

植物响应寄生线虫侵染机制的研究进展

邓苗苗 郭晓黎

(华中农业大学农业微生物学国家重点实验室, 武汉 430070)

摘要: 植物寄生线虫 (plant parasitic nematode, PPN) 是一类重要的植物病原物, 它们分布广泛, 适应性强, 通过与寄主植物建立长期、稳定的寄生关系对粮食作物、园艺作物以及森林植物构成严重危害。其中, 根结线虫 (root-knot nematode, RKN) 和胞囊线虫 (cyst nematode, CN) 是影响最大研究最多的 2 类定居型植物内寄生线虫, 其侵染方式、取食细胞的形成及繁殖方式等存在很多差异, 导致这两种 PPNs 在侵染植物后会对寄主产生多种不同的影响。近年来在线虫抗病基因克隆、效应蛋白作用机制、寄主响应等方面取得了大量研究进展。本文将对 CNs 和 RKNs 与植物互作的机理进行概括总结, 主要从寄主抗病基因、线虫分泌蛋白以及植物激素响应 3 个方面侧重比较 CNs 和 RKNs 之间存在的差异, 并对相关理论研究结果在线虫防治中的潜在应用进行展望。

关键词: 根结线虫; 胞囊线虫; 抗病基因; 效应蛋白; 激素

DOI: 10.13560/j.cnki.biotech.bull.1985.2021-0669

Research Progress on Plants Responses to Parasitic Nematodes Infection

DENG Miao-miao GUO Xiao-li

(State Key Laboratory of Agricultural Microbiology, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070)

Abstract: Plant-parasitic nematode (PPN) is an important class of plant pathogens. They are widely distributed and highly adapted for parasitism by establishing a long-term and stable relationship with their hosts, which can cause serious damages to food crops, horticultural crops and forestry. Among them, root-knot nematode (RKN) and cyst nematode (CN) are the most economically important and best-studied endoparasites. The differences between RKNs and CNs during their infection, feeding cell formation and reproduction lead to the varied host responses to host plants under nematode infection. Substantial research progress has been achieved in the cloning of nematode disease resistance genes, together with the massive study of effector proteins and host responses. This review summarizes recent progress regarding to the molecular basis of plant-nematode interaction, mainly focusing on three aspects including host disease-resistant genes, nematode secretions, and plant hormone responses, with emphasis on the differences between CN and RKN. The review also discusses the potential application prospect of the knowledge derived from the theoretical research in nematode control.

Key words: root-knot nematode; cyst nematode; disease-resistant gene; effector; hormone

植物寄生线虫 (PPN) 是危害农业生产的重要病害, 每年遭受线虫危害的作物种植面积高达上亿亩, 能造成约 1 570 亿美元的经济损失^[1]。另外, 寄生线虫的侵染还可以加重其它病原物的危害。

PPN 普遍都有能够穿透寄主植物组织的口针, 并注入来自食道腺的分泌物, 与多种植物建立长期的寄生关系。不同的适应方式和寄生行为使线虫能够在各种不同的植物中成功侵染寄生。在众多的 PPN 中

收稿日期: 2021-05-27

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31772148), 校自主科技创新基金 (2021ZKPY015)

作者简介: 邓苗苗, 博士研究生, 研究方向: 大豆抗线虫机制; E-mail: dengmiao@webmail.hzau.edu.cn

通讯作者: 郭晓黎, 博士, 教授, 研究方向: 植物与寄生线虫互作机制; E-mail: guoxi@mail.hzau.edu.cn

危害较为严重的主要是属于定居型内寄生线虫的 CN 和 RKN, 其侵染性 2 龄幼虫可以与寄主互作分别诱导合胞体和巨型细胞的建立, 取食细胞是 CN 和 RKN 的唯一营养来源^[2], 对其成功寄生至关重要。虽然同属于定居型内寄生 PPN, CN 和 RKN 却存在较多的差异, RKN 寄主范围极其广泛, 能寄生 5 500 多种植物, 而 CN 大多数种类具有寄主专化性, 只寄生在特定或有限的寄主植物上^[3]。另外 CN 和 RKN 在侵入部位、侵染方式、繁殖方式以及取食细胞和周围组织的形态等方面均存在差异。随着近年来对植物-线虫互作分子机制方面的深入研究, CN 和 RKN 在寄主抗病基因、分泌的效应蛋白以及植物激素响应方面有很大的不同, 本文分别对以上 3 个方面的最新研究进展进行综述和比较, 对相关理论的潜在应用价值以及研究重点进行展望。

1 PPN 触发寄主诱导的免疫反应调控机制

抗病品种的培育是线虫防治最经济有效的防控措施, 植物抗线虫基因的定位和克隆是目前国内外十分活跃的研究领域, 挖掘有效的抗病基因及其关联的分子标记可以加快抗性品种的培育进程。近年来, 不同作物中线虫抗病基因的定位和克隆方面取得了大量进展, 到目前为止克隆的抗 CN 基因多于抗 RKN 的基因, 且 CN 抗病基因的种类更具有多样性。抗 CN 的基因多从甜菜、马铃薯、番茄和大豆中被克隆, 如在甜菜中分离到的抗甜菜胞囊线虫 (*Heterodera schachtii*) 的基因 *HsI^{pro-1}*, 是第一个成功克隆的抗线虫基因, 编码一个 LRR-TM 结构的蛋白^[4]。*Hs4* 是近期克隆到的抗甜菜胞囊线虫基因, 编码菱形样蛋白酶, 具有全新的抗病机制^[5]; 在马铃薯和番茄中克隆到了很多的抗马铃薯胞囊线虫的基因, *Gpa5* 由位于 V 和 IX 染色体上的两个数量性状位点 (QTLs) 控制^[6], *H3* 受 IV 和 XI 染色体上 QTLs 控制^[7], 迄今为止, 这两种基因的主效 QTL 未被克隆, 但它们的定位和分子标记均已经用于育种选择。而目前克隆到的抗马铃薯胞囊线虫基因有以下 3 个: *Gpa2* 对除了来自荷兰的单个种群 (D383) 的所有欧洲种群的马铃薯白线虫 (*Globodera pallida*) 都有抗性^[8], *Gro1-4* 仅对马铃薯白线虫 Ro1 型致病力具有抗性^[9], 而 *Hero* 提供针对所有马铃薯金线虫

(*G. rostochiensis*) 的广谱抗性, 以及针对马铃薯白线虫的部分抗性^[10]。这些基因编码典型的 NBS-LRR 型的抗性基因, 其中除 *Gro1-4* 是 TIR 类 R 基因, 其余两个都是 CC 类型。除此之外有研究还发现抗番茄叶霉菌的 LRR 结构域的胞外受体样蛋白 Cf-2 对马铃薯金线虫 Ro1-Mierenbos 的寄生也有一定的抑制效果^[11], 证明植物可以利用有限数量的免疫受体来抵御不同的植物病原物。

大豆中研究较为清楚的主要是 *Rhg4* 和 *Rhg1* 两个抗大豆胞囊线虫 (*H. glycines*) 的主效基因, 分别位于 8 号和 18 号染色体上^[12]。线虫能够侵染带有这些抗病基因的植物根组织, 但是不能形成正常的取食结构, 导致线虫不能发育成熟。*Rhg4* 序列全长约 5.1 kb, 编码丝氨酸羧甲基转移酶 SHMT, 参与丝氨酸与甘氨酸转变等一碳单位的代谢^[13]。*rhg1-b* 通过一个 31 kb 片段拷贝数的变化来控制植物的抗性, 这个 31 kb 片段编码氨基酸转运子、 α -SNAP 蛋白 (α -SNAP_{Rhg1}HC) 和 WI12 损伤诱导蛋白, 三者共同作用提高大豆对胞囊线虫的抗性^[12]。*rhg1-b* 可以赋予 PI88788 类型的胞囊线虫抗性, 而 Peking 类型的抗性需要 *rhg1-a* 及 *Rhg4* 两个基因的参与。刘世名等^[14]研究发现 *rhg1-a* 的胞囊线虫抗性主要是由 GmSNAP18 (α -SNAP_{Rhg1}LC) 介导的。 α -SNAP 抗大豆胞囊线虫基因在大豆中主要有 GmSNAP18、GmSNAP11、GmSNAP14、GmSNAP02 和 GmSNAP09 五个同源基因, GmSNAP18 和 GmSNAP11 具有最高同源性。不同大豆 GmSNAP 成员对 SCN 抗性表现出重叠和功能差异, GmSNAP18 和 GmSNAP11 都有助于增强 SCN 抗性但 GmSNAP14 和 GmSNAP02 不影响 SCN 抗性。GmSNAP18 是介导不同类型大豆对 SCN 抗性的主效基因, 而 GmSNAP11 为赋予 SCN 抗性的新型微效基因^[15]。 α -SNAP 参与物质囊泡运输, 协助 NSF (N-ethylmaleimide sensitive factor) 拆解 SNAREs (soluble NSF attachment protein receptor) 复合体以完成 SNARE 复合体循环使用。*rhg1-b* 和 *rhg1-a* 抗性位点上的 α -SNAP_{Rhg1}HC 和 α -SNAP_{Rhg1}LC 在 C 末端具有多态性, 导致与 NSF 互作能力减弱, 影响 SNARE 复合体循环利用, 囊泡运输受阻进而引起细胞死亡^[16]。此外在 *Rhg1* 抗性大豆 7 号染色体上发现了一个与参考基因组不同的 NSF 蛋白

NSF_{RAN07}, 其 N-端结构域含有 5 个氨基酸多态性。NSF_{RAN07} 和 α -SNAP 多态性位于 NSF/ α -SNAP 结合界面, 能增强与 *Rhg1* 抗性型 α -SNAP 的结合, 减轻抗性型 α -SNAP 的细胞毒性^[17]。另外有研究证实 GmPR08-Bet VI 能够促进 GmSHMT08 和 GmSNAP18 之间的分子相互作用, 以协同抗线虫^[18-19]。最近的研究发现 α -SNAP 可以与 t-SNARE 家族的 SYP131、SYP132 以及 SYP31 互作介导孢囊线虫抗性^[20], 进一步证明囊泡运输在孢囊线虫抗性中的重要作用。上述 Hs4 菱形样蛋白酶和大豆抗性位点的发现表明 PPN 抗性基因的研究中不应只关注于 NB-LRR 基因, 植物已经进化出了很多新的抗性机制待我们不断地发现和利用。

抗 RKN 的基因主要还是集中在经典的 *R* 基因。在番茄中, 已经报道了 10 个用于抗 RKN 的基因, 分别是 *Mi-1* 到 *Mi-9*^[21] 和 *Mi-HT*^[22]。它们都来源于野生番茄, 只有 *Mi-2*、*Mi-3*、*Mi-4*、*Mi-5*、*Mi-6*、*Mi-9* 和 *Mi-HT* 是热稳定的^[23], 而且由于杂交不亲和, 大多数尚未成功从野生番茄转移到栽培番茄中。在这些抗性基因中研究最为清楚的是 *Mi-1*, 该基因具有广谱抗性, 能有效抵抗南方根结线虫 (*Meloidogyne incognita*)、爪哇根结线虫 (*M. javanica*) 和花生根结线虫 (*M. arenaria*)^[24], 但对北方根结线虫 (*M. hapla*) 不具备抗性。另外 *Mi-1.2* 可以介导对蚜虫、木虱以及粉虱的抗性, 是目前所知的抗谱最广的抗线虫基因。与许多 *R* 基因一样, *Mi-1* 的功能也需要 Hsp90 与 SGT1 蛋白 (suppressor of the Q2 allele of *skp1*) 分子伴侣复合体^[25] 以及 SIWRKY72 a 和 b^[26] 和 SIWRKY70^[27] 转录因子的参与。此外, 还有报道表明一个潜在的抗性位点 *Rme1* 在侵染的早期阶段发挥作用, 但仅限于与 *Mi-1* 直接或间接相互作用发挥功能^[28], 其自身在抗病过程中没有作用; 樱桃李中的 *Ma* 基因是第一个从多年生木本植物中克隆的线虫抗病基因, 对 RKN 具有广谱、耐热和高水平的抗性, 该基因编码含有 2 018 个氨基酸残基的蛋白, 是目前克隆鉴定过最长的 TIR-NBS-LRR 基因^[29]。中国李和杏仁中的根结线虫抗病位点 *Rjap* 以及 *RMja* 可能是 *Ma* 的同源基因, 桃中的 *RMia* 位点也被定位到富含 TIR-NBS-LRR 的基因簇上; *Me1* 和 *Me3* 是辣椒中的显性广谱抗性基因, 被定位到同一染色体上

的抗病基因簇, 目前被用于控制花生根结线虫、南方根结线虫和爪哇根结线虫 3 种主要的 RKN^[30]。另外除了经典的 *R* 基因参与抗 RKN, 还有报道发现在大豆中存在抗 RKN 的 QTL 候选基因果胶甲酯酶抑制剂^[31], 但缺少进一步的功能验证。

当携带无毒基因的 PPN 侵染携带有相对应抗性基因的寄主时才会诱发寄主抗性引起 ETI 反应。目前报道的无毒基因主要有马铃薯抗性基因 *Gpa2* 识别的马铃薯白线虫分泌的 SPRYSEC 家族蛋白 Gp-RBP1^[32]、与番茄细胞外免疫受体 cf-2 和番茄半胱氨酸蛋白酶 Rcr3^{pm} 互作的马铃薯金线虫分泌的类毒素过敏原蛋白 GrVAP1 蛋白^[33] 以及番茄抗南方根结线虫 *Mi-1* 基因的无毒基因 *MAP-1*^[34] 和 *Cg-1*^[35]。

2 PPN 分泌效应蛋白促进寄生

除了上述少数线虫效应蛋白能够激发植物免疫反应外, 大部分的效应蛋白被鉴定为促进线虫侵染和抑制寄主免疫反应的利器。其中非常重要的一类肽类分泌蛋白能够模拟植物多肽参与调控 PPN 的入侵和成功寄生, 但由于 CN 和 RKN 形成取食位点时存在的巨大差异, 模拟肽激素也有很大不同, 线虫的 CLAVATA3/EMBRYO SURROUNDING REGION (CLE) 多肽被认为能模拟植物的 CLE 多肽功能调控植物细胞的分裂和分化, 来协助取食细胞的建立和维持^[36]。目前已经在 CN 和 RKN 中都鉴定或预测到了 CLE 肽, 但它们的结构存在很大差异。RKN 预测到的 CLE 肽只含有 N 端信号肽和 C 端保守的 CLE 结构域, 可能直接将具有生物活性 CLE 肽传递到质外体中而无需经过翻译后的修饰加工^[37]。而 CN 分泌的 CLE 肽除了 N 端信号肽和 C 端保守的 CLE 结构域外, 还包括一个中心可变结构域^[38], N 端分泌信号肽通过腺细胞分泌途径引导这些效应蛋白进入分泌囊泡, 随后由中心可变结构域和 CLE 结构域组成的前体肽被线虫口针传递进寄主根系细胞的细胞质中^[39], 经过多肽的翻译后修饰——羟脯氨酸阿拉伯糖基化和蛋白质水解加工成具有生物活性的配体转运到质外体, 此时植物 CLE 受体激酶 CLV2/CRN 以及 CLV1 和 BARELY ANY MERISTEMS 可以识别线虫的 CLE 多肽^[40], 从而正向调控合胞体的形成^[41]。在 CN 中 A-type 和 B-type CLE 多肽都已被鉴定

到^[42-43], 依据序列相似性, 根结线虫也具有潜在的两种类型。C-TERMINALLY ENCODED PEPTIDE (CEP) -like^[44] 和 INFLORESCENCE DEFICIENT IN ABSCISSION (IDA) -like 肽^[45] 都只在 RKN 中发现, 在 CN 中没有报道, 植物中的 CEP 参与了植物根/茎、侧根和根瘤的发育, 提高植物吸收硝态氮的能力, 但 CEP-like 在线虫侵染过程中的功能是未知的, 推测其可能参与调控取食位点的大小。而 IDA 能与受体激酶 HAESA (HAE) 结合激活 MAPK 信号级联通路诱导 KNOX 转录因子(分生组织发生与维持的关键基因并且参与侧生器官形态形成)表达^[46]。近期报道在 RKN 中鉴定到了 RALF-like 效应蛋白, 模拟植物 RALF 的生物活性, 通过与 FER 的胞外受体结构域结合, 促进 JA 信号通路关键蛋白 MYC2 降解等过程, 破坏植物免疫系统^[47]。除了模拟肽, CN 还能分泌拟南芥膜联蛋白类似物, 在甜菜孢囊线虫中, 效应蛋白 4F01 通过模拟拟南芥的膜联蛋白与 2OG-Fe (II) 加氧酶家族的一个氧化还原酶结合, 从而提高线虫的寄生能力, 在大豆孢囊线虫中同样分离到了该类蛋白, 同源性较高, 可能存在相似功能^[48]。另外在禾谷孢囊线虫 (*H. avenae*) 中也有报道膜联蛋白类似物 Ha-annexin, 它能抑制小鼠凋亡蛋白 BAX 激发的 HR 反应, 并可以抑制 MAPK 通路上的关键基因 NPK1/MKK1 激发的细胞坏死^[49]。除了上述在 CN 中发现的 annexin 类似物, 在南方根结线虫中鉴定出了 4 个巨噬细胞迁移抑制因子 (macrophage migration inhibitory factor, MIF), 它们通过与植物膜联蛋白 AnnAt1 和 AnnAt4 等相互作用抑制植物免疫力并促进线虫寄生^[50]。CN 和 RKN 中还广泛存在一类功能较为保守的分支酸变位酶 CMs。研究表明 CMs 可能通过模拟寄主植物分支酸变位酶竞争底物分支酸, 影响生长素吲哚乙酸 IAA 和水杨酸 SA 的合成, 最终抑制植物免疫^[51]。

除了模拟植物类似物干扰寄主生长和免疫外, PPN 还能分泌其它大量的效应蛋白促进线虫入侵形成取食位点和抑制寄主的 PTI 及 ETI 反应。目前的研究报道仅有一些细胞壁降解和修饰酶, 如 ENGs 和 PELs 类在 CN 和 RKN 中存在相似性, 其它效应蛋白之间几乎没有重叠。在 CN 中参与合胞体形成的重要效应蛋白主要有参与生长素合成或运输的

19C07^[52] 和 10A07^[53], 另外还有与辅助剪接体蛋白 SMU2 互作的 Hs30D08^[54] 以及 Hs-Ubi1 泛素蛋白相关的效应蛋白^[55] 等参与合胞体的形成与维持。在 RKN 中 MiPFN3 能直接靶向破坏植物肌动蛋白微丝的聚合, 影响植物肌动蛋白细胞骨架^[56]。16D10 靶向与植物 SCL 转录因子 SCL6 和 SCL21 互作^[57], 7E12 加速巨型细胞发育^[58]; Mi8D05 通过与寄主植物水通道蛋白 TIP2 互作, 可能参与调控巨型细胞中溶质和水分的转运^[59], 这些效应蛋白都能参与 RKN 巨型细胞的建立。

另外, PPN 还利用了多种效应蛋白直接或间接抑制寄主基础抗病反应^[60]。在 CN 中, 马铃薯金线虫分泌的泛素羧端延伸蛋白 GrUBCEP12^[61]、SPRYSEC-19^[62]、E3 泛素连接酶 RHA1B^[63] 和细胞壁松弛蛋白类蛋白 EXPB2^[64]; 大豆孢囊线虫分泌的 HgGLAND^[65]、30C02^[66] 和 10A06^[67]; 甜菜孢囊线虫分泌的 HsGLAND4^[68]; 禾谷孢囊线虫分泌的 Ha18764^[69] 等能通过不同的作用机制抑制寄主植物的防御反应, 促进 CN 的侵染。而在 RKN 中也进化出了大量的抑制免疫的效应蛋白, 如爪哇根结线虫分泌的 Mj-TTL5^[70]; 南方根结线虫分泌的钙网蛋白 Mi-CRT^[71] 和 MiMsp40^[72]; 拟禾本科根结线虫 (*M. graminicola*) 分泌的 MgGPP^[73]、Mg01965^[74]、MgMO237^[54] 和近期报道的 MgMO289^[75] 以及北方根结线虫分泌的 Mh265^[76] 等都能从不同的方面发挥功能, 以帮助 RKN 寄生致病。综上 CN 和 RKN 可能都针对类似的植物过程来启动和维持取食位点建立, 但它们显然有不同的分子手段, 通过使用不同的效应蛋白来实现自身寄生的目的。

3 激素参与调控 PPN 与植物寄生过程

植物内源激素作为植物体内的微量信号分子, 对植物的生长发育起着重要的调控作用。正常条件下各激素之间维持一定的平衡状态, 共同调控着植物的生长发育和新陈代谢。然而当寄主植物遭受 PPN 的侵染时, 会影响激素稳态, 这主要归结为两部分的原因: 首先植物自身会响应生物胁迫启动防御系统导致内源激素变化, 其次 CN 和 RKN 等在摄取植物根系取食细胞营养时会通过自身的分泌物或效应蛋白等改变植物激素的产生, 最终建立有利于

自身生长发育的取食位点。目前很多研究已证实水杨酸、茉莉酸和乙烯是参与植物抗病信号转导途径中的关键调控因子，而生长素和细胞分裂素则参与 PPN 建立取食位点。但每种激素在植物中并不是只有单一的生物学作用，而是在不同阶段、不同环境条件下存在激素的 crosstalk，共同发挥功能以增强植物对环境的适应能力，特别是当植物面临病原物入侵时，会因为寄主植物和病原物种类的不同而导致植物激素产生的时间、种类与数量存有较大差异，这就需要植物精巧调控由各种激素信号转导途径偶联而成的复杂网络，灵活搭配激素组合、精密控制激素水平及信号的转导，以实现针对不同病原物的有效防御^[77]。

在响应植物寄生线虫 PPN 入侵时，植物所具备的复杂激素信号网络能够迅速反应，使植物改变代谢机制来应对逆境胁迫，此时植物体内原本用于生长发育的能量与资源会向免疫系统转移，从而达到节省能源，增强植物抵抗生物胁迫的能力。在对 PPN 侵染寄主后防御激素的研究中，发现通过外源施加 SA 预处理植物会显著增强寄主植物对 CN 和 RKN 的抗性，而目前的研究证实了 JA 正调控寄主植物对 CN 的抗性，但 JA 调控 RKN 的抗性研究却出现了不同的结果，在过去的十几年里，多篇关于 JA 在 RKN 侵染中作用的论文压倒性地支持 JA 作为一种防御分子正调控寄主对 RKN 的抗性^[78]，但也有报道通过对 JA 信号转导或生物合成突变体和转基因植物的抗性分析产生了相反的结果。比如 JA 不敏感突变体 *jai1* 对 RKN 敏感性降低^[79]；JA 合成基因 *lox3* 突变体表现出抗线虫的表型；*lox4* 突变体比野生型能发育出更多的雌虫^[80]但含有更高的 JA 水平等。综上，猜测可能由于寄主植物突变体自身存在生长表型、产生代谢物种类、侵染 RKN 种类以及表型计数方法等的差异，最终导致了 JA 在 RKN 侵染后正负调控均存在的现象。另外关于赤霉素（GA）、脱落酸（ABA）、油菜素内酯（brassinosteroids）和独角金内酯（strigolactones）在线虫侵染中的作用的研究主要在水稻拟禾本科根结线虫中有报道，它们通过拮抗 JA 防御反应来促进 PPN 的侵染^[81-84]。

乙烯在线虫的吸引、迁移、取食位点的形成和寄主防御中同样起着重要作用，但植物与 CN 和

RKN 的相互作用存在很多差异。乙烯虽然能正调控 RKN 的虫瘿重量和巨型细胞大小，但可以通过减少寄主根部对线虫的吸引力达到抗线虫侵染的效果。抗病品种比感病品种表现出更多的乙烯生物合成和响应基因的上调，也证实了乙烯能够抑制 RKN 的侵染^[85]。相反，乙烯途径促进了 CN 的寄生。外源补充乙烯合成前体 ACC 或乙烯供体乙烯利能显著促进 CN 的寄生和发育，而用乙烯抑制剂处理植物能负调控线虫的发育。过量产生乙烯的突变体对甜菜胞囊线虫更加敏感，乙烯不敏感突变体则抗甜菜胞囊线虫侵染^[86]。但利用大豆对大豆胞囊线虫做吸引实验时却出现了相反的结果，线虫更容易侵染被乙烯生物合成抑制剂预处理的大豆根尖，乙烯不敏感的突变体对大豆胞囊线虫的吸引力增强，乙烯过量表达的突变体对大豆胞囊线虫的吸引减弱^[87]。一项对甜菜胞囊线虫侵染拟南芥的报道证实了乙烯是通过两个独立的途径来影响植物线虫相互作用的：一种是典型的乙烯信号通路，通过抑制 SA 触发的防御反应符合乙烯增强 CN 侵染的表型，另一种是独立于经典的乙烯信号通路^[88]，涉及乙烯受体 ETR1 及其对细胞分裂素信号的调节，当 ETR1 活性被消除时，细胞分裂素信号转导受到显著抑制，导致寄主抗 CN 侵染。因此，特异寄主-线虫的相互作用、乙烯效应的时间或位置、以及与其它激素途径的交叉串扰可能造成上述乙烯参与寄主对 CN 侵染表型的差异。

除了上述防御激素外，生长素和细胞分裂素则参与了 PPN 建立成熟的取食细胞。在南方根结线虫和甜菜胞囊线虫分泌物中均已检测到生长素和细胞分裂素的存在，但尚不清楚其对取食细胞的影响。后续的研究从甜菜胞囊线虫鉴定了一个细胞分裂素合成相关的基因 *HsIPT1*，沉默该基因显著降低线虫的毒性和取食细胞发育^[89]。此外，CN 和 RKN 为了成功寄生需要操纵寄主的激素稳态，生长素的运输和信号转导对取食位点的发育非常重要^[90]，两种不同的取食细胞的形成在生长素转运蛋白 PIN 的利用方面存在差异。PIN1 和 PIN3 主要参与 CN 合胞体的形成，而 PIN2 和 PIN3 则影响巨型细胞的建立^[91]。另外细胞分裂素合成、信号转导以及代谢相关的基因表达在两种取食细胞之间存在差异，这也决定了不同的细胞周期进程。例如，细胞分裂素合成基因

IPT1 在甜菜胞囊线虫侵染后诱导表达,而在南方根结线虫侵染后没有 *IPT* 基因上调^[92]; 分解代谢基因 *CKX* 对两种线虫侵染的响应不同, *CKX6* 在甜菜胞囊线虫和南方根结线虫侵染后均上调,而 *CKX5* 和 *CKX7* 只被甜菜胞囊线虫诱导表达。突变体分析表明拟南芥细胞分裂素组氨酸激酶受体 *Ahk3* 和 *Ahk4* 对合胞体形成很关键,而 *Ahk2* 和 *Ahk3* 是巨型细胞形成所必需的。两种 PPN 引起寄主不同的激素变化,形成完全不同的取食位点^[89]。CN 在细胞整合合胞体之前诱导有限的细胞分裂,需要细胞分裂素信号的正常激活,而 RKN 则诱导细胞分裂的异常增加,从而产生特有的根结^[93-94]。综上,PPN 通过不同的层面操纵植物,成功建立一种长期的寄生关系。

4 展望

目前的研究发现, CN 和 RKN 与寄主植物的相互作用似乎是独立进化的,在抗病基因、效应蛋白、激素调控等方面均存在较大的差异,但它们都可以通过多种途径调控寄主的发育过程,抑制寄主的防御反应,成功寄生形成取食细胞^[95]。虽然近年来植物线虫互作机制研究方面取得了快速进展,部分抗病基因也得到了成功的应用,但我们对植物与线虫互作中的复杂变化仍知之甚少。在抗病基因挖掘方面,目前克隆的抗线虫基因数量稀少,部分抗线虫基因只针对特定寄主且具有线虫小种特异性,小麦、水稻以及蔬菜中的抗线虫基因仍待克隆,针对田间毒性小种的出现亟需筛选新的线虫抗病基因资源或者开发新的广谱抗病策略。如果对抗病基因及其无毒基因之间的识别特异性有了更深的理解,将有助于我们更好的利用或者改造抗病基因。对活跃的线虫效应蛋白研究方面,目前鉴定的效应蛋白数量远远低于基于基因组预测的效应蛋白数量,对植物寄生线虫遗传操作技术的突破将极大推动线虫基因功能的研究以及线虫防控。通过效应蛋白筛选得到的部分靶标基因往往具有多种表型效应,需要借助精准基因编辑或者分子设计加以改良。此外,线虫效应蛋白或者分泌物在非寄主抗性中的作用机制对提高植物广谱持久抗性也具有重要的指导意义。

参考文献

[1] Abad P, Gouzy J, Aury JM, et al. Genome sequence of the metazoan

plant-parasitic nematode *Meloidogyne incognita* [J]. *Nat Biotechnol*, 2008, 26 (8): 909-915.

[2] Jones JT, Haegeman A, Danchin EGJ, et al. Top 10 plant-parasitic nematodes in molecular plant pathology [J]. *Mol Plant Pathol*, 2013, 14 (9): 946-961.

[3] Kyndt T, Vieira P, Gheysen G. Nematode feeding sites: unique organs in plant roots [J]. *Planta*, 2013, 238 (5): 807-818.

[4] Cai DG, Kleine M, Kifle S, et al. Positional cloning of a gene for nematode resistance in sugar beet [J]. *Science*, 1997, 275 (5301): 832-834.

[5] Kumar A, Harloff HJ, Melzer S, et al. A rhomboid-like protease gene from an interspecies translocation confers resistance to cyst nematodes [J]. *New Phytol*, 2021, 231 (2): 801-813.

[6] Bryan GJ, McLean K, Bradshaw JE, et al. Mapping QTLs for resistance to the cyst nematode *Globodera pallida* derived from the wild potato species *Solanum vernei* [J]. *Theor Appl Genet*, 2002, 105 (1): 68-77.

[7] Bryan GJ, McLean K, Pande B, et al. Genetical dissection of H3-mediated polygenic PCN resistance in a heterozygous autotetraploid potato population [J]. *Mol Breeding*, 2004, 14 (2): 105-116.

[8] van der Vossen EAG, van der Voort JNAMR, Kanyuka K, et al. Homologues of a single resistance-gene cluster in potato confer resistance to distinct pathogens: a virus and a nematode [J]. *Plant J*, 2000, 23 (5): 567-576.

[9] Paal J, Henselewski H, Muth J, et al. Molecular cloning of the potato *Gro1-4* gene conferring resistance to pathotype Ro1 of the root cyst nematode *Globodera rostochiensis*, based on a candidate gene approach [J]. *Plant J*, 2004, 38 (2): 285-297.

[10] Ernst K, Kumar A, Kriseleit D, et al. The broad-spectrum potato cyst nematode resistance gene (*Hero*) from tomato is the only member of a large gene family of NBS-LRR genes with an unusual amino acid repeat in the LRR region [J]. *Plant J*, 2002, 31 (2): 127-136.

[11] Lozano-Torres JL, Wilbers RHP, Gawronski P, et al. Dual disease resistance mediated by the immune receptor Cf-2 in tomato requires a common virulence target of a fungus and a nematode [J]. *Proc Natl Acad Sci*, 2012, 109 (25): 10119-10124.

[12] Meksem K, Pantazopoulos P, Njiti VN, et al. 'Forrest' resistance to the soybean cyst nematode is bigenic: saturation mapping of the *Rhg1* and *Rhg4* loci [J]. *Theor Appl Genet*, 2001, 103 (5):

- 710-717.
- [13] Liu SM, Kandoth PK, Warren SD, et al. A soybean cyst nematode resistance gene points to a new mechanism of plant resistance to pathogens [J] . Nature, 2012, 492 (7428) : 256-260.
 - [14] Liu SM, Kandoth PK, Lakhssassi N, et al. The soybean GmSNAP18 gene underlies two types of resistance to soybean cyst nematode [J] . Nat Commun, 2017, 8 : 14822.
 - [15] Lakhssassi N, Liu SM, Bekal S, et al. Characterization of the Soluble NSF Attachment Protein gene family identifies two members involved in additive resistance to a plant pathogen [J] . Sci Rep, 2017, 7 : 1-11.
 - [16] Bayless AM, Smith JM, Song JQ, et al. Disease resistance through impairment of alpha-SNAP-NSF interaction and vesicular trafficking by soybean *Rhg1* [J] . Proc Natl Acad Sci, 2016, 113 (47) : 7375-7382.
 - [17] Bayless AM, Zapotocny RW, Grunwald DJ, et al. An atypical N-ethylmaleimide sensitive factor enables the viability of nematode-resistant *Rhg1* soybeans [J] . Proc Natl Acad Sci, 2018, 115 (19) : 4512-4521.
 - [18] Lakhssassi N, Piya S, Bekal S, et al. A pathogenesis-related protein GmPR08-Bet VI promotes a molecular interaction between the GmSHMT08 and GmSNAP18 in resistance to *Heterodera glycines* [J] . Plant Biotechnol J, 2020, 18 (8) : 1810-1829.
 - [19] Lakhssassi N, Piya S, Knizia D, et al. Mutations at the serine hydroxymethyltransferase impact its interaction with a soluble NSF attachment protein and a pathogenesis-related protein in soybean [J] . Vaccines, 2020, 8 (3) : 349.
 - [20] Wang R, Deng M, Yang C, et al. A Qa-SNARE complex protein contributes to soybean cyst nematode resistance through regulation of mitochondria-mediated cell death [J] . J Exp Bot, 2021. erab301.
 - [21] Wu WW, Shen HL, Yang WC. Sources for heat-stable resistance to southern root-knot nematode (*Meloidogyne incognita*) in *Solanum lycopersicum* [J] . Agr Sci China, 2009, 8 (6) : 697-702.
 - [22] Rashid MH, Al-Mamun MH, Uddin MN. How durable is root knot nematode resistance in tomato ? [J] . Plant Breed Biotech, 2017, 5 (3) : 143-162.
 - [23] Ammiraju JSS, Veremis JC, Huang X, et al. The heat-stable root-knot nematode resistance gene *Mi-9* from *Lycopersicon peruvianum* is localized on the short arm of chromosome 6 [J] . Theor Appl Genet, 2003, 106 (3) : 478-484.
 - [24] Milligan SB, Bodeau J, Yaghoobi 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.
 - [25] Bhattarai KK, Li Q, Liu Y, et al. The *Mi-1*-mediated pest resistance requires Hsp90 and Sgt1 [J] . Plant Physiol, 2007, 144 (1) : 312-323.
 - [26] Bhattarai KK, Atamian HS, 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] . Plant J, 2010, 63 (2) : 229-240.
 - [27] Atamian HS, Eulgem T, Kaloshian I. SlWRKY70 is required for *Mi-1*-mediated resistance to aphids and nematodes in tomato [J] . Planta, 2012, 235 (2) : 299-309.
 - [28] de Ilarduya OM, Moore AE, Kaloshian I. The tomato *Rme1* locus is required for *Mi-1*-mediated resistance to root-knot nematodes and the potato aphid [J] . Plant J, 2001, 27 (5) : 417-425.
 - [29] Claverie M, Dirlwanger E, Bosselut N, et al. The *Ma* gene for complete-spectrum resistance to Meloidogyne species in prunus is a TNL with a huge repeated C-terminal post-LRR region [J] . Plant Physiol, 2011, 156 (2) : 779-792.
 - [30] Barbary A, Palloix A, Fazari A, et al. The plant genetic background affects the efficiency of the pepper major nematode resistance genes *Me1* and *Me3* [J] . Theor Appl Genet, 2014, 127 (2) : 499-507.
 - [31] Xu XY, Zeng L, Tao Y, et al. Pinpointing genes underlying the quantitative trait loci for root-knot nematode resistance in palaeopolyploid soybean by whole genome resequencing [J] . Proc Natl Acad Sci, 2013, 110 (33) : 13469-13474.
 - [32] Sacco MA, Koropacka K, Grenier E, et al. The cyst nematode SPRYSEC protein RBP-1 elicits Gpa2-and RanGAP2-dependent plant cell death [J] . PLoS Pathog, 2009, 5 (8) : e1000564.
 - [33] Lozano-Torres JL, Wilbers RHP, Warmerdam S, et al. Apoplastic venom allergen-like proteins of cyst nematodes modulate the activation of basal plant innate immunity by cell surface receptors [J] . PLoS Pathog, 2014, 10 (12) : e1004569.
 - [34] Semblat JP, Rosso MN, Hussey RS, et al. Molecular cloning of a cDNA encoding an amphid-secreted putative avirulence protein from the root-knot nematode *Meloidogyne incognita* [J] . Mol Plant Microbe Interact, 2001, 14 (1) : 72-79.

- [35] Gleason CA, Liu QL, Williamson VM. Silencing a candidate nematode effector gene corresponding to the tomato resistance gene *Mi-1* leads to acquisition of virulence [J]. *Mol Plant Microbe Interact*, 2008, 21 (5) : 576-585.
- [36] Mitchum MG, Wang XH, Davis EL. Diverse and conserved roles of CLE peptides [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2008, 11 (1) : 75-81.
- [37] Bird DM, Jones JT, Opperman CH, et al. Signatures of adaptation to plant parasitism in nematode genomes [J]. *Parasitology*, 2015, 142 : 71-84.
- [38] Lu SW, Chen SY, Wang JY, et al. Structural and functional diversity of CLAVATA3/ESR (CLE) -like genes from the potato cyst nematode *Globodera rostochiensis* [J]. *Mol Plant Microbe Interact*, 2009, 22 (9) : 1128-1142.
- [39] Mitchum MG, Hussey RS, Baum TJ, et al. Nematode effector proteins : an emerging paradigm of parasitism [J]. *New Phytol*, 2013, 199 (4) : 879-894.
- [40] Wang J, Joshi S, Korkin D, et al. Variable domain I of nematode CLEs directs post-translational targeting of CLE peptides to the extracellular space [J]. *Plant Signal Behav*, 2010, 5 (12) : 1633-1635.
- [41] Guo XL, Chronis D, De La Torre CM, et al. Enhanced resistance to soybean cyst nematode *Heterodera glycines* in transgenic soybean by silencing putative CLE receptors [J]. *Plant Biotechnol J*, 2015, 13 (6) : 801-810.
- [42] Guo XL, Wang JY, Gardner M, et al. Identification of cyst nematode B-type CLE peptides and modulation of the vascular stem cell pathway for feeding cell formation [J]. *PLoS Pathog*, 2017, 13 (2) : e1006142.
- [43] Delay C, Imin N, Djordjevic MA. CEP genes regulate root and shoot development in response to environmental cues and are specific to seed plants [J]. *J Exp Bot*, 2013, 64 (17) : 5383-5394.
- [44] Taleski M, Imin N, Djordjevic MA. CEP peptide hormones : key players in orchestrating nitrogen-demand signalling, root nodulation, and lateral root development [J]. *J Exp Bot*, 2018, 69 (8) : 1829-1836.
- [45] Tucker ML, Yang RH. A gene encoding a peptide with similarity to the plant IDA signaling peptide (AtIDA) is expressed most abundantly in the root-knot nematode (*Meloidogyne incognita*) soon after root infection [J]. *Exp Parasitol*, 2013, 134 (2) : 165-170.
- [46] Kim J, Yang RH, Chang C, et al. The root-knot nematode *Meloidogyne incognita* produces a functional mimic of the *Arabidopsis* INFLORESCENCE DEFICIENT IN ABSCISSION signaling peptide [J]. *J Exp Bot*, 2018, 69 (12) : 3009-3021.
- [47] Zhang X, Peng H, Zhu SR, et al. Nematode-encoded RALF peptide mimics facilitate parasitism of plants through the FERONIA receptor kinase [J]. *Mol Plant*, 2020, 13 (10) : 1434-1454.
- [48] Patel N, Hamamouch N, Li CY, et al. A nematode effector protein similar to annexins in host plants [J]. *J Exp Bot*, 2010, 61 (1) : 235-248.
- [49] Chen CL, Liu SS, Liu Q, et al. An ANNEXIN-like protein from the cereal cyst nematode *Heterodera avenae* suppresses plant defense [J]. *PLoS One*, 2015, 10 (4) : e0122256.
- [50] Zhao JL, Li LJ, Liu Q, et al. A MIF-like effector suppresses plant immunity and facilitates nematode parasitism by interacting with plant annexins [J]. *J Exp Bot*, 2019, 70 (20) : 5943-5958.
- [51] Doyle EA, Lambert KN. *Meloidogyne javanica* chorismate mutase 1 alters plant cell development [J]. *Mol Plant Microbe Interact*, 2003, 16 (2) : 123-131.
- [52] Lee C, Chronis D, Kenning C, et al. The novel cyst nematode effector protein 19C07 interacts with the *Arabidopsis* auxin influx transporter LAX3 to control feeding site development [J]. *Plant Physiol*, 2011, 155 (2) : 866-880.
- [53] Hewezi T, Juvalle PS, Piya S, et al. The cyst nematode effector protein 10A07 targets and recruits host posttranslational machinery to mediate its nuclear trafficking and to promote parasitism in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 2015, 27 (3) : 891-907.
- [54] Chen JS, Hu LL, Sun LH, et al. A novel *Meloidogyne graminicola* effector, MgMO237, interacts with multiple host defence-related proteins to manipulate plant basal immunity and promote parasitism [J]. *Mol Plant Pathol*, 2018, 19 (8) : 1942-1955.
- [55] Al-Banna L, Saddar MT, Lafi HA, et al. Bioinformatics analysis of ubiquitin expression protein gene from *Heterodera latipons* [J]. *Saudi J Biol Sci*, 2019, 26 (7) : 1463-1467.
- [56] Leelarasamee N, Zhang L, Gleason C. The root-knot nematode effector MiPFN3 disrupts plant actin filaments and promotes parasitism [J]. *PLoS Pathog*, 2018, 14 (3) : e1006947.
- [57] Huang GZ, Dong RH, Allen R, et al. A root-knot nematode secretory peptide functions as a ligand for a plant transcription factor [J]. *Mol Plant Microbe Interact*, 2006, 19 (5) : 463-470.

- [58] Souza DDDE, de Souza JDA, Grossi-de-Sa M, et al. Ectopic expression of a *Meloidogyne incognita* dorsal gland protein in tobacco accelerates the formation of the nematode feeding site [J] . Plant Sci, 2011, 180 (2) : 276-282.
- [59] Xue BY, Hamamouch N, Li CY, et al. The 8D05 parasitism gene of *Meloidogyne incognita* is required for successful infection of host roots [J] . Phytopathology, 2013, 103 (2) : 175-181.
- [60] Hewezi T. Cellular signaling pathways and posttranslational modifications mediated by nematode effector proteins [J] . Plant Physiol, 2015, 169 (2) : 1018-1026.
- [61] Chen S, Chronis D, Wang X. The novel GrCEP12 peptide from the plant-parasitic nematode *Globodera rostochiensis* suppresses flg22-mediated PTI [J] . Plant Signal Behav, 2013, 8 (9) : e25359.
- [62] Diaz-Granados A, Petrescu AJ, Goverse A, et al. SPRYSEC effectors : A versatile protein-binding platform to disrupt plant innate immunity [J] . Front Plant Sci, 2016, 7 : 1575.
- [63] Kud J, Wang WJ, Gross R, et al. The potato cyst nematode effector RHA1B is a ubiquitin ligase and uses two distinct mechanisms to suppress plant immune signaling [J] . PLoS Pathog, 2019, 15 (4) : e1007720.
- [64] Ali S, Magne M, Chen SY, et al. Analysis of putative apoplastic effectors from the nematode, *Globodera rostochiensis*, and identification of an expansin-like protein that can induce and suppress host defenses [J] . PLoS One, 2015, 10 (1) : e0115042.
- [65] Noon JB, Qi MS, Sill DN, et al. A Plasmodium-like virulence effector of the soybean cyst nematode suppresses plant innate immunity [J] . New Phytol, 2016, 212 (2) : 444-460.
- [66] Hamamouch N, Li CY, Hewezi T, et al. The interaction of the novel 30C02 cyst nematode effector protein with a plant beta-1, 3-endoglucanase may suppress host defence to promote parasitism [J] . J Exp Bot, 2012, 63 (10) : 3683-3695.
- [67] Hewezi T, Howe PJ, Maier TR, et al. *Arabidopsis* spermidine synthase is targeted by an effector protein of the cyst nematode *Heterodera schachtii* [J] . Plant Physiol, 2010, 152 (2) : 968-984.
- [68] Barnes SN, Wram CL, Mitchum MG, et al. The plant-parasitic cyst nematode effector GLAND4 is a DNA-binding protein [J] . Mol Plant Pathol, 2018, 19 (10) : 2263-2276.
- [69] Yang SS, Dai YR, Chen YP, et al. A novel G16B09-like effector from *Heterodera avenae* suppresses plant defenses and promotes parasitism [J] . Front Plant Sci, 2019, 10 : 66.
- [70] Lin BR, Zhuo K, Chen SY, et al. A novel nematode effector suppresses plant immunity by activating host reactive oxygen species-scavenging system [J] . New Phytol, 2016, 209 (3) : 1159-1173.
- [71] Jaouannet M, Magliano M, Arguel MJ, et al. The root-knot nematode calreticulin Mi-CRT is a key effector in plant defense suppression [J] . Mol Plant Microbe Interact, 2013, 26 (1) : 97-105.
- [72] Niu JH, Liu P, Liu Q, et al. Msp40 effector of root-knot nematode manipulates plant immunity to facilitate parasitism [J] . Sci Rep, 2016, 6 : 19443.
- [73] Chen JS, Lin BR, Huang QL, et al. 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 [J] . PLoS Pathog, 2017, 13 (4) : e1006301.
- [74] Zhuo K, Naalden D, Nowak S, et al. A *Meloidogyne graminicola* C-type lectin, Mg01965, is secreted into the host apoplast to suppress plant defence and promote parasitism [J] . Mol Plant Pathol, 2019, 20 (3) : 346-355.
- [75] Song H, Lin B, Huang Q, et al. The *Meloidogyne graminicola* effector MgMO289 targets a novel rice copper metallochaperone to suppress plant immunity [J] . J Exp Bot, 2021. erab208.
- [76] Gleason C, Polzin F, Habash SS, et al. Identification of two *Meloidogyne* hapla genes and an investigation of their roles in the plant-nematode interaction [J] . Mol Plant Microbe Interact, 2017, 30 (2) : 101-112.
- [77] Pieterse CMJ, Leon-Reyes A, Van der Ent S, et al. Networking by small-molecule hormones in plant immunity [J] . Nat Chem Biol, 2009, 5 (5) : 308-316.
- [78] Hu YF, You J, Li CJH, et al. Exogenous application of methyl jasmonate induces defence against *Meloidogyne* hapla in soybean [J] . Nematology, 2017, 19 (3) : 293-304.
- [79] Bhattarai KK, Xie QG, Mantelin S, et al. Tomato susceptibility to root-knot nematodes requires an intact jasmonic acid signaling pathway [J] . Mol Plant Microbe Interact, 2008, 21 (9) : 1205-1214.
- [80] Ozalvo R, Cabrera J, Escobar C, et al. Two closely related members

- of *Arabidopsis* 13-lipoxygenases (13-LOXs), LOX3 and LOX4, reveal distinct functions in response to plant-parasitic nematode infection [J]. *Mol Plant Pathol*, 2014, 15 (4): 319-332.
- [81] Kyndt T, Nahar K, Haecck A, et al. Interplay between Carotenoids, Absciscic Acid and Jasmonate Guides the Compatible Rice-*Meloidogyne graminicola* Interaction[J]. *Front Plant Sci*, 2017, 8: 951.
- [82] Yimer HZ, Nahar K, Kyndt T, et al. Gibberellin antagonizes jasmonate-induced defense against *Meloidogyne graminicola* in rice [J]. *New Phytol*, 2018, 218 (2): 646-660.
- [83] Lahari Z, Ullah C, Kyndt T, et al. Strigolactones enhance root-knot nematode (*Meloidogyne graminicola*) infection in rice by antagonizing the jasmonate pathway [J]. *New Phytol*, 2019, 224 (1): 454-465.
- [84] Nahar K, Kyndt T, Hause B, et al. Brassinosteroids suppress rice defense against root-knot nematodes through antagonism with the jasmonate pathway [J]. *Mol Plant Microbe Interact*, 2013, 26 (1): 106-115.
- [85] Shukla N, Yadav R, Kaur P, et al. Transcriptome analysis of root-knot nematode (*Meloidogyne incognita*)-infected tomato (*Solanum lycopersicum*) roots reveals complex gene expression profiles and metabolic networks of both host and nematode during susceptible and resistance responses [J]. *Mol Plant Pathol*, 2018, 19 (3): 615-633.
- [86] Tucker ML, Xue P, Yang RH. 1-Aminocyclopropane-1-carboxylic acid (ACC) concentration and ACC synthase expression in soybean roots, root tips, and soybean cyst nematode (*Heterodera glycines*)-infected roots [J]. *J Exp Bot*, 2010, 61 (2): 463-472.
- [87] Hu YF, You J, Li CJ, et al. Ethylene response pathway modulates attractiveness of plant roots to soybean cyst nematode *Heterodera glycines* [J]. *Sci Rep*, 2017, 7: 41282.
- [88] Bakshi A, Wilson RL, Lacey RF, et al. Identification of regions in the receiver domain of the ETHYLENE RESPONSE1 ethylene receptor of *Arabidopsis* important for functional divergence [J]. *Plant Physiol*, 2015, 169 (1): 219-232.
- [89] Siddique S, Radakovic ZS, De La Torre CM, et al. A parasitic nematode releases cytokinin that controls cell division and orchestrates feeding site formation in host plants [J]. *Proc Natl Acad Sci*, 2015, 112 (41): 12669-12674.
- [90] Karczmarek A, Overmars H, Helder J, et al. Feeding cell development by cyst and root-knot nematodes involves a similar early, local and transient activation of a specific auxin-inducible promoter element [J]. *Mol Plant Pathol*, 2004, 5 (4): 343-346.
- [91] Grunewald W, Cannoot B, Friml J, et al. Parasitic nematodes modulate PIN-mediated auxin transport to facilitate infection [J]. *PLoS Pathog*, 2009, 5 (1): e1000266.
- [92] Dowd CD, Chronis D, Radakovic ZS, et al. Divergent expression of cytokinin biosynthesis, signaling and catabolism genes underlying differences in feeding sites induced by cyst and root-knot nematodes [J]. *Plant J*, 2017, 92 (2): 211-228.
- [93] Shanks CM, Rice JH, Yan ZB, et al. The role of cytokinin during infection of *Arabidopsis thaliana* by the cyst nematode *Heterodera schachtii* [J]. *Mol Plant Microbe Interact*, 2016, 29 (1): 57-68.
- [94] van Megen H, van den Elsen S, Holterman M, et al. A phylogenetic tree of nematodes based on about 1200 full-length small subunit ribosomal DNA sequences [J]. *Nematology*, 2009, 11: 927-950.
- [95] Govere A, Smant G. The activation and suppression of plant innate immunity by parasitic nematodes [J]. *Annu Rev Phytopathol*, 2014, 52: 243-265.

(责任编辑 朱琳峰)