

植物寄生线虫效应子研究进展

赵 洁 彭德良 刘世名*

(中国农业科学院植物保护研究所, 植物病虫害生物学国家重点实验室, 北京 100193)

摘要: 植物寄生线虫是一类专性活体营养寄生物, 在植物根部维管束细胞附近诱导形成取食位点, 与植物形成稳定的寄生关系, 严重影响植物的生长发育, 最终导致植物大幅度减产, 甚至绝收。为长期、有效地防控植物寄生线虫, 对线虫寄生、致病机制及其与植物的相互作用模式进行研究显得尤为重要。效应子在线虫整个寄生阶段中起着关键作用。近些年, 线虫效应子的鉴定、功能、线虫效应子与植物相互作用模式等方面的研究取得了重要进展。本文主要针对病原物与寄主植物的相互作用模型、植物寄生线虫效应子鉴定、功能及线虫效应子与寄主植物的相互作用等方面的研究进展进行简单概述。

关键词: 寄主植物; 植物寄生线虫; 效应子; 相互作用

Progresses in the researches on the effectors of plant parasitic nematodes

ZHAO Jie PENG Deliang LIU Shiming*

(State Key Laboratory for Biology of Plant Diseases and Insect Pests, Institute of Plant Protection,
Chinese Academy of Agriculture Sciences, Beijing 100193, China)

Abstract: Plant parasitic nematodes are a group of obligate biotrophic pathogens, which establish the stable parasitic relationships with the host plants following induction and formation of the feeding sites close to the vascular bundle in the roots of host plants. This parasitism fairly influences the growth and development of plants, finally resulting in considerable losses of yield, even no harvests. For long-term and effective prevention and control of plant parasitic nematodes, it is necessary to study the mechanisms of parasitism and pathogenesis and interaction models. The nematode effectors play key roles in entire parasitism of nematodes. To date, many important progresses have been made in the areas relevant to the effectors of plant parasitic nematodes, including identification, functional analysis and interaction models. In this review, the progresses in interaction models between pathogens and host plants, identification and functions of plant parasitic nematode effectors and their interactions with host plants were briefly summarized.

Key words: host plant; plant parasitic nematode; effector; interaction

植物寄生线虫是一类世界性分布的病原物, 其寄主范围广, 环境适应性强, 几乎可以为害所有农作物。目前已报道了 4 000 多种植物寄生线虫 (Jones et al., 2013), 每年在世界范围内造成超过 1 730 亿美元的经济损失 (Elling, 2013)。植物寄生线虫是一种专性活体营养寄生物, 根据寄生方式和习性大致可

将其分为内寄生和外寄生 2 种类型 (谢家廉等, 2017), 每种类型又可根据线虫寄生后是否移动分为定居型和移动型。线虫利用其可伸缩的口针刺穿植物细胞, 从中摄取营养物质, 进而与寄主建立特定的相互作用关系 (Davis et al., 2008)。植物与线虫的相互作用可以分为亲和性与非亲和性 2 种类型; 在

基金项目: 中国农业科学院创新工程 (1318012601), 青年英才计划 (1318012605), 国家自然科学基金 (31972248)

* 通信作者 (Author for correspondence), E-mail: smlu@n@yahoo.com

收稿日期: 2019-04-09

亲和性相互作用中,植物寄生线虫侵染寄主植物时,利用口针将食道腺的分泌物(效应子)分泌到寄主植物细胞,并诱导寄主细胞形成合胞体或巨细胞(Davis et al., 2008),线虫从寄主植物体内获取养分,完成正常的生长发育;在非亲和性相互作用中,寄主植物在合胞体或巨细胞及其附近发生快速坏死反应,类似于植物-病原微生物相互作用过程中的过敏性细胞坏死反应,使合胞体或巨细胞形成受阻或遭到破坏,致使线虫无法完成正常的生长发育。

根结线虫和孢囊线虫是2类最重要的植物特有的定居型内寄生线虫,也是近些年来主要的研究对象。根结线虫能够侵染3 000多种植物物种(Jones et al., 2013),包括谷物、豆类、蔬菜以及各种树木、水果、香料和纤维作物等主要农作物(Luc et al., 1990)。马铃薯金线虫 *Globodera rostochiensis* 和马铃薯白线虫 *G. pallida* 等孢囊线虫的寄主范围有限,但甜菜孢囊线虫 *Heterodera schachtii* 的寄主范围较广,已知可侵染218种植物(Rehman et al., 2016)。效应子是一类具有操控寄主先天免疫反应、增强病原物在寄主内寄生侵染的蛋白质分子(Hogenhout et al., 2009)。植物寄生线虫通过分泌效应子到植物细胞中破坏植物的防御反应,进而完成自身的寄生生活史(Davis et al., 2008)。最初主要通过单克隆抗体(Smant et al., 1998; Rehman et al., 2009)、质谱法(Bellafiore et al., 2008)、表达序列标签(expressed sequence tag, EST)(Peng et al., 2013)等方法对线虫效应子进行鉴定,近年转录组学及基因组学被广泛用于线虫效应子的鉴定。目前已从孢囊线虫、根结线虫及松材线虫等线虫中鉴定出多个效应子(Gao et al., 2003; Bellafiore et al., 2008; 杨丹, 2017)。一些植物寄生线虫分泌的效应子能够触发植物的免疫反应(Manosalva et al., 2015),但大多数被鉴定的效应子均与抑制寄主的防御反应有关(Goverse & Smant, 2014; Siddique & Grundler, 2018),还有一部分效应子参与调控寄主的生长发育,诱导形成和维持取食位点(Zhang et al., 2015)。除效应子功能外,近年来效应子与寄主植物之间相互作用的研究也越来越受到重视。

为长期、有效地防控植物寄生线虫,本研究分别概述了病原物与寄主植物的相互作用模型、植物寄生线虫效应子的鉴定、功能及其与寄主植物相互作用等方面的主要研究进展,以期为更深入地揭示线虫的寄生及致病机制研究提供理论依据。

1 病原物与寄主植物相互作用模型

20世纪40年代已经明确病原物是通过识别寄主植物的某些成分来侵染植物,且寄主细胞也同样通过识别病原物的某些成分来抵制病原物,直到20世纪60年代才初步从分子水平上验证了这一假说(莫延德和田呈明, 1999)。寄主植物与病原物之间的相互作用处于不断进化的状态,关于它们之间相互作用的模型和假说较多,如Flor(1971)最早提出了基因对基因假说,即对应于寄主的每个抗病基因,病原物也存在1个非致病性的基因。Dangl & Jones(2001)提出模式警戒假说,即植物的天然免疫反应在识别和应答病原物效应子的能力上具有高度的多态性。Jones & Dangl(2006)认为植物免疫系统可以用4阶段的Zigzag模型表示,即第1阶段:植物通过细胞膜上受体识别病原物相关分子激发表自身的免疫性(pathogen-associated molecular pattern(PAMP)-triggered immunity, PTI);第2阶段:为克服PTI,病原物向植物分泌效应子,或以其它方式促进病原物的营养生长和扩散,导致由效应子引起的寄主敏感性;第3阶段:其中一些效应子被植物细胞中富含重复亮氨酸残基的核苷酸结合蛋白(nucleotide binding-leucine rich repeat, NB-LRR)识别,激活由效应子诱发的免疫反应(effector-triggered immunity, ETI),该防御反应通常能够引起侵染点附近的过敏性细胞坏死;第4阶段:为抵抗寄主植物的ETI,病原物进化出新的效应子。诱饵模型,即效应子可以作为植物细胞R蛋白同源物的一个诱饵模仿效应子靶标,但它仅能感知效应子的存在,在R蛋白缺少的情况下,其不能触发免疫系统(van der Hoorn & Kamoun, 2008; Ma et al., 2017)。

2 植物寄生线虫效应子

2.1 植物寄生线虫效应子的鉴定

线虫主要通过食道腺、表皮、头感器、尾感器等分泌效应子到达植物细胞中(Hussey, 1989; Davis et al., 2008),进而控制其复杂的寄生过程。植物体内寄生线虫的效应子能促使植物细胞的形态(Doyle & Lambert, 2003)、生理生化(Qin et al., 2004; Kudla et al., 2005)和代谢(Niu et al. 2016)等发生显著变化,为寄生提供独特的取食位点。效应子的种类和数量会因线虫的发育阶段及腺体细胞不同而有所差异(Burgess & Kelly, 1987; Gheysen & Fenoll, 2002),目前多个植物线虫寄生相关基因已被鉴定出,通过

分子生物学等研究方法部分效应子的基因功能、致病机制已被明确,部分效应子是通过调控线虫的寄生(Smant et al., 1998; Hamamouch et al., 2012)、调节寄主植物的免疫力(Yang et al., 2019)等来调控其致病机制(表1)。

表1 已被鉴定的主要植物寄生线虫的效应子及其功能

Table 1 Major effectors of plant parasitic nematodes identified and their functions

线虫 Nematode	效应子 Effector	功能 Function	参考文献 Reference
大豆孢囊线虫 <i>Heterodera glycines</i>	30C02	促进线虫的寄生 Enhance the parasitic ability of nematodes	Smant et al., 1998; Hamamouch et al., 2012
	Hg-CM-1	促进线虫的寄生 Enhance the parasitic ability of nematodes	Bekal et al., 2003; Lambert et al., 2005
	19C07	调控线虫的寄生 Modulate the parasitic ability of nematodes	Lee et al., 2011
	10A07	调控线虫的寄生 Modulate the parasitic ability of nematodes	Jaouannet et al., 2012
	Hg-pel-5	调控线虫的寄生 Modulate the parasitic ability of nematodes	彭焕等, 2012 Peng et al., 2012
	Hg-exp-1	调控线虫的寄生 Modulate the parasitic ability of nematodes	张瀛东等, 2018 Zhang et al., 2018
	Hg-exp-2	调控线虫的寄生 Modulate the parasitic ability of nematodes	张瀛东等, 2018 Zhang et al., 2018
	Hg16B09	抑制寄生早期的基础防御系统 Suppress plant basal defenses in the early parasitic stages	Hu et al., 2019
南方根结线虫 <i>Meloidogyne incognita</i>	MiMAP-1.2	触发寄主的抗性反应 Trigger resistance responses of host	Semblat et al., 2001; Castagnone-Sereno et al., 2009
	16D10	促进线虫的寄生 Enhance the parasitic ability of nematodes	Huang et al., 2006a, b; Yang et al., 2013
	7H08	激活植物细胞核基因的转录 Activate gene transcription in the nuclei of plant cells	Zhang et al., 2015
	MiMsp40	抑制细胞程序性死亡 Prevent programmed cell death	Niu et al., 2016
	MiMIFs	抑制植物细胞的免疫反应 Suppress plant immune responses	Zhao et al., 2019
	MiPFN3	破坏肌动蛋白聚合 Disrupt actin polymerization	Leclarasame et al., 2018
	MiMSP18	调节宿主免疫力 Modulate host immunity	Grossi-de-Sa et al., 2019
爪哇根结线虫 <i>Meloidogyne javanica</i>	MjCM-1	降低植物细胞中的吲哚乙酸水平 Reduce IAA biosynthesis	Doyle & Lambert, 2003
马铃薯金线虫 <i>Globodera rostochiensis</i>	Gr-EXPB1	破坏植物细胞壁 Disrupt plant cell wall	Qin et al., 2004; Kudla et al., 2005
	Gr-Vap1	触发植物防御反应 Trigger plant immune responses	Lozano-Torres et al., 2012
	RHA1B	抑制植物免疫信号 Suppress PTI signaling	Kud et al., 2019
甜菜孢囊线虫 <i>Heterodera schachtii</i>	Hs-Tyr	破坏氨基环丙烷-羧酸的稳态 Disrupt the homeostasis of aminocyclopropane-carboxylic acid	Habash et al., 2017
	VAP	抑制细胞程序性死亡 Suppress programmed cell death	Lozano-Torres et al., 2014
	CBP	促进甜菜孢囊线虫的寄生 Enhance the parasitic ability of nematodes	Hewezi et al., 2008
	10A06	抑制植物的基础防御反应 Suppress plant basal defenses	Zhang et al., 2015
	Hs25A01	参与植物的生长发育 Modulate plant growth and development	Pogorelko et al., 2016

续表 1 Continued

线虫 Nematode	效应子 Effector	功能 Function	参考文献 Reference
禾谷孢囊线虫 <i>Heterodera avenae</i>	4E02	抑制植物细胞的免疫反应 Suppress plant immune responses	Pogorelko et al., 2019
	HaEXPB2	促进线虫的寄生 Enhance the parasitic ability of nematodes	Liu et al., 2016
	Ha-pel-1	调控线虫的寄生 Modulate the parasitic ability of nematodes	李新等, 2017 Li et al., 2017
	HaVAP2	促进线虫的寄生 Enhance the parasitic ability of nematodes	Luo et al., 2019
	Ha18764	抑制植物细胞的免疫反应 Suppress plant immune responses	Yang et al., 2019
象耳豆根结线虫 <i>Meloidogyne enterolobii</i>	Me-pel2	调控线虫的寄生 Modulate the parasitic ability of nematodes	龙海波等, 2016 Long et al., 2016
	MgGPP	抑制植物细胞的免疫反应 Suppress plant immune responses	Chen et al., 2017
	TCTP	抑制细胞程序性死亡 Suppress programmed cell death	Zhuo et al., 2017
	MgMO237	抑制植物细胞的免疫反应 Suppress plant immune responses	Chen et al., 2018

线虫形态极其微小,因此收集各个生长发育时期的线虫材料具有一定的难度。尽管如此,目前利用线虫分泌物的单克隆抗体(monoclonal antibody, MAbs)已鉴定了一些效应子,如利用马铃薯金线虫寄生前2龄幼虫的分泌物制备了单克隆抗体,并以此方法鉴定了马铃薯金线虫体内的 β -1-4-内切葡聚糖酶(Smant et al., 1998; Rehman et al., 2009)。Robertson et al. (1999)则通过使用神经递质类似物5-甲氧基-N, N二甲基色胺(N, N-dimethyl-5-methoxytryptamine, DMT)增强了马铃薯金线虫的咽部抽吸,促进其食道腺分泌物的释放,这些分泌物包含多种蛋白酶和超氧化物歧化酶,但至今尚未报道编码这些蛋白的基因。

越来越多根结线虫和孢囊线虫基因组的公布加速了植物寄生线虫效应子的鉴定与功能注释。Peng et al. (2013)通过对EST分析,鉴定了22个效应子,还发现这些效应子大多都参与寄主植物细胞壁的降解或修饰。此外,从南方根结线虫 *Meloidogyne incognita* 分泌物中鉴定出了486个分泌蛋白效应子,其中一些效应子是植物蛋白的同源蛋白,一些蛋白的功能结构域能对寄主植物细胞进行重新编程(Bellafiore et al., 2008)。在寄生阶段收集足够多的线虫有一定的难度,EST等大多数数据库均是基于寄生前期阶段的cDNA文库所构建的,因此所构建的EST等数据库可能更偏向于线虫早期阶段的寄生相关基因。为了克隆参与线虫后期发育的寄生相关基因,Gao et al. (2003)通过微量吸入大豆孢囊线虫 *Heterodera glycines* 寄生阶段腺细胞的组分,构建

了特异性咽腺cDNA文库,通过对该特异性腺体细胞cDNA文库的随机测序、数据挖掘和原位杂交,在大豆孢囊线虫食道腺中预测了51个新的寄生基因。Masonbrink et al. (2019)通过3代PacBio测序,在大豆孢囊线虫基因组中注释了29 769个基因,从中预测了431个效应子,其中包含许多转座子。通过对马铃薯孢囊线虫和非马铃薯孢囊线虫的转录组数据进行比较,鉴定了545个差异表达基因,其中包含78个编码效应子的基因(Sabeh et al., 2019)。

2.2 与植物互作中植物寄生线虫效应子的功能

植物寄生线虫分泌的效应子主要有4种功能: 1)松弛或降解细胞壁,这对于线虫穿透植物细胞壁并寄生于寄主植物至关重要; 2)诱导植物根部细胞形成取食位点,并对这些取食位点细胞的代谢物进行修饰,从而与寄主植物建立一种亲和性相互作用; 3)抑制植物的防御反应; 4)被寄主植物的抗性基因蛋白识别,这4种功能在其与寄主植物亲和或非亲和互作中起着重要作用。

2.2.1 与植物亲和互作中寄生线虫效应子的功能

植物寄生线虫用口针刺穿植物细胞壁,然后分泌细胞壁降解酶和修饰酶,降解或修饰不同结构组分的多糖,如纤维素、木聚糖、半纤维素和果胶(Bohlmann & Sobczak, 2014; Wieczorek, 2015)。20世纪末,Smant et al. (1998)报道了第1个线虫纤维素酶—— β -1, 4葡聚糖内切酶,之后的一些研究均表明植物寄生线虫效应子中含有纤维素酶(Gao et al., 2004; Rehman et al., 2009; Haegeman et al., 2010)。Geric et al. (2011)从马铃薯金线虫、马铃薯白线虫、

马铃薯潜根线虫 *G. mexicana* 和烟草孢囊线虫 *G. tabacum* 4个种群中鉴定出了78个不同的果胶酸裂解酶2序列,表明果胶酸裂解酶在该属中广泛分布,且在植物-寄生线虫亲和性相互作用中起着重要作用。彭焕等(2012)、龙海波等(2016)和李新等(2017)分别克隆了大豆孢囊线虫果胶酸裂解酶基因 *Hg-pel-5*、象耳豆根结线虫 *Meloidogyne enterolobii* 果胶酸裂解酶基因 *Me-pel2* 和禾谷孢囊线虫 *H. venae* 果胶酸裂解酶基因 *Ha-pel-1*,均揭示了果胶裂解酶基因与线虫的侵染和寄生过程密切相关。为了便于在植物组织中移动,线虫通过分泌扩展蛋白来软化细胞壁,如在马铃薯金线虫中鉴定了第1个功能性扩张蛋白 Gr-EXPB1,该蛋白可以破坏植物细胞壁中的共价键,同时使非共价键结合能力减弱(Qin et al., 2004; Kudla et al., 2005)。张瀛东等(2018)从大豆孢囊线虫中成功分离鉴定出2个扩展蛋白基因,并明确了其在大豆孢囊线虫寄生早期过程中起着重要作用。Leclarasame et al.(2018)证明南方根结线虫效应子 MiPFN3 能够破坏肌动蛋白的聚合,促进线虫寄生,这也是首次表明线虫效应子对寄主植物肌动蛋白细胞骨架有显著影响。

在亲和性相互作用中,一些线虫的效应子能够模拟寄主蛋白质或调控寄主植物中基因的表达来调控自身的寄生生活(Gheysen & Mitchum, 2011)。如分支酸变位酶就是通过模拟植物调控途径参与寄主-线虫的相互作用(Doyle & Lambert, 2003; Jones et al., 2003);爪哇根结线虫 *M. javanica* 分支酸变位酶1(MjCM-1)主要通过与寄主植物竞争分支酸的代谢,进而降低植物细胞中的吲哚乙酸(β -indoleacetic acid, IAA)含量,最终导致植物细胞膨胀(Doyle & Lambert, 2003);大豆孢囊线虫寄生相关基因 *Hg-SYV46* 与其在拟南芥中的同源基因 *CLAVATA3/ESR (CLE)* 具有相同的功能,其可能在植物根部形成的取食位点细胞的分化或分裂中起作用(Wang et al., 2005)。Habash et al.(2017)在甜菜孢囊线虫 *H. schachtii* 中鉴定了一种新的效应子——类酪氨酸酶(Hs-Tyr),该效应子在拟南芥中的过量表达能够使氨基环丙烷-羧酸的稳态发生变化,继而与甜菜孢囊线虫产生亲和性相互作用。Zhang et al.(2015)研究结果显示南方根结线虫效应子 7H08 分泌到植物细胞核后具有转录激活能力,这也是迄今发现的首个作为转录因子调控植物基因表达的线虫效应子。

此外,植物寄生线虫的效应子还能够通过抑制植物的防御反应与植物建立亲和性相互作用。根结

线虫分泌到质外体的钙网蛋白(Mi-calreticulin, Mi-CRT)是植物基础防御中的关键效应子,通过下调参与防御相关基因的表达来抑制植物的防御反应(Jaubert et al., 2002; 2005; Jaouannet et al., 2013)。Niu et al.(2016)报道了南方根结线虫食道腺细胞分泌蛋白 MiMsp40 的功能特征,表明在烟草叶片中瞬时表达 MiMsp40 能够抑制由B细胞淋巴瘤2相关蛋白(BCL2-associated X protein, BAX)引起的程序性细胞死亡,且还发现 MiMsp40 能够抑制由丝裂原活化蛋白激酶级联途径(mitogen-activated protein kinase, MAPK)或 R3a/Avr3a 引起的细胞死亡。同样 Zhao et al.(2019)从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),在线虫寄生阶段这些 MiMIFs 蛋白表达量上调,通过皮下组织分泌到植物组织中,瞬时表达 MiMIF 能够抑制 BAX 和 RBP1/Gpa2 引起的细胞死亡,且能够抑制植物细胞的免疫反应,进而调控寄主对线虫的抗感性。Zhuo et al.(2017)从象耳豆根结线虫中鉴定出了一种新的效应子——翻译控制肿瘤蛋白(translationally controlled tumour protein, TCTP),TCTP 在背食道腺特异表达,其可能通过抑制寄主植物细胞的程序性死亡而促进线虫的寄生。禾谷孢囊线虫效应子 Ha18764 在线虫侵染后4龄幼虫阶段具有重要作用,其可能通过抑制植物 PTI 和 ETI 信号的转导过程来促进线虫的寄生(Yang et al., 2019)。Kud et al.(2019)发现马铃薯白线虫效应子 RHA1B 是一种 E3 泛素连接酶,能够利用寄主的多种 E2 泛素结合酶进行泛素化,还发现 RHA1B 不仅通过触发 NB-LRR 的降解来阻断 ETI 信号转导,而且还通过一种未知的 E3 泛素连接酶非依赖性机制来抑制 PTI 信号转导,从而促进线虫寄生。Grossi-de-Sa et al.(2019)发现在烟草中瞬时表达南方根结线虫效应子 MiMSP18 蛋白能够抑制由细胞外激发蛋白 INF1 诱导素诱导的细胞死亡,进而增强植物对线虫敏感性并调节宿主免疫力。Hu et al.(2019)研究结果表明大豆孢囊线虫效应子 Hg16B09 能够通过抑制寄生早期的基础防御系统来增强大豆对线虫的敏感性。此外,Chen et al.(2017)发现了一种促进植物寄生线虫寄生的新机制,象耳豆根结线虫分泌效应子 MgGPP 到寄主植物细胞,并靶向内质网,使其发生 N-糖基化和 C 末端蛋白水解,C 末端的蛋白水解又使 MgGPP 离开内质网,并转运至细胞核,且 MgGPP 的 N-糖基化是抑制寄主植物防御所必需的,这些能为线虫防控提供新策略。

2.2.2 与植物非亲和互作中寄生线虫效应子的功能

在与植物非亲和互作中起主要作用的效应子,被称为R蛋白,又被称无毒蛋白,如果被植物抗性系统识别,这些无毒蛋白能够导致植物的抗性反应,即与寄主植物建立非亲和性相互作用,如南方根结线虫分泌的MiMAP-1.2蛋白被番茄Mi-1蛋白识别而触发番茄的抗性反应(Semblat et al., 2001; Castagnone-Sereno et al., 2009),类似的还有能被大豆识别的大豆孢囊线虫效应子Hg-CM-1蛋白,但是这些无毒蛋白的具体功能还尚不清楚(Bekal et al., 2003; Lambert et al., 2005)。

3 线虫效应子与寄主植物的相互作用

线虫效应子主要是在线虫食道腺中表达的寄生基因蛋白质产物,通过口针将其分泌到寄主植物细胞和组织中,并且在取食位点的形成中起核心作用(Wang et al., 2005; Huang et al., 2006a, b),这使其在与植物互作中起着关键作用。随着对线虫效应子研究的深入,效应子与植物间的相互作用成为了研究热点。

一些植物的转化系统还不成熟,所以近年来大部分线虫中效应子与寄主植物相互作用的研究主要通过研究其在甜菜孢囊线虫的同源效应子与寄主植物的相互作用来实现的。孢囊线虫效应子CBP能够与植物内源性果胶甲酯酶蛋白PME3直接相互作用,从而激活孢囊线虫的寄生(Hewezi et al., 2008);甜菜孢囊线虫中大豆孢囊线虫效应子10A06的同源蛋白能够与拟南芥中多胺合成途径中的亚精胺合酶II(spermidine synthase II, SPDS2)相互作用,这种相互作用致使被侵染植物细胞的SPDS2表达丰度明显上升,多胺含量明显提高,并使植物细胞形态及生理发生变化,从而抑制植物产生基础抗性(Hewezi et al., 2010)。在拟南芥中表达孢囊线虫效应子30C02的甜菜孢囊线虫同源基因不影响拟南芥的生长发育,但能明显提高转基因拟南芥植株对甜菜孢囊线虫的感病性(Hamamouch et al., 2012);甜菜孢囊线虫效应子30C02能与拟南芥 β -1,3-内切葡聚糖酶发生特异性的相互作用,进而促进甜菜孢囊线虫的寄生(Hamamouch et al., 2012);在拟南芥中表达甜菜孢囊线虫效应子VAP蛋白能够增强转基因拟南芥植株对线虫的感病性,推测VAP蛋白可能与细胞外类木瓜半胱氨酸蛋白酶相互作用,进而抑制了由表面免疫受体介导的细胞程序性死亡(Lozano-Torres et al., 2014);甜菜孢囊线虫效应子Hs25A01

通过与拟南芥含F-box的蛋白、查尔酮合成酶和翻译起始因子eIF-2b亚基结合,参与植物的生长发育,从而调控自身的寄生功能(Pogorelko et al., 2016);甜菜孢囊线虫效应子4E02分泌到植物细胞后,靶向拟南芥中的液泡类半胱氨酸蛋白酶RD21A,并介导其从液泡转运到细胞核和细胞质,从而干预碳水化合物的代谢,达到抑制寄主植物防御反应的目的(Pogorelko et al., 2019)。此外,效应子10A07与拟南芥IAA16转录因子、效应子19C07与拟南芥生长素转运因子LAX3都能相互作用(Lee et al., 2011; Jaouannet et al., 2012),这些相互作用能够调控线虫的寄生及大豆对线虫的抗感性。

除了借助对甜菜孢囊线虫中同源基因的研究外,通过寄主介导的转基因植株等方法直接对目的效应子与寄主植物的相互作用研究也取得了突破性进展。Huang et al. (2006a)通过在拟南芥中表达根结线16D10的双链核糖核酸(double-stranded RNA, dsRNA), Yang et al. (2013)通过葡萄发根转化系统构建了16D10的沉默转基因植株,两者研究均发现与野生型植株相比,其降低了对线虫的敏感性;Huang et al. (2006b)还发现16D10蛋白能够与植物类SCARECROW转录因子结合,强化线虫的寄生作用。Zhao et al. (2019)通过表达MiMIFs的dsRNA,构建MiMIFs沉默转拟南芥植株,发现南方根结线虫巨噬细胞迁移抑制因子MIF通过与寄主植物膜联蛋白相互作用,破坏钙离子的运输,从而干扰由膜联蛋白介导的植物免疫反应,促进线虫寄生。Liu et al. (2016)通过体外RNAi干扰的方法,构建了沉默HaEXPB2的大麦转基因植株,结果表明转基因植株降低了线虫的侵染力,且发现HaEXPB2蛋白可能通过其碳水化合物结合结构域与纤维素结合来调控线虫的寄生。Luo et al. (2019)通过体外RNAi干扰和病毒诱导的基因沉默VIGS技术,构建了沉默HaVAP2的大麦转基因植株,研究发现禾谷孢囊线虫效应子HaVAP2能够与大麦中类CYPRO4蛋白——HvCLP蛋白在细胞核中相互作用,调控HvCLP蛋白的表达丰度,进而调控线虫的寄生。Chen et al. (2018)通过构建表达MgMO237 dsRNA的转基因水稻植株,发现其对象耳豆根结线虫抗性增加,且MgMO237可能通过与水稻中1,3- β 葡聚糖合成酶(1,3- β glucan synthase component, OsGSC)、富含半胱氨酸的重复序列分泌蛋白55(cysteine-rich repeat secretory protein 55, OsCRRSP55)及与致病性相关的BetVI家族成员OsBetVI三个内源性蛋白质特异性

相互作用来抑制植物的防御反应,进而增强象耳豆根结线虫的寄生作用。

此外,在非亲和性相互作用中,马铃薯金线虫的效应子类毒素过敏源蛋白 Gr-Vap1 能够与番茄质外体半胱氨酸蛋白酶 Rcr3pim 相互作用,触发程序性细胞死亡等相关防御反应,使番茄对马铃薯金线虫表现抗性(Lozano-Torres et al., 2012)。总之,明确植物寄生线虫效应子与寄主植物间的相互作用,对于进一步分析效应子的功能及明确植物-寄生线虫的相互作用机制至关重要。

4 展望

植物病原线虫属于专性活体寄生物,在真菌和细菌研究中常用的一些分子生物学技术在植物寄生线虫研究中难以应用。虽然已经鉴定了许多植物寄生线虫效应子,但只解析了少数效应子的功能,对线虫致病机制及对寄主植物的抗线虫机制的认知还非常有限。虽然在寄主植物中成功克隆了一些抗线虫基因,但其抗性机制尚不清楚,与线虫的相互作用模型仍不明晰,因此研究与抗性基因蛋白相互作用的线虫效应子将有助于进一步揭示寄主植物-寄生线虫的相互作用机制。

通过转录组学分析预测线虫效应子,进而可分析其功能。在现有的植物寄生线虫效应子功能研究技术水平上,结合生物信息学分析,借鉴其它植物病原物效应子功能的研究方法,将会鉴定出更多植物寄生线虫效应子的功能。效应子在植物中的作用靶标和参与调控的植物信号通路可能将成为植物寄生线虫效应子研究中的重点和热点,其结果将为更加深入地了解植物寄生线虫与植物相互作用的分子机理奠定基础,为寻找可持续的植物寄生线虫防控策略提供理论依据。

参 考 文 献 (References)

- BEKAL S, NIBLACK TL, LAMBERT KN. 2003. A chorismate mutase from the soybean cyst nematode *Heterodera glycines* shows polymorphisms that correlate with virulence. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 16(5): 439-446
- BELLAFIORE S, SHEN Z, ROSSO MN, ABAD P, SHIH P, BRIGGS SP. 2008. Direct identification of the *Meloidogyne incognita* secretome reveals proteins with host cell reprogramming potential. *PLoS Pathogens*, 4(10): e1000192
- BOHLMANN H, SOBCZAK M. 2014. The plant cell wall in the feeding sites of cyst nematodes. *Frontiers in Plant Science*, 5: 89
- BURGESS TL, KELLY RB. 1987. Constitutive and regulated secretion of proteins. *Annual Review of Cell Biology*, 3: 243-293
- CASTAGNONE-SERENOP, SEMBLAT JP, CASTAGNONE C. 2009. Modular architecture and evolution of the *map-1* gene family in the root-knot nematode *Meloidogyne incognita*. *Molecular Genetics and Genomics*, 282(5): 547-554
- CHEN JS, HU LL, SUN LH, LIN BR, HUANG K, ZHUO K, LIAO JL. 2018. A novel *Meloidogyne graminicola* effector, Mg-MO237, 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
- DANGL JL, JONES JD. 2001. Plant pathogens and integrated defense responses to infection. *Nature*, 411: 826-833
- DAVIS EL, HUSSEY RS, MITCHUM MG, BAUM TJ. 2008. Parasitism proteins in nematode-plant interactions. *Current Opinion in Plant Biology*, 11(4): 360-366
- DOYLE EA, LAMBERT KN. 2003. *Meloidogyne javanica* chorismate mutase 1 alters plant cell development. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 16(2): 123-131
- ELLING AA. 2013. Major emerging problems with minor *Meloidogyne* species. *Phytopathology*, 103(11): 1092-1102
- FLOR HH. 1971. Current status of the gene-for-gene concept. *Annual Review of Phytopathology*, 9: 275-296
- GAO BL, ALLEN R, DAVIS EL, BAUM TJ, HUSSEY RS. 2004. Developmental expression and biochemical properties of a β -1,4-endoglucanase family in the soybean cyst nematode, *Heterodera glycines*. *Molecular Plant Pathology*, 5(2): 93-104
- GAO BL, ALLEN R, MAIER T, DAVIS EL, BAUM TJ, HUSSEY RS. 2003. The parasitome of the phytonematode *Heterodera glycines*. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 16(8): 720-726
- GERIC SB, FOUVILLE D, ŠIRCA S, GALLOT A, UREK G, GRENIER E. 2011. Molecular variability and evolution of the pectate lyase (*pel-2*) parasitism gene in cyst nematodes parasitizing different *Solanaceous* plants. *Molecular Biology and Evolution*, 28(2): 169-181
- GHEYSEN G, FENOLL C. 2002. Gene expression in nematode feeding sites. *Annual Review of Phytopathology*, 40: 191-219
- GHEYSEN G, MITCHUM MG. 2011. How nematodes manipulate plant development pathways for infection. *Current Opinion in Plant Biology*, 14(4): 415-421
- GOVERSE A, SMANT G. 2014. The activation and suppression of plant innate immunity by parasitic nematodes. *Annual Review of Phytopathology*, 52: 243-265
- GROSSI-DE-SA M, PETITOT AS, XAVIER D A, SÁ MEL, MEZZALIRA I, BENEVENTI MA, MARTINS NF, BAIMEY HK, ALBUQUERQUE EVS, GROSSI-DE-SA MF, FERNANDEZ D. 2019. Rice susceptibility to root-knot nematodes is enhanced by the *Meloidogyne incognita* MSP18 effector gene. *Planta*, 250:

- 1215–1227
- HABASH SS, RADAKOVIC ZS, VANKOVA R, SIDDIQUE S, DOBREV P, GLEASON C, GRUNDLER FMW, ELASHRY A. 2017. *Heterodera schachtii* tyrosinase-like protein: a novel nematode effector modulating plant hormone homeostasis. *Scientific Reports*, 7(1): 6874
- HAEGEMAN A, KYNDT T, GHEYSEN G. 2010. The role of pseudo-endoglucanases in the evolution of nematode cell wall-modifying proteins. *Journal of Molecular Evolution*, 70(5): 441–452
- HAMAMOUCHE N, LI CY, HEWEZI T, BAUM TJ, MITCHUM MG, HUSSEY RS, VODKIN LO, DAVIS EL. 2012. The interaction of the novel 30C02 cyst nematode effector protein with a plant β -1,3-endoglucanase may suppress host defense to promote parasitism. *Journal of Experimental Botany*, 63(10): 3683–3695
- HEWEZI T, HOWE P, MAIER TR, HUSSEY RS, MITCHUM MG, DAVIS EL, BAUM TJ. 2008. Cellulose binding protein from the parasitic nematode *Heterodera schachtii* interacts with *Arabidopsis* pectin methylesterase: cooperative cell wall modification during parasitism. *Plant Cell*, 20(11): 3080–3093
- HEWEZI T, HOWE PJ, MAIER TR, HUSSEY RS, MITCHUM MG, DAVIS EL, BAUM TJ. 2010. Arabidopsis spermidine synthase is targeted by an effector protein of the cyst nematode *Heterodera schachtii*. *Plant Physiology*, 152(2): 968–984
- HOGENHOUT SA, VAN DER HOORN RAL, TERAUCHI R, KAMOUN S. 2009. Emerging concepts in effector biology of plant-associated organisms. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 22(2): 115–122
- HU YF, YOU J, LI J, PAN FJ, WANG CL. 2019. The *Heterodera glycines* effector Hg16B09 is required for nematode parasitism and suppresses plant defense response. *Plant Science*, 289: 110271
- HUANG GZ, ALLEN R, DAVIS EL, BAUM TJ, HUSSEY RS. 2006a. Engineering broad root-knot resistance in transgenic plants by RNAi silencing of a conserved and essential root-knot nematode parasitism gene. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103(39): 14302–14306
- HUANG GZ, DONG RH, ALLEN R, DAVIS EL, BAUM TJ, HUSSEY RS. 2006b. A root-knot nematode secretory peptide functions as a ligand for a plant transcription factor. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 19(5): 463–470
- HUSSEY RS. 1989. Disease-inducing secretions of plant-parasitic nematodes. *Annual Review of Phytopathology*, 27: 123–141
- JAOUANNET M, MAGLIANO M, ARGUEL MJ, GOURGUES M, EVANGELISTI E, ABAD P, ROSSO MN. 2013. The root-knot nematode calreticulin Mi-CRT is a key effector in plant defense suppression. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 26(1): 97–105
- JAOUANNET M, PERFUS-BARBEOCH L, DELEURY E, MAGLIANO M, ENGLER G, VIEIRA P, DANCHIN EGJ, DA ROCHA M, COQUILLARD P, ABAD P, et al. 2012. A root-knot nematode-secreted protein is injected into giant cells and targeted to the nuclei. *The New Phytologists*, 194(4): 924–931
- JAUBERT S, LEDGER TN, LAFFAIRE JB, PIOTTE C, ABAD P, ROSSO MN. 2002. Direct identification of stylet secreted proteins from root-knot nematodes by a proteomic approach. *Molecular and Biochemical Parasitology*, 121(2): 205–211
- JAUBERT S, MILAC AL, PETRESCU AJ, DE ALMEIDA-ENGLER, ABAD P, ROSSO MN. 2005. In planta secretion of a calreticulin by migratory and sedentary stages of root-knot nematode. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 18(12): 1277–1284
- JONES JDG, DANGLE JL. 2006. The plant immune system. *Nature*, 444(7117): 323–329
- JONES JT, FURLANETTO C, BAKKER E, BANKS B, BLOK V, CHEN Q, PHILLIPS M, PRIOR A. 2003. Characterization of a chorismate mutase from the potato cyst nematode *Globodera pallida*. *Molecular Plant Pathology*, 4(1): 43–50
- JONES JT, HAEGEMAN A, DANCHIN EGJ, GAUR HS, HELDER J, JONES MGK, KIKUCHI T, MANZANILLA-LÓPEZ R, PALOMARES-RIUS JE, WESEMAEL WML, et al. 2013. Top 10 plant-parasitic nematodes in molecular plant pathology. *Molecular Plant Pathology*, 14(9): 946–961
- KUD J, WANG WJ, GROSS R, FAN YH, HUANG L, YUAN YL, GRAY A, DUARTE A, KUHLC JC, CAPLAN A, et al. 2019. The potato cyst nematode effector RHA1B is a ubiquitin ligase and uses two distinct mechanisms to suppress plant immune signaling. *PLoS Pathogens*, 15(4): e1007720
- KUDLA U, QIN L, MILAC A, KIELAK A, MAISSEN C, OVERMARS H, POPEIJUS H, ROZE E, PETRESCU A, SMANT G, et al. 2005. Origin, distribution and 3D-modeling of Gr-EXPB1, an expansin from the potato cyst nematode *Globodera rostochiensis*. *FEBS Letters*, 579(11): 2451–2457
- LAMBERT KN, BEKAL S, DOMIER LL, NIBLACK TL, NOEL GR, SMYTH CA. 2005. Selection of *Heterodera glycines* chorismate mutase-1 alleles on nematode-resistant soybean. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 18(6): 593–601
- LEE C, CHRONIS D, KENNING C, PERET B, HEWEZI T, DAVIS EL, BAUM TJ, HUSSEY R, BENNETT M, MITCHUM MG. 2011. The novel cyst nematode effector protein 19C07 interacts with the *Arabidopsis* auxin influx transporter LAX3 to control feeding site development. *Plant Physiology*, 155(2): 866–880
- LEELARASAME N, ZHANG L, GLEASON C. 2018. The root-knot nematode effector MiPFN3 disrupts plant actin filaments and promotes parasitism. *PLoS Pathogens*, 14(3): e1006947
- LI X, GU XC, LONG HB, PENG H, HUANG WK, PENG DL. 2017. Identification and expression analysis of a new pectate lyase gene *Ha-pel-1* from *Heterodera avenae*. *Scientia Agricultura Sinica*, 50(19): 3723–3732 (in Chinese) [李新, 顾晓川, 龙海波, 彭焕, 黄文坤, 彭德良. 2017. 禾谷孢囊线虫果胶裂解酶新基因 *Ha-pel-1* 的鉴定与表达特征分析. 中国农业科学, 50(19): 3723–3732]
- LIU J, PENG H, CUI JK, HUANG WK, KONG LG, LIU CLARKE JC, JIAN H, WANG GL, PENG DL. 2016. Molecular characterization of a novel effector expansin-like protein from *Heterodera avenae* that induces cell death in *Nicotiana benthamiana*. *Scientific Reports*, 6: 35677

- 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]
- LOZANO-TORRES LJ, WILBERS RHP, WARMERDAM S, FINKERS-TOMCZAK A, DIAZ-GRANADOS A, VAN SCHAICK CC, HELDER J, BAKKER J, GOVERSE A, SCHOTS A, et al. 2014. Apoplastic venom allergen-like proteins of cyst nematodes modulate the activation of basal plant innate immunity by cell surface receptors. PLoS Pathogens, 10(12): e1004569
- LOZANO-TORRES LJL, WILBERS RHP, GAWRONSKI P, BO-SHOVEN JC, FINKERS-TOMCZAKA, CORDEWENER JHG, AMERICA ANTOINE HP, OVERMARS HA, VAN 'T KLOOSTER JW, BARANOWSKI L, et al. 2012. Dual disease resistance mediated by the immune receptor Cf-2 in tomato requires a common virulence target of a fungus and a nematode. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 109(25): 10119–10124
- LUC M, SIKORA RA, BRIDGE J. 1990. Plant parasitic nematodes in subtropical and tropical agriculture. 2nd edition. Wallingford UK: CAB Int, pp. 629
- LUO SJ, LIU SM, KONG LG, PENG H, HUANG WK, JIAN H, PENG D. 2019. Two venom allergen-like proteins, HaVAP1 and HaVAP2, are involved in the parasitism of *Heterodera avenae*. Molecular Plant Pathology, 20(4): 471–484
- MA ZC, ZHU L, SONG TQ, WANG Y, ZHANG Q, XIA YQ, QIU M, LIN YC, LI HY, KONG L, et al. 2017. A paralogous decoy protects *Phytophthora sojae* apoplastic effector PsXEG1 from a host inhibitor. Science, 355(6326): 710–714
- MANOSALVA P, MANOHAR M, VON REUSS SH, CHEN S, KOCH A, KAPLAN F, CHOE A, MICIKAS RJ, WANG XH, KOGL KH, et al. 2015. Conserved nematode signalling molecules elicit plant defenses and pathogen resistance. Nature Communications, 6: 7795
- MASONBRINK R, MAIER TR, MUPPIRALA U, SEETHARAM AS, LORD E, JUVALE PS, SCHMUTZ J, JOHNSON NT, KORKIN D, MITCHUM MG, et al. 2019. The genome of the soybean cyst nematode (*Heterodera glycines*) reveals complex patterns of duplications involved in the evolution of parasitism genes. BMC Genomics, 20(1): 119
- MO YD, TIAN CM. 1999. Molecular biology overview of host-pathogen interaction. Shaanxi Forrest Science and Technology, (1): 74–76, 78 (in Chinese) [莫延德, 田呈明. 1999. 寄主-病原体互作的分子生物学概况. 陕西林业科技, (1): 74–76, 78]
- NIU JH, LIU P, 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 H, GAO BL, KONG LA, YU Q, HUANG WK, HE XF, LONG HB, PENG DL. 2013. Exploring the host parasitism of the migratory plant-parasitic nematode *Ditylenchus destructor* by expressed sequence tags analysis. PLoS ONE, 8(7): e69579
- PENG H, PENG DL, HUANG WK, HE WT, HU XQ. 2012. Molecular cloning and analysis of a novel pectate lyase gene *Hg-pel-5* from soybean cyst nematode. Scientia Agricultura Sinica, 45(5): 854–866 (in Chinese) [彭焕, 彭德良, 黄文坤, 贺文婷, 胡先奇. 2012. 大豆胞囊线虫果胶酸裂解酶基因 *Hg-pel-5* 的克隆与分析. 中国农业科学, 45(5): 854–866]
- POGORELKO G, JUVALE PS, RUTTER WB, HEWEZI T, HUSSEY R, DAVIS EL, MITCHUM MG, BAUM TJ. 2016. A cyst nematode effector binds to diverse plant proteins, increases nematode susceptibility and affects root morphology. Molecular Plant Pathology, 17(6): 832–844
- POGORELKO GV, JUVALE PS, RUTTER WB, HÜTTEN M, MAIER TR, HEWEZI T, PAULUS J, VAN DER HOORN RA, GRUNDLER FMW, SIDDIQUE S, et al. 2019. Re-targeting of a plant defense protease by a cyst nematode effector. The Plant Journal, 98(6): 1000–1014
- QIN L, KUDLA U, ROZE EHA, GOVERSE A, POPEIJUS H, NIEUWLAND J, OVERMARS H, JONES JT, SCHOTS A, SMANTET G, et al. 2004. Plant degradation: a nematode expansin acting on plants. Nature, 427(6969): 30
- REHMAN S, BUTTERBACH P, POPEIJUS H, OVERMARS H, DAVIS EL, JONES JT, GOVERSE A, BAKKER J, SMANT G. 2009. Identification and characterization of the most abundant cellulases in stylet secretions from *Globodera rostochiensis*. Phytopathology, 99(2): 194–202
- REHMAN S, GUPTA VK, GOYAL AK. 2016. Identification and functional analysis of secreted effectors from phytoparasitic nematodes. BMC Microbiology, 16: 48
- ROBERTSON L, ROBERTSON WM, JONES JT. 1999. Direct analysis of the secretions of the potato cyst nematode *Globodera rostochiensis*. Parasitology, 119(Pt2): 167–176
- SABEH M, LORD E, ÉRIC G, ST-ARNAUD M, MIMÉE B. 2019. What determines host specificity in hyperspecialized plant parasitic nematodes? BMC Genomics, 20: 457
- SEMBLAT JP, ROSSO MN, HUSSEY RS, ABAD P, CASTAGNONE-SERENO P. 2001. Molecular cloning of a cDNA encoding an amphidsecreted putative avirulence protein from the root-knot nematode *Meloidogyne incognita*. Molecular Plant-Microbe Interactions, 14(1): 72–79
- SIDDIQUE S, GRUNDLER FM. 2018. Parasitic nematodes manipulate plant development to establish feeding sites. Current Opinion in Microbiology, 46: 102–108
- SMANT G, STOKKERMANS JP, YAN Y, DE BOER JM, BAUM TJ, WANG X, HUSSRYI RS, GOMMERS FJ, HENRISSAT B, DAVIS EL, et al. 1998. Endogenous cellulases in animals: isolation of β -1,4-endoglucanase genes from two species of plant-parasitic cyst nematodes. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 95(9): 4906–4911
- VAN DER HOORN RA, KAMOUN S. 2008. From guard to decoy: a

- new model for perception of plant pathogen effectors. *The Plant Cell*, 20(8): 2009–2017
- WANG XH, MITCHUM MG, GAO BL, LI CY, DIAB H, BAUM TJ, HUSSEY RS, DAVIS EL. 2005. A parasitism gene from a plant-parasitic nematode with function similar to CLAVATA3/ESR (CLE) of *Arabidopsis thaliana*. *Molecular Plant Pathology*, 6(2): 187–191
- WIECZOREK K. 2015. Cell wall alterations in nematode-infected roots. *Advances in Botanical Research*, 73: 61–90
- XIE JL, YANG F, HUANG WK, PENG DL, PENG YL, JI HL. 2017. Advances in major rice parasitic nematodes in recent years. *Journal of Plant Protection*, 44(6): 940–949 (in Chinese) [谢家廉, 杨芳, 黄文坤, 彭德良, 彭云良, 姬红丽. 2017. 近年水稻主要线虫病害的研究进展. *植物保护学报*, 44(6): 940–949]
- YANG D. 2017. Comparative analyses of high-throughput sequencing datasets and target genes mining for several important plant-nematodes. Ph. D Thesis. Beijing: China Agricultural University (in Chinese) [杨丹. 2017. 几种重要植物线虫高通量测序数据比较分析及靶标基因挖掘. 博士学位论文. 北京: 中国农业大学]
- YANG SS, DAI YR, CHEN YP, YANG J, YANG D, LIU Q, JIAN H. 2019. A novel G16B09-like effector from *Heterodera avenae* suppresses plant defenses and promotes parasitism. *Frontiers in Plant Science*, 10: 66
- YANG YZ, JITTAYASOTHORN Y, CHRONIS D, WANG XH, COUSINS P, ZHONG GY. 2013. Molecular characteristics and efficacy of *16D10* siRNAs in inhibiting root-knot nematode infection in transgenic grape hairy roots. *PLoS ONE*, 8(7): e69463
- ZHANG L, DAVIES LJ, ELLING AA. 2015. A *Meloidogyne incognita* effector is imported into the nucleus and exhibits transcriptional activation activity in planta. *Molecular Plant Pathology*, 16(1): 48–60
- ZHANG YD, KONG XC, HUANG WK, KONG LA, LI HM, PENG H, PENG DL. 2018. Identification and functional analysis of two expansin genes *Hg-exp-1* and *Hg-exp-2* from the soybean cyst nematode (*Heterodera glycines*). *Scientia Agricultura Sinica*, 51(17): 3302–3314 (in Chinese) [张瀛东, 孔详超, 黄文坤, 孔令安, 李红梅, 彭焕, 彭德良. 2018. 大豆胞囊线虫扩展蛋白新基因(*Hg-exp-1*, *Hg-exp-2*)的鉴定及功能分析. *中国农业科学*, 51(17): 3302–3314]
- ZHAO JH, LI LJ, LIU Q, LIU P, LI S, YANG D, CHEN YP, PAGNOTTA S, 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
- 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

(责任编辑:张俊芳)