

研究生教学用书

教育部学位管理与研究生教育司推荐

植物线虫分类学

(第二版)

Taxonomy of Plant Nematodes

(Second Edition)

谢 辉 编著

高等教育出版社

研究生教学用书

教育部学位管理与研究生教育司推荐

植物线虫分类学

(第二版)

Taxonomy of Plant Nematodes

(Second Edition)

谢 辉 编著

高等教育出版社

内容提要

本书共 8 章,介绍了植物线虫的分类地位、分类进展与现状,分类的概念、内容和原理,各大分类学派的主要观点,生物分类阶元的序级、动物命名法规的基本原则和主要内容,以及植物线虫的进化、分类系统和各类群的鉴定。重点讲述了植物线虫的形态分类特征,分类研究的基本技术和方法,植物线虫的起源与进化,线虫高级阶元的分类和植物线虫的分类系统,植物线虫与其他土壤线虫的鉴别,以及经济上重要的植物线虫目、科、属、种的形态分类鉴定特征,其中包括中国的检疫性植物线虫。书中的植物线虫目、总科、科、亚科和属的分类鉴定检索表,基本反映了目前世界上已知的植物线虫目、总科、科、亚科和属。另外,书中还给出了穿孔属、短体属等 33 个重要或常见植物线虫属的种类鉴定检索表,并有插图 90 多幅。本书可作为高等农业院校植保学科和综合性大专院校生物或动物学科的研究生、本科生的教材或教学参考书,也可作为科研、生产和动植物检疫部门工作人员研究植物线虫的参考用书和鉴定植物线虫的工具书。

图书在版编目(CIP)数据

植物线虫分类学/谢辉编著. —2 版. —北京:高等教育出版社,2005.9

ISBN 7-04-017701-3

I. 植… II. 谢… III. 线虫动物-分类学
IV. Q959.17

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2005) 第 093566 号

出版发行	高等教育出版社	购书热线	010-58581118
社 址	北京市西城区德外大街 4 号	免费咨询	800-810-0598
邮政编码	100011	网 址	http://www.hep.edu.cn
总 机	010-58581000		http://www.hep.com.cn
		网上订购	http://www.landaco.com
经 销	北京蓝色畅想图书发行有限公司		http://www.landaco.com.cn
印 刷	河北新华印刷一厂		
开 本	787×960 1/16	版 次	2005 年 9 月第 2 版
印 张	27.75	印 次	2005 年 9 月第 1 次印刷
字 数	470 000	定 价	43.40 元

本书如有缺页、倒页、脱页等质量问题,请到所购图书销售部门联系调换。

版权所有 侵权必究

物料号 17701-00

第二版前言

《植物线虫分类学》第一版由安徽科学技术出版社于2000年出版,于2001年荣获华东地区科技出版社优秀科技图书奖。本书第一版出版以后,被国内多所高等院校作为植物线虫学研究方向的研究生和有关学科的本科生的教材或教学参考书,被农业部、国家出入境检验检疫局作为植物检疫培训班教材和植物线虫检疫鉴定工具用书,也被科研单位同行们所重视和应用,表明本书在我国的植物线虫学教学、研究和农业生产、贸易中起到了积极的作用。因此,本书于2004年入选为教育部研究生推荐教材。

自本书第一版出版至今的5年时间里,植物线虫分类学又有了新的进展,一些类群的分类地位发生了变化,一些新的类群被发现和描述;此外,一些老师、同行和读者对本书也提出了很好的修改补充建议,本人在教学中又有一些新的体会和经验。因此,借本书再版的机会,根据学科发展情况、读者建议和近几年本书在教学中应用情况,对本书进行了修改并做适当补充,希望再版后的本书,能够反映学科的新发展,同时更加适合研究生教学的需要,更好地满足有关研究和实际应用的要求。

本书的第二版是我国第一部植物线虫学科的教育部研究生推荐教材,期望该教材能为我国植物线虫学和相关学科的研究生课程教学和研究生的培养、为我国植物线虫学科的研究和发展继续发挥积极作用。

对于本书的再版,高等教育出版社和安徽科学技术出版社都给予了积极的支持,安徽科学技术出版社主动转让本书的版权,高等教育出版社将本书列入2005年出版计划。高等教育出版社林琳老师和安徽科学技术出版社丁建平、叶洪渠老师给予了很多帮助。华南农业大学的徐春玲博士研究生和黄春晓、李云、武玉环、覃彦彩、彭李亚、韩玉春、张超硕士研究生,天津出入境检验检疫局的马以桂高级农艺师,协助书稿的图文输入和校对工作。在此,对以上出版单位、老师和研究生,同时对所有关心和支持本书编写出版的同志们,致以最诚挚的谢意。

谢 辉

2005年4月于广州

第一版序言

植物线虫分类学是植物线虫学的重要基础,具有很强的理论性和专业性,具有重要的学术意义和明显的、实用的经济价值。例如,正确的分类鉴定是检疫工作的核心,是生物防治、抗病育种以及病害流行预测预报获得成功的基础和关键。近几十年来,由于我国植物线虫分类学研究和教学的滞后,已明显地限制了我国植物线虫学研究领域的拓展和深入。随着经济和学科的发展,我国植物线虫学界愈来愈认识到加强植物线虫分类学研究和教学的重要性和迫切性。从20世纪80年代初开始,我国一些高等农业院校和综合性大学相继开设了植物线虫学课程,招收植物线虫学的研究生。但是,迄今除了个别院校为研究生开设了专门的植物线虫分类学课程外,大多数院校只是将植物线虫分类学内容作为植物线虫学课程中的一部分,所介绍的植物线虫分类知识远远不能满足实际需要,因此,目前许多高等农业院校都希望开设植物线虫分类学课程。可是,迄今我国尚没有植物线虫分类学教材或著作。另外,由于生产发展和经济交流等方面的需要,动植物检疫部门和有关的科研、生产部门也迫切需要一部可用于植物线虫分类鉴定的参考书或工具书。所以,编著出版《植物线虫分类学》对促进我国植物线虫学研究和教学,发展经济,均具有重要的学术价值和实用意义。

本书是我国第一部关于植物线虫分类的著作。作者多年来主要从事植物线虫分类学研究和教学工作,主讲植物线虫分类学和高级植物线虫分类学等课程。本书内容和结构系统完整,基本反映了植物线虫分类研究现状和目前世界上已知的植物线虫目、亚目、科、亚科、属和重要的种类。本书作者重视图画的直观作用,在书中附有大量插图,把重要的植物线虫和重要的分类特征用图画表现出来,有助于对文字的准确理解,也增强了其实用性和使用的广泛性。相信本书对从事植物线虫工作的同仁是有用的,对我国植物线虫学的研究和教学也是有所裨益的。

中国植物病理学会副理事长
中国植物线虫学专业委员会主任

冯志新 教授

1999年12月

目 录

第一章 概论	1
第一节 植物线虫在生物中的分类地位.....	1
第二节 植物线虫分类进展.....	2
第三节 我国植物线虫分类的现状	10
第二章 分类的基本概念和原理	12
第一节 植物线虫分类学的概念及其内容	12
第二节 四个分类学派的主要特点	14
第三节 分类的基本原理	15
第四节 生物分类阶元	20
第五节 动物命名法规简介	21
第三章 植物线虫分类研究方法	29
第一节 植物线虫形态分类特征	29
第二节 植物线虫分类鉴定的基本方法	38
第四章 植物线虫的进化与分类	51
第一节 植物线虫的起源与进化	51
第二节 植物线虫的分类	55
第三节 植物线虫与其他土壤线虫的鉴别	84
第五章 垫刃目植物线虫的分类鉴定	90
第一节 垫刃总科	90
第二节 环总科.....	247
第六章 滑刃目植物线虫的分类鉴定	286
第一节 真滑刃总科.....	287
第二节 滑刃总科.....	290
第七章 矛线目植物线虫的分类鉴定	312
第一节 长针科的分类鉴定.....	312
第二节 长针科的属、种分类鉴定	313
第八章 三矛目植物线虫的分类鉴定	362
第一节 毛刺总科的分类鉴定.....	362
第二节 毛刺科的属、种分类鉴定	363
参考文献	385
索引	408

第一章 概 论

第一节 植物线虫在生物中的分类地位

线虫是一类两侧对称原体腔无脊椎动物。其在动物界(Animalia)的分类地位,主要有两种观点:一是将其作为线形动物门(Nemathelminthes)或原体腔动物门(Aschelminthes)中的一个纲(class)——线虫纲(Nematoda);另一种观点则认为其是一个独立的门(phylum)——线虫门(Nematoda)。20世纪80年代以前,前一种观点占统治地位。20世纪80年代以来的深入研究,证明后一种观点更为合理。因为表示线形动物门中各个纲之间亲缘关系的那些特征现在看来是有问题的。线虫纲与线形纲(Nematomorpha)、腹毛纲(Gastrotricha)、棘皮纲(Echinodera)[= 动吻纲(Kinorhyncha)]、棘头虫纲(Acanthocephala)和轮虫纲(Rotifera)聚集成线形动物门所依据的主要鉴别特征是:

- (1) 身体两侧对称、具有假体腔。
- (2) 具有一种原胚肾管排泄系统或其衍生物。
- (3) 体细胞数目恒定。
- (4) 具有黏腺。

但是,现在的研究表明,线虫的排泄系统不是原胚肾管或焰细胞,腹毛纲和动吻纲不具有细胞数目恒定的特征;另外通过对假体腔两侧对称动物中的多种类型体腔及其起源的比较研究,认为假体腔不是同源特征,而是适应性结构;再者,关于细胞恒数特征或排泄系统的同源性也缺乏充足的证据。因此,目前将线虫独立为一个门的观点正逐渐被广泛接受,英国伦敦动物学会等机构刊行的权威性动物学杂志“Zoological Record”于1992年第128卷开始采用线虫门(Nematoda)的观点。线虫门的学名曾有两个:Nematoda和Nemata,20世纪90年代中期以前,因对这两个学名哪一个被优先提出存在争议而两个同时并存,但《国际动物学命名法规》规定优先律只适用于总科以下的阶元,总科以上的高级阶元不在其实施范围,此外Nemata一词释义和使用都很广泛,并且时常与词头或词尾组为合成词,不适于作为分类阶元的学名,所以目前已基本上统一采用Nematoda作为线虫门的学名。线虫门(或纲)下纲(或亚纲)的划分自20

世纪 30 年代以来观点就较统一,即按照 Chitwood(1933)提出的侧尾腺(phasmids)的有无分为侧尾腺纲(或亚纲)(Secernentea = Phasmodia)和无侧尾腺纲(或亚纲)(Adenophorea = Aphasmodia)。而 Andrassy (1976a)根据线虫头部侧器(amphids)的形态将线虫纲分为 3 个亚纲:项圈亚纲(Torquentia)、侧尾腺亚纲(Secernentia)和穿刺亚纲(Penetrantia),但此观点未被接受。

Poinar(1983)估计地球上有线虫约 50 万种,已知种类约 15 000 种,其中约有 10% 是植物线虫。Andrassy(1992)统计已知自由生活线虫有 1 380 个有效属、11 050 种,其中海洋线虫 603 属 5 450 种,陆地线虫 777 属 5 600 种;属于项圈亚纲(Torquentia)的有 472 属 3 650 种,属于侧尾腺亚纲(Secernentia)的有 406 属 3 120 种,属于穿刺亚纲(Penetrantia)的有 502 属 4 280 种,并根据已发表的线虫种类估算地球上有线虫至少 10 万种。Andrassy(1999)统计,世界上已发表的自由生活线虫是 1 940 属,其中项圈亚纲(Torquentia)650 属,侧尾腺亚纲(Secernentia)570 属,穿刺亚纲(Penetrantia)705 属。目前世界上已记载的植物线虫约有 200 多属 5 000 多种,其中大多数隶属于侧尾腺纲(Secernentea = Phasmodia)中的垫刃目(Tylenchida)和滑刃目(Aphelenchida),少数隶属于无侧尾腺纲(Adenophorea = Aphasmodia)中的矛线目(Dorylaimida)长针科(Longidoridae)和三矛目(Triplonchida)毛刺科(Trichodoridae)。

第二节 植物线虫分类进展

一、早期植物线虫分类简史

早期的植物线虫分类研究只是对种类的记载和描述。人类最早发现的线虫是人和动物寄生线虫。世界上关于线虫的最早文献记载是公元前 2700 年的中国汉代医书《黄帝内经》,其中描述了人体的蛔虫病症状和治疗方法,随后于公元前 1553—1550 年,埃及人也发现并描述了蛔虫和几内亚线虫;1656 年 Petrus Borellus 发现了在食醋中生活的线虫——醋线虫(*Turbatrix aceti* = *Anguillula* = *Anguillulina*),这是最早记载的自由生活线虫;1742 年发现了第一种昆虫寄生线虫——*Sphaerularia fomfi*;Needham(1743)发现了第一种植物线虫——小麦粒线虫(*Anguina tritici*)。Scopoli(1777)建立了粒线虫属(*Anguina*),随后相继发现一些重要的植物线虫。Steinbuch(1799)报道了剪股颖颗粒线虫(*Vibrio agrostis* = *Anguina agrostis*),Hardy(1850)报道了禾本科牧草叶癭线虫

(*Vibrio graminis* = *Anguina graminis*)。19 世纪中叶,根部寄生线虫开始被注意,Berkley(1855)首先在英国的黄瓜根际发现根结线虫(*Meloidogyne*),随后相继报道在其他作物上发现根结线虫;Kühn(1857)发现了起绒草茎线虫(*Ditylenchus dipsaci*);Schacht(1859)报道了在德国发生的一种严重的甜菜病害是由线虫引起的,这种线虫被 Schmidt(1871)描述为甜菜胞囊线虫(*Heterodera schachtii*)。从 19 世纪中叶到 20 世纪中叶,许多有关线虫分类的论文和专著相继发表,Bastian、Bütschli、Örley、de Man、Cobb、Micoletzky、Filipjev 等的工作为线虫及其分类学的形成奠定了坚实基础。Bastian(1865)有关鳗形线虫科(Anguillulidae)的专著“Monograph of the Anguillulidae”描述了 100 多个新种,这部专著的问世,标志着线虫分类作为一门系统学科的开始,同时其也被认为是整个线虫学开始的标志;Bütschli(1873, 1876)对自由生活土壤线虫进行了综合图示描述;Örley(1880)发表了包括 27 属 202 种线虫的分类系统,并建立了垫刃科(Tylenchidae),这一专著的问世标志着线虫高级阶元分类的开始;de Man(1876, 1880, 1884, 1921)相继发表了有关土壤、植物和淡水线虫的专著,创立了线虫测计公式——de Man 公式;Micoletzky(1922)发表了一本巨著,其包括土壤和淡水自由生活线虫以及植物和昆虫寄生线虫 142 个有效属 931 个种,分属 5 个科:无咽科(Alaimidae)、齿咽科(Odontopharyngidae)、小杆科(Rhabditidae)、三叶科(Trilobidae)和垫刃科(Tylenchidae),其中垫刃科包括了膜皮亚科(Diphtherophorinae)、矛线亚科(Dorylaiminae)和垫刃亚科(Tylenchinae);Cobb(1893, 1913, 1920)分别发表了三篇论著:“Nematodes, mostly Australian and Fijian”、“New Nematode Genera Found Inhabiting Freshwater and Non-brackish Soils”和“One Hundred New Nemas (Types species of 10 New Genera)”,在 1893 年的专著中描述了相似穿孔线虫(*Radopholus similis*) [*Tylenchus similis* (♂), *Tylenchus granulosus* (♀)]。Cobb(1919)建立了线虫门(Nemata),1932 年给出了该门的鉴别特征,Cobb(1920)根据单型的概念,运用口的形态和结构,建立了线虫高级阶元分类系统,但未被接受。Filipjev(1934)运用多型的概念,以侧器形态为主要依据,其他特征作为补充,建立了线虫分类系统,此系统将线虫作为纲——线虫纲(Nematoda),下分 11 个目,并强调胚胎学和生理学在线虫与其他类群——棘头虫纲、动吻纲、腹毛纲、线形纲和轮虫纲相互关系中的重要性,首次在线虫分类中试图表明系统发育关系和假设线虫是由嘴刺目(Enoplida)中的海洋线虫开始进化的。他去世后,他与 Schuurmans Stekhoven 合著的专著“A Manual of Agricultural Helminthology”(《农业蠕

虫学手册》)于1941年出版,这部专著是线虫学发展史中的一部重要文献。Chitwood(1935)阐述了 Filipjev 系统,并承认线虫为一个独立的门(Nematoda),同时提出了下分2个纲:侧尾腺纲(Phasmidia=Secernentea)和无侧尾腺纲(Aphasmdia=Adenophorea)。Chitwood B G 和 Chitwood M B(1937,1950)出版了“Introduction to Nematology”,此专著涉及的内容包括线虫解剖学、个体发育、分类、生理等,书中建立的分类系统把线虫作为门下分2个纲4个目。Heyman(1951)不承认 Chitwood 的系统,而把线虫作为囊蠕虫门(Aschelminthes Grobben,1909)中的一个纲,并采用了 Filipjev 的系统。

二、近代植物线虫的分类概况

20世纪40年代初期至50年代中期,杀线虫剂的发现和使用、一些毁灭性植物线虫病害的发生和蔓延以及植物线虫与其他植物病原生物相互关系的揭示,人们逐步认识到植物线虫为害给农业造成的重大经济损失,从而使植物线虫研究得到重视和发展,植物线虫分类作为一项基础工作尤其发展迅速。自1743年 Needham 首次发现植物线虫——小麦粒线虫(*Anguina tritici*)到1953年,世界上报道的植物线虫总共只有约40属500多种,而从1953年到1983年世界上新描述的植物线虫就有约160多属4000多种(Luc *et al.*, 1987)。由于新种群的迅速增加,以及对植物线虫认识的不断深入,自20世纪50年代以来植物线虫的分类系统一直在变动。

(一) 侧尾腺纲植物线虫的分类

侧尾腺纲植物线虫的高级阶元的分类始于 Chitwood B G 和 Chitwood M B(1937)建立垫总科(Tylenchoidea),Thorne(1949)建立垫刃目(Tylenchida)。Chitwood B G 和 Chitwood M B(1950)将1937年的系统进行了修改和完善,把垫刃总科升为垫刃亚目,归属于小杆目(Rhabditida),在亚目下设置了2总科5科13亚科。

20世纪50—60年代,一些线虫分类学家对植物线虫的分类进行了讨论和研究,提出许多分类系统。这些系统虽然在科和科下阶元的分类存在很大差异,但基本接受了垫刃目(Tylenchida Thorne, 1949)和垫刃总科(Tylenchoidea Chitwood & Chitwood, 1937)两个分类单元。有些系统如 Thorne(1961)、Goody(1963)及 Allen 和 Sher(1967)等未采用垫刃亚目(Tylenchina Chitwood & Chitwood, 1950)这一秩级,而是在垫刃目下直接分为2个总科:垫刃总科(Tylenchoidea)和滑刃总科(Aphelenchoidea)。Geraert(1966)将滑刃总科升为滑刃亚目(Aphelenchina),将

环科(Criconematidae)升为环总科(Criconematoidea),并重新建立了垫刃亚目分类系统。Paramonov(1967)及 Jairajpuri 和 Siddiqi(1969)又分别将纽带科(Hoplolaimidae)和新垫刃科(Neotylenchidae)升为总科。

20 世纪 70 年代,侧尾腺纲植物线虫分类在目和亚目的设置和划分上意见已基本一致,即该纲植物线虫归属于垫刃目,其下分为垫刃亚目和滑刃亚目,而亚目下的分类仍存在很多不同的观点。在诸多分类系统中,Gooden(1971)系统被较普遍地使用,该系统采用了垫刃目划分为上述 2 个亚目的观点,在垫刃亚目下设置了 5 个总科,除了上述的垫刃总科、环总科和新垫刃总科外,把异皮科(Heteroderidae)和异垫刃科(Atylenchidae)也升为总科,共有 16 个科;在滑刃亚目下设置了 1 总科 4 科。我国在 20 世纪 70 年代末至 80 年代初,在农业部委托华南农业大学植物线虫研究室举办的几届全国植物线虫培训班上主要介绍的是 Gooden(1971)系统,在首次全国植物线虫调查鉴定中也主要使用该系统,因此该系统在我国的影响也很大。

20 世纪 80 年代初,Siddiqi(1980a)提出将滑刃亚目从垫刃目中分出来成为 1 个目即滑刃目(Aphelenchida)。最初 Maggenti(1981,1982,1983)和 Fortuner(1984)接受了此观点,但后来他们又予以否定。Siddiqi(1980b)还将环总科升为环亚目(Criconematina),并在垫刃目中建立了两个新亚目:六球亚目(Hexatylinina)和肌针亚目(Myenchina)。在此基础上,Siddiqi(1986)建立了 1 个不包括滑刃亚目的垫刃目分类系统,下设 4 个亚目 11 总科 29 科,共有 64 亚科 216 有效属 2 200 有效种。Siddiqi(2000)又对此系统进行了修订,修订后的垫刃目分类系统变化不大,包括垫刃亚目(Tylenchina)、纽带亚目(Hoplolaimina)、环亚目(Criconematina)和六球亚目(Hexatylinina),共有 9 总科 27 科 63 亚科 210 属 2 828 种。该系统将原来的垫刃亚目上升为目,其下许多高级单元的分类地位也都相应地升了一级,因此系统内各级分类单元增多,并产生一些新的分类单元,而其中许多是单型的,使得整个系统“膨胀”。由 Maggenti、Luc、Ras-ki、Fortuner 和 Geraert 组成的一国际线虫分类学家小组,在 1987-1988 年,连续发表了 11 篇关于垫刃亚目分类评述的论文,针对 Siddiqi(1986)系统提出了不同意见,他们认为垫刃目(Tylenchida)下应分为下述 4 个亚目:垫刃亚目(Tylenchina)、滑刃亚目(Aphelenchina)、宫外翻亚目(Sphaerulariina)和六球亚目(Hexatylinina),而在垫刃亚目下设置了两个总科:垫刃总科和环总科。共有 9 科 19 亚科和 116 属。Maggenti(1991)在重新建立线虫门分类系统时,将垫刃目归属于侧尾腺纲(Secernentea)双胃亚纲(Diplogasteria),目下分为上述 4 个亚目,其中垫刃亚目即采用

Maggenti 等(1987)系统;滑刃亚目采用了 Nickle 和 Hooper(1991)系统,该亚目包括 5 科 7 亚科 32 属;宫外翻亚目包括 4 个科,其中只有蝇寄生科(*Fergusobiidae*)中的蝇寄生属(*Fergusobia*)的几个种与植物有关,其余均为昆虫和螨类寄生线虫;六球亚目被作为可疑分类单元(*taxon dubium*)。

Siddiqi(1986)系统和 Maggenti 等(1987)系统分别代表了目前植物线虫分类中“主分”和“主合”或“自由”和“保守”两种观点。Ebsary(1991)提出一个介于这两种观点之间的垫刃目分类系统,其在垫刃目下设置了 4 个亚目 18 科 29 亚科,共有 182 个有效属 2 781 个有效种。该系统的主要特点是:① 垫刃亚目主要采用 Maggernti 等(1987)系统。② 采纳了 Siddiqi(1986)设置六球亚目的观点,但在该亚目中只放置 1 个科即新垫刃科(*Neotylenchidae*)。③ 接受 Maggenti 等(1987)设置宫外翻亚目的观点,而该亚目下科、亚科的设置采用 Siddiqi(1986)观点。④ 滑刃亚目的组成和以前的一些系统相似,但取消了总科设置,在亚目下设置了 4 个科,其中真滑刃科(*Aphelenchidae*)下未设置亚科,并且只有 1 个属,滑刃科(*Aphelenchoididae*)、内滑刃科(*Entaphelenchidae*)和拟滑刃科(*Paraphelenchidae*)下各设置 1 个亚科,其他系统中的寄生滑刃亚科(*Parasitaphelenchinae*)、猪头亚科(*Anomyctinae*)、伞滑刃亚科(*Bursaphelenchinae*)、外滑刃亚科(*Ektaphelenchinae*)、细杆滑刃亚科(*Rhadinaphelenchinae*)、长尾滑刃亚科(*Seinurinae*)和针咽亚科(*Acugutturinae*)在这里均作为滑刃亚科的异名而被取消,因此滑刃亚科包括了 18 个属。Ebsary 认为在滑刃亚目中由于建立和使用太多的亚科,使许多属之间的关系变得不清,取消这些人为限制,可使属之间的区别变得更加明确。但是 Ebsary 取消这些亚科后所建立的滑刃亚目分类系统显得比较杂乱。

尽管 Siddiqi(1980, 1986, 2000)提出的植物线虫系统发育观点和建立的分类系统未受到广泛赞同,但其将滑刃类线虫从垫刃目中划分出来设置为目的做法,近年来正逐渐被愈来愈多的线虫分类学家所接受。这是因为,滑刃类线虫在形态学和生物学方面均存在着显著的区别于垫刃类线虫的重要特征。滑刃类线虫形态上的主要鉴别特征有:背食道腺开口于中食道球,中食道球非常发达、与前体部和峡部之间显著缢缩,雌虫肛门呈弦月形并且肛门前唇突出,雄虫的精子大、圆、具有特异的超微结构,雄虫具有尾乳突或辐射状肋以及交合刺的不同形态,雌雄虫生殖腺的结构与垫刃类线虫也有差异等。该类线虫包括食菌性、捕食性、植物寄生性和昆虫寄生性等类型,它们在生物学上具有一些明显的特性,例如,许多类群有低湿休眠能力,可以在干燥的环境中生存,因此该类群中的高等

植物寄生线虫主要是寄生在植物的地上部。此外,许多种类与植物、昆虫和真菌均有密切关系,它们既是植物线虫又可以寄生昆虫并以昆虫作为传播介体,还能以真菌为食完成生活史。Hunt(1993)基于上述认识,接受了 Siddiqi(1980a)提出的滑刃目观点,并在该目下设置了 1 亚目 2 总科 8 科 11 亚科,共包括 26 个有效属 363 个有效种。此系统被 Mai 等(1996)采用。目前在滑刃类线虫的分类上,除了在将其设置为目或亚目有不同意见外,在总科、科和亚科的设置和划分上也存在着一些分歧。

(二) 无侧尾腺纲植物线虫的分类

无侧尾腺纲的植物线虫包括两类:矛线目(Dorylaimida)中的长针类(longidorids)和三矛目(Triplonchida)中的毛刺类(trichodorids)。长针类线虫最初被 Thorne(1935)作为一个亚科——长针亚科(Longidorinae)放在矛线目(Dorylaimida)矛线亚目(Dorylaimina)矛线科(Dorylaimidae)下,Meyl(1961)将其升为科。Khan 和 Ahmad(1975)提出将长针科从矛线总科(Dorylaimoidea)中分出并升为长针总科(Longidoroidea)。自此关于长针类线虫的分类地位一直存在上述两种观点。至于长针科(或总科)下的分类则分歧较多。Khan 等(1978)在长针总科下设置了 3 个科:长针科(Longidoridae)、剑针科(Xiphidoridae)和剑科(Xiphinematidae),其中长针科下划分长针亚科(Longidorinae)和拟长针亚科(Paralongidorinae)共有 6 个属,其他 2 科则各含 1 个属,该系统被认为是长针类线虫“膨胀分类”(inflationary systematics)的代表;Luc 和 Doucet(1984)系统则极其简化,其将长针类线虫设置为科,在科下直接放置 5 个属。Coomans(1985,1996)系统将长针科划分为剑亚科和长针亚科,在长针亚科下又分为长针族(Longidorni)和剑针族(Xiphidorini);Hunt(1993)系统基本上采取了一种综合的观点,在长针科下设置 3 个亚科共有 5 个属,此外他提出在拟长针属(*Paralongidorus*)下划分 2 个亚属。

由上述可见,目前多数线虫分类学家主张把长针类线虫作为 1 个科。长针科中先后提出的命名属有 11 个:*Xiphinema* Cobb, 1913; *Longidorus* Micoletzky, 1922; *Paralongidorus* Siddiqi, Hooper & Khan, 1963; *Xiphidorus* Monteiro, 1976; *Longidoroides* Khan, Chawla & Saha, 1978; *Siddiqia* Khan, Chawla & Saha, 1978; *Californidorus* Robbins & Weiner, 1978; *Brevinema* Stegarescu, 1980; *Inagrei* Khan, 1982; *Neolongidorus* Khan, 1987; *Paraxiphidorus* Coomans & Chaves, 1995。前 5 个属已被广泛承认为有效属,*Siddiqia* 和 *Neolongidorus* 被分别作为 *Paralongidorus* 和 *Longidoroides* 的次异名,*Brevinema* 和 *Inagrei* 被作为 *Longidorus* 的次异名,*Californidorus* 被移到 Nordiidae。 *Parax-*

iphidorus 是由 Coomans 和 Cheves(1995)根据采自阿根廷的 3 个雄虫标本建立的, Coomans 等(1996)报道了该属的第二个种并描述了该属的雌虫, 同时修订了该属的鉴定特征。至 1996 年止, 已报道的长针科线虫有 400 多个种。

毛刺类线虫的最早记载是 de Man(1880)描述的 *Dorylaimus primitivus*, 其后来被认为是毛刺属(*Trichodorus*)线虫。Cobb(1913)建立毛刺属时该种被移到毛刺属。Thorne(1935)建立了毛刺亚科(*Trichodori-nae*)并将其归属于矛线目(*Dorylaimida*)矛线亚目(*Dorylaimina*)矛线总科(*Dorylaimoidea*)膜皮科(*Diphtherophoridae*)。Clark(1961)提出将毛刺亚科升为科, 并将毛刺科(*Trichodoridae*)放在其新建的膜皮总科(*Diphtherophoroidea*)中。Coomans 和 Loof(1970)将膜皮总科升为亚目归属于矛线目。Siddiqi(1974)又将毛刺科升为总科放在矛线目膜皮亚目下, 但其指出膜皮亚目具有的一些特征, 例如, 虫体有明显排泄孔、无前直肠, 雄虫单生殖腺、交合刺牵引肌形成肌囊并且不与体壁相连以及引带存在等特征, 是矛线目中其他亚目所不具有的, 另外, 膜皮亚目的口针是一种变化的背齿, 而矛线目中其他亚目的口针是一种变化的亚腹齿。于是 Siddiqi(1983b)将含有毛刺总科(*Trichodoroidea*)的膜皮亚目(*Diphtherophorina*)移到三矛目(*Triplonchida*)。此观点近年被许多线虫分类学家所接受。

至今, 毛刺总科和毛刺科都是单型的, 1974 年以前毛刺亚科也一直是单型的, 只有 1 个毛刺属。Siddiqi(1974a)根据雄虫有无交合伞、雌虫阴道长度等特征, 将原毛刺属分裂为两个属: 毛刺属(*Trichodorus*)和拟毛刺属(*Paratrachodorus*)。又根据食道与肠端的交接情况、食道腺核的位置、雄虫腹中交配乳突和侧颈孔等特征将拟毛刺属划分为 3 个亚属: *P.* (*Paratrachodorus*)、*P.* (*Atlantadorus*)和 *P.* (*Nanidorus*)。Rodriguez-M 和 Bell(1978)报道这 3 个亚属具有不同的阴门开口: *P.* (*Paratrachodorus*)阴门为纵裂缝状, *P.* (*Nanidorus*)阴门为横裂缝状, *P.* (*Atlantadorus*)阴门为卵圆孔状。于是 Siddiqi(1980)根据阴门开口形态以及其他的一些特征又将这 3 个亚属升为属。Decraemer(1980)反对在拟毛刺属下划分 3 个亚属以及将它们升为属的观点, 她认为在毛刺科中仅有 4 个有效属: 毛刺属(*Trichodorus*)、拟毛刺属(*Paratrachodorus*)、单毛刺属(*Monotrachodorus*)和异毛刺属(*Allotrachodorus*)。其中单毛刺属和异毛刺属分别由 Andrassy(1976)和 Rodriguez-M 等(1978)建立。目前, 这一观点被广泛接受。据 Decraemer(1998)报道已描述的该科线虫约有 90 多种。

三、植物线虫分类现状评述和展望

目前植物线虫分类的观点不一,多系统并存,各系统之间存在较大差异,同一系统也处于不断的变动中。这种现状的形成有很多因素:

(1) 体形小,结构复杂 迄今植物线虫的分类,特别是分类系统的建立,完全是以形态特征为依据,而植物线虫体形小,多数种类体长不超过 2 mm、体宽不超过 60 μm ,同时虫体结构复杂,除呼吸系统和循环系统外,高等动物所具有的其他生理系统,线虫几乎都具备,因此形态结构的观察需借助显微镜,有些特征如侧器口、唇片、角质层花纹等要用电镜才能观察清楚,所以详细准确的形态结构观察和描述比较困难。

(2) 现有进化资料不足 已发现的线虫化石非常少,有关线虫起源和自然进化的化石记录近乎空白,人们主要是通过对现代类型的比较形态学、胚胎发育、生理特性和生态特征的研究推测线虫的起源和系统发育,因而在此基础上建立的分类系统很大程度地带有分类者的主观性。

(3) 缺乏定义或规则 由于目前所掌握的有关线虫知识的局限性,所提出的关于线虫系统发育和分类的理论依据及有关概念还不十分明确,对种以上的高级分类阶元缺乏定义或规则。

(4) 无法使用物种标准 Mayr 提出的物种“杂交不育”(或“生殖隔离”)概念在线虫新种确定过程中未能实施,因为许多植物线虫是孤雌生殖或虽是两性生殖但在一定条件下可进行孤雌生殖,所以对这些种群无法使用生殖隔离的物种标准。此外,尽管该物种概念目前被广泛接受,但也被公认为是一个不十分确切的定义,它不能解释自然界中存在的少数异种生物杂交可育的现象,此现象也存在于植物线虫中,如甜菜胞囊线虫(*Heterodera schachtii*)和大豆胞囊线虫(*H. glycines*)在形态学、寄主范围和分子生物学等方面的特征差异而被普遍承认为两个有效种,但它们之间杂交可育,甚至胞囊属(*Heterodera*)的种和球胞囊属(*Globodera*)的种之间也存在着杂交可育现象。对此,Ferris(1988,1994)以“镶嵌进化(mosaic evolution)”模式给予解释,生物在进化过程中,并不是所有特征都以同一方向、同一速度进化的,有的特征停止进化甚至逆向发展,例如,上述的甜菜胞囊线虫和大豆胞囊线虫的生殖性状还停留在它们的共同祖先所具备的特征上,但其他方面的特征已发生了不同程度、不同方向的进化,形成足以成为不同种的差异而成为两个种,可是它们在生殖上仍相通(未形成生殖隔离)。

(5) 研究不足 对适宜作为分类依据的特征研究不足。尽管 20 世纪 70 年代以来,生物化学技术和分子生物学技术等新方法的发展以及在

线虫研究中的应用,为线虫分类提供了更加广泛的特征依据,但是目前这些新的分类方法主要还是集中在少数已知种的鉴别和种下群体的鉴定,或仅仅是孤立地对建立在形态学基础上的分类系统进行验证,很少或几乎没有涉及新分类单元的建立和高级阶元分类系统的研究。

(6) 认识种类少 已认识了解的植物线虫种类很少,迄今世界上已记载的种类不足自然界中存在的3%,因此新类群不断被发现,故而客观上很难形成一个能被广泛接受的、较完善的、相对稳定的并且具有很好预测性的分类系统。

在植物线虫中,由于表型特征的保守性现象以及同源异形和异源同形现象较普遍,仅仅依靠形态学特征难以客观、准确地判别植物线虫进化过程的亲缘关系。近年来,迅速发展、逐渐广泛应用的分子分类方法为从分子水平这一深层次上揭示植物线虫的系统发育关系提供了新的工具和途径。但是已取得的分子分类成果显示完全依靠分子生物学资料也难以建立一个能指示物类起源及其进化过程中亲缘关系的分类系统。因为分子生物学特征也存在保守性,在近缘种之间尤其如此;分子生物学特征也存在着“镶嵌进化”现象,如胞囊线虫(*Heterodera* spp.)与角蟾(*Xenopus* sp.)和海胆(一种棘皮类动物)在5.8 S rDNA的基因序列上相似系数为0.75,而与优美新小杆线虫(*Caenorhabditis elegans*)在5.8 S rDNA的基因序列上相似系数仅为0.61(Ferris, 1994);此外,任何一类特征资料都潜在着异源同形的问题。因此,生物分类发展的历史表明,要想利用任何单一的方法和资料建立一个能够准确确定物种的分类地位、客观反映其系统发育关系的分类系统都会遇到问题而陷入困境。只有尽可能地运用各类特征资料包括传统的形态学、超微形态学、生物化学、分子生物学、染色体组型、生殖模式和寄主与寄生物之间的关系等方面资料,建立起来的分类系统才具有可靠性、稳定性和预测性,才能指示种类的起源及其之间的亲缘关系,才是真正系统分类学意义上的分类系统。所以,植物线虫分类是一项长期而又十分艰巨的工作。今后植物线虫分类学的主要任务和挑战之一,就是如何把使用传统的和现代的方法获得的各种资料综合到一个完整统一的分类学中。同时,由于绝大多数种类未知,所以对植物线虫种类的详细调查、可靠鉴定和准确描述仍是植物线虫系统分类的重要基础工作。

第三节 我国植物线虫分类的现状

我国最早发现的植物线虫是小麦粒线虫(*Anguina tritici*),由章祖

纯于 1916 年在北京郊区发现。小麦粒线虫在我国的发现,标志着我国植物线虫学研究的开始。但是,在 20 世纪 80 年代以前,我国植物线虫的研究主要集中在少数为害严重、症状显著易辨的作物线虫的分布和为害性调查及其防治,这些线虫主要是小麦粒线虫、作物根结线虫(*Meloidogyne* spp.)、水稻干尖线虫(*Aphelenchoides besseyi*)、大豆胞囊线虫(*Heterodera glycines*)和柑橘半穿刺线虫(*Tylenchulus semipenetrans*)等。有关植物线虫分类方面的工作直到 20 世纪 80 年代才真正开展起来,80 年代以前,我国正式报道的植物线虫只有 10 多个种,关于植物线虫系统分类学和分类方法及理论的研究几乎是空白。20 世纪 70 年代末 80 年代初,农业部委托华南农业大学植物线虫研究室和植物检疫实验所主持开展了首次全国农作物寄生线虫种类的普查工作,全国部分高等农业院校、省(市、地区)农科院和植保站等 22 个单位参与了这一工作,对我国部分省、市(地区)的作物线虫进行了调查、采集和鉴定,同时培训了一批植物线虫研究人员,这项工作是我国植物线虫学发展史上的重要里程碑,标志着植物线虫学科及其研究群体开始在中国形成。在其后 20 多年的时间里中国植物线虫学得到了飞快的发展,在 20 世纪 90 年代中期,中国发表的植物线虫学论文数量已居世界第二位(潘沧桑等,1999),植物线虫分类作为基础研究也得到一定程度的重视和加强并取得了长足的进步。目前,我国已发表植物线虫种类调查鉴定和分类方面的论文 200 多篇,鉴定植物线虫 80 余属 500 多种,其中包括两个新属和 60 多个新种,并对根结属(*Meloidogyne*)、胞囊属(*Heterodera*)、短体属(*Pratylenchus*)、垫刃亚科(*Tylenchinae*)、纽带亚科(*Hoplolaiminae*)、滑刃属(*Aphelenchoides*)和长针科(*Longidoridae*)等植物线虫类群进行了系统分类学研究,在一些植物线虫的分类鉴定中应用了数值分类、支序分类、电子显微镜、计算机、细胞遗传学、生物化学及分子生物学等理论和方法。但目前在我国,植物线虫分类研究仍是一个薄弱的领域。我国地域宽广、气候复杂多变、植物种类数量繁多,植物线虫种类资源必然丰富。因此植物线虫的区系调查、分类鉴定方面尚有许多艰巨的工作需要做,这是所有植物线虫研究工作的基础,如若忽略这一基础研究,必然会限制我国植物线虫学科的深入广泛的开展。