

根结线虫引起的植物根结形态与形成机理研究进展

王新荣 马超 任路路 王磊

华南农业大学植物线虫研究室, 广州 510642

摘要 植物根结形态和根结内巨型细胞的数目以及大小由植物-根结线虫互作体系共同决定。通过比较常见的感染根结线虫的植物根结结构及其形成过程, 可将根结分成单根结和重根结 2 种类型, 并将根结线虫引起寄主植物形成根结的发展过程分为诱导、发展、成熟和衰败 4 个阶段。根结内含物成分与正常根尖细胞的内含物有较大的差异。植物细胞分裂周期基因、细胞有丝分裂激酶、细胞壁裂解酶基因以及水通道蛋白基因等与根结的结构及内含物密切相关。笔者以根结线虫引起的植物根结为线索, 将过去的根结形态结构方面的研究成果与目前取得的分子生物学研究成果结合起来, 对根结的形态及形成机理进行了评述。

关键词 根结线虫; 根结; 结构; 内含物

中图分类号 S 432.4⁺5 **文献标识码** A **文章编号** 1000-2421(2010)02-0251-06

根结线虫 (*Meloidogyne* spp.) 可以寄生 2 000 多种植物, 给农作物生产带来严重损失^[1]。植物根结线虫病的典型症状是在寄主植物的根部形成根结。组织病理学研究表明, 根结内部除有不同龄期的根结线虫外, 还有由寄主细胞演变成的巨型细胞, 根结线虫固着寄生在植物体内, 从巨型细胞内吸收营养成分, 直到完成生活史^[2-3]。根结内巨型细胞的体积是正常根细胞大小的 50 ~ 400 倍左右, 其含有的植物核酸、蛋白质成分成倍增加^[4-5]。分子生物学研究表明, 由南方根结线虫 (*M. incognita*) 诱导的拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) 的根结内, 有 3 372 个基因的表达水平发生了明显的变化。近年来, 人们对与根结的形成和维持密切相关的基因进行了研究, 努力探求根结的形成机理^[6-15]。由于根结结构决定功能, 因此有必要以根结为线索, 将过去的根结形态结构方面的研究成果与目前取得的分子生物学研究成果结合起来, 对根结的形态及形成机理进行评述, 以便为将来的深入研究和防治植物根结线虫病提供理论依据。

感染根结线虫的植物根结形态

植物根结线虫病的典型症状是在寄主植物的根部形成根结, 然而不同植物-根结线虫互作体系中, 根结的形态有较大的差别^[16-28]。大部分植物受根结

线虫侵染后, 在吸收根上膨大形成或大或小且形状不规则的根结, 少有根结重叠现象, 有时根结上生有短的须根, 根结内有根结线虫虫体。新形成的根结颜色与寄主新生根颜色相同, 到了后期根结上出现由根结线虫雌虫产生的黄色到褐色的胶质卵囊, 根结开始腐烂, 如辣椒根结线虫病 (*M. incognita*)^[29]。有些植物感染根结线虫后, 形成的根结除具有上述特征外, 还可见根结上又产生根结, 形成巨大根结, 根结内有多个雌虫。这类根结结构松散, 容易腐烂, 严重影响植物根部的吸收功能, 导致寄主植物提前死亡, 如黄瓜根结线虫病 (*M. incognita*)。还有些根结很小, 根结线虫雌虫裸露在根结外面, 如鹰嘴豆根结线虫病 (*M. artiellia*)^[30]。有些产生地下块茎的植物, 可以在块茎上或块茎内形成虫瘿, 如甘薯根结线虫病 (*M. incognita*), 马铃薯根结线虫病 (*M. incognita*) 等。花生根结线虫病 (*M. arenaria*) 除在根上形成根结外, 还在果荚和果针上形成虫瘿^[31]。用南方根结线虫、花生根结线虫、爪哇根结线虫 (*M. javanica*) 和甘蓝根结线虫 (*M. artiellia*) 接种鹰嘴豆 (*Cicer arietinum*) 后, 甘蓝根结线虫病的根结小, 线虫雌虫裸露在根外部, 而其余 3 种根结线虫形成的根结较大, 雌线虫在根结内。这表明植物的根结形态与根结线虫的种类有关, 而仅由南方根结线虫引起的辣椒根结形态和黄瓜根结形态有明显不同,

收稿日期: 2009-09-08; 修回日期: 2010-03-05

* 国家自然科学基金项目 (30771409) 资助

王新荣, 女, 1968 年生, 博士, 副教授。研究方向: 分子植物线虫学和植物线虫病防治。E-mail: xinrongw@scau.edu.cn

黄瓜根结线虫上根结重叠明显^[30]。因此,根结的形态由寄主植物和根结线虫互作体系共同决定。

组织病理学结果表明,在由南方根结线虫引起的辣椒根结内和甘蓝根结线虫引起的鹰嘴豆根结内,巨型细胞的形成没有引起辣椒或鹰嘴豆原来的维管束的扭曲和周围薄壁细胞的组织混乱排列,而在南方根结线虫引起的黄瓜根结中,根冠内的细胞受到严重影响,寄主原生维管束结构严重扭曲后产生次生维管组织,薄壁组织排列混乱^[29-30,32]。

综合以上研究成果,根据常见的寄主植物的根结形态和病理结构的差别,建议将植物根结分为单根结和重根结2种类型。单根结是根结线虫诱导寄主植物在吸收根上膨大形成或大或小且形状不规则的根结,有时根结上生有短的须根,根结内或外有根结线虫虫体,单根结内巨型细胞的形成没有引起寄主原来的维管束的扭曲和周围薄壁细胞的组织混乱排列。重根结指植物感染根结线虫后,可在根结上面又产生根结,形成巨大根结,根结内有多个根结线虫虫体,寄主原生维管束结构严重扭曲后,产生次生维管组织,薄壁组织排列混乱。形成重根结的植物可以作为田间根结线虫诱捕植物和根结线虫数量的指示植物。

植物根结结构的形成与衰败

植物根结结构的形成与衰败与根结线虫的生活史密切相关。从根结线虫2龄幼虫侵染寄主植物开始,根结线虫首先在寄主植物根尖的伸长区内细胞间移动,在根中柱的维管束附近找到合适的位点后,诱导寄主植物的细胞发生变化,在最初的1~6d内形成巨型细胞。巨型细胞内的核数目不断增加,后期巨型细胞内数目稳定,到根结线虫雌虫产卵后,巨型细胞内出现空洞化,根结开始腐烂^[32-33]。侵入根内的根结线虫2龄幼虫经过3次蜕皮后变成成虫,雌虫留在根内形成卵囊,构成寄主根结的一部分,雄成虫从根中溢出到土壤中。

植物根结的形成过程与温度关系密切。何元等报道^[34],在平均温度19.1℃下,南方根结线虫在番茄上45d完成寄生阶段生活史。而在平均温度30.6℃下,南方根结线虫16d完成寄生阶段生活史。李树庆等报道^[35],2001年香蕉根结线虫(*Meiloidogyne incognita*)在南宁1年发生9代,且各代之间有明显的世代重叠现象,每代的历期依次为40~50d、36d、54d、35d、30d、40d、35d、30d

和30d。2001年1-3月份的日平均温度偏低,分别为:14.8℃、14.4℃、18.7℃,而第1、2代恰好经过这3个月份,故生活史历期较长;第3代所经历的3月中下旬到4月份,虽然降雨量不大,但属于阴雨天气,土壤湿度大造成土壤含氧量降低,抑制线虫的呼吸及活动,从而侵入根的时间延长,所以历期也较长。第4、5、7、8、9代所经历的5-6月份和9-11月份,月平均温度为25~28℃,比较适合线虫的侵入、发育和繁殖,所以历期较短;第6代所经历的7-8月的温度较高,最高日平均温度达33.3℃,月平均温度也达到29℃左右,高温天气影响线虫的侵染力和卵的孵化率,使历期延长。由于5-6月份和9-11月份温度适宜于根结线虫生长,因此根结线虫生活史短,所以田间香蕉根结症状严重。

在不同根结线虫-植物互作体系中,从根结线虫2龄幼虫诱导到植物产生巨型细胞的时间长短不一。番茄或拟南芥被南方根结线虫侵染后,以及黄瓜被爪哇根结线虫侵染2d后就可以形成巨型细胞^[32];豌豆(*Pisum sativum*)被南方根结线虫侵染后4d形成巨型细胞^[33]。根结线虫巨型细胞的数目及细胞核的数目的增加,主要发生在2龄幼虫侵染后的2周内。在豌豆-南方根结线虫互作体系和拟南芥-南方根结线虫互作体系中,高速有丝分裂期主要发生在接种后的7d内,9d后的根结内的细胞分裂和巨型细胞内有丝分裂活动大大降低,说明巨型细胞内细胞核数目趋于稳定^[10]。14d后根内的2龄幼虫开始变成3龄幼虫,21d后根结内的4龄幼虫变成雌虫,接种30d后的黄瓜根结的巨型细胞发生空洞化^[32-33]。

细胞学观察结果表明,巨型细胞多核,具有增大的核和核仁数,多核是由于核分裂后没有完成后续的细胞分裂引起。巨型细胞和正常细胞相比,巨型细胞内原生质浓缩,液泡减少,细胞器增生^[36-37]。在不同的根结线虫-寄主互作体系中,成熟巨型细胞的核数目不同,例如在爪哇根结线虫引起的蚕豆根结(*Vicia faba*)的巨型细胞中有40个细胞核^[38];在南方根结线虫引起的甘薯(*Ipomoea batatas*)巨型细胞中有50~100个细胞核^[39],在栽培大豆(*Glycine max*)巨型细胞中有150个细胞核^[40]。在同一种根结线虫侵染情况下,寄主植物内巨型细胞的数目和体积由寄主品种决定^[41]。

巨型细胞核的大小不同主要是由于分裂中期的邻近细胞的不规则融合和分裂后期染色体的不均匀

分配造成^[34]。巨型细胞内的有丝分裂高峰期在接种后 1~6 d,豌豆-南方根结线虫互作体系中,巨型细胞的单个核内是多倍体或非整倍体,核内染色体的数目可达 112 条^[5]。在接种后 8 d,巨型细胞核的染色体的倍数是非侵染细胞内的染色体的 58 倍,在最初几天内,巨型细胞内染色体内的数目以每天 20 倍的速率生长^[33]。

一般根结线虫与寄主互作的研究,将时间段设定为接种后 7 d、14 d、21 d,相关研究多数是在 14 d 以前^[9-10,28,30,32-35]。根结线虫侵染寄主植物 7 d 后,形成 5~7 个巨型细胞,根结内巨型细胞内核的有丝分裂活动完成,根结初现;约 14 d 时根结体积增大,根结内 2 龄幼虫蜕皮变成 3 龄幼虫;21 d 时巨型细胞成熟,根结内线虫变成成虫,但尚未有卵囊;21 d 后巨型细胞和根结的变化,仅刘奇志报道,接种 30 d 后的黄瓜根结的巨型细胞发生空洞化^[32]。详细的根结线虫在根结内的发育过程与根结内巨型细胞内的核数目增殖过程的相关性研究,国内外未见系统报道。

一般把根结线虫引起植物形成根结分为诱导和维持 2 个阶段,诱导阶段主要由根结线虫 2 龄幼虫完成,而维持阶段由根结线虫的 3 龄、4 龄和成虫完成^[9]。以南方根结线虫侵染番茄为例,2 龄幼虫侵入根内 14 d 后蜕皮变成 3 龄幼虫,然后变成 4 龄幼虫,约 21 d 后 4 龄幼虫蜕皮变成成虫,约 30 d 后成虫产卵,约 45 d 后成虫完成产卵活动^[34]。由于 3 龄、4 龄幼虫没有口针,成虫有口针,因此 3 龄、4 龄幼虫与巨型细胞的作用特点以及与成虫和巨型细胞的作用特点,两者之间应该是有差别的,而产卵前的成虫与巨型细胞的作用特点和产卵期间的成虫与巨型细胞的作用特点也是不同的^[34]。因此,依据巨型细胞的发展过程及巨型细胞与线虫的作用特点,建议将维持阶段细分为 3 个阶段,即发展、成熟和衰败 3 个阶段。这样在植物-根结线虫互作体系中,根结线虫引起的根结过程就由诱导、发展、成熟和衰败 4 个阶段构成。诱导阶段的根结内形成了巨型细胞,根结 2 龄幼虫尚未蜕皮变成 3 龄幼虫^[34];发展阶段是根结内巨型细胞的数目和巨型细胞内细胞核的数目均稳定,巨型细胞结构逐步完善,此阶段的线虫是 3 龄到 4 龄幼虫^[10];成熟阶段是根结内巨型细胞发育完成,根结内是未产卵的根结线虫雌虫^[10];衰败阶段的根结内巨型细胞逐步形成空洞化现象,根结内根结线虫雌虫完成产卵活动^[32,34]。

植物根结的内含物成分

人们对植物根结的内含物也进行了许多研究。Owens 等分析了番茄根结和正常根的化学成分,结果表明在根结内碳氢化合物下降了 36%,纤维素下降了 31%^[41]。但有些物质在根结内则有不同程度提高,如半纤维素、有机酸、自由氨基酸、蛋白质、核酸、RNA、DNA、脂肪以及矿物质的含量分别提高了 36%、67%、304%、80%、29%、87%、70%、154% 和 4%。Bird 研究表明,感染爪哇根结线虫的番茄根,可以产生生长素^[42]。Setty 和 Wheeler 发现,感染根结线虫的番茄根内的生长素的浓度与未感染根的生长素浓度相似^[43]。Myuge 研究发现,将根结的酒精抽提物施到根表面,引起植物产生根结,表明可能含有生长素^[44]。Karczmarek 等利用启动子捕获技术发现,植物根结内巨型细胞形成早期生长素相关基因表达活跃^[45]。

植物根结内的植物基因表达

近年来,分子生物学技术被用于植物根结内基因表达研究,以寻找与根结形成密切相关的寄主植物基因。人们利用基因芯片技术、候选基因策略、差异显示技术、原位杂交技术、RT-PCR 技术和 GUS 启动子捕获策略等发现了一些与根结形成密切相关的基因或酶。依据其功能可分为 6 类:(1)与细胞周期调控相关基因和蛋白激酶:结瘤素基因 *ENOD40* (nodulin genes *ENOD40*)^[46]、细胞周期基因 *CCS52a* (cell cycle gene *CCS52a*)、D-型细胞周期基因 *CYCD3* (D-type cyclin gene *CYCD3*) 和细胞周期激酶 *cdc2a* (cyclin-dependent kinase *cdc2a*)^[47]、细胞分裂素氧化酶 (cytokinin oxidase)^[48];(2)与细胞有丝分裂相关基因和蛋白激酶:与有丝分裂有关的细胞周期基因 (mitotic cyclin *CYCB1*, *CDC2bA1* 和 *CYCA2*)^[6]、细胞有丝分裂周期调控有关的 2 个转录因子 PHAN 和 KNOX (transcriptional regulators PHAN and KNOX)^[49]、细胞分裂和细胞核分裂关键蛋白等 MAP65s^[10];(3)与细胞膜功能有关的基因或酶:细胞质膜形成素相关蛋白 *AtFH6*^[50]、水通道基因 *TOB-RB7* (channel *TOB-RB7*)^[51]、水通道基因 *NOD26* (nodulin 26)^[52]、富含脯氨酸蛋白基因 *mt1203* (*mt1203* prolin rich protein)^[49];(4)与细胞壁裂解有关的酶:-1,4-内切葡聚糖酶 *Ntcel2*、*Ntcel7* 和 *Ntcel8* (endo- -1,4- glucanase *Nt*

cel2 ,Ntcel7 ,Ntcel8)^[53]、果胶乙酰酯酶 DiDi 9C-12 (pectin acetyltransferase gene DiDi 9C-12)^[54]; (5) 与信号传导有关的基因: 5-磷酸核酮糖差向异构酶 PRE (D-ribulose-5-phosphate-3-epimerase)^[55]; (6) 与细胞新陈代谢有关的酶类: 肌动蛋白基因 (actin genes) *ACT2* 和 *ACT7*^[56]等。除了细胞壁裂解酶以及肌动蛋白基因在 21 d 的巨型细胞周围表达外,所研究的基因基本上是 14 d 以前的巨型细胞中表达。对 21 d 后的巨型细胞中的植物基因表达情况鲜有报道。

根结线虫在植物根结内完成生活史,其对植物基因的调控作用是十分复杂的。利用基因芯片技术,发现在拟南芥中受南方根结线虫侵染形成巨型细胞的根结组织中 3 372 个基因的表达水平发生了明显变化。上调基因的数量和下调基因的数量相似。植物防御相关基因表达受到抑制。与植物新陈代谢和能量传递相关的基因表达,既有上调也有下调。在接种 7 d 的根结中,编码 40S 和 60S 核糖体蛋白的 71 个基因明显上调,表明在根结形成初期,蛋白质合成水平明显上升。在根结形成过程中,同一家族的几个不同基因可能上调,也可能下调。例如,在拟南芥中,3 个水通道蛋白上调,7 个水通道蛋白表达受到抑制^[9]。扩张蛋白 (expansin) 是引起细胞壁松弛和延展的蛋白,但不会引起细胞壁主要成分的彻底水解。在 31 个与扩张蛋白相关的基因中,7 个扩张蛋白 A 基因和 2 个扩张蛋白 B 基因上调。与细胞壁形成相关的酶,有些上调,也有些下调。-1,4-内切葡聚糖酶和所有的果胶酶裂解基因在根结形成过程均表达活跃。以上结果表明,根结线虫引起巨型细胞的大量基因表达的改变,导致了植物根结的成分与健康植物组织不同。

展 望

根结线虫是最重要的植物寄生线虫之一,引起寄主植物形成根结是其共有的特征。笔者首次对常见的寄主植物的根结形态和形成过程以及病理结构进行了比较,将植物根结分为单根结和重根结 2 种类型。该概念的提出,可为确定合适的根结线虫-寄主植物互作体系,研究田间根结线虫的数量动态和生物防治制剂对植物根结线虫病的防治效果,以及研究根结线虫诱导植物形成根结的分子机理提供理论依据。植物-根结线虫互作体系中,根据根结线虫引起根结过程,可划分为诱导、发展、成熟和衰败

4 个阶段。这样划分可以明确不同阶段的寄主根结内巨型细胞的特点和根结线虫虫态,并为揭示根结线虫与根结线虫互作的分子机理及其利用打下基础。

植物根结的形成过程是根结线虫对寄主植物的一个有序调控过程。虽然发现了一批与根结内巨型细胞密切的植物基因,但到目前为止,植物线虫对植物的关键调控过程还不明朗,因此还不能解释根结内含物的形成和变化机理。在对根结线虫 2 龄幼虫和成熟雌虫食道腺分泌物分别鉴定出的 486 个和 11 个蛋白质中,有些与植物蛋白结构相似,可以调节细胞的分裂周期或分解细胞壁,但大部分蛋白所起的作用还不清楚^[57-59]。一般认为,根结线虫 2 龄幼虫的食道腺分泌物通过口针注入到植物体内,引起植物体内的基因表达发生变化,形成了巨型细胞,产生根结^[60]。人们主要对根结线虫 2 龄幼虫的分泌物进行了深入研究。到目前为止,发现了根结线虫分泌物相关的 22 个基因,尤其是对 -1,4 内切葡聚糖酶和分枝酸变位酶的作用进行了较深入的研究^[13-14]。对部分基因沉默效果的研究表明,基因沉默后会降低寄主植物的根结百分率^[12,15,61]。根结线虫是如何调控寄主植物的根结发展及其内含物还需要进一步研究。

参 考 文 献

- [1] SASSER J N. Root-knot nematodes: a global menace to crop production[J]. *Plant Disease*, 1980, 64: 36-41.
- [2] TRIANTAPHYLLOU A C, HIRSCHMANN H. Postinfection development of *Meloidogyne incognita* Chitwood, 1949 (Nematoda: Heteroderidae) [J]. *Annals of the Entomological Society of America*, 1960(3): 3-11.
- [3] TAYLOR M A, BURCH L R, DAVIES H V. Changes in polyamine biosynthesis during the initial stages of tuberisation in potato [J]. *Plant Physiology*, 1993, 141: 370-372.
- [4] OWENS R G, SPECHT H N. Contributions from boyce thompson institute Yonkers [J]. *Boyce Thompson Institute for Plant Research*, 1966, 23: 181-189.
- [5] WIGGERS R J, STARR J L, PRICE H J. DNA content variation in chromosome number in plant cells affected by *Meloidogyne incognita* and *M. arenaria* [J]. *Phytopathology*, 1990, 80: 1391-1395.
- [6] WANG Z, POTTER R H, JONES M G K. Differential display analysis of gene expression in the cytoplasm of giant cells induced in tomato roots by *Meloidogyne javanica* [J]. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2003(4): 361-371.

- [7] OELLNER M, WANG X, DAVIS E L. Endo- α -1,4-glucanase expression in compatible interactions[J]. *Plant Cell*, 2001, 13: 2241-2255.
- [8] LOHAR D P, SCHAFF J E, LASKEY J G, et al. Cytokinins play opposite roles in lateral root formation, and nematode and rhizobial symbioses[J]. *Plant Journal*, 2004, 38: 203-214.
- [9] FABIEN J, PHILIPPE L, JANICE A, et al. Genome-wide expression profiling of the host response to root-knot nematode infection in *Arabidopsis*[J]. *Plant Journal*, 2005, 44: 447-458.
- [10] MARIE-CECILE C, PHILIPPE L, JAMME S, et al. MAP65-3 microtubule-associated protein is essential for nematode-induced giant cell ontogenesis in *Arabidopsis*[J]. *The Plant Cell*, 2008, 20: 423-437.
- [11] 王新荣, 纪春燕, 程曦, 等. 根结线虫调控其寄主巨型细胞信号研究进展[J]. *广东农业科学*, 2006(5): 113-116.
- [12] 陈国华, 肖罗, 张双庆, 等. 南方根线虫促分裂原活化蛋白激酶(MAPK)基因的RNAi效应分析[J]. *植物病理学报*, 2008, 38(5): 509-513.
- [13] 崔汝强, 廖金玲, 卓侃, 等. 植物寄生线虫发育基因的研究进展[J]. *华中农业大学学报*, 2008, 27(3): 456-461.
- [14] 廖金玲, 卓侃, 崔汝强. 根结线虫食道腺细胞表达的基因及其应用潜力[J]. *植物保护*, 2009, 35(1): 1-7.
- [15] 黄文坤, 彭德良, 贺文婷. 植物寄生线虫分支酸变位酶基因的研究进展[J]. *植物病理学报*, 2009, 39(2): 113-117.
- [16] 杨宝君. 十五种根结线虫病病原鉴定[J]. *植物病理学报*, 1984, 14(2): 107-111.
- [17] 殷友琴, 杨宝君, 王秋丽. 30种作物根结线虫病的病原鉴定[J]. *华南农业大学学报*, 1994, 15(1): 22-26.
- [18] 张绍升. 福建省主要作物根结线虫病发生情况调查[J]. *福建农业大学学报*, 1995, 24(3): 307-309.
- [19] 王新荣. 马占相思根结线虫病初报[J]. *森林病虫通讯*, 1998(2): 16-17.
- [20] 王新荣, ESMENJAUD D, 冯志新. 月季线虫病研究现状及进展[J]. *沈阳农业大学学报*, 2001, 32(3): 228-231.
- [21] 王新荣, JACOB Y, MASTRANTUONO S, 等. 月季对根结线虫病抗性遗传研究[J]. *华中农业大学学报*, 2001, 20(3): 229-234.
- [22] 王新荣, 谢辉, 冯志新. 月季线虫病风险初分析[J]. *华中农业大学学报*, 2001, 20(4): 333-336.
- [23] 王新荣, 徐春玲. 番石榴根结线虫病症状及病原鉴定[J]. *仲恺农业技术学院学报*, 2003, 16(1): 40-43.
- [24] WANG X, JACOB Y, MASTRANTUONO S, et al. Spectrum and inheritance of resistance to the root-knot nematode *Meloidogyne hapla* in *Rosa multiflora* and *R. indica*[J]. *Plant Breeding*, 2004, 123: 79-83.
- [25] 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.
- [26] 廖金玲, 蒋寒, 孙龙华, 等. 中国南方地区作物根结线虫种和小种的鉴定[J]. *华中农业大学学报*, 2003, 22(6): 544-548.
- [27] 刘维志. *植物线虫志*[M]. 北京: 中国农业出版社, 2004.
- [28] MOR M, OKA Y. Histological study of giant cells formed by the root-knot nematode *Meloidogyne artiellia* as compared with *M. hapla* and *M. javanica* in cabbage, turnip and barley[J]. *Phytoparasitica*, 2006, 34(5): 502-509.
- [29] PEGARD A, BRIZZARD G, FAZARI A, et al. Histological characterization of resistance to different root-knot nematode species related to phenolics accumulation in *Capsicum annum*[J]. *Phytopathology*, 2005, 95: 158-165.
- [30] NICOLA V, HAVA F R. Differences in feeding sites induced by root-knot nematodes *Meloidogyne* spp. in chickpea[J]. *Phytopathology*, 2005, 95(4): 368-375.
- [31] 冯志新. *植物线虫学*[M]. 北京: 中国农业出版社, 2001.
- [32] 刘奇志, 李娜, 王丽, 等. 南方根结线虫侵染黄瓜幼根组织的病理学观察[J]. *中国农业大学学报*, 2008, 13(4): 51-56.
- [33] STARR J L. Dynamics of the nuclear complement of giant cells induced by *Meloidogyne incognita*[J]. *Journal of Nematology*, 1993, 25: 416-421.
- [34] 何元, 潘沧桑. 南方根结线虫和爪哇根结线虫的发育[J]. *厦门大学学报*, 2000, 39(4): 537-546.
- [35] 李树庆, 刘志明, 韦刚. 香蕉根结线虫生物学特性研究[J]. *西南农业学报*, 2003, 16(12): 6-8.
- [36] HUANG C S. Formation, anatomy and physiology of giant cells induced by root-knot nematodes[J]. *Biology and Control*, 1985(2): 155-164.
- [37] BIRD A F. Observations on chromosomes and nucleoli in syncytia induced by *Meloidogyne javanica*[J]. *Journal of Plant Pathology*, 1973(3): 387-391.
- [38] KRUSBERG L R, NIELSEN L W. Pathogenesis of root-knot nematodes to the potato variety of sweet potato[J]. *Phytopathology*, 1958, 48: 30-39.
- [39] DROPKIN V H, NELSON P E. The histopathology of root-knot nematode infections in soybean[J]. *Phytopathology*, 1960, 50: 442-447.
- [40] YOUSIF G M. Histological responses of four leguminous crops infected with *Meloidogyne incognita*[J]. *Journal of Nematology*, 1979(11): 395-401.
- [41] HUANG C S, MAGGENTI A R. Mitotic aberrations and nuclear changes of developing giant cells in *Vicia faba* caused by root-knot nematode *Meloidogyne javanica*[J]. *Phytopathology*, 1969, 59: 447-455.
- [42] BIRD A F. The inducement of giant cells by *Meloidogyne javanica*[J]. *Nematologica*, 1962(8): 1-10.
- [43] SETTY K G H, WHEELER A W. Growth substances in roots of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill) infected with root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.)[J]. *Annals Applied Biology*, 1968, 61: 495-501.
- [44] MYUGES G. The nutritional physiology of the gall nematodes (*Meloidogyne incognita*) [J]. *Doklady Akademii Nauk SSSR*, 1956, 108: 164-165.
- [45] 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]. *Molecular Plant Pathology*, 2004(5):343-346.
- [46] BRUNO F, ARNAUD C, JOSE M V, et al. The endosymbiosis-induced genes ENOD40 and CCS52a are involved in endoparasitic-nematode interactions in *Medicago truncatula* [J]. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2002, 15(10):1008-1013.
- [47] NIEBEL A, DEALMEIDA E J, HEMERL Y A, et al. Induction of *cdc2a* and *cyc1At* expression in *Arabidopsis thaliana* during early phases of nematode-induced feeding cell formation [J]. *The Plant Journal*, 1996, 10(6):1037-1043.
- [48] DASHARATH P L, JENNIFER E S, JAMES G L, et al. Play opposite roles in lateral root formation, nematode and *Rhizobial* symbioses [J]. *The Plant Journal*, 2004, 38(2):203-214.
- [49] KOL TAI H, DHANDA YDHAM M, OPPERMAN C, et al. Overlapping plant signal transduction pathways induced by parasitic nematode and a rhizobial endosymbiont [J]. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2001, 14:1168-1177.
- [50] FAVERY B, CHEL YSHEVA L A, LEBRIS M, et al. *Arabidopsis* forming AtFH6 is a plasma membrane-associated protein upregulated in giant cells induced by parasitic nematodes [J]. *Plant Cell*, 2004, 16:2529-2540.
- [51] FAVERY B, COMPLAINVILLE A, VINARDELL J M, et al. The endosymbiosis-induced genes ENOD40 and CCS52A are involved in endoparasitic nematode interactions in *Medicago truncatula* [J]. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2002, 15:1008-1013.
- [52] OPPERMAN C H, TAYLOR C G, CONKLING M A. Root-knot nematode-directed expression of a plant root-specific gene [J]. *Science*, 1994, 263:221-223.
- [53] MELISSA G, XIAOHONG W, ERIC L. The plant cell, endo-1, 4-glucanase expression in compatible [J]. *Plant Nematode Interaction*, 2001, 13:2241-2255.
- [54] ISABEL V, JANICEDE A E, RUTH D G, et al. An *Arabidopsis thaliana* pectin acetylesterase gene is upregulated in nematode feeding sites induced by root-knot and cyst nematodes [J]. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2002, 15(4):404-407.
- [55] FAVERY B, LECOMTE P, GIL N, et al. RPE, a plant gene involved in early developmental steps of nematode feeding cells [J]. *European Molecular Biology Organization Journal*, 1998, 17:6799-6811.
- [56] DE A E, JANICE V P, KRIS K M, et al. Dynamic cytoskeleton rearrangements in giant cells and syncytia of nematode-infected roots [J]. *The Plant Journal*, 2004, 38(1):12-26.
- [57] STEPHANIE B B, PATRICE M, JANICEDE A E, et al. High-resolution boundary analysis during *Arabidopsis thaliana* flower development [J]. *The Plant Journal*, 2004, 38:182-192.
- [58] MCCLURE M A, MENDE N V. Induced salivation in plant-parasitic nematodes [J]. *Phytopathology*, 1987, 77:1463-1469.
- [59] STEPHANE B, ZHOU X S, MARIE-N R, et al. Direct identification of the *Meloidogyne incognita* secretome reveals proteins with host cell reprogramming potential [J]. *PLOS Pathogens*, 2008, 10(4):10-12.
- [60] BIRD D M. Manipulation of host gene expression by root-knot nematodes [J]. *Journal of Parasitology*, 1996, 8(26):881-888.
- [61] ROSSO M N, DUBRANA M P, CIMBOLINI N, et al. Application of RNA interference to root-knot nematode gene coding esophageal gland proteins [J]. *Molecular Plant-Microbe Interaction*, 2005, 18:615-620.

Review on the Morphology and Formation Mechanism of Plant Root-Knot Caused by *Meloidogyne* spp.

WANG Xirong MA Chao REN Lu-lu WANG Lei

Laboratory of Plant Nematology, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China

Abstract Both root knot morphology and its huge cell number and size depend on the interacting parties between plants and its parasite nematodes *Meloidogyne* spp.. Based on comparing root knot's texture and growth, it is firstly proposed in this paper that plant root-knots are classified into two types: single root knot and multiple root knot, and the growth process of the host plant's root-knot is divided into 4 periods, namely, induction, development, maturation and deterioration. Compounds from root-knot are greatly different from those of apical cells in root. These genes include cell cycle genes, mitotic cyclin genes, cell wall cleaving protease genes, cell membrane function genes and cell metabolism genes, which are closely linked to the texture and compounds of plant root-knot caused by *Meloidogyne* spp..

Key words *Meloidogyne* spp.; root-knot; structure; compound

(责任编辑:陈红叶)