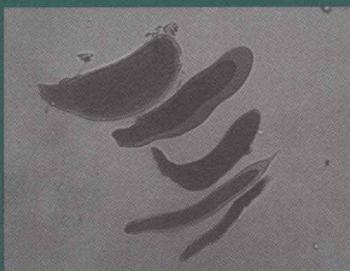
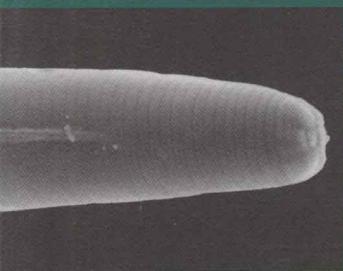




普通高等教育“十二五”规划教材

植物线虫学

段玉玺 主编



科学出版社

内 容 简 介

本书系统地介绍了植物线虫学的基本知识,包括植物线虫学相关的基本概念和基本理论、各器官系统的形态解剖、生理生化及分类鉴定、线虫病害研究技术和诊断防治方法,以及重要植物线虫引起病害如何控制的原理和方法等。

本书既可作为高等农林院校植物保护专业的病原学基础教材,也可作为农林相关专业的教学科研参考用书。

图书在版编目(CIP)数据

植物线虫学/段玉玺主编. —北京:科学出版社,2011. 6

普通高等教育“十二五”规划教材

ISBN 978-7-03-031535-9

I. ①植… II. ①段… III. ①线虫感染-植物病害-高等学校-教材
IV. ①S432. 4

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2011)第 113477 号

责任编辑:吴美丽 李晶晶 / 责任校对:宋玲玲

责任印制:张克忠 / 封面设计:北京华路天然图文设计工作室

科 学 出 版 社 出 版

北京东黄城根北街 16 号

邮 政 编 码: 100717

<http://www.sciencep.com>

新 蕃 印 刷 厂 印 刷

科 学 出 版 社 发 行 各 地 新 华 书 店 经 销

*

2011年7月第一 版 开本: 787×1092 1/16

2011年7月第一次印刷 印张: 15

印数:1~3 000 字数: 375 000

定 价: 36.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换)

《植物线虫学》编写委员会

主编 段玉玺

副主编 陈立杰 刘国坤

李洪连 王新荣

编 委 (以姓氏笔画为序)

王 扬 (云南农业大学)

王 雪 (吉林农业大学)

王 惠 (沈阳农业大学)

王 暄 (南京农业大学)

王媛媛 (沈阳农业大学)

王新荣 (华南农业大学)

朱晓峰 (沈阳农业大学)

刘大伟 (东北农业大学)

刘国坤 (福建农林大学)

李洪连 (河南农业大学)

李海燕 (黑龙江八一农垦大学)

吴海燕 (山东农业大学)

陈立杰 (沈阳农业大学)

武 侠 (青岛农业大学)

孟凡立 (东北农业大学)

郑雅楠 (沈阳农业大学)

赵洪海 (青岛农业大学)

段玉玺 (沈阳农业大学)

主 审 刘维志 (沈阳农业大学)

张绍升 (福建农林大学)

前　　言

植物线虫学是重要的植物保护分支学科。1743年人们首次发现线虫可以引起小麦穗部病害，但植物线虫对农作物的为害直到20世纪初才逐渐被人们认识。以俄罗斯、美国为代表的欧美国家的科研机构及大学的科研人员陆续开始系统研究植物线虫病害。进入20世纪中叶，各国的植物线虫学研究发展较快。

通过对植物线虫学的深入研究，人们已经认识了植物线虫可以引起重大的植物病害。例如，松材线虫作为世界大多数国家的出入境检疫对象，可以通过针叶木质包装进行远距离线虫传带，对世界各国所有涉及木质的包装产业都有很大影响，该线虫的蔓延和传播还直接影响了世界针叶林的分布及重要景区的自然景观。根结线虫在世界热带、亚热带和温带的迅速传播和为害，对世界的蔬菜和水果供应产生了巨大的影响。胞囊类线虫对世界的大豆、小麦和马铃薯生产影响较大。

植物线虫的为害多数发生在植物的根部，人们由于缺乏线虫学知识，通常误以为病害是缺素或真菌、细菌侵染造成的。这类病原物是我国很多农民和植物保护工作者所不熟悉的，这种隐蔽的为害也很容易被忽视。

我国的植物线虫学发展较晚，直到20世纪80年代以后，我国才开始在部分农林高等院校为研究生和本科生开设植物线虫学课程，并派出专家到国外学习进修，培养了部分专业技术人员。

沈阳农业大学是我国较早开展植物线虫研究的单位，1965年由沈阳农业大学的毕志树教授和李进教授主编了我国第一部《植物线虫学》（中国农业出版社）教材。另外，2001年冯志新教授也主编了一部《植物线虫学》。近年来，由于学科发展迅速，线虫病害日趋严重，新知识更新很快，很多高校开设了“植物线虫学”课程，急需编写一部适应最新教学要求的教材，以满足各高校本科生学习植物线虫学的需要。经过与科学出版社共同调研，决定由沈阳农业大学与相关农业类高等院校联合编写本教材《植物线虫学》。

本书系统介绍了植物线虫学学科的基本框架和基本理论，为了便于读者掌握，每章之后附有小结、思考题和主要参考文献。全书成稿后，聘请植物线虫学资深专家刘维志教授和张绍升教授审阅全文。

由于编者水平有限，加之时间仓促，书中的不妥和缺漏之处在所难免，恳请广大读者批评指正。

编　　者

2011年2月于沈阳

目 录

前言

第一章 绪论	1
第一节 植物线虫的经济重要性	1
第二节 农业生产与植物线虫病害	2
第三节 植物线虫病害的研究历史	3
一、早期的观察和研究	3
二、传统的线虫学	4
三、现代线虫学发展阶段	8
第四节 植物线虫学展望	8
本章小结	8
思考题	9
主要参考文献	9
第二章 植物线虫的形态	10
第一节 线虫的形态	10
一、线虫的形状、大小	10
二、线虫的外部形态	10
第二节 线虫的内部器官系统	13
一、消化系统	13
二、生殖系统	17
三、神经系统	19
四、排泄系统	20
本章小结	20
思考题	20
主要参考文献	20
第三章 植物线虫分类	21
第一节 植物线虫的分类演变	21
一、线虫的分类体系	21
二、植物线虫的分类体系	24
第二节 农林业生产上重要的植物线虫属	28
一、垫刃目 Tylenchida	28
二、矛线目 Dorylaimida	56
三、三矛目 Triplonchida	58
第三节 植物线虫的分类方法与线虫的多样性分析	60
一、植物线虫的形态学分类方法	61
二、分子生物学在植物线虫分类上的应用	62
三、线虫的多样性分析方法	63

本章小结	66
思考题	67
主要参考文献	67
第四章 植物线虫的生物学	70
第一节 胚胎发育和细胞学	70
一、性细胞	70
二、线虫的胚胎发育和生长	70
第二节 繁殖, 性别决定	74
一、线虫的繁殖	74
二、线虫的染色体及性别决定	74
第三节 植物线虫的生活史, 卵的孵化, 脱皮	76
一、植物线虫的生活史	76
二、植物线虫卵的孵化	77
三、植物线虫的脱皮	79
第四节 植物线虫的休眠和滞育	79
本章小结	83
思考题	84
主要参考文献	84
第五章 植物线虫的生理学和生物化学	86
第一节 水分、pH、渗透压对植物线虫生命活动的影响	86
一、水分对植物线虫生命活动的影响	86
二、pH 对植物线虫生命活动的影响	87
三、渗透压对植物线虫生命活动的影响	87
第二节 氧气对植物线虫生命活动的影响	88
第三节 温度对植物线虫生命活动的影响	89
第四节 植物线虫的运动和趋性	90
第五节 植物线虫的取食、代谢途径和酶类	91
一、植物线虫的取食	91
二、植物线虫的酶类和代谢途径	91
本章小结	92
思考题	93
主要参考文献	93
第六章 植物线虫病害的诊断	95
第一节 植物线虫病害的诊断	95
一、根结线虫病害	95
二、胞囊线虫病害	97
三、茎线虫病害	98
四、粒线虫病	99
五、滑刃线虫病	100
六、柑橘慢衰病	101
七、香蕉穿孔线虫病	102
八、水稻潜根线虫病	102

第二节 植物线虫对寄主的影响	102
一、植物线虫的侵染使寄主组织结构发生改变	102
二、线虫侵染引起植物生理生化障碍	103
第三节 植物线虫病害的诊断及病原鉴定	108
一、田间症状观察	109
二、植物线虫病害的实验室病原鉴定	110
三、线虫的人工接种	112
本章小结	113
思考题	114
主要参考文献	114
第七章 植物线虫病害的防治	116
第一节 植物检疫	116
一、概念	116
二、原理	116
三、我国确定危险性植物线虫的标准	117
四、检疫性植物线虫名录	117
第二节 栽培技术防治	118
一、轮作	118
二、农业防治	119
三、种植诱捕植物	119
四、施肥	119
第三节 物理和化学防治	119
一、物理防治法	119
二、化学防治法	120
第四节 抗病品种	122
第五节 生物防治	123
一、食线虫真菌	123
二、根结线虫的细菌天敌或拮抗物	126
本章小结	133
思考题	134
主要参考文献	134
第八章 重要植物线虫病害	135
第一节 根结线虫病	135
一、烟草根结线虫病	136
二、番茄根结线虫病	140
三、黄瓜根结线虫病	142
四、花生根结线虫病	144
五、柑橘根结线虫病	146
第二节 胞囊线虫病	147
一、大豆胞囊线虫病	147
二、防治方法	153
三、小麦禾谷胞囊线虫病	155

第三节 滑刃线虫病	162
一、水稻干尖线虫病	163
二、草莓芽叶线虫病	165
三、菊花叶线虫病	166
四、松材线虫	169
第四节 茎线虫病	172
第五节 短体线虫病和潜根线虫病	175
一、短体线虫病害	175
二、潜根线虫病害	179
第六节 粒线虫病和矮化线虫病	183
一、小麦粒线虫病害	183
二、矮化线虫病害	185
第七节 半穿刺线虫病、针线虫病和环线虫病	188
一、柑橘半穿刺线虫病	188
二、针线虫病	192
三、环线虫病	192
本章小结	194
思考题	194
主要参考文献	194
第九章 植物线虫学研究技术	199
第一节 植物线虫的采集和分离方法	199
一、植物线虫标本采集	199
二、线虫的分离	200
第二节 线虫标本的保存和制片技术	205
一、线虫活标本的保存	206
二、线虫的杀死和固定方法	206
三、植物线虫的制片技术	207
四、线虫的染色技术	210
第三节 植物线虫的电子显微镜制样技术	213
一、线虫扫描电子显微镜样品的制备	213
二、透射电子显微镜制样技术	215
第四节 植物线虫接种和抗病性鉴定技术	216
一、植物线虫的培养	216
二、植物线虫的接种技术	218
三、植物对线虫的抗病性鉴定技术	223
本章小结	224
思考题	225
主要参考文献	225
附录	227
索引	228

第一章 緒論

线虫 (nematode) 是一类低等的无脊椎动物，这类生物在世界的陆地、海洋和湖泊分布广泛，据保守估计，全世界的线虫种类要超过 50 万种。目前多数分类学家的分类学观点认为，线虫在动物界 Animalia 的分类地位隶属于线虫门 Nematoda。线虫为线形动物，不具有行动的足和独立的呼吸系统，除大型动物寄生线虫之外通常体型较小，多数长度小于 1mm。由于线虫移动主要靠蠕动，因此，这类生物运动必须依赖水或物体上的水膜。当不具备这样的条件时，某些种类的线虫具有很强的抗逆性，可以失水生存。线虫按取食习性可分为腐生线虫、真菌寄生线虫、植物寄生线虫（也称植物线虫）、捕食性线虫和动物寄生线虫。

植物线虫是线虫群体中的一小部分，大约占 10%。有许多线虫不仅寄生在植物体内，而且为害植物，造成产量损失或植物产品的质量变劣，引起植物病害，人们将这类以植物为食、具有口针的线虫统称为植物病原线虫或植物线虫。这类线虫中有些种类除寄生植物之外，还可以取食真菌，在科学的研究中可利用真菌繁殖这类线虫。

某些种类的植物线虫病害已成为农林生产上的重要问题，世界范围内为害植物较为严重的线虫，包括根结线虫、胞囊线虫、滑刃线虫、茎线虫、粒线虫及短体（根腐）线虫等。

第一节 植物线虫的经济重要性

植物线虫寄生植物后对寄主的损害主要包括两个方面，一方面是由于线虫口针的穿刺和线虫侵入寄主过程对植物细胞的机械损伤；另一方面是由于植物线虫的食道腺分泌物对植物组织的伤害。其中机械损伤较小，而食道腺分泌物对植物的影响较大，植物线虫对植物的为害症状是萎蔫、畸形、黄化、褐化或坏死、腐烂等，与植物病害的症状相似，为害的过程是缓慢发生的，因此一般称为病害，而不称为虫害。

植物线虫寄生植物后可引起植物线虫病害。植物线虫可寄生在植物的根系、幼芽、茎秆、叶片、花、种子和果实，引起这些部位发生病变。植物线虫其生活史的某个阶段或全部可在土壤中生活，在遇有合适寄主的条件下在植物表面取食寄生植物或侵入寄主植物。几乎世界上所有的植物根部都有植物线虫的寄生。

植物线虫为害不仅会降低农作物的产量，还会降低农产品的品质。降低作物产量是对农业生产的直接损失。据 2005 年统计，植物线虫对全世界的所有谷物、豆类、香蕉、木薯，椰子、马铃薯、甜菜、甘蔗、甘薯和薯蓣损失大约为 12%，对其他经济作物（蔬菜、水果和非食用作物）损失大约为 14%，全世界每年因线虫危害，在 21 种作物上所造成的损失就达 777 亿美元，每年总损失在 800 亿美元以上。我国线虫病害所造成的损失缺少精确的统计，目前，我国各类蔬菜种植面积已超过 1.65 亿亩，蔬菜受根结线虫为害一般可减产 30% 以上，每年蔬菜因根结线虫病造成的损失超过 5 亿美元。我国大豆胞囊线虫病可造成大豆减产 5%~10%，严重发生地块减产 30% 以上，甚至颗粒无收。我国主要大豆产区黑龙江省受害面积在 1000 万亩以上，一般减产 20%~30%，严重的可达 70%~80%，并且每年出现许多大面积绝产地块。我国大豆生产因大豆胞囊线虫病所造成的损失就达 1 亿美元以上。保守估计，我国各种作物因线

虫病害所造成的损失将超过 10 亿美元。植物线虫侵染作物后还可以导致农产品的质量下降。甜菜胞囊线虫为害可以使甜菜的含糖量显著降低，大豆胞囊线虫为害可以降低种子的含油量，松材线虫寄生松树可以降低木材的材质。

第二节 农业生产与植物线虫病害

由于植物线虫病害的防治相对困难，目前在农业生产上，特别是对于设施农业生产，防治植物线虫病害非常重要。受进出口贸易和追求高产种植模式的影响，植物线虫病害越来越重，几乎所有的种植业都与植物线虫病的防治相关。植物线虫病害已经成为影响我国农业生产的重要因素。

植物线虫种类较多，其中根结线虫、胞囊线虫、滑刃线虫、茎线虫、短体线虫和伞滑刃线虫对农作物的影响较大，主要侵染危害植物的根部（图 1-1）。

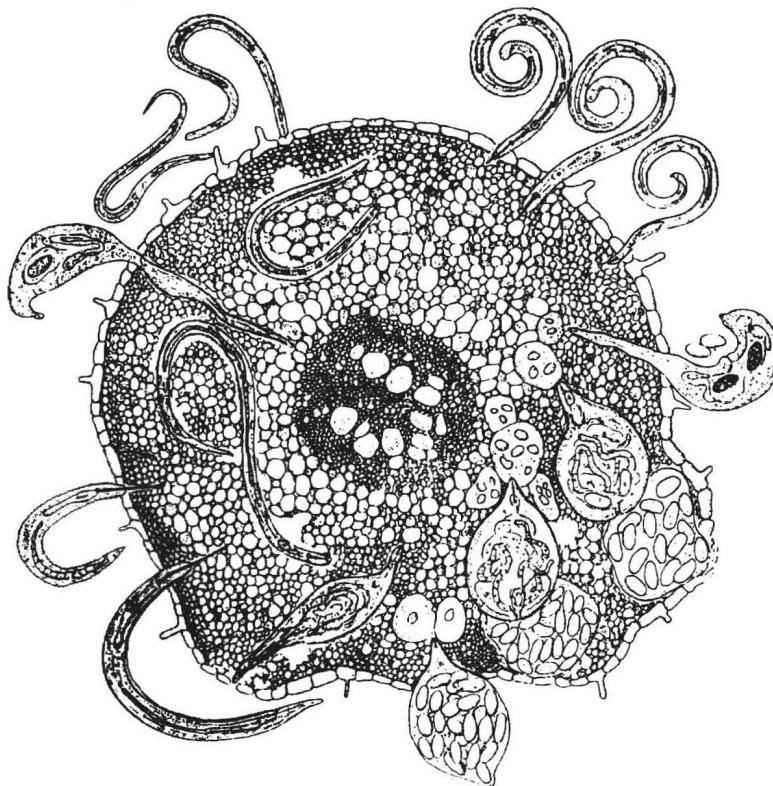


图 1-1 植物线虫在根部寄生的剖面图（仿 Luc et al., 1990）

根结线虫为害植物的根部，形成根结，造成根系发育受阻和腐烂，植株地上部分衰弱和枯死。全世界已报道受害植物 80 余种，我国报道大约 20 种，根结线虫寄主范围广，受害严重的植物有茄科（番茄、烟草等）、葫芦科（瓜类）、花生等多种植物。根结线虫病害主要发生在温暖地区，在我国主要在南方各省和华北地区为害严重。根结线虫 *Meloidogyne* sp. 是温暖地区普遍发生为害的最重要的线虫，在我国的为害范围从 20 世纪 40 年代的长江以南地区逐渐向北蔓延，80 年代在华中地区和山东半岛造成了严重损失，大面积的蔬菜保护地难以再种植蔬菜。近年已在辽宁的沈阳和吉林的吉安地区大面积发生，温室作物发生可向北蔓延至黑龙江的大庆地

区，生产上主要危害茄科、葫芦科和十字花科等双子叶植物，造成作物大量死苗和植株枯死，产生重大损失。

胞囊线虫是另一类为害严重的植物线虫。例如，大豆胞囊线虫 *Heterodera glycines*、甜菜胞囊线虫 *H. schachtii*、马铃薯金线虫 *Globodera rostochiensis*、马铃薯白胞囊线虫 *G. pallida*、燕麦胞囊线虫 *H. avenae* 等。这类线虫主要为害根系，造成根系衰弱，发育不良，甚至腐烂，致使地上部分生长衰弱，矮化，叶片变色，开花少，甚至全株枯死。胞囊线虫多数分布在温暖和冷凉地区。在胞囊类线虫中，在我国为害最严重的是大豆胞囊线虫，特别是东北和黄淮海大豆产区为害严重，大约 70% 的播种面积发生病害，通常减产 10%~20%，严重发生地块减产 50% 以上，甚至颗粒不收。

茎线虫对植物的为害也很严重，包括起绒草茎线虫 *Ditylenchus dipsaci*（也称鳞球茎线虫、主要为害花卉种球、马铃薯、甘薯等），马铃薯茎线虫 *D. destructor*（为害马铃薯、甘薯等）和水稻茎线虫 *D. angustus* 等。在我国马铃薯茎线虫主要为害甘薯和洋葱。茎线虫一般为害植物的地下部分，如块茎、块根、鳞茎，造成畸形或腐烂，也可以为害植物地上部分，地上部分的症状通常为局部畸形。起绒草茎线虫在国外某些地区是毁灭性的病原线虫，一直被列入我国的对外检疫名单。在我国主要是马铃薯茎线虫为害甘薯块根，造成糠心、腐烂，损失严重，目前在我国的山东、河北、山西和辽宁等省发生普遍。

滑刃类线虫对植物的为害也很严重，包括水稻干尖线虫 *Aphelenchoides besseyi*、菊花叶线虫 *A. ritzemabosi*、草莓滑刃线虫 *A. fragariae*、松材线虫 *Bursaphelenchus xylophilus* 和椰子红环腐线虫 *Rhadinaphelenchus cocophilus* 等。这些线虫通常为害植物的地上部分，可为害幼芽、叶片、茎、树干和种子等部位，可造成幼芽扭曲、畸形、变色，侵染叶片造成枯斑和叶尖干枯，为害树干造成整株迅速枯死。在我国为害严重的滑刃线虫是水稻干尖线虫、草莓滑刃线虫和松材线虫。

第三节 植物线虫病害的研究历史

线虫寄生人和动物的历史较早。我国最早于公元前 2700 年就有线虫寄生人的记载，在公元前 4500 年的古埃及就有动物寄生线虫的记载。植物线虫被发现是在 18 世纪末期，直到 20 世纪中叶，世界各国才对植物线虫研究普遍重视。

一、早期的观察和研究

早在 1743 年英国的科学家 Needham 发现在小麦的瘪病粒里有小的蠕虫，这就是小麦粒线虫，然而，他当时并没有证明或提出线虫就是瘪粒小麦的病原（图 1-2）。在 1855 年英国的伯克利（Berkeley）报道温室里的黄瓜根部有根结，并发现根结里有小的线虫，即根结线虫（图 1-3）。1857 年德国的库恩（Kuh）报道在起绒草 *Dipsacus fullonum* 上发现茎线虫，当时定名为 *Anguillula dipsaci*，即现在的起绒草茎线虫。在 19 世纪中叶，欧洲的甜菜根部受到严重为害并在甜菜根部发现线虫，这种线虫几乎毁灭了当时欧洲的甜菜生产和制糖工业，引起人们的高度重视，1859 年德国的沙赫特（Schacht）首次报道了甜菜发生根线虫病，并进行了比较详细的研究。1871 年施密特（Schmidt）用沙赫特的名字“Schacht”将这种线虫定名为甜菜根线虫（即甜菜胞囊线虫）。1871 年库恩首次利用二硫化碳熏蒸防治甜菜根线虫，很多线虫学家对甜菜胞囊线虫的系统研究，有力地推动线虫学科的发展。1865 年 Bastian 撰写了 *Anguillulidae* 方面的专著，描述了 100 个新种，这部专著可以算作是线虫科学的开端。1880

年捷·曼 (J. G. de Man) 撰写了关于土壤、植物、淡水线虫的专著，他的模式标本至今保存在阿姆斯特丹的博物馆内，他提出的用于线虫形态分类的捷·曼 (de Man) 公式至今还被人们广泛应用。

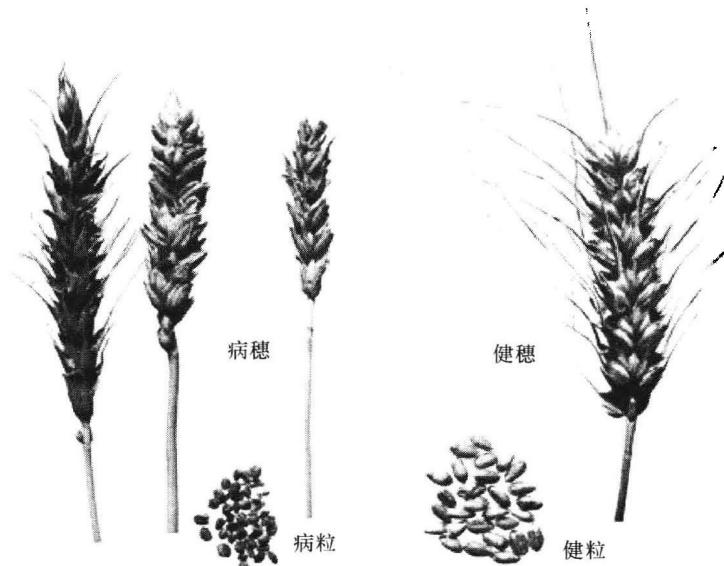


图 1-2 小麦粒线虫病

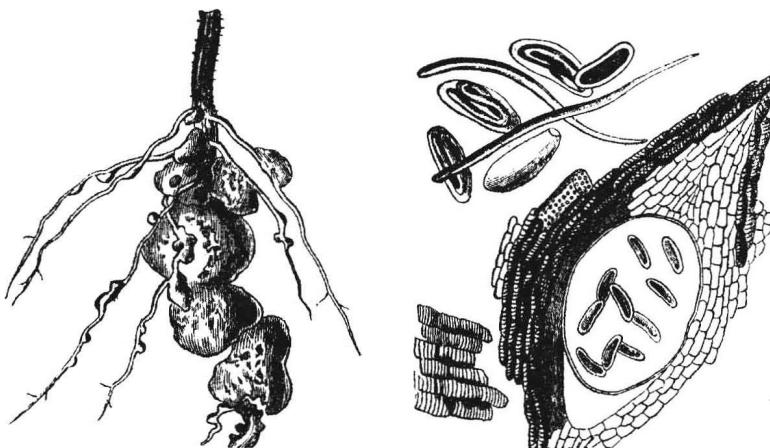


图 1-3 黄瓜根结线虫为害状和根结内的线虫

二、传统的线虫学

进入 20 世纪，植物线虫学发展较快。著名线虫学家科布 (N. A. Cobb) 担任美国农业部线虫学实验室主任，他在线虫学方面做了大量细致的研究工作，于 1893 年撰写了介绍澳大利亚和斐济线虫的专著，1913 年、1920 年又撰写了植物线虫方面的专著，由于科布这些杰出的工作，他被称为北美线虫学之父 (图 1-4)。在他的倡导下美国农业部于 1918 年在犹他州盐湖城建立起第一个线虫学实验室，索恩 (G. Thorne) 也在犹他州盐湖城开始了甜菜胞囊线虫的防治和线虫分类研究。1922 年斯坦纳 (G. Steiner) 和克里斯蒂 (J. R. Christie) 都来到科布的

实验室，在科布之后成为实验室的领导者，主要从事分类工作。美国另一位著名学者奇特伍德 (B. G. Chitwood) 先是在长岛研究茎线虫，后来研究马铃薯金线虫，他的最重要贡献是于 1950 年撰写植物线虫学的经典著作 *Introduction to Plant Nematology* (《植物线虫学导论》)，在这部书里奇特伍德提出了自己的线虫分类系统，这是一部关于线虫形态学和分类学的最重要的参考书。艾伦 (M. W. Allen) 于 1948 年在加利福尼亚大学伯克利分校首先开设线虫学的正式课程，艾伦在索恩的指导下学习线虫学，美国早期的线虫学工作者大都是科布、索恩和奇特伍德培养的，到了 50 年代才陆续培养正式的研究生。1961 年美国线虫学会 (Society of Nematologists, SON) 成立，1969 年正式创办了美国《线虫学杂志》 (*Journal of Nematology*)。

俄罗斯的线虫学发展较晚，直到 19 世纪最后 10 年才有人报道根结线虫和胞囊线虫的为害，这些线虫病害的描述都是凭肉眼的直观观察。俄罗斯和前苏联线虫学的发展是与两位伟大的线虫学家的贡献分不开的，即菲利普耶夫 (I. N. Filipjev, 1889~1940) 和帕拉莫诺夫 (A. A. Paramonov, 1891~1970)。菲利普耶夫在线虫学方面做了大量的研究工作，他的第一篇论文发表于 1918 年，第二篇是有关海水自由线虫的，于 1921 年发表，描述 100 个新种，在那个时代是极为宝贵的，至今仍被认为是经典之作。在植物线虫学方面他做了大量的工作，1934 年撰写了《农业有害和有益的线虫》专著，这部专著成为俄罗斯和其他国家的线虫学教科书。1941 年他的著作由斯胡尔曼斯·斯捷霍文 (Schuurmans Stekhove) 整理扩充再版。菲利普耶夫根据生物之间的关系和大量的科学资料，建立了线虫的形态学基础。在菲利普耶夫之后，帕拉莫诺夫对苏联线虫学的发展作出了重大贡献，1937 年他成为季米里亚捷夫农学院的达尔文主义教授，1941 年成为动物学教授，1952 年起成为苏联科学院蠕虫学实验室植物蠕虫学领导人，他和他的小组重点研究植物线虫学，他的第一部生态学经典著作于 1952 年出版。

进入 20 世纪，欧洲的线虫学得到普遍发展，主要是在英国、德国和荷兰发展较好，英国人主要研究马铃薯胞囊线虫和燕麦胞囊线虫，德国人在甜菜胞囊线虫研究方面，荷兰人在分类研究方面做了大量的工作，涌现出一批线虫学专家。比较突出的是英国的古迪 (T. Goodey, 1885~1953)，他曾担任英国洛桑试验站线虫系主任，从事线虫学研究 30 余年，开展了大量的线虫学研究工作，发表了许多有价值的研究论文，撰写了《植物线虫及其所致病害》 (*Plant Parasitic Nematodes and the Diseases They Cause*, 1933) 和《土壤和淡水线虫》 (*Soil and Freshwater Nematodes*, 1951) 两部著作。英国当时还有几位有影响的线虫学家，如富兰克林 (M. T. Franklin)、芬威克 (D. W. Fenwick) 等。



图 1-4 北美线虫学之父——科布

(Nathan Augustus Cobb, 1859~1932)

科布于 1889 年在德国 Jena 大学获得博士学位，1907 年在美国 USDA 工作，担任线虫学实验室主任。他是美国研究和训练第一代线虫学家的负责人，是北美线虫学之父。他的贡献在于对 1000 多种线虫的解剖学和形态学研究，1910 年从日本向美国运送的樱树苗中发现根结线虫，1912 年与他人合作共同起草了植物检疫法规，1913 年发表了线虫取样分离技术和显微学方法



图 1-5 朱凤美教授 (1895~1970)

朱凤美教授为中国植物病理学奠基人之一。1937年，国民政府农林部中央农业实验所的朱凤美教授在贵州工作，了解到当地小麦线虫病严重，对小麦线虫病开展了比较系统的研究。在明确线虫病的分布及为害规律的基础上，绘制了小麦线虫病的全国分布图，为当时制订防治策略，设计防治措施提供了依据。为适应处理大量麦种的需要，他联合机械专家，根据凹孔、分离形状相异的麦穗的原理，首创线虫汰除器。中华人民共和国成立后，他继续研究改进汰除器，由木质改为铁质，每小时可汰除麦种 250~500kg，汰除虫率高达 99.9% 以上，且可汰除大部分发育不良麦粒以及杂草种子，发挥大粒麦种生产的潜力，仅大粒种子即较一般种子增产 10.5%。线虫汰除器的创制，为我国创造了全面防治小麦线虫病的简易技术设备，受到国内外专家重视。他写成论文在美国《植物病理学报》上发表

的研究，系统地观察了线虫的形态、生物学特性和生态，研究了线虫与寄主植物的相互关系，以及药剂防治和农业技术措施综合防治等。自 1956 年起，天津地区对水稻干尖线虫进行研究，提出变温浸种是有效和实用可行的防治措施，在生产上大面积推广。陈善铭等从 1954 年起在华北地区研究粟线虫病，确定病原线虫为贝西拟滑刃线虫 *Aphelenchoides besseyi*，研究其寄生方式、传播途径、发病环境条件等，并研究了以种子处理为主的综合防治措施，取得了良好的防治效果。1961 年张岳等在青岛研究甘薯根结线虫的形态、生活史、为害习性以及综合防治。1965 年沈阳农学院毕志树、李进编写的《植物线虫学》(中国农业出版社)，对我国线虫

第二次世界大战期间，各国线虫学的发展普遍受到影响，战争结束后各国陆续开始恢复线虫研究，1955 年建立了欧洲线虫学会，1956 年在荷兰创办了《线虫学》(Nematologica) 杂志。

我国线虫学发展较晚，1916 年章祖纯发表报告，报道北京地区发生小麦粒线虫病。方伯谦和刘介然自 1931 年开始进行小麦粒线虫的抗性试验，鉴定出 3 个抗病品种。1932 年涂治报道我国南方番茄发生根结线虫病，而且危害较重。沈宗翰等于 1934 年报道对小麦粒线虫较抗的 Kanred 品种颖尖很长，高度感病品种颖尖很短。1935 年李来荣在广东首次研究了柑橘根线虫病。1938 年李来荣和李德铨发表了“广东经济植物及杂草根上的线虫”的报告。当时国民政府农林部中央农业实验所的朱凤美教授自 1937 年起开始研究小麦粒线虫(图 1-5)，1940 年与蹇先达等人合作，研制出小麦粒线虫虫瘿汰除器，汰除率达 99% 以上。朱凤美 1945 年发表有关小麦粒线虫病的分布及防治方面的论文，总结 10 余年的研究成果，用大量的调查研究资料系统全面地论述小麦粒线虫病的病名、症状、病原、并发病主要传染途径、轮作、田间卫生、种子处理及抗病品种选育等，是我国线虫学方面的系统研究成果。

张绍钫和侯同文在 1937 年曾指出华北地区发生的小麦密穗病与小麦粒线虫有一定关系。周家炽于 1946 年通过接种试验证实小麦密穗病细菌是随小麦粒线虫侵入的，这一发现对防治小麦密穗病有重要指导意义。

新中国成立后，我国植物线虫的研究和防治工作得到很大发展，华北和东北的农科院所或试验场自 1949 年起分别研究小麦粒线虫病问题，自 1951 年起，在山东、河北、河南、黑龙江和甘肃等省试验一系列种子处理的方法，在控制小麦粒线虫病方面均取得较好效果。1951 年起华北地区广泛开展花生根结线虫病

学的发展起到了很好的推动作用。

1966 年以前我国的线虫学发展比较缓慢，缺少系统的基础研究。1966~1976 年十年“文化大革命”，像其他学科一样，线虫学科的发展受到影响，除了少数重要的线虫病害的防治研究工作外，其他深入的研究工作无法开展。1979 年以后，有些省市开始重建线虫学科的工作，立项研究，有些大学开设线虫学课程，培养研究生。农业部植物检疫总所委托华南农业大学主办全国性的线虫普查工作，不仅鉴定线虫种类，同时也培训一批专业人员。20世纪 80 年代初开始选派人员出国进修。1987 年 11 月在广西桂林召开了全国第一届线虫学学术研讨会，1992 年 11 月在广东江门市召开第二届研讨会，成立线虫学专业委员会筹备小组，1994 年 10 月在安徽黄山召开第三届研讨会，正式成立线虫学专业委员会，主任委员为华南农业大学的冯志新教授。自 1978 年以来我国线虫学发展比较迅速，在线虫分类、生理、生化、生态、寄主抗性筛选、抗病遗传和育种、抗性机制、杀线剂的药效测定等方面都做了许多系统的研究工作。近年来，在生物防治、分子生物学技术等方面也进行了一些有益的探讨。1999 年张绍升编著的《植物线虫病害诊断与治理》由福建科学技术出版社出版。1999 年在昆明的第五届全国植物线虫学学术研讨会上增补刘维志为副主任委员。2000 年，刘维志主编的《植物病原线虫学》由中国农业出版社出版。2000 年，谢辉主编的《植物线虫分类学》由安徽科技出版社出版。2001 年，冯志新教授主编的《植物线虫学》教材由中国农业出版社出版。2001 年 8 月，在沈阳农业大学召开了第六届全国植物线虫学学术研讨会。2004 年刘维志主编了《植物线虫志》（中国农业出版社），2004 年刘维志主编了《中国检疫性植物线虫》（中国农业科学技术出版社）。2004 年 8 月在青岛市莱阳农学院举办了第七届全国植物线虫学学术研讨会，进行了植物线虫学专业委员会换届，选举了由廖金铃担任主任委员，段玉玺、彭德良担任副主任委员的新一届线虫专业委员会。2006 年 8 月在杭州市浙江大学举办了第八届全国植物线虫学学术研讨会，并组织编写了《中国植物线虫学研究》第一卷。2008 年和 2010 年分别在广州和北京举办了第九届和第十届全国植物线虫学学术研讨会，并分别组织编写了《中国植物线虫学研究》第二卷和第三卷论文集。2007 年和 2009 年根结线虫病害和胞囊线虫病害研究分别获得了农业部行业公益性项目的支持，我国的线虫学研究队伍进一步加强，线虫学研究处于高速发展期。2007 年农业部开始启动现代农业产业技术体系工作，线虫学研究领域的部分专家进入了该体系。国家自然科学基金、行业项目、产业技术体系等多元化的研究经费支持推动了我国的植物线虫学研究的蓬勃发展。

亚洲国家以日本的线虫学研究起步较早，在分类、生理生态等领域研究成果较多，在大豆胞囊线虫、根结线虫、松材线虫等方面研究较为深入，横尾多美男于 1959 年撰写了《土壤线虫：生态与防除》一书。印度和巴基斯坦近年来线虫学发展较快，主要在分类学方面做了大量系统工作，都成立了线虫学会，1970 年日本创办了《日本线虫学杂志》（*Japanese Journal of Nematology*），印度创办了《印度线虫学杂志》（*Indian Journal of Nematology*），1983 年巴基斯坦创办了《巴基斯坦线虫学杂志》（*Pakistan Journal of Nematology*）。非洲国家的线虫学发展较慢，发展不平衡，南非和尼日利亚等国发展较好，许多国家植物线虫学研究仍是一片空白。澳大利亚和新西兰的线虫学发展较好一些，早期美国的科布等曾在那个地区工作多年，现在研究人员较多，研究水平较高。南美洲地区各国线虫学发展较晚，水平不一。1975 年美国国家发展总署拨款给北卡罗来纳州立大学的萨塞（J. N. Sasser）博士，由他主持发展中国家的根结线虫的调查工作，许多亚非拉国家的年轻线虫学工作者参加这一工作，培训了一批人才，1985 年撰写两部根结线虫专著。

三、现代线虫学发展阶段

自 20 世纪 70 年代初开始, 线虫学的发展进入现代线虫学发展阶段, 哈蒙 (R. A. Hammon) 于 1969 年发表应用扫描电子显微镜观察线虫的制样技术之后, 线虫学工作者普遍采用这一技术对线虫的细微结构进行观察, 极大地推动了线虫的分类鉴定工作。1970 年赫西 (R. S. Hussey) 和克鲁斯伯格 (L. R. Krusberg) 应用聚丙烯酰胺凝胶电泳技术分析了两种茎线虫 (*D. dipsaci* 和 *D. triformis*) 的可溶性蛋白的差异。1971 年迪克森 (D. W. Dickson) 等对根结线虫属 *Meloidogyne*、茎线虫属 *Ditylenchus*、胞囊线虫属 *Heterodera* 和拟滑刃线虫属 *Aphelenchoides* 的线虫进行了脱氢酶、酸性磷酸酶及酯酶的同工酶研究, 结果证明同工酶技术在线虫分类方面用于近缘种的鉴定和较高阶元的分类等方面具有广泛的应用前景。20 世纪 80 年代关于线虫 DNA 图谱分析开始在线虫分类领域使用。20 世纪末由于秀丽新杆线虫 *Cae-norhabditis elegans* 基因全序列的解读, 植物线虫的分子生物学研究成为新的研究热点。这些分子生物学技术的广泛应用, 各国线虫学家在植物线虫研究方面向分子领域发展, 21 世纪初, 由于科学技术的飞速发展线虫学工作者必将更深入地揭示线虫的起源进化, 完善分类系统, 寄主抗性基因的识别和抗性基因的克隆等研究工作都在积极开展。

第四节 植物线虫学展望

植物线虫学是一门新兴的学科, 经过 100 多年的发展, 人们对植物线虫的认识越来越深入。过去认为线虫的群体具有同样的代谢方式, 在杀线虫剂筛选领域中试图使用易于繁殖的秀丽新杆线虫替代植物线虫, 实际上植物线虫与腐生线虫具有较大的差别, 影响了植物杀线虫剂的开发进程, 也因此付出了沉重的代价。

近年来全球性的线虫病害逐渐成为植物保护领域中的重要病害。其中的重要原因是: ①设施农业的发展, 拓宽了寄主植物种植的空间和时间, 在温带及寒带打破了寄主植物每年冬季休耕期, 使这种专性寄生的植物线虫很容易越冬; ②对于植物线虫病害缺乏在植物生长期使用的高效低毒的杀线虫剂; ③商品交流日益频繁, 特别是各国内外的花卉贸易中种苗调运检疫非常困难, 大量传带危险性线虫; ④植物线虫的为害具有隐蔽性, 常常被误诊为生理病害。

鉴于目前农业生产的新形势和植物线虫病害发生的特点, 我国植物线虫学学科必须发挥其应有的作用。加强植物线虫学专门人才的储备和培养, 形成一支植物线虫学基础知识扎实、思路清晰、肯吃苦、组织协调能力强、富有创新精神的植物线虫学研究队伍。在植物线虫的生物学、流行规律方面加强研究, 开展各种植物的抗线虫种质资源研究, 开发出优良、多抗的作物品种。筛选分离优良的微生物资源和化合物资源, 开发出环境友好、高效低毒的生物或化学杀线虫剂。探索植物线虫群体与环境生态的关系, 有效利用环境适应性的原理和生态学原理, 加强国际间的科研合作和联合攻关, 创造新型的防控线虫的综合治理方法, 提高植物线虫病害的防治水平。

本章小结

线虫是一类分布广泛的低等无脊椎动物。线虫隶属于动物界线虫门。线虫为线形动物, 不

具有行动的足和独立的呼吸系统，除大型动物寄生线虫之外通常体型较小，多数长度小于1mm。由于线虫移动主要靠蠕动，因此，这类生物运动必须依赖水或物体上的水膜，当不具备这样的条件时，某些种类的线虫有很强的抗逆性，可以失水生存。线虫按取食习性可分为腐生线虫、真菌寄生线虫、植物线虫、捕食性线虫和动物寄生线虫。

植物线虫是线虫群体中的一小部分，大约占10%。有许多线虫不仅寄生在植物体内，而且为害植物，造成产量损失或植物产品的质量变劣，引起植物病害，人们将这类以植物为食、具有口针的线虫统称为植物病原线虫或植物线虫。几乎世界上所有的植物根部都有植物线虫的寄生。

植物线虫寄生植物后对寄主的损害主要包括两个方面：一方面是由于线虫口针的穿刺和线虫侵入寄主过程对植物细胞的机械损伤；另一方面是由于植物线虫的食道腺分泌物对植物组织的伤害。其中机械损伤较小，而食道腺分泌物对植物的影响较大。植物线虫可以寄生在植物的根系、幼芽、茎秆、叶片、花、种子和果实，对植物为害的症状是畸形、黄化、褐化或坏死、腐烂，与植物病害的症状相似，为害的过程是缓慢发生的，因此一般称为病害，而不称为虫害。植物线虫为害不仅会降低农作物的产量，还会降低农产品的品质。降低作物产量是对农业生产的直接损失。

植物线虫种类较多，其中根结线虫、胞囊线虫、滑刃线虫、茎线虫、短体线虫和伞滑刃线虫对农作物的影响较大。

由于分子生物学技术的广泛应用，各国线虫学家在植物线虫研究向分子领域发展。必将更深入地揭示线虫的起源进化，完善分类系统。现在，寄主抗性基因的识别和克隆等研究工作都在积极开展。

思 考 题

1. 什么是植物线虫？
2. 为什么植物受线虫寄生称为病害而不称为虫害？
3. 植物线虫的经济重要性如何？

主要参考文献

- 刘维志. 2000. 植物病原线虫学. 北京: 中国农业出版社: 438
- 王明祖. 1998. 中国植物线虫学研究. 武汉: 湖北科学技术出版社: 362
- 张绍升. 1999. 植物线虫病害诊断与治理. 福州: 福建科学技术出版社: 316
- 朱凤美. 1945. The prevalence of the wheat nematode in China and its control. *Phytopathology*, 35: 288-295
- Agrios G N. 2005. Plant Pathology. Burlington, MA: Elsevier Academic Press: 922
- Luc M, Sikora R A, Bridge J. 1990. Plant Parasitic Nematodes in Subtropical and Tropical Agriculture. CAB International, UK Aberystwyth: Cambrian Printers
- Zhou J Z. 1946. A note on the relation of nematode (*Tylenchus tritici*) to the development of the bacterial disease of wheat caused by *Bacterium tritici*. *Ann. Appl. Biol.*, 33: 446-449