

小麦孢囊线虫病综合防治研究进展

张洁,杨丽荣,夏明聪,孙润红,武超,薛保国*

(河南省农业科学院 植物保护研究所/河南省农作物病虫害防治重点实验室/农业部华北南部农作物有害生物综合治理重点实验室/河南省作物保护国际联合实验室,河南 郑州 450002)

摘要:小麦孢囊线虫病是我国小麦生产上的重要病害,生产上亟需安全有效的防治方法。从选育和利用抗病品种、农业防治、化学防治以及生物防治4个方面对小麦孢囊线虫病的相关防治研究进展进行论述,并探讨了小麦孢囊线虫病综合治理的发展趋势,以期为小麦孢囊线虫病的综合治理提供参考依据。

关键词:小麦孢囊线虫病;发生;综合防治

中图分类号:S435.121 **文献标志码:**A **文章编号:**1004-3268(2017)05-0008-07

Research Progress of Integrated Management of Cereal Cyst Nematode

ZHANG Jie, YANG Lirong, XIA Mingcong, SUN Runhong, WU Chao, XUE Baoguo*

(Institute of Plant Protection Research, Henan Academy of Agricultural Sciences/Henan Key Laboratory for Control of Crop Diseases and Insect Pests/IPM Key Laboratory in Southern Part of North China For Ministry of Agriculture/International Joint Research Laboratory for Crop Protection of Henan, Zhengzhou 450002, China)

Abstract: The cereal cyst nematode (CCN) has become a major constraint on cereal production in China. A safe and effective control method is urgently needed. In this study, the research progress in developing and using resistant variety, agricultural control, chemical control and biological control of CCN was reviewed, and the development trend of CCN integrated management was discussed, so as to provide references for integrated management of CCN.

Key words: cereal cyst nematode; occurrence; integrated management

小麦孢囊线虫病(cereal cyst nematode,CCN)是由禾谷孢囊线虫引起的一种土传线虫病害,在全世界近50个国家和地区均有发生和危害,每年给全球的粮食生产带来严重的经济损失^[1-2]。禾谷孢囊线虫是一个复合种群,由12个有效种和几个未定种组成,在世界范围内危害较为严重的主要有燕麦孢囊线虫(*Heterodera avenae*)、菲利普孢囊线虫(*H. filipjevi*)和麦类孢囊线虫(*H. latipons*)3个种^[1]。其中,燕麦孢囊线虫在我国危害范围最广,造成产量损失最严重。我国于1989年在湖北省天门市首次发现燕麦孢囊线虫^[3],随后其危害在我国呈逐渐扩大之势,陆续又在河南、河北、北京、内蒙古、青海、安徽、山

东、陕西、甘肃、江苏、山西、天津、宁夏、西藏和新疆等15个省(市、区)发现该病^[4-11]。2010年,我国在河南许昌首次发现菲利普孢囊线虫^[12-13],后来又陆续在河南省禹州、延津、卫辉、洛阳、博爱、临颍、商丘等地^[14]以及青海省和宁夏回族自治区^[15]发现该线虫,其严重威胁着我国小麦的安全生产。针对小麦孢囊线虫病在我国发生和危害日益严重的现状,对小麦孢囊线虫病防治方法的研究进展进行了综述,以期为小麦孢囊线虫病的有效治理提供参考。

1 小麦孢囊线虫病的危害

禾谷孢囊线虫是一类固着性内寄生线虫^[16],主

收稿日期:2016-12-28

基金项目:农业部“948”引进技术项目(2014-Z63);河南省重大科技专项(141100111100)

作者简介:张洁(1988-),女,河南虞城人,助理研究员,博士,主要从事植物寄生线虫综合防治研究。

E-mail:zhangjie656@126.com

*通讯作者:薛保国(1957-),男,河南汝南人,研究员,博士,主要从事分子微生物学研究。E-mail:13613714411@163.com

要通过侵染小麦的根部吸取寄主的营养进行发育和繁殖,并且抑制小麦植株的根系发育和营养吸收,造成严重减产^[17]。小麦被孢囊线虫侵染后,在不同生长期所表现出来的病害症状不同。在苗期,田间病苗瘦弱矮化,生长稀疏,似缺水缺肥状,根系侧根较多,呈二叉型。在返青拔节期,病株叶片发黄,生长势弱,分蘖减少,根系形成大量根结,严重时形成须根团。抽穗期至扬花期,在病株根部可见卵梨形的白色孢囊,这是识别该病的重要标志,后期孢囊成熟后变成褐色并从根部脱落至土壤中^[18]。另外,线虫侵染小麦根部造成的伤口会促进其他病原真菌以及病原细菌的侵染,加重小麦产量的损失。据报道,由燕麦孢囊线虫引起的小麦孢囊线虫病每年对全球粮食生产造成约780亿美元的经济损失^[19]。在我国河南麦区,小麦孢囊线虫病造成小麦减产18%~35%,在河北麦区造成减产15%~20%,在北京麦区造成减产11%~18%,在青海麦区造成减产10%~28%^[15]。目前,小麦孢囊线虫病已经成为我国小麦生产上的主要病害,对我国的粮食安全生产和经济健康发展存在着严重威胁,亟需一种安全有效的防控方法。

2 小麦孢囊线虫病的综合防治

小麦孢囊线虫病是一种土传的积年流行病害,具有逐年加重的趋势。生产上应采取种植抗(耐)病品种、加强栽培管理、生物防治等措施对发生小麦孢囊线虫病的田块进行综合治理,最大程度上减轻小麦孢囊线虫病的危害。

2.1 选育和利用抗(耐)病品种

选育和利用抗(耐)病品种是防治小麦孢囊线虫病的一种经济、安全和有效的措施^[20]。在澳大利亚等国家,利用抗病品种已经能很大程度上控制小麦孢囊线虫病的发生和危害^[21-22]。然而,目前我国农业生产上主推的小麦品种抗性普遍较差,还没有发现免疫品种。郑经武等^[23]对22个我国主推的小麦品种和25份来自澳大利亚的麦类作物抗性材料进行抗性鉴定,结果发现,国内小麦品种大多数中度感病,只有扬州5号和郑州831明显抗病,而澳大利亚的材料多数表现抗病。王振跃等^[24]在田间条件下鉴定了10个小麦品种和种质材料对*H. avenae*的抗性,结果显示,只有CD01和CD1234感病较轻。刘炳良等^[25]分别在温室和田间病圃鉴定了40个小麦品种对*H. avenae*的抗性,发现室内接种条件下华麦1号、温粮58和豫麦66-18系表现高抗,而田间病圃中仅华麦1号表现抗病。赵洪海等^[26]采用室

外盆栽和田间自然病圃等方法鉴定了山东省主要小麦品种对*H. avenae*的抗性,结果表明,山东省主要小麦栽培品种均感小麦孢囊线虫病。邢小萍等^[27]测定了河南省47个主推小麦品种对*H. avenae*和*H. filipjevi*的抗性,结果显示,仅有少数品种表现一定抗性,多数品种表现感病,其中,太空6号和中育6号对*H. avenae*和*H. filipjevi*的抗病性较好。

在小麦属(*Triticum*)中,孢囊线虫的抗性资源比较匮乏,但是黑麦、大麦以及山羊草等小麦野生近缘属种中蕴藏着丰富的抗性资源,因此,从小麦野生近缘属种中寻找抗性基因并转入栽培小麦中,对小麦品种改良和控制小麦孢囊线虫病具有重要意义。目前,正式命名的禾谷孢囊线虫抗性基因大多来自小麦野生近缘植物,例如,在大麦中已发现4个抗线虫基因*Hal1*、*Ha2*、*Ha3*、*Ha4*^[28];在偏凸山羊草(*Aegilops ventricosa*)中鉴定出*Cre2*、*Cre5*和*Cre6*等多个抗性基因^[29];节节麦(*Ae. tauschii*)携有*Cre3*和*Cre4*基因^[30];易变山羊草(*Ae. variabilis*)含有*CreX*和*CreY*基因^[31]等。Yu等^[32]将易变山羊草与普通小麦杂交,得到了具有抗线性的小麦异位系和异源附加系,并且将抗性基因*Rkn-mnl*定位于3Sv染色体上。Eastwood等^[30]通过有性杂交将*Cre3*和*Cre4*基因转入小麦中,并选育出一系列抗线新品种。袁虹霞等^[33]测定了国际小麦玉米改良中心(CIMMYT)提供的75份小麦抗土传病害种质资源材料对*H. filipjevi*的抗性,发现6R(6D)等6份材料对*H. filipjevi*具有较好且稳定的抗性。张佳佳等^[34]研究发现,簇毛麦(*Dasyperym villosum*)高抗*H. filipjevi*,并推测簇毛麦6VL染色体上可能含有抗*H. filipjevi*的基因。邢小萍等^[35]从34份卵穗山羊草(*Ae. geniculata* Roth)材料中筛选到6份对*H. filipjevi*表现较好抗性的种质材料,并且推测卵穗山羊草7U^g和5M^g染色体上可能存在抗性基因。因此,积极发掘小麦近缘物种中的禾谷孢囊线虫新抗源是我国抗小麦孢囊线虫病育种工作中极为迫切的任务。

尽管对小麦抗性材料选育和利用的研究较多,但是关于小麦抗孢囊线虫的机制研究较少。吴绪金等^[36]发现,抗性品种的侧根数量比感病品种少,抗病品种的侧根表皮细胞排列紧密且间隙较小,而感病品种表皮细胞排列疏松且间隙较大。崔磊等^[37]研究发现,高抗材料小麦-黑麦6R(6D)代换系的根系根尖周围吸引的线虫数明显少于其他品种,而且线虫侵入根后发育受阻,导致根系上形成的孢囊较少。Andres等^[38]发现,含有抗性基因*Cre2*的小麦被*H. avenae*侵染后,其根部发生过敏反应并且根

部的过氧化物酶、酯酶和超氧化物歧化酶的活性比感病品种明显增强。Seah 等^[39]发现,抗病品种和感病品种受 *H. avenae* 侵染后,根内形成合胞体的位点和代谢活跃度存在差异。小麦品种抗禾谷孢囊线虫机制的深入研究对培育和利用抗病品种具有重要意义。

2.2 农业防治

2.2.1 休耕与轮作 目前,我国小麦主产区通常采用连作的种植制度,造成土壤中的孢囊基数逐年增加,产量损失逐年加重。休耕可以使小麦孢囊线虫失去寄主植物,从而显著降低田间孢囊线虫的种群密度,是防治小麦禾谷孢囊线虫病的有效方法。研究表明^[40],休耕 1 a 土壤中的卵密度减少 84%,休耕 2 a 后减少 95%。但是,由于我国经济发展水平的限制,休耕在我国难以实施。将小麦与非寄主植物合理轮作也可以显著降低田间小麦孢囊线虫的群体数量,而且轮作时间越长,线虫的群体密度减少得越明显。欧洲学者研究发现,为期 4 a 的轮作能够有效地抑制线虫病害的发生^[1]。在我国,小麦与绿豆、胡萝卜等作物轮作 3 a,或者油菜、棉花、谷子等作物连作 2 a 后种植小麦,均能大大减少土壤中的孢囊量,减轻小麦孢囊线虫病的危害^[41]。因此,可以结合当地生产情况,实施小麦与非寄主植物的合理轮作,降低小麦禾谷孢囊线虫的群体密度,同时除掉田块中的禾本科杂草,防止野燕麦等杂草成为孢囊线虫的临时寄主,最大程度上减轻小麦孢囊线虫病的发生^[42]。

2.2.2 合理施肥 小麦孢囊线虫通过根系侵入植株,影响根系的生长发育并抑制植株对水肥等营养元素的吸收。合理施肥和改善土壤中的有机质含量能够保证小麦生长过程中所需的养分,促进植株的生长发育,增强小麦的耐病性,从而减少线虫危害。杨卫星等^[43]研究了田间条件下施用不同肥料对小麦孢囊线虫的影响,结果发现,施用尿素和过磷酸钙明显减轻了病害的发生,而施用硫酸钾却能加重小麦孢囊线虫病的发生。尿素对线虫病害的抑制机制可能是土壤中的脲酶分解尿素产生对线虫不利的氨气,另外,尿素还促进根系发育,增加根系分泌物和寄生真菌的数量,从而抑制小麦孢囊线虫病的发生^[44]。因此,适量增施氮肥、磷肥以及有机肥,并控制钾肥的使用量是生产中减轻小麦孢囊线虫病的有效措施。

2.2.3 播后镇压 播种后镇压对小麦孢囊线虫病具有一定的防治效果。李洪连等^[45]发现,播种后镇压处理的防治效果与 5% 神农丹颗粒剂拌种处理相

当,并且具有成本低、无污染、易操作的特点。其机制可能是播种后镇压能够减小土壤孔隙,并影响土壤的透气性,形成不利于小麦孢囊线虫存活、孵化和侵染的土壤环境,从而抑制小麦孢囊线虫病害的发生。另外,镇压还可以起到抗旱保墒、壮苗控旺、减少冻害等效果。

2.3 化学防治

施用化学杀线剂是目前农业生产上防治小麦孢囊线虫病的主要方法,国内常用的杀线剂主要有 10% 灭线磷、5% 涕灭威以及 10% 嘧唑磷等。吴绪金等^[46]研究了不同化学杀线剂在田间条件下对小麦孢囊线虫的防治效果,结果发现,防效最高的药剂是 15% 铁灭克颗粒,孢囊减退率达到 95.29%,其次是 5% 线敌颗粒剂和 10% 福气多颗粒剂。另外,在小麦孢囊线虫病重发田,利用 0.5% 阿维菌素颗粒剂进行土壤处理也能明显抑制小麦孢囊线虫病的发生^[47]。虽然这些杀线剂通过土壤熏蒸的方法能在一定程度上有效防治小麦孢囊线虫,但由于其成本高、高毒高残留、污染环境并且危害人畜健康,不适宜大面积的推广应用。筛选和开发高效低毒的化学杀线剂是小麦孢囊线虫防治上的重要课题。Dababat 等^[48]发现,杀菌剂涕必灵对小麦孢囊线虫具有明显的抑制作用,而杀菌剂的毒性与常规使用的杀线剂相比通常较低,所以在找到更为温和的化学药剂之前,可以筛选利用具有杀线活性的杀菌剂来防治小麦孢囊线虫。Pokhare 等^[49]发现,化学诱导物茉莉酸、水杨酸和 DL-b-n-丁酸能够诱导小麦对 *H. avenae* 的抗性,化学诱导后小麦的防御酶如过氧化物酶、多酚氧化酶、苯丙氨酸裂解酶以及脂氧合酶的活性均显著增强,其中脂氧合酶的活性增加最多,达到 270%。郝瑞等^[50]发现,甘肃农业大学种衣剂Ⅲ号对 *H. avenae* 具有显著的防治效果,而且其用量少、成本低、毒性小、土壤残留少,可以进一步开发利用。

2.4 生物防治

植物寄生线虫的生物防治是通过天敌生物的作用减少线虫的数量或者减轻线虫的危害程度,作用方式包括寄生作用、竞争作用、产生毒素、促进植物生长以及诱导植物产生抗性。利用天敌防控有害线虫,能够减少化学农药的使用,对环境友好且对人畜无害,也不会引起线虫的抗性。因此,利用生物防治的方法治理小麦孢囊线虫病与现代农业的可持续发展战略相符,逐步成为防治小麦禾谷孢囊线虫的重要措施。

生防资源如生防真菌、细菌和放线菌等都已被

广泛应用于植物寄生线虫病害的生物防治中,并已在生产实践中获得一定的效果,其中淡紫拟青霉(*Paecilomyces lilacinus*)、坚强芽孢杆菌(*Bacillus firmus*)、巨大芽孢杆菌(*B. megaterium*)、厚垣轮枝菌(*Verticillium chlamydosporium*)等^[51]已被开发为商品制剂应用于根结线虫的生物防治。但是关于小麦孢囊线虫的生物防治研究较少,其具有很大的开发利用空间。

2.4.1 利用真菌防治小麦孢囊线虫病 线虫的生防真菌包括专性寄生菌、机会寄生菌、捕食真菌和内寄生真菌^[52]。Ismail等^[53]研究了*H. latipons*病土中卵寄生菌的多样性,结果显示,镰刀菌(*Fusarium* sp.)和枝顶孢(*Acremonium* sp.)的分离频率最高。Kerry等^[54]发现,厚垣轮枝菌能使*H. avenae*侵染的病田中孢囊减少40%以上。Stein等^[55]测定了从*H. avenae*的孢囊和卵中分离出的镰刀菌、腐霉(*Pythium* sp.)和轮枝菌(*Verticillium* sp.)等生防真菌对小麦孢囊线虫的防治效果,结果发现,孢囊减退率最高能达98%。Khan等^[56]在*H. avenae*侵染的大麦田中施用了食线虫真菌淡紫拟青霉和松环单顶孢(*Monacrosporium lysipagum*),病田中的孢囊减退率达到65%。Zhang等^[57]发现,长枝木霉(*Trichoderma longibrachiatum*)对*H. avenae*具有强烈寄生作用,并且其分泌的几丁质酶能够降解孢囊。另外,从小麦孢囊线虫上分离的生防真菌如层出镰刀菌(*Fusarium proliferatum*)、毛壳菌(*Chaetomium* sp.)、茄匍柄霉(*Stemphylium solani*)、球孢白僵菌(*Beauveria bassiana*)、草酸青霉(*Penicillium oxalicum*)和茄科镰刀菌(*Fusarium solani*)对小麦孢囊线虫都具有较好的防治效果,孢囊减退率均达到35%以上^[58-59]。

2.4.2 利用细菌防治小麦孢囊线虫病 植物寄生线虫的细菌生防因子包括专性寄生细菌[主要包括巴氏杆菌(*Pasteuria* sp.)]、机会细菌、促植物生长细菌和内寄生细菌[主要包括芽孢杆菌(*Bacillus* sp.)和假单胞菌(*Pseudomonas* sp.)]^[60]。Davies等^[61]发现,*Pasteuria* sp.可以寄生*H. avenae*并且阻止38%~56%的线虫侵入小麦根部;Gokte等^[62]报道,枯草芽孢杆菌(*B. subtilis*)的发酵滤液对*H. avenae*的二龄幼虫具有强烈的抑制作用;Bansal等^[63]施用圆褐固氮菌(*Azotobacter chroococcum*)后,病田中的孢囊减退率达到48%;Zhang等^[64]发现,木糖氧化无色菌(*Achromobacter xylosoxidans*)和蜡质芽孢杆菌(*B. cereus*)拌种处理对田间*H. avenae*和*H. filipjevi*都具有较好的防治效果,孢囊减退率都达到40%以

上。这些生防细菌主要是通过产生次级代谢物如酶类和毒素来抑制卵孵化或直接杀死二龄线虫^[65],例如荧光假单胞菌(*P. fluorescens*)产生的2,4-二乙酰基间苯三酚是一种对植物寄生线虫具有强烈致死作用的次级代谢物^[66],另外,*Bacillus* sp.通过分泌丝氨酸蛋白酶分解线虫的角质层和胶原质而杀死线虫^[67]。

2.4.3 利用放线菌防治小麦孢囊线虫病 Yavuzslanoglu等^[68]测定了126株放线菌菌株对*H. filipjevi*二龄线虫的致死作用,发现所有的活性菌株均为链霉菌(*Streptomyces* sp.)。Zhang等^[69]发现,从*H. filipjevi*孢囊上分离到的环状链霉菌(*S. anulatus*)对*H. avenae*和*H. filipjevi*均具有较好的防治效果。放线菌产生的大多数次级代谢物都具有强烈活性,特别是*Streptomyces* sp.能够产生很多重要的抗生素,其中南昌霉素(*nanchangmycin*)和美倍霉素(*milbemycin*)已被证实对多种植物寄生线虫具有较强的拮抗作用^[70-71]。另外,从除虫链霉菌(*S. avermitilis*)中分离的阿维菌素能够有效地抑制线虫病害的发生并已经被大规模商业化生产^[72],阿维菌素的成功开发和使用促使人们从*Streptomyces* sp.中寻求更多线虫的拮抗物质^[73]。

3 问题与展望

随着全球气候变暖以及土壤干旱缺水范围的逐渐扩大,小麦禾谷孢囊线虫病在全球小麦主产区快速暴发和流行^[74]。跨区作业如联合收割机的广泛使用也为小麦孢囊线虫的快速蔓延提供了有利条件^[42]。然而,由于农民和基层农业技术人员对线虫病害认识不足,而且小麦孢囊线虫病在田间的危害症状与施肥不均、缺素以及小麦黄矮病的症状相似,使得小麦孢囊线虫病的发生被长期忽视。小麦孢囊线虫病已经成为我国小麦生产上的主要病害,各地区和各级部门必须高度重视小麦禾谷孢囊线虫病对我国小麦安全生产造成的潜在威胁,采取有效措施防止病情扩大和蔓延。

目前,我国农业生产上对植物寄生线虫的防治仍没有理想的方法,化学防治的效果也很低。随着农业现代化、减少农药和化肥使用量及生态文明建设的提出,农业生产中针对小麦孢囊线虫病的防治,应当建立以生物防治为主,集成和优化农业防治,选育抗(耐)病品种的生态控制的综合防治策略,因地制宜调整防治方案。目前我国主推的小麦品种抗性普遍较差,各地区应根据当地的自然条件加强小麦孢囊线虫抗(耐)病品种的选育工作。生防微生物

是研究生物抗线虫制剂的主导方向,应加强生防资源筛选、生防制剂开发和利用技术研究,开发能够应用于生产实践的生防制剂,为农业生产服务。

参考文献:

- [1] Nicol J M, Rivoal R. Global knowledge and its application for the integrated control and management of nematodes on wheat [M]//Integrated management and biocontrol of vegetable and grain crops nematodes. Dordrecht, the Netherlands: Springer, 2008: 251-294.
- [2] Meagher J W. World dissemination of the cereal-cyst nematode (*Heterodera avenae*) and its potential as a pathogen of wheat [J]. Journal of Nematology, 1977, 9(1): 9-15.
- [3] 陈品三,王明祖,彭德良. 我国小麦禾谷孢囊线虫(*Heterodera avenae* Wollenweber)的发现鉴定初报[J]. 中国农业科学, 1991, 24(5): 89-91.
- [4] 王振跃,王守正,李洪连,等. 河南省小麦孢囊线虫病的初步研究[J]. 华北农学报, 1993, 8(S1): 105-109.
- [5] 陈新,周洪友,马玺. 内蒙古中西部地区小麦禾谷孢囊线虫的发生分布[J]. 植物保护, 2009, 35(5): 114-117.
- [6] 刘维志,刘修勇,栾兆杰. 山东省菏泽市郊麦田发现燕麦胞囊线虫(*Heterodera avenae*) [J]. 莱阳农学院学报, 2005, 22(4): 266-269.
- [7] 李红梅,王暄,裴世安,等. 江苏省小麦孢囊线虫病发生情况初步调查[J]. 植物保护, 2010, 36(6): 172-175.
- [8] 彭德良,黄文坤,叶文兴,等. 宁夏回族自治区首次发现小麦禾谷孢囊线虫[C]//中国植物病理学会. 中国植物病理学会 2010 年学术年会论文集. 北京:中国农业科学技术出版社, 2010.
- [9] 彭德良,黄文坤,孙建华,等. 我国天津发现小麦禾谷孢囊线虫[M]//廖金铃,彭德良,段玉玺,等. 中国线虫学研究(第四卷). 北京:中国农业科学技术出版社, 2012: 162-163.
- [10] 李慧霞,柳永娥,魏庄,等. 新疆和西藏发现禾谷孢囊线虫[M]//廖金铃,彭德良,段玉玺,等. 中国线虫学研究(第四卷). 北京:中国农业科学技术出版社, 2012: 164-165.
- [11] 彭德良,李惠霞,王锡锋,等. 我国小麦禾谷孢囊线虫的新发生分布地区 [M]//廖金铃,彭德良,段玉玺. 中国线虫学研究(第二卷). 北京:中国农业科学技术出版社, 2008: 344-345.
- [12] Li H L, Yuan H X, Sun J W, et al. First record of the cereal cyst nematode *Heterodera filipjevi* in China [J]. Plant Disease, 2010, 94(12): 1505.
- [13] Peng D L, Ye W X, Peng H, et al. First report of the cyst nematode (*Heterodera filipjevi*) on wheat in Henan Province, China [J]. Plant Disease, 2010, 94(10): 1262.
- [14] 袁虹霞,侯兴松,付博,等. 豫北及冀南地区 4 个小麦禾谷孢囊线虫群体的种类鉴定 [J]. 植物病理学报, 2012, 42(2): 219-224.
- [15] Peng D L, Peng H, Huang W K. Occurrence, distribution and integrated management of the cereal cyst nematodes (*Heterodera avenae* & *H. filipjevi*) in China [C]//Proceedings of the fifth international cereal nematode initiative workshop. Ankara, Turkey: [s. n.], 2015: 17-24.
- [16] Rivoal R, Nicol J M. Past research on the cereal cyst nematode complex and future needs [M]//Riley I T, Nicol J M, Dababat A A. Cereal cyst nematodes: Status, research and outlook. Ankara, Turkey: CIMMYT, 2009: 3-10.
- [17] 陈品三,彭德良. 小麦禾谷孢囊线虫病 [J]. 植物保护, 1992(6): 37-38.
- [18] 王明祖,颜家坤. 小麦孢囊线虫病的诊断方法 [J]. 湖北农业科学, 1992(11): 19-20.
- [19] Barker K R, Pederson G A, Windham G L. Plant and nematode interactions [M]. Madison: American Society of Agronomy, 1998: 771.
- [20] 程建伟,江春,王秋宝,等. 3 个旱地小麦品种对小麦孢囊线虫的抗性试验 [J]. 山西农业科学, 2015, 43(8): 995-998.
- [21] Rathjen A J, Eastwood R F, Lewis J G, et al. Breeding wheat for resistance to *Heterodera avenae* in Southeastern Australia [J]. Euphytica, 1998, 100(1): 55-62.
- [22] Eastwood R F, Lagudah E S, Appels R, et al. *Triticum tauschii*: A novel source of resistance to cereal cyst nematode (*Heterodera avenae*) [J]. Australian Journal of Agricultural Research, 1991, 42(1): 69-77.
- [23] 郑经武,林茂松,程瑚瑞,等. 麦类作物对禾谷孢囊线虫的抗病性 [J]. 植物保护学报, 1999, 26(3): 250-254.
- [24] 王振跃,高书峰,李洪连,等. 不同小麦品种(系)对禾谷孢囊线虫病的抗性鉴定 [J]. 河南农业科学, 2006(5): 50-52.
- [25] 刘炳良,孙成刚,王暄,等. 小麦品种对禾谷孢囊线虫(*Heterodera avenae*)江苏沛县群体的抗性鉴定 [J]. 麦类作物学报, 2012, 32(3): 563-568.
- [26] 赵洪海,杨远永,彭德良. 山东省主要小麦品种对禾谷孢囊线虫抗性的初步评价 [J]. 山东农业科学, 2012, 44(2): 80-83.
- [27] 邢小萍,袁虹霞,孙君伟,等. 河南省小麦主推品种对 2 种禾谷孢囊线虫的抗性及其评价方法 [J]. 作物学报, 2014, 40(5): 805-815.
- [28] 阎乃红,陈静,余懋群. 小麦禾谷孢囊线虫及抗线虫性基因研究进展 [J]. 麦类作物学报, 2003, 23(1): 90-94.
- [29] Jahier J, Abelard P, Tanguy M, et al. The *Aegilops ventricosa* segment on chromosome 2AS of the wheat cultivar "VPM1" carries the cereal cyst nematode resistance gene *Cre5* [J].

- Plant Breeding,2001,120(2): 125-128.
- [30] Eastwood R F, Lagudah E S, Appels R. A directed search for DNA sequences tightly linked to cereal cyst nematode resistance genes in *Triticum tauschii* [J]. Genome, 1994, 37(2):311-319.
- [31] Barloy D, Lemoine J, Abelard P, et al. Marker-assisted pyramiding of two cereal cyst nematode resistance genes from *Aegilops variabilis* in wheat [J]. Molecular Breeding, 2007, 20(1):31-40.
- [32] Yu M Q, Jahier J, Person-Dedryver F. Chromosomal location of a gene (*Rkn-mnl*) for resistance to the root-knot nematode transferred into wheat from *Aegilops variabilis* [J]. Plant Breeding, 1995, 114(4):358-360.
- [33] 袁虹霞, 张福霞, 张佳佳, 等. CIMMYT 小麦种质资源对菲利普孢囊线虫 (*Heterodera filipjevi*) 河南许昌群体的抗性 [J]. 作物学报, 2011, 37(11):1956-1966.
- [34] 张佳佳, 袁虹霞, 张瑞奇, 等. 普通小麦 - 簇毛麦种质对菲利普孢囊线虫的抗性分析 [J]. 作物学报, 2012, 38(11):1969-1976.
- [35] 邢小萍, 杨静, 袁虹霞, 等. 普通小麦 - 卵穗山羊草种质对菲利普孢囊线虫的抗性 [J]. 作物学报, 2014, 40(11):1956-1963.
- [36] 吴绪金, 袁虹霞, 张军锋, 等. 小麦品种抗禾谷孢囊线虫机制的初步研究 [J]. 河南农业科学, 2009(1):73-77.
- [37] 崔磊, 高秀, 王晓鸣, 等. 不同抗性小麦根与菲利普孢囊线虫 (*Heterodera filipjevi*) 互作的表型特征 [J]. 作物学报, 2012, 38(6):1009-1017.
- [38] Andres M F, Melillo M T, Delibes A, et al. Changes in wheat root enzymes correlated with resistance to cereal cyst nematodes [J]. New Phytopathologist, 2004, 152(2):343-354.
- [39] Seah S, Miller C, Sivasithamparam K, et al. Root responses to cereal cyst nematode (*Heterodera avenae*) in hosts with different resistance genes [J]. New Phytologist, 2000, 146(3):527-533.
- [40] Fisher J M, Hancock T W. Population dynamics of *Heterodera avenae* Woll. in South Australia [J]. Australian Journal of Agricultural Research, 1991, 42(42):53-68.
- [41] 刘文成, 马瑞霞, 姚献华, 等. 小麦禾谷孢囊线虫病发生规律的初步研究 [J]. 麦类作物学报, 2002, 22(3):95-97.
- [42] 李红梅, 王暄, 彭德良. 小麦孢囊线虫病概况及江苏省的发生现状与防治对策 [J]. 江苏农业科学, 2010(6):1-4.
- [43] 杨卫星, 袁虹霞, 孙炳剑, 等. 不同施肥种类及施用量对小麦禾谷孢囊线虫病发生的影响 [J]. 植物病理学报, 2008, 38(6):613-618.
- [44] Lazarovits G, Tenuta M, Conn K L, et al. Utilization of high nitrogen and swine manure amendments for control of soil-borne diseases: Efficacy and mode of action [J]. Acta Horticulturae, 2000, 532:59-64.
- [45] 李洪连, 袁虹霞, 孙君伟, 等. 播后土壤镇压对小麦禾谷孢囊线虫病发生影响的初步研究 [M]//廖金铃, 彭德良, 段玉玺. 中国线虫学研究(第三卷). 北京: 中国农业科学技术出版社, 2010:127-129.
- [46] 吴绪金, 杨卫星, 孙炳剑, 等. 不同药剂处理对小麦禾谷孢囊线虫的防治效果 [J]. 河南农业科学, 2007(5):57-60.
- [47] 裴世安, 王暄, 耿立新, 等. 不同杀线剂对小麦孢囊线虫病的防治效果 [J]. 植物保护, 2012, 38(1):166-170.
- [48] Dababat A A, Pariyar S R, Nicol J M, et al. Influence of thiabendazole seed treatment on the integrated control of *Heterodera filipjevi* on six wheat genotypes with different levels of genetic resistance under controlled conditions [J]. Nematropica, 2014, 44(1):15-20.
- [49] Pokhare S, Pankaj, Shakil N A, et al. Foliar application of chemical elicitors induces biochemical changes in wheat against the cereal cyst nematode, *Heterodera avenae* [J]. Nematologia Mediterranea, 2012, 40(2):181-187.
- [50] 郝瑞, 黄文坤, 刘崇俊, 等. 新型种衣剂防治小麦禾谷孢囊线虫病研究 [J]. 植物保护, 2014, 40(1):182-186.
- [51] Radwan M A, Farrag S A A, Abu-Elamayem M M, et al. Biological control of the root-knot nematode, *Meloidogyne incognita* on tomato using bioproducts of microbial origin [J]. Applied Soil Ecology, 2012, 56:58-62.
- [52] Siddiqui Z A, Mahmood I. Biological control of plant parasitic nematodes by fungi: A review [J]. Bioresource Technology, 1996, 58(3):229-239.
- [53] Ismail S, Sikora R A, Schuster R P. Occurrence and diversity of egg pathogenic fungi of the Mediterranean cereal cyst nematode *Heterodera latipons* [J]. Mededelingen, 2001, 66(2b):645-653.
- [54] Kerry B R, Crump D H, Mullen L A. Natural control of the cereal cyst nematode, *Heterodera avenae* Woll., by soil fungi at three sites [J]. Crop Protection, 1982, 1(1):99-109.
- [55] Stein B, Grabert D. Isolation of fungi from cysts and eggs of *Heterodera avenae* Wollenweber, 1924 and tests of their pathogenicity to the nematode [J]. Nematologica, 1992, 38(1):375-384.
- [56] Khan A, Williams K L, Nevalainen H K M. Control of plant-parasitic nematodes by *Paecilomyces lilacinus* and *Monacrosporium lysipagum* in pot trials [J]. BioControl, 2006, 51(5):643-658.

- [57] Zhang S W, Gan Y T, Xu B L, et al. The parasitic and lethal effects of *Trichoderma longibrachiatum* against *Heterodera avenae* [J]. *Biological Control*, 2014, 72:1-8.
- [58] 袁虹霞, 陈莉, 张飞跃, 等. 小麦禾谷孢囊线虫生防真菌的筛选与鉴定 [J]. *植物保护学报*, 2011, 38(1): 52-58.
- [59] 张洁, 袁虹霞, 孙炳剑, 等. 小麦孢囊线虫病生防真菌 08F04 菌株的鉴定及防效测定 [J]. *中国生物防治学报*, 2013, 29(4): 509-514.
- [60] Dababat A A, Imren M, Erginbas-Orakci G, et al. The importance and management strategies of cereal cyst nematodes, *Heterodera* spp., in Turkey [J]. *Euphytica*, 2015, 202(2): 173-188.
- [61] 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.
- [62] Gokte N, Swarup G. On the potential of some bacterial biocides against root-knot and cyst nematodes [J]. *Indian Journal of Nematology*, 1988, 18(1): 152-153.
- [63] Bansal R K, Dahiya R S, Lakshminarayana K, et al. Effect of rhizospheric bacteria on plant growth of wheat infected with *Heterodera avenae* [J]. *Nematologia Mediterranea*, 1999, 27(2): 311-314.
- [64] Zhang J, Li Y H, Yuan H X, et al. Biological control of the cereal cyst nematode (*Heterodera filipjevi*) by *Achromobacter xylosoxidans* isolate 09X01 and *Bacillus cereus* isolate 09B18 [J]. *Biological Control*, 2016, 92:1-6.
- [65] Siddiqui Z A, Mahmood I. Role of bacteria in the management of plant parasitic nematodes: A review [J]. *Bioresource Technology*, 1999, 69(2): 167-179.
- [66] Siddiqui I A, Shaukat S S. Suppression of root-knot disease by *Pseudomonas fluorescens* CHA0 in tomato: Importance of bacterial secondary metabolite, 2,4-diacetylphloroglucinol [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2003, 35 (12): 1615-1623.
- [67] Niu Q H, Huang X W, Tian B Y, et al. *Bacillus* sp. B16 kills nematodes with a serine protease identified as a pathogenic factor [J]. *Applied Microbiology & Biotechnology*, 2006, 69(6): 722-730.
- [68] Yavuzaslanoglu E, Yama M, Nicol J M. Influence of actinomycete isolates on cereal cyst nematode *Heterodera filipjevi* juvenile motility [J]. *Nematol Mediterr*, 2011, 39:41-45.
- [69] Zhang J, Wang L M, Li Y H, et al. Biocontrol of cereal cyst nematode by *Streptomyces anulatus* isolate S07 [J]. *Australasian Plant Pathology*, 2016, 45:57-64.
- [70] Sun Y, Zhou X, Liu J, et al. ‘*Streptomyces nanchangensis*’, a producer of the insecticidal polyether antibiotic nanchangmycin and the antiparasitic macrolide meilingmycin, contains multiple polyketide gene clusters [J]. *Microbiology*, 2002, 148(2): 361-371.
- [71] 欧阳谅, 涂国全, 高勇生, 等. 南昌链霉菌新种及其产生的两种杀虫抗生素 [J]. *江西农业大学学报*, 1993, 5(S4): 148-153.
- [72] Huang W K, Sun J H, Cui J K, et al. Efficacy evaluation of fungus *Syncephalastrum racemosum* and nematicide avermektin against the root-knot nematode *Meloidogyne incognita* on cucumber [J]. *PLoS One*, 2014, 9(2): e89717.
- [73] Samac D A, Kinkel L L. Suppression of the root-lesion nematode (*Pratylenchus penetrans*) in alfalfa (*Medicago sativa*) by *Streptomyces* spp [J]. *Plant & Soil*, 2001, 235 (1): 35-44.
- [74] 黄忠勤, 王波, 周兴根, 等. 小麦孢囊线虫病害发生规律、鉴定方法及防控策略综述 [J]. *麦类作物学报*, 2013, 33(1): 200-206.