

昆虫病原线虫共生细菌对南方根结线虫卵孵化的影响

王鑫鹏^{1,2}, 王从丽¹, 李春杰¹

(1. 中国科学院 东北地理与农业生态研究所 黑土区农业生态重点实验室, 黑龙江 哈尔滨 150081;
2. 中国科学院大学 北京 100049)

摘 要: 为探讨不同种 (品系) 昆虫病原线虫共生细菌的不同稀释倍数对南方根结线虫 *Meloidogyne incognita* 卵孵化的影响, 采用培养皿法进行室内生测, 定期调查根结线虫卵孵化情况。结果表明, 4 种 (品系) 昆虫病原线虫 (斯氏属两个种和嗜菌异小杆两个品系) 共生细菌的 10 × 稀释液, 6 d 时 Hb – NJ 共生菌使 *M. incognita* 的卵孵化率最低, 为 8.6%, 以 TSY 培养液为对照, 其孵化率为 29.1%, Hb – NJ 共生菌对 *M. incognita* 卵孵化的抑制作用最强, 相对抑制率为 70.6%, 其它 3 种昆虫病原线虫 Hb – IGA、Sc – All 和 Sf – IGA 共生细菌的孵化率为分别为 24%、22.6% 和 25.2%, 其相对抑制率是 17.2%、22.3% 和 13.4%; 8 d 时线虫 Hb – NJ、Hb – IGA 和 Sc – All 共生菌的相对抑制率分别为 67.1%、39.3% 和 41.7%, 10 d 时 4 种 (品系) 昆虫病原线虫共生菌对 *M. incognita* 的孵化率和抑制率均无显著性差异 ($p > 0.05$)。4 种 (品系) 昆虫病原线虫共生菌的 20 × 和 50 × 稀释液对 *M. incognita* 卵孵化没有明显的抑制作用。基于以上结果, Hb – NJ 的共生细菌可以通过抑制南方根结线虫的卵孵化导致线虫群体下降而达到防治线虫的目的, 因此是一种潜在的生物杀线虫剂。图 5, 表 1, 参 31。

关键词: 根结线虫; 昆虫病原线虫; 共生菌; 卵; 孵化率; 抑制率

中图分类号: S432.4⁺5 **文献标识码:** A

Effect of Symbiotic Bacteria of Entomopathogenic Nematodes on Egg Hatching of *Meloidogyne incognita*

WANG Xinpeng^{1,2}, WANG Congli¹, LI Chunjie¹

(1. Key Laboratory of Mollisols Agroecology, Northeast Institute of Geography and Agroecology, CAS, Harbin 150081, China;
2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: To explore the effect of different concentrations of symbiotic bacteria of entomopathogenic nematodes (EPNs) on egg hatching of southern root – knot nematodes (*Meloidogyne incognita*), egg hatching rate was investigated at different interval time points by mixing with symbiotic bacteria in the Petri dishes in the laboratory. The results showed that the lowest egg hatching rate in 10 × dilution of symbiotic bacteria of Hb – NJ (EPN) at 6 d was 8.6% while it was 29.1% compared with the control medium TSY. The strongest inhibition rate of 10x dilution of symbiotic bacteria of Hb – NJ on *M. incognita* egg hatching was at 6 d, with 70.6% of relative inhibition rate. The egg hatching rates in 10 × dilution of symbiotic bacteria of Hb – IGA, Sc – All and Sf – IGA at 6d were 24%, 22.6% and 25.2%, and their inhibition rates were 17.2%, 22.3% and 13.4%, respectively. At 8 d, the inhibition rates of symbiotic bacteria of Hb – NJ, Hb – IGA and Sc – All were 67.1%, 39.3% and 41.7%, respectively, and were significantly greater than that of Sf – IGA (11.1%) . At 10 d, the egg hatching rates and the inhibition rates by the 10x dilution of the four tested symbiotic bacteria had no significant difference. No obvious inhibition effect on *M. incognita* egg hatching was examined when using 20x and 50x dilutions of symbiotic bacteria at all tested days. Based on the results, the symbiotic bacteria of Hb – NJ might be a promising bio – agent to control root – knot nematodes through inhibiting *M. incognita* egg hatching and consequently result in decreased *M. incognita* infection.

Key words: *Meloidogyne* spp; entomopathogenic nematode; symbiotic bacteria; eggs; hatching rate; inhibition rate

0 引 言

根结线虫 (*Meloidogyne* spp.) 是危害植物最严重的广寄主植物寄生线虫, 能够侵染超过 2 000 多种植

收稿日期: 2017 – 06 – 15; 修回日期: 2017 – 08 – 28.
基金项目: 国家自然科学基金 (31601688); 黑龙江省自然科学基金 (C2017072); 中国科学院科技服务网络计划 (STS) 项目 (KFJ – SW – STS – 143 – 9) .
第一作者简介: 王鑫鹏 (1991 –), 男, 吉林长春人, 硕士研究生, 主要从事农业生态方面研究.
通讯作者: 李春杰 (1976 –), 女, 黑龙江依安人, 博士, 副研究员, 主要从事作物病虫害生物防治及机理研究.

物,包括多种大田作物、大棚和露地蔬菜及园林花卉树木等。在我国,由于蔬菜需求量的增加,温室大棚种植面积的扩大导致了根结线虫传播速度加快,而且该线虫病一旦发生,很难根除。我国以南方根结线虫为优势种,危害最大^[1-2],能够导致作物减产13%~25%,严重的达70%以上,甚至绝产^[3]。目前生产上主要采用化学防治,其成本高,毒性强,多数化学药剂对根结线虫的毒杀作用是非特异性的,极易对人畜造成危害,污染环境^[4],因此寻找一种安全有效的防治手段成为当务之急。

科学家已发现昆虫病原线虫(Entomopathogenic nematodes, EPN)对有些植物寄生线虫具有一定的抑制作用^[5-12],但昆虫病原线虫对其抑制作用机理还不十分清楚^[13-14]。Molina等^[15]发现用活的或者死的昆虫病原线虫 *Heterorhabditis baujardi* 和 *Steinernema feltiae* 均能抑制番茄上 *M. mayaguensis* 的卵孵化和二龄幼虫的侵染。Del Valle等^[16-17]也发现 *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仍能有效地控制辣椒上爪哇根结线虫和南方根结线虫的虫瘿和卵块数。以上学者研究认为昆虫病原线虫体内共生细菌对根结线虫的化感作用可能是昆虫病原线虫抑制根结线虫的主要原因^[18-20]。如果昆虫病原线虫共生菌对根结线虫的卵孵化具有抑制作用,可降低根结线虫的二次侵染,从而降低危害程度,进而达到防治目的。目前关于昆虫病原线虫共生菌是否是因为抑制了根结线虫的卵孵化还不清楚,如果能够抑制,这些共生细菌是否对根结线虫的卵孵化具有不同的抑制效果,基于这两个问题,该研究测试了从不同地方分离的昆虫病原线虫的共生菌对当地南方根结线虫1号小种卵孵化的抑制效果,以期为今后根结线虫的生物防治提供理论依据及探索潜在的生物杀线虫剂。

1 材料与方法

1.1 昆虫病原线虫及其共生细菌的分离培养

昆虫病原线虫:嗜菌异小杆线虫 *Heterorhabditis bacteriophora* - NJ (Hb - NJ) 和 *H. bacteriophora* - IGA (Hb - IGA)、小卷蛾斯氏线虫 *Steinernema carpocapsea* - All (Sc - All)、芜菁夜蛾斯氏线虫 *S. feltiae* - IGA (Sf - IGA),其中线虫 Hb - IGA 和 Sf - IGA 是从黑龙江省哈尔滨市分离获得,线虫 Hb - NJ 和 Sc - All 是从美国引进。4种(品系)线虫均采用 White - trap 大蜡螟 (*Galleria mellonella*) 活体法繁殖^[21],收获后潜土层法储存于8℃冰箱内,60 d内备用。大蜡螟由天津惠裕生物科技有限公司葡萄蜜虫养殖场提供,用于繁殖昆虫病原线虫和分离共生细菌。

共生细菌的分离和纯化:参照李春杰^[22],用供试4种(品系)线虫分别侵染末龄大蜡螟,23℃侵染16 h后分离共生菌,将大蜡螟用75%的酒精棉球进行体表消毒。用镊子将幼虫的头和尾夹起,剪去一只第三对腹足顶端,将流出含有共生细菌的体液直接滴到鉴别培养基(NBTA)上,划线培养,置于25℃恒温培养箱内。48 h后左右平板出现单菌落,将初生菌型(*H. bacteriophora* 共生菌即发光杆菌属 *Photobacterium luminescens* 为绿色, *S. carpocapsea* 共生菌即嗜线虫致病杆菌属 *Xenorhabdus nematophila* 为蓝色)分别挑出,继续划线培养,出现单菌落时备用。NBTA培养基:营养琼脂22.5 g,红四氮唑(TTC)0.012 5 g,溴百里酚蓝(BTB)0.02 g,蒸馏水500 ml, pH 7.2~7.4。

共生细菌悬液的制备:挑取纯化后的单菌落接种到TSY培养液中,25℃恒温摇床上200 rpm·min⁻¹培养48 h后备用,发光杆菌变成橙红色,粘稠状,而嗜线虫致病杆菌呈乳白色,此时共生菌已达到对数期^[23],共生细菌浓度大约为 3×10^5 cfu·ml⁻¹^[22]。

分别配置4种病原线虫共生细菌的3种不同浓度的稀释液备用:原液+无菌水按下列体积进行配比:0.5 ml+3.5 ml,0.25 ml+3.75 ml,0.1 ml+3.9 ml。TSY液体培养基:胰大豆肉汤60 g,酵母提取物7.5 g,蒸馏水1 500 ml。

1.2 南方根结线虫及卵的制备

根结线虫:从黑龙江省大庆市郊区蔬菜大棚采集,由农田有害生物控制学科组经单卵块培养和大量扩繁,被鉴定为南方根结线虫 *Meloidogyne incognita* 的1号小种^[24],在智能温室内(22℃~28℃,光照

16 h·d⁻¹) 番茄 (中蔬 4 号) 根上繁殖。

根结线虫卵悬液制备：取被南方根结线虫侵染 45 d 后的番茄根系，加入 200 ml 的 1% NaClO 震荡 3 min，然后倒入 200 目和 500 目套筛中反复冲洗，收集 500 目筛子中的卵配制成卵悬液，使其浓度为 400 个卵·ml⁻¹。

1.3 南方根结线虫卵孵化测定

在无菌培养皿 (直径为 35 mm) 中加入上述 4 种 (品系) 昆虫病原线虫共生细菌的 3 种稀释液 0.8 ml，再分别加入根结线虫卵悬液 0.2 ml，即每个皿约 80 个卵，最终使每种菌悬液的稀释倍数为 10 ×、20 × 和 50 ×，分别以等体积 TSY 培养液和无菌水为对照，每个处理 3 次重复，置于 28℃ 恒温培养箱内。在 0、4 d、6 d、8 d 和 10 d 时于显微解剖镜 (OLYMPUS, SZX-16) 下调查每皿内卵孵化出的二龄幼虫 (J2) 数，计算孵化率和相对抑制率^[1,25]。整个试验重复 3 次。

孵化率 (%) = 孵化线虫数 / 线虫卵数 × 100

孵化抑制率 (%) = (对照孵化线虫数 - 处理孵化线虫数) × 100 / 对照孵化线虫数

1.4 数据统计和分析

试验中调查所得数据经 Excel 处理和 SPSS11.5 软件分析，采用单因素 (One - Way ANOVA) 0.05 水平方差分析各处理组间的差异显著性。

2 结果与分析

2.1 EPN 共生菌悬液对 *M. incognita* 卵孵化率的影响

4 种 (品系) EPN 共生菌 10 × 稀释液对南方根结线虫卵动态孵化率结果 (图 1) 显示，虽然 TSY 培养液的 10 × 稀释液使 *M. incognita* 的卵平均孵化率从测试 6 d 到 10 d 一直低于无菌水 CK 的平均孵化率，但差异不显著 ($p > 0.05$)。4 d 时所有处理的卵孵化率均显著低于无菌水对照 ($p < 0.05$)，4 种 EPN 共生菌与 TSY 差异不显著；6 d 时线虫 Hb - NJ 共生菌稀释 10 × 液使南方根结线虫的卵孵化率为 8.6%，显著低于其它 3 种线虫共生菌的孵化率 ($p < 0.05$)，Hb - IGA 为 24%，Sc - All 为 22.6%，Sf - IGA 为 31.4% 和 TSY 培养液 (29.1%)；8 d 时 Hb - NJ 共生菌 10 × 液使南方根结线虫的孵化率仍最低 (16.2%)，但与 Hb - IGA (27.0%) 和 Sc - All (28.7%) 差异不显著，这 3 个线虫共生菌 10 × 液显著低于 Sf - IGA (43.8%) 和 TSY 培养液 (49.2%)。6 d 和 8 d 时南方根结线虫卵在 Sf - IGA 共生菌 10 × 液中的孵化率与 TSY 的 10 × 液差异均不显著。10 d 时所有处理的卵孵化率为 47.1 % ~ 69.0%，差异不显著。

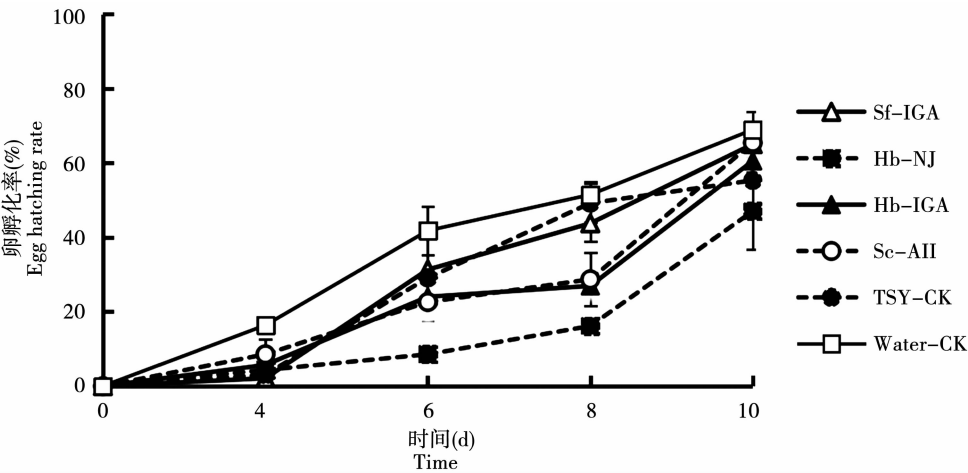


图 1 EPN 共生菌 10 倍液对 *M. incognita* 卵孵化的影响

Fig. 1 Effect of 10 × dilution of symbiotic bacteria of EPN on egg hatching of *M. incognita*

4 种 (品系) 昆虫病原线虫共生菌悬液 20 × 稀释液从 4 d 到 10 d 使南方根结线虫卵孵化率与 TSY 培养液和无菌水对照差异均不显著，见图 2，6 个处理在 4 d 时的孵化率为 8.4% ~ 17.2%；6 d 时为

27.5% ~47.8% ; 8 d 时为 33.6% ~57.0% ; 10 d 时为 55.1% ~72.8% 。该结果说明当 EPN 共生菌悬液稀释 20 倍时对南方根结线虫卵孵化没有明显的抑制作用。

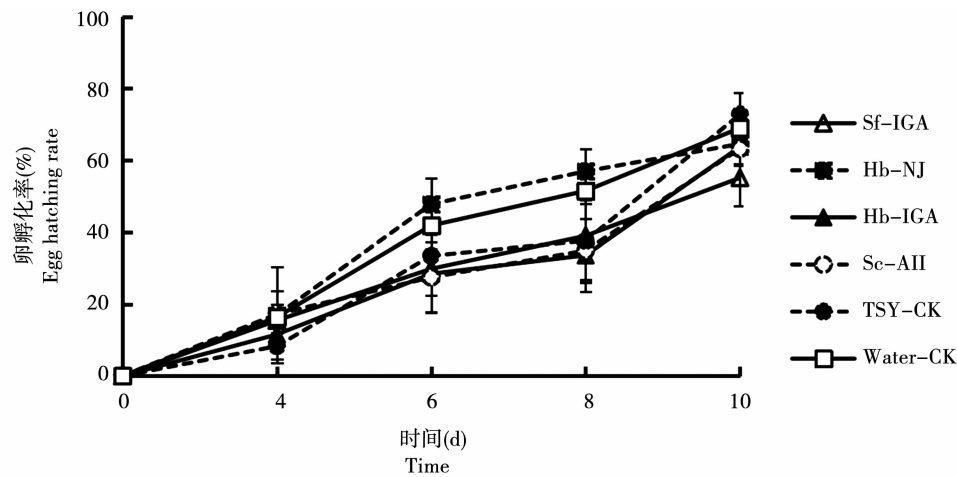


图 2 EPN 共生菌 20 倍液对 *M. incognita* 卵孵化的影响

Fig. 2 Effect of 20 × dilution of symbiotic bacteria of EPN on egg hatching of *M. incognita*

南方根结线虫在 4 种（品系）EPN 共生菌悬液 50 × 稀释液中的卵孵化率在各调查时间点与 TSY 培养液和无菌水对照差异不显著，见图 3，6 个处理在 6 d 时的孵化率为 28.6% ~42.0% ; 8 d 时为 34.2% ~ 51.5% , 4 d 和 10 d 时差异更小。从该试验可以看出 50 × 稀释液对南方根结线虫卵孵化没有抑制作用。

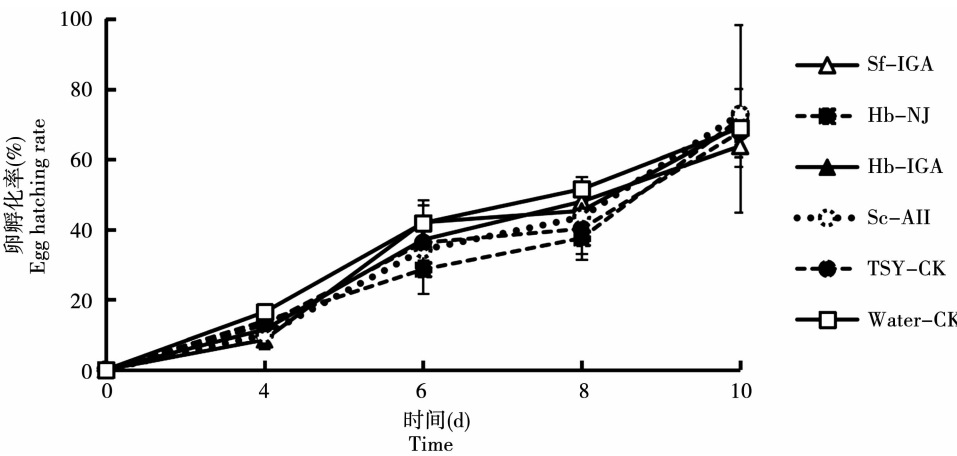


图 3 EPN 共生菌 50 倍液对 *M. incognita* 卵孵化的影响

Fig. 3 Effect of 50 × dilution of symbiotic bacteria of EPN on egg hatching of *M. incognita*

2.2 EPN 共生菌悬液对 *M. incognita* 卵孵化抑制率的影响

从南方根结线虫卵在 4 种（品系）昆虫病原线虫共生菌 10 × 稀释液中相对 10 × 的 TSY 培养液的抑制率计算结果可以看出，6 d 时线虫 Hb - NJ 共生菌 10 倍液对 *M. incognita* 卵孵化抑制率为 70.6% ，显著高于其它三种线虫的共生菌（13.4% ~22.3% ）（ $p < 0.05$ ）（图 4），8 d 时线虫 Hb - NJ、Hb - IGA 和 Sc - All 共生菌 10 倍液对 *M. incognita* 卵孵化抑制率（67.1%、39.3% 和 41.7%）均显著高于线虫 Sf - IGA 的共生菌 10 倍液（11.1%）（ $p < 0.05$ ）（图 5），4 d 和 10 d 时 4 个处理差异不显著（ $p > 0.05$ ），未见防效。4 种（品系）EPN 共生菌的 20 × 稀释液 6 d 时对南方根结线虫卵孵化抑制作用不明显，4 种共生菌 50 × 稀释液对该线虫卵孵化几乎没有抑制作用（表 1），有些菌稀释液使卵的孵化率高于其培养液对照的孵化率，从而使其抑制率呈现负值。8 d 和 10 d 时 4 种共生菌 20 倍液和 50 倍液对 *M. incognita* 卵孵化仍未见抑制效

果，其抑制率与 6 d 的趋势相同。

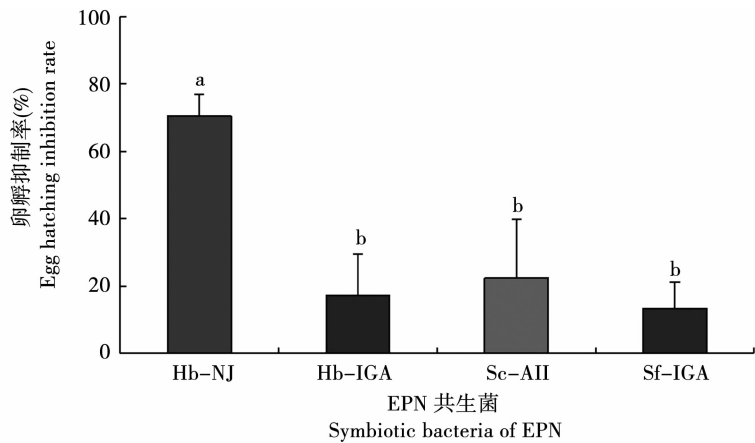


图 4 6 d 时 EPN 共生菌 10 倍液对 *M. incognita* 卵孵化的抑制率

Fig. 4 Inhibition rate of 10 × dilution of symbiotic bacteria of EPN on egg hatching of *M. incognita* at 6 d

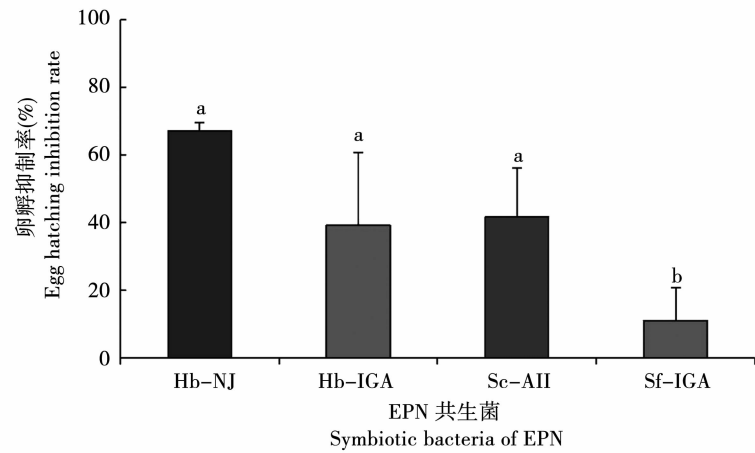


图 5 8 d 时 EPN 共生菌 10 倍液对 *M. incognita* 卵孵化的抑制率

Fig. 5 Inhibition rate of 10 × dilution of symbiotic bacteria of EPN on egg hatching of *M. incognita* at 8 d

表 1 6 d 时 EPN 共生菌 20 倍和 50 倍液对 *M. incognita* 卵孵化的抑制率

Tab. 1 Inhibition rate of 20 × and 50 × dilution of symbiotic bacteria of EPN on egg hatching of *M. incognita* at 6 d

	卵孵化抑制率（%）Inhibition rate of egg hatching	
	EPN 共生菌 20 倍液 20 × dilution	EPN 共生菌 50 倍液 50 × dilution
Hb - NJ	-2.90 ± 1.85 a	-4.95 ± 5.24 a
Hb - IGA	14.9 ± 7.24 a	-6.04 ± 4.86 a
Sc - All	17.9 ± 7.93 a	5.60 ± 2.83 a
Sf - IGA	10.8 ± 2.39 a	-2.35 ± 6.10 a

3 讨论与结论

从该试验结果可以看出，4 种（品系）EPN 的共生菌和菌悬液的不同稀释倍数及时间对 *M. incognita* 卵孵化的抑制作用不同。其中在试验开始 6 d 和 8 d 时昆虫病原线虫 Hb - NJ 共生细菌的 10 × 稀释液对 *M. incognita* 卵孵化的抑制作用最强，相对抑制率分别为 70.6% 和 67.1%，10 d 时未见明显的抑制作用，

分析其原因可能是随着时间的延长 EPN 共生细菌发生了由 I 型到 II 型的转换,使得 I 型菌原有的特性减弱或者改变^[26-29],毒性降低,对卵孵化的抑制能力逐渐减弱。Hb - NJ 共生细菌对 *M. incognita* 卵孵化的抑制作用随着稀释倍数的增加有减弱的趋势,Sf - IGA 共生细菌 3 种稀释液对 *M. incognita* 卵孵化几乎没有抑制作用。试验中 TSY 培养液的 10 ×、20 × 和 50 × 稀释液所有时间点调查的 *M. incognita* 卵孵化率(除了 TSY 的 10 × 液 4 d)与无菌水相比差异不显著。从 4 种 EPN 共生菌 10 ×、20 × 和 50 × 稀释液中卵孵化率结果来看处理间差异越来越小,说明当 EPN 共生菌悬液稀释 20 倍和 50 倍后对南方根结线虫卵孵化没有抑制作用。4 种(品系)EPN 共生菌的 10 × 稀释液对 *M. incognita* 卵孵化的抑制作用不同,因为不同种昆虫病原线虫共生的细菌种类不同,并且不同种共生菌产生的分泌物也不同^[30]。Ferreira 等^[31]认为 *H. baujardi* LPP7 的共生细菌可能产生有毒的代谢物渗入卵内,延迟了 *M. mayaguensis* 二龄幼虫的孵出。因此,该研究还需要进一步探讨昆虫病原线虫 Hb - NJ 共生菌代谢物对 *M. incognita* 卵孵化的影响。

该研究结果与马丽丽^[25]研究结果相符,马丽丽研究发现昆虫病原线虫 Hb - NJ 共生菌的 10 倍稀释液对大豆胞囊线虫卵孵化的抑制率为 32.1%,并对二龄幼虫(J2)具有较强的致死作用。本研究中 Hb - NJ 的 10 × 稀释液对根结线虫的卵孵化最高抑制率为 70.6%,明显高于对大豆胞囊线虫卵孵化的抑制率,说明 Hb - NJ 的共生细菌对根结线虫卵孵化抑制作用更强。根结线虫和胞囊线虫以卵的形式存在土壤中,遇到合适的寄主后孵化成二龄幼虫寻找寄主,如果卵的孵化受到抑制,或孵化出的二龄幼虫在寻找寄主或到达寄主前被共生细菌毒杀,即侵染力下降,植株的受害程度减小,因此防治效果会更好。与昆虫病原线虫的繁殖速度和成本相比,其共生细菌及其代谢产物更容易获得,所以高效抑制植物寄生线虫卵孵化或对二龄幼虫有毒杀作用的共生细菌或其代谢产物将是潜在的生物杀线虫剂。目前对昆虫病原线虫共生细菌的代谢产物对根结线虫的卵孵化影响和二龄幼虫的致死作用尚未测试。为了加快这些共生细菌的应用,急需进一步探讨昆虫病原线虫共生菌及代谢物对根结线虫二龄幼虫侵染活性影响和对各龄幼虫的毒性研究,进而为盆栽试验和田间应用研究提供理论支持。

参考文献:

- [1] 赵晓燕,李纪顺,黄玉洁,等. BtR05 悬浮剂制备及其对南方根结线虫卵孵化的影响 [J]. 中国生物防治, 2010, 26 (增刊): 19 - 23.
- [2] 廖金玲,蒋 寒,孙龙华,等. 中国南方地区作物根结线虫种和小种的鉴定 [J]. 华中农业大学学报, 2003, 22 (6): 544 - 548.
- [3] 刘维志. 植物病原线虫学 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [4] Atkins S D, Hidalgo - Diaz L, Kalisz H, et al. Development of a new management strategy for the control of root - knot nematodes (*Meloidogyne* spp) in organic vegetable production [J]. Pest Management Science, 2003, 59 (2): 183 - 189.
- [5] Grewal P S, Martin W R, Miller R W, et al. Suppression of plant - parasitic nematode populations in turfgrass by application of entomopathogenic nematodes [J]. Biocontrol Science and Technology, 1997, 7 (3): 393 - 399.
- [6] Lewis E E, Grewal P S, Sardanelli S. Interactions between the *Steinernema feltiae* - *Xenorhabdus bovienii* insect pathogen complex and the root - knot nematode *Meloidogyne incognita* [J]. Biological Control, 2001, 21 (1): 55 - 62.
- [7] Shapiro - Ilan D I, Nyczepir A P, Lewis E E. Entomopathogenic nematodes and bacteria applications for control of the pecan root - knot nematode, *Meloidogyne paritityla*, in the greenhouse [J]. Journal of Nematology, 2006, 38 (4): 449 - 454.
- [8] Pérez E E, Lewis E E. Use of entomopathogenic nematodes to suppress *Meloidogyne incognita* on greenhouse tomatoes [J]. Journal of Nematology, 2002, 34 (2): 171 - 174.
- [9] Pérez E E, Lewis E E. Suppression of *Meloidogyne incognita* and *Meloidogyne hapla* with entomopathogenic nematodes on greenhouse peanuts and tomatoes [J]. Biological Control, 2004, 30: 336 - 341.
- [10] Fallon D J, Kaya H K, Gaugler R, et al. Effects of entomopathogenic nematodes on *Meloidogyne javanica* on tomatoes and soybeans [J]. Journal of Nematology, 2002, 34 (3): 239 - 245.
- [11] Javed N, Khan S A, Imran - ul - Haq, et al. Effect of *Steinernema glaseri* and *Heterorhabditis indica* on the plant vigour and root knot nematodes in tomato roots at different densities and time of applications [J]. Pakistan Journal of Zoology, 2012, 44 (4): 1165 - 1170.

- [12] 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.
- [13] 刘奇志, 曹海锋, 王玉柱, 等. 昆虫线虫对植物线虫的抑制作用 [J]. 华北农学报, 21 (S): 127 – 130.
- [14] 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, 32 (6): 13 – 17.
- [15] Molina J P, Dolinski C, Souza R M, 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.
- [16] Del Valle E E, Doucent M E. 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.
- [17] Del Valle E E, Lax P, Dueñas J R, 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.
- [18] Hu K, Li J X, Webster J M. Nematicidal metabolites produced by *Photorhabdus luminescens* (Enterobacteriaceae), bacterial symbiont of entomopathogenic nematodes [J]. Nematology, 1999, 1 (5): 457 – 469.
- [19] Grewal P S, Lewis E E, Venkatachari S. Allelopathy: a possible mechanism of suppression of plant – parasitic nematodes by entomopathogenic nematodes [J]. Nematology, 1999, 1 (7): 735 – 743.
- [20] Jagdale G B, Somasekhar N, Grewal P S, 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.
- [21] White G F. A method for obtaining infective nematode larvae from cultures [J]. Science, 1927, 66 (1709): 302 – 303.
- [22] 李春杰. 昆虫病原线虫大量繁殖技术研究 [D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2006.
- [23] 马丽丽. 发光杆菌 NJ 菌株发酵条件及对大豆胞囊线虫的作用研究 [D]. 大庆: 黑龙江八一农垦大学, 2008.
- [24] 李春杰, 胡岩峰, 王从丽. 黑龙江省大庆市大棚蔬菜根结线虫种类和小种的鉴定 [J]. 土壤与作物, 2016, 5 (2): 105 – 109.
- [25] 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.
- [26] 王立霞, 杨秀芬, 简 恒. 昆虫病原线虫共生细菌的代谢产物 [J]. 微生物学报, 2001, 41 (6): 753 – 756.
- [27] Bleakley B, Neelson K H. Characterization of primary and secondary forms of *Xenorhabdus luminescens* strain Hm [J]. FEMS Microbiology Letters, 1988, 53 (5): 241 – 249.
- [28] Couche G A, Lehrbach P R, Forage R G, et al. Occurrence of intracellular inclusions and plasmids in *Xenorhabdus* spp [J]. Microbiology, 1987, 133 (4): 967 – 973.
- [29] Ehlers R – U, Stoessel S, Wyss U. The influence of phase variants of *Xenorhabdus* spp. and *Escherichia coli* (Enterobacteriaceae) on the propagation of entomopathogenic nematodes of the genera *Steinernema* and *Heterorhabditi* [J]. Revue De Nématologie, 1990, 13 (4): 417 – 424.
- [30] 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.
- [31] Ferreira T F, Souza R M, Dolinski C. Assessing the influence of the entomopathogenic nematode *Heterorhabditis baujardi* LPP7 (Rhabditina) on embryogenesis and hatching of the plant – parasitic nematode *Meloidogyne mayaguensis* (Tylenchina) [J]. Journal of Invertebrate Pathology, 2011, 107 (2): 164 – 167.