

Cf-2/Rcr3^{pim} 番茄品系对南方根结线虫的抗性测定

丁修恒, 王 暄, 李红梅*, 周仁鹏, 陈 聪

(南京农业大学植物保护学院, 农作物生物灾害综合治理重点实验室, 南京 210095)

摘要 *Cf-2/Rcr3^{pim}* 基因型番茄不仅能够抵御番茄叶霉菌的侵染, 而且对马铃薯金线虫的寄生也有一定的抑制效果。为挖掘根结线虫的新抗性资源, 本研究采用室内人工接种法测定了 *Cf-0/Rcr3^{pim}*、*Cf-2/Rcr3-3* 和 *Cf-2/Rcr3^{pim}* 基因型番茄品系对南方根结线虫的抗感性。抗性评价结果显示, *Cf-0/Rcr3^{pim}* 品系对南方根结线虫表现高感, *Cf-2/Rcr3-3* 品系为中感, 而 *Cf-2/Rcr3^{pim}* 品系则为感病。与 *Cf-0/Rcr3^{pim}* 和 *Cf-2/Rcr3-3* 基因型相比, *Cf-2/Rcr3^{pim}* 基因型番茄品系虽然对南方根结线虫侵染的敏感性略低, 但是不能阻止线虫在根系上的大量繁殖, 不适于根结线虫的防控应用。

关键词 南方根结线虫; *Cf-2/Rcr3^{pim}* 基因型; 抗性测定; 人工接种; 根结指数

中图分类号: S 436.412, S 432.45 **文献标识码:** A **DOI:** 10.16688/j.zwbh.2019130

Evaluation of resistance in tomato lines with genotype *Cf-2/Rcr3^{pim}* to *Meloidogyne incognita*

DING Xiuheng, WANG Xuan, LI Hongmei*, ZHOU Renpeng, CHEN Cong

(Key Laboratory of Integrated Management of Crop Diseases and Pests, Ministry of Education, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China)

Abstract The *Cf-2/Rcr3^{pim}* genotype tomato can not only resist the infection of *Cladosporium fulvum*, but also can inhibit the parasitism of *Globodera rostochiensis*. In order to explore the new resistant resources for root-knot nematodes, the resistance of *Cf-0/Rcr3^{pim}*, *Cf-2/Rcr3-3* and *Cf-2/Rcr3^{pim}* genotype tomato lines to *Meloidogyne incognita* was determined by the greenhouse inoculation test. The resistance evaluation showed that the *Cf-0/Rcr3^{pim}* line was highly susceptible to *M. incognita*, while the *Cf-2/Rcr3-3* line was moderately susceptible, and the *Cf-2/Rcr3^{pim}* line was susceptible. Although *Cf-2/Rcr3^{pim}* genotype tomato line was less susceptible to the infection of *M. incognita* when compared with the *Cf-0/Rcr3^{pim}* and *Cf-2/Rcr3-3* lines, it failed to prevent the mass reproduction of nematodes on the roots, indicating it is unsuitable for root-knot nematodes control.

Key words *Meloidogyne incognita*; *Cf-2/Rcr3^{pim}* genotype; resistance evaluation; artificial inoculation; gall index

根结线虫 *Meloidogyne* spp. 是一类重要的植物寄生线虫, 侵染的植物种类达 3 000 种以上^[1], 严重危害农作物的产量和品质, 每年造成全球作物经济损失高达 100 亿美元^[2]。根结线虫已报道的种类达 98 个^[3], 其中, 分布广泛、危害严重的种类主要有南方根结线虫 *M. incognita*、花生根结线虫 *M. arena-ria*、爪哇根结线虫 *M. javanica* 和北方根结线虫 *M. hapla* 等 4 种^[4]。根结线虫的防治, 对于稳定粮食安全和保障人类生活品质都具有重要的意义。

根结线虫的综合治理策略包括植物检疫、农业防治、物理防治、生物防治、抗性品种利用以及化学防治等, 其中, 种植抗性品种是最为经济有效的防治手段, 许多国家对根结线虫的抗性育种和品种选育工作都非常重视^[5]。虽然根结线虫的抗性基因在多种作物中都有报道, 但真正应用于农业生产的抗性资源仍然十分有限。目前商业化应用最为成功的是 *Mi-1* 基因^[6-7], 该基因源自野生秘鲁番茄 *Solanum peruvianum*, 对南方根结线虫、爪哇根结线虫和花

收稿日期: 2019-03-15 修订日期: 2019-04-02

基金项目: 国家自然科学基金(31872923)

* 通信作者 E-mail: lihm@njau.edu.cn

生根结线虫 3 个种均有抗性^[8]。然而,单一抗源品种如果长期连续种植,极易造成根结线虫突破 *Mi-1* 基因抗性而成为毒性群体,导致品种抗性丧失^[9-11],此外,*Mi-1* 基因在土壤温度高于 28℃ 时就会丧失对根结线虫的抗性,不利于保护地栽培以及夏季高温炎热地区的农作物种植^[12-13],因此,发掘根结线虫新的抗性资源和材料对根结线虫防控尤为迫切。

Cf-2/Rcr3^{pim} 是来自醋栗番茄 *Solanum pimpinellifolium* 的一对基因,*Cf-2/Rcr3^{pim}* 共同介导了番茄对叶霉菌 *Cladosporium fulvum* 的抗性,其作用机制符合“警戒假说(guard hypothesis)”,即木瓜类半胱氨酸蛋白酶(papain-like cysteine proteases, PLCPs)*Rcr3^{pim}* 能够识别叶霉菌无毒蛋白 *Avr2*,从而激发 *Cf-2* 介导的番茄对叶霉菌的抗性^[14]。*Cf-2/Rcr3^{pim}* 番茄在防御马铃薯金线虫 *Globodera rostochiensis* 侵染的过程中也具有相似的作用,即马铃薯金线虫分泌一种类毒液过敏原蛋白(venom allergen-like protein, VAP) *GrVAP1*,番茄的 *Rcr3^{pim}* 能够与 *GrVAP1* 特异性地结合,激发 *Cf-2* 介导的抗性反应,进而有效减少马铃薯金线虫成功侵染的数量^[15]。

已有研究证实根结线虫同样分泌 VAP 蛋白^[16-17],*Cf-2/Rcr3^{pim}* 番茄是否能够利用上述类似机制来抵抗根结线虫的侵染目前尚不明确,本文以 *Cf-2/Rcr3^{pim}* 基因的 3 个不同番茄品系为研究材料,测定其对南方根结线虫的抗感性,以期为发掘根结线虫的新抗源提供参考。

1 材料与方法

1.1 供试材料

供试番茄品系 *Cf-0/Rcr3^{pim}*、*Cf-2/Rcr3-3*、*Cf-2/Rcr3^{pim}* 分别为番茄品种‘MoneyMaker’的 3 种不同基因型^[15],由荷兰瓦赫宁根大学 Jose L. Lozano Torres 博

士馈赠,表达 *Mi-1* 基因抗性番茄品种‘Tanaki’由比利时国家农业渔业研究所(ILVO)Nancy de Sutter 女士馈赠,番茄感病品种‘Hezuo903’购自江苏省农业科学院。

将供试番茄种子分别浸泡在 5.32×10^{-5} mol/L NaClO 溶液中消毒 2 min 后,用无菌水清洗 5 次,置于 25℃ 垫有湿润滤纸的培养皿中催芽。3 d 后将发芽的种子播种于盛有灭菌土(土:细沙:营养土=3:3:1)的塑料杯中(直径 7 cm×高度 12 cm),20~25℃ 日光温室培养番茄至 6 叶期,用于 RNA 提取和线虫接种。

供试南方根结线虫群体采自江苏省淮安市丁集镇的黄瓜根部,经单卵块纯化及种类鉴定后,接种于感病番茄‘Hezuo903’,置于 25℃ 日光温室繁殖。45 d 后收集番茄根部的卵块,置于 25℃ 培养箱,收集孵化的 2 龄幼虫制成悬浮液,用于线虫的接种。

1.2 番茄材料的 *Cf-2* 和 *Rcr3^{pim}* 基因检测

采用 RT-PCR 法对供试番茄材料进行基因型检测。取 6 叶期植株的根系,用 Plant RNA Kit (Omega, USA) 提取根系的总 RNA,用 $5 \times$ All-In-One RT MasterMix 试剂盒(abm, Canada)将总 RNA 反转录合成 cDNA,提取和反转录按试剂盒说明进行操作。以番茄根系 cDNA 为模板,用 *Cf-2* 基因的特异性引物 *Cf-2Fw/Cf-2Rv*^[15] 和 *Rcr3^{pim}* 基因的 *Rcr3pimf/Rcr3r*^[18] 进行 RT-PCR 检测,以番茄 *actin* 基因(1 084 bp)为内参^[15](表 1)。RT-PCR 反应体系:2×Ex *Taq* mix 12.5 μL、正反向特异性引物各 2 μL 和模板 1 μL,加双蒸水定容至 25 μL。扩增条件:95℃ 预变性 4 min;95℃ 变性 30 s,60~65℃ 退火 30 s,72℃ 延伸 1 min 30 s,循环 35 次;最后 72℃ 延伸 10 min。用 15 g/L 琼脂糖凝胶电泳 30 min(电压 120 V),溴化乙锭染色 15 min 后,在凝胶成像系统下观察并拍照。

表 1 RT-PCR 扩增所用引物序列
Table 1 Sequences of primer pairs used for RT-PCR amplification

番茄靶标基因 Target gene in tomato	引物名称 Primer name	引物序列(5'-3') Primer sequence	预测片段大小/bp Deduced fragment size
<i>Cf-2</i> ^[15]	<i>Cf-2Fw</i>	GATCTCATTGCGATCCGTATA	373
	<i>Cf-2Rv</i>	ATAGCCCATCAGAGCTGCTTTCC	
<i>Rcr3^{pim}</i> ^[18]	<i>Rcr3pimf</i>	GAATCAGATTATGAATACCTAGGTG	395
	<i>Rcr3r</i>	GCTATGTTTGGATAAGAAGACATC	
<i>actin</i> ^[15]	<i>AC1</i>	ATGGCAGACGGTGAGGATATTCA	1 084
	<i>AC2</i>	GCCTTTGCAATCCACATCTGTTG	

1.3 测定番茄材料对根结线虫抗感性

参照戴均涛等^[19]的方法测定供试番茄材料对根结线虫的抗感性。接种线虫前,在6叶期番茄距离苗茎基部2 cm处土壤均匀打4~6 cm深的小孔4个,每孔各接100条2龄幼虫(J₂),每株苗接种400条J₂。各番茄材料设6个重复。将接种后的番茄幼苗置于20~25℃温室中,正常光照,定期浇施营养液。

接种45 d后,从塑料杯中取出番茄植株,剪去地上部,洗净根系后,用 1.04×10^{-4} mol/L 台盼蓝(Trypan Blue)溶液浸泡20 min,清水洗去多余染色液后用吸水纸吸干,分别统计每株番茄根系上的根结数、卵块数以及有根结的根在总根系中的占比。从每株番茄根系上随机挑取6个卵块,置于含有 5.32×10^{-5} mol/L NaClO溶液的12孔板中,在体视镜(SMZ-168)下统计单卵块中的卵量;每品系重复3次。用酸性品红染色法^[20]对上述根系染色,在体视镜下统计根内雌虫数;每品系重复3次。

番茄抗根结线虫的评价分级标准参照王新荣等^[21]的方法,即根据番茄形成根结的根数占整个根系的百分比(根结率),将番茄抗根结线虫等级分为6级:0级,免疫(I,根结率为0);1级,高抗(HR,根结率为1%~5%);2级,抗病(R,根结率为6%~25%);3级,感病(S,根结率为26%~50%);4级,中感(MS,根结率为51%~80%);5级,高感(HS,根结率>81%)。根结指数的计算公式为:根结指数 $=\sum(\text{各级病株数} \times \text{各级代表值})/(\text{调查总株数} \times \text{最高严重度代表值}) \times 100$ 。

1.4 数据分析

采用SPSS 10.0进行数据处理,用Duncan氏新复级差法进行差异显著性分析。

2 结果与分析

2.1 番茄材料的Cf-2和Rcr3^{him}基因检测

为了确认Cf-2/Rcr3^{him}、Cf-2/Rcr3-3和Cf-0/Rcr3^{him}基因型番茄品系中的Cf-2和Rcr3^{him}基因表达水平是否有差异,我们以番茄actin基因为内参,用表1的Cf-2和Rcr3^{him}基因特异性引物对供试番茄材料进行检测。结果显示,从Cf-2/Rcr3^{him}品系中能分别扩增出约370 bp和400 bp的片段,与预测片段大小一致,表明Cf-2和Rcr3^{him}基因在根系组

织中均有表达,其中Cf-2表达水平相对较低;从Cf-2/Rcr3-3品系中仅扩增出约370 bp的Cf-2基因片段,没有扩增出Rcr3^{him}基因的片段;从Cf-0/Rcr3^{him}品系中仅能扩增出约400 bp的Rcr3^{him}基因片段,未检测到Cf-2基因的表达;而从根结线虫感病番茄‘Hezuo903’和抗病番茄‘Tanaki’中均未检测到Cf-2和Rcr3^{him}基因的表达(图1)。

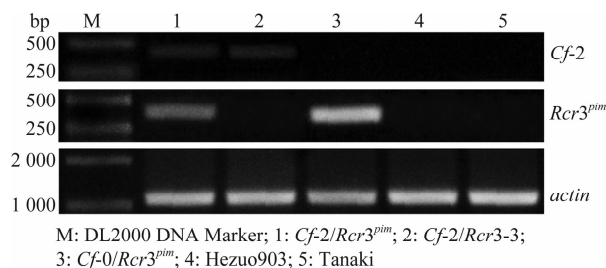


图1 不同番茄材料中Cf-2和Rcr3^{him}基因的RT-PCR检测

Fig. 1 RT-PCR detection of Cf-2 and Rcr3^{him} in different tomato lines

2.2 番茄材料的根结线虫繁殖情况统计

接种南方根结线虫45 d后,观察不同番茄品系上的线虫繁殖情况并进行统计分析,结果显示,仅表达Rcr3^{him}基因的Cf-0/Rcr3^{him}品系形成根结数量最多,平均为180.6个/株,仅表达Cf-2基因的‘Cf-2/Rcr3-3’品系形成的根结数为145.1个/株,而同时表达Cf-2和Rcr3^{him}基因的Cf-2/Rcr3^{him}品系形成的根结最少,仅为101.3个/株;感病对照‘Hezuo903’形成根结数为144.4个/株,抗病对照‘Tanaki’的根结数仅为5.3个/株。Cf-0/Rcr3^{him}和Cf-2/Rcr3^{him}与感病和抗病对照相比均呈现显著性差异($P < 0.05$);而Cf-2/Rcr3-3品系与感病对照无显著差异($P > 0.05$),与抗病对照相比则差异显著($P < 0.05$) (图2a)。

观察并统计根系上的雌虫数及卵块数,均显示与上述相类似的结果(图2b, c),Cf-0/Rcr3^{him}、Cf-2/Rcr3-3和Cf-2/Rcr3^{him}根系上的平均雌虫数分别为249.0、210.0和125.3个/株,卵块数分别为134.6、110.0和71.3个/株,而感病对照‘Hezuo903’的雌虫数为196.7个/株,卵块数为103.7个/株,抗病对照‘Tanaki’根内雌虫数仅为1.7个/株,无卵块。Cf-0/Rcr3^{him}和Cf-2/Rcr3^{him}品系在雌虫数及卵块数上与感病和抗病对照相比均有显著差异($P < 0.05$),而Cf-2/Rcr3-3品系仅与抗病对照差异显著($P < 0.05$)。

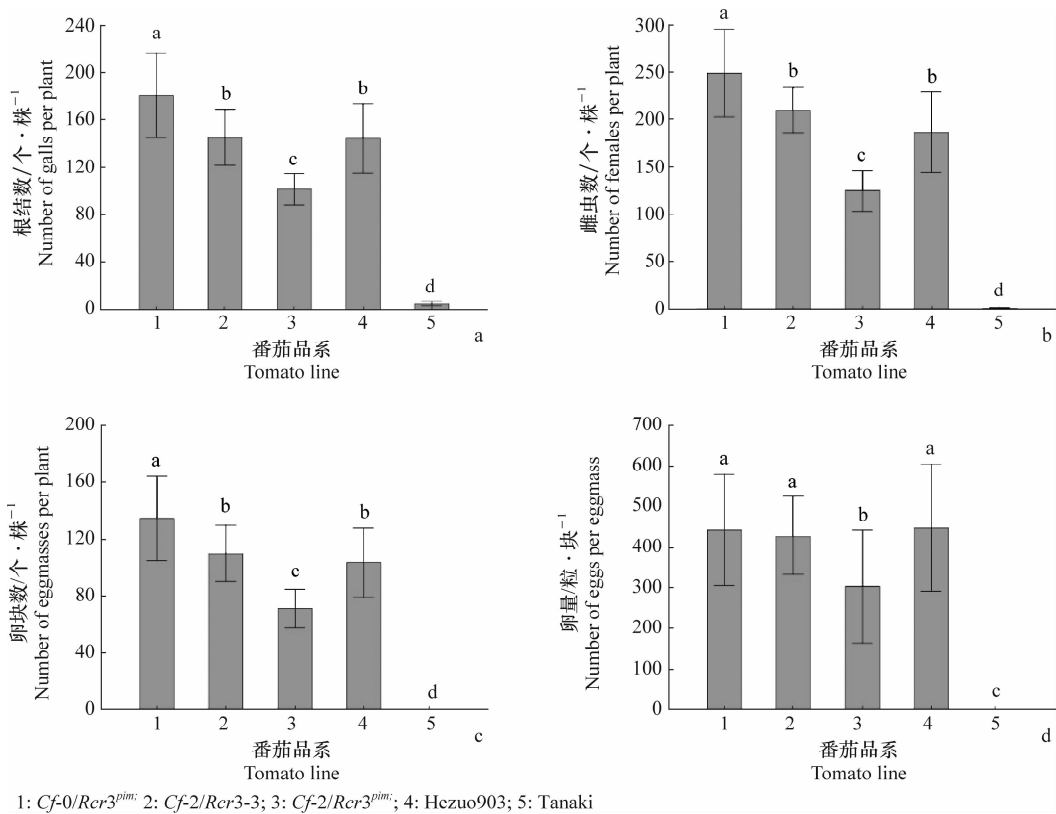


图 2 南方根结线虫在不同番茄品系上的繁殖

Fig. 2 Propagation of *Meloidogyne incognita* on different tomato lines

番茄根系上单个卵块的卵量统计结果(图 2d)显示, *Cf-0/Rcr3^{him}*、*Cf-2/Rcr3-3* 和 *Cf-2/Rcr3^{him}* 品系的单卵块卵量分别为 442.1、428.2 粒和 303.6 粒,而感病对照‘Hezuo903’的卵量高达 448.2 粒。*Cf-0/Rcr3^{him}* 和 *Cf-2/Rcr3-3* 品系与感病对照相比均无显著差异,而 *Cf-2/Rcr3^{him}* 品系与感病对照差异显著($P<0.05$)。

上述结果表明,与感病对照相比, *Cf-2* 与 *Rcr3^{him}* 基因的分别在 *Cf-0/Rcr3^{him}* 和 *Cf-2/Rcr3-3* 品系中表达并未明显影响南方根结线虫的寄生,而两种基因同时在 *Cf-2/Rcr3^{him}* 品系中表达能够显著减少南方根结线虫在根系上的繁殖量。

2.3 *Cf-2/Rcr3^{him}* 番茄材料的根结线虫抗性评价

统计各番茄接种处理的根结率及根结指数,结果(表 2)显示,抗病对照‘Tanaki’的根结率和根结指数最低,分别为 1.79%和 20.00,抗性评价为高抗(HR),感病对照‘Hezuo903’的根结率和根结指数分别为 50.25%和 70.00,评价为中感(MS)。*Cf-0/Rcr3^{him}*、*Cf-2/Rcr3-3* 和 *Cf-2/Rcr3^{him}* 品系的根结率分别为 81.27%、56.45%和 39.84%,根结指数均

≥60.00,抗性评价分别为高感(HS)、中感(MS)和感病(S);3 个番茄品系的根结率和根结指数与抗病对照相比均差异显著,其中仅 *Cf-0/Rcr3^{him}* 和 *Cf-2/Rcr3^{him}* 品系与感病对照差异显著($P<0.05$)。

表 2 不同 *Cf-2/Rcr3^{him}* 番茄品系对南方根结线虫的抗性测定¹⁾

Table 2 Evaluation for resistance of different tomato *Cf-2/Rcr3^{him}* lines of to *Meloidogyne incognita*

番茄材料 Tomato line	根结率/% Root-knot rate	根结指数 Root-knot index	抗性评价 Resistance evaluation
<i>Cf-0/Rcr3^{him}</i>	(81.27±10.35)a	(93.33±4.71)a	HS
<i>Cf-2/Rcr3-3</i>	(56.45±8.83)b	(76.67±3.76)b	MS
<i>Cf-2/Rcr3^{him}</i>	(39.84±4.23)c	(60.00±0.00)c	S
Hezuo903	(50.25±9.15)b	(70.00±6.32)b	MS
Tanaki	(1.79±0.86)d	(20.00±0.00)d	HR

1) 表中数据为 6 次重复的平均值±标准误;不同的字母表示在 $P<0.05$ 水平差异显著。
The data in the table are mean±SE of six replicates. Different letters represent significant difference at $P<0.05$.

3 结论与讨论

Cf-2/Rcr3^{him} 基因对组合对番茄叶霉菌具有较

好的抗性^[14],同时也能够抑制致病疫霉 *Phytophthora infestans* 及马铃薯金线虫的侵染^[15, 22]。为了发掘根结线虫的新抗源材料,本文通过室内人工接种法测定了 *Cf-2/Rcr3^{pim}* 番茄不同品系对南方根结线虫的抗性,所用品系包括 *Cf-2/Rcr3^{pim}* 品系、*Rcr3^{pim}* 基因突变品系 *Cf-2/Rcr3-3* 以及杂交品系 *Cf-0/Rcr3^{pim}*^[15]。结果证实:与分别表达 *Cf-2* 与 *Rcr3^{pim}* 基因的 *Cf-2/Rcr3-3* 和 *Cf-0/Rcr3^{pim}* 品系相比,同时表达两种基因的 *Cf-2/Rcr3^{pim}* 品系根上的根结数、雌虫数及卵块数量明显较少,表明该品系能够一定程度上减少线虫的侵染。*Rcr3^{pim}* 被认为是病原物侵染番茄的一类重要毒性靶标,当不存在 *Cf-2* 基因时,叶霉菌及马铃薯金线虫能够分别利用无毒蛋白 *Avr2* 和效应蛋白 *GrVAP1* 通过与 *Rcr3^{pim}* 互作抑制植物的防卫反应进而促进侵染^[15];本研究结果也同样证实了仅表达 *Rcr3^{pim}* 基因的 *Cf-0/Rcr3^{pim}* 品系相比其他两个品系对南方根结线虫更为敏感,而 *Rcr3^{pim}* 介导的不同病原物的毒性机制仍有待今后进一步深入研究。

为了进一步评估 *Cf-2/Rcr3^{pim}* 番茄不同品系对南方根结线虫的抗性,本文以‘Tanaki’和‘Hezuo903’两个品种分别作为抗、感对照。‘Tanaki’是表达 *Mi-1* 基因的商业化番茄品种,*Mi-1* 基因对根结线虫的抗性主要表现为产生过敏性坏死反应,导致根结线虫侵入位点的细胞发生坏死,从而限制线虫的取食,抑制其生长发育和繁殖^[23]。而本文结果表明,虽然 *Cf-2* 和 *Rcr3^{pim}* 基因同时表达的 *Cf-2/Rcr3^{pim}* 品系与其他两个品系相比在一定程度上减少了成功侵染的线虫数量,但并不能够有效抑制线虫的生长和发育,*Cf-2/Rcr3^{pim}* 品系的根结率及根结指数与感病对照‘Hezuo903’相接近,仍为感病品种。此外,我们发现 *Cf-2/Rcr3^{pim}* 番茄品系根系中侵入线虫所产生的卵量明显下降,比 *Cf-0/Rcr3^{pim}* 和 *Cf-2/Rcr3-3* 番茄品系减少约 30%,推测其原因可能是线虫的侵染激活了 *Cf-2/Rcr3^{pim}* 介导的番茄基础防卫反应,在减少成功侵染的线虫数量的同时,也对线虫生长发育产生一定的影响,从而导致其产卵时间滞后或减少。

Cf-2/Rcr3^{pim} 番茄品系能够抵抗叶霉病菌的侵染,本研究证实,*Cf-2/Rcr3^{pim}* 品系番茄对南方根结线虫没有抗性,不适用于根结线虫的抗病育种。

参考文献

- [1] JONES M G, GOTO D B. Root-knot nematodes and giant cells [M]// JONES J T, GHEYSEN G, FENOLL C. Genomics and molecular genetics of plant-nematode interactions. Heidelberg, Germany: Springer, 2011: 83 - 100.
- [2] OKA Y, KOLTAI H, BAR-EYAL M, et al. New strategies for the control of plant-parasitic nematodes [J]. Pest Management Science, 2000, 56(11): 983 - 988.
- [3] JONES J T, HAEGEMAN A, DANCHIN E G J, et al. Top 10 plant-parasitic nematodes in molecular plant pathology [J]. Molecular Plant Pathology, 2013, 14(9): 946 - 961.
- [4] MOENS M, PERRY R N, STARR J L. *Meloidogyne* species—a diverse group of novel and important plant parasites [M]// PERRY R N, MOENS M, STARR J L. Root-knot nematodes. Wallingford, Oxfordshire: CAB International, 2009: 1 - 17.
- [5] WESEMAEL W M L, VIAENE N, MOENS M. Root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.) in Europe [J]. Nematology, 2011, 13(1): 3 - 16.
- [6] COOK R, STARR J L. Resistant cultivars [M]// PERRY R N, MOENS M. Plant nematology. Wallingford, UK: CABI Publishing, 2006: 370 - 391.
- [7] STARR J L, MERCER C F. Development of resistant varieties [M]// PERRY R N, MOENS M, STARR J L. Root-knot nematodes. Wallingford, UK: CABI Publishing, 2009: 326 - 337.
- [8] MILLIGAN S B, BODEAU J, YAGHOUBI J, et al. The root knot nematode resistance gene *Mi* from tomato is a member of the leucine zipper, nucleotide binding, leucine-rich repeat family of plant genes [J]. Plant Cell, 1998, 10(8): 1307 - 1319.
- [9] 徐建华, 李红梅, 沈培垠, 等. 南方根结线虫群体间致病性变异的生物测定 [J]. 南京农业大学学报, 1999, 22(3): 33 - 36.
- [10] XU Jianhua, NARABU T, LI Hongmei, et al. Preparation of *Meloidogyne javanica* near-isogenic lines virulent and avirulent against the tomato resistance gene *Mi* and preliminary analysis of the genetic variation between the two lines [J]. Acta Genetica Sinica, 2002, 29(3): 212 - 216.
- [11] TZORTZAKAKIS E A, ADAM M A M, BLOK V C, et al. Occurrence of resistance-breaking populations of root-knot nematodes on tomato in Greece [J]. European Journal of Plant Pathology, 2005, 113(1): 101 - 105.
- [12] DROPKIN V H. The necrotic reaction of tomatoes and other hosts resistant to *Meloidogyne*: reversal by temperature [J]. Phytopathology, 1969, 59(11): 1632 - 1637.
- [13] VERDEJO-LUCAS S, TALAVERA M, ANDRÉS M F. Virulence response to the *Mi.1* gene of *Meloidogyne* populations from tomato in greenhouses [J]. Crop Protection, 2012, 39(1): 97 - 105.

- [14] 李子园,戴钊萱,邝昭琅,等. 3种人工饲料对草地贪夜蛾生长发育及繁殖力的影响[J]. 环境昆虫学报, 2019, 41(6): 1147-1154.
- [15] 何莉梅,葛世帅,陈玉超,等. 草地贪夜蛾的发育起点温度、有效积温和发育历期预测模型[J]. 植物保护, 2019, 45(5): 18-26.
- [16] 赵琳超,廖用信,陈壮美,等. 不同温度对草地贪夜蛾幼虫和蛹生长发育的影响[J]. 湖南师范大学自然科学学报, 2020, 43(11): 41-47.
- [17] FLORES-MEJIA S, FOURNIER V, CLOUTIER C. Temperature responses of a plant-insect system using a food-web performance approach [J]. Entomologia Experimentalis et Applicata, 2014, 153(2): 142-155.
- [18] BROUFAS G D, PAPPAS M L, KOVEOS D S. Effect of relative humidity on longevity, ovarian maturation, and egg production in the olive fruit fly (Diptera: Tephritidae) [J]. Annals of the Entomological Society of America, 2009, 102(1): 70-75.
- [19] SPARKS A N. A review of the biology of the fall armyworm [J]. Florida Entomologist, 1979, 62(2): 82-87.
- [20] ALI A, GAYLOR M J. Effects of temperature and larval diet on development of the beet armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. Annals of the Entomological Society of America, 1990, 83(4): 725-733.
- [21] SCHLEMMER M. Effect of temperature on development and reproduction of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) [D]. Evanston: North-West University, 2018.
- [22] 谢殿杰,张蕾,程云霞,等. 不同饲养温度对草地贪夜蛾过冷却点和体液冰点的影响[J]. 植物保护, 2020, 46(2): 62-71.
- [23] 张智,郑乔,张云慧,等. 草地贪夜蛾室内种群抗寒能力测定[J]. 植物保护, 2019, 45(6): 43-49.
- [24] 张磊,柳贝,姜玉英,等. 中国不同地区草地贪夜蛾种群生物型分子特征分析[J]. 植物保护, 2019, 45(4): 20-27.
- [25] 刘杰,姜玉英,李虎,等. 草地贪夜蛾为害甘蔗初报[J]. 中国植保导刊, 2019(6): 35-36.
- [26] 顾偲铖,唐运林,吴燕燕,等. 重庆地区取食高粱的草地贪夜蛾与玉米粘虫肠道细菌比较[J]. 西南大学学报(自然科学版), 2019, 41(8): 6-13.
- [27] 搜狐网. 广东首次发现草地贪夜蛾为害花生, 35万公顷遭威胁! [EB/OL]. [2019-09-19]. http://www.sohu.com/a/342007603_658625.
- [28] 赵猛,杨建国,王振营,等. 山东发现草地贪夜蛾为害马铃薯[J]. 植物保护, 2019, 45(6): 84-86.
- [29] 刘银泉,王雪倩,钟宇巍. 草地贪夜蛾在浙江为害甘蓝[J]. 植物保护, 2019, 45(6): 90-91.
- [30] 杨普云,朱晓明,郭井非,等. 我国草地贪夜蛾的防控对策与建议[J]. 植物保护, 2019, 45(4): 1-6.
- [31] 郭井非,何康来,王振营. 草地贪夜蛾的生物学特性、发展趋势及防控对策[J]. 应用昆虫学报, 2019, 56(3): 361-369.
- [32] 王磊,陈科伟,钟国华,等. 重大入侵害虫草地贪夜蛾发生危害、防控研究进展及防控策略探讨[J]. 环境昆虫学报, 2019, 41(3): 479-487.

(责任编辑:杨明丽)

(上接 214 页)

- [14] ROONEY H C E, VAN KLOOSTER J W, VAN DER HOORN R A L, et al. *Cladosporium* Avr2 inhibits tomato Rcr3 protease required for Cf-2-dependent disease resistance [J]. Science, 2005, 308(5729): 1783-1786.
- [15] LOZANO-TORRES J L, WILBERS R H P, GAWRONSKI P, et al. Dual disease resistance mediated by immune receptor Cf-2 in tomato require a common virulence target of a fungus and a nematode [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2012, 109(25): 10119-10124.
- [16] WANG Xuan, LI Hongmei, HU Yongjian, et al. Molecular cloning and analysis of a new venom allergen-like protein gene from the root-knot nematode *Meloidogyne incognita* [J]. Experimental Parasitology, 2007, 117(2): 133-140.
- [17] CHI Yuankai, WANG Xuan, LE Xiuhu, et al. Exposure to double-stranded RNA mediated by tobacco rattle virus leads to transcription up-regulation of effector gene *Mi-xap-2* from *Meloidogyne incognita* and promotion of pathogenicity in progeny [J]. International Journal for Parasitology, 2016, 46(8): 105-113.
- [18] ILYAS M, HÖRGER A C, BOZKURT T O, et al. Functional divergence of two secreted immune proteases of tomato [J]. Current Biology, 2015, 25(17): 2300-2306.
- [19] 戴均涛,张慎璞,王暄,等. 3种检测番茄抗根结线虫 *Mi* 基因分子标记法的比较[J]. 南京农业大学学报, 2018, 41(5): 848-853.
- [20] BYRD D W, KIRKPATRICK J T, BARKER K R. An improved technique for clearing and staining plant tissue for detection of nematodes [J]. Journal of Nematology, 1983, 15(1): 142-143.
- [21] 王新荣,郑静君,汪国平,等. 华南地区主要番茄品种对南方根结线虫的抗性评价[J]. 植物保护, 2009, 35(1): 124-126.
- [22] SONG Jing, WIN J, TIAN Miaoying, et al. Apoplastic effectors secreted by two unrelated eukaryotic plant pathogens target the tomato defense protease Rcr3 [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2009, 106(5): 1654-1659.
- [23] GUAN Tinglong, SHEN Jinhua, FA Yang, et al. Resistance-breaking population of *Meloidogyne incognita* utilizes plant peroxidase to scavenge reactive oxygen species, there by promoting parasitism on tomato carrying *Mi-1* gene [J]. Biochemical and Biophysical Research Communications, 2017, 482(1): 1-7.

(责任编辑:杨明丽)