植物病理學會刊 9:79-92, 2000

植物外寄生性線蟲之演化及分類

陳殿義

台中縣霧峰鄉 行政院農業委員會農業試驗所植物病理系
電子郵件 dychen@wufeng.tari.org.tw；傳眞 04-3302803
接受日期：中華民國 89 年 8 月 16 日

摘 要

陳殿義. 2000. 植物外寄生性線蟲之演化及分類. 植病會刊 9:79-92.

由寒武紀層 (Cambrian) 出土化石之古生物學研究，線蟲在六億年前之原生代 (Proterozoic) 時期即已存在。陸生植物在四億二千萬年前出現後，植物根圈土壤中以取食細菌、眞菌、藻類或捕食其他微生物之線蟲，逐漸演化出口針構造，進而對植物地下部根系及地上部之莖、葉及種子等產生寄生現象；而其寄生習性由兼行外寄生、移動性外寄生、固著性外寄生、移動性內寄生而至固著性內寄生是線蟲與植物共同演化之結果。線蟲至目前已知種類已超過一萬種以上，歸屬於線蟲門 (Nematoda) 之 Adenophorea 和 Secernentea 兩大綱分類系統中。其中 Dorylaimida 一目中之植物寄生性線蟲皆爲地下部根系外寄性線蟲，包括 *Logidorus* spp., *Xiphinema* spp. (Dorylaimina, Longidoridae) 及 *Trichodorus* spp. (Diphtherophorina, Trichodoridae) 等屬。而在 Tylenchida 中之外寄生性線蟲分屬於 Tylenchoidea 和 Criconematoidea 二個演化系統，前者包括 *Dolichodorus* spp. (Dolichodoridae), *Belonolaimus* spp., *Tylenchorhynchus* spp., *Trophurus* spp. (Belonolaimidae), *Rotylenchulus* spp. (Hoplolaimidae) 等；後者之植物寄生性線蟲皆爲外寄生，包括 *Criconema* spp. *Criconemoides* spp., *Hemicriconemoides* spp., *Hemicycliophora* spp. (Criconematidae), *Paratylenchus* spp., *Gracilacus* spp., *Cacopaurus* spp., *Tylenchulus* spp. (Tylenchulidae) 等。前述二個總科總共 16 屬之外寄生性線蟲中，除 *Rotylenchulus* spp. 和 *Belonolaimus* spp. 之食道腺體 (esophageal glands) 呈腺葉狀 (gland lobes) 且與腸 (intestine) 部分重疊外，其餘 14 屬線蟲之食道腺體皆爲圓筒形、梨形或圓球形，且未與腸發生重疊。但隨著線蟲與寄主植物之寄生關係愈密切，由外寄生而至內寄生，食道腺體逐漸變大且加長，其形態由腺體球轉變爲腺葉形態，而與腸之位置關係則由正面相接轉變爲腹部或背部之不同程度部分重疊，而此一演進過程於 Tylenchoidea 各科中相當明顯，爲一平行演化之結果，由此可知線蟲之寄生習性和食道腺體之發展有密切不可分之關係，可做爲種系分類之基礎。此外在外寄生線蟲中，除 *Trichodorus* spp., *Tylenchorhynchus* spp., *Trophurus* spp., *Tylenchulus* spp. 及 *Paratylenchus* spp. 等 5 屬線蟲外，其餘 11 屬線蟲之口針明顯比其他內寄生線蟲爲長，而此一特徵也決定了線蟲之外寄生習性。線蟲寄生習性之演進過程和生殖腺數目及生殖方式無明顯之相對關係。在 Dorylaimoidea 中，*Longidorus* spp. 和 *Trichodorus* spp. 皆爲雙卵巢，而 *Xiphinema* spp. 爲單-雙卵巢兩種型式皆有，其中單卵巢型是保留後端生殖腺，與其他具單一生殖腺之線蟲截然不同；在 Tylenchoidea 中之外寄生性線蟲，除 *Trophurus* spp. 外，其餘皆具有雙卵巢；在 Criconematoidea 中，全部植物寄生性線蟲皆爲外寄生且都只具有單一卵巢。若線蟲由雙卵巢朝單一卵巢演化，則 Criconematoidea 顯然在此一方面比 Tylenchoidea 更早進化。另外有關各種線蟲生殖方式之研究資料尚屬欠缺，大部分局限於 Heteroderidae (*Heterodera* spp., *Meloidogyne* spp.) 之內寄生性線蟲，因此很難據此特徵推論外寄生線蟲各分類層級內之種系演化關係。

關鍵詞：植物外寄生性線蟲、演化、分類

緒 言

依據寒武紀層 (Cambrian) 化石所記錄各種生命形式之複雜性，線蟲應至少在六億年前之早期原生代 (Proterozoic) 時期即已存在[28]。而隨著陸生植物在四億二千萬年前之希留利亞紀 (Silurian) 時期出現[7]，植物根圈

土壤中具有原始口針形式，但仍以攝食其中之藻類 (algae)、眞菌 (fungi) 或捕食如細菌 (bacteria) 等低等微生物之線蟲同時逐漸發展出對植物根系之取食能力。而此一寄生 (parasitism) 關係一旦建立，線蟲對寄主之依賴性隨著寄生層次的提高而相對俱增，因此寄主之演化對線蟲之演化過程產生決定性之影響，此即爲線蟲與植物之共同演化 (nematode-plant coevolution)[58]。

植物寄生性線蟲種類分屬於線蟲門 (Nematoda) 之 Adenophorea 和 Secernentea 二大綱系統內，在全部 20 個目 (orders) 中[29]，目前僅在前者之 Dorylaimida 及後者之 Tylenchida 及 Aphelenchida 等共三個目中之線蟲演化出對植物產生寄生行爲，其中 Dorylaimida 內之植物寄生性線蟲存在於 Longidoridae (*Longidorus* spp., *Xiphinema* spp.) 和 Trichodoridae (*Trichodorus* spp.) 兩個科中，而且其寄生習性皆屬於植物地下部根系之外寄生 (ectoparasitic) 方式；在 Tylenchida (Tylenchoidea, Criconematoidea) 及 Aphelenchida (Aphelenchoididae) 中，線蟲之寄生習性則呈現外寄生、內寄生 (endoparasitic) 或二者兼具之多樣性，且其寄生部位包括植物地上部之莖、葉、花器、種子及地下部根系等。在 Tylenchida 中，一般推測線蟲對植物寄生習性之演化順序是由比較原始形式之移動性或固著性外寄生 (migratory or sedentary ectoparasitic)，進而進化爲組織內移行之潛移性內寄生 (migratory endoparasitic)，最終爲與寄主發生最複雜演化關係之固著性內寄生性 (sedentary endoparasitic)[28,35,63]，而此一過程在其每一科 (family) 中都具有不同程度地重複演化。目前植物寄生性線蟲之分類方法仍以形態特徵爲主要依據[54]，其他如解剖學 (anatomy)、細胞學 (cytology)、生態學 (ecology)、生物化學 (biochemistry) 和分子生物學 (molecular biology) 等相關資料爲輔，其中特別如攝食系統之食道 (esophagus) 及生殖系統之生殖腺 (gonads) 數目及生殖方式等之構造組成及發展，若結合對線蟲寄生習性演化之推演過程，可以建立合乎自然本質之線蟲分類框架並表現出不同類線蟲間之種系關係 (phylogenetic relationships) 及其演化途徑。本文中所指之植物外寄生性線蟲種類只限於以口腔內之口針 (stylet) 刺吸根毛、表皮細胞或頭部前端伸入其下方組織細胞之取食方式，其取食時間長短不一，但皆歸屬於移動性外寄生線蟲；而柑桔線蟲 (*Tylenchulus* spp.) 和腎形線蟲 (*Rotylenchulus* spp.) 之幼蟲期 (larva stage) 皆生活於土壤中，只有雌成蟲期以頭部前端侵入根皮層組織內部固定取食，其迅速膨大之蟲體後端仍暴露於根表皮外與土壤接觸，因此歸屬於固著性外寄生線蟲。另外其他曾報導所謂之外寄生性線蟲種類[13]如 *Helicotylenchus* spp.、*Hoplolaimus* spp.、*Rotylenchus* spp. 及 *Scutellonema* spp. 等，其寄生習性隨不同寄主而有不同之描述，有關其分類地位及形態特徵則不在本文中闡述。

植物外寄生性線蟲之演化地位

線蟲在動物界屬於獨立之線蟲動物門 (Nematoda)[28]，體形細長，具有假體腔 (pseudocoelom), 其構造有消化、生殖、神經及排泄系統等，而線蟲爲了適應各種食物種類之多樣化及取食環境之變遷而發展出不同之取食及生殖方式，因此攝食及生殖器官之形態特徵、構造及演變情形成爲植物寄生性線蟲種類鑑定及其種系分類 (Phyletic classification) 中最重要之依據[63]。爲了明瞭目前植物外寄生性線蟲之演化地位，必需探究線蟲對植物寄生行爲之起源及寄生習性之演化進程，而 Siddiqi 氏[53]曾以線蟲門之 Adenophorea 和 Secernentea 二大綱爲系統，就線蟲對植物寄生行爲產生之許多可能演化進程提出下述見解：

Adenophorea 系統

Adenophorea 類之線蟲主要生存於海洋中，而此類線蟲代表一種非常原始形態之族群，一般推測在二疊紀 (Permian) 時期分支演化爲 Enoplia 和 Chromadoria 二個亞綱。古老之Dorylaimida類線蟲，相信其可伸縮移動之口針 (odontostyle) 在希留利亞紀 (Silurian) 時期即已具備，此時主要取食細菌、藻類及眞菌。在泥盆紀(Devonian)時期，比較細長之口針及取食習性改變有助於此類線蟲寄生於苔蘚 (mosses) 及蕨類植物 (ferns)。此外 Diphtherophorina 類之線蟲則可能於較近期之白堊紀 (Cretaceous) 時期演化成爲根部寄生。

Dorylaimida 類之線蟲：具有口針之 Dorylaimida 類之線蟲，其最原始之取食對象一般認爲是細菌，其後演化成爲取食藻類及眞菌，自此隨著口針之變細而發展成爲植物寄生性線蟲。例如 *Dorylaimus* spp. 和 *Laimydorus* spp. 兩屬之線蟲種類中，在其管道 (lumen) 較寬之口針內部及食道中常可發現細菌存在，而在口針管道較狹窄之種類中，其腸中內容物包含有葉綠素，因此推測可能同時取食藻類及細菌。另外由上述形態線蟲演化出 *Lenonchium* 屬之線蟲，其齒針 (odontostyle) 皆比較細長而且具有後部膨大之棍棒狀口針延長部 (odontophore)，推測此屬線蟲可能已經具有寄生植物能力。

Diphtherophorina 類之線蟲：Siddiqi 氏[52]認爲 Dorylaimida 和 Diphtherophorina 兩類之線蟲，不論在攝食器官、食道及雌雄蟲之生殖腺等方面之構造皆有相當大之差異，而依據其形態、生態及行爲研究等之資料，Siddiqi 氏相信 Diphtherophorina 由 Enoplia 演化而來，因此認爲應將此一亞目改移至 Enoplida 下，而且在白堊紀時期發展出陸地植物寄生性線蟲，如 *Trichodorus* spp. 及 *Paratrichodorus* spp. 等屬。此類線蟲依攝食構造及習性分成 Diphtherophoroidea 和 Trichodoroidea 二個總科，前者具有捕食性或取食藻類，而後者爲絕對植物寄生性。

表一、植物外寄生性線蟲分屬之檢索表[33]

Table 1. Key to Genera of plant-ectoparasitic nematodes[33]

1	缺口針 (stylet)	
	具口針	2
2	食道分成二部份，無瓣狀物，前端細長，後端呈腺狀，肌肉質；口針通常無基部節球 (stylet basal knob) [Dorylaimida]	3
	食道分成三部份，通常具有瓣狀物之中部食道球 (median bulb)，後緊接細長之狹細部、腺狀之基球；口針通常具有基部節球 [Tylenchida]	5
3	口針短、彎曲；體型肥短 (0.45-1.5 mm)	*Trichodorus*
	口針長、直，逐漸變細長咽接長延伸部；體型細長	4
4	齒針延長部 (odontophore) 具硬化之基部鍔 (flange)；導環 (guiding ring) 位於齒針 (odontostyle) 與齒針延長部咽接處之前方	*Xiphinema*
	齒針延長部不具基部鍔；導環靠近口針之前端	*Longidorus*
5	成熟之雌蟲體柔軟，腎形或囊形，具有尾部	6
	成熟之雌蟲成蠕蟲狀，細長或稍肥胖	7
6	成熟之雌蟲具有雙卵巢 (didelphic)	*Rotylenchulus*
	成熟之雌蟲具有單卵巢 (monodelphic)	*Tylenchulus*
7	前部食道 (procorpus) 和中部食道 (metacorpus) 不膨大及癒合成一大形之瓣球 (valvular bulb)	14
	前部食道和中部食道膨大並癒合成一大形瓣球	8
8	成熟之雌蟲無特別之角皮或鞘 (sheath)	12
	成熟之雌蟲具特別之角皮或鞘	9
9	角皮具向後突出之體環 (annules)	10
	角皮無向後突出之體環	11
10	雌蟲體環後端邊緣具刺狀、鱗狀、片狀或柄狀等附屬物	*Criconema*
	雌蟲體環後端邊緣爲圓滑或鈍鋸齒狀 (波形)	*Criconemoides*
11	口針節球圓形，向後傾斜；角皮具 200 個以上之體環	*Hemicycliophora*
	口針節球爲錨形，具前端突起；角皮通常具 200 個以下之體環	*Hemicriconemoides*
12	雌蟲角皮裝飾有微小瘤 (tubercles)	*Cacopaurus*
	雌蟲角皮不具微小瘤	13
13	雌蟲口針長爲 36 μm 或短些	*Paratylenchus*
	雌蟲口針長爲 45-120 μm	*Gracilacus*
14	食道腺不被覆蓋於球狀物內，其長度通常不等，重疊於腸，具細長口針	*Belonolaimus*
	食道腺被覆蓋於球狀物內，通常不與腸重疊	15
15	平均體長通常爲 1.75 mm 或長些，尾部具錐狀突起	*Dolichodorus*
	平均體長通常短於 1.75 mm	16
16	雙卵巢，雌蟲尾部圓錐形，尾端鈍圓	*Tylenchorhynchus*
	單卵巢 (陰門位於靠近體中央)，雌蟲尾部圓鈍，尾端角皮膨大	*Trophurus*

Secernentea 系統

植物寄生性線蟲在 Secernentea 內分屬於 Tylenchida 和 Aphelenchida 中，此二目之線蟲無論在取食習性、器官、食道構造以及生態和形態學之研究皆顯示爲二個不同來源之獨立演化系統，因此 Siddiqi 氏將 Aphelenchina 亞目類線蟲提升爲 Aphelenchida[50,52]。Secernentea 類之線蟲，其口針在泥盆紀時期之土棲類線蟲或在更久遠之 Cephalobida-Oxyurida 混合族群時期即已具在，而 Tylenchida 類之線蟲即自上述混合族群中分支演化而來。而 Aphelenchida 類之線蟲應自 Diplogasterida 類之祖先發展出來，而且此二目之線蟲開始對植物產生寄生之習性應始自土棲性線蟲演化而成[22,38]，而自海洋中發展出來之可能性極微。

Tylenchida 類之線蟲： Siddiqi[52] 氏認爲 Tylenchida

類之線蟲，其源祖由腐生性 Oxyurida 類之線蟲演化而來，而此類線蟲有朝著寄生於環節動物 (annelids)、節肢動物 (arthropods)、軟體動物 (molluscs) 或植物發展之趨勢。Oxyurida 類之線蟲發展出可伸縮之口針應有利於其取食藻類及眞菌，而前述二者間之細胞壁成分不同，或許導致該類線蟲進入二個不同之演化系統；亦即類似 Tylenchidae 型之線蟲，由取食藻類細胞進而演化爲現今 Tylenchina 類之線蟲；而類似 Neotylenchoidea 型之線蟲，則由取食眞菌細胞進化成爲取食眞菌、昆蟲寄生或少數植物寄生之 Hexytylina 類線蟲。

(1) Hexatylina：屬於此一亞目之線蟲種類具有原始形態之口針及無肌肉組織之管狀食道。基本上此類線蟲是由取食眞菌，進而演化爲昆蟲寄生，甚或昆蟲寄生和取食眞菌交替進行，而且具有二型化或三型化 (di- or trimorphic) 之雌蟲形態。在 Tylenchida 中包含大部分已經特別進化之昆蟲寄生性線蟲 (insect-parasitic nematodes)。

(2) Tylenchina：此一亞目包含大多數之植物寄生性線蟲，其中 Tylenchoidea 和 Anguinoidea 二個總科爲其演化之二個主軸，而 Hoplolaimoidea 和 Heteroderoidea 二個總科應源自於前一總科中。在 Tylenchoidea 類之線蟲中，雖然某些種類會取食眞菌，但仍以取食土壤中及淡水中之藻類爲主，甚或寄生於地衣及苔蘚類植物。而此類線蟲爲弱植物寄生性線蟲，其中更進而演化出行根部寄生之 Hoplolaimoidea 和 Heteroderoidea 二類線蟲[52]。

在 Tylenchida 目之線蟲中，Anguinoidea 類之線蟲是單一獨特的分支演化系統，其食性源自於取食眞菌之型式，而最終高度進化爲寄生於植物地上部之莖和種子，但是此一由根部進而侵入植物地上部之演進過程是生態適應之結果和 Aphelenchida 類之線蟲藉由昆蟲媒介而演化形成之方式並不相同。由於 Anguinoidea 類之線蟲皆具有取食眞菌之特性，因此此類線蟲應是屬於相當古老之一群，而目前其廣泛寄生於禾本科植物上，推測該類線蟲行植物寄生行爲應始於白堊紀時期。

(3) Criconematina：屬於此一亞目之線蟲皆爲絕對植物寄生性線蟲，其中並無腐生性之線蟲。有關此類線蟲之起源並不明朗，但 Siddiqi 氏[51] 曾指出該類線蟲之親代和 Hexatylina 內許多昆蟲寄生性線蟲之未成熟雌蟲有相似之處，因爲此類線蟲在二型化過程中會產生強大之口針及食道。Criconematina 類之線蟲會表現出許多不同適應寄生之形式，例如 *Hemicycliophora* spp. 和 *Tylenchulus* spp. 在寄主上分別會形成腫瘤 (galls) 和傳遞細胞 (transfer cells)；Tylenchulidae 會產生肥大之雌蟲；Criconematidae 之體皮會轉變爲鱗片狀或針刺狀突起。Criconematina 內有二個主要演化系統：其一爲 Tylenchuloidea，此類線蟲具有薄之體皮及與基部球 (basal bulb) 分隔之細長形狹細部 (isthmus)；其二爲 Criconematoidea 和 Hemicycliophoroidea，此類線蟲具有較厚之體皮和較寬之狹細部與基部球相連結[51]。

Aphelenchida 類之線蟲：曾有許多學者提出 Aphelenchida 是起源於古老之 Diplogasterida[5,28,52]；Andrassy 氏相信 Aphelenchida 類之線蟲比 Tylenchida 類之線蟲更久遠，而 Maggenti 氏則推測這兩目在泥盆紀時期共同由類似 Diplogasteroidea 之先祖分支演化而來。

該類線蟲寄生於蕨類植物，可以做爲其植物寄生習性演化之重要線索。此類線蟲寄生於蕨類植物應可溯自早期泥盆紀時期，其族群在此類植物優勢時期之侏儸紀和白堊紀時期達到顚峰。於中世紀 (Mesozoic) 時期被子植物 (angiosperm) 出現後，Aphelenchida 類之線蟲從而寄生於其葉及花芽，而此一過程則藉助於昆蟲之傳播。

該類線蟲和許多昆蟲種類都有取食眞菌之習性，而由此發展出線蟲與昆蟲不同程度之相互關係。由此一關係也因而發展出線蟲藉助昆蟲攜帶而傳播、線蟲對昆蟲產生寄生能力及被攜帶線蟲對植物地上部寄生性之生態。Osche[38] 即曾舉出一些會蛀蝕木材之天牛科 (Cerambycidae) 或鍬形蟲甲科 (Lucanidae) 之昆蟲，其蛀蝕後所產生之腐植土 (humus) 常爲 Rhabditida、Diplogasterida 及 Aphelenchida 類之線蟲所佔據，而此類線蟲則藉助這類昆蟲而傳播；另外如 *Bursaphelenchus* spp. 和 *Rhadinaphelenchus* spp. 經由一些蝕木性昆蟲之媒介而分別演化出對棕櫚科和松科植物之地上部樹幹之內寄生能力。

線蟲對植物寄生習性之演變

在 Adenophorea 和 Secernentea 兩大綱之植物寄生性線蟲中，前者線蟲之寄生習性皆屬於地下部外寄生性，其中屬於 Trichodoridae 之 *Trichodorus* spp. 以前端不具開口之壁齒(mural tooth, onchiostyle)取食根系表皮細胞；而口針 (odontostyle) 較長之 Longidoridae 類線蟲，如 *Xiphinema* spp. 和 *Longidorus* spp. 則會取食表皮下之細胞組織，而這類線蟲之取食位置主要近於根尖後之延長部位，其中許多種類會誘發細胞分裂 (hyperplasia) 或膨大 (hypertrophy) 而導致根系腫瘤情形[65]。後者之線蟲可寄生於植株地上部及地下部，且其寄生習性爲外寄生及內寄生兼而有之。

地下部寄生性線蟲

在 Secernentea 之線蟲中，其寄生習性之演變進程包括兼行植物寄生 (facultative plant parasitic)、絕對外寄生 (obligate ectoparasitic)、絕對外內寄生 (obligate ecto-endo parasitic) 及絕對內寄生 (obligate endoparasitic) 等四大類[29]，茲分述如下：

兼行植物寄生：兼行植物寄生之線蟲在 Tylenchida 及 Aphelenchida 兩目中皆有之，前者局限於 Tylenchoidea 內 (*Cephalenchus* spp., *Tylenchus* spp.)[6]，而後者大部分存在於 Aphelenchoididae (*Aphelenchus* spp., *Aphelenchoides* spp.)[37]

中。此類兼性植物寄生之線蟲大致已具備行植物寄生所需之伸縮性口針，可取食根系表皮細胞、根毛及眞菌菌絲。因其常在植物根圈內被分離到，因此推測具有植物寄生之能力，但此類線蟲不會對根系造成明顯危害徵狀。

絕對外寄生：屬於絕對寄生性 (obligate parasitic) 之線蟲和兼行植物寄生之線蟲，二者不同之處在於前者生育所需之養分皆取自寄主植物本身。行絕對外寄生之線蟲依其與寄主共同演化之依存程度大致可分爲移動性外寄生 (migratory ectoparasitic)、形成腫瘤之移動性外寄生 (gall-forming migratory ectoparasitic) 及絕對靜止外寄生 (obligate sessile ectoparasitic) 等三種類型[29]，茲分述於下。

(1) 移動性外寄生：在 Tylenchoidea 中屬於此一寄生方式之線蟲如 *Tylenchorhynchus* spp., *Trophurus* spp., *Belonolaimus* spp. 和 *Dolichodorus* spp. 等；在 Criconematoidea 中有 *Crico-nema* spp.、*Criconemella* spp.、*Hemicriconemoides* spp.、*Paratylenchus* spp. 及 *Gracilacus* spp. 等[20,26,33,55]。上述口針較短之線蟲種類主要取食表皮細胞，口針較長之種類則會取食表皮下之細胞組織，而其取食持續時間長短不一，可從數分鐘至數天之久[65]。

(2) 形成腫瘤之移動性外寄生：Tylenchoidea 中會引起寄主根系產生腫瘤之外寄生性線蟲甚少，其中已知 *Dolichodorus heterocephalus*[28,40] 和 *Hemicycliophora* spp. 有此情形，而有關 *H. arenaria* 之取食行爲有最詳盡研究[64]。*H. arenaria* 取食會刺激根尖細胞分裂，形成典形之根系頂端腫瘤，而此腫瘤構造會吸引更多線蟲前往取食。

(3) 絕對靜止外寄生：在 Paratylenchinae 中，蟲體呈肥胖型之 *Cacopaurus* pestis 雌成蟲爲典型之代表，此種線蟲類似柑桔線蟲會分泌凝膠狀物質將其卵粒包埋[15,61]；而在 Tylenchulidae 中，*Tylenchulus semipenetrans* 是 Criconematoidea 中與寄主共同演化出最複雜之寄生關係。此一線蟲之雌蟲在四個幼蟲齡期階段於土壤中發育，且皆行移動性外寄生，而在最後一次蛻皮後，成熟雌蟲之頭部前端穿入根部組織內而成爲固著性寄生，其蟲體後端部位通常在少於一星期內迅速膨大成囊狀[48]。在 Hoplolaimidae 中, *Rotylenchulus reniformis* 和 *T. semipenetrans* 有相類似之生活史，但在幼蟲時期及其雄蟲皆不取食，待最後幼蟲蛻皮成爲成蟲後才行固著性外寄生[47]。

絕對外-內寄生：在 Tylenchoidea 之 Hoplolaiminae 內各屬線蟲 (*Hoplolaimus* spp., *Helicotylenchus* spp., *Rotylenchus* spp., *Scutellonema* spp.)，其寄生習性明顯受不同寄主或根系特性之影響而表現出不同程度之外寄生、半內寄生 (semi-endoparasitic) 或內寄生等二者或三者兼具之寄生現象[13]，此一情形似乎非由線蟲本身之遺傳特性所決定[29]。此類線蟲以口針刺吸根系表皮構造，造成表皮壞疽病斑，或蟲體部分或全部包埋於根組織內取食，形成許多細小褐化之取食孔。

絕對內寄生：在 Tylenchoidea 中行絕對內寄生之線蟲又可分成移動性或固著性方式，其中 Pratylenchidae 兩種方式皆有，而 Heteroderidae 則只有固著性一種。在 Pratylenchidae 此一科中，*Pratylenchus* spp., *Hirschmanniella* spp., *Radopholus* spp. 及 *Nacobbus* spp. 等四個屬爲最重要之線蟲，其寄生習性依順序由移動性至固著性，引起之病徵爲根腐及根瘤等。假根瘤線蟲 (*Nacobbus* spp.) 之生活史中包含移動性內寄生及固著性內寄生二個階段，其幼蟲由卵孵化後，由根尖附近侵入移行取食，破壞細胞並造成壞疽，及至最後蛻皮爲成蟲後，移行至中柱 (central cylinder) 位置固著取食，刺激取食部位之細胞膨大及周圍細胞增生而形成根瘤，而此同時蟲體中間部位逐漸變胖，但尾部仍保持如幼蟲期之細長狀[10]。在 Heteroderidae 此一科中，包含根瘤線蟲 (root-knot nematode, *Meloidogyne* spp.) 和包囊線蟲 (cyst nematode, *Heterodera* spp., *Globodera* spp.)，此類線蟲僅二齡幼蟲具移動性，且雌成蟲除頭部外，其餘後半部發育膨大爲圓球形，在取食部位附近則分別誘導形成巨細胞 (giant cells) 和多核質細胞 (syncytia)[14,44]。

地上部寄生性線蟲

在 Secernentea 此類線蟲中，Tylenchida 和 Aphelenchida 皆包括能抵抗乾燥環境之植物地上部寄生性線蟲種類，其寄生部位包括莖、葉、花器及種子等，而其寄生習性呈現多樣化，依寄主植物種類、生育時期、寄生部位或因環境條件改變而有外寄生、內寄生或外內寄生兼具之不同。

Tylenchida：在 Tylenchida 中具有經濟重要性之線蟲在 Tylenchidae 內，其中最重要者爲 *Anguina* spp. 和 *Ditylenchus* spp.，此二屬線蟲皆會誘致植物組織產生腫瘤。小麥腫癭線蟲 (*Anguina tritici*) 之幼蟲在植物自土表發芽初期移行至植物體上，最初行外寄生取食莖及葉組織，及至植物開始產生花苞 lower primordia) 時期才侵入植物組織內，引起葉瘤及種子瘤等[57]；在 *Ditylenchus* spp. 中，莖線蟲 (*D.* dipsaci)、馬鈴薯腐敗線蟲 (*D.* destructor) 及稻莖線蟲 (*D.* angustus) 爲最重要三種線蟲，其中前二種線蟲爲內寄生，而稻莖線蟲則行外-內寄生[18,19,46]。

Aphelenchida：在 Aphelenchida 中最重要之三個屬爲 *Aphelenchoides* spp., *Rhadinaphelenchus* sp., 及 *Burs aphelenchus* spp.。其中 *Aphelenchoides* spp. 之寄生習性呈現多樣化，而後二屬線蟲爲昆蟲媒介 (insect associates) 種類，分別內寄生於棕櫚科 (紅輪線蟲-red ring nematode, *R. cocophilus*) 和松科 (松材線蟲-pinewood nematode, *B. xylophilus*, *B. mucronatus*) 植物之樹幹中，造成植株枯萎死亡[9,34]。在 *Aphelenchoides* spp. 屬中，*A. ritzemabosi* 內寄生於菊花的葉上，當環境改變時可移至腋芽中改行外寄生，再伺機侵入幼葉內寄生[56]。*A. fragariae* 在秋海棠之芽苞內是外寄生，在其他葉片上則是內寄生[59]。*A.*

besseyi 在草莓之芽中以外寄生方式取食頂芽之生長點及幼葉組織[42]；在水稻植株之生長全程中，此一線蟲僅在鞘葉組織上爲內寄生，其他部位則是外寄生[3]；在秋石斛之葉片組織內該種線蟲爲內寄生，造成葉片黃化、壞疽及落葉情形[1]。

線蟲之寄生行爲與食道組織及生殖系統演化之關係

食道組織

食道是線蟲分類之最重要特徵之一，不論從內部形態或整體外觀都和某些特定線蟲族群之寄生習性有關[45]，其中尤其是食道之後段部份最能表現出演變後之歧異，對應其特徵對釐清線蟲種類間之相互關係極有幫助[4,63]。在植物寄生性線蟲中最原始形態之食道構造是食道腺體(esophageal glands)，以相等長度之對稱形態排列在食道後段部分內管腔 (lumen) 之兩側，且被明顯的腺體球(glandular bulb) 所包圍，繼之腺體會加長及變大，而形成與腸部位產生腹部或背部等不同重疊方式之腺葉 (gland lobe) 構造，此一演化趨勢在 Aphelenchida 和 Tylenchida 內皆清楚可見，但在 Criconematoidea 內則皆呈現腺體球之形態。

Aphelenchina 類之線蟲中，茲以 *Paraphelenchus* spp.、*Aphelenchus* spp. 及 *Aphelenchoides* spp. 等三個相近屬之線蟲爲例說明其可能系演化順序[27]。其中 *Paraphelenchus* spp. 之腺體呈現最原始之球狀；*Aphelenchus* spp. 之腺體則與腸部有不同程度之重疊且仍保留部分狹細部；至於 *Aphelenchoides* spp. 爲最進化的，其腺體與腸部有最長之重疊區域且狹細部已不存在。

Tylenchina 類線蟲中，Anguinidae 呈現明顯演化系統；其中許多 *Ditylenchus* spp. 具有明顯之腺體球，而此屬之其他種線蟲則出現些微延長之背食道腺體且與腸少部分重疊，至於 *Anguina* spp. 之背食道腺體則明顯加長及變寬[11]。Dolichodoridae 則有不同之演化系統，其中 *Dolichodorus* spp. 和 *Tylenchorhynchus* spp. 等兩屬線蟲之腺體爲球型，而 *Belonolaimus* spp. 則具有增長之背食道腺體而成爲腺葉構造，且與腸部份重疊。

雌蟲生殖系統

雌蟲之生殖腺 (gonad) 數目是探討線蟲種系關係(phyletic relationships) 重要線索之一。在 Tylenchida 中，一般相信雌蟲具有二個生殖腺 (didelphic) 是一種最古老之形式[4,21]，由此逐步朝只有一個生殖腺 (monodelphic) 演進，其間通常是保留前段生殖腺，而後段生殖腺則逐漸退化成只剩下子宮 (uterus) 之囊狀構造 (pseudomonodelphic)，甚至於完全消失。

Aphelenchina 類之線蟲皆只有一個生殖腺，而 Tylenchina 中則是三種型式之生殖腺構造皆有之，因此可推測 Aphelenchina 比 Tylenchina 更早進化。在 Tylenchina 中，Criconematoidea 類之線蟲最早進化成只有一個生殖腺，而在 Tylenchoidea 中，Anguinidae 具有一個生殖腺；Heteroderidae 和 Meloidogynidae 具有二個生殖腺；Dolichodoridae、Tylenchidae、Pratylenchidae 及 Hoplolaimidae 則具有一或二個生殖腺，由上述情形可知 Tylenchina 中之線蟲其生殖腺構造仍處在演變當中，而且在各層次分類群中正進行著不同程度之平行演化。

生殖方式

大部分之線蟲具有雌雄個體 (bisexual)，主要之生殖方式爲兩性生殖 (amphimixis, cross-fertilizing)[36]，而雌雄同體生殖 (hermaphroditism) 和孤雌生殖 (parthenogenesis) 在一些土壤中存在之線蟲及植物寄生性線蟲中相當普遍[62]。就線蟲之生殖方式之演化方向而言，雌雄同體生殖極有可能演化自兩性生殖 (amphimixis)[62]，至於孤雌生殖目前顯示局限於少數屬或種之層級內，在其他不同種間仍有兩性生殖者，因此推測該生殖方式應於近期產生[63]，據此特性以推演線蟲種類間之演化關係則只有在不同屬間或屬以下之分類層級才有其重要性。

已知大部分 Tylenchoidea 類之線蟲是兩性生殖[62]，而孤雌生殖在其每一科中皆有發現，至於雌雄同體生殖則仍未被証實。在 Criconematoidea 中，雌雄同體生殖佔有明顯優勢，其中 Criconematidae 尤然；相同地，在其每一科中亦皆有孤雌生殖存在，因此就生殖方式而言，Criconematoidea 類之線蟲顯然比 Tylenchoidea 類之線蟲更爲進化；至於在 Aphelenchoidea 中，上述三種生殖方式皆有之，但是在植物寄生之種類中仍未發現有行雌雄同體生殖者，其中 *Aphelenchoides* spp. 有四個種是兩性生殖，而另一個種是行孤雌生殖方式[8]。在 Dorylaimida 之 Dorylaimidae 中，*Xiphinema* spp. 和 *Longidorus* spp. 爲兩性生殖或是減數分裂孤雌生殖 (meiotic parthenogenesis)[12]，但是在 Tylenchida 中相當普遍之有絲分裂孤雌生殖 (mitotic parthenogenesis) 則未曾發現。

植物外寄性線蟲之分屬 (genera) 及形態特徵

植物寄生性線蟲之鑑定目前以形態特徵及其測量值爲主，其中主要 16 個外寄生性線蟲屬之檢索表 (表一) 是以成熟雌蟲之特徵爲依據[33]，而有關各屬線蟲之形態特徵則依其在線蟲門中 Adenophorea 和 Secernentea 兩大綱系統之分類地位[32] (表二) 依順序略述如下：

針線蟲 (needle nematode, *Longidorus* spp.)[2,20,23,26,33]

此屬線蟲體形細長，長度平均約 4 ~ 10 mm。口針細

表二、植物外寄生性線蟲之分類地位[32]

Table 2. Classification of plant-ectoparasitic nematodes[32]

Phylum/class/subclass	Superorder/order/suborder	Superfamily/family/subfamily	Genus
Nematoda	Terrenoplica		
Adenophorea	Dorylaimida		
Enoplia	Dorylaimina	Dorylaimoidea	
		Longidoridae	*Longidorus*
			Xiphinema
	Diphtherophorina	Trichodoridae	*Trichodorus*
Secernentea	TylenchiFda	Tylenchoidea	
Diplogasteria	Tylenchina	Dolichodoridae	*Dolichodorus*
		Belonolaimidae	
		Belonolaiminae	*Belonolaimus*
		Telotylenchinae	*Tylenchorhynchus*
			Trophurus
		Hoplolaimidae	
		Rotylenchulinae	*Rotylenchulus*
		Criconematoidea	
		Criconematide	
		Criconematinae	*Criconema*
			Criconemoides
			Hemicriconemoides
		Hemicciophorinae	*Hemicycliophora*
		Tylenchulidae	
		Paratylenchinae	*Paratylenchus*
			Gracilacus
			Cacopaurus
		Tylenchulinae	*Tylenchulus*

長，分成二部份，前段爲齒針 (odontostyle)，後段爲齒針延長部 (odontophore)，兩部分銜接處沒有分岔，齒針延長部之基部變寬但未形成基部鍔 (flange) 構造，導環 (guiding ring) 接近齒針前端。陰門 (vulva) 位於蟲體中央位置，具有二個生殖腺 (gonads)。各齡期幼蟲同時具有二個齒針。

劍線蟲 (dagger nematode, *Xiphinema* spp.)[2,20,23,26,33]

此類線蟲爲細長形，但平均較針線蟲爲短，長度約 1.5 ~ 5.0 mm 或更多。唇部爲半圓球形，不與蟲體分隔。口針細長，其中齒針延長部之基部具有 3 個大型基部鍔，導環接近口針基部，此一特徵和針線蟲明顯不同。食道前段爲細長圓筒狀，後段膨大爲長圓柱形，其寬度爲體寬之一半，長度則約爲 2.5 倍。陰門位於蟲體中央或往前位置，通常前後有二個生殖腺，但某些種類之前端生殖腺可能未發育完全或全部消失。尾部 (tail) 爲圓鈍形、長細形或具有短突起。各齡期幼蟲同時具有二個齒針。

殘根線蟲 (stubby root nematode, *Trichodorus* spp.)[2,20,23,26,33]

殘根線蟲之體形肥胖，類似雪茄狀，長度0.5 ~ 1.5 mm。口針細小，微向腹部彎曲，食道前段爲細長圓柱形，後段膨大成梨形，正面緊貼於腸部。陰門位於蟲體中央位置，具有二個卵巢。雄蟲沒有交接囊 (bursa)，尾部圓鈍，肛門 (anus) 接近尾端。

錐線蟲 (awl nematode, *Dolichodorus* spp.)[20,33,54,55]

雌成蟲體長 1.5 ~ 3.0 mm；唇部與蟲體有分隘，表面具有清楚之體環 (annulations) 及唇盤 (labial disc)，頭部骨架 (cephalic framework) 明顯硬化；口針長約 50 ~ 160 μm；食道前方體 (procorpus) 膨大，中部食道球 (median bulb) 及梨形之後部食道球 (basal bulb) 明顯；陰門位於蟲體中央，具有一對生殖腺；尾部 (tail) 呈擬圓錐形 (conoid) 或具有長釘狀突起。雄蟲尾部短，長度約等於肛門處之體寬，交接囊顯著，但在靠近尾尖端有一凹陷處。

刺線蟲 (sting nematode, *Belonolaimus* spp.)[20,33,54,55]

雌成蟲體長 2 ~ 3 mm；唇部與蟲體分隘，表面具有體環及明顯之唇盤；口針長約 100 ~ 160 μm；食道前方體膨大，中部食道球發育良好，後部食道球細長形且與腸 (intestine) 呈微向腹部重疊；陰門位於蟲體中央，具有一對生殖腺；尾部棍棒狀，其長度約爲肛門處體寬之 3 至 6 倍。雄蟲尾部細長，表面覆蓋長而窄之交接囊，交接刺 (spicules) 及副刺 (gubernaculum) 發育良好。

矮化線蟲 (stunt nematode, *Tylenchorhynchus* spp.)[2,20,26,33,54]

線蟲體長約 0.5 ~ 1.7 mm。唇部爲圓形，通常與蟲體分隘，具有 4 ~ 7 個體環，頭部骨骼呈現輕微或強烈硬化 (sclerotization)；口針短，長度約 16 ~ 27 μm，具有明顯的基部結球；食道前方體長而窄，中部食道球明顯，狹細部 (isthmus) 細長，後部食道腺體 (esophageal glands) 形成明顯的梨形基部球，與腸 (intestine) 正面重疊。陰門位於蟲體中央部位，具有二個各自延伸之生殖腺，其尾部爲鈍棒狀或擬圓錐體，長度約爲肛門 (anus) 位置體寬之 2 ~ 3 倍。雄蟲外部形態類似雌蟲，差別在於性器特徵，其尾部呈現尖銳突起狀，交接囊 (bursa) 延伸至尾部頂端位置。

矮化線蟲 (stunt nematode, *Trophurus* spp.)[33,54]

雌蟲體型細長，長度 0.5 ~ 1.1 mm；唇部隆起，與蟲體無分隘；口針細短，具小而圓之口針結球；中部食道球卵圓形，食道基部球梨形，與腸正面相接；陰門位於體長之 53 ~ 61% 位置，具單一生殖腺，後段退化成子宮囊 (uterine sac)；尾部頂端膨大，呈半圓形，不具體環。雄蟲體型類似雌蟲，交接刺細長，交接囊明顯，覆蓋至尾端。

腎形線蟲 (*Rotylenchulus* spp.)[20,24,26,33,54]

此屬線蟲爲雌雄雙型性 (dimorphic)，未成熟雌蟲體長 0.3 ~ 0.5 mm，以熱殺死後蟲體呈 "C" 型，口針短，長度 10 ~ 26 μm。食道具有明顯之中部食道球及瓣膜，背食道腺開口位於口針結球後約一個口針之長度，腺葉構造與腸爲側邊或腹部重疊，其長度約爲體寬之 4 ~ 5 倍。成熟雌蟲具有雙卵巢，蟲體膨大成不規則或腎形。雄蟲細長型，其口針細，食道退化，中部食道球之瓣膜不若雌蟲明顯，交接刺彎曲細長，具有交接囊。

環紋線蟲 (ring nematode, *Criconema* spp.)[33,54]

此屬線蟲體型肥胖，雌成蟲長度 0.2 ~ 0.76 mm。表皮厚，分割成 50 ~ 150 個明顯體環，體環表面具有刺狀或鱗片狀附屬物。唇部具有二個體環，口針長。食道腺體呈現球形，未與腸重疊。陰門位於尾端前 3 ~ 21 個體環位置，具有單一生殖腺。

環紋線蟲 (ring nematode, *Criconemoides* spp.)[2,20,26,33,54]

此屬線蟲爲雌雄雙型性，雌蟲體長 0.2 ~ 1 mm，蟲體呈現紡錘形或雪茄形，不具有外鞘，體環少於 200 個，通常爲 60 ~ 120 個，體環粗大，具有逆向之突起，呈現鋸齒狀，口針長，其結球側邊向前突起。食道具有明顯之中部食道球，與食道前方體痛合成一體，食道腺體形成一小形之後部食道球。陰門位於蟲體後端，具單一卵巢。雄蟲細長且短，口針消失，食道退化。交接刺短，微彎曲，交接囊不明顯。

鞘線蟲 (sheath nematode, *Hemicriconemoides* spp.)[2,20,26,33,54]

此屬線蟲爲雌雄雙型性。成雌蟲爲長圓筒狀，蟲體爲角皮外鞘所包圍，外鞘之體環和蟲體之體環相似，其表面平滑圓突，不具逆向之突起，體環數目通常少於 150 個。口針長，基部結球爲錨形，具有明顯向前伸之突起，少數爲圓形，但沒有任何向後延伸之情形。唇部有二個體環，具有各種不同之形態。雄蟲之口針及食道高度退化，不具外鞘，有側帶 (lateral field)，通常具有 4 條側線 (incisures)，交接刺細長狀，微向腹部彎曲。幼蟲期不具外鞘，但體表具有鱗片狀突起。

鞘線蟲 (sheath nematode, *Hemicycliophora* spp.)[2,20,26,33,54]

此屬線蟲爲雌雄雙型性。雌蟲長度約 0.4 ~ 2.0 mm，具有粗大之外鞘，外鞘體環數目大於 200 個，通常與蟲體連接於頭部及陰門，有時亦與尾部相連，體環表面平滑圓突，未有逆向突起情形。唇部圓鈍狀，未與蟲體分隔。口針細長，基部結球側邊向後傾斜。陰門位於蟲體長之 75 ~ 90% 位置，具有向前突出唇片，單卵巢。雄蟲體形比雌蟲纖細，缺少口針，食道退化，外鞘極不易觀察，交接刺彎曲呈鐮刀狀，交接囊突起明顯。

釘線蟲 (pin nematode, *Paratylenchus* spp.)[2,20,26,33,54]

此一線蟲體長大部分少於 0.5 mm，靜止時蟲體呈魚鉤狀或 "C" 字形。口針細長，具有圓形基部結球，長度約 25 μm。食道前方體與中部食道球痛合，具有明顯之食道球瓣，後部食道腺體形成一小球。陰門位於尾端，只有一個生殖腺。體壁之體環細小，大部分種類具有 4 條側線。雄蟲已經退化，缺少口針，尾部不具交接囊。

釘線蟲(pin nematode, *Gracilacus* spp.)[2,20,33,54]

此屬線蟲體長小於 0.5 mm，口針細長，長度約 48 ~ 119 μm。食道具有明顯之中部食道球，與食道前方體痛合成一體，食道腺體位於後部食道球內。雌蟲體型細長，角皮體環細緻，陰門位置之前方部位通常稍呈肥胖狀，但自陰門以下呈現細長狀，具單卵巢。雄蟲細長，無口針或高度退化。

固著線蟲 (sessile nematode, *Cacopaurus* spp.)[20,33,54]

幼蟲期之體型類似 *Paratylenchus* spp. 及 *Gracilacus* spp.，但成熟雌蟲之長度僅 0.2 ~ 0.3 mm，體型爲長筒形之肥胖狀，具有細長形且易彎曲之口針，長度 92 ~ 102 μm。陰門位於體後端，距離尾端約一個體寬長度，具單卵巢。雄蟲之口針及食道高度退化。

柑桔線蟲 (citrus nematode, *Tylenchulus* spp.)[20,26,33,54]

此屬線蟲爲雌雄雙型性，排泄孔 (excretory pore) 位於蟲體後方。未成熟雌蟲細長形，長度小於 0.5 mm；頭部

骨格弱，口針短，長度約 13 μm；食道前方體呈圓筒狀，中部食道球具有明顯之瓣膜，狹細部細長，其後為小型基部球。成熟雌蟲體後端膨大成囊狀，尾部突出，陰門開口極靠近尾端，具有單卵巢；雄蟲細長形，口針細，食道退化，尾部細長，交接刺彎曲，無交接囊。

討　論

現代許多線蟲學之分類 (classification) 架構皆來自 Filipjev 氏 (1934) 和 Chitwood 及 Chitwood 氏 (1937) 所提出之假說 [31]；其中前者認為線蟲之源祖類似一種 Leptosomatid 之線蟲而支持線蟲來自海洋之理論，後者則認為一種類似 *Rhabditis* 或 *Plectus* 之線蟲為其源祖。Maggenti氏則將二者之假說合併 [27]，由此而引導出線蟲演化之二個種系 (phylogeny) 途徑，一為來自海洋、淡水及土壤之 Adenophorea 系統，另一為絕大部分來自土壤及水之 Secernentea 系統。

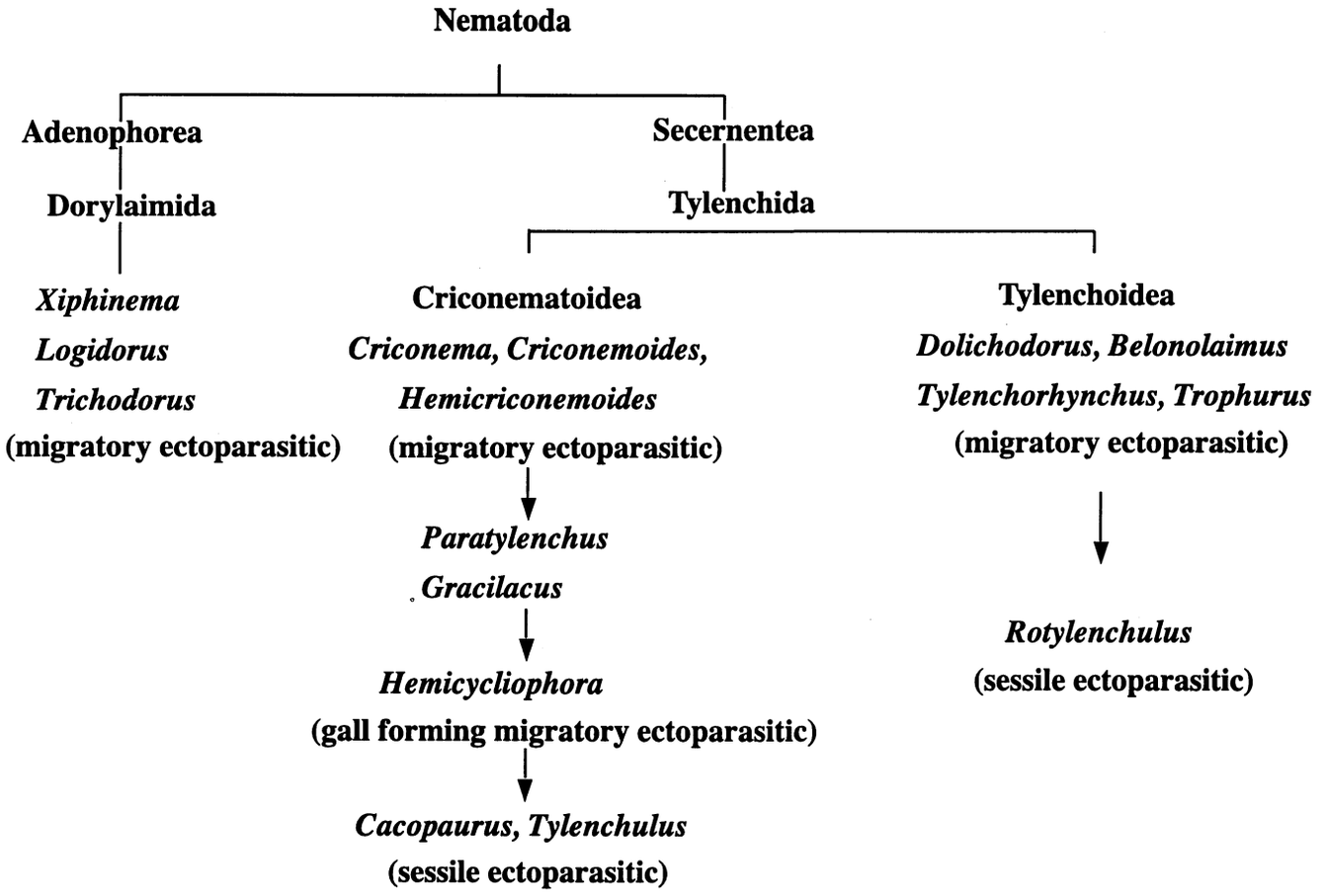
在 Adenophorea 中之 Dorylaimida 類線蟲，Siddiqi 氏 [53] 依據許多植物外寄生性線蟲之齒針構造之衍生型，提出許多該類線蟲朝植物寄生之演化系統。其中許多類群線蟲，其齒針逐漸細長化，而由腐生性 (free-living) 或捕食性 (predatory) 而朝植物寄生方向演化，因此研究齒針之構造及發展情形成為推演比較 Dorylaimida 內各類群系統如何朝植物寄生方向演進之最重要依據。

有關 *Trichodorus* spp. 之分類地位仍有異議，Siddiqi 氏 [49,60] 和 Riemann 兩氏 [43] 將 Diphtherophorina 類之線蟲和 *Kinonchulus* spp. 及 *Tripyla* spp. (Tripyloidea, Enoplida) 兩屬線蟲做一比較，發現兩者間在角皮、頸乳突 (cervical papillae) 及輔助交接刺伸縮之懸垂肌 (suspensor muscles) 之特性上皆相當雷同，因此認為該類線蟲起源於 Enoplia，而應將此一亞目移至 Enoplida 層級下。如此所有植物寄生性線蟲應分屬於 Tylenchida、Aphelenchida、Dorylaimida 及 Diphtherophorina 四個分類層級項下 [53]，而其中除 Aphelenchida 外，其他三類線蟲皆有外寄生性線蟲存在。

早期 Secernentea 之分類架構主要來自 Chitwood 及 Chitwood 氏 (1937) 和 Thorne (1949) 二個系統，但此一分類方法無法充分提供各包含成員間種系關係之訊息，而 Maggenti 氏在比較 6000 種線蟲之形態、生態、生物學、與寄主關係及生活史等之結果後，新提出 Rhabditia、Spiruria 和 Diplogasteria 等三個亞綱 [30]，而 Geraert 氏則依據食道腺體之開口位置及生殖腺形狀之不同將其中之 Diplogasteria 分成 Diplogasterida、Tylenchida 及 Aphelenchida 等共三個目 [16]，其中後二類線蟲應為各自獨立之演化系統。Siddiqi 氏亦提出相同論點 [28,18]，但認為 Aphelenchida 由 Diplogasterida 中取食眞菌菌絲之線蟲演化而來，而 Tylenchida 則是演化自捕食細菌之 Oxyuroidea 類之線蟲，且是由取食藻類之演化系統發展而來。此一觀點與 Paramonov 氏 [41] 和 Maggenti 氏 [28] 所提出該二目之線蟲皆由Diplogasteria中取食眞菌菌絲之線蟲演化而來之假說顯然不同。

植物地上部寄生之線蟲分屬於 Tylenchida (Tylenchidae, *Ditylenchus* spp., *Anguina* spp.) 和 Aphelenchoididae (*Aphelenchoides* spp.) 中，有關其演進方式，Maggenti 氏 [29] 認為該二類線蟲是經由兼行取食眞菌之昆蟲所攜帶而對植物地上部之莖、葉、球莖、及種子產生寄生能力，另一方式為由感染尚未或剛出土之植物頂芽組織而逐漸發展而來，但 Siddiqi 氏 [53] 則認為 Anguinoidea (Tylenchida, Hexatylina) 不同於 Aphelenchida，其朝植物地上部寄生之演進過程是生態適應之結果，未藉助於昆蟲之媒介。另外 Tylenchidae 和 Aphelenchoididae 之主要寄主植物分別是單子葉植物和菊科植物 (Compositae)，寄主範圍窄，而且線蟲之種類相對地少，而且仍保有取食眞菌之能力，因此推論這二類雖屬於較古老之線蟲，但其植物寄生能力應於較近年代才產生 [28]。

就線蟲對寄主植物之寄生習性之演進過程上，在 Adenophorea 之線蟲 (*Xiphinema* spp.、*Longidorus* spp. *Trichodorus* spp.)，至目前不論在生態或形態上之變化並不明顯，這類之線蟲皆為植物地下部根系之外寄生性線蟲，具有較長之口針或無開口之壁針，其食道構造之食道腺體並不發達，而且其中沒有任何瓣膜形成。但在 Secernentea 中，不論在寄生習性之發展及食道腺體之形態上較多樣化且具有明顯可據以推論之演化趨勢，其中 Tylenchida 之線蟲對植物地下部根系之寄生習性由兼行動寄生、外寄生至內寄生之演進過程可在 Criconematoidea 和 Tylenchoidea 兩個總科之分類系統中，由線蟲之形態變化及其生理適應情形可窺知其與寄主共同演化之密切程度 (圖一)。在 Criconematoidea 此一演進系統中，*Criconema* spp., *Criconemella* spp. 及 *Hemicriconemoides* spp. 等屬為移動性外寄生性線蟲，具有短至中等長度之口針，刺吸過程中並未引起寄主細胞之特別反應。*Paratylenchus* spp. 和 *Gracilacus* spp. 二屬線蟲體形大小相近，其寄生行為亦未誘發寄主反應，但後者之口針明顯較長，取食深度加大，因此其移動性受到限制，而且成雌蟲蟲體有肥胖之情形。*Hemicycliophora* spp. 具有細長之口針，但就相對長度而言並未阻礙其移動性，其中 *H. arenaria* 之感染會引起根部根瘤病徵，此一根瘤構造會吸引同種其他線蟲前往取食，其中包含雄蟲，因此也提高其生殖潛能。*Tylenchulus semipenetrans* 雌成蟲僅頭部侵入寄主根組織中，誘導寄主產生餵食細胞 (nurse cells)，而後半段蟲體仍與土壤接觸且迅速膨大為卵圓形，蟲體不再移行，表現出典型之固著



圖一、植物外寄生性線蟲取食習性之演化系統
Fig 1. Evolution of feeding habits of plant-ectoparasitic nematodes

性外寄生，在此一演進系統中此種線蟲與寄主達到最複雜之關係。在 Tylenchoidea 中，*Dolichodorus* spp., *Belonolaimus* spp., *Tylenchorhynchus* spp. 及 *Trophurus* spp. 爲移動性外寄生性線蟲，前二屬線蟲具有較細長之口針。在 Hoplolaimidae 中，*Rotylenchulus reniformis* 類似 *T. semipenetrans*，由移動性外寄生轉變爲固著性外寄生，而其他 *Hoplolaimus* spp.、*Helicotylenchus* spp.、*Rotylenchus* spp. 及 *Scutellonema* spp. 等線蟲在其生活史中則發展出外及內寄生二種兼具之方式，而且上述線蟲具有短而強壯之口針，在植物組織內移動性強。在 *Pratylenchidae* 中，*Pratylenchus* spp.、*Hirschmanniella* spp. *Radopholus* spp. 爲典型之內寄生潛移性線蟲，其生活史全在根組織內完成且蟲體移行在壞疽病斑形成之前。而 *Nacobbus* spp. 之生活史中包含內寄生潛移性及內寄生固著性二個時期，其幼蟲及雄蟲之移行方式類似 *Pratylenchus* spp.，而囊狀之雌成蟲則固著取食並誘導餵食細胞及根瘤之形成，由此可知此一線蟲正處於由內寄生潛移性演進爲內寄生固著性之過渡階段；在 Heteroderidae 中，*Heterodera* spp. 和 *Meloidogyne* spp. 二屬線蟲，除二齡幼蟲及成雄蟲具游動性外，均爲內寄生固著性，代表著此一演進系統之最後階段。

另外在植物地上部寄生之線蟲，其寄生能力雖於較近年代之單子葉植物出現後才產生，且仍保有原始取食眞菌之習性，但在植株不同部位組織或不同生長時期具有外-內寄生交替發生之寄生習性，此一朝內寄生加速演化情形應和蟲體休眠後攝取營養[3]、乾旱及不穩定氣候環境有密切關係。相反地，植物地下部寄生之 Dorylaimoidea (*Xiphinema* spp., *Longidorus* spp.) 和 Diphtherophoroidea (*Trichodorus* spp.)，其寄生能力推測在較早期之被子植物 (angiosperms) 出現後即已具備[28]，且已無法恢復取食眞菌之習性，但因其寄主主要爲多年生木本植物，且土壤環境變化差異小，因此仍保持最原始之外寄生取食習性。

線蟲食道後端之腺體形態和構造明顯受到其寄生習性之影響[63]，表二所列 16 屬外寄生性線蟲中，除 *Rotylenchulus* spp.、*Belonolaimus* spp 及 *Tylenchulus* spp. (雌成蟲)，其餘線蟲之食道腺體呈現圓筒形、梨形或圓球形且未與腸重疊；而隨著與寄主植物之寄生關係愈密切，亦即由外寄生而至內寄生，食道腺體變大且加長，其形態和與腸之位置關係由腺體球之正面相接轉變爲與腸呈現腹部或

背部部分重疊之腺葉構造，此一演進過程在不同分類層級可以做爲推演種系發展關係之重要依據。而且此一現象在 Tylenchida 之各別演化系統中不同程度地進行著，是屬於平行演化之結果。除了可由食道腺體構造推知其寄生習性外，大部分外寄生性線蟲具有相對細長之口針，理論上較長口針無疑會阻礙線蟲蟲體進入及在植物組織內之移行，而且其取食深度及時間加長之結果，其營養來源不虞饋乏；若其寄主主要爲木本多年生植物，例如 Criconematoidea 和 Dorylaimoidea 類之線蟲，此二類外寄生性線蟲進化成爲內寄生之過程應需相當長遠時間。

線蟲對寄主植物寄生習性之演進過程和生殖腺數目及生殖方式無明顯之對應關係。在 Dorylaimoidea 中，*Longidorus* spp. 和 *Trichodorus* spp. 皆爲雙卵巢，而 *Xiphinema* spp. 爲單-雙卵巢兩種型式皆有，其中單卵巢型是保留後端生殖腺，與其他具單一生殖腺之線蟲冗然不同；在 Tylenchoidea 中之外寄生性線蟲，除 *Trophurus* spp. 外，其餘皆具有雙卵巢；在 Criconematoidea 中，全部植物寄生性線蟲皆爲外寄生且都只有單一卵巢。若線蟲由雙卵巢朝單一卵巢演化，則 Aphelenchina 顯然在此一方面比 Tylenchina 更早進化，而在 Tylenchoidea 中之各科或屬中皆部分具有單一卵巢之型式，因此線蟲生殖腺數目之特徵只在科或屬以下之分類層級中有其種系研究上之價值。另外有關各種線蟲生殖方式之研究資料尚屬欠缺，大部分局限於 Heteroderidae (*Heterodera* spp., *Meloidogyne* spp.) 之內寄性性線蟲，因此很難據此特徵推論外寄生線蟲各分類層級內之種系演化關係。

引用文獻

1. 林奕耀、王貴美、蔡東纂. 1992. 秋石斛葉芽線蟲病之發生. 植保會刊34:202-215.
2. 陳殿義. 1998. 外部寄生性線蟲病原之鑑定與病害診斷. 植物病原鑑定與病害診斷研習會專刊 第 130-142 頁. 中華民國植物病理學會出版.
3. 蔡東纂、程永雄、鄧堯銓、李明達、吳文希、林奕耀. 1998. 臺灣水稻白尖病病原線蟲-*Aphelenchoides besseyi* 之生態及防治策略. 植保會刊 40:277-286.
4. Allen, M. W., and Sher, S. A. 1967. Taxonomic problems concerning the phytoparasitic nematodes. Ann. Rev. Phytopathol. 5:247-264.
5. Andrássy, I. 1976. Evolution as a Basis for the Systematization of nematodes. Pitman Publishing, London.
6. Andrássy, I. 1979. The genera and species of the family Tylenchidae Örley, 1880 (Nematoda). The genus *Tylenchus* Bastian, 1865. Acta Zool. Acad. Sci. Hung. 25:1- 33.
7. Andrews, H. N., Jr. 1961. Studies in Paleobotany. Wiley, New York, USA. 487 pp.
8. B'Chir, M. M., Dalmasso, A. 1979. Meiosis and mitotic chromosome numbers in certain species of the genus Aphelenchoides. Rev. Nematol. 2:249-257.
9. Brathwaite, C. W. D. and Siddiqi, M. R. 1975. Commonwealth Institute of Helminthology Description of plant-parasitic nematodes, Set 5, No.72: *Rhadinaphelenchus cocophilus*.
10. Clark, S. A. 1967. The development and life history of the false root-knot nematode, *Nacobbus serendipiticus*. Nematologica 13:91-101.
11. Coomans, A. 1979. General principles of systematics with particular reference to speciation. pp. 1-19. In: Root-knot Nematodes F. Lamberti and C. E. Taylor eds. (*Meloidogyne* Species). Systematics, Biology and Control. Academic Press, New York, USA. 477 pp.
12. Dalmasso, A. 1975. Cytogenetics and reproduction in *Xiphinema* and *Longidorus*. pp. 139-151. In: Nematode Vectors of Plant Viruses. F. Lamberti, C. E. Taylor, & J. W. Seinhorst eds. Plenum, New York, USA. 460 pp.
13. Fortuner, R. 1991. The Hoplolaiminae. pp. 669-719. *In*: W. R. Nickle ed. Manual of agricultural nematology. Marcel Dekker, Inc. New York. USA. 1035 pp.
14. Franklin, M. T. 1972. Commonwealth Institute of Helminthology Description of Plant-Parasitic Nematodes, Set 1, No.1: *Heterodera schachtii*; & No 2: H. avenae.
15. Franklin, M. T. 1974. Commonwealth Institute of Helminthology Description of Plant-Parasitic Nematodes, Set 3, No.44: *Cacopaurus pestis*.
16. Geraert, E. 1980. The female reproductive system in nematode systematics. Annls. Soc. Res. Zool. Belg. 110:73-86.
17. Goseco, C. G., Ferris, V. R., and Ferris, J. M. 1974. Revisions in Leptonchoidea (Nematoda: Dorylaimida) *Leptonchus*, *Proleptonchus*, *Funaria*, and *Meylis*, n. gen. in Leptonchidae, Leptonchinae. Purdue Univ. Res. Bull. 911:1-32.
18. Hooper, D. J. 1972. Commonwealth Institute of Helminthology Description of Plant-Parasitic Nematodes, Set 1, No.14: *Ditylenchus dipsaci*.
19. Hooper, D. J. 1973. Commonwealth Institute of Helminthology Description of Plant-Parasitic Nematodes, Set 2, No.21: *Ditylenchus destructor*.
20. Hooper, D. J., and Evans, K. 1993. Extraction, identification and control of plant parasitic nematodes, pp. 1-59. *in*: Plant Parasitic Nematodes in Temperate Agriculture. K. Evans, D. L. Trudgill & J. M. Webster eds. CAB international, Wallingford, UK. 648 pp.
21. Husain, S. I. 1976. Phylogeny and interrelationship of the superfamily Heteroderoidea (Skarbilovich, 1947) Golden, 1971. Geobios 3:9-12.
22. Inglis, W. G. 1965. Patterns of evolution in parasitic nematodes. pp. 79-124. in: Evolution of Parasites. A. E. R. Taylor ed. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

23. Jairajpuri, M. S. and Ahmad, W. 1992. Dorylaimida-Free-living, Predaceous and Plant-parasitic Nematodes. E. J. Brill, New York. USA. 458 pp.
24. Jatala, P. 1991. Reniform and false root-knot nematodes, *Rotylenchulus* and *Nacobbus* spp. pp. 509-528. *in*: Manual of Agricultural Nematology. W. R. Nickle ed. Marcel Dekker, Inc. New York. USA. 1035 pp.
25. Linford, M. B., and Oliveira, J. M. 1940. *Rotylenchulus reniformis*, nov. gen., n. sp., an nematode parasite of roots. Proc. Helm. Soc. Wash. 7:35-42.
26. Luc, M., Hunt, D. J., & Machon, J. E. 1990. Morphology, anatomy and biology of plant parasitic nematodes - a synopsis, pp. 1-44. *In*: Plant Parasitic Nematodes in Subtropical and Tropical Agriculture. M. Luc, R. A. Sikora & J. Bridge eds. CAB international, Wallingford, UK. 629 pp.
27. Maggenti, A. R. 1963. Comparative morphology in nemic phylogeny, pp. 273-282. *in*: The Lower Metazoa, Comparative Biology and Phylogeny. E. C. Dougherty ed. Univ. Calif. Press, Berkeley, USA. 478 PP.
28. Maggenti, A. R. 1971. Nemic relationships and the origins of plant parasitic nematodes, pp. 65-81. *in*: Plant Parasitic Nematodes. Vol. I. B. M. Zuckerman & W. F. Mai eds. Academic Press. New York, USA.
29. Maggenti, A. 1981. General Nematology. Springer-Verlag New York, Inc. USA. 372 pp.
30. Maggenti, A. R. 1982. Nemata. pp. 879-923. *in*: Synopsis and Classification of Living Organisms. S. P. Parker ed. McGraw-Hill, New York, USA.
31. Maggenti, A. R. 1983. Nematode higher classification as influenced by species and family concepts. pp. 25-40. *in*: Concepts in Nematode Systematics. A. R. Stone, H. M. Platt & L. F. Khalil eds. Academic Press. New York, USA. 388 pp.
32. Maggenti, A. R. 1991. Nemata: higher classification. pp. 147-187. *in*: Manual of Agricultural Nematology. W. R. Nickle ed. Marcel Dekker, Inc. New York. USA. 1035 pp.
33. Mai, W. F., and Mullin, P. G. 1996. Plant-Parasitic Nematodes - A Pictorial Key to Genera, 5th ed. Cornell University Press, Ithaca, New York, USA. 277 pp.
34. Mamiya, Y., and Enda, N. 1979. *Bursaphelenchus mucronatus* n. sp. (Nematoda: Aphelenchoididae) from pine wood and its biology and pathogenicity to pine trees. Nematologica 25:353-361.
35. Mountain, W. B. 1965. Pathogenesis by soil nematode. pp. 285-301. *In*: Ecology of Soil-borne Plant Pathogens. K. F. Baker and W. C. Snyder eds. University of California Press, Berkeley. USA. 571 pp.
36. Nicholas, W. L. 1984. The Biology of Free-living Nematodes. Oxford Uni. Press, New York, USA. pp. 251 pp.
37. Nickle, W. R. 1970. A taxonomic review of the genera of the Aphelenchoidea (Fuchs, 1937) Thorne, 1949 (Nematoda: Tylenchida). J. Nematol. 2:375-392.
38. Osche, G. 1963. Morphological, biological, and ecological considerations in the phylogeny of parasitic nematodes. pp. 283-302. *in*: The Lower Metazoa, Comparative Biology and Phylogeny. E. C. Dougherty ed. University of California Press, Berkeley.
39. Overgaard Nielsen, C. 1949. Studies on the soil microfauna- II. The soil inhabiting nematodes. Natura jutl. 2:1-131.
40. Paracer, S. M., Waseem, M., & Zuckerman, B. M. 1967. The biology and pathogenicity of the awl nematode, *Dolichodorus heterocephalus*. Nematologica 13:517-524.
41. Paramanov, A. A. 1967. A critical review of the suborder Tylenchina (Filipjev, 1934)(Nematoda: Secernentea). Trudy-gel'mint. Lab. 18:78-101.
42. Raski, D. J., and Allen, M. W. 1948. Spring dwarf nematode. Calf. Agric. 2:23-24.
43. Riemann, F. 1972. Kinonchulus sattleri n.g., n.sp. (Enoplida, Tripyloidea), an aberrant free-living nematode from the lower Amazonas. Veroff. Inst. Meeresforsch. Bremerh. 13:317-326.
44. Sasser, J. N. and Carter, C. C. 1985. An Advanced Treatise on Meloidogyne vol. I: Biology and Control. North Carolina State University, Raleigh.
45. Seinhorst, J. W. 1971. The structure of the glandular part of the esophagus of Tylenchidae. Nematologica 17:431-443.
46. Seshadri, A. R. and Dasgupta, D. R. 1975. Commonwealth Institute of Helminthology Description of Plant-parasitic Nematodes, Set 5, No.64: *Ditylenchus angustus*.
47. Siddiqi, M. R. 1972. Commonwealth Institute of Helminthology Description of Plant-Parasitic Nematodes, Set 1, No.5: *Rotylenchulus reniformis*.
48. Siddiqi, M. R. 1974. Commonwealth Institute of Helminthology Description of Plant-Parasitic Nematodes, Set 3, No.34: *Tylenchulus semipenetrans*.
49. Siddiqi, M. R. 1974. Systematic of the Genus *Trichodorus* Cobb, 1913. (Nematoda: Dorylaimida) with Descriptions of Three New Species. Nematologica 19:259-278.
50. Siddiqi, M. R. 1979. The origin and phylogeny of the nematode order Tylenchida. Nematropica 9:109.
51. Siddiqi, M. R. 1980. Taxonomy of the plant nematode superfamily Hemicycliophoroidea, with a proposal for Criconematina, new suborder. Rev. Nematol. 3:179-199.
52. Siddiqi, M. R. 1980. The origin and phylogeny of the nematode orders Tylenchida Thorne, 1949 and Aphelenchida n. ord. Helminth. Abstr. Ser. B. 49:143-170.
53. Siddiqi, M. R. 1983. Evolution of plant parasitism in nematodes, pp. 113-129. in: Concepts in Nematode Systematics. A. R. Stone, H. M. Platt & L. F. Khalil eds. Academic Press. New York, USA. 388 pp.
54. Siddiqi, M. R. 1985. Tylenchida - Parasites of Plants and Insects. CAB international, London, UK. 645 pp.
55. Smart, G. C. Jr., and Nguyen, K. B. 1991. Sting and awl nematodes: *Belonolaimus* spp. and *Dolichodorus* spp. pp.

627-667. in: Manual of Agricultural Nematology. W. R. Nickle ed. Marcel Dekker, Inc. New York. USA. 1035 pp.
56. Southey, J. F. 1952. Unusual chrysanthemum eelworm symptoms. Plant Pathol. 1:48-49.
57. Southey, J. F. 1972. Commonwealth Institute of Helminthology Description of Plant-Parasitic Nematodes, Set 1, No.13: *Anguina tritici*
58. Stone, A. R. 1979. Co-evolution of nematodes and plants. Symb. bot. upsal. 22:46- 61.
59. Strumpel, H. 1967. Beobachtungen zur Lebensweise von *Aphelenchoides fragariae* in Lorraine-Begonien. Nematologica 13:67-72.
60. Thorne, G. and Swanger, H. H. 1936. A Monograph of the Nematode Genera *Dorylaimus* Dujardin, *Aporcelaimus* n. g., *Dorylaimoides* n.g. and *Pungentus* n.g. Capita zool. 6:1-223.
61. Thorne, G. 1943. *Cacopaurus pestis* nov. gen., nov. spec. (Nematoda: Criconematinae), a destructive parasite of the walnut, *Juglans regia* L. Proc. Helminth. Soc. Wash. 10:78-83.
62. Triantaphyllou, A. C., and Hirschmann, H. 1964. Reproduction in plant and soil nematodes. Ann. Rev. Phytopathol. 2:57-80.
63. Triantaphyllou, A. C., and Hirschmann, H. 1980. Cytogenetics and morphology in relation to evolution and speciation of plant parasitic nematodes. Ann. Rev. Phytopathol. 18:333-359.
64. Van Gundy, S. D. & Rackham, R. L. 1961. Studies on the biology and pathogenicity of of *Hemicycliophora arenaria*. Phytopathology 51:393-397.
65. Wyss, U. 1981. Ectoparasitic root nematodes: feeding behavior and plant cell responses, pp. 325-351. *in*: Plant Parasitic Nematodes. Vol. III. B. M. Zuckerman & W. F. Mai eds. Academic Press. New York, USA.

ABSTRACT

Chen, D. Y. 2000. Evolution and classification of plant-ectoparasitic nematodes. Plant Pathol. Bull. 9:79-92. (Department of Plant Pathology, Taiwan Agricultural Research Institute, Wu-feng 413, Taichung, Taiwan, e-mail: dychen@wufeng.tari.org.tw ; Fax: 04-3302803)

According to the complexity of life forms found on fossils in Cambrian, nematodes have already existed in 600 million years ago. After following the appearance of terrestrial plant in 420 million years ago, the stylet of nematodes has evolved gradually by feeding on bacteria, fungi, algae, and other microorganisms in the soils. Moreover, the evolution between nematodes and plants is attributed to the change of parasitic habit from facultative ectoparasite, migratory ectoparasite, sedentary ectoparasite, migratory endoparasite, to sedentary endoparasite. The phylum Nematoda consists of more than 10,000 nematode species. Phylum Nematoda is divided into 2 classes - Adenophorea and Secernentea, which include all of plant-ectoparasitic nematode species. According to the system, all of root-ectoparasitic nematodes belong to the order Dorylaimida (class Adenophora), such as *Longidorus* spp., *Xiphinema* spp., and *Trichodorus* spp. Ectoparasitic nematodes in the order Tylenchida (class Secernentea) have two superfamily, Tylenchoidea and Criconematoidea. In superfamily Tylenchoidea, *Dolichodorus* spp., *Belonolaimus* spp., *Tylenchorhynchus* spp., *Trophurus* spp., and *Rotylenchulus* spp. were involved. While superfamily Criconematoidea contains 7 genera, including *Criconemoides* spp., *Hemicriconemoides* spp., *Hemicycliophora* spp., *Paratylenchus* spp., *Gracilacus* spp., *Cacopaurus* spp., and *Tylenchulus* spp. Among the sixteen important genera of plant ectoparasitic nematodes, the esophageal glands of *Rotylenchulus* spp. and Belonolaimus spp. become gland lobes, and are overlapped with their intestine. The shape of esophageal glands of the other fourteen genera is round or pear-shape and is not overlapped with intestine. Moreover, the esophageal glands become larger, elongated and turn to gland lobes form, as well as intestine is graduated overlapped according to the levels of parasitism between plants and nematodes. This horizontal evolution process has occurred repeatedly within individual phyletic lines in Tylenchida. Indeed, the development of esophageal glands during the long period of evolution could be as the labels on the species/genera identification. Except *Trichodorus* spp., *Tylenchorhynchus* spp., *Trophurus* spp., *Tylenchulus* spp., and *Paratylenchus* spp., the rest of eleven genera of plant-ectoparasitic nematodes have longer stylet than those of endoparasitic nematodes. There is no apparent relationship between the evolution process of parasitic habit of nematodes and number of gonads or mode of reproduction. In superfamily Dorylaimoidea, *Longidorus* spp., and *Trichodorus* spp., female nematodes have two ovaries, whereas *Xiphinema* spp have one or two. In superfamily Tylenchoidea, all plant-ectoparasitic nematodes have two ovaries except *Trophurus* spp. In superfamily Criconematoidea, all plant parasitic nematodes are ectoparasite and have one ovary. If the evolution of ovary is from two toward one, superfamily Criconematoidea might be more

progress than superfamily Tylenchoidea. Up to now, the research data about the pattern of reproduction was mostly restricted on endoparasitic nematodes in Heteroderidae, *Heterodera* spp., and *Meloidogyne* spp. Therefore, more complete information regarding this issue was necessary to interpret the evolutionary interrelationships of the plant-ectoparasitic nematodes in future.

Key words: classification, evolution, plant-ectoparasitic nematode