

植物寄生线虫生防因子研究进展

张飞跃^{1,2}, 孙炳剑¹, 李洪连¹, 袁虹霞^{1*}

(1. 河南农业大学 植物保护学院, 河南 郑州 450002; 2. 偃师市农业局, 河南 偃师 471900)

摘要: 综述了植物寄生线虫生防真菌中的捕食性真菌、线虫内寄生真菌、卵寄生真菌、产毒真菌、菌根真菌、机会真菌, 细菌中的根际细菌、巴氏杆菌、苏云金杆菌, 放线菌, 病毒和立克次氏体, 具有杀线虫作用的植物, 以及捕食性线虫及原生动物等方面的研究进展。同时指出今后研究的重点和热点集中在土壤的抑菌作用问题、生防菌的风险评估、生防制剂的质量评价标准和体系、生防制剂的开发利用等。

关键词: 植物; 寄生线虫; 生防因子

中图分类号: S432.4⁺5 **文献标识码:** A **文章编号:** 1004-3268(2008)08-0014-06

植物寄生线虫是重要的植物病原物, 全世界已报道的植物寄生线虫达 200 多属 5000 余种^[1]。据粗略统计, 到 2005 年底我国报道的植物线虫约有 40 属, 400 种^[2]。植物寄生线虫不但危害植物根部, 而且还危害茎、叶、花和果实, 据估计, 全球每年因植物寄生线虫造成的经济损失达 1000 亿美元^[3]。植物寄生线虫的生防因子包含天敌(真菌、细菌、病毒、立克氏体、捕食性线虫、涡虫、螨类、昆虫和原生动物等)、动植物等^[4]。1920 年, 美国的 Cobb 最早提出植物寄生线虫的生物防治^[5]; 1924 年, Thorne 在美国犹他州将捕食性线虫 *Iotonchus amphigoniscus* 引入甜菜地中并获得成功^[6]。其后, 各国学者做了大量工作, 到 20 世纪 70 年代, 又开始研究利用捕食线虫防治植物寄生线虫。在法国, Cayrol 及其合作者利用 *Arthrobotrys robusta* 和 *A. irregularis* 首先研制成功防治蘑菇栽培中的有害线虫和蔬菜根结线虫的商品制剂 Royal 300^[7] 和 Royal 350^[8]。从 20 世纪 80 年代开始, 国内外开始大量调查定殖于固着性线虫卵、雌虫、胞囊上的真菌, 国际马铃薯中心组织了 40 多个国家和地区的专家对 *Paecilomyces lilacinus* 进行了防治根结线虫的试验并取得一定结果^[9], *Paecilomyces lilacinus* 被研制成商品制剂应用于根结线虫的防治^[10]。20 世纪 90 年代之后, 植物寄生线虫的生防资源挖掘工作大量增加, 新的生

防因子不断被发现。据统计, 关于线虫生物防治的文献中, 以真菌为材料的占 76%, 捕食性线虫占 7%, 细菌和放线菌占 5% 左右, 其余在 3% 以下^[11]。目前, 国内外发现的线虫生防因子主要包括以下几种类型。

1 真菌类

植物寄生线虫生防真菌包括捕食性真菌、线虫内寄生真菌、卵寄生真菌、产毒真菌、菌根真菌、机会真菌。研究较多的有寡孢节丛孢 (*Arthrobotrys oligospora*)、指状节丛孢 (*A. dactyloides*)、淡紫拟青霉 (*Paecilomyces lilacinus*)、黑曲霉 (*Aspergillus niger*)、木霉属 (*Trichoderma* spp.)、尖孢镰刀菌 (*Fusarium oxysporum*) 以及担子菌中的粗皮侧耳 (*Pleurotus ostreatus*) 等^[12]。

1.1 捕食性真菌

应用于植物寄生线虫的生防捕食性真菌有: 节丛孢属 (*Arthrobotrys*) 的 *A. irregularis*, *A. robusta*, *A. conoides*, *A. oligospora*, *A. dactyloides* 等^[13]; 单顶孢霉属 (*Monacrosporium oudemans*) 的椭圆单顶孢 *M. ellipsosporium*^[14]; 指状节丛孢 *A. dactyloides*^[15]。其中不规则节丛孢 (*A. irregularis*) 已经制成了商品制剂 Royal 300 和 Royal 350。捕食性真菌中研究较多的是节丛孢

收稿日期: 2008-02-25

基金项目: 国家“十一五”科技支撑计划重大项目粮食丰产科技工程河南课题(2006BAD02A07-1); 河南省科技攻关重点项目(072102160009)资助

作者简介: 张飞跃(1967-), 男, 河南偃师人, 高级农艺师, 在读硕士研究生, 研究方向: 植物病害生物防治研究。

通讯作者: 袁虹霞(1966-), 女, 河南项城人, 副教授, 主要从事植物病害生物防治研究。E-mail: yhx2156@163.com

属 *Arthrobotrys*、小隔指孢霉属 *Daetylella* 和单顶孢霉属 *Monacrosporium* 的一些真菌种类。到目前为止,世界上已经报道的捕食性真菌近 200 种。此类真菌是从营养菌丝上产生粘性网、粘性球、粘性枝、收缩环和三维菌网等捕食器官,来捕食土壤中运动的线虫,而大豆胞囊线虫仅有 J2 是侵染虫态,因此,捕食性真菌在实际应用中受到一定的限制^[16]。

1.2 线虫内寄生真菌

目前报道的线虫内寄生真菌主要有被毛孢菌 (*Hirsutella rhossiliensis* = *Hirsutella heteroderae*)^[17] 和 *Hirsutella minnesotensis*^[18]。轮枝霉属 (*Verticillium*) 的 8 种: *V. catenulatum*, *V. chlamydosporium* (厚垣轮枝孢), *V. sinensis* (中国轮枝孢), *V. lamellicola* (菌褶轮枝霉), *V. leptobactum*, *V. lecanii* (蜡蚧轮枝霉), *V. psalliotae* (蘑菇轮枝霉), *V. inseatorum*。还有 *Drechmeria coniospora* 等^[13]。我国已用厚垣孢普可尼亚菌 (*Pochonia chlamydospora*) ZK7 菌株制成了“线虫必克”商品制剂。

1.3 卵寄生真菌

目前研究最多的是淡紫拟青霉 *Paecilomyces lilacinus*。该菌是一类广泛存在的线虫卵寄生土壤真菌。不少研究表明,淡紫拟青霉可以寄生根结线虫 *Meloidogyne* spp.^[19]、胞囊线虫 *Heterodera* spp. 等植物病原线虫的卵^[20],对南方根结线虫卵的寄生率高达 60%~70%^[9]。刘畅在 18 和 25 条件下,室内测定厚垣轮枝菌 V10 菌株对南方根结线虫卵的寄生效果,结果表明,在 18 和 25 条件下, V10 菌株对南方根结线虫卵的相对寄生率分别为 77.22%, 73.00%^[21]。除寄生作用外, Cayrol 等还报道了淡紫拟青霉的培养滤液中含有杀线虫物质。目前,该菌株已被各国学者广泛应用于线虫的生防并成为商品制剂^[22]。

1.4 产毒真菌

目前发现的有 90 多个杀线虫菌物毒素,其中包括担子菌、子囊菌、半知菌中的部分菌物产生杀线虫的毒素。1984 年, Thorn 和 Barron 报道了侧耳属真菌的 5 个种具有侵染和消解线虫的活性^[23]; 1987 年,他们证明了侧耳属侵染线虫的机制是通过产生毒素作用于线虫^[24]; 向红琼等的研究也认为糙皮侧耳对腐生线虫的作用机制是杀虫寄生^[25]。到目前为止,已经证明侧耳属的 *P. ostreatus*, *P. pulmonarius*, *P. tuberregium*, *P. strigosus*, *P. subareo la-*

tus, *P. cornucopiae*, *P. cystidiosus*, *P. citrinopileatus*, *P. colombinus*, *P. shodophyllus*, *P. salmon seostamineus*, *P. sapidus*, *P. sajorcaju*, *P. florrida*, *P. flabellatus*, *P. dryinus*, *P. euosmus*, *P. eryngii*, *P. levis*, *P. ferulae*, *P. spodoleucus*, *P. memberanensis*, *P. certicautus* 等 23 个种对线虫有活性。汪来发等就草皮侧耳属真菌对松材线虫的作用也进行了初步研究^[26]。在对线虫抑制活性的测定中,经过测定的该属的不同种都对线虫有活性,但还没有活性显著强于其他种的优势种,毒力高、活性强的菌株都分属于不同的种^[27]。

1.5 菌根真菌

在菌根真菌的研究中,最为关注并被研究最多的是丛枝菌根 *Arbusculare mycorrhiza*, 简称为 AM。据报道 AM 真菌对 *Globodela rostochiensis*, *Meloidogonearenaria*, *M. incognita*, *M. javanica*, *Heterodera cajani*, *H. glycines*, *Helicolylenchus dihstera*, *Pratylenchus subrachyurus*, *P. penetrans*, *P. Zeae*, *Potylenchulus reniformis*, *Radopholus citrophilus*, *R. semilis*, *Tylenchulus semipenetrans* 等引起花生、大豆、蚕豆、鹰嘴豆、棉花、燕麦、番茄、黄瓜、马铃薯、桃、葡萄、柑橘等各种线虫病害,都能不同程度地降低其危害^[28]。

1.6 机会真菌

机会真菌是可以寄生线虫的卵、胞囊或雌虫的一类真菌,有的学者把这种菌物称为机会真菌。对此类真菌的侵染机制已进行了超微结构观察和分子机制研究^[29]。Chen 和 Dickson 就 12 种真菌对大豆胞囊线虫卵的侵染做了扫描电镜和透射电镜观察,其中 10 种能够侵染^[30]。Galper 的研究表明, *Cunninghamella elegans* 可以产生胶原蛋白酶,其菌物在胶原蛋白培养基上的培养滤液可以抑制爪哇根结线虫卵的孵化,影响幼虫的活动和侵入^[31]。

2 细菌类

2.1 根际细菌

1982 年 Zavaleta-Mejia 和 Van Gundy 首次报道了根际细菌对番茄和黄瓜根结线虫侵染的抑制作用^[32],随后 Becker 在 1988 年报道了根际细菌对南方根结线虫的防治作用^[33], Jaworski 等于 1986 年将 2 株对根结线虫具有防治作用的荧光假单胞 *Pseudomonas fluorescens* 申请了专利^[34]。研究表明,荧光假单胞杆菌 GRP3 与有机肥料联合使用以及荧光假单胞杆菌 GRP3 与无机肥料磷酸氢二钾联

合使用均可以很好地控制南方根结线虫^[35]。到目前为止,发现有效的根际拮抗细菌有 *Pseudomons* spp., *Bacillus* spp., *Agrobacterium radiobacter*, *Gluconobacter* spp., *Sporolactobacillus* spp., *Serratia* spp., *Acinebacter* spp. 等,这些根际细菌的作用机理和应用技术都在进一步的研究中^[36]。

2.2 巴氏杆菌

1906 年,美国线虫学家 Cobb 首次报道了巴氏杆菌 *Pasteuria penetrans* 对线虫的寄生作用^[37]。1996 年, Ebert 等从水蚤上重又分离到细菌寄生物 *P. ramosa*, 并以此作为巴氏杆菌的模式种^[38]。现今报道巴氏杆菌可根据其寄主类型及内生孢子分为 4 个种,即水虱寄生物 *P. ramosa*、根结线虫 *Meloidogyne* spp. 成虫上的寄生物 *P. penetrans*、仅寄生短体线虫 *Pratylenchus brachyurus* 的 *P. thornei* 及可以寄生胞囊线虫 *Heterodera* spp.、球形胞囊线虫 *Globodera* spp. 成虫的 *P. nishizawae*。另外有 2 个未鉴定的种,从德国豌豆胞囊线虫上分离的菌株和从佛罗里达长尾刺线虫上分离的菌株^[39]。鉴于巴氏杆菌具备生防菌的诸多优良性状,许多国家和地区都十分重视对该菌的研究。我国在这方面起步较晚,相关研究虽然取得了很大进展,但距离开发成商品制剂还有许多工作要做。

2.3 苏云金杆菌

苏云金杆菌是一种广谱微生物杀虫剂,它的最大的优点就是能够形成芽孢的同时,也能够形成不同形态且具蛋白性质的伴孢晶体。苏云金杆菌(Bt)目前已广泛应用于鳞翅目害虫的防治。1990 年, Davies 报道,苏云金杆菌 β -外毒素对南方根结线虫、大豆胞囊线虫有毒杀作用^[40]。

3 放线菌

放线菌和真菌、细菌一样,是植物寄生线虫的重要天敌类群之一。尽管对放线菌研究很少,但阿维菌素及其衍生物的研究和开发利用是少数成功例子中典型的一个。我国于 20 世纪 80 年代末引进和分离到阿维菌素产生菌,1994 年由中国农业大学和上海农药研究所等单位开发成功首个 AVM 产品 - 北农爱福丁,到 2003 年 6 月登记的 AVM 产品品种达到 658 个。近 30 年来,国内外陆续发现了莫比霉素(Milbemycin)、戒台霉素(Jietaicin)、阿维菌素(Avermectin)、南昌霉素(Nanchangmycin)等高活性杀虫杀线虫抗生素^[41,42]。

4 病毒和立克次氏体

病毒作为植物寄生线虫的天敌因子研究甚少。迄今为止,发现的受病毒感染的线虫只有 6 种:南方根结线虫 *Meloidogyne incognita*、鼠膀胱线虫 *Trichosomoides crassicauda*、异头锥线虫 *Dolichodorus heterocephalus*、食蚊罗索线虫 *Romanomermis culicivorax*、马氏矮化线虫 *Tylenchorhynchus martini*、*Thaumamermis cosgrovei* 等^[43]。1973 年, Shepherd 等首次报道豌豆胞囊线虫 *Heterodera goettingiana* 和马铃薯金线虫 *Globodera rostochiensis* 体内存在有立克次氏体^[44],从而证实立克次氏体是线虫的致病因子。1979 年, Endo 也报道大豆胞囊线虫 *Heterodera glycines* 细胞受到立克次氏体的感染^[45]。尽管 30 多年前就证实立克次氏体能够感染胞囊线虫,但利用立克次氏体进行植物寄生线虫的生物防治至今未见报道。

5 杀线虫植物和有机改良剂

研究发现,一些植物能产生对线虫的行为和发育有较强影响的物质,最终可引起线虫死亡,或干扰卵孵化、蜕皮和激素调控,作用方式也多种多样。目前,已知约有 75 科植物含有杀线虫物质,其中菊目和豆目植物是研究最多的杀线虫植物。非洲万寿菊 (*Tagetes erecta*) 的根部、叶部提取物都表现明显的杀线活性或抑制卵孵化。日本杉 (*Cryptomeria japonica*) 的叶片对南方根结线虫有显著防效^[46];毛鱼藤 (*Derrielliptica*) 根有极强杀线活性,三尖杉 (*Cephalotaxus fortunei*) 茎叶、粗榧 (*Cephalotaxus sinensis*) 树叶、狼牙刺 (*Sophora viciifolia*) 种子、紫斑牡丹 (*Paeonia suffruticosa* var. *papaveracea*) 茎的抽提物对南方根结线虫和水稻潜根线虫具极强的杀线活性^[47,48]。众多研究表明,万寿菊是应用植物防治线虫的生防研究中使用最多的一种植物。

有机改良剂种类繁多,主要有壳质粗粉、植物残体及加工废料、绿肥、饼肥、堆肥和粪肥等。在有机改良剂防治根结线虫病方面国内外也有不少的报道。例如, Singh 等报道了不同植物饼肥提取物对根结线虫卵孵化的影响,发现菜子饼和棉子饼的水煮提取物可降低孵化率 90% 以上^[49]。本课题组研究了不同植物有机质对黄瓜根结线虫病的防治效果。盆栽试验结果表明:蓖麻叶、麦糠、楝叶和花生饼粕对黄瓜根结线虫病防治效果分别达到 70.44%, 68.17%, 56.09%, 54.92%; 田间小区的试验结果与

盆栽试验结果基本一致,防效较好的有麦糠、楝叶、蓖麻叶和菜籽饼粕4个处理,防效分别达到71.55%,69.99%,63.14%和62.19%^[50]。刘辉志研究发现,将不同有机改良剂及其生防菌混用,可以提高防治效果^[51]。

6 捕食性线虫及原生动物

捕食性线虫一直是国内外线虫学家关注的重点之一,其中最重要的属有 *Odontopharynx*, *Butlerius*, *Onchulus*, *Mononchus*, *Ironus*, *Labronema*, *Aporcelaimus*, *Sectonema*, *Actinoloaimus*, *Carcharolaimus* 和 *Nygolaimus*。此外, *Discolaimium*, *Discolaimus*, *Eudorylaimus*, *Tripyla* 中的一些种也捕食线虫。捕食性线虫在土壤中分布广、数量大, *Rahaman* 和 *Ahmad* 从90个土壤样品分离的64个种中,捕食线虫占第2位,并且 *Aporcelaimellus* 密度大,数量多^[52]。

捕食性节肢动物的研究也很广泛,可取食植物线虫的节肢动物主要有4种功能类型:普通捕食者。主要有吸食猎物的螨、捕食猎物的蜈蚣、*Symphylan* 也在此列。线虫捕食者:主要有螨类如犹伊螨属(*Eviphis*)、异伊螨属(*Alliphis*)、*Crasscheles* 3类吸食体液的螨类以及 *Alycus* 和无爪螨属 *Alicorhagia*。吸食真菌或线虫体液者:如 *Tydeus*, *Eupodes*, *Tarsonemus*, *Bakerdania*, *Pediculaster*, *Scutacarus*, *Speleorchestes* 等。摄取线虫某一部分:如 *Oribatula*, *Zygoribatula*, *Pilogalumna*, *Tyrophagus*, *Folsomia*, *Isotoma*, *Oppiella*, *Joshuella*, *Ceratocephus*, *Anotylus*, *Tullbergia*, *Hypogastura* 等^[53,54]。

7 问题与展望

经过国内外植物寄生线虫研究工作者的共同努力,植物寄生线虫的生物防治研究取得了很大成就,大量的生防资源被挖掘出来并进行了深入研究,一些生防因子也已被开发利用,除广泛使用的阿维菌素(AVM)和线虫必克外,还有防治蔬菜根结线虫的 *Pasteuria penneans*;防治植物根结线虫和胞囊线虫的 *Paecilomyces lilacinus*, *Pochonia chlamydosporia*;防治大豆胞囊线虫的不产孢真菌(ARF18);防治植物寄生线虫的 *Myrothecium verrucaria* 和 *H. rhossiliensis*;防治松材线虫的植物杀线剂杀线一号等。线虫分子生物学技术近年来也取得长足发展,尤其是在线虫生防资源调查、高效生防菌株的选

育、基因改良、菌剂研制、抗病育种及线虫与植物的互作等研究领域得到广泛应用^[13]。此外,其他一些相关的研究方法和评价办法也日臻成熟,这些都为我们进一步开展更深入和更广泛的研究奠定了良好的基础。

在植物寄生线虫的生物防治研究中,存在的突出问题主要是:(1)在生防因子方面,筛选出的生防因子主要是真菌,而细菌和放线菌很少,并且在植物寄生线虫的生防因子的作用机制研究方面还较匮乏。(2)所开发出的生防制剂仍然存在稳定性差、自然条件下存贮时间短的问题,并且剂型单一,推广应用难度大。(3)优良菌株筛选模型和评价体系不完备。优良菌株筛选模型和评价标准是植物寄生线虫生物防治及生防制剂开发的基础,但至今国内外仍然没有统一的、科学的筛选模型和评价标准,尤其是生防制剂的安全评价标准。(4)在杀线虫植物、杀线虫植物产品和有机改良剂利用研究方面仍较少,一些植物病原线虫如禾谷胞囊线虫的生防研究仍较滞后。(5)在植物寄生线虫的生防微生物代谢产物的生防作用研究方面,国内外报道较少,如何利用微生物高活性代谢产物为模板,开发出更多的生物源杀线虫剂,仍是需要进一步深入研究解决的问题。

运用有益生物防治植物病害,包括植物寄生线虫在内,是今后植物病害防治的重要手段。在自然界,线虫的天敌数量大、种类多、分布广,有着极大的生防潜力。国内外学者虽然对植物寄生线虫的生物学、生态学、生防因子等方面进行了深入研究,并开发出一些生防制剂,但在植物寄生线虫的生防因子的作用机制研究方面还较匮乏,对筛选出来的生防因子进行产品开发和利用技术研究还相对滞后,致使能够在生产中应用的生防产品还相对较少,而且效果不够稳定。今后需要重点研究解决的问题包括土壤的抑菌作用问题、生防菌的风险评估、生防制剂的质量评价标准和体系问题等。在生防制剂的开发和应用技术研究方面,应投入更多人力物力进行攻关,有关研究单位应加强合作和交流。此外,在利用微生物高活性代谢产物为模板,开发生物源杀线虫剂方面,以及对杀线虫植物的调查和挖掘工作尚需进一步深入开展。

参考文献:

- [1] 周春娜,吴仕豪,邵庆华,等.浅谈植物寄生线虫生物防治研究进展[J].中国植保导刊,2004,24(8):12-14.
- [2] 张绍升.中国植物线虫学研究九十年[C].廖金铃,彭

- 得良,郑经武,等.中国线虫学研究(第1卷).北京:中国农业科学技术出版社,2006:298-309.
- [3] Sasser J N,Freekman D W. A world perspective on nematology the role of the society[M] Veech J A, Dickerson D W. Vistas on Nematology Society of Nematologists,1987:7-14.
- [4] 祝明亮,李天飞,张克勤,等.根结线虫生防资源概况及进展[J].微生物学报,2004,31(1):100-104.
- [5] Cobb N A. Transference of nematodes (Mononchs) from place to place for economic purposes[J]. Science, 1920,3:431-486.
- [6] Thorne G. Utah nematodes of the genus *Mononchus* [J]. Trans Amer Microscop Soc,1924,43:157-171.
- [7] Cayrol J C, Frankowski J P, Laniee A, et al. Contre les nematodes en champignonniere. Mise au point d'une methode de lutte biologique a l'aide d'un hyphomycete predaeur: *Athrobotrys robuta* souche antipolition (Royal 300) [J]. Rev Horti,1978,184:23-30.
- [8] Cayrol J C, Frankowski J P. Undemethode de lutte biologique contre les nematodes a galles des racines appartenant au genre *Meloidogyne* [J]. Rev Horti, 1979,193:15-23.
- [9] Jatala P, Kaltenbach R, Bocangel M. Biological control of *Meloidogyne incognita* acrita and *Globodera pallida* on potatoes[J]. J Nematol,1979,11:303.
- [10] Liu X Z, Li S D. Fungal secondary metabolites in biological control of crop pests[M] An Z Q. Handbook of Industrial Mycology. Yew York: Marcel Dekker Inc,2004:723-747.
- [11] 蔡东纂.台湾作物线虫病连作障害之发生及对策[J].植物病理学会刊,1996(5):113-128.
- [12] 莫明和.食线虫真菌生态学研究进展[J].贵州农业科学,1995(2):56-60.
- [13] 张世清,任文彬,王华,等.植物寄生线虫生物防治和抗线虫基因工程综述[J].热带农业科学,2006,26(4):69-74.
- [14] Mankau R, Xiuying Wu. Effects of the nematode trapping fungus, *Monasrosporium ellisporium* on *Meloidogyne incognita* populations in field soil [J]. Revue Nematol,1985,8(2):147-153.
- [15] Stirling G R, Smith L J, Kerrie A, et al. Control of root-knot nematode with formulations of the nematode trapping fungus *Arthrobotrys dactyloides* [J]. Biological Control,1998a,11:224-230.
- [16] 陈立杰,段玉玺,范圣长,等.大豆胞囊线虫病的生防因子研究进展[J].西北农林科技大学学报,2005,33(1):190-194.
- [17] Sturban D, Schneider R. *Hirsutella heteroderae*, a new nematode parasitic fungus [J]. Phytopathologische Zeitschrift,1980,99:105-115.
- [18] Chen S Y. Infection of *Heterodera glycines* by *Hirsutella rhossiliensis* in a Minnesota soybean field [J]. J of Nematol,1997,29:573.
- [19] 卓侃,廖金铃,崔汝强,等.寄生象耳豆根结线虫上淡紫拟青霉的分离鉴定[C] 廖金铃,彭得良,郑经武,等.中国线虫学研究(第1卷).北京:中国农业科学技术出版社,2006:1-4.
- [20] 刘杏忠,张东升,武修英,等.定殖于大豆胞囊线虫胞囊内真菌的初步研究[J].北京农业大学学报,1991,17(3):87-91.
- [21] 刘畅.厚垣轮枝菌 V10 菌株对南方根结线虫的寄生和防治作用[J].广西农业科学,2004,35(2):135-137.
- [22] Cayrol J C, Dijan C, Pijarowski L. Study of the nematocidal properties of the culture filtrate of the nematophagous fungus [J]. Paecikmyces Lilacinus Revue de Nematologie,1989,12(4):331-336.
- [23] Thorn R G, Barron G L. Carnivorous mushrooms [J]. Science,1984,224:76-78.
- [24] Barron G L, Thorn R G. Destruction of nematodes by species of *P. ostreatus* [J]. Can J Bot,1987,65:774-778.
- [25] 向红琼,冯志新. *Plattner ostreatus* 对线虫作用机理的研究[J].植物病理学报,2000,30(4):357-363.
- [26] 汪来发,申相澈,郑荣镇,等.侧耳属真菌对松材线虫作用的初步研究[C] 廖金铃,彭得良,郑经武,等.中国线虫学研究(第1卷).北京:中国农业科学技术出版社,2006:49-53.
- [27] 李国红,张克勤.产毒菌物——糙皮侧耳[M] 刘杏忠,张克勤,李天飞.植物寄生线虫生物防治.北京:中国科学技术出版社,2004:144-146.
- [28] 刘润进,李敏.菌根真菌[M] 刘杏忠,张克勤,李天飞.植物寄生线虫生物防治.北京:中国科学技术出版社,2004:149-157.
- [29] 孙炳达,刘杏忠.生物防治的机制[M] 刘杏忠,张克勤,李天飞.植物寄生线虫生物防治.北京:中国科学技术出版社,2004:12-26.
- [30] Chen S Y, Dickson D W. Fungal penetration of the cyst wall of *Heterodera glycines* [J]. Phytopathology,1996,86:319-327.
- [31] Kwok O C H, Plattner R, Weisleder D, et al. A nematocidal toxin from *Pleurotus ostreatus* NRRL 3526 [J]. Journal of Chemical Ecology,1992,18(2):127-136.
- [32] Zavaleta-Mejia E, Van Gundy S D. Effects of soil bacteria on *Meloidogyne infection* [J]. J Nematol,1982,

- 14(4):475A - 475B.
- [33] Becker J O. Effects of rhizobacteria on root-knot nematodes and gall formation[J]. Phytopathology,1988,78(11):1466 - 1469.
- [34] Jaworski E G,Clark H B,Ann M S,*et al.* Nematode control using soil bacteria: European Patent Application,0171381[P]. 1986.
- [35] Siddiqui A,Qbal A,Mahmood I. Effects of *Pseudomonas fluorescens* and fertilizers on the reproduction of *Meloidogyne incognita* and growth of tomato[J]. Appl Soil Ecol,2001,16:179 - 185.
- [36] 郭荣君,刘杏忠. 根际细菌与植物寄生线虫[M] 刘杏忠,张克勤,李天飞. 植物寄生线虫生物防治. 北京:中国科学技术出版社,2004:51 - 65.
- [37] Cobb N A. Fungus maladies of the sugar cane,with notes on associated insects and nematodes[M] 2nd Hawaiian Sugar Planters Association. 1906:17 - 22.
- [38] Ebert D,Rainey P,Embtey T M,*et al.* Development, life cycle,ultrastructure and phylogenetic position of *Pasteuria ramosa* Metchnikoff 1888: Rediscovery of an obligate endoparasite of *Daphnia magna* Straus [J]. Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences, 1996,351:1689 - 1701.
- [39] 孙漫红,刘杏忠. 巴氏杆菌[M] 刘杏忠,张克勤,李天飞. 植物寄生线虫生物防治. 北京:中国科学技术出版社,2004:66 - 72.
- [40] Davies K G,Flynn C A,Laird V,*et al.* The life-cycle, population dynamics and host specificity of a parasite of *Heterodera avenae* similar to *Pasteuria penetrans* [J]. Revue de Nematologie,1990,13(3):303 - 309.
- [41] 沈寅初,杨惠心. 杀虫抗生素 Avermectin 的开发及特殊性[J]. 农药译丛,1994,18(6):50 - 57.
- [42] 蒋琳,马承铸. 生物农药研究进展[J]. 上海农业学报,2000,16(增刊):73 - 77.
- [43] 刘斌. 线虫病毒和立克次氏体[M] 刘杏忠,张克勤,李天飞. 植物寄生线虫生物防治. 北京:中国科学技术出版社,2004:45 - 50.
- [44] Shepherd A M,Clark S A,Kempton A. An intracellular microorganism associated with tissues of *Heterodera* spp. [J]. Nematologica,1973,19:31 - 34.
- [45] Endo B Y. The ultrastructure and distribution of an intracellular bacterium-like microorganism in tissues of larvae of the soybean cyst nematode, *Heterodera glycines*[J]. J Ultrastruct Res,1979,67:1 - 14.
- [46] 王晋华,赵肖斌,徐小利,等. 15 种杀虫植物叶片对南方根结线虫防治效果及对蔬菜生长影响初报[J]. 园艺学报,2005,32(3):448.
- [47] 文艳华,冯志新,徐汉虹,等. 植物抽提物对几种植物病原线虫的杀线活性筛选[J]. 华中农业大学学报,2001,20(3):235 - 238.
- [48] Gommer F J,Bakker J. Physiological diseases induced by plant responses or products [M] Poinar G O, Jansson H B. Diseases of nematodes. Boca Raton FL, USA CRC Press Inc,1988:3 - 22.
- [49] 刘辉志,李洪连,袁虹霞,等. 植物有机质处理土壤防治黄瓜根结线虫病[J]. 植物保护,2004,30(6):58 - 60.
- [50] 李洪连,黄俊丽,袁虹霞. 有机改良剂在防治植物土传病害中的应用[J]. 植物病理学报,2002,32(4):289 - 295.
- [51] 刘辉志. 复合型有机改良剂对黄瓜根结线虫病的防治效果及防治机制的研究[D]. 郑州:河南农业大学,2004.
- [52] Rahaman P K,Ahmad I. Community analysis of predatory nematode species from Aligarh soils[J]. India Nematolog Mediterr,1995,23:57 - 60.
- [53] Moore J C,Walter D E,Hunt H W. Arthropod regulation of micro-and mesobiota in below ground detrital food webs[J]. Annu Rev Entomol,1988,33:419 - 435.
- [54] Walter D E. Predation and mycophagy by endeostigmatid mites(Acariformes: Prostigmata) [J]. Exp Appl Acarol,1988,4:159 - 166.