南京农业大学学报 2026,49(5):1021-1034
Journal of Nanjing Agricultural University
http://nauxb.njau.edu.cn
DOI:10.7685/jnau.202606017

胡凌飞,孙斌,何艳,等. 植物寄生线虫生物防治:从植物免疫到根际微生态调控[J]. 南京农业大学学报,2026,49(5):1021-1034.
Hu L F,Sun B,He Y,et al. Biological control of plant-parasitic nematodes:from plant immunity to rhizosphere microecological regulation[J]. Journal of Nanjing Agricultural University,2026,49(5):1021-1034.

特约综述

植物寄生线虫生物防治:从植物免疫到根际微生态调控

胡凌飞,孙斌,何艳,徐建明*

(浙江大学环境与资源学院,浙江 杭州 310058)

摘要:植物寄生线虫(plant-parasitic nematode,PPN)是严重威胁全球农业可持续发展的一类植物寄生有害生物,每年给全球农业造成巨大的经济损失。传统的物理与化学防治手段存在对非靶标生物的负面效应、环境污染和抗药性等问题。生物防治凭借其环境友好、靶向性强、可持续等优势,成为植物寄生线虫领域的研究前沿与热点。本文系统综述了 PPN 的生物学特征与危害现状,重点阐述了 PPN 对寄主植物的侵染机制以及寄主植物通过自身免疫防御系统或基于呼救策略的植物-土壤反馈所构建的多层次免疫防御体系。在此基础上,文章从三个方向梳理了线虫生物防治的研究进展:1)基于抗、感病基因编辑技术培育抗性植物品种;2)基于根际微生态调控构建抑病土壤;3)改良农业耕作方式形成综合治理体系。随着对土壤-植物互作系统中植物-线虫-微生物间多元互作网络的深入研究,基于土壤-植物系统的地下-地上互馈机制优化的生物源线虫防治将超越单一植物端或土壤端的病害防控技术范畴,为建立绿色、高效、可持续的线虫病害防控体系提供坚实的支撑。

关键词:植物寄生线虫;植物-线虫互作;生物防治;抗、感病基因;根际微生态;植物-土壤反馈
中图分类号:S432.4;S476;S154.3 **文献标志码**:A **文章编号**:1000-2030(2026)05-1021-14

Biological control of plant-parasitic nematodes:from plant immunity to rhizosphere microecological regulation

HU Lingfei,SUN Bin,HE Yan,XU Jianming*

(College of Environmental and Resource Sciences,Zhejiang University,Hangzhou 310058,China)

Abstract:Plant-parasitic nematode (PPN) are a group of plant parasitic pests that pose a serious threat to the sustainable development of global agriculture,causing enormous economic losses to global agriculture every year. Conventional physical and chemical control methods suffer from disadvantages such as negative effects on non-target organisms,environmental pollution,and drug resistance. Biological control,owing to its environmental friendliness,strong target specificity,and sustainability,has become a research hotspot and frontier in the field of plant-parasitic nematodes. This paper systematically reviews the biological characteristics and current damage status of PPN,with an emphasis on the infection mechanisms employed by PPN against host plants and the multi-layered defense systems mounted by host plants through either their intrinsic immune system or plant-soil feedback regulation based on a "cry for help" strategy. On this basis,this paper also summarizes research progress in nematode biological control from three major strategies: 1) breeding resistant plant varieties through resistance and susceptibility gene editing technologies; 2) constructing disease-suppressive soils through rhizosphere microecological regulation;3) improving agricultural cultivation practices to form integrated management systems. With in-depth investigation of the multi-partite interaction network among plants,nematodes,and microorganisms within the soil-plant system,biocontrol strategies for nematodes based on optimizing aboveground-belowground feedback mechanisms will transcend the traditional scope of disease control focusing solely on the plant or soil side,thereby providing more robust support for the establishment of a green,efficient,and sustainable nematode disease management system.

Keywords:plant-parasitic nematodes;plant-nematode interactions;biological control;resistance and susceptibility genes;rhizosphere microecology;plant-soil feedback

线虫作为线形动物门(Nematoda)的成员,是动物界中多样性最高的类群之一,超过 25 000 种线虫广泛分布于地球各类生境中[1]。植物寄生线虫(plant-parasitic nematode,PPN)是指能够寄生于植物的各种组织,通过取食、在受感染组织中迁移或作为病毒载体对宿主植物造成损害的一类线虫[2]。据统计,PPN

收稿日期:2026-06-11
基金项目:教育部生物肥药学科突破先导项目(JYB2025XDXM703);浙江省自然科学基金杰出青年基金项目(LR25D010001)
作者简介:胡凌飞,博士,研究员,主要从事土壤根际生态学、土壤动物学研究,E-mail:lingfeihu@zju.edu.cn。* 通信作者:徐建明,博士,教授,主要从事土壤质量与过程、土壤污染控制与修复等方面的研究,E-mail:jmxu@zju.edu.cn。

每年给全球农业生产带来的经济损失超过 1 500 亿美元,已成为仅次于真菌病害的全球第二大植物病害[3]。

目前,PPN 的防治主要依赖溴甲烷、棉隆等化学杀线剂及阿维菌素等微生物源杀线剂的施用,但随着化学药剂的环境残留、对非靶标生物的毒性以及线虫抗药性问题日益突出,迫使人们寻求更加绿色、可持续的防控策略[4]。在此背景下,基于生物与生态学原理的防治手段逐渐成为研究热点。其中,自 20 世纪下半叶起,基于抗性基因鉴定与利用、天敌生物及生防微生物施用的防治策略已取得重要进展。近年来,随着植物保护领域从“单一靶标杀灭”向“系统生态调控”的范式转变,“生物防治”的内涵也从狭义上利用生物源活性物质(如生防微生物及其代谢产物)的直接拮抗策略,扩展至涵盖作物遗传抗性改良(如抗性基因、RNAi 分子)以及根际微生物组重塑、抑病性土壤培育等系统性生态调控手段[5-6]。

本文以线虫侵染生物学—植物多重防御响应—根际微生态反馈—系统防治策略构建为逻辑主线,系统梳理了 PPN 的侵染机制、寄主植物的多层次防御体系以及根际微生态在线虫防控中的调控作用 3 个方面的研究进展。在此基础上,提出“植物免疫-根际微生态-土壤抑病性”三者之间存在双向反馈、逐级放大的耦合关系:植物免疫防御系统不仅直接抵御线虫侵染,还通过调控根系分泌物主动塑造根际微生物群落的结构与功能;而定殖于根际的有益微生物则通过诱导系统抗性、分泌拮抗物质等途径进一步增强植物的防御能力;这种植物-微生物间的正向互馈,经多代累积后可在土壤中形成可持续的抑病功能[6]。本文旨在通过系统阐述这一耦合链条中的关键节点与调控机制,为线虫生物防控从“单一杀灭病原”向“培育健康微生态”的范式转变提供理论支撑。

1 植物寄生线虫的生物学特征及危害现状

1.1 种群分类

根据其寄生策略,可大致将 PPN 区分为外寄生与内寄生线虫[7]。其中,外寄生线虫(ectoparasitic nematodes)是指始终存在于植物体外并通过土壤进行迁移的线虫,其在寻找新的摄食场所前会以植物根系作为临时的食物来源;内寄生线虫(endoparasitic nematode)则是指侵入宿主植物后,在植物组织内进行取食和繁殖的线虫。根据其生活习性,又可将内寄生线虫进一步区分为通过在不同植物组织层间迁移,以细胞物质为食的迁徙型内寄生线虫(migratory endoparasite)以及在植物特定组织内形成高度特化的线虫取食位点(nematode feeding site,NFS)的定居型内寄生线虫(sedentary endoparasite)。其中,根结线虫类(root-knot nematode,RKN,主要为 *Meloidogyne* 属)和孢囊线虫类(cyst nematode,CN,主要为 *Heterodera* 和 *Globodera* 属)[2]是最具代表性的两类定居型内寄生线虫。

1.2 生物学特征与生活史

在与宿主植物长期的协同进化中,PPN(尤其是定居型内寄生线虫)成功进化出多种增加寄生侵染成功率的特异性器官组织,能够高效地穿透植物体表、修饰根细胞并获取养分以支持其生长发育与繁殖[1]。这些显著的适应性特征主要包括:1)线虫头部与尾部的化学感受系统,参与 PPN 在土壤中的迁移、宿主发出的化学信号响应以及在寻找宿主体内合适的入侵位点等多个过程[8];2)口部的矛状结构(口器),用于刺穿宿主细胞壁膜以侵入宿主细胞、注入效应分子并在入侵后协助从取食位点汲取营养物质。3)食管腺,用于分泌效应蛋白,在线虫的穿透、迁移及取食位点的形成与维持等过程中发挥关键作用[9]。从进化生物学角度看,PPN 这些寄生相关基因与功能的获得,可能来源于微生物的水平基因转移[10-11]。

以典型的内寄生根结线虫与孢囊线虫为例(图 1)[1],PPN 的生活史始于具有运动性与侵染性的二期幼虫(J2)从根系-土壤界面中的卵(J1)中孵化,并在根系分泌物的引导下向寄主移动。在到达寄主根部后,两者采取不同的根内迁移与取食位点建立策略[12],根结线虫主要从根尖附近侵入根系,沿顶端分生组织的细胞间隙(绕过内皮层细胞屏障)迁移进入维管柱,并在定殖点诱导形成巨细胞(giant cell);而孢囊线虫则在根系内通过针刺穿透细胞进行横向的胞内移动以进入维管柱,并在定殖点诱导形成合胞体(syncytium)。建立永久性的取食位点后,PPN 进入定居状态并通过连续蜕皮完成从 J2 到 J4 的发育过渡与性别分化。成年后的根结线虫与孢囊线虫分别通过孤雌生殖与有性生殖产卵,并伴随其排出过程而在根部形成可见的卵块(egg mass)与孢囊(cyst)。

1.3 对于农业生产造成的危害

相较于其他植物病虫害,PPN 具有环境适应性强、繁殖力强、危害隐蔽、易传播等特性[13],对全球的农

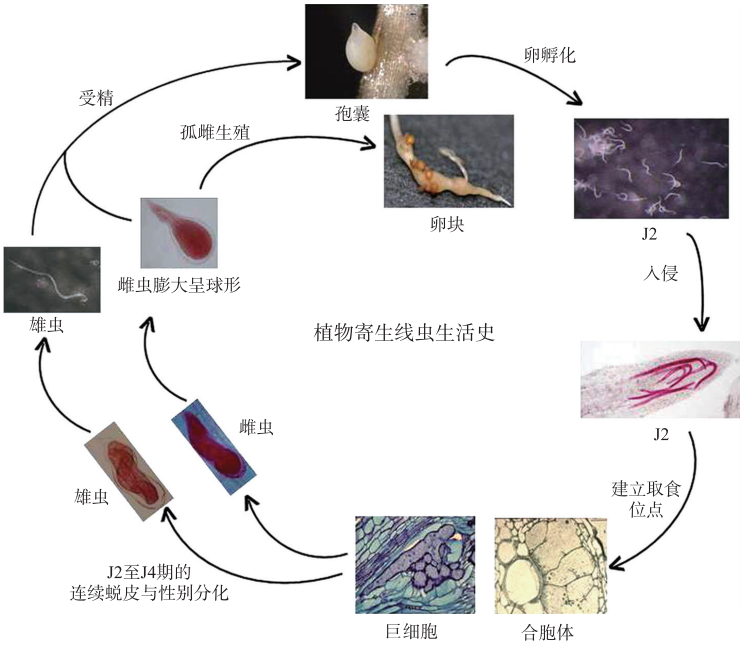

图 1　两种典型植物寄生线虫孢囊线虫与根结线虫的生活史[1]

Fig. 1　The life cycles of two typical plant-parasitic nematodes: cyst nematode and root-knot nematode[1]

林作物生产构成重大威胁。据统计,PPN 每年给全球的作物种植带来的产量损失平均达 12.3%[3]。绝大多数危害由少数根部定居型内寄生线虫引起,尤其是根结线虫与孢囊线虫,能够与寄主植物之间形成高度复杂的生物营养寄生关系[13]。其中,根结线虫的寄主范围极广,几乎包括所有的维管植物;孢囊线虫则专性寄生于大豆、马铃薯等少数几种作物[14]。PPN 感染后寄主植物的典型症状包括生长受阻、植株萎蔫、叶片黄化变色以及根部形态变化。尤其当取食位点的代谢活动增强时,会促使光合作用产生的物质从地上部转移到根部[15],对作物的产量与品质造成严重影响。

除自身造成的危害外,PPN 在根系细胞间的迁移以及口器对于植物细胞壁的破坏性穿刺都可能导致寄主对其他病害的易感性增加[16]。此外,PPN 入侵在诱发寄主植物免疫防御失衡的同时,亦伴随着根系分泌物组成变化所驱动的根际微生物群落重塑,二者协同为其他植物病原菌的继发侵染及 PPN 与病原体间“复合病害(disease complexes)”的形成创造条件[17]。例如,Xu 等[18]最新研究结果显示,根结线虫的入侵通过调控植物根系分泌物的组成(使根际中的糖类物质增加,部分抑制性碱类物质降低),在促进病原青枯菌及其伴生“协同菌群”(以食酸菌属为代表的、与青枯菌存在营养协同关系并协助其定殖的微生物类群)富集的同时,抑制了链霉菌等有益微生物的生长。此外,这些根际中增加的糖类物质和富集的青枯菌反过来又促进了根结线虫的生长与定殖,从而构建了寄生线虫-病原青枯菌间协同侵染的正向反馈回路。

2　线虫对植物的寄生途径:从“搜寻”到“定居”

2.1　预侵染阶段:基于化感物质的孵化、识别、定位与移动

线虫成功寄生的第一步是寻找宿主。J2 期线虫利用头部及尾部的化感器官感知寄主根系释放的水溶性或挥发性化合物,并沿其浓度梯度做出趋向或逃避行为,这一过程称为趋化性[12]。趋化性长期以来被认为是线虫定位寄主植物的主要原因[19],大量的化感物质也已见报道。其中,不同的化感物质由于其扩散性等化学性状差异而在线虫的趋化中发挥不同作用。例如,萜烯类化合物等挥发性物质被报道参与线虫在较远的空间距离对寄主的定位感应过程[20],而多胺等水溶性物质则更多地在根部附近充当信号分子被线虫感应[21]。Sikder 等[22]综述了根系特异性或非特异性代谢产物作为线虫幼虫的引诱剂或卵孵化刺激剂对植物寄生线虫的吸引作用。除根系分泌物外,pH 值、含水量及有机质含量等土壤理化性质也被报道能够通过影响上述化感物质的扩散或作为根际环境内的直接信号参与调控线虫行为。例如,Hua 等[23]通过改变培养体系中的 pH 值和无机盐离子浓度发现,孢囊线虫(*Heterodera glycines*)在 pH 值为 4.98~5.46 的酸性与氯离子含量为 171~256 mmol·L^{-1}的环境中呈现最大程度的偏好性聚集。Chiriboga 等[24]报道了土壤质地与湿度能够通过影响玉米根系挥发性信号物质(E)-β-石竹烯在土壤中的扩散效率,从而

影响昆虫病原线虫(*Heterorhabditis megidis*)的迁移与对寄主昆虫(*Galleria melonella*)的侵染效率。

除了基于寄主植物根系分泌物的直接定位策略外,近来研究也发现,线虫可以通过感知受根系分泌物调控下根际微生物群落中特定微生物的种类和丰度变化来实现对寄主的定位与侵染[25]。Wu 等[26]最新研究结果为线虫间接定位策略的存在提供了强有力的证据:玉米根系分泌物中的一类主导组分(苯并噁嗪类化合物)能够显著改变根际细菌群落组成(富集假单胞菌与柠檬酸杆菌属);根结线虫(*Meloidogyne incognita*)则可以通过巧妙地感知这些富集菌所释放的挥发性有机物(甲基酮类与 2-苯乙醇)来实现对寄主植物的精准定位。除寄主植物根系分泌物与根际细菌群落代谢物的化感作用外,PPN 基于根际真菌群落或其他微生物群落对寄主植物的潜在间接定位策略尚待进一步揭示。

植物内寄生线虫在土壤中的移动和向根部的迁移过程中通常不会进食,而是依靠将体内储存的脂肪进行水解来提供能量。Lu 等[27]研究发现,在没有寄主存在的条件下,*M. incognita* 会通过促进溶酶体中脂肪酶的合成进行脂肪的水解;抑制溶酶体中的脂质分解过程则会缩短幼虫的寿命并降低其活动能力。因此,线虫需要在存储能量消耗殆尽前找到寄主并侵染。

2.2 侵染期:侵染后取食位点的建立

在移动至根系并到达选定的侵染部位后,线虫会利用口针反复穿刺植物靶细胞壁并分泌由食管腺体细胞合成的效应蛋白以实现侵染[11]。其中,根结线虫侵染后会诱导根系伸长区具有分化能力的维管前形成层细胞进行多次的有丝分裂但不伴随胞质分裂,从而形成体积巨大、高度多倍化、细胞壁内褶且代谢旺盛的巨细胞,并最终在根系形成典型的根结(galls)结构;而孢囊线虫则诱导已形成的维管薄壁细胞发生细胞壁的局部溶解与降解,使相邻的原生质体融合,从而将多个原本独立的细胞打通,形成一个多核、多腔的连续共质体结构——合胞体,但对根系形态的重构通常不明显[28]。

效应蛋白在取食位点的形成中发挥了关键作用。其作用机制主要包括诱导正常的根细胞转化为特化的取食位点以及抑制植物防御系统[29]。植物寄生线虫通过分泌效应子与特定宿主蛋白发生特异性相互作用,来操纵寄主细胞发育周期。此过程主要涉及效应子对植物细胞壁的修饰、生长素等植物激素与多胺信号传导的调控等反应[2]。例如,Lee 等[30]研究发现,孢囊线虫分泌的效应蛋白 19C07 可以与拟南芥生长素转运蛋白 LAX3 发生互作,通过增强其介导的生长素运输来调节生长素在根细胞中的流动,进而促进取食位点合胞体的形成。此外,线虫也需要利用效应蛋白来压制寄主的免疫防御。近年来,除了传统的线虫分泌模式效应因子外,多种新型的效应因子及其抑制植物防御反应的途径已见报道。例如,Hewezi 等[31]研究发现,孢囊线虫效应蛋白 10A06 的分泌能够与精胺合成酶进行互作,提高合胞体内精胺含量与抗氧化能力的同时,阻碍水杨酸(salicylic acid,SA)防御信号的传递,并最终降低甜菜对线虫的抗性。Lozano-Torres 等[32]报道了 *G. rostochiensis* 效应蛋白 VAP1 可与番茄抗性基因编码的半胱氨酸蛋白酶 Rcr3pim 结合并干扰其活性位点,从而提高植物对线虫的易感性。

取食位点的建立通常还会伴随着其周围维管细胞的聚集簇拥,这种类似植物维管束的结构被称为取食位点的维管化,其形成有助于糖类、氨基酸、水和无机盐等养分通过植物维管系统被高效地输送给取食位点中的线虫[28]。

3 植物对线虫的免疫防御途径:从“感知”到“反击”

3.1 寄主植物的多元防御策略

3.1.1 化学生态防御 对于植物而言,抵御 PPN 损害的首要防御机制是分泌能够驱避甚至杀死 PPN 的物质[2],从而使线虫失去侵染寄生植物的机会。具有拮抗寄生性线虫的植物活性物质主要包括以生物碱、萜类化合物及黄酮类为代表的次级代谢产物和以茉莉酸(jasmonic acid,JA)、SA 为代表的植物激素[22]。需要指出的是,这些化合物对于线虫的影响具有很强的选择性,会受到物质浓度、寄主与线虫物种的强烈影响[33]。例如,Fudali 等[34]与 Hu 等[35]发现植物激素乙烯对 *M. hapla* 与 *H. glycines* 具有趋避作用;Piya 等[36]则报道乙烯可通过抑制水杨酸介导的防御反应,增强寄主根部对 *H. schachtii* 的易感性。Kirwa 等[37]也发现,低浓度的黄酮类化合物槲皮素能够充当 *M. incognita* 的趋化剂,而高浓度时则充当其趋避剂。除自身分泌物外,多种单双子叶植物也被证实能够通过吸收线虫分泌的信息素蛔甙 18(ascaroside #18,ascr #18)并经过氧化物酶体中的 β 氧化途径将其代谢为较短侧链的 ascr #9 后,分泌至根际达到对线虫的驱避作用[38-39]。

3.1.2　先天免疫防御　在病原物-寄主的长期协同进化过程中,植物已进化出针对线虫入侵而时序性激活的两层先天免疫系统[40],其与 PPN 间的互作遵循“之字形(zigzag)”模型(图 2)[29,41]。

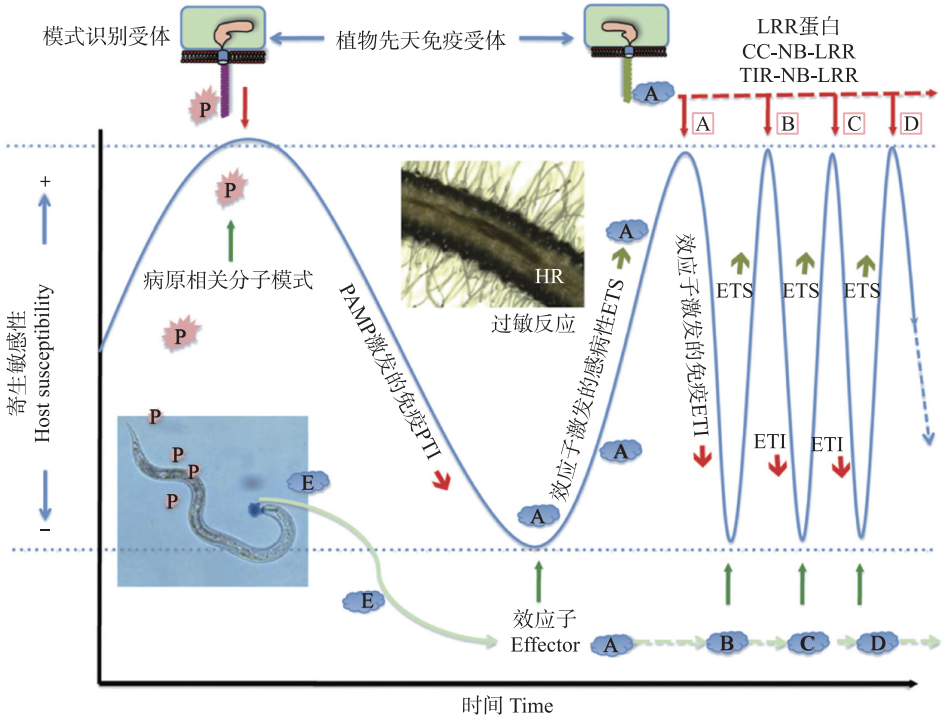

图 2　植物与线虫互作的“zigzag”模型[29]

Fig. 2　The “zigzag” model of plant-nematode interactions[29]

PTI:PAMP 触发的免疫 PAMP triggered immunity;HR:过敏反应 Hypersensitive response;ETS:效应子触发的感病性 Effector-triggered susceptibility;ETI:效应子触发的免疫 Effector triggered immunity;A,B,C,D in squares:植物免疫受体 Immune receptors in plants;A,B,C,D in circle:线虫分泌的效应蛋白 Effectors secreted by nematode.

植物可以通过特异性的模式识别受体(pattern recognition receptor,PRR)对入侵线虫进化保守的相关分子模式(nematode-associated molecular pattern,NAMP)进行识别,从而启动由植物病原体相关分子模式(pathogen-associated molecular pattern,PAMP)触发的免疫响应(PAMP-triggered immunity,PTI)。例如,Huang 等[42]研究发现,拟南芥体内的免疫识别受体 nematode-induced LRR-RLK1(NILR1)能够通过特异性识别线虫分泌 ascr #18 触发免疫信号传导以及对 *M. incognita* 的防御。除线虫相关分子模式外,植物还可以通过并行识别线虫入侵造成的损伤相关分子模式(damage-associated molecular pattern,DAMP)来启动防御反应,如植物细胞破损后释放的寡聚半乳糖醛酸(oligogalacturonide)、植物诱导子肽(plant elicitor peptide)或胞外 ATP(extracellular ATP)等物质[7]。在检测到线虫与损伤的相关分子模式后,模式识别受体通过介导下游丝裂原相关蛋白激酶(mitogen-activated protein kinase,MAPK)与钙依赖蛋白激酶、防御激素 JA 和 SA 信号传导途径以及防御相关基因表达等一系列典型防御信号传导事件的发生来抑制 PPN 的侵染并增强植物对其的抗性[43]。

在这场植物与 PPN 的“拉锯战”中,线虫通过率先进化出能够抑制植物上述基础免疫反应的效应蛋白来提高对寄主的侵染成功率(effector-triggered susceptibility,ETS)。因此,植物在自然选择的压力下又进化出针对线虫特定效应蛋白进行识别与特异性免疫反应的第二级防御策略:效应子触发免疫(effector-triggered immunity,ETI)。简单来说,抗性植物能够通过受体样蛋白以及由植物抗性(*resistance*,*R*)基因编码的胞内核苷酸结合(nucleotide-binding)-LRR 受体(NLR)型免疫受体来识别 PPN 分泌的效应蛋白[2]。例如,Sacco 等[44]揭示了 NLR 型免疫受体蛋白 Gpa2 在马铃薯孢囊线虫(*G. pallida*)分泌效应蛋白 RBP-1 的特异性识别与 ETI 免疫防御中的关键作用。与 PTI 类似,ETI 激活后同样包含钙离子信号传导与活性氧积累;但其最关键的防御机制是通过 NLR 受体启动超敏反应(hypersensitive response,HR),诱导侵染点局部细胞程序性死亡,从而阻断 PPN 的侵染[12]。从 PTI 到 ETS 再到 ETI,三者共同构筑了一条“识别—抑制—再识别”的时序性免疫激活链条,这是植物与线虫在信号传导层面动态博弈的集中体现。

3.1.3 免疫调控机制 除了上述先天免疫防御途径外,植物调控免疫基因表达的另一重要机制是以 DNA 甲基化、组蛋白修饰和非编码 RNA 为核心的表观遗传修饰[45],其在植物-线虫互作中的调控作用正逐渐成为研究热点[46]。例如,Día-Manzano 等[47]发现,在拟南芥与 *M. javanica* 互作体系中,非编码 microRNA172 能够通过负调控 AP2 类转录因子 TOR1 的表达参与取食位点的建立。Liu 等[48]通过对不同抗感病大豆品系 Rhg1 遗传位点的 DNA 甲基化分析发现,孢囊线虫侵染后抗性品系在该位点编码基因上下游的 DNA 甲基化程度较感性品系明显增加,暗示 DNA 甲基化程度与抗性基因间的关联。Vijayapalani 等[49]则发现,甜菜孢囊线虫(*H. schachtii*)分泌的 32E03 效应蛋白进入植物细胞核后以剂量依赖的方式调节 rDNA 染色质结构,从而改变植物的 rRNA 基因表达以促进自身的寄生。

需要指出的是,植物免疫系统的激活不仅限于胞内防御信号的传导。近年研究表明,免疫激活状态会反馈性地改变根系分泌物的组成与释放量[50]。当植物通过 PTI 或 ETI 感知到病原体侵染后,根系分泌物中特定次生代谢产物(如酚类、萜类、苯并噁嗪类、黄酮类等)的组成和浓度会发生显著变化。这些"免疫重塑"后的根系分泌物,一方面可直接对病原体产生趋避或毒杀作用,另一方面则成为塑造根际微生物群落结构的关键化学信号。这一发现揭示了植物免疫系统通过根系分泌物这一"分子桥梁"向根际延伸的作用路径,为理解"植物免疫如何主动塑造根际微生态"提供了直接的科学依据。

3.2 塑造根际微生态环境的间接防御机制

如前所述,植物免疫系统可通过根系分泌物主动塑造根际微生物群落。根际微生物群落一旦建立,便作为植物的"第二基因组",通过多种途径反馈调节植物的免疫状态,形成植物-微生物间的互馈通路。近年来,"植物共生体(plant holobiont)"概念的提出进一步深化了这一认识[51]。在这一框架下,植物与其定殖的微生物群被视作一个协同进化的功能整体,根际微生物组因此被视为一个"去中心化的免疫系统"——它使植物能够获得超越自身基因组编码的免疫能力("扩展免疫")。当前,根际微生态中间接调控 PPN 的生物类群主要涉及两大类:根际菌群中的有益菌(包括细菌、真菌等)与根际线虫群落中的非寄生组分(如食细菌线虫、捕食性线虫等)。

3.2.1 根际有益菌 目前已有研究报道了宿主植物可以基于"cry for help"的呼救策略,通过根系分泌物招募土壤微生物作为对抗 PPN 侵袭的辅助力量[6]。这些选择性富集的根际有益菌可通过诱导寄主植物系统抗性、分泌线虫拮抗化合物以及专性寄生侵染线虫等多种途径实现对线虫的间接抑制作用。例如,Song 等[52]通过对比根结线虫抗性(cm3)与感性(cuc)品种黄瓜的根际微生物群落后发现,cm3 植株的根际细菌群落结构在面对根结线虫入侵时更趋稳定,并能够从根际土壤中选择性地富集假单胞菌、鞘氨醇单胞菌等植物有益菌。Wolfgang 等[53]研究报道了假单胞菌、丛毛单胞菌等根际细菌释放的挥发性有机物对根结线虫有良好的灭杀与抑制效果。此外,Mohan 等[54]研究也发现,豆科与茄科植物分泌的根系分泌物还能够通过增强线虫寄生细菌 *Pasteuria penetrans* 对 *M. incognita* 的感染能力,从而减轻植物根部受到的线虫侵害。然而,作为此类 PPN-寄主植物-根际微生物互作模型中的关键驱动因子,根系分泌物中的哪些具体组分发挥了此类招募功能仍有待研究。

3.2.2 根际线虫群落中的非寄生组分 由于 PPN 对于寄主作物产量的毁灭性危害,人们常常忽视了土壤线虫群落中的其他组分对于植物健康的重要性。实际上,在与植物漫长的协同进化过程中,线虫塑造了多样化的生态位,其功能类群除 PPN 外还包括食细菌线虫、食真菌线虫、杂食性线虫、捕食性线虫及昆虫病原线虫。这些自由生活类线虫能够通过促进土壤养分循环、取食植物病原体(细菌、真菌或线虫)以及寄生植食性昆虫等多种途径对植物的生长与健康产生积极影响[55]。例如,Kato 等[56]通过盆栽试验证实,自由生活线虫群落(尤其是食细菌线虫)在有机农田中能够通过改变细菌群落增强微生物对根结线虫(*M. incognita*)的抑制能力。目前,寄主植物是否能够通过根系分泌物直接调控自由生活线虫种群数量与多样性,或是通过重塑根际微生物群落进行间接调控尚不明晰。

3.3 形成生态抑病性土壤

上述植物免疫系统与根际微生物之间的即时互馈,在特定条件下持续进行并经多代植物累积后可诱导形成具有跨代抑病功能的土壤生态状态——抑病性土壤(disease-suppressive soil)[57]。抑病性土壤的本质是根际微生态系统在与植物免疫系统长期协同演化后达到的一种特殊稳态。在此状态下,即使存在感病寄主和病原体,土壤中的土著微生物群落作为"土壤遗产"也能自发抑制病虫害的发生与发展。

在线虫病害领域,类似的抑病性土壤形成过程也已见报道。例如,Lu 等[58]在连续 11 年的香蕉单作

大田试验中发现,种植后期(第 7 年起)土壤对根结线虫的自发抑制,与自由生活线虫种群及特定铁载体分泌型芽胞杆菌的富集密切相关。

需要指出的是,虽然自然土壤生态系统在长期演化中具有一定的抑病潜力,但当前研究中抑病性土壤的形成多是在轮作、覆盖作物、有机改良等特定农业管理措施下人工诱导与重建的结果——即通过持续调控植物-微生物-线虫间的多元互作,逐步将土壤“驯化”为具有自发抑病能力的健康状态。从“植物免疫”到“根际微生态调控”再到“抑病性土壤”,构成了一个植物从瞬时响应到长期记忆、从个体免疫到系统防御的完整逻辑链条[59]。理解这一链条为通过调控根际微生态以定向培育抑病土壤、实现线虫的可持续治理提供了坚实的理论基础。

4　植物寄生线虫生物防治策略

长期以来,植物寄生线虫的防控主要依赖物理与化学两大途径。物理防治主要包括高温闷棚、太阳能消毒、蒸汽处理及水淹等。然而,这类方法往往能耗较高、操作繁琐,且在杀灭线虫的同时也消灭了土壤中的有益微生物群,破坏土壤团粒结构与微生态平衡[13]。化学防治则主要依赖于具有杀线活性的杀线剂,常用的杀线剂包括熏蒸剂(如棉隆、威百亩)和非熏蒸剂(如阿维菌素、氟吡菌酰胺、噻唑膦等)。这些杀线剂因其见效快、防效稳定、使用方便而长期在线虫的防治中占据主导地位。但其弊端也十分突出,主要包括多数化学杀线剂具有高毒性或高残留,其对人和动物毒性大、污染环境等特性已被多个国家禁止使用[60]。此外,长期单一使用杀线剂不仅容易诱导线虫产生抗药性,且药剂在杀灭靶标线虫的同时还会影响土壤中的非靶标有益生物,严重破坏农田生态系统的健康与可持续性[61]。

因此,在绿色农业和可持续发展理念的推动下,探究高效、安全、环境兼容的替代性防治方法已成为植物线虫病害防控的重要方向[61]。当前,随着对寄主植物与 PPN 互作机制的深入解析,PPN 绿色防治已形成 3 个层次的技术体系:1)遗传抗性改良;2)生防微生物直接拮抗;3)根际微生态调控与抑病性土壤培育。三者交叉互作、互为补充,共同构成 PPN 绿色生物调控的多层次技术体系。

4.1　筛选培育植物抗性品种

筛选、培育、种植抗病品种是防治农作物植物寄生线虫病害最经济有效的措施之一。目前相关内容主要包括 3 个部分[62-63]:大范围的种植筛选鉴定植物抗性与感性品种;比较基因组定位、克隆抗性植物品种中的 *R* 基因以及感性品种中的感病(Susceptibility,*S*)基因并解析其作用机制;采用基因编辑技术导入 *R* 基因或对 *S* 基因进行敲除沉默赋予植物抗性表型并进行育种与推广。但现有研究对于 3 个部分的整合能力较弱,缺乏构建从实验室到田间的贯穿性研究。

4.1.1　植物抗性品种筛选　筛选线虫抗性品种种质资源并大规模种植,可以有效提高农作物的抗病性,从而降低 PPN 对农作物品质及产量的影响。近年来,针对根结线虫的水稻、番茄以及针对孢囊线虫的大豆等多种寄主植物的抗性品种已被成功筛选出来[13,63]。例如,Udo 等[64]通过对接种根结线虫后 6 个番茄品种植株根结数、干鲜重变化等指标进行评估,筛选出抗性栽培品种‘HTA-18’‘HT-Ravid 244’和野生番茄近缘种。范亚磊[65]则通过对 90 个中国糯性水稻品种进行根结线虫抗性评估试验,筛选出‘豪糯’‘温根糯’和‘红壳地糯’等 8 个具有根结线虫抗性的水稻品种。该方法虽需大量时间与人力投入,但其筛选结果对于世界范围内的线虫防治与互作领域的研究都具有非常重要的现实意义。

4.1.2　基于基因编辑技术的植物抗性品种培育　基因组与转录组等高通量测序技术的不断发展促进了我们对植物与线虫基因互作机制的深入理解。在 PPN 成功侵染、生长发育和繁殖过程中所必需的多个感病 *S* 基因以及与其相对的抗病 *R* 基因也已被鉴定和克隆[66]。

目前,已报道的具有根结线虫抗性的 *R* 基因主要包括番茄 *Mi* 家族基因和辣椒 *Me* 家族基因[67-68]。其中,自 20 世纪末开始,携带 *Mi-1.2* 基因的番茄品种就已在全球范围内进行商业化种植。然而,这些已挖掘的 *R* 基因多为显性表达,与 PPN 间遵循“基因对基因”的遗传学规律。在长期协同进化压力下,PPN 可通过效应子变异突破 *R* 基因介导的抗性,因此导入单一 *R* 基因的品种普遍存在抗谱窄、抗性易丢失等问题[69]。例如,研究发现,在较高的土壤温度(28 ℃)下,*Mi-1.2* 基因的功能会丧失,其带来的抗性也会随之消失[70]。针对上述问题,Chen 等[71]构建的 *Mi-9* 突变体增强了线虫的侵染成功率,验证了该热稳定性基因在根结线虫抗性方面的潜在应用价值。但其基于功能基因的反向敲除验证与培育正向抗性品种的实际需求仍存在天然的矛盾。未来可以通过解析并导入复合抗性基因(尤其是在植物对线虫识别阶段的 *R*

基因而非下游防御免疫阶段,以避免导致植物防御过度)的策略来培育线虫抗性作物品种[69]。

与大多数 *R* 基因不同,*S* 基因介导的抗性多为隐性抗性,其产生的抗性相对更持久、更广谱[72]。因此,近年来已成功通过 CRISPR/Cas9 基因编辑技术对番茄、大豆和水稻等多种植物的感病基因进行编辑以获得线虫抗性品种[64]。例如,Noureddine 等[73]通过构建番茄 *ARF8* 基因的突变体,发现该感病基因能够通过介导生长素信号转导,促进 *M. incognita* 的寄生。周媛[74]则通过构建大豆 *SWEET11* 基因的突变体与过表达株系,双向验证了该感病基因在 *H. glycines* 寄生过程中的促进作用。

近年来,随着全长基因组学、比较转录组学等高通量测序技术的出现,大量 PPN 侵染过程中的靶点 *S* 基因与 *R* 基因已被成功挖掘并进行了功能鉴定。利用 CRISPR/Cas9 等基因编辑技术对寄主植物的 *R* 与 *S* 基因进行编辑修饰的策略则为培育线虫抗性品种提供了精确、高效且快速的手段[75]。

4.1.3 基于 RNA 干扰技术的植物抗性改良 RNA 干扰(RNA-interference,RNAi)技术是指基于寄主诱导的基因沉默(HIGS)、病毒诱导的基因沉默(VIGS)、细菌诱导的基因沉默(BIGS)以及叶片喷施等策略向寄主植物或线虫中引入特定基因的双链 RNA(dsRNA),从而在 RNA 水平上特异性地抑制那些与线虫发育、繁殖或效应蛋白分泌等生理过程相关的感病基因表达,减少 PPN 对植物的损伤[76]。与基于 CRISPR 的基因编辑技术类似,RNAi 技术也已被广泛应用于基因功能解析,在植物寄生线虫防治领域具有广阔的应用前景。例如,Kong 等[77]研究发现,采用 HIGS 技术对大豆体内参与孢囊线虫几丁质合成的酶基因(CHS)进行沉默,能够显著降低寄主根系中孢囊和卵的数量。Nsengimana 等[78]研究则采用 siRNA 浸泡法直接靶向抑制 *M. graminicola* 与运动相关的 2 个基因 *Mg-pat-10* 和 *Mg-unc-87*,发现其在体外迁移试验中的迁移能力在短时间内明显受损。然而,此类技术目前仍存在转基因作物安全性评估、基因沉默时效性短以及田间施用困难等局限性[76]。随着纳米技术的发展,未来 dsRNA 的生物递送可通过结合纳米材料与功能化载体实现。因其独特的物理和化学性质,纳米颗粒能有效促进植物或线虫对 dsRNA 的吸收,进而提升 RNAi 在抗线虫方面的效果[79]。

4.2 根际有益生物资源的利用与调控

从生态学的角度出发,引入自然土壤中具有捕食、寄生或拮抗 PPN 能力的其他生物资源是一种极具前景的 PPN 防治策略。

4.2.1 筛选利用线虫生防菌种资源 近年来,研究者在植物病原线虫生防菌的筛选和开发应用等方面开展了大量工作,取得了显著进展。金娜等[4]与 Gowrisudha 等[80]综述详细列举了目前已报道具有线虫防治效果的各类生防真菌、放线菌与细菌资源,在此不再一一赘述。这些生防微生物对于线虫的防控机制主要包括:与寄主线虫的相互识别,吸附或黏着于线虫后分泌几丁质酶、胶原蛋白酶降解线虫卵膜或体壁,从而进入卵内寄生或抑制杀死线虫的内寄生菌,例如,真菌淡紫拟青霉和细菌巴氏杆菌属;分泌多种具有杀线虫活性的代谢物来毒杀线虫,例如,真菌木霉分泌的木霉素、放线菌阿维菌素链霉菌产生的阿维菌素以及苏云金芽胞杆菌产生的伴胞晶体蛋白;产生捕捉器来捕捉线虫的捕食线虫真菌[4]。

这些生防微生物通常作为根际或内生微生物定殖于植物根际或根系组织内,这使得其在外源添加直接杀灭线虫的同时,也普遍作为根际或植物内生促生菌通过改变根部微生物群落结构与功能、诱导植物产生系统抗性(induced systemic resistance,ISR)等多种途径实现对 PPN 的间接防控[80]。

虽然筛选利用这些生防微生物已经作为一种安全有效的手段,在植物病原线虫防治中取得了一定进展,但在商业化过程中经常由于发酵工艺不成熟、单一菌剂在复杂土壤环境中的“水土不服”等原因而难以从实验室走向田间,从而进行大规模的实践应用与推广。将多种具有线虫生防效果的单一菌株进行兼容复配,是提升 PPN 生物防治效果的有效途径。例如,La 等[81]使用从本地分离得到的多株根际细菌构建合成细菌群落,发现增加菌株多样性可降低根结线虫的侵染率,当存在 6 种及以上菌株时侵染率最低,其作用机制同时包括直接抑制感染、分泌抗线虫物质以及调控植物防御反应。

4.2.2 基于代谢工程策略增强植物间接抗性 鉴于这些生防菌种资源在防治线虫中的复合优良效果,对这些菌体的功能代谢物合成途径进行靶向代谢工程改造,增强其杀线物质的分泌已成为防治线虫的有效途径。例如,Yang 等[82]通过链霉菌多重人工控制系统(*Streptomyces* multiplexed artificial control system,SMARTS)对阿维菌素链霉菌(*Streptomyces avermitilis*)进行代谢工程改造,定向提高杀线虫剂柏威霉素(baiweimectin)产量。当然,在此过程中仍需注意其对于非靶标微生物的生态效应,探究在有效杀灭线虫与避免对其他非靶标根际微生物的过度扰动间的平衡点。

另一种与代谢工程相关的策略是通过基因工程在寄主植物内异源表达杀线活性物质,如 Wang 等[83]将 Bt 蛋白导入寄主植物根部在被线虫侵染过程中形成的液泡体,使其能够被线虫吸收进而发挥杀线作用。未来,通过挖掘根系分泌物中能够招募有益拮抗微生物的组分,并构建其过表达植物品种,有望成为一种间接拮抗 PPN 的潜在途径。例如:Yang 等[84]研究发现,过表达苯丙烷代谢途径中的限速酶基因 *GmPAL* 可以通过增强大豆根部异黄酮含量阻止孢囊线虫侵染;Zhao 等[85]研究发现,过表达防御激素 JA 合成关键酶基因 *LoxD*(同样可以视为 *R* 基因)在直接增强寄主植物防御抗性的同时,还会通过增强根系分泌物中具有线虫趋避功能的黄酮醇类化合物山柰酚的含量来抑制线虫侵染。考虑到这些黄酮类化合物在招募植物根际促生菌方面的重要作用[86],其可能也作为 PPN-寄主植物-根际微生物互作模型中的关键驱动因子,在寄主植物对线虫的间接防御中以根系分泌物形式释放至根际,发挥招募线虫拮抗微生物的作用。

4.2.3　挖掘非寄生线虫增强植物间接抗性的潜力　除了上述根际微生物群落组分与 PPN 间的跨界互作外,健康根际微生态环境的形成也离不开根际线虫群落内部组分间的密切互作。Lu 等[58]报道了自由生活线虫与根结线虫病害发生间也存在着显著的负向关联。李霞等[87]综述了昆虫病原线虫-共生细菌复合体作为商业化的生物防治剂在防治植物害虫的同时,能够通过生态位竞争、分泌化感物质毒杀等多种方式抑制根结线虫。Li 等[55]呼吁关注食细菌线虫等其他线虫群落组分在抑制 PPN 中的潜在作用,并提出潜在作用机制:将食细菌线虫与 PGPR(plant growth-promoting rhizobacteria)共接种,食细菌线虫或作为移动载体,将有益微生物和拮抗微生物输送至根际;或选择性取食自上而下增强 PGPR 的扩散和活性[88]。因此,未来聚焦线虫群落内自由生活线虫及其共生微生物与 PPN 种间拮抗的相关研究,可能成为构建生态抑病性土壤、关联抗性植物-抗性微生物群落-抗性线虫群落构建 PPN 生态防治模型中缺失的最后一块“拼图”。虽然目前已经存在针对自由生活线虫的实验室培养方法[89],但部分有益线虫及其共生菌、线虫专性寄生菌无法进行人工培养基培育,以及即便能培育成功接种入土壤后因受复杂土壤组分及土著微生物的干扰可能难以定殖形成接种优势等问题都将阻碍此类策略在 PPN 防治中的商业化应用。

4.3　构建抑病性土壤

通过根际生物调控可在特定时间节点对根际微生态进行“点状干预”。然而,复杂土壤系统具有高度异质性,不同类型土壤可通过调控植物-土壤反馈、改变寄主根系分泌物组成、驱动特异性土著微生物与线虫群落的演替等多种途径,深刻影响寄主植物与 PPN 间的互作格局。因此,此类外源生物措施在田间的实际效果常因土壤类型而异,同一微生物菌株在不同土壤中的定殖能力与抑病效果可能出现显著差异。例如:Renčo 等[90]对比自然森林、半自然草地以及农耕区三种不同土壤中的线虫群落与微生物群落发现,线虫群落与微生物群落内部的多样性与种群数量受到土壤类型(属性)的显著影响;McSorley 等[91]则通过收集 4 种生长于重金属含量较高且养分含量较低的蛇纹岩土壤中的植物根际土壤进行分析发现,重金属污染和养分含量会影响根际细菌与根结线虫之间的相互作用。此外,不同植物能够选择性地与特定的本地根际细菌共同作用,从而帮助植物抵抗根结线虫。这些结果表明,土壤的“抑病潜力”在很大程度上由其固有的理化性质决定,而农业管理措施则是在此基础上进行的人工调控。

在此背景下,通过调整耕作模式来定向培育抑病性土壤,已成为 PPN 绿色防控的重要策略。自 20 世纪下半叶起,人们就已经认识到不同农田环境与耕作制度间线虫的发病率有显著差异,并发现调整耕作方式为线虫的生存和繁殖创造不利条件或可作为一种可持续的 PPN 管理策略[92]。近年来,随着扩增子、宏基因组等高通量测序技术的出现以及“土壤健康”“植物-土壤反馈”“根际微生态”等概念的提出,人们也逐渐从根际生物调控的视角出发,重新审视单作/轮作/间作、休耕及绿肥翻压等耕作模式在防治 PPN 中的作用机制与生态学意义。例如:Oka[93]系统阐释了绿肥等土壤有机改良剂的施用对于线虫、微生物的群落、植物和土壤环境的复杂影响,并在此基础上归纳了其有助于线虫防治的潜在机制;Zhang 等[94]研究的结果则提供了佐证,以黑麦草为覆盖作物并与水稻轮作诱导了有益微生物菌群的富集,这些菌在直接拮抗根结线虫的同时,还可以激活植物的免疫反应,有效减少根结线虫的侵害;Guo 等[95]首次报道了高密度种植方式通过叶际挥发性物质芳樟醇的释放串联植物地上-地下信号传导,诱导邻近玉米根际微生物群落的重塑,并伴随着其对根结线虫抗性的提高,在长期连作体系中观察到类似的抑病性形成现象;Lu 等[58]从连续 11 年的香蕉单作大田试验中发现,根结线虫病害程度并未随连作时间逐年加重,而是在第 5 年达到峰值,从第 7 年起显著下降,这暗示土壤自发进入了“抑病状态”,这一抑病性的产生伴随着连作过程中

线虫群落整体结构的改变以及自由生活线虫相对丰度的显著增加(尤其是食真菌和捕食-杂食类群)。

综上所述,抑病性土壤的形成本质上是植物免疫系统与根际微生态在特定土壤条件下长期互馈的结果。耕作模式通过改变土壤的物理、化学与生物学属性,在更大时空尺度上影响着“植物免疫—根际微生态—抑病性土壤”这一耦合链条的运行效率与演化方向。轮作、覆盖作物及长期连作等耕作措施,本质上是通过持续调控植物-微生物-线虫间的多元互作,逐步将土壤“驯化”为具有自发抑病能力的健康状态。

4.4 绿色调控策略的协同整合:从人工构建到系统驯化

从基于人工引入有益微生物的抗性共生体构建到通过耕作管理对土壤抑病潜力进行定向培育,2 种路径虽在作用方式上存在“自下而上”与“自上而下”的差异,但均作用于“植物-土壤”互作界面,并统一于“植物-微生物”协同互作这一核心框架。其共同指向一个核心论断:植物对线虫的抗性并非由植物基因组单方面编码的固有属性,而是在植物-微生物-线虫多元互作中持续生成与演化的系统特性。从植物个体层面的免疫激活到根际微生物群落的即时反馈,再到抑病性土壤的跨代累积,构成了一条从瞬时响应到长期记忆、从个体防御到系统免疫的完整“植物免疫—根际微生态—抑病性土壤”耦合链条。

而将寄主遗传抗性改良、根际生物调控与耕作模式优化视为一个有机整体,三者则分别从植物基因型、根际微环境和土壤生境 3 个层级切入,通过不同时间尺度与作用机制,共同构成了 PPN 绿色防控的多层次技术体系。其中,寄主遗传抗性改良作用于植物基因层面,决定了植物抗性的遗传潜力;根际微生态调控作用于植物-微生物互作界面,决定了这一潜力在当代是否被激活及激活的强度;耕作制度优化则作用于更大时空尺度的土壤生境,决定了这一潜力能否持续传递并固化为跨代的“土壤遗留效应”。三者层层递进,互为支撑,形成“基因型—表型—生态型”的完整调控体系。

综上,植物对线虫的绿色防控不应仅被视为单一技术的简单叠加,而应被理解为一个从“人工设计”走向“系统驯化”的生态学过程——在基因层面赋予植物抗性的遗传基础,在根际层面通过微生物互作激活这一基础,在土壤层面通过耕作管理将其固化为可持续的生态系统功能。这一认知的转变,标志着植物线虫防控从“一次性工程”向“可持续生态管理”的范式演进。

5 展望

近年来,随着植物-寄生线虫互作领域的研究逐渐深入,线虫侵染与寄主植物防御间复杂的信号传导与互作机制逐渐被破译,涉及寄主植物对地上部植食性昆虫与地下部植物病原体等(易与 PPN 联合形成复合生物胁迫)病虫害的地上-地下系统性防御响应[18,95]、涵盖根际有益菌和线虫寄生菌等在内的根际微生物群落[26,4],以及包括捕食性线虫和昆虫寄生线虫等在内的根际线虫群落[55,58]也已被纳入植物-PPN 互作的相关研究中。与其他植物病原菌领域的研究相比[96],在以植物-土壤反馈为核心的此类多级跨界互作模型中的关键调控因子与机制仍有待进一步揭示。因此,未来可以土壤-植物系统互馈机制为突破口,分别从植物端及土壤端并行开展深入探究。

植物端的研究建议重点关注:1)系统探究具有直接调控 PPN 或重塑根际微生物群落功能的关键根系分泌物组分,为杀线剂的研发或工程代谢改造提供靶向功能代谢物;2)进一步解析线虫侵染,尤其是取食位点形成过程中寄主植物细胞的响应机制,发掘、定位并克隆抗病相关的 *R* 基因和感病相关的 *S* 基因,为培育具有广谱稳定线虫抗性的作物品种提供多基因编辑靶点;3)交叉融合植保、土壤、微生物、生态、计算机等跨学科关键方法和创新技术手段,破译串联寄主植物地下-地上系统性防御反馈机制中的关键信号分子(如防御性挥发物),探究并推动其在复合生物源胁迫防御中的实践应用。

土壤端的研究建议重点关注:1)系统探究在不同土壤类型条件下,受 PPN 侵染与寄主植物根系分泌物调控的根际微生物群落变化。在此基础上,分别挖掘其中具有协助 PPN 侵染能力的潜在有害菌以及具有招募线虫拮抗寄生能力的潜在有益菌,并解析其作用机制,为创制包括生防真菌、放线菌、细菌在内的复合生防菌剂以及包括植物根系分泌物、生防菌代谢产物在内的生物农药提供方向。2)解析在线虫抗性土壤形成过程中,关联抗性土壤环境-抗性微生物群落-抗性线虫群落间互作的关键驱动因子与互作机制,为构建线虫抑病性土壤提供研究基础。3)结合线虫病害高发区域的感性土壤对比探究促进线虫侵染的恶劣土壤条件-感性微生物群落-感性线虫群落间的互作机制,为在酸化、盐渍化、污染等典型障碍土壤条件下的线虫防治提供针对性生物防治措施。4)以集约化密植、长期连作、轮作及覆盖作物等不同耕作与田间管理制度为基础,结合不同土壤条件进一步探究上述生物源线虫防治途径的作用效果并与应用场景

进行深度匹配,提升技术研发的田间适应性和靶向性。

综上所述,基于生物源途径的植物线虫防治技术应用前景广阔。虽然以杀线剂为核心的化学防治还将在一定时期内发挥主要作用,但随着基础研究的不断深入和应用技术的持续创新,绿色、高效、可持续的线虫病害防控体系将加速构建,为保障全球粮食安全和农业生态环境安全作出重要贡献。

参考文献 References:

[1] Shukla N, Kaur P, Kumar A. Molecular aspects of plant-nematode interactions[J]. Indian Journal of Plant Physiology, 2016, 21(4): 477-488.

[2] Zou J P, Kyndt T, Yu J Q, et al. Plant-nematode battle: engagement of complex signaling network[J]. Trends in Parasitology, 2024, 40(9): 846-857.

[3] Poveda J, Abril-Urias P, Escobar C. Biological control of plant-parasitic nematodes by filamentous fungi inducers of resistance: *Trichoderma*, mycorrhizal and endophytic fungi[J]. Frontiers in Microbiology, 2020, 11: 992.

[4] 金娜,刘倩,简恒. 植物寄生线虫生物防治研究新进展[J]. 中国生物防治学报,2015,31(5):789-800.
Jin N, Liu Q, Jian H. Advances on biological control of plant-parasitic nematodes[J]. Chinese Journal of Biological Control, 2015, 31(5): 789-800(in Chinese).

[5] Cook R J, Baker K F. The nature and practice of biological control of plant pathogens[M]. San Francisco: WH Freeman, 1983: 539.

[6] Topalović O, Hussain M, Heuer H. Plants and associated soil microbiota cooperatively suppress plant-parasitic nematodes[J]. Frontiers in Microbiology, 2020, 11: 313.

[7] Siddique S, Coomer A, Baum T, et al. Recognition and response in plant-nematode interactions[J]. Annual Review of Phytopathology, 2022, 60: 143-162.

[8] 周沁莹,朱曼,黄辉,等. 植物寄生线虫的化学感受系统研究进展[J]. 中国科学(生命科学),2019,49(7):828-838.
Zhou Q Y, Zhu M, Huang H, et al. Chemosensory system of plant parasitic nematodes[J]. Science in China(Series C), 2019, 49(7): 828-838(in Chinese).

[9] Hewezi T, Baum T J. Manipulation of plant cells by cyst and root-knot nematode effectors[J]. Molecular Plant-Microbe Interactions, 2013, 26(1): 9-16.

[10] Keen N T, Roberts P A. Plant parasitic nematodes: digesting a page from the microbe book[J]. Proc Natl Acad Sci USA, 1998, 95(9): 4789-4790.

[11] Bird D M, Koltai H. Plant parasitic nematodes: habitats, hormones, and horizontally-acquired genes[J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2000, 19(2): 183-194.

[12] Hasan M S, Lin C J, Marhavy P, et al. Redox signalling in plant-nematode interactions: insights into molecular crosstalk and defense mechanisms[J]. Plant, Cell & Environment, 2024, 47(8): 2811-2820.

[13] 沙月霞,田兴芳. 植物寄生线虫病害的危害现状及综合防治技术[J]. 宁夏农林科技,2026,67(1):74-78.
Sha Y X, Tian X F. Current situation and integrated control technology of plant parasitic nematode diseases[J]. Ningxia Journal of Agriculture and Forestry Science and Technology, 2026, 67(1): 74-78(in Chinese with English abstract).

[14] Jones J T, Haegeman A, Danchin E G J, et al. Top 10 plant-parasitic nematodes in molecular plant pathology[J]. Molecular Plant Pathology, 2013, 14(9): 946-961.

[15] Hofmann J, Grundler F. How do nematodes get their sweets solute supply to sedentary plant-parasitic nematodes[J]. Nematology, 2007, 9(4): 451-458.

[16] Parrado L M, Quintanilla M. Plant-parasitic nematode disease complexes as overlooked challenges to crop production[J]. Frontiers in Plant Science, 2024, 15: 1439951.

[17] Siddiqui Z A, Rizvi R. Interactions of plant parasitic nematodes and phytopathogenic bacteria: recent concepts and mechanisms[J]. Journal of Plant Biochemistry and Biotechnology, 2026, 35(1): 42-56.

[18] Xu X, Sun T, Qing X, et al. *Meloidogyne* nematodes reprogram rhizosphere metabolism to suppress antagonistic microbiota and enable bacterial pathogen co-infection[J]. Cell Reports, 2026, 45(2): 116949.

[19] 李春杰,王从丽. 植物寄生线虫对化感信号的识别及机制[J]. 生物技术通报,2021,37(7):35-44.
Li C J, Wang C L. Recognition mechanism of plant-parasitic nematodes in response to semiochemicals[J]. Biotechnology Bulletin, 2021, 37(7): 35-44(in Chinese with English abstract).

[20] Ali J G, Alborn H T, Stelinski L L. Constitutive and induced subterranean plant volatiles attract both entomopathogenic and plant parasitic nematodes[J]. Journal of Ecology, 2011, 99(1): 26-35.

[21] Oota M, Tsai A Y, Aoki D, et al. Identification of naturally occurring polyamines as root-knot nematode attractants[J]. Molecular Plant, 2020, 13(4): 658-665.

[22] Sikder M M, Vestergård M. Impacts of root metabolites on soil nematodes[J]. Frontiers in Plant Science, 2020, 10: 1792.

[23] Hua C, Li C J, Jiang Y, et al. Response of soybean cyst nematode(*Heterodera glycines*) and root-knot nematodes(*Meloidogyne* spp.) to gradients of pH and inorganic salts[J]. Plant and Soil, 2020, 455(1/2): 305-318.

[24] Chiriboga M X, Campos-Herrera R, Jaffuel G, et al. Diffusion of the maize root signal(E)-β-caryophyllene in soils of different textures and the effects on the migration of the entomopathogenic nematode *Heterorhabditis megidis*[J]. Rhizosphere, 2017, 3: 53-59.

[25] Sikder M M, Vestergård M, Kyndt T, et al. Genetic disruption of *Arabidopsis* secondary metabolite synthesis leads to microbiome-mediated modulation of nematode invasion[J]. The ISME Journal, 2022, 16(9): 2230-2241.

[26] Wu Z W, Liu Z L, Wang W J, et al. Root-knot nematode *Meloidogyne incognita* uses secondary-metabolite-mediated soil microbiome shifts to locate host plants[J]. Nature Plants, 2026, 12(2): 337-355.

[27] Lu C J, Meng Y, Wang Y L, et al. Survival and infectivity of second-stage root-knot nematode *Meloidogyne incognita* juveniles depend on lysosome-mediated lipolysis[J]. Journal of Biological Chemistry, 2022, 298(3): 101637.

[28] Bartlem D G, Jones M G K, Hammes U Z. Vascularization and nutrient delivery at root-knot nematode feeding sites in host roots[J]. Journal of Experimental Botany, 2014, 65(7): 1789-1798.

[29] 王暄, 秦鑫, 李红梅, 等. 植物寄生线虫效应子研究进展[J]. 南京农业大学学报, 2019, 42(6): 986-995.
Wang X, Qin X, Li H M, et al. Advances in research of effectors secreted by plant-parasitic nematodes[J]. Journal of Nanjing Agricultural University, 2019, 42(6): 986-995(in Chinese with English abstract).

[30] Lee C, Chronis D, Kenning C, et al. The novel cyst nematode effector protein 19C07 interacts with the *Arabidopsis* auxin influx transporter LAX3 to control feeding site development[J]. Plant Physiology, 2011, 155(2): 866-880.

[31] Hewezi T, Howe P J, Maier T R, et al. *Arabidopsis* spermidine synthase is targeted by an effector protein of the cyst nematode *Heterodera schachtii*[J]. Plant Physiology, 2010, 152(2): 968-984.

[32] Lozano-Torres J L, Wilbers R H P, Gawronski P, et al. Dual disease resistance mediated by the immune receptor Cf-2 in tomato requires a common virulence target of a fungus and a nematode[J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2012, 109(25): 10119-10124.

[33] Rengarajan S, Hallem E A. Olfactory circuits and behaviors of nematodes[J]. Current Opinion in Neurobiology, 2016, 41: 136-148.

[34] Fudali S L, Wang C L, Williamson V M. Ethylene signaling pathway modulates attractiveness of host roots to the root-knot nematode *Meloidogyne hapla*[J]. Molecular Plant-Microbe Interactions, 2013, 26(1): 75-86.

[35] Hu Y F, You J, Li C J, et al. Ethylene response pathway modulates attractiveness of plant roots to soybean cyst nematode *Heterodera glycines*[J]. Scientific Reports, 2017, 7: 41282.

[36] Piya S, Binder B M, Hewezi T. Canonical and noncanonical ethylene signaling pathways that regulate *Arabidopsis* susceptibility to the cyst nematode *Heterodera schachtii*[J]. New Phytologist, 2019, 221(2): 946-959.

[37] Kirwa H K, Murungi L K, Beck J J, et al. Elicitation of differential responses in the root-knot Nematode *Meloidogyne incognita* to tomato root exudate cytokinin, flavonoids, and alkaloids[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2018, 66(43): 11291-11300.

[38] Manohar M, Tenjo-Castano F, Chen S Y, et al. Plant metabolism of nematode pheromones mediates plant-nematode interactions[J]. Nature Communications, 2020, 11: 208.

[39] Hamada N, Yimer H Z, Williamson V M, et al. Chemical hide and seek: nematode's journey to its plant host[J]. Molecular Plant, 2020, 13(4): 541-543.

[40] Jones J, Gheysen G, Fenoll C. Genomics and molecular genetics of plant-nematode interactions[M]. Dordrecht: Springer Netherlands, 2011.

[41] Jones J D G, Dangl J L. The plant immune system[J]. Nature, 2006, 444(7117): 323-329.

[42] Huang L, Yuan Y L, Lewis C, et al. NILR1 perceives a nematode ascaroside triggering immune signaling and resistance[J]. Current Biology, 2023, 33(18): 3992-3997.

[43] Choi H W, Klessig D F. DAMPs, MAMPs, and NAMPs in plant innate immunity[J]. BMC Plant Biology, 2016, 16: 232.

[44] Sacco M A, Koropacka K, Grenier E, et al. The cyst nematode SPRYSEC protein RBP-1 elicits Gpa2- and RanGAP2-dependent plant cell death[J]. PLoS Pathogens, 2009, 5(8): e1000564.

[45] Wu W H, Fan G Q. The role of epigenetics in plant pathogens interactions under the changing environments: a systematic review[J]. Plant Stress, 2025, 15: 100753.

[46] 叶德友, 漆永红. 植物应答线虫胁迫的表观遗传调控研究进展[J]. 植物保护, 2024, 50(6): 31-41.
Ye D Y, Qi Y H. Research progress on epigenetic regulation of plants' response to nematode stress[J]. Plant Protection, 2024, 50(6): 31-41(in Chinese with English abstract).

[47] Día-Manzano F E, Cabrera J, Ripoll J J, et al. A role for the gene regulatory module *microRNA172/target of early activation tagged 1/flowering locus T*(*miRNA172/toe1/FT*) in the feeding sites induced by *Meloidogyne javanica* in *Arabidopsis thaliana*[J]. New Phytologist, 2018, 217(2): 813-827.

[48] Liu S M, Kandoth P K, Warren S D, et al. A soybean cyst nematode resistance gene points to a new mechanism of plant resistance to pathogens[J]. Nature, 2012, 492(7428): 256-260.

[49] Vijayapalani P, Hewezi T, Pontvianne F, et al. An effector from the cyst nematode *Heterodera schachtii* derepresses host rRNA genes by altering histone acetylation[J]. The Plant Cell, 2018, 30(11): 2795-2812.

[50] Singh D P, Maurya S, Satnami L, et al. Roots of resistance: Unraveling microbiome-driven plant immunity[J]. Plant Stress, 2024, 14: 100661.

[51] Araujo A S F, Pereira A P A, de Medeiros E V, et al. The rhizosphere microbiome as a decentralized immune system[J]. Trends in Microbiology, 2026, 34(5): 465-467.

[52] Song L Q, Ping X X, Mao Z C, et al. Variation and stability of rhizosphere bacterial communities of *Cucumis* crops in association with root-knot nematodes infestation[J]. Frontiers in Plant Science, 2023, 14: 1163271.

[53] Wolfgang A, Taffner J, Guimarães R A, et al. Novel strategies for soil-borne diseases: exploiting the microbiome and volatile-based mechanisms toward controlling *Meloidogyne*-based disease complexes[J]. Frontiers in Microbiology, 2019, 10: 1296.

[54] Mohan S,Kumar K K,Sutar V,et al. Plant root-exudates recruit hyperparasitic bacteria of phytonematodes by altered cuticle aging:implications for biological control strategies[J]. Frontiers in Plant Science,2020,11:763.

[55] Li G,Liu T,Whalen J K,et al. Nematodes:an overlooked tiny engineer of plant health[J]. Trends in Plant Science,2024,29(1):52-63.

[56] Kato R,Van Nguyen S,Perry R N,et al. Contribution of soil free-living nematode communities to suppression of *Meloidogyne incognita* in organic fields[J]. Russian Journal of Nematology,2026:1.

[57] Spooren J,van Bentum S,Thomashow L S,et al. Plant-driven assembly of disease-suppressive soil microbiomes[J]. Annual Review of Phytopathology,2024,62:1-30.

[58] Lu Q F,Wang K G,Gu S H,et al. Siderophore-producing *Bacillus* and free-living nematodes are associated with soil suppressiveness to banana root-knot nematodes[J]. Nature Communications,2026,17:2688.

[59] Pieterse C M J. The extended plant immune system[J]. Molecular Plant-Microbe Interactions,2025,38(6):780-795.

[60] Zasada I A,Halbrendt J M,Kokalis-Burelle N,et al. Managing nematodes without methyl bromide[J]. Annual Review of Phytopathology,2010,48:311-328.

[61] 曹艳茹,朱国兴,王海龙,等. 放线菌防治根结线虫的作用机制及研究进展[J]. 植物保护,2024,50(2):37-48.
Cao Y R,Zhu G X,Wang H L,et al. Mechanism and research progress of actinomycetes for root-knot nematodes control[J]. Plant Protection,2024,50(2):37-48(in Chinese with English abstract).

[62] Sharma M,Devi S,Chand S. Biocontrol strategies for sustainable management of root-knot nematodes[J]. Physiological and Molecular Plant Pathology,2025,136:102548.

[63] 曾帅,廖澳琳,陈晨,等. 番茄抗马铃薯孢囊线虫 *HeroA* 基因的分子检测[J]. 南京农业大学学报,2026,49(3):551-558.
Zeng S,Liao A L,Chen C,et al. Molecular detection of the tomato *HeroA* gene conferring resistance to potato cyst nematodes[J]. Journal of Nanjing Agricultural University,2026,49(3):551-558.

[64] Udo I A,Uguru M I,Ogbuji R O,et al. Sources of tolerance to root-knot nematode,*Meloidogyne javanica*,in cultivated and wild tomato species[J]. Plant Pathology Journal,2008,7(1):40-44.

[65] 范亚磊. 水稻根结线虫病抗性资源筛选及抗性研究[D]. 扬州:扬州大学,2020:9-37.
Fan Y L. Identification of resistance resources of root-knot nematodes *Meloidogyne graminicola* and study on resistance mechanism[D]. Yangzhou:Yangzhou University,2020:9-37(in Chinese with English abstract).

[66] 曹雨晴,黄秋玲,黄春晖,等. 植物线虫病感病基因研究进展及在线虫防控中的应用潜力[J]. 植物保护,2024,50(6):2-9,41.
Cao Y Q,Huang Q L,Huang C H,et al. Advances in susceptibility genes and potential control strategy for plant nematodes[J]. Plant Protection,2024,50(6):2-9,41(in Chinese with English abstract).

[67] 聂蔚丹,党晓文,孙雨佳,等. 番茄抗根结线虫病 *R* 基因简介及相关抗性通路研究进展[J]. 中国蔬菜,2024(11):20-26.
Nie W D,Dang X W,Sun Y J,et al. Introduction to *R* genes of tomato defense against root-knot nematode and research progress on related resistance pathways[J]. China Vegetables,2024(11):20-26(in Chinese with English abstract).

[68] 叶德友,陈劲枫. 植物抗线虫基因与抗性机理研究进展[J]. 植物保护,2012,38(2):4-11.
Ye D Y,Chen J F. Advances in genes and mechanisms resistance to nematodes in plants[J]. Plant Protection,2012,38(2):4-11(in Chinese).

[69] Yüksel D,Bozbuğa R. Plant resistance genes against nematodes:mechanisms and genetic resources in crop protection[J]. Physiological and Molecular Plant Pathology,2025,140:102962.

[70] Devran Z,Özalp T. Response of tomato plants carrying *Mi-1* gene to *Meloidogyne incognita*(Kofoid & White,1919)Chitwood,1949 under high soil temperatures[J]. Turkish Journal of Entomology,2018:313-322.

[71] Chen S D,Zou Y P,Tong X,et al. A tomato *NBS*-LRR gene Mi-9 confers heat-stable resistance to root-knot nematodes[J]. Journal of Integrative Agriculture,2025,24(7):2869-2875.

[72] de Almeida Engler J,Favery B,Engler G,et al. Loss of susceptibility as an alternative for nematode resistance[J]. Current Opinion in Biotechnology,2005,16(2):112-117.

[73] Noureddine Y,da Rocha M,An J,et al. AUXIN RESPONSIVE FACTOR8 regulates development of the feeding site induced by root-knot nematodes in tomato[J]. Journal of Experimental Botany,2023,74(18):5752-5766.

[74] 周媛.大豆 *SWEET11* 基因抗胞囊线虫功能及转录调控机制研究[D]. 沈阳:沈阳农业大学,2025:27-53.
Zhou Y. Function and transcriptional regulation mechanism of soybean *SWEET11* gene against cyst nematode[D]. Shenyang:Shenyang Agricultural University,2025:27-53(in Chinese with English abstract).

[75] Mostafa K,Abdulla M F,Mehmood M,et al. CRISPR vs. nematodes:a new era of genetic solutions for potato crop protection[J]. Annals of Applied Biology,2025,187(2):157-176.

[76] 于敬文,黄凌,赵俊丽,等. RNAi 技术在植物寄生线虫防控中的应用研究进展[J]. 湖南农业科学,2025(5):79-84.
Yu J W,Huang L,Zhao J L,et al. Advances in the application of RNAi technology in the control and management of plant parasitic nematodes[J]. Hunan Agricultural Sciences,2025(5):79-84(in Chinese with English abstract).

[77] Kong L G,Shi X,Chen D,et al. Host-induced silencing of a nematode chitin synthase gene enhances resistance of soybeans to both pathogenic *Heterodera glycines* and *Fusarium oxysporum*[J]. Plant Biotechnology Journal,2022,20(5):809-811.

[78] Nsengimana J,Bauters L,Haegeman A,et al. Silencing of Mg-pat-10 and Mg-unc-87 in the plant parasitic nematode *Meloidogyne graminicola* using siRNAs[J]. Agriculture,2013,3(3):567-578.

[79] 吴海媚. 基于植物基因沉默技术(RNAi)的纳米塑料核酸递送效应研究[D]. 长沙:中南林业科技大学,2024:8-10.

Wu H M. Research on the deliver of nanoplastic nucleic acids based on plant gene silencmg technology(RNAi)[D]. Changsha:Central South University of Forestry & Technology,2024:8-10(in Chinese with English abstract).

[80] Gowrisudha R R,Vetrivelkalai P,Anita B,et al. A new frontier in biological defense:plant microbiome as a shield against root feeding nematodes and leverage of crop health[J]. Physiological and Molecular Plant Pathology,2025,138:102681.

[81] La S K,Li J F,Ma S,et al. Protective role of native root-associated bacterial consortium against root-knot nematode infection in susceptible plants [J]. Nature Communications,2024,15:6723.

[82] Yang B W,Li Z L,Zhang J Y,et al. Scalable secondary metabolite production in *Streptomyces* using a plug-and-play system[J]. Nature Biotechnology,2026,44(6):1037-1049.

[83] Wang Y,Wang M N,Zhang Y L,et al. Efficient control of root-knot nematodes by expressing Bt nematicidal proteins in root leucoplasts[J]. Molecular Plant,2024,17(10):1504-1519.

[84] Yang X W,Liu T,Yang R W,et al. Overexpression of *GmPAL* genes enhances soybean resistance against *Heterodera glycines*[J]. Molecular Plant-Microbe Interactions,2024,37(4):416-423.

[85] Zhao W C,Liang J J,Huang H,et al. Tomato defence against *Meloidogyne incognita*by jasmonic acid-mediated fine-tuning of kaempferol homeostasis[J]. New Phytologist,2023,238(4):1651-1670.

[86] Wang L X,Chen M X,Lam P Y,et al. Multifaceted roles of flavonoids mediating plant-microbe interactions[J]. Microbiome,2022,10:233.

[87] 李霞,赵国玉,周霞,等. 昆虫病原线虫及其共生细菌防治根结线虫的研究进展[J]. 环境昆虫学报,2025,47(6):1781-1790.
Li X,Zhao G Y,Zhou X,et al. Research progress on the control of root-knot nematodes by entomopathogenic nematodes and symbiotic bacteria [J]. Journal of Environmental Entomology,2025,47(6):1781-1790(in Chinese with English abstract).

[88] King W L,Bell T H. Can dispersal be leveraged to improve microbial inoculant success[J]. Trends in Biotechnology,2022,40(1):12-21.

[89] Caldicott L,Larsen P,Riddle D. Laboratory cultivation of *Caenorhabditis elegans* and other free-living nematodes[M]//Cell Biology. Amsterdam:Elsevier,2006:157-162.

[90] Renčo M,Gömöryová E,Čerevková A. The effect of soil type and ecosystems on the soil nematode and microbial communities[J]. Helminthologia,2020,57(2):129-144.

[91] McSorley R,Wang K H,Church G. Suppression of root-knot nematodes in natural and agricultural soils[J]. Applied Soil Ecology,2008,39(3):291-298.

[92] Fisher J M,Hancock T W. Population dynamics of *Heterodera avenae* Woll. in South Australia[J]. Australian Journal of Agricultural Research,1991,42(1):53-68.

[93] Oka Y. Mechanisms of nematode suppression by organic soil amendments:a review[J]. Applied Soil Ecology,2010,44(2):101-115.

[94] Zhang H L,Guo D S,Lei Y T,et al. Cover crop rotation suppresses root-knot nematode infection by shaping soil microbiota[J]. New Phytologist,2025,245(1):363-377.

[95] Guo D S,Liu Z L,Raaijmakers J M,et al. Linalool-triggered plant-soil feedback drives defense adaptation in dense maize plantings[J]. Science,2025,389(6761):6675.

[96] Kourelis J,van der Hoorn R A L. Defended to the nines:25 years of resistance gene cloning identifies nine mechanisms for R protein function [J]. The Plant Cell,2018,30(2):285-299.

责任编辑:刘怡辰

胡凌飞,浙江大学研究员,博导,国家海外高层次青年人才,浙江省杰青,中国科协青年人才托举工程入选者,中国土壤学会优秀青年学者奖获得者。担任中国土壤学会土壤生态专业委员会副主任,中国植物营养与肥料学会养分循环专业委员会副主任等。以玉米和水稻为对象,研究土壤根际生态过程与植物抗逆调控(植物-动物-微生物互作与分子机制)。近年来,以第一或通信作者在 *Science*、*Nature Plants*、*PNAS*、*Plant Cell* 等权威期刊上发表多篇论文。主持国家自然科学基金重点国际合作、国家重点研发青年科学家等项目10余项。

徐建明,浙江大学求是特聘教授,国家杰出青年科学基金获得者,国家高层次人才,中国土壤学会、美国土壤学会、美国农学会会士。长期从事土壤生态过程与土壤健康领域的研究,主持国家基金重大、重点及创新研究群体项目、国家重点研发计划项目等,在 *Nature*、*Science* 等发表SCI论文500余篇,连续多年入选科睿唯安全球高被引科学家和爱思唯尔中国高被引学者。出版中英文学术著作8部。作为第一完成人获省部级科技一、二等奖6项,国家教学成果二等奖1项,全国优秀教材二等奖1项。