

玉米孢囊线虫发生危害和生物学研究进展

丘卓秋, 吴海燕*, 龙彦蓉

(广西大学农学院植保系, 南宁 530004)

摘要 玉米孢囊线虫 *Heterodera zae* Koshy, Swarup & Sethi, 1971 年在印度的拉贾斯坦邦第一次被发现并报道。虽然该病在我国未见相关报道, 但我国是世界上玉米生产大国, 种植面积已达到世界第二位, 分布范围广。因此, 对该病害的了解具有重要意义。本文主要介绍国外有关玉米孢囊线虫的研究进展, 包括玉米孢囊线虫病的症状、病原形态特征、危害情况、寄主范围及其生物学特性等方面。为防止玉米孢囊线虫在我国发生危害和扩散提供参考信息。

关键词 玉米; 玉米孢囊线虫; 生物学

中图分类号: S 435.131 **文献标识码:** A **DOI:** 10.3969/j.issn.0529-1542.2017.04.003

Research progress in the occurrence and biology of *Heterodera zae*

Qiu Zhuoqiu, Wu Haiyan, Long Yanrong

(Department of Plant Protection, Agricultural College of Guangxi University, Nanning 530004, China)

Abstract *Heterodera zae* was first reported in Rajasthan State, India. The disease has not been found in China where corn production is the biggest in the world and the cultivated area is ranked the second around the world. Therefore, it is significant to understand the disease. This article mainly involved the research progress in *H. zae*, including the symptoms, damage and morphological characters, host range and biology of *H. zae*. The review will be useful for preventing the occurrence and spread of the disease.

Key words corn; *Heterodera zae*; biology

玉米孢囊线虫 *Heterodera zae* Koshy, Swarup & Sethi 1971 年在印度拉贾斯坦邦首次被发现^[1]。至今在埃及^[2]、巴基斯坦^[3-5]、尼泊尔^[6]、美国^[7-8]、泰国^[9]、葡萄牙^[10]、希腊^[11]和阿富汗^[12]等国均有报道。玉米孢囊线虫病的发生和扩散是影响玉米产量和质量的一个重大隐患^[13]。玉米是世界上三大粮食作物之一, 种植面积仅次于水稻和小麦。虽然玉米孢囊线虫病在我国未有相关报道, 但我国是玉米生产大国, 玉米分布范围很广, 种植面积已达世界第二位, 因此, 应该对该病害有足够的了解和重视。玉米孢囊线虫 *H. zae* 与大豆孢囊线虫 *H. glycines*、甜菜孢囊线虫 *H. schachtii* 和燕麦孢囊线虫 *H. avenae* 均属于孢囊线虫属。该属线虫为植物根部的定居型半内寄生线虫, 大多数卵都保留在孢囊内。玉米孢囊线虫危害玉米根部, 导致根部产生病变, 影响玉米植株的正常生长和发育, 进而影响玉米的产量和质量。玉米孢囊线虫病对玉米的危害曾对世界粮食安全产生深远的影响, 1981 年, Sardanelli 等在美国马里兰发现玉米孢囊线虫^[14], 1984 年, 马里兰农业部

与美国农业部联合将玉米孢囊线虫作为检疫对象^[15]。目前, 针对玉米孢囊线虫病的研究主要集中在其形态特征、危害情况、寄主范围及其生物学特性等方面。本文综述了该线虫的相关研究进展, 可为防止玉米孢囊线虫在我国发生危害提供参考信息。

1 形态特征

1.1 形态测量数据比较

根据前人研究报道, 汇总和比较了不同国家多例首次发现的不同玉米孢囊线虫群体的形态特征(表 1)。

1.2 形态特征描述

孢囊:玉米孢囊线虫的孢囊在形态上与大豆孢囊线虫和甜菜孢囊线虫相似。玉米孢囊线虫的孢囊较小, 柠檬形(图 1a~c), 黄褐色, 孢囊表皮有 z 字形纹路(图 2e); 有突出的阴门锥, 从阴门锥的正上方往下看, 可以看到被阴门裂分开的双半膜孔(图 2d), 再往下有阴门下桥, 通常为蝴蝶结状, 有时细长; 阴门下桥下方有 4 个突出的指状孢囊, 指状孢囊下有随机分布的长短不一的孢囊群(图 2a~c)。

收稿日期: 2016-08-17 修订日期: 2016-09-28

基金项目: 公益性行业(农业)科研专项(201503114); 国家自然科学基金(31660511)

* 通信作者 E-mail: wuhy@gxu.edu.cn

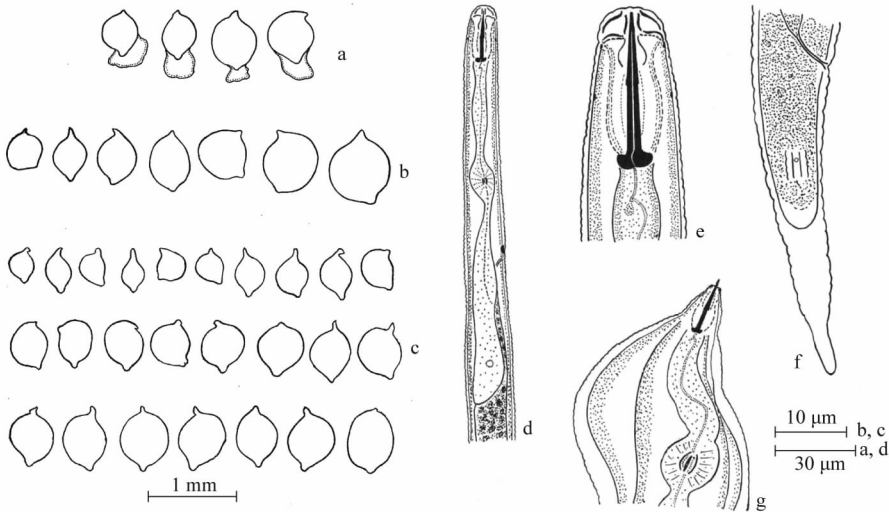
表 1 玉米抱囊线虫形态测量值¹⁾
Table 1 Morphological data of *Heterodera zeae*

标本类型 Sample type	形态特征 Morphological character	来源 Resource				
		阿富汗 Afghanistan ^[12]	希腊 Greece ^[11]	葡萄牙 Portugal ^[10]	美国 USA ^[16]	泰国 Thailand ^[9]
抱囊 Cysts	标本数量/个 Number of cyst	8	5	20	40	25
	体长/ μm Body length (L)	400~502(465 $\pm$ 45.3) ^a	700~767(739.4 $\pm$ 98.4)	400~685(541.5 $\pm$ 87.9) ^a	428~785(565 $\pm$ 92)	470~688.3(585.2 $\pm$ 71.2)
	体宽/ μm Body width (BW)	311~401(366 $\pm$ 44)	400~550(472.2 $\pm$ 63.5)	300~530(390.5 $\pm$ 63.9)	255~551(347 $\pm$ 63)	392~528(454.9 $\pm$ 31.2)
	体长/体宽 L/BW	1.2~1.3, 1.2	1.2~1.4, 1.3	1.3~1.9, 1.6	1.4~2.2, 1.7	1.0~1.5, 1.3
	颈长/ μm Neck length	—	50~100(75.0 $\pm$ 17.6)	45~110(66.5 $\pm$ 16.7)	—	—
	阴门裂长/ μm Vulval slit length	33~43(38.8 $\pm$ 3.3)	36~40(38.6 $\pm$ 2.3)	31~39.5(35.1 $\pm$ 2.5)	29~42(36.5 $\pm$ 3.7)	41.4~47.2(44.2 $\pm$ 1.6)
	膜孔长/ μm Fenestral length	38~56(47.5 $\pm$ 6.3)	50~55(52.5 $\pm$ 2.5)	38~48(42.8 $\pm$ 2.4)	35~45(40.4 $\pm$ 3.3)	44.3~53.1(48.5 $\pm$ 2.1)
	膜孔宽/ μm Semifenestral width	22~42(32.8 $\pm$ 6.4)	32~35(33.6 $\pm$ 1.5)	16.5~20(18.2 $\pm$ 0.9)	—	—
	下桥长/ μm Underbridge length	28~45(37 $\pm$ 6.1)	40~50(45.0 $\pm$ 5.0)	40~51(43.7 $\pm$ 4.0)	30~41(36.8 $\pm$ 3.0)	30.6~36.4(33.9 $\pm$ 1.5)
2 龄幼虫 J ₂	标本数量/条 Number of J ₂	8	10	30	50	25
	体长/ μm Body length	381~452(426.4 $\pm$ 26.6)	367~400(387 $\pm$ 9.6)	400~500(447 $\pm$ 22.9)	399~460(431 $\pm$ 14)	416.5~483.5(451.7 $\pm$ 18.8)
	尾长/ μm Tail length	35~49(44 $\pm$ 4.9)	42.5~46.0(42.9 $\pm$ 2.3)	42.5~51.5(47.4 $\pm$ 2.5)	40~49(44.2 $\pm$ 2.4)	36.5~48.8(41.4 $\pm$ 3.5)
	尾部透明区长/ μm Hyaline tail terminal	22~27(24.4 $\pm$ 2.0)	20.0~22.5(20.9 $\pm$ 1.2)	19.5~26(23 $\pm$ 1.9)	16.8~25.2(21.9 $\pm$ 1.7)	20.8~26.4(24 $\pm$ 1.5)
	口针长/ μm Stylet length	21~24(22 $\pm$ 1.1)	19.7~20.0(19.9 $\pm$ 0.1)	19.5~21.5(20.5 $\pm$ 0.5)	19~20.7(19.9 $\pm$ 0.4)	20.7~23.2(21.9 $\pm$ 0.8)

1) “a”表示为体长不包括颈长,其他体长包括颈长。
a: The length of body except neck; the others are the length of body including neck.

2 龄幼虫:虫体呈蠕虫形,圆柱状,到虫体尾部渐变细;头部钝圆硬化,唇区较高,有强壮的口针和明显的口针基球,基球呈锯齿状;虫体尾部有透明区,

透明区有较明显的体环(图 1d~f;图 2f, g, i 和 j);虫体表有 4 条明显的侧线(图 2h)。

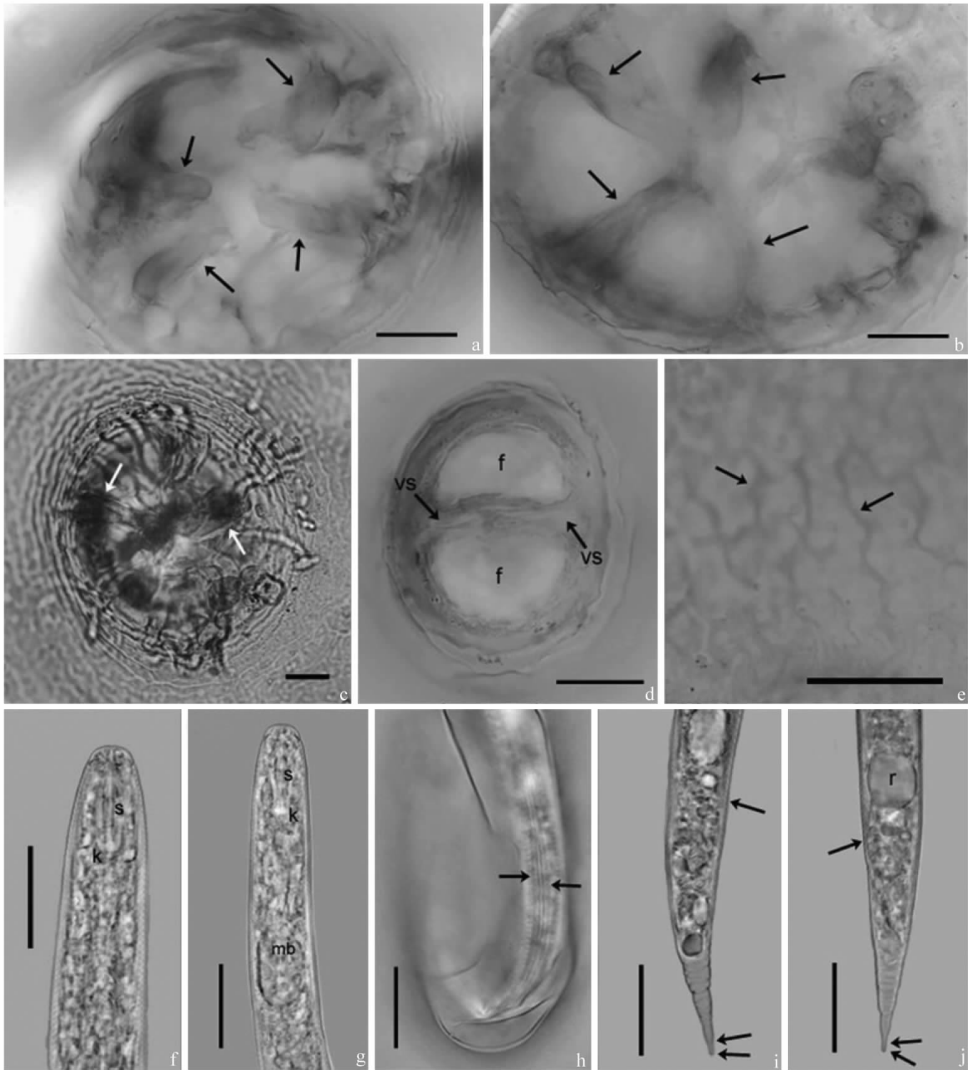


a-b: 雌虫; a: 带卵囊的雌虫; c: 孢囊; d-f: 2龄幼虫; d: 2龄幼虫虫体前端; e: 2龄幼虫头部; f: 2龄幼虫尾部; g: 雌虫虫体前端。图片来自文献 [1]
a-b: Female; a: Female with egg-sac; c: Cysts; d-f: Second-stage larva; d: Anterior part; e: Head end; f: Posterior end; g: Anterior end of female. The figure was cited from reference [1]

图 1 玉米抱囊线虫雌虫、孢囊及幼虫的形态
Fig. 1 Morphology of *Heterodera zeae*

雄虫:玉米孢囊线虫的雄虫非常稀少,且为不定时发生^[17]。玉米孢囊线虫雄虫体细长,蠕虫型,尖端渐变细;头部钝圆,有4个环纹,头骨架硬化;虫体有明显的角质层,并有整齐中等粗细的环纹;有强壮的口针和明显的口针基部球,其分布从虫体前端2~3个体环开始到虫体8~9个体环的位置

结束;侧区有4条侧线,中间两条侧线距离较旁边两条侧线窄,侧区分布在虫体中间,其宽度小于虫体的四分之一。排泄孔在虫体前端15%处^[18]。1983年,Lauritis等的试验证明,玉米孢囊线虫在雄虫很少的情况下能继续繁殖,推测玉米孢囊线虫存在孤雌生殖^[13]。



a~b: 4个指状孢囊; c: 阴门锥随机分布的孢囊; d: 阴门膜孔(f)和阴门裂(vs); e: 孢囊的表皮; f~g: 2龄幼虫的头部, 包括口针(s)、口针基部球(k)和中食道球(mb); h: 虫体表4条侧线(单箭头); i~j: 虫体后部肛门区(单箭头), 包括直肠(r)和锐圆的尾部末端(双箭头); 所有比例尺均为20 μm。图片引自文献 [11]

a-b: Vulval areas of cyst cones showing finger-like projections; c: A mass of randomly located long, heavy bullae; d: Vulval area of cyst cone showing ambifenestrate fenestra (f) and vulval slit (vs) along vulval bridge; e: Cyst wall showing zigzag patterns in cuticle; f-g: Anterior regions of juveniles showing stylets (s), anchor-shaped stylet knobs(k), and median bulb (mb); h: Juvenile lateral field containing 4 lines; i-j: Posterior regions of juveniles showing anal areas (single arrows), rectum (r), and acutely rounded tail termini (double arrows). All scale bars are 20 m. Picture was cited from reference [11]

图2 来自希腊的玉米孢囊线虫种群的孢囊阴门锥形态和2龄幼虫形态

Fig. 2 Morphological features of cysts and second-stage juveniles of *Heterodera zae* from Greece

2 生物学特性及发生规律

孢囊线虫属于半内寄生线虫中的定居型类群,一旦将头部和虫体前部钻入根组织中,在正常情况

下不再转移直至完成发育和生殖。在不同环境下,玉米孢囊线虫从2龄幼虫到孢囊形成所经历的时间不同。2龄幼虫可以在雌虫表皮变黄或者变为亮褐色之前,即雌虫在未成熟时孵化出来。2龄幼虫在

接种 12 h 后就侵入玉米的根部,在接种后第 5 天侵染量达到最大,大多数 2 龄幼虫侵染发生在根部的伸长区,较少出现在分生组织区或根尖。在温度为 27~38℃ 时, J₃、J₄ 出现的时间分别为接种 2 龄幼虫后的 5~6 d 和 7~8 d。在印度,在一个玉米种植季里,玉米孢囊线虫可以发生 5~6 代^[18]。

在温室内,每天 12 h 光照循环的条件下,用新鲜的 2 龄幼虫接种生长 12~15 d 的玉米苗,发现玉米孢囊线虫在 20~36℃ 均可侵染玉米的根,其最适温度为 33℃,在该温度下完成 1 代需要 15~20 d;在 36℃ 下繁殖 1 代只需 19~20 d;29℃ 和 25℃ 时繁殖速度则相对较慢,完成 1 代分别需要 28 d 和 42~43 d;低于 20℃ 时,不能完成一个完整的生活史^[19]。在暗箱中利用玉米外植体培养,30℃ 时,从 2 龄幼虫入侵植物根部开始到出现第一批新孵化出的 2 龄幼虫需要 22 d^[13],且孢囊在 10℃ 和 40℃ 均不孵化。影响孢囊孵化出 2 龄幼虫的条件包括温度、寄主、体外培养液、土壤类型等。如土壤沥出液对玉米孢囊线虫的孵化有利;在含 4 mmol/L 的氯化锌溶液中培养比在纯水中培养的孵化率要高;在同等条件不同土壤类型下培养,用粉质壤土和砂质壤土比用沙子培养更适合 2 龄幼虫的孵化和侵染,而黏土被认为是最不适合玉米孢囊线虫生长的土壤类型^[7]。将砂壤土和沙子以 2:3 的比例混合培养玉米孢囊线虫相对所有单个土壤类型培养是最有效的^[17]。

3 危害症状及经济重要性

受玉米孢囊线虫侵染后玉米植株生长发育不良,出现萎缩,矮小等症状;叶片发黄,叶色暗淡无光;被玉米孢囊线虫侵染的根不能很好地生长;相对于未受害株,受害玉米植株抽穗较早且结实较小,玉米粒畸形等^[17]。

玉米是仅次于水稻和小麦的世界第三大粮食作物。玉米孢囊线虫给玉米产量和质量带来一定的影响。在印度,玉米的种植面积接近 740 万 hm²,是该国家主要的粮食来源,因此玉米生产意味着国家的粮食安全,而玉米孢囊线虫在印度首次发现后在印度多个玉米种植区扩散,已经成为危害玉米最主要的病害之一,对玉米产量甚至农业经济的发展有着重要影响,在印度,平均每毫升砂壤土里 5~6 条 2 龄幼虫时,可造成秋收季节玉米总产量下降 21%~29%。^[17]。在美国危害最严重的 49 种外来病原物

排名中,玉米孢囊线虫排在第 15 位,给美国带来的经济损失估计在 1%~15%^[17]。

4 寄主范围

关于该线虫的寄主范围,据报道,除有稃型和硬粒型的玉米品种外,供试的大多数玉米品种都是玉米孢囊线虫的寄主^[13]。玉米孢囊线虫还可以侵染如大麦 *Hordeum vulgare*、小麦 *Triticum aestivum*、燕麦 *Avena sativa*、黑麦 *Secale cereale*、水稻 *Oryza sativa*、高粱 *Sorghum bicolor*、谷子 *Setaria italica*、甘蔗 *Saccharum officinarum* 等作物^[15, 20],而小麦是否为寄主在早期的研究中是较有争议的,1977 年, Srivastava 等指出,仅有少数的玉米孢囊线虫幼虫在小麦上侵染和繁殖,小麦不是玉米孢囊线虫适合的寄主^[21];1978 年, Bhargava 等提出小麦不是玉米孢囊线虫的寄主^[22];1983 年, Lauritis 等发现只有个别小麦品种会受到玉米孢囊线虫的侵染,并且侵染性不强^[13];1986 年, Bajbaj 等提出在许多小麦地里发现玉米孢囊线虫^[22]。杂草也是玉米孢囊线虫的寄主之一,包括洋野黍 *Panicum dichotomiflorum*、草原看麦娘 *Alopecurus pratensis*、拂子茅 *Calamagrostis epigeios*、薏苡 *Coix lacryma-jobi*、千金子 *Leptochloa chinensis*、毛线稷 *Panicum capillare*、糜 *Panicum miliaceum*、狼尾草 *Pennisetum alopecuroides*、藨草 *Phalaris arundinacea*、芦苇 *Phragmites australis*、鸭茅状摩擦禾 *Tripsacum dactyloides*、墨西哥类蜀黍 *Zea mexicana*^[15]、稗 *Echinochloa crusgalli*^[20]、香根草 *Vetiveria zizanioides*^[24] 等。果树也是玉米孢囊线虫的寄主,如扁桃树 *Prunus amygdalus*^[25]、梨 *Pyrus* spp. 和柑橘 *Citrus reticulata*^[3]、无花果 *Ficus carica*^[16] 等。关于蔬菜类寄主,如番茄 *Lycopersicon esculentum*、鹰嘴豆 *Cicer arietinum*、蒜 *Allium sativum*、辣椒 *Capsicum annuum*、茄 *Solanum melongena* 和萝卜 *Raphanus sativus* 等的研究结果不同^[3-4, 20, 26]。

5 玉米孢囊线虫的防治

5.1 化学防治

对玉米孢囊线虫比较有效的防治为化学防治,其中作用效果较好的化学药剂为有机磷酸酯类杀线剂和氨基甲酸酯类杀线剂,而且采用喷雾的施药方法更有利于减少玉米孢囊线虫种群的密度。也

可对土壤使用克百威、硫线磷、甲拌磷等杀虫剂进行防治,这些药剂的使用不仅可以相对有效地遏制玉米孢囊线虫的繁殖,而且还对玉米产量的增长有促进作用^[18]。

5.2 生物防治

植物提取素也是一种较好的防治玉米孢囊线虫的生物药剂^[17]。苦楝树的种子仁粉末制剂或者苦楝树的植物提取素以一定的质量分数施用,可有效降低玉米孢囊线虫在土壤中的密度,但是是否对玉米的生长发育以及产量带来积极影响还没有试验可以证实。利用寄生植物线虫的真菌或细菌对玉米孢囊线虫进行防治也是重要的生物防治手段,已经有研究指出 *Cataneria*, *Verticillium* 和 *Gleocladium* 可以从被寄生的玉米孢囊线虫上分离得到, *Arthobotrytis coincides* 和 *Monacrosporium salinum* 在试管培养状态下可以杀死玉米孢囊线虫的2龄幼虫。但是这些菌株在玉米孢囊线虫的防治上都没有被推广利用^[17]。

5.3 农业防治

由于玉米孢囊线虫为专性寄生,寄主范围大多数为禾本科植物,只要避免长期单一种类作物连作就可有效地防治玉米孢囊线虫。如可以每隔两年与蔬菜、大豆和油菜籽等非玉米孢囊线虫寄主的植物轮作。这种防治方法可以有效地降低玉米孢囊线虫密度,并且使其种群密度在经济阈值水平之下,减轻危害发生。

5.4 抗性品种

抗性品种的使用是最有效也是最具有经济价值的防治植物寄生线虫的措施。目前筛选对玉米孢囊线虫具有抗性的玉米品种的研究很少,只有印度和巴基斯坦有筛选出抗性品种的报道,如印度的品种‘Ageti-76’和‘Karnal-I’属中等抗性,巴基斯坦的‘Sharad White’、‘Gauhar’、‘Azam’和‘Composite-IS’表现中等抗性^[17]。

6 讨论

我国是世界第二大玉米生产国,玉米产量约占我国粮食总产量的四分之一。玉米生产区域分布广泛,纵跨寒温带、暖温带、亚热带和热带生态区,其中存在玉米孢囊线虫适宜发生的条件,同时各玉米产区种植的玉米品种资源丰富多样,并不明确各品种对玉米孢囊线虫的抗性。玉米孢囊线虫在我国已有

小面积发生(未发表),对我国玉米产业存在潜在风险,应引起相关部门的足够重视,避免该病害对我国的玉米产业造成影响。本文综述了玉米孢囊线虫的国外研究进展,旨在为监测该病害在我国发生发展、研究品种抗性,积极以改善农田环境,利用轮作、深耕的种植方式进行防控提供参考。

参考文献

- [1] Koshy P K, Swarup G, Sethi C L. *Heterodera zae* n. sp. (Nematoda: Heteroderidae), a cyst-forming nematode on *Zea mays* [J]. Nematologica, 1971, 16(4): 511–516.
- [2] Aboul-Eid H Z, Ghorab A L. The occurrence of *Heterodera zae* in maize fields in Egypt [J]. Egyptian Journal of Phytopathology, 1983, 13: 51–61.
- [3] Maqbool M A. Occurrence of root-knot and cyst nematodes in Pakistan [J]. Nematologia Mediterranea, 1981, 9(2): 211–212.
- [4] Maqbool M A, Hashmi S. New host records of cyst nematodes, *Heterodera zae* and *H. moths* from Pakistan [J]. Pakistan Journal of Nematology, 1984, 2: 99–100.
- [5] Shahina F, Maqbool M A. Distribution of corn cyst and cereal cyst nematodes in Pakistan [J]. International Nematology Network Newsletter, 1990, 7(3): 38–40.
- [6] Sharma S B, Pande S, Saha M, et al. Plant parasitic nematodes associated with rice and wheat based cropping systems in Nepal [J]. International Journal of Nematology, 2001, 11(1): 35–38.
- [7] Hashmi S, Krusberg L R. Factors influencing emergence of juveniles from cysts of *Heterodera zae* [J]. Journal of Nematology, 1995, 27(3): 362–369.
- [8] Stalcup L. Corn cyst nematode [J]. Farm Industry News, 2007, 40(11): 82–84.
- [9] Chinnasri B, Chitsomkid T N, Toida Y. *Heterodera zae* on maize in Thailand [J]. Japanese Journal of Nematology, 1995, 24: 35–38.
- [10] Correia F J S, de O Abrantes I M. Characterization of *Heterodera zae* populations from Portugal [J]. Journal of Nematology, 2005, 37(3): 328–335.
- [11] Skantar A M, Handoo Z A, Zanakakis G N, et al. Molecular and morphological characterization of the corn cyst nematode, *Heterodera zae*, from Greece [J]. Journal of Nematology, 2012, 44(1): 58–66.
- [12] Asghari R, Pourjam E, Heydari R, et al. First report of corn cyst nematode, *Heterodera zae* in Afghanistan [J]. Australasian Plant Disease Notes, 2013, 8(1): 93–96.
- [13] Lauritis J A, Rebois R V, Graney L S. Life cycle of *Heterodera zae* Koshy, Swarup, and Sethion *Zea mays* L. axenic root explants [J]. Journal of Nematology, 1983, 15(1): 115–119.

- neria: the cause of grey mould disease [J]. *Molecular Plant Pathology*, 2007, 8(5): 561–580.
- [3] Harman G E. Overview of mechanisms and uses of *Trichoderma* spp. [J]. *Phytopathology*, 2006, 96(2): 190–194.
- [4] Benitez T, Rincon A M, Limon M C, et al. Biocontrol mechanisms of *Trichoderma* strains [J]. *International Microbiology*, 2004, 7(4): 249–260.
- [5] 叶小波, 曾千春, 蒋细良. 木霉菌重寄生过程中的酶学研究进展[J]. *中国生物防治学报*, 2009, 25(3): 276–280.
- [6] Li Duoquan. Review of fungal chitinases[J]. *Mycopathologia*, 2006, 161(6): 345–360.
- [7] Gokul B, Lee J H, Song K B, et al. Characterization and applications of chitinases from *Trichoderma harzianum*-A review [J]. *Bioprocess & Biosystems Engineering*, 2000, 23(6): 691–694.
- [8] 徐同, 柳良好. 木霉几丁质酶及其对植物病原真菌的拮抗作用[J]. *植物病理学报*, 2002, 32(2): 97–102.
- [9] Steindorff A S, Ramada M H S, Coelho A S G, et al. Identification of mycoparasitism-related genes against the phytopathogen *Sclerotinia sclerotiorum*, through transcriptome and expression profile analysis in *Trichoderma harzianum* [J]. *BMC Genomics*, 2014, 15(1): 1–14.
- [10] You Jiaqi, Zhang Jing, Wu Mingde, et al. Multiple criteria-based screening of *Trichoderma* isolates for biological control of *Botrytis cinerea* on tomato [J]. *Biological Control*, 2016, 101: 31–38.
- [11] 任莉. 重寄生真菌盾壳霉降解草酸毒素及其引起的生防效应研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2008.
- [12] 曾丽梅. 盾壳霉草酸脱羧酶基因的克隆、功能验证及生防作用研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2013.
- [13] 伊洪伟. 长枝木霉菌几丁质酶基因克隆和抑菌活性物质结构鉴定[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2012.
- [14] Gruber S, Seidl-Seiboth V. Self versus non-self: fungal cell wall degradation in *Trichoderma* [J]. *Microbiology*, 2012, 158(1): 26–34.
- [15] Haran S, Schickler H, Oppenheim A, et al. Differential expression of *Trichoderma harzianum* chitinases during mycoparasitism [J]. *Phytopathology*, 1996, 86(9): 980–985.
- [16] Inbar J, Chet I. The role of recognition in the induction of specific chitinases during mycoparasitism by *Trichoderma harzianum* [J]. *Microbiology*, 1995, 141(11): 2823–2829.
- [17] Vinale F, Sivasithamparam K, Ghisalberti E L, et al. *Trichoderma*-plant-pathogen interactions [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2008, 40(1): 1–10.
- [18] 赵亚玲, 惠有为, 赵健, 等. 低温木霉对灰霉的拮抗作用[J]. *应用化工*, 2010, 39(9): 1303–1305.
- [19] 胡仕凤, 高必达, 陈捷. 木霉几丁质酶及其基因的研究进展[J]. *中国生物防治*, 2008, 24(4): 369–375.
- [20] 陈少波, 吴根福. 几丁质酶研究进展[J]. *科技通报*, 2004, 20(3): 258–262.
- [21] 柳良好, 徐同. 哈茨木霉几丁质酶诱导及其对水稻纹枯病菌的拮抗作用[J]. *植物病理学报*, 2003, 33(4): 359–363.
- [22] 李莉. 转木霉几丁质酶基因棉花的抗病性检测及鉴定[D]. 乌鲁木齐: 新疆农业大学, 2005.
- [23] 杨春林, 席亚东, 谢华蓉, 等. 哈茨木霉 Th-30 几丁质酶的生产条件及对灰霉病菌的拮抗作用[J]. *植物保护学报*, 2009, 36(4): 295–300.

(责任编辑: 田 喆)

(上接 20 页)

- [14] Sardanelli S, Krusberg L R, Golden A M. Corn cyst nematode, *Heterodera zae*, in the United States [J]. *Plant Disease*, 1981, 65: 622.
- [15] Ringer C E, Sardanelli S, Krusberg L R. Investigations of the host range of the corn cyst nematode, *Heterodera zae* from Maryland [J]. *Journal of Nematology*, 1987, 1: 97–106.
- [16] Morgan A, Mulvey R H. Redescription of *Heterodea zae*, the corn cyst nematode, with SEM observations [J]. *Journal of Nematology*, 1983, 15(1): 60–70.
- [17] Srivastava A N, Chawla G. Maize cyst nematode, *Heterodera zae*-A key nematode pest of maize and its management [R]. A Technical Bulletin (TB-ICN: 39/2005), IARI, New Delhi, India, 2005.
- [18] Hutzell P A. Description of male of *Heterodera zae* [J]. *Journal of Nematology*, 1984, 16 (1): 83–86.
- [19] Hutzell P A, Krusberg L R. Temperature and the life cycle of *Heterodera zae* [J]. *Journal of Nematology*, 1990, 22(3): 414–417.
- [20] Srivastava A N, Jaiswal R K. Host and non host status of plant species or the maize cyst nematode, *Heterodera zae*, in India [J]. *Nematologica Mediterranea*, 2011, 39: 203–206.
- [21] Srivastava A N, Swarup G. Preliminary studies on some graminaceous plants for their susceptibility to the maize cyst nematode *Heterodera zae* [J]. *Indian Journal of Nematology*, 1977, 5 (2): 257–259.
- [22] Bhargava S, Yadav B S. Host range study and evaluation of certain barley varieties to the maize cyst nematode *Heterodera zae* [J]. *Indian Journal of Mycology and Plant Pathology*, 1978, 8: 72.
- [23] Bajbaj H K, Gupta D C, Dahiya R S. Development of *Heterodera zae* Koshy et al. on wheat and maize [J]. *Nematologia*, 1986, 32: 209–215.
- [24] Lal A, Mathur V K. Occurrence of *H. zae* on *Vetiveria zizanioides* [J]. *Indian Journal of Nematology*, 1982, 12: 405–407.
- [25] Qasim M, Ghaffar A. *Heterodera zae* in rhizosphere of declining almond trees, *Prunus amygdalus*, in Baluchistan, Pakistan [J]. *Nematologica Mediterranea*, 1986, 14(1): 159.
- [26] Shahzad S, Ghaffar A. Tomato, a natural host of *Heterodera zae* in Pakistan [J]. *International Nematology Network Newsletter*, 1986, 3(4): 38.

(责任编辑: 杨明丽)