

**БИОЛОГИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ ФИТОПАРАЗИТИЧЕСКИХ НЕМАТОД НА
ОСНОВЕ МИКРООРГАНИЗМОВ (ОБЗОР)**

ФГБНУ «Федеральный научный центр биологической защиты растений»

Реферат. *Фитопаразитические нематоды являются опасными вредителями сельскохозяйственных и декоративных культур. Ежегодно потери урожая вследствие поражения фитонематодами составляют до 15 %, а ущерб оценивается в миллиарды долларов. Целью исследований является обобщение и анализ научных публикаций, посвященных вредоносности фитопаразитических нематод, и микроорганизмам, оказывающим антагонистическое действие по отношению к ним, для дальнейшей разработки биопрепаратов нематоцидного действия на основе бактерий-антагонистов. Задачами исследования является установление наиболее распространенных групп нематод, обзор микроорганизмов, оказывающих нематоцидный эффект, и биопрепаратов на их основе. В обзоре рассмотрены основные представители нематод – паразитов растений, отмечен их ареал, вредоносность, поражаемые культуры и симптомы заражения. Даны краткие описания жизненных циклов и систематической принадлежности. Анализ научных публикаций по исследуемой теме показал, что существует большое количество микроорганизмов, способных проявлять нематоцидную активность, прямо или косвенно влияя на нематод в почве. Способностью проявлять антагонистический эффект по отношению к фитопаразитическим нематодам обладают как грибы, так и бактерии. Для обеих групп микроорганизмов существует несколько механизмов действия, таких как хищничество, паразитизм, конкуренция и др. Грибы и бактерии синтезируют метаболиты различной природы, обладающие нематоцидным эффектом: токсины, литические ферменты, антибиотики, сидерофоры. Отмечено, что микроорганизмы-антагонисты способны проявлять нематоцидную активность в отношении разных стадий жизненного цикла нематод: яиц, ювенильных и взрослых особей. Существуют коммерческие препараты на основе микроорганизмов-антагонистов, которые успешно применяются в сельском хозяйстве в разных странах. На сегодняшний день найдено небольшое количество вирусов, способных поражать нематоды, установлена их систематическая принадлежность. Отмечено, что по сравнению с бионематоцидами на основе грибов и бактерий не разработано ни одного бионематоцида на основе вирусов. Тематика разработки бионематоцидов на основе микроорганизмов-антагонистов является перспективной, но требует дальнейших исследований взаимодействий в системе растение-нематода-микроорганизм.*

Ключевые слова: *фитопаразитические нематоды, бионематоциды, микроорганизмы-антагонисты, вирусы, грибы.*

Для цитирования: *Хомяк А. И., Асатурова А. М., Сидоров Н. М., Дубяга В. М. Биологический контроль фитопаразитических нематод на основе микроорганизмов (обзор) // Таврический вестник аграрной науки. 2021. № 3(27). С. 191–219. DOI: 10.33952/2542-0720-2021-3-27-191-219.*

For citation: *Homyak A. I., Asaturova A. M., Sidorov N. M., Dubyaga V. M. Biological control of phyt parasitic nematodes based on microorganisms (review) // Taurida Herald of the Agrarian Sciences. 2021. No. 3(27). P. 191–219. DOI: 10.33952/2542-0720-2021-3-27-191-219.*

Введение

Фитопаразитические нематоды – это микроскопические черви класса *Nematoda*, являются облигатными паразитами, питающиеся исключительно живыми клетками растений [1]. Фитопаразитические нематоды признаны одной из самых больших угроз для растениеводства. Под их влиянием могут нарушаться физиологические процессы, задерживаться развитие растений, ослабляться их рост, снижаться качество плодов [2]. По оценкам, убытки от фитопаразитических нематод составляют 8,8 % (в развитых странах) и 14,6 % (в развивающихся странах) ежегодно, что примерно составляет 157 млрд долларов. Основной средой обитания фитопаразитических нематод является пленка воды, окружающей частицы почвы. Нематоды адаптированы как к субтропическим условиям, так и к умеренному климату в соответствии с растениями–хозяевами [3].

Жизненный цикл нематод относительно прост. Он состоит из яйца, четырех ювенильных стадий и стадии взрослых особей. Продолжительность жизненного цикла сильно различается среди разных родов, начиная от нескольких дней до почти года при оптимальных условиях окружающей среды. Нематоды размножаются как половым путем, так и партеногенетически. Репродуктивный потенциал также различается: от родов, особи которых производят меньше, чем 50 яиц на самку до родов, самки которых могут производить более 1000 яиц [4].

Все культурные растения подвержены поражению как минимум одним видом нематод. Хотя большинство нематод являются корневыми паразитами, они приспособлены к паразитизму почти во всех тканях и органах растений [5, 6]. Степень поражения нематодами урожая тесно связана с плотностью популяции нематод, особенно в однолетних посевах. Для многолетних культур даже невысокое начальное количество нематод в благоприятных условиях может увеличиваться достаточно быстро, обеспечивая существенные потери урожая [7, 8].

Цель исследований – обобщение и анализ англоязычных и русскоязычных научных публикаций, посвященных вредности фитопаразитических нематод, и микроорганизмов, оказывающим антагонистическое действие по отношению к ним для дальнейшей разработки биопрепаратов нематодцидного действия на основе бактерий-антагонистов из БРК «Государственная коллекция энтомоакарифагов и микроорганизмов» ФГБНУ ФНЦБЗР.

Нематоды, паразитирующие на растениях, могут быть разделены на относительно ограниченные специализированные группы, которые либо наносят прямой вред своему хозяину, либо действуют как вирусные векторы [9]. Среди нематод выделяют вредителей, поражающих стебли, листья и корни растений.

Листовые нематоды. Важнейшими вредителями среди листовых нематод являются нематоды рода *Aphelenchoides*: земляничная нематода – *A. fragariae* (Ritzema Bos) Christie, хризантемная нематода – *A. ritzemabosi* (Schwartz) Steiner и рисовая нематода – *A. besseyi* (Christie) [10]. *A. besseyi* встречается только в тропических и субтропических регионах, тогда как два других вида найдены в регионах с умеренным климатом. Афеленхоидные нематоды являются паразитами более 700 видов растений из 85 семейств, включая папоротники, травянистые и древесные растения, такие как лук, чеснок, кукуруза, картофель, соя, пекинская капуста, сахарный тростник, хрен, листья салата, пшеница, цветочные, косточковые культуры, каучуковое дерево. Представители рода *Aphelenchoides* в большинстве случаев питаются сапрофитными грибами [11].

Листовые нематоды в основном питаются за пределами растительной ткани, вставляя свой стилет в клетки для вывода содержимого, в результате чего листья, особенно молодые, становятся скрученными, искривленными и недоразвитыми. Растения, пораженные листовыми нематодами, часто остаются низкорослыми,

становятся кустистыми. Листья выглядят изогнутыми, скрученными или морщинистыми и имеют более темный цвет, чем обычно. Красноватый цвет может появиться на краях листа, жилки и черешка. Поврежденные растения поздно начинают плодоносить [12]. Повреждение листовыми нематодами можно спутать с заболеваниями, вызванными бактериями, грибами, вирусами, недостатком питательных веществ или химическими повреждениями [13].

Рисовая нематода *A. besseyi* наиболее известна как возбудитель беловершинности риса. *A. besseyi* является основной патогенной нематодой во многих азиатских странах. Так, в Турции отмечены потери урожая риса до 57 % [14], в Китае – до 71 % [15]. В 2014 г. рисовая нематода была включена в Перечень карантинных объектов Российской Федерации в список отсутствующих видов, хотя, согласно литературным данным, она имеет ограниченное распространение на территории России: в Астраханской области и Краснодарском крае [16]. Нематода вызывает характерные побеления кончиков листьев, которые в дальнейшем некротизируются и приводят к уменьшению размера зерна. Метелка часто развивается лишь частично или не развивается вообще, ее размер уменьшается, как и число зерен [17].

A. besseyi также поражает клубнику, являясь возбудителем «гофрированной» болезни – заболевания, зарегистрированного в США, Австралии и Европе [18]. В литературе отмечены случаи поражения *A. besseyi* растений сои в Бразилии. Кроме того, этот вид был предложен в качестве возбудителя «болезни черных пятен» на фасоли в Коста-Рике [19].

Хризантемная нематода *A. ritzemabosi* является мигрирующим экто- и эндопаразитом листьев, почек и других надземных частей растений. Хотя хризантемная нематода имеет диапазон хозяев примерно 200 видов, включая декоративные растения, овощные, плодовые и дикорастущие растения, его типичным хозяином является хризантема [20]. Также *A. ritzemabosi* поражает растения циннии, шалфея, астры и георгина. Распространение осуществляется с посадочным материалом. Последующее выращивание цветочных культур в монокультуре приводит к массовому размножению фитонематод, паразитирование которых обуславливает ухудшение их декоративных качеств, а в ряде случаев и гибель растений. При заражении на растениях обычно появляются удлиненные или угловатые пятна. На пораженных растениях листья часто опускаются, высыхают, желтеют и опадают [21]. В основном встречается в регионах с умеренным климатом, включая Азию, Европу, Северную и Южную Америку. В Китае встречается в очень немногих регионах [22].

Земляничная нематода *A. fragariae* является экономически важным вредителем в декоративной промышленности, нанося ущерб широкому спектру ландшафтных и выращиваемых в питомниках травянистых и древесных многолетников, ухудшая их товарный вид. Нематоды заражают молодые листья, предположительно через устьица, и питаются клетками мезофилла, в результате чего большие участки листа становятся хлоротичными. Иногда может быть заражен весь лист, который затем высыхает и опадает. В теплицах и питомниках дождевание и дождевые осадки позволяют листовым нематодам перемещаться с растения на растение [23].

Стеблевые нематоды. Стеблевые нематоды являются мигрирующими эндопаразитами, попадая в растение-хозяина через устьица. Род *Ditylenchus* насчитывает более 80 видов, образ жизни которых варьируется от паразитов растений до микофагов [24]. К наиболее значимым фитопатогенам из числа видов рода *Ditylenchus* относят виды *D. dipsaci* (Kühn) Filipjev, *D. destructor* (Thorne), *D. angustus* (Butler) Filipjev, вызывающие дитиленхозы у зерновых, кормовых, овощных, технических, ягодных, декоративных культур. Стеблевые нематоды имеют большое

экономическое значение как в России, так и во всем мире, нанося большие потери сельскохозяйственным и декоративным культурам [25].

Стеблевая нематода *D. dipsaci*, является облигатным эндопаразитом, поражающим более 500 видов растений, из которых наиболее подвержены заражению лук, чеснок, свекла, клубника, бобовые, картофель, декоративные растения, люцерна и овес [26]. В Европе *D. dipsaci* занесен в карантинный список Европейской и средиземноморской организации защиты растений (EPPO) [27]. В России стеблевая нематода *D. dipsaci* входит в перечень карантинных объектов в категории «регулируемые не карантинные вредные организмы». В Европе *D. dipsaci* представляет собой серьезную угрозу для сахарной свеклы. Ее проникновение в проростки приводит к растворению средних пластинок и набуханию гипокотыля.

D. dipsaci может привести к потере урожая на чесночных полях до 90 %. Основные симптомы заражения чеснока и лука – это вздутие и деформация листьев и луковиц. В Турции потеря урожая лука может составлять до 60–80 % [28].

Стеблевая нематода картофеля *D. destructor* поражает более 70 культурных и диких растений. Однако картофель на сегодняшний день описан как типовой хозяин и является наиболее важной культурой, поражаемой *D. destructor*. В некоторых странах Западной Европы и США *D. destructor* является карантинным объектом. В ряде областей России потери урожая вследствие дителенхоза доходят от 40 до 78 % [29]. В Украине потери от поражения картофеля стеблевой нематодой составляют 30–50 %, в Республике Беларусь – 43,3 % [30]. В Китае урожайность сладкого картофеля вследствие паразитизма *D. destructor* может снижаться на 20–50 % [31]. В период хранения картофеля потери могут достигать 80 % и более. Основными источниками распространения *D. destructor* являются растения для посадки, включая семенной картофель и луковицы цветов.

Почвенные нематоды. Среди почвенных фитопаразитических нематод выделяются свободноживущие, цистообразующие и галловые нематоды.

Свободноживущие нематоды в основном представлены корневыми нематодами, из которых особо опасны и широко распространены в мире представители семейств *Longidoridae* и *Trichodoridae*, являющиеся переносчиками многочисленных непо- и тобра- групп вирусов [32]. В комплексе с вирусами они приводят к снижению продуктивности растений на 30–50 %. К вредоносным невовирусам относятся вирусы мозаики резухи (ArMV), кольцевой пятнистости малины (RpRSV), латентной кольцевой пятнистости земляники (SLRSV) и черной кольцевой пятнистости томата (TBRV). Так, потери урожая ягодных культур в отдельные годы могут составлять до 90 %. Симптомы поражения невовирусами проявляются в виде карликовости, хлоротического рисунка, колец, линий и пятен на листьях [33].

Представители этих семейств – облигатные, мигрирующие, многоядные эктопаразиты, питающиеся на всасывающих корнях главным образом многолетних древесных и кустарниковых пород, хотя способны паразитировать и на корнях однолетних травянистых растений [34].

В настоящее время семейство *Longidoridae* включает 3 рода и около 300 видов. Встречаются на всех обитаемых континентах, с наибольшим количеством видов в Европе (более 75 видов), за которой следуют Азия, Северная Америка и Африка [35]. Векторами невовирусов являются 22 вида, в том числе 10 видов рода *Longidorus*, 11 видов рода *Xiphinema* и один рода *Paralongidorus* [36].

Нематоды семейства *Trichodoridae* – небольшая группа фитопаразитических нематод, ограниченная четырьмя родами. Они относятся к эктопаразитам корневой системы растений и питаются корневыми волосками и клетками эпидермиса вблизи кончика растущего корня, вызывая тем самым симптомы «оборванных корней» –

появление укороченных вздутых корней [37]. В настоящее время известно, что к переносу вирусов способна лишь часть видов триходорид, относящихся к двум родам *Trichodorus* и *Paratrachodorus* [38]. Распространены на территории России, Европы, Северной Америки [39].

Цистообразующие нематоды – это группа нематод, ведущих прикрепленный биотрофный образ жизни за счет прикрепления к растениям–хозяевам. Они проникают в корни с помощью стилета и набора ферментов, продуцируемых клетками субвентральной железы и разрушающих клеточную стенку, и перемещаются внутриклеточно (в отличие от галловых нематод, перемещающихся между клетками) к сосудистому цилиндру или внутренним слоям коры, чтобы вызвать образование многоклеточного участка питания, называемого синцитием, который является единственным источником питательных веществ для паразита на протяжении всей его жизни. Синцитий может состоять из более чем сотни клеток, протопласты которых сливаются вместе посредством локального растворения клеточной стенки [40]. Самки остаются привязанными к синцитию на протяжении всей жизни. Когда самка умирает, ее тело затвердевает и образует цисту, защищающую яйца. Внутри яиц нематоды проходят первую и вторую ювенильную стадии. Цисты могут выживать в почве в течение многих лет [41].

К наиболее вредоносным видам относятся соевая нематода – *Heterodera glycines* Ichinohe с ежегодными экономическими потерями в США более 1,5 млрд долларов; бледная картофельная нематода – *Globodera pallida* Stone и золотистая картофельная нематода – *Globodera rostochiensis* Wollenweber с оценочной потерей урожая в 9 % во всем мире, а также цистовая нематода злаков – *Heterodera avenae* Wollenweber с потерей урожая до 90 % [42].

Соевая нематода *H. glycines* широко распространена в большинстве стран, где производство сои является основой сельскохозяйственной деятельности: Японии, Китае, Корее, Индонезии, Египте, США, странах Южной Америки, а также России. В мире 10 % сельскохозяйственной продукции сои теряется из-за повреждений соевой цистообразующей нематодой [43]. *H. glycines* включена в список А2 Европейской и Средиземноморской Организации по карантину и защите растений (ЕОКЗР), находится в карантинных списках региональных организаций по защите растений COSAVE, CAN, CPPC, IAPSC. В 2014 г. включена в первый список Перечня карантинных объектов Российской Федерации, хотя имеет ограниченное распространение на территории России (Приморье и Амурская область). Предпочитает умеренный климат с температурой от 15 до 33 °С [44]. Кроме сои *H. glycines* поражает многие виды бобовых, бурачниковых, капустных, каперсовых, гвоздичных, маревых, яснотковых, норичниковых, пасленовых и т.д. [45].

H. glycines снижает фотосинтетические показатели, содержание хлорофилла, высоту растений и массу семян в период массового цветения и бобообразования. Заражение *H. glycines* корневой системы сои приводит к снижению количества клубеньков. На корневой системе появляется много дополнительных корней [46]. В пределах зараженной территории нематода распространяется с помощью сельскохозяйственных орудий, воды для полива и т.д.

Золотистая картофельная нематода *G. rostochiensis* поражает томаты, баклажаны, картофель другие растения из семейства пасленовых [47]. Считается объектом внешнего и внутреннего карантина. На территории России встречается очагами в семи федеральных округах 61 субъекта РФ на территории общей площадью около 1,8 млн га. По данным Европейской и Средиземноморской организации по защите растений (ЕРРО), в настоящее время распространена во всех странах Европы, в том числе и на территории сопредельных стран, таких как Беларусь, Латвия,

Эстония, Литва, Украина, Грузия, Армения; на Азиатском континенте в Таджикистане, Японии и Индии [48].

Сначала на посадках картофеля появляются небольшие участки (несколько кустов) на которых у растений отмирают нижние листья, остальные желтеют. Цветение имеет скудный характер либо отсутствует, клубни либо слишком мелкие, либо вообще не формируются. Потери урожая могут достигнуть 30–80 %. Обычно цисты *G. rostochiensis* разносятся с посадочным материалом, почвой, оставшейся на клубнях, корнеплодах, луковицах, дождевой водой и ветром [49].

Бледная картофельная нематода *G. pallida* изначально считалась патотипом *G. rostochiensis*. Основным диагностическим признаком *G. pallida* – окраска цист: в конце созревания они не приобретают золотистый цвет, как у *G. rostochiensis*, а остаются бледными. *G. pallida* зарегистрирована во всех странах Европы, кроме Беларуси, Латвии, Литвы, Польши и Словакии. На Азиатском континенте очаги бледной нематоды зафиксированы в Индии и Японии. В России до настоящего времени бледная нематода не обнаружена [48].

Цистовая нематода злаков *H. avenae*. Поражает корни пшеницы и родственных ей злаков в подсемействе *Pooideae*. Ежегодные потери урожая в Европе оцениваются в 3 млн фунтов стерлингов, в США – 3,4 млн долларов [41]. Широко распространена в большинстве регионов с умеренным климатом. Значительные экономические потери из-за этой нематоды были зарегистрированы в Западной Азии, Северной Африке, Европе, Австралии и США [50]. Встречается примерно на 80 % площадей выращивания пшеницы в Китае [51].

Проростки пшеницы и ячменя, пораженные *H. avenae*, сначала бледно-зеленые, и часто сильно отстают в росте. Корни интенсивно разветвляются в местах прикрепления нематоды. Пиковое количество ювенильных особей в почве в каждом географическом регионе обычно совпадает с традиционными сроками посева пшеницы и появления всходов [52].

Галловые нематоды – паразитические нематоды, поражающие корни растений. Являются одними из наиболее вредоносных нематод, паразитирующих практически на всех культурных и диких растениях в открытом и защищенном грунте. Около 5% мирового производства сельскохозяйственных культур ежегодно уничтожается видами *Meloidogyne*. Галловые нематоды распространены, в основном, в странах с тропическим и субтропическим климатом и реже в условиях полупустынь и умеренных широт. Род насчитывает около 98 видов, наиболее распространенными являются южная нематода *Meloidogyne incognita* Kofoid & White, яванская нематода *Meloidogyne javanica* Treub, северная нематода *Meloidogyne hapla* Chitwood и арахисовая нематода *Meloidogyne arenaria* Neal [53].

Галловые нематоды индуцируют разрастание корневых клеток, что приводит к образованию галлов на корнях растений. Галлы различаются по размеру от небольших утолщений до вздутых 5–10 см. Нематода повреждает сосудистые ткани корней, тем самым мешая нормальному движению воды и питательных веществ. Зараженные растения демонстрируют признаки дефицита питательных веществ: медленный рост, пожелтение листьев, увядание и отмирание растения. При таком состоянии урожайность растений может понизиться 50–80 %, а в некоторых случаях может произойти потеря всего урожая [54].

Личинки второй стадии проникают в корень растения-хозяина, используя стилет и гидролитические ферменты клеточной стенки, мигрируют к верхушке корня в сосудистый цилиндр. После создания группы из пяти–восьми клеток в сосудистом цилиндре клетки трансформируются в питающие, называемые гигантскими клетками [55]. Далее ювенильные особи претерпевают три линьки и развиваются во взрослых особей. Самки остаются малоподвижными, самцы способны к миграции.

Южная галловая нематода – *M. incognita* имеет широкий спектр хозяев, охватывающий более 3000 видов растений, включая хлопок, табак, бобовые, овощные, декоративные культуры. Распространена в тропических и субтропических районах по всему миру. Убыток, наносимый южной нематодой во всем мире, ежегодно оценивается в 100 миллиардов долларов [56]. Является доминирующим вредителем на соевых полях в Китае [57]. В Нигерии распространение южной нематоды на плантациях сои способно привести к потере 90 % урожая [58]. В Индии потери урожая томатов вследствие поражения южной нематодой составляют 27 % [59]. Зараженные растения проявляют типичные симптомы: разрушение корней, задержка роста, дефицит питательных веществ и в частности дефицит азота [60].

Яванская нематода *M. javanica* – вредитель овощных и декоративных культур. К растениям-хозяевам нематод относятся также зерновые, включая рис, просо, кукурузу, картофель, свеклу, брюкву, подсолнечник, кормовые и бобовые культуры. В открытом грунте распространена в фауне тропических и субтропических зон. Географический диапазон включает Африку, Австралию, Южную Америку, Азию, США. На территории Европы и России встречается только в защищенном грунте [12]. При поражении *M. javanica* корнеплодов существенного влияния на состав и вкусовые качества не зафиксировано, но плоды не подлежат реализации вследствие деформации и изменения физических характеристик [61].

Северная галловая нематода – *M. hapla* может нанести значительный ущерб таким культурам, как морковь, картофель, лук, салат и клубника. Также поражает овощные и цветочные культуры в закрытом грунте [62]. Встречается в холодных регионах растениеводства [63]. Паразитирует на корнях растений, вызывая образование округлых, продолговатых галлов размерами от нескольких мм до 3–5 см и более. Пораженные растения зачастую отстают в росте, затем засыхают. Нематода распространяется с почвой, остатками корней, инструментами для ухода за растениями, поливной водой, особенно из застойных водоемов [64].

Арахисовая нематода *M. arenaria* поражает растения многих семейств, включая однодольные, двудольные, травянистые и древесные растения. Этот вид нематод паразитирует на большинстве основных сельскохозяйственных культур: овощных, фруктовых, ягодных, декоративных. Является основным вредителем арахиса, снижая его урожайность до 50 % [65]. Широко распространена по всему миру в тропическом, субтропическом и умеренном климате. Образует галлы диаметром до 20 см на корнях, клубнелуковицах, клубнях или стручках арахиса, приводящие к неправильному формированию и функциям корневой системы. Растения, зараженные арахисовой нематодой, отстают в росте, листья становятся хлоротичными, урожайность и качество продукции снижается [66].

Микроорганизмы-антагонисты фитопаразитических нематод и биологические средства защиты растений на их основе. Учитывая серьезное экономическое воздействие фитопаразитических нематод на сельскохозяйственные культуры, было разработано большое количество стратегий борьбы с нематодами в сельском хозяйстве, включая использование химических нематодицидов. Однако вред для здоровья человека и загрязнение окружающей среды существенно ограничивает их применение [67]. Кроме того, применение химических препаратов в защищенном грунте ограничивается санитарно-гигиеническими требованиями [68]. Нематоды, в отличие от своего растения-хозяина, лучше переживают неблагоприятные воздействия: химические, термические обработки почвы и понижение температуры, способны выживать при продолжительном отсутствии растения-хозяина [69]. В связи с этим все большую актуальность приобретает использование биологических средств защиты растений. С 2009 г. по настоящее время рынок биологических нематодицидов вырос почти на 20 %, при этом большая часть биопрепаратов приходится на США.

Предположительно к 2024 г. продажи биологических нематод достигнут 1,3 миллиарда долларов в год [70].

Стратегии защиты, связанные с биоконтролем, являются более безопасной и практичной альтернативой борьбы с нематодами, паразитирующими на растениях. Термин «биологический контроль» (или «биоконтроль») подразумевает использование живых организмов для подавления плотности популяции или воздействия на конкретный организм–вредитель, что делает его менее распространенным или менее опасным. В частности, биологический контроль нематод определяется как регулирование популяций нематод и/или уменьшение ущерба, наносимого нематодами, посредством действия антагонистических по отношению к ним организмов [71].

В настоящее время известно, что спектр организмов, таких как грибы, бактерии, вирусы, хищные нематоды, действует как агенты биоконтроля против нематод, паразитирующих на растениях [72]. В почвенной экосистеме микроорганизмы применяют сложные стратегии для захвата, уничтожения и переваривания фитопаразитических нематод, часто нацеленные на конкретные стадии развития их жизненных циклов. Наиболее уязвимые для микроорганизмов яйца и ювенильные стадии нематод, паразитирующих на растениях. Эти жизненные стадии существуют вне растения в водной пленке на частицах почвы, что позволяет микроорганизмам–антагонистам вступить в контакт. Их мощное действие против нематод делает их идеальными агентами биологической борьбы [73].

Грибы-нематофаги. Открытие антагонистических взаимодействий между нематодами и некоторыми ризосферными грибами может служить основой развития стратегии контроля для защиты сельскохозяйственных культур от фитопаразитических нематод.

Грибы-нематофаги можно разделить на четыре основные группы на основе механизмов действия на нематод: 1: грибы-хищники, улавливающие и удерживающие живых нематод благодаря обширной сети гиф; 2: облигатные эндопаразитические грибы, которые существуют в окружающей среде в виде конидий и заражают нематод либо прилипая к поверхности жертвы, либо непосредственно попадая в организм нематоды, за которыми следует прорастание, рост и гибель нематод; 3: яичные и цистопаразитарные грибы как факультативные паразиты, которые растут и паразитируют на малоподвижных стадиях нематод; 4: грибы, продуцирующие токсичные соединения, активные против нематод [74].

Распознавание хозяев и адгезия грибов к кутикуле нематод или яичной оболочке – это первые шаги к заражению. Исследователи предполагают, что секретлируемые грибами ферменты играют важную роль во время инвазии нематод грибами. В частности, присутствие внеклеточных гидролитических ферментов, таких как хитиназы, коллагеназы и протеазы, необходимо для проникновения в кутикулу нематод [75]. Проникновение обычно сопровождается перевариванием содержимого, что приводит к образованию биомассы грибов внутри, а затем и снаружи нематод. Грибы-хищники обычно не зависят от хозяина и могут улавливать многие виды почвенных нематод, в то время как эндопаразитические грибы обладают некоторой специфичностью к хозяину [76].

Другой причиной синтеза нематодных соединений является способность этих соединений обездвиживать некоторые виды нематод, питающихся грибными колониями. Известно, что некоторые грибы, не являющиеся нематофагами, синтезируют токсины, но они просто парализуют свои цели и не потребляют их. Так *Climacodon septentrionalis* продуцирует токсины, которые парализуют нематод рода *Aphelenchoides* и уничтожают их позже [77].

В различных регионах мира зарегистрировано около 380 видов **грибов-хищников**, включая роды *Arthrobotrys*, *Cystopage*, *Dactylellina*, *Dactylella*, *Drechslerella*, *Hohenbuehelia*, *Hyphoderma*, *Monacrosporium*, *Nematoctonus*, *Orbilina*, *Stylopaga*, *Tridentaria*, *Tripasporina* и *Zoophagus*. Для грибов, способных к поражению нематод, отмечено несколько типов улавливающих конструкций: в том числе сужающиеся кольца и пять типов адгезивных ловушек (сидячие клейкие ручки, выступающие клейкие ручки, липкие сетки, липкие столбики и кольца), все они произошли от вегетативных гиф [78].

Несмотря на разнообразный морфогенез, разные виды ловушек нематод имеют две структурные особенности, которые отличаются от вегетативных гиф. Первый – наличие многочисленных цитозольных органелл, широко известных как плотные тела. Их функции связаны с «разрушением» нематоды и поставкой энергии и структурных компонентов в гифы. Второй характерной чертой клеевых ловушек (колонн, сеток и ручек) является наличие обширных слоев внеклеточных полимеров, важных для адгезии ловушек на поверхность нематод. Обе эти особенности представляют ключевые факторы адаптации грибов при отлове нематод [79]. Предположительно, молекулярным сигналом для распознавания добычи и запуска образования ловушки служат аскарозиды, представляющие собой высококонсервативное семейство небольших молекул, секретируемых многими видами почвенных нематод [75].

Способность ловить нематод делает грибы-хищники привлекательными кандидатами для борьбы с фитопаразитическими нематодами. Так, в 2015 г. была впервые обнаружена активность *Aspergillus awamori* в отношении *M. incognita*. Установлено, что гриб способен образовывать гифальные кольца, которые заканчиваются открытой сужающейся петлей, захватывающей нематод. Нематоды погибали через 4 ч после попадания в ловушку, а гифы проникли в нематоду. При оценке хищной активности *A. awamori* против *M. incognita* на растениях томата в горшках было отмечено, что гриб снижает популяцию *M. incognita* по сравнению с необработанным контролем на 30 %, количество яиц – на 40 % [80].

Команда ученых из Бразилии сообщила о способности *Monacrosporium thaumasium* продуцировать ферменты группы протеаз, обладающих нематотицидной активностью в отношении яиц *M. javanica* [81]. Хитиная активность в отношении *Heterodera schachtii* была отмечена у *Stropharia rugosoannulata* и *Lecanicillium muscarium* [82].

В 2019 г. проведены исследования влияния *Arthrobotrys oligospora* на поражение растений кофе и черного перца во Вьетнаме. В ходе исследований установлено, что плотность *M. incognita* и *Pratylenchus coffea* в почве снижалась до 59 % и 51 % в полевом эксперименте [83]. Эффективность *A. oligospora* в отношении *M. incognita* была подтверждена в исследованиях 2021 г. Внесение суспензии гриба в почву, зараженную *M. incognita*, снижало образование галлов на растениях томата в два раза по сравнению с контролем. Микроскопические исследования показали, что *A. oligospora* образует различные формы ловушек и клеящих устройств, в которых попадают личинки нематоды [84].

Но, несмотря на эффективность применения хищных грибов в отношении нематод в лабораторных условиях, до сих пор очень мало коммерческих продуктов на их основе. На активность этих грибов могут влиять pH почвы, влажность, температура и количество питательных веществ. Кроме того, их медленное развитие и потребность в большом количестве пищи, иногда очень специфичной, не позволяют широко применять их в биоконтроле в полевых условиях. Так, на сегодняшний день во Франции разработано только два коммерческих биологических нематотицида на основе *Arthrobotrys irregularis*, *A. oligospora* и *A. robusta* – «Royal 300» и «Royal 350» [85].

Эндопаразитические грибы – это группа грибов, которые поражают нематод, главным образом, конидиями (*Drechmeria coniospora*), пищевыми спорами (*Harposporium spp.*), адгезивными спорами (*Nematotonus concurrens*) или зооспорами (*Catenaria anguillulae*). Большинство из примерно 50-ти видов эндопаразитов – облигатные паразиты с широким кругом хозяев. Их споры либо прилипают к кутикуле нематоды, либо проглатываются хозяином, а затем прорастают внутри тела нематоды, что в конечном итоге приводит к ее гибели [86].

Представители *Harposporium* имеют приятные на вкус конидии, морфологически адаптированные к проглатыванию. При этом нематоды со стилетами не могут заглатывать споры *Harposporium*. *C. anguillulae* производит зооспоры с единственным задним жгутиком, которые прикрепляются к определенному участку нематоды. Они проникают в тело нематоды, образуя спорангии. У *Myzocyttium biflagellate* зооспоры выходят через эвакуационные трубки, образованные спорангиями, находящимися внутри хозяина [87].

На сегодняшний день о потенциале коммерциализации и применения эндопаразитов нематод в биоконтроле известно очень мало.

Грибы, **паразитирующие на нематодах**, являются обычными почвенными сапрофитами, поражающими в первую очередь малоподвижные стадии (стадии самки и яйца) нематод или корневых нематод, таких как *Heterodera*, *Globodera*, *Meloidogyne*. Наиболее распространены *Lecanicillium lecanii*, *Pochonia chlamydosporia*, *P. rubescens*, *Catenaria auxiliaris* и др. Агрессории или шаровидные слизистые выступы образуются, когда гифы гриба контактируют с яйцами. Далее протеазы вызывают ферментативные нарушения трехслойной оболочки яйца. На ранней стадии инфекции гифы полностью занимают эмбрион в яйце и вакуолизируются после употребления содержимого [88].

Проникновение облегчается внеклеточными ферментами, такими как хитиназы и протеазы. Учеными из Великобритании отмечено, что гифы гриба *P. chlamydosporia* покрывают яйца нематод *M. incognita* и разрушают внутреннее содержимое при помощи смеси протеаз, тем самым снижая численность нематоды на растениях томата в лабораторных и тепличных экспериментах [89].

P. chlamydosporia и *P. lilacinum* являются одними из наиболее изученных биологических агентов, направленных на биоконтроль нематод. На основе *P. chlamydosporia* разработаны такие препараты, как «KlamiC», зарегистрированный для применения в Латинской Америке и «Xianchongbike», производящийся в Америке, Африке, Европе и Китае. *P. lilacinum* послужил основой для препаратов «BIOACTWG» (Бельгия), «BIOCON» (Филиппины), «Bio-Nematon» (Индия), «Yorker» (Индия), «Miexianning» (Китай), «PIPlus» (Южная Африка), «Meloscon» (Германия) и др. [90].

Эффективность препаратов подтверждена многочисленными исследованиями. Так, обработка растений томата препаратом «BIOACTWG» снижала распространение личинок *M. incognita* в почве на 60 % по сравнению с контролем [91]. «Meloscon» способствовал снижению количества яиц *H. Glycines* на единицу биомассы корня растений сои [92]. При применении препарата «Bio-Nematon» отмечено снижение популяции *M. incognita* на 40 % на растениях томата [93].

Токсинообразующие грибы выделяют токсины, иммобилизующие нематод перед проникновением гиф через кутикулу. Их разнообразные структуры в основном относятся к алкалоидам, хинонам, изоэпоксидонам, пиранам, фуранам, пептидам, макролидам, терпеноидам, жирным кислотам, дикетопиперазинам, афталинам, простым ароматическим соединениям и др. [94].

Beauveria bassiana (Bals.-Criv.) Vuill. является важным патогенным грибом, продуцирующим биоактивное вещество боверицин, обладающее нематотической активностью в отношении ряда фитопаразитических нематод. Установлено, что

внесение суспензии *B. bassiana* обеспечивало смертность 99 % личинок *M. incognita*, 64 % личинок *A. bessey*, и 98 % личинок *H. glycines* [95].

Доказано, что *Streptomyces avermectilis* продуцирует авермектины, оказывающие антибиотическое действие в отношении *Meloidogyne spp.* Антибиотик ингибирует синтез РНК и, как следствие, уменьшает количество яиц [96]. Препарат «Фитоверм», на основе метаболитов *S. avermectilis* на сегодняшний день является единственным бионематицидом, зарегистрированным в Государственном каталоге пестицидов и агрохимикатов, разрешенных для применения в РФ [97].

Новый класс сильнодействующих нематицидных термолидов был выделен из термофильного гриба *Talaromyces thermophilus*. Термолиды А и В показали высокую активность против *M. incognita*, *Bursaphelenches siylophilus*, *Panagrellus redivevus*, аналогичную с авермектинами [98].

Брефельдин А идентичен двум известным химическим веществам – аскотоксину и декумбину. Проявил высокую нематицидную активность в отношении *A. aceti*. Впервые он был получен из *Penicillium decumbens*, а затем обнаружен у других видов грибов, включая *P. brefeldianis*, *P. camemberti*, *Hemicarpenales paradoxus*, *Alternaria carthami*. Терпеноид фумагиллин, выделенный из *P. nigricans*, был умеренно активен в отношении нематоды *A. aceti*. Глиотоксин был выделен из *Gliocladium fimbriatum*, *Penicillium sp.* и др. [94].

Триходермин был выделен из этилацетатного экстракта *Trichoderma sp.* Соединение обеспечивает 95 % смертность *P. redivivus*. Триходермин обнаружен у нескольких видов *Trichoderma*, включая *T. viride*, *T. harzianum*, *T. longibrachiatum* и *T. reesei* [99]. Кроме того, грибы рода *Trichoderma* способны синтезировать внеклеточные ферменты, такие как хитиназа и протеаза, которые позволяют грибу проникать в яйца, напрямую воздействуя на очень многочисленные структурные компоненты яичной оболочки, тем самым уменьшая количество яиц, способных к вылуплению. В частности, *T. longibrachiatum* оказывает сильное ингибирующее действие на вылупление цист, продуцируемых *H. avenae*. На основе грибов рода *Trichoderma* разработаны коммерческие эффективные бионематициды: «Romulus» (Южная Африка), «Ecosom-ТН» (Индия), «Commander Fungicide» (Индия), «Trichobiol» (Колумбия), «Trifisol» (Колумбия) [100].

Исследования показали, что применение *Fusarium oxysporum* на растениях банана снижало численность нематод *Pratylenchus goodeyi* и *Helicotylenchus multincinctus* до 45 %, при этом обеспечивая дополнительный урожай в 35 % [101]. Предположительно нематицидный эффект *F. oxysporum* может быть вызван синтезом летучих органических соединений, таких как кариофиллен, бутилированный гидрокситолуол и акорадиен [102].

Научными центрами Новой Зеландии проведено исследование нематицидного действия аскомицета *Myrothecium verurruccaria*. Его применение уменьшает количество яиц, блокирует развитие и даже убивает нематод. Основными метаболитами аскомицета, оказывающими нематицидный эффект, являются лабдановые дитерпены и 2,4-динитрофениловый эфир тиоциановой кислоты [103]. *M. verurruccaria* является действующим веществом биопрепарата «DiTera» (США), обладающего ростстимулирующей и нематицидной активностью [104].

Бактерии-антагонисты. В ходе многочисленных исследований выявлены активные штаммы бактерий-антагонистов, обладающие высокой нематицидной активностью в сочетании с высокой биологической и хозяйственной эффективностью. Особым вниманием со стороны специалистов пользуются штаммы бактерий родов *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Pasteuria*, *Azotobacter*, *Clostridium*, *Desulfovibrio*, *Serratia* [105].

Подавление фитопаразитических нематод с помощью бактерий достигается с помощью различных механизмов, основанных на способности микробов эффективно конкурировать за экологическую нишу, колонизировать поверхность растений и

производить нематцидные и антимикробные соединения (антибиотики, токсины, сидерофоры, гидролитические ферменты и др.). Косвенно бактерии могут усиливать защитные механизмы растения-хозяина, стимулируя индуцированную системную устойчивость. Также, бактерии потребляют корневые экссудаты, тем самым предотвращая распознавание нематодой точки проникновения к корню [106].

Члены семейства Bacillaceae продуцируют литические ферменты (протеазы, хитиназы, коллагеназы, липазы), которые влияют на разные этапы жизненного цикла нематод. Способность продуцировать литические ферменты была также зарегистрирована у представителей *Serratia*, *Corynebacterium* и *Stenotrophomona* [107]. Кроме того, бациллы продуцируют липопептиды, оказывающие нематцидный эффект – сурфактин, бацилломицин D, фенгицин, итурин и бактериоцин. Ферменты могут вызывать повреждение яичной оболочки нематод, состоящей из белковой матрицы и хитинового слоя, а также кутикулы нематод, основу которой составляет белковая мембрана [108]. Ферментативная активность (хитиназы и протеазы) супернатанта культуры *B. megaterium* обеспечивала нематцидный эффект в диапазоне 21–30 % в отношении личинок *Meloidogyne sp.* и 30–37 % в отношении яиц [109]. Отмечено, что внесение в суспензию *Meloidogyne sp.* жидких культур на основе штаммов *S. marcescens*, синтезирующих хитиназу, протеазу и желатиназу, способствовало лизису пищевода и кутикулы, что обеспечивало смертность 98 % нематод [110]. При изучении штаммов *P. aeruginosa*, *Paenibacillus polymyxa*, *Lysinibacillus sphaericus*, *B. cereus*, *B. subtilis* и *Achromoxydans xylox* как потенциальных агентов биоконтроля, было обнаружено, что ферментационный фильтрат исследуемых штаммов обеспечивал ингибирование яиц *M. incognita* на 62–77 % по сравнению с контролем. При этом происходила аномальная деформация оболочки и повышенная вакуолизация [111].

Такие ферменты, как фенилаланинаммиаклиаза, полифенолоксидаза, пероксидаза, супероксиддисмутаза, липоксигеназа, каталаза, способствуют развитию системной устойчивости растений. Эти ферменты инициируют индукцию устойчивости за счет продукции фитоалексинов и фенольных соединений. Подобная индуцированная устойчивость достигается за счет механического и физического укрепления клеточной стенки, отложения каллозы и накопления фенольных соединений или путем синтеза нескольких биохимических соединений, активируемых в реакции защиты, а именно: липополисахаридов, сидерофоров, салициловой и жасмоновой кислот, и других вторичных метаболитов [112]. В ходе исследований нематцидных свойств штамма *B. simplex* в отношении *H. glycines* установлено, что при внесении суспензии *B. simplex* в почву, зараженную нематодой, растения сои усиливали синтез таких нематцидных соединений как 4-винилфенол, метионин, пиперин и пальмитиновая кислота [113]. В исследованиях 2021 г. отмечено, что применение жидкой культуры на основе *P. fluorescens* способствовало развитию устойчивости растений огурца и томата в отношении *M. javanica* за счет увеличения синтеза растениями пероксидазы, полифенолоксидазы, каталазы, изопероксидазы [114].

Аммиак, выделяющийся во время разложения азотистых органических соединений аммонифицирующими бактериями, токсичен для нематод и помогает уменьшить их популяции. Производство аммиака ризобактериями было включено в стратегии отбора штаммов со способностями биологического контроля, поскольку это соединение может не только контролировать нематод, но и служить источником азота для растений, улучшая питание растений, повышая урожайность и вызывая устойчивость растений к фитопатогенам [115].

Представители рода *Pseudomonas* продуцируют глюканазы, целлюлазы и пектиназы. Кроме того, у *P. fluorescens* обнаружена способность увеличивать выработку антибиотиков, которые подавляют проникновение фитонематод путем

изменения выделения корневых эксудатов, изменяющих поведение нематод (полисахариды и аминокислоты) [116].

Сообщалось, что цианистый водород, выделяемый представителями *Pseudomonas*, и сульфид водорода, выделяемый бактериями рода *Bacillus*, проявляет нематотическое действие в отношении галловых и цистовых нематод, ингибируя их митохондриальные цитохромоксидазы [117].

Pasteuria spp. известны своей способностью подавлять патогенные нематоды растений с помощью двух механизмов. Первый основан на прикреплении спор к поверхности нематод в ювенильной фазе, что приводит к предотвращению движения к корню растения. Второй – клетки *Pasteuria* проникают в тело нематод и локализуются с высокой плотностью внутри псевдоцелома, влияя на эмбриогенетические процессы и нарушая воспроизводство хозяина [118].

Бактерия-нематофаг *B. nematocida* заражает нематод, используя механизм, подобный «трянскому коню». Эта бактерия может выделять сильнодействующие летучие органические соединения, такие как 2-гептанон, которые гораздо более привлекательны для нематод, чем таковые из обычных бактерий. После проглатывания нематодами бактерия создает колонии в их кишечном тракте и выделяет факторы вирулентности в виде протеаз, вызывая гибель нематод [119].

Бактерии-антагонисты как основа бионематотических препаратов обладают такими достоинствами, как возможность использования вместе с неорганическими и органическими удобрениями, микроэлементами и некоторыми фунгицидами, гербицидами и пестицидами для приготовления баковых смесей. За последние три десятилетия исследователи подготовили различные типы составов бионематотиков, которые были коммерциализованы на мировом рынке. Так, активно продаются препараты на основе бактерий родов *Bacillus* – «Bio Start» (США), «Stanes Sting» (Индия и Египет), «Quartzo» (Бразилия), «Nemix C» (Бразилия), «Presense» (Бразилия), «BioNem-WP» (Израиль), «VOTiVOWP» (Германия), «Onix» (Бразилия); *Pasteuria* – «Econem» (Япония и США), «ClarivaPN» (Бразилия); *Burkholderia cepacia* – «DenuBluecircle» (США); *S. marcescens* – «Nemaless» (Египет); *P. fluorescens* – «Sheathguard» (Индия) [120], проявившие высокую эффективность в отношении фитопаразитических нематод. Так, «BioNem» способствовал снижению образования галлов *M. incognita* на растениях томата на 91 %, популяция нематод сократилась на 76 %, а количество яиц – на 45 % [121]. Применение препарата «Stanes Sting» на мандарине снижало развитие *Tylenchulus semipenetrans* на 74 % по сравнению с контролем [122]. А его внесение в почву на поле с картофелем обеспечивало снижение количества галлов и яиц *M. arenaria* на 45 % и 71% соответственно [123].

Но, несмотря на многообещающие результаты лабораторных и тепличных исследований, полевые исследования показывают низкую эффективность и существуют различия в полученных результатах в разные годы и для разных культур. Одна из основных причин таких различий объясняется тем, что эксперименты проводятся в контролируемых условиях лаборатории и теплицы, тогда как на полевые исследования влияет множество биотических и абиотических факторов. Неоднородность почвы – одно из главных препятствий, при котором внесенные бактерии иногда не могут найти нишу, обеспечивающую их существование. Эти бактерии должны конкурировать с нативной микробиотой, часто лучше приспособленной к составу питательных веществ и пространству. Они не могут выдержать этой конкуренции с аборигенной микробиотой и, как следствие, вскоре после инокуляции, популяция бактерий быстро сокращается. Таким образом, необходима разработка препаративных форм, способствующих лучшей адаптации микроорганизмов-антагонистов в почве [124].

Вирусы фитопаразитических нематод. Хотя бактериальные и грибные патогены фитонематод были идентифицированы и изучены, мало что известно о

вирусных патогенах нематод. Так, нематоды из родов *Longidorus*, *Trichodorus* и *Xiphinema* являются переносчиками вирусов в растения, однако эти вирусы не заражают нематод, а просто прикрепляются к пищеводу и отслаиваются каждый раз, когда нематода линяет. На сегодняшний день установлено, что цистовые нематоды могут быть инфицированы вирусами семейств Bunyaviridae и Rhabdoviridae [125] и недавно предложенного семейства Nyamiviridae [126]. В 2014 г. обнаружен вирус SbCNSV-5, представляющий собой РНК-вирус из семейства Flaviviridae, поражающий *H. glycines* как в теплицах, так и на соевых полях. Наблюдение за тем, что SbCNSV-5 присутствует на всех стадиях развития нематоды, включая яйцеклетки, ювенильных особей и взрослых самок, предполагается, что вирус передается трансвариально следующему поколению нематод. Кроме того, присутствие SbCNSV-5 в мужских особях указывает на то, что вирус также может передаваться половым путем [127]. Позже у *H. glycines* было обнаружено еще четыре вируса: ScNV, ScPV, ScRV и ScTV, способных инфицировать разные стадии жизненного цикла нематоды [128]. У *H. schachtii* был обнаружен РНК-вирус SbCNSV1, способный поражать яйца и ювенильные стадии нематоды [129].

В 2011 г. был обнаружен вирус Orsay – первый вирус, естественным образом заражающий *Caenorhabditis elegans* Maupas в дикой природе. Также были обнаружены два других вируса нематод, инфицирующих *C. briggsae* – Santeuil и Le Blanc. Все три вируса вызывают аномальные нарушения морфологии кишечника без очевидного влияния на продолжительность жизни или размер яиц. Анализ генетической последовательности показал, что вирусы связаны с семейством Nodaviridae [130].

Учеными из США обнаружен вирус RLNV1, поражающий мигрирующую нематоду *P. penetrans*. Вирус широко распространен в США и Канаде и поражает популяции *P. penetrans*, собранные из различных сельскохозяйственных культур в Северной Америке [131].

Полученные данные могут послужить основой для разработки бионематицидов на основе вирусов для защиты сельскохозяйственных культур от фитопаразитических нематод.

Заключение

Анализ научных публикаций по исследованной теме показал, что фитопаразитические нематоды являются вредителями, способными наносить существенный ущерб сельскохозяйственным культурам всех семейств. В ходе анализа литературных источников установлено, что на сегодняшний день обнаружено большое количество бактерий и грибов, способных проявлять нематицидный эффект как в лабораторных, так и в тепличных условиях. Обнаружено, что для обеих групп микроорганизмов существует несколько механизмов действия, таких как хищничество, паразитизм, конкуренция и др. Установлено, что грибы и бактерии синтезируют метаболиты различной природы, обладающие нематицидным эффектом: токсины, литические ферменты, антибиотики, сидерофоры. Однако отмечено, что в полевых условиях применение микробов-антагонистов не всегда оказывает заявленный эффект по причине низкой адаптации лабораторных штаммов бактерий и грибов к условиям почвенной среды и низкой конкурентоспособности с аборигенной микробиотой.

На сегодняшний день найдено мало вирусов, способных поражать нематоды. И если создание препаратов на основе энтомопатогенных вирусов против насекомых-вредителей активно развивается, то препаратов на основе вирусов против нематод нет и это направление, возможно, будет весьма перспективным.

Исследования выполнены согласно Государственному заданию № 075-00376-19-00 Министерства науки и высшего образования РФ в рамках НИР по теме № 0686-2019-0009.

Литература

1. El-Sagheer A. M. Plant responses to phytonematodes infestations // In book: Plant health under biotic stress // Ed. by Ansari R., Mahmood I. Singapore: Springer, 2019. P. 161–175. DOI: 10.1007/978-981-13-6040-4_8.
2. Aydinli G., Mennan S. Identification of root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.) from greenhouses in the Middle Black Sea Region of Turkey // Turkish Journal of Zoology. 2016. Vol. 40. No. 5. P. 675–685. DOI: 10.3906/zoo-1508-19.
3. Prasad B. D. N., Subramanyam B., Lakshmipathi R. N., Rizwan A. A., Rizvi R., Sumbul A., Mahmood I., Susheelamma N., Rachmi C. M. Utilization of beneficial microorganisms in sustainable control of phytonematodes // In book: Management of phytonematodes: recent advances and future challenges // Ed. by Ansari R., Rizvi R., Mahmood I. Singapore: Springer, 2020. P. 317–337. DOI: 10.1007/978-981-15-4087-5_14.
4. Shah M. M., Mahmood M. Introductory chapter: nematodes – a lesser known group of organisms // In book: Nematology – Concepts, Diagnosis and Control. 2017. P. 1. DOI: 10.5772/intechopen.68589.
5. Рысс А. Ю. Происхождение фитопаразитизма нематод и их коэволюция с хозяевами и переносчиками (на примере афеленхоидных нематод) // В книге: Коэволюция паразитов и хозяев. Коллективная монография. Труды Зоологического института РАН // Под ред: Галактионова К.В. Санкт-Петербург: ЗИН РАН, 2016. С. 127–159.
6. Rehman S., Gupta V. K., Goyal A. K. Identification and functional analysis of secreted effectors from phytoparasitic nematodes // BMC Microbiology. 2016. Vol. 16. Art. No. 48. DOI: 10.1186/s12866-016-0632-8.
7. Devi T. S., Das D., Ansari R. A., Rizvi R., Sumbul A., Mahmood I. Role of organic additives in the sustainable management of phytoparasitic nematodes // In book: Management of phytonematodes: recent advances and future challenges // Ed. by Ansari R., Rizvi R., Mahmood I. Singapore: Springer, 2020. P. 279–295. DOI: 10.1007/978-981-15-4087-5_12.
8. Mesa-Valle C. M., Garrido-Cardenas J. A., Cebrian-Carmona J., Talavera M., Manzano-Agugliaro F. Global research on plant nematodes // Agronomy. 2020. Vol. 10. No. 8. P. 1148. DOI: 10.3390/agronomy10081148.
9. Mitiku M. Plant-parasitic nematodes and their management: a review // Journal of biology, agriculture and healthcare. 2018. Vol. 8. No. 1. P. 34–42.
10. Sánchez Monge G. A., Flores L., Salazar L., Hocland S., Bert W. An updated list of the plants associated with plant-parasitic *Aphelenchoides* (Nematoda: *Aphelenchoididae*) and its implications for plant-parasitism within this genus // Zootaxa. 2015. Vol. 4013. No. 2. P. 207–224. DOI:10.11646/zootaxa.4013.2.3.
11. Global Biodiversity Information Facility (GBIF). GBIF Backbone Taxonomy. GBIF Secretariat. 2016. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://www.gbif.org/species/2284354> (дата обращения 08.02.2021).
12. Kohl L. M. Foliar nematodes: a summary of biology and control with a compilation of host range // Plant health progress. 2011. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://apsjournals.apsnet.org/doi/pdf/10.1094/PHP-2011-1129-01-RV> (дата обращения 08.02.2021).
13. Фитопаразитические нематоды России // Под ред. Зиновьева С. В., Чиждова В. Н. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. С. 159–161.
14. Tülek A., Ates S. S., Akin K., Surek H., Kaya R. Kepenekci I. Determining yield losses in rice cultivars resulting from rice white tip nematode *Aphelenchoides besseyi* in field condition // Pakistan journal of nematology. 2014. Vol. 32. P. 149–154.
15. Cheng X., Xiang Y., Xie H., Xu C.-L., Xie T.-F., Zhang C., Li Y. Molecular characterization and functions of fatty acid and retinoid binding protein gene (*Ab-far-1*) in *Aphelenchoides besseyi* // PLOS ONE. 2013. Vol. 8. Art. No. e66011. DOI: [10.1371/journal.pone.0066011](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0066011).
16. Сударикова С. В., Худякова Е. А. Рисовая листовая нематода *Aphelenchoides besseyi*: потенциальная опасность для Российской Федерации // Карантин растений. Наука и практика. 2017. № 2 (20). С. 12–16.
17. Lubis N., Lisnawita Safni I. The effect of the rice white tip nematode, *Aphelenchoides besseyi* Christie, on the yield components of rice cultivars in a glasshouse condition // IOP Conference. Series “Earth and Environmental Science”. London: IOP Publishing, 2020. Art. No. 012178. DOI: 10.1088/1755-1315/454/1/012178.
18. Oliveira C. J., Subbotin S. A., Álvarez-Ortega S., Desaeger J., Brito J. A., Xavier K. V., Freitas L. G., Vau S., Inerra R. N. Morphological and molecular identification of two florida populations of foliar nematodes (*Aphelenchoides* spp.) isolated from strawberry with the description of *Aphelenchoides pseudogoodeyi* sp. n. (Nematoda: *Aphelenchoididae*) and notes on their bionomics // Plant Disease. 2019. Vol. 103. No. 11. P. 2825–2842. DOI: 10.1094/PDIS-04-19-0752-RE.
19. Chaves N., Cervantes E., Zabalgogezcoa I., Araya C. *Aphelenchoides besseyi* Christie (Nematoda: *Aphelenchoididae*), agente causal del amachamiento del frijol común // Tropical Plant Pathology. 2013. Vol. 38. P. 243–252. DOI: 10.1590/S1982-56762013005000009.

20. Cui R. Q., Zhao L. R., Zhong G. Q. A rapid method to detect *Aphelenchoides ritzemabosi* by PCR // Acta agriculturae universitatis jiangxiensis. 2010. Vol. 32. P. 714–717.
21. Бабич А. А., Бабич А. Г. Видовой состав и структура комплекса фитонематод цветочно-декоративных растений в условиях Голосеевского парка города Киева // Российский паразитологический журнал. 2018. Т. 12. № 2. С.91–94. DOI: 10.31016/1998-8435-2018-12-2-91-94.
22. Wang D. W., Xu C. L., Bai Z. S., Li J.-Y., Han Y.-C., Zhao L.-R., Xie H. Development of a loop-mediated isothermal amplification for rapid diagnosis of *Aphelenchoides ritzemabosi* // European Journal of Plant Pathology. 2019. Vol. 155. P. 173–179. DOI: 10.1007/s10658-019-01759-2.
23. Kohl L. M., Warfield C. Y., Benson D. M. Population dynamics and dispersal of *Aphelenchoides fragariae* in Nursery-grown Lantana // Journal of Nematology. 2010. Vol. 42. No. 4. P. 332–341.
24. Pethybridge S. J., Gorny A., Hoogland T., Jones L., Hay F., Smart C., Abawi G. Identification and characterization of *Ditylenchus* spp. populations from garlic in New York State, USA // Tropical Plant Pathology. 2016. Vol. 41. P. 193–197. DOI: 10.1007/S40858-016-0083-7.
25. Бутенко К. О., Шестеперов А. А. Методические положения по изучению путей распространения и факторов передачи возбудителей дитиленхозов тюльпанов, ирисов и других декоративных и сельскохозяйственных культур // Российский паразитологический журнал. 2015. № 1. С. 87–94.
26. Mimeo B., Lord E., Véronneau P.Y., Masonbrink R., Yu Q., Akker S. E. D. The draft genome of *Ditylenchus dipsaci* // Journal of Nematology. 2019. Vol. 51. P. 1–3. DOI: 10.21307/jofnem-2019-027.
27. Yavuzaslanoglu E., Ates Sonmezoglu O., Genc N., Akar Z., Terzi B. Molecular characterization of *Ditylenchus dipsaci* on onion in Turkey // European Journal of Plant Pathology. 2018. Vol. 151. P. 195–200. DOI: 10.1007/s10658-017-1366-7.
28. Yavuzaslanoglu E., Dikici A., Elekcioğlu İ. H. Effect of *Ditylenchus dipsaci* Kühn, 1857 (*Tylenchida: Anguinidae*) on onion yield in Karaman Province, Turkey // Turkish Journal of Agriculture and Forestry. 2015. Vol. 39. No. 2. P. 227–233. DOI: 10.3906/tar-1404-133.
29. Расулов Ш. А., Гасанов А. Р. Зараженность стеблевой нематодой клубней картофеля на рынке № 2 г. Махачкала // Вестник СПИ. 2018. № 1 (25). С. 9–21.
30. Рябцева Н. А. Дитиленхоз картофеля в зависимости от разновидности сорта // Вестник АГАУ. 2015. № 6 (128). С. 31–35.
31. Wang H., Mao J., Li R., Luo D., Zhao G., Li H. A culture technique for *Ditylenchus destructor* on sweet potato (*Ipomoea batatas*) // Nematology. 2016. Vol. 18. No. 4. P. 501–503. DOI:10.1163/15685411-00002969.
32. Романенко Н. Д., Петруня И. В., Таболин С. Б. К вопросу о современных методах идентификации видов нематод-вирусоносителей // Теория и практика борьбы с паразитарными болезнями. 2015. № 16. С. 356–359.
33. Романенко Н. Д., Упадышев М. Т., Метлицкая К. В. Оценка поражаемости смородины неповирусами и нематодами-векторами в центральном регионе РФ // Плодоводство и ягодоводство России. 2016. № 46. С. 343–346.
34. Сергеева О. В., Разуваева К. П. Методы выделения и идентификации почвенных нематод семейства *Longidoridae* в условиях карантинных лабораторий // Известия Санкт-Петербургского государственного аграрного университета. 2019. № 54. С. 69–73.
35. Subbotin S. A., Rogozhin E. A., Chizhov V. N. Molecular characterisation and diagnostics of some *Longidorus* species (*Nematoda: Longidoridae*) from Russia and other countries using rRNA genes // European Journal of Plant Pathology. 2014. Vol. 138. P. 377–390. DOI: 10.1007/s10658-013-0338-9.
36. Palomares-Rius J. E., Cantalapedra-Navarrete C., Archidona-Yuste A., Subbotin S. A., Castillo P. The utility of mtDNA and rDNA for barcoding and phylogeny of plant-parasitic nematodes from *Longidoridae* (*Nematoda, Enoplea*) // Scientific Reports. 2017. Vol. 7. Art. No. 10905. DOI: 10.1038/s41598-017-11085-4.
37. Decraemer W., Palomares-Rius J. E., Cantalapedra-Navarrete C., Landa B. B., Duarte I., Almeida T., Vovlas N., Castillo P. Seven new species of *Trichodorus* (*Diphtherophorina, Trichodoridae*) from Spain, an apparent centre of speciation // Nematology. 2013. Vol. 15. No. 1. P. 57–100. DOI: 10.1163/156854112X645598.
38. Subbotin S. A., Vera I. C. D. P., Inserra R. N., Chizhov V. N., Decraemer W. Molecular characterisation of some stubby root nematodes (*Nematoda: Trichodoridae*) from the USA and other countries // Nematology. 2019. Vol. 22. No. 1 P. 39–52. DOI: 10.1163/15685411-00003279.
39. Козырева Н. И., Романенко Н. Д. Распространение нематод семейства Trichodoridae – переносчиков тобравирусом в московской области // Паразитология. 2008. Т. 42. № 5. С. 428–434.
40. Masonbrink R., Maier T. R., Muppirala U., Seetharam A. S., Lord E., Juvale P. S., Schmutz J., Johnson N. T., Korkin D., Mitchum M. G., Mimeo B., Eves-van den Akker S., Hudson M., Severin A. J., Baum T. J. The genome of the soybean cyst nematode (*Heterodera glycines*) reveals complex patterns of

duplications involved in the evolution of parasitism genes // BMC Genomics. 2019. Vol. 20. P. 119. DOI: 10.1186/s12864-019-5485-8.

41. Moens M., Perry R. N., Jones J. T. Cyst nematodes – life cycle and economic importance // In book: Cyst Nematodes, CABI. UK: Wallingford, 2018. P. 1–26. DOI: 10.1079/9781786390837.0000.

42. Zheng Q., Putker V., Govere A. Molecular and cellular mechanisms involved in host-specific resistance to cyst nematodes in crops // Frontiers in Plant Science. 2021. Vol. 12. P. 363. DOI: 10.3389/fpls.2021.641582.

43. Peng D. L., Peng H., Wu D. Q., Huang W. K., Ye W. X., Cui J. K. First report of soybean cyst nematode (*Heterodera glycines*) on soybean from Gansu and Ningxia China // Plant disease. 2016. Vol. 100. No. 1. P. 229–229. DOI: 10.1094/PDIS-04-15-0451-PDN.

44. Курдюкова Е. А., Курдюков А. Б. Репродуктивный потенциал карантинного вредителя сои – соевой нематоды *Heterodera glycines* в условиях Приморского края // Амурский зоологический журнал. 2021. Т. 13. № 1. С. 36–53. DOI: 10.33910/2686-9519-2021-13-1-36-53.

45. Сударикова С. В., Худякова Е. А. Опасный вредитель сои – соевая нематода *Heterodera glycines* // Карантин растений. Наука и практика. 2016. № 1(15). С. 38–42

46. Elhady A., Hallmann J., Heuer H. Symbiosis of soybean with nitrogen fixing bacteria affected by root lesion nematodes in a density-dependent manner // Scientific Reports. 2020. Vol. 10. P. 1619. DOI: 10.1038/s41598-020-58546-x.

47. Емельянова Н. А. Ситуация с золотистой картофельной нематодой в Рязанской области // Защита и карантин растений. 2018. № 12. С. 39–40.

48. Мироненко Н. В., Гавриленко Т. А., Хютти А. В., Афанасенко О. С. Потенциально опасные для отечественного картофелеводства карантинные виды и патотипы нематод: изменчивость популяций и генетика устойчивости картофеля // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2020. № 24(7). С. 705–721. DOI: 10.18699/VJ20.665.

49. Григорьев В. В., Филичкина Л. А. Золотистая картофельная нематода на территории Новгородской области // Защита и карантин растений. 2019. № 1. С. 27–28.

50. Toumi F., Waeyenberge L., Viaene N., Dababat A., Nicol J. M., Ogbonnaya F., Moens M. Development of two species-specific primer sets to detect the cereal cyst nematodes *Heterodera avenae* and *Heterodera filipjevi* // European Journal of Plant Pathology. 2013. Vol. 136. P. 613–624. DOI: 10.1007/s10658-013-0192-9.

51. Chen C., Cui L., Chen Y., Zhang H., Liu P., Wu P., Qiu D., Zou J., Yang D., Yang L., Liu H., Zhou Y., Li H. Transcriptional responses of wheat and the cereal cyst nematode *Heterodera avenae* during their early contact stage // Scientific Reports. 2017. Vol. 7. Art. No. 14471. DOI: 10.1038/s41598-017-14047-y.

52. Smiley R. W., Marshall J. M., Yan G. P. Effect of foliarly applied spirotetramat on reproduction of *Heterodera avenae* on wheat roots // Plant Disease. 2011. Vol. 95. No. 8. P. 983–989.

53. Jones J. T., Haegeman A., Danchin E. G., Gaur H. S., Helder J., Jones M. G., Kikuchi T., Manzanilla-López R., Palomares-Rius J.E., Wesemael W. M. L., Perry R. N. Top 10 plant-parasitic nematodes in molecular plant pathology // Molecular plant pathology. 2013. Vol. 14. No. 9. P. 946–961. DOI: 10.1111/mpp.12057.

54. Тагиев М. М. Галловые нематоды (*Meloidogyne*) на Апшеронском полуострове и борьба с ними // Успехи современной науки и образования. 2015. № 5. С. 22–24.

55. Palomares-Rius J. E., Escobar C., Cabrera J., Vovlas A., Castillo P. Anatomical alterations in plant tissues induced by plant-parasitic nematodes // Frontiers in Plant Science. 2017. Vol. 8. P. 1987. DOI: 10.3389/fpls.2017.01987.

56. Xiang N., Lawrence K. S., Donald P. A. Biological control potential of plant growth-promoting rhizobacteria suppression of *Meloidogyne incognita* on cotton and *Heterodera glycines* on soybean: a review // Journal of Phytopathology. 2018. Vol. 166. No. 7–8. P. 449–458. DOI: 10.1111/jph.12712.

57. Li C., Hua C., Hu Y., You J., Mao Y., Li J., Tian Z., Wang C. Response of soybean genotypes to *Meloidogyne incognita* and *M. hapla* in Heilongjiang Province in China // Russian Journal of Nematology 2016. No. 2. P. 89–98.

58. Akpheokhai I. L., Claudius-Cole A. O., Fawole B. Evaluation of some plant extracts for the management of *Meloidogyne incognita* on soybean (*Glycine max*) // World Journal of Agriculture Science. 2012. Vol. 8. No. 4. P. 429–435. DOI: 10.5829/idosi.wjas.2012.8.4.1658.

59. Mahesha H. S., Ravichandra N. G., Rao M. S., Narasegowda N. C., Sonyal S., Hotkar S. Bio-efficacy of different strains of *Bacillus* spp. against *Meloidogyne incognita* under *in vitro* // International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences. 2017. Vol. 6. No. 11. P. 2511–2517. DOI: 10.20546/ijcmas.2017.611.295.

60. Seo D. J., Kim K. Y., Park R. D., Kim D. H., Han Y. S., Kim T. H., Jung W. J. Nematicidal activity of 3, 4-dihydroxybenzoic acid purified from *Terminalia nigrovenulosa* bark against *Meloidogyne incognita* // Microbial Pathogenesis. 2013. Vol. 59. P. 52–59. DOI: 10.1016/j.micpath.2013.04.005.

61. Débia P. J. G., Bolanho B. C., Puerari H. H., Dias-Arieira C. R. *Meloidogyne javanica* parasitism and its impacts on the vegetative parameters, physicochemical composition, and antioxidant potential of beet // Pesquisa agropecuária Brasileira. 2019. Vol. 54. Art. No. e00695. DOI: 10.1590/S1678-3921.pab2019.v54.00695.
62. Wesemael W., Viaene N., Moens M. Root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.) in Europe // Nematology. 2011. Vol. 13. No. 1. P. 3–16. DOI: 10.1163/138855410X526831.
63. Wu X., Zhu X., Wang Y., Liu X., Chen L., Duan Y. The cold tolerance of the northern root-knot nematode, *Meloidogyne hapla* // PLoS ONE. 2018. Vol. 13. No. 1. Art. No. e0190531. DOI: 10.1371/journal.pone.0190531.
64. Осташева Н. А. Галловая нематода (*Meloidogyne hapla* Chitwood) – опасный паразит лекарственных, плодовых и субтропических культур на Черноморском побережье России и меры борьбы с ней // Субтропическое и декоративное садоводство. 2011. № 44. С. 236–240.
65. Grabau Z. J., Mauldin M. D., Habtweld A., Carter E. T. Nematicide efficacy at managing *Meloidogyne arenaria* and non-target effects on free-living nematodes in peanut production // Journal of Nematology. 2020. Vol. 52. P. 1–10. DOI: 10.21307/jofnem-2020-028.
66. Schmitt J., Bellé C., Jacques R. J. S., Cares J. E., Antonioli Z. I. Detection of *Meloidogyne arenaria* in cucumber in Rio Grande do Sul state, Brazil // Australasian Plant Disease Notes. 2018. No. 13. P. 8. DOI: 10.1007/s13314-018-0293-6.
67. Zhang S., Gan Y., Ji W., Xu B., Hou B., Liu J. Mechanisms and characterization of *Trichoderma longibrachiatum* T6 in suppressing nematodes (*Heterodera avenae*) in wheat // Frontiers in Plant Science. 2017. Vol. 8. P. 1491. DOI: 10.3389/fpls.2017.01491.
68. Giannakou I. O., Panopoulou S. The use of fluensulfone for the control of root-knot nematodes in greenhouse cultivated crops: efficacy and phytotoxicity effects // Cogent Food & Agriculture. 2019. Vol. 5. No. 1. Art. No. 1643819. DOI: 10.1080/23311932.2019.1643819.
69. Зиновьева С. В., Васюкова Н. И., Удалова Ж. В., Герасимова Н. Г. Участие салициловой и жасмоновой кислот в генетической и индуцированной устойчивости томатов при инвазии галловой нематодой *Meloidogyne incognita* (Kofoid, White, 1919) // Известия РАН. Серия Биологическая. 2013. № 3. С. 332–340. DOI: 10.7868/S0002332913030120.
70. Marrone P. G. Status and potential of bioprotection products for crop protection // In book: Recent Highlights in the Discovery and Optimization of Crop Protection Products. USA: Academic Press, 2021. P. 25–38. DOI: 10.1016/B978-0-12-816328-3.00015-5.
71. Stirling G. R. Biological control of plant-parasitic nematodes // In book: Diseases of Nematodes // Ed. by Poinar G. O. USA: CRC Press, 2018. P. 103–150. DOI: 10.1201/9781351071468.
72. Poveda J., Abril-Urias P., Escobar C. Biological control of plant-parasitic nematodes by filamentous fungi inducers of resistance: *Trichoderma*, *mycorrhizal* and endophytic fungi // Frontiers in Microbiology. 2020. Vol. 11. P. 992. DOI: 10.3389/fmicb.2020.00992.
73. Li J., Zou C., Xu J., Ji X., Niu X., Yang J., Huang X., Zhang K. Q. Molecular mechanisms of nematode-nematophagous microbe interactions: Basis for biological control of plant-parasitic nematodes // Annual Review of Phytopathology. 2015. Vol. 53. No. 1. P. 67–95. DOI: 10.1146/annurev-phyto-080614-120336.
74. Jiang X., Xiang M., Liu X. Nematode-trapping fungi // Microbiology Spectrum. 2017. Vol. 5. No. 1. P. 5–1. DOI: 10.1128/microbiolspec.FUNK-0022-2016.
75. Liang L. M., Zou C. G., Xu J., Zhang K. Q. Signal pathways involved in microbe-nematode interactions provide new insights into the biocontrol of plant-parasitic nematodes // Philosophical Transactions of the Royal Society B Biological Sciences. 2019. Vol. 374. No. 1767. Art. No. 20180317. DOI: 10.1098/rstb.2018.0317.
76. Zhang Y., Zhang K.-Q., Hyde K. The ecology of nematophagous fungi in natural environments // In book: Nematode-Trapping Fungi // Ed. by Zhang K.-Q., Hyde K. D. The Netherlands: Springer, 2014. P. 211–229. DOI: 10.1007/978-94-017-8730-7_4.
77. De Freitas Soares F. E., Sufiate B. L., de Queiroz J. H. Nematophagous fungi: far beyond the endoparasite, predator and ovicidal groups // Agriculture and Natural Resources. 2018. Vol. 52. No. 1. P. 1–8. DOI: 10.1016/j.anres.2018.05.010.
78. Su H., Zhao Y., Zhou J., Feng H., Jiang D., Zhang K. Q., Yang J. Trapping devices of nematode-trapping fungi: formation, evolution, and genomic perspectives // Biological Reviews. 2017. Vol. 92. No. 1. P. 357–368. DOI: 10.1111/brv.12233.
79. Ji X., Yu Z., Yang J., Xu J., Zhang Y., Liu S., Zou C., Li J., Liang L., Zhang K. Q. Expansion of adhesion genes drives pathogenic adaptation of nematode-trapping fungi // iScience. 2020. Vol. 23. Art. No. 101057. DOI: 10.1016/j.isci.2020.101057.
80. Cui R., Fan C., Sun X. Isolation and characterisation of *Aspergillus awamori* BS05, a root-knot-nematode-trapping fungus // Biocontrol Science and Technology. 2015. Vol. 25. No. 11. P. 1233–1240. DOI: 10.1080/09583157.2015.1040373.

81. De Souza Gouveia A., de Freitas Soares F. E., Morgan T., Sufiate B. L., Tavares G. P., Braga F. R., de Queiroz J. H. Enhanced production of *Monacrosporium thaumasium* protease and destruction action on root-knot nematode *Meloidogyne javanica* eggs // Rhizosphere. 2017. Vol. 3. P. 13–15. DOI: 10.1016/j.rhisph.2016.12.001.
82. Hussain M., Zouhar M., Rysanek P. Effect of some nematophagous fungi on reproduction of a nematode pest, *Heterodera schachtii*, and growth of sugar beet // Pakistan Journal of Zoology. 2017. Vol. 49. No. 1. DOI: 10.17582/journal.pjz/2017.49.1.189.196.
83. Hiep N. V., Ha N. T., Thuy T. T. T., Van Toan P. Isolation and selection of *Arthrobotrys nematophagous* fungi to control the nematodes on coffee and black pepper plants in Vietnam // Archives of Phytopathology and Plant Protection. 2019. Vol. 52. No. 7–8. P. 825–843. DOI: 10.1080/03235408.2019.1647694.
84. Soliman M. S., El-Deriny M. M., Ibrahim D. S., Zakaria H., Ahmed Y. The nematode trapping fungus *Arthrobotrys oligospora* Fresenius, a potential bio-control agent suppressing the root-knot nematode *Meloidogyne incognita* on tomato plants // Journal of Applied Microbiology. 2021. DOI:10.1111/JAM.15101.
85. Karakaş M. Nematode-Destroying Fungi: infection structures, interaction mechanisms and biocontrol // Communications Faculty of Sciences University of Ankara Series C – Biology. 2020. Vol. 29. No. 1. P. 176–201.
86. Kumar K. K. Fungi: A Bio-resource for the Control of Plant Parasitic Nematodes // In book: Agriculturally Important Fungi for Sustainable Agriculture. Fungal Biology // Ed. by Yadav A. N., Mishra S. S., Kour D., Yadav N., Kumar A. Switzerland: Springer, 2020. P. 285–311. DOI: 10.1007/978-3-030-48474-3_10.
87. Saxena G. Biological control of root-knot and cyst nematodes using Nematophagous fungi // In book: Root Biology. Soil Biology // Ed. by Giri B., Prasad R., Varma A. Switzerland: Springer, 2018. P. 221–237. DOI: 10.1007/978-3-319-75910-4_8.
88. Devi G. Utilization of nematode destroying fungi for management of plant-parasitic nematodes – a Review // Biosciences Biotechnology Research Asia. 2018. Vol. 15. No. 2. P. 377–396. DOI: 10.13005/bbra/2642.
89. Zhang Y., Li S., Li H., Wang R., Zhang K. Q., Xu J. Fungi–nematode interactions: diversity, ecology, and biocontrol prospects in agriculture // Journal of Fungi. 2020. Vol. 6. No. 4. P. 206. DOI:10.3390/jof6040206 w.
90. Manzanilla-López R. H., Esteves I., Finetti-Sialer M. M., Hirsch P. R., Ward E., Devonshire J., Hidalgo-Díaz L. *Pochonia chlamydosporia*: advances and challenges to improve its performance as a biological control agent of sedentary endo-parasitic nematodes // Journal of Nematology. 2013. Vol. 45. No. 1. P. 1–7.
91. Dahlin P., Eder R., Consoli E., Krauss J., Kiewnick S. Integrated control of *Meloidogyne incognita* in tomatoes using fluopyram and *Purpureocillium lilacinum* strain 251 // Crop Protection. 2019. Vol. 124. P. 104874. DOI: 10.1016/j.cropro.2019.104874.
92. Haarith D., Kim D. G., Chen S., Bushley K. E. Growth chamber and greenhouse screening of promising in vitro fungal biological control candidates for the soybean cyst nematode (*Heterodera glycines*) // Biological Control. 2021. Vol. 160. P. 104635. DOI:10.1016/j.biocontrol.2021.104635.
93. Hore J., Roy K., Maiti A. K. Evaluation of Bio-Nematon (*Purpureocillium lilacinum* 1.15 % WP) against root-knot nematode (*Meloidogyne incognita*) in tomato // Journal of Entomology and Zoology Studies. 2018. Vol. 6. No. 4. P. 1700–1704.
94. Li G. H., Zhang K. Q. Nematode-toxic fungi and their nematocidal metabolites // In book: Nematode-trapping fungi. Fungal diversity research series. Vol. 23. The Netherlands: Eds. Springer, 2014. P. 313–375. DOI: 10.1007/978-94-017-8730-7_7.
95. Zhao D., Liu B., Wang Y., Zhu X., Duan Y., Chen L. Screening for nematocidal activities of *Beauveria bassiana* and associated fungus using culture filtrate // African Journal of Microbiology Research. 2013. Vol. 7. No. 11. P. 974–978. DOI: 10.5897/AJMR12.2340.
96. Sharma M., Jasrotia S., Ohri P. Nematocidal potential of *Streptomyces antibioticus* strain M7 against *Meloidogyne incognita* // AMB Express. 2019. Vol. 9. P. 168. DOI: 10.1186/s13568-019-0894-2.
97. Государственный каталог пестицидов и агрохимикатов, разрешенных к применению на территории Российской Федерации. Часть I. М.: МСХ РФ, 2021. С. 136.
98. Guo J.-P., Zhu C.-Y., Zhang C.-P., Chu Y.-S., Wang Y.-L., Zhang J.-X., Wu D.-K., Zhang K.-Q., Niu X.-M. Thermolides, potent nematocidal PKS-NRPS hybrid metabolites from thermophilic fungus *Talaromyces thermophilus* // Journal of the American Chemical Society. 2012. Vol. 134. No. 50. P. 20306–20309. DOI: 10.1021/ja3104044.
99. Degenkolb T., Vilcinskas A. Metabolites from nematophagous fungi and nematocidal natural products from fungi as alternatives for biological control. Part II: metabolites from nematophagous basidiomycetes and non-nematophagous fungi // Applied Microbiology and Biotechnology. 2016. Vol. 100. No. 9. P. 3813–3824. DOI: 10.1007/s00253-015-7234-5.
100. Kumar G. Maharshi A., Patel J., Mukherjee A., Singh H. B., Sarma B. K. Trichoderma: a potential fungal antagonist to control plant diseases // SATSA Mukhapatra – Annual Technical Issue. 2017. Vol. 21. P. 206–218.

101. Waweru B., Turoop L., Kahangi E., Coyneb D., Dubois T., Non-pathogenic *Fusarium oxysporum* endophytes provide field control of nematodes, improving yield of banana (*Musa sp.*) // *Biological Control*. 2014. Vol. 74. P. 82–88 DOI: 10.1016/j.biocontrol.2014.04.002.
102. Gómez-Tenorio M. A., Tello J. C., Zanón M. J., de Cara M. Soil disinfestation with dimethyl disulfide (DMDS) to control *Meloidogyne* and *Fusarium oxysporum* f. sp. radicis-lycopersici in a tomato greenhouse // *Crop Protection*. 2018. Vol. 112. P. 133–140 DOI: 10.1016/j.cropro.2018.05.023.
103. Westerdahl B. B. Evaluation of trap cropping for management of root-knot nematode on annual crops // *Acta Horticulturae*. 2018. P. 141–146. DOI: 10.17660/ActaHortic.2020.1270.15.
104. Spence K. O., Lewis E. E. Biopesticides with complex modes of action: direct and indirect effects of DiTera® on *Meloidogyne incognita* // *Nematology*. 2010. Vol. 12. No. 6. P. 835–846. DOI: 10.1163/138855410X494251.
105. Gao H., Qi G., Yin R., Zhang H., Li C., Zhao X. *Bacillus cereus* strain S2 shows high nematicidal activity against *Meloidogyne incognita* by producing sphingosine // *Scientific Reports*. 2016. Vol. 06. No. 24. P. 28756. DOI: 10.1038/srep28756.
106. Raymaekers K., Ponet L., Holtappels D., Berckmans B., Cammue B.P.A. Screening for novel biocontrol agents applicable in plant disease management – a review // *Biological Control*. 2020. Vol. 144. Art. No. 104240. DOI: 10.1016/j.biocontrol.2020.104240.
107. Aballay E., Ordenes P., Mårtensson A., Persson P. Effects of rhizobacteria on parasitism by *Meloidogyne ethiopica* on grapevines // *European Journal of Plant Pathology*. 2013. Vol. 135. P. 137–145. DOI: 10.1007/s10658-012-0073-7.
108. Li X., Hu H.J., Li J.Y., Wang C., Chen S.L., Yan S.Z. Effects of the endophytic bacteria *Bacillus cereus* BCM2 on tomato root exudates and *Meloidogyne incognita* infection // *Plant Disease*. 2019. Vol. 103. P. 1551–1558. DOI: 10.1094 / PDIS-11-18-2016-RE.
109. Tran T. P. H., Wang S.-L., Nguyen V. B., Tran D. M., Nguyen D. S., Nguyen A. D. Study of novel endophytic bacteria for biocontrol of black pepper root-knot nematodes in the central highlands of Vietnam // *Agronomy*. 2019. Vol. 9. No. 11. P. 714. DOI: 10.3390/agronomy9110714.
110. Lubis K. S. I., Tantawi A. R., Murthi S. Isolation and characterization of rhizobacteria for biological control of root-knot nematodes in Indonesia // *Journal of ISSAAS*. 2018. Vol. 24. P. 67–81.
111. Soliman G. M., Ameen H. H., Abdel-Aziz S. M., El-Sayed G. M. *In vitro* evaluation of some isolated bacteria against the plant parasite nematode *Meloidogyne incognita* // *Bulletin of the National Research Centre*. 2019. Vol. 43. P. 171. DOI: 10.1186/s42269-019-0200-0.
112. Gamalero E., Glick B. R. The use of plant growth-promoting bacteria to prevent nematode damage to plants // *Biology*. 2020. Vol. 9. No. 11. P. 381. DOI: 10.3390/biology9110381.
113. Kang W., Zhu X., Chen W. L., Duan Y. Transcriptomic and metabolomic analyses reveal that bacteria promote plant defense during infection of soybean cyst nematode in soybean // *BMC Plant Biology*. 2018. Vol. 18. P. 86. DOI: 10.1186/s12870-018-1302-9.
114. Sahebani N., Gholamrezae N., The biocontrol potential of *Pseudomonas fluorescens* CHA0 against root knot nematode (*Meloidogyne javanica*) is dependent on the plant species // *Biological Control*. 2021. Vol. 152. Art. No. 104445. DOI: 10.1016/j.biocontrol.2020.104445.
115. Mota M. S., Gomes C. B., Souza J., Moura A. B. Bacterial selection for biological control of plant disease: criterion determination and validation // *Brazilian Journal of Microbiology*. 2017. Vol. 48. No. 1. P. 62–70. DOI: 10.1016 / j.bjm.2016.09.003.
116. Wani A. H. Plant growth-promoting rhizobacteria as biocontrol agents of phytonematodes // In book: *Biocontrol agents of phytonematodes* // Ed. by Askary T. H., Martinelli P. R. P. UK: CABI, 2015. 339 p.
117. Köhl J., Kolnaar R., Ravensberg W. J. Mode of action of microbial biological control agents against plant diseases: relevance beyond efficacy // *Frontiers in Plant Science*. 2019. Vol. 10. P. 845. DOI: 10.3389/fpls.2019.00845.
118. Phani V., Rao U. Revisiting the life-cycle of *Pasteuria penetrans* infecting *Meloidogyne incognita* under soil-less medium, and effect of streptomycin sulfate on its development // *Journal of Nematology*. 2018. Vol. 50. P. 91–98. DOI: 10.21307/jofnem-2018-022.
119. Zhang C., Zhao N., Chen Y., Zhang D., Yan J., Zou W., Zhang K., Huang X. The signaling pathway of *C. elegans* mediates chemotaxis response to the attractant 2-heptanone in a «Trojan horse»-like pathogenesis // *Journal of Biological Chemistry*. 2016. Vol. 291. No. 45. P. 23618–23627. DOI: 10.1074/jbc.M116.741132
120. Abd-Elgawad M. M. M., Askary T. H. Fungal and bacterial nematicides in integrated nematode management strategies // *Egyptian Journal of Biological Pest Control*. 2018. Vol. 28. No. 1. P. 1–24. DOI: 10.1186/s41938-018-0080-x.
121. Subedi S., Thapa B., Shrestha J. Overview of root-knot nematode (*Meloidogyne incognita*) and control management // *Journal of agriculture and natural resources*. 2020. Vol. 3. No. 2. P. 21–31. DOI: 10.3126/janr.v3i2.32298.

122. Hammam M. M. A., Wafaa M., Abd-Elgawad M. M. M. Biological and chemical control of the citrus nematode, *Tylenchulus semipenetrans* (Cobb, 1913) on mandarin in Egypt // Egyptian Journal of Biological Pest Control. 2016. Vol. 26. No. 2. P. 345–349.
123. Abd-El-Khair H., Wafaa M. Field application of bio-control agents for controlling fungal root rot and root-knot nematode in potato // Archives of Phytopathology and Plant Protection. 2014. Vol. 47. No. 10. P. 1218–1230. DOI:10.1080/03235408.2013.837632.
124. Sidhu H. S. Potential of plant growth-promoting rhizobacteria in the management of nematodes: a review // Journal of Entomology and Zoology Studies. 2018. Vol. 6. No. 3. P. 1536–1545.
125. Bekal S., Domier L. L., Niblack T. L., Lambert K. N. Discovery and initial analysis of novel viral genomes in the soybean cyst nematode // Journal of General Virology. 2011. Vol. 92. P. 1870–1879. DOI: 10.1099/vir.0.030585-0.
126. Kuhn J. H., Bekal S., Cai Y., Clawson A. N., Domier L. L., Herrel M., Jahrling P. B., Kondo H., Lambert K. N., Mihindukulasuriya K.A., Nowotny N., Radoshitzky S.R., Schneider U., Staeheli P., Suzuki N., Tesh R.B., Wang D., Wang L.F., Dietzgen R.G. Nyamiviridae: proposal for a new family in the order Mononegavirales // Archives of Virology. 2013. Vol. 158. P. 2209–2226. DOI: 10.1007/s00705-013-1674-y.
127. Bekal S., Domier L. L., Gonfa B., McCoppin N. K., Lambert K. N., Bhalerao K. A novel flavivirus in the soybean cyst nematode // Journal of General Virology. 2014. Vol. 95. No. 6. P. 1272–1280. DOI: 10.1099/vir.0.060889-0.
128. Ruark C. L., Koening S. R., Davis E. L., Opperman C. H., Lommel S. A., Mitchum M. G., Sit T. L. Soybean cyst nematode culture collections and field populations from North Carolina and Missouri reveal high incidences of infection by viruses // PLoS One. 2017. Vol. 12. No. 1. Art. No. e0171514. DOI: 10.1371/journal.pone.0171514.
129. Lin J., Ye R., Thekke-Veetil T., Staton M. E., Arelli P. R., Bernard E. C., Bernard E.C., Hewezi T., Domier L.L., Hajimorad M. R. A novel picornavirus-like genome from transcriptome sequencing of sugar beet cyst nematode represents a new putative genus // Journal of General Virology. 2018. Vol. 99. No. 10. P. 1418–1424. DOI: 10.1099/jgv.0.001139.
130. Guo Y. R., Hryc C. F., Jakana J., Jiang H., Wang D., Chiu W., Zhong W., Tao Y.J. Crystal structure of a nematode-infecting virus // Proceedings of the National Academy of Sciences. 2014. Vol. 111. No. 35. P. 12781–12786. DOI: 10.1073/pnas.1407122111.
131. Vieira P., Peetz A., Mimee B., Saikai K., Mollov D., MacGuidwin A., Zasada I., Nemchinov L.G. Prevalence of the root lesion nematode virus (RLNV1) in populations of *Pratylenchus penetrans* from North America // Journal of Nematology. 2020. Vol. 52. P. 1–10. DOI: 10.21307/jofnem-2020-045.

References

1. El-Sagheer A. M. Plant responses to phytonematodes infestations // In book: Plant health under biotic stress // Ed. by Ansari R., Mahmood I. Singapore: Springer, 2019. P. 161–175. DOI: 10.1007/978-981-13-6040-4_8.
2. Aydinli G., Mennan S. Identification of root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.) from greenhouses in the Middle Black Sea Region of Turkey // Turkish Journal of Zoology. 2016. Vol. 40. No. 5. P. 675–685. DOI: 10.3906/zoo-1508-19.
3. Prasad B. D. N., Subramanyam B., Lakshmipathi R. N., Rizwan A. A., Rizvi R., Sumbul A., Mahmood I., Susheelamma N., Rachmi C. M. Utilization of beneficial microorganisms in sustainable control of phytonematodes // In book: Management of phytonematodes: recent advances and future challenges // Ed. by Ansari R., Rizvi R., Mahmood I. Singapore: Springer, 2020. P. 317–337. DOI: 10.1007/978-981-15-4087-5_14.
4. Shah M. M., Mahmood M. Introductory chapter: nematodes – a lesser known group of organisms // In book: Nematology – Concepts, Diagnosis and Control. 2017. P. 1. DOI: 10.5772/intechopen.68589.
5. Ryss A. Yu. Origin of phytoparasitism of nematodes and their coevolution with hosts and vectors (on the example of aphelenchoid nematodes) // In book: Coevolution of parasites and hosts. Collective monograph. Proceedings of the Zoological Institute RAS // Ed. by Galaktionov K. V. Saint-Petersburg: ZIN RAN Publishing House, 2016. P. 127–159.
6. Rehman S., Gupta V. K., Goyal A. K. Identification and functional analysis of secreted effectors from phytoparasitic nematodes // BMC Microbiology. 2016. Vol. 16. Art. No. 48. DOI: 10.1186/s12866-016-0632-8.
7. Devi T. S., Das D., Ansari R. A., Rizvi R., Sumbul A., Mahmood I. Role of organic additives in the sustainable management of phytoparasitic nematodes // In book: Management of phytonematodes: recent advances and future challenges // Ed. by Ansari R., Rizvi R., Mahmood I. Singapore: Springer, 2020. P. 279–295. DOI: 10.1007/978-981-15-4087-5_12.
8. Mesa-Valle C. M., Garrido-Cardenas J. A., Cebrian-Carmona J., Talavera M., Manzano-Agugliaro F. Global research on plant nematodes // Agronomy. 2020. Vol. 10. No. 8. P. 1148. DOI: 10.3390/agronomy10081148.
9. Mitiku M. Plant-parasitic nematodes and their management: a review // Journal of biology, agriculture and healthcare. 2018. Vol. 8. No. 1. P. 34–42.

10. Sánchez Monge G. A., Flores L., Salazar L., Hocland S., Bert W. An updated list of the plants associated with plant-parasitic *Aphelenchoides* (Nematoda: *Aphelenchoididae*) and its implications for plant-parasitism within this genus // *Zootaxa*. 2015. Vol. 4013. No. 2. P. 207–224. DOI:10.11646/zootaxa.4013.2.3.
11. Global Biodiversity Information Facility (GBIF). GBIF Backbone Taxonomy. GBIF Secretariat. 2016. [Electronic resource]. Access point: <http://www.gbif.org/species/2284354> (reference's date 08.02.2021).
12. Kohl L. M. Foliar nematodes: a summary of biology and control with a compilation of host range // *Plant health progress*. 2011. [Electronic resource]. Access point: <https://apsjournals.apsnet.org/doi/pdf/10.1094/PHP-2011-1129-01-RV> (reference's date 08.02.2021).
13. *Phytoparasitic nematodes of Russia* // Ed. by: Zinovieva S.V., Chizhov V.N. Moscow: Cooperation of scientific publishers KMK, 2012. P. 159–161.
14. Tülek A., Ates S. S., Akin K., Surek H., Kaya R. Kepenekci I. Determining yield losses in rice cultivars resulting from rice white tip nematode *Aphelenchoides besseyi* in field condition // *Pakistan journal of nematology*. 2014. Vol. 32. P. 149–154.
15. Cheng X., Xiang Y., Xie H., Xu C.-L., Xie T.-F., Zhang C., Li Y. Molecular characterization and functions of fatty acid and retinoid binding protein gene (*Ab-far-1*) in *Aphelenchoides besseyi* // *PLoS ONE*. 2013. Vol. 8. Art. No. e66011. DOI: 10.1371/journal.pone.0066011.
16. Sudarikova S. V., Khudyakova E. A. Rice leaf nematode *Aphelenchoides besseyi*: a potential hazard for the Russian Federation // *Plant Quarantine. Science and practice*. 2017. No. 2 (20). P. 12–16.
17. Lubis N., Lisnawita Safni I. The effect of the rice white tip nematode, *Aphelenchoides besseyi* Christie, on the yield components of rice cultivars in a glasshouse condition // *IOP Conference. Series "Earth and Environmental Science"*. London: IOP Publishing, 2020. Art. No. 012178. DOI: 10.1088/1755-1315/454/1/012178.
18. Oliveira C. J., Subbotin S. A., Álvarez-Ortega S., Desaegeer J., Brito J. A., Xavier K. V., Freitas L. G., Vau S., Inerra R. N. Morphological and molecular identification of two florida populations of foliar nematodes (*Aphelenchoides* spp.) isolated from strawberry with the description of *Aphelenchoides pseudogoodeyi* sp. n. (Nematoda: *Aphelenchoididae*) and notes on their bionomics // *Plant Disease*. 2019. Vol. 103. No. 11. P. 2825–2842. DOI: 10.1094/PDIS-04-19-0752-RE.
19. Chaves N., Cervantes E., Zabalgoageazcoa I., Araya C. *Aphelenchoides besseyi* Christie (Nematoda: *Aphelenchoididae*), agente causal del amachamiento del frijol común // *Tropical Plant Pathology*. 2013. Vol. 38. P. 243–252. DOI: 10.1590/S1982-56762013005000009.
20. Cui R. Q., Zhao L. R., Zhong G. Q. A rapid method to detect *Aphelenchoides ritzemabosi* by PCR // *Acta agriculturae universitatis jiangxiensis*. 2010. Vol. 32. P. 714–717.
21. Babich A. A., Babich A. G. Species composition and structure of complex of phytonematodes of ornamental plants under conditions of Kiev Goloseevskiy park // *Russian Journal of Parasitology*. 2018. Vol. 12. No. 2. P. 91–94. DOI: 10.31016/1998-8435-2018-12-2-91-94.
22. Wang D. W., Xu C. L., Bai Z. S., Li J.-Y., Han Y.-C., Zhao L.-R., Xie H. Development of a loop-mediated isothermal amplification for rapid diagnosis of *Aphelenchoides ritzemabosi* // *European Journal of Plant Pathology*. 2019. Vol. 155. P. 173–179. DOI: 10.1007/s10658-019-01759-2.
23. Kohl L. M., Warfield C. Y., Benson D. M. Population dynamics and dispersal of *Aphelenchoides fragariae* in Nursery-grown Lantana // *Journal of Nematology*. 2010. Vol. 42. No. 4. P. 332–341.
24. Pethybridge S. J., Gorny A., Hoogland T., Jones L., Hay F., Smart C., Abawi G. Identification and characterization of *Ditylenchus* spp. populations from garlic in New York State, USA // *Tropical Plant Pathology*. 2016. Vol. 41. P. 193–197. DOI: 10.1007/S40858-016-0083-7.
25. Butenko K. O., Shesteporov A. A. Methodical guidelines for investigation of distribution and factors in the transmission of ditylenchosis of tulips, iris and other decorative and agricultural crops // *Russian Journal of Parasitology*. 2015. No. 1. P. 87–94.
26. Mimeo B., Lord E., Véronneau P.Y., Masonbrink R., Yu Q., Akker S. E. D. The draft genome of *Ditylenchus dipsaci* // *Journal of Nematology*. 2019. Vol. 51. P. 1–3. DOI: 10.21307/jofnem-2019-027.
27. Yavuzaslanoglu E., Ates Sonmezoglu O., Genc N., Akar Z., Terzi B. Molecular characterization of *Ditylenchus dipsaci* on onion in Turkey // *European Journal of Plant Pathology*. 2018. Vol. 151. P. 195–200. DOI: 10.1007/s10658-017-1366-7.
28. Yavuzaslanoglu E., Dikici A., Elekcioğlu İ. H. Effect of *Ditylenchus dipsaci* Kühn, 1857 (*Tylenchida: Anguinidae*) on onion yield in Karaman Province, Turkey // *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*. 2015. Vol. 39. No. 2. P. 227–233. DOI: 10.3906/tar-1404-133.
29. Rasulov Sh. A., Hasanov A. R. The infestation of stem nematodes of potato tubers in the market No. 2, Makhachkala // *Bulletin of the Socio-Pedagogical Institute*. 2018. Vol. 1. No. 25. P. 9–21.
30. Ryabtseva N. A. Ditylenchosis of potatoes depending on variety features // *Bulletin of the Altai State Agricultural University*. 2015. Vol. 6. No. 128. P. 31–35.
31. Wang H., Mao J., Li R., Luo D., Zhao G., Li H. A culture technique for *Ditylenchus destructor* on sweet potato (*Ipomoea batatas*) // *Nematology*. 2016. Vol. 18. No. 4. P. 501–503. DOI:10.1163/15685411-00002969.

32. Romanenko N. D., Petrunya I. V., Tabolin S. B. On the issue of modern methods of identification of nematode species – virus carriers // Theory and practice of controlling parasitic diseases. 2015. No. 16. P. 356–359.
33. Romanenko N. D., Upadyshev M. T., Metlitskaya K. V. Estimation of nepoviruses and nematode-vectors contamination on currant plants in central region of Russian Federation // Pomiculture and Small Fruits Culture in Russia. 2016. No. 46. P. 343–346.
34. Sergeeva O. V., Razuvaeva K. P. Methods for isolation and identification of soil nematodes of the *Longidoridae* family in conditions of quarantine laboratories // Izvestiya Saint-Petersburg State Agrarian University. 2019. No. 54. P. 69–73.
35. Subbotin S. A., Rogozhin E. A., Chizhov V. N. Molecular characterisation and diagnostics of some *Longidorus* species (*Nematoda: Longidoridae*) from Russia and other countries using rRNA genes // European Journal of Plant Pathology. 2014. Vol. 138. P. 377–390. DOI: 10.1007/s10658-013-0338-9.
36. Palomares-Rius J. E., Cantalapiedra-Navarrete C., Archidona-Yuste A., Subbotin S. A., Castillo P. The utility of mtDNA and rDNA for barcoding and phylogeny of plant-parasitic nematodes from *Longidoridae* (*Nematoda, Enoplea*) // Scientific Reports. 2017. Vol. 7. Art. No. 10905. DOI: 10.1038/s41598-017-11085-4.
37. Decraemer W., Palomares-Rius J. E., Cantalapiedra-Navarrete C., Landa B. B., Duarte I., Almeida T., Vovlas N., Castillo P. Seven new species of *Trichodorus* (*Diphtherophorina, Trichodoridae*) from Spain, an apparent centre of speciation // Nematology. 2013. Vol. 15. No. 1. P. 57–100. DOI: 10.1163/156854112X645598.
38. Subbotin S. A., Vera I. C. D. P., Inserra R. N., Chizhov V. N., Decraemer W. Molecular characterisation of some stubby root nematodes (*Nematoda: Trichodoridae*) from the USA and other countries // Nematology. 2019. Vol. 22. No. 1 P. 39–52. DOI: 10.1163/15685411-00003279.
39. Kozyreva N. I., Romanenko N. D. Distribution of the nematodes from family *Trichodoridae*, vectors of the tobacco rattle virus, in the Moscow oblast // Parasitologiya. 2008. Vol. 42. No. 5. P. 428–434.
40. Masonbrink R., Maier T. R., Muppurala U., Seetharam A. S., Lord E., Juvele P. S., Schmutz J., Johnson N. T., Korkein D., Mitchum M. G., Mimeo B., Eves-van den Akker S., Hudson M., Severin A. J., Baum T. J. The genome of the soybean cyst nematode (*Heterodera glycines*) reveals complex patterns of duplications involved in the evolution of parasitism genes // BMC Genomics. 2019. Vol. 20. P. 119. DOI: 10.1186/s12864-019-5485-8.
41. Moens M., Perry R. N., Jones J. T. Cyst nematodes – life cycle and economic importance // In book: Cyst Nematodes, CABI. UK: Wallingford, 2018. P. 1–26. DOI: 10.1079/9781786390837.0000.
42. Zheng Q., Putker V., Goverse A. Molecular and cellular mechanisms involved in host-specific resistance to cyst nematodes in crops // Frontiers in Plant Science. 2021. Vol. 12. P. 363. DOI: 10.3389/fpls.2021.641582.
43. Peng D. L., Peng H., Wu D. Q., Huang W. K., Ye W. X., Cui J. K. First report of soybean cyst nematode (*Heterodera glycines*) on soybean from Gansu and Ningxia China // Plant disease. 2016. Vol. 100. No. 1. P. 229–229. DOI: 10.1094/PDIS-04-15-0451-PDN.
44. Kurdyukova E. A., Kurdyukov A. B. Reproductive potential of soybean cyst nematode *Heterodera glycines* – quarantine pest of soybean – in Primorsky region conditions // Amurian Zoological Journal. 2021. Vol. 13. No. 1. P. 36–53. DOI: 10.33910/2686-9519-2021-13-1-36-53.
45. Sudarikova S. V., Khudyakova E. A. A dangerous pest of soy – the soybean nematode *Heterodera glycines* // Plant Quarantine. Science and practice. 2016. Vol. 1. No. 15. P. 38–42.
46. Elhady A., Hallmann J., Heuer H. Symbiosis of soybean with nitrogen fixing bacteria affected by root lesion nematodes in a density-dependent manner // Scientific Reports. 2020. Vol. 10. P. 1619. DOI: 10.1038/s41598-020-58546-x.
47. Emelyanova N. A. The situation with the golden potato nematode in the Ryazan region // Plant protection and quarantine. 2018. No. 12. P. 39–40.
48. Mironenko N. V., Gavrilenko T. A., Khutti A. V., Afanasenko O. S. Quarantine nematode species and pathotypes potentially dangerous for domestic potato production: populations diversity and the genetics of potato resistance // Vavilov Journal of Genetics And Breeding. 2020. Vol. 24. No. 7. P. 705–721. DOI: 10.18699/VJ20.665.
49. Grigoriev V. V., Filichkina L. A. Golden potato nematode on the territory of the Novgorod region // Plant protection and quarantine. 2019. No. 1. P. 27–28.
50. Toumi F., Waeyenberge L., Viaene N., Dababat A., Nicol J. M., Ogbonnaya F., Moens M. Development of two species-specific primer sets to detect the cereal cyst nematodes *Heterodera avenae* and *Heterodera filipjevi* // European Journal of Plant Pathology. 2013. Vol. 136. P. 613–624. DOI: 10.1007/s10658-013-0192-9.
51. Chen C., Cui L., Chen Y., Zhang H., Liu P., Wu P., Qiu D., Zou J., Yang D., Yang L., Liu H., Zhou Y., Li H. Transcriptional responses of wheat and the cereal cyst nematode *Heterodera avenae* during their early contact stage // Scientific Reports. 2017. Vol. 7. Art. No. 14471. DOI: 10.1038/s41598-017-14047-y.

52. Smiley R. W., Marshall J. M., Yan G. P. Effect of foliarly applied spirotetramat on reproduction of *Heterodera avenae* on wheat roots // Plant Disease. 2011. Vol. 95. No. 8. P. 983–989.
53. Jones J. T., Haegeman A., Danchin E. G., Gaur H. S., Helder J., Jones M. G., Kikuchi T., Manzanilla-López R., Palomares-Rius J.E., Wesemael W. M. L., Perry R. N. Top 10 plant-parasitic nematodes in molecular plant pathology // Molecular Plant Pathology. 2013. Vol. 14. No. 9. P. 946–961. DOI: 10.1111/mp.12057.
54. Tagiev M.M. Gall eeiworms (*Meloidogyne*) on Absheron and fight against them // Successes of modern science and education. 2015. No. 5. P. 22–24.
55. Palomares-Rius J. E., Escobar C., Cabrera J., Vovlas A., Castillo P. Anatomical alterations in plant tissues induced by plant-parasitic nematodes // Frontiers in Plant Science. 2017. Vol. 8. P. 1987. DOI: 10.3389/fpls.2017.01987.
56. Xiang N., Lawrence K. S., Donald P. A. Biological control potential of plant growth-promoting rhizobacteria suppression of *Meloidogyne incognita* on cotton and *Heterodera glycines* on soybean: a review // Journal of Phytopathology. 2018. Vol. 166. No. 7–8. P. 449–458. DOI: 10.1111/jph.12712.
57. Li C., Hua C., Hu Y., You J., Mao Y., Li J., Tian Z., Wang C. Response of soybean genotypes to *Meloidogyne incognita* and *M. hapla* in Heilongjiang Province in China // Russian Journal of Nematology. 2016. No. 2. P. 89–98.
58. Akpheokhai I. L., Claudius-Cole A. O., Fawole B. Evaluation of some plant extracts for the management of *Meloidogyne incognita* on soybean (*Glycine max*) // World Journal of Agriculture Science. 2012. Vol. 8. No. 4. P. 429–435. DOI: 10.5829/idosi.wjas.2012.8.4.1658.
59. Mahesha H. S., Ravichandra N. G., Rao M. S., Narasegowda N. C., Sonyal S., Hotkar S. Bio-efficacy of different strains of *Bacillus* spp. against *Meloidogyne incognita* under *in vitro* // International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences. 2017. Vol. 6. No. 11. P. 2511–2517. DOI: 10.20546/ijcmas.2017.6.11.295.
60. Seo D. J., Kim K. Y., Park R. D., Kim D. H., Han Y. S., Kim T. H., Jung W. J. Nematicidal activity of 3, 4-dihydroxybenzoic acid purified from *Terminalia nigrovenulosa* bark against *Meloidogyne incognita* // Microbial Pathogenesis. 2013. Vol. 59. P. 52–59. DOI: 10.1016/j.micpath.2013.04.005.
61. Débia P. J. G., Bolanho B. C., Puerari H. H., Dias-Arieira C. R. *Meloidogyne javanica* parasitism and its impacts on the vegetative parameters, physicochemical composition, and antioxidant potential of beet // Pesquisa agropecuária Brasileira. 2019. Vol. 54. Art. No. e00695. DOI: 10.1590/S1678-3921.pab2019.v54.00695.
62. Wesemael W., Viaene N., Moens M. Root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.) in Europe // Nematology. 2011. Vol. 13. No. 1. P. 3–16. DOI: 10.1163/138855410X526831.
63. Wu X., Zhu X., Wang Y., Liu X., Chen L., Duan Y. The cold tolerance of the northern root-knot nematode, *Meloidogyne hapla* // PLoS ONE. 2018. Vol. 13. No. 1. Art. No. e0190531. DOI: 10.1371/journal.pone.0190531.
64. Ostasheva N. A. *Meloidogyne hapla* Chitwood – a dangerous parasite for medicinal and subtropical crops on the Black Sea coast of Russia and measures of reducing it // Subtropical and ornamental horticulture. 2011. No. 44. P. 236–240.
65. Grabau Z. J., Mauldin M. D., Habteweld A., Carter E. T. Nematicide efficacy at managing *Meloidogyne arenaria* and non-target effects on free-living nematodes in peanut production // Journal of Nematology. 2020. Vol. 52. P. 1–10. DOI: 10.21307/jofnem-2020-028.
66. Schmitt J., Bellé C., Jacques R. J. S., Cares J. E., Antonioli Z. I. Detection of *Meloidogyne arenaria* in cucumber in Rio Grande do Sul state, Brazil // Australasian Plant Disease Notes. 2018. No. 13. P. 8. DOI: 10.1007/s13314-018-0293-6.
67. Zhang S., Gan Y., Ji W., Xu B., Hou B., Liu J. Mechanisms and characterization of *Trichoderma longibrachiatum* T6 in suppressing nematodes (*Heterodera avenae*) in wheat // Frontiers in Plant Science. 2017. Vol. 8. P. 1491. DOI: 10.3389/fpls.2017.01491.
68. Giannakou I. O., Panopoulou S. The use of fluensulfone for the control of root-knot nematodes in greenhouse cultivated crops: efficacy and phytotoxicity effects // Cogent Food & Agriculture. 2019. Vol. 5. No. 1. Art. No. 1643819. DOI: 10.1080/23311932.2019.1643819.
69. Zinovieva S. V., Vasyukova N. I., Udalova Zh. V., Gerasimova N. G. The participation of salicylic and jasmonic acids in genetic and induced resistance of tomato to *Meloidogyne incognita* (Kofoid, White, 1919) // Biology Bulletin. 2013. No. 3. P. 297–303. DOI: 10.1134/S1062359013030126.
70. Marrone P. G. Status and potential of bioprotection products for crop protection // In book: Recent Highlights in the Discovery and Optimization of Crop Protection Products. USA: Academic Press, 2021. P. 25–38. DOI:10.1016/B978-0-12-816328-3.00015-5.
71. Stirling G. R. Biological control of plant-parasitic nematodes // In book: Diseases of Nematodes // Ed. by Poinar G. O. USA: CRC Press, 2018. P. 103–150. DOI: 10.1201/9781351071468.

72. Poveda J., Abril-Urias P., Escobar C. Biological control of plant-parasitic nematodes by filamentous fungi inducers of resistance: *Trichoderma, mycorrhizal* and endophytic fungi // *Frontiers in Microbiology*. 2020. Vol. 11. P. 992. DOI:10.3389/fmicb.2020.00992.
73. Li J., Zou C., Xu J., Ji X., Niu X., Yang J., Huang X., Zhang K. Q. Molecular mechanisms of nematode-nematophagous microbe interactions: Basis for biological control of plant-parasitic nematodes // *Annual Review of Phytopathology*. 2015. Vol. 53. No. 1. P. 67–95. DOI: 10.1146/annurev-phyto-080614-120336.
74. Jiang X., Xiang M., Liu X. Nematode-trapping fungi // *Microbiology Spectrum*. 2017. Vol. 5. No. 1. P. 5–1. DOI: 10.1128/microbiolspec.FUNK-0022-2016.
75. Liang L. M., Zou C. G., Xu J., Zhang K. Q. Signal pathways involved in microbe-nematode interactions provide new insights into the biocontrol of plant-parasitic nematodes // *Philosophical Transactions of the Royal Society B Biological Sciences*. 2019. Vol. 374. No. 1767. Art. No. 20180317. DOI: 10.1098/rstb.2018.0317.
76. Zhang Y., Zhang K.-Q., Hyde K. The ecology of nematophagous fungi in natural environments // In book: *Nematode-Trapping Fungi* // Ed. by Zhang K.-Q., Hyde K. D. The Netherlands: Springer, 2014. P. 211–229. DOI: 10.1007/978-94-017-8730-7_4.
77. De Freitas Soares F. E., Sufiate B. L., de Queiroz J. H. Nematophagous fungi: far beyond the endoparasite, predator and ovicidal groups // *Agriculture and Natural Resources*. 2018. Vol. 52. No. 1. P. 1–8. DOI: 10.1016/j.anres.2018.05.010.
78. Su H., Zhao Y., Zhou J., Feng H., Jiang D., Zhang K. Q., Yang J. Trapping devices of nematode-trapping fungi: formation, evolution, and genomic perspectives // *Biological Reviews*. 2017. Vol. 92. No. 1. P. 357–368. DOI: 10.1111/brv.12233.
79. Ji X., Yu Z., Yang J., Xu J., Zhang Y., Liu S., Zou C., Li J., Liang L., Zhang K. Q. Expansion of adhesion genes drives pathogenic adaptation of nematode-trapping fungi // *iScience*. 2020. Vol. 23. Art. No. 101057. DOI: 10.1016/j.isci.2020.101057.
80. Cui R., Fan C., Sun X. Isolation and characterisation of *Aspergillus awamori* BS05, a root-knot-nematode-trapping fungus // *Biocontrol Science and Technology*. 2015. Vol. 25. No. 11. P. 1233–1240. DOI: 10.1080/09583157.2015.1040373.
81. De Souza Gouveia A., de Freitas Soares F. E., Morgan T., Sufiate B. L., Tavares G. P., Braga F. R., de Queiroz J. H. Enhanced production of *Monacrosporium thaumasium* protease and destruction action on root-knot nematode *Meloidogyne javanica* eggs // *Rhizosphere*. 2017. Vol. 3. P. 13–15. DOI: 10.1016/j.rhisph.2016.12.001.
82. Hussain M., Zouhar M., Rysanek P. Effect of some nematophagous fungi on reproduction of a nematode pest, *Heterodera schachtii*, and growth of sugar beet // *Pakistan Journal of Zoology*. 2017. Vol. 49. No. 1. DOI: 10.17582/journal.pjz/2017.49.1.189.196.
83. Hiep N. V., Ha N. T., Thuy T. T. T., Van Toan P. Isolation and selection of *Arthrobotrys nematophagous* fungi to control the nematodes on coffee and black pepper plants in Vietnam // *Archives of Phytopathology and Plant Protection*. 2019. Vol. 52. No. 7–8. P. 825–843. DOI: 10.1080/03235408.2019.1647694.
84. Soliman M. S., El-Deriny M. M., Ibrahim D. S., Zakaria H., Ahmed Y. The nematode trapping fungus *Arthrobotrys oligospora* Fresenius, a potential bio-control agent suppressing the root-knot nematode *Meloidogyne incognita* on tomato plants // *Journal of Applied Microbiology*. 2021. DOI: 10.1111/JAM.15101.
85. Karakaş M. Nematode-Destroying Fungi: infection structures, interaction mechanisms and biocontrol // *Communications Faculty of Sciences University of Ankara Series C – Biology*. 2020. Vol. 29. No. 1. P. 176–201.
86. Kumar K. K. Fungi: A Bio-resource for the Control of Plant Parasitic Nematodes // In book: *Agriculturally Important Fungi for Sustainable Agriculture. Fungal Biology* // Ed. by Yadav A. N., Mishra S. S., Kour D., Yadav N., Kumar A. Switzerland: Springer, 2020. P. 285–311. DOI: 10.1007/978-3-030-48474-3_10.
87. Saxena G. Biological control of root-knot and cyst nematodes using Nematophagous fungi // In book: *Root Biology. Soil Biology* // Ed. by Giri B., Prasad R., Varma A. Switzerland: Springer, 2018. P. 221–237. DOI: 10.1007/978-3-319-75910-4_8.
88. Devi G. Utilization of nematode destroying fungi for management of plant-parasitic nematodes – a Review // *Biosciences Biotechnology Research Asia*. 2018. Vol. 15. No. 2. P. 377–396. DOI: 10.13005/bbra/2642.
89. Zhang Y., Li S., Li H., Wang R., Zhang K. Q., Xu J. Fungi–nematode interactions: diversity, ecology, and biocontrol prospects in agriculture // *Journal of Fungi*. 2020. Vol. 6. No. 4. P. 206. DOI:10.3390/jof6040206 w.
90. Manzanilla-López R. H., Esteves I., Finetti-Sialer M. M., Hirsch P. R., Ward E., Devonshire J., Hidalgo-Díaz L. *Pochonia chlamydosporia*: advances and challenges to improve its performance as a biological control agent of sedentary endo-parasitic nematodes // *Journal of Nematology*. 2013. Vol. 45. No. 1. P. 1–7.

91. Dahlin P., Eder R., Consoli E., Krauss J., Kiewnick S. Integrated control of *Meloidogyne incognita* in tomatoes using fluopyram and *Purpureocillium lilacinum* strain 251 // Crop Protection. 2019. Vol. 124. P. 104874. DOI: 10.1016/j.cropro.2019.104874.
92. Haarith D., Kim D. G., Chen S., Bushley K. E. Growth chamber and greenhouse screening of promising *in vitro* fungal biological control candidates for the soybean cyst nematode (*Heterodera glycines*) // Biological Control. 2021. Vol. 160. P. 104635. DOI:10.1016/j.biocontrol.2021.104635.
93. Hore J., Roy K., Maiti A. K. Evaluation of Bio-Nematon (*Purpureocillium lilacinum* 1.15 % WP) against root-knot nematode (*Meloidogyne incognita*) in tomato // Journal of Entomology and Zoology Studies. 2018. Vol. 6. No. 4. P. 1700–1704.
94. Li G. H., Zhang K. Q. Nematode-toxic fungi and their nematocidal metabolites // In book: Nematode-trapping fungi. Fungal diversity research series. Vol. 23. The Netherlands: Eds. Springer, 2014. P. 313–375. DOI: 10.1007/978-94-017-8730-7_7.
95. Zhao D., Liu B., Wang Y., Zhu X., Duan Y., Chen L. Screening for nematocidal activities of *Beauveria bassiana* and associated fungus using culture filtrate // African Journal of Microbiology Research. 2013. Vol. 7. No. 11. P. 974–978. DOI: 10.5897/AJMR12.2340.
96. Sharma M., Jasrotia S., Ohri P. Nematocidal potential of *Streptomyces antibioticus* strain M7 against *Meloidogyne incognita* // AMB Express. 2019. Vol. 9. P. 168. DOI: 10.1186/s13568-019-0894-2.
97. State catalog of pesticides and agrochemicals approved for use on the territory of the Russian Federation. Part I. Moscow: Ministry of Agriculture of the Russian Federation, 2021. P. 136.
98. Guo J.-P., Zhu C.-Y., Zhang C.-P., Chu Y.-S., Wang Y.-L., Zhang J.-X., Wu D.-K., Zhang K.-Q., Niu X.-M. Thermolides, potent nematocidal PKS-NRPS hybrid metabolites from thermophilic fungus *Talaromyces thermophilus* // Journal of the American Chemical Society. 2012. Vol. 134. No. 50. P. 20306–20309. DOI: 10.1021/ja3104044.
99. Degenkolb T., Vilcinskis A. Metabolites from nematophagous fungi and nematocidal natural products from fungi as alternatives for biological control. Part II: metabolites from nematophagous basidiomycetes and non-nematophagous fungi // Applied Microbiology and Biotechnology. 2016. Vol. 100. No. 9. P. 3813–3824. DOI: 10.1007/s00253-015-7234-5.
100. Kumar G. Maharshi A., Patel J., Mukherjee A., Singh H. B., Sarma B. K. Trichoderma: a potential fungal antagonist to control plant diseases // SATSA Mukhapatra – Annual Technical Issue. 2017. Vol. 21. P. 206–218.
101. Waweru B., Turoop L., Kahangi E., Coyne D., Dubois T., Non-pathogenic *Fusarium oxysporum* endophytes provide field control of nematodes, improving yield of banana (*Musa sp.*) // Biological Control. 2014. Vol. 74. P. 82–88 DOI: 10.1016/j.biocontrol.2014.04.002.
102. Gómez-Tenorio M. A., Tello J. C., Zanón M. J., de Cara M. Soil disinfestation with dimethyl disulfide (DMDS) to control *Meloidogyne* and *Fusarium oxysporum* f. sp. radicis-lycopersici in a tomato greenhouse // Crop Protection. 2018. Vol. 112. P. 133–140 DOI: 10.1016/j.cropro.2018.05.023.
103. Westerdahl B. B. Evaluation of trap cropping for management of root-knot nematode on annual crops // Acta Horticulturae. 2018. P. 141–146. DOI: 10.17660/ActaHortic.2020.1270.15.
104. Spence K. O., Lewis E. E. Biopesticides with complex modes of action: direct and indirect effects of DiTera® on *Meloidogyne incognita* // Nematology. 2010. Vol. 12. No. 6. P. 835–846. DOI: 10.1163/138855410X494251.
105. Gao H., Qi G., Yin R., Zhang H., Li C., Zhao X. *Bacillus cereus* strain S2 shows high nematocidal activity against *Meloidogyne incognita* by producing sphingosine // Scientific Reports. 2016. Vol. 06. No. 24. Art. No. 28756. DOI: 10.1038/srep28756.
106. Raymaekers K., Ponet L., Holtappels D., Berckmans B., Cammue B.P.A. Screening for novel biocontrol agents applicable in plant disease management – a review // Biological Control. 2020. Vol. 144. Art. No. 104240. DOI: 10.1016/j.biocontrol.2020.104240.
107. Aballay E., Ordenes P., Mårtensson A., Persson P. Effects of rhizobacteria on parasitism by *Meloidogyne ethiopica* on grapevines // European Journal of Plant Pathology. 2013. Vol. 135. P. 137–145. DOI: 10.1007/s10658-012-0073-7.
108. Li X., Hu H.J., Li J.Y., Wang C., Chen S.L., Yan S.Z. Effects of the endophytic bacteria *Bacillus cereus* BCM2 on tomato root exudates and *Meloidogyne incognita* infection // Plant Disease. 2019. Vol. 103. P. 1551–1558. DOI: 10.1094/PDIS-11-18-2016-RE.
109. Tran T. P. H., Wang S.-L., Nguyen V. B., Tran D. M., Nguyen D. S., Nguyen A. D. Study of novel endophytic bacteria for biocontrol of black pepper root-knot nematodes in the central highlands of Vietnam // Agronomy. 2019. Vol. 9. No. 11. P. 714. DOI: 10.3390/agronomy9110714.
110. Lubis K. S. I., Tantawi A. R., Murthi S. Isolation and characterization of rhizobacteria for biological control of root-knot nematodes in Indonesia // Journal of ISSAAS. 2018. Vol. 24. P. 67–81.
111. Soliman G. M., Ameen H. H., Abdel-Aziz S. M., El-Sayed G. M. *In vitro* evaluation of some isolated bacteria against the plant parasite nematode *Meloidogyne incognita* // Bulletin of the National Research Centre. 2019. Vol. 43. P. 171. DOI: 10.1186/s42269-019-0200-0.

112. Gamalero E., Glick B. R. The use of plant growth-promoting bacteria to prevent nematode damage to plants // *Biology*. 2020. Vol. 9. No. 11. P. 381. DOI: 10.3390/biology9110381.
113. Kang W., Zhu X., Chen W. L., Duan Y. Transcriptomic and metabolomic analyses reveal that bacteria promote plant defense during infection of soybean cyst nematode in soybean // *BMC Plant Biology*. 2018. Vol. 18. P. 86. DOI: 10.1186/s12870-018-1302-9.
114. Sahebani N., Gholamrezaee N., The biocontrol potential of *Pseudomonas fluorescens* CHA0 against root knot nematode (*Meloidogyne javanica*) is dependent on the plant species // *Biological Control*. 2021. Vol. 152. Art. No. 104445. DOI: 10.1016/j.biocontrol.2020.104445.
115. Mota M. S., Gomes C. B., Souza J., Moura A. B. Bacterial selection for biological control of plant disease: criterion determination and validation // *Brazilian Journal of Microbiology*. 2017. Vol. 48. No. 1. P. 62–70. DOI: 10.1016 / j.bjm.2016.09.003.
116. Wani A. H. Plant growth-promoting rhizobacteria as biocontrol agents of phytonematodes // In book: *Biocontrol agents of phytonematodes* // Ed. by Askary T. H., Martinelli P. R. P. UK: CABI, 2015. 339 p.
117. Köhl J., Kolnaar R., Ravensberg W. J. Mode of action of microbial biological control agents against plant diseases: relevance beyond efficacy // *Frontiers in Plant Science*. 2019. Vol. 10. P. 845. DOI: 10.3389/fpls.2019.00845.
118. Phani V., Rao U. Revisiting the life-cycle of *Pasteuria penetrans* infecting *Meloidogyne incognita* under soil-less medium, and effect of streptomycin sulfate on its development // *Journal of Nematology*. 2018. Vol. 50. P. 91–98. DOI: 10.21307/jofnem-2018-022.
119. Zhang C., Zhao N., Chen Y., Zhang D., Yan J., Zou W., Zhang K., Huang X. The signaling pathway of *C. elegans* mediates chemotaxis response to the attractant 2-heptanone in a «Trojan horse»-like pathogenesis // *Journal of Biological Chemistry*. 2016. Vol. 291. No. 45. P. 23618–23627. DOI: 10.1074/jbc.M116.741132.
120. Abd-Elgawad M. M. M., Askary T. H. Fungal and bacterial nematicides in integrated nematode management strategies // *Egyptian Journal of Biological Pest Control*. 2018. Vol. 28. No. 1. P. 1–24. DOI: 10.1186/s41938-018-0080-x.
121. Subedi S., Thapa B., Shrestha J. Overview of root-knot nematode (*Meloidogyne incognita*) and control management // *Journal of agriculture and natural resources*. 2020. Vol. 3. No. 2. P. 21–31. DOI: 10.3126/janr.v3i2.32298.
122. Hammam M. M. A., Wafaa M., Abd-Elgawad M. M. M. Biological and chemical control of the citrus nematode, *Tylenchulus semipenetrans* (Cobb, 1913) on mandarin in Egypt // *Egyptian Journal of Biological Pest Control*. 2016. Vol. 26. No. 2. P. 345–349.
123. Abd-El-Khair H., Wafaa M. Field application of bio-control agents for controlling fungal root rot and root-knot nematode in potato // *Archives of Phytopathology and Plant Protection*. 2014. Vol. 47. No. 10. P. 1218–1230. DOI: 10.1080/03235408.2013.837632.
124. Sidhu H. S. Potential of plant growth-promoting rhizobacteria in the management of nematodes: a review // *Journal of Entomology and Zoology Studies*. 2018. Vol. 6. No. 3. P. 1536–1545.
125. Bekal S., Domier L. L., Niblack T. L., Lambert K. N. Discovery and initial analysis of novel viral genomes in the soybean cyst nematode // *Journal of General Virology*. 2011. Vol. 92. P. 1870–1879. DOI: 10.1099/vir.0.030585-0.
126. Kuhn J. H., Bekal S., Cai Y., Clawson A. N., Domier L. L., Herrel M., Jahrling P. B., Kondo H., Lambert K. N., Mihindukulasuriya K.A., Nowotny N., Radoshitzky S.R., Schneider U., Staeheli P., Suzuki N., Tesh R.B., Wang D., Wang L.F., Dietzgen R.G. Nyamiviridae: proposal for a new family in the order Mononegavirales // *Archives of Virology*. 2013. Vol. 158. P. 2209–2226. DOI: 10.1007/s00705-013-1674-y.
127. Bekal S., Domier L. L., Gonfa B., McCoppin N. K., Lambert K. N., Bhalerao K. A novel flavivirus in the soybean cyst nematode // *Journal of General Virology*. 2014. Vol. 95. No. 6. P. 1272–1280. DOI: 10.1099/vir.0.060889-0.
128. Ruark C. L., Koenning S. R., Davis E. L., Opperman C. H., Lommel S. A., Mitchum M. G., Sit T. L. Soybean cyst nematode culture collections and field populations from North Carolina and Missouri reveal high incidences of infection by viruses // *PLoS One*. 2017. Vol. 12. No. 1. Art. No. e0171514. DOI: 10.1371/journal.pone.0171514.
129. Lin J., Ye R., Thekke-Veetil T., Staton M. E., Arelli P. R., Bernard E. C., Bernard E.C., Hewezi T., Domier L.L., Hajimorad M. R. A novel picornavirus-like genome from transcriptome sequencing of sugar beet cyst nematode represents a new putative genus // *Journal of General Virology*. 2018. Vol. 99. No. 10. P. 1418–1424. DOI: 10.1099/jgv.0.001139.
130. Guo Y. R., Hryc C. F., Jakana J., Jiang H., Wang D., Chiu W., Zhong W., Tao Y.J. Crystal structure of a nematode-infecting virus // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2014. Vol. 111. No. 35. P. 12781–12786. DOI: 10.1073/pnas.1407122111.
131. Vieira P., Peetz A., Mimee B., Saikai K., Mollov D., MacGuidwin A., Zasada I., Nemchinov L.G. Prevalence of the root lesion nematode virus (RLNV1) in populations of *Pratylenchus penetrans* from North America // *Journal of Nematology*. 2020. Vol. 52. P. 1–10. DOI: 10.21307/jofnem-2020-045.

UDC 579.6: 591.5: 632

Homyak A. I., Asaturova A. M., Sidorov N. M., Dubyaga V. M.

BIOLOGICAL CONTROL OF PHYTOPARASITIC NEMATODES BASED ON MICROORGANISMS (REVIEW)

Summary. *Phytoparasitic nematodes are dangerous pests of agricultural crops. Annually, yield losses due to damage by phytonematodes are up to 15%, which is estimated at billions of dollars. The aim of the research is to summarize and analyze scientific publications concerning the harmfulness of phytoparasitic nematodes and microorganisms that have an antagonistic effect against them for the further development of biopreparations of nematicidal action based on antagonist bacteria. The study objectives are to identify the most common groups of nematodes, review the information concerning microorganisms that have a nematicidal effect and biological products based on them. The review considers the main representatives of nematodes – plant parasites and notes their habitat, harmfulness, affected crops and symptoms of infection. Brief descriptions of life cycles and systematic affiliation are given. Analysis of scientific publications on the studied topic shows that numerous microorganisms are capable of exhibiting nematicidal activity, directly or indirectly affecting nematodes in the soil. In the course of the analysis of literary sources, it was found that both fungi and bacteria can exhibit an antagonistic effect against phytoparasitic nematodes. It is noted that for both groups of microorganisms, there are several mechanisms of action: predation, parasitism, competition, etc. It has been found that fungi and bacteria synthesize metabolites of various natures with a nematicidal effect: toxins, lytic enzymes, antibiotics, siderophores. It should be noted that microorganisms-antagonist are capable of exhibiting nematicidal activity to nematodes of different stages of the life cycle: eggs, juveniles and adults. Nowadays, some commercial preparations based on antagonist microorganisms are successfully used in agriculture in different countries. During the analysis, it was discovered that to date, few viruses are capable of infecting nematodes; their systematic affiliation has also been established. It is noted that, if compared to bionematicides based on fungi and bacteria, not a single bionematicide based on viruses has been developed. The development of bionematicides based on antagonist microorganisms is a promising area but requires further studies of interactions in the plant-nematode-microorganism system.*

Keywords: *phytoparasitic nematodes, bionematicides, antagonist microorganisms, viruses, fungi.*

Хомяк Анна Игоревна, научный сотрудник лаборатории создания микробиологических средств защиты растений и коллекции микроорганизмов, ФГБНУ «Федеральный научный центр биологической защиты растений»; 350039, Россия, г. Краснодар, ФНЦБЗР, п/о 39; e-mail: HomyakAI87@mail.ru.

Асатулова Анжела Михайловна, кандидат биологических наук, директор ФГБНУ «Федеральный научный центр биологической защиты растений»; 350039, Россия, г. Краснодар, ФНЦБЗР, п/о 39; e-mail: biocontrol-vniibzr@yandex.ru.

Сидоров Никита Михайлович, младший научный сотрудник лаборатории создания микробиологических средств защиты растений и коллекции микроорганизмов, ФГБНУ «Федеральный научный центр биологической защиты растений»; 350039, Россия, г. Краснодар, ФНЦБЗР, п/о 39; e-mail: elisitor@mail.ru.

Дубяга Валентина Михайловна, младший научный сотрудник лаборатории создания микробиологических средств защиты растений и коллекции микроорганизмов, ФГБНУ «Федеральный научный центр биологической защиты растений»; 350039, Россия, г. Краснодар, ФНЦБЗР, п/о 39; e-mail: dubyaga608@mail.ru.

Homyak Anna Igorevna, researcher at the Laboratory for the development of microbiological plant protection agents and formation of microorganism collection of the FSBSI “Federal Research Center of Biological Plant Protection”; Federal Research Center of Biological Plant Protection (FNCBZR) (post office No. 39), Krasnodar, 350039, Russia; e-mail: HomyakAI87@mail.ru.

Asaturova Anzhela Michailovna, Cand. Sc. (Biol.), Director of FSBSI “Federal Research Center of Biological Plant Protection”; Federal Research Center of Biological Plant Protection (FNCBZR) (post office No. 39), Krasnodar, 350039, Russia; e-mail: biocontrol-vniibzr@yandex.ru.

Sidorov Nikita Mikhailovich, junior researcher at the Laboratory for the development of microbiological plant protection agents and formation of microorganism collection of FSBSI “Federal Research Center of Biological Plant Protection”; Federal Research Center of Biological Plant Protection (FNCBZR) (post office No. 39), Krasnodar, 350039, Russia; e-mail: elisitor@mail.ru.

Dubyaga Valentina Mikhailovna, junior researcher at the Laboratory for the development of microbiological plant protection agents and formation of microorganism collection of the FSBSI “Federal Research Center of Biological Plant Protection”; Federal Research Center of Biological Plant Protection (FNCBZR) (post office No. 39), Krasnodar, 350039, Russia; e-mail: dubyaga608@mail.ru.

Дата поступления в редакцию – 10.08.2021.

Дата принятия к печати – 05.09.2021.