



昆虫病原线虫及其共生细菌防治根结线虫的研究进展

李霞*, 赵国玉*, 周霞, 徐文鑫, 金林红**

(贵州大学绿色农药全国重点实验室/绿色农药与农业生物工程教育部重点实验室, 贵阳 550025)

摘要: 昆虫病原线虫 Entomopathogenic nematodes (EPNs) 是昆虫的专化性寄生天敌, 是国际上新型的高效生物杀虫剂, 已广泛用于防治农林、牧草、花卉和卫生等领域的害虫。根结线虫 *Meloidogyne* spp. 是世界上最具破坏性的植物寄生线虫之一, 是全球性植物土传病害, 防治难度极大, 每年造成巨大的经济损失。研究发现昆虫病原线虫及其共生细菌对根结线虫具有直接抑制作用。本文对根结线虫生物学特性、危害现状及国内外应用昆虫病原线虫防治根结线虫的相关研究及应用成果进行了综述, 探讨了昆虫病原线虫防治根结线虫可能的作用机制, 为进一步研究“以线虫治线虫”提供帮助。

关键词: 昆虫病原线虫; 共生细菌; 根结线虫; 生物防治; 作用机制

中图分类号: Q968.1;

文献标识码: A

Research progress on the control of root-knot nematodes by entomopathogenic nematodes and symbiotic bacteria

LI Xia*, ZHAO Guo-Yu*, ZHOU Xia, XU Wen-Xin, JIN Lin-Hong** (State Key Laboratory of Green Pesticide; Key Laboratory of Green Pesticide and Agricultural Bioengineering, Ministry of Education, Guiyang 550025, China)

Abstract: Entomopathogenic nematodes (EPNs) are obligate parasitic natural enemies of insects, and have been developed as highly efficient biological insecticide internationally. EPNs have been widely used to control pests in agriculture, forestry, forage, ornamental plants, and hygiene. The

基金项目: 国家重点研发计划项目 (2024YFE0214300); 贵州山地特色作物病虫害绿色防控技术集成转化 (黔科合成果[2022]重点 006)

*共同第一作者: 李霞, 女, 硕士研究生, 研究方向为农业有害生物控制, E-mail: x2305008718@163.com; 赵国玉, 男, 博士研究生, 研究方向为农业有害生物控制, E-mail: guoyu_zhao@163.com

**通讯作者 Author for correspondence: 金林红, 男, 硕士, 教授, 研究方向为植物病虫害生物防治技术研究与应用, E-mail: linhong_j@126.com

收稿日期 Received: 2024-11-06; 修回日期 Revision received: 2024-12-27; 接受日期 Accepted: 2024-12-27

root-knot nematodes (RKNs) *Meloidogyne* spp., is one of the most damaging plant-parasitic nematodes and cause global plant soil-borne diseases. RKNs are extremely difficult to control and result in huge economic losses annually. Studies have shown that EPNs and symbiotic bacteria exert direct inhibitory effect on RKNs. In this paper, we reviewed the literature on their current damage status, the research and application progress in the use of EPNs for RKNs control both locally and internationally. Furthermore, we discussed the potential mechanisms of EPNs in controlling RKNs, providing a foundation for further research on “using EPN to control RKN”.

Key words: Entomopathogenic nematodes; symbiotic bacteria; root-knot nematodes; biological control; mechanism of action

植物寄生线虫 (Plant-parasitic nematodes, PPNs) 是以寄主植物为食的小型蛔虫 (Vieira and Gleason, 2019), 其寄主广泛, 可以侵染 114 科 3 000 多种植物 (刘维志, 2000), 导致产量下降和经济损失, 是农业面临的一个全球性问题。据估计, 每年植物寄生线虫造成的农作物经济产量损失为 1 730 亿美元 (Elling, 2013; Kumar *et al.*, 2020)。植物寄生线虫通过口针刺穿植物细胞并在植株外表皮造成伤口, 致使植物营养不良、长势弱、抵抗逆境能力下降, 进而引发多种复合性病害 (毛慧伦, 2024)。根结线虫 (Root-Knot Nematodes, RKNs) *Meloidogyne* spp. 被认为是农业中最具破坏性的 PPNs, 属全球分布 (Jones *et al.*, 2013)。RKNs 的宿主分布广泛 (Bleve-Zacheo *et al.*, 2007; Boina *et al.*, 2008), 包括蔬菜、谷物和观赏植物等 5 500 多种植物, 其危害导致农作物产量损失约 14%, 每年的经济损失总计 1 250 亿美元 (Bi *et al.*, 2018)。

昆虫病原线虫 (Entomopathogenic nematodes, EPNs) 是一类专性侵染和寄生昆虫的病原线虫, 分为斯氏科 *Steinernematidae* 和异小杆科 *Heterorhabditidae*, 是具有天敌昆虫兼病原微生物双重特点的杀虫剂 (严斌等, 2024), 在害虫生物防治中发挥着重要作用。昆虫病原线虫及其共生细菌对植物寄生线虫, 尤其是对南方根结线虫卵、2 龄幼虫具有强烈的抑制作用 (Perez and Lewis, 2002; 宋洁等, 2014; Kepenekci *et al.*, 2016; 王鑫鹏, 2018)。EPNs 和 RKNs 都栖息在根际, EPNs 可以主动搜索寄主 (Yan *et al.*, 2019), 虽然不会直接杀死或寄生 RKNs, 但可以通过共生细菌产生的次生代谢物质抑制植物寄生线虫 (Bird and Bird, 1986; Ishibashi and Kondo, 1986); 共生细菌产生的次生代谢物在控制 RKNs 方面也有巨大潜力。因此, 探讨昆虫病原线虫及其共生细菌对根结线虫的致病性和作用机制, 明确昆虫病原线虫防治根结线虫的应用现状, 为生物防治资源的开发利用提供理论依据, 降低生产上根结线虫的危害, 调节根际土壤生物多样性具有非常重要的现实意义。

1 根结线虫生物学及防治

植物寄生线虫约占世界线虫种群的 10%，是重要的病原生物 (Li *et al.*, 2024)，其中根结线虫 *Meloidogyne* spp. 分布最广、危害最重。国际上报道的根结线虫种类接近 100 种 (刘维志, 2000)，中国报道的根结线虫超过 58 种 (顾建锋等, 2023)。根结线虫分为南方根结线虫 *Meloidogyne incognita*、花生根结线虫 *M. arenaria*、北方根结线虫 *M. hapla* 和爪哇根结线虫 *M. javanica*，这 4 个种群能引发我国 90% 以上的植物根结线虫病害，其中危害最大的是南方根结线虫 (李星月, 2015; 王丽菲等, 2024)。

根结线虫是一类世界性分布、在经济上极为重要的植物专性寄生线虫，其分布广，危害严重，引起世界各国的广泛关注 (李星月, 2015)。近年来，由于设施蔬菜种植面积的加大及作物复种指数的不断提高，种植产品单一，导致根结线虫的发生日趋严重，且一旦发生，很难根除 (王鑫鹏等, 2017)，给农作物生产带来了极大威胁 (刘阳等, 2024)，根结线虫每年在我国蔬菜上造成的损失高达 30 亿元 (彭德良, 2021)，给种植者造成巨大的经济损失。

1.1 根结线虫的生物学特性

根结线虫要经历卵、幼虫和成虫 3 个阶段 (刘维志, 2000)。卵外观表现为淡黄色的长椭圆形，而幼虫分为 4 个龄期。1 龄幼虫位于卵囊中，2 龄幼虫 (second-stage juveniles, J2s) 呈细长状，头部稍钝，尾部十分细且呈透明状，3 龄幼虫外观仍呈现细长状，4 龄幼虫尾部有明显的突起状态。雄成虫呈线形，皮质透明，而雌成虫呈柠檬状 (易江慧等, 2024)。

RKNs 感染性幼虫 J2s 通过根尖侵入植物，定居在特定位置形成一个永久的取食点 (李星月, 2015)。J2s 经过两次蜕皮后形成 3 龄幼虫和 4 龄幼虫，最后一次蜕皮形成雄虫或雌虫。雌虫和雄虫交配后，雄虫离开植株根部进入土壤，雌虫留在植株根部表面形成卵囊，诱导肿胀并在根组织中形成根结，卵囊落入土中，卵孵化后可以再次侵入植物的根部，完成一次根结线虫的生活史 (图 1)。根结的形成会损害根的维管束，从而破坏植物内水分和养分的吸收和运输 (Schwarz and Gorny, 2024)，此外根结还增加了其他病原真菌和细菌侵入根系的风险 (Li *et al.*, 2024)。

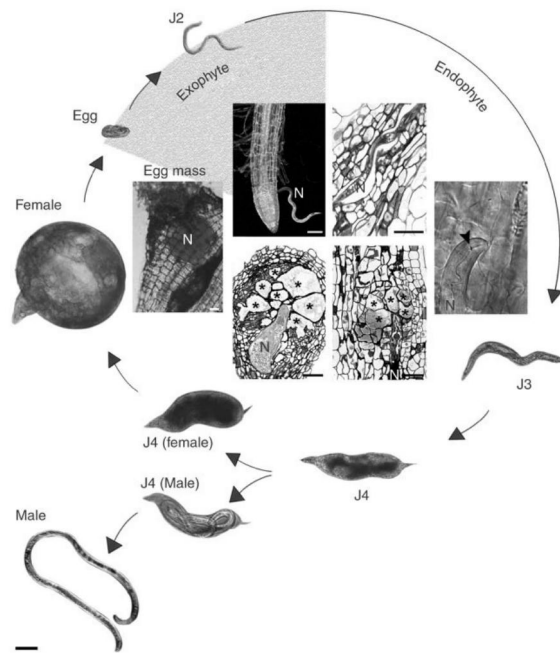


图 1 南方根结线虫的寄生生活史 (Abad *et al.*, 2008)

Fig. 1 Parasitic life cycle of *Meloidogyne incognita* (Abad *et al.*, 2008)

1.2 根结线虫的防治现状

根结线虫防治方法主要有化学防治、物理防治、生物防治、轮作和抗病育种防治等。化学防治是现阶段防治根结线虫的主要手段,噻唑膦和阿维菌素是目前农业生产中防治作物根结线虫最主要的药剂。陈树鸿等(2021)通过施用噻唑膦和阿维菌素对烟草根结线虫进行田间试验,发现防效可达80%以上。然而大多化学杀线剂毒性较强,长期使用造成农药残留超标和环境污染,已被禁止或限制使用,并且根结线虫对许多化学药剂已产生抗性(刘阳等, 2024; 杨志花等, 2024)。传统的高温闷棚、土壤熏蒸等物理防治法也可以减少根结线虫的数量,但见效慢、效果不够显著(李琳等, 2024)。抗线品种的应用最为经济,但抗性品种单一、根结线虫迅速变异导致无法有效、持久的防治根结线虫(易江慧等, 2024)。生物防治因其安全有效、对环境友好等特点已成为农业可持续发展的重要措施,曲霉属真菌在防治南方根结线虫中被广泛应用(王丽菲等, 2024),但大规模应用和商品化的生物制剂仍然较少。

2 昆虫病原线虫及共生细菌的生物学及应用

2.1 昆虫病原线虫及共生细菌的生物学特性

昆虫病原线虫是昆虫的专化寄生性天敌,它们以侵染期线虫(Infective juveniles, IJs)进入昆虫体内,随后释放肠腔中携带的 *Xenorhabdus* 属(与斯氏线虫 *Steinernema* 共生)或

Photorhabdus 属（与异小杆线虫 *Heterorhabditis* 共生）共生细菌（Thomas and Poinar, 1979; Boemare *et al.*, 1993; Ciche *et al.*, 2006; Rahoo *et al.*, 2011; 赵程程等, 2024）。侵染期线虫是侵染昆虫并造成寄主死亡的唯一虫态,能自由生活在土壤中并主动搜寻寄主(张媛等, 2023)。在寄生过程中,昆虫病原线虫不仅可以通过分泌物抑制寄主的免疫反应,而且还释放其肠道内的共生细菌到寄主血腔中,细菌迅速繁殖并分泌杀虫毒素和溶菌酶抑制寄主的免疫反应,使寄主昆虫于 48 h 内患败血症而死亡,同时共生细菌会产生抑制周围次级微生物的抗生素,将寄主组织分解成可用的营养物质,为昆虫病原线虫的生长繁殖创造合适的寄生环境 (Dillman *et al.*, 2012),并可保护被昆虫病原线虫寄生的昆虫尸体免受竞争微生物的伤害 (Donmez Ozkan *et al.*, 2019; Tobias *et al.*, 2019)。近年来研究还发现,昆虫病原线虫不仅是共生细菌的携带者,在侵染寄主早期,还会通过表皮复合物抑制寄主免疫,为昆虫病原线虫和携带的共生细菌分泌物的释放创造合适的血淋巴环境;当昆虫病原线虫到达寄主血腔后,通过分泌具有免疫调节的蛋白破坏寄主组织或具有毒性的蛋白杀死寄主 (常豆豆等, 2022)。

昆虫病原线虫-共生细菌复合体的侵染分为 4 个阶段 (图 2): 侵染期线虫首先识别并定位昆虫; 穿透寄主体壁并侵入寄主体内; 释放共生细菌, 引发寄主败血症并开始发育; 食物耗尽后侵染期线虫重新形成并释放寻找新的寄主 (张媛等, 2023)。昆虫病原线虫-共生细菌复合体的侵染是一种始于侵染期线虫侵染并以侵染期线虫形成为结束的周期性循环 (Dito *et al.*, 2016)。

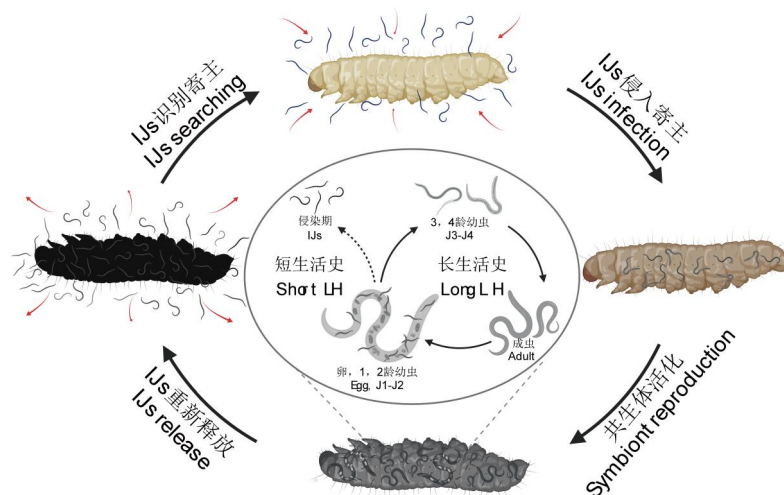


图 2 昆虫病原线虫-共生细菌复合体的生活史 (张媛等, 2023)

Fig. 2 Life cycle of entomopathogenic nematodes-symbiotic bacteria (Zhang *et al.*, 2023)

2.2 昆虫病原线虫及共生细菌的应用

据统计, EPNs 可以用于 200 多种害虫的防治 (Li *et al.*, 2024), 例如华北大黑鳃金龟 *Holotrichia oblita* (Guo *et al.*, 2015; 李而涛等, 2020)、草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* (李而涛等, 2022; Song *et al.*, 2024)、韭菜迟眼蕈蚊 *Bradysia odoriphaga* (赵国玉, 2013; 颜珣等, 2014)、桃小食心虫 *Carposina nipponensis* (孙瑞红等, 2018; 方森森等, 2022; 曲诚怀等, 2023) 等。昆虫病原线虫体内携带的共生细菌是主要致病因子, 共生细菌产生多种代谢物, 具有很强的抑菌作用 (王杰等, 2021)。Booyesen *et al.* (2021) 详细列出了合成 *Xenorhabdus* 细菌产生的各类抗细菌、真菌物质的基因簇以及提高抗菌物质产量的培养条件, 另外, *Photorhabdus* 属产生的次生代谢产物 3, 5-二羟基-4-异丙基-反式-二苯乙烯, 是一种具有抗菌、抗真菌、免疫调节和抗癌活性的多效化合物, 在与昆虫病原线虫共生中发挥着重要作用 (Hapeshi *et al.*, 2019)。共生细菌还可产生多种对不同种类昆虫、植物寄生线虫和原生动物具有毒性的杀虫蛋白 (王杰等, 2021; 常豆豆等, 2022)。Bi *et al.* (2018) 报道昆虫病原线虫共生细菌 *X. budapestensis* SN84 中分离的 Rhabdopeptides 是来自共生细菌的一大类非核糖体肽, 具有抑制 *M. incognita* 的作用。来自发光杆菌的毒素 PirAB 具有注射杀虫活性, 触发广泛的免疫反应, 导致幼虫死亡 (NanGong *et al.*, 2020)。Santhoshkumar *et al.* (2021) 研究了从两种 *P. akhurstii* 菌株 IARI-SGHR2 和 IARI-SGMS1 中分离的口服活性毒素复合物 (Tc) 蛋白的功能亚基 TcaB 针对大蜡螟的测试, 发现 TcaB 在昆虫血腔中表现出细胞毒性和免疫刺激作用。共生细菌毒素也可应用于小菜蛾 *Plutella xylostella* (金永玲等, 2010)、草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* (Eugenia Nuñez-Valdez *et al.*, 2019)、埃及伊蚊 *Aedes aegypti* (Silva *et al.*, 2019)、辣椒疫霉菌 *Phytophthora capsici* (Fang *et al.*, 2011)、核盘菌 *Sclerotinia sclerotiorum* (Zhang *et al.*, 2024) 等害虫或植物病害的控制。

近年来研究还发现昆虫病原线虫自身也能分泌蛋白 (excretory/secretory protein, ESP) 破坏寄主先天免疫反应, 增强其在寄主内存活和致病性 (常豆豆等, 2022, 2024)。Lu *et al.* (2017) 与 Chang *et al.* (2019) 对 *S. carpocapsae* 及 *S. feltiae* 在无菌条件下分泌蛋白进行组学分析和在寄主体内活性分析, 在 *S. feltiae* 释放的 266 个 ESPs 和 *S. carpocapsae* 释放的 472 个 ESPs 中, 基因同源性分析发现 52 个核心蛋白质在两个物种的 ESPs 中是保守的, 这些 ESPs 可以直接破坏寄主组织并调节寄主免疫。

3 昆虫病原线虫防治根结线虫的研究进展

昆虫病原线虫在抑制植物寄生线虫方面有巨大潜力, EPNs 可以主动搜索寄主昆虫, 昆

虫病原线虫-共生细菌复合侵染具有致病力高、持效期长、绿色安全、可规模化生产等特点，已成为国际上生物防治研究领域的热点。目前研究主要是从昆虫病原线虫、共生细菌及其代谢物 3 个方面来判断根结线虫的防治效果。

3.1 昆虫病原线虫对根结线虫的致病性

很多年前就有学者研究发现昆虫病原线虫与植物寄生线虫之间存在拮抗作用 (Bird and Bird, 1986; Ishibashi and Kondo, 1986)。不同种 EPNs 侵染期线虫对 *Meloidogyne* spp. 的卵量 (Pérez and Lewis, 2004) 和卵块数 (Kepenekci *et al.*, 2016) 以及根部 2 龄幼虫的侵染及卵的孵化 (Molina *et al.*, 2007) 都有抑制作用 (吴黎黎等, 2024)。Perez and Lewis (2002) 研究发现在番茄 *M. incognita* 侵染之前或之后施用 *S. riobrave*、*S. feltiae* 或 *H. bacteriophora*，抑制了 *M. incognita* 侵染和产卵。斯氏线虫对 *M. incognita* 和 *M. hapla* 表现出更高的抑制效果 (Pérez and Lewis, 2004)。孙燕芳等 (2017) 在盆栽番茄中研究了 *H. bacteriophora* SD 对南方根结线虫的防治效果，结果表明：*H. bacteriophora* SD 接种量 6 000 头并与南方根结线虫同时接种能最大程度的抑制南方根结线虫的侵染和繁殖，对根结指数的防效可达 31.40%。王宇坤等 (2017) 研究了 EPNs 对烟草地下部根结线虫、地上部烟蚜 *Myzus persicae* 及烟蚜-蚜茧蜂 *Aphidius gifuensis* 关系等多重营养级的影响，结果表明 EPNs 能够显著降低经济作物烟草根结线虫的卵粒数，提高了烟草的地上和地下部生物量以及降低叶片单位质量上烟蚜环境容纳量，但不会对蚜茧蜂寄生烟蚜产生显著影响。Sayedain *et al.* (2021) 通过比较不同种类和密度的 EPNs 以及不同施用时间和方式的影响，发现施用 *H. bacteriophora* 和 *S. carpocapsae* 可以减少根结线虫的感染，降低根结数、卵数和卵团数，最佳的昆虫病原线虫施用时间是在根结线虫接种后 1 周。El Aïmani *et al.* (2022) 评价了摩洛哥不同田间分离的 5 个 EPNs 品系对 J2s 拮抗作用、卵团数量和根中 J2s 繁殖的拮抗活性，发现 *S. feltiae* 显著降低了根结线虫 J2s 的数量，证实了应用剂量与 *M. javanica* 参数显著相关。已有研究表明 EPNs 对根结线虫的抑制效果受寄主植物、昆虫病原线虫种类和施用时间、剂量等影响。

3.2 昆虫病原线虫共生细菌对根结线虫的致病性

宋洁等 (2014) 从 4 个品系昆虫病原线虫 (*H. bacteriophora* NJ、*S. carpocapsae* All、*S. carpocapsae*、*H. bacteriophora*) 中分离出的共生细菌菌株 *P. luminescens* 和 *X. nematophila*，对大豆胞囊线虫和根结线虫的卵孵化均表现出了明显的抑制作用。*Photorhabdus* spp. 对大豆胞囊线虫卵孵化的毒性明显强于 *Xenorhabdus* spp.，卵孵化抑制率最强达到了 100%，而对根结线虫卵孵化的毒性 *Xenorhabdus* spp. 则表现出较好的效果，证明了昆虫病原线虫共生细菌对植物寄生线虫卵具有毒性。王鑫鹏等 (2017, 2018) 选用 4 个品系的昆虫病原线虫 (*H.*

bacteriophora NJ、*H. bacteriophora* IGA、*S. carpocapsae* All、*S. feltiae* IGA) 共生细菌的不同稀释倍数对根结线虫病进行防治, 结果表明: Hb NJ 共生细菌 10 倍稀释液对 *M. incognita* 卵孵化的抑制作用更强, 相对抑制率为 70.6%; Sf IGA 共生细菌 10 倍稀释液对 *M. incognita* 防效(卵量/株) 高达 70.9%; Hb IGA 共生细菌对 *M. hapla* 的防效最高(74.5%)。Valle *et al.*, (2013, 2014) 研究发现 *H. bacteriophora* Rama Caida 和 *S. rarum* Noe 的共生细菌感染的大蜡螟尸体和死亡的侵染期线虫能有效地控制辣椒上 *M. javanica* 和 *M. incognita* 的虫瘿和卵块数。李星月等(2016) 研究发现, 土壤修复剂 SA 协同昆虫病原线虫 *H. beicherriana* 在抑制南方根结线虫 J2s 存活有增益效果, 对根结线虫毒杀作用显著, 可以增加黄瓜幼苗叶面积、鲜重、株高, 并能减少单位长度内根结数量, 提高植株抵抗根结线虫能力, 减少根结线虫对根系危害。

3.3 昆虫病原线虫共生细菌代谢物对根结线虫的致病性

Grewal *et al.* (1999) 研究发现高温致死的昆虫病原线虫尸体能够抑制 *M. incognita* 对根的渗透并抑制卵的孵化, 但是活的昆虫病原线虫没有效果, 认为抑制作用可能是昆虫病原线虫的共生细菌产生一些化合物导致的。Kepenekci *et al.* (2016, 2018) 评估了昆虫病原线虫 IJs、线虫感染的昆虫尸体、线虫细菌共生细菌 *X. bovienii* 和线虫寄生真菌 *Purpureocillium lilacinum* 的无细胞上清液对根结线虫的抑制作用, 结果表明番茄幼苗根部在移栽之前浸入 *X. bovienii* 上清液中能够抑制 *M. incognita* 卵的数量, 并增加植株高度。吴黎黎等(2024) 研究表明 4 种 EPNs 共生细菌(PI NJ 和 PI IGA、Xn All 和 Xb IGA) 均能有效降低 *M. incognita* 和 *M. hapla* 侵染后的发病级别, 对番茄根部生长有不同程度的促生作用, 共生细菌代谢产物对根结线虫卵孵化均有很强的抑制作用, 对 2 龄幼虫具有毒杀作用。

Xenorhabdus spp. 和 *Photorhabdus* spp. 的无细胞培养物对 *M. incognita* 的 J2s 和松木线虫的 J4 及成虫具有毒性(Perez and Lewis, 2002; Wang *et al.*, 2013)。马丽丽等(2008) 研究证明了昆虫病原线虫共生细菌发光杆菌的代谢产物能够抑制大豆胞囊线虫病虫卵孵化, 并对 2 龄幼虫具有较高的致死作用。与异小杆线虫相比, 斯氏线虫对根结线虫的抑制效果较稳定, Fallon *et al.* (2002) 在感染了根结线虫的大豆植物的根皮层中发现了 *S. feltiae* 和 *S. riobrave*, 但没有发现 *H. indica*。这可能因为斯氏线虫能够通过追随感染的根结线虫进入根内, 死后将共生细菌释放在根内, 而共生细菌又会释放对根结线虫有毒性和排斥作用的化感素(Pérez and Lewis, 2004)。

4 昆虫病原线虫防治根结线虫的作用机制

昆虫病原线虫对植物寄生线虫的抑制作用主要包括以下两个方面。

4.1 空间竞争

昆虫病原线虫对植物线虫的抑制作用可能产生于对生存空间的竞争 (Ishibashi and Kondo, 1986, 1987)。在植物的根部聚集的昆虫病原线虫及其共生细菌触发植物中系统性抗性机制的激活, 迫使植物寄生线虫离开, 不利于 PPNs 感染和繁殖 (Bird and Bird, 1986)。

CO₂ 和植物根系分泌物对昆虫病原线虫有吸引力 (Maru *et al.*, 2013)。Ishibashi and Choi (1991) 报道说, *S. carpocapsae* 被西红柿根尖吸引并在那里停留了一段时间, 从而排斥了 *M. incognita* J2s 并抑制了根瘿的形成。Bird and Bird (1986) 也报道了格氏线虫 *S. glaseri* 被番茄根尖所吸引而对 *M. javanica* 繁殖的抑制。Li *et al.* (2023) 从线虫行为学方面发现了 EPNs 及共生细菌对番茄根结线虫向根系迁移过程具有直接抑制作用。空间竞争力强的昆虫病原线虫, 只需较低浓度即可, 而空间竞争力差的则需较高浓度, 所以昆虫病原线虫对植物寄生线虫的抑制作用受昆虫病原线虫的种类和施用量的影响 (刘奇志等, 2006)。

4.2 毒杀

昆虫病原线虫-共生细菌复合体产生化感化学物质是昆虫病原线虫抑制根结线虫的主要原因 (Grewal *et al.*, 1997, 1999; Hu *et al.*, 1999; Samaliev *et al.*, 2000)。*Xenorhabdus* spp. 的无细胞细菌滤液对 *M. incognita* 感染幼虫具有毒性, 在 15% 浓度下导致 98%~100% 的死亡率, 并抑制 *M. incognita* 卵孵化 (Grewal *et al.*, 1999)。Jagdale *et al.* (2002) 研究表明, 单独的死昆虫病原线虫体或活昆虫病原线虫体和/或它们的共生细菌产生 4 的化感化学物质能够引起植物寄生线虫的抑制。Molina *et al.* (2007) 发现活的或死的 *S. feltiae* 和 *H. baujardi* 均能够显著抑制番茄上 *M. mayaguensis* 的卵孵化和 J2s 的侵染, 对 PPNs 有害的氨水平升高是由被感染的含有共生细菌和昆虫病原线虫不同发育阶段的虫尸释放出来的。Aatif *et al.* (2012) 研究发现共生细菌的细胞和毒素对 *M. incognita* 具有毒性, 在浓度为 4×10^7 个细胞/mL 的条件下, *Xenorhabdus* spp. 和 *Photorhabdus* spp. 细胞悬浮液在 48 h 内可以完全抑制 *M. incognita*。昆虫病原线虫的共生细菌 *P. luminescens* CH35 的提取物对 *M. incognita* 具有强烈的杀线虫活性, 但对秀丽隐杆线虫 *Caenorhabditis elegans* 的影响较弱 (Orozco *et al.*, 2016)。Caccia *et al.* (2018) 分析了 IJs (*H. bacteriophora* CBA、*Steinernema* sp. LB 和 *S. rarum* RACA)、共生细菌和无细胞上清液的应用对阿根廷 *N. aberrans* 和 *M. hapla* 种群以及寄主植物生物量的影响, 结果表明无细胞上清液对线虫增殖的影响最显著, 由细菌代谢物引起的减少范围在

62% (*N. aberrans* RC) 和 90% (*M. hapla* LT) 之间, 抑制植物寄生线虫的侵袭。

昆虫病原线虫携带的共生细菌不同, 释放的化感物质不同, 对植物寄生线虫的抑制效果也不同 (马丽丽等, 2007; 宋洁等, 2014)。来自 *P. luminescens* MD 培养滤液的 3, 5-二羟基-4 异丙基芪 (IPS) 和吡啶被证明具有杀线虫活性, IPS 和吡啶均能抑制 *M. incognita* 卵的孵化, IPS 导致秀丽隐杆线虫死亡, 但对 *M. incognita* 的 J2s 没有影响, 而吡啶对 *M. incognita* 是致命的 (Hu *et al.*, 1999)。昆虫病原线虫共生细菌具有产生不同杀线虫天然产物 (NPs) 的巨大潜力, Abebew *et al.* (2022) 从 *Xenorhabdus* 中鉴定新的 NPs, 其中 Fabclavines、Rhabdopeptides 和 Xenocoumacins 表现出最强的杀线虫活性, 对 *C. elegans* 的致死率分别为 95.3%、74.6% 和 72.6%, 对 *M. javanica* 的致死率分别为 82.0%、90.0% 和 85.3%。Li *et al.* (2024) 研究了 5 种不同种类的 EPNs 感染的大蜡螟虫尸体释放的挥发性有机化合物 (VOCs) 对培养皿中 RKNs 的熏蒸活性, 发现 *S. feltiae* SN 和 *S. carpocapsae* All 感染的虫尸释放的 VOCs 中的二甲基二硫醚 (DMDS) 具有显著的杀线虫活性, 对 J2s 具有趋避作用, 而且还抑制了番茄卵孵化和 J2s 对番茄根系的侵袭。

5 展望

“十四五”规划提出加快农业绿色发展的步伐, 生物防治研究得到大力发展。昆虫病原线虫及其共生细菌业已广泛用于防治多种领域的害虫, 走向了产业化和商业化。EPNs 天然存在于土壤中, 其共生细菌产生的多种次生代谢物具有抗细菌、抗真菌、杀线虫、杀螨甚至抗癌功能 (Tomar *et al.*, 2022; 张媛等, 2023; Sushma *et al.*, 2024), 对环境安全友好, 不会对人类或其他非目标生物构成威胁, 可持续用于植物寄生线虫防控。

共生细菌在昆虫病原线虫繁殖和致死昆虫方面发挥重要作用, 许多研究表明共生细菌对根结线虫具有明显的抑制作用, 共生细菌作为微生物, 其工厂化生产技术成熟, 在大规模应用上将具有明显的优势。但目前应用 EPNs 防治 RKNs 还处于实验示范阶段, 研究方法简单, 只能通过对植株根部根结数减少、卵孵化抑制等方法间接评价 EPNs 对 RKNs 具有抑制作用, 不能更直接的观察到 EPNs 与 RKNs 的关系。

因此, 未来深入研究的热点包括: (1) 筛选 RKNs 高致病力的昆虫病原线虫, 共生细菌次生代谢物质的种类挖掘, 揭示 EPNs 及其共生细菌的应用潜力; (2) 应用方法是有效控制 RKNs 的关键因素, 研发优化针对不同靶标采用不同方法以及使用时机 (提前防治, 先占优势) 和使用量至关重要; (3) 昆虫病原线虫及其共生细菌、根结线虫和植物三者 (在行为学、生态学中交互作用) 应为未来研究热点, 线虫是生物多样性的重要组成部分, 在调节土壤健康

中发挥的作用不可忽视；(4) 深入研究 EPNs 及共生细菌的致病机制，尤其是毒性蛋白的深入研究将备受关注，对根结线虫这一重要农业病害的高效率低成本防治具有非常重要的现实意义。

作者贡献：本研究由李霞和赵国玉共同完成，他们对完成相关文献资料的收集整理、文章的构思及论文撰写均作出了同等贡献。

参考文献 (References)

- Aatif HM, Javed N, Khan SA, *et al.* Virulence of *Xenorhabdus* and *Photorhabdus* bacteria and their toxins against Juvenile's immobilization of *Meloidogyne incognita* [J]. *Pakistan Journal of Phytopathology (Pakistan)*, 2012, 24 (2): 170-174.
- Abad P, Gouzy J, Aury JM, *et al.* Genome sequence of the metazoan plant-parasitic nematode *Meloidogyne incognita* [J]. *Nature Biotechnology*, 2008, 26 (8): 909-915.
- Abebew D, Sayedain FS, Bode E, *et al.* Uncovering nematicidal natural products from *Xenorhabdus* bacteria [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2022, 70 (2): 498-506.
- Bi Y, Gao C, Yu Z. Rhabdopeptides from *Xenorhabdus budapestensis* SN84 and their nematicidal activities against *Meloidogyne incognita* [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2018, 66 (15): 3833-3839.
- Bird AF, Bird J. Observations on the use of insect parasitic nematodes as a means of biological control of root-knot nematodes [J]. *International Journal for Parasitology*, 1986, 16 (5): 511-516.
- Bleve-Zacheo T, Melillo MT, Castagnone-Sereno P. The contribution of biotechnology to root-knot nematode control in tomato plants [J]. *Pest Technology*, 2007, 1 (1): 1-16.
- Boemare NE, Akhurst RJ, Mourant RG. DNA relatedness between *Xenorhabdus* spp. (*Enterobacteriaceae*), symbiotic bacteria of entomopathogenic nematodes, and a proposal to transfer *Xenorhabdus luminescens* to a new genus, *Photorhabdus* gen. nov. [J]. *International Journal of Systematic Bacteriology*, 1993, 43 (2): 249-255.
- Boina DR, Lewis EE, Bloomquist JR. Nematicidal activity of anion transport blockers against *Meloidogyne incognita*, *Caenorhabditis elegans* and *Heterorhabditis bacteriophora* [J]. *Pest Management Science*, 2008, 64 (6): 646-653.
- Booyesen E, Rautenbach M, Stander MA, *et al.* Profiling the production of antimicrobial secondary metabolites by *Xenorhabdus khoisaniae* J194 under different culturing conditions [J]. *Frontiers in Chemistry*, 2021, 9: 626653.
- Caccia M, Marro N, Dueñas JR, *et al.* Effect of the entomopathogenic nematode-bacterial symbiont complex on *Meloidogyne hapla* and *Nacobbus aberrans* in short-term greenhouse trials [J]. *Crop Protection*, 2018, 114: 162-166.
- Chang DD, Wang CL, Li CJ. Advances on the pathogenic mechanism of entomopathogenic nematodes [J]. *Chinese Journal of Biological Control*, 2022, 38 (5): 1325-1333. [常豆豆, 王从丽, 李春杰. 昆虫病原线虫致病机制研究进展 [J]. 中国生物防治学报, 2022, 38 (5): 1325-1333]
- Chang DD. Response of Entomopathetic Nematodes to Host Activation and Pathogenicity Analysis of Secreted Proteins [D]. Beijing: University of Chinese Academy of Sciences Master Thesis (Northeast Institute of Geography and Agroecology, Chinese Academy of Sciences), 2024. [常豆豆. 昆虫病原线虫对寄主激活的响应及分泌蛋白的致病功能分析 [D]. 北京: 中国科学院大学硕士论文 (中国科学院东北地理与农业生态研究所). 2024]
- Chang DZ, Serra L, Lu D, *et al.* A core set of venom proteins is released by entomopathogenic nematodes in the genus *Steinernema* [J]. *PLoS Pathogens*, 2019, 15 (5): e1007626.
- Chen SH, Jiang LQ, Luo ZH, *et al.* Study on the effect of pesticide treatment timing on tobacco root-knot nematode disease control [J]. *Plant Doctor*, 2021, 34 (3): 7-12. [陈树鸿, 江连强, 罗祖华, 等. 不同施药时期对烟草根结线虫病的防控效果研究 [J]. 植物医生, 2021, 34 (3): 7-12]
- Cliche TA, Darby C, Ehlers RU, *et al.* Dangerous liaisons: The symbiosis of entomopathogenic nematodes and bacteria [J]. *Biological Control*, 2006, 38 (1): 22-46.

- Dillman AR, Chaston JM, Adams BJ, *et al.* An entomopathogenic nematode by any other name [J]. *PLoS Pathogens*, 2012, 8 (3): e1002527.
- Dito DF, Shapiro-Ilan DI, Dunlap CA, *et al.* Enhanced biological control potential of the entomopathogenic nematode, *Steinernema carpocapsae*, applied with a protective gel formulation [J]. *Biocontrol Science and Technology*, 2016, 26 (6): 835-848.
- Donmez Ozkan H, Cimen H, Ulug D, *et al.* Nematode-associated bacteria: Production of antimicrobial agent as a presumptive nominee for curing endodontic infections caused by *Enterococcus faecalis* [J]. *Frontiers in Microbiology*, 2019, 10: 2672.
- El Aimani A, Houari A, Laasli SE, *et al.* Antagonistic potential of Moroccan entomopathogenic nematodes against root-knot nematodes, *Meloidogyne javanica* on tomato under greenhouse conditions [J]. *Scientific Reports*, 2022, 12 (1): 2915.
- Elling AA. Major emerging problems with minor *Meloidogyne* Species [J]. *Phytopathology*, 2013, 103 (11): 1092-1102.
- Eugenia Nuñez-Valdez M, Lanois A, Pagès S, *et al.* Inhibition of spodoptera frugiperda phenoloxidase activity by the products of the *Xenorhabdus rhabduscin* gene cluster [J]. *PLoS ONE*, 2019, 14 (2): e0212809.
- Fallon DJ, Kaya HK, Gaugler R, *et al.* Effects of entomopathogenic nematodes on *Meloidogyne javanica* on tomatoes and soybeans [J]. *Journal of Nematology*, 2002, 34 (3): 239-245.
- Fang SS, Qiao XF, Su S, *et al.* Advance of research in damage and control of *Carposina sasakii* matsumura [J]. *Shanxi Journal of Agricultural Sciences*, 2022, 68 (7): 77-82. [方森森, 乔宪凤, 苏莎, 等. 桃小食心虫的危害及其防治研究进展 [J]. 陕西农业科学, 2022, 68 (7): 77-82]
- Fang XL, Li ZZ, Wang YH, *et al.* In vitro and in vivo antimicrobial activity of *Xenorhabdus bovienii* YL002 against *Phytophthora capsici* and *Botrytis cinerea* [J]. *Journal of Applied Microbiology*, 2011, 111 (1): 145-154.
- Grewal PS, Lewis EE, Venkatachari S. Allelopathy: A possible mechanism of suppression of plant-parasitic nematodes by entomopathogenic nematodes [J]. *Nematology*, 1999, 1 (7): 735-743.
- Grewal PS, Martin WR, Miller RW, *et al.* Suppression of plant-parasitic nematode populations in turfgrass by application of entomopathogenic nematodes [J]. *Biocontrol Science and Technology*, 1997, 7 (3): 393-400.
- Gu JF, Fang YW, Ma XX. Further discussion on Chinese and non-Chinese species of root knot nematodes [J]. *Plant Quarantine*, 2023, 37 (2): 21-27. [顾建锋, 方亦午, 马欣欣. 再议根结属线虫中国种和非中国种 [J]. 植物检疫, 2023, 37 (2): 21-27]
- Guo WX, Yan X, Zhao GY, *et al.* Efficacy of entomopathogenic *Steinernema* and *Heterorhabditis* nematodes against *Holotrichia obliata* [J]. *Journal of Pest Science*, 2015, 88 (2): 359-368.
- Hapeshi A, Benarroch JM, Clarke DJ, *et al.* Iso-propyl stilbene: A life cycle signal? [J]. *Microbiology*, 2019, 165 (5): 516-526.
- Hu K, Li J, Webster JM. Nematicidal metabolites produced by *Photorhabdus luminescens* (Enterobacteriaceae), bacterial symbiont of entomopathogenic nematodes [J]. *Nematology*, 1999, 1 (5): 457-469.
- Ishibashi N, Choi DR. Biological control of soil pests by mixed application of entomopathogenic and fungivorous nematodes [J]. *Journal of Nematology*, 1991, 23 (2): 175-181.
- Ishibashi N, Kondo E. Dynamics of the entomogenous nematode *Steinernema feltiae* applied to soil with and without nematicide treatment [J]. *Journal of Nematology*, 1987, 19 (4): 404-412.
- Ishibashi N, Kondo E. *Steinernema feltiae* (DD-136) and *S. glaseri*: Persistence in soil and bark compost and their influence on native nematodes [J]. *Journal of Nematology*, 1986, 18 (3): 310-316.
- Jagdale GB, Somasekhar N, Grewal PS, *et al.* Suppression of plant-parasitic nematodes by application of live and dead infective juveniles of an entomopathogenic nematode, *Steinernema carpocapsae*, on boxwood (*Buxus* spp.) [J]. *Biological Control*, 2002, 24 (1): 42-49.
- Jin YL, Han RC, Cong B. Characteristics of insect antifeedants from entomopathogenic bacteria *Xenorhabdus nematophilus* strain All against *Plutella xylostella* [J]. *Chinese Journal of Biological Control*, 2010, 26 (2): 132-137. [金永玲, 韩日畴, 丛斌. 昆虫病原线虫共生细菌嗜线虫致病杆菌 All 对小菜蛾拒食作用物性质的初步研究 [J]. 中国生物防治, 2010, 26 (2): 132-137]
- Jones JT, Haegeman A, Danchin EGJ, *et al.* Top 10 plant-parasitic nematodes in molecular plant pathology [J]. *Molecular Plant Pathology*, 2013, 14 (9): 946-961.
- Kepeñeci I, Hazir S, Lewis EE. Evaluation of entomopathogenic nematodes and the supernatants of the *in vitro* culture medium of their mutualistic bacteria for the control of the root-knot nematodes *Meloidogyne incognita* and *M. arenaria*: Effects of entomopathogenic

- nematodes [J]. *Pest Management Science*, 2016, 72 (2): 327-334.
- Kepekci I, Hazir S, Oksal E, *et al.* Application methods of *Steinernema feltiae*, *Xenorhabdus bovienii* and *Purpureocillium lilacinum* to control root-knot nematodes in greenhouse tomato systems [J]. *Crop Protection*, 2018, 108: 31-38.
- Kumar V, Khan MR, Walia RK. Crop loss estimations due to plant-parasitic nematodes in major crops in india [J]. *National Academy Science Letters*, 2020, 43 (5): 409-412.
- Li ET, Li KB, Zhang S, *et al.* Identification and biological characteristics of entomopathogenic nematodes with effective control against white grubs [J]. *Journal of Plant Protection*, 2020, 47 (5): 1108-1121. [李而涛, 李克斌, 张帅, 等. 有效防治蛴螬的昆虫病原线虫鉴定及其生物学特性 [J]. *植物保护学报*, 2020, 47 (5): 1108-1121]
- Li ET, Lu QH, Zhang DF, *et al.* Effects of infection of the entomopathogenic nematode *Steinernema carpocapsae* All on the innate immune response in *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) larvae [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2022, 65 (12): 1623-1635. [李而涛, 鲁祺晗, 张丹凤, 等. 小卷蛾斯氏线虫感染对草地贪夜蛾幼虫天然免疫反应的影响 [J]. *昆虫学报*, 2022, 65 (12): 1623-1635]
- Li JJ, Li Y, Wei XQ, *et al.* Direct antagonistic effect of entomopathogenic nematodes and their symbiotic bacteria on root-knot nematodes migration toward tomato roots [J]. *Plant and Soil*, 2023, 484 (1): 441-455.
- Li JJ, Wei XQ, Pei ZX, *et al.* Volatile organic compounds released from entomopathogenic nematode-infected insect cadavers for the biocontrol of *Meloidogyne incognita* [J]. *Pest Management Science*, 2024, 80 (10): 5400-5411.
- Li L, Liu W, Zhang Q, *et al.* Research progress on comprehensive control of root-knot nematodes in facility vegetables [J]. *Heilongjiang Agricultural Sciences*, 2024, 11: 114-120. [李琳, 刘薇, 张倩倩, 等. 设施蔬菜根结线虫的综合防治研究进展 [J]. *黑龙江农业科学*, 2024, 11: 114-120]
- Li XY, Liu QZ, Li HQ, *et al.* Effect of entomopathogenic nematode combining with soil amendment on root-knot nematode *Meloidogyne incognita* and cucumber growth [J]. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 2016, 29 (9): 2144-2149. [李星月, 刘奇志, 李贺勤, 等. 土壤修复剂协同昆虫病原线虫对南方根结线虫 *Meloidogyne incognita* 以及黄瓜幼苗生长的影响 [J]. *西南农业学报*, 2016, 29 (9): 2144-2149]
- Li XY. Identification and Description of a New Entomopathogenic Nematode *Heterorhabditis beicherriana*, and its Mechanism in Biological Control Application [D]. Beijing: China Agricultural University Doctoral Dissertation, 2015. [李星月. 昆虫病原线虫新种 *Heterorhabditis beicherriana* 的分类鉴定及其生物防治的应用探讨与机理研究 [D]. 北京: 中国农业大学博士论文, 2015]
- Liu QZ. Research progresses in the suppression mechanisms of insectivorous nematodes against plant-parasitic nematodes [J]. 2006, 6: 13-17. [刘奇志, 曹海锋, 王玉柱, 等. 昆虫线虫抑制植物线虫的机理研究进展 [J]. *植物保护*, 2006, 6: 13-17]
- Liu WZ. Plant Pathogenic Nematology [M]. Beijing: China Agricultural Press, 2000. [刘维志. 植物病原线虫学[M]. 北京: 中国农业出版社, 2000]
- Liu Y, Li CY, Yao ZH, *et al.* Advances in chemical control of crop root-knot nematode disease [J]. *Chinese Journal of Pesticide Science*. 2024, 26 (1): 8-22. [刘阳, 李长洋, 姚志浩, 等. 作物根结线虫病化学防治研究进展 [J]. *农药学报*, 2024, 26 (1): 8-22]
- Lu D, Macchietto M, Chang D, *et al.* Activated entomopathogenic nematode infective juveniles release lethal venom proteins [J]. *PLoS Pathogens*, 2017, 13 (4): e1006302.
- Ma LL, Xu YL, Li CJ, *et al.* Effect of *Photorhabdus* sp. NJ metabolites on *Heterodera Glycines* [J]. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2008, 30 (3): 370-373. [马丽丽, 许艳丽, 李春杰, 等. 发光杆菌 NJ 代谢物对大豆胞囊线虫的作用研究 [J]. *中国油料作物学报*, 2008, 30 (3): 370-373]
- Ma LL, Xu YL, Tai LM. Antimicrobial activity of the symbiotic bacteria of entomopathogenic nematode against plant pathogens [J]. *Plant Protection*, 2007, 33 (4): 7-11. [马丽丽, 许艳丽, 台莲梅. 昆虫病原线虫共生细菌对植物病原菌的抑制作用 [J]. *植物保护*, 2007, 33 (4): 7-11]
- Mao HL. NGS Mining RNA Viruses Diversity and Phylogenetic Analysis in the Plant-parasitic Nematodes [D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University Master Thesis, 2024. [毛慧伦. 基于 NGS 技术挖掘植物寄生线虫中 RNA 病毒多样性及其系统发育分析 [D]. 武汉: 华中农业大学硕士论文, 2024]
- Maru AK, Siddiqui AU, Parihar A, *et al.* Effect of different formulations of entomopathogenic nematode *Steinernema carpocapsae*

- against root knot nematode *Meloidogyne incognita* on tomato [J]. *Indian Phytopathology*, 2013, 66 (4): 87262842.
- Molina JP, Dolinski C, Souza RM, *et al.* Effect of entomopathogenic nematodes (Rhabditida: *Steinernematidae* and *Heterorhabditidae*) on *Meloidogyne mayaguensis* rammah and *Hirschmann* (Tylenchida: *Meloidoginidae*) infection in tomato plants [J]. *Journal of Nematology*, 2007, 39 (4): 338-342.
- NanGong Z, Guo X, Yang Q, *et al.* Identification of arylphorin interacting with the insecticidal protein PirAB from *Xenorhabdus nematophila* by yeast two-hybrid system [J]. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 2020, 36 (4): 56.
- Orozco RA, Molnár I, Bode H, *et al.* Bioprospecting for secondary metabolites in the entomopathogenic bacterium *Photorhabdus luminescens* subsp. *Sonorensis* [J]. *Journal of Invertebrate Pathology*, 2016, 141: 45-52.
- Peng DL. Plant nematode diseases: Serious challenges to China's food security [J]. *Biotechnology Bulletin*, 2021, 37 (7): 1-2. [彭德良. 植物线虫病害: 我国粮食安全面临的重大挑战 [J]. 生物技术通报, 2021, 37 (7): 1-2]
- Pérez EE, Lewis EE. Suppression of *Meloidogyne incognita* and *Meloidogyne hapla* with entomopathogenic nematodes on greenhouse peanuts and tomatoes [J]. *Biological Control*, 2004, 30 (2): 336-341.
- Perez EE, Lewis EE. Use of entomopathogenic nematodes to suppress *Meloidogyne incognita* on greenhouse tomatoes [J]. *Journal of Nematology*, 2002, 34 (2): 171-174.
- Qu CH, Yu HL, Li HB, *et al.* Occurrence dynamics and green prevention and control technology of peach heartworm in apple orchard without bagging [J]. *Deciduous Fruits*, 2023, 55 (4): 53-55. [曲诚怀, 于翰林, 李海斌, 等. 免套袋苹果园桃小食心虫的发生动态及绿色防控技术 [J]. 落叶果树, 2023, 55 (4): 53-55]
- Rahoo AM, Mukhtar T, Gowen SR, *et al.* Virulence of entomopathogenic bacteria *Xenorhabdus bovienii* and *Photorhabdus luminescens* against *Galleria mellonella* Larvae [J]. *Pakistan Journal of Zoology*, 2011, 43 (3): 543-548.
- Samaliev H, Andreoglou F, Elawad S, *et al.* The nematocidal effects of the bacteria *Pseudomonas oryzihabitans* and *Xenorhabdus nematophilus* on the root-knot nematode *Meloidogyne javanica* [J]. *Nematology*, 2000, 2 (5): 507-514.
- Santhoshkumar K, Mathur C, Mandal A, *et al.* A toxin complex protein from *Photorhabdus akhurstii* conferred oral insecticidal activity against *Galleria mellonella* by targeting the midgut epithelium [J]. *Microbiological Research*, 2021, 242: 126642.
- Sayedain FS, Ahmadzadeh M, Fattah-Hosseini S, *et al.* Soil application of entomopathogenic nematodes suppresses the root-knot nematode *Meloidogyne javanica* in cucumber [J]. *Journal of Plant Diseases and Protection*, 2021, 128 (1): 215-223.
- Schwarz T, Gorny A. Root-knot nematode of tomato [J]. *NC State Extension Publications*, 2024.
- Silva B, Almeida AM, Dolinski C, *et al.* Efficacy of *Heterorhabdits indica* LPP35 against aedes aegypti in domiciliary oviposition sites [J]. *Journal of Nematology*, 2019, 51 (1): 1-7.
- Song J, Xu YL, Yao Q. Toxicity of entomopathogenic nematode symbiotic bacteria strains on eggs of plant parasite nematodes [J]. *Soybean Science*, 2014, 33 (6): 896-899. [宋洁, 许艳丽, 姚钦. 昆虫病原线虫共生细菌对植物寄生线虫卵的毒性研究 [J]. 大豆科学, 2014, 33 (6): 896-899]
- Song Y, Sun K, Guo S, *et al.* Interspecific predation of a native herbivore facilitates colonization by fall armyworms, *Spodoptera frugiperda* [J]. *Journal of Pest Science*, 2024: 1-12.
- Sun RH, Wu HB, Gong QT, *et al.* Key technologies of controlling fruit tree insect pests by entomopathogenic nematodes [J]. *Deciduous Fruits*, 2018, 50 (5): 40-41. [孙瑞红, 武海斌, 宫庆涛, 等. 利用昆虫病原线虫防治几种果树害虫的关键技术 [J]. 落叶果树, 2018, 50 (5): 40-41]
- Sun YF, Long HB, Yue JJ, *et al.* Suppression effect of *Heterorhabditis bacteriophora* on *Meloidogyne incognita* [J]. *Journal of Tropical Biology*, 2017, 8 (2): 185-189. [孙燕芳, 龙海波, 岳建军, 等. 昆虫病原线虫对南方根结线虫的抑制效果 [J]. 热带生物学报, 2017, 8 (2): 185-189]
- Sushma K, Shanthi A, Anita B, *et al.* Strategies of entomopathogenic nematodes and their symbiotic bacteria against plant parasitic nematodes [J]. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 2024, 133: 102385.
- Thomas GM, Poinar GO. *Xenorhabdus* gen. nov., a genus of entomopathogenic, nematophilic bacteria of the family enterobacteriaceae [J]. *International Journal of Systematic Bacteriology*, 1979, 29 (4): 352-360.
- Tobias NJ, Parra-Rojas C, Shi YN, *et al.* Cyclo (tetrahydroxybutyrate) production is sufficient to distinguish between *Xenorhabdus* and

- Photorhabdus* isolates in Thailand [J]. *Environmental Microbiology*, 2019, 21 (8): 2921-2932.
- Tomar P, Thakur N, Yadav AN. Endosymbiotic microbes from entomopathogenic nematode (EPNs) and their applications as biocontrol agents for agro-environmental sustainability [J]. *Egyptian Journal of Biological Pest Control*, 2022, 32 (1): 80.
- Valle EED, Doucet ME. Effects of galleria mellonella cadavers infected with *Heterorhabditis bacteriophora* and *Steinernema rarum*, their macerates and dead infective juveniles on *Meloidogyne javanica* suppression [J]. *Revista De La Facultad De Ciencias Agrarias*, 2014, 46 (1): 205-211.
- Valle EED, Lax P, Rondán Dueñas J, et al. Effects of insect cadavers infected by *Heterorhabditis bacteriophora* and *Steinernema diaprepesi* on *Meloidogyne incognita* parasitism in pepper and summer squash plants [J]. *Ciencia e Investigación Agraria*, 2013, 40 (1): 109-118.
- Vieira P, Gleason C. Plant-parasitic nematode effectors - insights into their diversity and new tools for their identification [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2019, 50: 37-43.
- Wang H, Dong H, Qian H, et al. Isolation, bioassay and characterisation of *Xenorhabdus* sp. SY5, a highly virulent symbiotic bacterium of an entomopathogenic nematode isolated from China [J]. *Nematology*, 2013, 15 (2): 153-163.
- Wang J, Dai K, Kong XX, et al. Research progress and perspective on entomopathogenic nematodes [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2021, 43 (4): 811-839. [王杰, 戴康, 孔祥鑫, 等. 昆虫病原线虫与环境生物、非生物因素关系的研究进展 [J]. 环境昆虫学报, 2021, 43 (4): 811-839]
- Wang LF, Wu XB, Zhu XF, et al. Screening, identification and efficacy of biocontrol fungi against southern root-knot nematode [J]. *Plant Protection*, 2024, 50 (6): 62-70, 125. [王丽菲, 武小斌, 朱晓峰, 等. 南方根结线虫生防真菌的筛选鉴定及防效研究 [J]. 植物保护, 2024, 50 (6): 62-70, 125]
- Wang XP, Wang CL, Li CJ. Effect of symbiotic bacteria of entomopathogenic nematodes on egg hatching of *Meloidogyne incognita* [J]. *Soils and Crops*, 2017, 6 (4): 256-262. [王鑫鹏, 王从丽, 李春杰. 昆虫病原线虫共生细菌对南方根结线虫卵孵化的影响 [J]. 土壤与作物, 2017, 6 (4): 256-262]
- Wang XP. The Effect and Mechanism of Biological Bacteria against Root Knot Nematodes [D]. Beijing: University of Chinese Academy of Sciences Master Thesis (Northeast Institute of Geography and Agroecology, Chinese Academy of Sciences), 2018. [王鑫鹏. 根结线虫生防细菌的作用效果及机制初探 [D]. 北京: 中国科学院大学硕士论文(中国科学院东北地理与农业生态研究所), 2018]
- Wang YK, Xu B, Wang XP, et al. Effects of entomopathogenic nematodes on the development of root-knot nematode and aphid, and on the parasitism of aphid parasitoid in tobacco [J]. *Journal of Agricultural Resources and Environment*, 2017, 34 (3): 293-298. [王宇坤, 徐冰, 王小平, 等. 昆虫病原线虫对烟草根结线虫及蚜虫病虫害以及蚜茧蜂寄生的影响 [J]. 农业资源与环境学报, 2017, 34 (3): 293-298]
- Wu LL, Xie YF, Chang DD, et al. Control effect of symbiotic bacteria and their metabolites from entomopathogenic nematode on *Meloidogyne* spp. [J]. *Soils and Crops*, 2024, 13 (3): 381-389. [吴黎黎, 谢倚帆, 常豆豆, 等. 昆虫病原线虫共生菌及代谢产物对根结线虫的防治作用 [J]. 土壤与作物, 2024, 13 (3): 381-389]
- Yan B, Fan SY, Chen L, et al. A review of biological control techniques for major citrus pests and diseases [J]. *South-Central Agricultural Science and Technology*, 2024, 45 (11): 212-217, 240. [严斌, 范书云, 陈凌, 等. 柑橘主要病虫害的生物防控技术研究综述 [J]. 中南农业科技, 2024, 45 (11): 212-217, 240]
- Yan X, Guo WX, Zhao GY, et al. Research advances in subterranean pest control by entomopathogenic nematodes [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2014, 36 (6): 1018-1024. [颜珣, 郭文秀, 赵国玉, 等. 昆虫病原线虫防治地下害虫的研究进展 [J]. 环境昆虫学报, 2014, 36 (6): 1018-1024]
- Yan X, Zhao GY, Han RT. Integrated management of chive gnats (*Bradysia odoriphaga* Yang & Zhang) in chives using entomopathogenic nematodes and low-toxicity insecticides [J]. *Insects*, 2019, 10 (6): 161.
- Yang ZH, Liu Y, Yang YF, et al. Control efficacy of *Purpureocillium lilacinum* and its compound formulations on root-knot nematode in tomato field [J]. *Plant Protection*, 2024, 50 (6): 118-125. [杨志花, 刘阳, 杨玉凤, 等. 淡紫紫孢菌及其复合制剂对番茄根结线虫病的田间防治效果 [J]. 植物保护, 2024, 50 (6): 118-125]
- Yi JH, Sun M, Sun MM, et al. Research progress on occurrence and control of vegetable root-knot nematode disease in southwest China

- [J]. *Molecular Plant Breeding*, 2024: 1-18. [易江慧, 孙淼, 孙明明, 等. 西南地区蔬菜根结线虫病发生与防治研究进展 [J]. 分子植物育种, 2024: 1-18]
- Zhang S, Han Y, Wang L, *et al.* Antifungal activity and mechanism of *Xenocoumacin* 1, a natural product from *Xenorhabdus nematophila* against *Sclerotinia sclerotiorum* [J]. *Journal of Fungi*, 2024, 10 (3): 175.
- Zhang Y, Wang F, Zhao ZH. Biomarkers of insect septicemia caused by *Steinernema-Xenorhabdus* symbionts [J]. *Journal of Plant Protection*, 2023, 50 (5): 1227-1236. [张媛, 王芳, 赵紫华. 斯氏线虫-致病杆菌共生体侵染昆虫的生物标志物 [J]. 植物保护学报, 2023, 50 (5): 1227-1236]
- Zhao CC, Xiu DY, Wu L, *et al.* Research progress on pathogenic mechanism of entomopathogenic nematodes to insects [J]. *Journal of Jilin Forestry Science and Technology*, 2024, 53 (2): 43-48. [赵程程, 修冬莹, 吴琳, 等. 昆虫病原线虫对昆虫致病机制的研究进展 [J]. 吉林林业科技, 2024, 53 (2): 43-48]
- Zhao GY. Studies on Application of Entomopathogenic Nematodes for the Control of *Bradysia odoriphaga* [D]. Taian: Shandong Agricultural University Master Thesis, 2013. [赵国玉. 利用昆虫病原线虫防治韭菜迟眼蕈蚊幼虫的研究 [D]. 泰安: 山东农业大学硕士学位论文, 2013]