

文章编号: 1008-3464 (2008) 03-0288-06

植物寄生线虫生防细菌的研究进展

黄金玲¹, 刘志明^{1,2}, 刘纪霜¹, 陆秀红², 潘萍红¹

(1 广西大学 农学院, 广西 南宁 530005; 2 广西农业科学院 植物保护研究所, 广西 南宁 530007)

摘要: 就植物寄生线虫生防细菌的种类、作用机制、生物学特性及对植物寄生线虫的防治等方面的研究进展作一综述和展望。

关键词: 植物寄生线虫; 细菌; 生物防治

中图分类号: S476.15 **文献标识码:** A

Advances of studies on biological control of plant-parasitic nematode by bacteria

HUANG Jin-ling¹, LIU Zhi-ming^{1,2}, LIU Ji-shuang¹, LU Xiu-hong², PAN Ping-hong¹

(1 College of Agriculture, Guangxi University, Nanning 530005, China;

2 Institute of Plant Protection, Guangxi Academy of Agricultural Sciences, Nanning 530007, China)

Abstract: Advances of studies on biological control of plant-parasitic nematode by bacteria, about bacteria species, action mechanisms, biological characters and control were reviewed, and its future research was also prospected.

Key words: plant-parasitic nematodes; bacteria; biocontrol

植物寄生线虫病是农作物的重要病害之一, 每年因线虫危害引起的损失巨大, 严重制约世界农业生产, 并且由于其侵染的特殊性、为害的隐蔽性而难以取得理想的防治效果。生产中通常采用化学杀线虫剂来防治植物寄生线虫病, 但目前杀线虫剂的品种较少, 且多为高毒、高残留的农药, 给环境带来严重的污染和破坏。随着绿色无公害理念深入人心, 高毒和高残留的农药相继被禁用, 生物防治越来越引起人们的重视。线虫的天敌生物是多种多样的, 细菌由于易于培养、定殖, 且对植物寄生线虫的致死性强, 而具有广阔的应用前景和市场开发潜力。近年来, 国内外在植物寄生线虫生防细菌的种类、作用机制、生物学特性及对植物寄生线虫的防治等方面都进行相关研究, 并取得了重要的进展。

1 植物寄生线虫生防细菌的种类

1.1 根际细菌

已报道的具有杀线虫活性的根际细菌主要类群有: *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Agrobacterium*, *Acinebacter*, *Burkholderia*, *Chromobacterium*, *Enterobacter*, *Serratia* 等, 其中以 *Bacillus* 和 *Pseudomonas* 中的种类最多。

1.1.1 芽孢杆菌 *Bacillus* spp. 芽孢杆菌对腐生线虫和植物寄生线虫都具有抑制作用, 是土壤中常见的细菌类群。Kloepper 等^[1]发现, 从大豆根际分离的细菌主要是芽孢杆菌。Neipp 等^[2]从瑞士一

收稿日期: 2006-07-04; 修回日期: 2006-11-20。

基金项目: 广西自然科学基金项目 (桂科基 0575035)。

作者简介: 黄金玲 (1981-), 女 (壮族), 广西武鸣人, 硕士研究生; E-mail: huangjinling2004@sohu.com。

通讯作者: 刘志明, 研究员; E-mail: liu0172@126.com。

块甜菜胞囊线虫 (*Heterodera schachii*) 的衰退土壤中分离到 150 个根际细菌菌株, 这些菌株绝大多数为芽孢杆菌。目前已经证明, 具有杀线活性的芽孢杆菌包括: *Bacillus thuringiensis*, *B. laterosporus*, *B. circulans*, *B. subtilis*, *B. pumilis*, *B. cereus*, *B. sphaericus*, *B. licheniformis*, *B. mycoides*, *B. megaterium*, *B. polymyxa*, *B. stearothermophilus*, *B. firmus*。

1.1.2 假单胞菌 *Pseudomonas* spp. Adams 等^[3]在美国西弗吉尼亚发现, 剑线虫的大多数种群可被脱氮假单胞菌 *P. denitrificans* 侵染。Kluepfel 等^[4]从外扁小环线虫 (*Criconebella xenoplax*) 的衰退土壤中分离到 290 株假单胞菌菌株, 其中 7 株能够抑制 50 % 以上的小环线虫的繁殖。对线虫有抑制或毒杀作用的假单胞菌还有: *Pseudomonas aeruginosa* BG33 和 BG33CL1R 菌株, *P. chlororaphis*, *P. cepacia*, *P. gladioli*, *P. mendocina*, *P. picketti*, *P. putida* 等^[5-6]。

1.1.3 其他根际细菌 从根际分离到对线虫有作用的根际细菌还有 *Agrobacterium radiobacter*, *Azotobacter*, *Burkholderia cepacia*, *B. glathel*, *B. ambifaria*, *Enterobacter cloacae*, *Flavobacterium*, *Serratia marcescens* 及一些尚未鉴定的种群, 这些细菌在离体条件下能减少线虫卵的孵化或抑制线虫二龄幼虫, 有些还能促进植株生长^[7-12]。

1.2 内生细菌

植物内生细菌是指那些在其生活史的一定阶段或全部阶段生活于健康植物的各种组织和器官内部、可通过组织学方法或从严格表面消毒的植物组织中分离或从植物组织内直接扩增出微生物 DNA 的方法来证明其内生的细菌^[13]。研究表明, 内生菌对宿主植物至少有几个方面的有益作用: 固氮作用、促进植物生长、抗逆境、抗病以及生化他感等, 但在线虫上的研究还比较少。

目前已经鉴定的对植物寄生线虫有作用的内生细菌种类主要有 *Microbacterium esteraromaticum*, *Tsukamurella paurometabolum*, *Pseudomonas chlororaphis*, *Kocuria varians*, *K. kristinae*, *Stenotrophomonas maltophilia*, *Bacillus mycoides*, *Pseudomonas fluorescens* 和 *Enterobacter asburiae*, 分别从万寿菊、马铃薯、车前草、麝香草、天门冬等多种植物中分离得到^[14-16]。林智敏等^[17]从植物组织内分离到 3 个对根结线虫二龄幼虫具有较强毒力的菌株。李进荣等^[18]从大豆根瘤内分离到 400 株内生细菌, 其中有 4 株对大豆胞囊线虫胞囊孵化有强烈的抑制性, 1 株对二龄幼虫有毒性, 但尚未鉴定。

1.3 专性寄生细菌

专性寄生于线虫的细菌有 *Pseudomonas denitrificans* 和 *Pasteuria* spp.。*Pseudomonas denitrificans* 首先在 *Xiphinema americanum* 中被发现, 该菌可同时寄生在 *X. americanum* 的幼虫和雌虫上^[19]。巴氏杆菌 (*Pasteuria* spp.) 是一类植物寄生线虫和水生原生动物的专性寄生细菌, 是研究最多的专性寄生菌, 目前依据巴氏杆菌的寄主范围、发育特征和内生孢子的大小, 将其划分为 5 个种: *P. ramosa*, *P. penetrans*, *P. thornei*, *P. neshizawae* 和 *P. goettingiana*, 分别寄生在水虱、根结线虫的幼虫和雌虫、根腐线虫、胞囊线虫属成虫及豌豆胞囊线虫 (*Heterodera goettingiana*) 上, 另外还有 2 个报道的未鉴定种, 分别是德国的豌豆胞囊线虫上分离得到的和从佛罗里达州的长尾刺线虫上分离得到的菌株^[20]。

2 生防细菌对植物寄生线虫的作用机理

2.1 产生杀线虫物质

多数细菌对植物寄生线虫的影响是通过产生次生代谢产物来实现毒杀、麻痹线虫的卵、幼虫、成虫。有些细菌能分泌多种酶, 如 *Bacillus cereus* 产生丝氨酸胞外蛋白酶, 该酶可水解包括线虫角质层和胶原等, 造成线虫内溶物的泄漏, 最终杀死线虫^[21,22]。有些细菌产生毒素, 如苏云金杆菌在代谢过程中产生 β -外毒素和 δ -内毒素等毒素, 引起线虫肠内膜渗透性增大, 从而破坏线虫肠道组织, 使线虫致死^[23]。茆振川等^[24]从戈壁土壤样品中分离到 1 株苏云金杆菌, 其 β -外毒素在 4 g/mL 质量浓度下, 8 h 对松材线虫杀死率可达到 93.75 %, 随处理时间的延长和外毒素质量浓度的提高, 其毒杀效果明显增强。

2.2 改变根系分泌物

Sikora^[25]认为,根系分泌物影响线虫对根的趋性、线虫与寄主的识别及其在根上的寄生、卵的孵化等。通常一些植物寄生线虫需要寄主植物产生的某种促进卵孵化的因子,而特定根围的根际细菌,可消耗根分泌物或改变分泌形式,从而影响这类线虫的发育。根际微生物生理活性的变化可能作为线虫拮抗菌和寄生菌的标志。Westcot III 等^[5]认为,施入铜绿假单胞菌 *Pseudomonas aeruginosa* 后,小环线虫的卵很快就会停止发育,可能是由于细菌影响植物根系的分泌物。

2.3 营养和空间位点的竞争

Zuckerman 等^[26]认为,根的识别是根表面的外源凝聚素与线虫体表糖类物质之间的相互识别,而对线虫有作用的革兰氏阴性细菌的细胞壁上具有结合植物外源凝聚素的结构。这些根际细菌优先占据线虫侵染位点,在根部定殖并消耗根周围的营养,从而使线虫无法定殖,减少线虫侵染率。

2.4 诱导植物系统抗性

Hasky 等^[7]报道,土壤杆菌和芽孢杆菌可诱导植物产生对 *Globodera pallida* 的系统抗性,增强植物忍耐力。Kempster 等^[27]用荧光假单胞菌 P29、P80 菌株和芽孢杆菌 B1 菌株诱导白三叶草产生对胞囊线虫 *Heterodera trifolii* 的系统抗性,其诱导效果与化学诱导效果相似,能使雌虫产卵率降低或雌虫畸形率增加。Siddiqui 等^[28]发现,铜绿假单胞菌 (*Pseudomonas aeruginosa*) IE-6S⁺ 和 CHAO 两菌株能诱导番茄产生系统抗性,分别引起高于对照 42 %、29 % 的系统抗性。

3 生防细菌对植物寄生线虫的防治

3.1 根际细菌对植物寄生线虫的防治

Jonathan 等^[29]用蜡状芽孢杆菌 (*Bacillus cereus*) 等根际细菌防治南方根结线虫,使根结指数从对照的 94 % 下降到 25 % ~ 31 %。Ioannis 等^[30]用 *B. firmus* 制成不同含量的生防粉剂,其田间试验结果与万强、棉隆等杀线虫药防效相当,而且后效作用非常强,在种植后期比 1,3-二氯丙烯能更好地抑制二龄幼虫。Hackenberg 等^[31]把绿针假单胞菌 Sm3 菌株施用于含有穿刺短体线虫的土壤中,然后种植草莓,6 ~ 10 周后即可发现细菌对线虫的抑制作用,且表现出促进植物生长的作用。Aalten 等^[32]用荧光假单胞菌菌株控制根结线虫和相似穿孔线虫,有 1 个菌株能显著抑制根结线虫的侵染,防效达到 78 %; 3 个菌株能显著控制相似穿孔线虫的为害。Nasima 等^[33]在温室中用 *Pseudomonas* spp. 和 *P. aeruginosa* 进行种子处理或土壤灌根,结果均能显著减少线虫数量和绿豆根结数;用 *P. aeruginosa* 78 号菌株制成粉剂,施用于大田能减少当季和下一季绿豆的根结数。

根际细菌对植物寄生线虫的防治效果受细菌的接种密度,根结线虫种群密度,土壤温湿度、类型、质地和其他植物相关细菌的影响。Siddiqui 等^[34]研究认为, *P. aeruginosa* 2.5×10^8 cfu/mL 的接种量对促进植株生长最好,低于该接种量植株生长将减弱;当土壤湿度保持在 50 % ~ 75 % 时,该菌的生防及促生长潜力增强;当土壤湿度低于 25 % 将降低细菌的功效。因为细菌在湿土中比在干燥的土壤中运动快。而温度决定繁殖量,是生防潜力的一个重要因子,25 和 21 比 17 时更能显著减少 *Globodera rostochiensis* 二龄幼虫入侵马铃薯根部^[35]。不同密度的根结线虫下,适当补 Zn 能提高铜绿假单胞菌对线虫侵染的能力,抑制根结指数^[36]。

3.2 内生菌对植物寄生线虫的防治

Sturz 等^[14]从万寿菊中分离到 49 个内生细菌菌株,将其引入到马铃薯上,其中 *Microbacterium esteraromaticum*, *Tsukamurella paurometabolum*, *Pseudomonas chlororaphis*, *Kocuria varians*, *K. kristinae* 及一个未鉴定菌株对马铃薯根围的根腐线虫 (*Pratylenchus penetrans*) 具有强的抑制作用, *Microbacterium esteraromaticum* 和 *Kocuria varians* 能有效控制根腐线虫密度而使马铃薯产量未减少。Insunza 等^[15]从马铃薯、车前草、麝香草、天门冬等 12 种杀线虫植物中分离细菌,在温室自然病土上筛选对拟毛刺线虫和毛刺线虫有杀线虫能力的菌株。有 44 个以上的菌株可减少线虫密度 50 % ~ 100 %; 有 4 个菌株在有毛刺线虫及番茄环斑病毒感染的土壤上可降低马铃薯上线虫密度达 56.7 % ~ 74.4 %, 初步鉴定为 *Stenotrophomonas maltophilia*, *Bacillus mycoides*, *Pseudomonas*

sp.。Hallmann等^[16]报道,油菜内生菌 *Pseudomonas fluorescens* 能控制棉花和黄瓜的根结线虫。用内生菌 *P. fluorescens* 89B-61 和 *Enterobacter asburiae* JM22 对棉花和黄瓜进行种子处理,在温室内进行盆栽试验,发现都普遍存在于未感染线虫和已感染线虫的植株体内。

3.3 巴氏杆菌 *Pasteuria* 对植物寄生线虫的防治

Maheswari^[37]试验表明,在1 kg 土中施用600 mg 孢子粉,根结线虫总数比对照减少78.1%,根鲜重增加40.6%。当每条胞囊线虫(*Heterodera cajani*)二龄幼虫体表附有40个以上的穿刺巴氏杆菌孢子时,线虫对根的入侵率减少87%,而土壤中线虫和胞囊的数量减少99%^[38]。Chen等^[39]用巴氏杆菌来防治花生根结线虫,发现其具有后效作用,当其孢子浓度为 10^9 /g(土)时,第一年根结指数降低60%,第二年降低81%,花生增产94%。潘沧桑^[40]发现,在盆栽实验中,巴氏杆菌对南方根结线虫、爪哇根结线虫均有抑制作用,可使虫口密度降低75%~80%。

巴氏杆菌可产生芽孢度过不良环境,可耐高温抗干旱,对各种物理化学处理也有抗性,但目前其效果不稳定,其主要原因是温度、湿度、酸碱度等外部环境条件影响穿刺巴氏杆菌对根结线虫幼虫的黏着力、发育速率、产孢能力以及芽孢的萌发力等,从而影响其生防潜力。一般地,相对的高温有利于巴氏杆菌内生孢子的附着和萌发及其孢子的致病性,如孢子在30℃时比在15℃时更易于黏附在线虫上,对线虫的致病率也提高^[41]。Davies等^[42]发现,土壤湿度可以影响穿刺巴氏杆菌在根结线虫雌虫体内的生长,在高湿条件下,巴氏杆菌在线虫体内的发育滞后,当土壤湿度达到或接近田间持水量时,巴氏杆菌对线虫的寄生率降低。Oostendorp等^[43]认为,当砂含量高于92%,巴氏杆菌的孢子就可以随渗透水而扩散。Dabire等^[44]研究发现,接种于沙土中的孢子有53%通过流水分散,而在沙壤土和黏土中只有14%和0.1%,但在沙壤土中的线虫被孢子感染数比在沙土中的多,黏土含量为10%~30%的土壤可使孢子易于渗透和达到最佳平衡状态。

4 问题与展望

应用细菌防治植物寄生线虫具有很大的潜能,目前已筛选到不少的拮抗菌株,但要广泛应用于大田仍存在一些问题,如巴氏杆菌能侵染102属236种的植物寄生线虫和自由生活线虫,但该菌至今还不能进行人工培养。许多国家的研究人员在巴氏杆菌的培养方面进行了探索,但是结果并不理想。而有些根际细菌菌株本身不稳定,其土壤抑菌作用、剂型研制等问题都限制了生防菌的应用,应加强各相关方面的研究以促进其在农业生产上的开发利用。

筛选有毒力的线虫天敌是生物防治的第一步,快速有效的筛选方法尤为重要,从抑制性土壤或线虫病重土壤中的健康植株根际来筛选希望更大;近来发现杀线植物的根际和植株内的微生物群落较特别,已筛选到具较强毒力的菌株。而内生菌分布于宿主植物组织内部,比暴露于外部环境的菌株具有更稳定的生存环境,在田间的防效相对稳定,加之有一定的宿主专一性,开发潜能更大。

要使筛选出的拮抗菌株能够稳定高效地防治植物寄生线虫病害,还需对其防病机制和根部定殖机制作进一步的研究。线虫生防菌的引入易受土壤中生物和非生物因素如土壤类型、质地、温度、酸碱度、微生物类群等的影响,开展这方面的研究是提高菌株防效和稳定性的重要环节之一。目前研究发现,通过在土壤中添加有机肥可提高生防菌的生防效果,有机肥可以改善土壤结构,从而利于植物生长和有助于生防菌的存活,同时有机物质分解能产生对线虫有毒的物质,起到防治作用。如根际细菌 *Pseudomonas fluorescens* 与有机肥混用比单独施用有机肥更能抑制南方根结线虫和促进番茄生长。多种生防菌一起施用的防效提高,如 *Pseudomonas aeruginosa* 与 *Paecilomyces lilacinus* 一起使用能使 *Meloidogyne phaseolina* 的侵染减少50%, *Enterobacter cloacae* 和 *Pseudomonas mendocina* 一起施用,不仅能促进植株生长,抑制南方根结线虫的繁殖,还可使 *Pasteuria penetrans* 的内生孢子易于依附线虫体,提高 *P. penetrans* 的生防效果^[16]。随着生物技术的发展,可以利用DNA重组技术,将生防细菌菌株中对线虫有作用的基因转入植物或其他的工程菌株中,构建杀线虫工程菌,可以通过人工接种将内生菌导入不同的植物,并通过植物种子进行遗传,这可能成为防治植物寄生线虫的更有效的途径。

参考文献:

- [1] KLOEPPER J W, RODRIGUEZ-KABANA R, MCINROY J A, et al. Rhizosphere bacteria antagonistic to soybean cyst (*Heterodera glycines*) and root-knot (*Meloidogyne incognita*) nematodes: identification by fatty acid analysis and frequency of biological control activity [J]. Plant and Soil, 1992, 139: 75-84.
- [2] NEIPP P W, BECKER J O. Evaluation of biocontrol activity of rhizobacteria from *Beta vulgaris* against *Heterodera schachtii* [J]. Journal of Nematology, 1999, 31 (1): 54-61.
- [3] ADAMS R E, EICHMULLER J J. A bacterial infection of *Xiphinema americanum* [J]. Phytopathology, 1963, 53: 745.
- [4] KLUEPFEL D A, MCINNIS T M, ZEHR E E. Involvement of root-colonizing bacteria in peach orchard soils suppressive of the nematode *Criconebella xenoplax* [J]. Phytopathology, 1993, 83 (11): 1240-1244.
- [5] WESTCOTT S W, KLUEPFEL D A. Inhibition of *Criconebella xenoplax* egg hatch by *Pseudomonas aureofaciens* [J]. Phytopathology, 1993, 83 (11): 1245-1249.
- [6] HACKENBERG C, MUEHLCHEN A, FORGE T, et al. Antagonistic potential of rhizobacteria for control of *Pratylenchus penetrans* on fruit crops [J]. Journal of Nematology, 1997, 29: 581.
- [7] HASKY G K, HOFFMANN H S, SIKORA R A. Resistance against the potato cyst nematode *Globodera pallida* systemically induced by the rhizobacteria *Agrobacterium radiobacter* (G12) and *Bacillus sphaericus* (B43) [J]. Fundamental and Applied Nematology, 1998, 21: 511-517.
- [8] MEYER S L F, MASSOUD S I, CHITWOOD D J, et al. Evaluation of *Trichoderma virens* and *Burkholderia cepacia* for antagonistic activity against root-knot nematode, *Meloidogyne incognita* [J]. Nematology, 2000, 2 (8): 871-874.
- [9] TIAN H L, RIGGS R D. Effects of rhizobacteria on soybean cyst nematode, *Heterodera glycines* [J]. Journal of Nematology, 2000, 32 (4): 377-388.
- [10] CRONIN D, YVAN M L, DUNNE C, et al. Inhibition of egg hatch of the potato cyst nematode *Globodera rostochiensis* by chitinase-producing bacteria [J]. European Journal of Plant Pathology, 1997, 103: 433-440.
- [11] ROBIN D, AMADOU M B A, THIERRY M. Beneficial effects of *Enterobacter cloacae* and *Pseudomonas mendocina* for biocontrol of *Meloidogyne incognita* with the endospore-forming bacterium *Pasteuria penetrans* [J]. Nematology, 1999, 1 (1): 95-101.
- [12] ALI A H, KAMAL H M. Biological control of root-knot nematode, *Meloidogyne incognita* on table grape [J]. Bulletin of Faculty of Agriculture, 1998, 49: 435-452.
- [13] 邹文欣, 谭仁祥. 植物内生菌研究新进展 [J]. 植物学报, 2001, 43 (9): 881-892.
- [14] STURZ A V, KIMPINSKI J. Endoroot bacteria derived from marigolds (*Tagetes* spp.) can decrease soil population densities of root-lesion nematodes in the potato root zone [J]. Plant and Soil, 2004, 262: 241-249.
- [15] INSUNZA V, ALSTROM S, ERIKSSON K B. Root bacteria from nematocidal plants and their biocontrol potential against trichodroid nematodes in potato [J]. Plant and Soil, 2002, 241 (2): 271-278.
- [16] HALLMANN J, QUADT-HALLMANN A, RODRIGUEZ-KABANA R, et al. Interactions between *Meloidogyne incognita* and endophytic bacteria in cotton and cucumber [J]. Soil Biol Biochem, 1998, 30 (7): 925-937.
- [17] 林智敏, 宋娅娜, 宋铁英, 等. 三株拮抗菌对根结线虫卵和幼虫的抑杀效果[J]. 福建农业科技, 2001, 6: 14-15.
- [18] 李进荣, 段玉玺, 陈立杰, 等. 大豆根瘤内生细菌对大豆胞囊线虫影响研究[J]. 大豆科学, 2005, 24(2): 154-156.
- [19] ADAMS R E, EICHENMULLER J J. A bacterial infection of *Xiphinema americanum* [J]. Phytopathology, 1963, 53: 745.
- [20] 连玲丽, 吴祖建, 段永平, 等. 线虫寄生菌巴斯德杆菌的生物多样性研究进展 [J]. 福建农林大学学报: 自然科学版, 2005, 34 (1): 37-42.
- [21] NIU Q H, HUANG X W, TIAN B Y, et al. *Bacillus* ssp. B16 kills nematodes with a serine protease identified as a pathogenic factor [J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2006, 69, (6): 722-730.
- [22] SELA S, SCHICKLER H, CHET I, et al. Purification and characterization of a *Bacillus cereus* collagenolytic/ proteolytic enzyme and its effect on *Meloidogyne javanica* cuticular proteins [J]. European Journal of Plant Pathology, 1998, 104 (1): 59-67.
- [23] DAVIDAS P, CIBULSKY R J, REHBER L. Evaluation of *Bacillus thuringiensis* exotoxin from nematode control [J]. J Nematologica, 1988, 34: 249-300.

- [24] 茆振川, 唐文华, 王汝贤, 等. 苏云金杆菌 B24-14 及其 β -外毒素对植物寄生线虫的作用 [J]. 中国农业大学学报, 2004, 9 (6): 34-37.
- [25] SIKORA R A. Management of the antagonistic potential agricultural ecosystems for the biological control of plant-parasitic nematodes [J]. Ann Rev Phytopathol, 1992, 30: 245-270.
- [26] ZUCKERMAN B M, JASSION H B. Nematode chemotaxis and possible mechanism of host/ prey recognition [J]. Ann Rev Phytopathol, 1984, 22: 95-113.
- [27] KEMPSTER V N, DAVIES K A, SCOTT E S. Chemical and biological induction of resistance to the clover cyst nematode (*Heterodera trifolii*) in white clover (*Trifolium repens*) [J]. Nematology, 2001, 3 (1) 35-43.
- [28] SIDDIQUI I A, SHAUKAT S S. Rhizobacteria-mediated induction of systemic resistance (ISR) in tomato against *Meloidogyne javanica* [J]. Journal of Phytopathology Phytopathologische Zeitschrift, 2002, 150: 469-473.
- [29] JONATHAN E I, BARKER K R, ABDEL A F F, et al. Biological control of *Meloidogme incognita* on tomato and banana with rhizobacteria actinomycetes, and *Pasteuria penetrans* [J]. Nematropica, 2000, 30 (2): 231-240.
- [30] IOANNIS O G, DIMITRIOS G K. A novel non-chemical nematicide for the control of root-knot nematodes [J]. Applied Soil Ecology, 2004, 26: 69-79.
- [31] HACKENBERG C, MUEHLCHEN A, FORGE T, et al. *Pseudomonas chlororaphis* strain Sm3, bacterial antagonist of *Pratylenchus penetrans* [J]. Journal of Nematology, 2000, 32 (2): 183-189.
- [32] AAL TEN P M, VITOUR D, BLANVILLAIN D, et al. Effect of rhizosphere fluorescent *Pseudomonas* strains on plant-parasitic nematodes *Radoholus similis* and *Meloidogme* spp. [J]. Letters in Applied Microbiology, 1998, 27, 357-361.
- [33] NASIMA I A, SIDDIQUI I A, SHAUKAT S S, et al. Nematicidal activity of some strains of *Pseudomonas* spp. [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2002, 34: 1051-1058.
- [34] SIDDIQUI I A, EHTESHAMUL H S. Suppression of the root rot-root knot disease complex by *Pseudomonas aeruginosa* in tomato: The influence of inoculum density, nematode populations, moisture and other plant-associated bacteria [J]. Plant and Soil, 2001, 237, (1) 81-89.
- [35] ANDREOGLU F I, VAGELAS I K, WOOD M, et al. Influence of temperature on the motility of *Pseudomonas oryzihabitans* and control of *Globodera rostochiensis* [J]. Soil Biology & Biochemistry, 2003, 35: 1095-1101.
- [36] SIDDIQUI I A, SHAUKAT S S, HAMID M. Role of zinc in rhizobacteria-mediated suppression of root-infecting fungi and root-knot nematode [J]. Journal of Phytopathology Phytopathologische Zeitschrift, 2002, 150 (10): 569-575.
- [37] MAHESWARI T U. Influence of temperature on encumbrance of *Pasteuria penetrans* spores and its efficacy on biocontrol of *Meloidogyne javanica* [J]. Journal Biology Control, 1987, 2: 126-128.
- [38] SINGH B, DHAWAN S C. Effect of *Pasteuria penetrans* on the penetration and multiplication of *Heterodera cajani* in *Vigna unguiculata* roots [J]. Nematologia Mediterranea, 1994, 22: 159-161.
- [39] CHEN Z X, DICKSON D W, MCSOORLEY R, et al. Suppression of *Meloidogyne arenaria* race 1 by soil application of endospores of *Pasteuria penetrans* [J]. Journal of Nematology, 1996, 28 (2): 159-168.
- [40] 潘沧桑. 穿刺芽孢杆菌防治根结线虫的盆栽试验 [J]. 厦门大学学报: 自然科学版, 1998, 37 (5): 747-753.
- [41] STIRLING G R, SHARMA R D, PERRY J. Attachment of *Pasteuria penetrans* spores to the root-knot nematode *Meloidogyne* effects on infectivity [J]. Nematologica, 1990, 36: 246-252.
- [42] DAVIES K G, LAIRD V, KERRY B R. The motility development and infection of *Meloidogyne incognita* encumbered with spores of the obligate hyperparasite *Pasteuria penetrans* [J]. Revue de Nematologie, 1991, 14: 611-618.
- [43] OOSTENDORP M, DICKSON D W, MITCHELL D J. Host range and ecology of isolate of *Pasteuriu* spp. from the southeastern United States [J]. Journal of Nematology, 1990, 22: 525-531.
- [44] DABIRE K R, MATEILLE T. Soil texture and irrigation influence the transport and the development of *Pasteuria penetrans*, a bacterial parasite of root-knot nematodes [J]. Soil Biology & Biochemistry, 2004, 36: 539-543.

(责任编辑 裴润梅)