УДК 632.914

DOI: 10.31016/1998-8435-2019-13-3-93-102

Использование нематод в качестве тест-объектов для паразитологических и биологических исследований (обзор литературы)

Александр Александрович Шестеперов

Всероссийский научно-исследовательский институт фундаментальной и прикладной паразитологии животных и растений – филиал Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Федеральный научный центр – Всероссийский научно-исследовательский институт экспериментальной ветеринарии имени К. И. Скрябина и Я. Р. Коваленко Российской академии наук», 117218, Россия, г. Москва, ул. Б. Черемушкинская, д. 28;
e-mail: shesteperov@vniigis.ru

Поступила в редакцию: 12.03.2019; принята в печать: 20.05.2019

Аннотация

Цель исследований: *дать обзор отечественной и зарубежной литературы по использованию нематод в качестве тест-объектов для паразитологических и биологических исследований. Приведены данные о значении нематод в сельском хозяйстве; показана роль нематод, как биологических моделей, при изучении фундаментальных процессов в биологии, в скрининге химических средств борьбы с фитогельминтами, поиске агентов биологических методов борьбы с фитонематодами. Описаны прямые и косвенные взаимоотношения между нематодами и грибами-микоризообразователями. Подробно описано применение микогельминтов в борьбе с возбудителями грибных болезней и создание нематодоустойчивых сортов и гибридов сельскохозяйственных культур. Показаны перспективы использования нематод в качестве тест-объектов для паразитологических и биологических исследований.*

Ключевые слова: *нематоды, фитогельминты, нематициды, агенты биологического контроля, нематодоустойчивые сорта.*

Для цитирования: *Шестеперов А. А. Использование нематод в качестве тест-объектов для паразитологических и биологических исследований (обзор литературы) // Российский паразитологический журнал. 2019. Т. 13. № 3. С. 93–102. DOI: 10.31016/1998-8435-2019-13-3-93-102*

© Шестеперов А. А.

Nematodes Used as Test Objects for Parasitological and Biological Studies (literature review)

Alexander A. Shesteperov

All-Russian Scientific Research Institute of Fundamental and Applied Parasitology of Animals and Plants – a branch of Federal State Budgetary Institution of Science "Federal Scientific Center – All-Russian Scientific Research Institute of Experimental Veterinary Medicine named after K. I. Skryabin and Ya. R. Kovalenko of the Russian Academy of Sciences", 28, B. Cheremushkinskaya street, Moscow, Russia, 117218, e-mail: shesteperov@vniigis.ru

Received on: 12.03.2019; accepted for printing on: 20.05.2019

Abstract

The purpose of the research *is reviewing national and foreign literature on nematodes used as test objects for parasitological and biological studies.*

Statistics is given on the importance of nematodes in the agricultural sector; the role is shown that nematodes play as biological models in studying fundamental processes in biology, screening chemicals against phytohelminths, and searching agents of biological control of phytonematodes. A description is given of direct and indirect relationships between nematodes and mycorrhiza-forming fungi. A detailed description is provided of mycohelminth application in fungoid disease control, and creation of nematode-resistant varieties and agricultural crop hybrids. The perspectives of using nematodes as test objects for parasitological and biological studies are shown.

Keywords: *nematodes, phytohelminths, nematicides, biological control agents, nematode-resistant varieties.*

For citation: *Shesteperov A. A. Nematodes used as test objects for parasitological and biological studies (literature review). Rossiyskiy parazitologicheskiy zhurnal = Russian Journal of Parasitology. 2019; 13 (3): 93–102.*

DOI: 10.31016/1998-8435-2019-13-3-93-102

Во всех странах с развитым сельским хозяйством наблюдается заметное развитие фитопаразитологии, одной из отраслей защиты растений, которая изучает фитопаразитов. Объектами фитопаразитологии являются облигатные фитопаразиты, которые характеризуются наличием колюще-сосущего ротового аппарата и слюнными железами – фитопаразитические нематоды, клещи, насекомые [12].

В связи с возросшим значением паразитических нематод в земледелии, специфичностью методов их изучения, фитогельминты и фитонематоды стали объектами для паразитологических и биологических исследований.

Более 4000 видов фитогельминтов, поражая практически все виды культурных, декоративных, лесных растений, уничтожают около 10% ежегодной мировой растительной продукции. Общие мировые ежегодные потери от них оценены в 1000 млрд. долларов. Снижение урожая полевых, овощных, технических, кормовых, плодовых культур от фитогельминтов составляет в среднем от 4 до 25%. Во многих случаях потери урожая, вызванные паразитическими нематодами, составляют более 70%. Кроме того, они переносят возбудителей вирусных и бактериальных болезней, усугубляют грибные болезни (особенно, корневые гнили), резко снижают эффективность применения минеральных удобрений и орошения, приводят к массовой гибели растений в засуху и при перезимовке, гниению продовольственных запасов. Большинство случаев «утомления» или «истощения» почвы связано с размножением вредоносных видов фитогельминтов. На заражённых площадях продолжительное время не культивируют экономически важные культуры. Экономическое значение их неуклонно возрастает с интенсификацией земледелия, расширением транспортных связей, обменом семенным, посадочным и продовольственным материалами, а также со специализацией и концентрацией хозяйств; наблюдается тенденция к постоянному расширению площадей, заражённых опасными фитогельминтами, в том числе карантинными видами (картофельные глободеры) [5, 14–16, 18, 25].

Нематоды – как биологическая модель. В двухтомной монографии «Нематоды как биологическая модель» (Zucherman, 1980) свободнодвижущую нематоду *Caenorhabdites elegans*, как многоклеточный организм, сравнивают по своему значению при изучении комплекса биологических проблем с общеизвестной микробиологической моделью – кишечной палочкой *Escherichia coli* [26].

Более 20 лет культуру нематод *C. elegans* используют в таких научных областях как биология, генетика, при изучении фундаментальных процессов в токсикологии, фармакологии, геронтологии, физиологии и биохимии. Эта нематода стала основным модельным организмом для генетиков-эволюционистов и эмбриологов и представляет первый многоклеточный организм с полностью расшифрованным геномом, тем самым, обеспечивая ученых поразительной базовой информацией о функции генов. Секвенирование (определение последовательности генов) генома *C. elegans* послужило необычайно мощным орудием для проведения фундаментальных исследований паразитических нематод растений, животных и человека [22, 26].

В нематодологии достигнут значительный прогресс в области культивирования нематод в условиях аксенной, моноксенной и гнотобиотической культур. Разработаны методы аксенного культивирования 10 видов свободно-движущих нематод, фитогельминтов 6 видов, энтомонематод 4 видов. Многие виды фитогельминтов культивируют на бактериях, грибах, культуре каллусов. Нематод, взятых из естественных условий обитания, изолируют в чистой культуре, анализируют влияние на их рост и развитие разных питательных

сред. При этом осваивается техника работы с нематодами: от обычного пересева до взятия специальных биопроб [11].

Методы культивирования нужны для изучения морфогенеза, циклов развития нематод, для их диагностики. Культивирование имеет прямое отношение к изучению механизма действия факторов внешней среды и различных химических соединений (гормонов, витаминов, токсинов и т. д.). Освоение методов выращивания паразитических нематод откроет новые подходы к изучению возбудителей фитогельминтозов и новые пути борьбы с ними. Нематологи смогут изучать развитие, рост, дифференциацию, регенерацию, наследственность, изменчивость, патологию нематод. Значительно облегчится возможность изучения взаимоотношений нематод и других микроорганизмов, в том числе фитопатогенных [7, 16, 23].

Дальнейший прогресс в области культивирования нематод приведёт к накоплению новой, более полной, информации по вопросам физиологии, биохимии и биофизики и поможет шире и глубже раскрыть закономерности паразито-хозяинных отношений.

Размножаемых на искусственной среде нематод, используют не только как интересную модель, расширяющую наши знания, но они могут быть применены для решения практических задач.

Поиск химических средств борьбы с фитогельминтами является весьма актуальным. Актуальность вызвана большой вредоносностью фитопаразитических нематод для сельскохозяйственных культур, сложностью уничтожения этих почвенных патогенов, отсутствием отечественных контактных нематицидов.

В настоящее время, несмотря на значительный ассортимент нематицидов за рубежом, проблема химической борьбы с фитогельминтами в нашей стране не решена. Системные нематициды в основном высокотоксичны для теплокровных и поэтому требуют специальной техники для их внесения. Многие из них обладают значительной персистентностью, в связи с чем возникают проблемы сохранения их в растительной продукции.

В настоящее время из химических препаратов в нашей стране разрешено использовать два нематицида на основе авермектинов [2, 5]. Поэтому поиск высокоэффективных и экологически безопасных нематицидов необходим.

Методика испытания химических веществ на нематицидность разработана и включает четыре этапа:

I этап. Скрининг нематицидов контактного действия

1 стадия. Скрининг химических соединений *in vitro*.

2 стадия. Испытание выделенных химических соединений на разные виды фитогельминтов *in vitro*.

3 стадия. Испытание активных соединений *in vivo*.

II этап. Скрининг системных нематицидов (3 стадии).

III этап. Скрининг химических веществ, усиливающих нематодоустой-чивость сельскохозяйственных растений (хитазан и др.).

IV этап. Скрининг нематицидных растительных веществ [2, 4, 7, 18, 26].

Многие враждебные растения обладают нематицидными (убивающими фитогельминтов) и немастатическими (обездвиживающими нематод, которые восстанавливают активность после снятия ингибируюшего влияния вещества) свойствами. Водный настой календулы лекарственной, ромашки аптечной, пижмы обыкновенной обладают немастатической активностью. Водный настой в концентрации 2–10% сока чеснока, хрена, одуванчика, водяного кресса обладали высокой нематицидной биологической эффективностью (100%) [4].

Обработка очагов галловых нематод фитопрепаратом сока водяного кресса (разведение 1 : 20) на ранних этапах вегетации томата привело к снижению развития мелойдогиноза и сокращению выпадов растений. Систематический полив фитопрепаратом растений через 25–30 сут повысил его эффективность [15].

Применение растительных препаратов, полученных из ловчих или враждебных растений, как прием агрофитоценотического метода, эффективен в условиях защищенного грунта. Полив водным раствором 0,1%-ного сока плодов огурца в качестве способа борьбы можно использовать при низкой и высокой плотности популяций галловых нематод. При отсутствии растений влажный грунт поливают из расчета 2–3 л/м^2. Через 10 сут полив повторяют. Препарат провоцирует выход

личинок из состояния анабиоза, повышает их двигательную активность в поисках хозяина. В результате расходуются энергетические запасы, и большая часть личинок погибает. Водные растворы соков растений-хозяев используют для увеличения биологической эффективности применения ловчих и враждебных растений [13].

Поиск агентов биологических методов борьбы с фитогельминтами. Изучение взаимоотношений, возникающих между нематодами и другими организмами, обитающими в ризосфере, даст возможность сознательно обострять враждебные взаимоотношения между фитопаразитическими нематодами и их конкурентами, вследствие чего вопросы биологической борьбы с этими вредителями сельскохозяйственных культур получат свое рациональное решение [9, 23]. Это определяет необходимость поиска экологически безопасных средств борьбы с фитопаразитическими нематодами. Они основаны на использовании природных врагов и антогонистов нематод.

Бактерии и грибы являются структурообразующими компонентами почвенной биоты, жизнедеятельность и взамоотношения которых определяют подавляющее большинство функций почвы в экосистемах. Многие из них – естественные враги и антагонисты фитонематод. Помимо бактерий и грибов, нематодами питаются многочисленные организмы: нематоды, простейшие, тихоходки, клещи, ногохвостки, энхитреиды [5, 8, 24].

Необходимые качества для потенциального агента биоконтроля фитогельминтов:

1. Безопасность для других организмов (человека, животных, растений) и окружающей среды. Если враги нематод могут воздействовать на другие патогенные организмы или вредителей, то это является преимуществом.
2. Экологическая совместимость. Для биологического агента подходят условия, при которых проявляется вредоносность фитогельминтов. Например, температурная совместимость – параметры оптимальной температуры для нематод и их врагов должны совпадать.
3. Потенциал контроля. Уничтожение или снижение плотности популяций фитогельминтов за короткий период, вирулентность и патогенность, продолжительность действия на нематод.
4. Адаптация к окружающим условиям, включая биотические и абиотические факторы.
5. Стойкость к окружающим условиям, наличие стадий переживания неблагоприятных условий.
6. Отсутствие природных врагов и паразитов – гиперпаразитизм.
7. Возможность расселения, распространения, проникновения в почвенные горизонты и органы растения.
8. Выдерживание конкуренции со стороны других врагов нематод.
9. Высокий репродуктивный потенциал.
10. Возможность нахождения жертвы.
11. Возможность продуцировать токсические метаболиты.
12. Спектр эффективности агента биоконтроля.
13. Возможность культивирования в промышленных масштабах.
14. Долговечность. Сохранность свойств и вирулентности.
15. Легкость и технологичность применения биопрепаратов [8].

Разработка биометода с фитогельминтами основывается на изучении их природных врагов, скрининге эффективных биоагентов в борьбе с конкретной группой фитогельминтов, исследовании действия факторов окружающей среды на агентов биологического контроля, выявлении механизмов регуляции подавления фитогельминтов и селекции наиболее перспективных штаммов для промышленного производства биологических препаратов [24].

Одним из примеров удачного использования биологических регуляторов в защищенном грунте является препарат нематофагин на основе хищного нематофагового гриба *Arthrobotrys oligospora* [6, 8].

Таким образом, выявление и изучение естественных врагов и антагонистов фитопаразитических нематод представляет большую значимость для последующего анализа регуляции фитогельминтов в растениях и почве.

Нематоды и грибы-микоризообразователи. На корнях многих высших растений развиваются микоризные грибы. Их полезная роль состоит в снабжении растений элементами минерального питания. Грибы облегчают растениям ассимиляцию этих соединений, содержат витамины (пантотеновая и никотиновая кислоты, биотин) и ростовые вещества, способствующие развитию корневой системы. В результате высокой выносливости этих грибов к повышенному осмотическому давлению микоризные корни значительно лучше выживают при недостатке влаги и физиологической сухости почвы, чем немикоризные сосущие корни [8, 16].

Взаимоотношения между нематодами и грибами-микоризообразователями могут быть прямыми и косвенными. Микогельминты, питаясь на мицелии этих грибов, влияют на них отрицательно; сапробиотические и другие нематоды разносят споры и кусочки мицелия, заражают ими корни и тем самым влияют положительно. Фитогельминты специфического патогенного эффекта, паразитируя в корнях растений, косвенно влияют на жизнедеятельность грибов-микоризообразователей. В рисосфере микотрофных растений численность микогельминтов из родов *Aphelenchus, Paraphelenchus, Aphelenchoides* и других очень высока [5].

Микогельминты, как правило, встречаются в большом количестве в почве древесных питомников, особенно вокруг корней высокомикотрофных хвойных пород, ингибируют_микоризу, препятствуют нормальному развитию сеянцев, вызывают их низкорослость и тем самым являются косвенными паразитами растений. После внесения гранулированного нематицида алдрина в почву, где росли сеянцы сосны, отмечены значительное снижение численности нематод и интенсивное развитие микоризы, особенно при высоких дозах препарата [5].

Очевидно, вследствие широкого распространения микоризных грибов их можно использовать в определённых условиях для сдерживания роста фитогельминтов и защиты урожая. Наряду с этим фитонематоды могут оказать положительное влияние на антагонистов грибов-микообразователей. Например, при экспериментальном изучении эктомикоризных и безмикоризных корней сосны, заражённых фитогельминтами *Helicotylenchus sp*. и *Tylenchoihynchus claytoni*, установлено, что фитопатогенный гриб *Phytophtora cinnamoni* обычно не поражал микоризные корни, т. е. микориза служила защитным барьером по отношению к патогенным грибам [24].

Применение микогельминтов в борьбе с возбудителями грибных болезней. Микогельминты используют в качестве источника пищи мицелий фитопатогенных грибов и могут лимитировать развитие фитопатогенных грибов и снижать их вредоносность [21, 22].

Разработанный нами биометод по защите озимой пшеницы и других злаковых культур от розовой снежной плесени заключается в использовании в качестве биологического агента толерантного к низким температурам микогельминта *Aphelenchoides saprophilus*. Эту нематоду находят в растениях и ризосфере многих видов, поражённых микозами, поэтому этот вид отнесён к экологической группе микогельминтов. Микогельминты – это специализированные нематоды, которые с помощью стилета прокалывают стенки гиф (тончайшие ветвящиеся нити грибницы) мицелия гриба и высасывают их содержимое. В результате чего мицелий погибает [19].

Разработаны и предложены рекомендации для получения и применения биологического препарата микогельм на основе культуры микогельминта *A. saprophilus* в очагах розовой снежной плесени озимой пшеницы. Этапы создания микогельма приведены в схеме.

Создание нематодоустойчивых сортов и гибридов сельскохозяйственных культур. Выведение и внедрение в производство сортов и гибридов сельскохозяйственных культур, устойчивых к вредным нематодам, наиболее перспективный и реальный путь снижения потерь урожая. Использование нематодоустойчивых сортов – один из мощных рычагов, с помощью которых возможно подавление в течение многих лет численности фитогельминтов в почве и обеспечение эффективной защиты растений от них без применения химических средств [10, 25].

Селекция растений на устойчивость к фитогельминтам – одно из важнейших направлений в селекции. При выведении сортов селекционный процесс складывается из трех этапов: создание популяций для отбора, отбор растений-родоначальников, испытание

их потомств. Этот процесс в полной мере относится и к селекции на устойчивость к фитогельминтам, которую проводят одновременно с селекцией на весь комплекс хозяйственно-ценных признаков и свойств [3, 10].

Создание продуктивных нематодоустойчивых сортов и гибридов станет возможным при использовании биотехнологических методов улучшения растений (генной, хромосомной, клеточной инженерии) в сочетании с усовершенствованными методами классической селекции. Это открывает новые возможности для целенаправленного усиления сельскохозяйственных культур и повышения их устойчивости к вредным нематодам, продуктивности и качества [25].

Селекция на устойчивость к паразитическим нематодам требует специальных методов, приемов и оборудования. В селекционном процессе при выведении нематодоустойчивых сортов и гибридов принимают участие селекционер и фитогельминтолог. Селекция на устойчивость к фитогельминтам – самое молодое направление в селекции растений на устойчивость к вредным организмам, однако важно отметить, что у 85 разных сельскохозяйственных культур выведены нематодоустойчивые сорта и гибриды.

Этот прогресс связан развитием знаний о фитогельминтах, растениях-хозяевах, влиянии на нематодоустойчивость факторов окружающей среды, природе восприимчивости и толерантности растений [1, 7].

Успешное создание и использование нематодоустойчивых сортов и гибридов сельскохозяйственных культур должно осуществляться на комплексной научной основе, базироваться на глубоких знаниях биологии, экологии, физиологии и генетики растений и фитогельминтов, на познании закономерностей сопряжённой эволюции возбудителей фитогельминтозов и их растений-хозяев. Фитогельминтолог, работающий в области селекции нематодоустойчивых сортов, должен как-бы «сидеть на двух стульях». Он должен хорошо знать не только предмет своих исследований – фитогельминтов, но и знать растения с тем, чтобы оценить характер их взаимодействия как компонентов единой биологической системы. Фитогельминтолог должен знать биологию, экологию, эпифитотиологию возбудителей фитогельминтозов, так как это необходимо при создании искусственных инвазионных фонов, для оценки нематодоустойчивости растений. Для фитогельминтолога важно владеть методами идентификации видов, патотипов, рас, агрессивных популяций фитогельминтов, поддержания и массового размножения чистых культур популяций, создания инвазионных фонов. Кроме того, для каждого вида фитогельминта нужно выявить оптимальные инвазионные нагрузки, разработать критерии оценки растений на устойчивость и толерантность к фитогельминтам. Необходимо совместно с селекционерами создавать схемы последовательной лабораторной, полевой и производственной оценки селекционных линий и сортов на устойчивость к возбудителям фитогельминтозов [17].

Создание нематодоустойчивых сортов и гибридов, характеризующихся высоким адаптивным потенциалом и высокой продуктивностью, характеризующихся повышенным качеством урожая и пониженными затратами дополнительной энергии на единицу последнего – сложная проблема. Для её решения необходимо пройти последовательно следующие этапы:

1. Идентификация видов, патотипов, рас фитогельминта, создание и поддержание чистых культур популяций видов, патотипов, рас.
2. Создание инвазионного фона, выбор оптимальных инвазионных нагрузок и обеспечение условий, благоприятных для роста и развития популяций растений и фитогельминта.
3. Оценка коллекционного материала с целью выявления источников или доноров нематодоустойчивости. В случае отсутствия в мировой коллекции устойчивых сортообразцов, проводят поиск нематодоустойчивых форм среди гибридов культурных растений с дикими сородичами, после воздействия мутагенных факторов, а также в природных очагах фитогельминтозов.
4. Оценка полученного селекционного материала на нематодоустойчивость на начальных и заключительных этапах работы [3, 10].

В настоящее время селекционеры вывели нематодоустойчивые сорта и гибриды карто-

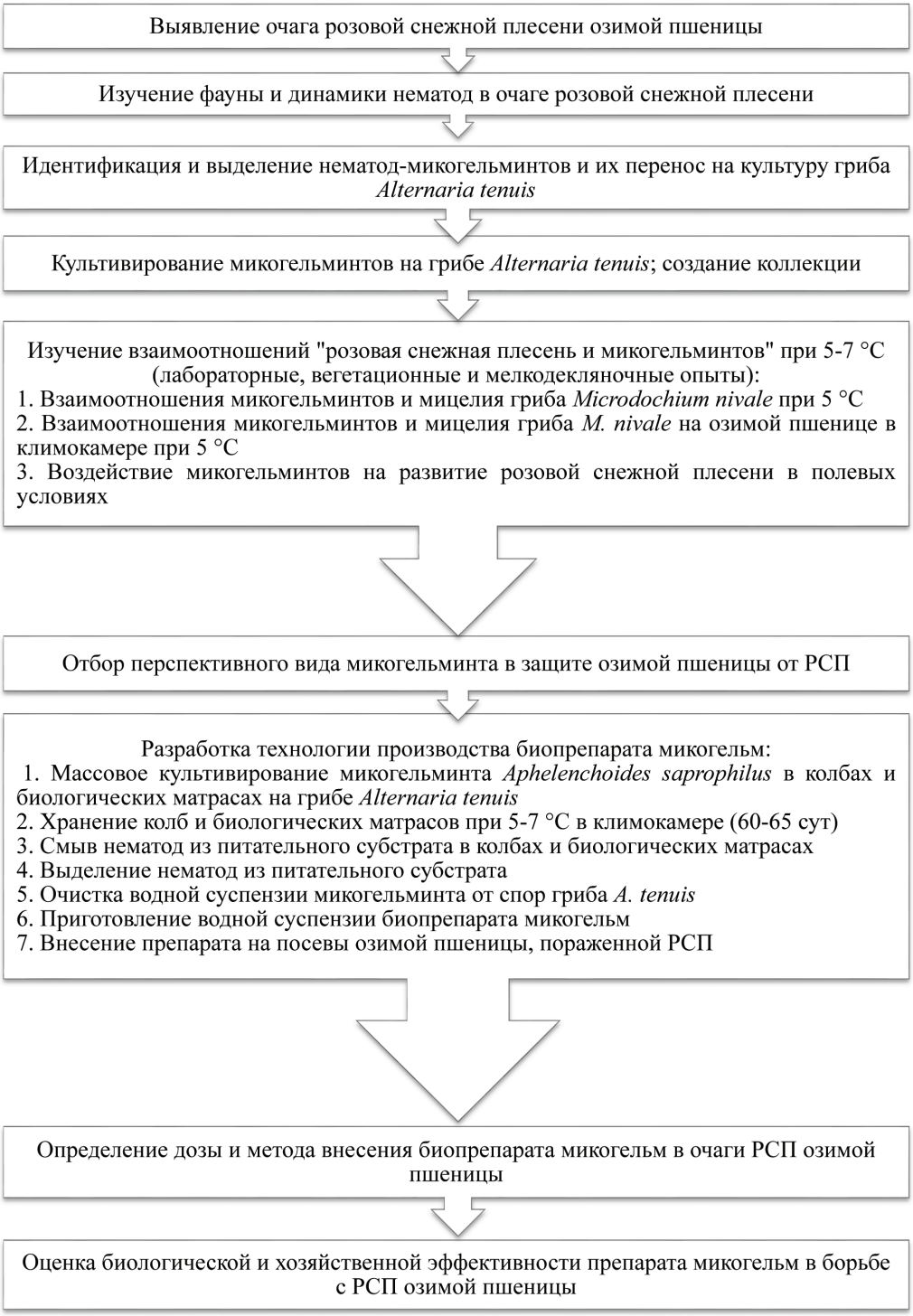

Рис. 1. Этапы создания микогельма

феля (ЗКН), овса и других зерновых (овсяная нематода), сои (соевая цистообразующая нематода), риса (рисовый афеленхоид), томата (галловые нематоды) и других культур [17]. Нематодоустойчивые сорта на зараженных фитогельминтами полях и посадках дают хорошие урожаи и способствуют обеззараживанию почвы от фитопаразитов

Поиск «ловчих» и «враждебных» растений. К числу наиболее опасных патогенов овощных культур относится широко распространённые в тепличных комбинатах галловые нематоды. Одним из методов борьбы является использование «ловчих» и «враждебных» растений, которые снижают численность галловых нематод в почве без применения нематицидов. Восприимчивые к галловым нематодам растения могут быть использованы как «ловчие растения». К ним относят восприимчивые виды растений, которые убирают или уничтожают перед завершением цикла развития галловых нематод (конские бобы, вика, горох, соя, фасоль). Ловчие растения должны быть хорошими хозяевами для всех видов галловых нематод, встречающихся в теплицах; иметь достаточно крупные семена, небольшой период прорастания и дружность появления всходов, способность развивать мощную корневую систему; они не должны поддерживать численность патогенных организмов, поражающих огурцы и томаты; они должны вписываться в культурообороты и технологию выращивания культур в теплицах [15].

Растения-нехозяева галловых нематод могут быть враждебными. Бархатцы (тагетис), люпин, кориандр, горчица снижают плотность популяции мелойдогин в почве за счет выделения или путем высвобождения из разлагающихся остатков растений веществ, которые их убивают или анактивизируют [4]. При применении враждебных растений, кроме эффекта снижения плотности популяций фитогельминтов, желательны: высокая энергия вегетативного роста, развитие мощной корневой системы, подавление других патогенов, вредителей, сорняков, повышение продуктивности последующих культур [13].

В настоящее время начинают выращивать цветочные, декоративные, плодово-ягодные растения в теплицах, зараженных галловыми нематодами. Как и в случае с овощными культурами, виды этих растений могут различаться по устойчивости к мелойдогинам. Например, земляника не поражается южной, песчаной, яванской галловыми нематодами, но на ней хорошо развивается северная галловая нематода. Ноготки лекарственные, наоборот, поражаются 4 видами галловых нематод. Поэтому при включении в культурооборот цветочных и декоративных растений необходимо проверить их восприимчивость к распространенным видам галловых нематод в теплицах методом биотеста [6, 15].

Перспективы использования нематод в качестве тест-объектов для паразитологических и биологических исследований. Анализируя возможность практического значения культивирования нематод, следует признать, что наиболее важными из них могут быть следующие направления:

1. Биотехнологии в сельскохозяйственном производстве. Применение управляемого культивирования бактерий и нематод на отходах с повышенным содержанием органического вещества (навоз, меласса, целлюлоза, лигнин и др.) в целях получения биомассы и содержащихся в ней белков и жиров животного происхождения.

2. Получение биологически активных веществ (ферментов, регуляторов роста и развития растений, гормонов и т. д.) из культуры нематод.

3. Применение в защите растений. Культивирование хищных нематод (мононхи, сейнуры) для борьбы с фитогельминтами, микогельминтов – для разработки методов борьбы с грибными болезнями, узкоспецифичных фитогельминтов (*Subanguicea picridis* и др.) – для биологической борьбы с сорняками, энтонематод (*Neoplectana spp*. и др.) – для снижения численности насекомых-вредителей сельскохозяйственных культур, генетически несовместимых рас стеблевых нематод или стерильных самцов с целью насыщения ими сферы обитания фитогельминтов и подавления их размножения; отбор и размножение на культуре нематод облигатных паразитов (вирусов, бактерий, грибов) с целью использования их в биологической борьбе с фитогельминтами.

4. В фитогельминтологии при наличии большого числа фитогельминтов возможно решение вопросов в изучении вредоносно-

сти эндо- и эктопаразитических нематод, популяционной динамики, диагностики, в том числе наработки антигенов, взаимоотношений с другими фитопатогенными организмами и разработка методов борьбы с ними, используя в качестве модели на одном из этапов скрининга нематицидов, изучения феромонов, аттрактантов и т. д.

5. В генетико-селекционной работе применение культур определён-ных рас, патотипов, видов фитогельминтов важно для создания инвазионного фона и выведения нематодоустойчивых сортов и гибридов [3, 8, 14, 15, 18, 22, 24].

Для культивирования нематод должны быть разработаны математические модели; их экспериментальная проверка позволит прогнозировать процессы культивирования, контролировать и конструировать оптимальные биореакторы. Это послужит основой для автоматического контроля технологии выращивания нематод в больших количествах.

Литература

1. *Ван дер Планк Я. Е.* Болезни растений (Эпифитотии и борьба с ними). М.: Колос, 1966. 359 с.
2. *Иванова И. В.* Методика испытаний химических соединений на нематицидную активность in vitro и in vivo в борьбе с галловыми нематодами // Бюлл. Всес. ин-та гельминтол. 1980. Вып. 26. С. 28–30.
3. *Коновалов Ю. Б.* Селекция растений на устойчивость к болезням и вредителям. М.: Колос, 2002. 136 с.
4. *Котова В. В., Шестеперов А. А., Кононков П. Ф., Козарь Е. Г.* Нематицидные свойства растений // Защита растений. 1994. № 9. С. 23.
5. *Курт Л. А., Шестепёров А. А., Кирюхина Р. И.* Комплексное поражение с.-х. растений нематодами и грибами, меры борьбы. М., 1986. 49 с.
6. Методические рекомендации по оценке на нематодоустойчивость сортообразцов сельскохозяйственных культур и применение комплексного метода по борьбе с галловыми нематодами / под ред. *А. А. Шестеперова*. М.: ВАСХНИЛ, 1991.
7. Методические указания по проведению исследований в фитогельминтологии / под ред. *А. А. Кузьмичева*. М.: ВАСХНИЛ, 1989.
8. *Мигунова В. Д., Шестеперов А. А.* Природные враги фитогельминтов и основы разработки биологических средств защиты растений от фитогельминтов // Российский паразитологический журнал. 2007. № 1. С. 78–87.
9. *Одум Ю.* Экология: пер. с англ. Т. I, 2. М.: Мир, 1986. 376 с.
10. *Рассел Г. Э.* Селекция растений на устойчивость к вредителям и болезням. М.: Колос, 1982. 421 с.
11. *Тараканов В. И.* Культивирование свободноживущих и паразитических нематод // Тр. Всес. ин-та гельминтол. 1978. Т. 24. С. 125–130.
12. *Шестеперов А. А.* Предмет, задачи и объекты фитопаразитологии // Защита и карантин растений. 2011. № 9. С. 18–19.
13. *Шестепёров А. А., Лычагина С. В., Федорова О. А.* Концепция агрофитоценотического метода борьбы с фитогельминтами // Защита и карантин растений. 2016. № 4. С. 38–43.
14. *Шестеперов А. А., Бутенко К. О., Колесова Е. А.* Дитиленхозы сельскохозяйственных и декоративных растений и меры борьбы с ними: учебное пособие. М.: РГАЗУ, 2014. 178 с.
15. *Шестепёров А. А., Лычагина С. В., Колесова Е. А., Конрад А. Н.* Мелойдогиноз овощных культур защищенного грунта и меры борьбы с ним: учебное пособие. М.: РГАЗУ, 2015. 192 с.
16. *Шестеперов А. А., Савотиков Ю. Ф.* Карантинные фитогельминтозы. Кн. 1. М.: Колос, 1995. 463 с.
17. *Шестеперов А. А., Федетова Е. А., Закабунина Е. Н., Колесова Е. А.* Создание нематодоустойчивых сортов и гибридов с.-х. культур: учебное пособие. М.: РГАЗУ, 2004. 90 с.
18. *Щуковская А. Г.* Микогельминты в защите озимой пшеницы от розовой снежной плесени: автореф. дис. … канд. биол. наук. 2016. 25 с.
19. Шпаар Д. и др. Защита растений в устойчивых системах землепользования. Кн. 1. 2003. 392 с.
20. *Jun O.-K., Kim Y.-H. Aphelenchus avenae* and Antagonistic Fungi as Biological Control Agents of *Pythium* spp. The Plant Pathology Journal. 2004; 20(4): 271–276.
21. *Lagerlöf J., Insunza V., Lundegårdh B., Rämert B.* Interaction between a fungal plant disease, fungivorous nematodes and compost suppressiveness. Acta Agriculturae Scandinavica. Sec. B: Soil & Plant Science. 2011; 61(4): 372–377.
22. Nematology from molecule to ecosystem. Ed. F. J. Gommers et al. The Netherlands, 1992; 306 p.

23. *Norton D. C.* Ecology of plant-parasitic nematodes. New York, 1978; 268 p.

24. *Stirling G. R.* Biological control of plant parasitic nematodes: progress, problems and prospects. C. A. B. International. Wallington, 1991; 298 p.

25. *Stone A. R.* Cyst nematodes. Ed. *F. Lamberti, C. E. Taylor*. New-York, London, 1986. 478 p.

26. *Zuckerman B. M., Mai W. F., Krusberg L. R.* Plant nematology laboratory manual. Univ. Massachusetts Agric. Exp. Station. 1990; 241 p.

References

1. Van der Plank J. E. Plant Diseases (Epiphytoties and Their Control). M.: Kolos, 1966; 359.

2. Ivanova I. V. Test methods of chemical compound effect on the nematicide activity in vitro and in vivo in gall eelworm control. *Bulletin of the All-Union Institute of Helminthology*. 1980; 26: 28–30. (In Russ.)

3. Konovalov Yu. B. Plant selection to resist diseases and pests. M.: Kolos, 2002; 136. (In Russ.)

4. Kotova V. V., Shesteperov A. A., Kononkov P. F., Kozar E. G. Nematicide plant properties. *Zashchita rasteniy = Plant protection*. 1994; 9: 25. (In Russ.)

5. Kurt L. A., Shesteperov A. A., Kiryukhina R. I. Multiple infestation of agricultural plants with nematodes and fungi, control measures. M., 1986; 49. (In Russ.)

6. Methodological recommendations for assessment of agricultural crop varieties for nematode resistance, and application of an integrated method for gall eelworm control. Edited by A. A. Shesteperov. M., 1991.

7. Methodical guidelines for researches in phytohelminthology. Edited by A. A. Kuzmichev. M., 1989.

8. Migunova V. D., Shesteperov A. A. Natural enemies of phytohelminths and basics for developing biological protection of plants against phytohelminths. *Rossiyskiy parazitologicheskiy zhurnal = Russian Journal of Parasitology*. 2007; 1: 78–87. (In Russ.)

9. Odum Yu. Ecology. V. I, 2. Translated from English. M.: Mir, 1986; 376.

10. Rassel G. E. Plant Breeding for Pest and Disease Resistance. M.: Kolos, 1982; 421.

11. Tarakanov V. I. Wild and Parasitic Nematode Cultivation. Works of the All-Union Institute of Helminthology. 1978; 24: 125–130. (In Russ.)

12. Shesteperov A. A. Phytoparasitology subject, tasks and objects. *Zashchita i karantin rasteniy = Plant protection and quarantine*. 2011; 9: 18–19. (In Russ.)

13. Shesteperov A. A., Lychagina S. V., Fedorova O. A. Conception for Agrophytocenotic Control of Phytohelminths. *Zashchita i karantin rasteniy = Plant protection and quarantine*. 2016; 4: 38–43. (In Russ.)

14. Shesteperov A. A., Butenko K. O., Kolesova E. A. Ditylenchosis of agricultural and ornamental plants and their control. Study Guide. M., 2014; 178. (In Russ.)

15. Shesteperov A. A., Lychagina S. V., Kolesova E. A., Conrad A. N. Meloidogynosis of non-hardy vegetable crop and its control. Study Guide. M., 2015; 192. (In Russ.)

16. Shesteperov A. A., Savotikov Yu. F. Quarantinable eelworm diseases. Book 1. M.: Kolos, 1995; 463. (In Russ.)

17. Shesteperov A. A., Fedetova E. A., Zakabunina E. N., Kolesova E. A. Creation of nematode-resistant agricultural varieties and hybrids. Study Guide. M., 2004; 90. (In Russ.)

18. Shchukovskaya A. G. Mycohelminths in protection of winter wheat against pink snow mould: autoref. dis. … Ph. D, Biology. 2016; 25. (In Russ.)

19. Shpaar D. et al. Plant Protection in Stable Land-Use Systems. Book 1. 2003; 392. (In Russ.)

20. Jun O.-K., Kim Y.-H. *Aphelenchus avenae* and Antagonistic Fungi as Biological Control Agents of *Pythium* spp. The Plant Pathology Journal. 2004; 20(4): 271–276.

21. Lagerlöf J., Insunza V., Lundegårdh B., Rämert B. Interaction between a fungal plant disease, fungivorous nematodes and compost suppressiveness. *Acta Agriculturae Scandinavica. Sec. B*: *Soil & Plant Science*. 2011; 61(4): 372–377.

22. Nematology from molecule to ecosystem. Ed. F. J. Gommers et al. The Netherlands, 1992; 306.

23. Norton D. C. Ecology of plant-parasitic nematodes. New York, 1978; 268.

24. Stirling G. R. Biological control of plant parasitic nematodes: progress, problems and prospects. C. A. B. International. Wallington, 1991; 298.

25. Stone A. R. Cyst nematodes. Ed. F. Lamberti, C. E. Taylor. New-York, London, 1986; 478.

26. Zuckerman B. M., Mai W. F., Krusberg L. R. Plant nematology laboratory manual. Univ. Massachusetts Agric. Exp. Station. 1990; 241.