

陈银霞,王志泽,冯成蒿,等. 番茄抗根结线虫病 Mi 基因探索与 WRKY 转录因子参与抗病调控的研究进展[J]. 江苏农业科学,2025,53(4):16-22.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2025.04.003

番茄抗根结线虫病 Mi 基因探索与 WRKY 转录因子参与抗病调控的研究进展

陈银霞, 王志泽, 冯成蒿, 周闯闯, 聂蔚丹, 王超楠, 杜 崇
(新疆农业大学园艺学院, 新疆乌鲁木齐 830052)

摘要:根结线虫病作为世界范围内危害植物最为广泛的土传病害之一,给农作物生产造成了巨大的经济损失。番茄作为新疆红色支柱产业,其设施生产饱受线虫病的侵害。目前,生产上对根结线虫病的防治多以化学防治为主,但药剂的频繁使用给生态环境带来了巨大压力。近年来,生物防治的绿色可持续优势逐渐扩大,但生防资源少、田间防治效果差异大等缺陷也掣肘了其应用。优质基因资源的挖掘与利用,仍是从根本上解决番茄抗病的最佳策略。本文首先介绍番茄 Mi 基因家族中已发掘的 10 个成员在分子层面的研究进展,阐释番茄抗根结线虫病的现有分子机理;Mi 基因可使用的抗源单一、抗病范围有限及土壤温度等条件的制衡,阻碍了优质番茄种质的抗性改良,更多非 R 基因的挖掘变得尤为重要。WRKY 转录因子在作物生物胁迫调控方面扮演重要角色,本文综述近年来 WRKY 在作物防卫根结线虫病方面的研究应用,以期后续番茄从不同层面并避免完全依赖 Mi 基因的抗病育种提供新思路。

关键词:番茄;Mi 基因;根结线虫;WRKY 转录因子

中图分类号:S436.412.1⁺9 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2025)04-0016-07

根结线虫(root-knot nematodes, RKN)是一种专性植物寄生线虫。1855 年,自 Berkeley 首次发现以来,世界各地有关根结线虫病报道逐年增多,其中危害严重、分布较广的有南方根结线虫(*Meloidogyne incognita*)、爪哇根结线虫(*M. javanica*)、花生根结线虫(*M. arenaria*)、北方根结线虫(*M. hapla*)。根结线虫体型小而透明,幼虫通常为细长的蠕虫形态,

成虫雌雄异体,雌虫呈梨形状,雄虫呈线状。雌虫卵囊表面粗糙不平,通常呈棕褐色^[1]。

RKN 的寄主范围广泛,涉及 114 科 3 000 多种植物;研究发现,蔬菜中的茄科、葫芦科、十字花科等植物受害较为严重^[2]。RKN 每年造成世界农作物平均减产 24.5%,经济损失超过 1 000 亿美元,给农业生产造成了不小的冲击^[3]。番茄(*Solanum lycopersicum* L.)是对 RKN 最为敏感的作物之一,在我国新疆,特别是在伊犁哈萨克自治州、吐鲁番市、乌鲁木齐市、巴音郭楞蒙古自治州、阿克苏地区的设施番茄生产上,RKN 均普遍发生。番茄受侵染后,植株呈现矮小、发育不良的现象,果实品质大幅下降,一般造成减产 30%~50%,严重时可达 80%,

收稿日期:2024-04-08

基金项目:国家自然科学基金青年科学基金(编号:32302652);新疆维吾尔自治区自然科学基金青年科学基金(编号:2022D01B95)。

作者简介:陈银霞(1996—),女,河南淮阳人,硕士研究生,研究方向为番茄分子遗传育种。E-mail:cyx61222@163.com。

通信作者:杜 崇,博士,硕士生导师,主要从事番茄分子遗传育种研究。E-mail:godv2018@163.com。

[71]张 建,许锦鹏,蒋细旺. 养殖废弃物生物有机肥对辣椒抗寒性的影响[J]. 长江蔬菜,2015(6):48-53.

[72]高成萌,高王宇,朱 军,等. 马尾藻有机肥发酵工艺优化及其对辣椒抗寒性的影响[J]. 广东农业科学,2023,50(11):89-97.

[73]王瑞东. 低温驯化对辣椒幼苗生长生理的影响[D]. 兰州:甘肃农业大学,2016:15-19.

[74]Mi S, Li T, Shi Q Y, et al. Cold shock precooling improves the firmness of chili pepper during postharvest storage and the molecular mechanisms related to pectin[J]. Food Chemistry, 2023, 419: 136052.

[75]Mi S, Li T, Sang Y X, et al. Effect of cold shock precooling on the physicochemical, physiological properties and volatile profiles of chili peppers during postharvest storage[J]. LWT - Food Science and Technology, 2023, 187: 115300.

[76]Wang Y X, Gao L P, Wang Q, et al. Low temperature conditioning combined with methyl jasmonate can reduce chilling injury in bell pepper[J]. Scientia Horticulturae, 2019, 243: 434-439.

[77]Wang F, Yang Q Z, Zhao Q F, et al. Cold shock treatment with oxalic acid could alleviate chilling injury in green bell pepper by enhancing antioxidant enzyme activity and regulating proline metabolism[J]. Scientia Horticulturae, 2022, 295: 110783.

甚至绝收^[4-5]。

目前,化学防治仍是应对 RKN 的主要手段,但随着毒性增大、生态环境严重污染、线虫抗药性产生等问题^[6]凸显,一些高毒性的杀线虫剂已被严禁使用。生物防治具有绿色环保且可持续等优点,逐渐成为作物病害防治的首选方法,但也存在可用生防资源少、田间防治效果参差不齐等缺点^[7]。因此,通过寻找优质抗病(R)基因和非典型 R 基因进行抗性改良,仍是从根本上解决作物抵御线虫入侵的最佳策略。

1 番茄抗根结线虫病 Mi 基因家族成员

Mi 基因家族是番茄中抗 RKN 的主效基因家族,该家族中,一个名为 *Meloidogyne incognita* - 1 (*Mi* - 1) 的显性基因,定位于 6 号染色体上,于 1941 年被首先发现。*Mi* - 1 基因可诱导番茄对 3 个有丝分裂孤雌生殖群体 (*M. incognita*、*M. arenaria*、*M. javanica*) 产生较强的抗性,同时具有温敏性,即土壤温度高于 28 ℃ 时,*Mi* - 1 失去抗性。目前,*Mi* - 1 基因是唯一用于商业育种的 R 资源,其提供的抗性最早在番茄发芽 2 周后便被诱导,并在番茄植株的叶、根中大量表达^[8]。研究表明,野生番茄具有能够在线虫抗性位点处发生变异的遗传系统,从而产生新的抗性指标。在后续探索过程中,以 *Mi* - 1 为首的其他 Mi 家族成员也相继被发掘与鉴定。在鉴定出的 10 个抗源中,有 7 个 (*Mi* - 2、*Mi* - 3、*Mi* - 4、*Mi* - 5、*Mi* - 6、*Mi* - 9、*Mi* - HT) 基因表现出热稳定的抗性,即土壤温度达到 32 ℃,植株抗性仍存在^[9],其余 3 个热稳定 R 基因均未被定位(表 1)。

2 番茄抗根结线虫病的分子机制

植物与病原体之间的相互作用被概括为 zigzag 模型,这种先天免疫系统,可以识别病原体相关分子模式 (pathogen - associated molecular pattern, PAMP),从而触发第 1 道免疫 (PAMP - triggered immunity, PTI)^[11],但部分病原体可积极抑制 PTI,将病原效应因子释放到宿主植物中,而植物体内特异性抗病蛋白(R)通过响应此类效应子,触发第 2 道防线——效应子触发免疫 (effector - triggered immunity, ETI)^[12]。在 ETI 中,抗体 - 病原相互作用有直接和间接 2 种模式(图 1)。直接方式取决于基因对基因 (gene - for - gene) 假说,在该模式下,番茄中相应受体蛋白与线虫效应子直接相互作用^[13]。

表 1 Mi 基因家族成员^[10]

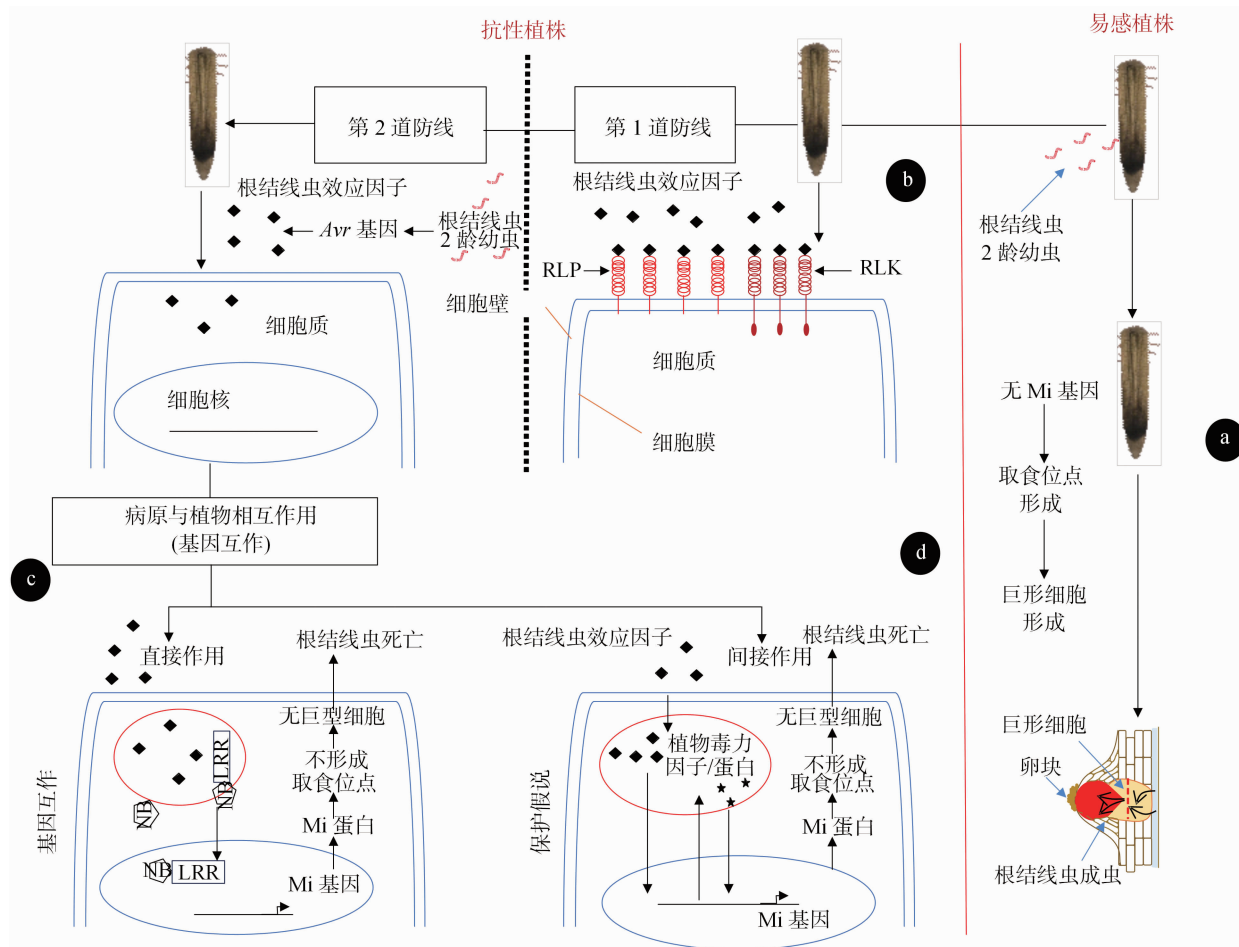
种质资源(材料)	Mi 基因成员	抗性表型(特点)
秘鲁番茄 PI128657	<i>Mi</i> - 1	高水平抗性及抗性主要来源
番茄 VFNT	<i>Mi</i> - 1	抗病
番茄 Ontario	<i>Mi</i> - 1	抗病
番茄 2R2 - clone PI270435	<i>Mi</i> - 2	热稳定抗性
番茄 VWP2	<i>Mi</i> - 3	热稳定抗性
秘鲁番茄 1MH - clone PI126443	<i>Mi</i> - 3	热稳定抗性
秘鲁番茄 Maranon LA1708	<i>Mi</i> - 4	热稳定抗性
秘鲁番茄 1MH - clone PI126443	<i>Mi</i> - 5	热稳定抗性
秘鲁番茄 3MH - clone PI270435	<i>Mi</i> - 6	热稳定抗性
秘鲁番茄 3MH - clone PI270435	<i>Mi</i> - 7	抗病
秘鲁番茄 2R2 - clone PI270435	<i>Mi</i> - 8	抗病
野生亲缘种番茄 LA2157	<i>Mi</i> - 9	热稳定抗性
番茄 ZN48	<i>Mi</i> - HT	热稳定抗性
番茄 ZN17	<i>Mi</i> - HT	热稳定抗性

根据 Bakker 等的理论,番茄抗性的遗传与 RKN 致病能力均由成对的匹配基因所控制^[14]。Mi 基因可特异地识别来自 RKN 中 *Avr* 基因编码的效应因子,这类防御的表征之一是局部程序性细胞死亡 (programmed cell death, PCD),最终导致超敏反应 (hypersensitive response, HR)^[15]。线虫进入番茄根部后,其 *Avr* 基因产生的效应物以不亲和互作的方式触发 Mi 基因的表达,因此没有形成侵蚀位点,从而阻碍巨型细胞的进一步形成^[16]。

另一种间接方式称为保护假说,该理论机制是由病原体效应物触发植物的毒力因子/蛋白,最终诱发 R 基因表达^[17-18]。在这种情况下,线虫 *Avr* 基因与番茄辅助蛋白相互作用,导致该蛋白发生修饰,从而被 NB - LRR (nucleotide binding - leucine rich repeat) 型蛋白所识别。在 RKN 侵染时,例如 *AvrB* 和 *AvrRpm1* 可磷酸化 RIN4, *AvrRpt2* 则通过自身的半胱氨酸蛋白酶活性降解 RIN4,而作为枢纽的 RIN4 是多种毒力效应因子的靶向,其磷酸化和降解可活化 R 蛋白活化 RPM1 和 RPS2 来介导防卫反应^[19-20]。这种间接相互作用的最终结果同样是通过抑制进食部位的形成来防止线虫侵入^[21]。

3 Mi 基因家族成员研究进展与利用

Mi - 1 基因首先在野生秘鲁番茄中被发现,随后被引入到栽培番茄中,该基因对 3 种典型的 RKN 均具有抗性^[22]。到目前为止, *Mi* - 1 是番茄商业育

图1 RKN 的自然抗性分子机制^[10]

种中唯一的抗性来源,但存在温敏性。*Mi-1* 及其同源物分为 2 个簇,分别包括 3、4 个拷贝,间隔大概 300 kb。1998 年,在 *Mi* 位点发现了 3 个基因:*Mi-1.1*、*Mi-1.2*、*Mi-1.3*,但只有 *Mi-1.2* 基因具有对 RKN 的抗性。*Mi-1.2* 基因全长 3 774 bp,编码 1 257 个氨基酸,它的 3 个外显子中有 2 个可以进行翻译,属于典型的 NBS-LRR 基因,在 NBS 结构域之前包含 1 个 CC 结构域^[23]。*Mi-1* 位于 6 号染色体短臂上。在诸多茄科植物中,6 号染色体上该区域是 R 基因的重要分布区^[24]。

Mi-2 基因是显性基因,在 30~32℃ 土壤温度下秘鲁番茄 PI 270435 和 PI 126433 品种中不仅表现出对南方根结线虫的热稳定抗性同时对北方根结线虫也具有抗性,目前为止,该基因仍未被定位^[25]。*Mi-4* 基因的研究相对较少,该基因同样未被定位,秘鲁番茄 LA1708 在 32℃ 土壤温度条件下,对花生根结线虫表现出抗性,这可能是由 *Mi-4* 行使功能所引起的^[8]。*Mi-5* 作为热稳定 R 位于 12 号染色体端粒区,与 *Mi-3* 连锁在一起表达。*Mi-5*、

Mi-3 均存在于 1MH-clone PI126443 中(表 1),研究表明,在大多数涉及弱连锁的条件下,这 2 个耐热基因可能作为单个位点起作用^[26]。*Mi-6* 作为热稳定基因对 RKN 表现出较好的抗性,在 3MH-clone PI270435 中被发现,与 *Mi-7* 之间存在弱连锁关系,而 *Mi-7* 介导植株的抗性却不表现出热稳定性^[27]。*Mi-8* 是 2R2-clone PI270435 中的显性基因,和 *Mi-2* 存在弱连锁关系,但与 *Mi-7* 一样,为非热稳定抗原,可介导番茄植株在常温下表现出对南方根结线虫的抗性^[28]。

Mi-3、*Mi-9* 是现在研究相对较多的抗病 R 基因。*Mi-3* 基因的遗传特性为单基因显性遗传,可在 32℃ 土壤温度条件下赋予对线虫的抗性。随后发现,尽管其纯合子和杂合子均显示出较强的抗性,但纯合子的抗性要比杂合子更强。Yaghoobi 等将 *Mi-3* 定位到番茄 12 号染色体短臂的端粒区域,并在 *Mi-3* 侧翼标记 TG180、NR18 之间发现 1 个 600 kb 的重叠群,其遗传距离约为 7.2 cM;在 *Mi-3* 已定位到的 12 号染色体的区域,发现在其他茄科植

物上还分配了重要的 R 基因,包括马铃薯中针对胞囊线虫的 R 基因、辣椒中针对 RKN 的 R 基因 *Me3*、*Me4*,以及抗黄瓜花叶病毒(CMV)的 R 基因。然而,很少有常用标记在 12 号染色体上定位 R 基因,并且尚无更多信息可确认 *Mi-3* 是否与这些 R 基因等位^[29]。与 *Mi-3* 一样,*Mi-9* 为单基因显性遗传,在常温条件下对南方根结线虫、爪哇根结线虫和茄生根结线虫 3 种常见的 RKN 都有较强的抗性。先前的研究表明,*Mi-9* 不能有效抵抗可突破 *Mi-1* 基因抗性的 RKN 生理种。就 RKN 特异性而言,*Mi-9* 与 *Mi-1* 的表达具有相同的作用与模式,但是表型鉴定的唯一区别是在土壤高温下的稳定抗性;*Mi-9* 基因在土壤温度 32 °C 以上仍具有抗性。RNA 沉默试验证实 *Mi-9* 是 *Mi-1* 的同源基因,*Mi-9* 位于 2 个标记(*C32.1*、*C8B*)之间的 6 号染色体的短臂上^[30]。最新研究结果表明,通过纳米孔(nanopore)长读长、Illumina 短读长、Hi-C 测序,对野生番茄 LA2157 进行染色体水平的基因组组装,结合文献报道的 *Mi-9* 分子标记 REX-1、*C8B*,将 7 个候选基因定位在 12.96 Mb 的范围内,而 *NBS-LRR* 基因主要分布在 706 kb 的区域内,最终通过 RNAi 挖掘到了 *Mi-9* 基因^[31]。

Mi-HT 被认为是在番茄源 ZN17 中发现的 1 个新 R 基因,被定位在 6 号染色体短臂上,与 *Mi-1*、*Mi-9* 连锁,具有较好的热稳定抗性^[32]。

4 WRKY 转录因子

WRKY 转录因子(transcription factor, TF)是一类 DNA 结合蛋白,作为 TFs 中最大的转录因子家族之一,N 端有一段由 60 个氨基酸组成的高度保守结构域^[33]。该结构域包含 1~2 个 WRKYGQK 七肽序列,C 端包含 C2H2(CX4-5CX22-23HXX)或 C2HC(CX7CX23HXC)型锌指结构^[34-35]。WRKY 通常分为三大类:第 I 类含有 2 个 WRKY 结构域和 1 个 C2H2 型锌指结构^[36];第 II 类只含 1 个 WRKY 结构域和 1 个 C2H2 型锌指结构,根据氨基酸序列特点,II 类 WRKY 蛋白又可分为 a~e 这 5 个亚类;第 III 类也只含 1 个 WRKY 结构域,但锌指结构为 C2HC 型^[37]。大多数 WRKY 属于第 II 类,第 III 类较多存在于高等植物中,为了反映 WRKY 的系统演化,也有将 WRKY TF 分为 I、II a + II b、II c、II d + II e 和 III^[38]。此外,WRKY TF 中富含丝/苏氨酸、谷氨酰胺、脯氨酸等,还含有 TIR-NBS-LRR、激酶

结构域、亮氨酸拉链等其他组分^[39]。

WRKY 的 N 末端含有保守的七肽序列 WRKYGQK,导致 WRKY 可特异性结合启动子区域内 W-box 元件参与复杂的生物学途径^[40]。基于此特征,WRKY 可被 MAPK 级联激活信号磷酸化修饰来调节 PTI、ETI 进程;同时,许多 WRKY 蛋白是 SA-/JA-介导植物防御途径中的共同组成部分,包括激活水杨酸(salicylic acid, SA)介导的系统获得抗性(systemic acquired resistance, SAR)和茉莉酸(jasmonic acid, JA)介导的诱导系统抗性(induced systemic resistance, ISR)等^[41];除此之外,WRKY 还可以通过影响效应蛋白形成复合体或直接调控 R 基因的表达,来改变植物的抗病能力^[42]。

5 WRKY 转录因子调控植物抗 RKN 的研究进展

近年来,诸多 WRKY 蛋白在不同植物抗 RKN 过程中被相继筛选与鉴定。前期利用转录组和蛋白组测序联合分析接种南方根结线虫的豌豆材料发现,防卫网络的核心集中在 NBS-LRR、WRKY 基因之间的相互作用,来激活 R 基因表达,产生蛋白酶抑制剂并维持细胞骨架,从而阻止巨细胞的形成^[43]。香蕉基因组共鉴定出 153 个 WRKY 基因,通过测序和接种试验发现,WRKY52、-69、-92 对 RKN 入侵表现出特异性表达^[44-45]。通过对 272 份野生稻进行 RKN 抗性鉴定,基于 Affymetrix 芯片分型 SNP 进行全基因组关联研究,在鉴定出的 40 份抗性种质中,共筛出 7 个含有 WRKY 基因的 QTL 位点,接种试验发现这些基因被显著诱导上调表达^[46]。利用 RT-PCR 对黄瓜材料 9930 侵染 RKN 的根系中分离到 24 个 WRKY 转录因子,通过 qPCR 发现 8 个 WRKY 基因上调表达,2 个 WRKY 下调表达^[47]。野生番茄材料 F5 利用 RNA-Seq 技术分析,南方根结线虫侵染过程中 15 个 WRKY 家族差异表达明显^[48]。通过对秘鲁番茄材料 LA3858 设置土壤温度(25、34 °C)形成抗感态进行 RNA-Seq,共 76 个 WRKY 基因被筛选,鉴定出 6 个目标 WRKY 在接种南方根结线虫的植株根部高差异表达,并且积极响应并参与 SA、JA、ROS 信号的调节来介导抗病进程^[49-50]。这些成果为后续功能研究及分子标记辅助育种提供了重要依据。

在具体功能鉴定方面,Warmerdam 等在拟南芥中,通过 T-DNA 插入获得 WRKY19 基因的突变体 *wrky19-1*,在该突变体中,*DSCI* 基因表达量严格下

调,进一步研究发现,*dsc1-1* 突变体增强了对 *M. incognita* 的敏感性,因此,*WRKY19* 很可能正向调控 *DSC1* 的表达来改变植株的抗性^[51]。*CaWRKY30*、*CaWRKY6* 基因受非毒性 *M. incognita* 的诱导而上调表达;*CaWRKY6* 基因的沉默降低了辣椒对根结线虫的抗性,转基因超表达 *CaWRKY30* 基因的番茄植株对南方根结线虫入侵的敏感性增大,植株的抗性降低^[52]。Zhang 等在茄子中,通过对抗性品种 TG1 转录图谱进行筛选,共 9 个 *WRKY* 基因差异表达,qPCR 验证发现 *WKRY75* 很可能参与 TG1 植株防卫 RKN 的入侵^[53]。辣椒 CM-334 对于 RKN 表现出较强抗性水平,这缘于 *WRKY1*、*WRKY-a* 的高量表达,易感品种超表达上述基因,伴随根系过氧化氢酶(CAT)活性增强,绿原酸含量升高,从而导致植株对 RKN 的敏感性减弱^[54]。在番茄中,*WRKY72* 型转录因子 *SlWRKY72*、*SlWRKY73*、*SlWRKY74* 均积极调控着 *Mi-1* 介导的对 RKN 和马铃薯蚜虫的 ETI 过程^[55]。Chinnapanndi 等研究发现,*SlWRKY45* 的超表达下调了 JA、SA 信号途径中标记基因(*PR-1*、*Pin2*)的表达^[56]。Huang 等进一步研究发现,*SlWRKY45* 可特异性结合 JA 合成基因 *SIAOC* 的启动子,抑制其表达,从而增强植株对根结线虫的易感性^[57]。Chinnapanndi 等发现,*SlWRKY3*、*SlWRKY35* 在 RKN 感染后 5 d 内的番茄根部摄食处被显著诱导,其中 *SlWRKY3* 在 SA 信号中积极响应,超表达和敲除 *SlWRKY3* 表明其正向调控番茄对 *M. javanica* 的抗性^[58]。Nie 等根据 RNA-Seq 对 *Mi-3* 番茄材料筛选出了目标 *WRKY*,根据组织特异性表达、根部表达模式鉴定及病毒诱导的基因沉默(VIGS)初步功能验证,挖掘到 *SlWRKY80* 在番茄防卫 RKN 的入侵过程中可作为正调控因子参与抗病调控^[59]。

6 研究问题与展望

Mi 基因家族作为番茄防卫 RKN 的主效 R 基因,其使用存在一定的局限性。首先,*Mi* 基因不是对所有类型的 RKN 都起抗性作用。例如,象耳豆根结线虫(*M. enterolobii*)、*M. hapla*,尤其是 *M. enterolobii*,它的致病性强,经常突破番茄 *Mi-1* 基因和辣椒 *Me3*、*Me4* 基因介导的抗性^[60]。除此之外,美国佛罗里达州首次发现的玛雅古根结线虫(*sM. mayaguensis*)同样可以让 *Mi* 番茄植株产生致病态^[61]。大多数线虫物种中,孤雌生殖为其主要繁

殖方式,尽管孤雌繁殖会影响 RKN 物种数量,但物种内部和物种之间针对的宿主范围以及 RKN 本身的毒力存在显著的波动性,这就导致在不同外界因素干扰下,尽管抗性番茄(*Mi*)也会被 RKN 所感染^[62]。温度不但影响 *Mi* 的抗性,同时也影响 RKN 的侵染活力,前期研究表明,土壤温度在不超过 27 ℃ 时,RKN 保持高效的入侵能力,而 *Mi-1* 基因在 28 ℃ 土壤温度条件下,抗性大幅减弱,导致植株的敏感性骤增呈感病态。*Mi* 基因家族中,虽然大部分成员表现为热稳定抗性,但是现在唯一能利用商业育种的 *Mi-1* 却呈现非热稳定性,掣肘了其高效的利用^[63-64]。

番茄抗 RKN 的入侵仍然依赖于 *Mi* 基因,可利用抗源单一,其有效性也面临着线虫种类、毒力及外界因素等多重影响的挑战,因此,挖掘其他有价值基因对于番茄种质抵御 RKN 的抗性改良显得尤为重要。*WRKY* 蛋白作为植株中重要的转录因子家族,在抗病领域的研究也愈发深入,其对于抗病信号及进程的调控功能在种质抗性改良方面具有重要的研究和应用价值。因此,育种人可以尝试不依赖于 R 基因提高作物抗病能力的传统策略,从转录调控层面及其他非典型 R 基因的发掘入手,完成番茄对 RKN 的抗性改良。本文可为今后番茄抗根结线虫病育种突破瓶颈提供新思路。

参考文献:

- [1] Dong J X, Chen C H, Chen Z X. Expression profiles of the *Arabidopsis* *WRKY* gene superfamily during plant defense response [J]. *Plant Molecular Biology*, 2003, 51(1): 21-37.
- [2] Pereira - Carvalho R C, Boiteux L S, Fonseca M E N, et al. Multiple resistance to *Meloidogyne* spp. and to bipartite and monopartite *Begomovirus* spp. in wild *Solanum* (*Lycopersicon*) accessions [J]. *Plant Disease*, 2010, 94(2): 179-185.
- [3] Barbary A, Djian - Caporalino C, Palloix A, et al. Host genetic resistance to root - knot nematodes, *Meloidogyne* spp., in Solanaceae: from genes to the field [J]. *Pest Management Science*, 2015, 71(12): 1591-1598.
- [4] Aydinli G, Kurtar E S, Mennan S. Screening of *Cucurbita maxima* and *Cucurbita moschata* genotypes for resistance against *Meloidogyne arenaria*, *M. incognita*, *M. javanica*, and *M. luci* [J]. *J Nematol*, 2019, 51(1): 1-10.
- [5] 芦 屹, 魏新政, 李 晶, 等. 新疆设施蔬菜根结线虫病调查诊断方法及绿色防控技术 [J]. *中国农技推广*, 2020, 36(6): 63-65.
- [6] Forghani F, Hajihassani A. Recent advances in the development of environmentally benign treatments to control root - knot nematodes [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11: 1125.

- [7] Eder R, Consoli E, Krauss J, et al. Polysulfides applied as formulated garlic extract to protect tomato plants against the root – knot nematode *Meloidogyne incognita* [J]. Plants, 2021, 10(2): 394.
- [8] Veremis J C, Roberts P A. Relationships between *Meloidogyne incognita* resistance genes in *Lycopersicon peruvianum* differentiated by heat sensitivity and nematode virulence [J]. Theoretical and Applied Genetics, 1996, 93(5/6): 950 – 959.
- [9] Kaur P, Shukla N, Joshi G, et al. Genome – wide identification and characterization of miRNAome from tomato (*Solanum lycopersicum*) roots and root – knot nematode (*Meloidogyne incognita*) during susceptible interaction [J]. PLoS One, 2017, 12(4): e0175178.
- [10] El – Sappah A H, Islam M M, El – Awady H H, et al. Tomato natural resistance genes in controlling the root – knot nematode [J]. Genes, 2019, 10(11): 925.
- [11] Furumizu C, Sawa S. A rapid method for detection of the root – knot nematode resistance gene, *Mi – 1.2*, in tomato cultivars [J]. Plant Biotechnology, 2023, 40(1): 105 – 108.
- [12] Caplan J L, Zhu X H, Mamillapalli P, et al. Induced ER chaperones regulate a receptor – like kinase to mediate antiviral innate immune response in plants [J]. Cell Host & Microbe, 2009, 6(5): 457 – 469.
- [13] Sun T J, Lu Y, Narusaka M, et al. A novel pyrimidin – like plant activator stimulates plant disease resistance and promotes growth [J]. PLoS One, 2015, 10(4): e0123227.
- [14] Bakker E G, Toomajian C, Kreitman M, et al. A genome – wide survey of R gene polymorphisms in *Arabidopsis* [J]. The Plant Cell, 2006, 18(8): 1803 – 1818.
- [15] Xiao K, Zhu H F, Zhu X, et al. Overexpression of *PsoRpm3*, an *NBS – LRR* gene isolated from myrobalan plum, confers resistance to *Meloidogyne incognita* in tobacco [J]. Plant Molecular Biology, 2021, 107(3): 129 – 146.
- [16] Bozbuga R, Lilley C J, Knox J P, et al. Host – specific signatures of the cell wall changes induced by the plant parasitic nematode, *Meloidogyne incognita* [J]. Scientific Reports, 2018, 8: 17302.
- [17] Nguyễn P V, Bellafiore S, Petitot A S, et al. *Meloidogyne incognita* – rice (*Oryza sativa*) interaction: a new model system to study plant – root – knot nematode interactions in monocotyledons [J]. Rice, 2014, 7(1): 23.
- [18] 谢政文, 王连军, 陈锦洋, 等. 植物 WRKY 转录因子及其生物学功能研究进展 [J]. 中国农业科技导报, 2016, 18(3): 46 – 54.
- [19] Russell A R, Ashfield T, Innes R W. *Pseudomonas syringae* effector AvrPphB suppresses AvrB – induced activation of RPM1 but not AvrRpm1 – induced activation [J]. Molecular Plant – Microbe Interactions, 2015, 28(6): 727 – 735.
- [20] Alam M, Tahir J, Siddiqui A, et al. RIN4 homologs from important crop species differentially regulate the *Arabidopsis* NB – LRR immune receptor, RPS2 [J]. Plant Cell Reports, 2021, 40(12): 2341 – 2356.
- [21] Ngou B P M, Jones J D G, Ding P T. Plant immune networks [J]. Trends in Plant Science, 2022, 27(3): 255 – 273.
- [22] Forbes K M, Mappes T, Sironen T, et al. Food limitation constrains host immune responses to nematode infections [J]. Biology Letters, 2016, 12(9): 20160471.
- [23] Kalaiarasan P. Biochemical markers for identification of root knot nematode (*Meloidogyne incognita*) resistance in tomato [J]. Karnataka Journal of Agricultural Sciences, 2009, 22(3): 471 – 475.
- [24] Seah S, Williamson V M, Garcia B E, et al. Evaluation of a co – dominant SCAR marker for detection of the *Mi – 1* locus for resistance to root – knot nematode in tomato germplasm [J]. Report of the Tomato Genetics Cooperative, 2007, 57: 37 – 40.
- [25] Sandbrink J M, van Ooijen J W, Purimahua C C, et al. Localization of genes for bacterial canker resistance in *Lycopersicon peruvianum* using RFLPs [J]. Theoretical and Applied Genetics, 1995, 90(3/4): 444 – 450.
- [26] Hwang C F, Bhakta A V, Truesdell G M, et al. Evidence for a role of the N terminus and leucine – rich repeat region of the *Mi* gene product in regulation of localized cell death [J]. The Plant Cell, 2000, 12(8): 1319 – 1329.
- [27] Yaghoobi J, Kaloshian I, Wen Y, et al. Mapping a new nematode resistance locus in *Lycopersicon peruvianum* [J]. Theoretical and Applied Genetics, 1995, 91(3): 457 – 464.
- [28] Hoseinpoor R, Kargar A. Evaluation of the effect powder and aqueous extracts of some plant species on tomato yield and reproduction of *Meloidogyne incognita* [J]. International Journal of AgriScience, 2012, 2: 964 – 968.
- [29] Yaghoobi J, Yates J L, Williamson V M. Fine mapping of the nematode resistance gene *Mi – 3* in *Solanum peruvianum* and construction of a *S. lycopersicum* DNA contig spanning the locus [J]. Molecular Genetics and Genomics, 2005, 274(1): 60 – 69.
- [30] Jablonska B, Ammiraju J S S, Bhattarai K K, et al. The *Mi – 9* gene from *Solanum arcanum* conferring heat – stable resistance to root – knot nematodes is a homolog of *Mi – 1* [J]. Plant Physiology, 2007, 143(2): 1044 – 1054.
- [31] Jiang L J, Ling J, Zhao J L, et al. Chromosome – scale genome assembly – assisted identification of *Mi – 9* gene in *Solanum arcanum* accession LA2157 conferring heat – stable resistance to *Meloidogyne incognita* [J]. Plant Biotechnology Journal, 2023, 21(7): 1496 – 1509.
- [32] Afifah E N, Murti R H, Nuringtyas T R. Metabolomics approach for the analysis of resistance of four tomato genotypes (*Solanum lycopersicum* L.) to root – knot nematodes (*Meloidogyne incognita*) [J]. Open Life Sciences, 2019, 14: 141 – 149.
- [33] Eulgem T, Rushton P J, Robatzek S, et al. The WRKY superfamily of plant transcription factors [J]. Trends in Plant Science, 2000, 5(5): 199 – 206.
- [34] Rushton P J, Somssich I E, Ringler P, et al. WRKY transcription factors [J]. Trends in Plant Science, 2010, 15(5): 247 – 258.
- [35] 任永娟, 王东姣, 苏亚春, 等. 植物 WRKY 转录因子: 结构、分类、进化和功能 [J]. 农业生物技术学报, 2021, 29(1): 105 – 124.
- [36] Bakshi M, Oelmüller R. WRKY transcription factors: Jack of many

- trades in plants [J]. Plant Signaling & Behavior, 2014, 9 (2): e27700.
- [37] Rinerson C I, Rabara R C, Tripathi P, et al. The evolution of WRKY transcription factors[J]. BMC Plant Biology, 2015, 15: 66.
- [38] Chen L G, Song Y, Li S J, et al. The role of WRKY transcription factors in plant abiotic stresses[J]. Biochimica et Biophysica Acta, 2012, 1819(2): 120–128.
- [39] Jiang J J, Ma S H, Ye N H, et al. WRKY transcription factors in plant responses to stresses[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2017, 59(2): 86–101.
- [40] Wani S H, Anand S, Singh B, et al. WRKY transcription factors and plant defense responses: latest discoveries and future prospects[J]. Plant Cell Reports, 2021, 40(7): 1071–1085.
- [41] Kim C Y, Vo K T X, Nguyen C D, et al. Functional analysis of a cold – responsive rice WRKY gene, *OsWRKY71* [J]. Plant Biotechnology Reports, 2016, 10(1): 13–23.
- [42] Mahiwal S, Pahuja S, Pandey G K. Review: structural – functional relationship of WRKY transcription factors: unfolding the role of WRKY in plants [J]. International Journal of Biological Macromolecules, 2024, 257(Pt 2): 128769.
- [43] Ribeiro D G, Mota A P Z, Santos I R, et al. *NBS – LRR – WRKY* genes and protease inhibitors (PIs) seem essential for cowpea resistance to root – knot nematode [J]. Journal of Proteomics, 2022, 261: 104575.
- [44] Kaliyappan R, Viswanathan S, Suthanthiram B, et al. Evolutionary expansion of WRKY gene family in banana and its expression profile during the infection of root lesion nematode, *Pratylenchus coffeae* [J]. PLoS One, 2016, 11(9): e0162013.
- [45] Castañeda N E N, Alves G S C, Almeida R M, et al. Gene expression analysis in *Musa acuminata* during compatible interactions with *Meloidogyne incognita* [J]. Annals of Botany, 2017, 119(5): 915–930.
- [46] Hada A, Dutta T K, Singh N, et al. A genome – wide association study in Indian wild rice accessions for resistance to the root – knot nematode *Meloidogyne graminicola* [J]. PLoS One, 2020, 15 (9): e0239085.
- [47] 张雅涵. 黄瓜根结线虫取食位点早期形成相关 WRKY 基因的分离与分析[D]. 北京: 中国农业科学院, 2011.
- [48] 陆秀红, 黄金玲, 覃丽萍, 等. 番茄响应南方根结线虫感染相关转录因子的初步分析[J]. 华中农业大学学报, 2024, 43(1): 62–69.
- [49] Du C, Jiang J B, Zhang H, et al. Transcriptomic profiling of *Solanum peruvianum* LA3858 revealed a *Mi – 3* – mediated hypersensitive response to *Meloidogyne incognita* [J]. BMC Genomics, 2020, 21(1): 250.
- [50] Du C, Shen F Y, Li Y, et al. Effects of salicylic acid, jasmonic acid and reactive oxygen species on the resistance of *Solanum peruvianum* to *Meloidogyne incognita* [J]. Scientia Horticulturae, 2021, 275: 109649.
- [51] Warmerdam S, Sterken M G, Sukarta O C A, et al. The TIR – NB – LRR pair *DSCI* and *WRKY19* contributes to basal immunity of *Arabidopsis* to the root – knot nematode *Meloidogyne incognita* [J]. BMC Plant Biology, 2020, 20(1): 73.
- [52] 郑井元. 辣椒 WRKY 转录因子 *CaWRKY6* 和 *CaWRKY30* 基因的克隆、表达及功能分析[D]. 长沙: 中南大学, 2012.
- [53] Zhang M, Zhang H Y, Tan J, et al. Transcriptome analysis of eggplant root in response to root – knot nematode infection [J]. Pathogens, 2021, 10(4): 470.
- [54] Villar – Luna H, Reyes – Trejo B, Gómez – Rodríguez O, et al. Expression of defense genes and accumulation of capsidiol in the compatible interaction Cm334/*Nacobbus aberrans* and incompatible Cm334/*Meloidogyne incognita* [J]. Nematropica, 2015, 45 (1): 9–19.
- [55] Bhattarai K K, Atamian H S, Kaloshian I, et al. *WRKY72* – type transcription factors contribute to basal immunity in tomato and *Arabidopsis* as well as gene – for – gene resistance mediated by the tomato R gene *Mi – 1* [J]. The Plant Journal, 2010, 63(2): 229–240.
- [56] Chinnapandi B, Bucki P, Miyara S B. *SIWRKY45*, nematode – responsive tomato WRKY gene, enhances susceptibility to the root knot nematode; *M. javanica* infection [J]. Plant Signaling & Behavior, 2017, 12(12): e1356530.
- [57] Huang H, Zhao W C, Qiao H, et al. *SIWRKY45* interacts with jasmonate – ZIM domain proteins to negatively regulate defense against the root – knot nematode *Meloidogyne incognita* in tomato [J]. Horticulture Research, 2022, 9: uhac197.
- [58] Chinnapandi B, Bucki P, Fitoussi N, et al. Tomato *SIWRKY3* acts as a positive regulator for resistance against the root – knot nematode *Meloidogyne javanica* by activating lipids and hormone – mediated defense – signaling pathways [J]. Plant Signaling & Behavior, 2019, 14(6): 1601951.
- [59] Nie W D, Liu L L, Chen Y X, et al. Identification of the regulatory role of *SIWRKYs* in tomato defense against *Meloidogyne incognita* [J]. Plants, 2023, 12(13): 2416.
- [60] Kiewnick S, Dessimoz M, Franck L. Effects of the *Mi – 1* and the N root – knot nematode – resistance gene on infection and reproduction of *Meloidogyne enterolobii* on tomato and pepper cultivars [J]. Journal of Nematology, 2009, 41(2): 134–139.
- [61] Brito J A, Stanley J D, Mendes M L, et al. Host status of selected cultivated plants to *Meloidogyne mayaguensis* in Florida [J]. Nematropica, 2007, 37(1): 65–72.
- [62] Wang Y, Bao Z L, Zhu Y, et al. Analysis of temperature modulation of plant defense against biotrophic microbes [J]. Molecular Plant – Microbe Interactions, 2009, 22(5): 498–506.
- [63] Iberkleid I, Ozalvo R, Feldman L, et al. Responses of tomato genotypes to avirulent and *Mi – virulent* *Meloidogyne javanica* isolates occurring in Israel [J]. Phytopathology, 2014, 104(5): 484–496.
- [64] de Brida A L, Correia C S D S, Castro B M C E, et al. Oat, wheat, and *Sorghum* genotype reactions to *Meloidogyne incognita* and *Meloidogyne javanica* [J]. Journal of Nematology, 2017, 49(4): 386–389.