

专论与综述

根结线虫生防资源概况及进展*

祝明亮¹ 李天飞¹ 张克勤² 夏振远¹(云南烟草科学研究院生物技术重点实验室 昆明 650106)¹(云南大学省工业微生物发酵工程重点实验室 昆明 650091)²

摘要:根结线虫 (*Meloidogyne* spp.) 作为农业生产上的一类重要病原物, 其生物防治受到了人们的日益重视。根结线虫生防天敌资源包括食线虫菌物 (Nematophagous fungi)、专性寄生细菌 (Obligate endoparasitic bacteria)、根际细菌 (Rhizobacteria)、放线菌 (Actinomycetes)、病毒 (Viruses)、立克次氏体 (Rickettsia)、原生动物的 (Protozoa)、水熊 (Tardigrade)、扁虫 (Turbellarians)、螨类 (Mites)、跳虫 (Collembola)、Enchytraids 以及捕食性线虫 (Predacious nematodes) 等, 对它们进行了简要概述。

关键词:根结线虫, 生防资源, 食线虫菌物, 巴氏杆菌

中图分类号: Q93 **文献标识码:** A **文章编号:** 0253-2654 (2004) 01-0100-05

根结线虫生防资源是指其在自然界的所有天敌生物的总和。在根结线虫所有天敌生物中, 研究最多的是食线虫菌物, 其次是穿刺巴氏杆菌和根际细菌, 其余种类了解甚少。在众多的天敌生物中, 它们对线虫的作用机制各不相同, 总体上分为捕食、寄生、拮抗或毒杀等 3 类。

尽管很多天敌生物目前尚未确定其在控制根结线虫中的作用和应用前景, 但我们仍对它们进行简要的叙述, 以起到抛砖引玉的作用, 希望引起人们的关注, 充分挖掘各类天敌生物对控制根结线虫的潜力, 为根结线虫的生物防治提供更多的思路和途径, 最终达到充分利用生物资源控制根结线虫的目的。

1 食线虫菌物

食线虫菌物是指对植物寄生线虫具有拮抗作用菌物的统称。在早期的文献中, 食线虫菌物仅指捕食和内寄生线虫的两类菌物。随着人们对胞囊线虫和根结线虫胞囊、卵和雌虫寄生菌物的认识和了解, 又增加了 1 类被称为机会菌物的食线虫菌物。李天飞等将食线虫菌物分为捕食线虫菌物、内寄生线虫菌物、产毒菌物和机会菌物等 4 类^[1]。也有人把食线虫菌物分为捕食菌物、专性内寄生菌物、兼性内寄生菌物 (机会菌物)、产毒菌物、孢囊丛枝菌根及其他内寄生菌等 5 类。

目前国内外报道根结线虫食线虫菌物约 30 属, 至少 79 种。分离根结线虫食线虫菌物的植物包括粮食作物、蔬菜、烟草、果树、观赏植物等不同类型的植物达数 10 种之多。分离载体包括根结线虫卵囊、卵、二龄幼虫、雌虫成虫和雄虫等根结线虫生活史

* 云南省“十五”攻关项目 (No. 2001 NG08)

收稿日期: 2003-01-30, 修回日期: 2003-03-08

的不同阶段。其中一些种类国内外均有报道,如寡孢节丛孢(*Arthrobotrys oligospora*)、指状节丛孢(*A. dactyloides*)、厚垣孢轮枝孢(*Verticillium chlamydosporium*)、淡紫拟青霉(*Paecilomyces lilacinus*)、尖孢镰刀菌(*Fusarium oxysporum*)等,一些种类只有国外报道,如*Pseudopapulospora kendrickii*、*Nigrospora sphaerica*、*Catenaria auriliaris*、*V. leptobactrum*等,而也有一些种类仅在国内被报道,如*Cylindronema destructans*、*Drechmeria coniospora*、*Gliocladium catenulatum*、*Humicola fuscoatra*等。由此可见根结线虫食线虫菌物在全世界广泛分布,存在着巨大的物种多样性,既有广泛分布的常见种类,又有地区分布的特殊种类。根据世界上已报道的根结线虫生防实例,使用较多的生防菌物主要是淡紫拟青霉和厚垣孢轮枝孢等世界广泛分布的种类。

澳洲、欧洲、南美洲和北美洲在20世纪70年代到80年代就对植物寄生线虫食线虫菌物进行了详细调查。根据Cooke & Godfrey和Rodríguez-Kábana & Morgan-Jones统计报道,目前分离自植物寄生线虫的食线虫菌物超过了350种^[2],1991年Crump报道了分离自甜菜、谷物和马铃薯胞囊线虫的天敌真菌129种,仅Rodríguez-Kábana & Morgan-Jones从胞囊线虫和根结线虫上分离的97种天敌真菌中,分离自胞囊线虫的有92种,而分离自根结线虫的只有12种,可见早期国外主要集中在胞囊线虫(*Heterodera* spp. 和 *Globodera* spp.)食线虫菌物的调查,根结线虫食线虫菌物的调查则较少。1998年Nicole等报道了分离自美国纽约北方根结线虫(*M. hapla*)卵囊和幼虫上的食线虫菌物40株,鉴定出8个种,其余均未能鉴定到种^[3]。

我国在80年代初才开始这方面的研究工作,但与国外不同的是,我国的研究多集中于根结线虫食线虫菌物的调查,胞囊线虫则报道较少。1987年何胜洋和葛起新报道了南方根结线虫天敌真菌9个种,并对每个种进行了详细描述和简要讨论^[4]。王明租和吴秋芳(1990)对32种植物64份根结线虫的样品进行了卵寄生菌的分离和筛选^[5]。1991年马承铸等从北方根结线虫上分离寄生菌物410株,除52株未鉴定外,已鉴定的385株分属于4个属20个种^[6]。张克勤等(1993)报道了分离自南方根结线虫和爪哇根结线虫的寄生真菌14个种,对每个种进行了简要描述,同时进行了高效捕食根结线虫菌株的筛选^[7]。李天飞等(1994)描述了分离自烟草根结线虫的寄生真菌6个种^[8]。杨秀娟等(2000)对福建省根结线虫卵囊寄生真菌进行了调查,初步鉴定出46个种^[9]。2001年汪来发等报道了我国华东地区根结线虫寄生真菌22个种及曲霉属、青霉属和不产孢真菌的一些待定种^[10]。钱振官等(1993)报道了分离自北方根结线虫上的寡孢节丛孢(*Arthrobotrys oligospora*)和褶生轮枝菌(*Verticillium lamelicola*)两个种,并测定了它们对根结线虫的致病力^[11]。

2 线虫天敌细菌

根结线虫天敌细菌目前报道的主要是巴氏杆菌属(*Pasteuria*)的3个种,*Pasteuria penetrans*、*P. thornei*和*Pasteuria* sp.,以及根际细菌两类。其中穿刺巴氏杆菌[*Pasteuria penetrans* (Thorne) Sayre&Starr]是研究最多的线虫天敌细菌。

2.1 穿刺巴氏杆菌 早在1888年,Metchnikoff就发现并描述了水虱(*Daphnia magna* Straus)的一种寄生细菌,定名为*Pasteuria ramosa*。Cobb和Thorne先后在线虫体内发现了与*Pasteuria* sp.相似的寄生生物,但当时认为是原生动物。直到对这种线虫寄生物作了电镜观察之后才确认是细菌,并由Mankau命名为穿刺芽孢杆菌(*Bacillus penetrans*)。Sayre

和 Wergin 发现根结线虫寄生细菌的超微结构与 *P. ramosa* 的相似, 而且又重新发现这种细菌也能够侵染水虱, 最终由 Sayre 和 Starr (1989) 定名为穿刺巴氏杆菌 [*Pasteuria penetrans* (Thorne) Sayre&Starr]^[12]。20 世纪 70 年代以来, 有关 *Pasteuria* spp. 的研究逐渐增多, 但研究重点已经转移到对能够侵染植物寄生线虫的种类上来。愈来愈多的研究证实, *Pasteuria* spp. 的分布非常广泛, 迄今已在世界上五大洲的 51 个国家及太平洋、大西洋、印度洋的各类岛屿上从 96 个属 196 种土壤线虫体内发现了 *Pasteuria* 或其类似物。其中能侵染植物根结线虫的穿刺巴氏杆菌是研究较多的一种。而 *P. thornei* 专性寄生于 *Pratylenchus brachyurus*, 没有深入研究。*Pasteuria* sp. 是从禾谷胞囊线虫 (*Heterodera avenae*) 上发现的, 由于其寄主范围和生活史与上述两种细菌显著不同, 因而 Davies 怀疑是一新种, 由于只寄生二龄幼虫, 难以获得大量细菌, 导致其应用前景不大, 因对其特性未有深入研究而一时未定种名。

近 20 年来, 国外对应用穿刺巴氏杆菌防治植物根结线虫进行了大量的研究, 并取得了重要进展, 认为穿刺巴氏杆菌是用于植物根结线虫病生物防治的一种有希望的研究对象^[13]。美国、英国、澳大利亚已对该菌进行了深入的研究, 广泛用于根结线虫的生物防治, 并取得了很好的防治效果。我国在二十世纪九十年代初也进行了这方面的研究, 但总的来说尚属于起步阶段。虽然穿刺巴氏杆菌研究较多, 但由于它为专性寄生物, 难于人工培养, 大量生产受到限制, 目前尚无商品化制剂。

2.2 根际细菌 根际细菌 (rhizobacteria) 是指从根际分离所得, 依据其对植物的反应将其分为有益、有害和中性 3 类。有益根际细菌又被称为促生根际细菌 (plant growth-promoting rhizobacteria, 简称 PGPR), PGPR 最早由 Kloepper 和 Schroth 及 Suslow 提出, 指与根有密切关系并强定殖于根系, 能促进植物生长的根际细菌。1988 年 Sikora 在研究根际细菌对植物寄生线虫的作用时发现, 有些根际细菌并不引起作物产量增加, 因此, 他提出用 PHPR (plant health-promoting rhizobacteria) 代替 PGPR 来定义那些对植物寄生线虫有抑制作用的根际细菌。现在人们研究的根际细菌多指在生防中具有拮抗作用或促生作用的有益根际细菌。

根际细菌对线虫的作用机理目前不是特别清楚, 郭荣君等^[14]将其归纳为 3 个主要的方面。一是产生杀线虫物质。杀线虫物质可能是含氮物降解过程中产生的挥发性的 NH_3 和 NO_2 。Jatala 认为, 由于细菌对线虫的这种作用方式和其产生的有毒化合物易于生产, 它们可能是线虫生物防治重要的天敌类群。二是改变根分泌物与线虫作用方式。Racke 和 Sikora 认为从特定的根区分泌出来的根分泌物是影响线虫生活史中特定发育阶段的重要因素。根分泌物影响线虫卵孵化、线虫趋向于根的运动、线虫与寄主的识别及在根上的寄生。三是营养和空间位点竞争。Zuckerman 和 Jansson 认为线虫与根的相互识别是根表面的外源凝聚素与线虫体表糖类之间的相互识别。

用根际细菌防治植物寄生线虫的研究是 20 世纪 80 年代才开始, 目前在温室和田间对植物寄生线虫有防效的根际细菌有: 荧光假单胞菌 (*Pseudomonas fluorescens*)、球形芽孢杆菌 (*Bacillus sphaericus*)、枯草芽孢杆菌 (*Bacillus subtilis*)、放射形土壤杆菌 (*Agrobacterium radiobacter*) 及致金色假单胞菌 (*Pseudomonas aureofaciens*), 而有些有效根际细菌尚未鉴定。1988 年 Backer 报道根际细菌蜡状芽孢杆菌 (*Bacillus cereus*)、*Buacillus* sp. 和两株假单胞菌对防治南方根结线虫 (*Meloidogyne incognita*)、大豆胞囊线虫 (*Heterodera cajani*)、玉米胞囊线虫 (*H. zae*) 和禾谷胞囊线虫 (*H. avenae*) 有效。我

国刘志明等从 1995 年起,开展了根结线虫幼虫致病细菌的筛选,从 205 份样品中分离和纯化细菌 142 株,其中 4 株对番茄根结线虫的校正死亡率达 80% 以上,同时使香蕉根结线虫侵染率为零。

3 其他捕食性天敌生物

植物寄生线虫捕食性天敌生物除捕食性食线虫菌物外,还包括捕食性线虫、水熊(缓步动物)、扁虫、跳虫、螨类、原生动物及 *Enchytraeids* 等几类生物。

3.1 捕食性线虫 尽管在多数农业土壤中存在大量的捕食性线虫,但对它们在植物寄生线虫生物防治中的作用还缺乏了解。在线虫的肉食目(*Mononchida*)、矛线目(*Dorylaimida*)和膜皮目(*Diplogasteroidea*)等 3 个目中的许多属是捕食性的线虫,其中滑忍总科(*Aphelenchoidea*)的长尾滑属(*Seinura*)是专性捕食性线虫。捕食性线虫通常从捕食的线虫、菌物、藻类及其他土壤微动物区系获得食物,具有这种特性的线虫已经在线虫的一些属中被发现。人们已经注意到肉食目的一些种类可能作为控制植物寄生线虫的天敌生物。虽然在农业土壤中这些捕食性线虫对植物寄生线虫的自然控制发挥了一定的作用,但它们对植物寄生线虫的生防潜力尚不确定,有待进一步的研究。

3.2 水熊、扁虫、跳虫、螨类、原生动物及 *Enchytraeids* 这几类捕食性生物广泛存在于不同结构特性的农业土壤,它们在土壤中的捕食能力都比捕食性菌物强。然而土壤孔隙的大小是影响它们活动性的限制性因素。Doncaster & Hooper、Hutchinson & Streu 和 Sayre 等观察到水熊(*Tardigrades*)捕食植物寄生线虫。栖居土壤的扁虫(*Turbellarians*)是以线虫和其他土壤生物为食的食肉类扁形虫, Sayre 等观察到南方根结线虫被扁形虫 *Adenoplea* sp. 捕食,但他们认为尽管施用 *Adenoplea* sp. 可以减少根结指数,但没有足够的实际应用价值。跳虫(*Collembola*)和螨(*Mites*)可能是植物根周围和腐烂有机物内数量最多的节肢动物,不同学科的研究者报道了它们捕食植物寄生线虫的现象。尽管 *Enchytraeids* 被报道作为线虫的拮抗物是可能的,但它们实际对植物寄生捕食作用尚不确定。同样,一些与变形虫相似的原生动物(*Protozoa*)也被报道捕食植物寄生线虫,但不知道这些生物对线虫的控制作用及其经济重要性程度。总之,由于缺乏对以上几类捕食性生物的全面了解,如它们对线虫的防效如何,还有由于它们个体较大对生产和商业化带来了困难,致使它们作为控制植物寄生线虫的天敌之一还缺乏科学依据,有待进一步的研究。

4 其他寄生性天敌生物

在线虫寄生性天敌生物中,除寄生性食线虫菌物和细菌外,还有病毒和立克次氏体两类天敌生物。由于现在收集线虫的方法存在极大的局限性,特别是很难对被病毒侵染或无活动性的线虫进行有效的分离。但是目前已经知道一些植物病毒是以线虫为载体对植物进行侵染的。这些病毒一般与剑属(*Xiphinema*)、长针属(*Longidorus*)、毛刺属(*Trichodorus*)和拟毛刺属(*Paratrachodorus*)几个种的口针和食道有关。但没有发现这些病毒对线虫的致病力。Loewenberg 等报道可能由一种能通过细菌滤膜的病毒引起南方根结线虫的行动呆滞,这种线虫的幼虫不能使植物形成根结,但也没有病毒颗粒从这种感病线虫中被发现。

立克次氏体是存在于细胞内,类似于细菌一类的微生物。目前已在 *Heterodera goet-*

tingiana Liebscher、*Globodera rostochiensis* Will. 和 *H. glycines* Ichinohe 等3个种中报道了立克次氏体的存在。这些微生物表现相同,类似于叶蝉的一种共生体。Walsh 报道这些微生物能够随着线虫从上一代遗传给下一代。尽管它们存在于胞囊线虫雄虫成虫的精细胞,但不能通过精细胞遗传给下一代,证明它们是通过雌虫进行传播的。一些立克次氏体对昆虫具有致病性,并通过昆虫体内特有而异皮线虫属(*Heterodera*)没有的一种叫做菌胞体(mycetomes)的特化细胞结构进行增殖。Rumbos 等证明 *Xiphinema index* 可能是这些微生物的传播载体。但它们在线虫生物防治中的作用目前尚不明确。

5 其他产毒天敌生物

在以拮抗或毒杀方式作用于线虫的天敌生物中,除细菌和食线虫菌物外,还包括放线菌中的一些种类,它们能够产生具有抗生或杀线虫特性的化合物。从除虫链霉菌(*Streptomyces avermitilis* Burg et al.)的代谢物分离到一种大环内酯化合物,命名为 Avermectins,该化合物已被证明具有高效广谱杀线虫活性。Avermectins 的颗粒剂和液体剂型对番茄南方根结线虫的防效比杀毒虱(oxamyl)和施宝灵(aldicarb)高出10多倍。该化合物目前正在被进行商业化开发。但由于该化合物不溶于水,在土壤中会快速降解,它控制线虫作用的潜力需要进一步调查。

6 结语

在世界各国科学工作者的不懈努力下,根结线虫的生物防治工作已经取得了一定的进展,呈现出较好的发展趋势。根结线虫生物防治天敌资源在世界不同国家和地区被广泛调查和筛选,目前至少已有6个用于防治根结线虫的商品化制剂。特别值得一提的是,在国内几家单位的长期合作研究下,我国在根结线虫生物防治领域取得了重要的进展,已开发出国内唯一的线虫生防商品制剂,并获多项发明专利。随着人们对根结线虫、寄主植物和生防资源之间生物学和生态学知识的不断积累和理解,根结线虫生物防治必将取得更大的突破。

参考文献

- [1] 李天飞,张克勤,刘杏忠编著.食线虫菌物分类学.北京:中国科学技术出版社,2000.
- [2] Rodríguez K R, Morgan J G. *Journal of Nematology*, 1988, 20: 191~203.
- [3] Nicole M V, George S A. *Supplement to the Journal of Nematology*, 1998, 30 (4): 632~638.
- [4] 何胜洋,葛起新.植物病理学报,1987, 17 (1): 14~21.
- [5] 王明祖,吴秋芳.华中农业大学学报,1990, 9 (3): 225~229.
- [6] 马承铸,张大业,钱振官.杀虫微生物,1991, 3: 202~207.
- [7] 张克勤, S 高恩, T 巴巴拉.真菌学报,1993, 12 (3): 240~245.
- [8] 李天飞,雷丽萍,杨 铭.中国烟草,1994, 1: 22~24.
- [9] 杨秀娟,何玉仙,陈福如,等.福建农业学报,2000, 15 (1): 12~15.
- [10] 汪来发,杨宝君,李传道.菌物系统,2001, 20 (2): 264~267.
- [11] 钱振官,张大业,马承铸.生物防治通报,1993, 9 (2): 91~92.
- [12] Sayre R M, Starr M P. In: Williams S T, Sharpe M E, Holt J G. *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology*. Baltimore, MD: The Williams&Wilkins, 1989, 2601~2615.
- [13] 董炜博,石延茂,迟玉成,等.中国生物防治,1999, 15 (2): 89~93.
- [14] 郭荣君,刘杏忠,杨怀文.中国生物防治,1996, 12 (3): 134~137.