS, Ling J, Lin RM, Li DH, Kang XC, Sun WX, et al. 2018a. A *Meloidogyne incognita* effector MiISE5 suppresses programmed cell death to promote parasitism in host plant. Scientific Reports, 8: 7256
- Shi QQ, Mao ZC, Zhang XP, Ling J, Lin RM, Zhang X, Liu R, Wang YS, Yang YH, Cheng XY, et al. 2018b. The novel secreted *Meloidogyne incognita* effector MiISE6 targets the host nucleus and facilitates parasitism in *Arabidopsis*. Frontiers in Plant Science, 9: 252
- Song HD, Lin BR, Huang QL, Sun LH, Chen JS, Hu LL, Zhuo K, Liao JL. 2021. The *Meloidogyne graminicola* effector MgMO289 targets a novel copper metallochaperone to suppress immunity in rice. Journal of Experimental Botany, 72(15): 5638–5655
- Song ZQ, Wang X, Lin Y, Chi YK, Ju YL, Li HM. 2013. Detection and quantification of *Meloidogyne incognita* in soil sample using real-time PCR. Journal of Plant Protection, 40(3): 255–260 (in Chinese) [宋志强, 王暄, 林宇, 迟元凯, 鞠玉亮, 李红梅. 2013. 土壤中南方根结线虫的实时荧光 PCR 检测和定量. 植物保护学报, 40(3): 255–260]
- Su LX. 2017. Effects of soil fumigation combined with biocontrol agents on root-knot nematode and nematode fauna in banana field. PhD thesis. Nanjing: Nanjing Agricultural University (in Chinese) [苏兰茜. 2017. 土壤熏蒸及施用生防菌对香蕉根结线虫及土壤线虫群落的影响. 博士学位论文. 南京: 南京农业大学]
- Thoden TC, Korthals GW, Termorshuizen AJ. 2011. Organic amendments and their influences on plant-parasitic and free-living nematodes: a promising method for nematode management? Nematology, 13(2): 133–153
- Tian XX, Jiang BZ, Cao ZM, Liu ZJ, Ling P, Xie SQ, Zhu J. 2022. Identification of *Capsicum chinense* germplasms resistant to *Meloidogyne enterolobii* and preliminary analysis on resistance mechanism. Chinese Journal of Tropical Crops, 43(1): 165–172 (in Chinese) [田潇潇, 姜秉政, 曹振木, 刘子记, 凌鹏, 谢尚潜, 朱婕. 2022. 中国辣椒 (*Capsicum chinense*) 对象耳豆根结线虫的抗性鉴定及机理研究. 热带作物学报, 43(1): 165–172]
- Tian ZL, Wang ZH, Maria M, Qu N, Zheng JW. 2019. *Meloidogyne graminicola* protein disulfide isomerase may be a nematode effector and is involved in protection against oxidative damage. Scientific Reports, 9: 11949
- Tong LF, Shao YL. 2015. Occurrence, harm and control technology of root knot nematode in protected vegetables. Modern Horticulture, (7): 101–102 (in Chinese) [仝连芳, 邵玉丽. 2015. 设施蔬菜根结线虫病发生、危害及防治技术. 现代园艺, (7): 101–102]
- Walters SA, Wehner TC. 1990. Screening cultigens of cucumber and horned cucumber for resistance to root knot nematodes. HortScience, 25(9): 1123
- Walters SA, Wehner TC, Barker KR. 1997. A single recessive gene for resistance to the root-knot nematode (*Meloidogyne javanica*) in *Cucumis sativus* var. *hardwlcikii*. Journal of Heredity, 88(1): 66–69
- Wang BL, Zhang JH, Qiu SL. 2019. Resistance evaluation of different varieties of pepper to *Meloidogyne incognita*. Journal of Minnan

- Normal University (Natural Science), 32(2): 77-80 (in Chinese) [王兵丽, 张敬虎, 邱邵玲. 2019. 不同辣椒品种对南方根结线虫的抗性评价. 闽南师范大学学报(自然科学版), 32(2): 77-80]
- Wang D, Liu CH, Shi ZP, Liu YG, Li LL, Wang ZJ, Sun ZW. 2020. Effect of rotation with marigold on the prevention and control of celery root knot nematode. *China Plant Protection*, 40(12): 46-48 (in Chinese) [王丹, 刘存辉, 石朝鹏, 刘永高, 李玲玲, 王增君, 孙作文. 2020. 轮作万寿菊对芹菜根结线虫病的防控效果. 中国植保导刊, 40(12): 46-48]
- Wang G. 2013. Study on polymorphism of *Meloidogyne incognita* populations. Master thesis. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences (in Chinese) [王刚. 2013. 南方根结线虫种群的多态性研究. 硕士学位论文. 北京: 中国农业科学院]
- Wang J, Song ZQ, Cheng FX, Cheng J, Zhang DY, Liu Y. 2015. First report of *Meloidogyne enterolobii* on pepper in Hunan Province. *Plant Protection*, 41(4): 180-183 (in Chinese) [王剑, 宋志强, 成飞雪, 程菊娥, 张德咏, 刘勇. 2015. 湖南省辣椒上首次发现象耳豆根结线虫. 植物保护, 41(4): 180-183]
- Wang K, He PJ, Su Q, Guo SJ, Yi TY. 2021. Effects of organic modified attapulgitic fertilizer on *Apium graveolens* L. growth and control of root knot nematode disease. *Hunan Agricultural Sciences*, (7): 23-25 (in Chinese) [王凯, 贺平均, 苏琼, 郭思佳, 易图永. 2021. 施用有机改性凹凸棒肥料对芹菜生长的影响及根结线虫病的防控效果. 湖南农业科学, (7): 23-25]
- Wang MY, Xiao HR, Song WD, Zhu T, Zhao R, Xiao SW. 2013. Influence of microwave treatment on the root-knot nematodes of continuous cropping soil in the greenhouse. *Journal of Chinese Agricultural Mechanization*, 34(4): 95-99 (in Chinese) [王明友, 肖宏儒, 宋卫东, 朱廷, 赵闰, 肖苏伟. 2013. 微波处理对温室连作土壤中根结线虫的影响. 中国农机化学报, 34(4): 95-99]
- Wang MY, Zhang GH, Wang XY, Huang ZH, Zhang Z, Tian XF, Ma DM, He JL, Wang CH, Tian QW, et al. 2016. Techniques of grafting to control tomato root knot nematode in greenhouse. *Modern Agricultural Science and Technology*, (18): 104-105 (in Chinese) [王明耀, 张桂海, 王学颖, 黄志辉, 张钊, 田晓菲, 马德明, 何家铃, 王长浩, 田庆武, 等. 2016. 嫁接法防治棚室番茄根结线虫病技术. 现代农业科技, (18): 104-105]
- Wang SS. 2021. Effectivity evaluation of soil high temperature steam disinfection against tomato root-knot nematode. *Agricultural Engineering*, 11(7): 37-40 (in Chinese) [王山松. 2021. 土壤高温蒸汽消毒对番茄根结线虫的防治效果评价. 农业工程, 11(7): 37-40]
- Wang SW. 2018. Effects of Jerusalem artichoke stalks on tomato's growth and south root knot nematodes. Master thesis. Harbin: Northeast Agricultural University (in Chinese) [王诗雯. 2018. 菊芋秸秆对根结线虫和连作番茄及土壤微生物的影响. 硕士学位论文. 哈尔滨: 东北农业大学]
- Wang X, Xue B, Dai J, Qin X, Liu L, Chi Y, Jones JT, Li H. 2018. A novel *Meloidogyne incognita* chorismate mutase effector suppresses plant immunity by manipulating the salicylic acid pathway and functions mainly during the early stages of nematode parasitism. *Plant Pathology*, 67(6): 1436-1448
- Wang Y, Wang XQ, Xie Y, Dong Y, Hu XQ, Yang ZX. 2015. First report of *Meloidogyne enterolobii* on hot pepper in China. *Plant Disease*, 99(4): 557
- Wei HY. 2015. The loop-mediated isothermal amplification for detecting three plant parasitic nematodes. Master thesis. Nanjing: Nanjing Agricultural University (in Chinese) [魏洪岩. 2015. 三种植物寄生线虫的LAMP检测技术研究. 硕士学位论文. 南京: 南京农业大学]
- Wei HY, Wang X, Li HM, Sun WR, Gu JF. 2016. Loop-mediated isothermal amplification assay for rapid diagnosis of *Meloidogyne mali*. *Journal of Plant Protection*, 43(2): 260-266 (in Chinese) [魏洪岩, 王暄, 李红梅, 孙文荣, 顾建锋. 2016. 采用环介导等温扩增法(LAMP)快速检测苹果根结线虫. 植物保护学报, 43(2): 260-266]
- Wu QS. 2016. Analysis on fosthiazate-resistance of *Meloidogyne incognita* and resistance management strategy. Master thesis. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences (in Chinese) [吴青松. 2016. 南方根结线虫对噻唑膦的抗性分析及其抗性治理策略初探. 硕士学位论文. 北京: 中国农业科学院]
- Wu WT, Li MY, Xu SS, Xue MJ, Zhang J, Wei HY, Wang Y. 2019. Loop-mediated isothermal amplification assay for rapid diagnosis of *Meloidogyne incognita*, *Meloidogyne javanica* and *Meloidogyne arenaria* from infected plants. *Journal of Biosafety*, 28(1): 59-64 (in Chinese) [吴文涛, 李梅云, 许姗姗, 薛美静, 张靖, 魏环宇, 王扬. 2019. 植物罹病组织中南方、爪哇、花生根结线虫的LAMP快速检测. 生物安全学报, 28(1): 59-64]
- Xi XM, Bai QJ, Zhang QP, Li YM, Guo JT, Li M. 2017. Optimization of nematicide application in controlling cucumber root-knot nematode in greenhouse. *Plant Protection*, 43(2): 235-240 (in Chinese) [席先梅, 白全江, 张庆萍, 李玉民, 郭金涛, 李敏. 2017. 设施黄瓜根结线虫化学防治技术研究. 植物保护, 43(2): 235-240]
- Xie JL, Li SJ, Mo CM, Wang GF, Xiao XQ, Xiao YN. 2016. A novel *Meloidogyne incognita* effector Misp12 suppresses plant defense response at latter stages of nematode parasitism. *Frontiers in Plant Science*, 7: 964
- Xu JH, Li HM, Shen PY, Fu P. 1999. Biological test of pathogenic variation among populations of *Meloidogyne incognita* from China. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 22(3): 33-36 (in Chinese) [徐建华, 李红梅, 沈培根, 付鹏. 1999. 南方根结线虫群体间致病性变异的生物测定. 南京农业大学学报, 22(3): 33-36]
- Xu X, Yang F, Wang YP, Xie JL, Li YJ, Peng YL, Ji HL. 2021. Prevailing species of root-knot nematodes from paddy-upland rotation fields in Chengdu plain. *Plant Protection*, 47(5): 259-265, 274 (in Chinese) [徐幸, 杨芳, 王燕平, 谢家康, 李跃建, 彭云良, 姬红丽. 2021. 成都平原水旱轮作田常见根结线虫调查. 植物保护, 47(5): 259-265, 274]
- Yang F. 2020. Effects of root exudates from companion cropping plants on root knot nematode and resistance of tomato. Master thesis. Harbin: Northeast Agricultural University (in Chinese) [杨帆. 2020. 伴生植物根系分泌物对根结线虫及番茄抗性的影响. 硕士学位论文. 哈尔滨: 东北农业大学]
- Yang MX, Shi QQ, Zhu PP, He ZD, Mao ZC. 2015. Research on the micro-evolution of root-knot nematode virulence populations.

- Chinese Bulletin of Life Sciences, 27(10): 1292–1298 (in Chinese) [杨明星, 史倩倩, 朱萍萍, 贺字典, 茆振川. 2015. 根结线虫毒性群体及其遗传变异机理研究进展. 生命科学, 27(10): 1292–1298]
- Yao ML. 2018. Screening and identification of nematocidal fungi and preliminary separation of gliotoxin. Master thesis. Shenyang: Shenyang Agricultural University (in Chinese) [姚美玲. 2018. 杀线虫真菌的筛选鉴定及胶霉毒素的初步分离. 硕士学位论文. 沈阳: 沈阳农业大学]
- Yao YR, Huo JF, Ben HY, Hao YJ, Liu Y, Wang WL. 2021. Control effect of sulfuryl fluoride fumigant agent on watermelon root knot nematode in the greenhouse. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 49(6): 143–144 (in Chinese) [姚玉荣, 霍建飞, 贾海燕, 郝永娟, 刘春艳, 王万立. 2021. 硫酰氟熏蒸剂对保护地西瓜根结线虫的防治效果评价. 安徽农业科学, 49(6): 143–144]
- You Y, Zhao D, Zhu XF, Wang YY, Fan HY, Duan YX, Chen LJ. 2018. Response of tomato-infecting *Meloidogyne incognita* to reactive oxygen species and lignin induced by *Pseudomonas fluorescens* Sneb825. Acta Phytopathologica Sinica, 48(4): 547–555 (in Chinese) [尤杨, 赵丹, 朱晓峰, 王媛媛, 范海燕, 段玉玺, 陈立杰. 2018. 活性氧与木质素对细菌Sneb825诱导番茄抵抗南方根结线虫侵染的响应. 植物病理学报, 48(4): 547–555]
- Zhang F, Yang MM, Sun J, Hong B, Zhang SL. 2014. Specific molecular assay for the detection of greenhouse vegetables *Meloidogyne* spp. in Shaanxi. Chinese Agricultural Science Bulletin, 30(31): 136–140 (in Chinese) [张锋, 杨苗苗, 孙娟, 洪波, 张淑莲. 2014. 陕西设施蔬菜根结线虫特异性分子检测. 中国农学通报, 30(31): 136–140]
- Zhang MZ. 2017. Association mapping of root knot nematode resistance traits in tobacco. Master thesis. Zhengzhou: Henan Agricultural University (in Chinese) [张铭真. 2017. 烟草根结线虫病抗性关联分析. 硕士学位论文. 郑州: 河南农业大学]
- Zhang X, Peng H, Zhu SR, Xing JJ, Li X, Zhu ZZ, Zheng JY, Wang L, Wang BQ, Chen J, et al. 2020. Nematode-encoded RALF peptide mimics facilitate parasitism of plants through the *FERONIA* receptor kinase. Molecular Plant, 13(10): 1434–1454
- Zhang XB, Wang S. 2013. Occurrence and control of tomato root knot nematode disease. Modernizing Agriculture, (3): 7–9 (in Chinese) [张晓博, 王帅. 2013. 番茄根结线虫病的发生与防治. 现代化农业, (3): 7–9]
- Zhao CB, Zheng XL, Ruan ZY, Ding S, Li DP, Xu CL, Xie H. 2015. Identification and population distribution of *Meloidogyne* species from the vegetable base in Shenzhen City. Journal of Huazhong Agricultural University, 34(2): 41–48 (in Chinese) [赵传波, 郑小玲, 阮兆英, 丁莎, 李东平, 徐春玲, 谢辉. 2015. 深圳市蔬菜基地根结线虫的种类和分布. 华中农业大学学报, 34(2): 41–48]
- Zhao HH. 2000. Identification and morphological comparison of the four common species of *Meloidogyne* from China. Acta Phytopathologica Sinica, 30(3): 288 (in Chinese) [赵洪海. 2000. 中国部分地区根结线虫的种类鉴定和四种最常见种的种内形态变异研究. 植物病理学报, 30(3): 288]
- Zhao JL, Li LJ, Liu Q, Liu P, Li S, Yang D, Chen YP, Favery B, Abad P, et al. 2019. A MIF-like effector suppresses plant immunity and facilitates nematode parasitism by interacting with plant annexins. Journal of Experimental Botany, 70(20): 5943–5958
- Zhao JL, Mao ZC, Sun QH, Liu Q, Jian H, Xie BY. 2020b. MiMIF-2 effector of *Meloidogyne incognita* exhibited enzyme activities and potential roles in plant salicylic acid synthesis. International Journal of Molecular Sciences, 21(10): 3507
- Zhao JL, Mejjas J, Quentin M, Chen YP, de Almeida-Engler J, Mao ZC, Sun QH, Liu Q, Xie BY, Abad P, et al. 2020a. The root-knot nematode effector MiPDI1 targets a stress-associated protein (SAP) to establish disease in Solanaceae and *Arabidopsis*. The New Phytologist, 228(4): 1417–1430
- Zhao JL, Sun QH, Quentin M, Ling J, Abad P, Zhang XP, Li Y, Yang YH, Favery B, Mao ZC, et al. 2021. A *Meloidogyne incognita* C-type lectin effector targets plant catalases to promote parasitism. New Phytologist, 232(5): 2124–2137
- Zhao L, Duan YX, Bai CM, Chen LJ, Wang YY, Zhu XF. 2011. Occurrence and control of vegetable root-knot nematodes under protected cultivation in Liaoning Province. Plant Protection, 37(1): 105–109 (in Chinese) [赵磊, 段玉玺, 白春明, 陈立杰, 王媛媛, 朱晓峰. 2011. 辽宁省保护地蔬菜根结线虫发生规律及防治对策. 植物保护, 37(1): 105–109]
- Zhao TM, Wang YL, Yang ML, Zhao LP, Yu WG. 2012. Research progress in genes controlling root-knot nematode disease on tomato. Jiangsu Journal of Agricultural Sciences, 28(6): 1492–1497 (in Chinese) [赵统敏, 王银磊, 杨玛丽, 赵丽萍, 余文贵. 2012. 番茄根结线虫病抗性基因的研究进展. 江苏农业学报, 28(6): 1492–1497]
- Zhao XM. 2021. Analysis of the biocontrol efficacy of *Bacillus velezensis* strain Bv-25 against *Meloidogyne incognita*. Master thesis. Xinxiang: Henan Institute of Science and Technology (in Chinese) [赵晓曼. 2021. 贝莱斯芽孢杆菌Bv-25对南方根结线虫的生防作用分析. 硕士学位论文. 新乡: 河南科技学院]
- Zheng TT. 2019. Effect of biocontrol bacteria GHt-q6 on cucumber root soil microecology and root knot nematodes. Master thesis. Tai'gu: Shanxi Agricultural University (in Chinese) [郑婷婷. 2019. 生防菌GHt-q6对黄瓜根系土壤微生态及根结线虫的影响. 硕士学位论文. 太谷: 山西农业大学]
- Zhu LF. 2014. Detection of *Meloidogyne hapla* and glyphosate-resistant soybean (CP4-EPSPS) by LAMP. Master thesis. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences (in Chinese) [朱琳峰. 2014. 应用LAMP检测北方根结线虫和转CP4-EPSPS基因抗草甘膦大豆. 硕士学位论文. 北京: 中国农业科学院]
- Zhuo K, Chen JS, Lin BR, Wang J, Sun FX, Hu LL, Liao JL. 2017. A novel *Meloidogyne enterolobii* effector MeTCTP promotes parasitism by suppressing programmed cell death in host plants. Molecular Plant Pathology, 18(1): 45–54
- Zhuo K, Chi YL, Hu LL, Luo M, Liao JL. 2011. Cloning and RNA interference analysis of a pectate lyase gene of *Meloidogyne enterolobii*. Acta Phytopathologica Sinica, 41(5): 473–481 (in Chinese) [卓侃, 迟远丽, 扈丽丽, 罗梅, 廖金铃. 2011. 象耳豆根结线虫果胶酸裂解酶基因的克隆及其RNAi效应分析. 植物病理学报, 41(5): 473–481]