

垫刃亚科线虫分类的概况

谢 辉 冯志新

(华南农业大学植物线虫研究室, 广州, 510642)

摘要 目前, 垫刃亚科(Tylenchinae)的分类主要是依据雌虫的形态学特征, 分类系统较多, 并且各系统之间变化较大。该文对此进行了综述, 并对该亚科分类的发展进行了探讨。

关键词 线虫; 垫刃亚科; 分类

中图分类号 Q 959.171

植物寄生线虫是重要的植物病原物之一, 而 Tylenchida(垫刃目)线虫又是最大的、经济上最重要的植物寄生线虫类群。Tylenchinae(垫刃亚科)是 Tylenchida 的模式科——Tylenchidae(垫刃科)的模式亚科。因此, 深入探讨 Tylenchinae 线虫的分类, 对整个植物线虫的基础和应用研究都具有重要的理论意义。

1 Tylenchinae 线虫分类的现状

目前 Tylenchinae 的概念和组成与 70 年代以前相比变化很大。1880 年, Örley 以 *Tylenchus* Bastian, 1865 做为模式属建立了 Tylenchidae。1909 年, Marcinowsdi 将其降为 Tylenchinae。早期的 Tylenchinae 是一个相当混杂的类群, Andrassy(1979)、Raski 等 (1983) 和 Siddiqi(1986) 对 70 年代以前 Tylenchinae 的概念和组成的变化发展做了回顾和评论。

70 年代以后建立的 Tylenchinae 分类系统较多, 其中有影响和代表性的主要有 Golden (1971)、Andrassy (1976)、Hooper(1978)、Siddiqi(1986) 和 Geraert & Raski (1987) 等系统 (表 1)。

表 1 70 年代后重要的 Tylenchinae (垫刃亚科) 分类系统

Golden (1971)	Andrassy (1976)	Hooper (1978)	Siddiqi (1986)	Geraert & Raski (1987)
<i>Tylenchus</i>	<i>Tylenchus</i>	<i>Tylenchus</i>	<i>Tylenchus</i>	<i>Tylenchus</i>
<i>Aglenchus</i>	<i>Aglenchus</i>	<i>Aglenchus</i>	<i>Aglenchus</i>	<i>Allotylenchus</i>
<i>Cephalenchus</i>	<i>Cephalenchus</i>	<i>Cephalenchus</i>	<i>Coslenchus</i>	<i>Cucullitylenchus</i>
<i>Chitinotylenchus</i>	<i>Filenchus</i>	<i>Filenchus</i>	<i>Filenchus</i>	<i>Filenchus</i>
<i>Malenchus</i>	<i>Malenchus</i>	<i>Malenchus</i>	<i>Discotylenchus</i>	<i>Malenchus</i>
<i>Miculenchus</i>	<i>Miculenchus</i>	<i>Miculenchus</i>	<i>Sakie</i>	<i>Miculenchus</i>
	<i>Irantylenchus</i>	<i>Lelenchus</i>	<i>Irantylenchus</i>	<i>Irantylenchus</i>
	<i>Ottolenchus</i>	<i>Ottolenchus</i>	<i>Polenchus</i>	<i>Polenchus</i>
		<i>Pleurotylenchus</i>		

1995-04-11 收稿

Golden(1971)对 Tylenchinae 的鉴别特征做了厘订:体角质层薄、有环纹;头部连续或缢缩,常有环;侧器口孔状,通常位于下唇;口针非常小,一般有发达的基部球;食道腺梨形或棒形,具有食道——肠瓣;有侧区;尾渐变细,呈长圆锥形或丝状;抱片小,位于泄殖腔口附近,有时退化,但很少缺。据此,他建立了包括 6 个属的 Tylenchinae 分类系统(见表 1)。在此系统中, *Filenchus*(Andrássy, 1954)Meyl, 1961 和 *Lelenchus*(Andrássy, 1954)Meyl, 1961 被做为 *Tylenchus* 的次同物异名;亚属 *Cephalenchus* Geraert, 1962 被提升为属,亚属 *Ottolenchus* Husain & Khan, 1967 被做为 *Aglenchus* (Andrássy, 1954) Mey, 1961 的次同物异名; *Malenchus* Andrássy, 1968 和 *Miculenchus* Andrássy, 1959 被承认为有效属。 *Chitinotylenchus* 是一个被了解得非常少的属,许多有关此属的区别特征未知,因此 Golden 把它作为疑问属或地位不定属放在此 Tylenchinae 系统中。

Andrássy(1976)以唇圆、口针短、具有基部球和侧区有纵刻线但无横纹为亚科的鉴别特征,提出一个包括 8 个属的 Tylenchinae 分类系统(见表 1)。他把亚属 *Irantylenchus* Kehiri, 1972 提升为属,并提出两个新同物异名: *Lelenchus* 和 *Dactylotylenchus* Wu, 1986 均是 *Filenchus* 的次同物异名,从而认为单型亚科 *Dactylotylenchinae* Wu, 1969 和 Tylenchinae 是同物异名。

Hooper(1978)根据以下特征:尾长圆锥形到丝状;头部连续或缢缩;侧器口模糊,位于唇区顶面;颈乳突通常清楚;侧尾腺口模糊;食道腺明显呈基球状,有明显的食道——肠瓣;阴门位于体后部,单生殖腺、前伸;抱片小,位于泄殖腔口附近等特征,提出了包括 9 个属的 Tylenchinae 分类系统(见表 1)。他承认 *Lelenchus* 为有效属,不同意把 *Dactylotylenchus* 作为 *Filenchus* 的次同物异名,但同意 Wu (1969) 的观点,认为 *Dactylotylenchus* 是 *Dactylotylenchinae* 的模式属和唯一属。此外,他不同意 Andrássy(1976)根据 *Pleurotylenchus* 建立的新亚科 *Pleurotylenchinae*,而同意 Szczygiel(1969)把 *Pleurotylenchus* 做为 Tylenchinae 的有效属的观点。

Siddiqi(1979)描述了 Tylenchidae 的 3 个新属 *Duosulcius*, *Zanenchus*, *Neomalenchus*, 这些属的侧区都具有 2 条侧线,他据此特征建立了 Tylenchidae 一新亚科 *Duosulcinae*(双线亚科),并把 Tylenchinae 中侧区有 2 条侧线的属 *Miculenchus*, *Malenchus* 和 *Ottolenchus* 移到 *Duosulcinae*。此外,他在 1978 和 1980 年又分别描述了 2 个新属 *Coslenchus* 和 *Discotylenchus*, 并把它放在 Tylenchinae。因此, Siddiqi(1986)主要根据侧区有 3 或 4 条侧线,子宫的柱状部或卵壳形成部(*crustaformeria*)一般三柱形,受精囊叶状、常缢缩等特征,建立了包括 8 个属的 Tylenchinae 分类系统(见表 1)。他提出了 *Aerotylenchus* Fotedar & Handoo, 1979 和 *Areotylenchus* Fortuner, 1984 是 *Tylenchus* 的次同物异名, *Lambertia* Brzeski, 1977 是 *Filenchus* 的次同物异名, *Cosaglenchus* Siddiqui & Khan, 1983 和 *Paktylenchus* Maqbool, 1983 是 *Coslenchus* 的次同物异名。此外,他承认 *Sakia* Khan, 1964 为此亚科的有效属,并接受 Andrássy(1980)描述的新属 *Polenchus* 在此亚科的地位。但是, Andrássy(1984)描述的新属 *Allotylenchus* 则因侧区具有 2 条侧线而被他移到 *Duosulcinae*。

Geraert 等(1987)提出包括 8 个属的 Tylenchinae 分类系统(见表 1),此系统的鉴别特征是:头部不缢缩或稍缢缩,侧器口形状多样(有两种主要类形;一种是纵裂,另一种是横裂),通常没有明显的口盘;口针小到非常小,通常有基部球;雌虫生殖系统短,子宫的柱状部或卵壳形成部有 4 排细胞,每排细胞 3 或 4 个,受精囊缢缩或不缢缩;尾长,端部多种形状。在此系统中,变化较大的属是 *Filenchus*。他们(Raski 等, 1987)根据口针锥体部短于口针

长的 1/2, 以及侧器口始于口盘附近或唇盘边缘纵裂等特征, 把 *Ottolenchus*、*Duosulcius*、*Zanenchus* 和 *Discotylenchus* 做为 *Filenchus* 的新同物异名, *Dactylotylenchus* 和 *Lambertia* 仍被认为是 *Filenchus* 的次同物异名; 他们 (Raski 等, 1986) 还将以前的 *Lelenchus* 模式种 *L. leptosoma* 以外的 10 个有效种移到 *Filenchus*, 将 *L. leptosoma* 和其他 2 个新描述的种组成 *Lelenchus*, 并将此属放在 *Ecphadophorinae* (突出亚科), 而不是把其做为 *Filenchus* 的同物异名 (Siddiqi (1986) 将 *Lelenchus* 做为 *Filenchus* 的同物异名)。此外, 他们将 *Neomalenchus* 做为 *Malenchus* 的新同物异名, 接受 *Polenchus* 为 *Tylenchinae* 的有效属。Maggenti 等 (1988) 将 *Mukazia* Siddiqi, 1986 从 *Duosulcinae* 移到此 *Tylenchinae* 系统。

综上所述, 目前 *Tylenchinae* 的分类系统很不稳定, 系统很多, 不同系统之间差异较大, 新属不断被描述, 一些旧属的有效性和地位不断发生变化。地位比较稳定和较广泛被承认的属有 *Tylenchus*, *Filenchus*, *Miculenchus*, *Malenchus*, *Aglenchus* 和 *Irantylenchus*。Siddiqi (1986) 和 Geraert 等 (1987) 这两个系统分别代表了主分 and 主合 2 种分类观点。

2 *Tylenchinae* 的分类性状

Tylenchinae 的分类主要是依据雌虫的形态特征。雄虫形态特征通常只做为次要的或参考的依据, 这是因为, 在此亚科中, 许多种迄今还未发现雄虫, 有的种没有雄虫或雄虫很少, 可进行孤雌生殖, 而且在种的水平上, 雄虫除了生殖系统外, 未显示出其他重要的鉴别特征。目前, *Tylenchinae* 常用的主要分类特征有以下几个方面。

(1) 体形: 此亚科的线虫比较细小, 大多数体长不到 1 000 μm , 最长的不超过 1 600 μm (Andrássy, 1988)。在分类上较重要的是 a 值 (体长/最大体宽), 其大小是区别 *Lelenchus* 和其他属的主要依据。此外, 此值在属内也有一定的变异, 因此也是区别一些种的依据。

(2) 角质层: 角质层的变化为鉴别此亚科中的属和种提供了重要的特征。此亚科中多数类群的角质层具有清楚的环纹, 少数角质层光滑或在光学显微镜下无明显的环纹。角质层环纹形态在属内较稳定, 而在属间常有很大变化, 因此是鉴别属的重要依据。角质层环的粗、细, 有时也用于种的区别。几乎所有此亚科种群的体两侧都有一个由 2 条或多条纵向刻线 (侧线) 形成的侧区, 侧区的侧线数比较易变 (Allen et al, 1967; Raske et al, 1987), 一般用于种级水平上的分类。但是, Siddiqi (1979; 1986) 认为在 *Tylenchidae* 中, 侧区侧线数可用于较高级阶元的分类。在有些种群中, 侧区可能被一些横纹中断形成网格, 这个特征一般在种级水平上具有分类意义。侧区的起始位置, 有时也用于种的鉴别, 如在 *Malenchus* 中。

(3) 头部: 头部前端的唇区和侧器口的类型, Raski 等 (1987) 认为对属级以上高级阶元的分类具有重要的价值。*Tylenchinae* 线虫唇区的主要类型是: 唇片未分化而呈四角形, 四个角稍圆, 有的背腹面凹陷、侧向延长, 少数背腹面和侧面都凹陷。侧器口类型主要有: 不规则小孔状、大孔状, 背腹向裂缝状、半月形、近卵形, 这些类型均位于唇片内; 另一大类型是从近口盘附近或唇片边缘向头两侧延伸呈裂缝状、半月形、“V”形、“S”形或曲折, 有的斜裂。头部是否缢缩, 有无环纹, 以及头部的形态例如宽圆、锥圆、半圆形、盘状等特征也是非常有用的分类依据。

(4) 口针: 口针的大小和形态是重要的鉴别特征。口针全长、锥体部长、锥体部与杆部之间的比例关系、基部球的大小和形态等特征都用于种或属的分类。此亚科的口针较小, 多数在 15 μm 以下, 最长不超过 21 μm (Siddiqi, 1986), 锥体部小于杆部 ($M=30\sim40$) 的类群有: *Lelenchus*、*Malenchus*、*Irantylenchus*、*Filenchus*、*Miculenchus*; 锥体部约等于杆部 ($M=40$)

~55)的类群有 *Aglenchus*, *Coslenchus* 和 *Tylenchus*(Geraert et al, 1987)。此亚科的口针基部球一般为圆形或凸缘状。但 *Irantylenchus* 的基部球呈棒状且向背面发展,食道腔接口位于基部球腹面。

(5)食道:中食道球的位置(MB值:中食道球瓣到头端距离 $\times 100$ /食道长),在此亚科的属和种的鉴别上都具有重要价值。食道长、中食道球的结构和形态以及食道腺的形态等特征在鉴别上有时也是有用的。

(6)排泄系统:此亚科大多数类群的排泄孔小、排泄管细线状未骨化,但 *Allotylenchus* 属的排泄孔大,排泄管粗且显著骨化。

(7)雌虫生殖系统:阴门是否有侧膜或盖以及阴门的位置(V值:从头端到阴门的距离/体长)具有重要的分类价值。Geraert (1979)认为,对于长尾的种群,V'值(从头端到阴门的距离/从头端到肛门的距离)比V值能更好地表示阴门的位置关系。Geraert 等(1987)发现,在 *Tylenchus*, *Malenchus*, *Aglenchus* 和 *Coslenchus* 等属内V'相当稳定,而在这些属间侧存在差异。此外,后阴子宫囊的有无,以及受精囊是否缢缩这两个特征,在鉴定上也是非常有用的。

(8)尾部:尾形常用于属或种的鉴别。此亚科尾形主要有两类:丝状或长圆锥形;尾端变化较多(圆、钝尖、尖、光滑或有环纹)。此外,尾长与肛阴距的关系也是重要鉴别种的特征。但 Geraert(1979)认为,由于线虫在胚后发育中尾长会发生变化(增长、保持稳定或缩短),因而尾长和c值(体长/尾长)都是次要鉴别种的特征。

(9)雄虫生殖系统:雄虫生殖系统中具有分类价值的结构主要是抱片、交合刺和引带。抱片的有无、形态、大小以及相对于尾长的位置是重要的属级鉴别特征,偶尔也作为种的鉴别特征,此亚科大多数类群的雄虫有抱片,少数无抱片。交合刺和引带的大小,一般只用于种的鉴别。泄殖腔唇的变化在此亚科中的属或种的分类上,也是有用的特征。

除了上述主要形态特征外,在此亚科的属或种的分类上,常用的次要特征有:虫体经热杀死和固定后,虫体的死态及尾的状态(直、腹弯、钩状等)、体长、c'值(尾长/肛门处体宽)、背食道腺开口到口针基部球的距离、雌虫生殖腺长和卵母细胞排列行数等。

3 *Tylenchinae* 线虫分类存在的问题及展望

据目前估计,地球上至少有线虫 10~50 万种,其中陆地线虫和海洋线虫约各占一半(Andrássy, 1992, Poinar, 1983)。已描述的陆地线虫约 5 600 种,其中 *Tylenchida* 线虫估计有 2 240 种,占已描述的陆地线虫种类的 40%(Andrássy, 1992);已描述的 *Tylenchinae* 常规种 158 种,约占已描述 *Tylenchida* 线虫的 7%(谢辉, 1994)。由此可见,垫刃类线虫中的绝大多数种类还是未知的,这是导致目前 *Tylenchinae* 线虫分类混乱和不稳定的一个重要客观原因。因此, *Tylenchinae* 分类系统随着新种、新属不断发现将继续发展和完善。

Tylenchinae 线虫体形很小,许多形态特征在光学显微镜下很难观察清楚,甚至观察不到,可是目前线虫的分类鉴定却主要是在光学显微镜下进行的,因而所能应用的分类性状非常有限,在形态学基础上对 *Tylenchinae* 各类群的进化以及相互关系的研究也就受到了限制,从而对分类形态学性状,在鉴定上或指示类缘关系上的作用和重要性,不能进行充分的比较,并做出正确的结论,同时也使判断和评价存在着很大的主观性和随意性,这是导致目前 *Tylenchinae* 分类的混乱和不稳定的又一重要因素。因此,在 *Tylenchinae* 的分类中,还有待

于广泛使用扫描电镜、透视电镜和分子生物学等高新技术,进一步揭示更多有分类价值的性状,并对其在鉴定上或指示类缘关系上的作用和重要性进行比较,做出正确、客观的评价,从而使 *Tylenchinae* 的分类逐步接近自然、逐渐趋于稳定。

致谢 本文承蒙范怀忠教授审阅和修改,谨致谢意。

参 考 文 献

- 谢 辉. 1994. 垫刃亚科 (*Tylenchinae*) 线虫的分类研究 (垫刃目, 垫刃科)[学位论文]. 广州: 华南农业大学植保系
- Allen M W, Sher S A. 1967. Taxonomic problems concerning the phytoparasitic nematodes. In Annual Review of phytopathology, Vol. 5, Annual Reviews, Palo. Alto., California, 247~264
- Andrássy I. 1976. Evolution as a basis for the systematization of nematodes. London, UK: Pitman Publishing, 288
- Andrássy I. 1979. The genera and species of the family Tylenchidae Örley, 1880(Nematoda). The genus *Tylenchus* Bastian, 1865. Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae, 25(1/2):1~33
- Andrássy I. 1980. The genera and species of the family Tylenchidae Örley, 1880(Nematoda). The genus *Aglenchus* (Andrássy, 1954) Meyl, 1961, *Miculenchus* Andrassy, 1959 and *Polenchus* gen. n. Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae, 26: 1~20
- Andrássy I. 1981. The genera and species of the family Tylenchidae Örley, 1880(Nematoda). The genus *Malenchus* Andrassy, 1968. Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae, 27: 1~47
- Andrássy I. 1984. The genus and species of the family Tylenchidae Örley, 1880(Nematoda). The genere *Cephalenus* (Goodey, 1962) Golden, 1971 and *Allotylenchus* gen. n. Acta Zoologica Hungarica, 30(1~2):1~28
- Andrassy I. 1988. [*Filenchus filipjevi* sp. n. (Tylenchidae) a new soil inhabiting nematode species]. Proceedings of the Zoological Institute, Leningrad, 180: 25~29 (in Russian)
- Andrassy I. 1992. A short census of free-living nematodes. Fundam. appl. Nematol, 15 (2): 187~188
- Geraert E. 1979. Growth and form in nematodes: IV. Tail length and vulva position. Nematologica, 25: 439~444
- Geraert E, Raski D J. 1986. Unusual *Malenchus* species (Nematoda: Tylenchidae). Nematologica, 32(1): 27~55
- Geraert E, Raski D J. 1987. A reappraisal of Tylenchina (Nemata). 3. The family Tylenchidae Orely, 1880. Revue de Nematologie, 10(2): 143~161
- Golden A M. 1971. Classification of the genera and higher categories of the order Tylenchida (Nematoda). In: Zuckerman B M, Mai W F, Rohde R A eds. Plant Parasitic Nematodes. Vol. I. Morphology, Anatomy, Taxonomy, and Ecology. New York & London: Academic Press Inc, 191~232
- Hooper D J. 1978. Structure and classification of nematodes. In Southey J F. ed Plant Nematology GDI. London: Her Majesty's Stationery Office, 3~45
- Huang C S, Raski D J. 1986. Some Tylenchidae from Brazil with description of *Cucullitylenchus amazonensis* gen. n., sp. n. (Tylenchoidea: Nemata). Revue Nematol, 9(3): 209~219
- Maggenti R, Luc M, Raski D J et al. 1988. A reappraisal of Tylenchina (Nemata). 11. List

- of generic and suprageneric taxa, with their junior synonyms. *Revue Nematol.* 11(2):177~188
- Poinar G O Jr. 1983. The natural history of nematodes. Englewood Cliffs: prentice-Hall, 323
- Raski D J, Geraert E. 1985. New species of *Lelenchus* Andrassy, 1954 and *Ecphyadophora* De Man, 1921 (Nemata: Tylenchidae) from Southern Chile. *Nematologica*, 31(3): 244~265
- Raski D J, Geraert E. 1986. Review of the genus *Filenchus* Andrassy, 1954 and descriptions of six new species (Nemata: Tylenchidae). *Nematologica*, 32(3): 265~311
- Raski D J, Geraert E. 1988. *Polenchus curvicauda* sp. n., second species of a rare genus (Nemata: Tylenchidae). *Revue de Nematologie*, 11(4):411~413
- Raski D J, Maggenti A R. 1983. Tylenchidae: Morphological Diversity in a Natural, Evolutionary Group. In: Stone A R, Platt H M, Khalil L F, eds. Concepts in Nematode Systematics. London and New York: Academic press; 131~142
- Siddiqi M R. 1978. The unusual position of the phasmids in *Coslenchus costatus* (De Man, 1921) gen. n., comb. n. and other Tylenchidae (Nematoda: Tylenchida). *Nematologica*, 24:449~455
- Siddiqi M R. 1979. Seven new species in a new nematode subfamily 'Duosulciinae' (Tylenchidae), with proposals for *Duosulcius* gen. n., *Zanenchus* gen. n. and *Neomalenhus* gen. n. *Nematologica*, 25:216~236
- Siddiqi M R. 1980. Two new nematode Genera, *Safianema* (Anguinidae) and *Discotylenchus* (Tylenchidae), with description of three new species. *Proc. Helminthol. Soc. Wash.*, 47(1):85~94
- Siddiqi M R. 1986. Tylenchida: parasites of plants and insects. UK: Commonwealth Agricultural Bureaux, ix + 645
- Szczygiel A. 1969. A new genus and four new species of the subfamily Tylenchinae de Man, 1876 (Nematoda: Tylenchidae) from Poland. *Opusc Zool Bpest*, 9:159~170
- Wu L Y. 1969. Dactylotylenchinae, a new subfamily (Tylenchidae: Nematoda). *Canadian J Zool*, 47(5): 909~911

A REVIEW OF TAXONOMY ON THE SUBFAMILY TYLENCHINAE (NEMATA: TYLENCHIDAE)

Xie Hui Feng Zhixin

(Lab. of Plant Nematology, South China Agr. Univ., Guangzhou, 510642)

Abstract

At present, the taxonomy of the subfamily Tylenchinae of nematode is principally based on the morphological characteristics of female. There are many systematics of Tylenchinae, there are very varied in different systematics. This article gives a review of the current status and a approach to the development of taxonomy on the subfamily.

Key words nematode; Tylenchinae; taxonomy