

昆虫病原线虫侵染大蜡螟的行为观测*

吴霞^{1**} 李小玲² 钱秀娟^{1***}

(1. 甘肃农业大学植物保护学院, 甘肃省农作物病虫害生物防治工程实验室, 兰州 730070; 2. 西南大学植物保护学院, 重庆 400700)

摘要 【目的】为探明昆虫病原线虫在感染寄主过程中的搜寻和识别行为, 以及对寄主昆虫的趋向行为和迁移能力。【方法】开展了室内生测试验, 观察异小杆线虫 *Heterorhabditis megidis* 0627M 和斯式线虫 *Steinernema felitiae* 0619HT 感染寄主大蜡螟 *Galleria mellonella* 的整个过程, 包括 2 种线虫对寄主的搜寻和识别, 以及侵入整个过程, 同时观测线虫对寄主的趋向行为和迁移行为特征。【结果】异小杆线虫和斯氏线虫均对大蜡螟表现出明显的趋性, 且水分和昆虫病原线虫的搜寻寄主的方式影响感染期线虫对寄主的侵染过程; 2 种线虫本身迁移能力较强, 大蜡螟的存在对其迁移能力有影响。【结论】2 种线虫相比较而言, 当有大蜡螟存在时, 异小杆线虫比斯式线虫表现出更强的趋性, 且寄主存在对线虫迁移能力的影响, 斯式线虫大于异小杆线虫。

关键词 昆虫病原线虫; 线虫行为; 感染过程; 趋向行为; 迁移能力

Infection of *Galleria mellonella* by the entomopathogenic nematodes *Heterorhabditis megidis* 0627M and *Steinernema felitiae* 0619HT

WU Xia^{1**} LI Xiao-Ling² QIAN Xiu-Juan^{1***}

(1. Plant Protection Academy, Gansu Agricultural University, Biocontrol Engineering Laboratory of Crop Diseases and Pests of Gansu Province, Lanzhou 730070, China; 2. Plant Protection Academy, Southwest University, Chongqing 400700, China)

Abstract 【Objectives】To investigate the infection of *Galleria mellonella* by the entomopathogenic nematodes *Heterorhabditis megidis* 0627M and *Steinernema felitiae* 0619HT. 【Methods】We investigated the behavior of *H. megidis* 0627M and *S. felitiae* 0619HT's with, and without, *G. mellonella*, including host searching and recognition and the entire infestation process. We also investigated the movement of nematodes towards host insects. 【Results】The presence of water, and the method of searching for hosts, affected the infection process. Both *H. megidis* 0627M and *S. felitiae* 0619HT showed obvious tropism towards *G. mellonella*. 【Conclusion】*H. megidis* 0627M had greater mobility than *S. felitiae* 0619HT in the presence of *G. mellonella*, however, in the absence of *G. mellonella*, *S. felitiae* 0619HT's was more mobile than *H. megidis* 0627M.

Key words entomopathogenic nematodes; nematodes behavior; infection process; approach behavior; migration ability

昆虫病原线虫 (Entomopathogenic nematodes, EPNs) 指体内携带有病原性的共生细菌, 引起寄主昆虫致病的一类线虫 (杨怀文等, 1990), 包括斯式线虫科 Steinernematidae 和异小杆线虫科 Heterorhabdidae 两类 (赵永顺, 2009)。昆虫病原线虫的发育一般经过卵、幼虫、成虫三个阶段 (李福春, 1989)。幼虫一共有 4 龄, 斯式属和

异小杆属线虫均以 3 龄幼虫存在于寄主体外, 被称作是侵染期幼虫 (Infective juveniles, IJs)。大多数线虫以水膜张力为动力沿正弦曲线路线爬行和在环境中扩散 (包括水平扩散及垂直扩散), 以寻找寄主 (Croll, 1970)。线虫利用对寄主昆虫的搜寻和识别能力, 接触寄主后, 通过寄主体表的一些自然开口 (如口器、肛门和气门)、伤

*资助项目 Supported projects: 国家自然科学基金 (31960559); 甘肃农业大学科技创新基金-学科建设专项 (GAU-XKJS-151); 甘肃省科技计划项目 (21JR7RA819); 甘肃省教育厅优秀研究生“创新之星”项目 (2021CXZX-410)

**第一作者 First author, E-mail: 978130931@qq.com

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: qianxj@gsau.edu.cn

收稿日期 Received: 2020-11-12; 接受日期 Accepted: 2021-08-15

口或体表比较薄的节间膜部位钻入寄主血腔中(董国伟等, 2001)。线虫作为载体携带共生菌进入靶标昆虫体内, 同时将肠道内的共生菌释放到寄主昆虫血腔中, 并取食共生菌, 而线虫也影响昆虫的免疫系统, 在侵入寄主 24-48 h 内使昆虫患败血症而死亡(Gotz *et al.*, 1981; Li *et al.*, 2016)。

在农药污染日益严重、害虫抗药性发展迅速的今天, 生物防治是害虫综合治理的重要部分(董国伟等, 2001)。利用昆虫病原线虫防治害虫, 因其具有杀虫范围广、无污染、对环境和人畜安全、容易人工培养、易与其它杀虫剂混用等优点(杨秀芬和杨怀文, 1998; 李而涛, 2019), 被广泛的应用于害虫的生物防治领域(吴文丹等, 2014)。最重要的是它可以被动接触寄主, 也可以主动寻找寄主(谢钦铭和张选辉, 2002), 在防治地下害虫和钻蛀性害虫等隐蔽性害虫具有重要的作用(颜珣等, 2014)。然而, 在室内试验及生测时, 昆虫病原线虫对叶面害虫等裸露性害虫的防治效果均表现出较高的控制效能, 但在田间应用时, 其控制效能会大大降低。这与昆虫病原线虫的迁移能力及在低湿胁迫下其行为特征存在密切关系(谷黎娜, 2009; 钱秀娟, 2014), 此外, 线虫在侵染前的行为也直接影响其侵染力(陈书龙等, 2004)。综上所述, 研究昆虫病原线虫对寄主昆虫的搜寻、侵染及扩散等行为特征是目前昆虫病原线虫研究中的焦点。

在实际应用中, 昆虫病原线虫的扩散能力、寄主寻找能力以及寄主种类是影响昆虫病原线虫田间控制效能的主要因素(丛斌等, 1999)。因此, 阐明不同昆虫病原线虫扩散能力和对寄主寻找能力的差异、研究昆虫病原线虫侵染寄主时各种行为特征及其影响因素(张思佳, 2013)、筛选具有强扩散能力和寄主搜寻能力的线虫是拓宽昆虫病原线虫的防治范围、实现昆虫病原线虫对叶面害虫等裸露害虫的防治、提高其防治效果的主要途径之一, 对昆虫病原线虫推广应用, 具有重要指导意义。本文以大蜡螟 *Galleria mellonella* 为寄主昆虫, 以筛选出来的优势种斯氏线虫 *Steinernema felitiae* 0619HT 和异小杆线

虫 *Heterorhabditis megidis* 0627M 为研究对象, 观测其对寄主昆虫感染过程中的搜寻和识别行为、侵入寄主行为、趋向行为、迁移行为, 以期利用昆虫病原线虫防治害虫提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 供试线虫和昆虫

斯氏线虫 *Steinernema felitiae* 0619HT 和异小杆线虫 *Heterorhabditis megidis* 0627M 由甘肃农业大学昆虫实验室提供, 感染期线虫均由大蜡螟老熟幼虫培养、繁殖, 并用甲醛溶液洗涤, 储存于 5 °C 冰箱内备用。

大蜡螟由甘肃农业大学昆虫生态实验室养殖, 试验选用 5 龄滞育的老熟幼虫, 其平均重量为 0.3 g 左右。

1.2 试验器材

试验过程中用到的主要仪器和工具包括冷光源解剖镜(RJ 12), 体视显微镜(蔡司 SZX16+EP50), 微量移液枪, 2%水琼脂、Parafilm 膜等。

1.3 昆虫病原线虫对寄主搜寻、识别、侵入行为观测

在培养皿反面, 用圆规和直尺将直径为 150 mm 的培养皿分为四等份, 培养皿中心圆点为寄主放置点, 以直径为 10 mm 的同心圆为寄主活动区域, 寄主活动区以外的四面圆周区为线虫扩散区(图 1)。在培养皿中心放置寄主昆虫大蜡螟 1 头并固定, 同时将浓度为 15 000 IJs/mL 线虫悬液 20 μ L 与 2%水琼脂混匀后注入培养皿中的每个圆环区域, 并用 Parafilm 膜封口, 将培养皿置于 25 °C 培养箱中孵育(钱秀娟, 2014)。在寄主释放 1、2 和 4 h 后观察昆虫病原线虫对寄主昆虫的搜寻与识别行为特征, 并拍照记录。每个处理 3 次技术重复。

释放线虫 1、2、4 h 后, 在可拍照和录像的显微解剖镜下, 观察线虫趋向寄主昆虫和对寄主的穿刺行为, 并拍照。并在 8、16、24 h 3 个时间段, 统计昆虫病原线虫在寄主昆虫从口器、肛

门、气门、节间膜等不同侵入部位的分布数量,并在 48 h 后于解剖镜下解剖观察,统计侵入大蜡螟体内的线虫数量。

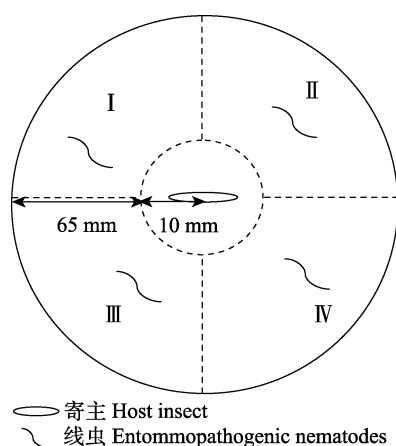


图 1 昆虫病原线虫搜寻与识别行为试验设计

Fig. 1 Behavioral experiment design of entomopathogenic nematode search and recognition

I, II, III, IV 表示被分割的 4 个区域。下同。

I, II, III, IV means 4 areas of dish. The same below.

1.4 昆虫病原线虫对寄主昆虫的趋向、迁移行为观测

参考丁晓帆 (2005) 的方法,并有所改动。将直径为 150 mm 的培养皿均匀的分为 I、II、III、IV 4 个区域,培养皿半径为 1 cm 中心圆区域为线虫释放区,以内半径为 1 cm,外半径为 7.5 cm 的圆环区域为线虫扩散区 (图 2)。在每个培养皿中加入 2% 水琼脂 20 mL,在 I 区的最外缘放入 1 头大蜡螟,并对大蜡螟进行固定,此为有寄主处理;以在 I 区不放置大蜡螟作为无寄主对照;盖好培养皿盖子后用 Parafilm 膜封口,于 25 °C 培养箱孵育 24 h,向中心圆点释放 300 头感染期线虫,即 15 000 IJs/mL 线虫悬液 20 μ L,重新用 Parafilm 膜封口,每个处理重复 3 次。

在上述试验方法的基础上,以异小杆线虫 *H. megidis* 0627M 和斯氏线虫 *S. felitiae* 0619HT 2 个品系为供试线虫,在两个 150 mm 的培养皿中有无寄主进行观测,5 h 后观察线虫运动范围,定期观察线虫趋向寄主昆虫运动的数量和速度、蛇状运动、波形行为、蠕变方向,并于显微镜下观察记数,记录不同线虫侵染两种寄主的趋向

行为。

将距圆心 1-3、3-5、5-7.5 cm 的扩散区分成三部分;同样地,在培养皿的 I 区放置 1 头大蜡螟;以不放置大蜡螟作为对照,每个处理做 3 次技术重复。线虫扩散迁移至 3 个扩散区的线虫比例来测定线虫的迁移能力 (钱秀娟, 2014)。

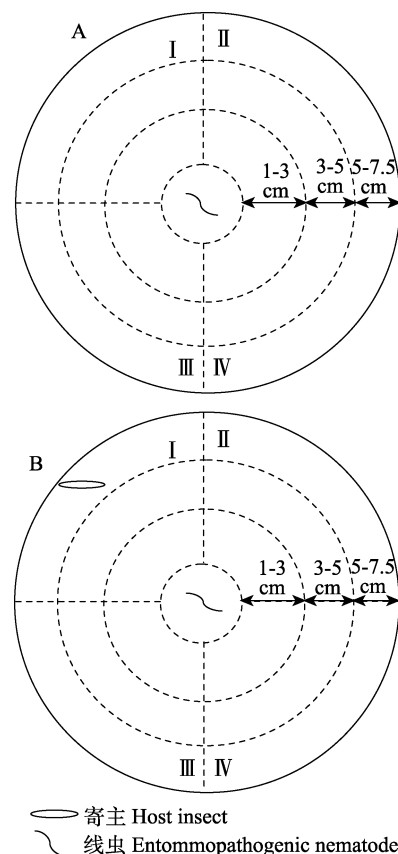


图 2 昆虫病原线虫趋向寄主行为试验设计
Fig. 2 Behavioral experiment design of entomopathogenic nematodes approach

A. 无寄主; B. 有寄主。

A. Without host; B. With host.

1.5 数据处理

数据采用 SPSS 23.0 软件进行分析,昆虫病原线虫在寄主不同部位及在不同区的分布采用平均值和标准误表示,使用 One-sample Kolmogorov-Smirnov test 对数据进行正态分布检验。符合正态分布的数据使用 Levene's test 进行方差齐性检验,并用 One-way ANOVA 进行方差分析,采用多范围检验 (Duncan's 检验) 分析差异显著性 ($P < 0.05$)。

2 结果与分析

2.1 昆虫病原线虫对寄主搜寻行为

经过观察,线虫扩散区内 90%线虫在水膜中做蛇形运动进行巡游(图 3)。当环境中存在寄主出现时,斯式线虫 0619HT 从原来的巡游变为身体的前端离开基质左右摇摆,跳跃式接近寄主,这个过程需要 2 h 左右。

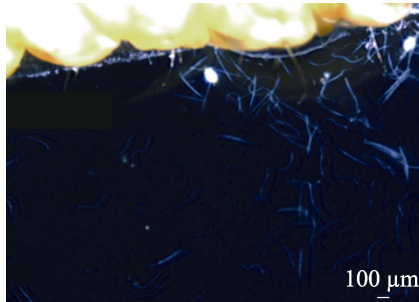


图 3 线虫巡游搜寻寄主

Fig. 3 Nematodes prowl to find their host

2.2 昆虫病原线虫对寄主识别行为

昆虫病原线虫与寄主的体表接触后转为识别寄主阶段,线虫会沿寄主昆虫的刚毛或者借助其体壁爬向寄主体表(图 4)。当环境缺少水分时,线虫扭结成团,聚集在寄主体壁褶皱处(图 5),即“抱团现象”(Tight coils)。有寄主昆虫存在时,Ⅰ区内的线虫百分比到达 46%-53%之多,约 140-160 头。当线虫存在时,寄主昆虫排便次数明显增加,且在粪便中也有线虫存在,同时也观察到正在从肛门侵入的线虫(图 6),图中红色方框标出的即为昆虫病原线虫。

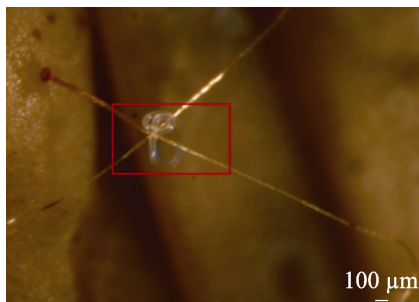


图 4 线虫沿刚毛爬到寄主体表

Fig.4 The nematode crawls along chaeta to the host's surface

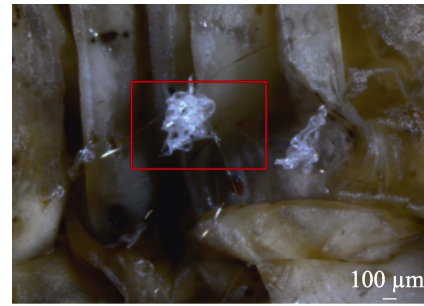


图 5 线虫在缺水时的“抱团”现象

Fig. 5 Tight coils during the water shortage



图 6 寄主排泄物中携带线虫

Fig. 6 The host excrement with nematodes

2.3 昆虫病原线虫侵入寄主行为特征

昆虫病原线虫在释放后 1、2、4 h 在基质中扩散对寄主昆虫进行搜寻,线虫在接触识别寄主昆虫大蜡螟后,从寄主的自然开口(包括口器、肛门、气门)以及薄的节间膜进入昆虫体腔,如图 7、图 8、图 9、图 10 所示。当到达大蜡螟体表后,分别在 8、16、24 h 后统计昆虫病原线虫在寄主昆虫不同侵入部位的分布(表 1),可以发现,在线虫识别寄主后,无论在 8 h、16 h、还是 24 h 时间段,线虫大部分去往体壁及节间膜,占调查总数的 70%左右,与气门、口器、肛门 3 个侵入部位的分布差异显著($P < 0.05$),而分布在气门、口器、肛门三者之间的线虫差异不显著($P > 0.05$)。线虫在不同时间段,在同一部位的分布没有明显的差异。经过统计发现,在气门、肛门、口器分布的线虫有 90%以上侵入到寄主体腔,而体壁及节间膜分布的线虫虽然数量较多,但是侵入体腔的数量只占 10%左右。总的来说,在线虫接触寄主后,由于寄主体表环境不适宜,如水分过少,寄主分泌物的趋避,线虫多数

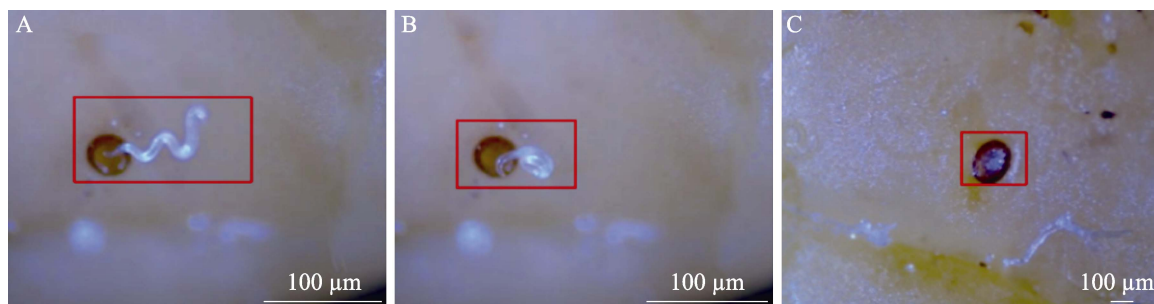


图 7 线虫从大蜡螟气门进入过程

Fig. 7 The process of IJs entering into *Galleria mellonella* larval through its stigma

A. 线虫开始进入气门; B. 线虫前端进入气门; C. 线虫全部进入气门。

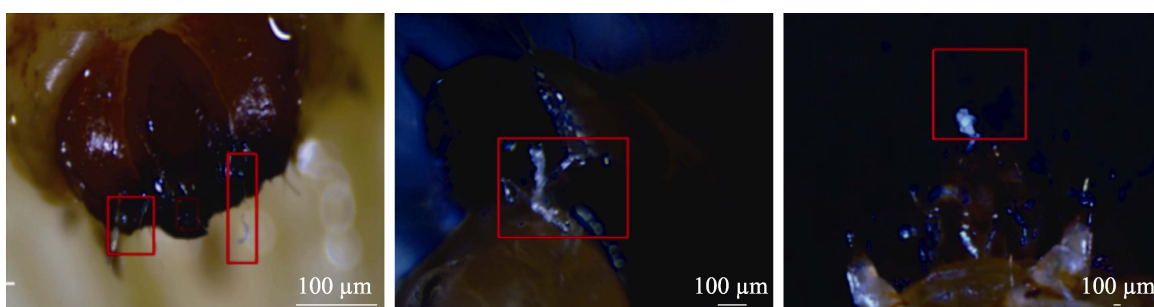
A. The nematode begins to enter stigma; B. The front end of nematode entering into stigma;
C. The nematode completed the infection.

图 8 线虫从大蜡螟口器进入

Fig. 8 IJs entering into *Galleria mellonella* through its mouthparts

图 9 线虫从大蜡螟肛门侵入

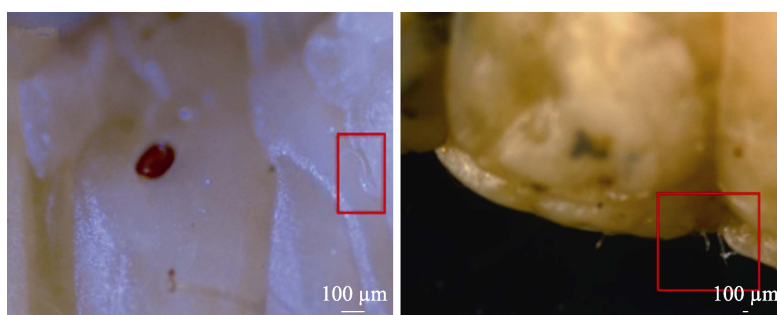
Fig. 9 IJs entering into *Galleria mellonella* through its nymphal

图 10 线虫从节间膜进入大蜡螟

Fig. 10 IJs entering into *Galleria mellonella* through its intersegmental

表 1 昆虫病原线虫在寄主昆虫不同部位的分布
Table 1 Distribution of entomopathogenic nematodes at different part of host insects

侵入部位 Invasion sites	侵染时间 (h) Invasion times (h)		
	8	16	24
气门 Larval stigma	17.73±2.98b	10.57±2.61b	12.37±2.00b
口器 Mouthparts	10.97±1.29c	11.98±2.93b	11.57±1.49b
肛门 Nymphal	5.27±1.19bc	12.07±3.90b	11.57±1.97b
体壁及节间膜 Integument and intersegmental	69.60±2.36a	65.23±7.18a	78.70±1.02a

同列数据后标有不同小写字母表示在 0.05 水平差异显著。
Data followed by different lowercase letters in same column indicate significant difference at 0.05 levels.

停留于体表，不能及时侵入寄主体内而死亡，只有少数能侵入寄主体内。

线虫侵入寄主后，释放体内的共生细菌以寄主昆虫组织为养分大量繁殖，同时线虫以共生细菌为食物，进行繁殖产生后代，一般在侵染后 48 h 左右，寄主昆虫死亡。对寄主进行解剖发现，在口器、肛门周围线虫数量居多，虫体内线虫清

晰可见。经统计发现，死亡的大蜡螟体内的成母虫（图 11：A）和侵染期幼虫（图 11：B）数量为 15 头左右，占侵染总数的 5%。

2.4 昆虫病原线虫对寄主的趋向行为

结果表明（图 12），以水琼脂培养基作为线虫扩散活动的介质，在线虫扩散区无寄主昆虫时，斯式线虫 *Steinernema feltiae* 0619 HT 在 I、II、III、IV 区扩散比率分别为 25.92%、24.97%、25.31%、23.80%，各区域间无显著差异（ $P>0.05$ ）。异小杆线虫 0627M 在 I、II、III、IV 区扩散比率分别为 23.02%、24.83%、26.90%、25.24%，各区域间无显著差异（ $P>0.05$ ）。

有寄主时，斯式线虫 0619HT 在 I、II、III、IV 区扩散比率分别为 46.72%、15.31%、19.36%、18.60%，异小杆线虫 0627M 在 I、II、III、IV 区扩散比率分别为 53.21%、14.36%、15.57%、16.86%，说明 0619HT 和 0627M 两种线虫在有蜡螟存在时，线虫对寄主昆虫表现出趋性，与空白区域差异显著（ $P<0.05$ ），各空白区域间差异不显著。且异小杆线虫 0627M 对大蜡螟表现出更强的趋性。

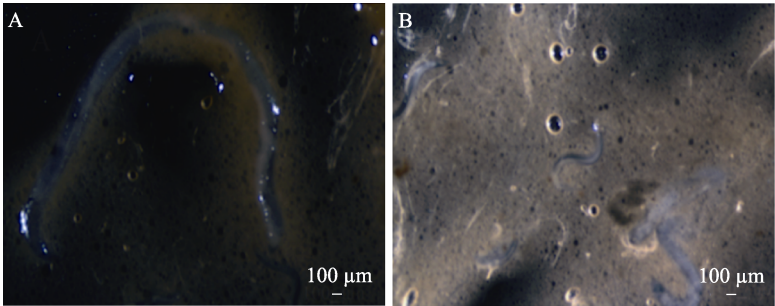


图 11 侵染 48 h 后在寄主体内的线虫
Fig. 11 The nematode in the host insect after 48 hours infection
A. 大母虫；B. 侵染期幼虫。
A. Big female; B. Infective juvenile.

2.5 昆虫病原线虫迁移行为特征

对于 0619HT 线虫，在 I 区 1-3、3-5、5-7.5 cm 扩散比例分别为 26.93%、31.67%、41.40%，而在 II、III、IV 区，1-3 cm 和 3-5 cm 扩散比例较高，5-7.5 cm 扩散比例下降。这说明 0619HT 线

虫本身具有较强的迁移能力，大蜡螟存在对其迁移能力有影响。对于 0627M 线虫，在 I 区 1-3、3-5、5-7.5 cm 扩散比例分别为 33.42%、32.19%、34.38%，同样在 II、III、IV 区的 1-3 cm 和 3-5 cm 出现的比例较高，5-7.5 cm 则降低，说明大蜡螟存在时线虫迁移能力较强（图 13）。

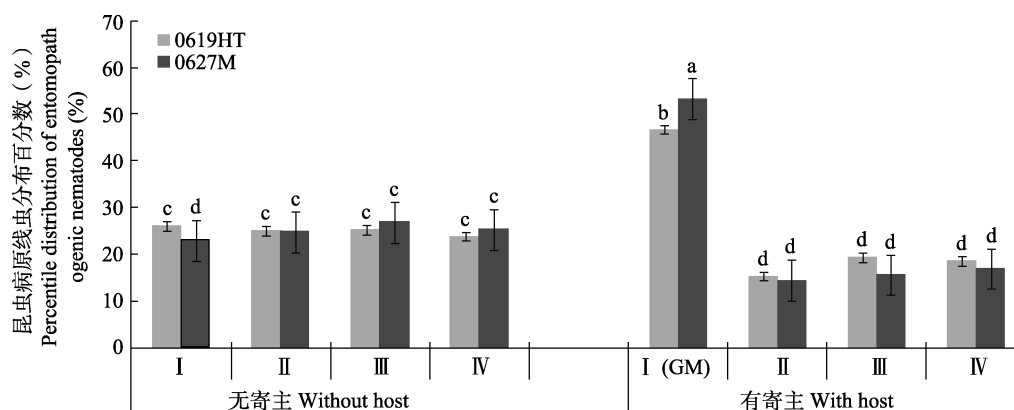


图 12 不同处理对 2 种线虫的趋向行为影响

Fig. 12 The influence of different treatments on the approach behavior of two strains of nematodes

GM: 大蜡螟。I, II, III, IV 表示被分割的 4 个区域。下同。

GM: *Galleria mellonella*. I, II, III, IV means 4 areas of dish. The same as below.

图中数据为平均值±标准差, 柱上标有不同小写字母表示同行数据经 Duncan 氏新复

极差法检验在 $P < 0.05$ 水平上差异显著。

Data are mean±SD. Histograms with different lowercase letters indicate significant difference at the 0.05 level by Duncan's new multiple range test.

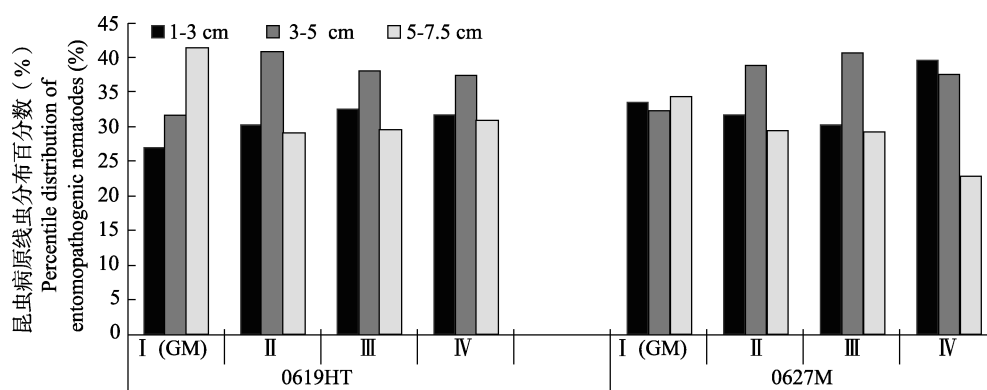


图 13 寄主存在对 2 种线虫迁移行为的影响

Fig. 13 Effects of host presence on migration behavior of two strains of nematodes

3 结论与讨论

昆虫病原线虫的侵染过程可以分为搜寻、识别和入侵三个部分。昆虫病原线虫对寄主的搜寻和识别行为受其搜寻方式、寄主的排泄物和水分等多种因素的影响(邢玉芳等, 2009)。本研究结果表明 *Steinernema felitiae* 0619HT 搜寻行为受寄主昆虫的影响。寄主昆虫存在时, 其搜寻能力明显增强; 而无寄主昆虫时, 异小杆线虫 *Heterorhabditis megidis* 0627M 和斯氏线虫 *S. felitiae* 0619HT 均在在介质中自由扩散。这可能

由于寄主昆虫释放的某种信息素或其他化学物质对线虫起到了引诱作用, 致使它们能够向寄主的方向移动搜索, 而寄主也会通过排泄抵御线虫的侵入(董国伟等, 2001)。

线虫寻找寄主的方式有 3 种, 潜伏型 (Ambush)、攻击型 (Cruise)、中间型 (Intermediate) (Kaya, 1993)。潜伏型线虫的扩散能力弱, 有站立行为和特殊的跳跃行为, 适于感染活动能力强的寄主, 代表线虫种类是 *S. carpocapsae* 和 *S. scapterisci*; 攻击型线虫能积极扩散, 无站立行为, 善于寻找静止寄主, 代表种

类 *S. glaseri* (Kaya and Gaugler, 1993); 中间型线虫对寄主的反应变化更多 (Grewal *et al.*, 1994), 可以离开介质进行短时间站立行为, 且可侵染活动能力强和相对静止寄主, 在与寄主接触后做定向运动 (Campbell *et al.*, 2003)。本研究中观察到 *S. felitiae* 0619H 线虫可积极扩散接近寄主, 在此过程中身体前端离开基质做两侧摇摆。Campbell 和 Gaugler (1993) 证实 *Steinernema felitiae* 侵染性幼虫可在沙砾上摇摆身体, 并描述“身体摇摆”行为为身体的 1/3-2/3 离开基质作两侧摇摆动作。这与本研究中观察到的现象一致, 说明 *Steinernema felitiae* 0619HT 寄主搜寻方式属于中间型。

昆虫病原线虫与寄主的体表接触后, 靠化感器对昆虫的分泌物、表皮以及肠道内容物的接触识别寄主 (Campbell and Gaugler, 1993)。同时, 昆虫病原线虫可以通过寄主昆虫排泄物中的某些物质、粪便散发出的气味和呼吸释放出的 CO₂ 等多种途径对寄主进行识别 (Grewal *et al.*, 1993; 邢玉芳等, 2009)。本试验侵染期幼虫从自然孔口或节间膜侵入寄主体腔, 其中大部分集中在节间膜, 少数集中在自然孔口, 但节间膜分布线虫仅 10% 左右可侵入到寄主体内, 而自然孔口分布线虫有 90% 以上可侵入到寄主体腔; 寄主体表环境不适宜, 如水分过少, 可明显减少侵入寄主体内线虫数量。昆虫病原线虫对寄主的存在有明显的趋性, 且寄主的存在也会影响线虫的迁移距离。异小杆线虫 *Heterorhabditis megidis* 0627M 和斯氏线虫 *S. felitiae* 0619HT 均对大蜡螟有趋向性, 且 0627M 比 0619HT 表现出更强的趋性。无寄主昆虫时, 两者在介质中自由扩散。斯氏线虫 *Steinernema felitiae* 0619HT 和异小杆线虫 *Heterorhabditis megidis* 0627M 迁移能力都较强, 寄主存在会促进线虫迁移, 且对 *Steinernema felitiae* 0619HT 的促进作用更显著。在实际应用中, 选择具有强扩散力的线虫品系是利用昆虫病原线虫进行生物防治的关键, 但本文仅对异小杆线虫 *H. megidis* 0627M 和斯氏线虫 *S. felitiae* 0619HT2 种线虫品系的水平方向上对寄主昆虫趋向行为和迁移行为进行初步的研究, 但线虫在

垂直方向上的趋向行为和迁移行为未有涉及, 仍待进一步深入研究。

参考文献 (References)

- Campbell JF, Lewis EE, Stock SP, Nadler S, Kaya HK, 2003. Evolution of host search strategies in entomopathogenic nematodes. *Journal of Nematology*, 35(2): 142–145.
- Campbell JF, Gaugler R, 1993. Nictation behaviour and its ecological implication in host search strategies of ento-mopathogenic nematodes. *Behaviour*, 126(5): 155–169.
- Chen SL, Li XH, Lin YJ, 2004. Effect of pre infection behaviour on infectivity of *Steinernema felitiae* and *Heterorhabditis megidis*. *Journal of Hebei Agricultural Sciences*, 8(4): 9–14. [陈书龙, 李秀花, 林英杰, 2004. *Steinernema felitiae* 和 *Heterorhabditis megidis* 侵染前行为对其侵染力的影响. 河北农业科学, 8(4): 9–14.]
- Cong B, LIU WZ, Yang HW, 1999. Advances on the research and application of entomopathogenic nematode. *Journal of Shenyang Agricultural University*, 30(3): 343–353. [丛斌, 刘维志, 杨怀文, 1999. 昆虫病原线虫研究和利用的历史、现状与展望. 沈阳农业大学学报, 30(3): 343–353.]
- Croll NA, 1970. The Behaviour of Nematodes: Their Activity, Senres and Responses. London: Edward Arnold Ltd. 117.
- Ding XF, 2005. Studies on the behaviour of entomopathogenic nematodes and the hemolymph pathology of *Galleria mellonella* larvae infected with entomopathogenic nematodes. Doctoral dissertation. Nanjing: Nanjing Agricultural University. [丁晓帆, 2005. 几种昆虫病原线虫行为学及其侵染大蜡螟幼虫血淋巴病理学研究. 博士学位论文. 南京: 南京农业大学.]
- Dong GW, LIU XJ, YU XY, Dong J, 2001. Overview of entomopathogenic nematodes. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 38(2): 107–108. [董国伟, 刘贤进, 余向阳, 董键, 2001. 昆虫病原线虫研究概况. 应用昆虫学报, 38(2): 107–108.]
- Gotz PG, Boman A, Boman HG, 1981. Interaction between insect immunity and an insect pathogenic nematode with symbiotic bacteria. *Proc. R Soc. Lond.*, 212(2): 333–350.
- Grewal PS, Gaugler R, Lewis EE, 1993. Males as colonizing sex in insect parasitic nematodes. *Experientia*, 49(2): 605–608.
- Grewal PS, Lewis EE, Gaugler R, Campbell JF, 1994. Searching behavior as a predictor of foraging strategy for entomopathogenic nematodes. *Parasitology*, 108(2): 207–215.
- Gu LN, Qian XJ, Liu CZ, 2009. Biological characteristics of three fine strains of insect pathogenic nematodes in Gansu province. *Journal of Gansu Agricultural University*, 44(2): 85–89, 109. [谷

- 黎娜, 钱秀娟, 刘长仲, 2009. 甘肃省昆虫病原线虫 3 个优良品系的生物学特性研究. 甘肃农业大学学报, 44(2): 85–89, 109.]
- Kaya HK, Gaugler R, 1993. Entomopathogenic Nematodes. *Annu. Rev. Entomol.*, 38: 181–206.
- Li FC, 1989. Entomology of Nematodes. Vol.1. Beijing: Agricultural Press. 238–246. [李福春, 1989. 昆虫线虫学. 第 1 版. 北京: 农业出版社. 238–246.]
- Li ET, Cao YZ, Zhang S, Li KB, Li JQ, Li XF, Zhang HR, Ying J, 2019. Control efficacy of combined application of the entomopathogenic nematode and Bt against the oriental armyworm, *Mythimna separata* (Walker). *Plant Protection*, 45(6): 295–302. [李而涛, 曹雅忠, 张帅, 李克斌, 李金桥, 李晓峰, 张海茹, 尹姣, 2019. 昆虫病原线虫与 Bt 联用对黏虫的防治效果. 植物保护, 45(6): 295–302.]
- Li XY, Liu QZ, Lewis EE, 2016. Activity changes of antioxidative and detoxifying enzymes in *Tenebrio molitor* larvae infected by entomopathogenic nematode *Heterorhabditis beicherriana*. *Parasitology Research*, 115(12): 4485–4494.
- Qian XJ, 2014. Entomopathogenic nematodes resources of Gansu province and its adaptation to abiotic stress. Doctoral dissertation. Lanzhou: Gansu Agricultural University. [钱秀娟, 2014. 甘肃省昆虫病原线虫资源及其对非生物胁迫的适应性研究. 博士学位论文. 兰州: 甘肃农业大学.]
- Wu WD, YJ, Cao YZ, XC, Li KB, 2014. Entomopathogenic nematodes and their application in China. *Chinese Journal of Biological Control*, 30(6): 817–822. [吴文丹, 尹姣, 曹雅忠, 肖春, 李克斌, 2014. 我国昆虫病原线虫的研究与应用现状. 中国生物防治学报, 30(6): 817–822.]
- Xie QM, Zhang XH, 2002. Recent research progress of entomopathogenous nematodes on insect pest control. *Jiangxi Science*, 9(4): 226–231. [谢钦铭, 张选辉, 2002. 昆虫病原线虫在害虫防治中应用的研究进展. 江西科学, 9(4): 226–231.]
- Xing YF, Qian XJ, Liu CZ, Li HG, 2009. Anti-desiccation ability of several entomopathogenic nematodes in Gansu province. *Guizhou Agricultural Science*, 36(1): 90–92. [邢玉芳, 钱秀娟, 刘长仲, 李宏刚, 2009. 甘肃省几种昆虫病原线虫抗干燥能力测定. 贵州农业科学, 36(1): 90–92.]
- Yang XF, Yang HW, 1998. The pathogenic mechanism of entomopathogenic nematodes. *Chinese Journal of Biological Control*, 14(4): 38–42. [杨秀芬, 杨怀文, 1998. 昆虫病原线虫的致病机理. 中国生物防治学报, 14(4): 38–42.]
- Yan X, Guo WX, Zhao GY, Han RC, 2014. Research advances in subterranean pest control by entomopathogenic nematodes. *Journal of Environmental Entomology*, 36(6): 1018–1024. [颜珣, 郭文秀, 赵国玉, 韩日畴, 2014. 昆虫病原线虫防治地下害虫的研究进展. 环境昆虫学报, 36(6): 1018–1024.]
- Yang HW, Zhou AY, Zhang SG, 1990. Study on the biological characteristics of entomopathogenic nematode *Steinernema* sp. (CB-2Y). *Chinese Journal of Biological Control*, 46(1): 49–56. [杨怀文, 周瑗玥, 张善稿, 1990. 昆虫病原线虫 *Steinernema* sp. (CB-2y) 的生物学特性研究. 中国生物防治学报, 46(1): 49–56.]
- Zhang SJ, 2013. Diffusive and reproduction abilities of cold region entomopathogenic nematodes and *Holotrichiadiomphalia bates*. Master dissertation. Changchun: Northeast Institute of Geography and Agroecology, Chinese Academy of Sciences. [张思佳, 2013. 昆虫病原线虫扩散、繁殖能力及对东北大黑鳃金龟幼虫寄生能力研究. 硕士学位论文. 长春: 中国科学院东北地理与农业生态研究所.]
- Zhao YS, 2009. Research on cultivable bacteria diversity and ultrastructure of the fermentation chamber of *Holotrichia parallela* (Coleoptera: scarabaeidae) larva. Master dissertation. Wuhan: Huazhong Agricultural University. [赵永顺, 2009. 暗黑鳃金龟幼虫发酵腔可培养细菌多态性与超微结构研究. 硕士学位论文. 武汉: 华中农业大学.]