

Х. Деккер

НЕМАТОДЫ  
РАСТЕНИЙ  
И БОРЬБА  
С НИМИ



Х. Деккер

НЕМАТОДЫ  
РАСТЕНИЙ  
И БОРЬБА  
С НИМИ

(ФИТОНЕМАТОЛОГИЯ)

*Перевод с немецкого*

Л. А. Гуськовой,  
О. В. Лисовской,  
О. З. Метлицкого,  
Т. В. Покровской,  
Т. Г. Терентьевой

*Общая редакция*

*канд. биологических наук*  
Н. М. СВЕШНИКОВОЙ



МОСКВА · «КОЛОС» · 1972

H. DECKER

**PHYTONEMATOLOGIE  
(BIOLOGIE UND BEKÄMPFUNG  
PFLANZENPARASITÄRER NEMATODEN)**

VEB DEUTSCHER  
LANDWIRTSCHAFTSVERLAG,  
BERLIN, 1969

---

**От издательства**

В книге изложено современное состояние фитонематологии. Значительная часть ее посвящена методам борьбы с паразитическими нематодами — агротехническому, физическому и химическому. Отдельно рассматриваются наиболее вредоносные нематоды (цистообразующие, галловые, стеблевые и др.). Кроме того, дано описание современных методов исследования нематод. Приводится обширная библиография.

Книга может служить пособием для агрономов по защите растений, научных сотрудников, студентов, аспирантов и преподавателей биологических факультетов университетов и сельскохозяйственных вузов.

## ПРЕДИСЛОВИЕ К РУССКОМУ ИЗДАНИЮ

Книга Хейнца Деккера, профессора Института фитопатологии и защиты растений Ростокского университета (ГДР), изданная в 1969 г. под названием «Phytonematologie», является вторым, дополненным изданием его первой книги «Pflanzenparasitäre Nematoden und ihre Bekämpfung», выпущенной в свет издательством VEB Deutscher Landwirtschaftsverlag в 1963 г. Переиздание было вызвано огромным интересом к книге, быстро раскупленной читателями.

Потребность в литературе по борьбе с нематодами, паразитирующими на сельскохозяйственных культурах, велика и неизменно возрастает в связи с большой вредоносностью этих микроскопических червей, невидимых невооруженным глазом и поэтому часто остающихся нераспознанными в качестве причины потерь урожая картофеля, зерновых, овощных, ягодных, декоративных и других культур во многих странах мира. Советский Союз также не является исключением в этом отношении, особенно если учесть его огромную территорию с различными климатическими зонами — от сухих и влажных субтропиков, пустынь, до Крайнего Севера с суровыми морозами, глубокими снегами — и большим разнообразием культур открытого и защищенного грунта, выращиваемых во всех зонах. Следует отметить, что исследования по нематологии в нашей стране начали интенсивно прогрессировать только после Октябрьской революции.

К настоящему времени в СССР известно несколько видов нематод — паразитов сельскохозяйственных культур, причиняющих значительный ущерб. Одни представляют собой объекты внешнего карантина, препятствующие свободному обмену растительным материалом с другими государствами, а также и перевозкам его внутри страны. Примером является картофельная цистообразующая нематода (*Heterodera rostochiensis*), ареал которой в 1965 г. составлял свыше 5 тыс. га (сб. «Нематодные болезни растений». «Колос», М., 1967). Другие виды нематод, не являясь карантинными объектами, в ряде республик и областей значительно снижают урожай овощных культур в тепличных хозяйствах, которые ежегодно затрачивают значительные суммы на борьбу, например, с галловой нематодой (*Meloidogyne incognita*). В открытом грунте южных республик СССР другие виды галловых нематод вызывают



потери урожая огурцов, томатов, баклажан, дынь и таких ценных технических культур, как хлопчатник, кенаф, эфиромасличная герань, а в северо-западной зоне — льна. Стеблевые нематоды на картофеле, луке, чесноке, а также землянике являются причиной недобора урожая или его гибели частично в поле и особенно в хранилищах. Стеблевая (клубневая) нематода картофеля (*Ditylenchus destructor*), заражая клубни в поле, развивается в них при хранении. Так, в ряде областей Украинской ССР при среднем заражении клубней в поле 5,7% она в 1962 г. вызвала потерю 157 180 т картофеля (Капитоненко, 1967). В ряде западных районов Азербайджанской ССР стеблевой нематодой было поражено до 32% клубней по весу (Исмаилов, 1967). За последние 10 лет в Советском Союзе возрастает вредоносность овсяной цистообразующей нематоды (*Heterodera avenae*), встречающейся на значительной площади в Башкирской АССР (Тихонова, 1967) и Новосибирской области (в 1968 г. — 2816 га) и вызвавшей потери урожая пшеницы до 6—8 ц/га (Шишова, 1969). Большие потери урожая земляники вызывает стеблевая нематода *Ditylenchus dipsaci*, которая значительно распространена в садово-ягодных хозяйствах РСФСР и некоторых других республик. Снижение урожая достигает 30 ц/га, а главное происходит заражение рассады (усов), с которой нематода расселяется все шире (Метлицкий, 1966). Меньшее значение имеют свекловичная гетеродера, цитрусовая нематода, хмелевая, гороховая и другие гетеродеры, виды угриц (*Anguina* spp.), паразитирующие на культурных и диких злаках, нематоды — переносчики вирусов из рода *Xiphinema* и др.

Накопления популяций нематод и их распространения можно будет избежать, если лучше изучить фауну сельскохозяйственных культур и дикой растительности конкретных зон. Для этого нужны кадры фитонематологов и широкое распространение знаний о нематодах, прежде всего среди агрономов. Нужно подготавливать агрономов также и по фитонематологии, как это делается по другим дисциплинам защиты растений. Необходимы книги, руководства, популярная литература по этой отрасли.

К сожалению, выпускается крайне незначительное количество пособий, которыми могли бы пользоваться агрономы и специалисты сельскохозяйственных органов в порядке самообразования. Нет учебника по фитонематодам и борьбе с ними.

Издания по нематодам растений часто представляют библиографическую редкость, например книга И. Н. Филиппева «Нематоды вредные и полезные в сельском хозяйстве», изданная в 1934 г. К тому же она значительно устарела и не отвечает современному уровню знаний в этой области. Главным же недостатком их является то, что они предназначены не для широкого круга агрономических работников, а для квалифицированных специалистов. Они написаны специалистами по систематике нематод, никогда не работавшими по защите растений. Поэтому приводимые меры борьбы, дозы препаратов и т. д. приведены без критической оценки по

данным литературы о проведенных опытах, не принятых практикой и непригодных для условий СССР.

Предлагаемая книга написана специалистом широкого профиля и построена скорее в форме учебника, но в ней приведено много материала, доступного для студентов сельскохозяйственных институтов, специалистов службы защиты растений, агрономов, аспирантов и молодых специалистов, желающих подготовиться для работы по фитонематологии и защите растений от нематод. В книге приведены краткие определительные таблицы нематод, большое количество иллюстраций и довольно обширный, хотя и неполный список литературы по фитонематологии.

Содержание книги ограничено основными видами нематод, встречающимися в Европе, включая весь Советский Союз, поэтому некоторые виды, например рисовая нематода (*Ditylenchus angustus*) — карантинный для СССР вид, автором не описываются.

Книга делится на две части — общую и специальную. В общей части рассматривается: распространение нематод в природе, в различных субстратах и условиях обитания; история их обнаружения, уходящая в глубокую древность. Прослежена эволюция отдельных родов нематод; перечислены наиболее крупные исследователи различных стран в области нематологии и наиболее крупные руководства, изданные до последнего времени.

В общей части обстоятельно разбирается механизм действия паразитических нематод на растение с точки зрения взаимного физиологического влияния обоих организмов — паразита и растения-хозяина, которое приводит к проявлению у растения внешних признаков болезни, вызванной внедрившимся патогеном. Признаки поражения различными нематодами подземных и надземных частей растений демонстрируются на многих фотографиях. Подробно обсуждается вопрос взаимоотношений нематод с грибами, бактериями и вирусами.

Морфология нематод изложена ясно и изображена на четких схематических рисунках с обозначением деталей. Систематика дана в основном по проф. А. А. Парамонову (1962, 1964) и Гуди (1963). Приводится краткая и доступная определительная таблица родов нематод.

Следует отметить, что автор, описывая ротовой шип нематод (*Mundstachel*), не указывает различий между его строением у копы и стилета, присущим представителям отдельных семейств. Эти органы имеют разное строение и происхождение. По А. А. Парамонову, в процессе эволюции копы образовалось из зуба — кутикулярного выроста в ротовой полости (одонтостиль), а стилет — из стенок ротовой полости (стоматостиль).

Биология и экология нематод изложены подробно с учетом влияния на развитие популяции климатических, физико-химических факторов окружающей среды, почвы, а также почвенного биоценоза, включая хищные организмы — грибы и простейшие, беспозвоночные животные.

В разделе «Основы борьбы с нематодами» разбираются карантинные и профилактические меры, динамика нематод в почве как основание для истребительных мероприятий, влияние на подавление популяции различных агротехнических приемов (обработка почвы, удобрения, сроки сева и посадки), дан большой список растений-хозяев наиболее вредоносных видов паразитических фитонематод, включающий культурные, дикие и сорные растения.

Большое внимание уделено выведению устойчивых сортов сельскохозяйственных культур к нематодам, их биотипам и расам. В ряде стран выведены сорта, устойчивые к карантинной картофельной нематоде (*Heterodera rostochiensis*). Однако в отношении других видов, в частности овсяной и свекловичной гетеродер, успехи селекции значительно меньше. В Советском Союзе также ведется селекционная работа на устойчивость к нематодам. Выведены сорта картофеля, устойчивые к картофельной гетеродере (Понин, 1969).

В разделе «Истребительные мероприятия» обсуждаются многие интересные вопросы. Из способов биологической борьбы наиболее разработано применение хищных почвенных грибов, которые улавливают нематод особыми приспособлениями, развивающимися при определенных условиях в почве. Цитируются и советские авторы, хотя биологический метод борьбы с фитонематодами в СССР находится еще в стадии изучения и разработки.

Приводятся данные по применению так называемых враждебных растений, например бархатцев, для снижения популяции в почве нематод рода *Pratylenchus*, а также представителей эктопаразитической группы из рода *Trichodorus*, *Paralongidorus*, которым «враждебны» спаржа, кроталария и виды капусты. Однако метод борьбы ловчими растениями оценивается автором как не обещающий больших перспектив.

Из физических методов борьбы описываются пропаривание и высушивание почвы, обработка растений и их частей горячей водой (посадочного материала земляники, цветочных луковиц, клубнелуковиц, а также саженцев citrusовых) для борьбы с нематодами разных групп, паразитирующих в надземных и подземных органах.

Применение электричества и ультракоротких волн рассматривается как малоперспективные средства борьбы с нематодами.

Наиболее полно представлен химический метод борьбы. Приведены препараты, применяющиеся для борьбы с нематодами, и те, которые прошли или только проходят полевые испытания, но еще не вошли в практику. Следует отметить, что большинство из перечисленных в книге препаратов в СССР не только не применяется, но даже и не испытывалось из-за их отсутствия или высокой токсичности для человека. Применяемые в СССР препараты отмечены самим автором и в примечании редактора. В ряде случаев было изменено название некоторых составов препаратов согласно принятому для них в Советском Союзе.

Описаны способы применения нематодцидов всех форм (жидких, сыпучих), даны их дозировки в зависимости от типа почвы, ее

влажности и температуры и других факторов, а также влияние нематод на почвенный биоценоз. Рассмотрены способы выявления токсических остатков в почве после дегазации.

Некоторые очень токсичные препараты описаны недостаточно полно, например хлорпикрин. Не указан его очень высокий удельный вес — препарат в 5,6 раза тяжелее воздуха. Это свойство необходимо иметь в виду при работе с препаратом, так как оно сказывается на результатах применения, а также имеет большое значение с точки зрения техники безопасности.

Приводимые автором дозировки препаратов несколько отличаются от рекомендуемых для отдельных нематодов в Советском Союзе. Результаты исследования советских аналогичных препаратов показали некоторую разницу в эффективности, зависящую от различий в почвенно-климатических условиях, способах и средствах внесения, степени зараженности почвы нематодами и от состава самих препаратов (процент действующего начала, наполнителей и разбавителей, примесей и т. д.).

Для условий СССР при выборе препарата для борьбы с нематодами нужно руководствоваться «Списком химических и биологических средств борьбы с вредителями, болезнями растений и сорняками», ежегодно рекомендуемым для применения в сельском хозяйстве МСХ СССР и согласованным с Минздравом СССР.

В специальной части рассматриваются разные виды паразитических нематод: корневые, стеблевые, листовые, галлообразующие (на листьях, стеблях и цветковых частях), нематоды, вредящие культуре шампиньонов, а также самые обычные виды, встречающиеся при анализах растительного материала. Завершается книга разделом «Методы исследования почвы и растений на нематод».

Каждая группа разобрана достаточно подробно, даны: схемы и детали строения, по которым производится определение вида; расы, биология, экология, растения-хозяева и меры борьбы с каждым видом.

В разделе «Корневые нематоды» рассматривается большая группа мигрирующих (у автора — свободноживущих) нематод. Название «свободноживущие» в нашей литературе применяется к нематодам, ведущим непаразитический образ жизни. Поэтому в переводе нами этот термин был заменен на «мигрирующие», поскольку нематоды ведут паразитический образ жизни, подвижны или лишь в какой-то период жизни полувнедряются в растения.

В группе факультативных паразитов описывается овсяная нематода (*Aphelenchus avenae*), обнаруживаемая в гниющих растительных материалах и частях растений. Питается нематода главным образом грибами, заселяющими гниющий субстрат, но считается, что может питаться и клетками растений. Однако ее роль в патогенезе растений — перенос патогенных микроорганизмов в поврежденные органы растений и усиление разрушения больных тканей растений.

Относительно галловой нематоды сообщается, что она является в СССР карантинным объектом, хотя она еще в 40-х годах была исключена из этого списка.

Очень подробно изложен раздел «Стеблевые нематоды». В нем дана четкая дифференциация вредоносного для картофеля вида *Ditylenchus destructor* от *D. dipsaci*. Приводится описание биологии паразита, растений-хозяев и мер борьбы, преимущественно по советским данным. К сожалению, автором не использованы более поздние и интересные исследования как по биологии, так и по агротехническим мерам борьбы (Капитоненко, 1965, и др.). Описаны новые виды стеблевых нематод — ландышевой (*D. convallariae*) и люцерновой (*D. medicaginis*).

Группа листовых нематод включает в себе виды рода *Aphelenchoides* (хризантемную, земляничную, рисового афеленха и др.) и изложена по той же схеме, что и стеблевые.

В последнем разделе книги «Методы исследования» описаны способы отбора почвенных проб, их отмывка для извлечения нематод, оценка зараженности почв инвазионными элементами. Даны описания и иллюстрации различных механизмов для производительного и равномерного отбора проб и лабораторные приборы для быстрой их обработки.

Рассматриваются методы извлечения нематод из растительных образцов, включая окраску внутри тканей; даны составы красителей, способы умерщвления нематод с наименьшей деформацией и основные приемы измерения частей тела и органов нематод для составления индексов к определению.

Приведен список литературы в количестве 1719 названий, в который не вошли все цитированные в тексте работы. При цитировании некоторых работ автор допустил ряд неточностей. Есть опечатки в годах, фамилиях авторов в тексте и списке литературы.

Несмотря на указанные погрешности, по возможности устраненные в предлагаемом переводном издании, книга читается с большим интересом, дает широкое понятие о проблеме нематод и вызываемых ими болезнях в целом, о их тесной и сложной связи с другими возбудителями болезней, которая еще нуждается в детальном изучении, так как борьба с несколькими патогенами более сложна, чем с каждым в отдельности.

Книга прививает читателю взгляд на нематод не только как на «вредителей» в первоначальном и утилитарном смысле этого слова, но и как на возбудителей сложных физиологических, биохимических и в конечном счете патологических процессов, возникающих в результате паразитирования этих микроскопических червей в организме растений-хозяев. Книга раскрывает важность и сложность проблемы устойчивости растений, в том числе комплексной, которую необходимо разрабатывать возможно интенсивнее, особенно в наших условиях, поскольку в этом отношении мы еще отстаем от зарубежных стран.

Многочисленные рисунки и фотографии наглядно характеризуют многообразие форм нематод и признаков поражения растений ими, в некоторых случаях напоминающих симптомы других болезней или повреждений насекомыми.

В книге изложены различные способы борьбы с нематодами — профилактические (систематические обследования для изучения фауны, контроль за качеством посадочного материала), агротехнические (использование устойчивых сортов и непоражающихся растений, противонематодные севообороты), физические и химические — с применением механизации.

Автором слабо акцентирована интегрированная борьба с нематодами, внесение малых доз химикатов в системе агротехнического комплекса под устойчивые сорта и непоражаемые культуры, но отчетливо показано значение правильных севооборотов, снижающих популяцию нематод и поддерживающих ее на хозяйственно неощутимом уровне.

Крайне полезны описания и фотографии различных механизмов для взятия почвенных проб и внесения нематодцидов в почву, повышающих производительность при этих работах и снижающих затраты. Эта часть книги должна привлечь внимание механизаторов, а также работников станций защиты растений, в частности лабораторных работников. Оснащение лабораторий совершенными приборами необходимо для поднятия уровня исследований. Надо полагать, что книга привлечет внимание и работников руководящих органов министерств сельского хозяйства Союза и республик, ведающих защитой растений и научными исследованиями, к современному состоянию научной и практической работы по борьбе с нематодами в европейских странах.

В качестве практического руководства для специалистов сельского хозяйства и агрономов Советского Союза книга Деккера может служить лишь отчасти, главным образом для подготовки кадров, вследствие большой разницы во многих условиях — территориальных, почвенно-климатических, организационных и т. п., а также из-за небольшого набора в СССР химических средств борьбы и техники для их применения, отсутствия устойчивых сортов. В ближайшие годы эти трудности должны быть преодолены.

В работе над книгой принимали участие переводчики: О. В. Лисовская (общая часть, биология, листовые и стеблевые галлообразующие нематоды, нематоды шампиньонов); канд. биол. наук Т. В. Покровская (морфология, анатомия, систематика, корневые галловые нематоды); канд. с-х. наук Л. А. Гуськова (основы борьбы с нематодами); канд. биол. наук Т. Г. Терентьева (корневые паразитические нематоды); канд. биол. наук О. З. Метлицкий (мигрирующие корневые нематоды, стеблевые, листовые, ландышевая нематоды, методы исследования почвы и растений).

*Н. М. Свешникова*

## ПРЕДИСЛОВИЕ К НЕМЕЦКОМУ ИЗДАНИЮ

По мере интенсификации сельскохозяйственного производства в особенности в связи со стремлением к возделыванию лишь немногих видов культурных растений, возрастает опасность появления и размножения фитопаразитических нематод. В результате поражения нематодами ежегодно теряются большие количества ценных пищевых и кормовых продуктов, а также сырья, предназначавшегося для промышленного использования.

В Германской Демократической Республике в 1963 г. была опубликована обзорная работа автора «Фитопаразитические нематоды и борьба с ними». Эта книга разошлась за несколько месяцев. Быстрая распродажа и положительные отклики от практиков сельского хозяйства и садоводства свидетельствуют о насущной потребности в такой обзорной работе. Непрекращающийся спрос, а также новые данные, полученные со времени выхода книги, вызвали необходимость издания нового обзорного труда, посвященного рассмотрению состояния наших знаний в этой специальной области. Книга была названа «Фитонематология», чтобы подчеркнуть развитие самостоятельной дисциплины в рамках фитопатологии.

Объем этой темы делает необходимым внесение некоторых сокращений, в основном в специальной части, где рассматриваются только те виды нематод, которые имеют значение в условиях Европы.

Предлагаемая книга предназначается главным образом для специалистов по защите растений, а также для всех интересующихся сельским хозяйством и садоводством. Она также может служить пособием для студентов и учащихся средних специальных училищ при овладении специальными знаниями.

За ценные указания при подготовке рукописи и критический ее просмотр приношу глубокую благодарность моему глубокоуважаемому учителю проф. д-ру Эрнсту Рейнмуту.

*Хейнц Деккер*

Бад Доберан, 1969 г.

**Общая  
часть**

# **ОСНОВЫ ФИТО- НЕМАТОЛОГИИ**

**ВВЕДЕНИЕ  
ИСТОРИЧЕСКИЙ ОЧЕРК  
НЕМАТОЛОГИЧЕСКИХ  
ИССЛЕДОВАНИЙ  
СПОСОБЫ ПОВРЕЖДЕНИЯ  
РАСТЕНИЙ ПАРАЗИТИЧЕСКИМИ  
НЕМАТОДАМИ И ИХ  
ВЛИЯНИЕ НА СЕЛЬСКОЕ  
ХОЗЯЙСТВО  
МОРФОЛОГИЯ И АНАТОМИЯ  
ФИТОПАРАЗИТИЧЕСКИХ  
НЕМАТОД  
СИСТЕМАТИКА ФИТОНЕМАТОД  
КРАТКИЙ ОПРЕДЕЛИТЕЛЬ  
ВАЖНЕЙШИХ  
ПАРАЗИТИЧЕСКИХ  
НЕМАТОД  
ОБЩИЕ СВЕДЕНИЯ  
ОБ ЭКОЛОГИИ  
ФИТОПАРАЗИТИЧЕСКИХ  
НЕМАТОД  
ОСНОВЫ БОРЬБЫ  
С НЕМАТОДАМИ**



## ВВЕДЕНИЕ

Нематоды, или круглые черви, — животные влаголюбивые. Существуют тысячи видов нематод с различными особенностями и требованиями к условиям среды. Они встречаются в почве, в пресной и соленой воде, а также в растениях, животных и человеке.

Название «нематоды» (нема — нитка, oides — подобный) указывает на внешний вид животных этой группы. Это вытянутые в длину черви, круглые в поперечнике, величина которых чрезвычайно сильно варьирует. Наряду с мелкими (длиной 0,2 мм) видами круглых червей встречаются и такие, как, например, некоторые паразиты теплокровных животных, которые достигают в длину нескольких метров.

Круглые черви, живущие в почве и растениях, микроскопически мелкие животные. Из-за их формы тела, напоминающего сильно уменьшенного угря, и змееподобного способа передвижения нематод называют угрицами<sup>1</sup>.

Обычно в 100 см<sup>3</sup> пахотной почвы или садовой земли содержится 4000—5000 нематод, нередко даже больше. Видовой состав и размеры популяции в значительной мере зависят от условий окружающей среды, особенно от почвенно-климатических факторов и растительного покрова. В способах питания и других требованиях между ними существуют большие различия. Наряду с видами, предпочитающими гнилые вещества и питающимися как сапрозои (*sapros* — гнилой, зооп — животное) бактериями, встречаются и живущие хищнически за счет других видов нематод. Кроме того, в почве постоянно встречаются в больших или меньших количествах фитопаразитические нематоды. Согласно имеющимся в настоящее время данным, число видов, являющихся паразитами растений, достигает нескольких сотен. Иногда они сильно отличаются друг от друга как по морфологии и экологии, так и по биологии, в частности по их поведению как паразитов. Многочисленные виды нематод можно классифицировать, объединяя их в определенные группы. Систематическая (таксономическая) классификация основана на различных морфологических признаках. Однако современная таксономическая группировка нематод не вполне удовлетворительна, поскольку

<sup>1</sup> Угрицы как общее название нематод в настоящее время в советской литературе не употребляется и считается устаревшим. Это название осталось за представителями рода *Anguina*. — *Прим. ред.*

здесь недостаточно учитывается филогенетическое развитие, а выделение и описание таксономических категорий ведутся не унифицированно. Классификация фитопаразитических нематод на эколого-биологической основе дает иную картину. Проведенная Парамоновым [1106] экологическая группировка гораздо больше соответствует различным типам взаимоотношений нематод и растений, чем все более ранние классификации.

Из практических соображений распределение фитопаразитических нематод в книге проведено по главным группам в зависимости от их паразитирования в определенных частях растений, т. е. в их органах. Таким образом различают нематод корневых, стеблевых, листовых и семенных. Дальнейшее подразделение проводится по биолого-экологическим или морфологическим особенностям. На этом основании, например, обширная группа корневых нематод подразделяется на мигрирующих и сидячих в зависимости от их способности или неспособности менять места паразитирования. В обеих группах имеются виды по своему образу жизни эктопаразитические, полуэндопаразитические и эндопаразитические. Наименование «свободноживущие нематоды», употребляющееся иногда в отношении мигрирующих корневых нематод, поскольку оно имеет другой смысл, должно применяться только к нематодам, не паразитирующим внутри или на растениях, животных или человеку.

## ИСТОРИЧЕСКИЙ ОЧЕРК НЕМАТОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Паразитирующие на растениях нематоды большей частью настолько малы, что простым глазом почти или совсем неразличимы. Поэтому до изобретения микроскопа о них не было никаких сообщений. Однако это не значит, что в те времена не наблюдалось повреждений, причиненных нематодами. Например, установлена связь между сообщениями, относящимися ко временам древнего Рима, об «истощении почвы» и появлении паразитических нематод.

Первым ученым, наблюдавшим нематод под микроскопом, был Бореллус (1656). Ему принадлежит первое описание винных, или укусных, угриц (*Turbatrix aceti*).

Другие великие естествоиспытатели того времени, например Левенгук (1632—1723) и Гук (1635—1703), также рассматривали укусных угриц под микроскопом. Им была уже известна и клейстерная угрица (*Panagrellus redivivus*).

Первое сообщение о нематодах, паразитирующих на растениях, исходило от Нидхема (1743), который в письме к президенту Лондонского королевского общества, опубликованном в 1744 г., сообщает об обнаружении угрицы в галлах, встречающихся в колосьях пшеницы. Несколько позже Штейнбух (1799) назвал эту пшеничную угрицу *Vibrio tritici* и одновременно описал близкородственный ей вид *Vibrio agrostis*, паразитирующий на полевице. В настоящее время оба вида носят родовое название *Anguina* Scopoli, 1777.

Подъем и развитие нематологии произошли в середине прошлого столетия. Появился ряд монографий, принадлежавших Дюжардену (1845), Бастиану (1865), Шнейдеру (1866), Бючли (1873), Эрли (1880) и Де Ману (1884), в которых описываются некоторые виды нематод, паразитирующие на растениях.

В 1850 г. Харди [553] нашел вид, вызывающий образование галлов на листьях злаков, дав ему название *Vibrio graminis*, который в настоящее время называется *Anguina graminis*. В 1857 г. появилась фундаментальная работа Давэна по биологии пшеничной угрицы [214]. В том же году Кюн [799] сообщил об обнаружении нематоды *Anguillula (Ditylenchus) dipsaci* в цветочных головках ворсянки сукновальной (*Dipsacus fullonum*). Несколько лет спустя он (1868) выяснил роль этой нематоды в заболевании стеблей ржи, описанном Шверцем еще в 1825 г., но без указания возбудителя, который был ему неизвестен [1336].

Первые наблюдения над нематодами, паразитирующими на корнях, относятся ко второй половине прошлого столетия. В 1855 г. Беркели описал болезнь тепличных огурцов, признаком которой было образование корневых галлов с находившимися в них личинками и яйцами нематод. Этой нематоде Корню (1879) дал название *Anguillula marioni*. Еще в прошлом столетии были описаны отнесенные в настоящее время к роду *Meloidogyne* виды галловых нематод, которые Трейбом (1885) были названы *Heterodera javanica*, Гельди (1887) — *Meloidogyne exigua* и Нилом (1889) — *Anguillula arenaria*.

Вскоре после обнаружения галловых нематод Шахт (1859) нашел на корнях большой сахарной свеклы цисты нематоды, которую Шмидт (1871) назвал *Heterodera schachtii*. За последние десятилетия прошлого столетия появилось много

работ, посвященных свекловичной нематоде. Так, например, подробные исследования по биологии были проведены Штрубелем (1888), а обширные опыты по борьбе с этой нематодой — Кюном (1881). Впервые Кюн для борьбы со свекловичной нематодой применил обработку почвы сероуглеродом и использовал быстро растущие растения-хозяева свекловичной нематоды (например, рапс) в качестве «ловчих растений». Кюн и его сотрудники положили начало применению севооборота для борьбы с нематодами, который и в настоящее время признается эффективным.

Либшер (1892) обнаружил еще один цистообразующий вид на корнях гороха и назвал его *Heterodera göttingiana* по городу Геттинген, где был найден. Дальнейшие описания нематод, паразитирующих на растениях, сделанные в прошлом столетии, принадлежат: Греффу (1872) по *Anguillula radicum* (ныне называется *Anguina radicum*), Де Ману (1880) по *Tylenchus pratensis* и Циммерману (1898) по *Tylenchus coffeae* (оба вида отнесены теперь к роду *Pratylenchus*). Следует также упомянуть описание земляничной нематоды *Aphelenchoides fragariae* в то время названной Ритзема-Бос (1891) — *Aphelenchus fragariae*.

Еще до конца прошлого столетия были установлены следующие роды фитонематод, принятые и в настоящее время: *Anguina* Scopoli, 1777, *Aphelenchoides* Fischer, 1894, *Aphelenchus* Bastian, 1865, *Dorylaimus* Dujardin, 1845, *Heterodera* Schmidt, 1871, *Meloidogyne* Göldi, 1887 (установлен только в 1949 г.), *Tylenchus* Bastian, 1865.

В первой половине текущего столетия развитие фитонематологии шло очень быстро. Это был период, на который приходятся основные исследования по биологии многих видов нематод, паразитирующих на растениях, их систематизация и разработка способов борьбы с ними.

Марциновская [935] написала первую обзорную статью «Паразитические и полупаразитические нематоды растений», в которой содержится много ценных мыслей, заслуживающих внимания до настоящего времени.

Незадолго до первой мировой войны Циммерманн [1710] обнаружил картофельную нематоду близ Росток. Позже Волленвебер [1695] назвал этот вид *Heterodera rostochiensis*.

Заслугой американского исследователя Кобба [162, 165, 170] является то, что благодаря его усилиям нематология получила признание науки. Он предложил понятия «нематология», «нематолог», «нематтид» и т. д. Кобб (1913) установил также роды *Tylenchorhynchus*, *Dolichodoros*, *Trichodoros* и *Xiphinema*, включающие важные виды паразитических корневых нематод [163].

В 1922 г. появилась монография Миколецкого [952] о нематодах, свободно живущих в почве. В ней изложен обширный материал, полученный в результате собственных наблюдений автора. Он рассматривает также и роды *Paratylenchus*, *Paraphelenchus* и *Longidorus*, к которым относятся некоторые фитопаразитические виды.

В 1922 г. Баунаке [44] опубликовал работу, в которой описал свои наблюдения по действию корневых выделений на процесс выхода из яиц личинок *Heterodera*. В последующие десятилетия были проведены многочисленные опыты, расширившие наблюдения, проведенные Баунаке.

Фундаментальную работу по биологии картофельной нематоды и борьбе с ней опубликовал в 1929 г. Э. Рейнмут [1197]. В качестве преподавателя высшего учебного заведения он уделял особое внимание подготовке студентов сельскохозяйственного профиля в области фитонематологии, а также молодых научных кадров — специалистов по нематологии. Усилиями Рейнмута в 1960 г. в программу лекций Ростокского университета был включен специальный курс «Фитонематология».

Выдающимся нематологом можно считать немецкого ученого Г. Гоффарта. В течение 40 лет работал он в этой области и опубликовал много ценного почти по всем основным вопросам фитонематологии. Его книги «Die Aphelenchen der Kulturpflanzen» [403] и «Nematoden der Kulturpflanzen Europas» [419], а также раздел «Nematoden, Fadenwürmer» («Нематоды, круглые черви») в книге «Handbuch der Pflanzenkrankheiten» [417] являются краткими руководствами по фитонематологии. Заслуга Гоффарта заключается еще и в том, что он ознакомил с фитонематологией как немецкую службу защиты растений, так и практиков-садоводов и полеводов.

Развитию нематологии в первой половине XX в. сильно содействовал Томас Гуди (1885—1953). За 30 с лишним лет он опубликовал ряд фундаментальных работ по самым различным отраслям нематологии. Основными трудами являются книги «Plant parasitic nematodes and the diseases they cause» [493] и «Soil and freshwater nematodes» [505].

Подобным же образом повлиял на развитие нематологии советский ученый И. Н. Филиппев. Многие из установленных им таксономических единиц сохранили до сих пор свое значение, как, например, роды *Rotylenchus*, *Pratylenchus* и *Ditylenchus*, паразитирующие на растениях. Как особенно ценную работу следует называть изданную на английском языке книгу «A manual of agricultural helminthology» в соавторстве с Схюрманс-Стеekhеном [348]<sup>1</sup>. Эта работа, хотя в некоторых местах и устаревшая, до сих пор принадлежит к числу незаменимых общих руководств по фитонематологии.

К числу исследователей, способствовавших развитию нематологии и обогативших ее ценными работами, принадлежат Бурер, Читвуд, Кристи, Франклин, Годфри, Кирьянова, Парамонов, Свешникова, Штейнер, Тейлор, Торн, Триффит и др.

После второй мировой войны фитонематология стала быстро развиваться. В военных и послевоенных условиях при почти неконтролируемом возделывании картофеля картофельная нематода могла стать серьезным бичом. Началось усиленное изучение физиологических и экологических проблем, связанных с картофельной нематодой.

В эти годы, помимо упоминавшихся выше работ Гоффарта [418, 419], вышли из печати такие выдающиеся труды, как монография по картофельной нематоды Остенбринка [1050] и опубликованная работа Франклин [357] по цистообразующим видам *Heterodera*.

К первым послевоенным годам относятся также первые работы по селекции картофеля на устойчивость к нематоды, проводившиеся сначала в Англии и Голландии [309, 310, 1577 и др.], а затем в ГДР, ФРГ и других странах.

В начале 50-х годов ученые обратили внимание на одну группу нематод, так называемых мигрирующих корневых нематод. Остенбринк (1954, 1955) первый доказал экспериментальным путем, что явления «утомления почв» в питомниках древесных пород объясняются поражением корней такого рода нематодами. По данным исследований, проведенных в последующие годы, мигрирующие корневые нематоды — опасные паразиты многих культурных растений. Их значение возрастает по мере интенсификации сельскохозяйственного производства и специализации его на немногих видах растений: В области патологии растений нематология приобрела еще большее значение благодаря работам Хьюитта, Раски и Гохина [595], доказавшим в 1958 г., что некоторые виды нематод способны переносить вирусы.

Среди многочисленных исследователей, работы которых по нематологии заслуживают внимания, следует отметить Дж. Б. Гуди (1914—1965). Помимо многочисленных журнальных статей по нематологии, необходимо упомянуть превосходную переработку произведений его отца, Т. Гуди, в особенности книг «Soil and freshwater nematodes» [506], «Laboratory methods for work with plant and soil nematodes» [470, 478]<sup>2</sup>, а также переработку в сотрудничестве с М. Т. Франклини и Д. Дж. Хупером «The nematode parasites of plants catalogued under their host plants» [507, 508].

Быстрое развитие нематологии после второй мировой войны и связанная с этим необходимость усиления сотрудничества в международном масштабе, привели к созданию в 1953 г. Европейского общества нематологов. Число членов этого общества за последние годы непрерывно увеличивается. В августе 1967 г. насчитывалось 372 нематолога из 47 стран.

<sup>1</sup> В 1934 г. И. Н. Филиппев опубликовал книгу «Нематоды вредные и полезные в сельском хозяйстве» (Сельхозгиз, М., 1934), которая была дополнена голландским нематологом Схюрманс-Стеekhеном и издана в 1941 г. в Лейдене от имени обоих авторов. — *Прим. ред.*

<sup>2</sup> Книга переведена на русский язык: Дж. Б. Гудэй. Лабораторные методы исследования растительных и почвенных нематод. М., ИЛ, 1959, 85 с.

Все возрастающее число и журнальных статей, и издаваемых книг по вопросам фитонематологии говорит о развитии этой науки. В настоящее время ежегодно публикуется 800—1000 научных работ по фитонематологии. Из числа появившихся за последние годы книг, посвященных паразитирующим на растениях нематодам, наибольшего внимания заслуживают работы следующих авторов, относящиеся ко всему этому разделу в целом: Дж. Р. Кристи [141], Дж. Ф. Соути [1420], Дж. Н. Сассер и У. Р. Дженкинс [1297], Г. Торн [1563], А. А. Парамонов [1106, 1110], Х. Р. Уоллес [1638].

## СПОСОБЫ ПОВРЕЖДЕНИЯ РАСТЕНИЙ ПАЗАРИТИЧЕСКИМИ НЕМАТОДАМИ И ИХ ВЛИЯНИЕ НА СЕЛЬСКОЕ ХОЗЯЙСТВО

### МЕХАНИКО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОВРЕЖДЕНИЯ И ИХ СИМПТОМЫ

Все фитопаразитические нематоды снабжены на переднем конце тела ротовым колющим органом — шипом (рис. 1), полым внутри, который может двигаться взад и вперед благодаря сокращению мышц. Нематоды прокалывают стенки клеток и высасывают их содержимое. В передней части тела расположены пищеводные железы, часто вдающиеся в просвет пищевода вблизи этого шипа, через который могут выделяться вещества, напоминающие слюну. Действие этих веществ, в состав которых входят преимущественно ферменты, вероятно, сказывается уже при уколе: они облегчают нематодам внедрение в ткани растений и способствуют превращению содержимого клеток и прочих веществ, содержащихся в растении, в усвояемую для нематод форму.

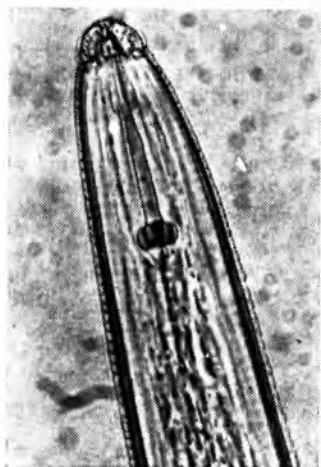


Рис. 1. Ротовой шип — колющий орган, характерный для паразитических нематод, в головном конце *Rotylenchus* sp. (увеличено примерно в 700 раз).

Помимо протеолитических ферментов, у разных видов нематод были найдены амилаза, инвертаза, целлюлаза, пектиназа,  $\beta$ -глюкозидаза и т. д. Не все виды нематод выделяют одни и те же ферменты и не в одинаковых количествах. Совершенно очевидна тесная взаимосвязь между особенностями хозяина и органотропной специфичностью нематоды и активностью ее ферментов. Так, по данным Мюге [972], в богатых крахмалом картофельных клубнях живые клубневые нематоды (*Ditylenchus destructor*) выделяют в 7,2—7,5 раз больше амилазы, чем луковые нематоды (*Ditylenchus dipsaci*). С другой стороны, первый вид отличается ограниченной активностью пектиназы, которая сильнее выражена у *D. dipsaci*.

Взаимосвязь вида хозяина и активности ферментов показана в таблице 1.

Таблица 1

Гидролиз белка в соке корней различных растений под действием протеолитических ферментов нематод семейства *Heteroderidae* (в % наибольшей протеолитической активности; сок разбавлен водой в отношении 1:1) [975]

Вид нематод	Картофель	Кактус	Овес	Свекла	Желатин
Галловая ( <i>Meloidogyne</i> sp.)	100	100	100	100	100
Картофельная ( <i>Heterodera rostochiensis</i> )	100	—	—	40	100
Кактусовая ( <i>H. cacti</i> )	—	100	—	—	100
Овсяная ( <i>H. avenae</i> )	15	20	100	30	100
Свекловичная ( <i>H. schachtii</i> )	30	—	—	100	100

Различные виды *Meloidogyne* также заметно отличаются по содержанию ферментов. Майерс [1018] не нашел пектиназы в гомогенизированном соке *M. incognita* «*acrita*»<sup>1</sup>, тогда как в соке *M. arenaria* и *M. hapla* она содержалась. Согласно результатам опытов Мюге [975], особи одного и того же вида, но находящиеся на различных стадиях развития, тоже различаются по содержанию ферментов. Он установил, что взрослые луковые нематоды (*D. dipsaci*) отличались сильной активностью пектиназы, совершенно отсутствующей у личинок первого возраста. Этот автор предполагает, что молодые личинки используют ферменты, выделяемые взрослыми особями.

У молодых личинок *D. destructor* Мюге также не обнаружил какой-либо активности ферментов, тогда как у личинок *Heterodera* и *Meloidogyne* была установлена средняя активность ферментов (амилазы, протеолитических ферментов).

Интересно, что у видов *Heterodera* молодые личинки отличались слабой активностью пектиназы, а у более взрослых особей она совсем не проявлялась [1964]. Наши знания относительно выделения ферментов фитопаразитическими нематодами еще далеко не достаточны, а результаты исследований часто бывают противоречивы. Кроме того, еще не установлено, не принимается ли иногда за активность ферментов деятельность, например, бактериальной флоры, сопутствующей нематодам при нестерильном проведении опыта.

В таблице 2 приведены данные различных авторов [453, 791, 969, 971, 973—977, 1578, 1712 и др.] о наличии ферментов в секретах, экскретах и гомогенизатах фитопаразитических нематод.

<sup>1</sup> По Триантафиллу и Сассеру [1587], подвид *Meloidogyne incognita acrita* следует считать синонимом *M. incognita*.

Таблица 2

Активность ферментов в секретах, экскретах и гомогенатах фитопаразитических нематод (— отсутствие; (+) слабая; + заметная)

Вид нематоды	Амилаза	Инвертаза	Пектиназа	Целлюлаза	β-глюкозилаза	Протеолитические	Хитиназа
<i>Heterodera schachtii</i>	+	+	(+)			+	
<i>H. rostochiensis</i>	+	+	(+)		+	+	
<i>H. trifolii</i>				+			
<i>Meloidogyne arenaria</i>	—	+	+	+			
<i>M. incognita</i> « <i>acrita</i> »	—		—	+			
<i>M. hapla</i>	—		+	+			
<i>Meloidogyne</i> sp.	+	+	—				
<i>Pratylenchus penetrans</i>	—	(+)		+	+	+	
<i>P. pratensis</i>	(+)		—			(+)	
<i>P. zaeae</i>				+			
<i>Radopholus similis</i>	—	+	+	+			
<i>Tylenchulus semipenetrans</i>				+			
<i>Ditylenchus dipsaci</i>	+	+	+	+		+	+
<i>D. destructor</i>	+	+	+	+		+	+
<i>D. trififormis</i>	+	—	—	+			
<i>D. myceliophagus</i>				+			+
<i>Aphelenchoides sacchari</i>	+	+	—	+			
<i>Aphelenchus avenae</i>	—		+	+		(+)	

Наряду с ферментами фитопаразитические нематоды могут выделять и другие вещества, например аминокислоты, амины, амиды, протеин, мочевины и альдегиды [974]. Неоднократно высказывалось предположение, что определенные виды нематод, например галловая, могут выделять ростовые или подобные им вещества или по крайней мере способствовать активизации ростовых веществ, имеющих в связанном виде в тканях растения. Так, Сэйр [цит. по 998, 999] считает возможным, что личинки *Meloidogyne* при помощи своих протеолитических ферментов освобождают связанную протеином индолилуксусную кислоту или ее предшественник — триптофан. Ю и Вильерчио [1704] удалось доказать, что в самих нематодах могут содержаться производные индола (ауксины). При изучении образования галлов на корнях томатов различными видами *Meloidogyne*, помимо индолилуксусной кислоты, были обнаружены еще индолуксусноэтиловый эфир, индолацетонитрил, индолилмасляная кислота. Производные индола, встречающиеся в галлах растений-хозяев, соответствуют и по числу и по типу производным индола, найденным в яйцевых мешках и личинках различных видов *Meloidogyne*. У *M. hapla* были обнаружены индолилуксусная кислота, индолацетонитрил, индолуксусноэтиловый эфир, у *M. javanica* — индолуксусная кислота и индолацетонитрил, а у *M. incognita* — лишь индолилмасляная кислота.

Вещества, выделяемые нематодами, по-разному действуют на ткани и клетки пораженного растения. Наряду с превращением содержимого клетки в усвояемую для нематоды форму, что является основной задачей большинства ферментов, последние могут



вызвать характерные изменения в тканях и клетках растения-хозяина.

Ниже приводится описание некоторых из этих изменений [142].

1. Растворение срединной пластинки, находящейся между стенками клетки, что часто ведет к разрушению соединения между клетками. (Пример: стеблевая нематода *Ditylenchus dipsaci*.)

2. Растворение стенок клетки. В результате погибает вся клетка, происходит некроз пораженных тканей. (Пример: эндопаразитические корневые нематоды рода *Pratylenchus*.)

3. Торможение деления клеток в верхушечной меристеме. Приостанавливается рост корней (или побегов). (Пример: эктопаразитическая корневая нематода *Trichodorus christiei*.)

4. Стимулирование деления клеток. Это может привести к образованию многочисленных боковых корней. (Пример: галловая нематода *Meloidogyne hapla*.)

5. Гипертрофия клеток. Ткани становятся губчатыми. (Пример: эндопаразитическая корневая нематода *Radopholus similis*.)

6. Образование особых форм клеток («гигантские клетки») вблизи головного конца внедрившегося паразита. Такие «гигантские клетки» жизненно необходимы для многих неподвижных паразитов, например для видов *Heterodera*.

Указанные выше реакции растений на выделения нематод могут проявляться комбинированно. Очень часто одновременно с увеличением клеток (гипертрофия) наблюдается их размножение (гиперплазия). В результате такой комбинации образуются опухоли, нередко в форме галлов. При поражении галловой нематодой развиваются упоминавшиеся выше «гигантские клетки».

Симптомы, наблюдающиеся у растений при поражении нематодами, зависят от видовой принадлежности паразита, возраста и вида растения-хозяина, а также от места поражения.

Наиболее характерные симптомы на подземных и надземных частях растений описаны ниже.

### **Симптомы поражения на подземных частях растений**

**Корневые галлы.** Из числа всех симптомов, вызываемых нематодами на подземных частях растений, наиболее заметны галлы (рис. 2). Представители родов *Meloidogyne* и *Nacobbus*, а также вид *Anguina radiculicola* вызывают образование типичных галлов. Некоторые эктопаразитические виды нематод (*Hemicycliophora arenaria*, *Xiphinema diversicaudatum*) могут вызвать образование опухолей или галлоподобных утолщений.

**Изъязвления (язвы)** представляют собой более или менее резко ограниченные некрозы в различных слоях тканей. Их возникновение большей частью связано с реакцией на секреторные выделения нематод определенных веществ, содержащихся в растении, например фенолоподобных. В соответствии с наличием подобных веществ

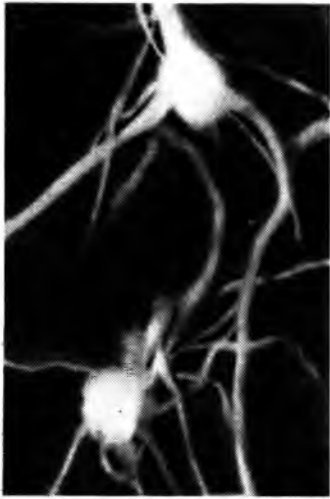


Рис. 2. Галлы *Meloidogyne hapla* на корнях картофеля (увеличено примерно в 5 раз).

некрозы образуются в гиподерме, эндодерме или же во всей коре. Такие язвы типичны при поражении эндопаразитическими видами *Pratylenchus* и *Radopholus similis*.

Подобные же некрозы в некоторых случаях могут быть вызваны эктопаразитическими корневыми нематодами, например видами *Helicotylenchus* и *Criconemoides*.

Язвы, вначале маленькие или средних размеров, в дальнейшем могут увеличиваться (большей частью под воздействием вторичных вредоносных организмов) до тех пор, пока некроз не охватит всего отрезка корня, что ведет к отмиранию концевой его части. К этой категории можно отнести некрозы, вызываемые реакцией устойчивых сортов на проникновение нематод и приводящие к гибели внедрившегося паразита.

**Сухая гниль.** При поражении мясистых органов (клубни, корнеплоды, столоны) некоторые виды нематод, часто вместе с грибами и другими вторично внедряющимися организмами, вызывают обширные разрушения тканей, известные под названием сухих гнилей (см. рис. 105). Возбудителями сухих гнилей чаще всего бывают *Ditylenchus destructor* и *Scutellonema bradys*. У некоторых культур сухую гниль может вызвать также *D. dipsaci* (гниль головки свеклы). Возможно, что из язв в дальнейшем развиваются сухие гнили, как, например, при поражении корневищ банана нематодой *Radopholus similis*.

**Поражения кончиков корней.** Паразитируя, некоторые виды нематод вызывают торможение роста кончиков корней, а также усиленно образующихся боковых корней. В результате корневая система принимает укороченную и утолщенную форму. Преобладают толстые корни с короткими отрезками, тогда как более тонкие корни в большинстве случаев полностью отсутствуют.

Такие поражения вызываются преимущественно эктопаразитическими корневыми нематодами, принадлежащими к родам *Trichodorus*, *Xiphinema*, *Longidorus* и *Hemicycliophora*. Образование небольших опухолей и крючкообразные искривления происходят при поражении нематодами *Paralongidorus maximus* (рис. 3).

**Ненормальное образование боковых и ветвящихся корней.** Различные виды нематод на пораженных молодых корнях стимулируют образование боковых корней. Поскольку боковые корни также могут быть поражены нематодами, вся корневая система разветвляется и, перепутавшись, принимает сетчатую форму. Часто это бы-



Рис. 3. Деформация корней картофеля, вызванная эктопаразитической корневой нематодой *Paralongidorus maximus*.

вает обусловлено поражением различных растений нематодами *Meloidogyne hapla*. К этой же категории поражения относится «бородатость корня», вызываемая видами *Heterodera*.

### Симптомы поражения на надземных частях растений

**Угнетение роста.** При поражении нематодами, паразитирующими в корнях, в большинстве случаев происходит заметное, хотя и неспецифическое для нематод, угнетение роста надземных частей растения. Это явление сходно с симптомами, вызываемыми общим недостатком питательных веществ. Поражение стеблевыми нематодами также может вызвать угнетение роста. Характерный признак угнетения растений, вызываемого нематодами, — проявление поражения отдельными очагами.

**Утолщение и искривление стеблей и листьев.** Многие виды нематод вызывают самые разнообразные изменения в развитии растений. При поражении стеблевой нематодой *Ditylenchus dipsaci* у многих растений происходит утолщение основания побегов и усиленное их кущение, перекручивание и искривление стеблей и листьев (см. рис. 103). У растений, пораженных пшеничной угрицей, наблюдаются подобные перекручивания и уродства, но без утолщения нижней части побегов и усиленного кущения. При поражении листовыми видами нематод (*Aphelenchoides fragariae*, *A. ritzemabosi*, *A. besseyi*) также наблюдаются перекручивания, сморщивание и измельчание листьев. В некоторых случаях при массовом раннем поражении, когда поражаются конус нарастания и зачатки почек, рост растения совершенно прекращается, а сильно деформированные растения отмирают.

**Изменение окраски и некрозы.** Под влиянием некоторых видов нематод изменяется окраска тканей растения. Такое изменение



Рис. 4. Изменение окраски листа глоксинии, вызванное нематодой *Aphelenchoides ritzemabosi*.

происходит внутри растений и не заметно снаружи, например, при заболевании пальмы краснокольцевой болезнью, вызываемой *Rhadinaphelenchus cocophilus* или кольцевой болезнью луковиц цветочных, вызываемой *Ditylenchus dipsaci*. Иногда же оно может проявиться снаружи в виде более или менее крупных пятен. Так, на листьях нарцисса, пораженного стеблевой нематодой, часто появляются мелкие желтоватые пятна, похожие на прыщики. У растений многих видов, особенно у декоративных, при поражении листовой нематодой пятна более крупные, вначале желтоватые, а позже черно-бурые, нередко ограниченные жилками листа (рис. 4). Иногда на стеблях некоторых растений, например, картофеля, при поражении стеблевой нематодой

появляются наросты, напоминающие кору.

**Стеблевые, листовые, цветковые и семенные галлы.** На стеблях, листьях и внутри зачатков цветков многих растений, в частности злаков, могут образовываться галлы, вызываемые нематодами. Эти галлы размерами всего в несколько миллиметров часто бывают сначала пурпурно-красными, а позже черно-фиолетовыми с твердой сморщенной поверхностью (см. рис. 124). Те места, где вместо зерен в дальнейшем появятся галлы, отличаются темной окраской (см. рис. 128). На первом месте по образованию галлов на надземных частях растений стоят представители рода *Anguina*.

## **ВЗАИМООТНОШЕНИЯ МЕЖДУ НЕМАТОДАМИ И ДРУГИМИ ВОЗБУДИТЕЛЯМИ БОЛЕЗНЕЙ РАСТЕНИЙ**

Большое значение нематод, паразитирующих на растениях, в фитопатологии объясняется тем, что они готовят пути проникновения для возбудителей вторичных заболеваний растений и являются их предшественниками. Прокалывая клетки, в особенности клетки корня, нематоды позволяют возбудителям бактериальных и грибных болезней проникнуть в организм растения, ускорить и завершить разрушение, начатое нематодами. Нередко нематоды служат переносчиками этих болезнетворных организмов. Различные виды нематод известны как переносчики вирусных заболеваний. Взаимоотношения между нематодами и другими возбудителями болезней весьма разносторонние и часто чрезвычайно сложные. Относительно взаимоотношений этих групп возбудителей как между

собой, так и с растениями еще очень много неясно. Однако изучение этой проблемы привлекает все большее внимание исследователей.

## Нематоды и бактерии

Хунгер [640] первый сообщил о возможной взаимосвязи между паразитическими нематодами и фитопатогенными бактериями. Он заметил, что томаты, высаженные в зараженную нематодами почву, бывают сильно поражены *Pseudomonas solanacearum*<sup>1</sup>, тогда как в почве, свободной от нематод, растения остаются здоровыми. В 1926 г. Кэрн [110] установил, что пшеничная угрица *Anguina tritici* служит переносчиком *Corynebacterium tritici* (= *Xanthomonas tritici*), возбудителя желтого бактериоза пшеницы. Калининко [706] также удалось доказать, что различные корневые нематоды (*Pratylenchus pratensis* (?), *Helicotylenchus multicinctus* и *Aphelenchus avenae*) служат переносчиками бактерий. Нематод, выделенных из корней *Scorzonera tau-saghyz*, промывали в дистиллированной воде, переносили на агаровую питательную среду и определяли выросшие колонии бактерий. На питательной среде были обнаружены те же виды бактерий, что и в корнях растений, в том числе *Erwinia carotovora*, *Xanthomonas phaseoli*, *X. necrosis*, *Pseudomonas fluorescens* и *Bacillus mesentericus*.

В принципе нематоды, паразитирующие в корнях и стеблях, в листьях и семенах, могут участвовать в подготовке путей проникновения для бактерий и в переносе последних. Чаще наблюдаются перенос бактерий из почвы в ткани растения и их распространение далее внутри пораженного растения, реже — передача от растения к растению. В таблице 3 приведено несколько данных о взаимосвязи между нематодами и бактериями.

В большинстве приведенных случаев нематоды не только прокладывают для бактерий пути проникновения в растение, но, кроме того, в качестве переносчиков способствуют и их распространению. Для заболевания земляники болезнью «цветная капуста» и пшеницы желтым бактериозом необходимо наличие нематод и бактерий.

Питчер и Кросс [1148] отметили, что болезнь земляники «цветная капуста» не может быть вызвана одними нематодами или одними бактериями, она возникает лишь при одновременном воздействии обоих компонентов. Если до сих пор еще не было получено экспериментального доказательства наличия такой взаимосвязи между остальными видами *Aphelenchoides* и *Corynebacterium fascians*, то в случае *A. fragariae* и *A. besseyi* она вполне правдоподобна.

Присутствие определенных видов нематод может даже нарушить нормально присущую растениям устойчивость к бактериаль-

<sup>1</sup> Возбудитель бактериальной бурой гнили. — Прим. ред.

## Взаимоотношения между нематодами и бактериями

Нематода	Бактерия	Растение-хозяин	Болезнь	Роль нематод в комплексе болезни	Автор
1. Корневые нематоды <i>Meloidogyne incognita</i> « <i>acrita</i> »	<i>Pseudomonas solanacearum</i>	Табак	Увядание бактериальное гран-вильское	Нанесение ран	Лукас, Сассер и Кельман [893, 894]
<i>M. hapla</i>	» »	Томаты	Гниль бактериальная бурая	» »	Либман, Лич и Адамс [847]
<i>Meloidogyne</i> spp.	<i>P. caryophylli</i>	Гвоздика	Увядание	» »	Стюарт и Шиндлер [1475]
<i>Helicotylenchus nannus</i>	» »	»	»	» »	Стюарт и Шиндлер [1475]
» »	<i>P. solanacearum</i>	Томаты	Увядание бактериальное гран-вильское	» »	Либман, Лич и Адамс [847]
<i>Helicotylenchus multincinctus</i> <i>Pratylenchus pratensis</i> (?)	<i>P. fluorescens</i> <i>Erwinia carotovora</i> <i>Xanthomonas phaseoli</i> <i>X. necrosis</i>	Тау-сагыз	Некроз (?)	Переносчик	Калиненко [706]
<i>Aphelenchus avenae</i>	<i>Bacillus mesentericus</i>				
2. Стеблевые нематоды <i>Ditylenchus dipsaci</i>	<i>Erwinia rhaponticum</i>	Ревень	Бактериальная гниль корневой шейки	Нанесение ран и переносчик	Меткалф [949]
То же	<i>Corynebacterium insidiosum</i>	Люцерна	Увядание бактериальное	То же	Хуан [563]
3. Листовые нематоды <i>Aphelenchoides ritzemabosi</i>	<i>C. fascians</i>	Земляника	«Цветная капуста»	Переносчик	Кросс и Питчер [205] Питчер и Кросс [1148]
4. Семенные нематоды <i>Anguina tritici</i>	<i>C. tritici</i>	Пшеница	Желтый бактериоз	»	Кэрн [110], Чно [126], Васудева и Хингорани [1612], Сабет [1278]

ным болезням. Такие результаты получили Лукас, Сассер и Кельман [893] в опытах по заражению галловыми нематодами (*Meloidogyne incognita* «*acrita*») и бактериями *Pseudomonas solanacearum* растений табака сорта Дикси Брайт 101, устойчивого к бактериальному увяданию. В вегетационные сосуды с высаженными растениями табака добавили: суспензию бактерий (50 см<sup>3</sup>), почву (100 г), зараженную галловыми нематодами, и оба компонента. Через 21 день в трех рассматриваемых вариантах было соответственно 10, 0 и 100% растений табака, пораженных бактериальным увяданием.

Разумеется, не все виды нематод так сильно способствуют развитию бактериального увядания. В опытах, проведенных Лукасом и Крусбергом [895], эктопаразитические корневые нематоды вида *Tylenchorhynchus claytoni* не оказывали влияния на появление бактериального увядания у растений табака указанного выше сорта. Эктопаразитическая нематода *Xiphinema diversicaudatum* также не влияла на степень заболевания гвоздики бактериальным увяданием (*Pseudomonas caryophylli*) [1475].

## Нематоды и грибы

Ассоциации нематод и грибов и их фитопатологическое взаимодействие представляет собой одну из интереснейших проблем современной фитонематологии. Руководствуясь работой Диттмана [262], можно наметить следующие формы взаимосвязи.

1. Нематоды, внедряющиеся в корни вследствие своего паразитического образа жизни, оставляют после себя «входные отверстия», используемые некоторыми видами грибов, за счет чего можно отнести более сильное проявление грибных болезней на участках, зараженных нематодами.

2. Нематоды служат переносчиками фитопатогенных грибов. Это относится и к фитопаразитическим, и к сапрозойным видам нематод. Последние могут служить переносчиками преимущественно в тех случаях, когда корни уже повреждены (механически или как-либо иначе). Давно известен пример активного переноса гриба (*Dilophospora alopecuri*) — возбудителя дилофоспороза — из почвы в конус нарастания растения пшеничной угрицей (*Anguina tritici*).

3. В результате поражения нематодами восприимчивость растений к определенным грибным заболеваниям возрастает настолько, что растения теряют присущую им нормальную устойчивость. Такое изменение степени восприимчивости растений к заболеваниям определяется в основном биохимическими факторами. По мнению Мюге [972], стеблевая нематода картофеля *Ditylenchus destructor*, выделяя ферменты (преимущественно амилазу), вызывает усиленный гидролиз крахмала, в результате чего повышается восприимчивость клубней картофеля к поражению грибом *Phytophthora infestans*. Стеблевая нематода *Ditylenchus dipsaci* способствует заболеванию

лука шейковой гнилью (*Botrytis allii*). Мюге [972] полагает, что под влиянием выделяемых нематодами ферментов в луке происходит накопление аминокислот, необходимых для развития гриба. В одном из своих опытов он демонстрировал воздействие, оказываемое выделяемыми ферментами, для чего поливал растения лука чистой водой и водой, содержавшей вещества, выделяемые нематодами. После внесения *Botrytis allii* в надземные части растений в первом случае шейковой гнилью заболело 30%, а во втором — 100% растений.

Согласно данным опыта Сассера, Лукаса и Пауерса [1298], *Phytophthora parasitica* var. *nicotianae* сильнее поражала устойчивые сорта табака, если они были одновременно поражены галловыми нематодами. Механическое повреждение корней при одновременном внесении гриба не способствовало более сильному заболеванию по сравнению с контрольными растениями с неповрежденными корнями. Кону и Минцу [176] также не удалось нарушить устойчивость к увяданию у невосприимчивых к нему сортов томата путем искусственного повреждения корней, тогда как поражение галловыми нематодами (*M. hapla*, *M. incognita*) изменило их устойчивость.

Пауэлл и Нусбаум [1160] отмечали, что в тканях, свободных от галлов, гриб *Phytophthora parasitica* var. *nicotianae* развивался медленно, но как только его мицелий достигал пораженных тканей, т. е. гигантских клеток, начиналось интенсивное развитие гриба.

Сорт сои Джексон, обычно устойчивый к грибу *Fusarium oxysporum*, сильно поражался им в присутствии *Heterodera glycines* [1258].

4. Растения, как правило, восприимчивы и к грибам и к нематодам. Одновременное поражение обоими патогенами приводит к комплексу нематода — гриб, действие которого бывает различным.

а) Отсутствие особого воздействия на эффект заболевания. Несмотря на совместное действие обоих возбудителей, часто не наблюдается заметного усиления симптомов болезни ни с одним из них.

б) Кумулятивное действие на процесс болезни. В большинстве случаев сообщество нематод и грибов приводит к усилению заболевания. В случае комплекса нематода — гриб, дающего кумулятивное действие, максимальный эффект не превышает суммы воздействия каждого патогена в отдельности. Примером может служить заболевание озимой пшеницы под воздействием комплекса нематоды *Pratylenchus minyus* (= *P. neglectus*) и гриба *Rhizoctonia solani* [1000], а также болезнь банана, вызванная сочетанием *Radopholus similis* и *Fusarium oxysporum* f. *cubense* [877], и поражение томата, хлопчатника и других культур видами *Meloidogyne* и фузариозным увяданием [665, 939].

в) Синергичное действие на процесс болезни. При этом действие комбинированных поражений неизменно больше



суммы вреда, наносимого каждым из участвовавших возбудителей. Так, в опытах Лабрюйера, ден Оудена и Сейнхорста [827] ни эктопаразитические нематоды вида *Rotylenchus uniformis*, ни грибок *Fusarium oxysporum* f. *pisi* (раса 3) в отдельности не могли вызвать серьезных признаков заболевания гороха, тогда как их совместное действие привело к полному разрушению коры корня и преждевременному пожелтению растений. Очень показательны также результаты опытов Тейлора и Уилли [1545] по совместному действию видов *Meloidogyne* и *Rhizoctonia solani* на проростки сои. По сравнению с контролем количество взшедших растений снизилось при заражении нематодами *M. javanica* до 98%, *M. hapla*—до 83%, грибом *Rhizoctonia solani* — до 50%, *M. javanica* с *R. solani* — до 17%, а при сочетании *M. hapla* с *R. solani* — даже до 2%.

г) Антагонистическое действие партнеров. В комплексе нематоды — грибок может происходить угнетение или вытеснение одного партнера другим. Подавление развития грибка происходит главным образом нематодами, способными питаться мицелием, например *Aphelenchus avenae*, а также некоторыми видами *Aphelenchoides* и *Ditylenchus*. Родс и Линфорд [1220] наблюдали сильное снижение поражения корней кукурузы грибом *Pythium arrhenomanes* после внесения *A. avenae*.

Об угнетении нематод фитопатогенными грибами имеется мало сообщений. В качестве примера можно привести одновременное поражение пшеницы пшеничной угрицей *Anguina tritici* и возбудителем твердой головки *Tilletia tritici*. Грибок убивает нематод внутри колосьев [348]. Согласно Атанасову [27, 28], при совместном поражении пшеницы *A. tritici* и грибом *Dilophospora alopecuri* также происходит подавление или уничтожение развивающимся грибом нематод, после того как они обеспечили восприимчивость растения к грибу и перенесли на себе его споры. Атанасов называет такое явление «конпаразитизмом». Сюда можно отнести несовместимость различных корневых паразитических нематод и сопровождающей их или вторгающейся за ними грибной или бактериальной флоры. Вследствие загнивания тканей корня, вызываемого этими вторичными организмами, нематоды преждевременно покидают пораженные корни [286, 835].

д) Стимулирующее влияние на нематод. Иногда нематоды косвенно извлекают некоторую пользу из сообщества с грибом. Так, нематоды *Tylenchorhynchus capitatus* и *Pratylenchus penetrans* заметно лучше развиваются на корнях баклажана и томата в присутствии гриба *Verticillium dahliae*, чем без него [1001]. Авторы полагают, что в результате поражения грибом корневой субстрат изменяется в благоприятном для развития нематод направлении. И, наоборот, поражение растения нематодами благоприятствует развитию гриба *Verticillium dahliae*.

В комплексе нематоды—грибы, поражающем растение, приведенная выше классификация различных форм взаимоотношений лишь приблизительно отражает их сложность. В природе существует

## Нематоды, способствующие появлению грибных болезней

Нематода	Гриб	Растение	Болезнь	Автор
<i>Heterodera rostochiensis</i>	<i>Rhizoctonia solani</i>	Картофель	«Белая ножка»	Грейнджер и Кларк [523]
<i>Heterodera rostochiensis</i>	<i>Rhizoctonia solani</i>	Томат	Ризоктония	Денн и Хьюгс [296]
<i>Meloidogyne incognita</i>	<i>Fusarium oxysporum</i> f. <i>vasinfectum</i>	Хлопчатник	Увядание фузариозное	Мартин, Ньюсом и Джонс [939]
<i>Meloidogyne incognita</i>	<i>F. oxysporum</i> f. <i>dianthi</i>	Гвоздика	Увядание фузариозное	Шиндлер, Стюарт и Семенюк [1317]
<i>Meloidogyne incognita</i>	<i>F. oxysporum</i> f. <i>perniciosum</i>	Альбиция	Увядание	Гилл [390]
<i>Meloidogyne incognita</i>	<i>F. oxysporum</i> f. <i>lycopersici</i>	Томат	Увядание фузариозное	Кон и Миц [176]
<i>M. incognita</i> « <i>acrita</i> »	<i>F. oxysporum</i> f. <i>vasinfectum</i>	Хлопчатник	Увядание фузариозное	Мартин, Ньюсом и Джонс [939]
<i>M. incognita</i> « <i>acrita</i> »	<i>F. oxysporum</i> f. <i>dianthi</i>	Гвоздика	Увядание фузариозное	Шиндлер, Стюарт и Семенюк [1317]
<i>M. incognita</i> « <i>acrita</i> »	<i>F. oxysporum</i> f. <i>lycopersici</i>	Томат	Увядание фузариозное	Дженкинс и Курсен [665]
<i>M. incognita</i> « <i>acrita</i> »	<i>Phytophthora parasitica</i> var. <i>nicotianae</i>	Табак	Фитофтороз	Грехэм [517]
<i>M. incognita</i> « <i>acrita</i> »	<i>Pythium debaryanum</i> <i>R. solani</i>	Хлопчатник Хлопчатник	Гниль корней всходов	Нортон [1043] Рейнольдс и Хансон [1216]
<i>M. javanica</i>	<i>F. oxysporum</i> f. <i>dianthi</i>	Гвоздика	Увядание фузариозное	Шиндлер, Стюарт и Семенюк [1317]
<i>M. javanica</i>	<i>F. oxysporum</i> f. <i>tracheiphilum</i>	Коровий горох	Увядание фузариозное	Томасон, Эрвин и Гарбер [1552]
<i>M. javanica</i>	<i>F. oxysporum</i> f. <i>perniciosum</i>	Альбиция	Увядание	Гилл [390]
<i>M. javanica</i>	<i>R. solani</i>	Соя	Корневая гниль	Тейлор и Уилли [1545]
<i>M. hapla</i>	<i>F. oxysporum</i> f. <i>lycopersici</i>	Томат	Увядание фузариозное	Кон и Миц [176]
<i>M. hapla</i>	<i>F. oxysporum</i> f. <i>dianthi</i>	Гвоздика	Увядание фузариозное	Шиндлер, Стюарт и Семенюк [1317]
<i>M. hapla</i>	<i>F. oxysporum</i> f. <i>vasinfectum</i>	Люцерна	Увядание	Мак-Гюйр, Уолтерс и Слэйк [909]
<i>M. hapla</i>	<i>R. solani</i>	Соя	Корневая гниль	Тейлор и Уилли [1545]

<i>M. arenaria</i>	<i>F. oxysporum</i> f. <i>dianthi</i>	Гвоздика	Увядание фузариозное	Шиндлер, Стюарт и Семеник [1317]
<i>M. thamesi</i>	<i>F. oxysporum</i> f. <i>dianthi</i>	Гвоздика	Увядание фузариозное	Шиндлер, Стюарт и Семеник [1317]
<i>Pratylenchus penetrans</i>	<i>Verticillium albo-atrum</i>	Баклажан	Увядание вертициллезное	Мак-Кин и Маунтен [410]
	<i>Cylindrocarpon radicola</i>	Ландыш Крокус Тюльпан Гиацинт Нарцисс Гладиолус Пролеска Лилия	Корневая гниль	Слутвег [1408]
<i>P. pratensis</i> (?)	<i>Cylindrocarpon radicola</i>	Фиалка Картофель Морковь Клевер красный Томат Шпинат Пшеница	Корневая гниль	Гастнинг и Бошер [561]
<i>P. minyus</i> ( <i>P. neglectus</i> )	<i>R. solani</i>		Ризоктониоз	Маунтен и Бенедикт [1000]
<i>Radopholus similis</i>	<i>F. oxysporum</i> f. <i>cubense</i>	Банан	Увядание фузариозное («панамская болезнь»)	Ньюхолл [1029]
	<i>R. solani</i>	Банан	Корневая гниль	Блэк [74]
<i>Tylenchorhynchus claytoni</i>	<i>F. oxysporum</i> var. <i>nicotianae</i>	Табак	Увядание фузариозное	Холдеман [615]
<i>T. martini</i>	<i>Aphanomyces euteiches</i>	Горох	Гниль корней афаномицетная	Хеглунд и Кинг [544]
<i>Rotylenchus uniformis</i>	<i>F. oxysporum</i> f. <i>pisi</i>	Горох	Увядание фузариозное	Лабрюэр, ден Оуден и Сейнхорст [827]
	<i>C. radicola</i>	Различные декоративные растения (см. <i>P. penetrans</i> )	Корневая гниль	Слутвег [1408]
<i>Belonolaimus gracilis</i>	<i>F. oxysporum</i> f. <i>vasinfectum</i>	Хлопчатник	Увядание фузариозное	Холдеман и Грехэм [616]
<i>Rotylenchulus reniformis</i>	<i>F. oxysporum</i> f. <i>vasinfectum</i>	Хлопчатник	Увядание фузариозное	Нил [1022]
<i>Ditylenchus dipsaci</i>	<i>Botrytis allii</i>	Лук	Шейковая гниль	Мюге [971]
<i>D. destructor</i>	<i>Phytophthora infestans</i>	Картофель	Фитофтороз	Мюге [971]
<i>Anguina tritici</i>	<i>Dilophospora alopecuri</i>	Пшеница	Дилофоспороз	Атанасов [28]

множество переходных явлений, с трудом укладываемых в определенную схему. Вполне возможно, что взаимоотношения между двумя партнерами в ходе заболевания изменяются: вначале благоприятствующие развитию того или иного организма, они в дальнейшем могут превратиться в угнетающие, и наоборот. В таблице 4 приведены некоторые грибные болезни, на которые нематоды оказывают в той или иной степени стимулирующее действие. Из данных таблицы видно, что паразитирующие в корнях нематоды особенно благоприятствуют возникновению и развитию грибных болезней и прежде всего увяданию, вызываемому грибами *Fusarium* и *Verticillium*, а также корневым гнилям, вызываемым грибами *Rhizoctonia*, *Cylindrocarpon* и *Phytophthora*.

Относительно часто встречающейся ассоциации поражения растений нематодами и возникновения грибных заболеваний имеется много наблюдений, но усиливающее действие не было подтверждено экспериментально, например, для видов *Pratylenchus* и гриба *Thielaviopsis basicola* и др.

### Нематоды и вирусы

Хьюитт, Раски и Гохин [595] первыми экспериментально доказали перенос фитопатогенных вирусов нематодами. Опытами и исследованиями они точно установили, что эктопаразитическая корневая нематода *Xiphinema index* служит переносчиком папоротниково-винограда (= вирус мозаики резухи). Это первое исследование положило начало интенсивному, проводившемуся в ряде стран, изучению способности фитопаразитических нематод к переносу вирусов. В отношении многих видов нематод это было доказано (табл. 5).

Имеющееся доказательство переноса вирусов нематодами приводит к заключению, что все обнаруженные переносчики принадлежат к отряду Dorylaimida, а переносимые вирусы — к типу «почвенных». При этом можно различить две формы сопряженности:

- 1) сопряженность видов *Xiphinema* и *Longidorus* с вирусами, частицы которых имеют шаровидную форму;
- 2) сопряженность видов *Trichodorus* с вирусами, образующими палочковидные частицы.

Эти заключения дают начало целому ряду невыясненных вопросов и прежде всего, почему виды из отряда Tylenchida, к которому принадлежит большинство фитопаразитических нематод, не способны к переносу вирусов. Все опыты с переносом вирусов представителями родов *Meloidogyne*, *Pratylenchus*, *Rotylenchus*, *Helicotylenchus*, *Criconeoides* и *Hemicycliophora* дали отрицательные результаты. Предполагают, что способность к переносу вирусов зависит от морфологических особенностей нематод. Переносчики из отряда Dorylaimida отличаются от представителей отряда Tylenchida совершенно иным строением ротового шипа и пищевода.

## Перенос вирусов нематодами

Вид нематоды	Вирус	Штамм вируса	Автор
I. Виды <i>Xiphinema</i>			
<i>X. index</i>	Вирус мозаики резухи	Папоротнико-видность винограда Желтая мозаика винограда Окаймление жилок винограда Типичный штамм	Хьюитт, Раски и Гохин [595] Раски и Хьюитт [1194]
<i>X. diversicaudatum</i>	1. Вирус мозаики резухи 2. Вирус мозаики костра 3. Вирус скручивания листьев вишни 4. Вирус латентной кольцевой пятнистости земляники 5. Вирус кольцевой пятнистости гвоздики	Желтая карликовость малины	Харрисон и Кадмен [557] Айха и Поснетт [647] Шмидт, Фришше и Леман [1321] Фришше и Кеглер [375] Листер [861]
<i>X. americanum</i>	1. Вирус кольцевой пятнистости томата 2. Вирус кольцевой пятнистости табака	Пожелтение почек персика Типичный штамм Некротическая кольцевая пятнистость голубики	Брис и Харт [89] Фултон [880] Гриффин, Хьюга-лет и Нельсон [532]
<i>X. coxi</i>	1. Вирус мозаики костра 2. Вирус скручивания листьев вишни 3. Вирус мозаики резухи	Мозаика ревеня	Шмидт, Фришше и Леман [1321] Фришше и Кеглер [375] Фришше и Шмидт [377]
II. Виды <i>Longidorus</i>			
<i>L. elongatus</i>	1. Вирус черной кольцевой пятнистости томата 2. Вирус кольцевой пятнистости малины	Шотландский штамм (вирус кольцевой пятнистости свеклы) Шотландский штамм вируса ложковидности листьев красной смородины	Харрисон, Моуэт и Тейлор [558] Тейлор [1536] Ван дер Меер [943] Маат [900]

Вид нематоды	Вирус	Штамм вируса	Автор
<i>L. macrosoma</i>	1. Вирус кольцевой пятнистости малины 2. Вирус кольцевой пятнистости гвоздники	Английский штамм	Харрисон [555] Фришце и Шмельцер [376]
<i>L. attenuatus</i>	Вирус черной кольцевой пятнистости томата	Английский штамм (вирус кольцевой пятнистости салата) Изолят тыквы масличной из ФРГ	Харрисон, Моузт и Тейлор [558] Форгани, Зенгер и Гроссманн [349]
III. Виды <i>Trichodorus</i>			
<i>T. pachydermus</i>	1. Вирус курчавой полосатости табака Nicotiana-virus 5 2. Вирус раннего побурения гороха	Голландского происхождения (мозаика красавки <i>Atropa belladonna</i> ) Немецкого происхождения Голландского происхождения	Сол и Сейнхорст [1416] Сол, ван Хейвен и Сейнхорст [1415] Кестлин [767] ван Хооф [629]
<i>T. teres</i>	1. Вирус курчавой полосатости табака 2. Вирус раннего побурения гороха	Голландского происхождения Голландского происхождения	ван Хооф [631] ван Хооф [629]
<i>T. viruliferus</i>	1. Вирус курчавой полосатости табака 2. Вирус раннего побурения гороха	Голландского происхождения Английского происхождения	ван Хооф [631] Харрисон [555] Хупер [634]
<i>T. christiei</i>	Вирус курчавой полосатости табака	Кольцевая пятнистость пробковой ткани картофеля	Уолкиншоу, Гриффин и Ларсон [1623]
<i>T. primitivus</i>	Вирус курчавой полосатости табака	Английского происхождения Немецкого происхождения Голландского происхождения	Харрисон [555] Зенгер [1292] ван Хооф [632]
<i>T. similis</i>	Вирус курчавой полосатости табака	Голландского происхождения	Кремер и Коистра [203]
<i>T. allius</i>	Вирус курчавой полосатости табака	Происхождение США	Дженсен и Аллен [670]

Вид нематоды	Вирус	Штамм вируса	Автор
<i>T. porosus</i>	Вирус курчавой полосатости табака	Происхождение США	Айала и Аллен [30]
<i>T. cylindricus</i>	Вирус курчавой полосатости табака	Голландского происхождения	ван Хооф [632]
<i>T. nanus</i>	Вирус курчавой полосатости табака	Голландского происхождения	ван Хооф [632]

В строении и функционировании этих органов (включая пищеводные железы), возможно, следует искать причину способности к переносу вирусов. Весьма вероятно, что сопряженность видов *Longidorus* и *Xiphinema* с шаровидными, а видов *Trichodorus* с палочковидными вирусами основана также на морфологических и физиологических различиях между этими группами нематод. Не выяснена также причина специализации различных видов *Xiphinema* и *Longidorus* к определенным вирусам или их штаммам.

Сведений о способе поглощения и выделения вируса, а также о формах его связанности в теле нематоды еще очень мало. Проведенные исследования показали, что большинству переносчиков для заглатывания вируса требуется по меньшей мере от одного до трех дней [648 и др.]. Для переноса вируса достаточно одного дня питания нематоды на здоровом растении [218]. Для переноса вируса кольцевой пятнистости томата нематодой *X. americanum* требовался всего 1 час [1546].

При очень небольшом заражении (один червь на растение) период пребывания нематоды в корневой системе, необходимый для эффективного переноса вируса, часто бывает более продолжительным (от 4 до 7 дней), поскольку процесс засасывания происходит с интервалами. Способностью к переносу вирусов обладают и взрослые нематоды, и личинки на различных стадиях развития, например у *X. index* и *X. diversicaudatum*. Личинки *Longidorus elongatus* переносят вирус черной кольцевой пятнистости томатов, по-видимому, гораздо успешнее, чем взрослые нематоды [558]. Наблюдения Харрисона и Уинслоу [560] о потере личинками *X. diversicaudatum* инфекционности при линьке вызывают различные предположения. Частицы вируса могут находиться или во внешних частях тела личинки (кутикуле, выстилке ротовой полости, передней части ротового шипа, амфидах и т. д.) и при линьке с ними сбрасываться, или же они инактивируются в результате изменений, происходящих в теле нематоды при обмене веществ, связанном с линькой.

Очевидно, для сохранения инфекционности и личинки на различных стадиях развития, и взрослые нематоды должны постоянно

заново поглощать вирусы. Последние сохраняются в организме нематоды в среднем несколько недель, а в отдельных случаях до нескольких месяцев. Тейлору и Раски [1542] удалось доказать, что в теле нематоды *X. index* вирус мозаики резухи (вирус папоротниковидности) сохраняется до восьми месяцев. Однако успешность переноса наиболее высока в первые два месяца после поглощения вируса нематодой. Более продолжительный период голодания приводит к потере инфекционности. Взрослые нематоды *Longidorus elongatus* в противоположность видам *Xiphinema* должны чаще инфицироваться, для того чтобы быть в состоянии переносить вирус кольцевой пятнистости в течение более продолжительного периода. В связи с такой разницей в поведении Тейлор и Раски [1542] предполагают существование двух различных механизмов переноса. Вирус кольцевой пятнистости, переносимый *L. elongatus*, рассматривается как «нестойкий», поскольку его связь с нематодами чисто механическая. Связь же вируса мозаики резухи с нематодами видов *Xiphinema* более тесная. Вопрос, существуют ли при переносе вирусов нематодами соотношения, подобные тем, которые наблюдаются при переносе их насекомыми и которые привели к разделению вирусов на гаптические (нестойкие) и циркулятивные (стойкие), требует дальнейших тщательных исследований. В противоположность многим переносчикам-насекомым, в организме которых возможно размножение вируса, в теле нематод такое размножение до сих пор не было обнаружено. Также не установлена возможность передачи вируса через яйца следующему поколению нематод.

Передача вируса здоровому растению может произойти в результате питания его соком единственной зараженной нематодой. Степень заражения возрастает по мере увеличения числа нематод, что было доказано Солом [1414] в опытах по заражению растений табака вирусом курчавой полосатости, перенесенным нематодами *Trichodorus pachydermus*:

Число нематод, внесенных в вегетационный сосуд (емкость 50 г почвы)	Число подопытных растений	Число заболевших растений
8	10	10
2—4	10	7
1	10	4

Способность фитопаразитических нематод переносить целый ряд вирусов, имеющих серьезное значение, позволяет искать новые пути для борьбы с вирусными болезнями. Уничтожение переносчиков в почве может помешать появлению таких заболеваний. Поскольку нематоды без растений-хозяев сохраняют жизнеспособность лишь ограниченное время, теоретически их можно уничтожить с помощью удаления необходимых им растений-хозяев.

Однако на практике возможность уничтожения нематод в почве путем применения севооборотов уменьшается вследствие большого



круга растений-хозяев. Значение временного перерыва в возделывании определенных культур показали опыты Вюттене [1617] на виноградниках, где лозы были выкорчеваны и заменены новым материалом вследствие поражения вирусом. Через 6 лет новые лозы, высаженные непосредственно после удаления старых, были заражены вирусом на 93%, высаженные через полтора года — на 36%, а высаженные через 5 лет — только на 10%.

Вирус папоротниковидности винограда сохраняет инфекционные свойства в течение нескольких лет (4½ года), находясь в оставшихся в почве жизнеспособных корнях, от которых переносчик *X. index* может постоянно заражаться вновь [1195]. Новые посадки следует проводить не ранее чем через 5 лет.

Исключение растений-хозяев из севооборота и устранение источника заражения вирусом из насаждений и почвы уменьшают опасность заражения. Заражение нематод вирусом также не происходит, поскольку последний не передается непосредственно следующим поколениям [1664].

Устранение переносчика значительно быстрее достигается химическим обеззараживанием почвы. Так, Харрисону, Пичи и Уинслоу [559] удалось уничтожить нематоду *Xiphinema diversicaudatum* почти на 95% путем обработки почвы препаратом Шелл Д-Д и метилбромидом и таким образом предотвратить заражение земляники вирусом мозаики резухи. Другие нематодциды (дазомет, вапан, трапекс, дибром-хлорпропан и тетраметилтиурамдисульфид) вызывают гибель слишком малого количества нематод, чтобы это ограничило распространение вируса мозаики резухи. Новейшие опыты голландских исследователей показали, что применением нематодцидов можно предотвратить появление определенных вирусных болезней. На одной плантации красной смородины, сильно зараженной вирусом ложковидности листьев (по мнению Маата [900], вероятно, штаммом вируса кольцевой пятнистости малины), в октябре 1960 г. была проведена борьба с этой болезнью с помощью препарата Шелл Д-Д, вносимого в почву в количестве 800 л/га [943]. Исходная зараженность нематодами составляла 200 особей *Longidorus elongatus* на 500 г почвы. В марте 1961 г. на три обработанные нематодцидом делянки и на шесть необработанных делянок было высажено по 200 саженцев смородины. Первые признаки заражения вирусом появились в мае 1962 г. на необработанных делянках, а в августе количество зараженных растений колебалось от 25 до 85%. На обработанных делянках заражение не было отмечено. В декабре 1962 г. из-за разрастания кустов значительное количество растений пришлось удалить; в июне 1963 г. из оставшихся 156 растений на необработанных делянках 104 были поражены вирусом, тогда как 67 растений, оставшихся на обработанных делянках, оказались совершенно здоровыми.

На одной части той же самой плантации после удаления больных кустов смородины в октябре 1961 г. места их произрастания были обработаны препаратом Шелл Д-Д, после чего были выса-

жены здоровые растения. К июню 1964 г. из 76 вновь посаженных кустов только один оказался зараженным вирусом [943]. При химическом обеззараживании почвы не всегда удается полностью уничтожить всех переносчиков вируса, в частности нельзя помешать перемещению нематод из более глубоких, недостаточно обработанных слоев почвы. Например, известно, что нематоды *Xiphinema index* распространяются в почвах виноградников на глубину до 2,4 м, а в некоторых случаях встречаются и на глубине до 3,6 м [1195].

## СНИЖЕНИЕ КОЛИЧЕСТВА И КАЧЕСТВА УРОЖАЯ НЕМАТОДАМИ

Поражение растений нематодами приводит к существенным потерям урожая. Размеры потерь зависят от вида нематод и их количества, а также от вида растения и от условий возделывания.

В США в 1957 г. [314] потери, причиненные нематодами, составили около 10% общего урожая. Вред, причиняемый ежегодно нематодами в Калифорнии, оценивается в 90—140 млн. долл. [13], а для США в целом — свыше 500 млн. долл. [1424]. Более поздние оценки ежегодных потерь, причиняемых нематодами для США в целом, были опубликованы Ле Клергом [841]. Средние возможные потери общей продукции представлены ниже:

хлопчатник и соя . . . . .	2%
люцерна, кукуруза, арахис, табак и леспедеца . . . . .	3%
сахарная свёкла, картофель, лимоны, апельсины, персики, малина . . . . .	4%
фасоль обыкновенная, фасоль лимская, дыня . . . . .	5%
томаты . . . . .	8%

Отсюда были вычислены общие убытки, которые составили 372 млн. долл., из которых на полевые и кормовые культуры приходится 300 млн. долл., на овощные культуры, включая картофель, — около 48 млн. долл. и на плодовые культуры — примерно 24 млн. долл.

В Европе на первом месте по приносимому вреду стоит картофельная цистообразующая нематода. По данным, полученным Гоффартом [408, 409] для 17 сортов картофеля, относящихся к различным группам по срокам созревания, урожай ранних сортов сильнее снижается от поражения нематодами, чем среднепоздних и поздних:

Группа	Число испытанных сортов	Среднее снижение урожая, %	Пределы колебаний снижения, %
Ранние	3	80,0	68—92
Среднеранние	5	66,6	52—76
Среднепоздние	6	45,3	28—75
Поздние	3	48,0	27—73

Новейшие данные о снижении урожая различных сортов картофеля в результате поражения нематодами получены Штельтером и Фогелем [1469]. В течение 3 лет они проводили в Грос-Люезевитце сравнение урожаев, получаемых на зараженных нематодой и на свободных от нее участках.

Сорт	Средний урожай клубней в 1957—1959 гг.				Снижение урожая, %
	контроль		зараженные делянки		
	ц/га	%	ц/га	%	
Фрюботе	223	100	80,3	36,0	64,0
Миттельфрюе	285	100	130,5	45,8	54,2
Аквила	281	100	194,5	69,2	30,8
Капелла (Герлинде)	344	100	233,1	67,4	32,6
Аккерзеген	322	100	220,6	66,4	33,6

Эти данные также свидетельствуют о том, что ранние сорта картофеля сильнее поражаются нематодой, чем поздние.

На юге Англии вредоносность картофельной нематоды определяется в 10% потери урожая картофеля. Для всей Англии в целом убытки, вызванные нематодой в 1949 г., оцениваются в 2 млн. ф. ст. Сокращение площади под картофелем и принятие эффективных мер борьбы с картофельной нематодой позволило сократить ежегодные потери до 500 тыс. ф. ст. [Джонс, цит. по 435].

В ФРГ ежегодные потери урожая, вызываемые картофельной нематодой, составляют 605 тыс. ц [435]. Подсчет основан на средних данных: площадь под картофелем 1,1 млн. га, из которых 0,5% (5500 га) считаются зараженными нематодой, причем нормальный урожай (220 ц/га) на зараженных площадях снижается на 50%.

В ГДР в настоящее время около 200 тыс. га пахотной площади заражено картофельной цистообразующей нематодой, что составляет примерно 4% используемой пахотной площади.

Относительно вреда, причиняемого свекловичной нематодой, имеется много сообщений, относящихся к прошлому столетию, когда из-за «свеклоутомления» почвы к 1876 г. 24 сахарных завода были вынуждены прекратить работу [435].

Мигрирующие корневые нематоды рода *Pratylenchus* могут также вызвать значительное снижение урожаев. В Голландии потери, причиняемые этими нематодами, по приблизительным подсчетам составляют 10%. В ФРГ [417] местами потери достигали 30% для зерновых культур и от 50 до 65% для лука-порея.

Различные расы стеблевой нематоды *Ditylenchus dipsaci* также могут вызывать значительные потери. Свекловичная раса вызывает в пораженных районах Швейцарии потери в 10—15%, а на западе и юге ФРГ на некоторых участках потери достигают 30—40% [334, 1301]. Наблюдались и случаи сплошного поражения [435, 436]. Ржаная раса может местами вызывать потери, доходящие до 50% урожая. Снижение урожая картофеля в результате поражения стеблевой нематодой *Ditylenchus destructor* достигает в Советском Союзе иногда 40% [1105]. В южной части области Вюртемберг-Гогенцоллерн на некоторых участках обнаружено поражение той же нематодой до 10% [1246].

В тропических и субтропических областях большой вред наносят главным образом галловые нематоды. Ежегодное снижение урожая хлопчатника в южных штатах США оценивается Ньюхоллом [348] в 35 млн. долл.

В Бразилии поражение галловыми нематодами снижает урожай кофе на 30% [881]. В бассейне р. Конго снижение урожаев какао под влиянием этих нематод нередко достигает 50—80% [394].

В районах табаководства Южной Родезии убытки, причиняемые ежегодно нематодой *Meloidogyne javanica*, достигают 2,75—3,75 млн. ф. ст. [211].

В зоне умеренного климата галловые нематоды также наносят большой вред, особенно тепличным культурам. Согласно данным Парамонова [1959], в теплицах Московской области галловые нематоды вызвали убытки на сумму 1,5 млн. руб. На юге СССР потери урожая табака достигали 31—71% [1605].

Пшеничная угрица (*Anguina tritici*) в странах Европы и на других континентах вызывает потери урожая до 60% [46].

Количественное снижение урожая часто сопровождается и потерей качества, в результате чего может возникнуть вопрос о целесообразности использования урожая или даже возможности его сбыта. Поражение клубней картофеля *Ditylenchus destructor* делает их непригодными для употребления в пищу. Поражение сахарной свеклы *Ditylenchus dipsaci* снижает содержание сахара в корнях на 1—1,5%, тогда как нежелательное для технической переработки сахарной свеклы содержание азота и золы возрастает. Поражение нематодой кормовой свеклы ведет к снижению ее качества при хранении вследствие загнивания. Сильнее всего снижение качества, вызываемое нематодами, сказывается в декоративном садоводстве. Здесь снижение качества во много раз опаснее количественного снижения урожая, поскольку растения, обезображенные в результате поражения стеблевой нематодой, совершенно непригодны на продажу.

### НЕКОТОРЫЕ ЭКОНОМИЧЕСКИЕ ПОСЛЕДСТВИЯ ПОРАЖЕНИЯ КУЛЬТУР НЕМАТОДАМИ

Кроме снижения количества и качества урожая, приходится учитывать и другие отрицательные результаты вредоносности некоторых видов нематод.

Поражение нематодами особенно сильно проявляется при пренебрежении севооборотом. В условиях монокультуры и при частом возделывании определенных культур всегда приходится считаться с возможностью вредоносности нематод. В последнем случае необходимая перестройка системы хозяйства неизбежно связана с финансовыми потерями.

Развитие сельского хозяйства в западноевропейских странах, направленное к усилению возделывания зерновых культур (причем возделывание пшеницы и ячменя расширяется в значительной мере за счет ржи и овса), вызывает опасения. Такое направление создает условия, благоприятные для развития как грибов-возбудителей корневых гнилей, так и нематод, поражающих корни.

И в ГДР существуют сельскохозяйственные предприятия, вынужденные перестраивать систему хозяйства из-за заражения культур нематодами. В первую очередь это относится к хозяйствам с сильным распространением картофельной нематоды, в основном на легких почвах, где возможности возделывания других культур ограничены, а исключение картофеля ведет к затруднениям при разработке системы севооборота. Выбраковка при апробации семенных посевов картофеля неблагоприятно отражается на выполнении финансового плана, поскольку доход с этих плантаций уже включен в финансовый план предприятия. Однако хозяйства, расположенные на хороших почвах, также могут очутиться в затруднительном положении, например в случае сильного распространения свекловичной нематоды. Под сахарную свеклу допускается занимать не более 20—25% пахотной площади. Превышение этого

предела неизбежно ведет к размножению свекловичной нематоды, как, например, в районе Кельн-Аахен, где еще в давние времена до 30% пахотной площади находилось под культурой свеклы.

В последнее время возникают производственные трудности в общинах с большим поголовьем скота в основных районах распространения свекловичной расы *Ditylenchus dipsaci* на юге ФРГ.

Вследствие сильного поражения нематодами кормовой свеклы, являющейся здесь главной кормовой культурой, приходится искать подходящую ей замену. При этом кукуруза, конские бобы и морковь отпадают, потому что также могут быть поражены той же нематодой. При планировании предприятия приходится неизменно соблюдать правила севооборота и проводить другие фитосанитарные мероприятия для избежания в дальнейшем снижения урожая.

Поражение нематодами часто отражается и на торговле. В северных округах ГДР расположены наиболее обширные площади семенного картофеля, где он наименее подвержен опасности вырожждения. К сожалению, в этих округах широко распространена картофельная нематода. Это ведет ежегодно к выбраковке некоторых участков под семенным картофелем или к рекламациям при пересылке посадочного материала в южные районы ГДР. В международной торговле вопрос о нематодах играет важную роль. Почти во всех странах существуют карантинные правила, цель которых воспрепятствовать завозу опасных видов нематод.

Относящиеся сюда постановления и требования различны в разных странах. Наиболее строгие карантинные правила касаются картофельной нематоды. Почти во всех странах требуется полное отсутствие зараженности импортируемого материала. Кроме того, часто требуется и отсутствие паразита в хозяйстве, общине или в определенной зоне вокруг места возделывания, а иногда даже в экспортирующей области. Такие постановления могут иметь большое экономическое значение для стран, экспортирующих семенной картофель, посадочный материал питомников, ростки ландышей и т. д., например потерю рынка сбыта тех или иных продуктов.

В ряде стран существуют постановления против ввоза других видов нематод, например *Ditylenchus destructor* и *Ditylenchus dipsaci*.

## **МОРФОЛОГИЯ И АНАТОМИЯ ФИТОПАРАЗИТИЧЕСКИХ НЕМАТОД**

Фитопаразитические нематоды, за исключением некоторых родов, — это черви цилиндрической формы, вытянутые в длину, которая варьирует от 0,2 до 12 мм. У большинства видов длина достигает 0,5—1,5 мм. Самки некоторых родов не имеют типичной червеобразной формы, тело их более или менее вздуто. В первую очередь это относится к семействам Heteroderidae и Tylenchulidae. Самки рода *Heterodera* превращаются в грушевидные, лимонovid-

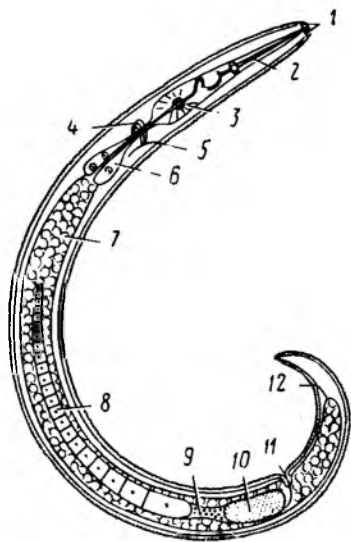


Рис. 5. Расположение главных органов в теле нематоды (*Paratylenchus* sp.):

1 — губы; 2 — стилет (ротовой шип); 3 — средний бульбус; 4 — нервное кольцо; 5 — экскреторная пора; 6 — задний бульбус; 7 — кишка; 8 — яичник; 9 — семяприемник; 10 — яйцо; 11 — вульва; 12 — анус.

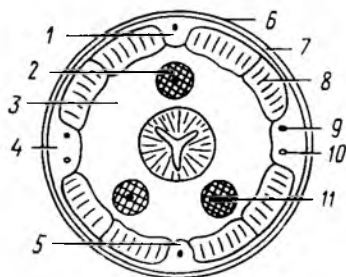


Рис. 6. Поперечный разрез нематоды в области пищеводных желез (по Джонсу):

1 — спинной гиподермальный валик; 2 — спинная пищеводная железа; 3 — полость тела; 4 — боковой гиподермальный валик; 5 — брюшной гиподермальный валик; 6 — кутикула; 7 — гиподерма; 8 — мускулы; 9 — нерв; 10 — экскреторный канал; 11 — субвентральные пищеводные железы.

ные или шаровидные цисты длиной 0,5—1 мм и приобретают коричневую окраску различных оттенков.

Как правило, нематоды бесцветны и прозрачны, так что форму и строение органов определяют под микроскопом.

На рисунке 5 показано расположение главнейших органов нематод на примере эктопаразитической корневой нематоды (*Paratylenchus* sp.).

Оболочка несегментированного тела образуется из кожно-мускульного мешка, который с наружной стороны переходит в кутикулу, устойчивую к химическим веществам.

Кожно-мускульный мешок состоит из гиподермы и лежащего под ней слоя мышечных клеток. Кожно-мускульный мешок обеспечивает движение нематод. Внутри мешка находятся важнейшие жизненные органы (рис. 6).

Кутикула представляет собой внешний защитный слой тела нематод; она выстилает также отверстия, связывающие части тела с внешней средой (ротовая полость, вагина, задняя кишка). Кутикула состоит из нескольких слоев, чаще двух-трех (рис. 7), гладкая либо более или менее сильно кольчатая. Кольчатость прерывается только по бокам тела, образуя так называемые боковые поля. Они состоят из линий, положение и число которых может варьировать.

Кутикулярными образованиями являются: склеротизация головы<sup>1</sup>, губы, папиллы и щетинки. При линьке старая кутикула сбрасывается и заменяется новой. Линяют также передняя часть ротового шипа и стенки задней кишки. Обычно

<sup>1</sup> По Парамонову, головная капсула. — Прим. перев.



Рис. 7. Поперечный срез кутикулы личинки *Meloidogyne javanica* [70]:  
1 — внешний кортикальный слой; 2 — внутренний кортикальный слой; 3 — волокнистый слой; 4 — гиподерма.

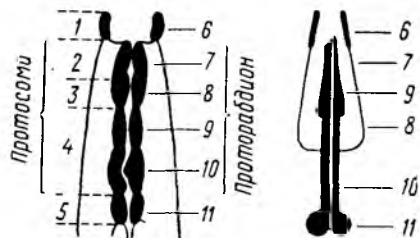


Рис. 8. Гомология составных элементов ротовой полости непаразитических (*Rhabditoidea*) (слева) и паразитических (*Tylenchoidea*) (справа) нематод [477]:

1 — хейлостома; 2 — простома; 3 — мезостома; 4 — метастома; 5 — телостома; 6 — хейлорабдион; 7 — прорабдион; 8 — мезорабдион; 9 — метарабдион 1; 10 — метарабдион 2; 11 — телорабдион.

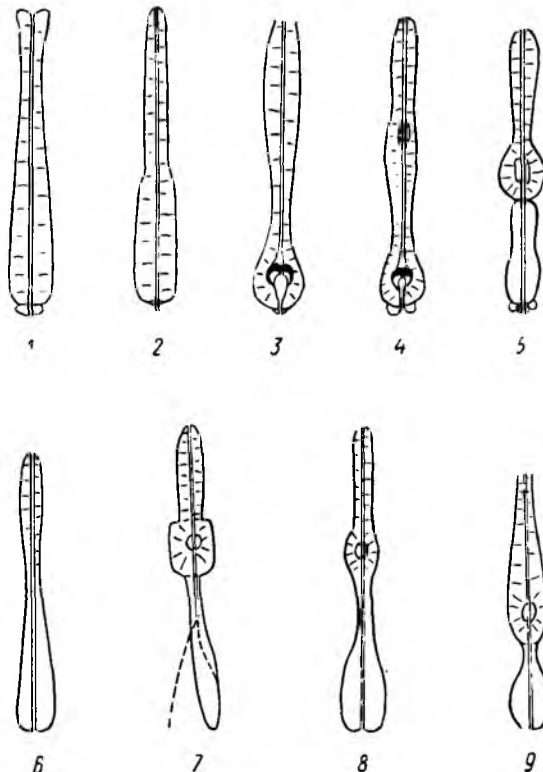


Рис. 9. Различные формы пищеводов свободноживущих и фитопаразитических нематод (схематично):  
1 — *Mononchus*; 2 — *Dorylatmus*; 3 — *Cephalobus*; 4 — *Rhabditis*; 5 — *Diplogaster*; 6 — *Neotylenchus*; 7 — *Aphelenchoides*; 8 — *Tylenchorhynchus*; 9 — *Paratylenchus*.

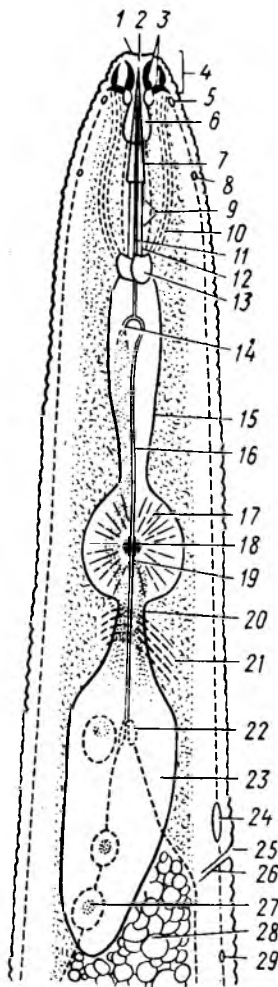


Рис. 10. Передняя часть тела фитопаразитических нематод (Hoplolaimidae) с обозначением органов и их отдельных элементов [115]. Строение стилета дано согласно существующему до сих пор общепринятому взгляду. Сравните с новыми представлениями по Гуди (см. рис. 8):

1 — ротовое отверстие; 2 — отверстие стилета; 3 — склеротизация головы (головной капсулы); 4 — область губ (головная капсула); 5 — передняя цефалида; 6 — вестибулярное расширение; 7 — передняя часть стилета (прорабдион); 8 — задняя цефалида; 9 — стилет (ротовой шип); 10 — мускулы стилета; 11 — просвет стилета; 12 — рукоятка (корпус) стилета (мезо-метарабдион); 13 — вздутия стилета (телорабдион); 14 — впадение протока спинной пищеводной железы; 15 — прокорпус; 16 — просвет пищевода; 17 — метакорпус; 18 — клапанный аппарат; 19 — впадение протока субвентральных желез; 20 — истмус (перешеек); 21 — нервное кольцо; 22 — клапан на границе между пищеводом и кишкой (кардия); 23 — базальные лопасти пищеводной железы; 24 — гемизонид; 25 — экскреторная пора; 26 — экскреторный канал; 27 — ядро пищеводной железы; 28 — кишка; 29 — гемизонид.

за период развития происходит 4 линьки. В это время изменяются величина и структура органов, которые после четвертой линьки приобретают характерный для них вид.

Несомненно, что стилет фитопаразитических нематод развился из ротовой полости свободноживущих нематод. На рисунке 8 показаны гомологичные составные элементы.

Пищевод представляет собой более или менее цилиндрическую толстостенную трубку, просвет которой переходит в просвет стилета. Пищевод состоит из трех частей: корпуса (тела), истмуса (перешейка), терминального (заднего) бульбуса.

Форма пищевода имеет большое значение в систематике нематод (рис. 9).

Корпус пищевода большей частью цилиндрической, но иногда вздутой формы. Корпус может подразделяться на переднюю цилиндрическую часть, называемую прокорпусом, и на следующий за ним метакорпус, который может переходить в средний бульбус, несущий в большинстве случаев клапанный аппарат. Такую форму мы находим прежде всего у фитопаразитических тиленхид (рис. 10).

Истмус — сильно суженная часть между средним и задним бульбусами. Нервное кольцо чаще всего располагается вокруг истмуса.

Пищеводные железы лежат в терминальном (заднем) бульбусе или располагаются в виде лопасти в начале кишки. В большинстве случаев имеется три пищеводных железы. Одна железа лежит на спинной стороне, две другие — на брюшной (субвентрально). Мес-



то, в которое впадает проток спинной железы, имеет большое значение в систематике. У тиленхоидей (надсемейство Tylenchoidea) проток спинной железы впадает вблизи основания стилета, в то время как у афеленхоидей он, как и проток субвентральных желез, впадает в средний бульбус (рис. 11).

Мускулатура нематод состоит в основном из мышц кожно-мускульного мешка и мышц со специальными функциями. Мышцы кожно-мускульного мешка образуют слой веретеновидных клеток, которые связаны с гиподермой по всей длине тела. Благодаря выступающим гиподермальным валикам (хордам) мышцы делятся на тяжи, или поля. Специальная мускулатура служит для функционирования органов питания и размножения. Она обеспечивает ритмичную работу стилета, сокращение среднего бульбуса (как насоса) и приводит в движение спикулы при копуляции.

Пищеварительная система системы занимает большую часть тела. Начинаясь на головном конце стилетом, она проходит через все тело и вблизи кончика хвоста на брюшной стороне заканчивается анальным отверстием.

Пищеварительная система состоит из трех отделов: пищевода, средней кишки и задней кишки. На переднем конце пищевода находится стилет, или копые. Эти органы полые внутри и действуют по типу шприца. С помощью мышц, которые от основания стилета тянутся вперед, стилет может двигаться толчками. Различные формы стилета и копыя схематично изображены на рисунке 12.

Стилет состоит из нескольких элементов, названных хейло-, про-, мезо-, мета- и телорабдионами. Согласно более новым представлениям Гуди [477, 478], метарабдион состоит из переднего и заднего отрезков. Соответствующие области ротовой полости названы хейло-, про-, мезо-, мета- и телостомой.

Задний конец пищевода у многих видов нематод заканчивается клапановидным образованием — кардием. Он является связующим звеном между пищеводом и кишкой.

Кишка состоит из просто устроенной трубки. Часть кишки, расположенная за кардием, называется средней кишкой. Конец кишки, выстланный изнутри кутикулой, назван задней кишкой

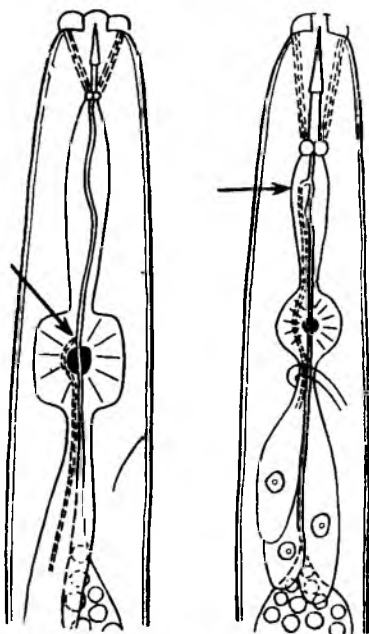


Рис. 11. Различие между надсемейством Aphelenchoidea (слева) и Tylenchoidea (справа). Место впадения протока спинной железистой железы указано стрелкой.

(ректум). Часть кишки, которая лежит перед задней и чаще всего наиболее прозрачна, называется преректум. Между преректумом и ректумом находится закрывающий мускул. Несколько ректальных желез выделяют свой секрет в заднюю кишку. Семяпровод также впадает в ректум, который выполняет у самцов роль клоаки.

Половые органы у нематод расположены в средней и нижней частях тела. Они, как и кишка, лежат в полости тела. Уже при небольшом увеличении микроскопа можно отличить взрослых самцов от самок. Часто расположение и строение органов размножения настолько характерны, что эти признаки могут быть использованы для определения видов и родов фитонематод.

Половая система самок состоит из вульвы, вагины, матки (маток) и яичника (яичников). При наличии только одного хорошо функционирующего яичника (монодельфные формы), который своей вершиной достигает головного конца нематоды (продельфное расположение), вульва, открывающаяся на брюшной стороне, лежит в задней части тела. Если же имеются два хорошо функционирующих яичника (дидельфные формы), вульва чаще всего лежит в середине тела и яичники располагаются один к головному, другой к заднему концу тела (амфидельфное расположение). У представителей родов *Heterodera* и *Meloidogyne* оба яичника направлены вперед (продельфное расположение), а вульва находится на заднем конце тела.

Яичники — это органы, производящие яйца. На вершине яичника находится зародышевая зона, где происходит деление клеток. Зародышевая зона переходит в зону роста, в которой оогонии вырастают до ооцитов. Растущие ооциты постепенно проходят через яйцевод (oviduct), семяприемник (receptaculum seminis) и прегутеральную железу (quadricolumella) и попадают в матку. В семяприемнике находятся сперматозоиды, которые необходимы для оплодотворения. У партеногенетических видов семяприемник чаще

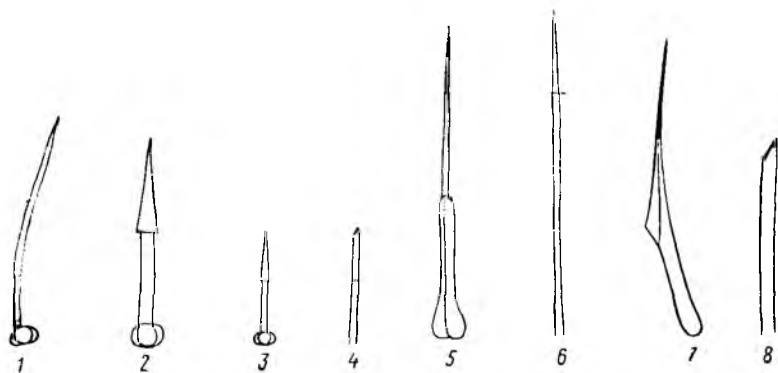


Рис. 12. Различные формы стилета и копыта (схема):

1—4 — стилеты: 1 — *Paratylenchus*; 2 — *Helicotylenchus*; 3 — *Aphelenchoïdes*; 4 — *Aphelenchus*;  
5—8 — копыта: 5 — *Xiphinema*; 6 — *Longidorus*; 7 — *Trichodorus*; 8 — *Dorylaimus*.

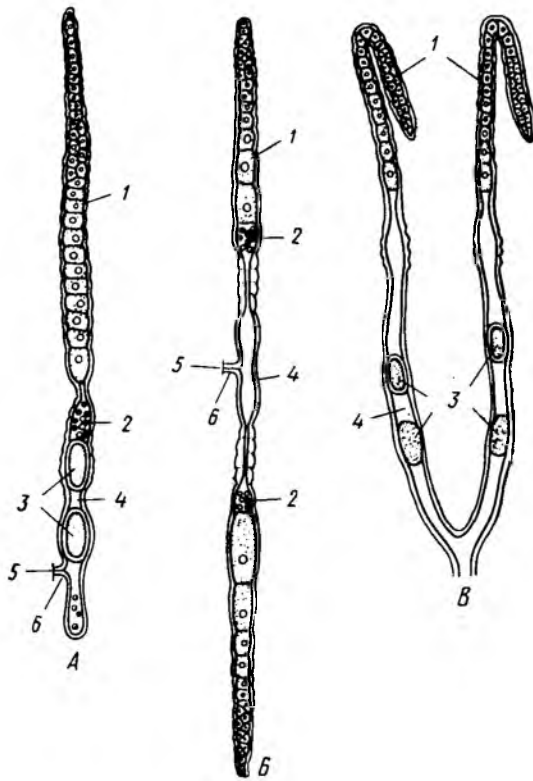


Рис. 13. Различные формы половой системы самок:

А — непарный яичник (*Pratylenchus*, *Ditylenchus*, *Aphelenchoides*); Б — парные яичники (*Tylenchorhynchus*); В — яичники *Heterodera* и *Meloidogyne* (по Хиршман): 1 — яичник; 2 — семяприемник; 3 — яйцо; 4 — матка; 5 — вульва; 6 — вагина.

всего отсутствует. В качестве последнего часто служит дистальная часть матки. В преутеральной железе, по-видимому, происходит образование яйцевой оболочки. У некоторых видов второй яичник с маткой редуцируется. Тогда рудиментарная матка часто выполняет функцию семяприемника. Преобладающие формы яичников у фитопаразитических нематод представлены на рисунке 13. Так, например, для родов *Pratylenchus*, *Paratylenchus*, *Ditylenchus* и *Aphelenchoides* характерна монодельфно-продельфная организация яичников, для родов *Radopholus*, *Tylenchorhynchus* и *Rotylenchus* — дидельфно-амфидельфная организация и для родов *Heterodera* и *Meloidogyne* — дидельфно-продельфная организация яичников.

Половая система самцов состоит из семенника (*testis*), семенного пузыря (*vesicula seminalis*), семяпровода (*vas deferens*) и копулятивного органа (*spicula*). Семенник, как и яичник, состоит из зародышевой зоны и зоны роста, переходящей в расширяющийся

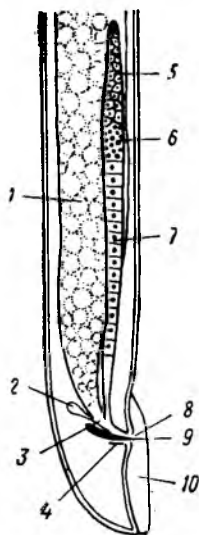


Рис. 14. Задняя часть тела самца (схематично): 1 — кишка; 2 — ректальные железы; 3 — прямая кишка (ректум); 4 — рулук; 5 — семенник; 6 — семенной пузырек; 7 — семяпровод; 8 — клоака; 9 — спикула; 10 — бурса.

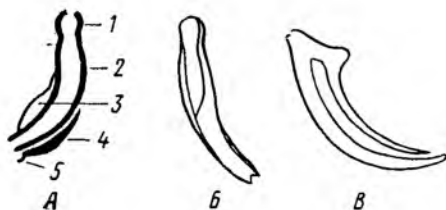


Рис. 15. Различные формы спикул:

А — основная форма; Б — спикулы *Heterodera*; В — спикулы *Aphelenchoides*; 1 — головка спикулы; 2 — тело спикулы; 3 — велум (кутикулярная мембрана на внутренней поверхности спикулы); 4 — рулук; 5 — титилла (выступ на дистальном конце рулька).

отрезок полового протока, где лежат сперматозоиды. Главную часть полового протока занимает семяпровод. Его можно разделить на переднюю железистую часть и небольшую заднюю часть, лишенную желез (рис. 14). У большинства фитопаразитических нематод имеется один семенник, только у некоторых родов *Tylenchida*, например, *Meloidogyne*, наблюдается два семенника.

Копулятивным органом является кутикулярное образование, называемое спикулой, которая лежит в клоаке. Движением спикул управляют мускулы. Форма спикул колеблется очень сильно и по-

этому может использоваться для определения вида нематод (рис. 15). У некоторых видов имеется еще рулук, который при выдвигании спикулы из клоакального отверстия направляет ее движение. Кроме того, у многих видов есть пара боковых кутикулярных крыльев, называемых бурсой, которая служит для удержания самок при копуляции. Обычно бурса начинается выше ануса (преанально) и простирается почти до кончика хвоста (лептодерная бурса) или охватывает и кончик хвоста (пелодерная бурса) (рис. 16). Лептодерная бурса характерна, например, для самцов родов *Tylenchus* и *Ditylenchus*, пелодерная бурса — для *Pratylenchus*, *Tylenchorhynchus* и *Rotylenchus*. У самцов *Heterodera*, *Meloidogyne* и *Aphelenchoides* бурса отсутствует, в то время как у *Aphelenchus* она укреплена ребрами. Кроме того, к половой системе самцов относятся железы и папиллы (сосочки).

Нервная система нематод развита относительно слабо. Центром является нервное кольцо, которое охватывает пищевод у *Tylenchoidea* и *Aphelenchoidea* на уровне истмуса (см. рис. 10). У некоторых видов родов *Xiphinema* и *Longidorus* обнаружено два нервных кольца [483]. Обычно от нервного кольца вперед к папиллам, расположенным на губах, отходят шесть нервных тяжей (стволов). Папиллы могут рассматриваться как осязательные ор-

ганы. Два других нервных тяжа заканчиваются в боковых органах (амфидах), расположенных на головном конце. Амфиды рассматривают как хеморецепторы. Большинство это круглые или веретеновидные образования, которые связаны с внешней средой. Отверстия амфид различны по форме, так что они могут быть использованы в качестве признаков (прежде всего у *Adephorhorea*), пригодных при определении нематод (рис. 17).

От нервного кольца к хвосту также идут нервные тяжи, связанные между собой комиссурами. Следует отметить, что брюшной нерв, как и нервное кольцо, богат ганглиями. Другими органами чувств, которые, вероятно, связаны с нервной системой, у *Secernentea* являются дейриды и фазмиды. Это мелкие поро- или щитковидные образования, лежащие по бокам полей: первые — на уровне нервного кольца, последние — чаще всего на уровне ануса (рис. 18). Функция лежащих под гиподермой образований, сильно преломляющих свет и названных гемизонидом, гемизонионом, каудалидом и цефалидами, еще полностью не ясна. По-видимому, речь идет о нервных комиссурах.

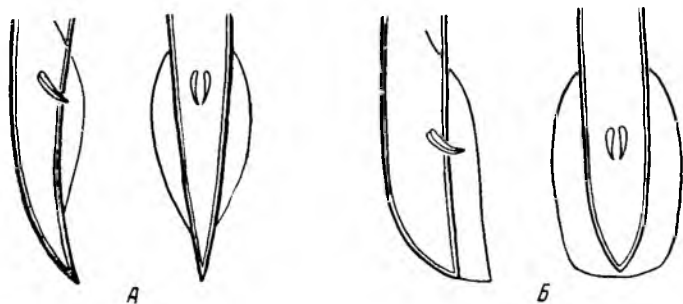


Рис. 16. Лептодерная (А) и пелодерная (В) бурса сбоку и с брюшной стороны (схематично).

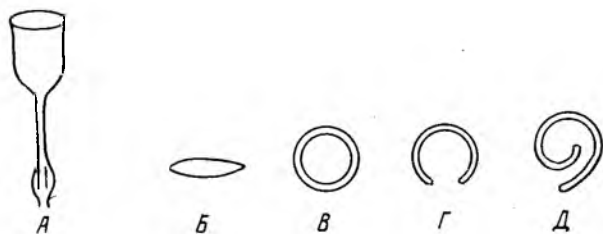


Рис. 17. Бокаловидная амфида (боковой орган) в профиль (А) и разные формы отверстий амфид:

В — щелевидная; В — округлая; Г — подковообразная; Д — спиралевидная.

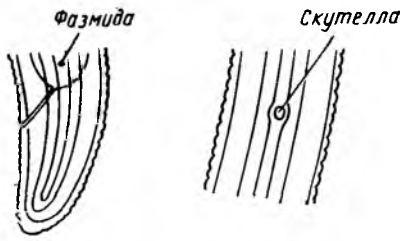


Рис. 18. Форма фазмид:  
слева — поровидная фазмида; справа — щитковидная фазмида (скутелла).

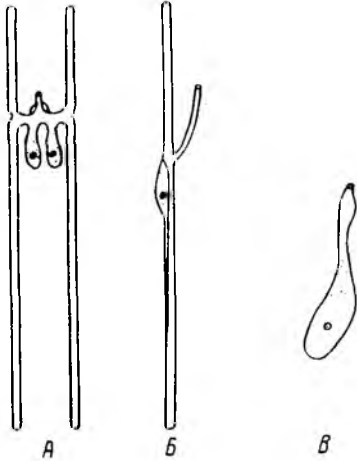


Рис. 19. Экскреторная система нематод:

А — основной тип, характерный для Secernentea; Б — измененная форма основного типа «А», присущая Tylenchida; В — основной тип, характерный для Adenophorea.

не доказана система дыхания. Весьма вероятно, что эти функции осуществляются полостной жидкостью [951].

## СИСТЕМАТИКА ФИТОНЕМАТОД

В настоящее время классификация является одной из наиболее трудных проблем в нематологии. Появляются все новые таксономические категории. Кроме того, существуют весьма различные взгляды на право отдельных категорий.

Приводимая ниже система стилетных и копьеносных нематод, обитающих на растениях, в растении и в почве, дана в основном по Парамонову [1106, 1108] и Гуди [477, 478]. Число в скобках после названия рода указывает на приблизительное количество видов, описанных до конца 1966 г.

Тип: Nematelminthes

Класс: Nematoda

Подкласс: Secernentea (von Linstow, 1905) Dougherty, 1958

Экскреторная система варьирует. Главные ее части представлены экскреторным каналом, экскреторной железой и экскреторной порой. Типичное строение экскреторной системы у Secernentea соответствует букве «Н». Каналы расположены в боковых гиподермальных валиках. У Tylenchida имеется только один экскреторный канал, который лежит или в одном из двух боковых гиподермальных валиков, или в полости тела. Экскреторный канал заканчивается экскреторной порой чаще всего на уровне нервного кольца. У Secernentea часть канала возле экскреторной поры кутикуляризована и благодаря этому чаще всего хорошо видна. У аденофорей (Adenophorea) экскреторная система устроена проще. Она состоит из лежащей вентрально железы с более коротким или более длинным некутикуляризованным выделительным протоком. Проток, открывающийся на уровне нервного кольца, перед порой расширяется в виде ампулы (рис. 19). Интересно, что у представителей надсемейства Dorylaimoidea экскреторная пора еще не найдена [951].

Система циркуляции, или система кровообращения, у нематод отсутствует. Точно так же до сих пор

- Отряд: Tylenchida Thorne, 1949  
 Надсемейство: Aphelenchoidea Fuchs, 1937  
 Семейство: Aphelenchidae (Fuchs, 1937) Steiner, 1949  
 Род: *Aphelenchus* Bastian, 1865 (1)  
 Семейство: Aphelenchoididae (Skarbilovich, 1947) Paramonov, 1953  
 Подсемейство: Aphelenchoidinae Skarbilovich, 1947  
 Род: *Aphelenchoides* Fischer, 1894 (50)  
 Подсемейство: Rhadinaphelenchinae Paramonov, 1962  
 Род: *Rhadinaphelenchus* J. B. Goodey, 1962 (1)  
 Семейство: Paraphelenchidae (T. Goodey, 1951) J. B. Goodey, 1960  
 Подсемейство: Paraphelenchinae T. Goodey, 1951  
 Род: *Paraphelenchus* (Micoletzky, 1922) Micoletzky, 1925 (6)  
 Надсемейство: Tylenchoidea Chitwood & Chitwood, 1937  
 Семейство: Tylenchidae Örley, 1880  
 Подсемейство: Tylenchinae De Man, 1876  
 Род: *Tylenchus* Bastian, 1865 (33)  
   *Ditylenchus* Filipjev, 1934 (23)  
   *Tylenchorhynchus* Cobb, 1913 (78) <sup>1</sup>  
   *Trophurus* Loof, 1956 (3)  
   *Macrotrophurus* Loof, 1958 (1)  
   *Psilenchus* De Man, 1921 (9)  
   *Telotylenchus* Siddiqi, 1959 (5)  
   *Tetylenchus* Filipjev, 1936 (6)  
   *Tylodorus* Meagher, 1963 (1)  
   *Chitinotylenchus* Micoletzky, 1922 (4)  
 Подсемейство: Anguininae Paramonov, 1962  
 Род: *Anguina* Scopoli, 1777 (18)  
   *Paranguina* Kirjanova, 1955 (1)  
 Неясное таксономическое положение родов:  
   *Atylenchus* Cobb, 1913 (1) <sup>2</sup>  
   *Eutylenchus* Cobb, 1913 (2)  
 Семейство: Neotylenchidae Thorne, 1949  
 Подсемейство: Neotylenchinae Thorne, 1941  
 Род: *Neotylenchus* Steiner, 1931 (13)  
   *Gymnotylenchus* Siddiqi, 1961 (1)  
   *Scytaleum* Andrassy, 1961 (4)  
   *Hexatylys* Goodey, 1926 (5)  
   *Deladenus* Thorne, 1941 (7)  
 Подсемейство: Nothotylenchinae, Thorne, 1941  
 Род: *Nothotylenchus* Thorne, 1941 (12)  
   *Nothanguina* Whitehead, 1959 (1) <sup>3</sup>  
   *Thada* Thorne, 1941 (2)  
 Подсемейство: Boleodorinae Khan, 1964  
 Род: *Boleodoroides* Mathur, Khan a. Prasad, 1966 (2)  
   *Boleodorus* Thorne, 1941 (5)  
   *Dorsalla* Jairajpuri, 1966 (1)  
   *Halenchus* Cobb, 1933 (3)  
   *Basilophora* Hussain Khan, 1965 (2)  
 Подсемейство: Paurodontinae Thorne, 1941  
 Род: *Paurodontus* Thorne, 1941 (7)  
   *Stictylus* Thorne, 1941 (7)  
 Подсемейство: Ecphyadophorinae Skarbilovich, 1959  
 Род: *Ecphyadophora* de Man, 1921 (4)  
   *Ecphyadophoroides*, Corbett, 1964 (2)

<sup>1</sup> *Tylenchorhynchus* отнесен Элиевой [306] в подсемейство Tylenchorhynchinae семейства Hoplolaimidae.

<sup>2</sup> *Atylenchus* и *Eutylenchus* включены Шером, Корбеттом и Колбраном [1389] в семейство Atylenchidae Skarbilovich, 1959.

<sup>3</sup> *Nothanguina* отнесена Парамоновым [1106] в подсемейство Anguininae.

- Семейство: Hoplolaimidae (Filipjev, 1934), Wieser, 1953<sup>1</sup>  
 Подсемейство: Hoplolaiminae Filipjev, 1934  
 Род: *Hoplolaimus* Daday, 1905 (9)  
     *Rotylenchus* Filipjev, 1936 (18)  
     *Helicotylenchus* Steiner, 1945 (43)  
     *Scutellonema* Andrassy, 1958 (13)  
     *Aorolaimus* Sher, 1963 (3)  
     *Peltamigratus* Sher, 1963 (6)  
 Подсемейство: Rotylenchoideinae Whitehead, 1958  
 Род: *Rotylenchoides* Whitehead, 1958 (5)  
 Подсемейство: Aphasmatylenchinae Sher, 1965  
 Род: *Aphasmatylenchus* Sher, 1965 (1)  
 Подсемейство: Belonolaiminae Whitehead, 1959  
 Род: *Morulaimus* Sauer, 1966 (5)  
     *Belonolaimus* Steiner, 1949 (2)  
     *Trichotylenchus* Whitehead, 1959 (1)  
 Подсемейство: Dolichodorinae Chitwood a. Chitwood, 1950  
 Род: *Dolichodorus* Cobb, 1914 (8)  
     *Carphodorus* Colbran, 1966 (1)  
 Подсемейство: Pratylenchinae Thorne, 1949<sup>2</sup>  
 Род: *Pratylenchus* Filipjev, 1936 (26)  
     *Hoplotylus* s'Jacob, 1958 (1)  
     *Zygotylenchus* Siddiqi, 1963 (2)  
     *Pratylenchoides* Winslow, 1958 (3)  
     *Radopholus* Thorne, 1949 (3)  
     *Hirschmanniella* Luc a. Goodey, 1963 (5)  
     *Radopholoides* De Guiran, 1967 (1)  
 Подсемейство: Nacobbinae Chitwood a. Chitwood, 1950  
 Род: *Nacobbus* Thorne a. Allen, 1944 (4)  
     *Rotylenchulus* Linford a. Oliveira, 1940 (4)  
 Семейство: Tylenchulidae Kirjanova, 1955  
 Подсемейство: Tylenchulinae Skarbilovich, 1947  
 Род: *Tylenchulus* Cobb, 1913 (1)  
     *Trophotylenchulus* Raski, 1957 (2)<sup>3</sup>  
 Подсемейство: Sphaeronematinae Raski a. Sher, 1952<sup>4</sup>  
 Род: *Sphaeronema* Raski a. Sher, 1952 (3)  
     *Trophonema* Raski, 1957 (1)<sup>5</sup>  
 Семейство: Criconematidae Thorne, 1943<sup>6</sup>  
 Подсемейство: Criconematinae Taylor, 1936  
 Род: *Criconema* Hofmänner a. Menzel, 1914 (43)  
     *Criconemoides* Taylor, 1936 (78)  
     *Hemicriconemoides* Chitwood a. Birchfield, 1957 (13)  
     *Macroposthonia* de Man, 1880 (2)  
     *Bakernema* Wu, 1964 (2)

<sup>1</sup> Семейства Hoplolaimidae, Criconematidae, Tylenchulidae и Heteroderidae могли бы быть объединены в надсемейство Hoplolaimoidea, как это было предложено Парамоновым (доклад 4 февраля 1966 г., Москва).

<sup>2</sup> Сиддики [1343] подсемейство Pratylenchinae перевел в ранг семейства Pratylenchidae.

<sup>3</sup> *Trophotylenchulus* сведен в синоним *Tylenchulus* [384; Маггенти, 1962].

<sup>4</sup> Это подсемейство Герертом [384] возведено в ранг семейства Sphaeronematidae.

<sup>5</sup> *Trophonema* по Герерту [384] — синоним *Paratylenchus*.

<sup>6</sup> Герерт [384] объединил семейства Criconematidae, Hemicyclophoridae, Tylenchulidae в надсемейство Criconematoidea. Положение в семействе Criconematidae еще очень неясно. Диаб и Дженкинс [253] предложили род *Neocriconema*, Андраши [22] — *Mesocriconema*, а де Гриссе и Лиф [536] — *Nothocriconema*, *Lobocriconema*, *Discocriconemella*, *Xenocriconemella*, *Criconemella*, в которых классифицируются виды, принадлежавшие до этого к роду *Criconemoides* или *Criconema*.



- Подсемейство: Hemicyclophorinae Siddiqi a. Goodey, 1963<sup>1</sup>.  
 Род: *Hemicyclophora* de Man, 1921 (44)  
*Caloosia* Siddiqi a. Goodey, 1963 (2)
- Подсемейство: Paratylenchinae Thorne, 1949<sup>2</sup>  
 Род: *Paratylenchus* Micoletzky, 1922 (40)  
*Cacopaurus* Thorne, 1943 (2)
- Семейство: Heteroderidae Skarbilovich, 1947  
 Род: *Heterodera* Schmidt, 1871 (28)  
*Hypsoperine* Sledge a. Golden, 1964 (3)  
*Meloidogyne* Goeldi, 1887 (17)  
*Meloidodera* Chitwood, Hannon a. Esser, 1956 (4)  
*Meloidoderita* Poghossian, 1966 (1)
- Подкласс: Adenophorea (von Linstow, 1905) Chitwood, 1958  
 Отряд: Dorylaimida (de Man, 1876) Pearse, 1942  
 Подотряд: Dorylaimina (de Man, 1876) Pearse, 1936  
 Надсемейство: Dorylaimoidea (de Man, 1876) Thorne., 1934
- Семейство: Dorylaimidae de Man, 1876  
 Подсемейство: Dorylaiminae Filipjev, 1918  
 Род: *Dorylaimus* Dujardin, 1845
- Семейство: Longidoridae (Thorne, 1935) Meyl, 1960  
 Род: *Longidorus* Micoletzky, 1922 (26)  
*Paralongidorus* Siddiqi, 1963 (15)  
*Xiphinema* Cobb, 1913 (51)
- Подотряд: Alaimina (Micoletzky, 1922) Clark, 1961  
 Надсемейство: Diphtherophoroidea (Thorne, 1935) Clark, 1961
- Семейство: Trichodoridae Clark, 1961  
 Род: *Trichodorus* Cobb, 1913 (30)
- Ниже для более высоких таксономических категорий (подкласс, отряд, надсемейство и семейство) приводятся наиболее важные признаки.

**Подкласс Secernentea.** Имеется латеральный экскреторный канал, дистальная часть которого возле поры кутикуляризована. Хвостовые и кожные железы отсутствуют, фазмиды есть. Отверстия амфид на губах большей частью поровидные. Головные придатки редки. Субвентральные пищеводные железы не выпадают в передний участок пищевода.

**Отряд Tylenchida.** Голова с шестью слившимися губами. Имеется подвижный стилет с базальными вздутиями или без них, за исключением самцов некоторых видов. Амфиды незаметны. Средний бульбус, за исключением неотиленхид, обычно хорошо развит. Базальная часть пищевода в виде бульбуса или лопасти без клапанного аппарата. Кутикула с поперечной исчерченностью (кольчатость), которая обычно прерывается линиями на боковых полях. Дейриды и фазмиды часто плохо видны. Хвостовые железы отсутствуют. Экскреторная пора лежит на уровне нервного кольца, только у рода *Tylenchulus* — в середине тела или еще дальше к хвосту.

**Надсемейство Aphelenchoidea.** Дорзальная пищеводная железа выпадает в средний бульбус в просвет пищевода, а при отсутствии среднего бульбуса — в этом же месте пищевода.

**Семейство Aphelenchidae.** Стиллет без базальных вздутий. Средний бульбус овальный или продолговатый, хорошо виден, с отчетливым клапаном. Пищеводные железы лежат параллельно кишке. Самки с непарным продольным яичником. Редко встречающиеся самцы несут длинную тонкую спикулу, рулек и укрепленную ребрами бурсу. Единственным представителем, имеющим практическое значение, является вид *Aphelenchus avenae*, который обычно обитает в почве и питается мицелием грибов, но может также питаться высшими растениями (факультативный паразит растений).

<sup>1</sup> Герерт [384] рассматривает как семейство Hemicyclophoridae (Skarbilovich, 1959).

<sup>2</sup> По Раски [1188], — семейство Paratylenchidae.

Семейство *Aphelenchoidea*. Стилет часто с мелкими базальными вздутиями. Пищевод и яичник, как у *Aphelenchidae*. У самцов широкие спиккулы в виде шипа, без рулька. Бурса большей частью отсутствует, если имеется, то без ребер. Обитают в почве на мицелии грибов; экто- или эндопаразиты высших растений; хищники в отношении нематод или других почвенных животных; встречаются в сообществе с насекомыми или как паразиты насекомых. Наибольшее значение имеют листовые нематоды рода *Aphelenchoides* и возбудитель болезни «красного кольца» пальм — *Rhadinaphelenchus cocophilus*.

Семейство *Paraphelenchidae*. Стилет без базальных вздутий. Средний бульбус выражен четко. Пищеводные железы включены в задний бульбус, а не свисают в виде лопастей (долей) в полость тела, как у *Aphelenchidae* или *Aphelenchoididae*. Бурса у самцов отсутствует, но имеются три или четыре хвостовых сосочка. Спиккула длинная и узкая. Рулек имеется. Питаются мицелием грибов. Наибольшее значение имеет *Paraphelenchus myceliophthorus*, поражающий шампиньоны.

Надсемейство *Tylenchoidea*. Дорзальная пищеводная железа впадает в просвет пищевода далеко впереди, вблизи основания стилета.

Семейство *Tylenchidae*. Стилет со вздутиями, маленький и слабый, или средней величины. Склеротизация головы (по Парамонову, головная капсула) слабая или отсутствует. Средний бульбус круглый или овальный с отчетливо склеротизованным клапаном. Пищеводные железы образуют отделенный от кишки задний бульбус или, что реже, закрывают начало кишки. Кольчатость кутикулы слабо выражена. У самок чаще один яичник, реже — два (амфидельфные). Самцы с лептодерной или пелодерной бурсой. Образ жизни: в почве, в качестве паразитов грибов, во мху и высших растениях (корни, стебли, листья и семяпочки). Наиболее важные роды: *Ditylenchus*, *Anguina* и *Tylenchorhynchus*.

Семейство *Neotylenchidae*. Стилет со вздутиями, чаще небольшой и тонкий. Склеротизация головы слабо выражена или отсутствует. Средний бульбус имеется или едва выражен и тогда без клапана. Пищеводные железы образуют задний бульбус или свешиваются в виде лопастей, закрывающих начало кишки. Самки с одним яичником. Вульва большей частью лежит далеко позади. Самцы с лептодерной или пелодерной бурсой.

Образ жизни: преимущественно микофаги в почве, отчасти также факультативные паразиты высших растений; только *Nothanguina cecidoplastes* — облигатный паразит, вызывающий образование галлов на надземных органах растений.

Семейство *Norolaimidae*. Стилет со вздутиями, средний или большой и мощный, бульбус овальный или круглый. Пищеводные железы, как правило, закрывают начало кишки. Кутикула большей частью грубокольчатая. Самки с одним или двумя яичниками (амфидельфные). Самцы без бурсы или с бурсой (лепто- или пелодерной). Фазмиды в виде точек или шитков, хорошо заметны. Самки подсемейства *Nacobinae* вздуты в виде мешка. Образ жизни: экто- или эндопаразиты корней растений. Наибольшее значение имеют виды рода *Pratylenchus*, в тропиках и субтропиках также *Radopholus similis* и *Rotylenchulus reniformis*.

Семейство *Tylenchulidae*. Половой диморфизм, самки мешковидные, склеротизация головы слабо развита. У самок стилет средней величины, нормально развит, средний бульбус большой, с мощными клапанами и отчетливый задний бульбус. Яичник один, вульва расположена далеко позади. Самцы со слабо развитым стилетом, иногда даже без стилета, пищевод редуцированный, бурса отсутствует. Образ жизни: облигатные корневые паразиты, наибольшее значение имеет *Tylenchulus semipenetrans*, обитающий в тропических и субтропических областях.

Семейство *Heteroderidae*. Половой диморфизм. Самки, вздутые в виде шара, груши, лимона или мешка. Самки рода *Heterodera* превращаются в цисты, в которых находятся все или большая часть яиц. Самки всех родов могут образовывать наружный желатинообразный мешок, в который откладываются все или часть яиц, у отдельных видов он остается пустым. У некоторых видов, например у *Heterodera rostochiensis*, яйцевой мешок отсутствует. Стилет со вздутиями, сильно развит. Склеротизация головы выражена большей частью сильно. Сре-

дний бульбус круглый или овальный. Пищеводные железы покрывают начало кишки. Самки с парными продольными яичниками и терминальной вульвой. Самцы с одним или двумя семенниками без бursy. Спиккулы лежат близко к концу хвоста. Образ жизни: облигатные корневые паразиты, отчасти корневые галлообразователи. Наибольшее значение имеют виды родов *Heterodera* и *Meloidogyne*.

Семейство *Criconematidae*. Стилет с мощными вздутиями, часто очень длинный. Средний бульбус вследствие слияния с прокорпусом удлинняется спереди, истмус короткий или неясный. Задний бульбус в виде лопасти или округлый. Самцы с одним яичником; вульва расположена далеко позади. Самцы часто с редуцированным стилетом и пищеводом. Бурса большей частью отсутствует. Подсемействам *Hemicycliophorinae* и *Criconematinae* присуща сильная кольчатость тела, частично задние края колец свешиваются назад. Образ жизни: преимущественно эктопаразиты корневой системы. Наиболее патогенные представители — виды рода *Paratylenchus*.

Подкласс *Adephorhorea*. Экскреторная система представлена вентральной железой и более коротким или более длинным выделительным каналом, который, за исключением некоторых представителей *Plectinae* (плектин), не кутикуляризован. Боковые экскреторные каналы и фазмиды отсутствуют. Хвостовые и кожные железы обычно присутствуют. Отверстия амфид лежат сзади губ, большей частью круглые или спиралевидные, редко поровидные. Губы часто несут папиллы. Головные придатки нередки. Самцы обычно без бursy, но часто с преанальными сосочками. Протоки субвентральных желез могут впадать в передний отрезок пищевода.

Отряд *Dorylaimida*. Кутикула гладкая. Амфиды стремявидные, мешковидные или грушевидные. Строение ротовой полости разнообразно. Ротовая полость или только обозначена и без специальных структур, или большая, с зубами или аксиальным копьем. Пищевод цилиндрический, задняя часть часто расширена. Протоки пищеводных желез (3, 5 или 7) впадают позади нервного кольца.

Подотряд *Dorylaimina*. Экскреторная система рудиментарная или еще не установлена. Аксиальное копьё или зубы имеются. Три или пять пищеводных желез, самки с одним или двумя яичниками, самцы с двумя семенниками.

Надсемейство *Dorylaimoidea*. Длина тела редко превышает 10 мм. Амфиды стремявидные или мешковидные с щелевидными или эллипсоидными отверстиями. Головные папиллы расположены в два круга, шесть папилл — во внутреннем круге и десять папилл — во внешнем. Передний отрезок пищевода уже заднего. Расширенная часть пищевода может быть в виде бульбуса без клапанного аппарата. Стома с зубами или аксиальным копьем. Отверстие копыя лежит дорзально. Между основанием копыя и пищеводом расположена связующая часть — продолжение копыя. Так называемое ведущее кольцо копыя имеет различное строение. Боковые поры и преректум имеются. Экскреторная пора отсутствует. Самцы с серией боковых и парой аданальных добавочных органов (мелкие железоподобные секреторные органы расположены в кутикуле и, очевидно, необходимы при копуляции) и с парными гонадами. Щетинки (тактильные органы чувств, находящиеся на кутикулярных часто ворсинковидных придатках) и хвостовые железы отсутствуют.

Семейство *Dorylaimidae*. Имеется аксиальное копьё, часто с хорошо развитым продолжением. Амфиды видны отчетливо, чаще всего бокаловидные с отчетливыми щелевидными отверстиями. Пищевод в задней трети или более трети расширен. Кутикула обычно тонкокольчатая. Рулек отсутствует, но имеется кутикуляризованный боковой ведущий придаток спиккулы. В подсемействе *Dorylaiminae* копьё короткое, косо срезано наподобие гусиного пера и без продолжения. Образ жизни: преимущественно обитают в почве, часто в ризосфере (по Парамонову, параризобонты. — *Перев.*). Наибольшее распространение имеют виды родов *Dorylaimus*, *Eudorylaimus* и др.

Семейство *Longidoridae*. Копьё очень длинное с шестообразным или крыловидным продолжением. Образ жизни: преимущественно эктопаразиты корневой системы. Наибольшее значение имеют роды *Longidorus* и *Xiphinema* (переносчики вирусов).

Подотряд *Alaimina*. Отверстия амфид в виде мельчайших пор или полулунных эллипсоидных щелей. Задняя часть пищевода расширяется в груше-

видный бульбус. Имеется пять или семь пищеводных желез, экскреторная пора. У самцов один семенник. Спикула прямая или слегка изогнутая. Преректум и хвостовые железы отсутствуют. Преанальные добавочные органы никогда не бывают парными.

Надсемейство *Diphtherophoroidea*. Копье короткое, продолжение копыя короткое или длинное и изогнутое. Отверстия амфид эллипсоидные. Передний отдел пищевода трубковидный, задний в виде грушевидного или удлиненно-конусовидного бульбуса. Брюшные добавочные органы и рулек имеются, аданальные органы отсутствуют.

Семейство *Trichodoridae*. Копье и продолжение копыя вместе образуют длинный, слегка изогнутый спинной зуб (онхиостиль). Передняя половина зуба образуется непосредственно из копыя, задняя половина зуба из изогнутого продолжения копыя, место соединения расщеплено на два плеча (рукава), по-видимому, на основе U-образного поперечного сечения передней части продолжения копыя. Передняя часть стомы трубковидная с кутикуляризованными стенками. Ведущее кольцо от переднего конца тела лежит на расстоянии двух-трехкратной ширины головы. Амфиды бокалообразные с эллипсоидными отверстиями. Яичники парные, загнутые назад. Семенник прямой, непарный. Самцы с бурой и без нее. Рулек имеется. Анус расположен почти на конце тела. Обитают в почве, частично паразиты растений. Наибольшее значение имеют виды рода *Trichodorus* (переносчики вирусов).

## КРАТКИЙ ОПРЕДЕЛИТЕЛЬ ВАЖНЕЙШИХ ПАЗАРИТИЧЕСКИХ РОДОВ НЕМАТОД

В данном определителе рассматриваются европейские роды нематод, имеющие большое хозяйственное значение.

- |    |  |    |
|----|--|----|
| 1  | Самки нематод шаровидной, грушевидной, лимонovidной, почковидной или мешковидной формы   | 28 |
| 1* | Самки нематод червеобразные  | 2  |
| 2  | Пищевод без среднего бульбуса, но с базальным вздутием   | 24 |
| 2* | Пищевод с отчетливым средним бульбусом   | 3  |
| 3  | Средний бульбус несколько угловатый и большой, почти во всю ширину тела; проток дорзальной пищеводной железы впадает в средний бульбус                 | 22 |
| 3* | Средний бульбус круглый или овальный; проток дорзальной пищеводной железы впадает в просвет пищевода сразу же позади стилета                           | 4  |
| 4  | Прокорпус и метакорпус вздуты и сливаются в один средний бульбус, вытянутый вперед; стилет длинный   | 18 |
| 4* | Средний бульбус круглый или слегка овальный, вперед не вытянут. Стилет может быть развит слабо и сильно, но он не бывает очень длинным                 | 5  |
| 5  | Базальная часть пищевода, образующая бульбус, четко отделена от кишки  | 13 |
| 5* | Базальная часть пищевода в виде лопасти и закрывает начало кишки   | 6  |
| 6  | Стилет длиннее двойной ширины головы и области губ <sup>1</sup> , два яичника  | 10 |
| 6* | Стилет значительно превосходит двукратную ширину головы в области губ; яичников один или два   | 7  |
| 7  | Имеется один яичник; вульва расположена в задней трети тела <i>Pratylenchus</i>  |    |
| 7* | Имеется два яичника; вульва лежит несколько ниже середины тела   | 8  |
| 8  | Пищеводные железы не выдаются далеко назад <i>Pratylenchoides</i>  |    |
| 8* | Пищеводные железы выдаются далеко назад, закрывая кишку  | 9  |
| 9  | Пищеводные железы закрывают кишку со спинной стороны; голова отделена; кончик хвоста закруглен; длина тела менее 0,8 мм <i>Radopholus</i>              |    |
| 9* | Пищеводные железы закрывают кишку с брюшной стороны; голова не отделена; хвост с шипиком на конце (мукро); длина тела более 1 мм <i>Hirschmaniella</i> |    |

<sup>1</sup> Это не губы, а головная капсула, по Парамонову, или «шапочка», по Кирьяновой. — *Прим. перев.*

- 10 Тело мертвых (зафиксированных) нематод закручено в спираль; фазмиды поровидные, мелкие . . . . . 12
- 10\* Тело мертвых (зафиксированных) нематод прямое; фазмиды большие, щитковидные (*Scutella*) . . . . . 11
- 11 Обе фазмиды расположены позади вульвы; вздутия стилета округлые . . . . . *Scutellonema*
- 11\* Одна фазмида лежит перед вульвой; а другая — позади нее; вздутия стилета с концами, направленными вперед . . . . . *Hoplolaimus*
- 12 Пищеводные железы простираются далеко назад, преимущественно на брюшную сторону; проток спинной пищеводной железы впадает в просвет пищевода на расстоянии  $\frac{1}{3}$  длины стилета или более от основания стилета . . . . . *Helicotylenchus*
- 12\* Пищеводные железы простираются на спинную сторону далеко назад; проток спинной пищеводной железы впадает в просвет пищевода на расстоянии  $\frac{1}{4}$  длины стилета от его основания или несколько ниже основания стилета . . . . . *Rotylenchus*
- 13 Яичник один; вульва лежит в задней половине тела . . . . . 16
- 13\* Яичника два; вульва расположена приблизительно в середине тела . . . . . 14
- 14 Расстояние от головного конца до среднего бульбуса больше, чем от среднего бульбуса до кишки; кончик хвоста часто булавовидный . . . . . *Psilenchus*
- 14\* Расстояние от головного конца до среднего бульбуса меньше, чем от среднего бульбуса до кишки . . . . . 15
- 15 Хвост самок тупой и закругленный . . . . . *Tylenchorhynchus*
- 15\* Хвост самок заострен . . . . . *Tetylenchus*
- 16 Самки стройные и подвижные; ооциты располагаются в один или два ряда; самцы с лептодерной бурсой . . . . . 17
- 16\* Самки червеобразные, но сильно вздуты; подвижные или неподвижные; многорядное расположение ооцитов (более двух рядов); самцы с пелодерной бурсой; обитают в стеблевых, листовых галлах или в галлах, образующихся на соцветиях . . . . . *Anguina (Paranguina)*
- 17 Хвост очень длинный и тонкий, оканчивающийся острием; длина хвоста равна или больше шестикратного диаметра тела на уровне ануса; губы<sup>1</sup> кольчатые; бурса очень короткая, охватывает менее  $\frac{1}{4}$  хвоста . . . . . *Tylenchus*
- 17\* Хвост меньше шестикратного диаметра тела на уровне ануса, удлинненный, конический; губы<sup>1</sup> некольчатые или неясно кольчатые; бурса длиннее, она охватывает  $\frac{1}{3}$ — $\frac{3}{4}$  хвоста . . . . . *Ditylenchus*
- 18 Кутикула тонкокольчатая, истмус узкий . . . . . *Paratylenchus*
- 18\* Кутикула грубокольчатая; истмус широкий . . . . . 19
- 19 Зрелые самки с простой кутикулой . . . . . 21
- 19\* Зрелые самки с двойной кутикулой (остается последняя личиночная шкурка) . . . . . 20
- 20 На кутикуле насчитывается более двухсот колец; базальные вздутия стилета направлены назад . . . . . *Hemicyclophora*
- 20\* На кутикуле насчитывается менее 200 колец; базальные вздутия стилета направлены вперед (в форме якоря) . . . . . *Hemicriconemoides*
- 21 Кольца кутикулы с шиповидными придатками, направленными назад . . . . . *Criconema*
- 21\* Кольца кутикулы без придатков . . . . . *Criconemoides*
- 22 Пищеводные железы включены в ткань пищевода и четко отграничены от кишки . . . . . *Paraphelenchus*
- 22\* Пищеводные железы закрывают начало кишки . . . . . 23
- 23 Стиллет без базальных вздутий; хвост самок тупоокруглый, самцы имеют бурсу с ребрами . . . . . *Aphelenchus*
- 23\* Стиллет с мелкими базальными вздутиями; хвост самок заострен; самцы без бурс; хвост более или менее загнут на брюшную сторону . . . . . *Aphelenchoides*
- 24 Копье короткое, косо срезанное вперед в виде гусиного пера, без базальных вздутий . . . . . *Dorylaimus*

<sup>1</sup> Имеется в виду головная «шапочка» (по Кирьяновой) или головная капсула (по Парамонову). — Прим. ред.

- 24\* Копье очень длинное, тонкое и острое . . . . . 25
- 25 Копье изогнуто, в задней половине разделяется, базальная часть утолще-  
на . . . . . *Trichodorus* 26
- 25\* Копье прямое, сильно удлинненное . . . . . 26
- 26 Базальная часть продолжения копыя расширена в виде крыла; ведущее  
кольцо копыя короткое и лежит перед продолжением копыя . . . *Xiphinema*
- 26\* Продолжение копыя без базального расширения; ведущее кольцо копыя  
расположено на расстоянии двойной ширины тела в области губ от голов-  
ного конца . . . . . 27
- 27 Отверстия амфид очень мелкие, щелевидные, неясные; амфиды в виде  
большого кармана . . . . . *Longidorus*
- 27\* Отверстия амфид крупные, отчетливые; амфиды воронко- и стремявидные  
. . . . . *Paralongidorus*
- 28 Самки шаровидные, грушевидные или лимоновидные, превращающиеся в  
коричневые цисты, сидящие на корнях . . . . . *Heterodera*
- 28\* Самки почко- или мешковидные, бесцветные; эндопаразиты внутри корне-  
вых галлов или эктопаразиты корней . . . . . 29
- 29 Самки преимущественно эндопаразиты, вызывающие образование корне-  
вых галлов . . . . . 31
- 29\* Только передняя часть тела самок погружена в кору корня (сидячие эк-  
топаразиты, не вызывающие образования галлов) . . . . . 30
- 30 Половозрелые самки почковидные; два яичника; экскреторная пора лежит  
сзади среднего бульбуса на расстоянии полуторакратной длины бульбуса  
. . . . . *Rotylenchulus*
- 30\* Задняя половина половозрелых самок вздута в виде мешка; один яичник;  
экскреторная пора расположена в середине тела или позади от середины тела .  
. . . . . *Tylenchulus*
- 31 Самки сильно вздуты, за исключением головы; два яичника . . . . . *Meloidogyne*
- 31\* Самки вздуты в виде мешка только в передней части тела; один яичник . .  
. . . . . *Nacobbus*

## ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ БИОЛОГИИ ФИТОПАРАЗИТИЧЕСКИХ НЕМАТОД

### СООТНОШЕНИЕ ПОЛОВ И ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПОЛА

У большинства фитопаразитических видов нематод самки и самцы имеются в соотношении 1 : 1. Однако у некоторых видов соотношение полов значительно отклоняется от этой нормы. Так, например, *Aphelenchus avenae* образует примерно одного самца на 10 тыс. самок.

Совершенно очевидно, что в этом случае для сохранения вида самцы не нужны и размножение происходит иным, весьма вероятно, партеногенетическим путем. Известны и другие виды, размножающиеся партеногенетически, например *Heterodera trifolii*, *Tylenchulus semipenetrans*, *Hemicyclophora arenaria* и *H. typica* [539, 540, 812, 1009].

Отсутствие самцов вызывает предположение, что развитие происходит партеногенетически, т. е. развитие яиц без оплодотворения их сперматозоидами, тогда как в действительности у самок имеются особые органы для образования спермиев (спермогонии), или же и яйца, и сперматозоиды образуются в одной и той же гонаде (сингонический гермафродитизм). Если сперматозоиды образуются в спермогонии, то этот способ размножения называется дигониче-

ским гермафродитизмом. Наличие последнего доказано для *Helicotylenchus nanus* и *Pratylenchus crenatus* [1129 и др.].

Для размножения многих видов нематод наличие самцов необходимо, например, для размножения *Heterodera rostochiensis*, *Ditylenchus dipsaci* и *Aphelenchoides ritzemabosi*. Рядом исследований установлено, что при более сильном заражении наблюдается относительно большее количество самцов. Такие данные получили Элленби [311] для *Heterodera rostochiensis*, Линдхардт [853] для *H. avenae* и Триантафиллу [1582] для *Meloidogyne incognita*. При этом происходит не сдвиг в соотношении полов в популяции из-за преждевременной гибели самок, как, например, у *H. rostochiensis* на устойчивых сортах картофеля, а действительное увеличение количества самцов.

Это явление можно объяснить различным образом. Не исключено, что при сильном угнетении популяции в результате взаимодействия особей наступает эндогенный сдвиг в соотношении полов. С другой стороны, ряд наблюдений указывает на возможность экзогенного определения пола. В пользу этого предположения говорят данные Берда [64], Кемпфе и Керстана [717], которые на растениях, испытывавших недостаток азота, находили большее количество самцов *Meloidogyne javanica* и *Heterodera schachtii*. О том же свидетельствуют результаты исследований, которые проводила Тайлер [1601]. Она находила в старых, сильно пораженных корнях значительно большие количества самцов *Meloidogyne*, чем в корнях, только что пораженных этой нематодой (56,5% : 16,4%). До сих пор остается невыясненным вопрос, играет ли здесь роль недостаток определенных элементов питания, необходимых для паразита, или решающим моментом для изменения соотношения полов служит более глубоко идущий процесс обмена веществ. Триантафиллу [1582] установила, что у личинок *Meloidogyne incognita* в конце второго возраста пол может измениться под влиянием изменения окружающих условий. Из женских личинок могут получиться взрослые самцы с двумя семенниками. Кроме того, наблюдалось образование интерсексов, у которых наряду с зачатками женских органов (вульва, влагалище, матка) развивались и мужские органы размножения. Однако такое изменение пола под влиянием окружающих условий не является правилом. Обычно пол определяется половыми хромосомами.

## ОБРАЗОВАНИЕ ЯИЦ, ОПЛОДОТВОРЕНИЕ И ЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ

Исходная зародышевая клетка, расположенная на верхушке яичника, в результате митотического деления образует оогонии. Из оогоний развиваются яйцеклетки (ооциты), которые увеличиваются по мере движения вниз по яичнику. Яйцеклетки попадают в сперматеку, где происходит оплодотворение. В результате редукционного деления (мейоза) готовые к оплодотворению яйцеклетки

(ооциты) получают гаплоидный набор хромосом ко времени проникновения сперматозоида, лишённого хвоста. Происходящие при этом и в дальнейшем в яйцеклетке процессы те же, что у всех других организмов. Образование зародышевой оболочки на одном конце яйцеклетки непосредственно после проникновения сперматозоида препятствует проникновению в нее остальных спермиев.

Число хромосом в оплодотворенной яйцеклетке различно. По данным Мальви [1011, 1012], у *Heterodera schachtii* и *H. avenae* имеется диплоидный набор из 18 хромосом, тогда как у *H. trifolii* число хромосом 27; последний вид рассматривается как триплоидный, размножение которого происходит партеногенетически. Отмечено, что в результате оплодотворения яйцеклеток *H. trifolii* сперматозоидом *H. schachtii* могут получиться сильно увеличенные яйца и личинки («гигантские яйца», «гигантские личинки»), что Мальви объясняет возможностью возникновения тетраплоидии.

После оплодотворения внутри матки происходит развитие яйцеклетки в яйцо. При этом полностью завершается образование оболочки яйца. Она состоит из трех мембран: внутренней липоидной (желточной мембраны), средней хитиноидной и наружной протейновой.

Внутренняя и средняя мембраны образуются яйцом, наружная выделяется маткой. У некоторых групп нематод, в том числе у *Tylenchida*, наружная мембрана часто отсутствует.

Самки большинства видов нематод откладывают яйца в окружающую среду, где обычно происходит эмбриональное развитие. Однако существуют исключения из этого правила. Так, у видов *Meloidogyne* самка откладывает яйца в яйцевой мешок, расположенный позади вульвы, в конце ее тела. У различных видов *Heterodera* часть яиц откладывается также в яйцевой мешок, содержащий фенол и окрашивающийся под влиянием полифенолоксидазы в коричневый цвет. Однако и у этих видов *Heterodera* большинство яиц остается в теле самки, превратившемся в цисту. У других видов *Heterodera*, например *H. rostochiensis* и *H. avenae*, все яйца остаются внутри отмершей самки, где и происходит эмбриональное развитие.

Сначала яйца наполнены зернистым веществом, содержащим все необходимое для развития личинок. После начала деления (стадия двух клеток, четырех клеток и т. д.) следуют стадии бластулы и гастрюлы с дифференциацией ткани на эктодерму, мезодерму и энтодерму до тех пор, пока не закончится образование вполне развившейся личинки, которая, свернувшись в несколько раз, неподвижно лежит в оболочке яйца (рис. 20). У отдельных видов нематод возможны некоторые отклонения от нормы, например, в расположении клеток после первых этапов деления. Так Юкселю [1706] не удалось наблюдать стадии гастрюлы у *Ditylenchus dipsaci*.



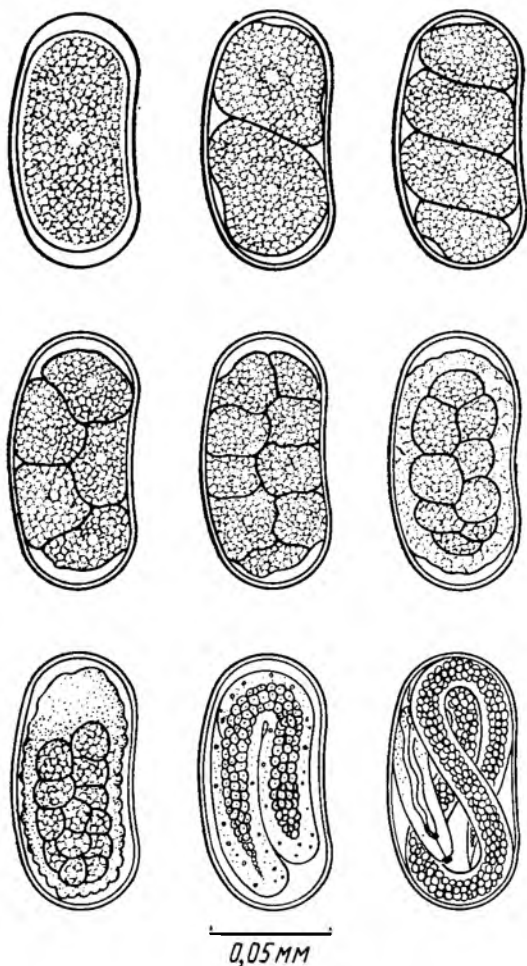


Рис. 20. Эмбриональное развитие *Meloidogyne* sp. [1606].

Число яиц, образуемых одной самкой, и время, требуемое для эмбрионального развития нематод, различны для разных видов и, кроме того, сильно зависят от окружающих условий. Самки родов *Heterodera* и *Meloidogyne* образуют, как правило, по несколько сот яиц, самки *Anguina tritici* — даже по несколько тысяч, тогда как листовые угрицы откладывают несравненно меньшее число яиц. Однако значительно более короткий период развития последних обеспечивает им сохранение вида. Эмбриональное развитие большинства фитопаразитических видов нематод продолжается всего несколько дней.

## ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ

Молодая личинка по окончании эмбрионального развития покидает оболочку яйца почти совершенно развившейся, за исключением половых органов и меньших размеров тела. У некоторых видов это происходит только при таких условиях внешней среды, которые отвечают ее требованиям. Механизм выхода личинок из яйца недостаточно подробно изучен. У различных видов *Heterodera* выход личинок стимулируется корневыми выделениями определенных растений, у других видов — температурой, влажностью, кислородом. У многих видов оболочка яйца лопается под влиянием частых ритмических ударов ротового копыя.

Явление живорождения, называемое «*Endotokia matricida*», наблюдается иногда у *Rhabditida*, реже у *Tylenchida*. Заключается оно в том, что яйца из матки не откладываются наружу, а остаются в ней и эмбриональное развитие происходит внутри тела матери. Вылупившиеся личинки остаются в ее теле, двигаясь в нем и частично питаясь его тканями.

У ряда видов личинка проходит первую личиночную стадию и первую линьку внутри яйца. Оболочку яйца покидает личинка, достигшая второго возраста. Второй личиночный возраст у многих фитопатогенных видов нематод, например у представителей родов *Heterodera* и *Meloidogyne*, является единственной стадией, способной поражать растения (инвазионная стадия).

Обычно личинки проходят четыре стадии развития, отделяемые одна от другой линьками. По мере развития личинки размеры ее увеличиваются и постепенно развиваются половые органы. При этом форма тела, главным образом головной и хвостовой концы, многократно изменяется. У некоторых видов, например у *Heterodera* и *Meloidogyne*, личинки после начала паразитирования утолщаются и принимают бутылкообразную или грушевидную форму.

Незадолго до линьки личинки становятся вялыми и прекращают питание. При линьке кутикула, покрывающая тело, включая полости, выстланные наружной кутикулой (полость рта, передняя часть ротового шипа, вагина, ректум), сбрасывается, так как одновременно образуется новая кутикула. Ротовой шип также образуется заново, причем размеры его обычно увеличиваются. У нематод отряда *Dogyalaimida* ротовое копые часто образуется заранее в стенке пищевода. Возможно также, что некоторые личиночные стадии определенных видов нематод совершенно лишены ротового шипа. Так, у *Meloidogyne arenaria* ротовой шип имеется только у личинок второго возраста и взрослых нематод [1585].

После образования новой кутикулы и шипа старая кутикула обычно сбрасывается. У утолщенных личинок родов *Heterodera*, *Meloidogyne* и др. эти оболочки могут не сбрасываться, вследствие чего в известном периоде развития (третий и четвертый личиночный возраст) может быть затруднен прием пищи [63].

У большинства видов нематод линька, вероятно, связана с питанием и ростом животного. Однако сомнительно, чтобы механизм линьки приводился в действие только эндогенным стимулированием. Очевидно, у некоторых видов нематод линька может быть вызвана раздражением, исходящим от растения-хозяина. Родс и Линфорд [1219, 1221] установили, что корневые выделения молодых растений стимулируют линьку преимагинальных личинок *Paratylenchus projectus*, что не наблюдается в присутствии старых растений.

Продолжительность различных личиночных стадий колеблется в зависимости от вида нематоды и окружающих условий от 2 до 12 суток.

Еще на первых постэмбриональных стадиях развития у некоторых видов нематод можно определить будущий пол животного: у *Meloidogyne* в конце второго возраста, у *Heterodera* и *Ditylenchus* на третьей личиночной стадии.

У личинок последнего возраста половые органы уже вполне развиты. После завершающей четвертой линьки личинки превращаются во взрослых червей. Однако им требуется еще несколько дней для достижения половой зрелости и способности к копуляции.

#### **ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЦИКЛА РАЗВИТИЯ И ВЛИЯЮЩИЕ НА НЕГО ФАКТОРЫ**

Продолжительность цикла развития фитопаразитических нематод в значительной степени зависит от окружающих условий. Из числа факторов, влияющих на развитие, наибольшее значение имеют температура, а также вид, возраст и состояние растений.

Температура сильнее всех остальных факторов окружающей среды влияет на развитие нематод, особенно нижнее и верхнее пороговые ее значения, а также температурный оптимум. Эти значения неодинаковы не только для разных видов нематод, но также для различных стадий развития одного и того же вида. Например, развитие *Heterodera rostochiensis* в корнях при температуре 29—32°C тормозится, тогда как вылупливание личинок может происходить при 36—37°C [336, 340, 921]. Оптимальная температура для вылупливания личинок 15—16°, для развития внедрившихся нематод — 18—24°, а для размножения — 15—20°C [133, 336, 340, 713, 714]. Чем дальше температурные условия от оптимальных, тем медленнее идет развитие нематод, а при пороговых температурах останавливается полностью. В опытах Тайлер [1602] развитие галловой нематоды (*Meloidogyne* sp.) при 27°C длилось 25 дней, а при 16,5° — 87 дней. Зависимость цикла развития от температуры подтверждается исследованиями Землянкой [1707], которая в Средней Азии ежегодно проводила наблюдения над пятью поколениями галловой нематоды (табл. 6). Чем больше потребность нематод в тепле, тем сильнее они реагируют замедлением развития на снижение температуры ниже оптимальной.

Продолжительность периода развития различных поколений галловой нематоды в зависимости от температуры почвы [1707]

Поколение	Средняя температура почвы на глубине 15 см, °С	Продолжительность периода развития в днях	Сроки появления самок с яйцевыми мешками
1	16,9	43—48	Третья декада мая
2	21,5	35	Третья декада июня — первая декада июля
3	24,0	21	Третья декада июля — первая декада августа
4	22,5	23	Третья декада августа
5	16,4	47	Вторая декада октября

Нижний предел температуры, достаточной для развития нематод, заметно варьирует в зависимости от вида, так для *Ditylenchus dipsaci* он равен примерно 3—5°C, для *Aphelenchoides ritzemabosi* — 8°, для *Heterodera rostochiensis* — 11°, а для *Trichodorus* sp. превышает 20°C [133, 266, 833, 1251].

Верхний предел температуры, согласно проведенным до сих пор наблюдениям, колеблется не так сильно. Для развития большинства фитопаразитических нематод верхний порог температуры лежит между 30 и 38°C. Температура выше 40°C при достаточно продолжительном воздействии вызывает их гибель [1638].

Наряду с температурой вид растения-хозяина оказывает немалое влияние на продолжительность цикла развития нематод. По данным Пикока [1120, 1121] галловой нематоды на весь цикл от внедрения до половой зрелости в корнях томата необходимо 22 дня, в корнях табака — 24 дня, в корнях кукурузы — 28 дней, а в корнях кроталарии — 33 дня. При этом количество достигших половой зрелости особей в корнях томата было небольшим (90%), а с удлинением цикла развития оно убывало.

Еще большие различия наблюдал Кон [174] в опытах по заражению растений нематодой *Tylenchulus semipenetrans*. Эта нематода закончила развитие на сладком лайме (*Citrus limettioides* Tanaka) и померанце (*C. aurantium* L.) за 7 дней, на китайском самшитовом апельсине (*Severinia buxifolia* Tenore, поражение только при опытах *in vitro*) за 9½ недели, на руте (*Ruta bracteosa* DC.) за 10 недель и на трифолиате (*Poncirus trifoliata*) за 14 недель.

О влиянии возраста растения-хозяина имеются результаты исследований [1231], согласно которым развитие *Meloidogyne incognita acrita* при постоянной температуре 22°C происходит в 65—75-дневных растениях быстрее, чем при заражении 55-дневных, а в последних — быстрее, чем в 35-дневных растениях.

Состояние растения-хозяина также влияет на скорость развития нематод. Согласно наблюдениям Отейфа [1084], когда растение испытывает недостаток калия, самки *Meloidogyne incognita*

откладывают яйца через 40 дней, при оптимальном содержании калия через 24 дня, а при избытке его — через 16 дней после наступления половой зрелости. Маркс и Сайр [937] установили, что по мере повышения содержания калия в растениях увеличивается количество самок *M. incognita*, достигающих половой зрелости. Берд [64] наблюдал более быстрое развитие самок *M. javanica* при недостаточности азота, которую испытывали растения томата. Одновременно увеличивалось относительное количество самцов. Росс [1256] отметил, что популяция *Heterodera glycines* на растениях сои увеличивалась по мере подкормки растений азотом.

Из этих примеров видно, что изменением характера питания растений можно воздействовать на нематод, хотя влияние будет различным в зависимости от вида нематод и растений.

## ОБЩИЕ СВЕДЕНИЯ ОБ ЭКОЛОГИИ ФИТОПАРАЗИТИЧЕСКИХ НЕМАТОД

Под термином «экология» понимают науку о взаимоотношениях организмов с окружающей их средой. Для фитопаразитических нематод наиболее важными экологическими факторами, к которым им приходится приспосабливаться в природных условиях, являются: климат и погода, тип почвы и ее состав, включая почвенный биоценоз, наконец растения, служащие нематодам временным или постоянным местообитанием или источником питания. Отдельные условия окружающей среды действуют на нематод не изолированно, а всегда в комплексе. Кроме того, они сами взаимосвязаны, так что возможности экологического воздействия чрезвычайно разнообразны.

### ВЛИЯНИЕ КЛИМАТИЧЕСКИХ И ПОГОДНЫХ УСЛОВИЙ

Из климатических факторов особое значение для развития нематод имеют температура и влажность. Воздействие этих факторов происходит преимущественно косвенным путем через почву или через растение.

В то время как климат играет особую роль для географического распространения многих видов нематод, погодные условия оказывают огромное влияние на появление фитопаразитических нематод и степень причиняемого ими вреда. Многочисленные виды фитопаразитических нематод вследствие их требовательности к высокой температуре встречаются исключительно в тропических и субтропических областях, как, например, *Tylenchulus semipenetrans*, *Rotylenchulus reniformis*, *Radopholus similis*, *Rhadinaphelenchus cocophilus*, а также многие виды *Meloidogyne*. Из числа последних некоторые виды встречаются и в зоне умеренного климата, но преимущественно вредят тепличным культурам. Другие виды, например стеблевая нематода (*D. dipsaci*), *Aphelenchoides fragariae*, *A. ritzenbosi*, *Pratylenchus crenatus* и *P. penetrans*, встречаются в обла-

тях с умеренным климатом, так же как картофельная и овсяная цистообразующие нематоды (*H. rostochiensis*, *H. avenae*).

Погодные условия могут стимулировать или тормозить появление нематод, что наблюдалось в отношении видов *Heterodera avenae*, *Ditylenchus dipsaci* и *Pratylenchus* spp. [222, 406, 1039]. Благоприятные для нематод условия влажности проявляются и в отношении других видов нематод, например *Aphelenchoides ritzemabosi* и *A. fragariae*. Частые летние дожди способствуют распространению листовой нематоды на хризантемах. Достаточная степень влажности нужна не только для передвижения нематод в почве или по поверхности растений, но она необходима и для их существования. В высохшей почве деятельность нематод замирает: они либо гибнут, либо впадают в состояние покоя (анабиоз), оживая при восстановлении достаточной степени влажности. В условиях умеренного климата нельзя рассчитывать на гибель популяции нематод вследствие обычного высыхания почвы в жаркое время года, хотя у отдельных видов наблюдается некоторое уменьшение численности популяции. О том, насколько сильно влияет влажность почвы на численность популяции нематод, можно судить по результатам опытов Сесхадри [1373] с *Criconemoides xenoplax*. При влажности почвы 7,8% число нематод на сосуд составляло  $960 \pm 368$ , при влажности 11,6% число их возросло до  $6150 \pm 1337$ , а при 15,5% — до  $18\,090 \pm 2101$  особей на сосуд. Если нематоды успели проникнуть в растение, то недостаток влаги влияет на эндопаразитов косвенным образом через растение. Часто растения сильнее страдают от засухи из-за поражения нематодами, которое существенно нарушает потребление растениями воды и питательных веществ.

Из климатических факторов, имеющих значение для развития нематод, лучше всего изучены температура и ее влияние. Результаты проведенных исследований иллюстрируются несколькими примерами и обобщениями. Влияние температуры на цикл развития нематоды было рассмотрено в предыдущем разделе (см. стр. 63).

В таблице 7 указана продолжительность развития некоторых паразитических нематод при различных температурах.

Для каждого вида нематод существует определенная оптимальная температура как для каждой стадии развития, так и для их совокупности. Так, у *Heterodera schachtii* оптимальная температура для подвижности 15°C, для вылупливания личинок 25°, для размножения 27,5°C [1553, 1624, 1627, 1628].

Близкородственные виды могут иметь значительные расхождения в требованиях температурных условий. Кемпфе [713] указывает наиболее благоприятную температуру для внедрения и размножения *H. rostochiensis* 15—20°C, а для *H. schachtii* — 25—30°.

У видов *Meloidogyne* также обнаруживаются сильные расхождения в отношении температуры. Для развития большинства видов требуется сравнительно высокая температура, а *M. hapla* и *M. naasi* способны развиваться и в более прохладных условиях. Таким об-

## Влияние температуры на продолжительность цикла развития некоторых фитопаразитических нематод

Вид нематоды	Температура, °С	Продолжительность цикла развития в днях	Литература
<i>Heterodera schachtii</i>	17,8	57	Ладыгина [830, 833]
	20	44	
	23	33	
	26	27	
	27	25	
	29	23	
<i>Heterodera trifolii</i>	15	45	Мальви [1011]
	20	31	
<i>Trichodorus</i> sp.	22	21—22	Род и Дженкинс [1251]
	30	16—17	
<i>Ditylenchus dipsaci</i> ( <i>D. allii</i> )	6—11	50—51	Ладыгина [829]
	12—16	30 (26—36)	
	16,5—18	22 (20—23)	
	20—24	18 (17—19)	
	27—28	15—23	
<i>Ditylenchus destructor</i>	30	18	Ладыгина [829]
	6—11	68	
	12—16	42 (35—53)	
	16,5—18	32 (31—32)	
	20—24	24 (20—26)	
<i>Aphelenchoides ritzemabosi</i>	27—28	18 (16—19)	Уоллес [1633] Френч и Барраклоу [370]
	30	21 (18—24)	
	14	10—13	
	13—18	13—14	
	17—23	11—12	

разом, эти виды могут проникнуть в климатические области, недоступные другим, более теплолюбивым видам.

Однако температура, оптимальная для того или иного вида нематод, подвержена влияниям других экологических факторов, например влиянию вида растения-хозяина. Так, Крусберг [790] установил, что для размножения *Tylenchorhynchus claytoni* на пшенице оптимальная температура 21—27°C, на табаке же 29—35°C. Для отдельных жизненных процессов, т. е. этапов развития, переменные температуры оказываются более благоприятными, чем температура на одном и том же уровне. В опытах Бишопа [72] при температуре 25°C на 13-й день вылупилась из цист *H. rostochiensis* 45% личинок. Если же 2 раза в неделю температуру снижали до 15°C на 5 часов, относительное количество вылупившихся личинок повысилось до 63%, а при пятикратном снижении температуры в течение недели оно повысилось до 82%.

Для развития и поведения нематод значение имеют нижние и верхние пределы температуры, при которых прекращается деятельность, развитие и размножение нематод. Для *H. rostochiensis*

нижний порог температуры для деятельности колеблется в пределах 5—10°C, а для развития он равен 11°; верхний порог температуры для развития равен примерно 30°C [133, 711, 713].

Из всех стадий развития наиболее устойчивы к неблагоприятным погодным условиям яйца. У некоторых видов наиболее выносливы личинки определенного возраста, обычно второго или четвертого. Значительное влияние на способность нематод противостоять неблагоприятным низким или высоким температурам оказывает состояние их активности или покоя. Из-за более медленного высыхания нематоды в состоянии покоя значительно более устойчивы, чем активные особи. В опытах Бошера и Мак-Кина [82] *Ditylenchus dipsaci* выдержала в высохшем состоянии воздействие низкой температуры (—80°C) в течение 20 мин., в то время как активные животные (во влажном состоянии) в результате такой обработки погибали.

В сухой почве яйца и личинки в цистах значительно устойчивее к воздействию высокой температуры, чем в сырой почве, что много раз было доказано для *H. rostochiensis* [316, 1464].

Нематоды одного и того же вида, но различного происхождения могут вести себя различно по отношению к высоким и низким температурам, как это доказали Даултон и Нусбаум [203] на популяциях *M. javanica* из Джорджии и Северной Каролины (США) и из Южной Родезии (Африка). Агрессивная раса (тип В) *H. rostochiensis* отличалась от нормальной расы (тип А) значительно большей чувствительностью к высоким температурам (Штельтер, устное сообщение).

Видимая часть спектра излучения действует непосредственно на фитопаразитических нематод лишь в ограниченной степени. Как правило, нематоды обитают в слабо освещенных или темных местах. Отсутствие воспринимающих свет органов указывает на слабую способность реагировать на него. Опыты Кемпфе [714] подтвердили отсутствие спонтанной реакции на внезапное яркое освещение.

Но возможно значительное косвенное воздействие света через его влияние на обмен веществ у растения-хозяина. Так, у *Meloidogyne incognita* под влиянием удлинения фотопериода повышается продукция яиц. Элленби [312] также отмечал, что в условиях длинного дня на картофеле образуется больше цист *Heterodera rostochiensis*, чем в условиях короткого дня. При коротком дне у *H. schachtii*, наоборот, увеличивается относительное количество самцов [717]. Таким образом, недостаток освещения может влиять на соотношение полов у нематод так же, как и недостаток питательных веществ.

Весьма вероятно, что длинноволновая часть видимого спектра, стимулирующая процессы обмена веществ у растений, благоприятствует также развитию нематод. Об этом говорят работы бельгийских нематологов, исследовавших влияние различных частей спектра на развитие нематод и на картину поражения ими растений.



В проведенных ими опытах красный свет благоприятствовал образованию мелких корневых галлов при поражении растений видами *Meloidogyne*, а также появлению некротических пятен на листьях папоротника *Asplenium nidus-avis* L. в результате поражения нематодой *Aphelenchoides fragariae*. Испытание белого, синего и зеленого света показало, что зеленый и синий свет оказывают наиболее слабое действие [393, 919].

Некоторое значение имеет ультрафиолетовое облучение. Было доказано, что ультрафиолетовые лучи отрицательно влияют на нематод, подвергающихся их воздействию [530]. Очевидно, они еще и косвенно влияют, поскольку повышают сопротивляемость растений нематодам. К этому заключению приходят советские исследователи. Согласно их наблюдениям, при одинаковых температурных условиях у тепличных растений образование корневых галлов происходит более интенсивно, чем у растений в открытом грунте; это они приписывают влиянию добавочного ультрафиолетового облучения последних. Мюге и Талиевой [980] таким способом удалось значительно сократить развитие корневых галлов. Мюге [978] наблюдал более сильную активность протеолитических ферментов (на 30—40%) у галловых нематод на растениях, выращенных под стеклом, непроницаемым для ультрафиолетовых лучей, чем на растениях, развившихся под пластмассовой пленкой, пропускающей ультрафиолетовые лучи. Протеолитические ферменты находятся во взаимной связи с развитием галлов (см. стр. 18). С другой стороны, в корнях облученных растений процессы окисления усиливаются. Мюге предполагает, что, возможно, часть вырабатываемых нематодами ферментов инактивируется путем окисления сульфгидрильной группы. Интересно также, что в облученных растениях самки и личинки были меньших размеров, чем в необлученных [978].

## **ВЛИЯНИЕ ФИЗИЧЕСКИХ И ХИМИЧЕСКИХ ПОЧВЕННЫХ ФАКТОРОВ**

Передвижение нематод в почве происходит иначе, чем дождевых червей. Последние прокладывают сами себе дорогу сквозь толщу почвы, нематоды же вынуждены пользоваться существующими в почве пустотами (порами) и имеющейся в них водяной пленкой. Крупные нематоды используют для передвижения более крупные поры. Размер пор зависит от фракций механического состава почвы и степени агрегации почвы. Зависимость между размерами пор или размером почвенных частиц и передвижением нематод исследовал Уоллес [1627—1632, 1638]. В качестве оптимума для передвижения личинок свекловичной нематоды (*H. schachtii*) Уоллес [1627, 1628] указывает размеры почвенных частиц от 150 до 250 мк, а для стеблевой нематоды (*D. dipsaci*) — от 250 до 500 мк. Длина тела *D. dipsaci* диаметром 1 мм примерно в 2 раза больше длины личинки *H. schachtii*. Зависимость изгибов тела

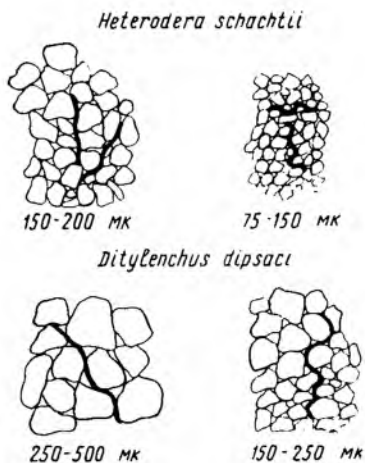


Рис. 21. Влияние размера почвенных частиц на изгибы нематод при движении [1627—1629].

при движении от размеров пор или частиц почвы видна на рисунке 21.

Для появления и активности нематод, помимо характера почвы, имеет значение содержание в ней влаги и ее аэрация. В общем песчаные почвы характеризуются более крупными порами и лучшей аэрацией. Они благоприятствуют появлению многих видов нематод. Хорошо известно, что картофельная цистообразующая нематода (*H. rostochiensis*) шире распространена в областях с песчаными почвами, чему способствует слишком частое включение картофеля в севооборот. Кроме того, нематоды лучше размножаются в песчаных почвах, чем в тяжелых. Это доказал еще Рейнмут [1197], добавив 28,6% песка к тяжелой почве и вызвав увеличение

числа образовавшихся цист на 80%.

Овсяная цистообразующая нематода (*Heterodera avenae*) обитает преимущественно в легких почвах. Исследования Фидлера и Бевена [344] показали, что почвы с порозностью свыше 24%, часто засеваемые зерновыми, благоприятны для образования плотной популяции *H. avenae*, а почвы с порозностью меньше 14% для этого неблагоприятны. *Meloidogyne hapla*, многие корневые мигрирующие нематоды (*Pratylenchus penetrans*, *P. crenatus*, *P. convallariae*, *P. zaei*, *P. vulnus*, *P. brachyurus*), а также различные представители родов *Tylenchorhynchus*, *Rotylenchus*, *Helicotylenchus*, *Cricone-moides*, *Xiphinema*, *Longidorus* и *Trichodorus* также встречаются преимущественно в песчаных почвах.

Однако существуют виды нематод, предпочитающие тяжелые почвы, например *Pratylenchus neglectus*, *P. thornei* и *P. pratensis*, а также виды *Trophurus* и *Macrotrophurus* [913, 1656—1659]. Расы одного и того же вида могут различаться в этом отношении. Например, большинство рас стеблевой нематоды (*Ditylenchus dipsaci*) предпочитает плодородные почвы, а ржаная и картофельная расы встречаются главным образом на легких почвах.

Следует иметь в виду, что разделение почв на легкие и тяжелые приблизительное. Две легкие почвы неодинаково благоприятны для развития определенных видов нематод.

Помимо типа почвы, ее влажности и температуры, большое значение имеют содержание в ней органического вещества, аэрация, величина рН и характер ее использования (обработка, возделываемая культура). Часто отдельные факторы оказывают друг на друга влияние, например высокое содержание органического ве-

шествия в почве ведет к увеличению ее порозности, а также к улучшению аэрации. Возможно, что именно с этим связано появление *Paralongidorus maximus* в песчаных или супесчаных почвах с высоким содержанием гумуса. Обработка почвы и возделывание растений также способствуют аэрации почвы и тем самым активности и жизнеспособности нематод.

О влиянии рН на появление и динамику популяций фитопаразитических нематод имеется слишком мало точных исследований и опытов, так что невозможно сделать каких-либо выводов.

Большинство наблюдений позволяет установить ограниченное или полное отсутствие влияния реакции почвы на поведение нематод, за исключением крайних значений рН [399, 925, 1133]. Однако имеются и противоположные взгляды. Согласно результатам исследований Даггана [293], существует взаимосвязь между значением рН и степенью зараженности почвы нематодой *Heterodera avenae*. При значении рН выше 6 возрастает степень зараженности почвы. Симон (1955) сообщает из Бельгии, что зараженность почв *H. schachtii* усиливается по мере повышения значения рН. Вероятно, здесь существует не прямая зависимость развития нематод от реакции почвы, а косвенная. Поскольку свекла на щелочных почвах развивается лучше, то и нематоды имеют лучшие условия для развития.

Существуют также наблюдения, согласно которым кислая реакция почвы благоприятствует заражению нематодами. К такому заключению пришел как Кемпер [727] в ФРГ, так и мы в ГДР. У ячменя и других кальцефильных растений часто при возделывании на кислых почвах корни более сильно заражены *Pratylenchus*, чем на почвах с нейтральной или щелочной реакцией. Несомненно, и в этом случае влияние реакции почвы на развитие нематод не прямое, а косвенное через влияние на растения. Кислая реакция почвы подавляет развитие кальцефильных растений, вследствие чего повышается их восприимчивость к поражению нематодами.

## **ВЛИЯНИЕ ПОЧВЕННОЙ МИКРОФЛОРЫ И МИКРОФАУНЫ**

Соотношение между фитопаразитическими нематодами и остальными населяющими почву организмами весьма разнообразно. Многие группы растительных и животных организмов питаются нематодами. Возможно, что определенные продукты обмена и распада веществ у микроорганизмов оказывают на нематод тормозящее или стимулирующее влияние. Так, бактерия *Clostridium butyricum*, встречающаяся на рисовых полях, вырабатывает вещества, токсичные для нематоды *Tylenchorhynchus martini* [676]. Предполагают, что микрофлора, особенно сильно развитая вблизи корней растений, влияет на поведение нематод. Однако, этот вопрос пока еще мало исследован. Значительно больше сведений имеется относительно врагов нематод из числа почвенных микроорганизмов, хотя и здесь существует много еще неразрешенных проблем.

## Вирусы и бактерии — возбудители болезней у нематод

Левенберг, Салливен и Шустер [865] сообщают об одной болезни, поражающей личинки *Meloidogyne incognita*, возбудителем которой является, вероятно, вирус. Вначале у нематод наблюдаются явления паралича, а затем они погибают. Болезнь передается от зараженных нематод здоровым. Заболевшие личинки не в состоянии проникнуть в корни растений.

Нередко нематоды бывают поражены бактериями. Штурхан [1491—1493] сообщает о гибели *Paralongidorus maximus*, вызванной сильным поражением кутикулы бактериями.

## Грибы — враги нематод

Из всех паразитов и врагов нематод, имеющих в почве, грибы имеют наибольшее значение. Широко распространены грибы, уничтожающие нематод. Они встречаются почти во всех почвах, особенно в почвах с высоким содержанием органического вещества. Наиболее опасные для нематод грибы принадлежат к гифомицетам (несовершенные грибы). Однако и среди фикомицетов встречаются хищные грибы, уничтожающие наряду с круглыми червями также амев и других простейших. Здесь следует упомянуть виды, относящиеся к *Zoopagales* (*Stylopaga hadra* Dr. и *Cystopaga lateralis* Dr.), а также виды, принадлежащие к *Blastocladales* (*Catenaria anguillulae* Braun и *C. vermicola* Birchfield). У первых из названных видов мицелий клейкий, крепко удерживающий прикоснувшихся к нему нематод. Гаустории гриба прорастают внутрь нематоды, убивают ее и переваривают. Эндопаразитические виды *Catenaria* образуют в теле нематоды многочисленные спорангии, которые после разрыва кутикулы нематоды выделяют вирулентные зооспоры. Согласно результатам исследований Берчфилда [58], гриб *C. vermicola* способен заражать и уничтожать различных представителей родов *Tylenchorhynchus*, *Radopholus*, *Criconemoides*, *Belonolaimus*, *Xiphinema* и *Longidorus*.

Среди гифомицетов, уничтожающих нематод, имеются ведущие исключительно эндопаразитический или эктопаразитический образ жизни. Наиболее известные виды, относящиеся к первой группе, принадлежат к роду *Harposporium*. Из них *H. anguillulae* часто встречается в сапрозойных нематодах. Гриб образует внутри нематоды эндозойный мицелий, быстро приводящий ее к гибели. Позже на гифах, пронизывающих кутикулу, образуются стеригмы (ответвления, несущие споры), на которых сидят 1—5 серповидных конидий. Последние попадают в тело нематоды исключительно через рот [26]. Возможно, что нематоды, обладающие ротовым шипом, более устойчивы к *H. anguillulae* [26, 275] (рис. 22).

Эктопаразитические гифомицеты (*Moniliales*) также уничтожают фитопатогенных нематод, особенно их свободноживущие стадии.

Эти грибы имеют органы, специально приспособленные для улавливания нематод. Различают следующие основные типы улавливающих механизмов.

1. Одинарные или тройные клейкие петли, как у *Arthrobotrys oligospora* Frees., *A. conoides* Dr. и *Dactylaria thaumasia* Dr.

2. Клейкие узлы на ответвлениях мицелия, одноклеточные или многоклеточные клейкие ответвления мицелия, как у *Dactylaria haptotyla* Dr., *Dactylella lobata* Dr., *Monacrosporium elliposporum* (Grove) Cooke et Dick и *M. cionopaga* (Dr.) Subram (рис. 24).

3. Сжимающиеся ловчие петли без клейкого вещества, например у *Arthrobotrys dactyloides* Dr., *Dactylaria brochopaga* Dr., *Monacrosporium doedycoides* (Dr.) Cooke et Dick., *M. heterosporum* (Dr.) Subram и *M. bembicodes* (Dr.) Subram (рис. 25).

4. Несжимающиеся ловчие петли без клейкого вещества, например у *Dactylella leptospora* Dr. и *Dactylaria candida* (Nees) Sacc.

Наиболее интересны из числа ловчих органов сжимающиеся ловчие кольца. Когда нематода попадает в такое трехклеточное кольцо, клетки молниеносно разбухают и крепко удерживают ее.

Дальнейший процесс паразитирования у всех хищных грибов одинаков независимо от улавливающих механизмов. Отростки петель прорастают в тело нематоды, где сначала образуется вздутие—инфекционный бульбус, от которого отходят питающие гифы. Они образуются, как только содержимое тела нематоды превратится в усвояемые питательные вещества. Часто от нематоды остается только кутикула.

Гибель нематоды вызывается не только механическим повреждением, а также, вероятно, дополнительным воздействием токсических выделений гриба (нематотоксин). У *Arthrobotrys oligospora* удалось обнаружить такой токсин, который даже в фильтрате отличался высокой активностью [1049]. Круг хозяев хищных гифомицетов включает типичных сапрозойных нематод, облигатных фитопаразитов и нематод, поражающих человека и животных [1417]. Однако степень паразитирования часто бывает различной в зависимости от вида хозяина. В опытах Доу [275] *Arthrobotrys conoides* поражал нематод *Ditylenchus destructor* на 96,8%, *Pratylenchus penetrans* на 63,2%, а личинок *Heterodera schachtii* на 20%. Аналогичное отношение к различным видам хозяев наблюдалось у *Arthrobotrys dactyloides* и *Dactylaria haptotyla* [1207].

Кроме названных и многих неупомянутых хищных грибов, которые ловят и уничтожают в почве преимущественно свободных нематод, существуют виды, поражающие цисты нематод. В первую очередь следует назвать *Phialophora heteroderae* (Jacq.) van Beume, *Anixiopsis stercoraria* Hansen, *Margarinomyces heteromorpha* Mangenot и *Scopulariopsis* sp. Эти грибы большей частью проникают в цисты через естественные отверстия и поражают яйца, но, как правило, они не способны поражать сформировавшихся личинок, находящихся в оболочках яйца. Гибель личинок вызывается тем, что гриб использует жидкость, находящуюся в оболочке и необхо-

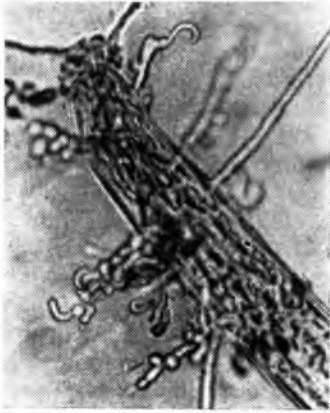


Рис. 22. Гриб *Harposporium anguillulae*, паразитирующий в нематодах. Видны стеригмы и серповидные споры (увеличено в 700 раз).

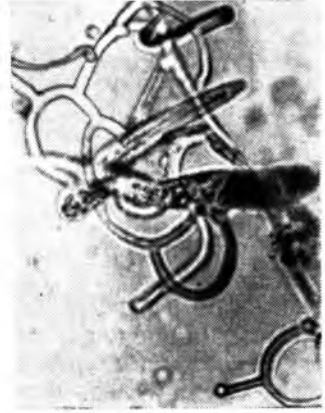


Рис. 23. Тройные улавливающие петли *Arthrobotrys oligospora* с пойманными нематодами (увеличено в 700 раз).



Рис. 24. Личинки *Heterodera schachtii*, прилипшие к клейким вздутиям *Dactylaria haptotyla* (увеличено в 150 раз).



Рис. 25. Сжимающиеся ловчие петли *Arthrobotrys dactyloides* (увеличено в 700 раз).

димую для питания личинок [824]. Интересно, хотя и не имеет практического значения, наблюдение ван дер Лаана [824] относительно того, что фитопаразитические грибы встречаются внутри цист или на них, как, например, *Phoma tuberosa* Melh. и *Colletotrichum atramentarium* (Berk et Br.) Taub. Возможность направленного использования грибов, улавливающих нематод, для борьбы с последними будет рассмотрена ниже в разделе биологической борьбы с нематодами.

## Животные — враги нематод

Врагами нематод, принадлежащими к миру животных, являются представители самых различных классов. Уже среди простейших (Protozoa), стоящих на самой низшей ступени развития, встречаются враги нематод. Торн [1559] описывает *Dubosquia penetrans* (Sporozoa, Microsporidia, Nosematidae) в качестве паразита *Pratylenchus* sp. В результате его исследований, оказалось, что в одном случае 60%, а в другом — 28% нематод были поражены этими простейшими. В дальнейшем было установлено, что *Dubosquia penetrans* является паразитом следующих видов нематод: *Pratylenchus crenatus*, *Pr. penetrans*, *Rotylenchus robustus*, *Tylenchorhynchus dubuis* и *Meloidogyne arenaria* [11, 811].

Еще один представитель простейших — амeba *Theratromyxa weberi* Weber, Zwillenb. et Van der Laan (Proteomyxa, Vampyrellidae) чаще нападает на свободные личинки картофельной нематоды, а также на представителей других родов нематод (*Meloidogyne*, *Hemicycliophora*, *Pratylenchus* и др.). Амeba обволакивает нематоду, которая растворяется в образующейся «переваривающей цисте». Амeba *Theratromyxa weberi*, кроме Голландии, была обнаружена в Великобритании, ГДР и ФРГ [709, 821, 1646, 1690].

Среди реснитчатых, принадлежащих к простейшим, встречаются виды, например *Urostyla* sp., при случае пожирающие нематод [273].

Большее значение, чем перечисленные простейшие, имеют хищные нематоды.

На основании морфологического строения ротовой полости, пищевода и наличия ротового копыа хищных нематод можно разделить на три группы.

1. Хищные виды с прямым цилиндрической формы пищеводом без бульбуса или других каких-либо видимых образований, большей частью без зубов или другого ротового вооружения. Ротовая полость и пищевод могут расширяться, и нематоды, которые вдвое тоньше хищника, проглатываются целиком. Этот тип хищной нематоды встречается преимущественно в родах *Tripyla* и *Monhystera*.

2. Виды, у которых ротовая полость чашевидно расширяется и снабжена более или менее крупными зубами. Этими зубами хищник ранит пойманную нематоду, после чего высасывает ее содер-

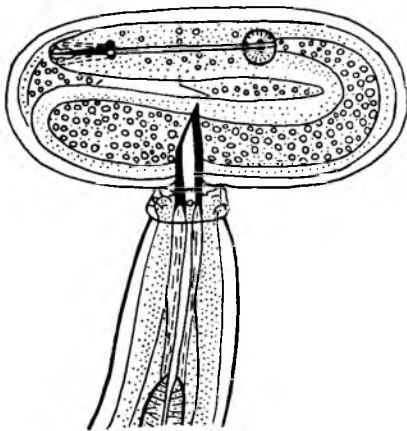


Рис. 26. Хищная нематода (*Dorylaimus obtusicaudatus* Bastian, 1865), прозающая яйцо с личинкой свекловичной нематоды [1556].

жимое. Некоторые виды, относящиеся к родам *Diplogaster* и *Butlerius*, а также большинство видов семейства *Mononchidae* питаются таким способом. Более мелких нематод *Mononchidae* могут проглатывать целиком.

3. Виды, снабженные ротовым копьём или стилетом, которым они прокалывают вместо растительных тканей других нематод и высасывают их содержимое. Представители этой группы встречаются в родах *Aphelenchoides*, *Seinura*, *Aphelenchus* и *Dorylaimus* (рис. 26). Интересно утверждение Линфорда и Оливейра [857] о том, что выделения хищных афеленхов при укуле немедленно парализуют добычу. Это дает возможность хищникам завладеть нематодами значительно больших размеров, чем сами хищники.

В качестве врагов нематод из мира животных следует упомянуть различные виды обитающих в почве энхитреид, ногохвосток, тихоходок, клещей и муравьев. Некоторое значение имеют энхитреиды — беловато-желтые черви длиной примерно 2 см. В вегетационных сосудах Шерфенбергу [1950] удалось путем внесения в почву энхитреид (родов *Fridericea* и *Enchytraeus*) значительно сократить поражение свеклы нематодами и улучшить развитие растений.

На нематод нападают не взрослые энхитреиды, а их личинки, которые могут проникнуть в кору корней. Для хорошего развития популяции энхитреид в почве необходимы высокое содержание гумуса и достаточная влажность.

Из ногохвосток врагами нематод являются виды *Onychiurus armatus* Tullberg, *Isotoma viridis* Bourlet, *Hypogastrura* sp. и *Orchesella villosa*. Наиболее опасный хищник из названных — *Onychiurus armatus*.

Ногохвостки прогрызают цисты и поражают их частично или полностью. Не щадят они и свободноживущих нематод. По последним наблюдениям, к числу врагов нематод относятся также виды *Folsomia* и *Acherutes* [272]. Различные клещи, например хищный клещ *Alliphis siculus*, являются специфическими нематодофагами. За одну минуту они пожирают нематод вдвое длиннее их самих. Для высасывания мелких нематод им достаточно несколько секунд [719].



## ВЛИЯНИЕ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

Среди множества факторов окружающей среды, воздействующих на фитонематод, растение имеет особое значение не только потому, что нематоды питаются растениями, но также и потому, что растения служат для них временным или постоянным местобитанием.

Развитие и размножение нематод в значительной мере зависят от того, насколько пригодны в качестве хозяев имеющиеся поблизости растения. За короткий срок популяция нематод под влиянием растений может увеличиться в несколько раз или уменьшиться. В опытах Рюле и Кристи [1269] популяция эктопаразитических корневых нематод *Hemicycliophora parvana* за 5 месяцев увеличилась с 200 особей до 12 600 на сосуд при выращивании бобов и до 17 тыс. при выращивании кукурузы. Тогда как популяция *Pratylenchus penetrans* и других видов *Pratylenchus* заметно сократилась под влиянием бархатцев (*Tagetes patula* L. и *Tagetes erecta* L.) [437, 1062].

Столь различное влияние растений на разные виды нематод свидетельствует о том, насколько разносторонне могут быть отношения между паразитом и хозяином.

С одной стороны, имеются иммунные растения, которые не бывают поражены фитопаразитическими нематодами даже в случае их массового количества. С другой стороны, существуют растения, восприимчивые к поражению нематодами. При этом реакция растений может быть очень разнообразной, как и влияние растений на развитие нематод. Дропкин и Нельсон [284] взаимоотношения хозяина и паразита свели в следующую схему:

Развитие нематод	Развитие растений	
	хорошее	плохое
Хорошее	Выносливые	Восприимчивые
Плохое	Устойчивые	Невыносливые

В пределах отдельных типов реакции существуют различные ее степени. Так, например, устойчивыми называются и растения, внедрение в которые удается лишь немногим экземплярам нематод, и растения, в которых множество проникающих нематод погибает до завершения развития. Возможно также, что растения выделяют такие вещества, которые убивают нематод, находящихся поблизости от корней. Подобные растения, которые вызывают сокращение популяций нематод выше нормального при выращивании культур, не являющихся растениями-хозяевами, или при временном залужении называются «враждебными». Растения, не поражающиеся нематодами и не оказывающие влияния на их популяцию, называют «нейтральными растениями». Растения, поражаемые нематодами

лишь в ограниченной степени, т. е. в которых нематоды довольно долго могут обитать и питаться, но до размножения не доходят, называются «выносливыми».

Настоящими растениями-хозяевами можно считать только такие растения, которые обеспечивают возможность размножения нематод. Поэтому понятие «хозяин» в фитонематологии несколько отличается от общепринятого. Под размножением понимается возможность продуцирования яиц. Размножение само по себе не представляет надежного критерия для признания какого-либо вида растения хозяином, поскольку размножение зависит от целого ряда других факторов. При очень сильном исходном заражении популяция нематод может сократиться даже в случае возделывания растения-хозяина. Это часто наблюдается при возделывании восприимчивых сортов картофеля на почве, сильно зараженной *Heterodera rostochiensis*. Нагляднее всего это проявляется при монокультуре картофеля, когда размеры популяции нематод в почве увеличиваются и уменьшаются довольно регулярно.

Увеличение или уменьшение популяции объясняют следующим образом: при высоком исходном заражении молодые растения бывают настолько сильно поражены, что рост их задерживается и корневая система развивается слабо. В данном случае может развиваться и достигать размножения лишь относительно небольшое количество нематод. Масса вылупившихся личинок или погибает, или развивается, превращаясь преимущественно в самцов. В результате размеры популяции сокращаются. На следующий год молодые растения бывают поражены соответственно слабее, в результате чего опять развивается и размножается большее количество нематод. Круг замыкается. Характер изменения урожайности большей частью противоположен.

Сокращение популяции нематод может произойти также и потому, что наличие тех или других растений создает почвенные условия, неблагоприятные для развития нематод. Так, под влиянием густого травостоя полевички изогнутой (*Eragrostis curvula*) наступает резкое сокращение концентрации кислорода в почве, что сильно тормозит деятельность нематод [753]. Вследствие этого косвенного действия, помимо прямого действия, когда немногие внедрившиеся в корни личинки развивались, наступало резкое сокращение популяции *Meloidogyne javanica*.

Интересно также утверждение, что под влиянием определенных агротехнических приемов могут измениться свойства растения, делающие его пригодным в качестве хозяина. Мак-Дональд и Мэй [907] отметили, что частое срезание или скашивание наземных частей многих видов растений ведет к значительному увеличению численности нематод. Вика мохнатая (*Vicia villosa*), кроталария (*Crotalaria spectabilis*), обычно считавшиеся плохими хозяевами для *Pratylenchus penetrans*, могут после такого приема вызвать сильное размножение нематод. Такое изменение пригодности растения в качестве хозяина, вероятно, связано с сокращением содер-

жания углеводов или с каким-либо иным физиологическим изменением, произошедшим в корнях растений.

Такого же рода изменение наблюдал Кон [174] в опытах с цитрусовой нематодой (*Tylenchulus semipenetrans*). Этот вид нематод обычно не развивается на китайском самшитовом апельсине (*Severinia buxifolia*), выращиваемом в почве. Однако *T. semipenetrans* вполне нормально развивается в черенках, взятых от того же материнского растения, но выращиваемых на агаровой питательной среде. Относительно причин таких изменений пока еще ничего не известно. В этой связи следует упомянуть, что нематоды разных видов развиваются и размножаются в культурах тканей каллюса растений, непригодных в качестве хозяев [792].

## ОСНОВЫ БОРЬБЫ С НЕМАТОДАМИ

Большое количество видов паразитических нематод с их различными особенностями и отношениями требует разработки разных способов и средств борьбы с ними. Борьба с нематодами включает в себя почти все методы, известные в защите растений. Профилактические мероприятия, химическая борьба, пропаривание почвы, обработка горячей водой, селекция на устойчивость, карантинные мероприятия — все это разнообразные методы, которые в настоящее время применяются для борьбы с нематодами.

### ПРОФИЛАКТИЧЕСКИЕ МЕРОПРИЯТИЯ

Известная, но редко принимаемая во внимание поговорка говорит: «Предупреждение лучше, чем лечение». Если к этому добавить «и дешевле», то эта поговорка полностью отражает проблему борьбы с нематодами. Для предупреждения заболевания растений имеется много путей. Наиболее важные из них приведены ниже.

### Карантинные мероприятия

Задачей карантина является предотвращение заноса опасных вредителей и болезней или, если это уже произошло, ограничение их дальнейшего распространения и размножения. Для этого нужно организовать их ликвидацию или по крайней мере борьбу с ними, чтобы не было больших потерь урожая. Для выполнения этой задачи почти все страны связаны соответствующим законом, которым руководствуются и в отношении различных видов нематод. Среди последних наибольшее значение имеет цистообразующая картофельная нематода (*Heterodera rostochiensis*).

В ГДР издан закон по защите культурных и полезных растений, по которому производство картофеля должно быть свободным от *H. rostochiensis*. Это в равной степени относится к импорту посадочного материала плодовых (айва, яблоня, слива, груша, смородина, малина), земляники и роз. Запрещается также ввоз растительного

материала, который поражен стеблевой нематодой (*Ditylenchus dipsaci*), например клубней и луковиц цветочных растений.

В других странах в список карантинных объектов пока входят такие виды нематод, как *Ditylenchus destructor* в Венгрии или *Meloidogyne* spp. в СССР<sup>1</sup>.

Для борьбы с *H. rostochiensis* в ГДР издано постановление, равное закону, устанавливающее внутренний карантин.

### Фитосанитарные мероприятия

Согласно Рейнмуту [1206], к мероприятиям по фитосанитарии растений нами отнесены все мероприятия, которые должны гарантировать здоровое состояние растений, за исключением применения прямых средств борьбы. Классификация многочисленных способов и мероприятий в большинстве случаев несколько условна, так как некоторые из них носят и предупредительный, и истребительный характер.

#### *Предупреждение заноса нематод*

Быстрое распространение большинства видов нематод в предшествующие годы и десятилетия частично объясняется тем, что не были использованы все приемы предупреждения их заноса, что является одним из важнейших мероприятий для ограничения опасности от нематод.

Транспортные перевозки (особенно посадочного материала) и средства транспорта представляют собой самый большой источник опасности распространения нематод. Особенно это относится к заносу цистообразующих нематод. Так, Крадель [775—778] нашел в шести партиях картофеля нового урожая в среднем 21 700 цист на 1 ц. Многократные перегрузки, сортировки и т. п., хотя и устраняют большую часть приставшей земли с цистами, но при наличии на клубнях только 20% цист в среднем с посадочным материалом можно занести на 1 га около 100 тыс. цист. Очистка посадочного материала картофеля щетками дает эффективные результаты (см. стр. 116).

С посадочным материалом можно занести и другие виды нематод. Например, с пораженными клубнями картофеля часто заносится стеблевая нематода картофеля (*Ditylenchus destructor*), и почти всегда появление этого паразита можно объяснить использованием для посадки пораженных клубней картофеля.

Нередко стеблевая нематода (*Ditylenchus dipsaci*) заносится с пораженным луком севком, рассадой земляники и черенками декоративных растений. Подобным образом заносятся и листовые

---

<sup>1</sup> В СССР галловые нематоды *Meloidogyne* spp. не входят в список карантинных объектов. — Прим. ред.

нематоды (*Aphelenchoides* spp.), которые могут распространяться с пораженными черенками хризантем и рассадой земляники.

Занос нематод возможен также с семенным материалом. Особенно это относится к *Ditylenchus dipsaci*, которая может быть занесена с пленчатыми семенами зерновых, семенами клевера, люцерны, лука и с посадочным материалом декоративных растений. Распространение видов *Aphelenchoides* с посадочным материалом доказано, например, для отводков и черенков декоративных растений. Чаще всего стеблевые и листовые нематоды находятся в или на листьях и стеблях, которые в виде примеси встречаются в посадочном материале. Однако этих паразитов нередко можно найти под цветковой чешуей или оболочкой семени. Для предотвращения заноса стеблевых и листовых нематод с семенами последние не должны заготавливаться с пораженных участков.

Пшеничная нематода (*Anguina tritici*) образует галлы в колосе, которые распространяются вместе с семенами. Она может быть удалена при очистке семян современными очистительными установками.

Кроме посадочного и посевного материала, занос паразитических нематод растений может происходить также с перевозкой другой продукции урожая с почвой. Нематоды могут быть занесены машинами и полевыми орудиями, животными и на обуви. Исследования показали, что почва, соскобленная с подошв, содержала до 200 цист нематоды, а почва, приставшая к полевым орудиям после обработки зараженных полей, до 400 цист на 100 см<sup>3</sup> почвы [1323].

Ветер также играет роль в распространении нематод, особенно в районах с легкими почвами. Уайт [1670] подсчитал в пробах, уловленных с зараженных полей (8 цист в 25 г почвы), что во время сильного ветра в окружности до 95 м и на высоте 1,37 м рассеивалось 1¼ млн. цист картофельной нематоды. Большая часть этих цист была отмечена на высоте 46 см. Создание ветрозащитных живых изгородей в зараженных областях может быть важным мероприятием по предупреждению распространения нематод.

Паразитические нематоды растений на далекие расстояния могут распространяться с водой. Нередко цисты *H. rostochiensis* попадали на поля, орошаемые промывными водами с крахмальных заводов. Это отмечалось прежде всего в тех случаях, когда отработанная вода применялась без предварительного отстаивания в очистительных прудах.

Использование загрязненных поливных вод в теплицах способствует распространению галловых, стеблевых и листовых нематод. Опрыскивание растений, как и дождь, может способствовать распространению большинства видов нематод (лиственных и стеблевых). Соблюдение общих мероприятий по фитосанитарии содействует предотвращению заноса нематод, например правильное хранение навоза и компоста, уничтожение послеуборочных остатков и отдельных больных растений (например, флоксов, пораженных *D. dipsaci*) и т. п.

Паразитические нематоды растений всегда проявляются сильнее тогда, когда их растения-хозяева очень часто чередуются, т. е. при нарушении севооборота. Поэтому для получения здоровых растений севооборот самое простое и дешевое мероприятие. При узкой специализации видов нематод, например картофельной цистообразующей нематоды, севооборот составлять легче, чем для видов-полифагов с большим кругом растений-хозяев.

Для уменьшения вредоносности цистообразующей картофельной нематоды считается нормальным 4—5-летнее отсутствие растений-хозяев (картофель и томаты).

Однако за этот срок зараженные поля не полностью освобождаются от нематоды.

Возделывание растений, не являющихся хозяевами, снижает популяцию картофельной нематоды прошлого года от 40 до 50%. Такие культуры, как кормовая и сахарная свекла, конопля, клевер, клеверо-злаковая смесь, овес, гречиха, кресс-салат, овсяница овечья и др., уменьшают популяцию нематоды при определенных условиях до 70% и больше. Урожайность картофеля, выращенного после них, повышается. Поэтому при составлении севооборота для зараженных участков эти растения должны быть приняты во внимание.

Очевидно, за 5 лет возделывания этих культур нельзя добиться полного освобождения почвы от заражения нематодами. Включение в севооборот нематодоустойчивых сортов, выведенных на основе *Solanum tuberosum* L. ssp. *andigena* Juz. et Buk, вместо поражаемых может снизить зараженность почвы нематодой на 85—90%. Чередование возделывания устойчивых сортов картофеля с многолетним возделыванием непоражаемых растений нередко может снизить содержание картофельной нематоды в почве настолько, что ее едва можно обнаружить обычными методами исследования.

При распространении свекловичной нематоды нельзя включать свеклу в 4—5-польный севооборот, если промежуточными культурами будут рапс, сурепица, капуста, горчица и другие крестоцветные.

Особенно критически нужно оценивать их в качестве предшественников, так как они значительно повышают популяцию нематоды без заметного вреда для них самих. Насколько культурные растения, например люцерна, лук, рожь, кукуруза и цикорий, считающиеся «враждебными» для свекловичной нематоды, правильно носят это название, должно подтвердиться дальнейшими исследованиями.

На полях, зараженных овсяной цистообразующей нематодой, овес или пшеница не должны следовать после ячменя. Яровой ячмень повышает популяцию нематоды без заметного вреда для себя, но следующие за ним овес и пшеница страдают. Желательными

культурами в севообороте на полях, зараженных овсяной нематодой, являются пропашные и бобовые.

В последнее время отмечено, что многочисленные виды двудольных растений открытого грунта сильно поражаются галловой нематодой (*Meloidogyne hapla*). Из полевых культур преимущественно поражаются свекла, картофель, клевер, горох и морковь, а из огородных — салат, морковь и томаты. Нередко, хотя и слабо, поражаются зерновые. Поэтому, при распространении этого вида нематоды зерновые, включая и кукурузу, должны возделываться через 2—3 года.

В отношении мигрирующих корневых нематод еще не известна взаимосвязь между паразитом и растением-хозяином. Однако можно отметить, что эндопаразитические нематоды *Pratylenchus penetrans* поражают бобовые, злаковые, картофель и розоцветные, а *P. crenatus* — только злаковые.

Оба вида подавляются растениями семейства маревых, особенно благоприятно влияет свекла. Ярко выраженным враждебным растением являются бархатцы (виды *Tagetes*), применение которых для биологической борьбы изложено ниже (см. стр. 106).

Эктопаразитические корневые нематоды рода *Rotylenchus* заражают свеклу, морковь, горох и клевер, подавляются бархатцами и картофелем. Для видов *Pratylenchus* свекла и морковь служат растениями-хозяевами, увеличивающими популяцию. Для видов *Tylenchorhynchus* зерновые культуры, горох и красный клевер также благоприятные растения-хозяева.

При наличии стеблевой нематоды (*Ditylenchus dipsaci*) необходимо принимать во внимание соотношение растений-хозяев в севообороте.

Рожь и овес — основные растения-хозяева ржаной расы этой нематоды. На зараженных участках необходимо избегать следования этих культур друг за другом при всех условиях. Благоприятными для нематоды культурами на зараженных участках являются морковь, брюква, пшеница, люцерна, сераделла, белый клевер и люцерна хмелевидная [419].

При наличии клеверной расы стеблевой нематоды поражаемые виды клевера можно возделывать с перерывом от 8 до 10 лет. Красный клевер поражается сильнее, белый и инкарнатный клевер — слабее. Нередко поражается гибридный клевер, лядвенец, люцерна хмелевидная, эспарцет и люцерна. Следует отметить, что на люцерне имеется специализированная раса стеблевой нематоды, а гибридный клевер может поражаться ржаной и свекловичной расами.

Луковая раса стеблевой нематоды, сильно вредящая в ГДР, кроме лука, поражает горох, фасоль и размножается в них [1039]. Шпинат, морковь, горчица, кормовая свекла и сельдерей, по наблюдению Нольте, также заражаются, но размножения не отмечено. В целях безопасности нужно ограничить возделывание этих культур на зараженных полях.

## Обработка почвы

Обработка почвы (рыхление, вспашка, боронование и др.) не предотвращает поражение фитопатогенными нематодами, но может уменьшить их вредоносность. В исследованиях Остенбринка [1076] двукратная обработка почвы фрезой на глубину 20 см уменьшала популяцию *Trichodorus fllevensis* с 605 экземпляров до 80 экземпляров на 500 см<sup>3</sup> почвы, т. е. почти на 87%. Соответственно этому снижается также поражение свеклы.

У видов *Pratylenchus*, *Tylenchorhynchus* и *Rotylenchus* плотность популяции можно снизить обработкой почвы [1076]. Очевидно, обработка почвы влияет больше, чем считали до сих пор.

Механическое действие обработки почвы непосредственно влияет на уменьшение популяции, так же как и многократно происходящие изменения структуры почвы, включая температурный и водный режим и действие на почвенные микроорганизмы.

Приемы обработки почвы влияют и на цистообразующих нематод [1680]. Лушение стерни сразу же после уборки зерновых и зяблевая вспашка снижают численность свекловичной нематоды в почве. Если же поле после уборки остается нетронутым, а весной проводят только культивацию, то заражение остается высоким.

## Влияние удобрений

В практике существует мнение, что борьба с нематодами возможна с помощью внесения удобрений. Нематицидным действием в особенности обладает цианамид кальция. Удобрения влияют как на нематод, так и на растение-хозяина. Иногда возможно подавление вредных нематод, но во многих случаях удобрения только улучшают рост и уменьшают вредоносность без гибели нематод. И наоборот, часто число нематод сильно увеличивается вследствие улучшения роста растений.

**Известь, минеральные удобрения и микроэлементы.** Нередко для борьбы с нематодами применяют гашеную или негашеную известь. Дозы внесения, обычно применяемые в сельскохозяйственной практике, не уничтожают цист нематод, находящихся в почве. Доказано также, что не происходит значительного уменьшения личинок и яиц, находящихся в цистах. Часто популяция видов *Heterodera* повышается при внесении извести. Подобные результаты были получены в опытах Института фитопатологии и защиты растений в Ростке (не опубликовано), а также Албергом [4] с *H. rostochiensis*. Внесение доз извести выше нормальных вызывает уменьшение и числа нематод, и урожая.

В противоположность яйцам и личинкам, заключенным в цисте, более чувствительны к извести стадии нематод, находящиеся свободно в почве. В опытах Куипера и Лёва [816] при внесении гашеной извести (0,4—6 г/л почвы) на песчаных почвах с высоким рН (рН КС1 > 7,0) значительная часть корневых нематод (*Pratylenchus*,



*Trichodorus, Hemicycliophora*) была убита в течение 3 недель. Свободные личинки рода *Heterodera* также были убиты, в то время как содержащиеся в цистах не были повреждены.

Цианамид кальция ( $\text{CaCN}_2$ ) обладает нематотическим действием, которое зависит от дозы внесения и вида нематод. При дозе 12 ц/га число эндопаразитических нематод рода *Pratylenchus* уменьшилось почти на 30%, эктопаразитов рода *Paratylenchus* — почти на 60% и *Hoplolaimus* — более чем на 75% [537]. Уменьшение дозы цианамид кальция до 6 ц/га привело к снижению до 60% нематод *Hoplolaimus*, почти до 20% *Paratylenchus* и 8% *Pratylenchus*.

Цианамид кальция в дозе 12 ц/га в зависимости от способа внесения вызывает гибель галловых нематод от 0 до 4,5%, при внесении 24 ц/га — от 4,5 до 8,3%. Несмотря на незначительное уменьшение числа нематод, рост растений значительно улучшился [537].

Данные о влиянии цианамид кальция на цистообразующие нематоды отсутствуют. Однако имеются указания, что при внесении доз нематоды гибель цист в значительном количестве. Эдвардс [304] получил очень высокий урожай картофеля при внесении 25 ц/га цианамид кальция: урожай от 60 ц/га в контроле превысил 200 ц/га, причем число цист на удобренных полях почти удвоилось. Высокие дозы цианамид кальция уменьшают число цист, но и снижают урожай. Полного уничтожения нематод не может быть достигнуто даже при очень высокой дозе внесения (выше 12 т/га). Урожай картофеля при этом снижается по сравнению с контролем. Результаты опытов Эдвардса [304] показывают, что цианамид кальция не дает удовлетворительных результатов в борьбе с нематодами даже при чрезмерно высоких дозах внесения.

Применение цианамид кальция, как и мочевины, против стеблевых нематод приводило к успешным результатам [419]. Так, в опытах Диркса и Клевитца [256] цианамид кальция, внесенный незадолго до посева, снижал поражение бобов стеблевой нематодой. Внесение цианамид кальция из расчета 300—400 кг/га не оказывало никакого действия на нематоду, поражающую головку корня свеклы [864].

Из других азотных удобрений нематотическим действием обладает жидкий аммиак. Согласно Вассало [1611], такое действие основывается на способности жидкого аммиака повышать осмотическое давление почвенного раствора. Осмотическое давление 3 кг/см<sup>2</sup>, обусловленное введением 0,25%-ного раствора аммиака, оказывает нематотическое действие. Максимальное действие достигается при осмотическом давлении 13 кг/см<sup>2</sup>, которое создается 1%-ной концентрацией аммиака.

Андерсен [18] испытывал действие жидкого аммиака против овсяной цистообразующей нематоды. Он установил, что его действие не связано с повышением значения pH, так как пребывание цист в насыщенном растворе  $\text{CaOH}_2$  в течение одного дня не вызывает заметной гибели живых нематод, а обработка цист 0,1%

$\text{NH}_3$  в течение 24 час. и 2,5%  $\text{NH}_3$  в течение 30 мин. приводит к полной гибели личинок.

Жидкий аммиак при введении в почву обеззараживает ее непосредственно вблизи места внесения [18]. На основании этого Андерсен рекомендует при введении аммиака в почву выбирать расстояние между рядами не больше 10—15 см.

В опытах Сафьянова [1284] поражение клубней картофеля *Ditylenchus destructor* при высоких нормах азота (56—147 кг/га) снизилось с 7% в контроле до 0,02—1,5%, а урожай повысился с 106 до 111—252 ц/га. Во всех опытах для внесения использовались аммиачные удобрения.

Однако имеются результаты опытов, которыми не установлено нематцидного действия. Так, газообразный аммиак в количестве 200, 400 и 800 кг/га не действовал против свекловичной нематоды [864]. В опытах Рейнмута [1197] с аммиачной водой для борьбы с картофельной цистообразующей нематодой не отмечалось уменьшения числа цист, а было заметно их увеличение. Рейнмут объясняет это лучшим развитием растений вследствие внесения высоких доз азота.

Куртис [206] сообщал, что внесение хлористого калия может уменьшить число цист *H. schachtii* на корнях сахарной свеклы. Такое же действие наблюдали при внесении сложных удобрений со значительной частью калия (9 частей N : 4 части P : 15 частей K).

При возделывании огурцов излишнее количество калия вызывает значительное увеличение популяции *Meloidogyne incognita*, в то время как на популяцию *M. hapla* и *M. javanica* это не влияет [937].

Внесение калимагнезии из расчета 6 ц/га не уменьшало численность популяции *H. rostochiensis* [409—411]. Рейнмут [1197] при внесении суперфосфата (около 5,5 ц/га) также не отмечал уменьшения числа цист. Однако урожай отдельных сортов картофеля повышался до 85%.

Приведенные примеры показывают разную реакцию видов нематод на внесение удобрений. При незначительном поражении нематодами можно уменьшить их вредоносность внесением более высоких доз удобрений.

О возможности применения микроэлементов для уменьшения нематод или вредоносности от них имеется немного сообщений. Эленд [307] при внесении микроэлементов в зараженную почву получил более высокий урожай картофеля. В опытах Краделя [777] внесение сульфата марганца, бора, сульфата меди, молибдата натрия не влияло на содержимое цист и рост растений независимо от срока внесения (при посадке, по всходам или через 14 дней после появления всходов).

Трескова [1579, 1580] при четырехкратном опрыскивании листьев томатов микроэлементами (бор, марганец, медь, молибден), хотя и не получила снижения зараженности галловой нематодой, но отметила уменьшение числа яиц в яйцевых мешках от 30 до 47% и повышение урожая от 10,5 до 34,1%.

**Органические удобрения.** Из многочисленных исследований следует, что органические удобрения играют большую роль в фитосанитарии. Вредоносность нематод в почвах, хорошо обеспеченных органическим веществом, не такая высокая, как на бедных гумусом почвах.

Влияние органических удобрений на нематод различное, причем прямое влияние не так велико, как косвенное. Легко разлагающаяся часть органического вещества усиливает деятельность микроорганизмов в почве, что приводит к накоплению углекислоты. Это угнетает вылупливание личинок *Heterodera* и активность их передвижения.

Внесение органических удобрений улучшает физические свойства почвы. Богатые гумусом почвы имеют более стабильную температуру, чем бедные гумусом, в которых температура колеблется больше. Однако колебание температуры способствует вылупливанию личинок цистообразующих нематод. Богатая гумусом почва сильнее связывает образуемые корнями вещества, которые стимулируют личинок к вылупливанию. С другой стороны, лучшие физические свойства почвы благоприятствуют росту растений, так что, несмотря на поражение нематодами, растения дают более высокий урожай.

Согласно ван дер Лаану [823], органическое удобрение тормозит скорость развития личинок картофельной нематоды в корнях и одновременно уменьшает их численность. По его мнению, органическое удобрение придает растениям в небольшой степени устойчивость. Внесение органических удобрений способствует более быстрому появлению естественных врагов нематод в почве или усиливает действие хищных грибов [288].

Для ускорения развития враждебных нематодам грибов значение имеют также вид и состав навоза. В сравнительных опытах Отейфа, Элгинди и Абдалида [1086] больше всего способствовал росту грибов голубиный помет. Гриб *Arthrobotrys oligospora* Fres. особенно сильно развивался при удобрении почвы козьим навозом. Лошадиный навоз способствовал росту *Dactylaria thaumasia* Dr., в то время как фекалии улучшали развитие *Arthrobotrys conoides* Dr. В компосте особенно хорошо развивается *Dactylaria brochopaga* Dr.

В опыте по изучению длительности действия органических и минеральных удобрений (при ежегодном возделывании картофеля) число цист в 100 см<sup>3</sup> почвы на делянках, удобренных стойловым навозом, в течение первых 12 лет было ниже, чем на делянках, удобренных минеральными удобрениями [1205]. Затем зараженность почвы на делянках с органическим удобрением всегда была выше. Это свидетельствует о том, что здесь картофель развивался лучше, образуя большую корневую систему и создавая тем самым лучшие условия для развития нематоды. В течение 35 лет, за исключением двух, урожай на делянках с органическим удобрением были всегда выше, чем на делянках с минеральным удобрением.

С 1950 по 1965 г. урожай при минеральном удобрении составлял в среднем 35,8 ц/га, а при внесении органических удобрений — 108,1 ц/га. В последние годы разница в урожае была не столь значительной, например с 1959 по 1966 г. средний урожай клубней при минеральном удобрении составлял 38,5 ц/га, а при органическом — только 77,3 ц/га.

В 15-летнем опыте в Голландии при удобрении навозом популяция *Heterodera rostochiensis* уменьшилась в среднем на 45%, в то время как урожай был выше контроля на 44%. Эта разница была последовательной почти во все годы и во всех ротациях [1076].

При внесении компоста на зараженную нематодой почву можно значительно повысить урожайность [1035].

Зеленое удобрение также может повысить урожай и, кроме того, даже уменьшить поражение нематодами. Благоприятное действие оказывает зеленое удобрение люпином и донником [1197], а также горчицей [308, 756]. Колтерманн [756] показал, что зеленое удобрение горчицей повышает урожай на 65% и уменьшает содержание цист на 25%. Но не всегда наблюдается снижение цист. Так, Шмидт [1322] при зеленом удобрении горчицей и люпином отметил повышение урожайности и увеличение числа нематод.

Галловые нематоды и мигрирующие корневые нематоды также часто реагируют сильным снижением популяции на внесение органического вещества в почву. Остенбринк [1067] сообщает, что в многолетнем полевом опыте плотность популяции *Meloidogyne hapla* на делянках с внесением органических удобрений была на 67%, *Pratylenchus crenatus* на 55% и *Hemicycliophora* sp. на 46% ниже по сравнению с контролем.

У мигрирующих корневых нематод при известных условиях возделывания растений на зеленое удобрение, а именно бобовых, возможно неблагоприятное влияние. Клевер при возделывании в качестве зеленого удобрения под картофель может настолько сильно увеличить численность *Pratylenchus penetrans*, что картофель будет значительно повреждаться [1064—1066].

### Сроки посева и посадки

Изменение сроков посева и посадки растений применяется как мера борьбы против паразитических нематод растений только ограниченно. Подробное изучение влияния срока посадки на поражение картофельной нематодой и урожай картофеля провели Рейнмут и Энгельман [1208, 1209]. В трехлетнем опыте они установили уменьшение числа цист при изменении срока посадки. Этот факт может быть связан как с уменьшением возможности вылупливания в летние месяцы, так и с влиянием температуры и влажности. Известно, что в сухой почве с температурой выше 21°C внедрение личинок в корни и их дальнейшее развитие замедляются [336]. Лучшим сроком посадки картофеля в свободную от нематод почву является начало апреля, в то время как на зараженных нематодой

почвах, как правило, наивысший урожай получают при посадке в конце мая [774, 1209]. Однако на зараженном участке путем изменения срока посадки не всегда можно получить такой же урожай, как на незараженной почве. Поэтому на слабо зараженных участках не следует изменять срок посадки. В хозяйствах, где картофель возделывается как пожнивная культура после озимой промежуточной культуры, следует использовать одновременно с изменением срока посадки благоприятное влияние промежуточной культуры для уменьшения заражения и повышения урожая. Внесение навоза вместе с оставшимися в почве остатками корней озимой промежуточной культуры может содействовать лучшему росту растений. Крадель видит в этом сочетании «возможность получения удовлетворительного урожая картофеля, несмотря на очень короткую ротацию».

При определенных условиях изменение срока посадки дает возможность получить урожай картофеля и одновременно уменьшить популяцию нематоды в почве. Так, например, в безморозных приморских районах Шотландии ранний картофель высаживают уже в феврале. Картофель растет при такой температуре, при которой нематода еще не развивается. В апреле, когда температура почвы позволяет нематоде развиваться, растения уже образуют клубни, и поражение их не имеет большого значения. В нормальные годы уборку урожая проводят 8—15 июня; к этому времени нематоды еще не заканчивают своего развития, так что они погибают без размножения [521, 522].

В Бельгии при посадке в середине марта и уборке около 20 июня на участках, зараженных картофельной нематодой, не получили удовлетворительного урожая (321 г с куста в среднем за 4 года), а популяция нематоды в течение 5 лет при постоянном возделывании раннего картофеля уменьшилась на 6,7% от исходной популяции. При больших перерывах в возделывании (2 или 3 года) между двумя ранними посадками наблюдалось уменьшение популяции нематоды до 2%. Этот способ рекомендуется для легких песчаных почв [86].

### *Уничтожение сорняков, являющихся растениями-хозяевами*

В борьбе против паразитических нематод растений еще во многих случаях недооценивается борьба с сорняками. Благоприятное влияние севооборота теряется, если нематоды могут обитать и размножаться в сорняках. Это в такой же степени относится и к промежуточным культурам.

Уничтожение всех сорняков в вегетирующей культуре едва ли возможно. В целях обеззараживания от нематод нужно уничтожать такие сорняки, которые служат растениями-хозяевами.

Важнейшие сорняки, являющиеся резерваторами и растениями-хозяевами, представлены ниже.

Картофельная цистообразующая нематода  
Белена черная (*Hyoscyamus niger* L.)  
Паслен сладко-горький (*Solanum dulcamara* L.)  
Паслен черный (*Solanum nigrum* L.)<sup>1</sup>  
Паслен крылатый (*Solanum miniatum* Bernh.)

Свекловичная цистообразующая нематода

Виды лебеды (*Atriplex* spp.)  
Марь многосемянная (*Chenopodium polyspermum* L.)  
Марь красная (*Ch. rubrum* L.)  
Марь сизая (*Ch. glaucum* L.)  
Марь белая (*Ch. album* L.)  
Желтушник левкойный (*Erysimum cheiranthoides* L.)  
Горчица полевая (*Sinapis arvensis* L.)  
Пастушья сумка (*Capsella bursa-pastoris* [L.] Med.)  
Ярутка полевая (*Thlaspi arvense* L.)  
Резуха шершавая (*Arabis hirsuta* Scop.)  
Сурепица обыкновенная (*Barbarea vulgaris* R. Br.)  
Дескурайния софии (*Descurainia sophia* [L.] Webb)  
Гулявник лекарственный (*Sisymbrium officinale* [L.] Scop.)  
Сердечник луговой (*Cardamine pratensis* L.)  
Вайда красильная (*Isatis tinctoria* L.)  
Рыжик посевной (*Camelina sativa* [L.] Crantz)  
Икотник серо-зеленый (*Berteroa incana* [L.] Dc.)  
Мыльнянка лекарственная (*Saponaria officinalis* L.)  
Звездчатка средняя, мокрица (*Stellaria media* [L.] Vill.)  
Звездчатка ланцетовидная (*Stellaria holostea* L.)  
Пикульник обыкновенный (*Galeopsis tetrahit* L.)  
Пикульник красивый (*Galeopsis speciosa* Mill.)  
Щавель туполистный (*Rumex obtusifolius* L.)  
Горец почечуйный (*Polygonum persicaria* L.)

Овсяная цистообразующая нематода

Овсяг (*Avena fatua* L.)  
Полевица ползучая (*Agrostis stolonifera* L.)  
Костер ржаной (*Bromus secalinus* L.)  
Костер бесплодный (*Bromus sterilis* L.)  
Костер мягкий (*Bromus mollis* L.)  
Мятлик обыкновенный (*Poa trivialis* L.)  
Мятлик луговой (*Poa pratensis* L.)  
Ежа сборная (*Dactylis glomerata* L.)  
Плевел опьяняющий (*Lolium temulentum* L.)  
Бухарник шерстистый (*Holcus lanatus* L.)  
Ячмень мышиный (*Hordeum murinum* L.)  
Райграс многолетний (*Lolium perenne* L.)  
Райграс итальянский (многоукосный) (*Lolium multiflorum* Lam.)  
Овсяница луговая (*Festuca pratensis* Huds.)  
Райграс французский высокий (*Arrhenatherum elatius* [L.] J. & C. Presl.)  
Лисохвост коленчатый (*Alopecurus geniculatus* L.)

Клеверная цистообразующая нематода

Донник желтый (*Melilotus officinalis* [L.] Lamk.)  
Донник белый (*Melilotus albus* Med.)  
Вика мохнатая (*Vicia villosa* Roth.)  
Ясколка полевая (*Cerastium arvense* L.)  
Дивала однолетняя (*Scleranthus annuus* L.)

<sup>1</sup> Поражаемость различна в зависимости от места происхождения.

Торица полевая (*Spergula arvensis* L.)  
Звездчатка средняя, мокрица (*Stellaria media* [L.] Vill.)  
Звездчатка ланцетовидная (*Stellaria holostea* L.)  
Звездчатка дубравная (*Stellaria nemorum* L.)  
Мерингия трехжилковая (*Moehringia trinervia* [L.] Clairv.)  
Яснотка белая (*Lamium album* L.)  
Мыльнянка лекарственная (*Saponaria officinalis* L.)  
Куколь обыкновенный (*Agrostemma githago* L.)  
Щавель скученный (*Rumex conglomeratus* Murray)  
Щавель курчавый (*Rumex crispus* L.)  
Марь сизая (*Chenopodium glaucum* L.)  
Горчица сарептская (*Brassica juncea* [L.] Czern. & Coss.)

#### Гороховая цистообразующая нематода

Вика узколистная (*Vicia angustifolia* L.)  
Горошек мышиный (*Vicia cracca* L.)  
Чина злаколистная (*Lathyrus nissolia* L.)  
Чина шершавая (*Lathyrus hirsutus* L.)

#### Капустная цистообразующая нематода

Горчица полевая (*Sinapis arvensis* L.)  
Пастушья сумка (*Capsella bursa-pastoris* [L.] Med.)  
Желтушник левкойный (*Erysimum cheiranthoides* L.)  
Ярутка полевая (*Thlaspi arvense* L.)  
Дескурайния Софии (*Descurainia Sophia* [L.] Webb)  
Вайда красильная (*Isatis tinctoria* L.)  
Сердечник луговой (*Cardamine pratensis* L.)  
Яснотка пурпурная (*Lamium purpureum* L.)  
Яснотка белая (*Lamium album* L.)  
Чистец однолетний (*Stachys annuus* L.)

#### Морковная цистообразующая нематода

Морковь обыкновенная (*Daucus carota* L.)

#### Хмелевая цистообразующая нематода

Крапива двудомная (*Urtica dioica* L.)  
Крапива жгучая (*Urtica urens* L.)  
Конопля посевная (*Cannabis sativa* L.)

#### Злаковая цистообразующая нематода

Полевица ползучая (*Agrostis stolonifera* L.)  
Полевица волосовидная (*Agrostis tenuis* Sibth.)

#### Галловая нематода (*Meloidogyne hapla*)

Горец вьюнковый (*Polygonum convolvulus* [L.] H. Gross.)  
Щавель малый (*Rumex acetosella* L.)  
Щавель курчавый (*Rumex crispus* L.)  
Марь белая, лебеда (*Chenopodium album* L.)  
Мокрица, звездчатка средняя (*Stellaria media* [L.] Vill.)  
Дивала однолетняя (*Scleranthus annuus* L.)  
Мак самосейка (*Papaver rhoeas* L.)  
Мак щетинистый (*Papaver argemone* L.)  
Пастушья сумка обыкновенная (*Capsella bursa-pastoris* [L.] Med.)  
Вика узколистная (*Vicia angustifolia* L.)  
Гулявник лекарственный (*Sisymbrium officinale* [L.] Scop.)  
Кислица прямостоячая (*Oxalis stricta* L.)  
Аистник цикутовый (*Erodium cicutarium* L'Her.)  
Молочай-солнцегляд (*Euphorbia helioscopia* L.)  
Мята полевая (*Mentha arvensis* L.)

Яснотка пурпурная (*Lamium purpureum* L.)  
 Яснотка стеблеобъемлющая (*Lamium amplexicaule* L.)  
 Паслен черный (*Solanum nigrum* L.)  
 Подорожник большой (*Plantago major* L.)  
 Подорожник ланцетолистный (*Plantago lanceolata* L.)  
 Крестовник обыкновенный (*Senecio vulgaris* L.)  
 Галинсога мелкоцветная (*Galinsoga parviflora* Cav.)  
 Тысячелистник обыкновенный (*Achillea millefolium* L.)  
 Ромашка непахучая (*Matricaria inodora* L.)  
 Ромашка аптечная (*Matricaria chamomilla* L.)  
 Василек синий (*Centaurea cyanus* L.)  
 Бодяк полевой (*Cirsium arvense* [L.] Scop.)  
 Осот полевой (*Sonchus arvensis* L.)  
 Осот огородный (*Sonchus oleraceus* L.)  
 Лебеда раскидистая (*Atriplex patulum* L.)  
 Вика мохнатая (*Vicia villosa* Roth.)

Корневые нематоды (*Pratylenchus* spp.)

Пырей ползучий (*Agropyron repens* [L.] P. B.)  
 Полевица ползучая (*Agrostis stolonifera* L.)  
 Костер безостый (*Bromus inermis* Leyss.)  
 Мятлик луговой (*Poa pratensis* L.)  
 Мятлик однолетний (*Poa annua* L.)  
 Мятлик обыкновенный (*Poa trivialis* L.)  
 Лисохвост луговой (*Alopecurus pratensis* L.)  
 Тимофеевка луговая (*Phleum pratense* L.)  
 Ежа сборная (*Dactylis glomerata* L.)  
 Горчица полевая (*Sinapis arvensis* L.)  
 Мокрица, звездчатка средняя (*Stellaria media* L. Vill.)  
 Марь белая (*Chenopodium album* L.)  
 Вика мохнатая (*Vicia villosa* Roth.)  
 Крапива жгучая (*Urtica urens* L.)  
 Подорожник большой (*Plantago major* L.)  
 Лебеда (*Atriplex* sp.)  
 Подорожник ланцетолистный (*Plantago lanceolata* L.)  
 Чертополох курчавый (*Carduus crispus* L.)  
 Недотрога мелкоцветковая (*Impatiens parviflora* DC.)  
 Лапчатка гусиная (*Potentilla anserina* L.)  
 Пастушья сумка обыкновенная (*Capsella bursa-pastoris* [L.] Med.)  
 Редька дикая (*Raphanus raphanistrum* L.)  
 Ярутка полевая (*Thlaspi arvense* L.)  
 Галинсога мелкоцветная (*Galinsoga parviflora* Cav.)  
 Василек синий (*Centaurea cyanus* L.)  
 Одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale* Web.)  
 Цикорий обыкновенный (*Cichorium intybus* L.)

Стеблевые нематоды (расы: Ов — овсяная, Ка — картофельная, Кл — клеверная, Лю — люцерновая, Р — ржаная, Св — свекловичная, Лу — луковая, Бо — бобовая)

Пырей ползучий ( <i>Agropyron repens</i> [L.] P. B.)	Лу, Р
Овсяг ( <i>Avena fatua</i> L.)	Св
Метлица полевая ( <i>Agrostis spica-venti</i> [L.] P. B.)	Р
Костер безостый ( <i>Bromus inermis</i> Leyss.)	Р
Ежа сборная ( <i>Dactylis glomerata</i> L.)	Р
Мятлик однолетний ( <i>Poa annua</i> L.)	Ка
Ежовник, просо куриное ( <i>Panicum crus-galli</i> [L.] P. B.)	Лу
Просо посевное ( <i>Panicum milliaceum</i> L.)	Р
Горец птичий ( <i>Polygonum aviculare</i> L.)	Р, Св, Лу
Горец почечуйный ( <i>Polygonum persicaria</i> L.)	Ка, Св, Р, Лу
Горец вьюнковый ( <i>Polygonum convolvulus</i> [L.] H. Gross)	Ов, Ка, Св, Лу, Р



Шавель курчавый ( <i>Rumex crispus</i> L.)	Кл, Лу
Шавель скученный ( <i>Rumex conglomeratus</i> Murray)	Св
Шавель обыкновенный ( <i>Rumex acetosa</i> L.)	Ка
Лебеда раскидистая ( <i>Atriplex patulum</i> L.)	Св
Марь белая ( <i>Chenopodium album</i> L.)	Р, Ка, Св
Дивала однолетняя ( <i>Scleranthus annuus</i> L.)	Р
Торица полевая ( <i>Spergula arvensis</i> L.)	Ка, Р
Ясколка полевая ( <i>Cerastium arvense</i> L.)	Ов, Кл
Песчанка тимьянолистная ( <i>Arenaria serpyllifolia</i> L.)	Ов
Мокрица, звездчатка средняя ( <i>Stellaria media</i> [L.] Vill.)	Р, Ов, Св, Лу, Лю, Бо
Дрема ночная ( <i>Melandrium noctiflorum</i> L. Fr.)	Св
Лютик полевой ( <i>Ranunculus arvensis</i> L.)	Св, Р
Лютик ползучий ( <i>Ranunculus repens</i> L.)	Ка, Р
Лютик едкий ( <i>Ranunculus acer</i> L.)	Кл
Мак самосейка ( <i>Papaver rhoas</i> L.)	Св
Сердечник луговой ( <i>Cardamine pratensis</i> L.)	Ка, Лю
Горчица полевая ( <i>Sinapis arvensis</i> L.)	Св, Ка
Редька дикая ( <i>Raphanus raphanistrum</i> L.)	Ка, Св, Р
Пастушья сумка обыкновенная ( <i>Capsella bursa-pastoris</i> [L.] Med.)	Р, Св
Ярутка полевая ( <i>Thlaspi arvense</i> L.)	Св, Ка, Р
Вайда красильная ( <i>Isatis tinctoria</i> L.)	Ка
Резуховидка Таля ( <i>Stenophragma thalianum</i> Celakovsky)	Ка
Кардария крупковая ( <i>Lepidium draba</i> L.)	Св
Горшечек мышиный ( <i>Vicia cracca</i> Roth)	Р
Вика мохнатая ( <i>Vicia villosa</i> Roth)	Р
Донник белый ( <i>Melilotus albus</i> Med.)	Лю, Р
Герань мелкая ( <i>Geranium pusillum</i> L.)	Р
Герань мягкая ( <i>Geranium molle</i> L.)	Кл
Аистник цикutowый ( <i>Erodium cicutarium</i> L'Her.)	Р
Пролесник однолетний ( <i>Mercurialis annua</i> L.)	Св, Р
Купырь лесной ( <i>Antriscus silvestris</i> [L.] Hoffm.)	Лю
Кокорыш собачья петрушка ( <i>Aethusa cynapium</i> L.)	Св
Очный цвет полевой ( <i>Anagallis arvensis</i> L.)	Лу, Св, Ов
Незабудка полевая ( <i>Myosotis arvensis</i> Lam.)	Р
Вьюнок полевой ( <i>Convolvulus arvensis</i> L.)	Св, Ка
Мята полевая ( <i>Mentha arvensis</i> L.)	Р
Пикульник ладанниковый ( <i>Galeopsis ladanum</i> L.)	Р, Бо
Пикульник обыкновенный ( <i>Galeopsis tetrahit</i> L.)	Св
Яснотка пурпуровая ( <i>Lamium purpureum</i> L.)	Р
Яснотка стеблеобъемлющая ( <i>Lamium amplexicaule</i> L.)	Р
Яснотка белая ( <i>Lamium album</i> L.)	Св
Вероника тимьянолистная ( <i>Veronica serpyllifolia</i> L.)	Ка
Вероника тусклая ( <i>Veronica opaca</i> Fr.)	Р
Вероника полевая ( <i>Veronica arvensis</i> L.)	Св, Р
Вероника колосистая ( <i>Veronica spicata</i> L.)	Р
Марьянник полевой ( <i>Melampyrum arvense</i> L.)	Р
Подорожник большой ( <i>Plantago major</i> L.)	Лю, Св, Р
Подмаренник цепкий ( <i>Galium aparine</i> L.)	Св, Р, Ов, Лу, Бо
Крестовник обыкновенный ( <i>Senecio vulgaris</i> L.)	Св, Ка
Галинсога мелкоцветная ( <i>Galinsoga parviflora</i> Cav.)	Р
Бодяк полевой ( <i>Cirsium arvense</i> [L.] Scop.)	Лу, Ка, Св
Осот полевой ( <i>Sonchus arvensis</i> L.)	Св, Р
Василек синий ( <i>Centaurea cyanus</i> L.)	Св, Р, Лу, Лю
Паслен черный ( <i>Solanum nigrum</i> L.)	Лу
Мыльнянка лекарственная ( <i>Saponaria officinalis</i> L.)	Лу

### Стеблевая нематода картофеля

- Донник желтый (*Melilotus officinalis* [L.] Lam.)
- Чистец болотный (*Stachys palustris* L.)
- Мята полевая (*Mentha arvensis* L.)
- Льнянка обыкновенная (*Linaria vulgaris* Mill.)
- Подорожник большой (*Plantago major* L.)
- Одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale* Web.)
- Осот полевой (*Sonchus arvensis* L.)
- Мargaritka многолетняя (*Bellis perennis* L.)
- Осот шероховатый (*Sonchus asper* [L.] Hill.)
- Щавель туполистный (*Rumex obtusifolius* L.)
- Мать-и-мачеха обыкновенная (*Tussilago farfara* L.)

### Корневая галлообразующая нематода злаковых трав (*Anguina radicolica*)

- Мятлик однолетний (*Poa annua* L.)
- Мятлик обыкновенный (*Poa trivialis* L.)
- Полевица волосовидная (*Agrostis tenuis* Sibth.)
- Райграс французский высокий (*Arrhenatherum elatius* [L.] M. et. K.)
- Пырей ползучий (*Agropyron repens* [L.] P. B.)
- Душистый колосок (*Anthoxanthum odoratum* L.)
- Бухарник шерстистый (*Holcus lanatus* L.)
- Лисохвост коленчатый (*Alopecurus geniculatus* L.)
- Луговик извилистый (*Deschampsia flexuosa* [L.] Trin.)

### Земляничная нематода (*Aphelencoides fragariae*. — Ped.)

- Щавель альпийский (*Rumex alpinus* L.)
- Лютик горный (*Ranunculus montanus* Willd.)
- Клевер ползучий (*Trifolium repens* L.)
- Медуница лекарственная (*Pulmonaria officinalis* L.)
- Будра плющевидная (*Glechoma hederacea* L.)
- Чистец болотный (*Stachys palustris* L.)
- Короставник полевой (*Knautia arvensis* [L.] Coult.)
- Крестовник дубравный (*Senecio nemorensis* L.)
- Лютик ползучий (*Ranunculus repens* L.)
- Лапчатка гусиная (*Potentilla anserina* L.)
- Мокрица (*Stellaria media* [L.] Vill.)
- Фиалка трехцветная (*Viola tricolor* L.)

### Хризантемная нематода

- Крапива двудомная (*Urtica dioica* L.)
- Крапива жгучая (*Urtica urens* L.)
- Марь белая (*Chenopodium album* L.)
- Мокрица (*Stellaria media* [L.] Vill.)
- Ясколка полевая (*Cerastium arvense* L.)
- Лютик ползучий (*Ranunculus repens* L.)
- Вайда красильная (*Isatis tinctoria* L.)
- Пастушья сумка обыкновенная (*Capsella bursa-pastoris* [L.] Med.)
- Очиток степной (*Sedum maximum* Suter)
- Сныть обыкновенная (*Aegopodium podagraria* L.)
- Яснотка пурпурная (*Lamium purpureum* L.)
- Яснотка белая (*Lamium album* L.)
- Вероника пашенная (*Veronica agrestis* L.)
- Подмаренник цепкий (*Galium aparine* L.)
- Крестовник обыкновенный (*Senecio vulgaris* L.)
- Бодяк полевой (*Cirsium arvense* (L.) Scop.)
- Одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale* L.)
- Осот огородный (*Sonchus oleraceus* L.)
- Осот полевой (*Sonchus arvensis* L.)

Лютик едкий (*Ranunculus acer* L.)  
Короставник полевой (*Knautia arvensis* [L.] Coult.)  
Купырь лесной (*Anthriscus silvestris* [L.] Hoffm.)  
Паслен черный (*Solanum nigrum* [L.]  
Кипрей горный (*Epilobium montanum* [L.]  
Пупавка красильная (*Anthemis tinctoria* L.)  
Колокольчик рапунцелевидный (*Campanula rapunculoides* L.)  
Василек луговой (*Centaurea jacea* L.)  
Чистотел большой (*Chelidonium majus* L.)  
Ложечная трава (*Cochlearia officinalis* L.)  
Подорожник большой (*Plantago major* L.)

### Селекция на устойчивость и выбор сортов

Работы по выведению нематоустойчивых сортов в последние годы были очень успешными. В первую очередь следует отметить выведение устойчивых сортов к картофельной нематоде. В прошлом были созданы сорта, которые устойчивы или выносливы к перечисленным ниже видам паразитических нематод.

**Картофельная цистообразующая нематода** (*Heterodera rostochiensis* Wollenw.). Элленби [309, 310] провел многочисленные испытания форм дикого картофеля и добился больших успехов в выведении нематоустойчивых сортов картофеля.

После того как отдельные образцы разного происхождения *Solanum tuberosum* L. spp. *andigena* Juz. et Buk. (С. Р. С. 1673, С. Р. С. 1685, С. Р. С. 1692 и др.) оказались довольно устойчивыми и скрещивание между ними и с культурным картофелем благодаря одинаковому набору хромосом не представляло трудности, имелись предпосылки для выведения устойчивых сортов в различных европейских странах. Устойчивость обуславливается доминантным геном, который препятствует развитию нематод в корнях до самок. Лишь изредка могут развиваться отдельные цисты, которые содержат очень мало личинок.

Возделывание устойчивых сортов выгодно не только потому, что они ограничивают развитие нематод, но и благодаря их ярко выраженному действию в качестве враждебного растения. Они выделяют такие же секреты корней, как и поражаемый картофель, вследствие чего личинки в массе побуждаются к вылупливанию, но не развиваются в устойчивом растении.

Обеззараживающее действие устойчивых сортов значительно. При одноразовом возделывании их число яиц и личинок снизилось до 84—88%, после двухразового — до 97,3—98,6% [1466, 1467]. Возделывание устойчивых сортов в течение 3 лет на сильно зараженной песчаной почве снизило содержание нематоды на 99,9% [441, 442].

Эти первые результаты обнадеживали, что проблема картофельной нематоды будет решена. Однако не так просто искоренить приспособленного паразита. Обеззараживающее действие устойчивых сортов картофеля зависит от различных факторов. При высокой зараженности почвы или неблагоприятных условиях для роста и развития устойчивого картофеля эффект обеззараживания снижа-

ется. Кроме того, бесменное многолетнее возделывание устойчивых сортов не приводит к полному устранению популяции картофельной нематоды в почве. По данным Хейсмана [642], почва даже после шестилетнего возделывания устойчивых сортов все еще была достаточно заражена. По его мнению, после трехлетнего возделывания устойчивых сортов степень заражения больше не снижается, а держится на определенном уровне. Поэтому Хейсман полагает, что возделыванием устойчивых сортов невозможно достичь полного уничтожения картофельной нематоды. Такой же эффект, как и многолетнее возделывание устойчивых сортов, дает сочетание однократного их возделывания с длительным выращиванием непоражаемых растений. Поэтому целесообразно устойчивый картофель включать в севооборот с большим перерывом в возделывании.

Такой метод уменьшает опасность размножения агрессивных рас или биотипов картофельной нематоды. На то, что этой опасностью нельзя пренебречь, указывают имеющиеся сообщения о существовании и распространении биотипов (патотипов)<sup>1</sup>.

Исследования Кюна [795], Сембднера [1367, 1368] и др. показали, что в коре паренхимы устойчивых сортов вместо нормальных гигантских клеток образуются защитные некрозы, которые препятствуют развитию внедрившихся личинок до самок или цист. Личинки погибают на ранних стадиях развития. В противоположность самкам самцы могут закончить свое развитие.

Новые польские исследования установили зависимость между активностью ферментов личинок и устойчивостью растений. Согласно Вильски и Гиебела [1679], у личинок биотипа А активность  $\beta$ -глюкозидазы значительно больше, чем у личинок биотипа В. Авторы на основании этой зависимости предложили интересную гипотезу. Благодаря выделенной  $\beta$ -глюкозидазы происходит гидролиз фенольного глюкозида, имеющегося в клетках корней устойчивого растения. Образующиеся свободные полифенолы вызывают некрозы. У биотипа В некрозы не возникают лишь из-за незначительной активности  $\beta$ -глюкозидазы, поэтому нематоды могут развиваться.

По исследованиям Даннета [297], зараженные почвы Шотландии должны содержать около 10% агрессивных биотипов (патотипов). По мнению Хейсмана [641], почти в 25% всех зараженных почв в Голландии встречаются биотипы (патотипы).

По утверждению Джонса [690, 691], в Англии из 39 исследованных популяций 43% состоит из нормального типа, 15% содержат агрессивный тип и 42% состоит из смешанной популяции.

В северо-западной немецкой низменности вместе с нормальной расой встречаются самое большое в 3% проб нематоды агрессивного биотипа (патотипа) [437, 442]. При этом агрессивные расы

---

<sup>1</sup> Термин «патотип» введен Говардом (1964) взамен названия «биотип», предполагающего генетическую однородность популяций, и Видегардом [1613] распространен на все формы «патогенетической специализации» у паразитических нематод растений. Видегард раньше предполагал применять для обозначения различных патотипов вида единые арабские цифры.

в смешанной популяции максимально составляли 10%. Несмотря на наличие агрессивных рас, при возделывании устойчивого картофеля общая зараженность снижается почти на 30%.

В ГДР также встречается агрессивный биотип (тип В). Исследования Шика и Штельтера [1311] показали, что из 280 проб, взятых из всех частей республики, только 6 (2,14%) содержали агрессивные формы, и все они были из округа Сул. Между тем агрессивные формы найдены и в других округах ГДР, например в Карл-Маркс-Штадте, Франкфурте на Одере и Магдебурге, так что тип В встречается во всех округах. Нужно опасаться, что доля биотипа В в общей популяции *H. rostochiensis* значительно выше названных значений. Однако агрессивные формы в проведенных исследованиях отмечены преимущественно на индивидуальных огородах и в больших садах.

На основании разницы в поражении образцов разного происхождения *Solanum tuberosum* subsp. *andigena* (С. Р. С. 1673, С. Р. С. 1685) и различного отношения к *Solanum nigrum* Шик и Штельтер [1311] предположили существование 4 биотипов в ГДР. По результатам проведенных исследований [1456] считают, что в ГДР встречается только 2 биотипа (патотипа), нормальный тип А и агрессивный биотип В. Оба биотипа (патотипа) имеют различных растений-хозяев. Так, *S. nigrum* всегда сильнее поражается типом В, чем типом А, в то время как *S. dulcamara* L. наоборот. Виды *Lycopersicon*, за исключением *L. peruvianum*, которые реагируют очень различно, как и отдельные испытанные сорта *S. melongena*, сильнее поражаются типом А, чем типом В (устное сообщение Штельтера, 1966).

По-видимому, личинки типа В раньше и быстрее могут вылупливаться, чем типа А, и вследствие этого свойства и более высокой агрессивности по отношению к картофелю они постепенно вытесняют из смешанной популяции тип А [1457, 1458]. Кроме того, существует также мнение, что яйца одной цисты могут проявлять гетеродизизации биотипов [765].

В то время, как из ГДР, ФРГ, Бельгии и Польской Народной Республики сообщается о встречаемости только двух физиологических рас или биотипов, по мнению голландских и британских ученых, имеются и другие биотипы. Биотип С, встречающийся в Голландии, развивается, кроме культурного картофеля и *S. tuberosum* spp. *andigena*, также и на *S. kurtzianum* Bitt. et Witt., а биотип D преодолевает к тому же устойчивость *S. vernei*. В Голландии 24% зараженных почв содержат тип В и около 6% — биотипы С и D [763].

В Великобритании различают патотипы 0, 1, 2 и 1,2. Патотип 0 развивается только на поражаемом картофеле и соответствует типу А из ГДР. Патотип 1 преодолевает устойчивость форм *andigena*, но не может развиваться на *S. multidissectum* Hawk. Патотип 2, наоборот, может развиваться на *S. multidissectum*, но не может на

сортах *andigena*. Патотип 1,2 преодолевает устойчивость форм, полученных от скрещивания обоих видов *Solanum* [693].

Расы, встречающиеся в различных странах, не являются полностью одинаковыми. Так, в ГДР тип В может развиваться также на *S. multidissectum*. Британский патотип 1 и тип В из ГДР не являются, таким образом, идентичными. Вид *S. kurtzianum*, который в Голландии устойчив к типу В, в ГДР поражается этим типом [1468]. Не выяснено, идентичен ли голландский тип В с типом В из ГДР.

Появление биотипов (патотипов) дает возможность организовать селекцию растений уже на генетическом материале, даже когда селекционная работа будет проводиться с дикими видами картофеля, что значительно труднее, чем выведение устойчивых сортов на основе *andigena*. Например, скрещивание *S. vernei* возможно только после полиплоидизации. Кроме того, обеззараживающее действие *S. vernei* значительно ниже, чем у гибридов *andigena*. Поэтому необходимо стремиться к возможно более длительному использованию устойчивых сортов, выведенных на основе *andigena*.

Среди неустойчивых сортов картофеля ранние сорта сильнее поражаются и вследствие этого больше снижают урожай, чем поздние сорта. Зараженность почвы, наоборот, после возделывания поздних сортов повышается сильнее, чем после ранних [1469].

Между поражаемыми сортами томатов также должны быть большие различия. Рейнмут и Энгельман [1208, 1209] распределили сорта томатов на три поражаемые группы соответственно образованию цист на корнях.

**Свекловичная цистообразующая нематода (*Heterodera schachtii* Schmidt).** В то время как селекция устойчивых сортов картофеля в последние годы достигла больших успехов, все проведенные до сих пор опыты по выведению нематодоустойчивых сортов сахарной и кормовой свеклы были безрезультатны. Хотя имеются нематодоустойчивые дикие формы свеклы, например *Beta patellaris* Moq., *B. webbiana* Chr. Sm. и *B. procumbens* Moq., но скрещивание их связано с большой трудностью. Полученные гибриды известны или как стерильные, или не образующие корнеплода. Опыты по получению фертильных гибридов терпят неудачу уже при возвратном скрещивании пыльцой сахарной свеклы.

Устойчивость дикой свеклы к *H. schachtii* основывается, по-видимому, на том же принципе, как и у гибридов *andigena*, устойчивых к *H. rostochiensis*. Вместо гигантских клеток, необходимых для развития самок, образуются некрозы [49]. Выделения корней названных видов свеклы действуют подобным образом, активировав вылупливание личинок, которые проникают в корни, но погибают самое позднее в четвертой стадии [602]. Только отдельные из них развиваются до самок, например на *B. patellaris* [1376]. Возможно, в этом случае речь идет о расах, преодолевающих устойчивость.

**Овсяная цистообразующая нематода (*Heterodera avenae* Wolpenw.).** Нильсон-Эле [1033] сообщал подробно о различиях в пора-

жении разных сортов ячменя и влиянии этого на высеваемый за ним овес. Андерсен [16] в Дании провел многочисленные исследования по изучению устойчивости приблизительно 3000 сортов овса, 1000 ячменя и 1200 сортов пшеницы. Среди испытанных форм овса не найдено ни одной, имеющей полную устойчивость. Все сорта поражались в различной степени. Сорта озимого овса поражались меньше, чем яровые. Виды *Avena sterilis* L., *A. strigosa* Schreb., французский сорт Гриз де Худан, 15 индийских, 2 австралийских, 2 аргентинских и один эфиопский сорт овса показали высокую устойчивость, но не во всех случаях были свободны от заражения.

У ячменя также было найдено несколько устойчивых сортов, например Дрост, Крон, Феро и Альфа. Но в полевых опытах они нередко поражались. Из 99 исследованных датских полевых популяций овсяной цистообразующей нематоды более половины относилось к агрессивной расе. В Швеции, Ирландии и Англии встречается по меньшей мере две расы (патотипа) *H. avenae*. Из многих испытанных сортов ячменя только две линии (№ 191 и № 14) оказались устойчивыми к расе 2 [16].

В Голландии Корт, Дантума и ван Эссен [766] нашли четыре различные расы или биотипа (патотипа), которые обозначили буквами А, В, С и D. Для установления этих рас годится следующая схема.

Расы (патотипы)	Ячмень, сорт Дрост	Ячмень, линия № 191	Овес, сорт Сун II	<i>Avena sterilis</i>	Яровая рожь
A	У*	У	В	У	В
B	У	В	У	У	В
C	В	У	В	У	В
D	У	У	У	У	В

\* У — устойчивый, В — восприимчивый.

Можно согласиться, что голландские расы А и С соответствуют датским расам 1 и 2. Некоторые отклонения у отдельных сортов овса вызывают сомнения.

На основе приведенного ассортимента тестов Кортом и сотрудниками найдено 14 сортов овса, которые устойчивы ко всем четырем биотипам (патотипам). Из них 10 сортов происходят из Индии, два — из Аргентины, по одному из Эфиопии и из Австралии. Отдельные сорта овса были устойчивыми к двум или трем биотипам.

Из испытанных сортов ячменя только два оказались устойчивыми ко всем четырем биотипам (Марокко С. I. 3902 и Марокко 079 С. I. 8334), в то время как другие сорта были устойчивы к одному, двум или трем биотипам.

При испытании различных сортов яровой пшеницы, в том числе сортов Пеко и Кого II, возделывающихся в ГДР в течение нескольких лет, установлена не только восприимчивость их к расам или

биотипам А, С и D, но и постоянная высокая степень размножения нематоды, не уступающая таковой на восприимчивых сортах овса и ячменя. Интересно отметить, что в среднем на испытанных сортах пшеницы образовывалось приблизительно в 4 раза больше цист биотипа D (который, по-видимому, не может развиваться на овсе, хотя развивается на яровой ржи и различных сортах ячменя), чем биотипа А.

Последние исследования на основе обоих сортиментов тестов показали, что в ГДР также существуют по меньшей мере четыре биотипа (патотипа). В округе Ной Бранденбург в испытанных 62 популяциях доминируют биотипы А и С, а биотипы В и D, хотя и встречаются, но только в небольшом количестве [1027, 1028].

**Прочие виды *Heterodera*.** При испытании 100 линий белого клевера из различных стран на устойчивость к клеверной цистообразующей нематоде (*H. trifolii*) Куипер [813] установил, что ни одна линия не обладает абсолютной устойчивостью. Однако на основании незначительного образования цист и хорошего развития растений отдельные линии можно рассматривать как практически устойчивые.

**Галловые нематоды (*Meloidogyne* spp.).** Селекция на устойчивость к галловым нематодам также достигла известных успехов, хотя она и затруднена из-за существования различных видов галловых нематод.

Основой для выведения устойчивых сортов томатов служат дикие формы *Lycopersicon peruvianum* (L.) Mill., которые устойчивы к *M. incognita*,— вида, широко распространенного в теплицах, но поражаются *M. hapla*, *M. arenaria* и *M. javanica*. При взаимном скрещивании *L. peruvianum* частичная устойчивость наследуется как доминантный признак. Возможность появления биотипов (патотипов), преодолевающих устойчивость, вызывает затруднения [1226].

В США было отобрано несколько линий табака, устойчивых к *M. incognita* и *M. incognita acrita*<sup>1</sup>, но восприимчивых к *M. arenaria*, *M. hapla* и *M. javanica* [280]. Недостатки частично устойчивых линий (мелкие листья и низкая урожайность) можно устранить путем скрещивания с *Nicotiana glauca* Speg. & Comes и с *N. tomentosiformis* Goodsp. и возвратным скрещиванием F<sub>1</sub> с качественно ценными сортами. Устойчивость является монофакториальной и наследственно доминантной [280].

Интенсивные исследования по устойчивости многочисленных сортов клевера или селекционных линий приведены Бейном [33]. Красный клевер поражается так же, как и белый. Из 150 сортов только два, из Швеции и Нидерландов, устойчивы к *M. incognita*.

При испытании многочисленных сортов люцерны со всего мира и 200 селекционных клонов все без исключения поражились *M. hapla* [1434]. В дальнейшей работе было установлено существование

---

<sup>1</sup> *M. incognita acrita*, по Триантафиллу и Сассеру [1587], является синонимом *M. incognita*.



трех биотипов (патотипов) у *M. incognita acrita* и по крайней мере двух биотипов (патотипов) у *M. hapla* и *M. javanica* на люцерне [510].

Уинстед и Сассер [1692] при изучении 50 сортов огурцов отметили устойчивость всех сортов к *M. hapla*, но восприимчивость к *M. javanica*, *M. arenaria*, *M. incognita* и *M. incognita acrita*.

Криттенден [204] среди 50 сортов сои нашел 10 сортов, устойчивых к *M. incognita*. Однако пять из них оказались поражаемыми *M. hapla*.

Испытания на устойчивость были проведены ранее у хлопчатника, фасоли, перца, персика и других видов растений.

Разные виды *Meloidogyne* имеют не только различный круг растений-хозяев, но и образуют часто расы или биотипы с неодинаковым поведением в отношении растений. Так, в опытах Сассера [1295] с 18 популяциями *M. incognita* 8 популяций были с повышенной патогенностью для хлопчатника, 6 популяций оказались слабо патогенными и 4 популяции не развивались на этом растении. Табак же поражался только одной из 18 популяций.

Из 20 испытанных популяций *M. hapla* 15 могли развиваться на землянике, а пять остальных оказались непатогенными. *M. arenaria* также обладает различными реакциями. Так, из 15 испытанных популяций *M. arenaria* только одна не размножается на кукурузе. Это отличие в поведении указывает на существование биологических рас или биотипов.

**Стеблевая нематода (*Ditylenchus dipsaci* [Kühn]).** В последние годы некоторый успех достигнут в выведении сортов, устойчивых к стеблевой нематоды. При этом в большинстве случаев использовались местные сорта с признаками устойчивости.

У ржи устойчивость в нематоды впервые отметил голландский фитопатолог Ритзема-Бос [1243], а именно у местного сорта ржи, возделывающегося в общине Оттерсум. Различия в степени поражения между местными сортами и селекционными поражаемыми сортами могут быть значительными.

Котхоф [1942] наблюдал на зараженных полях у голландских местных сортов ржи поражение стеблевой нематодой от 3 до 25%, в то время как сорт Петкуская был поражен до 92%. Однако местные сорта имеют различные недостатки (невысокая урожайность, череззерница, длинная и плохая солома), так что их возделывание оказывается целесообразным только при сильной зараженности почвы стеблевой нематодой. При незначительной зараженности почвы сорт Петкуская превосходит по урожайности местные сорта.

В результате скрещивания между местным сортом Оттерсум и сортом Петкуская был получен сорт Хеертвельд голландской селекции. На зараженных полях этот устойчивый сорт дает урожай на 50% выше, чем Петкуская. На незараженных полях урожай сорта Хеертвельд на 15—20% ниже урожая Петкусской [429].

Все 250 испытывавшихся сортов овса оказались пораженными. Настоящей устойчивостью обладали только озимые формы серых

хлебов, как и отдельные сорта *Avena byzantina* С. Koch и *A. ludoviciana* Durieu. Устойчивость наследовалась как доминантный признак в скрещиваниях с восприимчивыми сортами [533]. Гуди и Хупер провели изучение 145 сортов овса, из которых 12% были устойчивыми, а 8% частично устойчивыми. При этом речь идет об устойчивости, которая развивается лишь с возрастом растений. На ранних фазах развития устойчивые сорта не отличаются от восприимчивых, они также будут заражены нематодами. Но в процессе развития растений у устойчивых сортов число нематод уменьшается по сравнению с восприимчивыми [75].

В течение нескольких десятилетий отмечали различную поражаемость сортов красного клевера. Из них в 30—40-х годах были выведены устойчивые сорта красного клевера Меркур и Резистента, из которых последний получил распространение в южной Швеции, Дании и Англии [90]. Между тем в Швеции были выведены другие сорта клевера с лучшей устойчивостью к стеблевой нематоды [54, 56, 1642]. Из сорта Меркур на Свалёфской станции выведен, например, новый устойчивый сорт Гермес Свалефа, который устойчив также к раку клевера (*Sclerotinia trifoliorum* Erikss.) и, кроме того, зимостоек. Новый сорт Диза Свалефа был выведен из восприимчивого сорта Ультуна, который поражался также раком. Из сорта Ультуна после полиплоидизации был выведен высокоустойчивый сорт Ульва. Последний не только устойчив к стеблевой нематоды и раку клевера, но и отличается высоким урожаем зеленой массы. Кроме того, сорт Ульва характеризуется высоким содержанием протеина, лучшей кормовой ценностью и более высокой выносливостью и зимостойкостью, чем известные до сих пор сорта.

Большое число европейских сортов люцерны сильно поражается стеблевой нематодой. Американские сорта люцерны Немастан, Лахонтан, Талент отличаются высокой устойчивостью. Первые два сорта сохраняют свою устойчивость и в Швеции, но они недостаточно зимостойки. Следует предпринять попытку скрестить устойчивый сорт Лахонтан с хорошо приспособленным шведским сортом Туна [55, 1642]. Многообещающим оказалось также использование турецкого сорта люцерны Кайзери в дальнейшей селекционной работе, так как он, кроме средней устойчивости к нематодам, обладает также достаточной зимостойкостью [55, 1642].

Устойчивые сорта клевера и люцерны при поражении стеблевой нематодой реагируют так же, как и устойчивые сорта овса. Хотя нематоды проникают в растения, но они не могут размножаться в них. Появляются едва заметные вздутия на растениях, что характерно для поражаемых сортов. Однако у зараженных устойчивых сортов часто наблюдается угнетение роста, которое во многих случаях в последующем преодолевается.

Гистологические исследования показали характерную разницу между восприимчивыми сортами клевера и люцерны [54, 55]. У восприимчивых сортов увеличивается клетки паренхимы в части растения, заселенной нематодами, при этом они округляются, сре-

динная пластинка растворяется, вследствие чего разрушается связь между клетками. У устойчивых растений нематоды находятся в небольшой полости паренхимы, причем окружающая ткань сохраняет свою нормальную структуру. Эти признаки более четко выражены у люцерны, чем у красного клевера.

**Листовые нематоды** (*Aphelenchoides* spp.). В условиях ГДР *Aphelenchoides ritzemabosi* поражает различные сорта хризантем в разной степени. Поражаются, например, Мейстерштюк, Районант, Медальон, Оранж букет, Бланш Пуатевен. Слабо поражаются ими устойчивые сорта Мефо, Мажестик, Мадам Обертюр, Делайтфул, Пич Блоссом, Эми Шусмит и др.

У устойчивых сортов побурение пораженных листьев происходит быстрее и сильнее, чем у восприимчивых. Это можно объяснить интенсивным движением самок в ткани листа, накальвающих сотни клеток. Уоллес [1634, 1635] предположил, что усиленное движение самок вызывается недостатком питания. Побурение пораженных тканей связано, вероятно, с окислением полифенола, начавшегося в результате прокола клеток.

Выгода от выращивания устойчивых сортов, получаемая в год возделывания, невелика, но поскольку не происходит размножение нематод, зараженность поля снижается, что благоприятно отражается на возделывании восприимчивой последующей культуры. В ткани листа поражаемых сортов самки передвигаются мало и прокалывают только немногие клетки, но откладывают много яиц.

О различной поражаемости сортов земляники *A. fragariae* см. стр. 320.

## **ИСТРЕБИТЕЛЬНЫЕ МЕРОПРИЯТИЯ**

Для непосредственной борьбы с паразитическими нематодами растений применяются биологический, физический и химический способы. Распределение по категориям отдельных мероприятий может быть иногда предметом дискуссии. В настоящей книге работы по выведению нематодоустойчивых сортов обсуждались, например, уже в разделе профилактических мероприятий, хотя создание нематодоустойчивых сортов картофеля на основе *Solanum tuberosum* ssp. *andigena* происходит планомерно для оздоровления участков, зараженных нематодой, вследствие чего, несомненно, представляет собой прямой способ борьбы.

Некоторые физические приемы борьбы, например очистка семян и посадочного материала, относятся к профилактическим. Однако в настоящей книге они приведены в разделе прямых мероприятий по борьбе.

## **Биологическая борьба**

Под биологической борьбой в узком смысле мы понимаем применение живого организма для активного и непосредственного уменьшения или уничтожения вредных животных и растений [1279].

При этом безразлично, как эти живые организмы размножаются: искусственно ли или в естественных условиях, которые способствуют развитию существующего естественного врага.

Как все другие организмы в природе, паразитические нематоды растений имеют своих естественных врагов. Ими являются прежде всего грибы, простейшие и другие почвообитающие животные. Их использование с целью биологической борьбы находится еще в начальной стадии. Работы по использованию хищных грибов, улавливающих нематод, являются проблемой будущего.

### Применение хищных грибов

Хищные для нематод грибы распространены широко. Они мало специфичны и нападают на различные виды нематод. Поскольку большинство из них могут размножаться, как сапрофиты, на искусственной питательной среде, проведены опыты по добавлению этих грибов в почву для борьбы с паразитическими нематодами растений.

Первые опыты такого рода проведены Линфордом с сотр. [857—860] на Гавайских островах для борьбы с галловой нематодой на ананасах. Затем Даддингтон [287] начал в 1951 г. в Англии обширные серии опытов по использованию хищных грибов для борьбы с нематодами. В полевых опытах на сильно зараженной почве прибавление гриба *Dactylaria thaumasia* приводило, как и в контроле, к полному неурожаю картофеля. Внесение органического удобрения (навоз) значительно улучшило рост и повысило урожай до 100 ц/га. При добавлении к стойловому навозу названных хищных грибов растения имели здоровый вид и дали урожай клубней 250 ц/га. При проверке числа цист в этом варианте обнаружено наибольшее их количество. Даддингтон [289] объяснил это явление интересной гипотезой: хищные грибы наиболее активны вскоре после внесения органического вещества в почву. Позже их активность падает и внесенные грибы в значительной степени погибают. При развитии картофеля на зараженной почве важно, чтобы очень чувствительные к нематоду молодые растения пережили этот период. Возможно, что хищные грибы защищают их от заражения. Молодые растения могут хорошо развиваться, но после гибели хищных грибов мощная корневая система сильно поражается нематодой. Это уже мало вредит растению, и к концу вегетации, несмотря на высокое число цист, рост растений и урожай значительно улучшаются. Растения же, корни которых были сильно заражены уже в первую фазу развития, не могут развить мощную корневую систему, поэтому уменьшается также возможность и для развития большого числа нематод с образованием цист в конце вегетации растений.

В дальнейших опытах с хищными грибами для борьбы с овсяной нематодой Даддингтон [289] смог благодаря зеленому удобрению повысить активность хищных грибов (*Arthrobotrys oligospora* и

*Dactylaria thaumasia*), присутствующих в почве, и тем самым уменьшить число личинок, проникших в корни. Дополнительные опыты показали, что как зеленое удобрение, так и внесение грибов снижает проникновение личинок *Heterodera*, но сочетание этих приемов дает лучшие результаты.

Дютуа и Годфри [300] значительно уменьшили степень заражения растений овса с помощью внесения скошенной травы вместе с хищными грибами (*Arthrobotrys oligospora*, *A. robusta* Dudd.), размноженными на кукурузном агаре, в почву, естественно зараженную *Heterodera avenae*, по сравнению с делянками без внесения гриба. Гриб *A. conoides* не был эффективным.

В СССР Сопрунов и сотр. [1417, 1418] испытывали хищные грибы для борьбы с галловыми нематодами. В вегетационных опытах в сосудах число галлов на корнях огурцов уменьшалось с 23 галлов на каждое растение в необработанном контроле до 0,6 галла при внесении в сосуды грибов родов *Arthrobotrys*, *Dactylaria*, *Dactylella* и *Trichothecium*. Киньшакова [734] отметила уменьшение числа галлов у огурцов до 90% при применении 60 г/м<sup>2</sup> грибного препарата (*Arthrobotrys oligospora*), причем урожай почти удвоился. Шипинова [1401], внося культуры грибов *Trichothecium pravicovi* Sogr., *Arthrobotrys dolioformis* Sogr. и *A. kirghizica* Sogr., уменьшила число галлов на корнях огурцов до 90%. Подобные положительные результаты получили Свешникова и Кондакова [цит. по 511] с *Trichothecium pravicovi* и *Arthrobotrys kirghizica*. Уничтожение нематод возрастает параллельно количеству внесенных спор гриба. Опыты по борьбе с галловой нематодой путем применения хищных грибов проведены Доу [275]. При этом внесение органического удобрения в виде компоста снизило популяцию *Pratylenchus penetrans* до 79,9% (контроль: 306,7 экземпляра на 100 см<sup>3</sup> почвы), навоза — до 40,7% и зеленого удобрения (смесь гороха и бобов) — до 21,2%, в то время как сочетание органического удобрения с культурой гриба (*Arthrobotrys conoides* на кукурузной сечке) снизило популяцию *Pratylenchus* до 4,6; 5,9 и 2,3% соответственно. Более сильное действие зеленого удобрения и навоза по сравнению с компостом, возможно, обусловлено высоким содержанием легко разлагающегося вещества.

Среди этих многочисленных опытов имеется сообщение о неудачных опытах по борьбе. Так, Манко [933] не добился снижения поражения галловой нематодой томатов и бамии при внесении хищных грибов (*Arthrobotrys*, *Dactylaria*, *Dactylella*). Конечно, внесение некоторых видов грибов удлиняло вегетацию зараженных растений.

Результаты проведенных до сих пор исследований не вызывают сомнений в значении хищных грибов как улавливателей нематод. Их действие, очевидно, зависит от определенных окружающих условий. Особое значение при этом принадлежит органическому веществу. Почвы, хорошо обеспеченные легко разлагающимся органическим веществом, создают наилучшие условия для эффективного действия хищных грибов. Этому косвенному биологическому

воздействию на паразитических нематод растений в настоящее время придают большее значение, чем прямой борьбе путем внесения спор грибов в почву. Еще нужно выяснить ряд вопросов, в особенности относящихся к поведению хищных грибов в естественном биоценозе почвы и их взаимоотношению с почвенной микрофлорой, прежде чем можно будет выработать перспективные и надежные прямые способы борьбы [1207].

### Применение специфически действующих враждебных растений

Выше уже указывалось (см. стр. 82), что враждебные растения в оздоравливающем севообороте могут иметь значение. Выведение устойчивых сортов картофеля на основе *Solanum tuberosum* subsp. *andigena* является примером действия враждебных растений против картофельной нематоды. Одноразовое возделывание таких сортов может снизить популяцию нематоды в почве до  $\frac{1}{10}$  первоначального числа яиц и личинок (см. стр. 95).

Враждебными растениями для свекловичной цистообразующей нематоды считаются люцерна, кукуруза, рожь, цикорий и лук. Согласно нашим исследованиям, снижающее действие у них не столь сильное, как устойчивых сортов картофеля против картофельной цистообразующей нематоды. Поэтому возникает вопрос, является ли обоснованным название «враждебное растение» для названных видов. Необходимо провести дополнительные исследования по этой проблеме.

Некоторые виды растений влияют угнетающе на развитие или убивают нематод, находящихся в корнях. Интересными в этом отношении являются бархатцы (*Tagetes erecta* L., *T. patula* L. и *T. minuta* L.). Голландскими цветоводами установлено, что после выращивания *Tagetes erecta* L. уменьшается гниль корней у следующих за ними нарциссов. Слотвег отметил, что причиной гнили корней является поражение их нематодой *Pratylenchus penetrans*. Остенбринк и сотр. [1079] наблюдали снижение популяции *Pratylenchus* (*P. penetrans* и *P. crenatus*) на 90% после возделывания *Tagetes patula* L. Нами также установлено, что виды *Pratylenchus* очень сильно реагируют на возделывание бархатцев.

Таблица 8

Динамика популяции <i>Pratylenchus penetrans</i> Tagetes (1958—1960)	под влиянием видов				
	Исходная зараженность	После черного пара	После <i>Tagetes erecta</i>	После <i>Tagetes patula</i>	После <i>Vicia faba</i>
Число особей на 100 см <sup>3</sup> %	71 100	27 38,0	7 9,9	1 1,4	1092 1538

Одноразовое возделывание бархатцев, особенно *T. patula* L., уменьшает популяцию *Pr. penetrans* весьма значительно, а конские

бобы (*Vicia faba* L.), наоборот, чрезвычайно повышают популяцию нематоды по сравнению с исходной зараженностью. При испытании последельствия возделывания бархатцев на *Pratylenchus penetrans* оказалось, что одноразовый последующий посев конских бобов вновь повышает популяцию *Pratylenchus* до исходной величины. При последующем возделывании растений, которые слабо влияют на размножение *Pr. penetrans*, можно доказать благоприятное влияние бархатцев в последующие три года [1067—1070].

Уменьшение популяции *Pratylenchus* приводит к повышению урожая. В опытах Остенбринка [1067] посев *Tagetes patula* L. в качестве предшественника на почве, зараженной *Pratylenchus crenatus*, позволял всегда получать повышенный урожай по сравнению с шестью культурными растениями (свекла, горох, овес, клеверо-злаковая смесь, картофель и морковь) и паром. Многолетний урожай варьировал у свеклы от 22 до 47%, у гороха от 20 до 42%, у овса от 25 до 51%, клеверо-злаковой смеси от 15 до 30%, у картофеля и моркови от 2 до 21% и у *Tagetes patula* L. от 9 до 40%.

Практическое применение возделывания бархатцев Остенбринк [1067—1070] считает возможным в питомниках древесных культур и на рассадных грядах один раз в 3—4 года при возделывании ценных растений и каждый второй год, если корни этих растений практически должны быть свободны от *Pratylenchus*. Благоприятное влияние оказывает возделывание бархатцев время от времени вокруг растущих деревьев или между рядами земляники. Не следует забывать об использовании их в розариях и садах, в которых розы и другие древесные растения могут поражаться *Pratylenchus*. Для того чтобы добиться нематодцидного действия, период вегетации *Tagetes* должен продолжаться 3—4 месяца.

Сильное подавляющее действие на нематод оказывают сами растущие растения, а не продукты разложения корней бархатцев. Уленброк и Бийло [1604] выделяли активное вещество из корней и определили его как  $\alpha$ -тертиэнил. В воздушносухих корнях *Tagetes erecta* содержится от 0,1 до 1% этого вещества. Производство и применение  $\alpha$ -тертиэнила как нематодцида невозможно из-за его высокой стоимости.

Действие видов *Tagetes* не столь сильно в отношении эктопаразитических нематод корней, как против *Pratylenchus*. Некоторое действие установлено для *Trichodorus*, *Tylenchorhynchus*, *Paratylenchus* и *Rotylenchus*, хотя они не влияют на другие роды или виды нематод, например *Hemicycliophora similis*, *Paralongidorus maximus* и *Xiphinema diversicaudatum*. Иногда бархатцы считаются хорошими растениями-хозяевами, которые могут поражаться [818, 1079, 1494—1496].

Проведено мало опытов по влиянию видов *Tagetes* на *H. rostochiensis*. Согласно данным Хеслинга, Павельска и Шеферда [590], корневые выделения бархатцев действовали на вылупливание личинок или стимулирующе, или угнетающе. При возделывании бархатцев в течение четырех месяцев установлено незначительное

уменьшение популяции картофельной нематоды [1048]. В неопубликованных исследованиях автора при совместном возделывании *Tagetes patula* и картофеля, хотя и наступало незначительное уменьшение популяции нематоды, но одновременно наблюдалось угнетение роста у картофеля.

Известное подавляющее действие видов *Tagetes* может быть в отношении отдельных видов *Meloidogyne*, например *M. incognita* и *M. javanica*. Однако Даултон и Куртис [212] не могли достигнуть уменьшения *M. javanica*, внося 200 мг/л  $\alpha$ -тертиэнила в зараженную почву. Не действовали бархатцы против *M. hapla* и *M. arenaria* [462].

Такое же действие оказывает спаржа (*Asparagus officinalis* L.) на *Trichodorus christiei*, одну из опасных эктопаразитических корневых нематод [1253]. Корни спаржи даже на ранних стадиях не заражаются *Trichodorus*, а когда корни становятся мясистыми, популяция нематоды быстро угнетается. Под влиянием спаржи популяция *Trichodorus* держится не больше 40—50 дней. Если томаты, которые обычно сильно поражаются *Tr. christiei*, растут в одном горшке вместе со спаржей, то они поражаются или слабо, или совсем не поражаются. Сок из корней спаржи убивает нематод при концентрации 1 : 10. Токсичным веществом в корнях спаржи является гликозид, который, вероятно, очень угнетает холинэстеразную активность нематод [1248].

Конечно, не все эктопаразитические корневые нематоды угнетаются подобным образом, как *T. christiei*. Спаржа может заражаться и повреждаться *Paralongidorus maximus* [748, 1494, 1496]. Из этого следует, что или *P. maximus* нечувствителен к токсическим выделениям растений, или не все сорта спаржи обладают нематцидным свойством [1494—1496].

Раньше враждебным растением считались виды кроталарии, особенно *C. spectabilis* Roth., которая, по-видимому, оказывает известное нематцидное действие против галловых нематод и *Radopholus similis*.

Брюква (*Brassica napus* L. var. *napobrassica* Reichb.) угнетающе действует на корневых эндопаразитических нематод (*Radopholus similis*). Эту нематоду привлекают корни кукурузы, и она сильно поражает их.

Но если кукуруза возделывается вместе с брюквой, то нематоды не появляются в почве. Корни кукурузы не поражаются, если она высевается после брюквы [Вердт, цит. по 141].

Запаханная малина сильно уменьшает популяцию *Longidorus elongatus*, что объясняется токсическим действием танинов и полифенолов, содержащихся в растениях [1015].

Интересны также результаты опытов Сейра, Патрика и Торпа [1305], которые обнаружили в продуктах разложения остатков ржи и тимофеевки нематцидное вещество, действующее избирательно. Оно было токсично против *Meloidogyne incognita* и *Pratylenchus penetrans*, но не действовало на сапрозойных нематод, поскольку



применялась незначительная концентрация. Действующий компонент был обнаружен в экстракте масляной кислоты, химический состав и нематцидная активность которого идентичны составу и активности химически чистой масляной кислоты. Как масляная кислота, так и ее экстракт нематцидны только при pH от 4,0 до 5,3. Отсутствие токсичности против сапрозойных нематод может быть объяснено тем, что они обитают больше в среде, где эта кислота имеется в большом количестве.

### Применение ловчих растений

В большинстве проводимых до сих пор опытов с ловчими растениями использовали поражающиеся виды растений, которые умирают или уничтожаются перед завершением развития нематод или перед их размножением.

Кюн [806, 807] первым начал возделывать ловчие растения для борьбы с нематодами. Он высевал рапс на полях, зараженных свекловичной цистообразующей нематодой, и запахивал его перед завершением развития внедрившихся нематод. Эти опыты повторялись много раз.

Однако опыты Кюна с ловчими растениями не могли быть успешными, так как имели много недостатков.

Из-за выращивания ловчих растений поля нельзя использовать полностью для возделывания рентабельных культур, так как от посева до заделки ловчих растений необходимо 4—5 недель вегетационного периода. При многократном пересеве ловчих растений практически теряется весь год, причем не достигается полное освобождение почвы от нематод. Ловчие растения побуждают к вылупливанню только часть личинок, которые покидают цисты. Оставшихся в цистах личинок в большинстве случаев вполне достаточно, чтобы последующие растения-хозяева восстановили снова популяцию. Следует отметить, что часто эффект действия ловчих растений искажается, если по какой-либо причине упущен правильный срок их уничтожения.

Вышеупомянутый недостаток может быть уменьшен, если использовать ловчие растения, которые не дают развиваться нематодам.

Например, ночную фиалку (*Hesperis matronalis* L.) высаживают для борьбы с *Heterodera schachtii* [992], так как это растение действует как нематодоустойчивый сорт картофеля на картофельную нематоду (действие враждебного растения). Конечно, применение таких хозяйственно малоценных растений, как *H. matronalis*, едва ли может быть рекомендовано.

Очень ранняя посадка раннего картофеля, когда уборка его проводится до завершения развития нематод (см. стр. 88) в основном является методом ловчего растения.

## Физические методы

### *Применение высокой температуры*

Применение высокой температуры для уничтожения нематод является одним из способов борьбы, часто применяющихся в садовой практике. Она может проводиться в различных формах.

**Обработка почвы.** Обычной формой обработки почвы высокой температурой является пропаривание. В овощеводстве оно применяется для уничтожения вредителей, возбудителей болезней и сорняков, находящихся в почве. Пропаривание проводят различными приспособлениями (паровой котел, паровые вилы, паровая борона).

При этом почва не должна быть слишком тяжелой и холодной, а также сырой и сухой. Первые три качества обуславливают ухудшение структуры почвы, требуют много энергии и этим удорожают пропаривание. При слишком сухой почве пропаривание может быть неэффективным. Особенно это проявляется при наличии цистообразующих нематод, так как содержимое сухих цист устойчиво к высоким температурам по сравнению с влажными. Энгельман [316] доказал, что содержимое цист картофельной нематоды в сухой почве повреждается при 70° и погибает при 90°C, в то время как цисты из сырой почвы погибают уже при 60°C (при экспозиции 10 час.). Подобные результаты получили в своих опытах Штельтер и Мёллер [1464]. Обработка почвы при температуре 90°C в течение часа не дала полной гибели личинок и яиц в сухих цистах. Наоборот, для влажных цист достаточно было температуры 60°C и экспозиции 30 мин.

Галловые нематоды погибают при экспозиции 20 мин. при температуре выше 90°C.

Недавно было проведено пропаривание с поверхности больших площадей в теплицах. Пар был подан под полиэтиленовую пленку, которая по краям засыпалась почвой. Длительность пропаривания 10 час., глубина обеззараживания достигала 20—30 см. Необходимо считаться с повторным заселением обеззараженного грунта из более глубоких слоев.

В Болгарии для борьбы с галловой нематодой в различных хозяйствах применяют горячую воду из термальных источников. Зараженные участки дважды затопляют горячей водой. Там, где температура термальных источников приближается к 100°C, получают хорошие результаты, при температуре от 70 до 75°C — неудовлетворительные результаты. Поскольку обработка горячей водой приводит к заилению почвы, в последние годы многие хозяйства перешли к чередованию с обеззараживанием почвы химическими веществами.

**Обработка растений горячей или теплой водой.** Обработка растений горячей или теплой водой широко применяется для определенного растительного материала. Трудность этого метода заключается в том, что термическая точка гибели нематод варьирует в зависимости от вида и стадии развития. Кроме того, выносливость

вида растения к высоким температурам может быть различной и дополнительное влияние оказывают возраст, состояние развития и другие факторы. Если между термической точкой гибели нематод и растений имеется большая разница, то обработка горячей водой безопасна. При незначительном различии критической точки гибели нематод и растений требуется тщательный контроль за температурой.

Первая описанная в литературе обработка горячей водой живых частей растений для борьбы с нематодами была проведена Марциновской [935]. Она обрабатывала растения бегонии и папоротника (5 мин. при 50°C), чтобы убить *Aphelenchoides fragariae* (называвшийся в то время *Aphelenchus ormerodis*). Несколько лет спустя Кобб [165] сообщил, что цитрусовая нематода (*Tylenchulus semipenetrans*) погибает при обработке горячей водой 54 и 60°C, тогда как корни цитрусовых при этих температурах не повреждаются. Первый успешный опыт по уничтожению стеблевой нематоды (*Ditylenchus dipsaci*) проведен Ремсботтом [1178] на луковицах нарциссов (2—4 часа при 43,3°C). Затем Хьюитт [594] также вызвал гибель нематод обработкой горячей водой 49°C (1; 3 и 6 час.), но при массовом повреждении луковиц нарциссов. После этих первых исследований появилось много работ по обработке горячей водой растительного материала, пораженного нематодами.

При закладке лука осенью на хранение рекомендуется провести обработку его теплой водой 43,5°C (2 часа) против стеблевой нематоды [1423]. Обработка теплой водой может с успехом применяться также для обеззараживания лука-шалота, зараженного стеблевой нематодой. Обработка проводится в течение 2 час. при 43,5—44°C, 1½ часа при 45° или 1 час при 46°C. Повреждений или влияния на прорастание не наблюдалось [95].

Луковицы нарциссов можно освободить от стеблевой нематоды погружением на 3—4 часа в воду при 43—44°C. Часто рекомендуемое предварительное замачивание в течение 2—4 час. в тепловатой воде (30°C) [527] может привести к «акклиматизации» нематод к температуре, что снижает степень их гибели при обработке горячей водой. Напротив, хранение луковиц нарциссов после обработки при повышенной температуре (до 30°C) усиливает ее эффективность. Обработку горячей водой следует проводить до начала роста корней, так как иначе можно вызвать повреждение.

В США добавление формалина к горячей воде дало хорошие результаты. Незначительное нематотическое действие формалина проявилось при низких температурах, с повышением температуры оно возрастает. Прибавляемое количество формалина должно составить около 0,5% 40%-ного раствора формальдегида [198].

У луковиц и корневищ ирисов обработка в течение 3 час. теплой водой (43,3°C) с добавлением 0,5% формалина вызывала гибель *Ditylenchus destructor*. Вместо формалина можно добавлять также ртутьсодержащие протравители (0,25%). Этим можно уменьшить период обработки на 1—1½ часа.

Обработка горячей водой имеет значение при нематодных заболеваниях не только лукович и клубней растений, но и кустов.

Для уничтожения *Ditylenchus dipsaci* в землянике рекомендуется обработка горячей водой в течение 7 мин. при 46°C [Стэниленд, цит. по 1422]. Данилов [209] в СССР обработкой в течение 4 час. теплой водой (42°C) растений земляники получил 100% -ную гибель нематод, без повреждения растений.

Для борьбы со стеблевой нематодой на морознике (*Helleborus*) обработка теплой водой (60 мин. при 42°C) вполне возможна. В специализированных хозяйствах ГДР при размножении морозника этот метод испытывали в сочетании с органическими фосфорными препаратами (тинокс, Би-58 и концентратом вофатокса) и получили неудовлетворительные результаты. Растения морозника после извлечения из почвы обмывают и после обработки теплой водой высаживают в пропаренную почву (сообщение Менде).

Обработка горячей водой часто применялась также для борьбы с листовыми нематодами, особенно с *Aphelenchoides ritzemabosi* и *A. fragariae*, на маточных растениях земляники и хризантем. Листовые нематоды могут оставаться в черенках хризантем, если маточные растения погружают на 5 мин. в воду при 46°C. При этом важно, чтобы побеги и корни маточных растений были укорочены до 15 см или 10—12 см и растения после обработки высажены в свободную от нематод почву [1341, 1435]. Так как при погружении растений происходит охлаждение воды, она должна дополнительно подогреваться добавлением горячей воды. Для проведения обработки вода должна иметь температуру 48°C, а после окончания погружения 46°C в течение 5½ мин. [Бриден, цит. по 1422]. Вместо кратковременной обработки названными температурами можно проводить обработку теплой водой (43,5°C) в течение 20—30 мин. [610]. Некоторые сорта хризантем эту обработку переносят лучше [Бриден, цит. по 1422].

Для борьбы с листовыми нематодами на землянике рекомендуют погружать растения на 10—15 мин. при 46—47°C. Погружение в воду при 49°C надземной части горшечных молодых растений на 20 мин. [111] освобождало материал от нематод. Сорта земляники различны по чувствительности, так что перед обработкой большого количества растений необходимо установить по отдельным растениям реакцию сорта. Относительно хорошо переносят обработку маточные растения, находящиеся в периоде покоя.

Борьба с *A. fragariae* на лилиях (*Lilium longiflorum* Thunb и *Lilium* spp.) горячей водой (43,5°C) в течение 1 часа, как рекомендовано американскими авторами, невозможна для большинства голландских видов и сортов, так как они не переносят такой температуры. Муллер [1007] установил, что при температуре 43,5°C возможна надежная борьба с листовой нематодой (*A. fragariae*), если период обработки удлинен, например, до 6 час. при 36°C, 5 час. при 37°C, 3 час. при 38°, 2 час. при 39° или 40° и 1 часа при 41°C.

Различные исследования показывают, что хризантемная нематода *A. ritzemabosi*, очевидно, переносит более высокую температуру, чем земляничная *A. fragariae* [144]. Поэтому при температуре 42°C для гибели *A. fragariae* нужен 1 час, а для *A. ritzemabosi* — 5 час. (рис. 27).

Погружение подвоя яблонь (Ист Моллинг VII и IX) на 30 мин. в воду при 46,1—46,7°C [81] убивает *Pratylenchus penetrans* в корнях. Последующая обработка холодной водой предотвращает или уменьшает повреждение растений. Обработку рекомендуется проводить в январе и растения перед и после обработки хранить при 1,1—3,3°C.

Для уничтожения *P. penetrans* и *Meloidogyne hapla* в корнях земляники можно проводить обработку их горячей водой. Пригодные критерии обработки установлены Гохином и Мак-Грюю [455]: 17½ мин. при 49,4°C, 7½ мин. при 51°, 3 мин. при 52,8°, 1 мин. при 54,4°C.

Необходимо, чтобы обработка происходила в стадии покоя и заканчивалась обработкой холодной водой.

Для борьбы с ландышевой нематодой (*Pratylenchus convallariae*) эффективна обработка горячей водой проростков ландышей. Лучшая продолжительность обработки 60 мин. при 43° или 30 мин. при 45°C [120, 369].

Риккерт [1222] обработкой в течение 15 мин. при 42,5°C достиг 94% эффективности. Для ландышей необходима последующая обработка холодной водой (10 мин.).

В настоящее время на Кубе проводят в большом масштабе обработку горячей водой корневищ бананов для борьбы с *Radopholus similis*.

Этим способом (20 мин. при 55°C), разработанным Блейком [74], уничтожают *R. similis*, *Helicotylenchus* spp. и *Meloidogyne* spp. в корневищах и корнях бананов [113].

Для борьбы с галловыми нематодами у растений с мясистыми корнями, луковицами и клубнями рекомендуется температура 46,6—48,9°C и период погружения ½—1 час, в зависимости от вида растения [141].

Обработка горячей водой клубней бегоний (1 час при 45° или 30 мин. при 48°C) уничтожает все стадии галловой нематоды *Meloidogyne arenaria* [392].

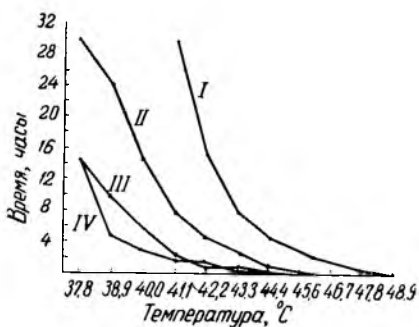


Рис. 27. Влияние различной температуры воды на точку гибели *Aphelenchoides* spp. [144]:

I — *A. besseyi* (с земляники N. C.); II — *A. ritzemabosi* (с хризантемы); III — *A. fragariae* (с земляники Mass.); IV — *A. fragariae* (с бегонии).

## Применение электричества

Применение электрического тока для борьбы с нематодами еще находится в стадии опытов. Наряду с удачными опытами по использованию тока высокого напряжения имеются и отрицательные результаты.

Ван ден Бранде и Жийяр [84] использовали электрический ток в качестве источника энергии для нагревания почвы. Применение двух проволочных сеток (одна на глубине 20—30 см и другая в поверхностном слое до 5 см), соединенных с источником энергии, оказалось целесообразным [391]. Расход тока составлял 300 вт/час/м<sup>2</sup> на каждую сетку. Летальная температура для галловой нематоды достигалась в течение 10—32 час., в зависимости от времени года, типа почвы и глубины. Минимальная температура 50°C, необходимая для гибели нематод, должна действовать один час. Этот способ дешевле пропаривания почвы, но пригоден только для маленьких участков.

## Влияние гамма-лучей, ультрафиолетовых лучей и ультразвука

Использование радиоактивных лучей (гамма-лучей) для уничтожения нематод имеет скорее теоретическое, чем практическое значение. Многочисленные исследования и опыты в различных странах показали, что полная гибель нематод достигается при очень высокой дозе лучей. Однако при использовании очень небольшой дозы возможны стерилизация и вследствие этого относительное уменьшение популяции [1017, 1019].

У *Pratylenchus penetrans* полная гибель наступает при дозе лучей свыше 1 млн. р, в то время как 40 000 р уже вызывает полную стерильность. Для ограничения размножения галловых нематод необходимо 180 000 р, а для полного уничтожения — 640 000 р. Для гибели картофельной нематоды также требуются высокие дозы [1693].

Состояние активности нематод играет решающую роль в чувствительности к лучам. Например, активные личинки картофельной нематоды значительно сильнее повреждаются, чем находящиеся в состоянии покоя [1657].

Практическая возможность употребления радиоактивных лучей для борьбы с нематодами представляет небольшую ценность. Облучение нематод в почве до глубины 30 см требует такого сильного источника, что его изоляцию технически трудно обеспечить. Облучение пораженных растений для уничтожения нематод также невозможно, так как растения более чувствительны к гамма- или рентгеновским лучам, чем нематоды [1019, 1693].

Ориентировочные исследования по действию ультрафиолетовых лучей на стеблевую нематоду (*Ditylenchus dipsaci*) провели Грин и Вебстер [530]. Они обрабатывали взвесь личинок четвертой ста-

дии ультрафиолетовыми лучами с длиной волны 254 нм. При дозах до 16 вт/мин/см<sup>2</sup> облученные нематоды после инокуляции в луке развивались нормально. Доза свыше 16 вт/мин/см<sup>2</sup> уменьшала размножение, при 50 вт/мин/см<sup>2</sup> оно совсем прекращалось. При увеличении дозы до 250 вт/мин/см<sup>2</sup> движение замедлялось и прекращалось совсем при 15 000 вт/мин/см<sup>2</sup>. При 30 000 вт/мин/см<sup>2</sup> нематоды лопались, при 80 000 вт/мин/см<sup>2</sup> они почти все были разорваны.

Личинки *Heterodera rostochiensis* и *H. schachtii* ведут себя при облучении так же, как и *D. dipsaci*, только разрывов бывает меньше [694, 695].

В разное время были проведены исследования по использованию ультразвука для уничтожения нематод. Результаты проведенных до сих пор опытов показали, что нематоды относительно высоко устойчивы к действию ультразвука. При воздействии ультразвуком на неповрежденные цисты даже при длительном периоде обработки и высокой силе звука не было достигнуто успеха [714]. Поэтому возможность использования ультразвука для борьбы с нематодами следует считать пока несвоевременной и не имеющей значения.

#### *Затопление полей и вымачивание растительного материала*

Затопление зараженных нематодами полей в целях борьбы было испытано различными исследователями. Браун [94] установил, что многомесячное затопление хотя и убивает личинок галловых нематод, но не убивает яиц. Так, после одногодичного затопления галлы образовывались на корнях томатов и только после 22½ месяцев экспозиции не наблюдалось галлообразования. Однако такие продолжительные периоды непригодны в хозяйственных условиях для практической борьбы.

Трехнедельное затопление значительно снизило степень заражения стеблевой нематодой свеклы [514].

Вымачивание зараженного нематодами растительного материала в большинстве случаев дает удовлетворительные результаты. Оно основано на таком же принципе, как и применение различных методов выделения нематод, например воронкой Бермана или в чашке Остенбринка (см. стр. 347). Пораженные растения упаковывают в проволочные корзины или сита и ставят в наполненную водой бочку на несколько кирпичей. Активные нематоды выходят из растений в окружающую воду и опускаются на дно. Вышедшие нематоды удаляют ежедневной сменой воды.

Трех-четырёхдневное вымачивание освобождает от нематод лук-севок и зубки чеснока [1138, 1511]. Этим методом Данилов [209] получил хороший результат по освобождению растений земляники от *Ditylenchus dipsaci*, когда растения вымачивались 5 дней.

## Обмывка и очистка щетками клубней картофеля

Для предотвращения распространения цист картофельной нематоды с клубнями в некоторых странах пропагандируется обмывка или очистка щетками клубней. В Шотландии сконструировано специальное приспособление для мытья клубней, которое работает весьма эффективно. Клубни помещают в воду в промывочное отделение, где их промывают сильной струей воды, одновременно поворачивают и моют с помощью вращающихся валцов с резиновой щеткой. Затем клубни погружают в бочку с раствором фунгицида и после этого промывают под душем. Лишнюю воду с клубней удаляют губчатыми резиновыми вальцами [901, 902]. Несмотря на дезинфекцию клубней в растворе фунгицида, обработанные клубни часто поражаются мокрой гнилью. На основании этого в других странах обмывке предпочитают сухую очистку клубней щетками.

В ГДР сконструирована машина для очистки картофеля щетками КВ 10 (рис. 28), которая с успехом применяется в ряде хозяйств. Очистка клубней проводится десятью следующими одна за другой вальцеподобными круглыми щетками из дедерона (диаметр 20 см, длина 100 см), которые одновременно и транспортируют картофель в машину. Число оборотов щеток можно регулировать от 150 до 250 в 1 мин. Машина работает от электромотора мощностью 1,5 вт. Благодаря дедероновому покрову щеток (рис. 29) эффективность очистки повышается. Производительность машины 5—7 т/час.

Эффект очистки в большой степени зависит от состояния прилипшей почвы. При уборке урожая в сухую погоду и с песчаной почвы собранные клубни картофеля легко и хорошо очищаются. Очистка клубней часто невозможна, если они убраны с глинистой почвы и при дождливой погоде.



Рис. 28. Машина КВ 10 для очистки картофеля щетками.

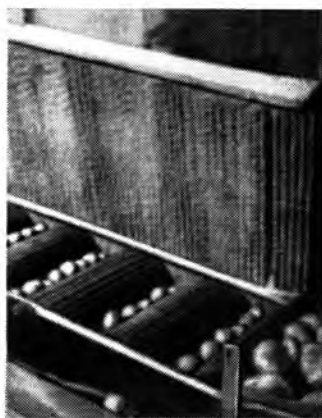


Рис. 29. Щеточный механизм машины КВ 10.



## Очистка семенного материала

Механическая очистка семенного материала в отдельных случаях может предотвратить дальнейшее распространение паразитических нематод растений. Известным примером является полное исчезновение пшеничной нематоды (*Anguina tritici*) в странах, где очистка семян является обязательной. Галлы нематоды, которые значительно мельче зерен пшеницы, легко удаляются современными машинами для очистки семян.

Значительно труднее путем очистки семян удалить стеблевую нематоду (*Ditylenchus dipsaci*) из семян люцерны или клевера, так как нематоды содержатся не только в остатках, например, листьев и стеблей, а часто также под семенной оболочкой. То же самое относится к видам *Aphelenchoides*.

## Применение химических средств

В последние годы было проведено успешное изыскание химических средств для борьбы с нематодами<sup>1</sup>. В отношении многих культурных растений химическая обработка является обычным приемом, без чего возделывание этих культур (хризантемы и другие декоративные растения) может стать нерентабельным. В большинстве садоводческих хозяйств химическая борьба с листовыми нематодами оказывала быстрое и эффективное действие. Борьба с нематодами, паразитирующими в корнях, связана с очень большими трудностями и затратами. Предпосылками мероприятий по борьбе являются: наличие эффективных препаратов, правильное их применение и рентабельность.

Нематоды вообще часто бывают устойчивыми к большинству химикатов. Кутикула нематод, так же как и оболочка яиц, служит хорошим защитным покровом, но у личинок и взрослых нематод она не является совершенной, так как яд может проникнуть через ротовое отверстие на голове. Яйца защищены лучше и бороться с ними очень трудно, особенно когда они находятся в цистах.

## Применение нематостатических веществ

Среди нематостатических соединений, которые обладают убивающим действием, в последние годы иногда для борьбы с нематодами применяются так называемые нематостатические вещества. К этим соединениям относятся те, которые угнетают развитие нематод в растении. Согласно советским исследованиям, как нематостатические соединения против галловых нематод известны растворы ам-

<sup>1</sup> В книге приведены препараты, большая часть которых не применяется в СССР. Для борьбы с нематодами в Советском Союзе на 1972 г. разрешены препараты № 23, немагон, ДДБ, ДД (препарат № 93), бромистый метил, дихлорэтан, тиазон (милон), карбатюон. — *Прим. ред.*

миачной селитры, роданистый калий и салициловокислый натрий. Когда вегетирующие растения огурцов или томатов поливали растворами этих веществ (0,25%—1%), на их корнях развивалось меньше галлов и самки, находящиеся в небольших галлах, продуцировали значительно меньше яиц, чем в контроле [1579, 1580, 1594].

По данным Турлыгиной [1597], растения томатов, обработанные аммиачной селитрой 3 раза с интервалом в 10 дней, были поражены галловой нематодой в зависимости от сорта на 10—15%, тогда как в контроле — на 70—75%. Число галлов на 1 см длины корня снизилось с 0,8—0,95 до 0,18—0,3. У сорта Бизон галлы в обработанных растениях были меньше, чем в контроле. Самок в галлах одинакового размера также было меньше, причем они не достигали величины контрольных (0,935—1,071 мм : 1,360 мм длины). Среднее число яиц в яйцевом мешке равнялось 350—400 или 125—168,5 (в зависимости от сорта). Турлыгина одновременно констатировала в галлах обработанных растений повышение содержания аммиака, что она связывает с уменьшением числа самок. О механизме действия данные пока отсутствуют.

Внесение хлористого калия в почву (5 раз за вегетационный период по 100 кг/га) уменьшает число яиц в яйцевых мешках примерно на 50% по сравнению с необработанным контролем [1580].

### *Применение нематицидов*

Большинство найденных нематицидных соединений, имеющих в продаже в настоящее время, предназначены для обработки почвы. За немногим исключением они обладают более или менее выраженной фитотоксичностью, которая вынуждает соблюдать многодневный период дегазации. Среди них имеется ряд соединений, с помощью которых возможна борьба с паразитическими нематодами в живой растительной ткани. Создание нематицидов для обработки как почвы, так и растений в последние годы достигло значительного прогресса, но он отнюдь не закончен. Поэтому можно сделать только краткий обзор.

### *Борьба с нематодами в растениях (обработка растений)*

Борьбу с нематодами в вегетирующих растениях или в семенах и посадочном материале можно проводить различными способами. Самым распространенным является применение органических фосфорных соединений для борьбы с листовыми и стеблевыми нематодами. Борьба с корневыми нематодами обработкой надземных частей растений находится еще в стадии изучения. Наиболее часто нематициды применяются для обеззараживания семян и посадочного материала.

## Борьба со стеблевыми и листовыми нематодами в вегетирующих растениях

Для борьбы с паразитическими нематодами листьев и стебля применяются преимущественно органические фосфорные соединения. Важнейшие соединения, или препараты, даны ниже.

Большинство органических фосфорных препаратов в концентрированной форме обладает высокой острой токсичностью. При их применении нужно соблюдать ряд предосторожностей (также при низких концентрациях).

Важнейшими мерами предосторожности являются следующие:

1. Обязательное соблюдение правил предосторожности по применению, изданных фирмой. Ими предусматривается употребление противогазов, защитных очков, защитной одежды, резиновых перчаток, сапог и т. д.

2. Во время работы с органическими фосфорными препаратами нельзя есть, пить и курить.

3. Не протирать засоренных сопел, продувая их ртом.

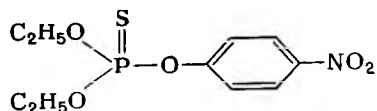
4. Немедленно обмыть части тела, пришедшие в соприкосновение с препаратом.

5. Очистить защитную одежду, а пустую тару и неиспользованные остатки глубоко закопать.

6. Препараты на основе органических фосфорных соединений должны содержаться под замком.

Из-за небрежного или неправильного обращения может наступить отравление. Следует иметь в виду, что производные фосфорной кислоты могут попадать в организм человека при дыхании (ингаляция), с пищей (через рот) и через кожу. При наступлении признаков отравления (головная боль, желудочные явления, слюнотечение; при тяжелом отравлении — рвота, понос, удушье, судороги и потеря сознания) нужно немедленно вызвать врача. До прибытия врача потерпевшего нужно вынести на свежий воздух и тепло укрыть. Ни в коем случае не следует давать молоко; рекомендуется давать разбавленный водой крепкий этиловый спирт.

**Паратион и метилпаратион**<sup>1</sup>. Химический состав паратиона — 0,0-диэтил-О-(4-нитрофенил)тиофосфат со структурной формулой



Среди диэтиловых соединений, которые, например, входят в состав Е-605 forte (Байер) (смесь двух изомеров. — *Прим. ред.*), имеются менее токсичные диметиловые соединения, в частности метилпаратион. В ГДР в продаже имеется только препарат на основе метилпаратиона. Его токсичность для теплокровных зависит от содержания действующего вещества. Препарат с содержанием дейст-

<sup>1</sup> Паратион аналогичен советскому препарату тиофос, а метилпаратион — метафосу. В СССР применение тиофоса и метафоса запрещено. — *Прим. ред.*

вующего вещества 15% и выше входит в группу ядов 1, например вофатокс-концентрат 50 и вофатокс-смачивающийся порошок 30 (VEB Farbenfabrik Wolfen). Препарат с действующим веществом менее 15% относится к группе ядов 2, например масляная эмульсия вофатокса и вофатокс-смачивающийся порошок, в то время как вофатокс-дуст — к группе ядов 3.

Препараты на основе паратиона или метилпаратиона обладают проникающим действием, благодаря чему поражают нематод, находящихся в ткани растений. Гибель происходит, вероятно, так же, как у насекомых и теплокровных, т. е. путем подавления активности ацетилхолинэстеразы. Яйца нематод, находящиеся в ткани растений, не уничтожаются паратионом. Для поражения личинок, вылупившихся из яиц, опрыскивания необходимо повторять несколько раз. При борьбе с листовыми нематодами следует рекомендовать высокие концентрации, как при борьбе с насекомыми (например, наименьшая 0,1% для вофатокс-смачивающийся порошок 30), поскольку растения их переносят. Повышение концентрации необходимо, так как листовые нематоды при низких дозировках часто не погибают, а лишь временно парализованы.

При применении паратиона нужна осторожность, так как большинство видов или сортов растений являются чувствительными, например филодендрон, эхеверия, монстера, глосиния, антуриум, кальцеолярия, толстянка, сорта хризантем Бланш Пуатвен (Blanche Poitevine), Суперлатив (Superlative), Уильям Тернер (William Turner).

Большой успех достигнут при борьбе с хризантемной листовой нематодой и стеблевыми нематодами препаратами паратиона. Вид растения, погода и другие факторы часто влияют на эффективность действия препарата.

Для борьбы с полеганием табака, вызываемого стеблевой нематодой, эффективным было опрыскивание E-605 forte (0,1%) через 1—2 недели с повторением через 8—14 дней [1549]. Стеблевая нематода на ржи может быть уничтожена только высокими дозами (10 л/м<sup>2</sup> 0,5% E-605 f) [419].

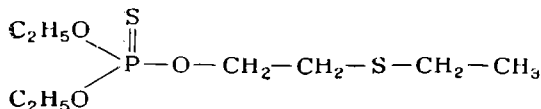
Недавно для борьбы с нематодами был применен паратион в гранулированной форме. Хээнер и Бюрги [614] проводили опыливание препаратом экатокс в дозах от 60 до 80 кг/га, что очень сильно уменьшило поражение головки корня свеклы стеблевой нематодой.

Они рекомендуют применять препарат двукратно: первую обработку в фазе семядолей и вторую в фазе 2—4 настоящих листьев. Внесение проводят сеялкой, причем сошники опускают низко к поверхности почвы или над рядками свеклы.

Степень заражения нематодами влияет на действие гранулированного паратиона. Это видно, например, из результатов опытов Графа и сотр. [515]. Они достигли эффективности от 41% двумя обработками гранулированным паратионом (4 г действующего вещества на погонный метр) при сильном заражении нематодами головки свеклы, при средней зараженности 80%. Эффективность вычислялась по формуле:

$$W = 100 \frac{\text{поражение в опыте} \times 100}{\text{поражение в контроле}}$$

**Соединения деметона**<sup>1</sup>. Химический состав деметона — О,О-диэтил-О-[2(этил)-этил] тиофосфат со структурной формулой:



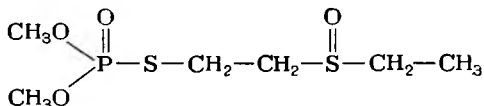
Это соединение известно под названием систокс (Байер). При повышенной температуре и влажности тионовая форма эфира фосфорной кислоты переходит в тиоловую форму. Тиоловая форма, при которой положение S и O меняется у атома

<sup>1</sup> Другое название — меркаптофос; в СССР не разрешен к применению. — *Прим. ред.*

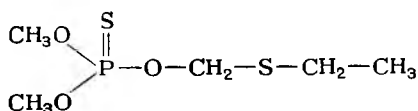
P, обозначается как деметон-S. Тионовое соединение является складом, из которого пополняется тиоловое соединение [381].

Когда диэтиловая группа заменяется диметиловой, образуется деметон-O-метил — соединение, известное под названием «метасистокс» (Байер)<sup>1</sup>. Это соединение также обладает тенденцией превращать тионовый эфир в тиоловый (метасистокс [i]). Метилдеметон является менее токсичным для нематод цветочных культур, чем систокс, принадлежащий к группе ядов 1.

Дальнейшим развитием метасистокса [i] является метасистокс-R с действующим веществом 0,0-диметил-S-(2-этилсульфанил)-этилтиофосфат:



Как следующее соединение группы деметона следует назвать еще метил-деметон-метил. Здесь группа этила заменена на группу метила, так что в тионовой форме действующее вещество O-O-диметил-O-метилтиофосфат (метил-деметон-O-метил)



Это соединение также может встречаться в тиоловой форме (метил-деметон-S-метил).

Препарат на основе метил-деметон-метила, применяемый в ГДР, — тинокс (VEB Farbenfabrik Wolfen).

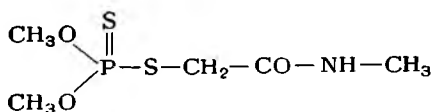
Системные препараты группы деметона вытеснили в последние годы многочисленные препараты паратина при борьбе с листовыми нематодами. Но с препаратами деметона необходимо повторять опрыскивания много раз, чтобы поразить личинок, вылупившихся из яиц. Необходимо рекомендовать 2—4 опрыскивания с интервалами в 3—5 дней. Возможным является также полив растений препаратами деметона (50—100 см<sup>3</sup> на одно растение). Этот способ мало пригоден для сильно гумусных или глинистых почв, так как здесь действующее вещество сильно абсорбируется.

Кроме того, в декоративном садоводстве препарат деметон с успехом мог бы применяться для борьбы с листовыми нематодами, а на плантациях земляники со стеблевыми [1143].

Отдельные виды или сорта декоративных растений чувствительны к деметону, например антуриум, гербера, ноготки и различные сорта хризантем (Бланш Пуатвен, Уильям Тернер, Флоренс Хорвуд), особенно при внесении высоких доз.

Токсичность для теплокровных препаратов, выпускаемых в ГДР (тинокс), является относительно низкой (группа ядов 3).

**Диметоат**<sup>2</sup>. Химический состав диметоата — 0,0-диметил-S-(N-метилкарбамоилметил)дитиофосфат со структурной формулой:



Препараты на основе диметоата (Би 58 ЕС и Би 58 WP40, выпускаемые в ГДР фирмой VEB Elektrochemisches Kombinat; эмульсия диметоат Байер, диметоат

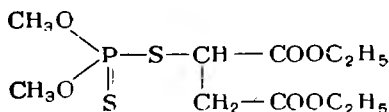
<sup>1</sup> Метилмеркаптофос; в СССР разрешен к применению в форме 30%-ного концентрата эмульсии. — *Прим. ред.*

<sup>2</sup> Другие названия — рогор, фосфамид, Би-58. — *Прим. ред.*

Шеринг, Perfekthion [BASF] и др. — в ФРГ) являются инсектицидами, обладающими нематцидными свойствами. Они в основном применяются для борьбы с листовыми нематодами в декоративном садоводстве. При этом следует обратить внимание на то, что обычно применяемая концентрация Би 58 0,075% для борьбы с сосущими насекомыми недостаточна для борьбы с листовыми нематодами и должна быть повышена до 0,1%. Обработки нужно повторять несколько раз с интервалом в 3—5 дней.

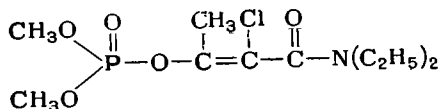
Полив этим веществом, по нашим опытам, плохо переносится отдельными сортами хризантем (например, Радар и Медальон). При поливе применяются те же концентрации, как и при опрыскивании (можно рекомендовать 80—150 см<sup>3</sup> на растение). Токсичность диметоата для теплокровных относительно низкая (группа ядов 3).

**Малатион**<sup>1</sup>. Малатион — 0,0-диметил-S-(1,2-дикарбоксиэтил)-дитиофосфат со структурной формулой



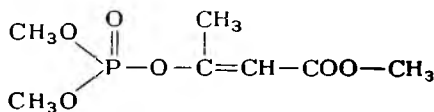
Малатион хорошо переносится растениями, лишь отдельные виды, например адрианум, антуриум и толстянка, как и цветущие растения (бегония, узамбарская фиалка, синингия), проявляют некоторую чувствительность. Малатион может применяться для борьбы с листовыми нематодами на видах или сортах растений, чувствительных к паратиону. Действующее вещество проникает не так быстро в растительную ткань, как паратион, но этот препарат отличается небольшой токсичностью для теплокровных. Для полной эффективности требуется температура не ниже 15°C.

**Фосфамидон**. Действующее вещество этого препарата, выпущенного в продажу швейцарской фирмой «Циба», представляет 0-0-диметил-0-(2-хлор-2-N,N-диэтилкарбомоил-1-метилвинил)-фосфат со структурной формулой



Фосфамидон должен хорошо действовать против хризантемной нематоды. Нормальная концентрация при опрыскивании 0,1%, при поливе концентрация повышается до 0,2%. Обработки должны повторяться в данном случае с многодневным интервалом. Фосфамидон небезопасен для теплокровных, если он, хотя и в небольших количествах, проникает через кожу. Продажный препарат относится к группе ядов 2.

**Мевинфос (фосдрин)**<sup>2</sup>. Действующее вещество мевинфоса, известного как фосдрин — 0,0-диметил-0-(1-метил-2-карбометоксивинил)-фосфат со структурной формулой:



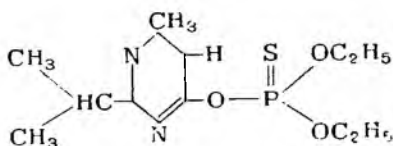
Высокотоксичное системно действующее вещество (группа ядов 1), быстро проникает в ткань растений. Мевинфос может применяться в концентрации 0,05—

<sup>1</sup> То же карбофос. В СССР против нематод не испытывался. — *Прим. ред.*

<sup>2</sup> В СССР применение запрещено для сельскохозяйственных культур. — *Прим. ред.*

0,1% для борьбы с листовыми нематодами. Ввиду быстрого уменьшения действующего вещества в ткани растений опрыскивания необходимо повторять много раз.

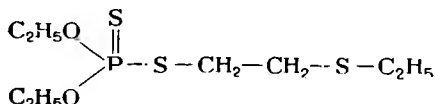
**Диазинон.** Это соединение, производимое швейцарской фирмой «Гейги» АГ, представляет собой 0,0-диэтил-0-(2-изопропил-4-метил-пиримидил-6)тиофосфат со структурной формулой



Соединение, применяемое против насекомых в полеводстве, овощеводстве, плодоводстве и декоративном садоводстве, обладает также нематодцидным действием. Токсичность для теплокровных является по существу небольшой по сравнению с паратионом. Продажный препарат относится к группе ядов 3.

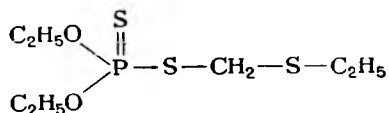
Две обработки по 8 г и 10 г/м<sup>2</sup> гранулированного диазинона (10%-ного) при борьбе с нематодой головки свеклы показали эффективность от 75 до 81%. Внесение эмульсии диазинона в почву (0,2%, 0,5 л/м<sup>2</sup>) дало благоприятные результаты после трех обработок (29 мая, 19 июня и 6 июля), но при отсутствии первой обработки — результат отрицательный [514].

**Дисульфотон**<sup>1</sup>. Химический состав дисульфотона — 0,0-диэтил-2-этилмеркаптоэтилдитиофосфат со структурной формулой



В продаже имеется дисульфотон в форме препарата дисистон (Байер). Гранулированный препарат принадлежит к группе ядов 2, действующее вещество высокотоксично для теплокровных. Применение дисульфотона как нематодцида является спорным. Некоторый успех достигнут при борьбе с *Ditylenchus dipsaci*. Например, при опудривании семян свеклы из расчета 1,2 кг дисульфотона на 1 кг поражение стеблевой нематодой уменьшалось примерно на 20%, в то время как гранулированный дисистон дал неудовлетворительные результаты [864].

**Форат (тимет).** Этот препарат подобен вышеназванному. Химический состав 0,0-диэтил-S-(этил-тиометил)дитиофосфат со структурной формулой

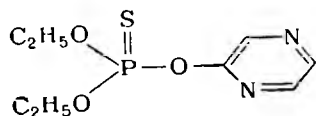


Это вещество системного действия, в США применяется против различных видов нематод. Хорошие результаты получены при борьбе со стеблевой нематодой люцерны путем обработки семян или растений. В первом случае достаточной была концентрация 1% эмульсии или дуста фората для полного уничтожения стеблевой нематоды; во втором 1%-ный дуст фората вносили в почву, чтобы получить здоровые растения [512]. Для борьбы с хризантемной нематодой также можно применять форат (0,02%) [988].

**Цинофос**<sup>2</sup>. Цинофос, выпускаемый в Америке «Цианамид Компани», известен также под торговыми названиями немафос и цинем (или название опытного препарата EN 18133). Химический состав — 0,0-диэтил-0-2-пиразинилтиофосфат со структурной формулой

<sup>1</sup> То же дисистон, дитиосистокс. — Прим. ред.

<sup>2</sup> То же тианозин; в СССР не разрешен к применению. — Прим. ред.



В последние годы проведены многочисленные опыты по борьбе с нематодами цинофосом. Препарат может быть в виде эмульсии (в концентрации 0,1%) для полива и опрыскивания и в гранулированной форме.

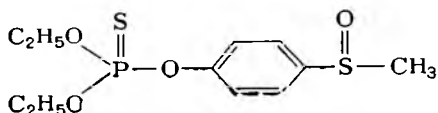
Хорошие результаты получены при применении цинофоса против видов *Aphelenchoides* и *Ditylenchus dipsaci* на декоративных растениях. Достаточно, например, опрыскивания (около 2 кг/га) побегов флоксов, зараженных нематодой, чтобы растения имели нормальный вид. Сильно зараженные участки *Saintpaulia* (узамбарская фиалка) могут полностью освободиться от листовых нематод после трех опрыскиваний [1399]. Кроме того, цинофос с успехом предназначается для борьбы с листовыми и стеблевыми нематодами гloxиний, хризантем и гортензий. Во всех случаях необходимо частое повторение опрыскиваний. Если опрыскивание не дает полного эффекта, то цинофосом также можно поливать. Многие сорта воспринимают препарат лучше через корни, чем через листья.

При применении цинофоса на декоративных растениях следует выбирать срок обработки, избегая проводить ее во время обрезки, незадолго до или после пересадки в горшки, в жаркие или засушливые периоды и во время сильного солнечного освещения, чтобы не повредить растений. Это рекомендуется также для неокоренных или слабо окоренных саженцев.

Перед обработкой больших партий чувствительных видов или сортов растений рекомендуется провести обработку небольшого числа растений, поскольку в «способе употребления» не содержится об этом сведений. Лёхер [864] при трехразовом опрыскивании свеклы не получил успешных результатов в борьбе со стеблевой нематодой. Применение 5%-ного гранулированного цинофоса (20 и 40 г/м<sup>2</sup>) было неэффективным независимо от того, вносятся ли дозы один раз (во время посадки) или дробно (половина при посеве и через 4 недели после всходов). Более поздние опыты того же автора показали, что при дробном внесении цинофоса (вся доза 40 кг/га) в четыре приема (соответственно по 10 кг/га во время посева, при появлении первой пары настоящих листьев — примерно через 4 недели после посева, после прорывки — примерно через 7 недель после посева и спустя 9 недель после посева) 78,6% растений свеклы не были поражены, тогда как в контроле почти все растения были поражены. Граф и сотр. [515] в Швеции при трех обработках цинофосом (4 г действующего вещества на погонный метр) достиг хороших результатов при борьбе с нематодой, поражающей головку корня свеклы. При обработке раствором цинофоса (4 мл 25%-ного жидкого продукта, 1 г в 6 л воды на 1 м<sup>2</sup>) лука-севка через 3 недели после посадки было поражено *D. dipsaci* лишь 0,19% растений, а без обработки 12,1% растений лука [702].

Цинофос с успехом применялся для борьбы со стеблевой нематодой на клевере и с листовой на землянике [1399]. О использовании цинофоса для борьбы с галловыми нематодами сказано ниже (см. стр. 129).

**Фенсульфотион**<sup>1</sup> (терракур Р—Байер 25141). Действующее вещество — 0,0-диэтил-0-[4-(метил-сульфинил)-фенил]тиофосфат со структурной формулой



В продаже находится западногерманский препарат терракур Р (Байер), который применяется в основном для борьбы с нематодой головки корня свеклы. Этот препарат имеется только в гранулированной форме с содержанием 10% действующего вещества; наряду с нематотическим свойством обладает также хо-

<sup>1</sup> В СССР не применяется и не вырабатывается. — Прим. ред.



рошим действием против свекловичной крошки, проволочника, многоножки и первой генерации свекловичной мухи.

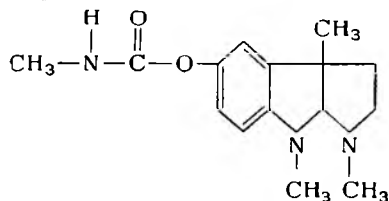
Терракур Р (10%) применяется в количестве 30 кг/га против нематоды, поражающей головку корня свеклы. Внесение его проводят рядовой сеялкой непосредственно после посева на рядки, причем сошник должен находиться близко к поверхности почвы. Благодаря осадкам препарат постепенно растворяется и проникает в почву и растение.

Терракур Р может применяться также для борьбы с галловыми нематодами (см. стр. 130).

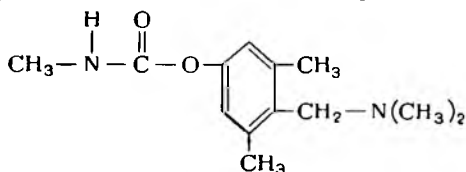
Терракур Р ядовит для теплокровных (группа ядов 2). Следует избегать непосредственного попадания препарата на кожу. При работе необходимо соблюдать правила обращения с органическими фосфорными препаратами.

**Физостигмин<sup>1</sup> и структурные аналоги.** Механизм действия препаратов — эфиров фосфорной кислоты на насекомых основывается на подавлении активности холинэстеразы. Вследствие этого не происходит разложения и снижения токсических ацетилхолинов, возникающих при нервной деятельности. Весьма вероятно, токсичность различных фосфорорганических соединений против паразитических нематод растений основывается на подобном механизме действия. Исходя из этой гипотезы, Велле и Бийло [1668] исследовали нематическую активность известных ингибиторов холинэстеразы — физостигмина и различных аналогичных по структуре соединений — против *Ditylenchus dipsaci* на растениях гороха.

Физостигмин — алкалоид из семян калабарского боба (*Physostigma venenosum* Balf.) — имеет структурную формулу



Таким образом, он состоит из группы монометилкарбамоила, фенила и двух гетероциклических колец. Системное нематическое действие физостигмина связано, очевидно, с группой монометилкарбамоила в соединении с фенилом. Велле и Бийло исследовали ряд синтезированных различно замещенных N-метилфенилкарбаматов на нематическую активность. При этом они установили, что пространственное удаление и место замещения фенила сильно влияет на нематическую активность. Высокую активность показал 3,5-диметил-5-диметиламинометил-фенил-N-метилкарбамат.



ЭД<sub>50</sub><sup>2</sup> этого соединения в опытах Велле и Бийло [1668] составляло 7 мг/л, а у физостигмина — 30 мг/л.

Между тем 3,5-диметил-4-диметиламинометил-фенил-N-метилкарбамат с названием опытного образца We 417 испытан в открытом грунте против *D. dipsaci* на луке, но без успеха [703]. Применение We 417 против *H. rostochiensis* дает хорошие результаты.

<sup>1</sup> В СССР не применяется. — Прим. ред.

<sup>2</sup> ЭД<sub>50</sub> — доза, при которой защищается 50% опытных растений от поражения нематодами.

## Борьба со стеблевыми и листовыми нематодами в семенном и посадочном материале

Успешная борьба со стеблевыми и листовыми нематодами в семенном или посадочном материале может проводиться различными веществами.

Форат применяется как в жидкой форме, так и в виде порошка с высокой эффективностью против *Ditylenchus dipsaci* в семенном материале люцерны. Уже при концентрации фората 0,25% достигнута значительная, а при 1% — полная смертность стеблевой нематоды. Небольшая фитотоксичность на семенном материале наступает при 4%. Многомесячное хранение семян люцерны, обработанных форатом при концентрации 0,25 или 1%, не влияет на всхожесть [512].

Влажная обработка циофосом (100 мг/л) для борьбы со стеблевой нематодой на луковицах нарциссов превосходила обычно применяемую обработку горячей водой [549].

Обработка семян риса 3-р-хлорфенил-5-метил-роданином (около 81 мл 40%-ного препарата на 100 л семян) уничтожает листовую нематоду риса (*Aphelenchoides besseyi*). Одна такая обработка является более действенной, чем фумигация бромистым метилом [141].

Нередко успешно практикуется применение бромистого метила для борьбы с нематодами в посадочном материале. Гибель всех стадий *D. dipsaci* в семенах люцерны возможна, если влажность их не выше 13% [512]. Эффективные обработки в зависимости от температуры и концентрации следующие: 15° — 1400 мг час/л, 20°С — 800 мг час/л, 25°С — 600 мг час/л.

Разница между режимами, необходимыми для обеззараживания семян и фитотоксичными для семян, очень небольшая. Так, самые высокие допустимые границы следующие: до 20°С — 1200 мг час/л, 25°С — 1000 мг час/л, 30°С — 750 мг час/л.

Путем фумигации бромистым метилом можно бороться со стеблевой нематодой в семенах клевера и посадочном материале лука. Допустимая концентрация фумиганта 600 мг час/л; при влажности семян не выше 12% экспозиция не должна превышать 20 час. [501].

Освобождения семян риса от нематоды (*A. besseyi*) можно достичь 12-часовой фумигацией бромистым метилом (300 мг час/л). При влажности семян выше 13% фумигация отрицательно влияет на семена [202]. Бромистый метил применялся и для обработки земляники, зараженной *A. fragariae*. Как критерии обработки Артемьев и Браковская [25] рекомендуют 50 г бромистого метила на 1 м<sup>3</sup> при экспозиции 3 часа, в то время как Кактыня [705] получила полное уничтожение нематод при дозе 70 г/м<sup>3</sup> и экспозиции 4 часа, однако эта концентрация была фитотоксична. Фумигация бромистым метилом растений земляники может вызвать серьезное повреждение [1143].

## Борьба с галловыми нематодами на живых растениях

Уничтожение нематод, паразитирующих в корнях живых растений, может происходить различными путями: 1) применением системных и глубоко действующих препаратов на вегетирующих растениях; 2) погружением зараженных корней, корневищ и других частей растений; 3) фумигацией растений или их частей.

Первый способ находится еще в экспериментальной стадии, в то время как второй уже применяется в практике. Фумигация может успешно применяться только в отдельных случаях.

### Применение веществ системного и проникающего действия для борьбы с галловыми нематодами

Для системных соединений характерна их способность действовать в других необработанных частях растений, как и в обработанных. Принципиально передвижение может происходить в обоих направлениях, т. е. от листьев к корням и от корней в надземные части растений. Однако передвижение большинства препаратов снизу вверх происходит быстрее и лучше, чем в обратном направлении. Это относится прежде всего к системным препаратам фосфорной кислоты. На основании этого их можно вносить при посеве или посадке или по всходам. Внесение их за несколько дней до посева неэффективно.

Тарьян [1524] уничтожал нематод рода *Pratylenchus* в корнях самшита (*Buxus sempervirens* L.) посредством обработки надземных частей селенатом натрия. Вследствие высокой токсичности для теплокровных применение соединений селена в практике не рекомендуется. Это также касается соединений фтора (фторацетат натрия и фторацетамид), действие которых как системных нематодицидов доказано Пикоком [1123].

Интересен механизм действия гидразида малеиновой кислоты (ГМК). Это соединение не действует как нематодицид *in vitro* [1123]. Однако в растении оно предотвращает образование галлов на корнях, вероятно, инактивацией или разрушением ростовых веществ, усиленно вырабатываемых растением в результате поражения.

При обработке ГМК в растении происходят физиологические и биохимические изменения, влияющие, по-видимому, также на половую дифференцию нематод. Так, при дозе ГМК 6 мг на растение табака, которая давалась через 6 дней после заражения *Meloidogyne javanica*, число самцов увеличилось до 55,7%, в то время как в контроле они составляли только 0,2—2,2% [215]. Подобное увеличение самцов *M. javanica* и *M. incognita* установлено также при обработке ГМК растений томатов. Конечно, для этого требуется большое количество ГМК.

Применение ГМК для борьбы с галловыми нематодами в практике невозможно, так как его фитотоксическое действие превышает возможное улучшение роста вследствие уничтожения нематод.

Другое соединение 1,3,5-трициано-3-фенилпентан, хотя не так сильно подавляет нематод, как гидразид малеиновой кислоты, но оно не угнетает рост растений и не содержит токсичных для теплокровных соединений селена и фтора [1124].

Интересны результаты, полученные в СССР с пропилгаллатом (пропиловый эфир галловой кислоты  $C_{10}H_{12}O_5$ ). Ежедневное опрыскивание листьев пропилгаллатом (ПГ) в концентрациях от 0,01 до 0,1% сильно уменьшило на корнях число галлов и самок с яйцевыми мешками на одно растение огурца [1517]. В опытах Мюге [979] число галлов на корнях огурцов уменьшалось при применении ПГ (0,02%) от 4 до 5%. Одновременно снижался средний вес галлов от 6 до 1,75 мг и вес тела самок.

Берд и Мак-Гюйр [68] испытали действие двух ингибиторов роста (6-азауридин и 5-бром-2-деоксицитидин) на *Meloidogyne javanica* на томатах. Оба вещества угнетали развитие нематод, причем была установлена фитотоксичность 6-азауридина, который в настоящее время не применяется для борьбы с нематодами. Но полученные результаты показывают, что еще далеко не все возможности исчерпаны для создания новых веществ в целях борьбы с нематодами.

Своеобразным действием обладает 2,4-дихлорфенилметансульфонат (опытный препарат Шелл SD 7727). В почве и *in vitro* он не высоко токсичен для галловых нематод [905]. Это соединение поглощается корнями растений, после чего начинается, вероятно, репеллентное действие. Соединение действует в почве до двух лет. Препарат SD 7727 в опытах Патела [1113] не действовал против *Heterodera rostochiensis*, тогда как Кааи и ден Оуден [703] достигли уменьшения степени размножения цист картофельной нематоды.

По американским сообщениям, препарат VC-13 (с 75% 0—2,4-дихлорфенил-0,0-диэтилтиофосфат) также пригоден для применения на вегетирующих растениях [142].

Препарат VC-13 не действует в газообразной фазе, а убивает нематод при непосредственном контакте до тех пор, пока он находится в почве. В корни препарат не проникает. Он очень стабилен и обеспечивает благодаря этому длительное действие (1—3 года). При рекомендованных нормах расхода (140—280 кг/га) не наблюдается повреждений растений. VC-13 применяют в основном для борьбы с нематодами на декоративных культурах и в розариях.

В СССР испытан препарат ОВС-13 с такой же основой действующего вещества (50,6% действующего вещества) против галловых нематод, стеблевой и картофельной карантинной нематоды. Результаты проведенных опытов не всегда были удовлетворительными. Имеется еще ряд вопросов, которое нужно более точно исследовать, прежде чем можно сделать окончательное суждение, например время применения, нормы расхода, чувствительность раз-

личных видов растений, влияние на качество продуктов урожая и действие на другие виды нематод [1515] <sup>1</sup>.

Из галондоуглеводородов для борьбы с нематодами на вегетирующих растениях применяется только 1,2-дибром-3-хлорпропан (немагон, ДБХП). Наиболее часто он выпускается в виде концентрата эмульсии (75%) или в гранулированной форме (20%). Физические и прочие свойства приведены ниже (см. стр. 138).

Различные виды растений чувствительны к немагону, например свекла, картофель, батат, табак, лук, гвоздика, хризантемы, фрезия и нарциссы. Не вызывает опасений применение на яблоне, вишне, персике, сливе, грецком орехе, малине, землянике, винограде, розах, бананах, цитрусовых, чае, ананасах и других культурах.

Немагон может применяться сплошной обработкой (например, с поливной водой) <sup>2</sup>, внесением в рядки (инжектором) или поливом отдельных растений.

Немагон действует не только против мигрирующих корневых и галловых нематод, но и против некоторых цистообразующих нематод. Так, Лир и сотр. [838], добавляя ДБХП к поливной воде при посадке рассады брюссельской капусты, предотвратили вредоносность *Heterodera schachtii* и *H. cruciferae*.

Органические фосфорные соединения с системным или проникающим действием (см. стр. 119), за исключением цинофоса и фенсульфотиона (отчасти также форат), недостаточно эффективны против паразитических корневых нематод. Это относится также к дисульфотону, возможность применения которого для борьбы с картофельной нематодой не подтвердилась [387, 1429].

Цинофос был эффективен против различных паразитических корневых нематод. Особенно чувствительными оказались подвижные паразитические корневые нематоды. При борьбе с *Pratylenchus*, *Rotylenchus*, *Tylenchorhynchus* и *Longidorus* он дал хорошие результаты при внесении 20 кг действующего вещества на 1 га [1399]. Успешным было применение его на сельдерее, луке, петрушке, салате, моркови и в питомниках древесных культур. Хорошие результаты дает применение цинофоса (7,5 л цинема/га) против *Pratylenchus penetrans* на *Rosa fortunea* [908].

Оверман [1093] констатировал в своих опытах на землянике, что чувствительность видов эктопаразитических нематод к цинофосу различна. Высокую чувствительность показал, например, *Belonolaimus longicaudatus*. Численность *Trichodorus christiei* заметно уменьшается, тогда как *Hoplolaimus coronatus* и *Criconemoides* spp. не реагируют на внесение цинофоса. Комбинация цинофоса с аллиловым спиртом уничтожает *Hoplolaimus coronatus*, но не действует на *Criconemoides* spp. Урожай товарных плодов повышается вдвое после обработки цинофосом. Сассер и Купер [1296] отмеча-

<sup>1</sup> Препарат ОВС-13 (как и VC-13) в СССР считается мало эффективным нематодицидом, и работы с ним прекращены. — Прим. ред.

<sup>2</sup> Гранулированный немагон может быть рассеян по всей площади. — Прим. ред.

ют эффективность цинофоса для борьбы с *Belonolaimus* sp. на арахисе. В вегетационном опыте цинофос (5 мг/кг почвы) сильно угнетал развитие *Tylenchorhynchus dubius* на турнепсе, когда его вносили в почву перед посевом [1092]. Популяция нематод за 5 месяцев уменьшилась почти на  $\frac{1}{5}$  в обработанных горшках. В горшках без растений популяция снизилась почти наполовину, в то время как в необработанных сосудах с турнепсом наблюдали 20-кратное увеличение. *Xiphinema diversicaudatum* оказалась довольно нечувствительной к цинофосу [1316].

Положительное влияние оказывает внесение цинофоса в почву при орошении. Таким способом Сюит и Фелдман [1508] предохраняли цитрусовые растения в течение нескольких месяцев от поражения *Radopholus similis*. У пораженных цитрусовых культур можно достигнуть значительного улучшения роста корней трехразовым внесением цинофоса [182]. Хороший результат получен раньше при борьбе с *R. similis* на *Philodendron hastatum* [1313].

Цинофос в разное время применялся также для борьбы с галловыми нематодами. Например, Перри и Миллер [1313] достигли большой гибели *M. incognita* на *Sansevieria laurentii* и незначительной на *Philodendron hastatum*.

Перспективным соединением для борьбы с корневыми нематодами на вегетирующих культурах оказался фенсульфотион (терракур Р—Байер 25141). В ФРГ он признан пригодным для борьбы, за исключением нематоды головки свеклы, также против мигрирующих паразитических корневых нематод в питомниках роз, включая культуру роз на срезку.

Терракур Р можно применять против *Pratylenchus* spp. в питомниках древесных пород [247]. Препарат был эффективен в борьбе с нематодами на ели, лиственнице, дугласии, сосне, голубой и благородной пихте, липе и боярышнике. Вносят его из расчета 250 кг/га на легких почвах и 300 кг/га на средних и тяжелых.

Препарат распределяют равномерно по площади и заделывают в почву. Терракур Р можно вносить до посадки или посева, например осенью после вспашки или весной. В климатических условиях ГДР осеннее внесение наиболее выгодно, так как действующее вещество хорошо распределяется под влиянием осадков. Этот способ внесения является наилучшим, потому что препарат наряду с системным обладает хорошим контактным действием и может применяться для обеззараживания почвы.

Терракур Р, очевидно, высоко эффективен против цистообразующих нематод. Дерн [247] сообщил, что на почве, сильно зараженной *Heterodera rostochiensis* и обработанной терракуром Р, после двухлетнего возделывания картофеля не было обнаружено цист на кустах.

Этот препарат, известный под названием Байер 25141 или дазанит, в США показал очень хорошее действие при борьбе с *Radopholus similis* и *Meloidogyne incognita* на *Philodendron hastatum* и с *M. incognita* на *Sansevieria laurentii* [1313]. При обработке тома-

тов этим препаратом (12,5 мг/л) наблюдалось прекращение образования галлов *M. incognita* [660].

На землянике после внесения 10%-ного гранулята Байер 25141 в количестве 32,5 кг/га погибали *Belonolaimus longicaudatus* и *Trichodorus christiei* и по сравнению с контролем почти вдвое повышался урожай товарных ягод. На *Hoplolaimus coronatus* и *Criconeumoides* spp. этот препарат не действовал [1093]. В этом отношении препарат Байер 25141 подобен цинофосу, но он действует против галловых нематод при обработке вегетирующих растений.

Препарат Байер 25141 был эффективен против *Hypsoperine* sp. (Heteroderidae) на злаковых травах. Наилучшая доза 5—6 кг действующего вещества на 1 га в виде концентрата эмульсии или 10%-ного гранулята [48].

Терракур Р рекомендуется для борьбы с нематодами в тропиках, например с *Radopholus similis* и *Tylenchulus semipenetrans* на citrusовых культурах и с *Meloidogyne* spp. на табаке (проспект фирмы «Байер»).

Иногда хорошие результаты получали при внесении фората. Так, при дозе 11,5 кг/га удалось уничтожить *Belonolaimus longicaudatus* и *Trichodorus christiei* на землянике и удвоить урожай товарных ягод [1093]. Однако форат не действует против *Criconeumoides* spp. и *Hoplolaimus coronatus*. Сочетанием фората с аллиловым спиртом Оверман смог уничтожить также *H. coronatus*, но не *Criconeumoides* spp.

Интересны результаты опытов Овермана и Вольтца [1094] по действию антимагболитов аминокислот на поражение нематодами томатов. Аминокислоты (20—160 мг, растворенных в 5 см<sup>3</sup> воды) были внесены под корни томатов. Из 18 испытанных аминокислот 7 (этианин, аллилглицин, метионин, валин, изовалин, тирозин и L-оксипролин) уменьшали образование галлов *Meloidogyne incognita acrita* на корнях. В растениях, обработанных метионином, самки не развивались, тогда как в растениях, обработанных аллилглицином и этионином, они хотя и развивались, но не образовывали яиц.

Против эктопаразитического вида *Helicotylenchus nannus* действовал только аллилглицин, в то время как *Trichodorus christiei* подавлялся восемью аминокислотами ( $\alpha$ -аланином, изовалином, метионином-сульфоксидом, этионином,  $\gamma$ -аминомасляной кислотой, метилглутаминовой кислотой и L-оксипролином). Примечательно, что другие аминокислоты — аллоизолейцин — увеличивают размножение *T. christiei* в 2000 раз.

*Обработка погружением в нематоды корней, корневищ и других частей растений*

Чтобы иметь растительный материал, свободный от нематод, все шире проводится обработка методом погружения корней, корневищ или клубней в раствор нематодов. При этом уничтожаются

как паразитические виды нематод снаружи или внутри этих органов растений, так и те возбудители, которые только распространяются с этим растительным материалом, например цисты *Heterodera* на растениях из питомников, клубнях бегоний или корневищах ландышей. Основным требованием для применения нематодицидов методом погружения является неповреждаемость обрабатываемых растений.

Из галоидзамещенных углеводов для обработки способом погружения применяются только препараты типа хлорбромпропена и дибромхлорпропана фирмы «Шелл».

Ван ден Бранде, Кипс и Д'Херде [87] доказали, что обработка клубней бегоний и глоксиний 0,025% -ным или 0,05% -ным хлорбромпропеном (название опытного препарата VA 411) при экспозиции 40 или 20 мин. полностью уничтожила содержимое цист *Heterodera rostochiensis*, не снизив прорастания клубней. Увеличение экспозиции до 60 мин. не вызывало повреждения клубней, за исключением лишь самых мелких. Клубни не имели ростков и обрабатывались сразу же после просушки. Хлорбромпропен (ХБП) был испытан для обеззараживания посадочного картофеля. Препарат уничтожал прилипших нематод в концентрации 300 мг/л при погружении в течение 40 мин. Повреждение клубней не наблюдалось [547].

Окувание очищенных корневищ бананов в эмульсию дибромхлорпропана (немагон) уменьшало численность различных видов нематод (*Helicotylenchus dihystra*, *Radopholus similis* и *Meloidogyne* sp.) [1119]. В опытах с неочищенными корневищами бананов достаточно эффективной против *R. similis* оказалась только высокая концентрация эмульсии до 1% дибромхлорпропана (нема-там) [113], которая на *Helicotylenchus multicinctus* влияла незначительно.

Органические соединения фосфора, очевидно, более пригодны для обработки погружением, чем галоидзамещенные углеводороды, особенно цинофос и терракур Р. Уинчестер [1681] погружал, например, растения сельдерея, сильно зараженные *Meloidogyne incognita*, на 10, 30 и 60 мин. в цинофос и терракур Р (дозы 625, 1250 и 2500 мг/л) и высаживал их в почву, которая перед этим была обеззаражена метилбромидом. При осмотре через 100 дней варианты с обработкой цинофосом показали заметное действие при низкой концентрации (625 мг/л в течение 10 и 30 мин.). Препарат терракур Р действует так же, как цинофос, но дает хорошие результаты при дозах 1250 и 2500 мг/л (60 мин.).

Перри и Миллер [1131], которые применили оба препарата для борьбы с *Meloidogyne incognita* на растениях гардении, получили очень хорошие результаты при погружении на 30 мин. в концентрациях от 400 до 800 мг/л. В более поздних исследованиях они определили, что галловая нематода как на гардении, так и на *Sansevieria* может погибать при концентрациях от 600 до 800 мг/л [1132].

Препарат терракур Р в концентрациях выше 800 мг/л был фитотоксичен для гардении. И цинофос, и терракур Р в concentra-



ции 1000 мг/л уничтожали галловую нематоду на *Buxus microphylla*, при 600—800 мг/л — *Radopholus similis* в корнях пальм (*Chamaedorea elegans*) и при 600 мг/л — *Pratylenchus coffeae* в корнях *Aglaonema modestum*.

При погружении корней следует обращать внимание на то, что надземные части не должны обрабатываться, так как их иногда можно повредить.

Для обработки погружением применяются и другие органические соединения фосфора. Риккерт [1222] при борьбе с нематодой *Pratylenchus convallariae* путем погружения пораженных проростков ландышей (15 мин.) в раствор 0,05% паратиона добился эффективности 68%, диметона (0,1%) — 70% и фосдрина (0,1 и 0,5%) — 82 или 84%. Однако обработка горячей водой и фумигация фосфином были более эффективными.

Для гибели содержимого приставших цист *Heterodera* также применяют органические соединения ртути. Остенбринк и Штофмел [1080] при погружении луковиц цветов в растворы органических препаратов ртути (1% на 1 час или 0,5% на 3 часа) достигли уничтожения содержимого цист *H. rostochiensis* без повреждения луковиц нарциссов, гиацинтов, ириса, крокусов, тюльпанов и гладиолусов, за исключением сорта тюльпанов Ред Эмперор. Эти результаты были подтверждены Фелдмессером и Шафером [332]. Они показали, что эти препараты можно применять для хризантем и горшечной культуры гардении, но не для ландышей, георгин и *Kämpferia*.

Чувствительны к соединениям ртути бегонии и глоксинии. Состояние растений во время обработки и последующие мероприятия, вероятно, очень влияют на чувствительность растений. Это объясняется тем, что иногда повреждаются такие виды растений, которые в других опытах не подвергались обработке, например гиацинты и тюльпаны.

Клубни картофеля очень чувствительны к погружению в раствор ртутных соединений, хотя в Голландии при кратковременном погружении (1 мин.) клубней (после механизированной мойки) в 0,5%-ный раствор ртути и последующем высушивании в течение часа достигнут хороший результат.

#### *Применение фумигантов для борьбы с корневыми нематодами в живых растениях*

Возможность применения фумигантов для борьбы с паразитическими корневыми нематодами в или на живых частях растений является относительно ограниченной, поскольку имеется немного фумигантов, обладающих нематотическим действием, и они часто высоко токсичны.

В опытах Риккерта [1222] по борьбе с нематодой ландышей (*Pratylenchus convallariae*) обработкой различными газами синильная кислота вредила росткам ландышей во всех испытанных

концентрациях (10 г/м<sup>3</sup>; 2 и 4 часа), причем нематцидное действие было очень высоким (96—98%).

Метилбромид в незначительных концентрациях показал неудовлетворительное нематцидное действие, в высоких нормах он действует фитотоксично. Напротив, фосфин (6 г/м<sup>2</sup>) при экспозиции 72 часа дал 98% эффективности без повреждения растений. Рикерт [1222] рекомендовал в практику фумигацию побегов ландышей в газонепроницаемых мешках из фольги фосфином, выделяющимся из шашек. Однако при этом методе иногда возможно повреждение побегов [446].

Полной гибели содержимого приставших цист картофельной нематоды вышеназванными веществами достигнуть невозможно без отрицательного влияния на выгонку и цветение ландышей. Этого же следует ожидать и в отношении клубней картофеля, если они обрабатываются метилбромидом для уничтожения приставших нематод. Саженцы древесных культур должны быть менее чувствительными к метилбромиду. В США, например, импортируемые саженцы обеззараживают метилбромидом.

### *Борьба с нематодами в почве*

Борьба с нематодами в почве сталкивается с большой трудностью главным образом в отношении цистообразующих нематод. Большое число современных почвенных нематцидов действуют в газообразной форме. На их эффективность большое влияние оказывают условия окружающей среды (температура, влажность, тип и состояние почвы).

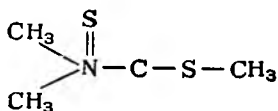
### *Нематциды для обеззараживания почвы*

Многие препараты, называемые обычно нематцидами, действуют не только против нематод, а проявляют также фунгицидные, гербицидные и часто инсектицидные свойства.

### *Устаревшие препараты*

**Сероуглерод.** Первым веществом для обеззараживания почвы, примененным Тенаром в 1872 г. для борьбы с филлоксерой во Франции, был сероуглерод (CS<sub>2</sub>). Кюн [804] с успехом использовал его для борьбы со свекловичной нематодой в Германии. В настоящее время сероуглерод мало применяется, так как является огнеопасным и опасным для здоровья<sup>1</sup>.

**Цистогон<sup>1</sup>.** Действующим веществом цистогона является метиловый эфир диметилдитиокарбаминной кислоты со структурной формулой



<sup>1</sup> В СССР не применяется. — Прим. ред.

Желто-коричневый порошковидный препарат раньше применялся против картофельной нематоды и при дозе 15 ц/га вызывал значительное, но недостаточное уменьшение числа цист при хороших урожаях. Однако иногда был фитотоксичным, так что скоро отказались от его широкого применения.

В СССР был синтезирован близкий по составу этиловый эфир диметилдитиокарбаминовой кислоты под названием препарат НИУИФ 23, испытывавшийся для борьбы с картофельной (*H. rostochiensis*), свекловичной (*H. schachtii*) и галловой нематодами (*Meloidogyne* sp.) на табаке и овощных культурах. Лучшие результаты были получены на легких, богатых гумусом, умеренно влажных почвах с температурой от 15 до 22°C<sup>1</sup>. Конечно, в последние годы этот препарат не применяется широко в связи с появлением новых соединений (вапам, дазомет и др.).

**Хлорпикрин**<sup>2</sup>. Другие названия: трихлорнитрометан, нитрохлороформ, ларвацид, пикфум. Характеристика: препарат содержит в нормальном состоянии 100% активного вещества (CCl<sub>3</sub>·NO<sub>2</sub>). Давление паров при 20°C — 20 мм рт. ст. Точка кипения 112°C. Растворимость в воде при 20°C—0,2%.

Хлорпикрин желтоватая, негорючая жидкость. Он оказывает раздражающее действие на слизистые оболочки глаз (слезоточивый газ), дыхательных путей и органы пищеварения. Пребывание от 30 до 60 мин. при концентрации в воздухе 120 мг/м<sup>3</sup> опасно для жизни. На основании высокой ядовитости (группа ядов 1) на работу с хлорпикрином требуется специальное разрешение. Хлорпикрин действует как нематоцид, фунгицид, бактерицид и гербицид.

В почве хлорпикрин очень быстро превращается в газ<sup>3</sup>. Скорость распространения зависит от различных факторов, из которых особенную роль играют тип почвы, температура и влажность. В песчаных почвах распространение происходит быстрее, чем в глинистых, которые имеют значительно большую поглотительную способность и вследствие этого более продолжительное время дегазации. Диффузия газа в почве ускоряется при высокой температуре, высокое содержание влаги замедляет распространение хлорпикрина, а затем очень быстро подавляет. В зависимости от этих условий срок дегазации длится от 1 до 4 недель. Благоприятная температура почвы для применения хлорпикрина — 20°C. При температуре 7—10°C на глубине почвы 15 см следует отказаться от применения.

**Применение.** Хлорпикрин для обеззараживания почвы впервые был применен Метьюзом [941] в Англии. Он эффективен в борьбе с галловыми нематодами в теплицах и с мигрирующими корневыми нематодами в питомниках при внесении 30—50 мл/м<sup>2</sup>. Цистообразующие нематоды более стойкие и требуют высоких доз (80 мл/м<sup>2</sup>)<sup>4</sup>. Хлорпикрин неблагоприятно влияет на вкус картофеля.

### *Алифатические галоидоуглеводороды*

**ДД фирмы «Шелл».** Другие названия: виден Д, препарат № 93 (СССР). Характеристика: ДД — смесь 1,2-дихлорпропана (около 27%) и 1,3-дихлорпропена<sup>5</sup> (около 55%) с небольшим количеством других хлорированных углеводородов. Давление паров при 20°C 35 мм рт. ст. Точка кипения 95—150°C (106—111°C у 1,3-дихлорпропена). Удельный вес 1,2. Растворимость в воде около 0,2%. ЛД<sub>50</sub> для крыс (через рот) 140 мг/кг.

Структурные формулы:

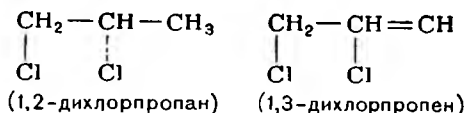
<sup>1</sup> Препараты цистогон и НИУИФ 23 испытывались Н. М. Свешниковой против галловой нематоды (1948 г., 1951 г.) и картофельной гетеродеры. — *Прим. ред.*

<sup>2</sup> В СССР применение хлорпикрина для почвенной фумигации разрешено с ограничениями. — *Прим. ред.*

<sup>3</sup> Быстрое превращение в газ происходит при температуре почвы выше 12—14°C. — *Прим. ред.*

<sup>4</sup> Учитывая удельный вес хлорпикрина 5,6, применяемые нормы выразятся 300—480 кг/га; наивысшая норма 2 т/га против картофельной нематоды. — *Прим. ред.*

<sup>5</sup> Действующее вещество препарата. — *Прим. ред.*



ДД Шелл — легко воспламеняющаяся жидкость с неприятным резким запахом. Он ядовит для человека и животных и не должен вдыхаться в концентрированной форме или попадать на кожу, особенно на глаза. Резиновая спецодежда (сапоги, перчатки) не представляет абсолютной защиты при длительном контакте с веществом, так как ДД растворяет резину. ДД вызывает сильную коррозию металлов, поэтому аппаратура для его внесения после употребления должна быть тщательно промыта керосином.

Препарат высоко фитотоксичен, поэтому время дегазации в зависимости от типа почвы, температуры и влажности длится от 4 до 6 недель. Некоторые виды растений, в частности деревья и кусты, высаживают после более длительного периода дегазации.

Действие ДД Шелл на нематод, как и время дегазации, в сильной степени зависит от температуры. При низких температурах почвы (ниже 4,5°C) скорость дегазации очень небольшая и срок посадки отдалается. Самая низкая температура для применения — 7°C. При температуре выше 20°C фумигация происходит слишком быстро, что может привести к неудовлетворительному нематцидному действию. Оптимальные температуры лежат между 12 и 25°C на глубине почвы 15—20 см. Песчаные почвы обрабатывать легче, чем тяжелые, влажные или богатые гумусом почвы. ДД Шелл не производит общего обеззараживания почвы. Он действует особенно хорошо против нематод, но только очень немного против почвенных грибов. Нематцидные свойства ДД были открыты Картером в 1943 г. [112].

**Применение.** ДД Шелл может применяться как в открытом, так и закрытом грунте. Применяемое количество в открытом грунте достигает, как правило, 60 мл/м<sup>2</sup>, в теплицах — 30—40 мл/кв. м. Он эффективен против мигрирующих корневыми (*Pratylenchus* spp.) и галловых нематод. Для борьбы с цистообразующими нематодами, например с *H. rostochiensis*, ДД действует недостаточно эффективно, но при благоприятных условиях гибель может достигать 90%, если увеличить норму расхода до 80—90 мл/м<sup>2</sup>.

Для борьбы с *H. rostochiensis* пониженную норму расхода (60 мл/м<sup>2</sup>) вносят перед посадкой устойчивых сортов картофеля; мероприятие из-за относительной дешевизны препарата ДД Шелл заслуживает рекомендации, так как рентабельно для хозяйства. Этим можно объяснить широкое применение ДД во многих странах. Продажа ДД Шелл на мировом рынке достигла в 1962 г., например, 12 900 т, причем почти половина потребляется в США.

**Телон (ДХП).** Действующее вещество телона — 1,3-дихлорпропен. В основном применяется в США для борьбы с галловыми нематодами и мигрирующими корневыми нематодами на табаке, луке и землянике.

Телон в некоторых опытах был эффективным и против цистообразующих нематод (*H. schachtii*, *H. cruciferae*). Повышение урожая сахарной свеклы или цветной капусты было значительным [838—840, 1644].

Нормы расхода телона варьируют в зависимости от вида нематод и способа внесения от 180 до 450 л/га. Наиболее экономичной для хозяйств является обработка рядков перед посадкой. Характеристика, приведенная выше для ДД Шелл, соответствует также и телону<sup>1</sup>.

**Метилбромид.** Другие названия: монобромметан, эмбафум С, дауфум МС, те-рабол, берсема метилбромид, берсема метилбромид Ср 2. Характеристика: метилбромид (СН<sub>3</sub>Br) — летучий, высокотоксичный газ, без цвета и запаха, который продается в растворителях с высокой точкой кипения или в баллонах и бутылках под давлением. Часто к метилбромиду (98%) для распознавания в качестве «сигнального вещества» добавляют хлорпикрин (2%).

Давление паров при 20°C — 1420 мм рт. ст. (1,83 атм). Точка кипения —

<sup>1</sup> Телон содержит примерно 95—97% дихлорпропена. — *Прим. ред.*



Рис. 30. Обработка метилбромидом в лесопитомнике.

4,5°C (при температуре ниже 4°C образуется кристаллический гидрат). Растворимость в воде 0,5 г в 100 г воды при 20°C. Токсичность для теплокровных очень высокая (группа ядов I). Допустимая максимальная концентрация в воздухе 20 мг/л. Летальная концентрация для крыс в воздухе 514 мг/л.

На основании высокого давления паров метилбромид обладает большой силой проникновения и действует очень быстро, например галловая нематода погибает за несколько часов. Возможность проникновения в неразлагающиеся корни очень хорошая. Газ очень быстро выветривается из почвы, так что работы на поле можно вести уже через 2—4 дня после обработки. Метилбромид обладает очень хорошим нематодцидным, инсектицидным, фунгицидным и гербицидным действием. Он является веществом для обеззараживания почвы с широким спектром действия [1539].

Метилбромид в связи с его гербицидным действием — фитотоксичен, так что на большинстве вегетирующих культур он не может применяться. Однако многие виды растений в период покоя без вреда переносят обработку метилбромидом. В связи с высокой токсичностью для применения метилбромидом требуется особое разрешение.

**Применение.** Обеззараживание почвы метилбромидом проводят под полиэтиленовой пленкой. На небольших участках сосуды с метилбромидом (стеклянные ампулы или жестяные банки) расставляют на соответствующем расстоянии и после покрытия газонепроницаемой пленкой, края которой присыпаны землей, они разрушаются или открываются под давлением. На больших участках газ выпускают из стальных баллонов под пленку (рис. 30). В США имеется тракторная аппаратура, которая вносит метилбромид и укладывает пластиковую пленку. После 48 часов пленка снимается. Применяемая доза обычно равна 50 г/м<sup>2</sup>, что достаточно для борьбы с мигрирующими корневыми и галловыми нематодами. Цистообразующие нематоды, хотя и не полностью уничтожаются, но сильно подавляются. Препарат терабол (ФРГ) вследствие этого не искореняет картофельную нематоду, а только снижает зараженность.

В опытах Института фитопатологии и защиты растений Ростокского университета по борьбе с картофельной нематодой метилбромид превосходил другие препараты (дазомет, вапам, ДД Шелл и хлорпикрин).

**Дибромэтилен.** Другие названия: 1,2-дибромэтан, ЭДБ, дауфум В-45, дауфум В-85, бромомум 85, нематокс 100, ААдибром. Характеристика: боль-

шинство торговых препаратов содержат 83% дибромэтилена, некоторые только 41%, как и другие углеводороды. Давление паров при 20°C 9,2 мм рт. ст. Точка кипения 131—132°C. Точка плавления 9,5°C. Удельный вес 2,18. ЛД<sub>50</sub> для крыс 770 мг/кг. Структурная формула:  $\text{C}_2\text{H}_4\text{Br}_2$ .

Этилендибромид — жидкость, которая по сравнению с ДД Шелл имеет незначительное давление паров и слабое нематцидное действие. Он малоядовит, хотя при небрежном обращении может вызвать отравление (головная боль, рвота, ожоги кожи) и не так фитотоксичен, как ДД. Препарат обладает хорошим проникновением в неразложившиеся корни растений.

Нематцидное действие ЭДБ, впервые доказанное Кристи [139], сильно зависит от температуры. Самая низкая температура почвы для применения — 16°C. Фунгицидное и гербицидное действие ЭДБ незначительно.

Применение. ЭДБ применяли в основном в странах с теплым климатом против галловых нематод. В юго-восточных штатах США ежегодно обрабатывают около 160 тыс. га табачных плантаций (1616).

Действие на мигрирующих корневых и цистообразующих нематод не всегда эффективно. Норма расхода около 110 л действующего вещества на 1 га (11 мл/м<sup>2</sup>).

**1,2-дибром-3-хлорпропан (немагон).** Другие названия — ДБХП, фумазон, нема-там. Характеристика: тяжелая янтарного цвета жидкость с содержанием 1,2-дибром-3-хлорпропана не менее 95%. Технический продукт растворяется в керосине<sup>1</sup> (aromatischem Petroleum), так что можно приготовить любой нужный раствор. Препарат продают в виде концентрата эмульсии с 75% немагона или гранулированного с 20% (по весу) немагона. Фумазон содержит 47,6% ДБХП. Давление паров при 21°C 0,8 мм рт. ст. Точка кипения 195°C при 760 мм рт. ст. Точка кристаллизации 5°C. Удельный вес 2,06. ЛД<sub>50</sub> через рот для крыс — 173 мг/кг. Растворимость в воде около 0,1%. Структурная формула:  $\text{C}_3\text{H}_4\text{Br}_2\text{Cl}$ .

Немагон действует на нематод длительно в связи с медленным испарением [903, 1183]. Препарат мало фитотоксичен и вследствие этого может применяться непосредственно на многих видах культурных растений. Кроме того, ДБХП не влияет на вкус обработанных растений.

Немагон хорошо действует против мигрирующих корневых галловых и цистообразующих нематод, а также попавших в почву стеблевых и листовых нематод. Для проявления полного действия необходима температура выше 18°C. Применение при температуре почвы ниже 15°C нецелесообразно. Немагон ядовит и не должен вдыхаться в концентрированной форме. Однако активная токсичность является незначительной.

Применение. В областях с умеренным климатом немагон применяется в основном в теплицах, так как в открытом грунте очень редки температуры, достаточные для его полного действия. На юге СССР немагон с успехом применяют в открытом грунте под овощные на полях, сильно зараженных галловыми нематодами. В СССР с 1967 г. начата подготовка к производству ДБХП [1263]. Наиболее широко немагон применяется в тропических и субтропических зонах на бананах, цитрусовых, ананасах, чае и других культурах.

Немагон можно вводить в почву в жидком виде, рассыпать в гранулированной форме, заделывать в почву или в эмульгированной форме добавлять к поливной воде. Кроме того, его можно вносить в смеси с минеральными удобрениями. Немагон можно вносить до посева или до посадки, во время посадки или после нее. При этом можно проводить сплошную обработку всей площади или вносить в рядки, а также под отдельные растения. В связи с этим сильно варьируют дозы внесения. Например, под многолетние древесные — до 45 л/га (90 кг), однолетние травянистые культуры при сплошной обработке — 10—15 л/га<sup>2</sup>, при обработке рядков —  $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$  этого количества, при обработке отдельных растений (например, банана) около 2 мл на растение.

Следует отметить, что у растений наблюдается различная чувствительность

<sup>1</sup> Растворяется также в дихлорэтано, дихлорпропано, четыреххлористом углероде и т. д. — *Прим. ред.*

<sup>2</sup> В СССР эффективные дозы — 5—10 мл/м<sup>2</sup>. — *Прим. ред.*

к немагону. Яблоня, вишня, бананы, цитрусовые, виноград, персик, ананасы, слива, малина, земляника, чай, грецкий орех и розы при сплошной обработке переносят дозы до 90 кг/га. Морковь, сельдерей, огурцы, арбузы, горох, редис, перец и хлопчатник выдерживают дозы до 22,8 л/га, в то время как рассада капусты, салата и томатов, люцерны, клевер и кукуруза переносят только 11,4 л/га. Нельзя применять немагон под свеклу, картофель, табак, лук, ноготки, хризантемы, фрезии, нарциссы и батат, так как эти культуры особенно чувствительны. Следует отметить, что в различных странах при применении немагона не наблюдали отклонений в развитии чувствительных растений.

Немагон популярен, и уже в 1960 г., т. е. меньше года после установления его нематодного действия, покупаемое количество на мировом рынке достигало 900 т.

**Другие галоидзамещенные углеводороды с нематодными свойствами.** Среди вышеперечисленных веществ для обеззараживания почвы или нематодов из группы галоидзамещенных углеводородов имеются многочисленные близкие соединения, которые уже в небольшом количестве действуют как нематоды или у которых известно нематодное свойство. Наиболее известные среди них перечислены ниже.

В СССР и США для борьбы с нематодами применяли 1,2-дихлорэтан (известен также как хлористый этилен или ЭДХ). При дозах 15—20 т/га (1,2—2,0 кг/м<sup>2</sup>) хотя погибают и не все цисты *H. rostochiensis*, но рост растений улучшается. При норме 40 т/га также не наступает 100%-ной гибели, причем 30 т/га отрицательно действует на рост растений. На галловых нематодах в теплицах дихлорэтан действовал при дозе 25 т/га [123]. В связи с высокими дозами дихлорэтан как нематодный неперспективен.

Хлорбромпропен (ХБП) ( $\text{CHCl}=\text{CH}\cdot\text{CH}_2\text{Br}$ ) может применяться для обработки почвы, особенно для борьбы с галловыми нематодами. Ядовитое вещество, обладает особенно сильным раздражающим действием для глаз и кожи.

Ряд других галоидпроизводных соединений пропана и пропена обладает также нематодным действием, например 1,2-дихлор-3-бромпропан, 1-бром-3-хлорпропан, 1,1-дихлор-3-фенилпропан-1 и 1,1,1-трихлор-2,3-дибромпропан. Они запатентованы как нематоды и в будущем могут иметь значение. При этом особенно перспективным оказался 1-бром-3-хлорпропан (также триметиленхлорбромид). Уже в дозе 7,5 мл/м<sup>2</sup> он действует против свекловичной и галловых нематод [123].

Для борьбы с различными видами нематод в почве часто пригодны галоидпроизводные бутана и бутена. Так, тетрахлолбутан (ТХБ) действует против *H. rostochiensis*, 1,4-дибромбутен-2 и 1,2-дихлорбутен-2 обладают нематодным свойством. Против *H. rostochiensis*, галловых и мигрирующих корневых нематод рекомендована смесь 1,4-дибромбутена-2 и 2,3-дихлорпропена-2 [123].

В 1961 г. немакур (смесь изомеров дихлоризобутилена) включен в ассортимент нематодов Биологическим государственным институтом сельского и лесного хозяйства в Брауншвейге. Препарат рекомендован для борьбы с галловыми и мигрирующими корневыми нематодами в дозах от 30 до 50 мл/м<sup>2</sup>. Впоследствии немакур был заменен терракуром Р.

В СССР недавно в качестве нематоды предложена смесь дихлоризобутана (40,4%) и дихлоризобутилена (28,3%), названная ДДБ. ДДБ получается при производстве металлхлорида и содержит, кроме производных бутана, еще монохлориды и кубовые остатки. Препарат испытан против галловых нематод. Нормы очень высокие — от 2 до 4 т/га. В связи с фитотоксичностью срок посадки не ранее 30 дней после обработки. Поэтому обработку рекомендуют проводить осенью [1616].

ДДБ стимулирует рост растений и на участках, сильно зараженных галловой нематодой в Азербайджане, повышает урожай томатов с 9 до 119—139 ц/га [1515]. В Азербайджане после применения ДДБ до высадки саженцев древесных пород 95% из них были свободными от поражения галловой нематодой [Трескова, цит. по 1515]. ДДБ обладает, по-видимому, также хорошим действием против картофельной нематоды. Так, в Литовской ССР в опыте с 4 т/га ДДБ сильно снизилась степень зараженности почвы и урожай повысился в 2½ раза по сравнению с контролем [Ефременко и Ахрамович, цит. по 1515].

## Тиоцианат, дитиокарбаматы и другие серусодержащие соединения

**Трапекс (метифум)<sup>1</sup>.** Другие названия: метилизотиоцианат, метилсенфэль, МИТ, трапексид.

Характеристика: в нормальном состоянии трапекс содержит 20% метилизотиоцианата ( $\text{CH}_3\text{—N=C=S}$ ), растворенного в органическом растворителе, например ксилоле, с эмульгатором или без него. Эмульгированная форма смешивается с водой.

Давление паров при 20°C — 21 мм рт. ст. Точка кипения 119°C. Растворимость при 20°C—0,76%. Плотность при 20°C — 0,9. ЛД<sub>50</sub> (через рот) для крыс—97 мг/кг. Группа ядов 3.

Действующее начало — твердое, кристаллическое вещество, с резким запахом хрена. Для применения действующее вещество употребляют только в растворителе. Трапекс очень сильно раздражает глаза и слизистые оболочки, так что при внесении в теплицах нужно надевать противогазы с фильтром А. Токсическое действие трапекса распространяется не только на нематод, но и на почвенных насекомых, грибы и семена сорняков. Препарат обладает гербицидным действием и фитотоксичен. Особенно эффективен против мигрирующих корневых и галловых нематод, хорошо действует против цистообразующих видов нематод, хотя также не дает полного их уничтожения. Трапекс действует независимо от температуры, влажности и типа почвы.

Поскольку трапекс действует на нематод при температуре 0°C, то наименьшая температура почвы на глубине 10 см должна быть 7°C. От температуры почвы очень сильно зависит время дегазации [1330].

Температура почвы на глубине 10 см, °C	Время дегазации
12—18	около 3 недель
6—12	около 4 недель
0—6	около 8 недель

Кроме температуры, на дегазацию влияет рыхлость почвы. Проращиванием семян салата (см. стр. 157) можно точно установить время для посадки растений на обработанных участках.

**Применение.** Трапекс введен в продажу в 1959 г. фирмой «Шеринг» (ФРГ). Готовый к употреблению препарат применяют неразбавленным. Для борьбы с мигрирующими корневыми нематодами рекомендуется вносить 100 мл/м<sup>2</sup>, с галловыми — 125 мл/м<sup>2</sup> и с цистообразующими — 150 мл/м<sup>2</sup>. В ФРГ трапекс считается пригодным только для уменьшения зараженности картофельной нематодой, а не для ее уничтожения. Испытано внесение препарата в почву под плуг или борозды (25—30 мл на погонный метр при ширине междурядий 20 см) на глубину 15—20 см. Для обеззараживания компоста и парниковой земли необходимо 500 мл/м<sup>2</sup>.

Трапекс из-за высокой стоимости применяют преимущественно в садоводстве для обеззараживания почвы под рассаду, грунта для закладки теплиц и постоянных парников. В полеводстве трапекс применяют только в особых случаях, например для обработки очагов картофельной нематоды.

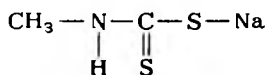
**Вапам.** Другие названия: натрий-N-метилдитиокарбамит, метамнатрия, ВПМ, SMDC, карбатин, витафум, унифум, систан, триматон и др.

Характеристика: вапам содержит, как правило, от 20 до 40% (иногда до 52%) натрий-N-метилдитиокарбамата, который в почве разлагается, выделяя метилизотиоцианат (МИТ), который, собственно, является действующим веществом.

Структурная формула натрий-N-метилдитиокарбамата:

<sup>1</sup> В СССР этого препарата нет. — *Прим. ред.*



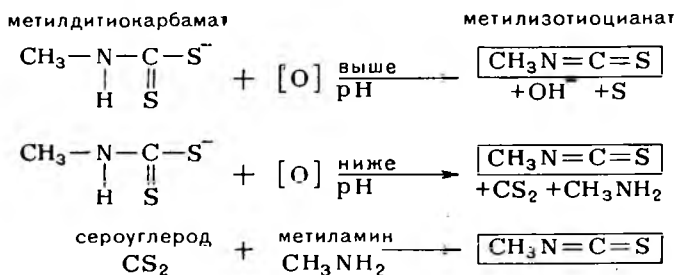


Растворимость при 20°C — 72,2 г/100 см<sup>3</sup> воды. Плотность 1,2. ЛД<sub>50</sub> для крыс — 820 мг/кг.

Вапам — коричневая жидкость, сильно раздражающая глаза, слизистые оболочки и кожу. Поэтому обработку в теплицах рекомендуют проводить в противобазах (фильтр А).

Вапам действует не только как нематцид, но и как фунгицид и гербицид. Его действие зависит от различных факторов, например типа почвы, температуры, влажности, аэрации и значения pH.

Превращение вапама в метилтиоцианат происходит в результате окисления, которому благоприятствует хорошая аэрация почвы. В зависимости от pH процесс разложения может протекать различно [1116]:



В то время, как при высоком значении pH, кроме МИТ, выделяется свободная сера, в кислой среде, кроме МИТ, образуется еще сероуглерод и метиламин, которые, со своей стороны, могут образовывать МИТ. Возможно также, что при разложении вапама образуются N,N-диметилтиурамдисульфид или N,N-диметилтиомочевина, из которых первое соединение также обладает нематцидным действием, хотя и незначительным. Как нерастворимый остаток разложения вапама, кроме серы, может образовываться также тиосульфат натрия (Na<sub>2</sub>S<sub>2</sub>O<sub>3</sub>). На основании этого можно считать, что от 70 до 86% натрий-N-метилдитиокарбамата превращается в МИТ [1600]. Распадение вапама заканчивается за 1—7 час., в зависимости от типа почвы. Токсичный МИТ, напротив, остается в почве долго.

Для максимального действия вапама требуется температура почвы выше 10°C и высокая влажность почвы. Самой низкой температурой для применения вапама считают 5°C на глубине почвы 10—15 см. В общем высокая температура (до 26°C) повышает действие, в то время как чрезмерная влажность почвы (влага) угнетает действие. Поскольку вапам является сильно фитотоксичным, необходимо соблюдать продолжительный срок дегазации (около 4 недель) (проверять кресс-салатом!).

**Применение.** О нематцидном действии вапама впервые сообщил Лир [836]. С тех пор вапам применяется во многих странах.

Вапам в дозе 100 мл/м<sup>2</sup> обладает очень хорошим действием против корневых нематод (*Pratylenchus* и др.). Против галловых нематод дозу нужно повысить до 150 мл/м<sup>2</sup> (даже до 200 мл/м<sup>2</sup>). Цистообразующих нематод при 150—200 мл/м<sup>2</sup>, хотя и нельзя полностью уничтожить, но можно значительно снизить пораженность.

Вапам (100—150 мл/м<sup>2</sup>) обладает также хорошим действием против картофельной стеблевой нематоды (*Ditylenchus destructor*), недостаточно действие против *Ditylenchus dipsaci*.

Вапам можно вводить в почву неразведенным<sup>1</sup> или разведенным в воде. Необходимое количество воды в опытах с заилием достигает от 2 до 10 л/м<sup>2</sup>. Для обеззараживания парниковой земли вапам (600—800 мл/м<sup>3</sup>) применяют также разведенным в воде (10—20 л/м<sup>3</sup>).

Вапам можно также употреблять при гидропонном выращивании овощей для обеззараживания субстрата [1515]. Трехчасовое затопление 0,5%-ным раствором вапама уничтожает галловую нематоду и различные грибы. После спуска раствора вапама необходима трехразовая промывка водой, чтобы удалить весь остаток действующего вещества. Посадку можно проводить спустя 5—14 дней. Использованный раствор вапама можно применить для обеззараживания стеллажей, рабочих столов, дорожек и др.

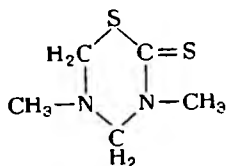
В СССР вапам (0,5—1%-ный) испытывали для обработки картофеля, пораженного *Ditylenchus destructor*. Пораженность клубней нового урожая снизилась с 33% до 6,2—7,5% [Исмаилов, цит. по 1515].

При применении вапама в теплицах все растения должны быть удалены, так как они могут быть обожжены выделяющимся газом. В открытом грунте соседние культуры или деревья повреждаются, если ветер дует с обрабатываемого участка.

**Дазомет (милон).** Другие названия: милон, ДМТТ, тиазон, базамид-пудвер, W85, ААмилон и др.

Характеристика: дазомет содержит от 20 до 85% 3,5-диметилтетрагидро-1,3,5-2Н-тиадиазин-2-тиона, который в почве разлагается и освобождает нематодный компонент метилизотиоцианат (МИТ).

Структурная формула:



Растворимость в воде при 25°C — 0,12 г/100 см<sup>3</sup> воды. ЛД<sub>50</sub> для крыс — около 500 мг/кг.

Применяется в виде 20—50%-ного дуста, 50%-ных гранул, 85%-ного смачивающегося порошка.

Действующее вещество — белое, кристаллическое, со слабым запахом, в сухом состоянии почти не разлагается. В воде плохо растворяется, но разлагается в кислых растворах и при высоких температурах до метилизотиоцианата (CH<sub>3</sub>N=C=S), монометиламина (CH<sub>3</sub>NH<sub>2</sub>), сероводорода (H<sub>2</sub>S) и формальдегида (НСОН). Этот процесс происходит в почве, причем уничтожаются как нематоды, так и насекомые (включая их личинок), фитопатогенные почвенные грибы и семена сорняков.

Продукты разложения, образующиеся в почве, раздражают глаза, слизистые оболочки и кожу, так что перед началом обработки теплиц, особенно при высоких температурах, нужно применять соответствующие меры предосторожности.

Действие препарата, как и большинства других веществ для обеззараживания почвы, зависит от температуры, влажности и состояния почвы. Самой низкой температурой для применения дазомета считается 10°C на глубине почвы 15 см. Лучшее действие проявляется в подготовленной к посеву почве.

**Применение.** Дазомет разбрасывают по поверхности в чистом виде, или для лучшего распределения в смеси с влажным песком<sup>2</sup> в отношении 1:3, или вносят с водой путем опрыскивания (50 г смачивающегося порошка в 3—4 л воды/м<sup>2</sup>). После этого препарат заделывают в почву. Чтобы избежать слишком

<sup>1</sup> Концентрированный препарат в районах с обильным выпадением осадков рекомендуется вносить осенью или зимой. — *Прим. ред.*

<sup>2</sup> Лучше вносить в смеси с сухим песком, поскольку влажный песок вызывает разложение препарата и газацию, затрудняющую работу. После внесения препарата почву поливают. — *Прим. ред.*



Рис. 31. Борьба с картофельной нематодой при помощи дазо-мета (25%-ный). Слева направо: 25 г/м<sup>2</sup>, 50 г/м<sup>2</sup>, 100 г/м<sup>2</sup>, контроль.

быстро улетучивания освободившегося газа, рекомендуют обработанные участки покрыть пластиковой пленкой или полить водой (2—5 л/м<sup>2</sup>).

Для борьбы с мигрирующими корневыми и галловыми нематодами достаточно 40—50 г/м<sup>2</sup>, если зараженность не глубже 20 см. С увеличением глубины обработки нужно повысить норму расхода на 15—20 г/м<sup>2</sup> для каждых 10 см. Цистообразующие нематоды сильно уменьшается при 60—50 г/м<sup>2</sup>, но не погибают полностью (рис. 31).

Дазомет пригоден для обеззараживания почвы от стеблевой нематоды картофеля (*D. destructor*). Исманлов [649] в двухлетних опытах с тиазоном (70 г/м<sup>2</sup>) получил хорошие результаты как относительно гибели нематод, так и повышения урожая.

Для обеззараживания парниковой земли дазомет применяли в нормах от 200 до 300 г/м<sup>3</sup>.

В СССР тиазон испытывали в высоких дозировках, которые варьируют от 50 до 200 г/м<sup>2</sup> при борьбе с галловыми нематодами; наиболее эффективными оказались дозы от 70 до 100 г/м<sup>2</sup>. Из-за фитотоксичности дазомета и необходимого срока дегазации в течение примерно 3 недель и больше обработку целесообразно проводить осенью. Дазомет из-за плохой растворимости в воде менее пригоден для обеззараживания субстрата гидропоники, чем вапам.

**Терракур.** Действующее вещество терракура (Байер АГ) — N-метил-N-карбосиметилтетрагидро-тиодиазин-тион — соединение, очень похожее на дазомет. Хотя от производства этого препарата отказались, заменив фенсульфотионом (терракур Р), но вкратце следует рассказать о некоторых существующих данных, выявленных при его испытаниях. Хомейер [627] показал на примере терракура, что продолжительность токсической фазы в почве сильно зависит от температуры. При 70°C вещество действовало 6 дней после внесения в почву против галловых нематод, при 12° — около 3 дней и при 20°C — только 1 день. Норма расхода препарата, при которой погибает определенный процент галловых нематод, зависит от температуры. Значение ЛД<sub>99</sub> для *Meloidogyne incognita* при температуре почвы 7°C соответствует 50 г/м<sup>2</sup>, при 12° — 60 г/м<sup>2</sup> и при 20°C — 70 г/м<sup>2</sup>. Следовательно, небольшая доза с продолжительной токсической фазой в почве дает такой же нематодцидный эффект, как более высокая доза при повышенной температуре.

**Тридипам** — голландский препарат, содержит 50% N,N'-диметилтиурамдисульфида. Нематодцидное действие этого порошковидного препарата незначительное по сравнению с вапамом. Для того чтобы достичь такого действия, как при внесении 50 мл/м<sup>2</sup> вапама, требуется 60 г/м<sup>2</sup> тридипама [1363]. Препарат действует при относительно низких температурах и поэтому может применяться незадолго до

наступления зимы. Действие против мигрирующих корневых нематод удовлетворительное, а против стеблевых, галловых и цистообразующих — незначительное.

**Другие серусодержащие нематотицидные соединения.** Хорошее нематотицидное действие показал тетрахлортиофен ( $C_4Cl_4S$ ) (пенсалт, пенфен, ТД-183), который применяют в США в основном для борьбы с галловой нематодой и фузариозным увяданием на табаке, овощных культурах и хлопчатнике. Препарат не фитотоксичен, но ядовит для теплокровных ( $LD_{50}$  для крыс — 93 мг/кг). Тетрахлортиофен вносят в рядки из расчета 45—50 мл на погонный метр.

Высокой нематотицидной активностью обладает 3,4-дихлортetraгидроотиофен-1,1-диоксид ( $C_4H_4Cl_2O_2S$ ) — соединение, которое известно под названием ПРД. Нематотицидное действие против галловых нематод неудовлетворительное, не действует также на яйца и личинок картофельной нематоды, находящихся в цистах. ПРД обладает длительным действием против мигрирующих корневых нематод, которое превосходит эффективность Шелл ДД и немагона [960]. Обычно вносят примерно 45 кг/га. Различные виды растений, например кукуруза, огурцы, овес, хлопчатник и другие, чувствительны к ПРД, поэтому посев рекомендуют проводить по крайней мере через 30 дней после его внесения.

Так же как и ПРД, следует оценивать близкородственное ему соединение 3-хлор-2,3-дегидроотиофен-1,1-диоксид (ФРД).

В США в качестве нематотицида и гербицида применяли 3-р-хлорфенил-5-метилроданин (N 244). Однако опыты с ним в Голландии и ФРГ не дали удовлетворительных результатов. Из группы полисульфидов известны некоторые соединения, обладающие нематотицидными свойствами. Особенно эффективным считается дифенилсульфид ( $C_6H_5-S-C_6H_5$ ), который применяется для борьбы с корневыми галловыми нематодами (42—84 кг/га действующего вещества). Вследствие его фитотоксичности посев или посадку можно проводить не раньше чем через 3 недели после обработки.

За последние годы нематотицидные свойства выявлены у многих других соединений дитиокарбаматов, тиоцианатов, полисульфидов и других серусодержащих соединений, которые хотя и запатентованы как нематотициды, но в практике не применяются.

## Органические фосфорные соединения

**Фенсульфотион (терракур Р).** Действующее вещество западногерманского препарата терракур Р (Байер 25141) — 0,0-диэтил-0,4-метил-сульфинилфенил тиофосфат с названием группы фенсульфотион.

Терракур Р для уничтожения находящихся в почве нематод может быть применен перед посевом или посадкой растений или по вегетирующим растениям. Свойства и способ применения терракура уже описаны на стр. 124.

**Неллит.** Действующее вещество — 0-фенил N,N-диметилфосфордиамидат. Он обладает высокой токсичностью в отношении личинок галловых нематод в почве. Концентрация от 1 до 2,5 мг/л приводит к гибели около 95% нематод, при 10 мг/л — 99% нематод, [181]. Действие против других родов нематод (*Pratylenchus*) незначительное. Неллит не действует на почвенные грибы. Препарат можно рассыпать по поверхности почвы, вводить в почву инжектором, вносить в виде порошка или гранул или с поливной водой (2 мг/л). Необходимо препарат равномерно распределить в почве. Наиболее благоприятно применение его после посадки. В принятых дозах (около 2—2,5 кг/га) не фитотоксичен. Отсутствие фитотоксичности и низкая стоимость неллита делают его перспективным для борьбы с галловыми нематодами на овощных культурах, табаке и хлопчатнике.

Препарат высокотоксичен для теплокровных, и при использовании необходимы соответствующие меры предосторожности.

**Другие фосфорсодержащие нематотицидные соединения.** Новым соединением является мокап (0-этил-S,S-дипропилдитиофосфат). Это соединение действует против *Meloidogyne* spp., *Radopholus similis*; *Pratylenchus coffeae*, *Belonolaimus longicaudatus*, *Hoplolaimus coronatus* и др. [1132].

Мокап может быть внесен в почву в жидком виде или в гранулированной форме. Мокап применяется для обработки погружением против эндопаразитичес-

ких корневых нематод на декоративных растениях. Подобным способом применяются также цинофос (стр. 123) и терракур Р (стр. 124).

Другие органические фосфорные соединения, например паратион, диазинон и немафос, хотя и способствуют снижению популяции фитопаразитических нематод в почве, но по своему действию уступают галлоидоуглеводородам, тиоцианатам и фенсульфотиону. О фосфорорганическом нематодициде VC-13 (ОБС 13) уже говорилось (стр. 128).

## Другие соединения

**Соединения ртути.** Соединения ртути пригодны для борьбы с нематодами, если они тщательно смешаны с почвой [518, 520, 522]. Эффективны сулема и желтая окись ртути. Норма расхода составляет 3 кг/га. Соединения ртути, вносимые в почву, очень быстро разлагаются до свободной ртути. Выделяющиеся пары ртути парализуют активность нематод, которые не могут поразить растения в наиболее уязвимом молодом возрасте. Неиспарившаяся ртуть превращается в сульфид ртути — очень стабильное соединение. Для тщательного перемешивания ртутных препаратов в почве в Шотландии сконструирована специальная почвофреза. Препараты применяются преимущественно против *Heterodera rostochiensis* с эффективностью от 75 до 80%. Достоинством ртутных соединений является их низкая стоимость. Соединения ртути можно использовать также для борьбы со стеблевой нематодой зерновых [518, 522]. Опрыскивание 0,1%-ным раствором хлорида ртути поверхности почвы зараженных участков значительно ограничивает распространение заражения.

**Соединения селена.** Димок [261] доказал нематодицидное действие селената натрия ( $\text{Na}_2\text{SeO}_4$ ). Внесение в почву 50 мг/кг селената натрия препятствовало поражению хризантем листовой нематодой (*Aphelenchoides ritzemabosi*). Однако растения были карликовыми с поврежденными нижними листьями. Тарьян (1924) применил это соединение для борьбы с *Pratylenchus* sp. на самшите (*Buxus* sp.). При внесении 50—100 мг/кг селената натрия наступает уменьшение числа нематод, но спустя месяц численность популяции восстанавливается до исходной. Исследования Тарьяна показали, что селенат натрия лучше действует в порошоквидной форме, чем в жидкой. Хотя повреждение корней полностью не предотвращается, но значительно улучшается рост растений. По-видимому, яйца и личинки нематод более устойчивы к селенату натрия, чем взрослые нематоды.

Нет данных исследований по устойчивости других видов растений. Согласно наблюдениям Димока, не все виды растений переносят селен. Он является токсичным для теплокровных и медленно разлагается в почве. В опытах Тарьяна [1524] через 2 месяца после внесения 100 мг/кг селената натрия в почву оставалось 78 мг/кг. Это обстоятельство заставляет считать применение соединений селена для борьбы с нематодами опасным.

**Соединения кадмия.** Последними опытами [331] доказана высокая нематодицидность растворимых соединений кадмия (сульфаты, нитраты, хлориды, бромиды, ацетаты). ЛД<sub>50</sub> и ЛД<sub>100</sub> для сапрозойных нематод (*Rhabditis* и *Panagrellus*) при концентрациях 35 или 40 мг/л достигали при 48 час. экспозиции.

Опыты в теплице против *Radopholus similis* и *Pratylenchus brachyurus* на горшечных растениях цитрусовых через 6 месяцев после применения (44,9 мг/м<sup>2</sup>) показали эффективность 98%. Однако полевые опыты дали противоположные результаты, так что на основании этого и вследствие высокой стоимости соединения кадмия как нематодициды вряд ли войдут в практику.

**Соединения меди.** Из опытов де Мезеньи [917] известно, что сульфат меди убивает некоторые виды нематод. Интересно, что нематодицидное действие направлено только на определенные группы нематод. При внесении в почву 50—400 мг/кг  $\text{Cu}^{++}$  (около 200—1600 мг/кг сульфата меди) установлено нематодицидное действие против *Longidorus macrosoma*, *Xiphinema diversicaudatum* и *Paralongidorus maximus*, но не против *Pratylenchus crenatus* и *Rotylenchus* sp.

При концентрации 200 мг/кг  $\text{Cu}^{++}$  гибель у названных видов нематод спустя месяц достигала 80%. Повреждение растений (*Rosa canina* L.) не наступало при этой концентрации, хотя наблюдалось при больших нормах расхода.

**Органические соединения мышьяка.** Среди органических соединений мышьяка арсин, очевидно, обладает нематцидным действием. Так, в опытах Адамса и Говарда [2] метиларсиноксид (700 мг/кг) в течение 24 часов вызвал полную гибель тест-нематод (*Panagrellus redivivus*). При увеличении числа атомов углерода в алкил-остатке повышается нематцидное действие. Например, при 6 атомах углерода в алкиле арсиноксида наступает полная гибель тест-нематод при 500 мг/кг через 4 часа или при 100 мг/кг через 24 часа.

**Циклогексимид** при концентрации 700 мг/кг в течение 18—22 часов убивал 91% *Pratylenchus penetrans*. После обработки зараженной нематодами почвы циклогексимидом (350, 700 или 1000 мг/кг) при отмывании не было живых нематод [1622].

**Метилкарбамоиллоксим.** 2-метил-2(метилтио)-пропиональдегид-0-(метилкарбамоил)-оксим — действующее вещество препаратов темик, KSM 52 и UC 21149. Соединение действует против различных фитопаразитических нематод и при этом хорошо переносится растениями [1132]. Препараты группы карбамоиллоксим (темик) дали хорошие результаты в борьбе со свекловичной нематодой в районах свеклосеяния по Рейну [1472]. Хотя полного освобождения от поражения не было, но урожай значительно повысился в 1965 г. (год внесения). Припосевное внесение 40 кг/га гранулята карбамоилоксима в рядки повысило урожай свеклы со 136 ц/га в контроле до 300 ц/га в обработанных вариантах, а выход сахара с 23 до 51 ц/га и ботвы с 303 до 471 ц/га.

Соединением, очень похожим на темик, является ланнат (S-метил-N-метилкарбамоил-окситиацетимидат). Он обладает системным действием, хорошо переносится растениями и имеет широкое нематцидное действие. Ланнат для применения выпускается преимущественно в виде суспензии, тогда как препарат темик — гранулированным.

**Пентахлорнитробензол.** Из нескольких работ видно, что отдельные фунгициды также обладают нематцидными действиями. Особенно это относится к пентахлорнитробензолу (ПХНБ). Обработка почвы ПХНБ дала хорошие результаты при борьбе с *Longidorus elongatus*<sup>1</sup> и предотвратила заражение земляники вирусом кольцевой пятнистости малины и черной кольцевой пятнистости томатов [1016]. Однако в дальнейшем популяция *L. elongatus* увеличивалась ежегодно почти в 4 раза как на обработанной, так и на необработанной почве. Вследствие гибели имеющейся небольшой исходной популяции в конце четырехлетнего опыта степень заражения на обработанной почве была относительно небольшой. В третий год урожай был выше на 30% по сравнению с контролем.

Исследования Берчфилда [61] показали, что обработка почвы немагоном в сочетании с пентахлорнитробензолом вызывала сильное уменьшение нематод *Rotylenchus reniformis* в почве и на корнях молодых растений хлопчатника, чем обработка одним немагоном.

**Аллиловый спирт (АА)**<sup>2</sup>. Аллиловый спирт ( $\text{CH}_2=\text{CH}-\text{CH}_2-\text{OH}$ ) известен как гербицид, но обладает также нематцидным действием. Обычная норма расхода составляет 20 мл/м<sup>2</sup>, на тяжелых почвах — 30 мл/м<sup>2</sup>, растворенные в 2—4 л воды. Препарат распределяют на обрабатываемую поверхность опрыскивателем или из лейки и заделывают в почву с последующим поливом. Так как аллиловый спирт при высоких температурах быстро испаряется, применять его следует при температурах не выше 15°C. Спустя 8 дней можно проводить обработку поля.

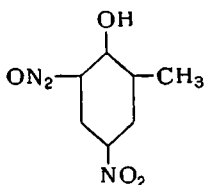
Ряд опытов, в том числе и в Институте фитопатологии и защиты растений Ростоцкого университета, показали, что нематцидное действие аллилового спирта против видов *Meloidogyne* недостаточно. Поэтому в настоящее время его применяют только в сочетании с другими соединениями, например с этилендибромидом и паратионом.

При пользовании аллиловым спиртом должны соблюдаться особые меры предосторожности. Пары сильно раздражают глаза и слизистые оболочки, поэтому обязательно надевать защитную одежду и маску. Аллиловый спирт чрезвычайно огнеопасен, он принадлежит к группе ядов 2.

<sup>1</sup> Переносчик вирусов. — Прим. ред.

<sup>2</sup> В СССР не применяется. — Прим. ред.

ДНОК<sup>1</sup>. Среди органических соединений азота 4,6-динитроортокрезол (ДНОК) обладает нематцидным действием.



Препарат ДНОК, применяемый преимущественно для борьбы с сорняками или зимнего опрыскивания в плодоводстве, в количестве 100—200 г/м<sup>2</sup> очень сильно снижал популяцию *Heterodera rostochiensis* в почве, но не до полного обеззараживания. В связи с довольно продолжительным сильным фитотоксичным действием возможно повреждение растений весной и при осенней обработке. На основании этого целесообразно применять ДНОК для борьбы с нематодами в условиях ГДР.

Более благоприятные результаты получены в Болгарии. Стоянов [1478] достиг хороших показателей при использовании 50%-ного порошка селинона (50—60 г/м<sup>2</sup>) для борьбы с галловой нематодой на табаке. Урожай сухих листьев табака в многолетнем опыте повысился с 290—500 кг/га в контроле до 1280—1530 кг/га в обработанных вариантах. Этому способствовало то, что обработку проводили осенью и до посадки табака весной выпало 250—300 мм осадков.

**Сахар.** Если в почву вносить сахар в количестве 1—5% от ее веса, на короткое время наступает значительное уменьшение популяции нематод вследствие осмотического действия высокой доли сахара. Глюкоза и сахароза обладают подобным нематцидным действием.

Фитопаразитические нематоды показали возможность осмотического регулирования, сила которого зависит от вида нематод, возраста и места обитания их. Стеблевые нематоды из сахарной свеклы переносят, например, более высокую концентрацию сахара, чем нематоды из молодых растений свеклы или клубней картофеля [454].

Проведенные опыты показали, что хотя при внесении сахара фитопаразитические виды нематод могут погибать более или менее полностью, но для этого требуется такое количество сахара, которое невыгодно для практики (больше 30 т/га). К тому же внесение сахара сильно изменяет жизнь микроорганизмов в почве и нередко причиняет вред растениям, хотя сильным поливом почвы сахар можно вымыть и этим уменьшить вред.

Названные недостатки применения сахара для борьбы с нематодами можно уменьшить путем определенных добавок, но полностью устранить нельзя. Добавление 1000 мг/кг додецилсульфата натрия к смеси почва — сахар повышает, например, осмотический эффект, так что можно уменьшить необходимое количество сахара до 0,1% [330].

Патока по сравнению с сахаром значительно улучшает эффективность борьбы против галловой нематоды [327].

**Жирные кислоты.** Группа низкомолекулярных жирных кислот содержит ряд соединений с нематцидными свойствами, особенно муравьиная, уксусная, пропионовая и масляная кислоты и их соли. Джонстон [677] указал на нематцидное действие низкомолекулярных жирных кислот, образованных *Clostridium butyricum*. Новые опыты с формиатом кальция (в Голландии применен под названием X 325 или Ехаа1 в смеси с удобрением NPK) дали интересные результаты. Названное соединение хорошо действует против мигрирующих корневых нематод, например видов *Pratylenchus*, *Rotylenchus* и *Trichodorus*, но не действует на личинок и яйца в цистах видов *Heterodera*.

Достоинством препарата является то, что он не повреждает полезных сапрозойных нематод. Его избирательное действие отвечает требованию интегриро-

<sup>1</sup> Другое название — селинон. — Прим. ред.

ванной борьбы с вредителями. Применение формиата кальция, приводящего к гибели 80% популяции *Pratylenchus* и не повреждающего сапрозойные нематоды, может быть рекомендовано вместо внесения метилизотиоцианата, который хотя и уничтожает до 99% популяции *Pratylenchus*, но вызывает гибель сапрозойных нематод [1076].

В почве формиат кальция очень быстро разлагается на безопасные соединения кальция, уголекислоту и воду. Через 4—5 дней после применения можно проводить обработку поля. Эффективность применения формиата кальция зависит от реакции почвы. Чем кислее почва, тем выше его эффективность. При  $pH > 5,5$  (КС1) нематодцидное действие быстро снижается [51]. Эта зависимость сильно ограничивает возможность применения формиата кальция.

Хорошие результаты при борьбе с *Radopholus similis* на citrusовых культурах дала обработка почвы водной эмульсией рыбьего жира (1,5%) [1212].

**Формалин** — водный раствор формальдегида (НСОН). Продажная форма концентрированного формалина содержит, как правило, 40% формальдегида. Раствор формалина иногда применяют для обеззараживания почвы в рассадниках<sup>1</sup>. Нематодцидное действие 1—2%-ного формалина (250 см<sup>3</sup> 40%-ного формалина на 10 л воды дает 1%-ный раствор) по сравнению с другими соединениями слабое. Повышение концентрации до 5% или применение подогретого раствора (40°C) может усилить нематодцидное действие. Применяемое количество при обработке почвы составляет 15—20 л/м<sup>2</sup>.

### Комбинированные препараты

В возрастающем количестве разрабатываются комбинированные препараты, в которых совмещены различные действующие вещества. Несколько важнейших комбинированных препаратов приведено ниже.

Ди-трапекс (WN 12) на европейском рынке нематодцидов является известным комбинированным препаратом наряду с ДД Шелл. Он содержит, кроме метилизотиоцианата, ДД (дихлорпропен + дихлорпропан). Ди-трапекс применяют в основном в садоводстве для борьбы с мигрирующими корневыми нематодами, галловыми нематодами и против листовых и стеблевых нематод, находящихся в почве. Препарат применяют в неразведенном виде с расходом 30—50 мл/м<sup>2</sup>. Против цистообразующих нематод (только для подавления, но не для полного уничтожения) дозу ди-трапекса нужно увеличить до 75 мл/м<sup>2</sup>. Препарат фитотоксичен, поэтому в зависимости от температуры (погодных условий) посев или посадку нельзя проводить в течение 3—8 недель.

Препарат раздражает глаза, кожу и слизистые оболочки, поэтому во время обработки необходимо надевать респиратор. Ди-трапекс огнеопасен.

На американском рынке имеется ряд комбинированных промышленных препаратов. Важнейшие из них приведены в таблице 9.

Кроме этих препаратов, имеется большое число вновь скомбинированных, которые при испытании оказались эффективными, например этилендибромид + аллиловый спирт, этилендибромид + хлорпикрин или метилбромид + хлорпикрин в соотношении

<sup>1</sup> В СССР формалин в настоящее время не применяется для обработки почвы. — *Прим. ред.*



## Торговые препараты с несколькими действующими веществами

Торговое название	Составные части
Ворлекс ЭП-201	20% метилизоцианата + 80% дихлорпропена 65% 1,3-дихлорпропена + 20% метилизоцианата + + 15% хлорпикрина
Дорлон Тризон	75% 1,3-дихлорпропена + 19% этилендибромида 61% метилбромида + 31% хлорпикрина + 8% про- паргилбромида
Бронзон	68,6% метилбромида + 1,4% хлорпикрина, раство- ренного в керосине
Немекс	ДД + хлорпикрин

60 : 40. Раньше был успешно скомбинирован с хлорпикрином препарат ворлекс.

Для одновременной борьбы с *Heterodera schachtii* или *H. cruciferae* и килы капусты (*Plasmiodiophora brassicae*) на цветной капусте испытано сочетание нематицидов и фунгицидов, например телона или немагона с пентахлорнитробензолом [840]. Предположение, что путем комбинирования различных действующих веществ можно вызвать синергическое взаимное действие, превышающее в сумме действие отдельных участвующих компонентов, не подтвердилось в опытах с различными галоидоуглеводородами [981, 982].

#### Внесение нематицидов или веществ для обеззараживания почвы

**Аппаратура для внесения.** Для внесения нематицидов имеется специальная аппаратура для обеззараживания почвы. На маленьких участках жидкие препараты вносят в почву ручными инжекторами. Принцип работы одинаков у большинства инжекторов. В латунном цилиндре, который служит одновременно резервуаром для препарата, находится поршневой насос. Благодаря вытягиванию рукоятки определенное количество жидкости поступает в верхнюю часть выпрыскивающей трубки. При низком давлении насоса это количество выжимается из отверстия, расположенного сбоку на нижнем конце трубки, выше заостренного ее наконечника (иглы). Глубина укола может определяться ограничителем глубины (педалью), припаянным в трубке. Регулировка дозировки осуществляется изменением хода насоса.

Укол делается обычно на глубину 15—20 см. Более глубокое внесение не рекомендуется, так как эмпирически найдено, что сфера действия препарата, превращающегося в газообразное состояние, расширяется вниз, а водорастворимые препараты и сами проникают глубоко.

На больших зараженных площадях ручное внесение, при котором укол должен делаться на 25—30 см, непригодно из-за тру-



Рис. 32. Опрыскиватель Бургмера.

доемкости и дороговизны. Поэтому в последние годы создано большое число машин для обеззараживания почвы.

Для обеззараживания больших площадей открытого грунта применяют преимущественно приспособления с механической тягой. В ФРГ сконструирован культиватор-опрыскиватель Бургмера (рис. 32), которым жидкость вносится в почву поверхностной струей на глубину 15 см под давлением (компрессор) по трубкам, расположенным сзади культиваторных лап. Регулировку проводят с помощью установки определенного давления и соблюдения заданной скорости движения. Эту машину можно применять на вспаханной и неспаханной почве. В настоящее время имеется две модели культиватора-опрыскивателя: одна для одноосного трактора (ширина захвата 50 см), другая для двухосного (ширина захвата 1,65 м).

В Бельгии сконструирована так называемая Гентская модель (рис. 33). Она работает по такому же принципу, как культиватор-опрыскиватель Бургмера, только дозировка регулируется скоростью движения. Благодаря этому гарантировано установленное количество препарата на единицу площади. Препарат течет в почву по четырем плоскостям ножей, отстоящих друг от друга на 25 см.

Весьма удобным для внесения жидких препаратов в ФРГ оказался Мейеровский дозировщик (рис. 34). Приспособление монтируют преимущественно на двух- или трехлемешном плуге. Препарат пропускают через вращающееся отверстие диска к выходному штуцеру, и он капает прямо под поворачивающиеся пластины на стенку борозды. Насос приводится в действие от рабочего колеса, укрепленного на плуге. Таким образом, дозировка зависит от скорости движения и регулируется передачей различных импульсных

шайб. Благодаря мгновенному покрытию вносящейся жидкости землей исключается потеря действующего вещества. При внесении важно, чтобы препарат не попадал на пятку плуга, а капал на глубину 15—20 см на осыпающуюся стенку борозды.

В США разработан ряд приспособлений для внесения (машины для инъекции, фумигаторы), которые часто комбинируют с различными почвообрабатывающими машинами, например культиватором, дисковым плугом и фрезой. Способ работы соответствует в принципе вышеназванным приспособлениям. Следует отметить, что в США уже применяют машинные инжекторы, которые вносят препарат при рабочем ходе, и одновременно обработанное поле покрывают полиэтиленовой пленкой. Такое приспособление особенно пригодно при обеззараживании почвы бромистым метилом.

Для внесения порошкообразных или гранулированных препаратов на больших площадях применяют многочисленные перестроенные туковые сеялки. Внесение таких препаратов целесообразнее проводить при фрезовании или культивации.

Для обработки ртутьсодержащими препаратами в Шотландии сконструирована специальная почвофреза [518].

**Способы внесения.** При борьбе с паразитическими нематодами растений, находящимися в почве, необходим контакт между препаратами и нематодами. Для этого имеется три возможности: препарат проникает в почву в газообразной форме, распределяется в почве с водой, перемешивается с почвой механически.

Большинство веществ для обеззараживания почвы применяют в жидком виде или твердой форме. В почве они переходят в действующую газообразную форму. Некоторые препараты вызывают гибель нематод при прямом контакте.

При внесении препарата во всю зараженную почву достаточная концентрация должна действовать на нематод до тех пор, пока не будет достигнута желаемая степень смертности. После этого необходимо быстрое удаление действующих веществ, поскольку они об-



Рис. 33. Прицепная машина для обеззараживания почвы (Гентская модель).

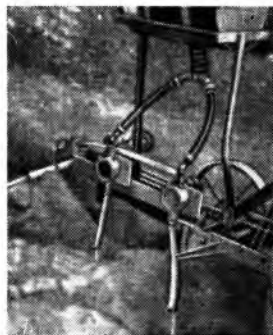


Рис. 34. Дозировщик Мейера для внесения нематодов.

ладают фитотоксичным или другими нежелательными свойствами газообразного действующего вещества или продуктов разложения. Все способы применения строятся на основании этих требований.

Обработка всей площади (сплошная обработка) является обычной в теплицах или на небольших участках открытого грунта, например на рассадных грядках. Иногда ее проводят и на больших площадях. Цель обработки — уничтожение имеющихся нематод. Непременным условием для этого является равномерное внесение препарата, используя сконструированные специальные приспособления. Внесение проводят методом инъекции (ручной или машинный инжектор) или под плуг соответствующими устройствами, например дозирующим Мейера. Если в распоряжении нет специального приспособления для внесения, то обработку можно проводить обыкновенным ранцевым опрыскивателем, лейкой или ручную (сыпучих нетоксичных препаратов). Внесенные поверхностно препараты должны быть заделаны в почву (граблями, культиватором, фрезой), так как в противном случае может произойти потеря действующего вещества. Для избежания этого можно рекомендовать укрытие поверхности почвы полиэтиленовой пленкой на несколько дней или «мульчирование» водой (смачивание верхнего слоя почвы на глубину 1—2 см — Ред.). В крайнем случае можно уплотнить верхний слой почвы прикапыванием.

Другой способ — пропитывание (заглубление) препарата с 5—10 л воды на 1 м<sup>2</sup>. В США нематоды нередко вносят с поливной водой.

Через 8—10 дней после внесения нужно провести рыхление почвы, чтобы облегчить удаление или ускорить снижение концентрации газообразного действующего вещества.

На больших площадях в настоящее время переходят от сплошной обработки к ленточной или рядковой, что снижает стоимость обработки и расход препарата. Однако ленточную и рядковую обработку проводят только там, где не требуется полного уничтожения нематод, а нужно только улучшить рост растений, чтобы повысить урожай. Предпосылкой на будущее является наличие приспособления для внесения препарата и возможность возделывать культуры в рядках, например табак, виноград, хлопчатник и растения в питомниках. Благодаря обработке полосами можно сэкономить в среднем половину препарата, что соответственно снижает и стоимость обработки. Однако следует отметить, что популяция нематод в обработанных полосах восстанавливается быстрее, чем при сплошной обработке.

Рядковое внесение применяют преимущественно для препаратов, вносимых непосредственно перед или при посеве определенных культур, например свеклы. Часто приспособление для внесения монтируют в месте с посевными или посадочными машинами. Чаще всего таким способом вносят гранулированные препараты.

Нетоксичные для растений препараты, например ДБХП или фенсульфотион, можно вносить в почву под вегетирующие растения

в питомниках, бананы и др. При этом в зависимости от вида растений проводят обработку рядков, гнезд или отдельных растений. Однако эмпирически найдено, что обработка вегетирующих растений не так эффективна, как предпосевная.

Для обеззараживания парниковой земли жидкими препаратами ее обрабатывают послойно (каждый слой около 20 см) необходимым количеством препарата в штабелях высотой до 60 см. Затем землю накрывают полиэтиленовой пленкой на 8—10 дней, чтобы препятствовать слишком быстрому удалению газа. При низких температурах нужна более длительная экспозиция. После снятия пленки штабель земли перелопачивают, чтобы газ мог быстрее удалиться.

Порошковидный дазомет можно прибавить к земле перед укладкой ее в штабель, тщательно перемешивая. Высота штабеля может достигать 1 м. Через 8—10 дней, а при низких температурах спустя 2—3 недели землю следует перелопатить, причем высоту штабеля можно снизить наполовину.

При обеззараживании гряд под посев и посадку большей частью применяют метилбромид. Готовую к посеву почву при этом покрывают полиэтиленовой пленкой. Чтобы она не прилегала слишком плотно к почве, под пленку рекомендуют ставить на определенном расстоянии подпорки из пластмассовых штанг. Края пленки присыпают землей или лучше заделать ее на глубину 15 см в приготовленную щель и закрепить. Препарат из стальных баллонов с помощью шланга подводится под пленку, причем конец шланга должен находиться в сосуде с растворителем. Специальной лампой (Halogen-Prüflampe) можно испытать плотность прилегания краев пленки. На маленьких участках бромистый метил применяют также из жестяных коробок (одна коробка на 10 м<sup>2</sup>) или ампул (ампула/м<sup>2</sup>). Коробки открываются под пленкой давлением. Стекло-вые ампулы кладут между двух дощечек и разбивают надавливанием на верхнюю доску.

### *Факторы, влияющие на действие нематтицидов*

Действие нематтицидов в почве зависит от многих факторов. Кроме физико-химических свойств соединений, значение имеют такие почвенные условия, как температура и влажность, и техника внесения, которые решают успех применяемого препарата. Большинство веществ действует в газообразной форме. Их часто растворяют в жидкостях, причем точка кипения определяет выделение газовой фазы. При низкой точке кипения превращение в газ происходит быстро, поэтому действие их очень часто бывает недостаточным, срок дегазации коротким. При высокой точке кипения превращение действующего вещества происходит медленно, так что требуется продолжительное время дегазации. Большое значение имеет упругость паров, так как движение газа при низкой

упругости паров происходит очень медленно. При высокой упругости пара и низкой точке кипения, как, например, у метилбромид, действующее вещество превращается в газообразную форму под полиэтиленовой пленкой. Высокая упругость паров бромистого метила способствует достаточно глубокому проникновению его в почву.

Большое значение имеет способность вещества растворяться в воде. Многие вещества растворяются в воде незначительно, так что концентрация молекул газа в данном объеме воды прямо пропорциональна упругости молекул газа в воздухе. Весовое соотношение доли газа в воде и в воздухе выражается значением  $K_0$  и может быть вычислено для каждого действующего вещества. Чем ниже значение  $K_0$ , тем меньшее количество действующего вещества растворяется или абсорбируется в пленочной воде почвенных пор и тем легче оно может распределяться в почвенном воздухе через поры [111]. Считается установленным, что с повышением температуры снижается значение  $K_0$ .

Для некоторых основных нематтицидов установлены следующие значения  $K_0$  при 20°C:

метилбромид . . . . .	2,3	этилендибромид . . . . .	43
хлорпикрин . . . . .	12	метилизотиоцианат . . . . .	92
дихлорпропен . . . . .	22	дихлорбромпропан . . . . .	164

Из этого следует, что для веществ с низким значением  $K_0$ , например метилбромид, для покрытия почвы можно рекомендовать применение газонепроницаемой полиэтиленовой пленки, а для препаратов с высоким значением  $K_0$  достаточно разрушения почвенных пор верхнего слоя прикатыванием или небольшим поливом. Препараты с высоким значением  $K_0$ , например дихлорбромпропан, требуют для достижения полного действия хорошего распределения в почве. Их заделка должна быть тщательной. Эти препараты рекомендуется вносить с поливной водой.

Выше уже отмечалось, что порозность и влажность почвы влияют на распространение газа. Распространение действующего вещества происходит в песчаной почве быстрее, чем в глинистой. В крупные комки газ проникает плохо, кроме того, он слишком быстро удаляется из глыбистой почвы вследствие большого воздушного пространства, так что нематтицидное действие будет незначительным. Лучше всего препараты действуют в готовой к посеву почве.

Влажность почвы играет значительную роль в распространении газа. В очень влажных почвах газ распространяется очень медленно или совсем не распространяется, действие же в очень сухих почвах часто неудовлетворительно или совсем отсутствует. Поэтому сухие почвы должны быть политы перед обработкой нематтицидами. На действие почвенных нематтицидов влияет и температура почвы. Для проявления полного действия большинства препаратов минимальная температура почвы должна быть от 7 до 10°C. Некоторые

вещества, например метилбромид, действуют также при низких температурах, другие требуют температуры выше 16°C, например немагон или этилендибромид. При слишком низких температурах почвы диффузия газа происходит медленно, причем действующая концентрация недостаточно быстро накапливается и пронизывание газом почвенных частиц остается неполным. С другой стороны, с повышением температуры сокращается длительность токсичности, что должно регулироваться более высокой дозой [627].

В открытом грунте обработка осенью (до середины октября) в общем более благоприятна, чем весенняя, так как весной продолжительный срок дегазации вызывает задержку полевых работ на обработанных участках. Это не относится к применению метилбромида с коротким сроком дегазации.

Для действия нематцидов в почве играет роль как содержание органического вещества, так и глинистой фракции. Из-за сильной адсорбционной способности почвы с высоким содержанием органического вещества или суглинки мало пригодны для химического обеззараживания. Содержание в почве выше 5% органического вещества или выше 30% глины уже приводит к безуспешному применению нематцидов [1116].

Перед применением нематцидов не следует удобрять почвы навозом. Известны примеры, что метилизотиоцианат может связываться с аммиаком, выделяющимся из навоза, в нетоксичную для нематод монометилтиомочевину [1180]. Если навоз все же должен быть внесен в почву, то только хорошо перегнившим и за 4—6 недель до применения нематцидов. Поглотительная способность почвы зависит не только от содержания органического вещества и глинистой фракции, но и от температуры. Холодные почвы связывают действующее вещество сильнее и дольше, чем теплые.

За несколько недель до и вскоре после применения препаратов нельзя вносить известь, цианамид кальция или другие удобрения, содержащие кальций, так как их действующие вещества могут нейтрализоваться.

Способы и техника внесения также могут влиять на действие применяемого вещества. Способы механического перемешивания для создания прямого контакта препаратов с почвой на больших площадях открытого грунта малоэффективны, если для этого не применяют специальных орудий (почвофрезы, роторный культиватор и др.).

### *Влияние химического обеззараживания на биоценоз почвы*

Современные вещества по обеззараживанию почвы всегда представлены соединениями с широким спектром действия. Они действуют не только на нематод, но и проявляют часто инсектицидные, фунгицидные и бактерицидные свойства. Поэтому возникает вопрос, не убивают ли препараты для обеззараживания почвы также

естественную почвенную флору и фауну или по меньшей мере нарушают «биологическое равновесие».

Несомненно, что в биоценозе почвы возможны глубокие изменения из-за применения веществ для ее обеззараживания. Насколько проявляются такие изменения, зависит в значительной степени от химического соединения, его концентрации, а также состава и состояния активности почвенных живых организмов. К тому же вступает в силу действие изложенных выше сопряженных факторов. В общем после применения обеззараживающих почву веществ очень сильно уменьшается число почвенных организмов. После определенного времени численность почвенных грибов, актиномицетов, бактерий и др. вновь повышается до первоначального состояния.

На мезофауну (нематоды, клещи, тихоходки, многоножки, дождевые черви и др.), наоборот, фумигация оказывает продолжительное действие. Восстановление популяции здесь происходит значительно дольше.

Некоторые соединения действуют неодинаково на все группы организмов. Аллиловый спирт способствует, например, размножению бактерий и угнетает грибы, в то время как вапам уменьшает число бактерий, но содействует размножению актиномицетов [268]. Внутри групп микроорганизмов также наблюдаются различия в чувствительности к определенным препаратам. Например, у метилзиотионата (трапекс) переносимая фунгитоксичная предельная концентрация (концентрация веществ), при которой больше не растут грибы, составляет (в мг/кг) [769]:

<i>Pythium ultimum</i> . . . . .	4	<i>Phialophora cinerescens</i> . . . . .	100
<i>Phytophthora cactorum</i> . . . . .	10	<i>Helminthosporium sativum</i> . . . . .	200
<i>Rhizoctonia solani</i> . . . . .	20	<i>Trichoderma viride</i> . . . . .	300
<i>Cylindrocarpon radiclecola</i> . . . . .	40	<i>Trichocladium asperinum</i> . . . . .	500

Отдельные вещества действуют различно против определенных видов грибов, например фунгитоксичная предельная концентрация хлорпикрина для *Rhizoctonia solani* 2 мг/кг, метилбромид 50 мг/кг, милона и вапама 100 мг/кг. Следует иметь в виду, что различные стадии развития гриба также различаются по чувствительности. Например, склероции *Rhizoctonia solani* более устойчивы к вапам, чем мицелий гриба [267].

Большинство паразитических грибов чувствительнее сапрофитных, так что последние при обычно употребляемых нормах расхода истребляются в меньшем количестве, чем паразиты [268—270, 769].

При количественной оценке отдельных групп организмов оказалось, что применение химических веществ не оказывает угнетающего действия. Однако если провести тщательное количественное определение, то часто наблюдается сильный сдвиг в видовом составе первоначально имевшегося биоценоза. Это обуславливается различной чувствительностью к применяемым веществам и различной способностью к размножению у организмов.



Влияние способности к размножению при сдвиге видового состава особенно отчетливо наблюдается у нематод. У сапрозойных нематод период развития, как правило, значительно короче, чем у паразитических. Новая популяция нематод восстанавливается очень быстро, так как отдельные экземпляры всегда выживают после обработки или появляются из более глубоких, недостаточно обработанных слоев почвы. Она состоит в основном из сапрозоев. Однако под влиянием растений-хозяев популяция фитопаразитических нематод может относительно быстро восстанавливаться.

При обработке почвы с целью обеззараживания уничтожаются не только паразиты, но часто также антагонисты и естественные враги, особенно при применении повышенных доз. Освобожденная от антагонистов почва является сильно «поражаемой» для новой или посторонней инфекции. Возможно, что после применения фумигантов определенные возбудители болезней проявляются сильнее, чем до этого. Конечно, такие случаи не столь часты, чтобы можно было опасаться применения фумигантов вообще.

#### *Продолжительность дегазации*

Большинство препаратов для обеззараживания почвы действует не только как нематициды, но и как гербициды. Поэтому после обработки почвы нужно выждать определенное время (срок дегазации). Продолжительность этого периода зависит от свойств препарата и условий окружающей среды. Чем выше температура почвы, тем короче в общем срок дегазации. Это возможно в том случае, когда газообразное вещество может проникнуть в почву беспрепятственно. Поэтому для сокращения времени выжидания после известного периода действия вещества необходимо провести рыхление почвы (культиватором, мотыгой, фрезой и т. д.).



Рис. 35. Обнаружение фитотоксичных остатков действующего вещества в почве с помощью проростков клеовника.

В таблице 10 приведен срок дегазации для отдельных веществ.

Продолжительность выжидания имеет огромное значение, так как температура, тип почвы, влажность и содержание органического вещества оказывают на нее влияние.

Для обнаружения остатка действующего вещества в почве могут применяться различные методы. Быстрым и надежным показателем может служить проба проростков клоповника (*Lepidium*), которую впервые предложили для обнаружения трапекса [1330], но она пригодна и для большинства других препаратов. Для пробы берут немного почвы с различной глубины обработанного участка (с 15 до 25 см и 50 см), наполняют стеклянную банку и тотчас крепко закрывают. В банку подвешивают увлажненные ватные тампоны с семенами клоповника и помещают в теплое место. Контроль — банка с необработанной почвой. При 20°C семена клоповника прорастают через 1—2 дня. Если в почве присутствует минимальное количество действующего вещества препарата, то газ угнетает прорастание семян клоповника, что легко можно установить по сравнению с контролем (рис. 35).

Таблица 10

Влияние температуры почвы на продолжительность дегазации некоторых нематтицидов

Препарат	Температура почвы на глубине 10 см, °C	Срок дегазации	Литература
Метилбромид	10—16	2—5 дней	Штарк [437]
Шелл ДД	10	4—6 недель	Гоффарт [428]
Трапекс	12—18	Около 3 недель	Пиерош, Веррес и Рашке [1142]
	6—12	Около 4 недель	
	0—6	Около 8 недель	
Вапам	5—10	Около 3 недель	Гугенхам [538]
	10—15	Около 4 недель	
	Меньше 5	Вещество превращается в газ очень медленно	
Дазомет	Больше 20	1½—2 недели	Хилл и Хильдебрандт [604]
	15—20	2—3 недели	
	10—15	3—5 недель	
	5—10	5—8 недель	
Терракур	20	2—3 недели	Хомейер [627]
	12	4 недели	
	7	6 недель	

Можно применять также метод тест-растений. В испытываемую почву пересаживают молодые растения салата или томатов (без кома почвы). Спустя неделю по развитию (гибели или других симптомов повреждения) принимают решение. Недостаток этого метода заключается в том, что корни часто не находятся в точке наивысшей концентрации действующего вещества. Применение горшков

с почвой с различной глубины хотя и компенсирует названный недостаток, но трудоемок.

Если обнаруживается наличие действующего вещества в почве, обработанную площадь необходимо тщательно прорыхлить еще раз. Спустя несколько дней следует повторить исследование.

В различных садоводческих хозяйствах в последние годы наблюдают повреждение растений, потому что не принимают во внимание зависимость времени дегазации от окружающих условий. Использование методов проращивания клоповника или тест-растений можно избежать такого промаха.

### *Влияние химического обеззараживания почвы на урожай и качество растительной продукции*

Целью всех мероприятий по борьбе с нематодами является устранение потерь урожая. Теперь большинство препаратов для обеззараживания почвы убивают не только нематод, но и многих патогенных грибов и насекомых в различных стадиях развития, живущих в почве. Кроме того, часто отмечают благоприятное действие их на рост растений, что обуславливается освобождением определенных веществ (азот, микроэлементы).

В результате химического обеззараживания почвы количество азота повышается на 10—20 кг/га [1076]. Возможно также небольшое повышение значения рН на 0,1—0,2 единицы. Кроме того, у различных видов растений, например у свеклы, клевера и зерновых, наблюдается усиление роста, вызванное хлором, содержащимся в ДД и других препаратах [426, 449]. Поэтому прибавка урожая после обработки не всегда обусловлена гибелью нематод. Но отдельные компоненты очень трудно отделить один от другого.

Тейлор [1535] предполагает, что в среднем не больше  $\frac{1}{10}$  прибавки урожая происходит за счет гибели других организмов.

Несомненно, химическая обработка почвы влечет значительное повышение урожая. Относительная прибавка урожая тем выше, чем сильнее заражение почвы фитопаразитическими нематодами. Часто применение нематцидов делает возможным возделывание растений. Согласно сообщениям, урожай после обеззараживания почвы повышается от нескольких процентов до 1000%.

Тейлор [1535] сопоставил результаты 853 сравниваемых урожаев с обработанных и необработанных участков. Согласно его данным, фумигация почвы препаратами (дибромхлориопан, ДД, этиленбромид, метилбромид и др.) в среднем повышала урожай культур на 87%. Наивысшая прибавка урожая отмечена у винограда (202,8%), сахарной свеклы (175,2%), нарциссов (136%) и сои (126,2%), наименьшая — у овса (13,1%), табака (13,4%) и сорго (16,7%). Повышение урожая у хлопчатника в среднем составило 91,4%, фасоли — 79,3%, картофеля — 75%, томатов — 72,9% и у кукурузы — 50,7%. Эти данные относятся только к тем культурам, по которым сравнили по меньшей мере 10 урожаев.

Естественно, отдельные препараты по-разному влияют на повышение урожая у различных видов растений. Так, например, у хлопчатника при внесении дибромхлорпропана повышение урожая достигало 130,6% (20 сравниваемых урожаев), этилендибромида — 99,9% (53 сравниваемых урожая) и ДД — 46,6% (27 сравниваемых урожаев).

Остенбринк [1064—1066] утверждает, что химическое обеззараживание почвы может повысить урожай в среднем более чем на 20% на всех голландских почвах и что никакое другое мероприятие, кроме регулирования влажности и удобрения почвы, не повышает таким образом урожай.

После применения препаратов иногда у некоторых культур (морковь и картофель) могут быть отрицательные вкусовые изменения. Это доказано, например, для хлорированных углеводов типа ДД [425, 426]. Листья табака обогащаются хлором, что приводит к ухудшению свойства горения.

Бромсодержащие препараты (метилбромид, этилендибромид и дибромхлорпропан) оставляют в почве бром, который может поглощаться некоторыми растениями, например луком. Имеются сведения, что иногда бром обнаруживали в молоке домашних животных, поевших кормовые растения с обработанной почвы [463]. Опасность, что токсические остатки препаратов усваиваются растениями и попадают в продукты питания населения или корм домашних животных, является незначительной при правильном применении веществ для обеззараживания почвы. Однако исследование остатков у нематодов должно привлечь пристальное внимание.

#### *Восстановление популяции нематод после химического обеззараживания почвы*

Применение химических веществ для обеззараживания почвы освобождает почву от паразитов только временно. Восстановление популяции зависит от многих факторов, например от числа поколений нематод, оставшихся в почве, их видовой принадлежности и способности к размножению, от температуры и прочих климатических факторов, а также от времени обработки поля. Решающую роль играют возделываемые после обработки культуры как растения-хозяева. Действие препаратов зависит также от их химического состава и в значительной степени от дозы и способа внесения.

Гоффарт [437, 438] наблюдал, что популяция *Paratylenchus* sp. при возделывании моркови достигает исходного значения через 4—5 месяцев или даже превосходит его. Обработка почвы весной защищает культуры только на один вегетационный период. Однако на обработанных химикатами участках восстановление *Pratylenchus crenatus* происходит очень медленно. При внесении осенью (через 23 недели после обработки) Гоффарт установил, что в зависимости от примененного вещества в почве было от 0 до 16% первоначального числа *Pratylenchus*.

В вегетационном опыте по борьбе с *Pratylenchus penetrans* вапамом и дазометом (несмотря на возделывание способствующих увеличению популяции бобов) их эффективность сохранилась и на следующий год, конечно, только при высоких дозах (вапам 75 и 100 мл/м<sup>2</sup>, дазомет 50 и 100 г/м<sup>2</sup>). Осенью следующего года была достигнута и отчасти превышена исходная зараженность. Но число *Pratylenchus* было все же ниже необработанного контроля. При дозе дазомета 25 г/м<sup>2</sup> уже через 4—5 месяцев (в год осенней обработки) уровень начальной зараженности был превышен [224]. Несомненно к этому привела недостаточная гибель экземпляров *Pratylenchus*, что объясняется дозой препарата.

В опыте по борьбе с *Meloidogyne incognita*, *Xiphinema americanum* и *Trichodorus* sp. на виноградниках Калифорнии путем внесения дибромхлорпропана оказалось, что после первоначального уменьшения популяции нематод в течение 3—5 месяцев следовало ее восстановление [1189].

Опыты в открытом грунте в Институте фитопатологии и защиты растений Ростокского университета с ДД Шелл (60 и 80 мл/м<sup>2</sup>) против галловых нематод дали в следующем году свободную от поражения культуру *Scorzonera crispatula* (козелец сладкий корень). На третий год возделывания растения показали в середине делянок незначительное, а по краям делянок сильное заражение галловой нематодой. На четвертый год после обработки поражение усилилось, но рост растений на обработанных делянках был значительно лучше, чем на контрольных делянках. Очевидно, условия открытого грунта в северной части ГДР обеспечивают только медленное восстановление популяции этого вида нематод. Проведенные до сих пор исследования показывают, что некоторые виды нематод при благоприятных условиях развития в течение вегетационного периода могут вновь восстановить первоначальную популяцию, в то время как для других нужно два или более вегетационных периода. При возделывании растений, менее благоприятствующих восстановлению популяции, действие, вероятно, продлится дольше.

#### *Стоимость и хозяйственная эффективность химического обеззараживания почвы*

В настоящее время во многих странах имеются эффективные препараты для обеззараживания почвы. Однако их широкое применение в практике ограничено из-за относительно высокой стоимости. Поэтому нематициды применяют прежде всего в практике службы карантина или для защиты ценных культур.

В таблице 11 приведена стоимость обеззараживания почвы препаратами, применяющимися в ФРГ [1100].

Из данных таблицы 11 видно, что денежные затраты значительны. Однако если принять во внимание стоимость фумигации почвы, которая должна достигать 1,6—2,65 марки ФРГ/м<sup>2</sup> [1100], то при-

Таблица 11

## Стоимость обработки полей нематтидами

Препарат	Применяемое количество, мл/м <sup>2</sup>	Средняя стоимость, марки ФРГ/м <sup>2</sup>	Общая стоимость, марки ФРГ/м <sup>2</sup>
Шелл ДД	60	0,18	0,25
Базамид-порошок (дазомет)	50 г	0,80	0,88
Вапам	100	0,80	0,98
	150	1,20	1,45
Трапекс	100	0,75	0,85
	150	1,15	1,25
Ди-трапекс (WN-12)	30	0,28	0,38
	100	0,88	1,05
Хлорпикрин	32—48	0,90—1,06	1,30—1,85*

\* Стоимость сильно зависит от размера обрабатываемой площади и затрат на доставку исполняющей фирмой.

менение кажется уже не таким дорогим. Подобная картина наблюдается при сравнении стоимости химического обеззараживания или послойного пропаривания почвы [1100] (табл. 12).

Таблица 12

## Сравнительная стоимость химического обеззараживания и пропаривания почвы

Обработка	Применяемое количество, мл/м <sup>3</sup>	Общая стоимость, марки ФРГ/м <sup>2</sup>
-----------	---	---

*Применение химических препаратов*

Базамид-порошок	200 г	3,40—3,60
Вапам	400—500	3,52—4,40
Трапекс	400—500	3,16—4,20
Ди-трапекс	250—300	3,00—3,95
Ларвацид	250—400	10,00

*Пропаривание почвы*

Маленькими и средними агрегатами		5,80—6,42
Большими агрегатами		5,40—6,20
Электропропаривание		7,00*

\* При тарифе за электроэнергию 0,09 марки ФРГ/квт-ч.

Стоимость химического обеззараживания почвы ниже пропаривания. Затраты на химическое обеззараживание значительно меньше по сравнению с пропариванием почвы. Для хозяйств в настоящее время лучшим способом обработки является химический.

При рассмотрении рентабельности химического обеззараживания почвы следует учитывать не только стоимость и повышение урожая в год применения, но и многолетнее длительное последствие. Хороший пример многолетнего последствия химического

обеззараживания почвы приведен Коеном [752]. Одноразовое обеззараживание почвы под картофель в сочетании с последующим двухлетним возделыванием арахиса и хлопчатника в общем севообороте повышало урожай, стоимость которого, за вычетом издержек на обеззараживание почвы, превышала и в последующие годы в 2—3 раза эти издержки (44,7 ф. ст., 63,1 ф. ст. и 60,7 ф. ст. на 1 акр<sup>1</sup>).

Для хозяйства, поля которого заражены нематодами так сильно, что культуры больше не могут расти и из-за производственного направления невозможно провести замену их другими, часто единственной возможностью возделывания специальных культур является химическое обеззараживание почвы. Так, во многих тепличных комбинатах Болгарии, где преобладает монокультура томатов, применение нематцидов стало необходимостью. Согласно Кауфхолду [722], в виноградных питомниках на Франконской Юре доля пригодных к продаже саженцев уменьшается до 5% вследствие поражения нематодами от обычных 30—40%. После применения препарата Шелл ДД в последующие 3 года в среднем 60% саженцев виноградной лозы были пригодны для реализации.

Следует отметить, что в других странах относительная цена препарата более благоприятна, чем в большинстве западноевропейских стран. В СССР Ротштейном и Красоткиной [1263] представлены данные о рентабельности применения нематцидов: средняя стоимость дибромхлорпропана (немагона), израсходованного на 1 га, составляла 90 руб., фумиганта 93 (ДД) — 160 руб. и вапана — 180 руб. Свешниковой [1514, 1515] в теплицах показан высокий экономический эффект на огурцах благодаря применению нематцидов (табл. 13).

Таблица 13

Рентабельность применения нематцидов в теплицах на огурцах

Препарат	Затраты, руб/м <sup>2</sup>	Дополнительный доход, руб/м <sup>2</sup>
Карбатнон (вапам)	0,30	8,70
Фумигант 93 (ДД)	0,11	2,86
ДДБ	0,11	2,49
Немагон	0,05	4,45

Таблица 14

Экономическая эффективность применения нематцидов под томаты в открытом грунте

Препараты	Затраты, руб/га	Дополнительный доход, руб/га
Карбатнон (вапам)	1732	3353
Немагон	498	1528
ДДБ	434	2806
Тиазон (дазомет)	1581	382

<sup>1</sup> 1 акр=0,4 га. — Прим. ред.

Получены также благоприятные результаты при применении нематтицидов под томаты в открытом грунте (табл. 14) [1280].

В США стоимость многолетнего урожая оценивается в 2 или 4 раза, исключая издержки (около 75 долл./га при внесении Шелл ДД и ЭДБ). Поэтому в США наблюдается быстрый подъем химического обеззараживания почвы. Так, в 1959 г. химикатами было обеззаражено 240 тыс. га.

### *Обеззараживание инвентаря*

Для обеззараживания инструментов, рабочих столов, стеллажей, горшков, мешков и др. можно применять различные химикаты. В условиях ГДР для дезинфекции употребляют растворы формалина (2—5%-ные). Все зараженные части тщательно обмывают или опрыскивают. Вместо формалина можно применять также 2—5%-ные растворы лизола, 10%-ный горячий раствор соды или 0,5%-ный раствор вапама.

Растворы формалина, лизола, соды, поваренной соли или сернокислого аммония в высоких концентрациях пригодны для пропитывания ковриков при входе в теплицы или опилок в ящиках, для дезинфекции обуви. Если нужно достигнуть надежного нематтицидного действия, растворы нужно добавлять ежедневно.

Для обеззараживания стоячей поливной воды можно рекомендовать прибавление хинозола (5—10 г/10 л воды) в бассейн с водой для полива.

В США в большом масштабе применяют метилбромид. Фумигацию проводят в специальных фумигационных камерах или палатках из газонепроницаемой пленки.



**Специальная  
часть**

# **НЕМАТОДЫ— ПАРАЗИТЫ РАСТЕНИЙ**

НЕМАТОДЫ —  
ПАРАЗИТЫ КОРНЕЙ  
СТЕБЛЕВЫЕ НЕМАТОДЫ  
ЛИСТОВЫЕ ПАРАЗИТИЧЕСКИЕ  
НЕМАТОДЫ  
НЕМАТОДЫ,  
ПАРАЗИТИРУЮЩИЕ  
В ЗАЧАТКАХ ЦВЕТКОВ  
НЕМАТОДЫ —  
ПАРАЗИТЫ КУЛЬТУРЫ  
ПАМПИИОНОВ  
СВОБОДНОЖИВУЩИЕ  
НЕМАТОДЫ, ЧАСТО  
ВСТРЕЧАЮЩИЕСЯ  
В ОБРАЗЦАХ РАСТЕНИЙ  
И ПОЧВЫ  
МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ  
В ФИТОНЕМАТОЛОГИИ

## НЕМАТОДЫ — ПАРАЗИТЫ КОРНЕЙ

Среди паразитирующих на растениях нематод наибольшее хозяйственное значение имеют виды, живущие на корнях. Они преобладают по количеству видов, могут причинить большой вред, и, кроме того, борьба с ними трудна.

Нематоды, паразитирующие на растениях, значительно отличаются по морфологии, биологии, патогенности и по вызываемым симптомам заболеваний.

У подавляющего большинства родов оба пола имеют типичную стройную форму тела, что является предпосылкой к активному движению. Поэтому такие представители называются мигрирующими.

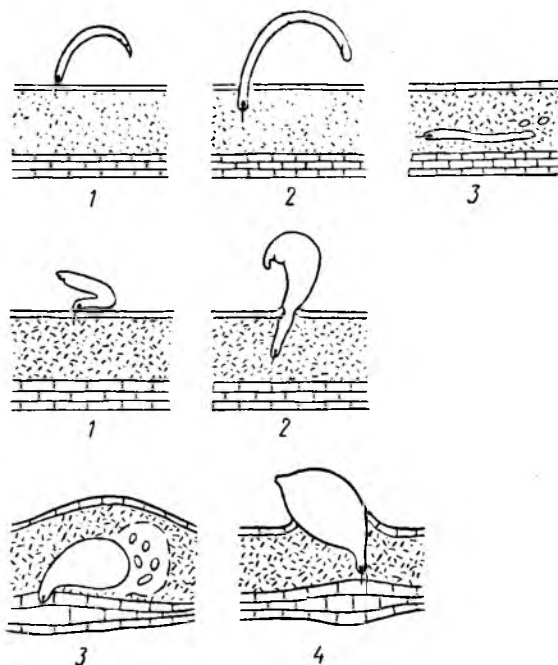


Рис. 36. Различные способы паразитирования корневых нематод:

*Вверху* — мигрирующие корневые нематоды; в *середине* и *внизу* — седентарные корневые нематоды (схематическое изображение по Деккеру) [232]; 1 — эктопаразитический; 2 — полужендопаразитический; 3 — эндопаразитический; 4 — эндопаразитический — полужендопаразитический.

щими или «странствующими» корневыми нематодами. У различных родов (*Heterodera*, *Meloidogyne*, *Nacobbus*, *Tylenchulus*, *Rotylenchulus* и др.) самки в течение развития приобретают более или менее вздутую форму, вследствие чего теряется их способность к активной смене места и они становятся седентарными корневыми нематодами (седентарный — сидячий, оседлый).

Как среди мигрирующих, так и среди седентарных корневых нематод имеются эндопаразитически и эктопаразитически живущие роды. Кроме того, возможен полуэндопаразитический образ жизни [1689], когда нематоды проникают только передней частью тела в корни, в то время как задний конец торчит на поверхности корня. У отдельных родов наблюдается изменение способа паразитирования в процессе жизненного цикла. Так, личинки видов *Heterodera* — эндопаразиты, в то время как самки ведут полуэндопаразитический образ жизни (рис. 36).

По образу жизни и морфологии корневые нематоды можно подразделить на следующие группы.

I. Седентарные корневые нематоды:

- 1) цистообразующие нематоды
- 2) галлообразующие нематоды
- 3) некоторые нецистообразующие эктопаразиты (включая полуэндопаразитов).

II. Мигрирующие корневые нематоды:

- 1) эндопаразиты
- 2) эктопаразиты (включая полуэндопаразитов)
- 3) факультативные корневые паразиты.

## СЕДЕНТАРНЫЕ КОРНЕВЫЕ НЕМАТОДЫ

Седентарные корневые нематоды относятся в большинстве лишь к немногим семействам или подсемействам. Они имеются в семействах: *Heteroderidae* (с родами *Heterodera*, *Meloidogyne*, *Meloidodera*, *Meloidoderita*, *Hypsoperine*), *Tylenchulidae* (с родами *Tylenchulus*, *Sphaeronema*, *Trophonema*), *Hoplolaimidae* подсемействе *Nacobbinae* (с родами *Nacobbus*, *Rotylenchus*). Седентарные корневые нематоды имеются в роде *Cacopaurus* (*Criconematidae*). Кроме того, к этой группе можно причислить вид, живущий в корневых галлах (*Anguina radicum*).

В условиях Средней Европы экономическое значение имеют только представители *Heteroderidae*, именно роды *Heterodera* и *Meloidogyne*. Существование рода *Heteroderoides*, описанного Кирьяновой (1958), пока считается сомнительным. Кирьянова [739] в своей работе о корневых нематодах семейства *Heteroderidae* род *Heteroderoides* не упоминает. Роды *Meloidodera* и *Hypsoperine* до сих пор в Средней Европе не доказаны. Характерные признаки названных родов приведены в таблице 15 [231, 232].

В тропиках и субтропиках наряду с галловыми нематодами (*Meloidogyne*) важное хозяйственное значение имеют представи-

Морфологические и биологические признаки Heteroderidae  
(на основе сопоставления морфологии и образа жизни самок или точнее, цист)

Род	Форма тела	Окраска тела	Качество оболочки тела	Положение вульвы	Откладка яиц	Образ жизни
<i>Meloidogyne</i> Goeldi, 1887	Мешковидная, бутылковидная, грушевидная	Белая	Мягкая	Терминальное	В мешок снаружи тела	Эндопаразиты, в корневых галлах
<i>Hysoperine</i> Sledge and Golden, 1964	Овальная, головная часть обычно направлена вбок	Белая	Мягкая, с толстой кутикулой	Терминальное, на закругленной части тела	В мешок снаружи тела	Эндопаразиты в небольших утолщениях корней
<i>Meloidodera</i> Chitwood, Hannon and Esser, 1956	Мешковидная, грушевидная	Белая	Грубая, но не твердая	Кзади от середины тела	Яйца остаются в теле	Полуэндопаразиты, с задней частью тела, торчащей из корня, но не образуют корневых галлов
<i>Heterodera</i> Schmidt, 1871	Шаровидная, грушевидная, лимонovidная	Желто-коричневая, от коричневой до красно-коричневой	Твердая (образует цисту)	Терминальное, при лимонovidной форме на конусообразном выступе	Яйца в подавляющем большинстве остаются в теле, у отдельных видов часть яиц откладывается в яйцевой мешок снаружи тела	То же
<i>Meloidoderita</i> Pogosjan, 1966	Грушевидная, с небольшим выступающим вульварным конусом	Белая, у старых особей желтоватая	Мягкая, довольно толстая, усеянная маленькими гиалиновыми шипиками	Терминальное, на конусообразном выступе	Большая часть яиц откладывается в яйцевой мешок, в теле остается 18—30 яиц, окруженных коричневым слоем (цистодная стадия)	» »

тели Tylenchulidae и Nacobbinae, в то время как цистообразующие нематоды рода *Heterodera*, по-видимому, имеют только второстепенное значение.

## ЦИСТООБРАЗУЮЩИЕ НЕМАТОДЫ

### Общая часть

Цистообразующие нематоды впервые были найдены ботаником Шахтом [1307] на Магдебургской равнине на корнях сахарной свеклы. Несколько лет спустя Шмидт [1319] назвал эту нематоду *Heterodera schachtii* в честь нашедшего ее. В последующие десятилетия цистообразующие нематоды были зарегистрированы на корнях многих растений, например овса, ячменя, гороха, клевера, картофеля и др. Долгое время считали все находки принадлежащими виду *H. schachtii*, хотя Либшер [849] выделил найденную на корнях гороха нематоду в отдельный вид и дал ей наименование *H. göttingiana*.

В последующее время были выделены различные расы свекловичной нематоды, формы, рассматриваемые как отдельные виды.

Многочисленные новые описанные находки в последующие годы увеличили список выявленных видов *Heterodera*. На основании морфологического сходства виды *Heterodera* можно подразделить на следующие группы.

#### 1. Группа *rostochiensis*

(характеризуется: округлой или грушевидной формы циркумфенестральные цисты)

*H. leptonepia* Cobb and Taylor, 1953 (перуанская цистообразующая нематода)

*H. millefolii* Kirjanova and Krall, 1965 (тысячелистниковая цистообразующая нематода)

*H. punctata* Thorne, 1928 (злаковая цистообразующая нематода)

*H. rostochiensis* Wollenweber, 1923 (картофельная цистообразующая нематода)

#### 2. Группа *schachtii*

(характеризуется: лимоновидной формы семифенестральные цисты с булле)

*H. avenae* Wollenweber, 1924 (овсяная цистообразующая нематода)

*H. estonica* Kirjanova and Krall, 1963 (эстонская цистообразующая нематода)

*H. galeopsidis* Goffart, 1936 (пикульниковая цистообразующая нематода)

*H. glycinis* Ichinohe, 1952 (соевая цистообразующая нематода)

*H. lespedezae* Golden and Cobb, 1963 (леспедецевая цистообразующая нематода)

*H. leuceilymä* DiEdwardo and Perry, 1964 (цистообразующая нематода стено-тафрума, *Stenotaphrum secundatum*)

*H. mothi* Khan and Husain, 1965 (цистообразующая нематода индийской сыти)

*H. oryzae* Luc and Brizuela, 1961 (рисовая цистообразующая нематода)

*H. oxiana* Kirjanova, 1962 (аму-дарьинская цистообразующая нематода)

*H. rosii* Duggan and Brennan, 1966 (ирландская щавелевая цистообразующая нематода)

*H. rumicis* Pogosjan, 1966 (армянская щавелевая цистообразующая нематода)

*H. sacchari* Luc and Merny, 1963 (цистообразующая нематода сахарного тростника)

*H. schachtii* Schmidt, 1871 (свекловичная цистообразующая нематода)

*H. tadshikistanica* Kirjanova and Ivanova, 1966 (таджикская цистообразующая нематода)

*H. trifolii* Goffart, 1932 (клеверная цистообразующая нематода)  
*H. turcomanica* Kirjanova and Shagalina, 1965 (туркменская цистообразующая нематода)

### 3. Группа *göttingiana*

(характеризуется: лимоновидные семифенестральные цисты без буллы)

*H. carotae* Jones, 1950 (морковная цистообразующая нематода)

*H. cruciferae* Franklin, 1945 (капустная цистообразующая нематода)

*H. cyperi* Golden, Rau and Cobb, 1962 (цистообразующая нематода американской сыти)

*H. fici* Kirjanova, 1954 (фикусовая цистообразующая нематода)

*H. göttingiana* Liebscher, 1892 (гороховая цистообразующая нематода)

*H. humuli* Filipjev, 1934 (хмелевая цистообразующая нематода)

### 4. Группа *cacti*

(характеризуется: лимоновидные циркумфенестральные цисты)

*H. cacti* Filipjev and Schuurmans Stekheven, 1941 (кактусовая цистообразующая нематода)

*H. weissii* Steiner, 1949 (гречишниковая цистообразующая нематода).

Имеются сведения о других видах *Heterodera*, описания которых не достаточны для общего признания, поэтому их следует отнести к *species inquirendae*: *H. paratrifolii* Kirjanova, 1963; *H. scleranthii* Кактыня, 1957; *H. pseudorostochiensis* Kirjanova, 1963.

Купер [191] при обследовании в Великобритании обнаружил цистообразующих нематод, которые отличались по структуре вульварного конуса и другим морфологическим признакам от известных видов *Heterodera*. Для характеристики своих находок он подобрал предварительные названия, которые не считаются видовыми, так как они не основаны на действительном описании. Но возможно, что дальнейшие исследования приведут к признанию некоторых из этих «видовых названий».

*H. «bifenestra»* (растение-хозяин неизвестно)

*H. «limonii»* (на *Limonium vulgare* Mill.)

*H. «major var. arenaria»* (на *Ammophila arenaria* [L.] Link.)

*H. «methwoldensis»* (растение-хозяин неизвестно)

*H. «polygони»* (на *Polygonum*, *Chenopodium*, *Rumex*, *Stellaria* и *Myosotis*)

*H. «urticae»* (на *Urtica dioica* L.).

На табаке в США найдены цисты, которые различаются некоторыми морфологическими деталями, а также растениями-хозяевами, и отличны от *Heterodera tabacum*. Они были обозначены предварительное как «цистообразующая нематода Осборна» (OCN) и как «цистообразующая нематода паслена» (HCN) [958, 1082].

Можно ожидать, что из некоторых известных видов, например *H. punctata* и *H. trifolii*, а также *H. avenae* будут выделены в недалеком будущем новые виды. Различия в морфологии, наличии самцов, наконец растениях-хозяевах позволяют сделать вывод, что здесь речь идет о комплексе видов.

Из названных видов рода *Heterodera* в настоящей книге будут обсуждаться только представители, встречающиеся в Европе. Порядок их описания в тексте основан на экономическом значении в условиях Средней Европы.

## Морфология и цикл развития видов *Heterodera*

Род *Heterodera* отличается от других родов нематод по способности кутикулы самок превращаться в жесткую, стойкую к внешним условиям коричневую оболочку.

Самки видов *Heterodera* в течение развития принимают шаровидную, грушевидную или лимоновидную формы. Они образуют многочисленные яйца, которые остаются преимущественно в теле и защищены оболочкой цисты от неблагоприятных влияний окружающей среды. Размеры цист 0,4—0,8 мм, иногда они колеблются от 0,2 до 1,1 мм. Окраска варьирует в зависимости от вида и возраста от светло-коричневой до темно-коричневой или красно-коричневой. Обычно оболочка цисты состоит из трех слоев, имеющих различные под микроскопом видимые рисунки, которые в форме точек (узор из пор) или линий (узор или линий), причем последний может состоять из волнообразных, сетевидных или зигзагообразных линий.

Яйца продолговато-овальные. Самые мелкие яйца у хмелевой и капустной гетеродер (89 мк × 42 мк и 94 мк × 47 мк соответственно), самые крупные яйца у злаковой и овсяной нематод (122 мк × 48 мк и 115 мк × 45 мк соответственно). Самые широкие яйца (110 мк × 54 мк) имеет гороховая нематода. Яйца вначале заполнены зернистым содержимым, позднее оно дифференцируется постепенным дроблением до образования личинки.

Первая личиночная стадия протекает в яйцевой оболочке. Она завершает эмбриональное развитие. Молодые цисты содержат уже многочисленных личинок первой стадии, признак того, что их эмбриональное развитие в яйце начинается немедленно после его формирования. После первой линьки, которая совершается внутри яйцевой оболочки, личинка полностью развита. Онтогенетически эту стадию можно рассматривать как первую личиночную стадию [542], но в филогенетическом отношении речь идет о второй личиночной стадии.

Лишь личинки второй стадии способны к передвижению и нападению на растение. После выхода из цисты их можно свободно встретить в почве. Они обычно 0,4—0,6 мм длины, имеют сильный ротовой стилет и заостренный хвост. Длина тела варьирует у отдельных видов. Крупные личинки у овсяной и злаковой нематод (>550 мк), самые мелкие у хмелевой и капустной нематод (<450 мк).

Личинки проникают преимущественно в зону роста сразу позади кончика корня и локализируются параллельно его оси, большей частью хвостовым концом к кончику корня. После этого их тело немного утолщается. Через 1—2 недели после проникновения второй линькой завершается вторая личиночная стадия.

Во время третьей личиночной стадии личинка утолщается до бутылковидной формы, половые органы уже заметны и ректум ясно

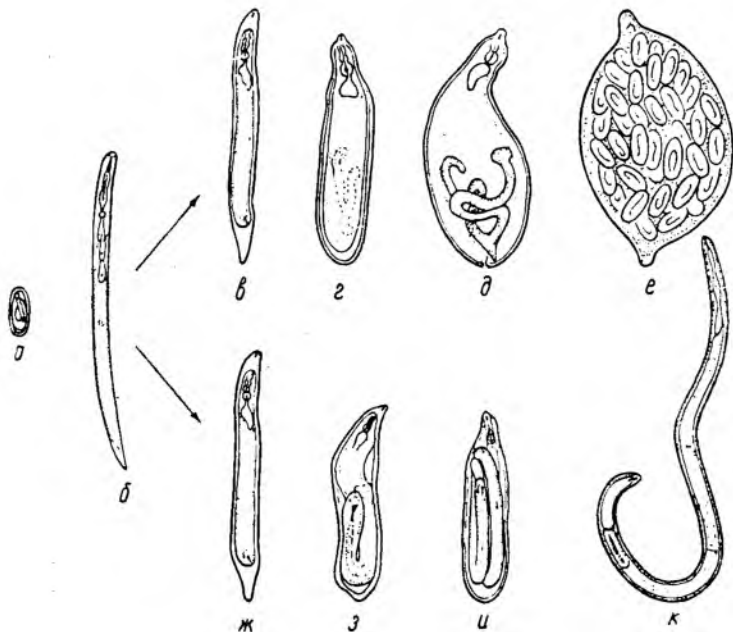


Рис. 37. Стадии развития *Heterodera*:

*а* — яйцо; *б* — личинка второй стадии, внедряющаяся в корни (инвазивная); *в* — личинка третьей стадии (♀); *г* — личинка четвертой стадии (♀); *д* — молодая самка; *е* — наполненная яйцами циста; *ж* — личинка третьей стадии (♂); *з* — личинка четвертой стадии (♂); *и* — неполовозрелый самец; *к* — самец (*б, в, г, д, з, и* — по Франклину; *е* — по Торну; *к* — по Читвуду и Бюреру).

виден. Эта стадия протекает в течение нескольких дней и завершается линькой.

Во время четвертой стадии личинка, развивающаяся в самку, еще более утолщается, тогда как личинки, развивающиеся в самцов, приобретают червеобразную форму (рис. 37). В этот период самцы не питаются, так как личинки еще не освободились от личиночной шкурки. Развивающиеся самцы, которые приблизительно в 4 раза длиннее личиночной шкурки, лежат в ней многократно сложенные. Копулятивные органы уже ясно видны. Четвертая личиночная стадия длится около 4—5 дней. Через несколько дней самцы выползают из личиночных шкурок и покидают корни.

Полностью развившиеся самцы имеют стройное тело длиной 1—1,5 мм с тупым закругленным хвостом. Спиккулы расположены вблизи кончика хвоста. Бурса отсутствует. Взрослые самцы живут недолго. Вскоре после оплодотворения самок самцы умирают. У некоторых видов *Heterodera*, например у клеверной нематоды, самцов нет или они очень редки, поэтому происходит партеногенетическое развитие.

Самки, развитие которых длится немного дольше, утолщаются и в четвертой личиночной стадии. Благодаря этому корень разрывает-



ется и задний конец самок выступает наружу. Самки вначале имеют белую окраску. После наступления половой зрелости они у большинства видов *Heterodera* оплодотворяются самцами. Самки выделяют, очевидно, привлекающее вещество [528, 529]. После оплодотворения они в течение месяца откладывают яйца. Количество яиц колеблется от нескольких до многих сотен, в зависимости от вида и окружающих условий. Некоторые виды *Heterodera* образуют желатиновый яйцевой мешок, который расположен на заднем, вульварном конце цисты, в него откладывается часть яиц. После откладки яиц самки отмирают. Их наружный покров превращается в оболочку, защищающую потомство. Самки становятся «выводковыми камерами», или цистами. В течение процесса превращения изменяются качества стенки цисты, она становится более прочной и темной. У некоторых видов коричневая окраска появляется после желтой. У различных видов цисты покрыты «субкристаллиновым» слоем, который состоит отчасти из остатков личиночных оболочек. Позднее он разрушается. Поэтому цисты некоторых видов кажутся белыми до момента его опадения, и только после потери субкристаллинового слоя обнаруживается коричневая окраска цист.

#### **Вылупливание личинок и факторы, влияющие на него**

Вылупливание личинок видов *Heterodera* представляет собой большую проблему для исследования. Уже давно известно, что личинки реагируют на присутствие их растений-хозяев усилением процесса вылупливания. Марциновская [935] считала, что выделяемые растениями вещества проникают в почву и привлекают червей. Баунакс [44] нашел, что корни выделяют в окружающую воду вещества, что усиливает вылупливание личинок. Но такие вещества продуцируются только растущими растениями. Позднее наблюдали, что растения, не являющиеся хозяевами, также могут выделять вещества, стимулирующие вылупливание [1589, 1590].

Некоторые виды, например *H. avenae* и *H. göttingiana*, не активируются корневыми выделениями. Здесь стимуляция выхода личинок зависит от таких факторов, как температура и влажность<sup>1</sup>. «Спонтанный» выход, т. е. вылупливание без присутствия активных диффузатов корней, наблюдается в более или менее сильной мере у всех видов *Heterodera*. Это спонтанное вылупливание имеет большее значение, например, у свекловичной нематоды, чем у картофельной, и проявляется особенно в ранние годы. Образование корневых выделений, вызывающих вылупливание, зависит в значительной степени от возраста, развития, сорта растения и климатических условий. Для картофельной нематоды самую высокую активность

<sup>1</sup> Исследованиями некоторых авторов, в том числе советских (Жук, 1970), установлено стимулирующее действие корневых выделений бобовых культур на *A. avenae*. — Прим. ред.

показали выделения растений картофеля в возрасте до 6 недель [1673]. Их влияние распространяется в окружности примерно 15 см от центра корня [338]. Под влиянием воды, стекающей с корней, в среднем вылупливается 56—64% личинок, находящихся в цистах [581].

Привлекающие вещества растворимы в воде и устойчивы к высокой температуре. Они обладают свойствами глюкозидов растительных сердечно-сосудистых лекарств [312]. Вероятно, речь идет об органических кислотах, влияющих путем окислительных процессов на личинок, находящихся в яичевой оболочке. Исследования этого вопроса еще не закончены. Из корневых выделений томата получена, например, низкомолекулярная ненасыщенная кетокислота, которая была названа «Estersäure» [109]. Эта кислота стимулирует выход личинок картофельной нематоды в сильном разбавлении от  $10^{-7}$  до  $10^{-9}$ .

Стимулирующие выход личинок вещества, образуемые растениями, могут адсорбироваться почвенными коллоидами или становиться неэффективными вследствие деятельности микроорганизмов. Адсорбция особенно велика в богатой гумусом почве.

Наряду с наличием веществ, стимулирующих вылупливание, и готовностью к выходу личинок, находящихся в цистах, необходимы определенная температура, превышающая минимальную, и достаточная влажность, чтобы вызвать вылупливание. У картофельной нематоды основной выход происходит между 15 и 20°C, у овсяной нематоды при 20°C и у свекловичной при 25°C [710, 1685]. В общем на выход личинок ускоряюще действует изменение температуры [72]. Большое значение для стимуляции вылупливания имеет достаточное количество кислорода.

Кроме веществ, вызывающих выход личинок, есть такие, которые оказывают тормозящее влияние или сами инактивируют вещества, вызывающие выход. Например, растения семейства пасленовых (табак и др.) продуцируют вещества, тормозящие вылупливание личинок картофельной нематоды; Шрейбером и Сембднером [1333] они названы веществами, препятствующими вылупливанию. Виды горчицы тормозят вылупливание личинок картофельной нематоды, что можно объяснить содержанием горчичного масла. Эленби [308] получил такой же эффект с аллилгорчичным маслом. Предпринимаются попытки найти из множества неорганических и органических соединений вещества со стимулирующими и тормозящими выход личинок свойствами с целью возможного использования их для борьбы. Радемахер и Шмидт [1172] испытывали сотни соединений. Новые исследования по этому вопросу проводятся преимущественно в Англии [153—157, 1380, 1625, 1626, 1688].

<sup>1</sup>Веществами, стимулирующими вылупливание личинок, оказались: гипохлорит кальция, сулема, хлористый цинк, хлористый кадмий, сульфат цинка, нитрат цинка, марганцовокислый калий, никотиновая кислота, различные хиноны, соли натрия, цинка или марганца, этилен-бис-дитиокарбамминовой кислоты, риванол (3,9-диамин-7-этоксикакридин), аскорбиновая кислота, ангидротетроновая кислота,

пикриновая кислота и пикролоновая кислота (4-нитро-3-метил-1-р-нитрофенил-пиразолон). Интересно, что названные соединения неодинаково действуют против видов *Heterodera*. Большинство вышеназванных соединений способствует вылупливанию *H. schachtii*, но меньше или совсем не влияет на *H. rostochiensis*. Вылупливание личинок *H. rostochiensis* стимулируют в основном ангидротетроновая и пикролоновая кислоты, но они не действуют в отношении *H. cruciferae* и *H. trifolii*. С другой стороны, активному вылупливанию личинок последних способствовала флавиновая кислота (2,4-динитро-1-нафтол-7-сульфокислота). Она стимулировала также вылупливание *H. schachtii* и *H. tabacum*, но не влияла на *H. rostochiensis* и *H. carotae*. Пикролоновая кислота не действует на вылупливание личинок *H. tabacum*, *H. trifolii* и *H. carotae* [158]. Эти немногие примеры показывают, что близкородственные виды, как например, *H. rostochiensis* и *H. tabacum* или *H. schachtii* и *H. trifolii*, часто реагируют различно на физиологически возбуждающие вещества.

Следует отметить, что различные вещества, например риванол, не только вызывают вылупливание, но также усиливают активность личинок [153, 1684].

В поисках веществ, стимулирующих вылупливание личинок, был найден некоторые соединения, которые прерывали вылупливание, например у *H. schachtii* щавелевая кислота, бензальдегид, N, N-диметиланилин и р-крезол. Перспектива употребления в целях борьбы веществ, усиливающих или препятствующих вылупливанию, еще должна быть исследована.

## Признаки определения видов *Heterodera*

Форма цисты имеет важное значение для определения вида. В практике шаровидные цисты рассматривают просто как цисты картофельной нематоды, тогда как определение лимонovidных цист наталкивается на большие трудности. Большинство видов *Heterodera* образывает лимонovidные цисты, которые можно спутать друг с другом (рис. 38).

Испытание на зараженность растений-хозяев устанавливает в большинстве случаев достоверный диагноз, но это требует затраты времени и материала. Поэтому в последние годы пытались ориентироваться на различия по точным морфологическим признакам.

Признаки, ставшие известными уже позднее, например образование яйцевых мешков или субкристаллинового слоя, переплетаются, особенно у видов с лимонovidными цистами, так же как структура оболочки цист, длина личинок и размер яиц.

В последние годы найдены различия в структуре вульварного конуса, которые могли быть привлечены широко к определению видов [191, 192, 436, 581].

Вульва расположена на заднем конце цисты, как схематически изображено на рисунке 39. Вульварное отверстие имеет форму щели и большей частью лежит между двумя гиалиновыми опорами, или губами. Эта часть называется вульварным мостом. С обеих сторон вульварного моста находятся прозрачные площадки (ареалы), которые называются полуфенестры. У молодых цист края полуфенестры чаще всего неясны, а при старении они резко выступают, так как тонкостенные площадки обычно разрушаются. Обе полуфенестры вместе образуют окно. У некоторых видов отсутствует вульварный мост, так что окно кажется единым ареалом.

По расположению окон различают два главных типа:

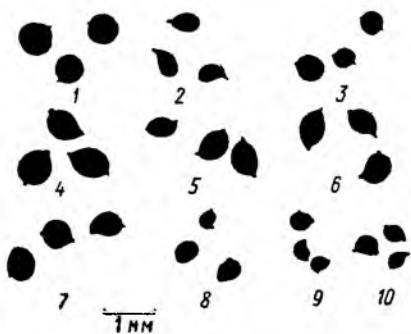


Рис. 38. Формы цист различных видов *Heterodera*:

1 — *H. rostochiensis*; 2 — *H. punctata*; 3 — *H. cacti*; 4 — *H. schachtii*; 5 — *H. avenae*; 6 — *H. trifolii*; 7 — *H. göttingiana*; 8 — *H. humuli*; 9 — *H. carotae*; 10 — *H. cruciferae* (по Гоффарту) [436].

1. Циркумфенестральный тип<sup>1</sup> (*circum* — круглый, *fenestra* — окно). Вульварный мост у этого типа отсутствует. Вначале веретеновидная вульва расширяется по мере старения самки, в конце концов возникает круглое отверстие. К этому типу относится группа *rostochiensis* и группа *cacti*.

2. Семифенестральный тип (*semi* — половина). К этому типу относятся остальные виды *Heterodera* с лимоновидными цистами, у которых окно делится пополам вульварным мостом. Вульварный мост имеется у большинства старых цист. Он часто отсутствует лишь у *H. carotae*.

У семифенестрального типа можно различить еще два подтипа:

а) Бифенестральный тип (*bi*-два). У этих представителей окно делится таким широким вульварным мостом, что полуфенестры кажутся двумя отдельными частями. Однако при этом вульварный мост уже ширины окна. В общем длина окна приблизительно вдвое больше ширины. К бифенестральному типу относятся *H. avenae*, *H. humuli*, *H. fici*.

в) Амбифенестральный тип (*ambi*—сдвоенный). У этих представителей мост узкий, так что не возникает впечатления двух разделенных частей. Окно не длиннее или лишь немного длиннее его ширины. Для этого типа окна также употребляется название унифенестральный. К амбифенестральному типу относятся: *H. schachtii*, *H. trifolii*, *H. galeopsidis*, *H. göttingiana*, *H. cruciferae*, *H. carotae*.

На рисунке 40 дано схематическое изображение разных типов окон. Для определения лимоновидных цист должна изучаться структура вульварного конуса. Особое значение имеют глыбообразные эндокутикулярные уплотнения, которые Купер [191] назвал «булле». Их форма и размеры, а также отсутствие или наличие специфичны для вида. Например, *Heterodera avenae* имеет большие, многочисленные подходящие к вульве буллы, которые у других видов *Heterodera* отсутствуют или очень слабо развиты. Вследствие этого виды, образующие лимоновидные цисты, можно разделить на две группы: 1) *bullata*, практически идентична с группой *schachtii*; 2) *abullata*, к которой относятся группы *göttingiana* и *cacti*.

Помимо наличия или отсутствия буллы, для диагностики может быть полезным так называемый нижний мост, т. е. мускульная перемычка, проходящая от внутреннего оконца вагины к стенкам цисты (рис. 41).

Определительным признаком является длина вульвы и окна.

Различная форма и структура вульварных конусов и перинеальных областей могут служить основой для определения видов *Heterodera*, если они будут скомбинированы с другими признаками (формой и размером цист, окраской, наличием или отсутствием субкристаллинового слоя и яйцевых мешков, длины и морфологических особенностей личинок, размерами и формой яиц).

При определении по цистам, растение-хозяин которых неизвестен, руководствуются прежде всего (при увеличении от 25 до 40 раз) величиной, формой, симметричностью цист, окраской и видом их оболочки. Затем острым ножом (скальпелем и др.) отрезают задний конец цисты. Это лучше всего проводить на предметном стекле в капле глицерина или смеси Берлезе, причем цисту придерживают препаровальной иглой.

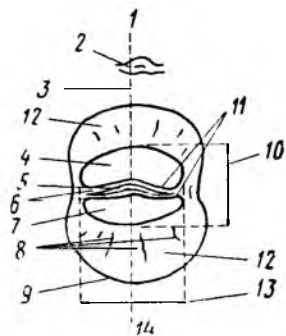


Рис. 39. Вид заднего конца цисты с поверхности (схема по Гоффарту) [436]:

1 — спинная сторона; 2 — анальное отверстие; 3 — фенестральная ось; 4 — спинная полуфенестра; 5 — щель вульвы; 6 — гиалиновые опоры; 7 — брюшная полуфенестра; 8 — борозды; 9 — граница вершины конуса; 10 — длина окна; 11 — вульварный мост; 12 — чаша конуса; 13 — ширина окна; 14 — брюшная сторона.

<sup>1</sup> При объяснении типов окон в основном использовались данные Гоффарта [436].

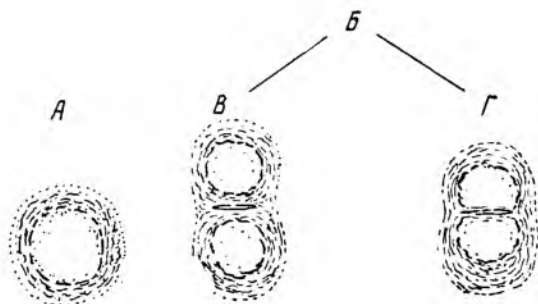


Рис. 40. Типы фенестр у видов *Heterodera* (схема):

А — циркумфенестральный; Б — semifенестральный; В — бифенестральный; Г — амбифенестральный.

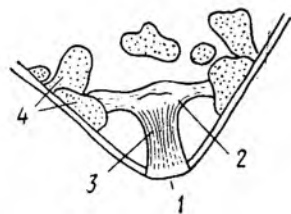


Рис. 41. Вульварный конус в продольном разрезе (схема):

1 — вульва; 2 — нижний мост; 3 — вагина; 4 — буллы.

После удаления остатков внутренностей из отрезанной части ее кладут так, чтобы вульву можно было рассматривать под микроскопом. В этом положении видны окно и отчасти также буллы. Для определения внутреннего строения (вагины и нижнего моста) необходимо отрезанный конец цисты рассматривать снизу и сбоку. У цист с очень темной оболочкой часто необходимо так отрезать вульварный конус, чтобы вагина и нижний мост были заметны при продольном разрезе. Рассматривать лучше всего под микроскопом в проходящем свете при увеличении от 100 до 600 раз.

Определение видов *Heterodera* по вульварному конусу и перинеальной области требует практики. Ошибки при определении не исключены, так что специалист в сомнительных случаях должен обращаться за советом.

Предлагаемый ключ для определения в большинстве случаев дает возможность идентифицировать виды, если цисты не повреждены, не старые или недоразвитые.

### Ключ для определения видов *Heterodera*, встречающихся в Средней Европе

- 1 Цисты шарообразной или грушевидной формы с закругленным задним концом . . . . . 11
- 1\* Цисты лимоновидные с более или менее конусообразным выступающим задним концом (вульварным конусом) . . . . . 2
- 2 Цисты без буллы или со слабо развитыми буллами . . . . . 6
- 2\* Цисты с сильно развитыми буллами . . . . . 3
- 3 Бифенестральный тип вульвы. Полуфенестры почти округлы. Окно и вульва образуют восьмерку. Щель вульвы (12 мк длины) значительно короче вульварного моста. Буллы большие и четкие, каплевидные, простирающиеся к вульве. Вагина и нижний мост отсутствуют. Молодые цисты с плотным белым субкристаллиновым слоем. Окраска коричневая без желтой фазы. Яйца слегка вогнуты с обеих сторон. Размеры личинок: 540—680 мк (600 мк). Прозрачная часть хвоста в 1—1,5 раза длиннее ротового стилета . . . . . *H. avenae*
- 3\* Амбифенестральный тип вульвы . . . . . 4
- 4 Окно округлое. Длина окна меньше 39 мк. Полуфенестры бобовидной формы. Вагина чаще всего снопообразная, полосатая, широкая. Нижний мост слабо или совсем не пигментирован, не разветвлен. Цисты в большинстве симметричны, с острым вульварным конусом. Молодая циста с субкристаллиновым слоем, который быстро отпадает в почве. Окраска коричневая без желтой фазы. Оболочка цисты с зигзагообразным узором, а также мелкими беспорядочными точками. Яйцо слегка бочкообразное. Длина личинок 450—550 мк (500 мк). Прозрачная часть хвоста такой же длины, как ротовой стилет . . . . . *H. schachtii*

- 4\* Окно овальное. Длина окна больше 39 мк . . . . . 5
- 5 Отношение длины к ширине окна 1,5 или более. Щель вульвы не длиннее вульварного моста. Полуфенестры широкие. Сильно пигментированный нижний мост на конце разветвлен. Цисты (608 мк длины×390 мк ширины) часто ассимметричны, так называемая голова и вульварный конус не лежат в одной плоскости. Вульварный конус сглажен. Оболочка цисты темно-коричневая с грубой крапчатостью. Коричневая окраска появляется после желтой. Длина личинок 480—520 мк (500 мк). Прозрачная часть хвоста личинок в 1,5 раза длиннее ротового стилета *H. trifolii*
- 5\* Отношение длины к ширине окна менее 1,5. Щель вульвы длиннее вульварного моста. Нижний мост сильно пигментирован, прикреплен к стенкам цисты широкой плоскостью или пальцевидным разветвлением. Цисты большей частью симметричны (778 мк длины×556 мк ширины), вздутые, с притупленным вульварным конусом. Оболочка цисты коричневая до темно-коричневой. Коричневая окраска появляется после желтой. Длина личинок варьирует, в среднем 485 мк. Прозрачная часть хвоста личинок в 1,3 раза длиннее ротового стилета *H. galeopsidis*
- 6 Циркумфенестральный тип вульвы (у молодых самок неясен, часто кажется амбифенестральным). Цисты с почти округлым задним концом и мало выдающимся вульварным конусом. Оболочка цисты темно-красно-коричневая. Нет буллы и нижнего моста. Длина личинок 460—500 мк. Прозрачная часть хвоста короче ротового стилета *H. cacti*
- 6\* Семифенестральный тип вульвы. Цисты с ясным вульварным конусом 7
- 7 Амбифенестральный тип вульвы . . . . . 9
- 7\* Бифенестральный тип вульвы. Длина окна почти вдвое больше ширины 8
- 8 Буллы отсутствуют или иногда имеются. Цисты мелкие длиной 0,4—0,5 мм, бледно-коричневые. Субкристаллиновый слой имеется. Личинки маленькие (380—425 мк) *H. humuli*
- 8\* Слабо развитые буллы часто имеются. Личинки крупнее 396—480 мк (454 мк). Размеры цист и положение вульвы, как у *H. humuli* *H. fici*
- 9 Нижний мост обычно имеется, лежит почти вплотную под вульвой. Цисты большие и широкие, без субкристаллинового слоя. Оболочка цисты красновато-коричневая, блестящая. Окно с неясными контурами. Полуфенестры бобовидной или полукруглой формы. Размеры личинок 400 до 500 мк (456 мк). Прозрачная часть хвоста в 1,5 раза длиннее ротового стилета. Яйца широкие (54 мк) *N. göttingiana*
- 9\* Нижний мост редко имеется, а если есть, то лежит глубже. Цисты маленькие с субкристаллиновым слоем
- 10 Окно с неясными контурами, часто ширина больше длины. Вульварный мост в большинстве случаев ясно видимый. Полуфенестры низкие, почковидные. Цисты мелкие, длиной до 0,5 мм. Окраска цисты красно-коричневая до темно-коричневой. Яйцевые мешки часто такой величины, как и цисты. Личинки мелкие 390—430 мк (418 мк). Губы личинок низкие, лишь  $3\frac{3}{4}$  мк высоты *H. cruciferae*
- 10\* Окно несколько длиннее своей ширины или равной длины и ширины. Вульварный мост очень узкий, часто имеется только остаток. Цисты маленькие, длиной до 0,5 мм, вздутые. Окраска цист бледно-коричневая, матовая. Личинки крупнее 430—475 мк (453 мк). Губы личинок выше, 5 мк высоты *H. carotae*
- 11 Цисты округлые, коричневые до темно-коричневых, блестящие, без субкристаллинового слоя и без яйцевого мешка. Коричневая окраска появляется после золотисто-желтой. Анус гораздо меньше циркумфенестральной вульвы, чаще всего удален от вульвы на расстояние, которое в 3—5 раз превышает ширину окна (зачастую на вершине двух V-образно проходящих линий). Личинки длиной 400—500 мк (460 мк), прозрачная часть хвоста приблизительно такой же длины, как ротовой стилет *H. rostockiensis*
- 11\* Цисты грушевидные, желто-коричневые, матовые с субкристаллиновым слоем и слабо развитым яйцевым мешком. Анус такой же величины как вульва; имеются два округлых окна, удаленных друг от друга по крайней мере на одну ширину окна. Личинки больше 550—600 мк (582 мк), прозрачная часть хвоста в 1,5 раза длиннее ротового стилета *H. punctata*

## Картофельная цистообразующая нематода (*Heterodera rostochiensis* Wollenweber, 1923)

### История и географическое распространение

В 1881 г. Кюн [804] сообщал о наличии цист нематоды на корнях картофеля. При этом были отмечены единичные слабые проявления, так как 10 лет спустя Кюн [809] отнес Solanaceae к растениям, не поражаемым *H. schachtii* Schmidt, 1871, единственному известному тогда виду *Heterodera*. В 1913 г. Циммерман [1710] наблюдал сильное проявление нематод в окрестностях Ростока. В это же время отмечалась вредоносность *H. rostochiensis* в Шотландии. Предполагают, что эту нематоду считали причиной «картофелеутомления», установленного уже примерно к 1900 г. вблизи Гуллы [1421].

Волленвебер [1695] наблюдал, что цисты нематод на свекле и картофеле различаются, и рассматривал встречающихся на картофеле нематод, как особую разновидность, для которой было предложено наименование *H. schachtii* var. *rostochiensis* (по месту нахождения в Ростоке). Впервые после появления работы Франклин [352, 353] *H. rostochiensis* была признана всеми как самостоятельный вид.

Современный ареал картофельной цистообразующей нематоды простирается через всю Среднюю Европу (ГДР, ФРГ, Польша, Голландия, Бельгия, Люксембург, Франция, Австрия, Швейцария и ЧССР) и часть северной Европы. Вид встречается также в Советском Союзе, Англии, Ирландии, Испании, Португалии, Греции, Югославии, Алжире, Израиле, Индии, Японии, Боливии, Перу и Аргентине. В США поражение до сих пор найдено только на острове Лонг-Айленд вблизи Нью-Йорка. За последнее время *H. rostochiensis* обнаружена также в Канаде. *Heterodera rostochiensis* до сих пор не найдена в Венгрии, Румынии, Болгарии, Турции, на Кипре и Мальте. Родина картофельной цистообразующей нематоды находится в горной области Анд в Южной Америке. Предполагают, что нематоды удались попасть оттуда в Европу с картофелем и другими представителями семейства пасленовых. Джонс [679] считает вероятным, что *H. rostochiensis* в середине прошлого столетия попала с клубнями картофеля из области Анд через Великобританию. Частая встречаемость картофельной цистообразующей нематоды в окрестностях Ростока может быть объяснена активной торговлей в прошлом столетии, благодаря чему нематода была занесена на мекленбургское побережье. В ГДР картофельная нематода имеется в наибольшем количестве в областях, ранее бывших землями Мекленбург и Бранденбург. Здесь имеется лишь несколько общин, свободных от нематоды. В этих областях заражено примерно 8—12% посевной площади. Более благоприятна обстановка в областях прежних земель Саксония, Саксония-Ангальт и Тюрингии, в которых, исключая сильно зараженную область Тюрингского леса, заражение охватывает около 1% посевной площади. По Хуберту [637], зараженная площадь составляет в Саксонии-Ангальт (районы Галле и Магдебурга) лишь около 0,6% пашни. В ГДР *H. rostochiensis* заражено примерно 4% посевной площади.

### Вредоносность

Картофельная цистообразующая нематода в настоящее время является врагом № 1 для картофеля. Этот вид в отношении своей вредоносности превзошел все другие имеющиеся в ГДР виды *Heterodera*. На сильно зараженных полях урожай может снижаться у ранних и среднеранних сортов на 50—80%, у поздних сортов — на 30%. Зависимость между количеством нематоды и потерями урожая изображена на рисунке 42. Отрицательное влияние очень незначительного заражения может быть преодолено растением. Если будет превышено критическое число яиц на 1 г почвы, кото-

рое варьирует в зависимости от окружающих условий между 10 и 50 [694], то следует ожидать снижения урожая.

Кроме снижения урожая, финансовый ущерб может быть нанесен экономической деятельностью и торговой политике из-за карантинных мероприятий (см. стр. 40).

### Симптомы поражения

Вскоре после всходов картофеля становится заметной задержка роста, которая проявляется очагами (рис. 43). Растения образуют немногочисленные, хилые стебли, мелкие листья и начинают преждевременно желтеть, причем пожелтение идет снизу вверх. Часто листья отмирают. В зараженных очагах наблюдается изреженность, в результате чего увеличивается количество сорняков. Корни зараженных растений размочалены, на более поздних стадиях часто редуцируются. Приблизительно через 7 недель после посадки (в ГДР около середины июня) из корней появляются цисты.

В начале цисты белые и их легко спутать с прилипшими песчинками. Постепенно окраска изменяется в ярко-желтую, а затем в красно-коричневую. Корни могут быть густо усеяны цистами (рис. 44).

Корни томатов в результате поражения часто образуют незначительные вздутия, приобретая вид, несколько напоминающий жемчужное ожерелье [1197].

При сильном поражении растение образует новые корни, чтобы получать необходимые питательные вещества и воду для своего развития. Это приводит к образованию «этажей корней». Если условия роста плохие, растения могут совсем погибнуть. Снижение урожая значительное, так как пораженные растения образуют только мелкие и немногочисленные клубни (рис. 45).

Условия развития сильно влияют на появление симптомов и размер урожая. В хорошо удобренной органическими веществами почве на пораженных растениях незаметны резкие симптомы, урожай также выше, чем на неудобренной почве. Зараженность нематодами сильно влияет на процессы обмена веществ растений. Например, пораженные растения вначале нуждаются в удвоенном количестве воды для образования 1 г сухого вещества. Позднее потребление воды становится таким же, как и у здоровых растений. Зараженные растения поглощают также больше  $\text{CO}_2$ , а ночью выдыхают его больше, чем здоровые растения [944].

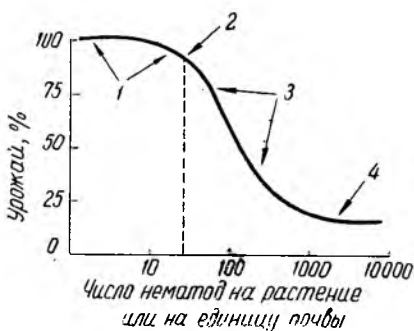


Рис. 42. Связь между количеством нематод и потерей урожая (по Джонсу) [694, 695]:

1 — нет поражения; 2 — критический порог; 3 — снижение урожая при увеличении количества нематод; 4 — максимальные потери урожая.





Рис. 43. Нематодное «пятно» на поле картофеля.

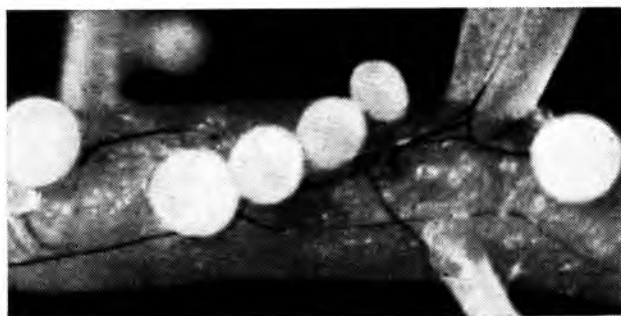


Рис. 44. Цисты *Heterodera rostochiensis* на корнях картофеля.



Рис. 45. Корневая система и клубни трех растений картофеля, зараженных *Heterodera rostochiensis* (слева) по сравнению с двумя растениями, выросшими на почве, обеззараженной химическими средствами (справа).

## Морфология

Цисты картофельной нематоды обыкновенно шаровидной формы, если не учитывать выступающую шейку. В среднем размер цист 0,5—0,8 мм. Нередко в почве находятся также очень мелкие цисты (микроцисты), особенно при сильной степени заражения, на тяжелых почвах, после сухого лета и выращивания устойчивых сортов. Причины возникновения таких мелких особей еще не исследованы экспериментально, но, по-видимому, их образование обусловлено преждевременным созреванием вследствие неблагоприятных условий.

На поверхности оболочек цист микроскопически обнаруживается заметный узор из зигзагообразных линий или точек. Вульва образует округлое окно (циркумфенестральный тип). Значительно меньшее анальное отверстие расположено чаще всего в точке пересечения двух V-образных сходящихся линий вблизи вульвы. Расстояние между вульвой и анусом составляет больше 2,7 диаметра окна. Желатиновый яйцевой мешок обычно не образуется, хотя в экспериментальных условиях его наблюдали [1675]. Однако откладки яиц не происходит в редко образуемый желатиновый мешок.

Размеры яиц примерно  $102 \times 42$  мк. Самцы немного длиннее 1 мм, нитевидной формы и имеют мощный ротовой стилет длиной 27—28 мк. Губная область несет 6—8 колец.

## Развитие, образ жизни и динамика популяций

Первая личиночная стадия протекает еще в яйцевой оболочке. Выделяемые корнями вещества, действующие активизирующе на содержимое цисты, побуждают вылупливающихся из яиц личинок покидать цисту. Является ли их выход в почву результатом привлекающего действия корневых выделений или нет, с уверенностью еще нельзя сказать.

Считают, что по меньшей мере в непосредственной близости от корней существует привлекающее действие. Вскоре после вылупливания наблюдается накопление личинок в ризосфере растений-хозяев (рис. 46). Прежде чем внедриться в корни, личинки задерживаются некоторое время в зоне мелких корневых волосков, которые они повреждают, делая многочисленные уколы. Повреждения корневых волосков или комплекса клеток коры корня ведет к значительному замедлению роста растений. По Рейнмуту [1204], эта эктопаразитическая фаза развития является решающей для вредоносности, причиняемой нематодой.

Личинки локализируются внутри коры корней вблизи эндодермы параллельно оси корня, при этом чаще всего хвостом к концу корня. Вскоре личинки переходят в состояние покоя, вблизи их головного конца образуются несколько гигантских клеток, которые играют особую роль в питании и могут зна-

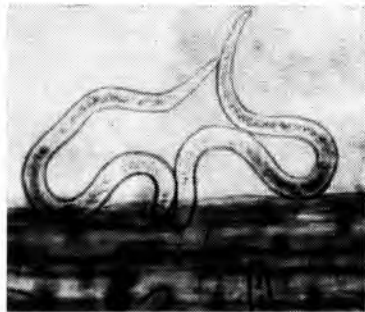


Рис. 46. Внедрение личинок картофельной нематоды в корень томата (увеличено в 175 раз).

чительно нарушать передвижение питательных веществ и воды в растение. Под влиянием секретов нематод изменяются ядра клеток и ядрышки, они увеличиваются. Возрастает также содержание нуклеиновых кислот, аминокислот, протеинов, органических кислот и различных минеральных веществ. В результате растворения стенок клеток возникает синцитий (гигантские клетки). Этот процесс можно назвать «внутреннее галлообразование», поскольку часто наблюдается еще явление гиперплазии. Через систему гигантских клеток, вероятно, обеспечиваются постоянная мобилизация и дополнительная доставка питательных веществ из отдаленных клеток. Гигантские клетки являются так называемыми «местами водопоя» («Tränkstellen») для становящихся неподвижными нематод. Если развитие гигантских клеток парализуется, как, например, в корнях устойчивых сортов картофеля, самки отмирают.

Следует отметить, что самцы могут завершать свое развитие с гораздо меньшей системой гигантских клеток или даже совсем без нее. Для развития они нуждаются в значительно меньшем количестве питательных веществ, чем самки. Эта различная потребность в питательных веществах отражается также в жизненном пространстве, необходимом для развития обоих полов. По исследованиям Гюнтера [542], самка *H. schachtii* нуждается в жизненном пространстве, приблизительно в 60 раз большем, чем самцы.

Развитие *H. rostochiensis* протекает соответственно циклу, описание которого приведено на странице 172. Нематоды могут развиваться в клубнях и столонах. При искусственном заражении развитие возможно и в надземных частях стеблей [1366]. Обращает внимание несколько различный способ реакции пораженных частей растений.

В столонах гигантские клетки образуются так же, как и в корнях, т. е. состоят из центрального цилиндра и гипертрофированных клеток коры (коровой мост), последние отсутствуют в надземных частях стеблей, потому что личинки обычно внедряются вглубь до сосудистого пучка. В паренхиматической ткани клубней возникает простой грушевидный синцитий [1366].

Соотношение обоих полов колеблется в зависимости от окружающих условий. При неблагоприятных условиях соотношение изменяется в пользу самцов. Обуславливается ли этот сдвиг только через отмирание личинок, развивающихся в самок, или существует подлинное экзогенное влияние полов — это предмет дальнейших исследований. Партеногенетическое развитие, т. е. без оплодотворения самцами, хотя и возможно, но происходит лишь в очень редких случаях [1210]. Обычно неоплодотворенные самки имеют вздутые яичники без яиц. Они дольше остаются белыми или бледно-коричневыми, чем оплодотворенные самки [1650].

Вновь образовавшаяся циста содержит в среднем 200—300 яиц или личинок. Иногда их число превышает 600 яиц. После отпадения цист от корней находящиеся в них яйца очень хорошо защищены от неблагоприятных условий окружающей среды. Они могут сохра-

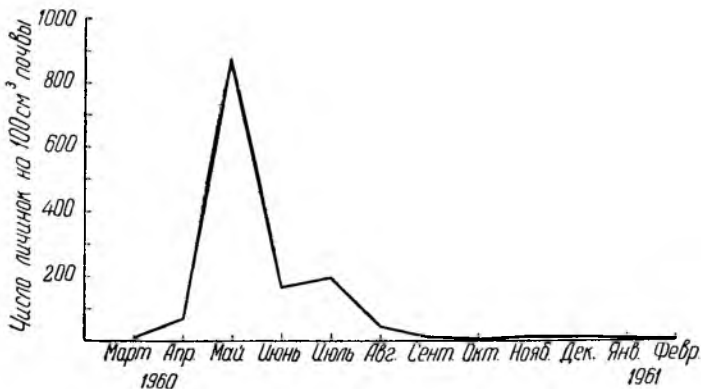


Рис. 47. Динамика свободных личинок картофельной нематоды в почве в зависимости от времени года.

няться в цистах жизнеспособными в течение многих лет, иногда более 10 лет.

Период развития генерации длится (при средней недельной температуре 15—20,5°C) 38—48 дней [133]. Остенбринк [1050] в Голландии наблюдал появление белых цист через 6 недель на картофеле, посаженном в апреле. Желтая стадия стала заметной на седьмой неделе, а коричневые цисты появились через 9 недель. В условиях ГДР приблизительно такой же период развития нематоды, если посадку картофеля проводят в апреле. При более поздней посадке время развития укорачивается, что обуславливается более высокими температурами. Наиболее быстро развитие происходит при температуре выше 18,3°C [339]. В течение нескольких десятилетий преобладало мнение, что в открытом грунте ежегодно появляется только одна генерация. Между тем стало известно, что при благоприятных условиях в открытом грунте может развиваться вторая генерация.

В лабораторных условиях можно получать ежегодно четыре генерации. Следовательно, не существует биологического ограничения, согласно которому ежегодно развивается только одна генерация. Основной вред и сильное размножение паразита в открытом грунте несомненно зависят от первой генерации. Вторая генерация в открытом грунте имеет небольшое значение. Ее доля едва превышает 10% первой генерации [775—778].

Вылупливание личинок начинается весной, как только картофель начнет продуцировать стимулирующие корневые выделения и при благоприятных условиях температуры и влажности. Ниже 12°C активность личинок незначительна. Массовое поражение корней начинается при температуре 15°C и выше. Вылупливание личинок длится долго, наиболее интенсивно весной, снижаясь летом, но не прекращаясь полностью (рис. 47). Поскольку в лабораторных опытах максимум активности вылупливания можно наблюдать

в весенние месяцы, должна существовать определенная эндогенная ритмичность этого процесса.

Вертикальное распространение личинок равно приблизительно 15—20 см [1134, 1135]. При горизонтальном распространении может быть пройдено 10 см в 3 дня [1654, 1655].

Кроме температуры, на размеры поражения влияет влажность почвы. Личинки для распространения требуют определенной влажности почвы, поэтому нематодной инвазии благоприятствуют богатые осадками весна или лето. Последующие сухие середина и конец лета усиливают поражение. Благоприятная для развития нематод влажность почвы — примерно 70% от влагоемкости.

Коэффициент размножения картофельной цистообразующей нематоды не является постоянной величиной, а чрезвычайно варьирует. Он зависит прежде всего от уровня исходного заражения [1204, 1210, 1324] (табл. 16).

Таблица 16

Влияние исходного заражения почвы на коэффициент размножения картофельной нематоды [1204]

Исходное заражение, цисты/100 см <sup>3</sup> почвы	Коэффициент размножения	Исходное заражение, цисты/100 см <sup>3</sup> почвы	Коэффициент размножения
$\frac{1}{32}$	280	$\frac{3}{4}$	16
$\frac{1}{16}$	210	1	17
$\frac{1}{8}$	97	2	10
$\frac{1}{4}$	56	3; 4; 5; 10	5
$\frac{1}{2}$	26	20; 50	3

Из результатов дальнейших опытов вытекает, что при незначительном начальном заражении коэффициент размножения самый высокий, а при увеличивающемся заражении он снижается. При очень высоком заражении почвы возделывание картофеля не может более повысить количество нематод; оно держится на определенной высоте или быстро падает. Последнее происходит, когда развитие растений в начале вегетации так сильно тормозится, что на слабой корневой системе развивается лишь незначительное количество цист, или когда из-за раннего отмирания растений прерывается и развитие нематод. Таким образом, наблюдается биологическое самоограничение уровня популяции. На мелких участках с песчаной почвой и 35-летней монокультурой картофеля верхним значением размножения нематод, согласно нашим исследованиям, можно считать степень заражения примерно 200 000 яиц и личинок на 100 см<sup>3</sup>.

Круг растений-хозяев картофельной нематоды ограничен. Из культурных растений в условиях ГДР, кроме картофеля, поражаются еще только томаты. Из сорняков растениями-хозяевами считаются паслен сладко-горький (*Solanum dulcamara* L.), крылатый паслен (*S. miniatum* Bernh.), несколько линий черного паслена (*S. nigrum* L.) и иногда белена черная (*Hyoscyamus niger* L.). Они поражаются не так сильно, как картофель, но могут играть роль как растения, резервирующие заражение. К растениям-хозяевам относятся также баклажан (*Solanum melongena* L.) и многочисленные южноамериканские пасленовые, что Рейнмут [1204] оценил как указание на южноамериканское происхождение картофельной нематоды. Белладонна (*Atropa belladonna* L.) очень плохое растение-хозяин. Данные о львином зеве (*Antirrhinum majus* L.) как о пригодном хозяине оказались ошибочными [363].

Расы А и В отличаются по их отношению к отдельным растениям-хозяевам. Например, виды *Lycopersicon*, за исключением *L. peruvianum*, а также большинство линий *Solanum dulcamara* сильнее поражается нормальной расой (А), в то время как *S. nigrum* поражается всегда сильнее расой В (Штельтер, личное сообщение).

### Меры борьбы

Меры борьбы с картофельной нематодой трудны и проблематичны. Самое большое значение все еще имеет севооборот. Возделывание непоражаемых растений снижает количество нематод в первые 2—3 года в зависимости от условий примерно на 30—50%. В дальнейшем снижение идет медленно, так что в принципе получается кривая, изображенная на рисунке 48. Очевидно, окружающая среда по-разному влияет на ежегодное снижение нематод. Имеет значение вид возделываемого растения. Сильное снижение вызывают, например, кормовая и сахарная свекла, красный клевер, клеверо-злаковая травосмесь, овес, рожь, лен и различные злаковые травы, особенно овсяница овечья. Кроме того, хорошее действие показали конопля, гречиха, донник, кресс-салат, фасоль обыкновенная и земляника [407, 427, 1204, 1322, 1323, 1590]. По новым исследованиям, бедренец (*Pimpinella saxifraga* L.), как и томаты, стимулирует вылупливание личинок, но развитие нематод в нем невозможно [389].

Опубликованное положение относительно севооборота соблюдалось при всех условиях. Каждое возделывание растений-хозяев на зараженной почве обуславливает скачкообразное повышение популяции нематоды (рис. 49). Начинаясь из-за однократного возделывания картофеля подъем популяции снижался в севообороте до исходного состояния только через 6 лет. При более коротком севообороте повышение степени заражения нематодами проте-

кает более или менее медленно, но непрерывно. Поэтому под картофелем и томатами следует отводить не более 15% пахотной площади хозяйства.

Оздоровительная ценность севооборота снижается или даже сходит на нет, если паразит сохраняется и может размножиться на сорняках или растениях картофеля, проросших из оставшихся после уборки клубней. Это препятствует его дальнейшему уничтожению. На площадях, не зараженных нематодами, нужно стремиться по возможности к многопольным севооборотам. Современное соотношение посевных площадей допускает для картофеля 4—5-польные и шестипольные севообороты. Важность интервала между повторным возделыванием растений-хозяев в севообороте показали исследования, согласно которым исходное заражение (примерно

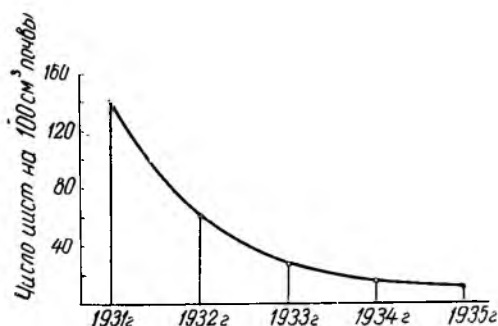


Рис. 48. Снижение популяции картофельной нематоды в почве при возделывании непоражаемых растений (по Гоффарту).

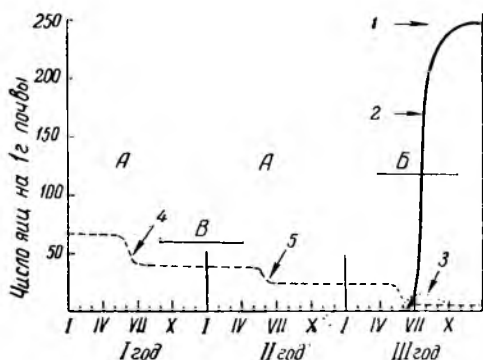


Рис. 49. Изменение популяции картофельной цистообразующей нематоды при возделывании непоражаемых культур и растений-хозяев [696]:

1 — десятикратное увеличение; 2 — новые яйца; 3 — стадии в корнях; 4 — уменьшение на 40%; 5 — уменьшение на 35%; А — непоражаемые растения; В — возделывание картофеля; В — яйца в цистах.



Рис. 50. Урожай с кустов нематоустойчивого и восприимчивого сортов картофеля на зараженной почве: *слева* — устойчивый сорт (282 ц/га); *справа* — сорт Герлинде (148 ц/га).

1 циста на 10 м<sup>2</sup>), при ежегодном возделывании картофеля в течение 6—7 лет приводит к серьезному вреду, в то время как при двухгодичном интервале вредоносность появляется через 10—15 лет, а при трехгодичном — приблизительно через 45 лет [598].

За последние годы значительно возросло возделывание устойчивых сортов картофеля (рис. 50). Поскольку они являются ярко выраженными враждебными растениями, то их возделывание может снизить зараженность почвы.

Устойчивые сорта введены в севооборот вместо поражаемых. При более слабом заражении почвы благодаря однократному возделыванию устойчивых сортов, по крайней мере в четырехпольном севообороте, будет достигнуто значительное снижение популяции нематоды. При более сильном заражении почвы желательно двукратное возделывание устойчивых сортов по меньшей мере с четырехгодичным перерывом.

Многokратный посев устойчивых сортов с целью достижения более быстрого обеззараживания почвы повышает опасность появления и накопления агрессивных биотипов и не должен практиковаться. Кроме того, обеззараживающий эффект многократного посева устойчивых сортов картофеля не выше однократного возделывания в севообороте с непоражаемыми растениями [1459]. Опасность возникновения биотипов из-за бесконтрольного возделывания устойчивых сортов вызывает необходимость руководства этим мероприятием, которое осуществляет Немецкое семеноводческое объединение совместно со Службой защиты растений. В ГДР оправдало себя планомерное возделывание устойчивых сортов в «зонах оздоровления».

В 1965 г. устойчивыми сортами картофеля было засажено 3600 га, в 1966 г. — 9800 га, в 1967 г. — 13 400 га. В 1968—1970 гг. для «зон оздоровления» предусматривается отвести 15 000—20 000 га (Эйзеншмидт, личное сообщение).



В «зонах оздоровления» категорически запрещается возделывание восприимчивых сортов картофеля в приусадебных и любительских садах, особенно за этим нужно следить на индивидуальных участках, находящихся в частном пользовании.

Решающее для обеззараживающего действия устойчивых сортов — хорошее проникновение корней в зараженные слои почвы. Все мероприятия, которые содействуют развитию растений (хорошее культурное состояние почвы, своевременная посадка, достаточное количество удобрений и хороший уход за растениями) благоприятствуют и обеззараживающему эффекту. Неблагоприятные условия роста снижают обеззараживающее действие. В ГДР в 1961 г. в список устойчивых сортов были занесены сорта Спекула и Сагитта, выведенные в Институте селекции растений Немецкой сельскохозяйственной академии в Гросс-Люзевице. Затем сорт Сагитта был заменен Сагитта II. В 1967 г. в список устойчивых сортов был включен сорт Туника (группа спелости IV) и последующие линии близки к признанию их сортами. В то время как названные сорта относятся к поздней или среднепоздней группе спелости, среди ожидающихся новых сортов будут ранней и среднеранней группы спелости. В ФРГ в 1961 г. в производство был передан сорт Антинема. В дальнейшем число устойчивых сортов увеличилось (Амекс, Амелио, Суния, Кобра, Эрбиум, Марике).

Возможность применения устойчивых сортов для борьбы с нематодой не должна вести к пренебрежению профилактическими и другими непрямыми мерами борьбы. Для предотвращения дальнейшего распространения картофельной цистообразующей нематоды должно быть более строгое, чем до сих пор, соблюдение изданных инструкций, более тщательная очистка машин и орудий при их перемещении с зараженных площадей на свободную от нематод площадь, а также запрет на перевозку урожая с зараженных участков в населенные пункты, свободные от заражения. Поскольку в распространении картофельной нематоды существенную роль играет занесение ее с посадочным материалом, может быть необходимым обеззараживание посадочного материала, предназначенного на экспорт.

Простейший метод удаления нематод, приставших к клубням, — обмывка или очистка последних щеткой. Погружение клубней в 1%-ный раствор формалина (5 мин.) также эффективно [53]. В Англии хорошие результаты дает погружение клубней в хлорбромпропен (ХБП). Эффективная концентрация 360—600 мг/л [547].

Существует опасность разнесения цист со сточными водами, если последние не проходят через новейшие очистные установки. Не нужно опасаться распространения цист нематоды с перегнившим остатком сточных вод при надлежащем проведении процесса его гниения [896, 1431].

Возможно раннее возделывание картофеля с использованием приемов предварительного проращивания или стимулирования прорастания может способствовать уменьшению вредоносности. Так

как личинки нематоды становятся более активными только при температуре 15°C и выше, картофель имеет преимущества в развитии: он быстрее проходит начальную стадию, в которой более всего подвержен заражению.

Внесение органических удобрений равным образом снижает вредоносность нематод и способствует (при возделывании непоражаемых растений) уменьшению популяции нематоды. На слабо зараженных участках вредоносность можно снизить внесением повышенных количеств минеральных удобрений.

Химическая борьба с картофельной цистообразующей нематодой на больших площадях до сих пор не применяется, так как стоимость обработки очень высокая и, кроме того, известные современные средства не могут гарантировать полное уничтожение нематод в почве.

Поэтому современная тенденция — не применять одни нематодциды, а комбинировать их применение с последующим возделыванием устойчивых сортов. На сильно зараженных площадях обеззараживающее действие устойчивых сортов картофеля часто не дает удовлетворительных результатов. Из-за массового нападения личинок на развивающуюся корневую систему устойчивых растений она не полностью пронизывает почвенные слои, что ведет к снижению обеззараживающего действия. Вследствие внедрения личинок в корни снижается урожай устойчивого картофеля. В среднем потери урожая составляют почти 10—15%, но иногда могут увеличиваться до 25% [1261]. Применение нематодцидов дает возможность настолько быстро уменьшить популяцию нематод, что обеззараживающее действие устойчивых сортов проявляется полностью (табл. 17).

Таблица 17

Применение препарата ДД Шелл с последующим возделыванием устойчивого сорта картофеля Антинема [780]

Обработка	Число опытов	Снижение степени заражения, %
Возделывание непоражающихся растений	5	57
Возделывание сорта Антинема	3	77
Возделывание сорта Антинема с предварительным применением препарата ДД Шелл (осенняя обработка, 60 см <sup>3</sup> /м <sup>2</sup> )	7	95

В практике применение нематодцидов сводится к обеззараживанию очагов, так как большие площади редко бывают равномерно сильно заражены *H. rostochiensis*. Местоположение очагов заранее устанавливают и отмечают. Наиболее целесообразное время обработки — осень, поскольку внесение химиката весной из-за длительного времени дегазации вызвало бы перенос срока посадки. Однако нетоксичный для растений препарат терракур Р также предпочитают вносить осенью вследствие его лучшего действия.

Для того чтобы уменьшить стоимость осенней обработки, иногда ее целесообразно проводить меньшим количеством препарата. Однако это можно делать только после консультации со специалистами по защите растений.

Следовательно, прямая борьба с картофельной цистообразующей нематодой на пахотных землях в будущем должна вестись путем сочетания следующих мероприятий: уменьшения количества нематод в очагах с помощью химических средств; последующего возделывания устойчивых сортов; соблюдения многопольного севооборота, в котором устойчивые сорта картофеля высевают вместо поражаемых.

Благодаря этому количество нематод может быть уменьшено настолько, что возделывание поражаемых сортов (в многопольном севообороте) снова станет возможным без потерь урожая. Однако полное освобождение пашни от нематоды достигается только в редчайших случаях. Поэтому должны соблюдаться все профилактические мероприятия, причем значительно интенсивнее, чем в прошлом.

## **Свекловичная цистообразующая нематода** *(Heterodera schachtii Schmidt, 1871)*

### *История и географическое распространение*

В первой половине прошлого столетия начавшееся интенсивное возделывание сахарной свеклы в Германии вскоре привело к снижению ее урожая, причины которого оставались неизвестными. В общем говорили о «свеклоутомлении». Впервые исследованиями Кюна [804] было убедительно доказано, что большие потери урожая вызваны нематодой вида *Heterodera schachtii*. По настоянию Кюна в 1889 г. организуется Опытная станция по борьбе с нематодами в Галле, которую рассматривали как первый институт защиты растений в мире. В последующее десятилетие проводились многочисленные исследования по биологии свекловичной цистообразующей нематоды и борьбе с ней.

Ареал свекловичной цистообразующей нематоды простирается почти через всю Европу, включая Великобританию и СССР. Также имеются сообщения из Австралии, Канады и США о появлении вредоносной свекловичной нематоды.

Родину свекловичной цистообразующей нематоды нужно искать в Средиземноморье [710, 711]. Значительно более высокие температурные требования свекловичной нематоды по сравнению с *H. rostochiensis* указывают на климатически благоприятную область происхождения.

В ГДР очаг сильного заражения находится в районе Галле и Магдебурга. Рядом обнаружены также отдельные районы дальнейшего распространения, например Потсдам и Ной-Бранденбург, с более сильной степенью заражения. Свободных от заражения округов нет. Степень заражения в неназванных округах незначительна.

### *Вредоносность*

Свекловичная нематода уже в прошлом столетии была самым вредоносным видом нематод в Германии. Проводилось изучение ее биологии и значения. Вредоносность проявлялась только там, где растения-хозяева часто включали в севооборот. Размеры потерь урожая зависят от зараженности почвы и условий развития расте-

ний. При сильном заражении почвы (свыше 50 цист с жизнеспособным содержанием на 100 см<sup>3</sup> почвы) потери урожая могут составлять 25% и выше [420]. Потери урожая в основном заметны там, где доля свеклы в севообороте составляет 25% или больше, или где сахарная свекла возделывается в интенсивном севообороте после видов капусты (зеленая листовая, брюссельская, кочанная, кормовая) и других видов *Brassica*. В одном более чем двенадцатилетнем опыте с севооборотами в Дикопсхофе такие предшественники даже при выращивании их в качестве промежуточных культур, снижали урожай свеклы в среднем примерно на 120 ц/га [1334].

Окружающие условия (удобрение, засуха и др.), воздействующие на развитие растений, могут сильно влиять на соотношение между поражением нематодами и урожаем.

В сухой теплый вегетационный период вредоносность нематод значительно выше, чем во влажные годы, как это показал засушливый 1959 г. В ГДР сильно зараженная площадь в 1958 г. составляла 4,2% от всей зараженной площади, а в 1959 г. — 44,3% [940].

### Симптомы поражения

На надземных частях растений в июне—июле наблюдается задержка роста, обусловленная поражением корней *H. schachtii*. Листья зараженных растений мельче и более светлой окраски, в сухое время под действием солнечных лучей сильнее поникают и выпрямляются снова в течение ночи.

Картина поражения корней характерна. Главный корень отстает в росте, на нем появляется много боковых корней, что объясняется непрерывным возмещением пораженных корней; так образуется типичный вид корня с «бородой» (рис. 51). На боковых корнях сидят в большом количестве лимонобразные цисты (рис. 52).

Иногда самки могут развиваться также на корнеплоде, как это наблюдалось осенью засушливого 1959 г. на суглинистой почве [49].

Первые цисты можно обнаружить самое раннее в июне. С июля по сентябрь—октябрь они в массе находились на корнях соответственно двух генераций, которые в ГДР обычно развиваются за веге-



Рис. 51. Брюква, зараженная *Heterodera schachtii*.



Рис. 52. Цисты *Heterodera schachtii* на корнях сахарной свеклы.

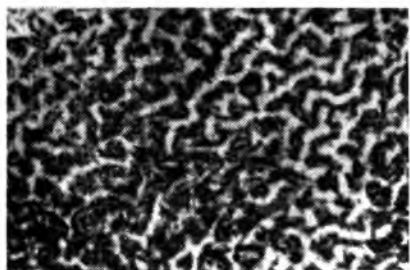


Рис. 53. Рисунок кутикулы *Heterodera schachtii*.

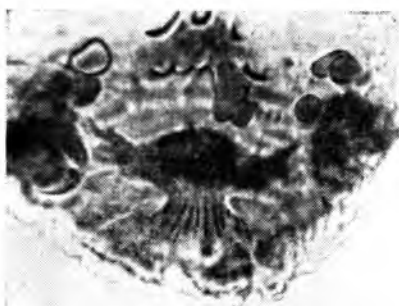


Рис. 54. Вульварный конус *H. schachtii* в продольном сечении.

550 мк (в среднем примерно 500 мк). Мощный ротовой стилет длиной 24—32 (28) мк. Яйца бочковидной формы, размером около 110×42 мк.

### Развитие, образ жизни и динамика популяции

Вылупливание личинок продолжается много лет. Согласно нашим исследованиям, проводимым в опытах по севооборотам Института земледелия и растениеводства университета в Галле, после семилетней монокультуры непоражающихся растений или после пара, было обнаружено большое количество цист с жизнеспособным содержимым (в среднем 40—60 цист на 100 см<sup>3</sup> почвы с 8—60 яйцами или личинками в цисте).

Для вылупливания личинок не нужно присутствия растений-хозяев, корневые выделения которых часто стимулируют вылупливание. При надлежащих соотношениях температуры (>10°C) и влажности весной можно найти большое количество свободных личинок в почве без наличия растений.

Передвижение личинок в почве зависит в значительной мере от структуры почвы, влажности, температуры и аэрации. Оптимальное движение происходит при размере почвенных частиц 150—

тационный период. При сильном поражении нематодой могут очень плохо развиваться свекла или брюква. Корнеплоды часто деформируются (ветвятся). Вредность наступает при зараженности почвы примерно 1000—1500 яиц на 100 см<sup>3</sup> почвы [1352].

### Морфология

Зрелые самки имеют лимонобразную форму, в среднем длиной 0,6—0,8 мм, шириной 0,4—0,5 мм. При нахождении на корнях самки покрыты белым субкристаллиновым слоем. Он быстро сбрасывается в почве, обнаруживая коричневую оболочку цисты. Оболочка цисты имеет хорошо развитый зигзагообразный узор, видимый в микроскоп (рис. 53). Ясно выступающий вульварный конус несет две маленькие бобовидные полуфенестры (амбифенестральный тип). Вагина споповидная, полосатая и на нижнем конце ограничена нижним мостом (рис. 54). Самки длиной 1,3—1,6 мм имеют большой (25—28 мк) мощный ротовой стилет с расширением у основания. Губная область несет 3—4 кольца.

Длина личинок варьирует от 450 до

550 мк (в среднем примерно 500 мк). Мощный ротовой стилет длиной 24—32 (28) мк. Яйца бочковидной формы, размером около 110×42 мк.

250 мк, влажности 10—20% и температуре выше 20°C [1196, 1627, 1628].

Внедрение личинок в корни и их развитие происходят в принципе таким же образом, как у других видов *Heterodera* (см. стр. 172).

В опытах по заражению на стерильных корнях *Beta vulgaris* наименьший период развития при 25°C был 5 дней для третьей личиночной стадии, 7—9 дней для четвертой личиночной стадии самцов или самок и 9—11 дней для взрослой стадии обоих полов [996]. Соотношение полов в нормальных условиях при развитии из одной цисты составляет 1,9—2,1 самца : 1 самке [717]. При недостатке питательных веществ, особенно азота, недостаточной обеспеченности водой и светом происходит резкое увеличение числа самцов. Для размножения *H. schachtii* необходимо наличие самцов. Задняя часть тела самки прорывает кору корня, но голова и шейка ее остаются погруженными в корень. Их питание продолжается еще некоторое время, в течение которого образуется желатиновый яйцевой мешок. Часто в яйцевом мешке можно найти одного или нескольких самцов. Позднее в него откладываются яйца. Иногда в яйцевом мешке может быть свыше 200 яиц [1563]. Вылупливающиеся личинки могут непосредственно нападать на растения и давать новую генерацию. Количество яиц, образуемых самкой, колеблется от 10 до 600. В среднем в каждой цисте насчитывается 200—300 яиц.

Развитие одной генерации продолжается от 4 до 8 недель, в зависимости от температуры и остальных условий окружающей среды. (вид растения-хозяина, питание и др.). Зависимость периода развития от температуры видна из таблицы 18.

Таблица 18

Период развития генерации *H. schachtii* при различных температурах (по Ладыгиной) [830, 831]

Температура, °C	Период развития, число дней	Температура, °C	Период развития, число дней
17,8	57	26	27
20	44	27	25
23	33	29	23

По Ладыгиной [831], для развития генерации необходима сумма тепла 437°C, при суммировании среднесуточных температур выше +10°C.

Сахарная свекла особенно чувствительное растение-хозяин. Она значительно повышает популяцию нематод, причем можно установить зависимость коэффициента размножения от исходного заражения, как и у картофельной нематоды (табл. 19).

Наряду со свеклой большое значение имеет возделывание на полях крестоцветных (рапс, сурепица, капуста, брюква, горчица),

Влияние исходного заражения на коэффициент размножения *H. schachtii*  
(по Гоффарту) [422]

Число внесенных цист на сосуд	Коэффициент размножения	Число внесенных цист на сосуд	Коэффициент размножения
1	1641	10	183
2	605	20	102
3	521	50	43
5	265		

так как они повышают популяцию нематод, сами не поражаясь значительно.

Гоффарт [408] показал, что если рапс посеян в начале августа, то уже в начале октября в цистах образуются яйца. При посеве в начале сентября опадение цист было в середине ноября. Если температура падает ниже 10°C, может наступить перерыв в развитии до весны [415].

Возможно, что развивавшиеся осенью на рапсе цисты поставляют весной инвазионных личинок для нового нападения. В результате этого при благоприятных условиях могут развиваться на рапсе точно так же две генерации. На яровом рапсе и горчице образуется только одна генерация.

### Растения-хозяева

К растениям-хозяевам свекловичной цистообразующей нематоды относятся представители семейств маревых и крестоцветных. Хорошими растениями-хозяевами являются сахарная и кормовая свекла, столовая свекла, листовая свекла (мангольд), шпинат, рапс, сурепица, кольраби, кормовая капуста, брюква, все виды капусты, горчица, крамбе и клоповник посевной. Из сорняков особенно сильно поражаются редька полевая, горчица полевая, пастушья сумка, мокрица. Остальные сорняки, являющиеся растениями-хозяевами, приведены на стр. 90.

### Меры борьбы

Наиболее дешевый и целесообразный способ борьбы—севооборот. На зараженных площадях все поражаемые виды растений исключают на одну или две ротации, а затем возделывают только каждый четвертый или пятый год. При этом растения-хозяева (сахарная свекла, кормовая свекла, рапс, сурепица, горчица, брюква) в общем должны занимать не более 20—25% посевной площади. Ни в коем случае перед сахарной свеклой нельзя возделывать виды капусты, рапс и сурепицу.

На зараженных площадях советуют чаще включать в севооборот так называемые враждебные или нейтральные растения. Враж-

дебными растениями можно считать люцерну, кукурузу, рожь, лук и в меньшей мере лен и эспарцет. К нейтральным растениям относятся картофель, морковь, люпин, конопля и мак. Враждебные растения своими корневыми выделениями усиливают вылупливание личинок из цист, но без возможности их дальнейшего развития. Нейтральные растения не обладают стимулирующим действием. Так как самопроизвольное вылупливание у *H. schachtii* может происходить сравнительно сильно, особенно при хорошей аэрации почвы и благоприятном соотношении температуры и влажности, не нужно переоценивать влияние вышеназванных враждебных и нейтральных растений. При известных условиях снижение популяции нематоды при возделывании плохого растения-хозяина, как, например, кормовой редьки и редиса, больше, чем при возделывании вышеназванных враждебных растений. Такие растения, как *Beta patellaris* Моq. и фиалка ночная (*Hesperis matronalis* L.), восстанавливают популяцию благодаря их сильному влиянию на вылупливание личинок. Однако практического значения они не имеют.

Ежегодное уменьшение количества нематод при возделывании непоражаемых растений составляет в среднем приблизительно 40% от прошлогоднего заражения почвы [602]. По Мориарти [994—996], снижение заражения почвы в первый год меньше, чем в последующие годы (30% : 60%).

Уменьшение общего количества цист в период, когда растения не возделываются, составляет ежегодно в среднем 13% [602].

При включении враждебных или нейтральных растений в севооборот считают, что нельзя возделывать враждебные растения непосредственно перед растениями-хозяевами. Целесообразно следующее чередование: враждебное растение — нейтральное растение — растение-хозяин.

Кеннеке рекомендовал для зараженных полей такие очищающие севообороты:

1) сахарная свекла (по навозу) — овес с подсевом люцерны — люцерна — люцерна — картофель (по навозу) — озимая пшеница — озимый ячмень — кормовая рожь (по навозу) + кукуруза на силос;

2) сахарная свекла (по навозу) — горох — озимый ячмень с подсевом люцерны — люцерна — люцерна — люцерна — картофель (по навозу) — рожь.

Включение подходящих промежуточных культур (вико-ржаная смесь, кормовая рожь + кукуруза на силос) или культур на зеленое удобрение (с конскими бобами или донником) также дает возможность снизить зараженность нематодой [759, 1024, 1169]. Возделывание кормовой сурепки, рапса, шпината и др. в качестве промежуточных культур может способствовать увеличению численности нематод. При введении севооборота необходимо тщательное уничтожение сорняков, являющихся растениями-хозяевами. Нельзя достигнуть более сильного снижения заражения почвы, если, например, люцерна засорена пастушьей сумкой, а зерновые — редькой



полевой и звездчаткой средней. Использование «ловчих» растений, разрабатывавшееся Кюном в 80-е годы прошлого столетия, не имело успеха.

Снижения популяции нематод можно достигнуть также соответствующей обработкой почвы. Интенсивные обработки почвы улучшают ее аэрацию, что ведет к усилению вылупливания личинок, которые при отсутствии растений-хозяев большей частью погибают в течение года. Рагаллер [1175] рекомендовал проводить глубокую вспашку при выращивании враждебных растений, но довольствоваться мелкой вспашкой при возделывании растений-хозяев. Возможно ранний срок сева свеклы снижает вредоносность. При позднем севе чувствительные начальные фазы развития свеклы совпадают с периодом активности личинок, усиленной более высокими температурами.

Внесение удобрений не может значительно сократить поражение нематодами, но может уменьшить вредоносность. В частности, высокопроцентные калийные удобрения явно влияют на снижение численности нематод и повышение урожая [204]. Невозможно достигнуть полного устранения вредоносности внесением больших количеств удобрений [1175]. Внесение веществ, способствующих вылупливанию (хлорной извести), на производственных площадях не имеет практического значения.

Химическая борьба со свекловичной цистообразующей нематодой хотя и возможна, но в настоящее время не проводится из-за экономических соображений. В опытах Уоррена [1644] урожай был повышен на 200—300% после применения телона при снижении количества нематод. Однако повышение урожая не всегда значительно.

При транспортировке сахарной свеклы для уничтожения нематод можно применять гашеную или негашеную известь (одна часть извести на четыре части наполнителя).

Выведение нематодоустойчивых сортов сахарной свеклы пока не удается. Хотя имеются устойчивые дикие формы, например *Beta patellaris* Moq., *B. webbiana* Moq., *B. procumbens* Chr. Sm., однако все проводившиеся до настоящего времени опыты по выведению устойчивых сортов безуспешны. Поэтому в настоящее время в Великобритании внимание направлено на селекцию выносливых (толерантных) растений и таких, у которых образуется малое количество цист.

## **Овсяная цистообразующая нематода (*Heterodera avenae* Wollenweber, 1924)**

### *История и географическое распространение*

Еще Кюн [802] сообщал о представителях цистообразующих нематод на корнях хлебных злаков. Волленвебер [1646] дал краткую характеристику различных видов *Heterodera* и овсяной цистообразующей нематоды, которую он назвал *H. schachtii* var. *avenae*. В 1930 г. Шмидт, не зная работы Волленвебера, отделил

на основании различной длины личинок, ритма вылупливания, а также круга растений-хозяев овсяную нематоду от свекловичной. Он различал *Heterodera schachtii* var. *major* (овсяная нематода) от *Heterodera schachtii* var. *minor* (свекловичная нематода). Филиппев [346] принял для овсяной цистообразующей нематоды видовое название *H. avenae*.

Франклин [353] возвел различные «расы» *H. schachtii* в ранг самостоятельных видов. Овсяная раса получила при этом видовое название *H. major* O. Schmidt. Хотя разделение на виды быстро нашло всеобщее признание, название овсяной нематоды не было единым. Так, например, в ГДР, ФРГ, Голландии, США и СССР в основном употребляли видовое название *H. avenae*, в Великобритании, Скандинавии и Японии ее называли *H. major*.

В 1959 г. Франклин, Торн и Остенбринк [368] предложили Международной комиссии зоологической номенклатуры на основании приоритета описания Волленбером [1696] видовое название *H. avenae* Wollenweber, 1924, которое и было признано законным.

Овсяная цистообразующая нематода широко распространена в Европе. Более всего встречается в Скандинавских странах, Великобритании, Ирландии, Голландии, Бельгии, ГДР, ФРГ, Италии, Польше и СССР. Ранее *H. avenae* наблюдалась в Австралии, Японии, Индии, Южной Африке, Канаде, Израиле и Марокко.

### Вредоносность

Овсяная цистообразующая нематода — опасный паразит овса в областях с интенсивным его возделыванием, особенно на легких и средних почвах. Особенно вредоносна в обильных осадками и влажных зонах.

В последнее время увеличивается число наблюдений о вредоносности ее на яровых и озимых пшеницах, яровом ячмене и в значительной степени также на озимом ячмене. Эти поражения приписывают злаковой цистообразующей нематоды — виду, аналогичному овсяной цистообразующей нематоды. Возможность поражения других видов хлебных злаков неизвестна.

Критическая численность вредоносности у овсяной цистообразующей нематоды по сравнению с картофельной и свекловичной цистообразующими нематодами низкая. По Клейбургу [746], поражение при 100—300 личинок/100 см<sup>3</sup> нужно считать умеренным, при 300—500 личинок — сильным и свыше 500 личинок/100 см<sup>3</sup> почвы — очень сильным. Андерсен [16] считает, что ущерб овсу начинается при степени заражения от 1000 яиц и личинок на 1 кг почвы (приблизительно 125 личинок/100 см<sup>3</sup> почвы).

У ячменя пороговое значение в 3 раза выше. Допускаемая граница для овса — 0,2 личинки на 1 г почвы, для ячменя — 5 личинок [357]. По Гоффарту [406], незначительная степень заражения до двух полных цист на 100 см<sup>3</sup> почвы, а сильная степень — более шести полных цист. Естественно, это количество берется за основу, так как влияние условий окружающей среды изменяет проявляющуюся вредоносность. При этом особое значение имеют погодные условия.

Влажная весна благоприятна проявлению овсяной цистообразующей нематоды («нематодный год»), причем из-за последующего сухого периода вред усиливается. Также недостаток подходящих местообитаний может увеличить размеры поражения

[344, 1171]. О потерях урожая различных видов зерновых, обусловленных поражением нематодой, имеются сообщения разных авторов. Диксоном [264] установлено, что при наличии 10 яиц или личинок на 1 г почвы потери в среднем составляют у овса 381 кг/га, яровой пшеницы — 190,5 кг/га, у озимого ячменя — 76,2 кг/га. Опыты Андерсена [17] показали связь между потерями урожая и степенью заражения (табл. 20).

Таблица 20

Влияние различной плотности заражения на урожай овса и ярового ячменя (по Андерсену) [17]

Степень заражения почвы, яйца и личинки/кг почвы	Урожай зерна с 10 лизиметров	
	овес	яровой ячмень
0	171	172
1 000	135	145
2 500	118	142
5 000	87	136
10 000	54	103
20 000	26	78

В ФРГ недавно выявлена вредоносность нематоды на озимой пшенице, которая частично привела к перепашке зараженных площадей [251, 252, 754].

### Симптомы поражения

Симптомы заболевания зависят от степени зараженности и восприимчивости видов хлебных злаков. Наиболее восприимчив яровой овес, затем в порядке уменьшения следует озимый овес, яровая пшеница, озимая пшеница, яровой ячмень, озимый ячмень и рожь<sup>1</sup>. При незначительном заражении задержка роста не проявляется, а наблюдается лишь слабое побледнение самых молодых листьев. Нередко в результате поражения нематодами развитие растений замедляется: овес позднее созревает, и пораженные очаги, как зеленые острова, выделяются на фоне созревающих посевов; у ярового ячменя задержка развития наблюдается ко времени поникания колосьев. В очагах поражения колосья остаются поднятыми на несколько дней дольше, так что пораженные места хорошо заметны, хотя по высоте растения одинаковы. При сильном поражении симптомы другие. В середине мая заметны очаги молодых пораженных растений, которые отличаются задержкой роста. Кушение слабое или совсем отсутствует, кончики листьев, начиная с четвертого, сначала краснеют, а позднее желтеют. Слабые, укороченные стебли несут немногочисленные колосья. При сильном поражении и не-

<sup>1</sup> В СССР наблюдается иная восприимчивость видов хлебных злаков в зависимости от зоны возделывания и, очевидно, сорта. — *Прим. ред.*

благоприятных погодных условиях погибают растения овса и частично яровой пшеницы.

Корни образуются лохматые и сильно редуцированные, часто загущенные. Их окраска в большинстве случаев темнее, чем у здоровых растений. Часто корни вторично поражаются грибами *Fusarium*, которые способствуют окончательному их разрушению. Через 9 недель после посева яровых зерновых (в середине июля) на корнях можно наблюдать молодых самок (рис. 55).

### Морфология

Цисты обычно длиной 0,6—0,8 мм и шириной 0,4—0,5 мм. Они характеризуются лимонообразной формой (рис. 56) и покрыты (пока еще находятся на корнях) плотным, белым, субкристаллиновым слоем. Этот слой быстро отпадает в почве, и под ним обнаруживается темно-коричневая оболочка цисты, на которой под микроскопом видна беспорядочная пунктировка. Вульварный конус тупой. Вульварный мост широкий и щель вульвы очень короткая (12 мк). Полуфенестры почти округлые (бифенестральный тип). Нижний мост отсутствует. Булле очень большие и простираются до щели вульвы (рис. 57). Вульварный конус у молодых самок часто покрыт желатиновым веществом, но яйца в него не откладываются.

Самцы в среднем длиной 1,3—1,4 мм и имеют пять колец в губной области. Концы спикул тупые и незубчатые. Личинки длиной примерно 540—680 мк (600 мк), значительно крупнее, чем у свекловичной цистообразующей нематоды. Прозрачная часть хвоста примерно в 1½ раза больше длины ротового стилета. Яйца в среднем размером 125×45 мк. По форме они слегка гантелеобразные.



Рис. 55. Самки *H. avenae* на корнях овса (увеличено в 15 раз)



Рис. 56. Цисты *Heterodera avenae* (круглые цисты — картофельная нематода).



Рис. 57. Вульварный конус *Heterodera avenae* с булле.

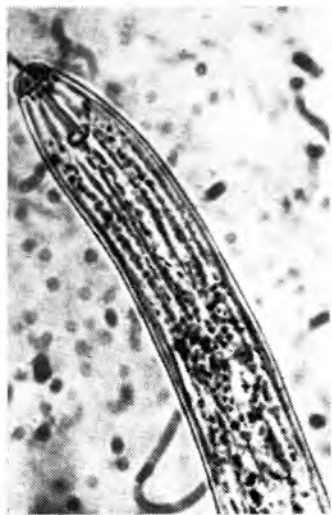


Рис. 58. Головная часть личинки овсяной нематоды (увеличено в 700 раз).

Развитие овсяной цистообразующей нематоды протекает так же, как и у картофельной нематоды. Вылупливание личинок начинается приблизительно в марте при температуре почвы около  $4^{\circ}\text{C}$  и достигает наивысшей точки в апреле и мае. В июне вылупливание убывает, и в последующие месяцы вылупливаются лишь немногие личинки. Первая личиночная стадия проходит, как и у других видов *Heterodera*, в оболочке яйца, а вторая личиночная стадия (рис. 58) является инвазионной.

Самки на корнях могут быть найдены в условиях ГДР в середине июня. Самка откладывает в среднем 200—250 яиц. Отдельные цисты могут содержать свыше 600 яиц. Первые личинки из вновь образовавшихся цист вылупливаются на следующий год,

т. е. ежегодно образуется одна генерация. Экспериментально период покоя можно сокращать, подвергая цисты обработке холодом (2—6 недель при  $0,2^{\circ}\text{C}$ ) [832].

Личинки овсяной нематоды осенью развиваются только до бутылкообразной формы. Их развитие продолжается следующей весной и обычно заканчивается образованием цист [412]. В мягкие зимы иногда возможно дальнейшее развитие; так Коппок и Уинфилд [193] наблюдали белые цисты на корнях на вспаханном поле после уборки овса в феврале 1958 г.

Коэффициент размножения овсяной цистообразующей нематоды такой же, как у картофельной и свекловичной цистообразующих нематод. Слабое исходное заражение вызывает более сильное размножение. Линдхардт [853, 854] установил, что высокий уровень исходного заражения изменяет соотношение самцов и самок в сторону самцов.

Для развития нематод имеют значение порозность почвы, ее влагоемкость и содержание в ней питательных веществ. При порозности менее 14% развивается не более девяти полных цист на  $100\text{ см}^3$  почвы. У овсяной нематоды при порозности почвы более 24% может образоваться большая популяция [344].

#### Растения-хозяева и биотипы

Круг растений-хозяев овсяной цистообразующей нематоды ограничен только злаками. В особенности увеличивают популяцию овес, который является лучшим растением-хозяином, яровой ячмень, яро-

вая и озимая пшеница, ржаной костер и овсюг. На озимом ячмене и ржи, а также на различных злаковых травах (мягкий костер, луговой мятлик, опьяняющий плевел, многолетний и итальянский райграс, ежа, луговая овсяница, пырей и др.) можно обнаружить цисты.

Остенбринк [1065, 1066] наблюдал, что овсяная цистообразующая нематода в одной области хорошо размножалась на ржи, в другой, напротив, не размножалась на этом растении, из чего можно сделать вывод о существовании различных рас нематоды. Злаковые травы, за исключением овсюга и ржаного костра, большей частью играют только второстепенную роль при размножении паразита, но они не имеют значения как поддерживающие популяцию. Нужно считать, что имеются расы, специализированные на злаковых травах. По исследованиям Корта [764], в Голландии имеется только биотип В, не поражающий овес; но развивающийся на различных травах, например на многолетнем райграсе, овсянице луговой, мятлике луговом и обыкновенном.

Еще Нильсон-Эле [1033] наблюдал, что одни сорта ячменя слабо, а другие сильно поражаются овсяной нематодой. Сильно поражаемые сорта ячменя вызывают увеличение популяции в почве, что может привести к сильной вредности для последующих восприимчивых видов злаков, в то время как после слабо поражаемых сортов ячменя поражение пожнивной культуры незначительно.

Хольм-Нильсен [622] не отметил резких различий в поражении 25 восприимчивых к нематоды сортов озимой и яровой пшеницы по отношению к обим расам 1 и 2.

Оценку восприимчивости яровых сортов зерновых, возделываемых в ГДР, дали двухгодичные опыты Нейберта [1027, 1028]. Согласно его данным, все современные возделываемые в ГДР сорта ячменя (Альза, Эльта, Фрига, Лиза, Плена, Цертина и Циро) сильно поражаются.

В среднем на сосуд образуется на 60 цист больше, чем на сортах овса. Больше 50 цист на сосуд было обнаружено также на сортах овса Флемингвейсс II, Торзо, Ромулус, Хадмерслебнер Аусвухсфестер желтый, Универсаль и Гольдшатц, в то время как Алгол, Хадмерслебнер Штюцфрухт и Хадмерслебнер линия 155/51/57 в одинаковых условиях образовывали значительно меньше цист (в среднем 14 цист на сосуд). Количество цист на сортах яровой пшеницы Капега, Ремо и Херма было в среднем на 17 цист в сосуде меньше, чем у ячменя и большинства сортов овса. Яровой сорт ржи Петка был слабо заражен (4 цисты на сосуд), в то время как на кукурузе цист не образовывалось.

При полевых испытаниях в различных районах ГДР ни разу не было найдено цист на корнях кукурузы. Ранее выдвинутая точка зрения [225], что расширение возделывания кукурузы не ведет к усилению заражения овсяной нематодой, таким образом была подтверждена.

Краткая характеристика биотипов *Heterodera avenae*

Биотип	Встречаемость в ГДР	Цистообразование	
		возможно	нет
A	Широко распространён	Овес Яровой ячмень (многие сорта) Яровая пшеница (все испытанные сорта) Яровая рожь (сорт Петка) Разные виды злаковых трав ( <i>Lolium multiflorum</i> , <i>L. temulentum</i> , <i>Bromus mollis</i> )	Различные сорта ярового ячменя (например Дрост, Альфа, Крон, Феро, Рекс, № 191 и др.) Кукуруза Разные виды злаковых трав ( <i>Lolium perenne</i> , <i>Festuca pratensis</i> , <i>F. ovina</i> , <i>Poa pratensis</i> , <i>P. trivialis</i> , <i>Agrostis stolonifera</i> , <i>Bromus sterilis</i> , <i>Holcus mollis</i> )
B	Редко	Яровая рожь (сорт Петка) Яровой ячмень (немногие сорта, например № 191 и Куин С. J. 1024) Злаковые травы ( <i>Lolium perenne</i> , <i>Festuca pratensis</i> , <i>Poa pratensis</i> , <i>P. trivialis</i> )	Овес Яровая пшеница (незначительное цистообразование на немногих сортах, например Кога II и Опал) Яровой ячмень (многие сорта)
C	Часто	Овес Яровая пшеница Яровая рожь Яровой ячмень (многие сорта, в том числе Дрост, Альфа, Феро, Крон и Рекс)	Различные сорта ярового ячменя (№ 191 и Куин С. J. 1024) Злаковые травы ( <i>Lolium perenne</i> , <i>Festuca pratensis</i> , <i>Poa pratensis</i> , <i>P. trivialis</i> , <i>Dactylis glomerata</i> и <i>Phleum pratense</i> )
D	Редко	Яровая пшеница (сильное цистообразование) Яровой ячмень (многие сорта, в том числе Куин С. J. 1024) Яровая рожь (сорт Петка) Некоторые виды злаковых трав, например <i>Lolium perenne</i>	Овес Злаковые травы (как у типа С) Разные сорта ярового ячменя (Дрост, Альфа, Крон, Феро, Рекс и № 191)

Согласно канадским исследованиям, личинки *H. avenae*, хотя и могут внедряться в корни кукурузы и продвигаться в тканях коры, но большинство их гибнут из-за тканевых некрозов, образующихся в тканях коры. Часть личинок-самцов может достигать половой

зрелости приблизительно за 30 дней. Личинки-самки остаются внедренными глубоко в ткань, они не выходят на поверхность корней. Цисты с жизнеспособным содержимым не образуются [675]. В противоположность этому, имеется сообщение из СССР о поражении и вредоносности на кукурузе и развитии самок *H. avenae* [928] <sup>1</sup>.

Для оценки иногда различной степени устойчивости отдельных сортов должны быть использованы разные биотипы (патотипы). По исследованиям Андерсена [15], на 50—99 зараженных полях в Дании встречается агрессивный биотип (раса 2), который поражает сорта ячменя Дрост и Альфа, устойчивые к нормальному биотипу (раса 1). Подобная агрессивная раса встречается в Швеции [164]. По отношению к этому типу доказана устойчивость только двух линий (№ 191 и № 14) из тысяч испытанных сортов и линий ячменя [16].

В Ирландии и Англии также имеется по крайней мере два биотипа [196, 343]. В Голландии Корт, Дантума и ван Эссен [766] нашли четыре различных биотипа, которые они обозначили буквами А, В, С и D, и из них А представляет нормальную расу (см. стр. 99). Новые исследования Нейберта [1027] показали, что в ГДР представлено также четыре биотипа. При исследовании 62 популяций доминировал соответствующий голландским данным тип А. Относительно представлен также тип С, в то время как биотипы В и D установлены в незначительном объеме. Возможно, что тип D перекрывается типами А и С.

Общая характеристика четырех биотипов по их отношению к различным видам яровых или сортам зерновых и злаковым травам представлена в таблице 21.

### *Меры борьбы*

Простейшая и наиболее целесообразная мера борьбы — прекращение возделывания поражаемых овса, пшеницы и ярового ячменя, а также их смеси до двух ротаций. Для выращивания рекомендуются пропашные и бобовые культуры. Доказано, что особенно благоприятно введение в севооборот сахарной свеклы и люцерны [247, 248, 754].

При возделывании непоражаемых растений количество личинок снижается приблизительно до 50—60% от прошлогоднего заражения почвы [670]. Подобное уменьшение наблюдается при возделывании устойчивых сортов ячменя [16].

Поскольку сорта ярового ячменя сильно различаются по цистообразованию и снижению урожая при наличии нематод, для получения удовлетворительного урожая необходимо правильно выбирать сорта для возделывания на зараженных полях.

Внесение цианамиды кальция (300 кг/га) хотя и не может снизить количество нематод, но уменьшает их вредоносность [1618].

<sup>1</sup> Это сообщение впоследствии было опровергнуто автором. — Прим. ред.



Жидкий аммиак действует как нематцид, но для полного уничтожения нематод необходимо количество аммиака, которое отрицательно действует на растения [18]. Возделывание на зараженных полях непоражаемых культур при мелкой обработке почвы, ранний сев в удобренную почву и легкая подкормка быстродействующими азотными удобрениями в апреле—мае — мероприятия, снижающие вредоносность [419].

Применение химических средств, обеззараживающих почву против овсяной цистообразующей нематоды, на сельскохозяйственных землях невыгодно.

Применением системных нематцидов Люке и Вебер [897] достигли повышения урожая овса на 41% (максимально 67%), на яровом ячмене было установлено незначительное влияние.

Внесение в почву хищных грибов (*Arthrobotrys oligospora*, *A. robusta*) препятствует проникновению личинок в корни овса [300].

### **Гороховая цистообразующая нематода** (*Heterodera göttingiana* Liescher, 1892)

**История и географическое распространение.** Первое сообщение о цистообразующей нематоды на корнях гороха принадлежит Либшеру [848], который считал, что это *H. schachtii*. После обстоятельных морфологических исследований и проверки круга растений-хозяев Либшер пришел к выводу, что это новый вид, который он назвал по месту находки в Гёттингене — *H. göttingiana*. В настоящее время гороховая цистообразующая нематода распространена в ГДР, ФРГ, Франции, Португалии, Испании, Бельгии, Голландии, Великобритании, СССР и США. Но область распространения, по-видимому, больше.

**Вредоносность.** Гороховая нематода — это вид рода *Heterodera*, который имеет наибольшее хозяйственное значение после картофельной, свекловичной и овсяной цистообразующих нематод. Вредоносность может быть значительной при многократном возделывании бобовых, причем горох является особенно чувствительным. В опытах Остенбрика [1058] по заражению при нагрузке 1000 яиц и личинок на 100 см<sup>3</sup> почвы почти не наблюдалось снижения урожая, но сильно сокращалось количество бактериальных клубеньков, содержание белка и хлорофилла. При 4000 яиц и личинок на 100 см<sup>3</sup> почвы урожай снижался почти наполовину, при 16 000 личинок — почти до 1/3. Подобные результаты были получены также английским исследователем [690, 691]. Степень заражения почвы может быть значительной. Так, Д'Херде [569] вокруг корней гороха насчитал 1010 цист на 200 г почвы, в среднем с 79 яйцами и личинками на цисту, что соответствует приблизительно 40 000 яиц и личинок на 100 г почвы. При таком заражении снижение урожая было сильным.

**Симптомы поражения.** Зараженные растения гороха расположены гнездами, низкорослые и мало ветвятся. Пожелтение листьев идет от нижних к верхним. Растения цветут очень рано или совсем не цветут. Сильно пораженные растения увядают и гибнут прежде-

временно. Корни очень тонкие, дряблые и мало ветвятся. Бактериальные клубеньки совсем не образуются или лишь в малом количестве. В июне на корнях обнаруживаются белые цисты. В противоположность гороху, виды *Vicia* мало чувствительны к нематоду. На поражение они реагируют едва заметно.

**Морфология.** Самки длиной 0,6—0,8 мм, лимонообразной формы, несколько более округлые, чем у *H. schachtii*. Вульварный конус выступает немного. Субкристаллиновый слой отсутствует. Оболочка цисты красно-коричневая, при исследовании под микроскопом под ней видны зигзагообразный узор и очень слабая разбросанная пунктировка. Перинеальная часть (область вульвы) амбифенестральная. Полуфенестры бобовидные. Нижний мост лежит очень близко под вульвой; буллы отсутствуют. Желатиновый яйцевой мешок покрывает у половозрелых самок вульварный конус, но в него откладывается только небольшое количество яиц. Самцы длиной около 1,2 мм и похожи на самцов свекловичной нематоды, но концы спикул трехзубчатые. Личинки варьируют по длине от 400 до 500 мк. Прозрачная часть хвоста приблизительно в 1,5 раза длиннее стилета. Длина яиц в 2 раза больше ширины (110×54 мк).

**Развитие и образ жизни.** Развитие самцов и самок происходит так же, как и у других видов *Heterodera*. В нормальных условиях в открытом грунте развивается только одна генерация в год. В лабораторных условиях возможна вторая генерация, но количественно меньшая [684, 685]. Вылупливание личинок наиболее сильно происходит весной. Активация личинок выделениями корней *in vitro* не обнаруживается, но в полевых условиях установлено влияние их на вылупливание [690, 691].

Вылупливается сравнительно немного личинок, но соотношение количества образующихся цист к количеству вылупившихся личинок велико по сравнению с другими видами. При незначительном исходном заражении (4 яйца на 1 г почвы) примерно 50% личинок развиваются в самки, при сильном начальном заражении (359 яиц на 1 г почвы) — только 1% или меньше [697].

Высеянный в апреле горох будет поражаться очень сильно. В июле на корнях можно наблюдать большое количество цист. На горохе, высеянном в июле, до сентября образуется лишь немного цист. Цисты содержат в среднем 150—200 яиц. Внесение азотных удобрений повышает урожай гороха на тяжелых почвах при одновременном увеличении количества нематод, чего не наблюдается на легких почвах [697].

**Растения-хозяева.** Лучшие растения — горох и виды *Vicia* (*V. faba* L., *V. sativa* L., *V. villosa* Roth и др.). Остенбринк [1051] испытал 153 сорта гороха, из которых ни один не обладал достаточной устойчивостью. Вика образует меньше цист, чем горох, но они крупнее и содержат больше яиц [1686]. К растениям-хозяевам относятся также чечевица, чина и различные виды люпина. Красный и белый клевер, как фасоль и люцерна, не поражаются.

**Меры борьбы.** Борьба с гороховой цистообразующей нематодой из-за ограниченного круга растений-хозяев может показаться не слишком тяжелой, так как возделывание непоражаемых видов растений и севооборот исключает возможность питания нематод. Од-

нако результаты опытов Штемердинга [1470] показали, что не так просто очистить сильно зараженную почву с помощью севооборота. На протяжении всего опыта и ни в одном из применявшихся севооборотов (каждый шестой год горох) не удалось получить более половины нормального урожая гороха, несмотря на хороший уход и внесение удобрений. В опытах Мориарти [992] количество яиц в течение 3 лет снижалось лишь на 48%. Только в последующий год было установлено быстрое уменьшение (в среднем около 50% прошлогоднего заражения). По-видимому, медленное снижение популяции нематод объясняется незначительным вылупливанием. Это вызывает необходимость предотвращать распространение цист с зараженных полей, избегать в севообороте продолжительного возделывания растений-хозяев и уничтожать сорняки, которые являются растениями-хозяевами.

### **Клеверная цистообразующая нематода** (*Heterodera trifolii* Goffart, 1932)

**История и географическое распространение.** Клеверная цистообразующая нематода впервые была найдена Гоффартом [405] на корнях красного клевера в Шлезвиг-Гольштейне и названа *H. schachtii* var. *trifolii*. Вопрос о виде *Heterodera*, обнаруженном на клевере, совершенно неясен, так как, по Остенбринку [1067], по меньшей мере три вида или расы поражают клевер. Двуполая раса поражает преимущественно красный клевер, однополая форма встречается главным образом на белом клевере, а другая однополая форма наряду с красным и белым клевером поражает еще виды пикульника (*Galeopsis* spp.) и, вероятно, идентична с *Heterodera galeopsidis*.

Клеверная цистообразующая нематода широко распространена в Европе. По исследованиям Остенбринка [1052], в Голландии около 60% пастбищ заражено *H. trifolii*. Этот вид встречается также в северных областях ГДР на лугах, но, по-видимому, едва ли на полевых посевах клевера. Кроме ГДР, ФРГ и Голландии, *H. trifolii* найдена к настоящему времени в Великобритании, Северной Ирландии, Франции, Испании, Дании, Польше, Болгарии, СССР, Новой Зеландии, Индии, на Гавайях и в Северной Америке (США и Канада).

**Вредоносность.** *H. trifolii* имеет небольшое значение для возделывания клевера, так как заметного вреда до сих пор не наблюдалось. В настоящее время нет единодушного мнения, хотя во внимание принималось, что *H. trifolii* была причиной исчезновения белого клевера на лугах и пастбищах [599, 785, 786, 788, 789, 1364]. В теплицах при искусственном заражении отмечалось сильное поражение как красного, так и белого клевера [124, 386, 419, 624, 788, 789, 1643].

О размерах потерь урожая от *H. trifolii* имеются некоторые данные. В опытах Штельтера при умеренном заражении (500 личинок на 100 см<sup>3</sup> почвы) потери урожая красного клевера (зеленой и сухой массы) достигали примерно 30%, при высоком заражении (5000 личинок на 100 см<sup>3</sup> почвы) — 50% [461]. В опытах Чапмена [124] оказалось, что развитие красного клевера обратно пропорционально количеству нематод и продолжительности роста в зараженной почве. При исходном заражении 6000 личинок примерно

на 2000 см<sup>3</sup> почвы было установлено в течение 6 месяцев снижение урожая на 76%.

У белого клевера, по-видимому, не так чувствительного, как красный клевер, граница выносливости (критический порог) находится при уровне зараженности 50 яиц или личинок на 1 г почвы. В некоторые недели после первого укуса или остальных укусов становится заметной задержка роста. Чем сильнее исходное заражение, тем раньше наступает задержка роста [599]. В опытах Кралля и Рийспере [188] урожай зеленой и сухой массы снижался в среднем за два укуса до 58,3 или 57,4%.

У луговой чины (*Lathyrus pratensis* L.), выявленной Краллем и Рийспере как новое растение-хозяин для *H. trifolii*, снижение урожая на 12,3 или 15,1% было выражено более четко.

Культуре гвоздики во Французской Ривьере часто причиняется значительный ущерб *H. trifolii* [1228].

**Симптомы поражения.** У видов клевера задержка роста проявляется как следствие сильного поражения. При этом наблюдаются тонкие побеги, мелкие листья, слабое цветение. Иногда появляется пожелтение. При сильном поражении возможно отмирание растений. Снижается содержание сырого протеина и количество клубеньков *Rhizobium* на корнях [1643].

У чины луговой уже на ранних стадиях развития может происходить отмирание растений. Симптомы болезни на гвоздике: задержка роста, пожелтение и частичное отмирание.

**Морфология.** Лимонообразные цисты длиной примерно 0,6 мм часто асимметричны, т. е. голова и вульварный конус расположены не на одной оси (рис. 59). Молодые самки покрыты субкристаллиновым слоем. Коричневая окраска цист следует после желтой. На оболочке цисты при микроскопическом исследовании обнаруживается зигзагообразный рисунок и грубая пунктировка. Перинеальная область относится к амбифенестральному типу. Длина fenестры (окна) на 50% больше ширины. Полуфенестры широкие. Щель вульвы длиной 47—48 мк, не длиннее вульварного моста. Булле развиты сильнее, чем у *H. schachtii*. Мощный нижний мост сильно пигментирован и раздвоен. Желатиновый яйцевой мешок у молодых самок покрывает вульву. Число яиц в нем незначительно, иногда достигает 200 [1563].

Самцы очень редки. Размеры личинок варьируют от 450 до 550 мк, в среднем 500 мк. Стилет длиной 25—29 мк, несет направленные вперед вздутия. Размеры яиц приблизительно от 100 до 110 мк×40—45 мк.

**Развитие и образ жизни.** Личинки второй стадии покидают цисты и внедряются в корни растений-хозяев. При средней температуре почвы от 15,5°C на 5—12-й день происходит вторая линька, на 13—17-й день—третья линька, на 22—26-й день после внедрения в корни—четвертая

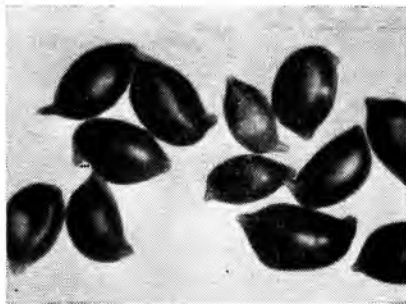


Рис. 59. Цисты *Heterodera trifolii* (увеличено примерно в 30 раз).

линька. На 43-й день после внедрения большинство самок уже наполнены яйцами [1010]. Первые коричневые цисты находят на 64-й день. У однополых форм размножение партеногенетическое. У двуполых форм клеверной цистообразующей нематоды размножение происходит с оплодотворением.

Малвей [1010] в Канаде наблюдал ежегодно до девяти генераций *H. trifolii*. В условиях ГДР в теплицах установлено от 4 до 5 генераций, а в открытом грунте — две генерации в год [433]. Цисты первой генерации появляются на корнях в июле, а цисты второй генерации — в октябре. Цисты в среднем содержат 200—250 яиц. Необычное явление наблюдал Росс [1257], который в теплице нашел все стадии развития — от личинок до коричневой цисты внутри и на поверхности листьев белого клевера.

**Растения-хозяева.** К растениям-хозяевам *H. trifolii* относятся представители семейств бобовых, гвоздичных, гречишных, зубоцветных, крестоцветных, норичниковых, тыквенных и пасленовых.

Сведения о круге растений-хозяев *H. trifolii* варьируют у различных авторов. Это понятно, если учитывать, что на клевере представлены разные формы. Основное растение-хозяин — белый клевер, хотя имеются довольно устойчивые линии [813]. К растениям-хозяевам относятся также красный, инкарнатный и гибридный клевер, фасоль, луговая чина, вика посевная и мохнатая. Кроме того, возможно поражение люцерны, конских бобов, гороха, огурцов, тыквы (*Cucurbita maxima* L.), кабачков (*C. pepo* L.), шпината и гвоздики (*Dianthus caryophyllus* L. и *D. heddwigii*). Степень поражения варьирует в зависимости от вида растения. Виды вики, луговая чина и гвоздики вызывают сильное цистообразование, поражение тыквенных, томата и люцерны в большинстве случаев незначительное [1372].

Влияние отдельных мест происхождения нематод или их хозяев частично неодинаково. По данным Малвея [1959], в Канаде красный клевер не поражается, а горох — сильно, который в Англии и ГДР совсем не заражается или умеренно [425, 1685]. По исследованиям Кралля и Рийспере [188], в СССР вика и горох — устойчивые растения к *H. trifolii*. Из сорняков важнейшими растениями-хозяевами являются *Rumex crispus* L., *Chenopodium glaucum* L., *Lamium album* L. и *Stellaria media* [L.] Vill. Другие растения-хозяева из числа сорняков указаны на стр. 90.

**Меры борьбы.** При проявлении вредности клеверной цистообразующей нематоды рекомендуется севооборот. Вместо белого клевера можно возделывать лядвенец рогатый, который не поражается.

### **Капустная цистообразующая нематода** (*Heterodera cruciferae* Franklin, 1945)

**История и географическое распространение.** Первые исследования по свекловичной цистообразующей нематоды показали, что крестоцветные являются ее хорошими растениями-хозяевами. Первые наблюдения по специализированной форме

на крестоцветных сделаны Петербриджем и Джонсом [1137]. Они нашли цисты на корнях брюквы и кольраби, росших среди незараженной сахарной свеклы. Франклин [354] установила существование особого вида, который она описала под названием *H. cruciferae*.

Капустная цистообразующая нематода в настоящее время найдена в Великобритании, Бельгии, Голландии, ФРГ, Польше, СССР и США.

**Симптомы поражения и вредоносность.** Поражение капустной цистообразующей нематодой становится заметным по угнетенным растениям, расположенным очагами. В открытом грунте вредоносность отмечалась на различных видах капусты, сурепице и турнепсе.

В графстве Линкольншир (Англия) было обследовано на наличие *H. cruciferae* 100 произвольно выбранных полей с интенсивным возделыванием капусты. На 30 полях цисты не были найдены. На 50 полях содержалось 1—24 яйца на 1 г почвы, на 10 полях — 25—49 яиц и на остальных 10 полях — более 50 яиц. При исходном заражении более 25 яиц на 1 г почвы отмечали ощутимые потери урожая [1520]. В Калифорнии значительные потери урожая брюссельской капусты были вызваны поражением ее *H. cruciferae* или в сочетании с *H. schachtii*.

Заражение почвы в районе возделывания капусты в Исманинге (под Мюнхеном) значительное. Исследование пяти полей показало наличие от 13 до 458 цист на 100 см<sup>3</sup> почвы [1488].

**Морфология.** Капустная цистообразующая нематода образует мелкие, вздутые лимонообразные цисты длиной примерно 0,5 мм. Молодые самки покрыты субкристаллиновым слоем. Окраска цисты, минуя желтую фазу, переходит сразу к темно- и красно-коричневой. Имеется крупный желатиновый яйцевой мешок, вмещающий большое количество яиц. По мере старения цисты быстро теряют яйцевой мешок. Перинеальная область соответствует амбифенестральному типу. Булле отсутствует, нижний мост имеется.

Самцы длиной около 1,2 мм и сходны с самцами свекловичной цистообразующей нематоды, только концы спикул у капустной нематоды трехзубчатые, а не двухзубчатые. Личинки меньше, чем у свекловичной цистообразующей нематоды (385—448 мк : 450—550 мк). Размеры яиц 94×47 мк.

**Биология и растения-хозяева.** Личинки вылупливаются из цист в присутствии своих растений-хозяев и внедряются в корни. Вылупливание и развитие не связаны с определенным временем в течение вегетационного периода, так как белые цисты можно было наблюдать на корнях и летом, и поздно осенью. Франклин [357] находила молодых самок в декабре и феврале в открытом грунте на корнях капусты. Способность капусты непрерывно образовывать новые корни можно считать причиной развития самок в течение длительного периода. Нужно также учитывать, что большая часть яиц откладывается в яйцевой мешок, находящийся вне цисты; через короткое время эти яйца уже содержат инвазионные личинки. Возможно, что многочисленные перекрывающиеся генерации следуют друг за другом, но наши знания о биологии паразита еще недостаточны, чтобы сделать определенный вывод.

Растениями-хозяевами служат все виды капусты, брюква, сурепица, рапс, черная горчица, белая горчица, редька, кресс-салат,

желтофиоль садовая (*Cheiranthus cheiri* L.) и перечник зонтичный (*Iberis umbellata* L.), а также ряд сорняков, например горчица полевая и пастушьья сумка (см. стр. 91).

**Меры борьбы.** При установлении вредоносности должно быть прервано на несколько лет возделывание поражаемых крестоцветных растений. Чтобы предотвратить дальнейшее распространение капустной цистообразующей нематоды, нельзя реализовать растительный материал с зараженных полей.

Погружение молодых растений в немагон (100 мг/л) повышало урожай брюссельской капусты. Еще лучших результатов можно достигнуть предпосевной обработкой почвы теломом или Д-Д (в рядки) и добавлением к поливной воде пентахлорнитробензола во время посадки. Таким образом, наряду с *H. cruciferae* и *H. schachtii*, одновременно борются также с килой капусты (*Plasmodiophora brassicae*), что заметно сказывается на повышении урожая [838, 839].

### **Хмелевая цистообразующая нематода** (*Heterodera humuli* Filipjev, 1934)

**История и географическое распространение.** Первое сообщение об обнаружении цист нематоды на корнях хмеля принадлежит Фойгту [1615] и Персивалю [1126]. Позднее нематод находили на корнях растений с признаками так называемой крапивовидности<sup>1</sup>, предполагая, что причиной этой болезни являются нематоды. Однако более поздние исследования показали, что *H. humuli* не была причиной заболевания крапивовидностью [291].

Ареал хмелевой цистообразующей нематоды включает ФРГ (особенно южную часть), Бельгию, Голландию, Англию, Польшу, ЧССР, Венгрию, Швейцарию, СССР, ЮАР, США, Канаду и, вероятно, Италию и Югославию.

**Симптомы поражения и вредоносность.** О симптомах и размерах вредоносности при поражении хмеля *H. humuli* еще мало сведений. Согласно Гоффарту [419], стебли теряют способность обвиваться, остаются короткими, изгибаются и несут нелопастные крапивоподобные листья. Нубер [1045] предполагал связь между появлением заболеваний и *H. humuli*. Напротив, Симон [1398] не наблюдал отчетливой картины поражения хмеля во Франции при заражении почвы 500 цистами на 100 см<sup>3</sup>. Шедиви [1338] также не отмечал вредоносности, хотя степень заражения была значительной (максимально 342 цисты на 100 г почвы). По Дмитриеву [260], *H. humuli* вредоносна для хмеля.

Зараженные растения отличаются бледноокрашенными листьями, появляется пожелтение, которое обычно вызывается недостатком калия.

**Морфология.** Цисты *H. humuli* лимонообразной формы, очень мелкие (0,4—0,6 мм), бледно-коричневой окраски. Перинеальная область бифенестрального типа похожа на таковую у *H. fici*, хотя найдены характерные отличия в ширине чаши [1573]. Булле отсутствуют или бывают очень редко. Часто образуется желатино-

<sup>1</sup> Заболевание, вызываемое вирусом *Aphidophilus humuli* Proz. — Прим. ред.

вый яйцевой мешок, в который редко откладываются яйца. Молодые самки покрыты субкристаллиновым слоем.

Самцы длиной около 1 мм с относительно длинным ротовым стилетом (27—31 мк). Личинки в среднем длиной 410 мк. Имеется до 30% более крупных личинок («гигантских») [535]. Ротовой стилет личинок примерно 22—23 мк. Длина яиц в 2 раза больше ширины (98×42 мк).

**Биология.** У хмелевой цистообразующей нематоды ежегодно развивается в общем одна генерация. Только при очень благоприятных погодных условиях в конце лета и осенью возможна вторая генерация [1398]. Личинки вылупливаются главным образом в апреле и мае. В июне вылупливание уменьшается, не прекращаясь полностью и в последующие месяцы.

Первые белые цисты появляются в июне, коричневые — в конце июля. Белые цисты могут появляться из корней до осени [357, 1395]. Молодые половозрелые самки содержат в среднем 229 (194—263) яиц и личинок, в то время как у полевой популяции находили в среднем 16 (2—55) яиц и личинок [535].

К растениям-хозяевам, кроме хмеля и конопли, относятся виды крапивы (*Urtica dioica* L. и *U. urens* L.), но лишь корневые выделения хмеля стимулируют вылупливание личинок [535]. В опытах де Грисса и Жийяра [535] конопля и крапива жгучая не поражались.

**Меры борьбы.** Так как *H. humuli* была найдена в большом количестве хмельников, особенно в более старых, необходимо предотвратить занос нематоды на молодые посадки. Посадочный материал нужно брать из здоровых насаждений. Чтобы предотвратить перенос возможно прилипших цист, рекомендуется промывка или очистка «матки» хмеля и орудий обработки.

### Злаковая цистообразующая нематода (*Heterodera punctata* Thorne, 1928)

**История и географическое распространение.** Впервые злаковую цистообразующую нематоду обнаружили в провинции Саскачеван (Канада). Там на корнях плохо развивающихся растений пшеницы были найдены цисты нематоды, которые отличались от остальных видов *Heterodera* на злаках лимonoобразной формой с закругленным задним концом. Этот новый вид был описан Торном [1557] как *H. punctata*. Позднее злаковая цистообразующая нематода была выявлена также в Англии, Голландии, Ирландии, Венгрии, Польше, Мексике, СССР, ГДР и ФРГ преимущественно на лугах. Ареал *H. punctata*, по-видимому, шире, чем известно. В Голландии заражение *H. punctata* обнаружено приблизительно на 20% всех пастбищ. В Северной Ирландии *H. punctata* наряду с *H. trifolii* является самым распространенным видом рода *Heterodera*. В ГДР злаковую цистообразующую нематоду находят сравнительно часто

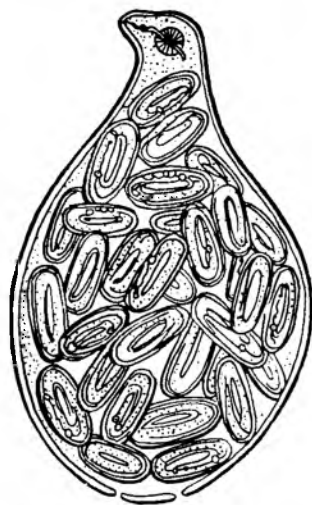


Рис. 60. Цисты *Heterodera punctata* (по Торну).





Рис. 61. Анус и вульва (fenestra) у *Heterodera punctata* (увеличено приблизительно в 400 раз).

на пастбищах в северных районах. Европейские формы не идентичны канадской форме [1067—1070].

**Морфология.** Цисты *H. punctata* (0,5 мм) грушевидные, без выступающего вульварного конуса, чем они легко отличаются от лимонобразных цист (рис. 60). Молодые самки покрыты плотным субкристаллиновым слоем, который скоро отпадает от цист. Оболочка цисты тонкая, желто-коричневая, часто просвечивающая, с грубой пунктировкой, расположенной рядами и видимой под микроскопом, относится к циркумфенестральному типу. В противоположность картофельной цистообразующей нематоды анус не в форме точки, а величиной с вульварное окно (рис. 61).

Самцы длиной 0,9—1,3 мм. Личинки канадской формы длиной 350—470 мк, европейских форм 550—580 мк. Личинки имеют длинный заостренный хвост, благодаря которому они легко могут быть отличимы от личинок других видов *Heterodera*. Яйца крупные (123×48 мк).

**Биология.** Злаковая цистообразующая нематода обнаружена в Канаде на корнях пшеницы, в европейских странах на полевице (*Agrostis stolonifera* L., *A. tenuis* Sibth.). *H. punctata* размножается в США на корнях пшеницы, ячменя, овса и мятлика однолетнего. Торн [1557] в июне наблюдал все стадии развития, в августе были уже зрелые цисты, наполненные яйцами. В Англии первые зрелые самки и самцы наблюдались на *Agrostis stolonifera* L. уже в мае [351]. Вероятно, ежегодно образуется только одна генерация [1563].

В Мексике на корнях кукурузы находили цисты, определенные по перинеальной области как *H. punctata*. В опытах по заражению кукурузы, пшеницы, овса и ячменя мексиканская популяция размножалась только на кукурузе. Эта особенность, так же как и более высокая устойчивость к высыханию, говорит о наличии новой расы. По Торну [1557], цисты в среднем содержат 78 яиц, по Франклину [351] — 125 яиц. Поскольку вредность для растений до сих пор неясна, специальных мер борьбы нет.

### Морковная цистообразующая нематода (*Heterodera carotae* Jones, 1950)

Морковная цистообразующая нематода была обнаружена Джонсом в 1950 г. в Англии на сильно зараженных морковных полях. Вскоре после этого она была найдена в Голландии [1059]. В 1958 г. ее обнаружили также в ФРГ [1487]. Ареал морковной цистообразующей нематоды шире, чем незадолго до этого предполагали, так как за последнее время ее обнаружили также в ГДР (округ Потсдам), Польше и Индии.

Морковная нематода образует мелкие, лимонобразные, бледно-коричневые или красно-коричневые цисты, очень похожие на *H. cruciferae*. Как у капустной цистообразующей нематоды, большая часть яиц откладывается в желатиновый яйцевой мешок, кото-

рый может быть таким же большим, как и циста.

Самцы примерно длиной 1—1,2 мм. Личинки морковной цистообразующей нематоды крупнее капустной (в среднем 453 мк : 418 мк) и имеют широкие губы. Длина яиц в 2 раза больше ширины (105×49 мк).

Морковная цистообразующая нематода паразитирует только на культурной и дикой моркови. При сильном заражении морковь плохо растет и гибнет (рис. 62). В случае проявления вредоносности возделывание моркови должно быть прервано на несколько лет.



### **Пикульниковая цистообразующая нематода (*Heterodera galeopsidis* Goffart, 1936)**

Рис. 62. Морковь, пораженная *Heterodera carotae*.

Пикульниковая цистообразующая нематода впервые была обнаружена Гоффартом [411] на корнях пикульника (*Galeopsis tetrahit* L.) в Тюрингии.

Позднее ее нашли в Голландии, Англии, Польше, СССР и в последнее время в Индии.

Вздутые, лимonoобразные цисты размером 0,45—0,9 мм, коричневые и темно-коричневые, содержат 200—250 яиц. Молодые самки покрыты субкристаллиновым слоем. Окраска от белой (через желтую стадию) до коричневой. Цисты легко могут быть спутаны с *H. schachtii* и *H. trifolii*. Различия между этими видами даны в ключе по определению видов *Heterodera* (см. стр. 179). Круг растений-хозяев *H. galeopsidis* имеет много сходных видов с *H. trifolii*. Из культурных растений хозяевами являются только красный и белый клевер. Единичные цисты могут развиваться на столовой и листовой (мангольд) свекле. Но в общем эта нематода в основном встречается на *Galeopsis tetrahit* L., *G. speciosa* Mill., *Stellaria media*, *Saponaria officinalis* L. и *Veronica agrestis* L. Кроме того, может поражать также виды щавеля и яснотки.

Размножается партеногенетически и развивается не менее двух генераций.

### **Кактусовая цистообразующая нематода (*Heterodera cacti* Filipjev und Schuurmans Stekhoven, 1941)**

Кактусовая цистообразующая нематода была сначала обнаружена в голландской теплице, но Адам [1] рассматривал ее как расу *H. schachtii*. В 1936 г. Гоффарт [411] нашел ее также в Германии.



Рис. 63. Цисты *Heterodera cacti* (увеличено примерно в 20 раз).



Рис. 64. Личинки кактусовой цистообразующей нематоды (увеличено в 250 раз).

Несколько лет спустя Филиппев и Схьюрманс-Стекховен [348] описали ее как *H. cacti*. С тех пор она была найдена в Англии, США, Канаде, Испании, Италии, Бельгии, Польше, Венгрии, Франции, Индии и СССР. Родину этого паразита, вероятно, нужно искать в Мексике [141].

В ГДР и ФРГ кактусовая цистообразующая нематода, вероятно, распространена сильнее, чем предполагают.

При обследовании мы находили довольно часто больные растения кактусов (*Cereus* sp., *Echinocactus* sp. и др.) с сильным поражением корней. Растения были чахлыми, бледно-зеленой окраски, вялыми и мягкими и наконец погибали.

Темно-коричневые или темно-красно-коричневые цисты покрывают очень сильно пораженные корни. Цисты лимонобразной формы, мелкие (0,5 мм), вздутые, с немного выступающим вульварным конусом. Тело цисты (без шейки и вульварного конуса) часто шире своей длины (рис. 63). Окраска цисты проходит желтую фазу. Желатиновый яйцевой мешок не образуется. Вульварный конус несет округлое окно (циркумфенестральный тип), только у молодых самок не разделяется (семифенестральный). Буллы отсутствуют, как и нижний мост.

Самцы длиной около 1 мм, а личинки 470—490 мк. У личинок прозрачная часть хвоста короче ротового стилета (рис. 64). Размер яиц 110—114×43—46 мк).

Цикл развития кактусовой цистообразующей нематоды при 18—26° продолжается приблизительно

29—34 дня. Генерации следуют одна за другой, так что ежегодно развивается много генераций [141].

К растениям-хозяевам относятся виды из родов *Phyllocactus*, *Cereus*, *Epiphyllum*, *Dolichothele*, *Coryphantha*, *Aporocactus*, *Aylostera*, *Chamaecereus*, *Echinopsis*, *Ferocactus*, *Gymnocalycium*, *Lobivia*, *Mammillaria*, *Opuntia*, *Oreocereus*, *Rhipsalis*, *Notocactus*, *Euphorbia*, *Trichocereus*, *Zygocactus*, *Hamatocactus*, *Rebutia* и *Echinocactus* [744, 1419].

Простейший способ борьбы — это использование почвы, свободной от нематод (пропаривание), для разведения и дальнейшей

культуры кактусов. При погружении в горячую воду (42—50°C, 15—20 мин.) не исключено повреждение растений. Хорошие результаты дал полив растений 0,1%-ным раствором немафоса<sup>1</sup> [565].

### Фиковая цистообразующая нематода (*Heterodera fici* Kirjanova, 1954)

Фиковая цистообразующая нематода впервые была найдена и описана Кирьяновой (1954 г.) в СССР. Кроме того, представители этого вида были найдены также в США, Голландии, Испании, Франции, Венгрии и ФРГ [439, 663].

Цисты очень сильно напоминают *H. humuli*. Различия только в наличии слабо развитых булл. У *H. fici* булле имелось в 66% просмотренных препаратов, у *H. humuli* в 8% [439]. Личинки *H. fici* крупнее, чем у *H. humuli* (454 мк : 410 мк), и по этому признаку можно дифференцировать оба вида.

Мерни [945] не нашел постоянных морфологических отличий от *H. humuli* у цист, яиц и личинок, которых бы было достаточно для определения. С другой стороны, у самцов нашлись отклонения в форме концов хвоста, которые, однако, варьируют и не во всех случаях обеспечивают идентификацию отдельных самцов. Согласно Мерни, можно признать (поскольку различия самцов считают недостаточными) существование только одного вида (*H. humuli*) с двумя расами «хмелевой» и «фиковой» или, если считать допустимой употребление триномиальной номенклатуры, обе формы можно рассматривать как подвиды *H. humuli humuli* и *H. humuli fici*.

Цисты *H. fici* содержат от 100 до 200 яиц, средний размер которых 98×45 мк.

К растениям-хозяевам относятся различные виды фикуса (*F. elastica* Roxb., *F. carica* L., *F. australis* Willd). Пораженные растения развиваются плохо и сбрасывают желтеющие нижние листья [439].

Для борьбы с *H. fici* корни зараженных растений рекомендуются споласкивать, а затем погружать на 15—60 мин. в 0,25—1%-ный раствор цинофоса или 0,25—0,5%-ный раствор немагона. Погружение в 1%-ный раствор немагона должно длиться только 15 мин. После всех обработок немагоном корни должны быть хорошо сполоснуты водой.

### Другие встречающиеся в Европе виды *Heterodera*

Тысячелистниковая цистообразующая нематода (*Heterodera millefolii* Kirjanova and Krall, 1965) была обнаружена в августе 1956 г. в Таллине (Эстонская ССР) на корнях тысячелистника (*Achillea millefolium* L.). Новый вид особенно интере-

<sup>1</sup> Фосфорный препарат сосудистого действия (син. цинофос). В СССР запрещен. — Прим. ред.

сен, так как он несколько сходен с *H. rostochiensis* и *H. punctata*. Отдельные найденные цисты (642,6×428,4 мк) по форме похожи на *H. punctata*, но имеются различия в рисунке кутикулы и нет характерного для *H. punctata* большого анального отверстия. Тысячелистниковая нематода отличается от *H. rostochiensis* изогнутой щелью вульвы, которая почти в 3 раза длиннее (35 мк : 9—12 мк), более коротким ротовым стилетом (18 мк : 21—25 мк), различиями в рисунке кутикулы, твердости, расположении буллы и значительно большими размерами яиц (122,5—140×45—52 мк : 100—102×42—45 мк).

**Эстонская цистообразующая нематода** (*Heterodera estonica* Kirjanova and Krall, 1963) также найдена в Эстонской ССР. Цисты этого вида, хотя и лимонообразные, но очень удлинённые (536—1178 [922,5] мк × 207 — 535,5 [391] мк) и асимметрично веретенообразные. Длина цист больше их ширины более чем в 2 раза (в среднем у 12 цист — 2,34). Новый вид имеет перинеальную область амбифестрального типа и булле. Яйца длиной 108,5—133 мк (124,9 мк) и шириной 42—55 мк (48,2 мк). Ротовой стилет размером 21—25 мк (22,8 мк). Для *H. estonica* характерен тупой кончик хвоста личинок. Цисты этого вида найдены в почве, на которой росли клевер белый (*Trifolium repens*), полевича волосовидная (*Agrostis capillaris*), мятлик луговой (*Poa pratensis*) и горец птичий (*Polygonum aviculare*). Растения-хозяева *H. estonica* еще неизвестны.

**Ирландская щавелевая цистообразующая нематода** (*H. rosii* Duggan and Vrennapp, 1966) найдена на корнях щавеля курчавого (*Rumex crispus*) в Ирландии. Лимообразные цисты в среднем длиной 839,8 мк (без шейки) и шириной 512,1 мк. Отношение длины к ширине 1,64. Перинеальная область относится к амбифестральному типу. Щель вульвы в среднем длиной 59 мк и распространяется в обе стороны через границу полуфестр. Булле расположены позади нижнего моста, который лежит на 70 мк ниже вершины вульварного конуса. При созревании цисты проходят желтую стадию. Размеры яиц в среднем 118,8×49,6 мк. Чаще всего они имеют овальную форму, лишь немногие почковидные. Заражение отмечалось на *Rumex acetosa* L., *R. obtusifolius* L., *Galeopsis tetrahit* L., *Stellaria media* (L.) Vill., *Trifolium pratense* L. и *T. repens*.

Круг растений-хозяев *H. rosii* сходен с таковым у *H. galeopsidis*. В отношении морфологии также много общего.

**Армянская щавелевая цистообразующая нематода** (*Heterodera rumicis* Pogosjan, 1961) обнаружена в Армении на корнях (*Rumex crispus* и *R. alpinus*). Согласно Погосян [1355], она отличается от всех других до сих пор известных видов *Heterodera* большими размерами всех стадий развития. Конечно, указанные размеры часто значительно пересекаются с другими видами. Так, например, указывается длина лимонообразных цист 415—1000 (719 мк), размер яиц — 91,2—153,6 мк (125,7 мк) × 43,2—69,3 мк (54,3 мк). Длина окон перинеальной части варьирует от 34,0 до 54,4 мк (45,6 мк), ширина от 30,6 до 40,8 мк (35,1 мк) и щель вульвы от 47,6 до 64,2 мк (55,7 мк). Буллы очень сильно развиты. Самцы не установлены.

*Heterodera rumicis*, по имеющимся данным, в условиях северной Армении дает только одну генерацию. Необходимо провести сравнительное изучение видов *H. rosii*, *H. rumicis* и *H. galeopsidis*, чтобы получить надежные отличительные признаки.

## НЕМАТОДЫ, ОБРАЗУЮЩИЕ ГАЛЛЫ НА КОРНЯХ

Корневые галлы как следствие поражения нематодами могут вызываться представителями видов различных родов нематод. Наиболее важный род этой группы — *Meloidogyne*, или корневые галловые нематоды. Представители других родов, вызывающие образование галлов на корнях, например *Nacobbus* и *Anguina*, здесь не приведены.

## Корневые галловые нематоды (*Meloidogyne* spp.)

### История и номенклатура

Первое сообщение о корневых галловых нематодах было сделано в 1855 г. Беркли [50], который нашел в галлах на корнях тепличных огурцов большое количество яиц и личинок. Последних он назвал «вбрионами». В 1872 г. Грефф [526] описал корневые галлы на злаках, а возбудителя этих галлов назвал *Anguillula radicola*. В 1879 г. во Франции Корню [194] обнаружил корневые галлы на эспарпете (*Onobrychis viciaefolia* Scop.) и паразитирующих в них нематод назвал *Anguillula marioni*. В 1884 г. Мюллер [1004] нашел галловых нематод на *Dodartia orientalis* L. и назвал их *Heterodera radicola*. Через несколько лет в Бразилии Гельди [400] обнаружил галлы на корнях кофейного дерева и назвал возбудителя *Meloidogyne exigua*. Однако тогда это название не утвердилось, а было использовано как синоним *Heterodera radicola*. Точно так же *Heterodera javanica*, предложенная в 1885 г. Трейбом [1581], и *Anguillula arenaria*, предложенная в 1889 г. Нилом [1023], рассматривались как синонимы *H. radicola*.

Официальное название галловых нематод *H. radicola* оставалось до 1932 г., хотя Кобб [168] предложил новое название рода *Caconema*, которое не было принято. В 1932 г. Гуди [490] доказал, что найденные на злаках Греффом нематоды не принадлежат к роду *Heterodera*. Вследствие этого видовое название *radicola* заменено более поздним *marioni*.

В последующие годы многочисленными исследованиями был выявлен круг растений-хозяев *H. marioni*, насчитывающий примерно 2000 видов растений. При этом наблюдениями было установлено, что некоторые популяции нематод из различных местностей по-разному реагировали на те же самые виды растений. Кристи и Элбин [143] предположили существование «биологических рас».

В 1949 г. Читвуд [129] доказал, что между отдельными формами существуют морфологические различия, которые достаточны для обоснования самостоятельных видов. Читвуд галловых нематод исключил из рода *Heterodera* и перевел в самостоятельный род, который уже был обоснован Гельди и назван *Meloidogyne*. Эта ревизия была основана на следующих различиях. Кутикула самок мелойдогин оставалась белой или бесцветной и довольно мягкой, тогда как кутикула у самок гетеродер становилась коричневой и жесткой, как кожа. Самки мелойдогин обычно находились в галлах, а яйца откладывали в выделяемое через анус желатинообразное вещество, в так называемый яйцевой мешок. Самки гетеродер, наоборот, погружены в корни только головным концом, а яйца находятся преимущественно внутри тела, которое превращается в цисту. Правда, у некоторых видов гетеродер часть яиц также откладывается в яйцевой мешок. Между этими родами существуют еще другие различия, например в строении губ, головы и образовании вульвы. У личинок мелойдогин стилет меньше и тоньше, а склеротизация головной капсулы выражена слабее, чем у видов гетеродер.

Читвуд [129] в своей работе описал пять видов и один подвид. Затем последовали новые описания. На 1965 г. род *Meloidogyne* состоял из следующих видов и подвидов:

- M. africana* Whitehead, 1959
- M. arenaria* (Neal, 1889) Chitwood, 1949
- M. thamesi* Chitwood, 1952
- M. artiellia* Franklin, 1961
- M. brevicouda* Loos, 1953
- M. exigua* Goeldi, 1887
- M. graminicola* Golden and Birchfield, 1965
- M. hapla* Chitwood, 1949
- M. incognita* (Kofoid et White, 1919) Chitwood, 1949
- M. incognita acrita* Chitwood, 1949
- M. inornata* Lordello, 1956
- M. javanica* (Treub, 1885) Chitwood, 1949
- M. javanica bauruensis* Lordello, 1956

*M. kikuyensis* De Grisse, 1960

*M. kirjanovae* <sup>1</sup> Terentjeva, 1965

*M. naasi* Franklin, 1965

*M. ovalis* Riffle, 1963

*M. poghossianae* <sup>1</sup> Kirjanova, 1963

*M. tadshikistanica* Kirjanova et Ivanova, 1965

Предложенный Читвудом [129] подвид *M. incognita acrita* <sup>1</sup> Триантафиллу и Сассером [1587] рассматривается как синоним *M. incognita*, так как их главные признаки лежат в пределах изменчивости *M. incognita*. Однако подвид сохраняется в силе, поскольку имеются различия в отношении растений-хозяев, числа хромосом и по некоторым другим признакам, доказанным с помощью вариационной статистики [1548]. Для Средней Европы до сих пор известны следующие виды: *M. hapla*, *M. artiellia*, *M. nassi*, *M. incognita*, *M. arenaria*, *M. thamesi* и *M. javanica*. В 1960 г. Погосян [1152] обнаружила в Армении на портулаке вид галловых нематод, который она отнесла к *M. acronea* (вид, который был переведен в род *Hypsoperine*), но этот вид Кириянова [739] переопределил вновь и назвала *M. poghossianae* <sup>1</sup>.

### Основные признаки, используемые при определении видов мелойдогин

Для определения видов галловых нематод в первую очередь используются различия в рисунках кутикулы в области вульвы и ануса (перинеум, или перинеальная область) зрелых самок, а также различия в расстройнии от места впадения протока спинной пищеводной железы до основания стилета, а также в форме и величине стилета. Два последних признака лучше всего наблюдать на только что вылупившихся личинках и на самцах.

Определение видов мелойдогин по рисункам перинеума требует известного навыка. Каждый раз необходимо исследовать некоторое количество самок, так как внутри вида существует изменчивость.

Для изучения перинеальных областей самок извлекают из ткани корня, которую нужно выдерживать в течение одного дня в 5%-ном растворе формалина. Под микроскопом самый конец задней части тела самок отрезают острым скальпелем и после удаления содержимого тела кладут на предметное стекло так, чтобы задний конец можно было наблюдать сверху. Затем покрывают покровным стеклом, под которое вносят каплю лактефенола, и препарат можно хранить несколько месяцев.

При рассмотривании заднего конца тела самок видны горизонтально лежащее отверстие вульвы и над ним небольшой круглый анус, окруженные многочисленными кутикулярными бороздками. Рисунок напоминает отпечаток пальца. Кутикулярные бороздки более или менее волнообразны и располагаются в виде дуг вокруг ануса и вульвы. Дугу считают «высокой», если расстояние от вульвы до точки, где еще четко обозначены бороздки, составляет приблизительно 2,7 длины вульвы, и «низкой», если это расстояние составляет примерно 2,3 длины вульвы [428].

Кутикулярные бороздки по бокам прерываются боковыми линиями или сменяются короткими полосами. Фазмиды часто заметны в виде небольших точек, сильно преломляющих свет. У *M. hapla* на кончике хвоста видна отчетливая точечность, характерная для этого вида (рис. 65).

Наряду с морфологическими различиями в определении вида известную роль может играть круг растений-хозяев. Согласно исследованиям Сассера [1293], некоторые растения определенным образом реагируют на отдельные виды нематод. Сассер разработал тест-схему для определения неизвестных популяций (рис. 66).

Эта схема не может служить единственной основой для определения видов, поскольку в ней используются только четыре вида и один подвид; внутри отдель-

<sup>1</sup> В монографии Уайтхеда (1969) эти виды как самостоятельные не внесены в список видов *Meloidogyne*. — Прим. ред.

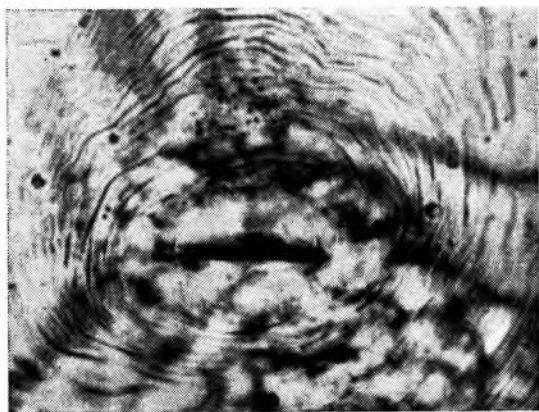


Рис. 65. Перинеум *Meloidogyne hapla*. Точечность на кончике хвоста характерна для этого вида.

ных видов существуют биологические расы, которые могут вести себя по-разному; разновидности и сорта растений могут неодинаково поражаться определенными популяциями нематод и при совместном существовании двух или более видов мелойдогин схема перекрывается.

Нс несмотря на это ограничение, реакция растения-хозяина должна приниматься во внимание при определении видов.

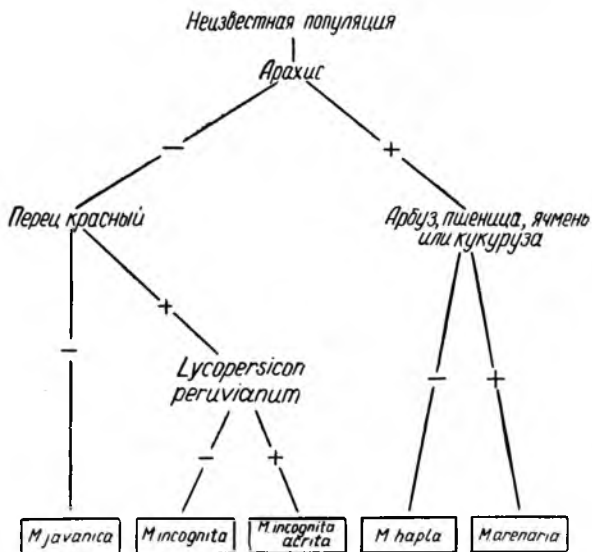
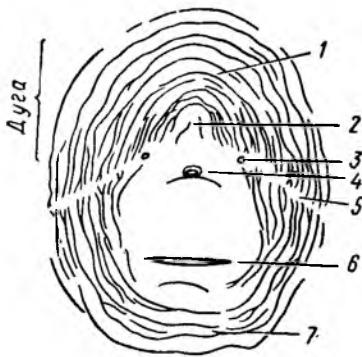


Рис. 66. Тест-схема Сассера по идентификации неизвестных популяций мелойдогин:

+ — галлы образуются; — — галлы не образуются.





Ключ для определения наиболее важных европейских видов *Meloidogyne*

Приводимый ниже ключ основан на различии рисунков перинеальных областей самок. На рисунке 67 схематично представлен перинеум самок мелойдогин и приведены обозначения, используемые при определении.

- 1 Дуга перинеума низкая, по бокам закруглена или сглажена . . . . . 2
- 1\* Дуга перинеума высокая. Рисунок почти овальный или на уровне ануса сжат и образует цифру 8 . . . . . 6
- 2 Боковые линии видны очень отчетливо как двойная линия. Нет или очень мало кутикулярных бороздок, которые тянутся непрерывно от дорзального к вентральному сектору, благодаря чему происходит резкое отделение этих секторов друг от друга . . . . . *M. javanica*
- 2\* Боковые линии нечеткие, но различаются благодаря беспорядочности или прерывистости кутикулярных бороздок . . . . . 3
- 3 Дуга с боков сглажена, выглядит почти квадратной. Ступенчатый рисунок простирается за боковые линии . . . . . *M. thamesi*
- 3\* Дуга более или менее округлая . . . . . 4
- 4 Отчетливая точечность вблизи кончика хвоста. Кутикулярные бороздки гладкие или слегка волнистые, вблизи боковых линий несколько беспорядочные. Иногда рисунок дорзального и вентрального секторов соединяется под углом на уровне боковых линий . . . . . *M. hapla*
- 4\* Точечность отсутствует. Фазмиды хорошо заметны. . . . . 5
- 5 Расстояние между двумя точковидными фазмидами по крайней мере такое же, как длина вульвы. Кутикулярные бороздки более волнистые, чем у *M. hapla*, или похожи на них . . . . . *M. arenaria*
- 5\* Расстояние между двумя крупными фазмидами меньше длины вульвы. Вокруг фазмид грубые прерывающиеся бороздки образуют ясно заметный прямой угол. Анус чаще всего прикрыт дуговидной складкой, направленной вниз . . . . . *M. naasi*
- 6 Перинеальный рисунок почти овальный с многочисленными зигзагообразными или прерывающимися кутикулярными бороздками над анусом, которые часто образуют завихрение; иногда с боков образуется извитость. Часто спинные и брюшные кутикулярные бороздки раздваиваются на уровне боковых линий . . . . . *M. incognita*
- 6\* Кутикулярные бороздки на уровне ануса сильно сжаты, отчего перинеальный рисунок приобретает вид цифры 8. На верхнем небольшом участке хорошо заметны фазмиды; вульва лежит в середине нижнего более крупного участка . . . . . *M. artiellia*

На рисунке 68 схематично изображены вульварные участки названных видов.

**Вредоносность**

Корневые галловые нематоды причиняют большой вред преимущественно в странах с жарким климатом. В умеренном климате

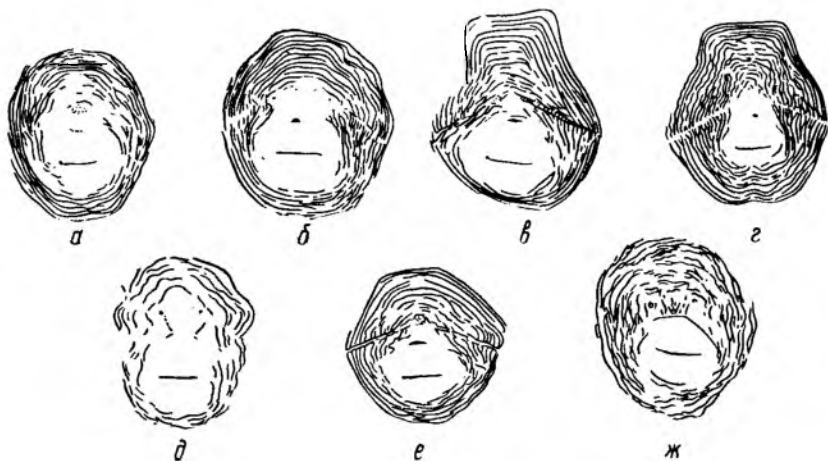


Рис. 68. Перинеальные области самок наиболее важных европейских видов *Meloidogyne*:

а — *M. hapla*; б — *M. arenaria*; в — *M. thamesi*; г — *M. incognita*; д — *M. artiellia*; е — *M. javanica*; ж — *M. naasi* (схематично, по Франклин) [361, 362, 365].

галловые нематоды вредоносны только в теплицах<sup>1</sup>. Особенно большие потери урожая наблюдаются на огурцах, томатах и различных декоративных растениях. В ГДР эти потери исчисляются примерно в несколько сотен тысяч марок. В отдельных хозяйствах потери от нематод составили от 24 000 до 80 000 марок. К этому надо добавить убытки от вторичных возбудителей болезней, бактерий и грибов.

В открытом грунте, по наблюдениям автора, вред меньше. Галловыми нематодами в основном заселяются песчаные и грубоструктурные почвы.

### Признаки поражения

При более сильном поражении мелойдогинами заметна задержка роста и развития растений. В жаркие дни растения вянут. У козельца сладкого корня, свеклы и моркови это может привести к сильной деформации корней или корнеплодов. Иногда молодые растения настолько сильно поражаются, что отмирают, не успев образовать галлы на корнях. При более слабом поражении корней признаки поражения надземных органов растений отсутствуют и наличие нематод на культурах, корни которых остаются в почве, часто не регистрируется. То же самое наблюдается на клубнях, луковицах, а также на древесных и мясистых корнях, если самки по-

<sup>1</sup> В СССР отмечена значительная вредоносность *M. hapla*, например, для льна в северо-западной зоне (Антонова, 1969), на моркови в Подмоскowie (Свешникова, 1948, 1951). — Прим. ред.

гружены в ткань и типичные корневые галлы отсутствуют. Появляющийся некроз на луковицах фрезии, вздутия на клубнях картофеля должны возбудить подозрение на поражение галловыми нематодами. Внутри этих образований и на срезах можно найти самок с яйцами среди небольших участков коричневой ткани.

Форма и величина развивающихся на корнях галлов зависит от вида нематоды и растения, а также от других факторов. Величина галлов варьирует от нескольких миллиметров до нескольких сантиметров. Большинство видов *Meloidogyne* поражает преимущественно главные корни, которые часто бывают сильно утолщены. Напротив, *Meloidogyne hapla* поражает боковые корни. Характерным при поражении этим видом является образование боковых корней у мелких галлов. Боковых корней может быть так много, что вся корневая система как бы покрыта сеткой. Совершенно другую картину поражения вызывает *M. naasi*. В этом случае преимущественно вздуваются и дугообразно закручиваются кончики корней, нередко образуя спираль. Сильное образование боковых корней у галлов, характерное для *M. hapla*, здесь отсутствует.

В связи с изменением ткани, которое наблюдается при галлообразовании, кончики корней могут прекращать свой рост и отмирать. Иногда в местах инвазии возникает некроз. Это свидетельствует о том, что пораженные растения непригодны в качестве растений-хозяев [141].

Заболевания, вызываемые корневыми галловыми нематодами, в английской и американской литературе именуется как корневые вздутия (root-knot). В литературе на других языках все более утверждается термин «мелойдогиноз», предложенный Жийяром и ван ден Бранде [372], который советские авторы изменили в «мелойдогинозис»<sup>1</sup>.

### Развитие и биология

Хотя различные виды мелойдогин отличаются системой взаимоотношений паразит — хозяин, температурными требованиями и другими физиологическими признаками, однако стадии развития у них одинаковы. Темп развития варьирует в зависимости от преобладающей температуры, требований различных видов к температуре и вида растения-хозяина.

Из яиц вылупливаются личинки второй стадии, длиной 0,4—0,5 мм. Первая личиночная стадия завершается в яичевой оболочке. Вторая стадия — инвазионная (рис. 69). Личинки попадают в почву, активно покидая галлы, или оказываются в почве вследствие разложения галлов. В почве личинки мигрируют как в гори-

---

<sup>1</sup> В советской литературе также принят термин «мелойдогиноз» (по аналогии с названиями других болезней растений). Этот термин был предложен проф. А. А. Парамоновым независимо от голландских авторов. — *Прим. ред.*

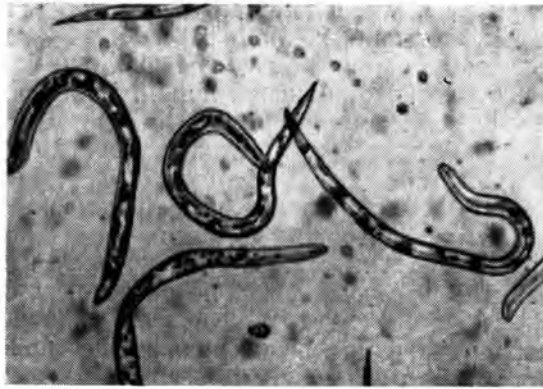


Рис. 69. Личинки *Meloidogyne hapla* (увеличено примерно в 150 раз).

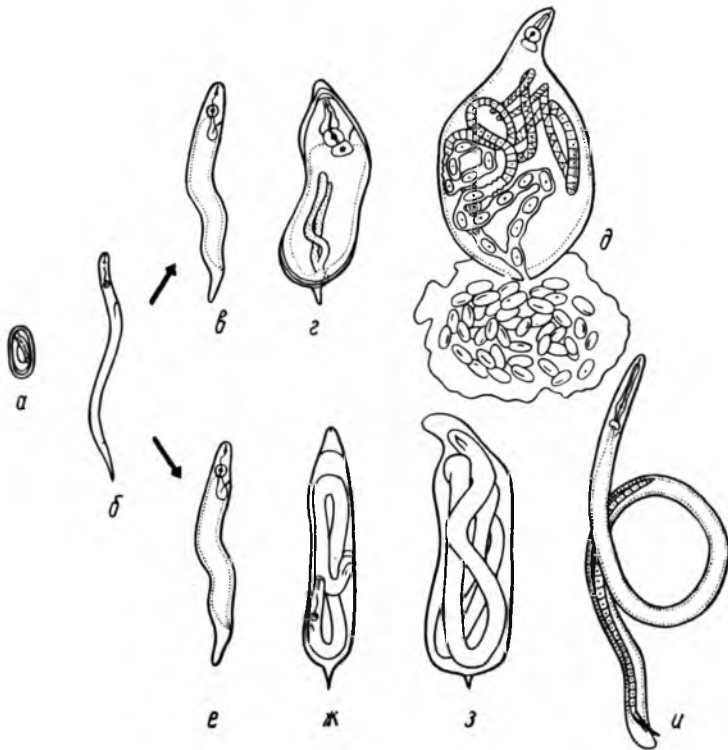


Рис. 70. Стадии развития галловых нематод:

*а* — яйцо; *б* — инвазионная личинка второй стадии; *в* и *е* — личинка второй стадии перед линькой; *г* — личинка самки; *д* — самка с яйцевым мешком; *ж* — личинка самца; *з* — самец перед вылупливанием; *и* — самец (по Франклин).

зонтальном, так и в вертикальном направлениях и при этом проходят значительные расстояния [1439, 1440] <sup>1</sup>.

Если личинки нашли подходящего хозяина, они большей частью внедряются очень близко от кончика корня. Часто вся группа личинок внедряется в одном месте [1639]. По-видимому, в результате выделения ферментов деятельность стилета усиливается и облегчается внедрение. После непродолжительной миграции в коре корня личинки ориентируются параллельно его продольной оси и становятся неподвижными. Благодаря выделениям личинок вблизи головы образуется 4—6 гигантских клеток, которые имеют большое значение в питании нематод. После некоторого периода питания (в зависимости от температуры 2—3 недели) начинается период линьки. Поскольку во время линьки личинки не сбрасывают личиночной оболочки, то при дальнейшем развитии до четвертой линьки личинки не питаются [63]. Линьки следуют одна за другой в течение нескольких дней в быстром темпе.

Вскоре после внедрения начинается гипертрофия коры корня, что приводит к образованию корневых галлов. Возможно, образование галлов начинается уже до внедрения, если личинки перед этим питались в течение нескольких часов на поверхности корня. Иногда могут даже образовываться небольшие галлы без внедрения личинок в корень [865]. Но, с другой стороны, возможно также развитие самок в корнях без образования галлов, как это наблюдали Деккер и Касамайор Гарсия [235, 236] на луковицах.

Форма личинок в корнях изменяется, они утолщаются в виде бутылки. После третьей линьки личинки-самцы в личиночной шкурке начинают вытягиваться, а после четвертой и последней линьки приобретают типичную для них нитевидную форму, длиной 1—1,4 мм и шириной 30—40 мк (рис. 70). Личинки-самки продолжают утолщаться до грушевидной формы (рис. 71). Величина самок сильно варьирует. Они достигают 0,5—1 мм в длину и 0,4—0,5 мм в ширину.



Самцы большей частью выползают в почву, иногда встречаются в корнях, где они, очевидно, оплодотворяют самок. По-видимому, самцы не обязательны для сохранения вида. У некоторых видов мелойдогин, например *M. javanica*, самцы не развиваются или их развивается очень мало, и размножение происходит партеногенетически. По наблюдениям Тайлера [1601], размножение без самцов является даже правилом.

Хотя самцы появляются лишь в неболь-

Рис. 71. Самка *Meloidogyne hapla* (увеличено приблизительно в 60 раз).

<sup>1</sup> По Устинову (1959), личинки за сезон передвигаются не дальше 25 см. — Прим. ред.

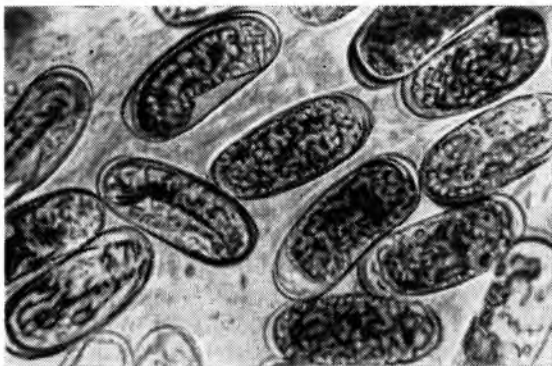


Рис. 72. Яйца *Meloidogyne incognita* (увеличено примерно в 350 раз).

шом количестве, но при известных условиях число их может превышать число самок. Очевидно, условия развития в период дифференциации пола имеют решающее значение, так как Триантафиллу [1582] установила, что при неблагоприятных условиях питания развивается больше самцов. При поражении корней небольшим количеством личинок в основном развиваются самки, а при массовом поражении образуется больше самцов. При более низких температурах развивается значительно больше самцов *M. incognita*, чем при более высоких температурах [216]. То же самое наблюдается при недостатке питательных веществ. Кроме того, снижается скорость развития. Возможно также, что вследствие обратимого развития пола в конце второй личиночной стадии возникают интерсексы, которые наряду с мужскими органами размножения имеют женские половые органы (вульву, вагину).

Нередко можно наблюдать, что самки погружены в ткань корня только головным концом. В большинстве случаев, как и у видов гетеродер, кора корня разрывается и вздутый задний конец тела самки оказывается на поверхности корня. По-видимому, возможен также эктопаразитический способ развития [235, 236].

Иногда корневые галловые нематоды могут также развиваться на частях стеблей или даже на листьях, как, например, на *Sansevieria trifasciata* Hort. [244] или на *Tradescantia fuscata* Lodd. [955].

В общем можно считать, что между интенсивностью заражения и степенью поражения имеются известные связи, хотя и не во всех случаях. Например, Уоллес [1639] доказал, что заражение корней снижается по мере увеличения плотности популяции *M. javanica* в почве.

Зрелые самки выделяют желатинообразное вещество, в которое откладывают все яйца. Этот яйцевой мешок состоит из бесструктурного гликопротеина [62].

Яйца продолговато-овальной формы, на концах закруглены (рис. 72). Число яиц, откладываемых одной самкой, очень сильно варьирует. Чаще всего в одном яйцевом мешке насчитывается 400—800 яиц. Тайлер [1603] насчитал даже 2882 яйца, отложенных одной самкой.

Для дальнейшего развития мелойдогин требуются прежде всего определенные температуры. В то время как для развития большинства видов необходимы относительно высокие температуры, *M. hapla*, *M. naasi* и *M. artiellia* развиваются и при более низких температурах. Возможно, поэтому эти виды эндемично распространены в открытом грунте Средней Европы, тогда как распространение других видов, требующих более высоких температур для развития, ограничено защищенным грунтом.

По Деккеру и Касамайор Гарсия [235, 236], одна генерация *M. incognita* на салате развивается в течение 26 дней при средней температуре 23,3°C. От внедрения личинок до начала яйцекладки проходит 19 дней.

У *M. javanica* для развития личинки в период ее превращения необходима температура 7,4°C. Для завершения цикла развития при 26°C требуется 21 день, а при 14,3°C — 56 дней.

Разные виды *Meloidogyne* требуют различных температур. Например, температурный оптимум для вылупливания личинок *M. hapla* составляет 21°C, для *M. incognita* — 25°, а для *M. javanica* — 30°C [5]. Для стадий развития мелойдогин, мигрирующих в почве, требуются в общем более низкие температуры, чем для стадий развития, происходящих в растении и яйце [71].

Число генераций в значительной степени зависит от климатических и погодных условий. В тропиках может развиваться 10—12 поколений. В южных областях СССР (Абхазия, Сухуми, Баку) развивается 4—5 поколений, на Украине (Ворошиловград) — 2—3 поколения, а в Белоруссии (Минск) — только одно поколение [1605]. В 1959 г. в Бельгии в открытом грунте было зарегистрировано развитие трех генераций *M. hapla* [391].

Из всех стадий развития наиболее устойчивыми к низким температурам оказались яйца. Так, яйца *M. hapla* переносят большую часть зимних холодов в открытом грунте в Средней Европе и в корневых галлах, и в почве, тогда как взрослые нематоды и личинки погибают. В Канаде *M. hapla* жила 90 дней в замерзшей почве с минимальной температурой — 11°C [1302].

Устойчивость к холоду снижается в следующем порядке: *M. hapla* > *M. incognita* > *M. arenaria* > *M. javanica* [1046].

Галловые нематоды не реагируют на различную влажность, поскольку оптимальная капиллярная влагоемкость почвы, составляющая 40—80%, существенно не отклоняется от этих значений [396]. При более сильном снижении влажности на 3—4% (10—13% капиллярной влагоемкости) гибнут и яйца [1121].

Возрастает значение проблемы существования рас. Гоплен, Стэнфорд и Аллен [510], работая с пятью сортами люцерны, ус-

тановили наличие рас у *M. hapla*, *M. javanica* и *M. incognita acrita*. Ригс и Уинстед [1226] на устойчивых сортах томатов наблюдали возникновение агрессивного биотипа (В) *M. incognita*. Этот биотип в течение 3½ лет на обычно поражающихся (восприимчивых) помидорах не терял своей агрессивности против А-устойчивых томатов [1691]. Сассер [1295] проследил за поведением большого числа популяций из различных стран. Из 18 популяций *M. incognita* восемь были сильно патогенными для хлопчатника, шесть — слабо патогенными, а четыре популяции вообще не размножались на этом растении. Из 20 популяций *M. hapla* 15 популяций хорошо развивались на землянике, но пять не были патогенными. Эти различия также позволяют предполагать существование биологических рас. При указании на растение-хозяина и на растение нехозяина упомянутых видов мелойдогин речь каждый раз идет об «обычной расе», т. е. о поведении нематоды, которое, как правило, должно наблюдаться в различных географических условиях.

Согласно употреблению обиходных названий для цистообразующих гетеродер, предпринимается попытка ввести в немецкую литературу такие же названия и для мелойдогин. При этом в английской литературе они уже широко распространились; в последнее время названия, использованные в СССР, перенесены также в немецкий язык.

## Галловые нематоды открытого грунта

*Meloidogyne hapla* Chitwood, 1949  
(северная галловая нематода)

В климатических условиях Средней Европы *M. hapla* наиболее часто встречается в открытом грунте. Наблюдения о встречаемости этого вида в открытом грунте поступают из Голландии, Бельгии, Англии, Дании, Швеции, Франции, Испании, Польши, СССР, ГДР и ФРГ. *M. hapla* обнаружена в Турции, Израиле, в Северной и Южной Америке, Японии и Австралии [391].

В ГДР *M. hapla* обнаружена на больших площадях, занятых сельскохозяйственными культурами (картофель, сахарная свекла, клевер), а также в садах [223, 225, 232]. Появление нематод в открытом грунте не исключает появления их в теплицах.

Признаки поражения моркови и свеклы очень сходны (рис. 73). На других растениях наличие одних мелких галлов на корнях может ускользнуть от внимания исследователя. Особенно это относится к бобовым, так как галлы можно спутать с клубеньками, образованными бактериями. Однако при внимательном исследовании корней можно заметить, что последние расположены сбоку на ровных корнях, в то время как галлы представляют собой утолщения самих корней, от которых отходит несколько боковых корней (рис. 74).

К растениям-хозяевам *M. hapla* принадлежит свыше 350 видов растений различных семейств. В условиях ГДР в открытом грунте





Рис. 73. Поражение моркови галловой нематодой (*Meloidogyne hapla*):  
слева — здоровая морковь.

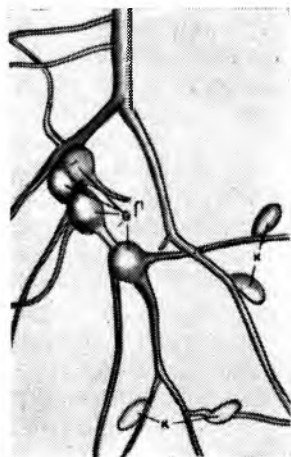


Рис. 74. Галлы, образованные *Meloidogyne hapla* (Γ), и клубеньки (К), — клубеньковыми бактериями, на корнях красного клевера.

в первую очередь поражаются картофель, сахарная свекла, красный и белый клевер, люцерна, капуста, брюква, бобы, петрушка, мангольд, подсолнечник, лен, сераделла, люпин, вика, пастернак, земляника, лук-порей, горох, салат, морковь, сладкий корень, сельдерей и томаты.

Клубни картофеля также могут поражаться галловыми нематодами. При этом на поверхности клубней образуются небольшие бугры, внутри которых ткань клубня быстро буреет. Из декоративных растений *M. hapla* поражает в первую очередь розы, флоксы, клубневую бегонию и фуксии.

Поражаются также: *Antirrhinum majus* L. (львиный зев), *Bellis perennis* L. (маргаритка многолетняя), *Calendula officinalis* L. (ноготки), *Callistephus chinensis* Nees (астра однолетняя), *Camellia sinensis* Kuntze, *Cheiranthus cheiri* L., *Chrysanthemum* sp. (хризантема), *Cosmos bipinnatus* Cav. (космос), *Dahlia variabilis* Desf. (георгина), *Delphinium consolida* L. (живокость полевая), *Dianthus caryophyllus* L. (гвоздика садовая), *Digitalis lanata* L. (наперстянка), *D. purpurea* L. (наперстянка пурпурная), *Fuchsia* sp., *Gerbera jamesoni* Bol. (герберга), *Gladiolus hybridus* hort. (гладиолус), *Impatiens balsamina* L. (бальзамин), *Iris germanica* L. (ирис), *Lathyrus odoratus* L. (душистый горошек), *Pelargonium zonale* Ait. (пеларгония), *Petunia hybrida* hort. (петуния садовая), *Primula malacoides* Franch. (примула), *Rudbeckia* sp. (рудбекия), *Saintpaulia ionantha* Wendl., *Salvia splendens* Ker-Gawl. (шалфей), *Sansevieria* sp., *Scabiosa caucasica* Bieb. (скабиоза кавказская), *Scilla hyacinthoides* L. (пролеска гиацинтовидная), *Zantedeschia* sp. (зантедехия), *Zinnia elegans* Jacq. (цинния изящная)

Из лекарственных и пряных растений поражаются базилик, укроп, фенхель, настоящая ромашка, перечная мята, курчавая мята, болотная мята, дурман, донник и др.

Отдельные сорта названных растений-хозяев могут вести себя различно. Наглядным примером служат исследования Шыгеля

[1523] о возможности развития *M. hapla* на различных сортах земляники. Наряду с сортами, на которых развивается многочисленная популяция нематод, например сорт Талисман, имеются и такие, на которых нематоды либо совсем не развиваются, либо развиваются плохо, например Кэмбридж Фаворит, Регина и Георг Золтведель.

Зерновые и другие злаковые, огурцы и спаржа обычно *M. hapla* не поражаются. В Бельгии была найдена одна раса *M. hapla*, которая могла поражать ячмень и размножаться в нем. Однако поражение было незначительным [391]. Список сорняков-хозяев, имеющих наибольшее значение, приведен на странице 91.

*Meloidogyne artiellia* Franklin, 1961  
(британская галловая нематода)

Этот вид был недавно обнаружен в Англии и описан. Распространение его специально не изучали. Поэтому не исключено, что вид может быть распространен и в ГДР. Галлы, вызываемые этим видом, похожи на галлы *M. hapla*, они мелкие и вызывают сильное образование боковых корней.

Для самок характерен перинеальный рисунок, который уже был дан в ключе. У личинок *M. artiellia* хвост на конце закруглен и значительно короче, чем у личинок *M. hapla* (с=13—16 : с=6,8—8,2). Стилет у *M. artiellia* (14—16 мк) длиннее стилета *M. hapla* (10 мк).

Растения-хозяева *M. artiellia*: кормовая капуста, брюква, горох, бобы, люцерна, кочанная капуста, брюссельская капуста и хмелевидная люцерна. Легко могут поражаться овес, пшеница и ячмень. Злаковые травы, морковь, сахарная свекла, томаты, лук, земляника, картофель, эспарцет, рожь и фасоль обыкновенная в опытах Браун и Франклин [цит. по 362] не поражались. *M. artiellia* можно обнаружить вместе с *Heterodera cruciferae* на корнях видов *Brassica* или вместе с *H. avenae* на корнях овса.

*Meloidogyne naasi* Franklin, 1965  
(злаковая галловая нематода)<sup>1</sup>

Этот вид был лишь недавно описан в Англии, хотя уже в 1952 г. наблюдалось поражение этой нематодой *Lolium multiflorum* Lam. [846]. Овес, произраставший на том же поле, не был поражен. Спустя несколько лет в смешанном травостое овса и ячменя Льюис наблюдал поражение ячменя, но овес опять не поражался. Затем в Англии в открытом грунте было зарегистрировано поражение пшеницы, ежи сборной, мятлика однолетнего, мятлика обыкновенного, овсяницы луговой, райграса пастбищного и высокого. В вегетационных опытах поражался также пырей ползучий. Сотрудника

<sup>1</sup> По Кирьяновой (1967), ячменная. — Прим. ред.

ми Национальной сельскохозяйственной службы *M. naasi* вновь обнаружена на посевах зерновых, особенно на яровом ячмене. На пораженных посевах ячменя часто заметны пятна из отставших в росте и пожелтевших растений. Хотя наблюдения о поражении растений говорят сами за себя, но экспериментальные доказательства отсутствуют [364].

Из двудольных культурных растений поражается только сахарная свекла, из сорняков — марь (*Chenopodium polyspermum*), горец (*Polygonum persicaria*), мокрица (*Stellaria media*), виды щавеля и подорожника [364].

В 1964 г. в Бельгии д'Херде [568] на сахарной свекле обнаружил вид *Meloidogyne*, который позднее оказался идентичным с *M. naasi*. Поражение сахарной свеклы в различных районах Бельгии показывает, что распространение этого вида значительно. Пораженные корнеплоды сильно отставали в росте, и это привело к появлению пятен в посевах. При взвешивании проб, взятых с 10 рядков длиной 10 м д'Херде получил с двух непораженных участков 353 и 363 кг корнеплодов, 165 и 190 кг ботвы, а с двух пораженных участков соответственно 120 и 124 кг корнеплодов, 112 и 118 кг ботвы.

Кроме сахарной свеклы, поражался также мангольд. В вегетационных опытах при испытании круга растений-хозяев поражались пшеница, ячмень, овес, рожь, райграс пастбищный и многоукосный, а также горец почечуйный и виды пролески (*Mercurialis sp.*). Не поражались следующие виды растений: томаты, сладкий корень, морковь, салат, эндивий, бобы, лен, белый клевер, кукуруза, картофель, пырей ползучий и ромашка аптечная. Овес и пырей ползучий, по Льюису и Франклин, также являются растениями-хозяевами *M. naasi*. Между тем *M. naasi* обнаружена также в различных департаментах Франции, где особенно поражала ячмень [1329].

Существующие данные позволяют сделать вывод, что речь идет преимущественно о галловой нематоды, поражающей злаки. Галлы, вызываемые *M. naasi*, по форме не похожи на галлы других видов мелейдогин, так что уже этим *M. naasi* отличается от других видов.

В одном небольшом галле на сахарной свекле д'Херде обнаружил 16 самок, а в яйцевых мешках — в среднем 400 яиц. Откладка яиц в условиях теплиц при 22°C происходила на 23-й день после высева пшеницы, райграса пастбищного и многоукосного. Личинки *M. naasi* отличаются от *M. hapla* и *M. artiellia* более длинным хвостом (с=6,2), а также нередко раздвоенным кончиком хвоста.

*M. naasi* встречалась вместе с *Anguina radicularis* на еже сборной и с *M. arenaria* — на пшенице [364, 365, 846].

Наряду с этими видами *Meloidogyne* иногда в открытом грунте в ГДР могут встречаться виды, которые обычно характерны для закрытого грунта (например, *M. incognita* и *M. arenaria*), особенно в садоводстве [231, 232, 364, 365].

## Галловые нематоды закрытого грунта

Уже давно галловые нематоды известны как опасные паразиты многих культур закрытого грунта. Поскольку развитие этих паразитов зависит в большой степени от температуры, а в теплицах высокие температуры наблюдаются почти круглый год, то, естественно, в теплицах популяция галловых нематод очень быстро достигает большой плотности.

*Meloidogyne incognita* (Kofoid et White, 1919), Chitwood, 1949  
(южная галловая нематода)

*Meloidogyne incognita* встречается во всех пяти частях света. Она является наиболее часто встречаемым и опасным видом *Meloidogyne*.

Главные области распространения: юг США, Центральная и Южная Америка, Африка, Австралия и Индия. Этот вид обнаружен в СССР, Турции, Израиле, Японии, Индонезии, Италии, Франции, Испании, Англии, Бельгии, Голландии, ГДР, ФРГ, Швеции, Болгарии, Польше и Венгрии.

В умеренном климате *M. incognita* встречается преимущественно в теплицах.

К тепличным растениям-хозяевам *M. incognita* в ГДР относятся огурцы, морковь, томаты, капуста, салат, сельдерей, табак, а также бегония, кактусы, колеус, хризантемы, цикламен, георгина, гвоздика, эхеверия, зуфорбия, фуксия, гардения, гербера, гладиолусы, гибискус, гортензия, ирисы, душистый горошек, монстера, пеларгония, пеперомия, петуния, розы, узамбарская фиалка, сансевьера, скабиоза, настурция, виола, зантедекия и циния.

Чаще всего при поражении *M. incognita* развиваются веретеновидные бугристые галлы с ограниченным числом боковых корней (рис. 75).

К устойчивым растениям относятся арахис, кофейное дерево, земляника, просо, сорго, спельта (*Triticum spelta*), *Lycopersicon peruvianum*, пырей ползучий, хризантемы (*Chrysanthemum morifolium*), тысячелистник, полевичка, виды бородача, амброзии, а также некоторые виды табака и сорта персика [365, 1295].



Рис. 75. Галлы *Meloidogyne incognita* на томатах.

*Meloidogyne incognita* ssp. *acrita* Chitwood, 1949  
(хлопковая галловая нематода)

Подвид *M. incognita acrita*<sup>1</sup> не всегда можно точно отличить от *M. incognita* на основании перинеального рисунка. Однако биологически существуют некоторые различия. Так, например, *M. incognita acrita* может развиваться на *Lycopersicon peruvianum*, а *M. incognita* — нет (см. текст-схему Сассера, стр 221). Поскольку существует большое сходство между рисунками перинеальных областей, к литературным данным о растениях-хозяевах нужно относиться с осторожностью. В качестве растений-хозяев указываются огурцы, бобы, горох, картофель, клевер, лен, хлопчатник, сахарный тростник, перец, табак, виноград и персик [365].

Устойчивыми растениями считают: арахис, землянику, виды кроталярии, табака, бородача, полевички и щетинника [365].

Область распространения *M. incognita acrita* идентична с такой у *M. incognita*.

*Meloidogyne arenaria* (Neal, 1889) Chitwood, 1949  
(арахисовая галловая нематода)

Этот вид распространен в Северной, Центральной и Южной Америке, ЮАР, Индии, Израиле, Австралии, на Кипре, Цейлоне, в Испании, Турции, Великобритании, Голландии, Бельгии, ГДР, ФРГ, Польше, Болгарии, Венгрии и в СССР. В условиях европейского климата вид встречается преимущественно в теплицах.

К растениям-хозяевам, культивируемым в садах и теплицах ГДР, относятся томаты, огурцы, салат, морковь, сельдерей, капуста, пастернак, петрушка, горох, львиный зев, афеландра, бегония, кактусы, календула (ноготки), хлорофитум, хризантемы, циссус, толстянка, цикламены, георгины, дельфиниум, гвоздики, наперстянка, эхеверия, фреезия, гардения, гербера, гладиолус, подсолнечник, ирис, душистый горошек, пеларгония, примула, розы, узамбарская фиалка, шалфей, синнингия, настурция, зантедехия, а также фикус (*Ficus elastica* Roxb.) и комнатная липа (*Sparmannia africana* L.). Из полевых культур поражаются пшеница, ячмень, рожь, овес, картофель, свекла, люцерна, кукуруза и др. Из тропических культур типичным хозяином является арахис.

*M. arenaria* могут поражаться также многие древесные виды растений, например *Psidium guajava*, *Prunus persica*, а также акация, фикус, форзиция, филадельфус и филодендрон.

К устойчивым растениям относятся земляника, кофейное дерево, различные сорта хлопчатника и батата, а также виды табака и кроталярии [365].

---

<sup>1</sup> По Уайтхеду (1969), самостоятельным видом не признана. — Прим. ред.

*Meloidogyne thamesi* (Chitwood, 1952) Goodey, 1963

(галловая нематода Теймза<sup>1</sup>)

Область распространения *M. thamesi*, которая также рассматривается как подвид *M. arenaria*<sup>2</sup>, значительно меньше, чем *M. arenaria*. Сообщения о появлении *M. thamesi* поступают из США, ЮАР, Испании, Индии, ГДР и ФРГ.

Этот вид обнаружен на сахарной свекле, табаке, кактусах и гардении [428]. К растениям-хозяевам относятся также томаты, лен, кукуруза, рис, лук, картофель, табак, персик, наперстянка (*Digitalis lanata*), ломонос (*Clematis paniculata*), виды георгины и гладиолуса, хлопчатник, сераделла, петрушка и *Saintpaulia ionantha*.

Устойчивыми к *M. thamesi* считают арахис, землянику, перец (*Capsicum annuum*, *C. frutescens*) и полевичку (*Eragrostis curvula*).

*Meloidogyne javanica* (Treub, 1885) Chitwood, 1949

(яванская галловая нематода)

Область распространения *M. javanica* охватывает США, Центральную и Южную Америку, Австралию, Индонезию, Индию, ЮАР и Мадагаскар.

Кроме того, этот вид встречается в Египте, Израиле, Турции, Италии, Голландии, ФРГ, Бельгии, Польше и СССР. В Голландии *M. javanica* встречается на огурцах в защищенном грунте, в ФРГ зарегистрирована на привозном материале: на томатах из США, картофеле и сахарной свекле из Турции, а также на корнях ивы и луковичах фрезии из Италии [428]. Недавно этот вид обнаружен в ГДР на томатах в теплицах и на цинии (*Zinia elegans*) в открытом грунте [231, 232].

К растениям, которые могут поражаться *M. javanica* в теплицах, принадлежат огурцы, томаты, салат, морковь, шпинат, капуста, петрушка, горох, а также бегония, кактусы, георгина, гвоздики, фрезия, гербера, гладиолусы, гибискус, душистый горошек, пеларгония, петуния, флоксы, примула, розы, узамбарская фиалка, настурция, виола, зантедехия и циния.

К растениям-хозяевам относятся зерновые, включая рис, просо и кукурузу, а также картофель, свекла, брюква, подсолнечник, сурепица, лен, конопля, люцерна, клевер, люпин, соя, бобы, вика, сладкий корень, лук, ревен, базилик, фенхель, лаванда (*Lavandula vera*), шалфей аптечный (*Salvia officinalis*), дурман (*Datura stramonium*), сахарный тростник, маслина, персик и др.

Устойчивые растения: какао, кофейное дерево, арахис, хлопчатник (*Gossypium barbadense*), перец, земляника, некоторые сорта овса и ячменя, отдельные виды табака и кроталарии.

<sup>1</sup> По Кирьяновой (1967). — Прим. ред.

<sup>2</sup> По Уайтхеду (1969) и Кирьяновой (1967), *M. thamesi* самостоятельный вид. — Прим. ред.

## Борьба с галловыми нематодами

Для больших площадей открытого грунта, пораженных *M. hapla*, существует наиболее простой и дешевый способ борьбы — это включение злаков в севооборот. Двух-трехлетнее возделывание злаков (зерновые культуры и кукуруза) может снизить популяцию нематод в почве в значительной степени, если одновременно проводится тщательная борьба с сорняками, являющимися растениями-хозяевами этого вида нематод. В отсутствие растений-хозяев личинки и яйца при благоприятных условиях остаются жизнеспособными в открытом грунте не более 2 лет.

Растениями, снижающими численность галловых нематод, являются кротальярия (*Crotalaria spectabilis* Roth.), полевичка (*Eragrostis curvula* Nees), росичка (*Digitaria decumbens* Stewt.) и виды бархатцев (*Tagetes*).

В то время как *C. spectabilis* очень устойчива к *M. hapla*, *M. incognita*, *M. incognita acrita* и *M. arenaria*, виды бархатцев очень восприимчивы к *M. arenaria* и в некоторой степени к *M. hapla*, но не поражаются другими видами мелойдогин [462]. Действие *Eragrostis curvula* основывается не на нематостатическом, или нематотоксическом, свойстве, присущем растению, а обусловлено сильным уменьшением концентрации кислорода в почвенном воздухе под густыми посевами этой культуры [753]. В течение 6 месяцев популяция мелойдогин снизилась на 20%. Уже имеются устойчивые сорта культурных растений, например, среди томатов, табака, люцерны, клевера и др., которые можно выращивать вместо восприимчивых сортов. При разложении остатков некоторых видов растений могут образовываться вещества с нематотоксическими свойствами, которые обладают специфичным действием против некоторых патогенных видов фитонематод, таких, как *M. incognita* и *Pratylenchus penetrans*, и в очень небольшой степени влияют на сапрозоёных.

Другим мероприятием, снижающим поражение растений нематодами, является внесение в почву легко разлагающихся органических веществ (навоз или зеленое удобрение). В результате процесса разложения повышается количество сапрозоёных и хищных нематод, причем хищные нематоды совместно с хищными грибами могут снижать численность паразитических нематод. В некоторых опытах, проведенных в СССР, внесение хищных грибов в почву (*Arthrobotrys*, *Dactylaria* и др.) снижало популяцию галловых нематод. Например, в опытах Киньшаковой [733, 734] с применением препарата хищных грибов (30—60 г/м<sup>2</sup>) значительно снизилось число галлов и одновременно увеличился урожай огурцов в 2—3 раза.

В борьбе с галловыми нематодами в теплице большое значение имеет обеззараживание почвы, которое осуществляется либо пропариванием, либо обработкой почвы химическими веществами. Пропаривание почвы дает хорошие результаты, если оно проводится тщательно. Для уничтожения мелойдогин почву нужно пропаривать в течение 15—20 мин. при температуре 90—95°C.

Уничтожить галловые нематоды в почве можно с помощью нематотоксиков, например вапама, дазомета и Шелл ДД, при точном соблюдении инструкции по применению этих веществ. В опытах Жийяра [391] с помощью пропаривания почвы было уничтожено 99,25% нематод, а при применении ДД — 99,78%. Способ борьбы выбирается в зависимости от производственных и экономических возможностей хозяйства.

После химической обработки почвы прибавка урожая большей частью бывает значительной. Нередко урожай увеличивается

в 2 раза и более [953, 1280, 1516, 1670]. При этом в большинстве случаев стоимость обработки не только возмещается прибавкой урожая, но дополнительный доход в несколько раз превосходит затраты по борьбе с нематодами.

Обеззараживание субстрата при гидропонном выращивании вапамом было более эффективным, тогда как дазомет часто повреждал растения.

Для уничтожения галловых нематод в посадочном материале растения можно обрабатывать, погружая их в цинофос, терракур Р или немагон (см. стр. 132).

При обработке химическими препаратами нужно соблюдать инструкцию по их применению, иначе легко повредить растения.

Ван ден Бранде и Жийяр [84, 85] провели интересные опыты по предотвращению (задержке) поражения корней с помощью регулирования экологических факторов (свет и температура). Удалось вырастить томаты в зараженной почве при 15°C без значительного поражения, если проводилось дополнительное освещение лампой «Phytog» (20 час/день). Без дополнительного освещения при той же температуре рост растений был значительно слабее, а при более высокой температуре наблюдалось более сильное поражение корней.

В различных случаях при обработке горячей водой можно обеззаразить луковицы или клубни декоративных растений. Крупные клубни бегоний Жийяр [391] обрабатывал горячей водой в течение 30 мин. (48°C) или 60 мин. (45°C), более мелкие клубни — 30 мин. (при 46°C) или 45 мин. при 45°C. Обработку проводят в то время, когда клубни находятся в состоянии покоя. Возможна также обработка горячей водой корней герберы (20 мин. при 48°C) или корней кактусов (см. стр. 216).

Клубнелуковицы гладиолусов обеззараживают 4 часа в 0,5%-ном растворе формалина при 43°C [31]. Обработку горячей водой можно проводить также на винограде (5 мин. при 52°C), хмеле (5 мин. при 51,7°C), кустах роз (10 мин. при 49—50°C), а также туты (*Morus alba* L.) и ясеня белого (*Fraxinus ornus* L.) (15 мин. при 50°C) [920, 983, 1402]. Необходима последующая обработка холодной водой.

Профилактические мероприятия также нельзя упускать из виду. К ним относятся предотвращение занесения паразитических нематод в незараженные теплицы, полив чистой водопроводной водой и уничтожение пораженных частей растений.

### **Ложная галловая нематода**

*(Nacobbus serendipiticus Franklin, 1959)*

В Англии в корневых галлах тепличных томатов Франклин [361] обнаружила вид рода *Nacobbus*, который она назвала *N. serendipiticus*. Галлы на корнях были мелкими, отмечалось сильное образование боковых корней, как при поражении *Meloidogyne hapla*.



## Морфология паразита

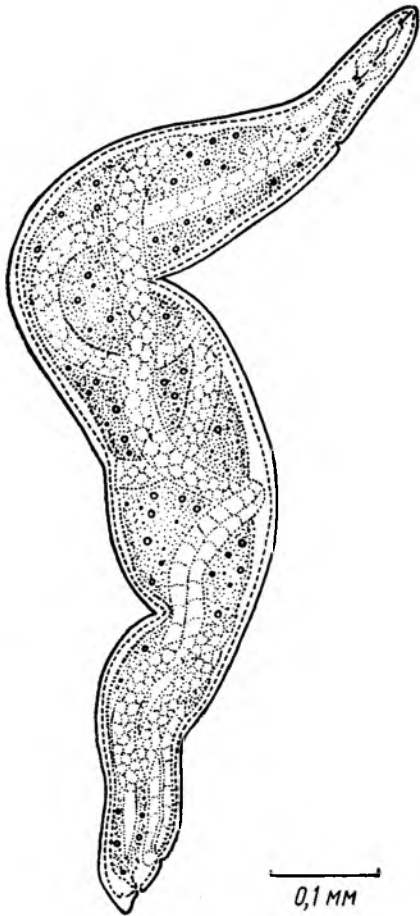


Рис. 76. Молодая самка *Nacobbus serendipiticus* (по Франкли) [361].

В каждом галле находятся 2—3 половозрелые самки неправильной веретеновидной формы (рис. 76). Длина самок 0,9—1,6 мм, а ширина 0,26—0,42 мм. Стилет достигает длины 19—22 мк. Имеется один яичник. Вульва и анус расположены рядом на заднем конце тела. Продолговато-овальные яйца находятся сначала в теле самки. Затем самка откладывает яйца в желатинообразный мешок перед окончанием их эмбрионального развития. Первая линька происходит в яйцевой оболочке. Молодые личинки достигают длины 0,31—0,39 мм, у них тупой закругленный хвост. Длина стилета личинки 13 мк. Самцы часто вместе с самками находятся в галлах. Длина тела самцов 0,73—0,93 мм, длина стилета 22—27 мк. В отличие от гетеродер и мелойдогин у самцов данного вида имеется бурса.

## Развитие и биология

Яйца развиваются при 15—18°C в течение 12—17 дней. Существуют четыре личиночные стадии, между которыми происходят линьки. Очень активны личинки второй стадии. Часто личинки многократно внедряются в корень и выходят из него, причем они питаются как на поверхности корня, так и в ткани коры. Однако галлообразования еще не происходит. Линька совершается либо в корне, либо в почве. Личинки третьего возраста по форме такие

же, как личинки второго возраста, но крупнее (532,1 мк) и менее активны. Хотя личинки третьего возраста могут проникать в корни и выходить из корней, однако дольше остаются внутри корня. Третья линька обычно происходит в корне, но иногда совершается и в почве. Личинка четвертой стадии остается в корне. Внешне она похожа на личинку третьей стадии, однако в длину в среднем достигает 0,65 мм. Молодые самки (после четвертой линьки) локализуются вблизи сосудистой системы. Затем начинается образование галла веретеновидной формы, который внутри (по соседству с сосудистой системой) состоит из больших тонкостенных клеток. Головной конец тела самки остается около проводящей системы, тогда как задний конец тела направлен к поверхности корня. Самки вздуваются, особенно в средней части тела. Затем образуется яйцевой мешок,

который через узкий канал простирается до поверхности корня (рис. 77).

Очевидно, оплодотворение происходит после образования яйцевого мешка. В одном яйцевом мешке находят до шести самцов. Желатинообразное содержимое яйцевого мешка сначала бесцветно, с возрастом оно желтеет. Яйца образуются непрерывно, и обычно их находят в яйцевом мешке на всех стадиях эмбрионального развития [148].

При изучении развития *Nacobbus serendipiticus* на корнях томатов, выращиваемых на питательном агаре в стерильных условиях, Прасад и Вебстер [1163] в противоположность Кларку [148] установили, что образование галлы связано с развитием третьей личиночной стадии. Жизненный цикл (от яйца до яйца) при 25°C завершается за 36 дней, при 20 и 30°C — за 43 дня. При 15°C самки даже через 78 дней не откладывают яиц. Самое быстрое развитие галлы при 15°C происходит за 71 день, при 20°C — за 36 дней, при 25° — за 19 дней и при 30°C — за 29 дней. Соотношение полов при 15, 20, 25 и 30°C соответственно было 2,33 ♂ : 1 ♀; 0,14 ♂ : 1 ♀; 1 ♂ : 1 ♀ и 7,33 ♂ : 1 ♀ [1163]. Этот вид способен переносить неблагоприятные условия, хотя оптимальная температура для него +25°C. Например, нематоды перезимовали на салате в открытом грунте в 1962/63 г. при морозе от 5 до 10°C. Возможно, что нематоды перезимовывали в стадии яйца [148]. В течение нескольких недель личинки жили в отмерших и высохших корнях томатов, не потеряв при этом своей жизнеспособности.

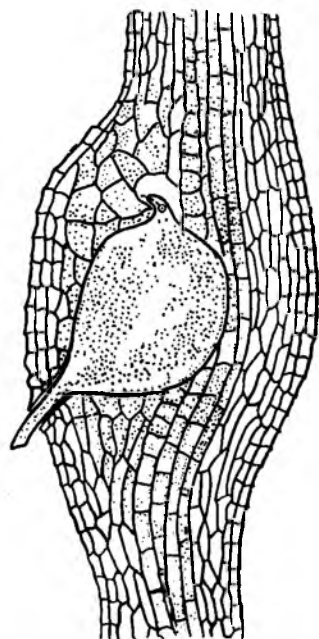


Рис. 77. Взрослая самка *Nacobbus serendipiticus* в корневом галле (схематично, по Франклин) [361].

### Растения-хозяева

В вегетационных опытах *N. serendipiticus* поражаются мангольд, салат и черный паслен [361]. Кроме того, Кларк [148] определил, что растениями-хозяевами являются также сахарная свекла, мокрица, баклажаны, *Lycopersicon peruvianum*, марь белая. В корнях огурцов, ячменя, картофеля и фасоли были обнаружены только личинки, а луковичные, арахис, овес, кочанная капуста, сурепица, морковь, горох, люцерна, тыква (*Cucurbita maxima*), крестовник (*Senecio vulgaris*), душистый горошек и соя совсем не поражались.

За исключением гороха, кочанной капусты, сурепицы и огурцов, *N. serendipiticus* влияет на растения так же, как и широко распространенный в США *N. batatiformis* Thorne and Schuster, 1956. Но, по имеющимся данным, этот вид, по-видимому, не так опасен, как *N. batatiformis*, который в США сильно вредоносен для многочисленных видов растений (сахарная свекла, сурепица, брюква, цветная и кочанная капуста, огурцы, морковь, томаты, горох и др.). Дальнейшие исследования должны выяснить распространенность в ГДР видов рода *Nacobbus*.

### **Злаковая корневая нематода** (*Anguina radicum* Greeff, 1872 n. comb.)

В 1872 г. Грефф [526] описал нематоду, образующую галлы на корнях, которую назвал *Anguillula radicum*, и до 1932 г. она считалась видовым типом для корневых галловых нематод<sup>1</sup>. Грефф обнаружил эту нематоду в Германии на мятлике однолетнем (*Poa annua* L.) и пырее ползучем (*Agropyron repens* L.). Позднее в Норвегии этот вид был зарегистрирован [1332] на ячмене и назван *Tylenchus hordei*. Гуди [492] выделил греффовский вид из комплекса корневых галловых нематод (род *Meloidogyne*. — *Ред.*) и назвал его *Anguillulina radicum*. Филіпьевым [347] вид отнесен к роду *Ditylenchus*. Торн [1563] и Кирьянова (устное сообщение, 1962) отнесли этот вид не к роду *Ditylenchus*, а к роду *Anguina*.

Ареал *A. radicum* — ГДР, ФРГ, Голландия, Шотландия, Англия, Норвегия, Швеция, Дания, Финляндия, СССР, Польша, США и Канада.

Вредоносность невелика и наблюдается местами. Последние исследования показали, что существуют биологические расы, которые предпочитают различных растений-хозяев. Норвежская раса сильно поражает ячмень, а злаковые травы, например *Poa annua*, поражает слабо. Голландская же популяция сильно поражает злаковые травы, в частности *Poa annua*, а на корнях ячменя образует лишь небольшое количество галлов [654]. Популяции, проверенные Краллем [785] в Эстонской ССР, также развивались только на злаковых травах, а на корнях ячменя лишь однажды был обнаружен галл.

Пораженные растения сильно отстают в росте, листья их желтеют, колосья образуются небольшие с незначительным числом зерен. Молодые растения могут даже погибнуть. На корнях, особенно на кончиках, развиваются крючковидные искривленные галлы, величина которых сильно варьирует (0,5—6 мм в длину и ширину); корневые волоски отсутствуют (рис. 78).

На поперечных срезах галла насчитывается 10—12 слоев клеток в коре корня вместо 4—5 в здоровых корнях. Клетки коры галла увеличены. В результате жизнедеятельности нематод в галлах

<sup>1</sup> Имеются в виду галловые нематоды (*Meloidogyne* spp.). — *Прим. ред.*

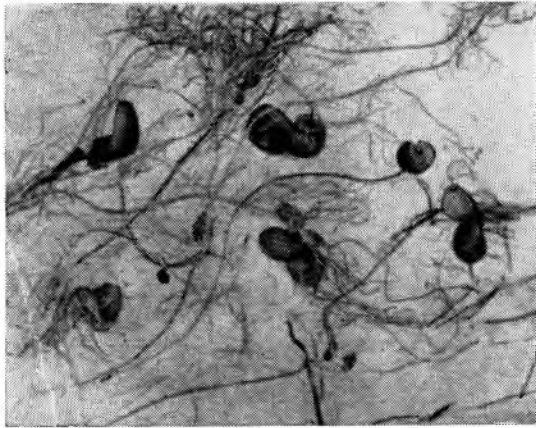


Рис. 78. Галлы на корнях мятлика, образованные *Anguina radiculicola*.

возникают полости, в которых сосредоточивается большое количество паразитов.

Самки достигают 1,2—3,2 мм; тело у них толстое, к голове суживается, хвост заострен. Яичник близко подходит к пищеводу и имеет два загиба. Вульва расположена низко ( $V=77\%$ ). Стилет длиной 12—16 мк (рис. 79). Одновременно в матке может находиться несколько яиц. Строение яичника, величина и форма тела говорят о принадлежности этой нематоды к роду *Anguina*.

Личинки первой стадии проникают в корни, и в течение примерно трех недель у них происходит четыре линьки. Затем через 10—12 дней самки начинают откладывать яйца. Для развития одной генерации требуется 5—9 недель. В опытах Чиаравалле [128] нематоды развивались при 4°C 62 дня, при 12° — 51 день и при 21°C — 30 дней.

Молодые личинки новой генерации покидают галлы и внедряются в новые корни или растения. Личинки последующих стадий и взрослые самки утрачивают эту способность. Вследствие выполазания молодых личинок из галла возникает сообщение между полостью в галле и внешней средой, поэтому в старых галлах часто можно обнаружить вторичных пришельцев (*Cephalobus*, *Rhabditis* и др.).

Круг растений-хозяев ограничен только растениями семейства злаковых. Поражаются различными расами ячмень, рожь, пшеница, овес (слабо), различные виды мятлика (*Poa annua*, *P. trivialis*, *P. pratensis*), тимофеевка луговая (*Phleum pratense*), райграс пастбищный (*Lolium perenne*), райграс высокий (*Arrhenatherum elatius*), луговик извилистый (*Deschampsia flexuosa*), лисохвост луговой (*Alopecurus pratensis*), пырей ползучий (*Agropyron repens*), песколюб песчаный (*Ammophila arenaria*), тростник обыкновенный

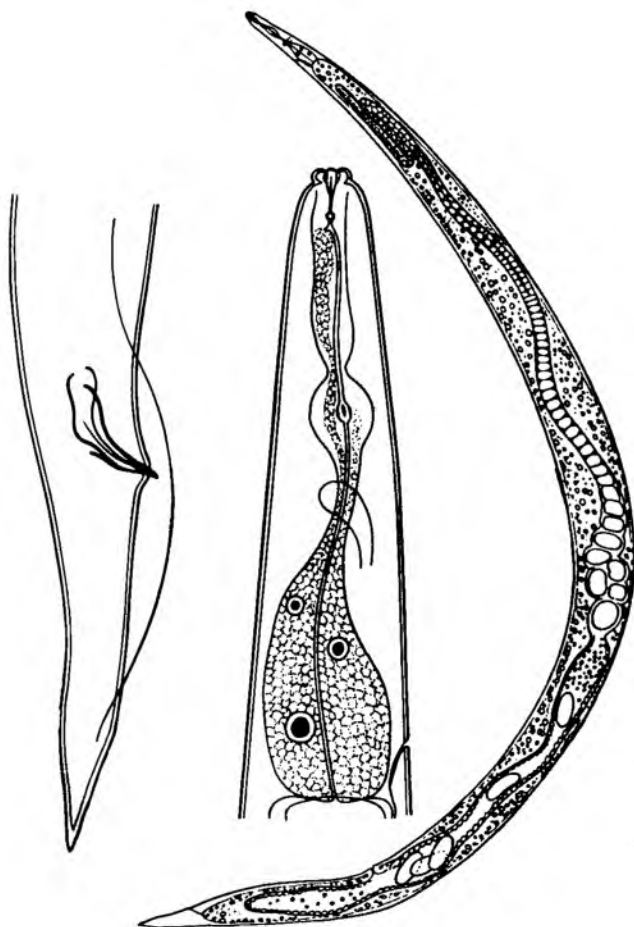


Рис. 79. *Anguina radicicola*:  
 Слева направо: хвост самца, передняя часть тела и общий вид самки (по Гуди).

(*Phragmites communis*), колосняк песчаный (*Elymus arenarius*), а также *Ammophila breviligulata*, *Elymus giganteus* и песчаный овес (*Elymus vancouverensis*). По-видимому, наиболее часто и сильно поражаются виды мятлика.

Борьбу с *Anguina radicicola* можно проводить, исключая на несколько лет из возделывания поражаемые культуры.

#### СЕДЕНТАРНЫЕ НЕЦИСТООБРАЗУЮЩИЕ КОРНЕВЫЕ НЕМАТОДЫ

К этой группе относятся представители корневых нематод, которые внедряются в корень передним концом тела, а задний остается снаружи корня и сильно вздувается. Благодаря этому черви теря-

ют способность к активному передвижению, они становятся седентарными эктопаразитами или полуэндопаразитами. Для описанного здесь европейского представителя этой группы характерно, что большей частью паразитирует лишь молодая самка.

*Rotylenchulus borealis* Loof  
and Oostenbrink, 1962

Лоф и Остенбринк [875] обнаружили в Нидерландах и описали вид рода *Rotylenchulus*, который отличался от других известных видов не только морфологически, но и пониженным требованием к температуре. Другие виды, из которых *R. reniformis* Linford and Oliveira 1940 является наиболее важным представителем, распространены исключительно в тропиках и субтропиках, а *R. borealis* явно приспособлен к более холодному климату. Это свойство сыграло известную роль в названии нематоды (*borealis* — северный).

Виды рода *Rotylenchulus* характеризуются несколько необычным циклом развития [857]. У них нет инвазионных личинок, а есть молодые, еще неполовозрелые самки. Последние имеют типичную для нематод форму (нитевидную. — *Ред.*), они же заражают растения. Через несколько дней после внедрения нематоды в кору корня задняя часть тела начинает вздуваться и приобретает вид почки. В этой стадии они совсем непохожи на молодых самок (рис. 80).

Половозрелые самки выделяют желатинообразное вещество, куда самки откладывают многочисленные яйца (рис. 81). В нем часто находится несколько самцов. После завершения эмбриональ-

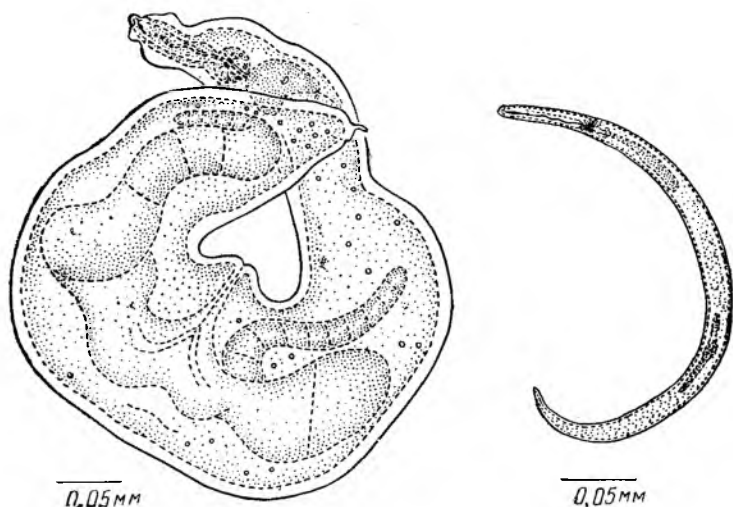


Рис. 80. *Rotylenchulus borealis*. Молодая инвазионная самка (справа) и вздувшаяся самка (слева) [875].



Рис. 81. Самка *Rotylenchulus reniformis* во время откладки яиц (увеличено примерно в 200 раз).

заметным клапаным аппаратом и шипик на хвосте, длиной 10—17 мк. Яйца продолговато-овальные, размером  $0,104 \times 0,043$ .

У большинства самцов длина тела 0,4—0,49 мм, длина стилета 12—14 мк. Относительные величины:  $a=30,3-40,2$ ;  $b=3,2-4,0$ ;  $c=12-15,8$ ;  $T=25-54$ . Бурса рудиментарная.

*Rotylenchulus borealis* отличается от *R. reniformis* более сильно выступающей и выше расположенной вульвой (58—65% против 69—73%), сильнее изогнутым телом взрослых самок и более длинным хвостом [875].

О распространении и круге растений-хозяев *R. borealis* еще мало известно. По Лофу и Остенбринку, данный вид обнаружен в Голландии в различных местах, а также в пробе с картофельного участка из Югославии. *R. borealis* зарегистрирован также в ФРГ (Штурхан, устное сообщение, 1967). Наиболее часто этот вид встречается в плодовых садах с покровом злаковых трав. Однако самки паразитируют только на корнях злаковых трав. Дальнейшие исследования позволят сделать вывод о круге растений-хозяев. На основе полифагии *R. reniformis* следует предположить, что *R. borealis* не является формой, которая питается только злаковыми травами.

## Цитрусовая нематода (*Tylenchulus semipenetrans* Cobb, 1913)

### История и географическое распространение

В 1912 г. в округе Лос-Анжелес (Калифорния) были обнаружены нематоды на цитрусовых. Затем цитрусовая нематода была обнаружена не только в Калифорнии, но и в Алабаме и во Флориде [1550]. Кобб [1641] в это же время опубликовал

ного развития личинки вылупливаются из яиц. В воде личинки тотчас начинают двигаться. Хотя у личинок хорошо развит стилет длиной 14—18 мк, они, очевидно, не ведут паразитический образ жизни на корнях или в корнях. После нескольких линек развиваются молодые самки и самцы. При содержании нематод в чистой воде они в течение недели сохраняют на своем теле последнюю личиночную шкурку. Нематоды вылупливаются из личиночной шкурки лишь в том случае, если они находились под влиянием выделений растений-хозяев [239].

Незрелые самки *R. borealis* достигают длины примерно 0,37—0,46 мм. Относительные размеры:  $a=22,5-32,5$ ;  $b=2,5-3,4$ ;  $c=11,3-14,8$ . Длина стилета равна 13—16 мк. Вздущиеся самки бывают размером 0,4—0,7 мм, значение «а» изменяется на 4,1—7,4. У них имеется два яичника, круглый средний бульбус с хорошо

описание нового вида нематоды. Через год после этого Кобб [1651] подробно сообщил о цитрусовой нематоды и ее обнаружении на корнях цитрусовых во Флориде, Австралии, Южной Америке, Палестине, Испании и на Мальте [1563]. Кроме этого, *T. semipenetrans* зарегистрирован также в Египте, Алжире, Италии, Турции, СССР, Китае, Японии, Индии, на Кипре, Цейлоне, Гавайях, в Ираке, ЮАР и Центральной Америке, включая Ямайку, Пуэрто-Рико и Кубу. Можно предположить, что этот вид нематоды обитает во всех странах мира, где выращиваются цитрусовые.

В СССР, где данный вид впервые был обнаружен на Черноморском побережье Кавказа в 1938 г<sup>1</sup>, цитрусовая нематода распространена в Молдавии, Грузии, Азербайджане, Туркмении, Таджикистане, Казахстане, Узбекистане, Крыму, в окрестностях Краснодара [1026, 1569].

### *Вредоносность*

Цитрусовая нематода является одним из наиболее вредоносных паразитов цитрусовых. Часто в насаждениях поражается более половины всех деревьев. Цитрусовая нематода считается причиной ослабления роста цитрусовых культур (slow decline). Потери урожая нередко более 50%.

### *Признаки поражения*

Пораженные растения отстают в росте. Листья мелкие и желтые. Растения выглядят так, как будто им не хватает питательных веществ. Плоды мелче и их меньше, чем на здоровых деревьях. При неблагоприятных условиях (засуха) наблюдается сбрасывание листьев, что может препятствовать образованию плодов.

На корнях пораженных растений наблюдаются темные некротические участки. Боковые корни большей частью укороченные и плотные с неровной поверхностью. Корневые волоски часто полностью редуцированы. У более старых корней может отставать коровой слой. В нем находятся самки, которые большей частью располагаются группами. Самки погружены в ткань корня только передним концом тела (рис. 82).

На молодых посадках цитрусовых поражение еще не проявляется. Однако с возрастом растений степень его возрастает. При закладке плантации на целинных почвах критическое число нематод (40000 на 10 г корней) в почве накопится через 12—17 лет. При возделывании цитрусовых на почвах, которые ранее уже использовались под эти культуры, возрастание популяции до критической происходит значительно быстрее [178].

<sup>1</sup> Обнаружена Н. М. Свешниковой (1939) при карантинном обследовании на всем побережье Кавказа, в Краснодарском крае, Крыму, Азербайджане и П. Архангельским (1940) в Узбекистане. После этого цитрусовая нематода была исключена из карантинных объектов в СССР. — *Прим. ред.*

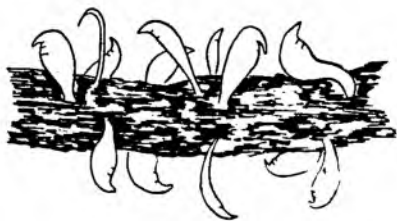


Рис. 82. Самки цитрусовой нематоды на различных стадиях развития (схематично).



## Морфология и развитие нематоды

Вздувшиеся самки достигают длины 0,5 мм. У них только один яичник. Соответственно этому вульва располагается очень низко ( $V=90\%$ ). Экскреторная пора расположена недалеко от вульвы. Стилет длиной 13—14 мк. Средний бульбус снабжен клапанным аппаратом. Характерно, что кончик хвоста не вздут (рис. 83). Самки выделяют желатинообразное вещество, в которое откладывают в среднем 30—40 яиц. Приблизительные размеры яиц:  $70 \times 32-35$  мк. Эмбриональное развитие сильно зависит от температуры (табл. 22).

Таблица 22

Влияние температуры на эмбриональное развитие цитрусовой нематоды  
(по Тихоновой) [1569]

Температура, °С	Период развития до вылупливания личинок, дни
34,6	9—10
24,1	3
18,2	5—6
7—10	21—27
2— 5	44—51

Из яиц вылупливаются личинки второй стадии. Первая стадия завершается еще в яичевой оболочке. Длина тела вылупившихся личинок 0,3—0,4 мм. Стилет со вздутиями, длиной 13—14 мк.

Вторая личиночная стадия — это так называемая длительная стадия (Dauer-stadium). Байнес [341] нашел активных личинок в почве, хранившейся в течение

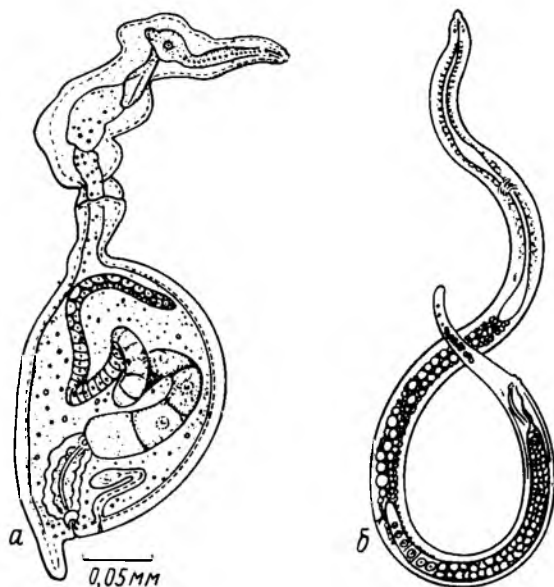


Рис. 83. Самка (а) и самец (б) *Tylenchulus semi-penetrans* (по Коббу).

2½ лет при 15°C. По Кону [175], смертность личинок после двухлетнего хранения в 5-миллилитровых флакончиках при 10°C составила около 30%. Тихонова [1569] сообщает, что после удаления пораженных растений личинки могут оставаться жизнеспособными в почве в течение 5 лет. Байнес с сотр. [37] выделял живых личинок из почвы, на которой в течение 9 лет не росло ни одного растения-хозяина. Возможно, нематоды развивались на корнях цитрусовых, которые часто в почве еще долго остаются жизнеспособными.

При наличии растения-хозяина личинки большей частью продолжительное время передвигаются взад и вперед по поверхности корня и питаются самыми наружными слоями клеток, прежде чем внедриться в корень. До последнего времени предполагали, что в корни внедряются только молодые самки. Однако из исследований Тихоновой [1569] и Кона [172] видно, что это не соответствует действительности. После контакта в течение 4—29 дней личинки могут внедряться в поверхностные слои клеток. Личинки проходят четыре стадии. Молодые самки продвигаются внутри клеток до центрального цилиндра. В этот период длина их тела равна 0,25—0,4 мм. На 5—6-й день они принимают окончательный вид, характерный для паразитической стадии. Клетки вокруг червя буреют, и содержащее протоплазмы отделяется от клеточных стенок, которые позднее распадаются, и ткань утрачивает клеточную структуру, дезорганизуется и некротизируется. Самое сильное поражение наблюдалось на *Citrus aurantiifolia* Sw., особенно в период откладки яиц самками. Некроз распространялся по пути передвижения нематод, поэтому возможно, что в процессе некротизации принимают участие микроорганизмы [173].

Длина самцов *T. semipenetrans* 0,3—0,4 мм, длина стилета 1—2 мк. Средний бульбус развит слабо, клапан отсутствует. Спикула также слабо развита, бурса отсутствует.

Период развития одной генерации цитрусовой нематоды, по данным многих авторов, продолжается от 6 до 8 недель. [178, 539]. По данным Тихоновой [1569], развитие одной генерации в зависимости от температуры продолжается от 21 до 117 дней. По Кону [174], для развития нематод требуется значительно больше времени, во всяком случае продолжительность развития сильно зависит от вида растения-хозяина. Например, полный цикл развития на *Poncirus trifoliata* (L.) Raf. при 24°C продолжался 14 недель, на *Ruta bracteosa* DC — 10 недель, на *Severina buxifolia* Tenore *in vitro* — 9½ недели, а на *Citrus aurantium* L. и на *C. limettioides* Tanaka — 7 недель.

Оптимальная температура развития цитрусовой нематоды лежит в пределах 24—26°C. Однако приводимые температуры не в равной мере влияют на плодовитость самок (табл. 23).

Таблица 23

Влияние температуры на плодовитость цитрусовой нематоды  
(по Тихоновой) [1569]

Температура, °C	Число исследованных яйцевых мешков	Число яиц в одном яйцевом мешке
34,8	25	4—7
26,7	25	33—56
24,3	25	40—55
17,0	25	42—61
14,5	25	45—64
8—11	25	12—18
2—5	15	1—2

Растения-хозяева

*T. semipenetrans* поражает в основном цитрусовые, среди них апельсины, лимоны, мандарины и грейпфруты. Кроме большинства видов рода *Citrus* и их гибридов, цитрусовая нематода может раз-

виваться на других видах растений, например на хурме (*Diospyros lotos* L.), руте (*Ruta bracteosa* DC., *R. graveolens* L.), лайме (*Eremocitrus glauca* Swingle), *Calodendrium capensis* Thumb. и на кинкано японском (*Fortunella japonica* (Thumb.) Swingle) [35, 36, 174].

В Калифорнии, Узбекистане и Австралии обычно поражается также виноград, но в Израиле поражение винограда цитрусовой нематодой не зарегистрировано [174, 1569]. Позднее в Калифорнии в качестве растения-хозяина отмечена маслина (*Olea europaea* L.), в Израиле это растение не поражалось.

### Меры борьбы

Для борьбы с *T. semipenetrans* на цитрусовых культурах пригоден немагон. В опытах Филиса [1140] на Кипре при применении 34—45 л/га немагона (75%) количество нематод сильно снижалось и оставалось на низком уровне 20 месяцев. Плоды на обработанных деревьях были крупнее, но число плодов не увеличивалось. Целесообразно добавлять нематицид (эмульгированный. — *Ред.*) к поливной воде. Такая обработка дает лучшие результаты, чем инъекция нематицида.

По наблюдениям Кона, Минца и Монселиса [178], в посадках цитрусовых, постоянно орошаемых сточными водами, отмечалось очень незначительное количество нематод, в то время как на двух соседних неорошаемых участках степень поражения цитрусовых оказалась высокой. Эти наблюдения согласуются с данными Тихоновой [1569], которая добилась высоких результатов с настоем навоза ( $\frac{2}{3}$  коровьего навоза +  $\frac{1}{3}$  воды настаивают в течение двух недель, ежедневно перемешивают, а перед применением разбавляют водой в соотношении 1 : 10). При ежемесячном двукратном поливе, начиная с марта, у 60 сильно пораженных пятилетних деревьев значительно улучшился рост в сентябре того же года, при этом количество нематод сильно сократилось.

Для предотвращения заражения цитрусовой нематодой посадочный материал рекомендуется обрабатывать горячей водой. Байнес [34] предлагает выдерживать растения 25 мин. при 45°C. Тихонова [1569] рекомендует двухступенчатую обработку горячей водой: предварительное погружение на 15 мин. при 36°C, затем второе — на 10 мин. при 53°C.

### МИГРИРУЮЩИЕ КОРНЕВЫЕ НЕМАТОДЫ

Мигрирующие корневые нематоды, часто именуемые также свободноживущими<sup>1</sup>, отличаются от цистообразующих видов *Heterodera*, корневых галлообразующих из родов *Meloidogyne* и *Nacobbus* тем, что оба пола у них типичной червеобразной формы. Они не привязаны к месту паразитирования, могут его в любое время сме-

<sup>1</sup> Этот термин употребляется в зарубежной литературе. В СССР свободноживущими называются нематоды, не паразитирующие на растениях. — *Прим. ред.*

нить, т. е. способны передвигаться из одного корня в другой, из одной части растения в другую и внутри коры корня.

Мигрирующие корневые нематоды лишь в последние годы стали привлекать к себе все большее внимание. Длительное время их значение как паразитов растений недооценивалось. Однако за ряд лет накопились сообщения о значительном ущербе для растений, причиняемом этой группой паразитов. Угнетение роста, причины которого до сих пор не были известны, может вызываться этими паразитами корней.

Мигрирующие корневые нематоды являются не систематически единой группой, а относятся к различным семействам и отрядам. Они живут либо эндо-, либо эктопаразитически.

## Эндопаразитические виды *Pratylenchus*

### История и географическое распространение

Первое описание представителя рода *Pratylenchus* принадлежит голландцу Де Ману [931], который в 1880 г. обнаружил на одном лугу *Tylenchus pratensis* (син. *P. pratensis*). В 1898 г. Циммерман [1709] описал другой вид *Tylenchus coffeae* (син. *P. coffeae*) из корней кофейного дерева на Яве. Кобб [166] в 1917 г. описал *Tylenchus penetrans* (син. *P. penetrans*) и в 1919 г. *Tylenchus musicola* (син. *P. coffeae*). Ренш [1213] нашел еще одного представителя в корнях зерновых культур и других растений и назвал его *Aphelenchus neglectus* (син. *P. neglectus*).

Так как различия между упомянутыми видами очень малы, Штейнер [1442] объявил их синонимами *Tylenchus pratensis*. Филиппевым [346] в 1934 г. этому виду дано родовое название *Pratylenchus*; позднее попеременно с ним употреблялось еще родовое название *Anguillulina* Baylis et Daubney, 1926. В 1953 г. Шер и Аллен [1390] провели ревизию рода, вследствие чего число видов возросло. Лоф [868, 869] в 1960 г. вновь произвел таксономическую переработку рода.

Запутанность таксономии до 1953 г. привела к тому, что в течение нескольких десятилетий все наблюдения случаев поражения приписывались виду *P. pratensis*. Поэтому в настоящее время трудно или невозможно судить, какой из видов *Pratylenchus* вызывал описанные ранее поражения.

Род *Pratylenchus* распространен по всему свету, однако мало данных о встречаемости его видов в отдельных странах. В условиях ГДР учитывают в основном следующие виды: *Pratylenchus penetrans* (Cobb, 1917) Filipjev et Stekhoven, 1941; *Pratylenchus crenatus* Looft, 1960; *Pratylenchus neglectus* (Rensch, 1924) Filipjev et Stekhoven, 1941<sup>1</sup>; *Pratylenchus thornei* Sher et Allen, 1953; *Pratylenchus vulnus*, Allen et Jensen, 1951; *Pratylenchus convallariae* Seinhorst, 1959; *Pratylenchus pratensis* (De Man, 1880) Filipjev, 1936; *Pratylenchus scribneri* Steiner, 1943.

В тропиках и субтропиках паразитами растений являются главным образом следующие виды: *Pratylenchus brachyurus* (Godfrey, 1929) Filipjev et Stekhoven, 1941; *Pratylenchus coffeae* (Zimmerman, 1898) Filipjev et Stekhoven, 1941 и *Pratylenchus zeae* Graham, 1951.

На этих трех видах мы останавливаться не будем, а интересующихся отсылаем к работам Годфри [397], Гуда, Бойла и Хамонса [461], Эндо [315], Гуди [488], Хана [731], Циммермана [1709], Деккера и Касамайор Гарсия [237] и др.

<sup>1</sup> Сейнхорст (1968) восстановил название *Pratylenchus minyus* Sher et Allen, 1953, синоним *P. neglectus*. Это следует иметь в виду при дальнейшем чтении текста. -- Прим. перев.

Исследования последних лет показали, что виды *Pratylenchus* относятся к числу наиболее опасных и вредоносных паразитических нематод растений. Многие явления, именуемые «утомлением почвы», связаны с этими нематодами. Первое экспериментальное доказательство такой причинной зависимости дано Остенбринком [1050]. Нам также удалось доказать, что распространенное в северных округах ГДР «утомление древесных питомников» вызывается поражением корней *Pratylenchus* [219, 222]. На хлебных злаках отмечалась высокая вредоносность *P. crenatus* (до самых последних лет именовавшегося *P. pratensis*), который встречался очагами [221, 224, 230].

Вредоносность видов рода *Pratylenchus* установлена для многих видов растений. Потери урожая часто бывают значительными. Кроме саженцев в древесных питомниках, особенно сильно поражается земляника.

Критические величины численности, при которых проявляется вредоносность, варьируют в зависимости от вида растений и условий окружающей среды. По Остенбринку [1072], саженцы древесных нецелесообразно выращивать в почве, содержащей более 50 экземпляров *Pratylenchus* в 100 см<sup>3</sup>. Для картофеля и красного клевера порог выносливости сдвигается до более 100 экземпляров. Согласно Сейнхорсту [1357], критическая величина численности для подвоев яблони составляет от 10 до 50 особей на 100 г почвы, а для наперстянки (*Digitalis purpurea* L.) только две особи на ту же пробу. Нами было обнаружено до 2000 особей *P. penetrans* на 100 см<sup>3</sup> почвы и до 10 000 особей на 10 г корней, а в корнях бобов находили свыше 35 000 экземпляров *Pratylenchus*. Критические значения для *P. crenatus* примерно те же, что и для *P. penetrans*.

### Симптомы и характер поражения

Признаком поражения корней видами *Pratylenchus* является отставание в росте растений, особенно если оно встречается очагами.

У однолетних культурных растений наряду с угнетением роста наблюдается пожелтение наружных листьев или их кончиков, а также выпады (отмирание), у растений злаковых кушение и образование продуктивных побегов незначительные, колосья остаются мелкими. В сухую погоду часто наблюдается преждевременное созревание, урожай резко снижается. У многолетних двудольных растений с возрастом становится все более заметным сильное угнетение роста. У древесных культур задерживается рост в длину годичных и главных побегов.

На корнях пораженных растений заметны бурые или черные некротические пятна, называемые изъязвлениями. Вначале они невелики, затем становятся все больше, пока не потемнеет и не

отомрет весь отрезок корня. Поэтому виды *Pratylenchus* часто именуют изъязвляющими корни нематодами. Иногда также наблюдаются утолщения кончика корня, как, например, у ячменя и белого клевера<sup>1</sup>.

Растения часто пытаются компенсировать поражения, образуя новые корни. Если они тоже подвергаются нападению, то они имеют «растрепанный» вид. Пораженная корневая система не может в достаточной степени обеспечивать растение водой и питательными веществами. Наряду с механическим повреждением корней нематоды оказывают влияние выделяемыми веществами. Кроме того, при внедрении нематод создаются благоприятные условия для вторичного поражения грибами и бактериями, вследствие чего происходит ускоренное разложение растительной ткани. Часто в таком комплексном поражении участвуют грибы *Cylindrocarpon radicolica*, *Fusarium oxysporum* и *Verticillium dahliae*.

### Морфология нематод

Взрослые нематоды рода *Pratylenchus* длиной 450—700 мк и шириной 20—30 мк. Оба конца тела округленные, отчего нематоды кажутся короткими (рис. 84). Кутикула слабо кольчатая. Область губ (голова) плоская, состоит из нескольких колец, число которых имеет важное значение при определении видов.

Склеротизация головы развита хорошо. Подвижный стилет относительно короткий (16—19 мк), но с мощными базальными вздутиями (рис. 85). Пищевод имеет один округлый средний бульбус с хорошо различимым клапаном. Базальные пищеводные железы покрывают в виде лопастей начало кишки, обычно в латеро-вентральном положении. Самки имеют хорошо развитый непарный яичник. Второй яичник отсутствует или рудиментирован. Вульва отодвинута далеко ( $V=68-89\%$ ). Кишка впадает в анус, удаленный от конца хвоста на расстояние, равное 2—3-кратной ширине тела.



Рис. 84. Самка *Pratylenchus penetrans* (увеличено в 120 раз).

Рис. 85. Передняя часть тела *Pratylenchus* sp. (увеличено в 600 раз).

<sup>1</sup> Также на корнях льна (Свешникова, Гуськова, 1962). — Прим. ред.

Самцы у многих видов отсутствуют или редко образуются, в последнем случае они снабжены склеротизированным копулятивным органом (спикулой). Бурса охватывает кончик хвоста.

Определение вида по молодым личинкам, которые значительно меньше половозрелых червей, проводить исключительно трудно, а часто и невозможно. Яйца удлинённые, закругленные с концов, размером в среднем 60—70×20—25 мк.

### Признаки определения видов *Pratylenchus*

Морфологические различия между видами *Pratylenchus* являются незначительными, поэтому определение видов требует большого опыта. В сомнительных случаях для оценки следует привлекать специалистов. При определении видов имеют значение следующие признаки [868, 869, 1390]:

- 1) число колец области губ (головной капсулы); 2) форма хвоста; 3) расположение вульвы; 4) длина задней рудиментарной матки; 5) длина и форма тела; 6) наличие или отсутствие самцов; 7) форма вздутый стилета; 8) число и форма боковых линий; 9) отношение длины хвоста к расстоянию от вульвы до ануса; 10) наличие и форма сперматеки.

Некоторые признаки не всегда хорошо выражены у всех видов или отсутствуют, например задняя матка. Наличие самцов у данного вида может быть распознано по наличию у самок семяприемника, чаще всего заполненного сперматоzoидами.

### Ключ для определения важнейших видов *Pratylenchus*, встречающихся в Средней Европе

В приведенный ключ внесены только виды, имеющие фитопатогенное значение.

- 1 Область губ с двумя кутикулярными кольцами, сперматека отсутствует, самцы редки или неизвестны . . . . . 2
- 1\* Область губ с тремя или четырьмя кутикулярными кольцами. Сперматека отсутствует или имеется, самцы многочисленны или редки, либо неизвестны . . . . . 3
- 2 Передний край области губ прямой, с боков ступенчатый. Вульва 74—82%, обычно менее 80%. Средняя зона боковых полей без косых штрихов (рис. 86, ж) . . . . . *P. scribneri*
- 2\* Передний край области губ выпуклый, второе кольцо хотя и шире первого, но не создает впечатления ступенчатости. Вульва 76—88%, обычно более 80%. Средняя зона боковых полей с косыми штрихами (рис. 86, а) . . . . . *P. neglectus*
- 3 Сперматека отсутствует, самцы очень редки или неизвестны . . . . . 4
- 3\* Сперматека имеется, самцы многочисленны или довольно часто встречающиеся . . . . . 5
- 4 Склеротизация головы с боков продолжается назад на расстояние двух колец кутикулы.  $V=73-80\%$ . Четыре боковые линии, наружная гладкая или лишь со слабыми насечками. Хвост тупоконический с округленным, лишенным кольчатости концом (рис. 86, д) . . . . . *P. thornei*
- 4\* Склеротизация головы с боков назад не продолжается.  $V=80-86\%$ . Четыре главные боковые линии, из которых наружная с сильными насечками, а две другие в средней зоне боковых полей являются пунктирными. Хвост широко округленный с грубокольчатым концом (рис. 86, е) . . . . . *P. crenatus*
- 5 Длина сперматеки явно больше ширины . . . . . 6
- 5\* Сперматека округлая, длина ее не больше ширины . . . . . 7
- 6 Хвост конический, округленный с кольчатым концом.  $V=73-80\%$ . Четыре боковые линии, наружная гладкая или со слабыми насечками. Задняя недифференцированная матка короткая, немного длиннее ширины тела (рис. 86, б) . . . . . *P. pratensis*
- 6\* Хвост приострен с несколько обособленным концом.  $V=78-82\%$ , часто четыре кольца в области губ. Задняя матка в 2 раза длиннее ширины тела с несколькими клетками рудиментарного яичника (рис. 86, е) . . . . . *P. vulnus*

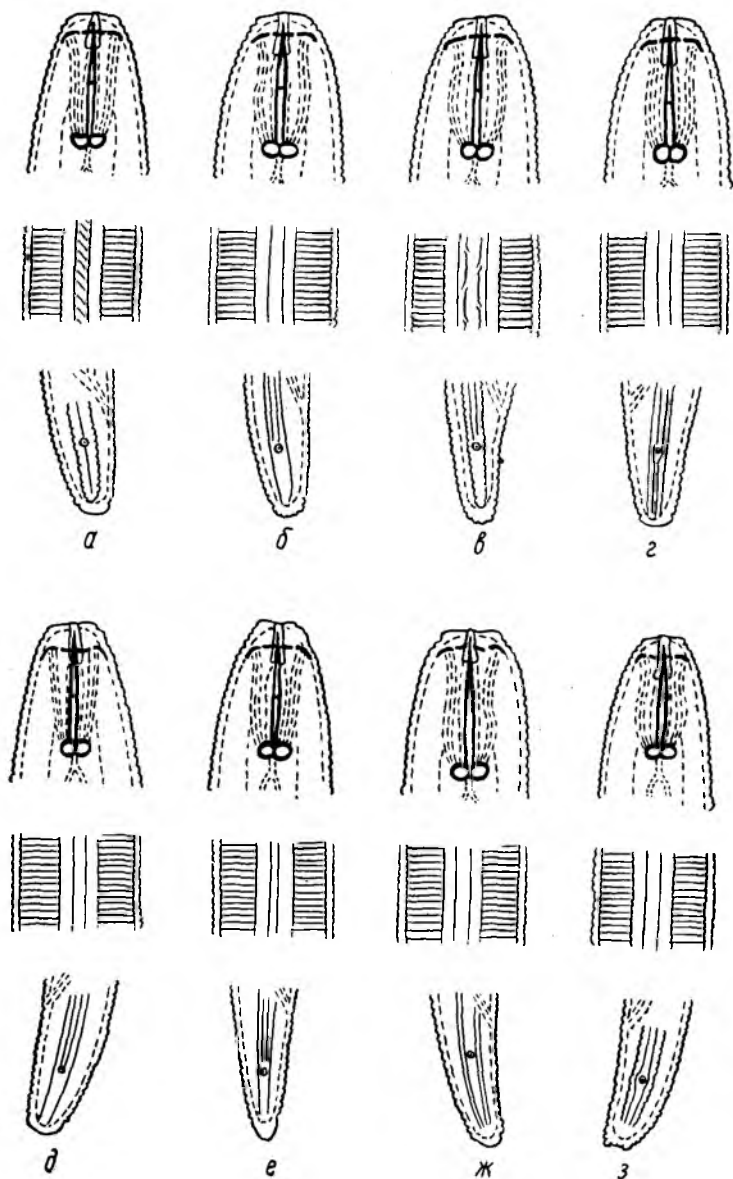


Рис. 86. Голова, боковое поле и конец хвоста у различных видов *Pratylenchus*:

а — *P. neglectus*; б — *P. pratensis*; в — *P. crenatus*; г — *P. penetrans*;  
 д — *P. thornei*; е — *P. vulnus*; ж — *P. scribneri*; з — *P. convallariae*.



- 7 Хвост широкий, дорзальная линия слегка вогнутая, на конце округлый и некольчатый.  $V=76-84\%$  (рис. 86, з) . . . . . *P. penetrans*  
 7\* Хвост тупой, на конце кольчатый, часто с двумя вершинами.  $V=75-81\%$   
 (рис. 86, э) . . . . . *P. convallariae*

## Развитие и биология

Представители рода *Pratylenchus* могут нападать на корни как в личиночные стадии, так и во взрослом состоянии; так называемой инвазионной стадии у них нет. Однако личинки четвертой стадии активнее более молодых стадий. Черви внедряются в слои коры корня и питаются содержимым клеток. Клетки прокалываются стилетом, который ритмично выталкивается примерно на треть своей длины. По нашим наблюдениям, в среднем производится 60—70 подобных движений в 1 мин. Процесс внедрения продолжается несколько часов. Весьма вероятно, что и внедрению, и потреблению пищи способствуют ферментативные выделения пищеводных желез нематод. Морган и Мак-Аллен [991] установили, что в гомогенатах *P. penetrans* содержится в 7 раз больше целлюлазы и в 2 раза больше пектиназы, чем у *Heterodera trifolii*. Высосанные клетки быстро некротизируются.

Паразиты передвигаются в ткани коры корня большей частью параллельно его длинной оси, здесь же происходит и яйцекладка, поэтому яйца часто расположены рядами. Одна зрелая самка откладывает в среднем 1—2 яйца в день. Эмбриональное развитие продолжается около 6—8 дней. В ходе развития личинки претерпевают несколько линек, на которые требуется 1—2 дня [402]. При линьке острое стилета сбрасывается вместе с кутикулой и стилет образуется заново. Иногда две линьки следуют непосредственно одна за другой.

В целом цикл развития от яйца до новой яйцекладки в условиях умеренного климата длится от 6 до 8 недель, в зависимости от окружающих условий. Несколько генераций следует одна за другой. Ренш [1213] насчитал у *P. neglectus* (*Aphelenchus neglectus*) не менее 5—6 генераций в год, что можно принять и для других встречающихся в ГДР видов.

Разные виды *Pratylenchus* резко различаются в отношении наличия самцов. У *P. penetrans* и *P. vulnus* самцы многочисленны, у *P. crenatus*, *P. neglectus* и *P. thornei* самцы развиваются только изредка и в единичных экземплярах или вовсе отсутствуют. Нами установлено у *P. penetrans* среднее отношение самцов к самкам 1 : 5. Соотношение колебалось в зависимости от экологических условий. В вегетационном опыте соотношение было 1 : 3,5, в открытом грунте 1 : 8,4. Согласно многолетним исследованиям популяций в различных местностях (преимущественно в древесных питомниках), амплитуда колебаний составляет от 1 : 2 до 1 : 28.

Различные виды *Pratylenchus* приурочены к разным типам почв. *P. penetrans* и *P. crenatus* встречаются на почвах легкого и средне-

го механического состава, *P. neglectus* и *P. thornei* — преимущественно на тяжелых почвах. Существование и развитие нематод, помимо температуры, типа почвы и вида растений, зависят также от содержания влаги и кислорода в почве. При продолжительной сухости нематоды (особенно личинки) впадают в анабиоз, из которого выходят при поступлении влаги. Для пратиленхов неблагоприятны продукты разложения органических веществ.

Нередко можно наблюдать, что особенно сильно поражаются пратиленхами растения, ослабленные действием разных факторов, например кислой реакцией почвы [727].

### *Взаимоотношения нематод и растений*

Если морфологические различия между видами *Pratylenchus* лишь незначительны, то их биологические свойства сильно отличаются. Так, *P. penetrans* и *P. vulnus* предпочитают древесные культуры, *P. neglectus* и *P. crenatus* — злаковые. *P. penetrans* также паразитирует в корнях картофеля. Другие виды, например *P. scribneri*, могут поражать и клубни картофеля. С другой стороны, виды растений обладают разной чувствительностью к поражению и с различной силой влияют на размножение паразитов. Названные факторы не связаны друг с другом, так что возможны различные комбинации. Понятие «растение-хозяин» мало освещает взаимоотношение растение-паразит и его особенности.

Очевидно, взаимосвязи между биохимической активностью нематод и содержащимися в растениях веществами играют решающую роль в определении степени вредоносности при одинаковом уровне поражения. Биохимическая активность нематод различна у разных видов. Содержание способных к реакциям веществ в растении (например, фенольных) также является неодинаковым у отдельных культур и, кроме того, зависит от развития растений. Эти сложные физиологические взаимоотношения между нематодами и растениями-хозяевами в конечном счете определяют восприимчивость и чувствительность растения к определенному виду нематод.

Первое представление об этой связи дают результаты исследования Питчера, Патрика и Маунтена [1150]. Согласно их данным, в стерильных условиях корни яблони и персика имели различную степень некротизации коры. В корнях персика с внедрившимися нематодами возникала сплошная некротизация от эпидермиса до эндодермы, а в корнях яблони паренхиматические слои клеток коры оставались без некрозов. Гистохимические исследования позволяют предполагать, что чувствительность к *P. penetrans* связана с наличием и концентрациями фенольных веществ в различных слоях тканей обоих растений-хозяев. К подобным результатам пришел Тауншенд [1574, 1575] при испытании патогенности на землянике и сельдерее.

*P. penetrans* поражает преимущественно саженцы древесных культур, особенно семейств розоцветных и бобовых. Пораженные



Рис. 87. *Pratylenchus penetrans* в корне яблони (увеличено в 100 раз).

саженцы характеризуются средней и высокой заселенностью корней нематодами [рис. 87]. Однако из-за относительно небольшой массы корней размножение паразитов в почве осуществляется медленно. При многолетнем возделывании одинаковых видов растений тем не менее создается высокая плотность популяций. Саженцы древесных культур, розы и земляника очень чувствительны к поражению и реагируют на него сильной задержкой роста. *P. penetrans* часто значительно поражает травянистые бобовые, которые не очень чувствительны, и может причинить им вред. Размножение паразита бывает исключительно сильным, так как многие бобовые образуют большую сильно разветвленную корневую систему. При возделывании свеклы уровень популяции *Pratylenchus* в почве снижается даже при незначительной плотности нематод. Аналогичное влияние оказывают различные крестоцветные, например яровой рапс и турнепс [1079].

Злаковые по-разному относятся к *P. penetrans*, *P. neglectus*, *P. thornei*, *P. crenatus*. Они сильно поражаются всеми видами, но испытывают вредоносность только от трех последних. Поскольку злаковые могут значительно увеличивать популяцию *P. penetrans* на зараженных площадях, они являются плохими предшественниками для восприимчивых растений. Следовательно, вызываемое нематодами «утомление» в питомниках не будет устраняться плодосменом с зерновыми или бобовыми культурами, а оно может обнаруживаться с большей силой при новом выращивании саженцев древесных культур.

Картофель неодинаково восприимчив к *P. penetrans* и *P. crenatus*. Первый вид поражает картофель, а популяция *P. crenatus* большей частью снижается при его возделывании.

Согласно наблюдениям Мак-Дональда и Мея [907], при частой срезке или скашивании надземной массы изменяются свойства многих растений как хозяев нематод. Например, *Vicia villosa* Roth.,

*Crotalaria spectabilis* Roth. и др. обычно плохие хозяева для *P. penetrans*, но при частых скашиваниях они могут способствовать его сильному размножению. Вероятно, изменения свойств растений как хозяев возникают из-за снижения содержания углеводов и других физиологических изменений в корне.

Явно враждебными растениями для видов *Pratylenchus* являются бархатцы (*Tageetes* spp.).

*Pratylenchus penetrans* (Cobb, 1917)  
Filipjev et Stekhoven, 1941<sup>1</sup>

*Pratylenchus penetrans*, по-видимому, особенно часто встречается в зоне умеренного климата в северном полушарии. Имеются сообщения о нахождении этого вида из Бельгии, Дании, ГДР, ФРГ, Англии, Голландии, Польши, СССР, Испании, Канады и США. В ГДР *P. penetrans* широко распространен в основном на легких и средних почвах в северных районах. Здесь отмечается сильная вредоносность для яблони, груши, сливы, вишни, а также сирени, боярышника, роз, тюльпанов, земляники, сладкого корня (скорцонеры) и лука. Поражение в сочетании с умеренным угнетением роста установлено у барбариса, бересклета, кормовых бобов, белого и красного клевера, картофеля, брюквы, моркови, томата, белокочанной капусты, а также у ячменя, ржи и кукурузы [230]. По голландским наблюдениям, к числу растений-хозяев относят другие виды растений, например горох, сельдерей, вику посевную, ландыш, гиацинт, нарцисс, гладиолус, крокус, пролеску, а также различные древесные растения [1055, 1056, 1079, 1408]. По английским данным, кроме того, поражаются из декоративных растений *Delphinium* sp., *Hel-leborus niger*, *Anemone coronaria* L. и *Clematis* spp. [1420].

В северных штатах США *P. penetrans* — опасный паразит груши и яблони. В Эстонской ССР он причинял серьезный вред крыжовнику и черной смородине [783]. В Бельгии этот вид вызывает значительные выпадения у бегоний и хризантем [575]. Там он широко распространен также в питомниках хвойных и особенно вредоносен для *Chamaecyparis lawsonia* (Murr) Parl. [915].

*Pratylenchus crenatus* Loof, 1960

Этот вид выделен Лофом [868, 869] из *P. pratensis* на основании морфологических различий (см. определительную таблицу и рис. 86). Многие более ранние наблюдения над *P. pratensis* в действительности относились к *P. crenatus*, который широко распространен, в особенности на легких почвах. Сообщения о наличии этого вида имеются из Голландии, США и Бельгии<sup>2</sup>. В округе Меклен-

<sup>1</sup> Современное видовое название *P. penetrans* впервые дали Читвуд и Отайфа [136], а не Филиппев и Схюрманс-Стеkhoven, как указано автором книги. — Прим. перев.

<sup>2</sup> Вид широко распространен и в СССР. — Прим. перев.

бург автору удалось местами установить значительный вред для овса, ячменя, ржи и в небольшой степени для кукурузы. Чаще всего вредоносность отмечалась при многолетней монокультуре зерновых. В области Везер-Эмс табак поражается мигрирующими корневыми нематодами, особенно *P. crenatus* [834].

Численность паразита в корнях часто бывает значительной. В 10 г корней овса нами было найдено свыше 30 000 самок и личинок *P. crenatus*. Остенбринк [1055, 1056] в своих исследованиях столкнулся с близкими величинами численности. К числу растений-хозяев *P. crenatus*, помимо злаков, относятся горох, красный и белый клевер, морковь, скорцонера, эндивий, салат, а также различные древесные культуры (яблоня, груша, вишня, слива, рябина, боярышник, ракишник, тополь) и различные декоративные (розы, хризантемы, флоксы, бегония, морозник и скабиоза).

*Pratylenchus neglectus* (Rensch, 1924)  
Filipjev et Stekhoven, 1941

*Pratylenchus neglectus* широко распространен в зоне умеренного климата преимущественно на глинистых почвах. Сообщения о нахождении этого вида имеются из Бельгии, Дании, ГДР, ФРГ, Голландии, Японии, Канады и США [868, 911]. Ренш [1213] нашел этого паразита на озимой ржи, озимом ячмене, пшенице, маке, некоторых сорняках, а также «непреренно в любой из исследованных пахотных почв из округа Галле (сахарная свекла, сурепица и другие растения)». Ренш, придерживаясь мнения, что вследствие поражения, очевидно, наблюдаются «значительные потери урожая». Штейнер [1442] рассматривал *P. neglectus* и включил его в число синонимов *Tylenchus pratensis*. Лишь исследованиями Лофу [866] восстановлена самостоятельность вида [869].

Согласно Лофу [868], *Pratylenchus minyus* Sher et Allen, 1953 рассматривается в качестве синонима *P. neglectus*<sup>1</sup>.

Нами *P. neglectus* обнаружен в корнях райграса высокого в образце из Лейпцигского университета. В 1 г корней райграса высокого в среднем нашли 1788 нематод [1669]. Остенбринк [1072] наблюдал *P. neglectus* в корнях ржи.

*Pratylenchus thornei* Sher et Allen, 1953

Этот вид также встречается преимущественно на тяжелых почвах в зоне умеренного климата. Сообщения о наличии вида имеются из США, Голландии, Бельгии, ГДР, ФРГ и Японии. В США *P. thornei* известен как опасный паразит зерновых (особенно сильно поражаются пшеница и овес) и кукурузы. Пока нет сообщений о поражении сахарной свеклы, люцерны и картофеля [1563].

---

<sup>1</sup> В настоящее время эта синонимизация является предметом дискуссии. — *Прим. перев.*

В Голландии *P. thornei* известен в качестве паразита яблони, груши, сливы, вишни, красной смородины, кукурузы, ячменя, гороха и видов ибериса [1055, 1056, 1078]. В Бельгии этот вид встречается на хризантемах, но без вредоносности [571].

*Pratylenchus thornei* найден Лофом в окрестностях Галле (Зааль) и снова обнаружен в посевах зерновых в среднегерманских местностях.

### *Pratylenchus vulnus* Allen et Jensen, 1951

*P. vulnus* является в США широко распространенным паразитом плодовых деревьев, виноградников, ягодных кустарников, самшита, грецкого ореха и роз. Только изредка поражаются люцерна, капуста и злаковые [1563]. Наряду с другими этот вид установлен в корнях картофеля в Японии [1703]. В Голландии до сих пор он наблюдался на сирени, *Rosa multiflora* Thunb., *Forsythia intermedia* Zabel., а также на яблоне в питомниках и в Бельгии в теплицах на розах. В ГДР нам удалось обнаружить *P. vulnus* в корнях самшита.

### *Pratylenchus convallariae* Seinhorst, 1959

*Pratylenchus convallariae*, корневая нематода ландыша, отмечена в ГДР, ФРГ, ЧССР, Франции, Японии и США. В ГДР в прошедшие годы она сильно вредила. В отдельных насаждениях выпадки достигали 60%. Корневая нематода ландыша причиняла значительный вред и в других странах [120, 446, 868, 869, 1351].

На молодых корнях и корневищах отмечают красно-бурые язвы, которые на второй год выращивания могут переходить в гниль корней. Слабый рост, пожелтение листьев, слабое развитие цветочных побегов являются последствиями поражения нематодой *Pratylenchus convallariae*.

### Прочие виды *Pratylenchus*

*Pratylenchus scribneri* встречается в США преимущественно в клубнях картофеля, на которых возникают бугры с полостями внутри. Он может вызвать значительные потери. Кроме клубней картофеля, поражаются кукуруза, томаты, суданская трава, сахарная свекла, белый клевер, амариллис и гипеаструм. На гипеаструме *P. scribneri* найден и в Голландии.

*Pratylenchus pratensis* распространен в Бельгии, ГДР, ФРГ, Англии и Голландии. Этот вид встречается преимущественно на лугах и пастбищах. Большинство более ранних сообщений о *P. pratensis* относится к *P. crenatus* либо к другим видам *Pratylenchus*.

Для проведения мероприятий по борьбе необходимо по возможности определить вид, вызывающий поражение. Так как для этого нужны специальные знания, то при подозрении на хозяйственно ощутимый ущерб для развития культуры целесообразно обратиться в компетентный орган по защите растений. Важно, чтобы растения как можно скорее попадали на исследование, поскольку при неблагоприятных условиях нематоды покидают корни.

Лучший способ предотвращения вреда от пратиленхов — соблюдение основ профилактики. Необходимыми профилактическими мероприятиями являются: многопольный севооборот при максимально возможном исключении поражаемых видов культурных растений, создание хороших условий для роста путем надлежащей обработки почвы, достаточного обеспечения азотом и гумусом, хороший уход за растениями и уничтожение сорняков, служащих источниками заражения.

Для подбора культур в севооборот требуется знание видового состава нематод. Хорошее угнетающее действие на *P. penetrans*, *P. crenatus*, *P. neglectus* и *P. thornei* оказывают сахарная, кормовая и столовая свекла. На площадях, зараженных *P. penetrans*, перед восприимчивым картофелем в севооборот следует включать свеклу и избегать возделывания бобовых, на которых сильно размножаются нематоды. Выращивание клевера на зеленое удобрение на таких площадях также может отрицательно действовать на картофель [1065].

При заражении *P. crenatus* целесообразно ограничивать возделывание зерновых и кукурузы и снижать популяцию нематоды выращиванием свеклы, крестоцветных и картофеля.

Кроме того, угнетающее влияние оказывают суданская трава, райграс пастбищный и многоукосный, костер безостый [907].

Наилучшие враждебные растения для пратиленхов — бархатцы (*Tagetes* spp.) — по хозяйственным соображениям не могут выращиваться на сельскохозяйственных площадях. Однако для особых целей выращивание бархатцев может быть вполне пригодным. Хорошего роста у пораженных растений в питомниках можно добиться пересадкой их в незараженную почву. Решающее значение имеет не зараженность корней, а в первую очередь степень заражения почвы.

В опытах Моргана и Коллинса [990] удобрение почвы компостированным сеном тимофеевки заметно снижало плотность популяции *P. penetrans*. По данным Сейра, Патрика и Торпа [1303, 1304], не только продукты распада тимофеевки, но и остатки ржи оказывают нематотическое действие на *P. penetrans*, вызываемое, очевидно, образующейся при распаде масляной кислотой. На сапрозоев она влияет в незначительной степени.

Из прямых мероприятий борьбы в настоящее время имеют значение только фумигация почвы (в садоводческих хозяйствах) и вне-

сение системных препаратов. Действие новых препаратов на виды *Pratylenchus* повсюду является отличным. Однако из-за высокой стоимости их в настоящее время можно использовать только в теплицах, теплых и холодных парниках, рассадниках и при выращивании ценных культур (например, селекционного материала). На прочих сельскохозяйственных площадях в современных условиях может быть оправдана лишь обработка очагов.

В отдельных случаях для подавления *Pratylenchus* spp. можно рекомендовать обработку пораженных растений горячей водой. Так можно достичь хороших результатов путем обработки луковиц лилий (включая остатки корней) горячей водой (10 мин. при 53°C) [116].

Для подавления корневой нематоды ландыша (*P. convallariae*) перспективной оказалась обработка горячей водой проростков ландыша (1 час при 43°C) [120, 869, 446]. Обработка безвредна только в состоянии абсолютного покоя проростков вскоре после уборки. Затем проростки высаживают, так как при последующем хранении в холодильнике они могут загнить.

Кроме того, обработка горячей водой осуществима на молодых яблонях для борьбы с *P. penetrans* (46,1—46,7°C в течение 30 мин.). Предварительно материал рекомендуется помещать на холод (от 1 до 3,3°C), обработку проводить в январе и затем до высадки растения хранить на холоде. Непосредственно после погружения в горячую воду следует проводить обработку холодной водой [184]<sup>1</sup>.

### Эндопаразитические виды *Pratylenchoides*

Род *Pratylenchoides* Winslow, 1958 похож на род *Pratylenchus*. Он отличается от последнего более узкой головой, пищеводными железами, простирающимися лишь на небольшое расстояние за начало кишки и наличием двух яичников.

Уинслоу [1687] описал *P. crenicauda* из луговой почвы в Англии. Помимо этого, вид обнаружен в Голландии, ФРГ и Индии<sup>2</sup>.

Вид *P. laticauda* недавно описан из Голландии [88]. Он отличается от *P. crenicauda* прежде всего по форме хвоста самок (рис. 88). Кроме того, *P. laticauda* крупнее (0,80 мм) *P. crenicauda* (0,61 мм). Этот новый вид, имеющий стилет длиной 23 мк, найден в больших количествах в корнях *Monarda mollis* L. и мяты перечной. Оба вида растений сильно поражаются в опытных условиях заражения. Поскольку нематод в большом количестве можно было выделить из корней гороха и шалфея (*Salvia splendens*), эти растения, очевидно, также являются хозяевами паразита. Вследствие паразитирования образуются изъязвления.

<sup>1</sup> Обработка горячей водой успешно подавляет пратиленхоз в посадочном материале земляники, вишни, сливы, алычи, винограда и картофеля и используется в ряде стран в промышленных масштабах. — *Прим. перев.*

<sup>2</sup> Вид известен также в Польше и СССР. — *Прим. перев.*



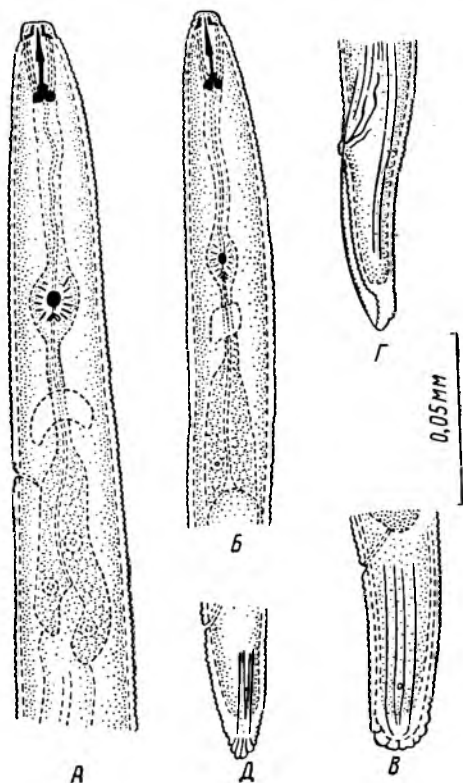


Рис. 88. *Pratylenchoides laticauda*:

А — область пищевода самки; Б — область пищевода самца; В — хвост самки; Г — хвост самца; Д — *P. crenicauda*, хвост самки (по Брауну и Лофу).

О распространении *P. laticauda* мало известно. В октябре 1967 г. автор обнаружил *P. laticauda* в большом количестве в почве на лугу близ Варнемюнде (ГДР).

### Эктопаразитические корневые нематоды

#### Общие сведения

Продолжительное время недооценивалось значение эктопаразитических корневых нематод. Их принимали за безобидных обитателей почвы, так как лишь изредка обнаруживали при исследовании корней. При этом упускалось из виду, что при выкапывании растений для исследования корней эти паразиты, лишь слегка прикрепляющиеся к корням, просто отваливались. Однако взгляд на них изменился в связи с сообщениями о вреде, приносимом этой группой корневых нематод.

Эктопаразитические корневые нематоды в большинстве случаев обладают довольно длинным и мощным стилетом, которым они прокалывают клетки эпидермиса корней и нижележащих слоев коры и высасывают их содержимое. Иногда они внедряются в корни головой или даже всем телом. Вследствие способности к передвижению эти нематоды в зависимости от условий могут поражать многие корни или растения. Прокалывая кору корней, они открывают многочисленные «ворота», через которые внедряются фитопатогенные бактерии и грибы. Связь между эктопаразитическими корневыми нематодами и возбудителями бактериальных или грибных болезней подтверждается многочисленными сообщениями.

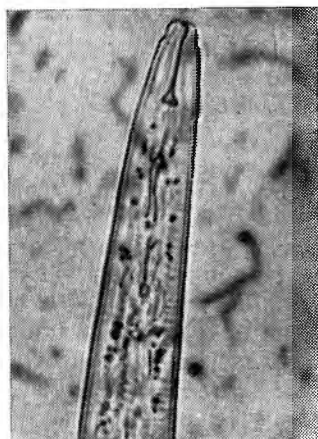


Рис. 89. Передняя часть тела *Tylenchorhynchus* sp. (увеличено в 500 раз).

Экология и биология многочисленных видов этой группы изучены очень неполно. Для большинства видов известно, что они являются паразитами самых различных растений. Подробности их развития, продолжительности жизни, способности к размножению, динамики популяций и физиологии в зависимости от окружающих условий почти неизвестны, поэтому можно дать лишь неполные сведения по биологии и экологии этих паразитов.

Дать описание многих видов этой группы невозможно, так как таксономия этой группы еще недостаточно разработана.

### Эктопаразиты из семейства *Tylenchidae*

Из семейства *Tylenchidae* в качестве эктопаразитов имеют значение лишь некоторые виды рода *Tylenchorhynchus*<sup>1</sup>. Виды *Tylenchorhynchus* в ГДР широко распространены и часто обнаруживаются в ризосфере больных растений. В настоящее время известно более 75 видов этого рода.

Нематоды, за немногими исключениями, длиной 0,8—1 мм, обладают стилетом с хорошо заметными базальными вздутиями (рис. 89). Склеротизация головы выражена слабо. Средний и задний бульбус развиты хорошо. Хвост у самок конический или тупой, у самцов охвачен бурсой, простирающейся на большое расстояние.

В ГДР наиболее часто встречается вид *T. dubius* (Bütschli, 1873) Filipjev, 1936. Его чаще можно обнаружить при исследовании на корнях, иногда в корнях. Нематода высасывает корневые волоски

<sup>1</sup> В современной системе (Парамонов, 1967, 1970; Андраши, 1968, и др.) род *Tylenchorhynchus* относится к семейству Hoplolaimidae. — Прим. перев.

и клетки эпидермиса чаще непосредственно позади кончика корня [751]. В Дании выявлено поражение тюльпанов *T. dubius*. Однако о патогенности этого вида определенного ничего неизвестно. Размножению *T. dubius* способствуют злаковые, особенно овес, рожь, пшеница, ячмень, кукуруза и различные травы, а также белый и красный клевер, а угнетают свекла, мангольд, фасоль и картофель. Особенно сильно снижает его численность сахарная свекла [230]. Кроме того, из растений, не являющихся хозяевами, следует отметить виды *Tagetes*.

Наиболее вредоносный вид *Tylenchorhynchus* — *T. claytoni* Steiner, 1937. В США этот вид сильно угнетает табак («tobacco stunt nematode»). Поражает и иногда причиняет сильный вред кукурузе, пшенице, овсу, картофелю, кольраби, моркови, салату, суданской траве, азалии [732, 790, 1563]. Как паразит азалии *T. claytoni* также известен в Швейцарии [867]. Кроме того, этот вид обнаружен в различных питомниках древесных культур Голландии [1066], а в ГДР — в одном из питомников и сильно поражает рапс.

В США *T. claytoni* нападает на древесные культуры, но без патогенного действия. Пригодность в качестве растений-хозяев снижается в следующей последовательности: *Rosa multiflora* Thunb. (роза), *Picea rubens* Sarg. (ель красная), *Larix leptolepis* (Sieb et Zucc) Gord. (лиственница), *Robinia pseudoacacia* L. (акация белая), *Pinus silvestris* L. (сосна), *Larix laricina* (Du Roi) Koch., *Picea abies* (L.) Karst. (ель обыкновенная), *Pinus echinata* Mill. (сосна ежовая), *Quercus prinus* L. (дуб), *Pinus virginiana* Mill. (сосна виргинская), *Pinus strobus* L. (сосна Веймутова), *Elaeagnus umbellata* Thunb. (лох) [1510]. После внесения 50 нематод на горшок *T. claytoni* размножался на наилучшем растении-хозяине до 25 790 особей, а на плохом лишь до 150 особей.

*T. claytoni* размножался, помимо сосны ежовой и виргинской, еще на следующих видах *Pinus*: *P. taeda* L., *P. clausa* Vasey, *P. eliotti* var. *elliotti* Engelm., *P. palustris* Mill. и др. [1267].

Для *T. dubius* и *T. claytoni* свекла и виды *Tagetes* не являются хозяевами [732].

*Tylenchorhynchus claytoni* в основном эктопаразит, но иногда может внедряться в корни. Пораженные корни не образуют изъязвлений, но плохо растут в длину и не развиваются. Паразитирует преимущественно в зоне роста корня.

Мало известно о роли обнаруживаемых видов *Tylenchorhynchus maximus* Allen, 1955 и *T. brevidens* Allen, 1955. Пауэлл [1161] предполагает, что *T. maximus* угнетает рост газонных трав, внесение немагона устраняет это явление.

По исследованиям почвенных проб из 50 различных мест ФРГ *T. dubius* и *T. brevidens* встречались чаще всего [1502]. Они выявлены соответственно в 33 и 32 местах. Кроме того, были установлены *T. nothus* Allen, 1955 — в 12 местах, *T. ornatus* Allen, 1955 (возможно, идентичный с *T. quadriifer* Andrassy, 1954), — в 11, *T. macrurus* (Goodey, 1932) Filipjev, 1936 — в 9, *T. nanus* Allen, 1955 — в 4,

*T. maximus* и *T. parvus* Allen, 1955 — в трех местах каждый, прочие девять видов в двух или в одном месте.

В США к настоящему времени обнаружены в качестве паразитов еще *T. martini* Fielding, 1956 и *T. brevidens*.

*Tylenchorhynchus martini* найден в высокой численности на полях риса в штате Луизиана. Однако до сих пор не удалось четко установить вред для риса [620]. Этот вид может быть вредоносным для сахарного тростника [59].

*Tylenchorhynchus brevidens* вызывает потери урожая пшеницы в штате Оклахома [1318]. В Индии *T. capitatus* Allen, 1955 угнетает рост яблони, сливы и цитрусовых, а также земляники и *Rubus ellipticus* [1519].

### Эктопаразиты из семейства Hoplolaimidae

Среди Hoplolaimidae особенно часто эктопаразиты обнаруживаются в подсемействах Hoplolaiminae, Belonolaiminae и Dolichodorinae. Представители подсемейств Belonolaiminae и Dolichodorinae (из которых эктопаразитами многих растений являются в основном *Belonolaimus gracilis* Steiner, 1949 и *Dolichodorus heterocephalus* Cobb, 1914) в Европе до сих пор не установлены. В условиях Средней Европы в качестве паразитов растений известны представители подсемейства Hoplolaiminae. Из 6 родов, относимых в настоящее время к этому подсемейству, имеют значение преимущественно представители родов *Hoplolaimus*, *Rotylenchus*, *Helicotylenchus* и *Scutellonema*. Признаки, по которым различаются эти роды, очень незначительны (см. ключ на стр. 56).

Представители Hoplolaiminae длиной 0,8—1,4 мм имеют крепкое тело и вооружены массивным стилетом (рис. 90). Самки имеют два яичника и расположение вульвы 54—60%, у ряда видов до 65%. Хвост тупо округлен, лишь отдельные виды обладают клиновидным выступом на конце хвоста. У самцов bursa охватывает хвост.

Представители родов *Hoplolaimus* и *Scutellonema* выпрямляются, если их привести в состояние теплового ооченения, или сохраняют слабый дугообразный изгиб тела. Роды *Rotylenchus* и *Helicotylenchus* принимают форму спирали («спиральные» нематоды) или открытую С-образную форму, когда подвергаются тепловой обработке (рис. 91).

В таксономическом положении Hoplolaiminae еще много неясного.

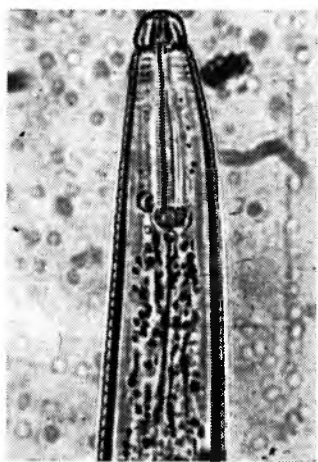


Рис. 90. Передняя часть тела *Rotylenchus* sp. (увеличено в 600 раз).



Рис. 91. «Спиральная» нематода, *Helicotylenchus* sp. (увеличено в 120 раз).

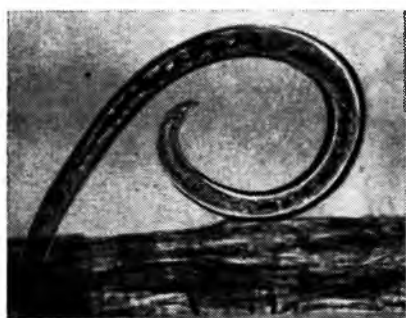


Рис. 92. Самка *Helicotylenchus multicinctus*, паразитирующая на корне батата (*Ipomoea batatas*) (увеличено в 250 раз).



Рис. 93. Сухая гниль корней ямса (*Dioscorea*), вызванная *Scutellonema bradys*.

В последние годы последовал ряд переименований и ревизий родов и видов.

В качестве паразитов корней в условиях ГДР проявляют себя представители родов *Rotylenchus* и *Helicotylenchus*, из них наиболее часто встречаются и широко распространены *Rotylenchus robustus* (de Man, 1876) Filipjev, 1936; *Rotylenchus fallorobustus* Sher, 1965; *Rotylenchus goodeyi* Loof et Oostenbrink, 1958; *Rotylenchus buxophilus* Golden, 1956; *Helicotylenchus multicinctus* (Cobb, 1893) Golden, 1956; *Helicotylenchus erythrinae* (Zimmerman, 1904) Golden, 1956; *Helicotylenchus paxilli* Yuen, 1964; *Helicotylenchus varicaudatus* Yuen, 1964; *Helicotylenchus canadensis* Waseem, 1961; *Helicotylenchus pseudorobustus* (Steiner, 1914) Golden, 1956.

При обследовании лугов на севере ГДР обнаружено 13 видов *Helicotylenchus* и 10 видов *Rotylenchus*.

«Спиральными» нематодами поражаются свекла, клевер, горох, морковь и зерновые культуры. К кругу растений-хозяев принадлежат также земляника, самшит, бирючина, виды сосны, лиственницы и ели, кукуруза и др. Этих червей находят погруженными передней частью тела в корни (рис. 92). Вследствие проколов тканей на корнях возникают многочисленные мелкие некрозы. Нередко «спиральных» нематод обнаруживают и целиком внедрившимися в корни.

В таких случаях в наружных слоях коры корня можно найти все стадии развития от яиц до половозрелых нематод.

Представители родов *Hoplolaimus* и *Scutellonema* лишь изредка встречаются в среднеевропейских условиях. Например, *Scutellone-*

*ma bradys* (Steiner et LeHew, 1933) Andrassy, 1958 вызывает сухую гниль клубней видов ямса (*Dioscorea*) (рис. 93), вследствие чего потери могут превышать 50% [237].

### Эктопаразиты из семейства *Criconematidae*

В условиях Средней Европы в качестве паразитов корней имеют значение представители подсемейств *Hemicycliophorinae*, *Criconematinae* и *Paratylenchinae*. Таксономия семейства *Criconematidae* также еще неясна.

Представители рода *Hemicycliophora* (*Hemicycliophorinae*) длиной 0,8—1,4 мм с колебаниями от 0,4 до 2 мм. Виды этого рода (их известно свыше 40) поверх обычной собственно кутикулы несут еще дополнительную, благодаря чему могут быть легко опознаны (рис. 94). Самцы большей частью лишены стилета. Виды *Hemicycliophora* почти неподвижны. В основном они живут группами на корнях томата, моркови, свеклы, капусты, люцерны, ржи, пшеницы, кукурузы, салата, картофеля, ириса и других растений [540, 732, 812, 1063].

Нередко виды *Hemicycliophora* обнаруживают в почвах лугов.

В условиях Средней Европы наиболее часто встречается *H. typica* de Man, 1921. Пораженные растения образуют много коротких корней, боковые корни утолщаются и буреют. Корнеплоды, пшеница, кукуруза и ирис не проявляют или показывают лишь очень



Рис. 94. Личинка *Hemicycliophora* sp. с характерной двойной кутикулой (увеличено в 150 раз).



Рис. 95. *Criconemoides*, эктопаразитическая корневая нематода (увеличено в 200 раз).

слабые симптомы поражения [812]. Другие виды, например *H. arenaria* Raski, 1958 и *H. similis*, Thorne 1955, вызывают образование узелковидных галлов, локализующихся преимущественно на кончиках боковых корней, которые нередко полностью деформируются.

Виды *Hemicycliophora* сильно размножаются. В вегетационных опытах 200 экземпляров *H. parvana* Tarjan, 1952 в течение 5 месяцев создали популяцию более чем из 17 000 нематод на кукурузе и около 12 000 на бобах [1269].

Представители рода *Criconemoides* (Criconematinae) неуклюжие, длиной 0,3—0,6 мм, с бросающейся в глаза кольчатостью тела (рис. 95). Они живут эктопаразитически на корнях различных видов растений. Более старые особи сравнительно неповоротливы и почти не передвигаются. Мигрируют они преимущественно в личиночной стадии. К настоящему времени известно около 80 видов<sup>1</sup>, которые паразитируют на хвойных, плодовых деревьях, винограде, розах, гвоздике и других видах растений. Патогенность для различных видов растений доказана, например для *C. axeste* Fassuliotis et Williamson, 1959 и *C. xenoplax* Raski, 1952 (син. *C. beljaevae* [Kirjanova, 1948] Raski, 1959). Растениями-хозяевами *C. xenoplax* являются абрикос, слива, орех, виноградная лоза, персик, вишня и салат. Нехозяева — земляника, огурцы, люцерна, груша, а также травы под плодовыми деревьями [885]. В Мекленбургском районе обнаружено несколько видов *Criconemoides*, в том числе *C. rusticum* (Micoletzky, 1915) Taylor, 1936, на корнях растений в питомниках древесных культур.

По биологии большинства видов *Criconemoides* имеется мало данных. Сесхадри [1373] наблюдал, что у *C. xenoplax* самки откладывают по 8—15 яиц в течение 2—3 дней. На 10-й или 11-й день молодые личинки первый раз линяют внутри оболочки яйца. Еще через 2 дня из оболочки вылупливаются личинки второй стадии. Вторая стадия длится 3—5 дней, третья — 4—7 дней и четвертая — 5—6 дней. Через 2—3 дня после этого самки начинают яйцекладку. Общая продолжительность развития одной генерации составляет 25—34 дня. Наиболее благоприятная для развития температура 22—26°C.

Представители рода *Criconema* (Criconematinae) сходны по образу жизни с видами *Criconemoides*. Эти нематоды имеют на кольцах тела направленные назад придатки или отростки. Встречаются в условиях Средней Европы значительно реже, чем виды *Criconemoides* или *Hemicycliophora*.

О *Hemicriconemoides*, *Macroposthonia*, *Bakernema* и других относящихся к Criconematinae родах в настоящее время сведения отсутствуют.

Из подсемейства Paratylenchinae в условиях ГДР паразитами являются лишь представители рода *Paratylenchus*.

<sup>1</sup> Де Грисс (1968) произвел глубокую ревизию рода *Criconemoides*, выделив из него ряд новых родов и сократив число видов. — Прим. перев.

Представители этого рода—мелкие (0,2—0,5 мм), стройные нематоды с очень длинным для размеров своего тела стилетом (рис. 96). Самки имеют лишь один, вытянутый в длину яичник. Вульва сдвинута далеко назад. Пищевод имеет удлинненный кпереди средний бульбус и хорошо развитый задний бульбус.

Различные виды *Paratylenchus* очень вредоносны. Так, *P. hamatus* Thorne et Allen, 1950 в США наносит сильный вред инжиру и сельдерее. В Голландии и ФРГ неоднократно сообщалось о вредоносности *Paratylenchus* sp. для моркови и сельдерея [1054—1056, 1654, 1655, 1661, 1662]. Вейшер [1661, 1662] предполагает, что в Вестфалии на моркови и сельдерее встречается вид *P. hamatus*. Нематоды вызывают резкое угнетение роста моркови, корнеплоды мелкие с ненормальным разрастанием боковых корней.

В Вестфалии характер поражения называют также «утомлением моркови». Причиняемые убытки близ Дортмунда ежегодно выражаются суммой в несколько сот тысяч марок [1661, 1662].

Остенбринк [1055, 1056] в опыте по заражению доказал патогенность *Paratylenchus* sp. для моркови. При добавлении 1000 нематод на сосуд вес подземных частей растений снижался на 10%, при добавлении 5000 нематод — на 12% и при 19 000 нематод на сосуд — на 44%. Коэффициент размножения равным образом снижался при этом (с  $F=152$  до  $F=62$  и  $F=15$  при наивысшей инвазионной нагрузке).

Наиболее сильно поражаются морковь и сельдерей. Оба вида сильно увеличивают зараженность почвы. Шпинат, порей, бобовая смесь и капуста слабо влияют на величину популяции *Paratylenchus*, в то время как после картофеля, кормовой свеклы, бобов и бархатцев отмечалось заметное снижение численности нематоды [1661, 1662].

Уровень заражения может достигать значительных размеров. Вейшер [1655] при возделывании моркови на сильно зараженном поле наблюдал 18 000 экземпляров *Paratylenchus* на 100 см<sup>3</sup> почвы. Однако вредоносность для моркови следует ожидать уже при обнаружении более 800 экземпляров *Paratylenchus* на 100 см<sup>3</sup> почвы [1655].

По Фолкнеру [328], крупная популяция *P. hamatus* создавалась под влиянием видов мяты (*M. spicata* L., *M. piperita* L.). Сырой и сухой вес пораженных растений снижался на 10—20 или 20—36%.

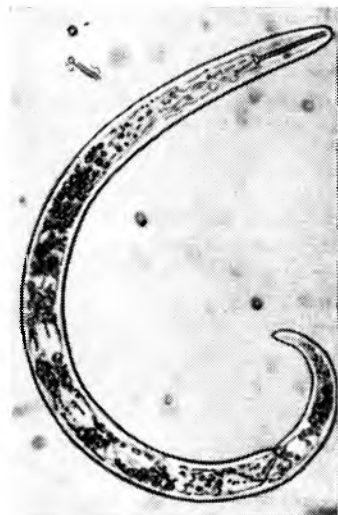


Рис. 96. *Paratylenchus* sp., эктопаразитическая корневая нематода (увеличено в 300 раз).



Кроме овощных растений, виды *Paratylenchus* часто поражают древесные культуры. Рейвер [1214] описал встречающийся на корнях молодой яблони вид *P. amblycephalus* (син. *P. nanus* Cobb, 1924). Согласно Жереру [383], в популяции *Paratylenchus* у Рейвера [1214] содержался еще один вид *Paratylenchus*, описанный как *P. neoamblycephalus*. В опытах по заражению сеянцев яблони происходило сильное размножение нематод. Температуры от 16 до 21°C благоприятствовали поражению корней. Продолжительное высушивание почвы хорошо переносилось нематодами.

По наблюдениям автора, на севере ГДР и ФРГ встречается по крайней мере четыре вида *Paratylenchus*. Сильное поражение корней *Paratylenchus* sp. наблюдалось у хвойных деревьев, более слабое — на деревьях яблони и груши.

Интересны наблюдения Родса и Линфорда [1219] по влиянию корневых выделений различных растений на развитие личинок *Paratylenchus*. Обычно последняя личиночная стадия может длительное время жить в почве. Добавление корневых выделений растений-хозяев ускоряло превращение личинок во взрослых червей — явление, которое можно сравнить со стимуляцией вылупливания у цистообразующих видов *Heterodera*.

### Эктопаразиты из семейства Longidoridae

В пределах семейства Longidoridae эктопаразитический образ жизни ведут представители родов *Xiphinema*, *Paralongidorus* и *Longidorus*. Это относительно крупные нематоды (1,5—12 мм длиной) с очень длинным копьем (150 мк)<sup>1</sup>. Виды *Xiphinema* отличаются от представителей *Longidorus* по расположению направляющего кольца копыя и развитию продолжения копыя (рис. 97 и 98).

Сиддики [1394] установил род *Paralongidorus* на основе формы амфид и их отверстия (см. стр. 58), в который перевел и *Longidorus maximus*.

В настоящее время описано более 50 видов *Xiphinema*. Многие из них опасные паразиты растений, которые из-за наличия кинжаловидного копыя именуют «кинжалными» или «стиллетными» нематодами. Некоторые виды к тому же оказались переносчиками вирусов (см. стр. 32). Наиболее известными и важнейшими видами являются *X. americanum* Cobb, 1913, *X. diversicaudatum* (Micoletzky, 1927), Thorne, 1939 и *X. index* Thorne et Allen, 1950. В ГДР и ФРГ до настоящего времени обнаружены *X. diversicaudatum*, *X. index*, *X. vuittenezi* Luc, Lima, Weischer et Flegg, 1964 и *X. coxi* Tarjan, 1964. *X. diversicaudatum* особенно вредит розам и землянике, иногда томатам, огурцам, сое, а также *Hibiscus* и *Impatiens* [1313, 1315]. На кончиках корней пораженных растений образуются галловид-

<sup>1</sup> У автора указан стилет. Однако у этих нематод наблюдается преобразование зуба, а не ротовой полости, поэтому следует применить термин «копье». — Прим. перев.

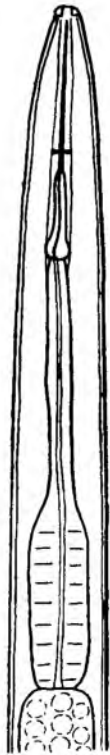


Рис. 97. Передний  
конец тела *Xiphinema*  
(схема).



Рис. 98. Передний  
конец тела *Longidorus*  
(схема).

ные утолщения, позади от них корни часто сморщиваются и некротизируются, рост растений сильно угнетается.

Сообщения о встречаемости этого вида имеются из США, СССР, Англии, Голландии, Бельгии, Франции, ГДР, ФРГ, Италии и Польши.

В ФРГ *Xiphinema diversicaudatum* обнаружена в 23% из всех исследованных виноградников. Этот вид также признан причиной угнетения роста земляники в верхней Франконии [1505]. В ГДР Песлер [1098] нашел его также в ризосфере, пораженной увяданием люцерны.

Фрицше [372, 373] нашел *X. diversicaudatum* в центральном районе ГДР, особенно во влажных, тенистых местах близ водоемов или в почвах с высоким уровнем грунтовых вод. Незначительные количества обнаружены также в садах, на плантациях земляники и малины. Немногие экземпляры найдены на посевах люцерны и

клевера, а также на лугах. На севере ГДР близ Остзеекюсте автором установлено сильное распространение *X. diversicaudatum* во влажных луговых почвах.

*Xiphinema diversicaudatum* в условиях ГДР и ФРГ переносит вирус желтой карликовости малины и вирус мозаики костра (вирус мозаики райграса многоукосного). Экспериментально удалось передать вирусы мозаики ревеня и скручивания листьев вишни [373, 375, 377, 1321]. В Англии эта нематода переносит латентный вирус кольцевой пятнистости земляники [108].

В США *X. index* известна как переносчик вируса папоротнико-видности винограда [595]. Между тем *X. index* обнаружена на вирусном винограде, инжире и шелковице в Италии и Испании [147, 673, 938]. В Европе основная область распространения вида приурочена к южным странам. В ФРГ *X. index* встречается лишь местами и исключительно на винограде [1666]. Этот вид выявлен также в ГДР, но преимущественно на больших глубинах в почве. Песлер (устное сообщение, 1958) обнаружил *X. index* при раскопках на значительной глубине в почве на корнях яблони. Кроме винограда, *X. index* поражает розы и инжир. На корнях образуются некроты, угловатые искривления, вздутия, боковые корни отсутствуют. В условиях теплицы продолжительность развития от яйца до половой зрелости составляет 22—27 дней [1174].

Вид *Xiphinema vuittenezi* часто обнаруживают в области Рейн-Майн [1666]. Он встречается также во Франции, Португалии и Англии [208, 891]. Этот вид обнаруживается в основном на винограде, а также на абрикосе, айве, черной смородине, сосне и сахарном тростнике.

*Xiphinema coxi* до сих пор, кроме обнаружения в США на *Citrus aurantium*, выявлена только в посадках черешни в среднегерманской области, а также в Оденвальде на землянике вместе с *X. diversicaudatum* [372, 1529, 1530, 1666].

*Xiphinema americanum* поражает, кроме древесных культур (сосна, ель, дуб, цитрусовые, яблоня, груша, персик, грецкий орех), виноград, землянику, салат, люцерну, красный клевер, кукурузу и различные злаковые травы. Следует ожидать расширения ареала упомянутых и других видов *Xiphinema*.

Фитопаразитические виды родов *Paralongidorus* и *Longidorus* из-за иглообразной формы копыя именуется «игольчатыми» нематодами. Практическое значение имеют *P. maximus* (Bütschli, 1874) Siddiqi, 1963 и *L. elongatus* (de Man, 1876) Thorne et Swanger, 1936.

*Paralongidorus maximus* — крупная, длиной 8—12 мм фитопаразитическая нематода. Она встречается в окрестностях Бамберга, Вюрцбурга, Фюрта, Регенсбурга и Нюрнберга на корнях моркови, салата, скорцонеры, сельдерея, огурцов, лука, табака, белокочанной и цветной капусты, фасоли, бобов, спаржи, кормовой свеклы, подсолнечника, картофеля, винограда, земляники, а также в питомниках на саженцах древесных культур (сосны, ели, лиственницы, дуба, белой акации и др.) и многочисленных декоративных расте-

ний (георгин, роз, анютиных глазок, хризантем). У перечисленных растений отмечается более или менее сильное угнетение роста и крючкообразные галлы, а также сильное отмирание части корней [1426—1428, 1430].

Летом 1964 г. впервые в ГДР был установлен *P. maximus*, поражающий картофель и табак [231—233, 638]. С конца июня до середины июля растения картофеля сильно отставали в росте, позднее они оправлялись. На корнях были обнаружены симптомы, описанные Шпрау [1426] (см. рис. 3). Растения табака очагами отставали в росте, листья были желтовато-зелеными [638].

По исследованиям Штурхана [1491—1493], сильной поражаемостью отличались хвойные и лиственные деревья, смородина, виноград, а также лилейные, зонтичные и сложноцветные, в то время как злаковые были менее пригодными хозяевами. *Paralongidorus maximus* предпочитает, по-видимому, рыхлые, хорошо аэрируемые песчаные и песчано-суглинистые почвы и более теплые места. Иногда этот вид встречается и во влажных луговых почвах, как это выявлено автором на севере ГДР. Вобщем эта нематода предпочитает глубину почвы от 20 до 70 см [1430, 1491—1493].

*Longidorus elongatus* широко распространен в ФРГ. Этот вид встречается главным образом на винограде и землянике, а также в лесных питомниках, луговых и лесных почвах [1492, 1493, 1499—1502, 1505, 1666].

За последнее время подтвердилось ранее высказанное предположение [230], что виды *Longidorus* встречаются на севере ГДР. Многочисленная популяция (предположительно *L. elongatus*) обнаружена в луговых почвах, а также на землянике близ Остезеекюсте.

*Longidorus elongatus* может быть очень вредоносным для земляники. Тонкие корни образуют вздутия и чернеют, вследствие чего угнетается рост растений [1358, 1374]. Согласно Сейнхорсту [1358], для земляники вредоносность проявляется при наличии более двух экземпляров *L. elongatus* на 10 г почвы.

Поражение земляники *L. elongatus* наблюдалось в Бельгии [911]. Этот вид, как и *L. attenuatus* Нооер, 1961, является переносчиком различных вирусов (см. стр. 33).

Кроме того, в ФРГ иногда обнаруживались в немногих (1—4) местах *L. caespiticola* Нооер, 1961; *L. leptcephalus* Нооер, 1961; *L. attenuatus* Нооер, 1961; *L. macrosoma* Нооер, 1961; *L. goodeyi* Нооер, 1961 и *L. vineacola* Sturhan et Weischer 1964 [1663, 1664].

В Бельгии, помимо *L. elongatus*, удалось обнаружить *L. macrosoma* и *L. oaespiticola* [572, 573].

### Эктопаразиты из семейства Trichodoridae

Из этого семейства вредоносен для растений лишь род *Trichodorus*. Представители этого рода имеют длину 0,6—1,2 мм, короткий округленный хвост. Наиболее бросающимся в глаза и характер-

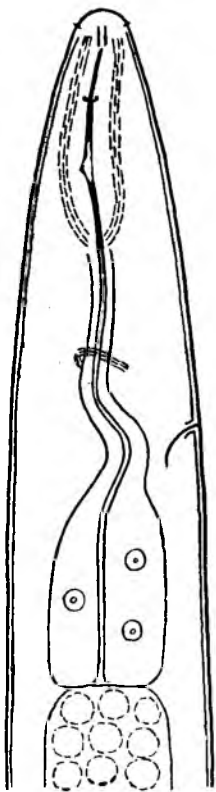


Рис. 99. Передний конец тела *Tricho-dorus* (схема).

ным признаком является форма и строение копы. Оно представляет собой не полную трубку для всасывания, как у большинства фитопаразитических нематод, а зуб с острием, вдающимся в полость пищевода. Большая, базальная часть копы лежит дорзально от полости в стенке пищевода. Копье дугообразное и состоит как бы из трех частей, утолщаясь кзади примерно от половины к основанию (рис. 99).

В настоящее время описано более 30 видов *Trichodorus*, из которых *T. christiei* Allen, 1957 наиболее вредоносен. Эта нематода поражает много видов растений. Отличными растениями-хозяевами являются овес, кочанная капуста, подсолнечник, салат, томаты, красный, белый и инкарнатный клевер, лядвенец рогатый, вика мохнатая и овсяница луговая [1257]. Хорошие хозяева — лук, свекла, кукуруза, люцерна, фасоль, костер безостый, райграс многолетний, тимopheевка луговая, мятлик луговой и азалии. Плохими растениями-хозяевами являются рожь, рапс, шпинат, земляника, горох, табак, редис, огурцы, ежа сборная и др. Не поражаются *Asparagus officinalis* L. var. *altilis* L., *Crotalaria spectabilis* Roth., *Euphorbia pulcherrima* Wild. и *Datura stramonium* L.

Вредоносность от *T. christiei* до сих пор наблюдалась на кукурузе, сельдерее, капусте, свекле, салате, редисе, укропе, томате, луке, хлопчатнике, люцерне, азалии и рододендроне [6, 140, 145, 613, 732, 912, 1555].

Нематоды — типичные эктопаразиты. Они поражают преимущественно кончик корня или клетки чуть позади него и подавляют способность клеток тканей к делению, из-за чего корни приостанавливают свой рост и часто отмирают. Некрозы и другие изменения окраски почти не проявляются. У пораженных растений остаются более сильные корни, а боковые корни редуцируются до коротких щетинок.

Заражение почвы может быть значительным. Де Мезеньи [912] в Бельгии наблюдал плотность популяции свыше 300 экземпляров на 100 см<sup>3</sup> почвы. Нематоды находились преимущественно в более глубоких слоях почвы. Погибало 50% пораженных растений (азалии и рододендроны). В годы с теплым летом проявляется наивысшая вредоносность.

У Августиновой травы (*Stenotaphrum secundatum* [Walt.] Kuntze) при 1000 экземпляров *T. christiei* на сосуд рост снижался на 25%, а вес корней — на 49% [1217].

Продолжительность жизненного цикла сильно зависит от тем-

пературы. При 22° цикл завершается за 21—22 дня, при 30°С — за 16—17 дней [1257].

Другой вид (*T. teres* Hooper, 1962) причиняет значительный вред свекле, горнеплоды которой остаются мелкими, а корни располагаются горизонтально, а не вертикально. Картофель тоже поражается [817]. Хорошими хозяевами являются райграсс многолетний, белый и александрийский клевер, морковь и бархатцы [814].

*Trichodorus viruliferus* Hooper, 1963 описан из Англии и уже обнаружен в Голландии и ФРГ. Он встречается на корнях яблони, винограда, картофеля и в лесных питомниках. Клубки из 10—100 червей обнаруживались в зоне тонких корней яблони на 1—3 мм позади апикальной меристемы, где они погружали свои копыта в эпидермис и гиподерму и вызывали легкое, но характерное побурение [1149]. Более сильно пораженные части корней утолщались, а их поверхность растрескивалась. Рост корней обычно прекращался через 5—15 дней после поражения их нематодами, хотя сама меристема нападению не подвергалась.

В США *T. allius* Jensen, 1963 вредоносен для лука, корни которого теряют белую окраску, становятся желтоватыми с темно-бурыми кончиками и многочисленными изъязвлениями. Урожай снижается на 10—12% [669]. По наблюдениям Айялы и Аллена [30], популяции *T. allius* возрастали в 9 раз сильнее при питании на растениях табака, зараженных калифорнийским вирусом курчавой полосатости, чем при питании на свободных от вируса растениях. Очевидно, заражение растительной ткани вирусом благоприятно влияло на размножение нематод.

*Trichodorus porosus* Allen, 1957 особенно вредоносен для сорго и кукурузы. За критическое предельное значение численности, выше которого проявляется вредоносность, принимают 200—400 экземпляров на 100 см<sup>3</sup> почвы [127].

Под влиянием камелии, которая была сильно поражена, популяция *T. porosus* за 7 месяцев увеличилась с 750 до 17 730 особей на горшок [42].

По исследованиям автора, триходорусы при незначительном заражении встречались во многих местах, особенно на лугах и в питомниках.

В ФРГ встречается не менее восьми видов *Trichodorus*: *T. pachydermus* (в 34 местах), *T. similis* Seinhorst, 1963 (в 17 местах), *T. viruliferus* (в 11 местах), *T. cylindricus* Hooper, 1962 (в восьми местах), *T. primitivus* (de Man, 1880) Micoletzky, 1922 (в 3 местах), *T. teres* и *T. aqualis* Allen, 1957 (в двух местах) и *T. nanus* Allen, 1957 [1503]. В 23 из 63 почвенных проб встречалась смесь видов. В наибольшем количестве они встречались в почве на глубине 20—40 см. По данным Рёсснера [1259] и Штурхана [1503], *T. pachydermus* находили на землянике, картофеле, винограде и в лесных питомниках, *T. similis* — на тех же растениях, за исключением винограда, *T. viruliferus* — на картофеле, винограде и в лесных питом-

никах, *T. cylindricus* — на землянике, *T. primitivus* — на винограде, *T. teres* и *T. aqualis* — в лесных питомниках.

На угнетенной культуре анемон в Голландии Лоф [872] нашел новый вид *Trichodorus*, который описал под названием *T. anemones*.

Следует отметить, что некоторые виды, например *T. christiei*, *T. teres*, *T. viruliferus*, *T. primitivus*, *T. porosus*, *T. allius*, *T. similis* и *T. pachydermus*, обладают способностью переносить вирусы (см. стр. 34).

### **Борьба с эктопаразитическими корневыми нематодами**

Проблема борьбы с эктопаразитическими корневыми нематодами еще не разрешена. Вследствие того что большинство видов имеет широкий круг растений-хозяев, борьба с помощью севооборота становится возможной лишь в исключительных случаях. При заражении *P. maximus* рекомендуется возделывание злаковых, так как они почти не поражаются [1430, 1494]. Современные нематодциды высокоэффективны, однако часто после химической обработки происходит очень быстрое восстановление вредоносной популяции из-за большой репродуктивной способности нематод. Кроме того, для внесения нематодцидов решающее значение будет иметь стоимость препарата.

Против *X. diversicaudatum* высокоэффективными оказались Шелл ДД и метилбромид. Они почти полностью уничтожают этого паразита. Дазомет, вапам, трапекс, немагон и др. не были достаточно эффективными. Против *P. maximus* ДД и сероуглерод оказались эффективнее дазомета и трапекса [720]. При подавлении *L. elongatus* с помощью препарата ДД урожай земляники увеличивался на 17%. Эта прибавка урожая по стоимости в 2½ раза превышала стоимость обработки [1015]. При подавлении *T. christiei* с помощью телона и смеси метилбромида с хлорпикрином урожай люцерны увеличивался в 8 раз. Действие сохранялось и на следующий год [1173].

Применение видов *Tagetes* (бархатцы) в качестве враждебных растений приводит к определенному успеху в борьбе с различными видами *Tylenchorhynchus*, *Rotylenchus* и *Pratylenchus*, но не с *Xiphinema*, *Longidorus*, *Paralongidorus* и *Trichodorus* [1494—1496]. При заделке фрезой стеблей малины резко снижались популяции *L. elongatus*.

Редуцирующее действие также наблюдалось при использовании экстрактов малины [1015]. В дальнейших исследованиях Тейлор и Мьюрент [1543] добились снижения численности нематод путем внесения в почву порошкообразных экстрактов из акации черной (*Acacia mollissima* Wild.) и *Schinopsis lorentzii* (Griseb.) Engl. Гидрохинон и катехин также оказывали сильное подавляющее действие.

## Нематоды — факультативные паразиты

Факультативными корневыми паразитами считаются нематоды, живущие в почве преимущественно на низших растениях (грибах и водорослях) и лишь иногда паразитирующие внутри или снаружи корней. К этой группе принадлежат, в частности, *Aphelenchus avenae* Bastian, 1865 и виды *Tylenchus* и *Aphelenchoides*.

*Aphelenchus avenae* (рис. 100) на севере ГДР и ФРГ встречается почти во всех почвах, составляя лишь незначительную часть общей фауны нематод. Его доля составляет обычно 2—4% и лишь изредка превышает 10%. В условиях ГДР *A. avenae* обнаружен в корнях лука, овса, свеклы, ячменя, ржи, картофеля, пшеницы, красного клевера, вики, яблони и груши, а также во многих других видах растений [227]. Еще не выяснено, способна ли эта нематода внедряться в здоровые корни или она нападает на уже поврежденные по другим причинам корни или ослабленные растения. Несомненно, что этот вид может питаться клетками высших растений и размножаться на ткани каллюса табака, томата, моркови и барвинка (*Vinca rosae* L.) [39]. Патогенность вида ничтожна, но он может быть переносчиком других возбудителей болезней (бактерий и грибов).

По наблюдениям Родса и Линфорда [1220], внесением *A. avenae* можно подавлять гриб-возбудитель корневой гнили *Pythium arrhenomones* на корнях кукурузы. Иногда экземпляры *A. avenae* находят в стеблевых и листовых частях растений.

Представители рода *Aphelenchoides* часто обнаруживают в корнях растений, например, лесных и плодовых деревьев, картофеля, лука, овса и др.

Число паразитов может достигать значительных величин. Так, в ризосфере однолетнего сеянца хвойных нами было подсчитано свыше 14 000 экземпляров *Aphelenchoides* на 100 см<sup>3</sup> почвы. Причины вспышки размножения этих нематод на растениях остались невыясненными, так как не были проведены опыты по заражению.

Таксономическое положение обитающих в почве видов *Aphelenchoides* еще неясно. Вследствие морфологических различий следует считаться с наличием многочисленных видов.

В корнях растений часто встречаются представители рода *Tylenchus*, например *T. filiformis* Bütschli, 1873, *T. davainii* Bastian, 1865 и *T. thornei* Andrassy, 1954. Бросается в глаза их частое сочетание в корнях с видами

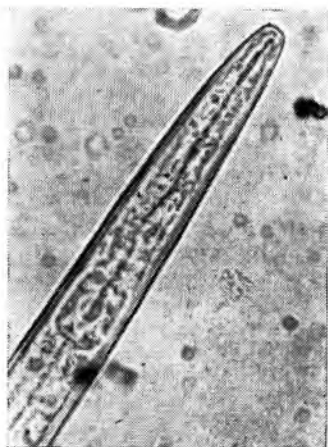


Рис. 100. Передний конец тела *Aphelenchus avenae* (увеличено в 600 раз).



*Pratylenchus*. Однако и во внешне здоровых корнях яблони можно было установить например, *T. thornei* в значительных количествах [219]. Патогенность *Tylenchus* невелика или отсутствует.

## СТЕБЛЕВЫЕ НЕМАТОДЫ

### СТЕБЛЕВАЯ НЕМАТОДА [*DITYLENCHUS DIPSACI*

(KUNN, 1857) FILIPJEV, 1936]

### История и географическое распространение

Первое сообщение о болезни стеблей ржи, овса и клевера сделал в 1825 г. Шверц [1336], но ему не был известен возбудитель болезни. Кюн [799] в 1857 г. описал вид нематод из цветочных головок ворсовальной шишки<sup>1</sup> (*Dipsacus fullonum* L.) с гнилой сердцевинкой под названием *Anguillula dipsaci*. Жервайс и Ван Бенеден в 1859 г. перевели этот вид в род *Anguillulina*, а Бастиан в 1865 г. включил его в род *Tylenchus*, что в 1866 г. получило общее признание. Камрэдт [718] в 1867 г. обнаружил многочисленных нематод в пораженных стеблевой болезнью растений ржи.

Кюн в 1868 г. установил идентичность *A. dipsaci* с нематодами, находимыми в большой ржи, и выяснил роль этого вида в возникновении болезни стеблей ржи, овса, клевера и гречихи. Вопреки правилам зоологической номенклатуры Кюн сменил название *A. dipsaci* на *A. devastatrix*, которое в начале нового столетия было отменено. В период между этими сроками стеблевым нематодам, найденным на других видах растений, присваивались разные названия, например *T. havensteinii* Кюн, 1881 — нематодам из клевера и люцерны, *T. hyacinthi* Prillieux, 1881 — из гиацинта и *T. allii Beijerinck*, 1883 — из лука. Ритзема-Бос [1234—1238] свел эти виды в синоним к *T. devastatrix*. В 1923 г. Бейлис и Добни [45] вновь ввели старое родовое название *Anguillulina*, вследствие чего *T. dipsaci* имел также и это название. Затем Филиппев [347] в 1936 г. включил этот вид в род *Ditylenchus*.

Стеблевая нематода широко распространена в Средней Европе. Кроме того, она встречается в Великобритании, Скандинавии, СССР, Испании, Португалии, Италии, Балканских странах, Турции, Северной Африке, ЮАР, Австралии, США, Канаде, Аргентине и Бразилии. Хотя стеблевая нематода обнаруживается также в тропиках и субтропиках, но она паразит растений преимущественно зоны умеренного климата.

### Вредоносность

Стеблевая нематода может причинять большой вред как полевым культурам, так и садовым растениям. Она считается одним из наиболее опасных видов нематод. Уже 10—20 стеблевых нематод на 1 кг почвы соответствуют среднему заражению почвы, при котором наблюдается вредоносность для лука, а при наличии свыше 20 стеблевых нематод на 1 кг почвы лук не рекомендуют возделывать [746]. Сэйнхорст [1347] указал на возможность вреда для сельдерея, моркови и лука при наличии более 10 нематод на 500 г почвы. Рожь, мангольд и картофель могут сильно поражаться, если на 500 г почвы приходится более 20 стеблевых нематод.

<sup>1</sup> По Гоффарту [435, 436], болезнь ворсовальной шишки была известна еще видному схоласту средневековья Альберту Великому (1193—1280). «Кольчатая болезнь» гиацинтов известна в Голландии с начала XVII в. — Прим. перев.

## Признаки болезни

Признаки, наблюдающиеся у растений при нападении стеблевых нематод, варьируют в зависимости от вида растений. Обычно растения-хозяева реагируют на поражение следующим образом [1345, 1346, 1350]: 1) набуханием или вздутием пораженной ткани после растворения срединной пластинки клеточных стенок и частично вследствие усиленного деления клеток; 2) угнетением роста и деформацией растущих стеблей; 3) образованием побегов из боковых почек и чрезмерным кущением у различных растений (например, у ржи, овса, кукурузы и лука).

Упомянутая в пункте 2 деформация выражается в виде гофрированности, бугристости, изгибания и скручивания листьев и стебля.

Весьма вероятно, что различные выделения нематод служат причиной появления тех или иных признаков. Стеблевые нематоды выделяют ряд ферментов, например пектиназу, протопектиназу, амилазу, инвертазу, хитиназу, а также протеолитические ферменты. Благодаря пектиназе или протопектиназе растворяется содержащая пектин срединная пластинка клеточных стенок, вследствие чего ослабевает соединение клеток и возникают большие межклеточные пространства<sup>1</sup>. Это часто сочетается с появлением бледно-зеленой окраски. Если же в пораженной ткани обнаруживаются нематоды в различных стадиях развития (яйца, личинки, взрослые черви), то растение является хозяином стеблевой нематоды.

Растения, не являющиеся хозяевами, ведут себя различно. В идеальном случае они не подвергаются нападению и не проявляют никаких признаков поражения. Однако часто заражение протекает без размножения нематод. Эти растения устойчивы, причем отличаются различными типами реакций и степени устойчивости — от сверхчувствительности до простой устойчивости [75]. По Сейнхорсту [1345—1347, 1349—1351], возможны следующие реакции.

1. Заражение происходит, но нематоды не размножаются или размножаются очень медленно. Симптомы проявляются очень слабо. Эту реакцию можно наблюдать при поражении устойчивых сортов ржи ржаной расой или при поражении клубней картофеля ржаной или луковой расами.
2. На внедрение нематод растение реагирует некрозами клеток (реакция сверхчувствительности). Развития и размножения нематод не происходит. Это наблюдается при поражении красного и белого клевера и люцерны ржаной, картофельной или луковой расами. Аналогичным образом реагируют устойчивые сорта красного клевера на поражение красноклеверной расой.

<sup>1</sup> В последние годы опытами Кругсберга (1961—1968) установлено, что патологические изменения в тканях растений при поражении стеблевой нематоды возникают не только под действием ферментов, выделяемых паразитом, но и под влиянием глубоких изменений в содержании и составе ауксинов и цитокининов. — *Прим. перев.*

3. После внедрения паразита отмечается сильное угнетение роста и измельчание листьев, но не образуется никаких вздутий. Это наблюдается при поражении гороха ржаной расой. Луковая и картофельная расы вызывают у гороха образование обычных симптомов, т. е. вздутий и угнетения роста.
4. Нематоды не внедряются или внедряются в растения в незначительном количестве. Растворения срединных пластинок и размножения нематод не происходит. Несмотря на это, молодые растения реагируют угнетением роста, образованием вздутий и деформациями, которые носят временный характер. Через несколько недель растения приобретают нормальный вид. Эта реакция наблюдается, например, у льна при заражении ржаной, картофельной или луковой расами или у молочая-солнцегляда (*Euphorbia helioscopia*), который подвергается заражению ржаной расой. Красноклеверная раса не вызывает образования никаких симптомов ни у льна, ни у молочая-солнцегляда.
5. Меньшее поражение происходит, когда вызываются типичные для вида угнетение роста и деформации. Пораженные растения не выздоравливают, например, при поражении желтого люпина ржаной, луковой и картофельной расами. Красноклеверная раса вызывает обычные симптомы.

Следовательно, при определенных обстоятельствах на растениях могут проявляться сильные симптомы болезни, но это еще не говорит о них, как о растениях-хозяевах, в которых нематоды питаются и размножаются. Это необходимо иметь в виду и при возделывании на зараженных площадях чувствительных к паразиту растений, не являющихся его хозяевами, следует опасаться потерь урожая.

Встречающиеся у различных видов растений симптомы часто служат основой для названия болезни, например «кустистость» ржи (или овса, клевера, люцерны и др.), «полегание» табака, гниль головок сахарной свеклы, «червивая гниль» корнеплодов или «кольчатая болезнь» нарциссов, гиацинтов и тюльпанов.

### Морфология паразита

Стеблевые нематоды — очень стройные черви (1—1,6 мм длиной и 40—60 мк шириной). Стиллет со вздутиями, небольшой и тонкий (11—13 мк длиной). Склеротизация головы выражена слабо (рис. 101). Пищевод имеет овальный средний бульбус и отчетливо выраженный задний бульбус. Яичник доходит до высоты основания пищевода. Вульва расположена немно- го дальше четырех пятых длины тела ( $V=80—$



Рис 101. Головной конец *Ditylenchus dipsaci* (увеличено в 600 раз).

—82%). Рудиментарная задняя матка простирается на половину расстояния вульва — анус и приблизительно равна длине хвоста (рис. 102), который оканчивается острым кончиком. На боковом поле имеется четыре линии. Самцы имеют одну гонаду. Бурса начинается перед спикурой и простирается примерно на три четверти длины хвоста.

Яйца в 2—3 раза длиннее диаметра тела (70—100 мк×30—40 мк). Молодые, вылупливающиеся личинки длиной около 0,3 мм. Величина их тела изменяется в соответствии с развитием личинок.

### Развитие и биология

Стеблевые нематоды нападают на стеблевые и листовые части растений, включая луковицы и клубни. Кроме того, они могут обитать в семенах. Корни почти не поражаются.

Нематоды внедряются в растение-хозяина через устьица. В ткани растений происходит развитие и размножение. Одна самка откладывает несколько сот яиц. Яйцекладка начинается уже при температуре 1—5°C, достигая оптимума при 13—18° и прекращается при 36°C [829]. При температуре 15°C на луке первая личиночная стадия развивается за 5—5½ дней, считая с момента яйцекладки [1706], вторая — 2—2½ дня, третья — 3—3½ дня, четвертая — за 4—5 дней. Самцы и самки появляются примерно через 9—11 дней после вылупливания личинки из яичевой оболочки. Самки начинают яйцекладку уже через 3—7 дней после заключительной линьки. Общая продолжительность развития при 15°C составляет 19—23 дня.

Продолжительность жизни самок и самцов в сеянцах лука составляет 45—73 дня [1706]. В течение этого периода самки откладывают по 207—408 яиц, в среднем 8—10 яиц ежедневно за 25—30 дней. В последующие 10 дней яйцекладка снижается до полного прекращения.

В тканях растений следуют одна за другой несколько генераций. Личинки старших возрастов часто выползают из растений, чтобы отыскивать новых хозяев. Скорость передвижения стеблевых нематод относительно велика. По исследованиям Вейшера [1654], они проходят за 3 часа около 10 см.

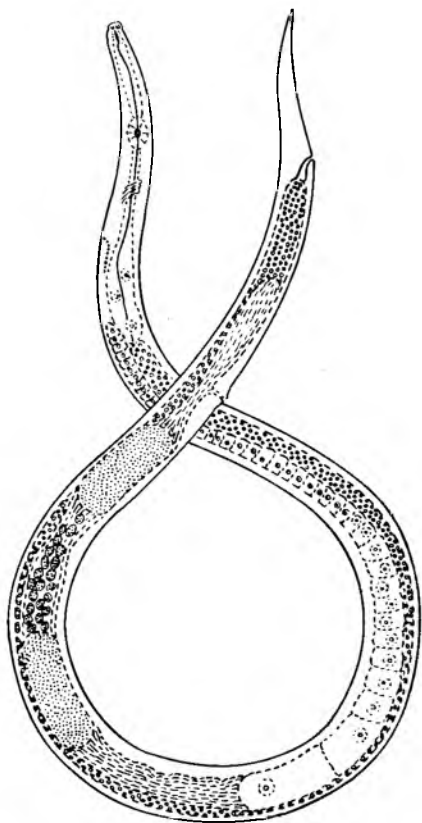


Рис. 102. Самка *Ditylenchus dipsaci* (по Торну).

Если растения-хозяева увядают или погибают, нематоды их покидают. Они могут выживать в почве 12—18 месяцев. При медленном высушивании нематоды впадают в состояние анабиоза, в котором могут находиться долгие годы. Филдинг [345] получил, например, живых личинок *D. dipsaci* из цветочных головок ворсовальной шишки, хранившихся в сухом состоянии 23 года. Температура хранения очень сильно влияет на выживание нематод. Так, при температуре 21°C в помещении через 7 лет погибли все стеблевые нематоды из нарцисса, в то время как при 2—4°C еще 78% были жизнеспособными [80]. Часто нематоды, прежде чем впасть в состояние окоченения от сухости, собираются в больших количествах на поверхности пораженных растений, например на донце луковиц, и видимы невооруженным глазом в виде беловато-серого «нематодного войлока».

Стеблевые нематоды очень устойчивы к холоду. Они без ущерба переносят зимой низкие температуры. По исследованиям Боше и Мак-Кина [82], стеблевые нематоды в преимагинальной стадии выдержали даже обработку температурой —80°C в течение 20 мин.

На распространение стеблевых нематод и величину вреда от них влияет тип почвы. Большинство рас стеблевой нематоды встречаются на тяжелых почвах, например луковая, свекловичная и клеверная расы, тогда как другие расы (ржаная и картофельная) обитают преимущественно на легких почвах. Вредоносность для ржи от паразита велика на песчаных почвах с низким содержанием гумуса и незначительна на песчаных почвах, богатых гумусом [1340].

### Способы расселения и инвазия

Расселение стеблевой нематоды может осуществляться активным передвижением нематод в почве и с растения на растение при сомкнутом травостое или пассивно с приставшими к орудиям при обработке частицами почвы и растений. Пассивное расселение имеет огромное значение при заносе нематод с поля на поле или в другие местности. Оно происходит преимущественно с зараженной почвой, зеленым и высушенным растительным материалом (клеверное сено), корнеплодами, луковицами, семенами, стойловым навозом и т. п.

### Проблема рас

Уже после работы Ритзема-Бос [1234] известно, что популяции стеблевой нематоды из разных видов растений могут различно относиться к выбору растения-хозяина. В последнем десятилетии многочисленными опытами по заражению удалось доказать, что выбор растений-хозяев является очень постоянным. Эти морфологически неразличимые формы называют биологическими расами или штаммами. Исследования показали, что степень специализации разных

рас различна. Наряду со специализированными расами имеются также расы с более широким кругом растений-хозяев. Установление круга растений-хозяев отдельных рас осложняется также тем, что на большом числе растений могут встречаться различные расы. Некоторые авторы считают, что речь идет не о расах одного вида, а о самостоятельных видах или подвидах, которые различаются морфологически. В СССР используются видовые названия *D. allii*, *D. phloxidis*, *D. trifolii* и *D. fragariae* [Кирьянова, 1951, и др.]<sup>1</sup>.

Проведенные в последние годы опыты по скрещиванию различных рас стеблевых нематод отчетливо доказали видовое единство *Ditylenchus dipsaci* [319, 1496—1499, 1649, 1651]. Морфометрические исследования Меглицкого [947] также не выявили различий между флоксовой, гиацинтовой, красноклеверной и земляничной расами, что вызывает сомнения в обоснованности многих видовых названий. Пока не будет доказано наличие отчетливо распознаваемых морфологических различий, надо рассматривать *D. allii* Beijerinck, 1883, *D. phloxidis* Kirjanova, 1951, *D. fragariae* Kirjanova, 1951, *D. trifolii* Skarbilovch, 1957, *D. sonchophila* Kirjanova, 1958 в качестве синонимов *D. dipsaci*.

По имеющимся литературным данным, существует около 20 биологических рас: ржаная, овсяная, красноклеверная, белоклеверная, люцерновая, свекловичная, картофельная, луковая, табачная, бобовая, земляничная, флоксовая, нарциссовая, гиацинтовая, тюльпановая, валериановая, чертополоховая, ворсянковая и подорожниковая, а также встречающаяся па кормовых бобах «гигантская раса»<sup>2</sup> и, вероятно, одна или несколько рас с кормовых трав. Каждая раса имеет своего растения-хозяина, считающегося главным и используемого для наименования расы. Наряду с главным или типичным хозяином многие расы имеют еще несколько дополнительных хозяев, которых можно назвать побочными растениями-хозяевами. Нередко противоречивые данные о принадлежности того или иного вида растений к кругу растений-хозяев определенной расы приводили к тому, что в прошлом, например, различали несколько картофельных рас. После того как Хеслинг [586] доказал гетерогенность широко распространенного вида *D. dipsaci*, всегда следует иметь в виду различные типы его поведения. Штурхан [1497, 1498] пришел к тем же результатам, установив, что причина различий в поведении разных изолятов одной расы заключается в том, что «биологические расы представляют собой смесь биотипов, наличие которых в каждом конкретном случае популяции определяет тип поведения и тем самым спектр хозяев».

Следовательно, мало специализированные расы, например свекловичная, ржаная, земляничная и луковая, могут характеризовать-

<sup>1</sup> В настоящее время систематики СССР отказались от признания отдельных видов стеблевой нематоды. — *Прим. ред.*

<sup>2</sup> Штурхан (1970) показал, что «гигантская раса» является полиплоидной и не скрещивается с обычными формами *D. dipsaci*, поэтому она, возможно, является самостоятельным видом. — *Прим. перев.*

ся различным поведением разных изолятов. Гетерогенность какой-либо расы при частом возделывании определенного культурного растения может способствовать преобладанию таких биотипов популяции, которые могут развиваться на этом растении. В другом изоляте из области с иным типом возделывания это развитие может идти иначе. При этом происходит не приспособление к растению, а сдвиг в составе биотипов в пределе расы. Отношение к растениям-хозяевам генетически обусловлено [1496]. Путем скрещиваний между представителями различных рас можно получить генетические изменения и новые комбинации признаков. Опыты Эрикссона [319] и Штурхана [1499] по скрещиванию подтвердили это.

Однако в опытах по скрещиванию у Эрикссона [319] потомство от комбинации высокоспециализированных люцерновой × красноклеверной расы могло поражать оба вида растений, т. е. узкая специализация утрачивалась, а Штурхану не удалось выявить большой многоядности гибридной популяции. Если гибриды от скрещивания двух различных рас занимают промежуточное положение в отношении растений-хозяев, то возможно постоянное возникновение в природе новых рас, хотя и сравнительно незначительное. Это происходит по двум причинам: 1) численно ничтожное размножение гибридов в сравнении с их родительскими расами; 2) возможность повторного возвратного скрещивания фертильных гибридов с родительскими расами.

Вероятность возвратных скрещиваний и незначительная способность гибридов к размножению могут объяснять относительное «постоянство» рас. Принципиальная возможность возникновения новых рас тем не менее остается.

### **Болезни культурных растений, вызываемые стеблевой нематодой (*Ditylenchus dipsaci* Kühn)**

Поскольку вопрос о расах является проблематичным, то в последующем целесообразно описывать не отдельные определенные расы, а болезни важнейших культурных растений, вызываемые стеблевой нематодой. Признаки болезней в большинстве случаев вызываются соответствующими обособленными расами, например ржаной, красноклеверной, табачной, люцерновой, луковой и др. Однако возможно, что одинаковые симптомы на одном и том же растении будут вызываться различными расами. Так, симптомы стеблевой болезни у овса вызываются как ржаной расой, так и специализированной овсяной расой.

#### *Дитиленхоз (стеблевая болезнь) ржи*

Болезнь была описана Шверцем [1336]. Она распространена преимущественно в Средней Европе, но встречается также в Великобритании, Скандинавии и отмечены случаи в СССР. Болезнь



Рис. 103. Стеблевая болезнь (дителиенхоз) ржи.

особенно характерна для озимой ржи, яровая рожь поражается меньше. Однако на овсе болезнь может быть типичной. Легкие, бедные гумусом почвы способствуют поражению. Вредоносность проявляется там, где 25—50% пашни регулярно занимается рожью [771]. Первые симптомы могут наблюдаться уже в ноябре, но наиболее ярко они проявляются весной. В посеве пораженные растения расположены гнездами и характеризуются резким отставанием в росте и сильным кущением. Основания побегов вздуваются луковичеобразно, края листьев закручены волнообразно или сильно деформированы (рис. 103). Растения часто не выколашиваются и преждевременно отмирают. В развившихся колосьях образуются щуплые зерна или они бесплодны. Потери зерна и соломы довольно значительны.

Перед созреванием большинство нематод выходят из пораженных растений в почву. Оставшиеся могут годами сохранять жизнеспособность в соломе, которая становится источником заноса инвазии. При недостаточном контроле за стойловым навозом занос возможен и с этим удобрением.

Ржаная раса стеблевой нематоды характеризуется невысокой специализацией. Кроме сортов ржи, ею в сильной степени поражаются овес, кукуруза и рапс, сурепица, лен, конопля, горох, розовый и белый клевер, кормовые бобы, люцерна хмелевидная, донник, фацелия, табак, французский райграс и др. [773, 779].

Из сорняков к числу растений-хозяев относятся метлица полевая, гречишка вьюнковая, горец почечуйный, мокрица, пикульник обыкновенный, подмаренник цепкий и галинсога.

Борьбу в основном проводят с помощью севооборотов. На зараженных площадях ни в коем случае озимая рожь не должна возделываться по озимой ржи или овсу. Благоприятными пред-



шественниками являются ячмень, пшеница, люцерна, люпины, эспарцет, лядвенец рогатый, белая горчица и брюква; пригодны белый клевер, люцерна хмелевидная и картофель, которые лишь иногда слабо поражаются.

Рекомендуется внесение хорошо перепревшего навоза и зеленое удобрение [419]. Благоприятное действие может оказать внесение извести или цианамиды кальция. У слабо пораженных растений можно снизить вред путем подкормки их в начале колошения. Важнейшим защитным мероприятием является борьба с сорняками.

### *Дитиленхоз (стеблевая болезнь) овса*

Стеблевая болезнь овса, которую наблюдал еще Шверц [1326], вызывается либо ржаной, либо специализированной овсяной расой. Первая встречается преимущественно в ГДР и ФРГ, последняя — в Великобритании.

Как и у ржи, наблюдается обильное кущение, луковицеобразные вздутия оснований побегов, слабое выметывание или его отсутствие и деформация листьев. Цветочные зачатки чахлые, зерно почти не образуется. Растения, перенесшие заболевание, созревают позднее, поэтому во время уборки очаги поражения выделяются зеленой окраской [1244].

Нематоды могут длительное время выживать под цветочными чешуями, но риск переноса нематод с посевным материалом незначителен по сравнению с другими возможностями распространения. К растениям-хозяевам овсяной расы, помимо овса, относятся рожь, многоукосный райграс, ежа сборная, земляника, лук, ревен, пастернак, ноготки, ворсовальная шишка и различные широко распространенные сорняки (мокрица, подмаренник, очный цвет). Не поражаются пшеница, ячмень, клевер, картофель и сурепица.

Для борьбы с болезнью Робертсон [1244] рекомендует высевать овес через 4, а лучше через 6 лет. В течение этого периода не следует возделывать и другие поражаемые культуры. Важно уничтожать сорняки, являющиеся хозяевами. При слабом поражении рекомендуется дополнительное удобрение азотом.

Некоторые сорта озимого овса устойчивы к стеблевой нематоды, но дают невысокий урожай, так что их возделывание можно рекомендовать лишь в исключительных случаях.

### *Дитиленхоз (стеблевая болезнь) кукурузы*

У кукурузы также отмечают сильное угнетение роста и потери урожая от стеблевой нематоды. Такие случаи неоднократно отмечались за последние годы в округе Потсдам. Здесь нет особой кукурузной расы, а вред наносили ржаная или свекловичная расы. На легких почвах встречается преимущественно ржаная раса, на тяжелых — свекловичная.

Признаки поражения такие же, как у ржи и овса. Кроме сильного кушения, отмечается утолщение молодых побегов с одновременным укорачиванием междоузлий, благодаря чему растения как бы прижаты к земле. Листья гофрированные и штопорообразно скручены. Более крупные растения часто полегают, так как стебли у основания полые, а ткань выше по стеблю рыхлая. Образование початков сильно подавляется. При слабом поражении и благоприятной погоде вредоносность в значительной степени снижается. Несмотря на это, растения еще могут содержать значительные количества нематод, что представляет опасность для возделывания последующих восприимчивых культур. Нельзя также возделывать кукурузу после других поражаемых культур. Следует применять и другие необходимые мероприятия, рекомендуемые против дитиленхоза ржи и гнили головок свеклы.

### *Дитиленхоз (стеблевая болезнь) клевера*

Дитиленхоз клевера можно обнаружить преимущественно в районах с прохладным, влажным климатом (северные районы ГДР и ФРГ, Скандинавия, СССР, Великобритания, Новая Зеландия и северо-запад США) и на лучших почвах. В Баварии основная область поражения приурочена к зоне, где количество выпадающих осадков составляет 700—800 мм. Для этой зоны характерно и более интенсивное возделывание клевера [76]. Вопрос о составе рас еще не выяснен. По имеющимся наблюдениям, на красном и белом клевере встречаются разные расы. Различные изоляты красноклеверной расы поражают также розовый клевер, но вредоносность не бывает значительной. В США красноклеверная раса переходит также на фацелию и землянику. Наиболее восприимчивыми растениями являются также райграсс многоукосный и вика посевная [199]. Белый клевер красноклеверной расой практически не поражается [54]. Признаки болезни проявляются большей частью очагами. В центре очага растения нередко уже отмирают, тогда как к краям симптомы ослабевают. Рост пораженных растений клевера в высоту сильно угнетается, основания побегов вздуваются луковичеобразно, прилистники утолщаются, сморщиваются, светлеют, жилки утолщаются. Вегетативные почки превращаются в галлы, они часто совсем не распускаются или образуют хилые побеги, которые могут быть сильно искривленными. Цветочные головки также могут превращаться в галлы и деформироваться, в них нередко можно встретить более 5000 нематод [199]. Признаки болезни наиболее отчетливо проявляются на отаве после первого укоса.

У белого клевера, поражаемого особой расой, признаки болезни несколько отличаются от красного клевера. Столоны укорачиваются и булавоподобно вздуваются, побеги располагаются пучками. Пораженные части бурют летом или осенью. На цветоносах чуть ниже головок образуются вздутия. Черешки листьев укорачиваются и искривляются. Осевые листочки укорачиваются и вздуваются.

Наиболее сильно признаки поражения проявляются у молодых растений. Более взрослые, хорошо развитые растения белого клевера поражаются слабо [76].

Розовый клевер может подвергаться нападению красноклеверной, ржаной и свекловичной рас, вызывающих сходные симптомы. По чувствительности к нематоду он занимает промежуточное положение между красным и белым клевером [419].

У инкарнатного клевера признаки болезни очень похожи на симптомы у красного клевера. Красноклеверная раса не поражает инкарнатного клевера, так что вопрос об участвующей здесь расе остается в настоящее время невыясненным [54].

Круг хозяев клеверных рас выяснен еще не полностью, их специализация очень высока. Люцерна посевная и хмелевидная, донник и лядвенец рогатый не относятся к числу растений-хозяев красно- и белоклеверной расы. Язвенник сильно поражается красноклеверной расой, эспарцет — слабо [504]. Та же раса может встречаться на сорняках *Rumex crispus* L., *Cerastium arvense* L., *Geranium molle* L. и *Ranunculus acer* L. [504].

Нематоды расселяются с зараженной почвой, пораженными частями растений, зеленым кормом, сеном и остатками корма, заносятся на пашню с навозом, если последний неправильно хранился. Для уничтожения нематод необходимо, чтобы остатки корма находились в навозе не меньше месяца. Расселение может происходить и с неочищенным посевным материалом. В поле распространение может происходить со стекающими дождевыми водами, орудиями для обработки и др.

При сильном проявлении дитиленхоза клеверов следует прекратить возделывание поражаемых растений на несколько лет, не проводить подсева клеверов к зерновым. Сорняки, которые могут служить промежуточными хозяевами, нужно тщательно уничтожать.

Химическая борьба со стеблевыми нематодами в ранних стадиях развития красного клевера, хотя и возможна с помощью немафоса (цинофос) или терракура Р (фенсульфотион), но сомнительна из-за остаточных количеств этих препаратов [1620].

В Скандинавии для производственного возделывания имеются устойчивые сорта красного клевера, например Ульва, Гермес, Резистента и Меркур. Кроме того, рекомендуется возделывать персидский (*Trifolium resupinatum* L.) и александрийский клевер (*T. alexandrinum* L.), которые слабо или совсем не поражаются стеблевой нематодой.

### Дитиленхоз (стеблевая болезнь) люцерны

Дитиленхоз люцерны первоначально был приписан Кюном [805] виду *Tylenchus havensteinii*, который Ритзема-Бос [1234] синонимизировал с *D. dipsaci* (*T. devastatrix*). Ареал люцерновой нематоды охватывает почти все части света. Она выявлена в ГДР, ФРГ, Да-

нии, Швеции, Голландии, Великобритании, Франции, ЧССР, СССР<sup>1</sup>, Венгрии, Болгарии, США, Канаде, Аргентине, Бразилии, ЮАР и Австралии (Новый Южный Уэльс). Это весьма специализированная раса, которая, помимо люцерны, поражает розовый клевер, донник и эспарцет [93]. Из сорняков в качестве растений-хозяев люцерновой расы установлены купырь (*Anthriscus silvestris* [L.] Hoffm.), мокрица (*Stellaria media* L.), сердечник (*Cardamine pratensis* L.), василек (*Centaurea cyanus* L.) и подорожник (*Plantago major* L.) [92, 1677; Бингефох, личное сообщение, 1964].

Первые очаги, очень небольшие, можно наблюдать весной на следующий год после посева. За год очаги значительно расширяются, при этом часто теряется их округлая форма. На наклонных или невыровненных участках нематоды могут распространяться с поверхностными водами и образовывать благодаря этому длинные узкие зоны поражения.

У пораженных растений побеги укорочены, у основания утолщены в 4 раза по сравнению с нормальными. Позднее побеги становятся бурыми и ломкими. Побеги имеют расположенные в форме розеток вздутые почки-галлы.

Вредоносность нематоды особенно заметна во влажные прохладные годы. При продолжительной сухой погоде поражение не проявляется, так как для перемещения нематод необходима пленочная влага в порах почвы и на растениях.

Нематоды способны переносить возбудителя бактериального рака люцерны (*Corynebacterium insidiosum*) и благоприятствуют появлению этой болезни.

В целях борьбы исключают на 8—10 лет возделывание люцерны и розового клевера. Благоприятными для севооборота культурами являются сахарная свекла, картофель, зерновые и кукуруза. Отдельные очаги поражения следует уничтожать при проведении работ по уходу за растениями и косьбе. Более сильно пораженный травостой нужно перепахивать.

Для предотвращения разноса нематод с посевным материалом семена с больных посевов необходимо обеззараживать путем fumигации метилбромидом. При температуре 20°C эффективна концентрация 800 мг час/л для уничтожения всех стадий стеблевой нематоды, при 15°C и ниже рекомендуется дозу обработки повышать до 1400 мг час/л [512]. Кроме того, для обеззараживания семенного материала можно применять форат. В крайнем случае можно провести обработку горячей водой (15 мин при 48°C). Импортируемый семенной материал следует проверять на зараженность нематодами. В США в широких масштабах выращиваются устойчивые сорта люцерны.

---

<sup>1</sup> О распространении этой расы в СССР имеются лишь отрывочные сообщения, они заслуживают большого внимания, так как ряд американских устойчивых к нематоде сортов люцерны выведен из семян, собранных близ Ашхабада. — Прим. перев.

## Дитиленхоз (червивая гниль) свеклы

В последние годы во все больших размерах в различных европейских странах (Голландия, Бельгия, ФРГ, Швейцария) обнаруживается свекловичная раса стеблевой нематоды, называемая нематодой головки свеклы. В ГДР (Тюрингия и Мекленбург) в последние годы также наблюдались случаи поражения [342]. Кроме того, стеблевая нематода свеклы встречается в ЧССР, Польше, СССР и США.

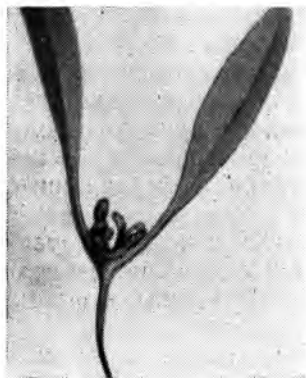


Рис. 104. Поражение стеблевой нематодой молодого растения сахарной свеклы.

У молодых растений при поражении образуются вздутия на подсемядольном колене и деформируются самые молодые листочки (рис. 104). У более взрослых растений признаки болезни появляются на корнеплодах. На головке корнеплода в конце августа можно наблюдать струпьевидные некротические зоны или трещины. Разложение ткани в результате поражения простирается глубоко в корнеплод (рис. 105). Несмотря на эти тяжелые повреждения, растения еще долго сохраняют свежую зеленую листву, так как система сосудистых пучков не затрагивается и продолжается поступление воды и питательных веществ к листьям. При высокой влажности почвы или воздуха на корнеплоде часто образуются крупные пустулы, облегчающие диагноз поражения [448].

Кормовая свекла поражается сильнее, чем сахарная. Нематоды держатся на границе здоровой и пораженной ткани. Лёхер [862] насчитал на 1 г ткани 980 нематод и 1050 яиц.

Потери урожая свеклы от стеблевой нематоды велики. В Швейцарии в основной зоне поражения потери составляют от 10 до 50% [516]. В южных районах ГДР и ФРГ в 1958 г. в разных местах установлены потери урожая до 200 ц/га [334]. Кроме потерь урожая, в сахарной свекле снижается содержание сахара и сухого вещества и возрастает содержание побочных, нежелательных для производства сахара продуктов (зола, азот). У кормовой свеклы содержание сухого вещества, сахара и протеина может сни-



Рис. 105. Продольный разрез корнеплода сахарной свеклы, пораженного *Ditylenchus dipsaci*.

жаться иногда на 40—50% [432]. При хранении в буртах пораженной свеклы развивается гниль головок корнеплодов.

Наиболее сильно инвазия происходит весной, летом она ослабевает. Лишь в сентябре вновь наблюдается усиливающаяся миграция нематод в растения свеклы. Этот ритм может нарушаться в годы с дождливым летом [516].

Свекловичная раса *D. dipsaci* имеет обширный круг растений-хозяев. Кроме сахарной и кормовой свеклы, поражаются столовая свекла, мангольд, овес, кукуруза, подсолнечник, лук, морковь, гречиха, кормовые бобы, а иногда также горох, фасоль, огурцы, шпинат, вика, рапс, табак, люпин, розовый клевер и др. [299, 516, 771, 863]. Найдено много растений-хозяев среди сорняков (см. стр. 92).

Для борьбы со стеблевой нематодой свеклы рекомендуется исключать время от времени возделывание кормовой и сахарной свеклы, овса, ржи, моркови, подсолнечника и лука. Целесообразно возделывать пшеницу, ячмень, красный клевер, капусту, брюкву и картофель, которые не поражаются или поражаются редко и слабо. Необходимо уничтожать сорняки (мокрица, дикая редька, полевая горчица, подмаренник, овсюг, крестовник обыкновенный), которые служат растениями-хозяевами. Больные корнеплоды должны быть убраны и уничтожены. Скармливание их скоту может способствовать распространению нематод, так как они с остатками корма попадают на подстилку и в навоз, а оттуда при неправильном хранении навоза — на пашню. Лишь при четырехмесячном хранении навоза в штабелях нематоды погибают [862]. На зараженных площадях можно получать относительно здоровые корнеплоды кормовой свеклы, если выращивать рассаду на не зараженных нематодой участках, а позднее высаживать на зараженное поле. Этот способ рекомендуется для зараженных районов.

Устойчивых сортов свеклы, очевидно, нет. Все испытанные до сих пор сорта кормовой и сахарной свеклы сильно поражаются. Дикие формы *B. patellaris*, *B. webbiana* и *B. procumbens* также поражаются, поэтому перспективы селекции на устойчивость невелики [447].

В последние годы достигнуты успехи в борьбе со стеблевой нематодой свеклы с помощью химических средств.

### *Дитиленхоз картофеля (D. dipsaci. — Ред.)*

Распространение стеблевой нематоды на картофеле в настоящее время еще не решенная проблема. Кванье [1168] наблюдал, что многоядная картофельная раса нападала на большое количество растений, в том числе на рожь, овес, лук, гречиху, кормовую свеклу, землянику, горох, кормовые бобы, красный клевер и табак. Сейнхорст [1348] исследовал две картофельные расы, которые, помимо картофеля, поражали горох, лук и рожь, но не поражали красный и белый клевер, люцерну, нарциссы, гиацинты и тюльпаны



Рис. 106. Деформация проростка картофеля, пораженного *Ditylenchus dipsaci*.

(см. стр. 282). Картофель нередко может поражаться и другими расами, например, ржаной и луковой. Симптомами поражения надземных органов являются угнетение роста, мелкие, сморщенные или закрученные книзу листья, утолщения на черешках листьев и каллюсоподобные разрастания (рис. 106).

На клубнях образуются струпевидные пятна с растрескавшейся кожей, под которой ткань разрушается конусообразно. Нередко поражается более половины вновь образовавшихся клубней. Хотя поражение носит локальный характер и незначительно, но в отдельные годы оно может быть более сильным. При последующем заражении грибом *Phoma solanicola* (его появлению, очевидно, способствует *D. dipsaci*) потери урожая могут превышать 50% [601].

Борьба осуществляется путем отбора и быстрее использования больных клубней, смены посадочного материала и уничтожения растительных остатков.

### Дитиленхоз лука

Луковая раса стеблевой нематоды причиняет большой ущерб культуре лука во многих странах (Бельгия, ГДР, ФРГ, Голландия, Великобритания, Ирландия, Швейцария, Польша, ЧССР, СССР и США). В ГДР луковая раса особенно распространена в округах Магдебург, Галле и Эрфурт.

У пораженных растений листья ненормально утолщены и искривлены, дрябло свисают и позднее желтеют (рис. 107). При более сильном поражении всходы погибают до достижения стадии двух листочков. В луковичах внутренние чешуи чаще поражаются сильнее наружных, которые часто разрываются<sup>1</sup>. Позднее луковичи размягчаются и загнивают.

У растений чеснока на листьях не наблюдается никаких искривлений и утолщений, но они желтеют и отмирают. Эти симптомы поражения можно легко спутать с признаками повреждения луковой мухой [1040]. Пораженные луковичи чеснока становятся рыхлыми<sup>2</sup> и не используются для размножения, даже если они хорошо перенесут зимнее хранение, так как образующиеся из них растения большей частью погибают в течение вегетационного периода.

<sup>1</sup> Особенно характерно растрескивание донца на 2—4 части. — Прим. ред.

<sup>2</sup> Дольки лукович (зубки) отстают от донца. — Прим. ред.



Рис. 107. Лук, пораженный стеблевой нематодой.

Луковая нематода встречается преимущественно на тяжелых почвах. Растения лука наиболее чувствительны в первой стадии развития. Вредоносность проявляется сильнее, когда высокая активность нематод в этой фазе развития совпадает с обильными осадками или высокой влажностью почвы [1039].

Можно ожидать большой вредоносности при 10 или больше стеблевых нематод на 500 г (около 400 см<sup>3</sup>) почвы [1039].

Круг растений-хозяев луковой расы выявлен не очень точно. К числу лучших растений-хозяев, помимо луковичных, принадлежат еще горох и фасоль. О пригодности других видов растений взгляды расходятся. Сейнхорст [1350] в Голландии относит к числу растений-хозяев также рожь, овес, картофель, сахарную свеклу и мангольд, в СССР и США эти культуры не поражаются [303, 737]. В США в качестве отличных хозяев установлены лук, горох, фасоль и соя, томаты, а капуста, шпинат, сельдерей, морковь, пастернак и петрушка указываются как плохие растения-хозяева [303]. К не поражаемым растениям Эдвардс и Тейлор относят овес, рожь, кукурузу, сахарную свеклу, красный клевер, люцерну и салат.

В ГДР к числу растений-хозяев луковой расы, кроме наиболее поражаемых лука, чеснока и гороха, причисляют еще морковь, фасоль, сельдерей, шпинат, горчицу, томат, скорцонеру, лен, а также декоративные растения (астру, василек, гвоздику турецкую, хризантему килеватую, наперстянку пурпурную, *Helleborus niger* L., настурцию большую, цинию изящную) [374, 1039].

К числу растений-хозяев луковой расы не относятся белый клевер, люцерна, просо, брюква, кукуруза, огурцы, салат, рапс, эспарцет, нарцисс, гиацинт и др. [374, 737, 1039, 1138, 1350]. Вероятно, к нехозяевам могут быть причислены пшеница, ячмень, овес и рожь; две последние культуры являются плохими хозяевами.



Положение усложняется еще тем, что лук может поражаться также другими расами, например ржаной, картофельной, нарциссовой и ворсянковой.

Борьба с луковой расой осуществляется путем исключения в севообороте возделывания луковичных растений, гороха, моркови и фасоли, а также других растений-хозяев, по крайней мере на одну ротацию. Возделывание ржи, овса, капусты не совсем желательно, так как иногда они могут поражаться. Без сомнений могут выращиваться пшеница, ячмень, кукуруза, рапс, белый и красный клевер, люцерна и салат. Необходима тщательная борьба с сорняками, так как нематоды могут размножаться в некоторых часто встречающихся сорняках, например в мокрице, подмареннике, спорыше, гречишке выюнковой. Больные растения и их остатки следует собирать и уничтожать. Это относится также к луковицам, остающимся на следующий год на зараженных площадях.

Незначительный процент нематод перемещается в семена, и при определенных обстоятельствах семенной материал рекомендуется обеззараживать метилбромидом (30 г метилбромид на 1 м<sup>3</sup> в течение 20 час.). Зубки чеснока также обеззараживают с помощью фумигации метилбромидом (15 г метилбромид на 1 м<sup>3</sup> в течение 8 час.) перед осенней посадкой. Путем вымачивания при 24°C в воде с добавкой 0,5% формалина с последующей обработкой горячей водой (с добавлением 0,5% формалина в течение 20 мин. при 49°C) можно искоренить нематод [837]. Эффективным оказалось погружение зубков чеснока перед высадкой в известково-серный отвар или в раствор полибарита (1—4%) [659]. Кроме того, пораженные зубки чеснока можно освобождать от нематод многодневным вымачиванием в холодной воде (см. стр. 115). Химическое обеззараживание почвы возможно, но решающее значение для внесения препаратов имеют экономические соображения. Фосфор-органические соединения типа метасистокса оказались неэффективными [102]. Были достигнуты хорошие результаты при внесении в рядки 4,5 г немафоса (цинофос) на 1 погонный метр [1090].

### *Дитиленхоз (полегание) табака*

Вызываемая табачной расой стеблевой нематоды болезнь полегания табака впервые была отмечена и описана в Голландии в 1917 г. В 1943 г. Котте [768] наблюдал болезнь в эльзасской зоне возделывания табака, а Тилл [1549] установил ее в Бадене, где в одной общине близ Оффенбурга был заражен почти весь посев. Болезнь встречается, кроме того, в Италии и СССР. Она проявляется обычно в годы с прохладным и влажным летом, и тогда в зонах возделывания табака хозяйства несут большие потери.

Признаками болезни наряду с очаговым угнетением роста являются пузыре- или мозолевидные галлы на основании стебля. Первоначально желтоватые, позднее темноокрашенные крупные галлы,

величиной 5—20 мм, простираются по стеблю до высоты 60 см. Пораженная ткань стебля загнивает, вследствие чего прерывается сокодвижение. Из-за распространения гнили на одревесневшие части стебля прочность растений снижается и они ломаются при сильном ветре. Листья у пораженных растений мелкие и узкие. На листовых пластинках возникают желтовато-зеленые, заметно ограниченные жилками пятна, которые на ощупь толще и жестче нормальной ткани. Позднее листья желтеют, но без проявления признаков скручивания. Нижние листья засыхают и опадают. Нематод легче всего обнаружить в галлах у основания стебля и в пятнах на листьях.

Для борьбы с болезнью табак необходимо выращивать в севообороте. В связи с узкой специализацией табачной расы можно возделывать клевер, картофель, рожь и свеклу. Иногда табак могут поражать и другие расы, например луковая [374]. Но в этом случае вредоносность проявляется не столь резко. Другие защитные мероприятия — уничтожение пораженных остатков урожая, обеззараживание рассадников и ранняя обработка растений фосфорорганическими соединениями. В опытах Тилла [1549] удалось, например, при поливе 0,1%-ным препаратом E 605 forte (паратрион) в дозе 100 см<sup>3</sup> на растение через 1—2 недели после посадки снизить поражение растений с 72—100 до 4—7%.

#### *Дитиленхоз конских бобов*

Пораженные растения отстают в росте, достигая лишь 30 см высоты. Стебли у основания утолщаются, часто скручиваются, искривляются, и сердцевина буреет. Ткань становится хрупкой, поэтому растения легко ломаются. Листья мелкие, часто с некротическими пятнами по средней жилке. Цветение недружное. Если растения преждевременно не отмирают, то образуются мелкие уродливые стручки [419], в которых поражаются семена. В семенах под кожурой образуются некрозы, из-за чего снижаются их качество и всхожесть [257].

Наряду со специализированной расой конских бобов на этом виде растений также могут паразитировать свекловичная, ржаная и овсяная расы. Гуди [500] сообщил о наличии гигантской расы на кормовых бобах, способной в слабой степени поражать горох, сою и эспарцет. Диркс и Клевитц [256] исследовали круг растений-хозяев другой специализированной на конских бобах расы и установили, что она сильно поражает еще пикульник ладанниковый.

Борьба заключается в удалении с поля пораженных растений, а из севооборота — возделывания бобов на несколько лет и уничтожения сорняков, особенно пикульника ладанникового, подмаренника и мокрицы. Не следует также использовать семена с пораженных посевов, так как возможен разнос нематод с семенным материалом.

## *Дитиленхоз кормовых злаковых трав*

Стеблевая нематода может быть обнаружена с вредоносностью на следующих кормовых злаковых травах: райграсе французском, еже сборной, тимофеевке луговой, райграсе итальянском, райграсе многолетнем, овсянице красной, душистом колоске, а также на однолетнем и обыкновенном мятлике. В ГДР и ФРГ чаще всего поражается, очевидно, райграс французский. Наблюдаются посинение и ломкость стебля. Растения остаются низкими, часто не выколашиваются. Соцветие состоит из уродливых и пустых колосков (белоколосица). Нематоды могут быть обнаружены в надземных частях растений только до выколашивания. Позднее они мигрируют в почву [1002, 1003].

У райграсов наряду с угнетением роста и более сильным кушением наблюдается красноватая окраска побега, что придает травостой различимый уже издали красноватый оттенок [419].

У остальных кормовых трав наблюдаются угнетение роста, сильное кушение, слабое колошение и стеблеобразование, вздутия основания стебля, легкое скручивание листьев и иногда хлоротичная окраска. До сих пор пока еще неясен вопрос о расах, участвующих в поражении кормовых злаковых трав. Возможно, его могут вызывать ржаная и овсяная расы, а также раса, специализированная на злаковых травах.

Борьба заключается в прекращении возделывания злаковых трав и в зависимости от обстоятельств овса и ржи.

## *Дитиленхоз овощных культур*

У пораженной моркови наблюдаются вздутия оснований черешков листьев, растрескивание и побурение головки корнеплода, которая легко отрывается при уборке. Стебель иногда скручивается и изгибается, корнеплоды остаются мелкими, и урожай заметно снижается. Предполагают, что на моркови встречается несколько рас нематоды (свекловичная, луковая и, возможно, морковная?). В опытах Гуди и Брауна [481] популяция с моркови поражала сельдерей, горох, конские бобы, овес и картофель; не поразились клевер, люцерна, сахарная свекла, мангольд, фасоль, пастернак и петрушка.

У пораженных растений сельдерея появляются вздутия черешков листьев, пожелтение, иногда угнетение роста. Поражение распространяется на корнеплоды, на которых возникают некрозы, превращающиеся в глубоко проникающую гниль. Сильную вредоносность наблюдали Гоффарт [424] и Шталь [1433].

У пораженных растений фасоли утолщается основание стебля до высоты первого узла листьев, побеги бурют и растрескиваются вдоль. Листья деформируются. На стручках в более поздней стадии обнаруживаются местами бурая гниль. Характерна чрезвычайная ломкость, уже при слабом прикосновении растения переламываются.

ся. Поражения, вероятно, вызывают свекловичная или луковая расы.

Пораженные растения томата угнетены, стебель и черешки листьев рыхлые, вздутые (рис. 108). В ГДР поражение вызывается луковой расой [374]. Наблюдается ли это в других странах, например в СССР, США и Англии, необходимо исследовать подробнее. Кирьянова [737] поражение томата приписывает луковой расе, Свешникова [1511] и Петрова [1138] не установили поражения этой расой<sup>1</sup>.

У гороха задерживается рост усиков. Растения угнетенные, с коротким, утолщенным стеблем, скрученными листьями. Цветение недружное. Стебель часто окрашивается в бурый или черный цвет [419]. Горох поражается преимущественно луковой, но, возможно, и другими расами.

В целях борьбы пораженные культурные и сорные растения-хозяева (мокрица, пикульник и др.) сжигают и соблюдают севооборот, избегая возделывания бобов и лука.

Пораженные стеблевой нематодой растения огурцов низкорослые с наростами на основании стеблей и ненормальным ветвлением. В пораженных местах ткань начинает гнить, и растения гибнут. Вред наносит в основном свекловичная раса.



Рис. 108. Поражение томата стеблевой нематодой.

### *Дитиленхоз земляники*

Сообщения о поражении земляники стеблевой нематодой имеются из ГДР, ФРГ, Великобритании, Голландии, Швеции, Польши, СССР, США и Канады<sup>2</sup>. Особенно благоприятствуют болезни холодные, влажные климатические условия.

Поражение растений нематодами заметно по угнетению роста, утолщениям на черешках листьев, цветоносах и на жилках листьев. Листья хрупкие, сморщенные и утолщенные. На нижней стороне листа часто встречается морщинистый узор [285]. Вследствие укорачивания цветоноса цветы сидят розетковидно, потери урожая часто свыше 50% [285].

Симптомы поражения проявляются преимущественно весной и осенью. Летом из-за более быстрого роста листьев они в значительной степени маскируются.

В опытах Дж. Б. Гуди [465] с популяциями нематоды из овса,

<sup>1</sup> Метлицкий (1967) успешно заражал томаты земляничной расой при посеве в зараженную почву, но не при высадке рассадой. — *Прим. перев.*

<sup>2</sup> Поражение земляники наблюдается также в Дании, Франции и Италии. — *Прим. перев.*

лука, красного клевера, ржи, нарциссов и ворсовальной шишки все популяции оказались патогенными. По Метлицкому [947], в СССР встречается специализированная земляничная раса, которая также способна поражать горох, лук, огурцы, томаты, гречиху, многолетний люпин и многие другие растения.

Наиболее простыми мерами борьбы являются уничтожение больных растений и прекращение возделывания земляники. Путем тщательного обеззараживания почвы и использования здорового посадочного материала можно освободиться от заражения. Химическая борьба путем опрыскивания проблематична. Снижение поражения с помощью фосфорорганических соединений возможно, но большей частью не дает полного уничтожения. При применении химических средств необходимо соблюдать меры предосторожности. В СССР разработан следующий метод обработки горячей водой. Растения земляники выбирают из почвы поздно осенью (ноябрь, декабрь), отмывают, связывают в пучки, пересыпают ТМТД и хранят в полиэтиленовых мешках при  $0 \pm 1^\circ\text{C}$  в холодильнике. В конце марта их подвергают обработке горячей водой (15 мин при  $48^\circ\text{C}$ ), затем погружают в холодную воду и высаживают в теплицу. Позднее их пересаживают в открытый грунт. Свыше 80% растений переносят обработку [947, 948].

### Дитиленхозы декоративных растений

Стеблевая нематода наносит поражение многим декоративным растениям. Наиболее известны заболевания флокса, нарциссов, гиацинта, гортензий и тюльпанов. Какие расы нематоды встречаются на декоративных, еще до конца не выяснено. По меньшей мере существует четыре расы: флоксовая, гиацинтовая, нарциссовая и тюльпановая.



Рис. 109. Поражение флокса стеблевой нематодой.

На флоксах поражение стеблевой нематодой проявляется укорачиванием и утолщением побегов, бросающейся в глаза редукцией листьев до усиков или нитевидности, а также курчавостью и скручиванием (рис. 109). Стебли, особенно более старые, часто растрескиваются вдоль, становятся ломкими и рыхлыми внутри. Цветение слабое или отсутствует. Пораженные растения преждевременно отмирают.

Кроме флоксов, той же расой могут поражаться *Dianthus barbatus* L., *Campanula persicifolia* L., *Schizanthus wisetonensis* Low., *Collomia coccinea* Lehm., *Primula rosea* Royle и различные виды *Oenothera*.

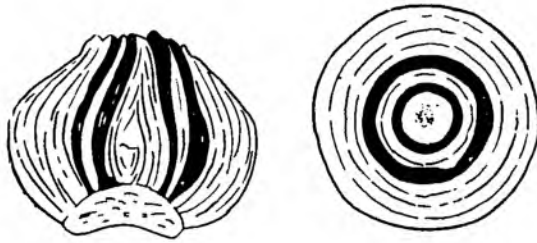


Рис. 110. Кольчатая болезнь на луковицах цветочных (схема).

Борьба осуществляется путем уничтожения пораженных растений, обеззараживания почвы рассадников, использования свободных от заражения стеблевых или корневых черенков. Если нет здоровых черенков, то зараженные (в состоянии покоя) можно освободить от нематод обработкой горячей водой (30 мин. при 40°C) <sup>1</sup>. При этом к воде следует добавить 0,03% паратиона или метилпаратиона. Путем повторных опрыскиваний образующихся побегов фосфорорганическими соединениями часто можно предотвратить вред от нематоды.

У нарциссов стеблевой нематодой вызывается так называемая «кольчатая болезнь». Некоторые чешуи серовато-бурого цвета на поперечном разрезе луковицы видны в форме колец (рис. 110). Во время хранения пораженные луковицы быстро гнивают вследствие внедрения вторичных организмов. При более высоких температурах во время хранения стеблевые нематоды размножаются в луковицах [1648, 1649]. Часто нематоды мигрируют из пораженных прикорневых листьев и собираются массами в преимагинальной стадии на донце, где они переходят в состояние анабиоза и засыхают собранными в клубки, которые можно видеть невооруженным глазом в виде беловато-серого «нематодного войлока». Неразрушившиеся луковицы весной плохо или совсем не прорастают. На листьях образуются характерные «крапинки», т. е. мелкие узелковидные, светлоокрашенные утолщения, которые позднее растрескиваются [417, 418].

Нарциссовая раса не переходит на гиацинты и флоксы, но переходит на *Tulipa gesneriana* L., *Galanthus nivalis* L., *Begonia tuberhybrida* Voss., *Tigridia pavonia* Ker.-Gawl., *Cladiolus* sp., *Scilla* sp., *Campanula* sp., *Primula* sp., столовый лук, конские бобы, фасоль, виды капусты, кукурузу, пастернак, мокрицу и виды подорожника, а иногда и на овес, красный клевер, бобы, горох, вику, шпинат и землянику [586, 1230].

Борьба заключается в уничтожении сильно пораженных, непроросших луковиц нарциссов и обработки горячей водой слабо пора-

<sup>1</sup> 40°C, по-видимому, опечатка. Рекомендуют 46° в течение 30 мин. или 43,3°C в течение часа. — Прим. перев.

женных или подозрительных на поражение луковец. Крупные луковцы нарциссов в состоянии покоя погружают в горячую воду с температурой 43—44°C на 3—4 часа, более мелкие — на 2½ — 3 часа, затем их быстро охлаждают и обсушивают. Поскольку стеблевые нематоды в неактивном состоянии «нематодного войлока» устойчивы к обработке горячей водой, то ее следует проводить вскоре после уборки луковец (до образования «нематодного войлока»).

Погружение луковец в 0,1%-ный раствор цинофоса должно давать лучшие результаты, чем стандартная обработка горячей водой [549].

У гиацинтов сходные с нарциссами симптомы заболевания вызываются специализированной расой. Побеги короткие, изогнутые. На деформированных листьях образуются желтоватые пятна («крапчатость»), которые иногда слегка вздуваются, а позднее буреют в центре. Соцветие сжатое и деформированное. Цветы часто не образуются. В луковцах гиацинтов, как и у нарциссов, наблюдаются симптомы «кольчатой болезни». Из-за разбухания внутренних побуревших чешуй наружные часто растрескиваются.

При отмирании листьев нематоды мигрируют в луковцы, заражают дочерние луковцы, в которых они перезимовывают, а следующей весной снова оказываются в листьях. При зимнем хранении нематоды могут переползть в соседние луковцы. Иногда они собираются в «нематодный войлок» на донце луковцы.

Борьба осуществляется путем сбора и уничтожения пораженных растений, обработки горячей водой (как у нарциссов), глубокой перекопки гряд и прекращения на несколько лет выращивания гиацинтов.

Тюльпановая раса все шире обнаруживается в последние годы, особенно в Голландии. На наружных чешуях луковцы тюльпанов во время хранения появляются желтоватые или буроватые полосы или пятна. На поперечном разрезе видно, что отдельные чешуи частично или полностью потемнели («кольчатая болезнь»). Луковцы могут растрескиваться или сморщиваться; они становятся непригодными для посадки. Пораженные надземные части уродливы вследствие утолщения и искривления стебля, цветы сильно деформированы, на листьях появляются белые пятна. Тюльпанная раса переходит на нарциссы, гиацинты, флоксы, пролеску, а также на лук и овес, и, наоборот, луковая раса может поражать тюльпаны. Признаки болезни в этом случае выражены слабее [755].

Борьба заключается в уничтожении пораженных растений, обеззараживании почвы и соблюдении севооборота. Обработку горячей водой применять трудно из-за высокой чувствительности тюльпанов. Согласно Вуду [1699], обработка горячей водой возможна при соблюдении следующих условий: убирать луковцы вскоре после побурения наружных чешуй луковец и хранить их при температуре около 27°C в течение 2—3 недель, после чего луковцы очистить и обработать горячей водой (1½ часа при 43,3°C). До высадки луковцы хранить при 17°C. Кроме того, возможна химическая обра-



Рис. 111. Поражение гортензии стеблевой нематодой.



Рис. 112. Поражение морозника стеблевой нематодой.

ботка путем погружения луковиц тюльпанов на 1—2 часа в раствор цинофоса.

На гортензиях стеблевая нематода встречается очень часто. Стебель укорачивается и утолщается, часто изгибается и местами буреет. Листья мелкие и уродливые (рис. 111). Все растение угнетено, если цветы и развиваются, то они большей частью деформированы. Характерным признаком является хрупкость тканей стебля. Побеги легко ломаются. Рекомендуется удалять пораженные растения и бороться с нематодами путем обеззараживания почвы и проведения профилактических мероприятий.

На *Helleborus niger* L. (морозник) в последнее время наблюдается сильная вредоносность стеблевой нематоды. Кюне [810] и Фришце [374] сообщили о поражении нематодой *Helleborus*. Нами в 1963 г. был получен пораженный растительный материал, присланный из хозяйства по разведению морозника, где поражение стеблевой нематодой встречается с 1957 г. Пораженные растения плохо образуют побеги, развивающиеся черешки листьев и цветоносы угнетенные, утолщенные и часто имеют бурые пятна (рис. 112). Листовые пластинки нередко деформируются. По мере развития отмечаются побурение и гибель растений. Если цветы развиваются, то они мельче, чем у здоровых растений.

Борьба с помощью фосфорорганических соединений пока еще проблематична. Хотя рост растения можно улучшить, но при интенсивных опрыскиваниях отмечалась очень высокая устойчивость нематоды. Хорошие результаты в хозяйствах по разведению морозника дала обработка горячей водой (см. стр. 112).

Кроме этих, наиболее сильно поражаемых стеблевой нематодой декоративных растений, могут поражаться и другие роды растений, например *Anemone*, *Aster*, *Begonia*, *Calendula*, *Campanula*, *Callistephus*, *Centaurea*, *Chinodoxa*, *Cheiranthus*, *Cyclamen*, *Colchicum*, *Dianthus*, *Digitalis*, *Hibiscus*, *Lathyrus*, *Lupinus*, *Muscari*, *Puschkinia*, *Ranunculus*, *Sedum*, *Senecio*, *Solidago*, *Schizanthus*, *Primula*, *Tropaeolum*, *Viola* и *Zinnia*. Какие расы при этом участвуют неизвестно.



## СТЕБЛЕВАЯ (КЛУБНЕВАЯ) НЕМАТОДА КАРТОФЕЛЯ (*DITYLENCHUS DESTRUCTOR* THORNE, 1945)

### История и географическое распространение

Еще Кюн [808] описал «червивую гниль» клубней картофеля, которую в 1888 г. наблюдал в Голландии Ритзема-Бос [1234]. Волленвебер [1694] в 1921 г. дал этой болезни название «нематодная парша». Возбудителем болезни считался *Ditylenchus dipsaci*. В 1945 г. Торн [1560] установил морфологические различия между клубневой и собственно стеблевой нематодами и на этом основании описал первую как новый вид, которому дал название *Ditylenchus destructor*.

Сообщения о вредоносности *D. destructor* имеются из СССР, ГДР, ФРГ, Голландии, Франции, Великобритании, Австрии, Дании, Швеции, Болгарии, Польши, Венгрии, Швейцарии, США и Канады.

### Вредоносность

Картофельная клубневая нематода вызывает значительные потери урожая в различных областях. В СССР нередки потери до 30—40%. Сафьянов [1282] сообщил, что в Казахстане этот паразит еще не был известен, но заражал 70—80% полей картофеля. Анализ убранных в 15 хозяйствах клубней показал поражение клубней в 14 хозяйствах в среднем 13,7% [1281]. Ежегодные потери урожая оцениваются в 10—20% [1284, 1285]. Кроме того, содержание крахмала в пораженных клубнях падало с 16,9—18,5 до 10,1—12,1% [1283]. Во время зимнего хранения потери могут возрастать еще на 10—20% [1284, 1285].

В условиях ГДР клубневая нематода распространена не так сильно, хотя в отдельные годы, например в 1963 г., было установлено более сильное поражение в северных округах ГДР. По исследованиям Редигера [1246], в Южном Вюртемберге—Гогенцоллерне *D. destructor* зарегистрирован в 38 хозяйствах. На отдельных полях сильное поражение отмечалось до 10%. Эти примеры показывают, что распространение *D. destructor* в ГДР и ФРГ также является более значительным, чем считалось до сих пор.

### Признаки болезни

У картофеля вред от нематод проявляется на клубнях. На надземных частях растений обычно не обнаруживаются признаков болезни и лишь в исключительных случаях, при очень тяжелом поражении, могут отмечаться угнетение роста и деформация листьев [469].

Первые симптомы поражения клубней часто упускаются из виду. В ткани клубня, плотной под кожей, образуются мелкие белые пятна с отверстиями в середине. Места поражения становятся мягкими, и их скорее можно найти на коже при ощупывании, чем осмотром. Позднее, когда ткань клубня под кожей бурее, места поражения выступают как слабо вдавленные серовато-бурые пятна. В этой стадии их легко спутать с симптомами фитофтороза. При

дальнейшем течении болезни кожица над пятнами становится тонкой и часто растрескивается, обнажая находящуюся под ней сухую крошащуюся массу (рис. 113). Последним доказательством «нематодной парши» должно быть выделение самих нематод. Их можно обнаружить в больших количествах (на поперечном разрезе) на границе здоровой и больной ткани.

Пораженные клубни во время хранения сморщиваются или загнивают. Полное уничтожение клубней завершается главным образом грибами и бактериями. Кроме этих организмов, в пораженной ткани клубней обнаруживаются многочисленные клещи и сапрозойные нематоды (*Rhabditis*, *Diplogaster*). Последние легко отличимы от *D. destructor*, так как у них нет стилета<sup>1</sup>.

У сахарной и кормовой свеклы, а также у моркови при поражениях *D. destructor* возникает картина болезни, сходная с вызываемой свекловичной расой *Ditylenchus dipsaci*.

На пораженных луковицах ирисов и тюльпанов выступают желтые пятна и полосы, которые затем буреют. Полосы начинаются преимущественно на донце луковиц. Ткань легко вдавливается в этих местах. На поперечном разрезе луковицы видно бурое кольцо.

Пораженные растения отстают в росте, луковицы часто не прорастают. На клубнях георгин образуются струпьевидные изъязвления с продольными и поперечными трещинами [672]. Кроме того, *D. destructor* поражает хмель, сирень, красный клевер, перечную мяту, вызывая бурые или черные изъязвления на корнях и корневищах.

Недавно в ФРГ выявлено также поражение ревеня [249, 250]. Вредоносность выражалась в отмирании корневищ частями или целиком. Из 900 растений за 2 года погибло около 300. Не полностью отмершие корневища образовывали мелкие листья и тонкие черешки.

Наиболее сильно вред проявляется, очевидно, на 4-й и 5-й год возделывания.

## Морфология паразита

Нематоды имеют длину 0,8—1,4 мм, стройные и очень похожи на *Ditylenchus dipsaci*. Отличительные признаки (рис. 114) могут быть сопоставлены следующим образом:



Рис. 113. Поражение клубней картофеля *Ditylenchus destructor*.

<sup>1</sup> А также по форме тела и другим морфологическим признакам. — Прим. ред.

Признак	<i>D. destructor</i>	<i>D. dipsaci</i>
Число боковых линий	6 (к голове и хвосту их число уменьшается до 2—4)	4 (к голове и хвосту их число уменьшается до 2)
Форма кончика хвоста Пищеводные железы (задний бульбус)	Округленная Лопастевидно перекрывают начало кишки	Заканчивается острием Начало кишки не перекрывают, отделены от него горизонтально
Яичник	Не достигает пищеводных желез	Достигает базальной части пищеводных желез
Ооциты	Большой частью расположены в 2—3 ряда, лишь в середине в один ряд	Расположены в один ряд
Длина задней матки	Около $\frac{1}{4}$ расстояния вульва — анус	До $\frac{1}{2}$ расстояния вульва — анус
Яйцо	Не длиннее или чуть меньше ширины тела самки	В 2—3 раза длиннее ширины тела самки

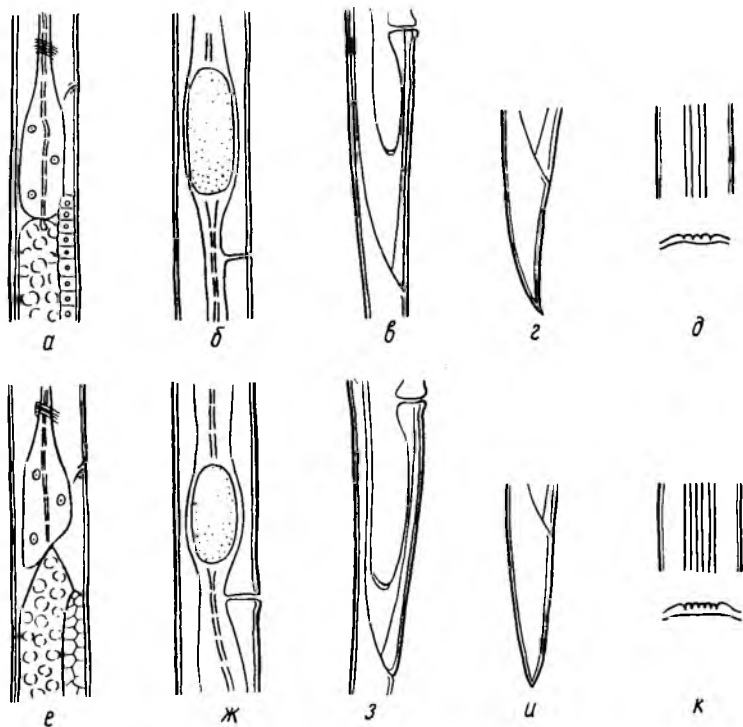


Рис. 114. Признаки различий между *Ditylenchus dipsaci* и *D. destructor*:

*a* — форма пищевода и длина яичника; *б* — величина яйца; *в* — соотношение длины задней рудиментарной матки и расстояния вульва — анус; *г* — кончик хвоста; *д* — боковые линии; *е-к* — те же признаки у *D. destructor*.

На длину тела и некоторые другие признаки влияют окружающие условия, особенно растение-хозяин. Так, самки *D. destructor* из клубнелуковиц ириса и *Tropaeolum polyphyllum* значительно крупнее самок из клубней картофеля [467, 468]. При переносе из клубней картофеля в корнеплоды сахарной свеклы нематоды, напротив, становятся мельче и выступ пищевода, обычно лежащий над кишкой дорзально, развивается тогда вентрально. Кроме того, под влиянием нового хозяина уменьшается длина гонады [1563]. Вероятно, эти изменения объясняются различной пригодностью растений в качестве хозяев. Сходные изменения длины тела наблюдал также Бингефох [55] при развитии стеблевой нематоды в восприимчивых и устойчивых сортах клевера.

## Развитие и биология

Нематоды внедряются в клубень преимущественно через столоны. Рысс [1276] установила, что 70% клубней заражается через пуповину, 18,5% — вблизи от пуповины, 6,4% — через верхушку клубня и 5,1% — через остальную поверхность клубня. По исследованиям Мюге [968], *D. destructor* не выделяет протеолитиназы. Следовательно, он не способен растворять лектинсодержащие срединные пластинки клеточных стенок, как *D. dipsaci*. *D. destructor* продуцирует значительно больше амилазы. Крахмал в клубне расщепляется с помощью амилазы, что повышает содержание полисахаридов и тем самым приводит к повышению осмотического давления в клубне.

Одновременно протеолитическим ферментом осуществляются расщепление белков и их денатурация [970, 971]. Клетки некротизируются, после того как их покидают нематоды.

Поражение клубней картофеля происходит при температурах от 3 до 37°C, но наиболее интенсивно при 15—20°, а развитие и размножение нематоды — от 5 до 34° с оптимумом 20—26°C [1607].

Развиваются четыре личиночные стадии. Подробности о продолжительности различных стадий развития, числе продуцируемых одной самкой яиц и продолжительности жизни нематод еще не установлены. Развитие одной генерации при 20—24°C продолжается в среднем 20—26 дней, при 6—10° — 68 дней. При температурах 27—28°C на одну генерацию требуется лишь 18 дней. В Алма-Атинской области в течение вегетационного периода развивается 6—9 генераций, причем более низкое число генераций установлено в горной зоне, более высокое — в предгорьях [1284, 1285].

*Ditylenchus destructor* в отличие от *D. dipsaci* не способен в преимагинальной стадии впадать в анабиоз и переживать неблагоприятные периоды. Перезимовка происходит в стадии яйца [1563]. Промерзание почвы яйца переносят без ущерба [1607].

Заражение клубней нового урожая в меньшей степени происходит через почву, чем от зараженных маточных клубней.

Повышение влажности почвы значительно усиливает поражение клубней. В опытах Рысс [1276] при влагоемкости 40% поражалось до 11% клубней, при влагоемкости 60% — до 62,8%, при влагоемко-

сти 80% — до 92,7%. Степень поражения возрастала соответственно. Наиболее сильный вред наблюдался при температуре 17—22°C [1277].

## Растения-хозяева

*Ditylenchus destructor* поражает преимущественно части растений, находящиеся под поверхностью почвы: клубни (например, у картофеля, георгин, гладиолуса), луковицы и клубнелуковицы (тюльпан, ирис, тигридия), корневища (например, у ревеня, *Mentha arvensis* L., *Stachys palustris* L.) и столоны. Наряду с этим поражаются также корнеплоды (свекла, морковь, пастернак) и корни (хмель и сирень). Внедрение в надземные части растений (побеги и листья) возможно, но редко.

Список растений-хозяев *D. destructor*, включает также лук репчатый, томат, горох, подсолнечник, красный перец, тыкву, огурцы, фасоль, сельдерей, вику посевную, красный, белый и розовый клевер, люцерну, золотарник (*Solidago graminifolia* L.), настурцию (*Tropaeolum polyphyllum* Cav.), *Sisyrinchium angustifolium* Mill., *Colchicum speciosum* Stev. и *Crocus vernus* Hort.

Однако не все названные виды одинаково сильно поражаются. Красный перец, тыква, огурцы и чеснок, например, поражаются слабо [796—798, 1277, 1284, 1285, 1607]. Лук, земляника, редис, редька, люцерна, фасоль и виды клевера на зараженных площадях часто бывают без поражения и рассматриваются в качестве непо-ражаемых культур [77, 566, 796—798, 1284, 1285]. Причины различного поведения неизвестны. Существование рас до сих пор не установлено. По исследованиям Смарта и Дарлинга [1412], они, очевидно, существуют.

## Меры борьбы

Одна из наиболее важных мер предупреждения появления *D. destructor* на картофеле — использование незараженного посадочного материала. Не следует использовать посадочный материал с посевов, в которых обнаружена картофельная клубневая нематода. Кажущиеся совершенно здоровыми клубни могут быть заражены, так что выбраковка больших клубней недостаточна для предотвращения их разнота. Рекомендуется весь собранный урожай немедленно использовать в вареном или пропаренном виде. Отходы следует уничтожать, а не помещать в компостные кучи.

На хранение следует закладывать только здоровые клубни. Синдяшкина [1400] применила опудривание хранящихся клубней свежегашеной известью (4 кг/т). С помощью этого приема удалось пресечь дальнейшее распространение инвазии во время хранения (0,2—0,5% пораженных клубней весной при 20% поражения в контроле). Уборку по возможности следует проводить без потерь, не оставляя клубней в почве. На следующий год удаляют все кусты

самосева. Более ранний срок уборки заметно снижает поражение; например, Рысс [1276] достигла снижения поражения с 11,4 до 2,7% при проведении выкопки на 20 дней раньше<sup>1</sup>.

Имеются значительные различия в поражаемости между отдельными сортами. Так, например, западногерманский сорт Лорн особенно восприимчив, голландский сорт Роде Стар проявил себя довольно устойчивым. Ранние сорта поражаются сильнее поздних [1277].

По данным Бордуковой [77], перенос срока посадки (июльская посадка) может значительно ослабить поражение<sup>2</sup>. Однако в условиях ГДР такого рода перенос срока посадки с целью снижения поражения не рекомендуется. Целесообразнее на зараженных площадях на несколько лет прекращать возделывание картофеля. Благоприятными для севооборота растениями являются хлебные злаки и кукуруза. Однако из важнейших мероприятий — уничтожение сорняков, служащих хозяевами паразита.

Применение аммиачной селитры и сульфата аммония (соответственно 144 и 118 кг/га азота) при посадке картофеля снижало поражение клубней с 7% до 0,2 и 0,5% и повышало урожай со 106 ц/га до 163 и 252 ц/га соответственно [1284—1286]. Увеличение доз азота за пределы указанных количеств вызывало снижение урожая.

Сафьянов [1284, 1285] в опытах с карбатионом (вапам) (1,5—2,2 т/га) и дазометом (0,75—1 т/га) достиг снижения поражения с 16 до 1,1—1,8% при использовании вапам и с 37,4 до 4,4—5,3% или с 11,5 до 0,9—2,2% при применении дазомета. Нематициды применялись за 15—30 дней до посадки.

В корневищах ирисов обработка горячей водой в течение 3 час. при 43°C почти полностью уничтожает нематоду. Для влажного протравливания рекомендуют добавлять сулему 0,25%. После этого луковицы следует рассыпать тонким слоем для охлаждения и обсушки в вентилируемом помещении<sup>3</sup>.

### Дитиленхоз ландыша (*Ditylenchus convallariae* Sturhan et Friedman, 1965)

В проростках ландыша (*Convallaria majalis* L.) из Дании и ФРГ Штурхан и Фридмен [1504] нашли новый вид *Ditylenchus*, который описали под названием *D. convallariae*. Автором *D. convallariae* установлен осенью 1967 г. в ландыше из Гентхин (ГДР)<sup>4</sup>.

<sup>1</sup> При проверке этого метода Капитоненко [1966] данные не подтвердились, так как заражаются ранее образующиеся клубни. — *Прим. ред.*

<sup>2</sup> Метод пригоден только для выращивания семенного материала. — *Прим. ред.*

<sup>3</sup> Следует испытать обработку картофеля горячей водой. Хорошие результаты получены в борьбе с *D. destructor* с помощью этого метода на хмеле (Maggenti, 1962) — *Прим. перев.*

<sup>4</sup> *D. convallariae* встречается в почвах средней полосы СССР. — *Прим. перев.*

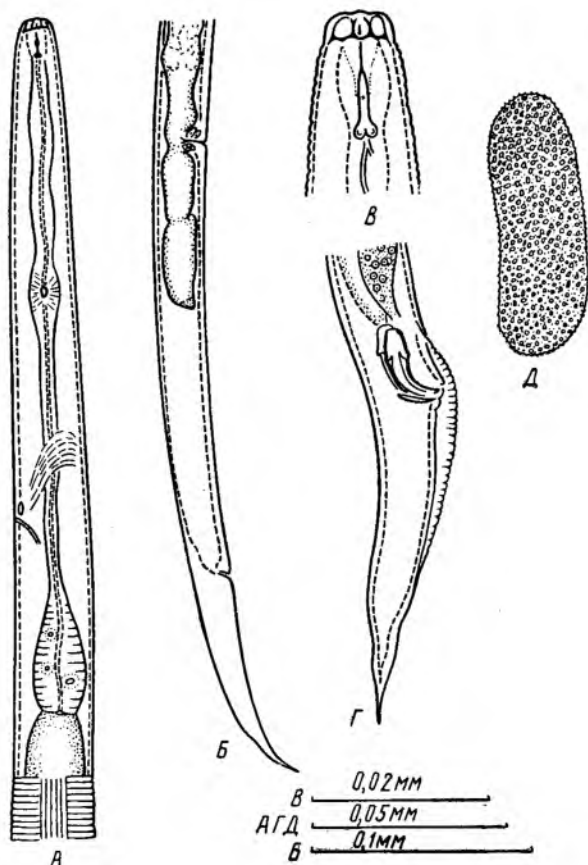


Рис. 115. *Ditylenchus convallariae*:

А — область пищевода; Б — задний конец тела самки; В — голова; Г — область хвоста самца; Д. — яйцо (по Штурхану и Фридмену).

Новый вид сходен с *D. dipsaci*, отличаясь от него наличием шести линий вместо четырех в боковом поле, более коротким и вздутым задним бульбусом пищевода и более удаленным расположением вульвы ( $\bar{V}=74-79$  [77] :  $80-82\%$ ). От *D. destructor* и *D. myceliophagus* ландышевая стеблевая нематода отличается четко отделенным, не перекрывающим начало кишки задним бульбусом пищевода, заостренным кончиком хвоста. Кроме того, *D. convallariae* обладает еще некоторыми другими признаками, которые могут быть использованы для дифференцировки: по строению яичника он напоминает *D. destructor*, по длине задней матки, которая больше, чем у *D. dipsaci*. Для *D. convallariae* характерно наличие крошечных протуберанцев на оболочке яйца (рис. 115). *D. convallariae* обитает в молодых растениях, преимущественно в нижней

части стебля и в нижних листьях. Отчетливых признаков поражения Штурхану и Фридмену, однако, наблюдать не удалось ни у проростков, ни у зеленых растений. Лишь на листьях они наблюдали светло-зеленые или белые продольные полосы. Вызывались ли некрозы в виде штрихов на частях стеблей *D. convallariae* надо выяснить искусственным заражением.

По-видимому, новый вид способен хорошо противостоять неблагоприятным условиям. По наблюдениям на проростках ландыша, которые быстро замораживались при  $-5,5^{\circ}\text{C}$  и хранились при  $-3^{\circ}\text{C}$ , черви выдерживали промораживание не менее 4 месяцев.

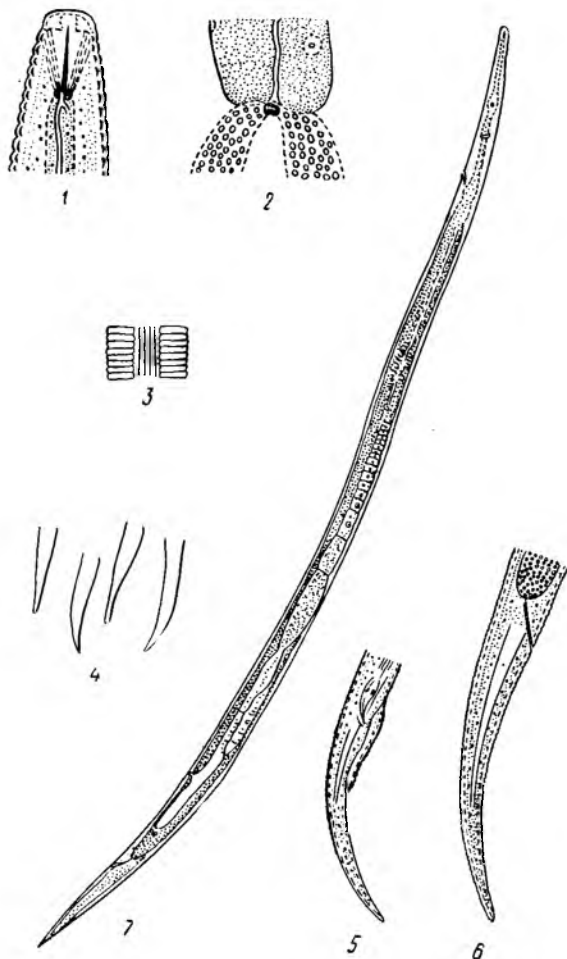


Рис. 116. *Ditylenchus medicaginis*:

1 — голова; 2 — место сочленения пищевода и кишки (область кардия); 3 — боковые линии; 4 — изменчивость кончика хвоста; 5 — хвост самца; 6 — хвост самки; 7 — самка (по Василевска).



## Люцерновая стеблевая нематода (*Ditylenchus medicaginis* Wasilewska, 1965)

При исследовании нематофауны люцерны в Польше Василевска [1645] обнаружила в надземных частях (стебли и листья) и корнях растений люцерны многочисленных дитиленхов, отчетливо отличавшихся от *D. dipsaci*. Она описала вид под названием *D. medicaginis*.

Новый вид значительно мельче (в среднем 0,7 мм), чем *D. dipsaci*. Кроме того, он отличается по числу боковых линий (6 вместо 4), короткому стилету (8,2—8,8 мк : 11—13 мк), короткому яичнику, значительно более длинному хвосту ( $c=10,1-12,5 : 14-18$ ), который часто слегка округлен и по более короткой бурсе у самцов (40% длины хвоста : 70—80% длины хвоста).

От *D. destructor* люцерновая стеблевая нематода отличается нескошенной границей между пищеводными железами и кишечником, более короткой задней маткой ( $1/2 : 3/4$  расстояния от вульвы до ануса), более длинным хвостом, резче выраженной кольчатостью кутикулы и более короткой бурсой (рис. 116). От *D. convalariae* он отличается коротким стилетом (8,2—8,8 мк : 11—13,5 мк) и более коротким яичником, а также меньшими размерами тела. Имеются отличия от *D. myceliophagus* и *D. triformis*.

Новый вид выявлен почти исключительно в люцерне, в почве нематоды встречались временами или совсем не обнаруживались. Поэтому Василевска пришла к выводу, что это типичный паразит люцерны. Специфические симптомы поражения люцерны не наблюдались.

## ЛИСТОВЫЕ ПАРАЗИТИЧЕСКИЕ НЕМАТОДЫ

Листовые паразитические нематоды принадлежат к числу наиболее вредоносных видов нематод, особенно в садоводческих хозяйствах. Самым известным их представителем является хризантемная нематода, *Aphelenchoides ritzemabosi* (Schwartz, 1911) Steiner, 1932. Землянику и многочисленные декоративные растения поражает *A. fragariae* (Ritzema Bos, 1891) Christie, 1932. В листьях различных растений паразитируют представители рода *Anguina*, вызывающие образование листовых галлов.

## ХРИЗАНТЕМНАЯ НЕМАТОДА, *APHELENCHOIDES RITZEMABOSI* (SCHWARTZ, 1911) STEINER, 1932

### История и географическое распространение

Листовые нематоды на хризантемах впервые описаны в 1890 г. в Англии. Ритзема-Бос в 1893 г. присвоил листовой нематоды название *Aphelenchus olesistus*. В последующие десятилетия название хризантемной листовой нематоды неоднократно менялось. Марциновская в 1908 г. объединила *A. olesistus* с описанными Ритземой-Бос в начале 90-х годов видами *A. fragariae* и *A. ormerodis* под видовым

названием *A. ormerodis*. Шварц в 1911 г. считал *A. olesistus* существующим и выделил из него вновь описанный вид *A. ritzemabosi*. Штейнер и Бурер в 1932 г. объединили *A. olesistus*, *A. fragariae*, *A. ritzemabosi* и *A. subtenius* под названием *A. fragariae*. В 1934 г. Штейнер [1441] объявил синонимом *A. fragariae* еще и *A. ribes*.

Различные авторы [348, 496, 701] не согласились с мнением Штейнера и Бурера. Поэтому переведенные Штейнером [1443] в род *Aphelenchoides* виды постепенно вновь были признаны самостоятельными. Аллен [9] исследовал фитопаразитические виды *Aphelenchoides* и признал в качестве самостоятельных лишь *A. fragariae*, *A. ritzemabosi*, *A. besseyi* и *A. subtenius*. С тех пор *A. olesistus* считается синонимом *A. fragariae*, а *A. ribes* — синонимом *A. ritzemabosi*.

Хризантемная нематода распространена по всей Европе, а также в азиатской части СССР, в Японии, США, Бразилии, ЮАР. Чаще она встречается в прохладных влажных условиях умеренной климатической зоны.

**Вредоносность.** *Aphelenchoides ritzemabosi* наносит большой вред в декоративном садоводстве. В ГДР и ФРГ почти нет хозяйств по разведению хризантем, где бы не встречалась нематода. Она распространена и в оранжереях, и в открытом грунте. В годы с дождливым летом этот паразит обнаруживается особенно сильно. Все хризантемы могут погибнуть, если не проводят мероприятий по защите.

### Признаки поражения

В конце июня на листьях хризантем появляются ограниченные жилками зоны с измененной окраской. Первоначально желто-зеленые, они постепенно превращаются в желтые и наконец в черно-бурые (рис. 117). К краям листа граница между пораженной и здоровой частями листа стирается. Поражение начинается большей частью в основании листа, в углу между главной и боковыми жилками, и в наиболее верхнем секторе у кончика листа. Листья скручиваются и отмирают, оставаясь еще долго висеть на растении сухими.

Отмирание листьев распространяется снизу вверх. Цветы также часто поражаются еще в почках. При этом ткань цветоложа буреет и засыхает.

Иногда побурение появляется на эпидермисе оси побега. У сильно пораженных молодых черенков иногда наблюдаются другие признаки. При этом рост побегов в длину может сильно угнетаться или полностью прекращаться.

Молодые листья, если и развиваются, то полностью деформируются и даже не разворачиваются. Кроме того, могут отсутствовать типичные для *A. ritzemabosi* пятна на листьях [728, 1100].

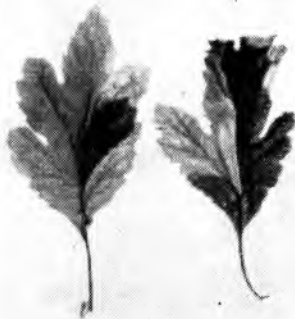


Рис. 117. Листья хризантемы, пораженные листовой нематодой.

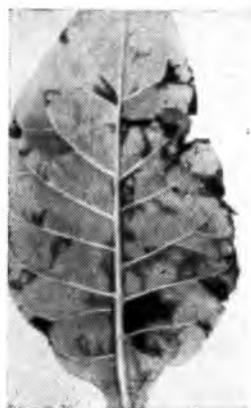


Рис. 118. Поражение табака листовой нематодой (*Aphelenchoides ritzemabosi*).

от чашечки. На землянике *A. ritzemabosi* вызывает похожие, но большей частью более слабые, чем у *A. fragariae* симптомы поражения<sup>1</sup>.

### Морфология паразита

Листовые нематоды очень стройные, при длине тела 0,7—1,2 мм ширина их составляет 18—30 мк. Стиллет маленький (12 мк) и нежный, но с отчетливыми

У прочих многочисленных растений-хозяев хризантемной нематоды встречаются сходные изменения окраски, как и у хризантем. Бурые, более или менее отделенные от жилок, части листьев или все листья в сухих условиях засыхают, а при влажной погоде загнивают. У георгинов и табака (рис. 118) части листьев с измененной окраской часто выпадают и образуется дырчатость. У смородины и крыжовника поражаются, а затем отмирают преимущественно почки. На листьях крыжовника, так же как и у других растений-хозяев, изменяется окраска. Поражение смородины и крыжовника ранее приписывалось *A. ribes*, который теперь считается синонимом *A. ritzemabosi*.

Хризантемная нематода у томатов, кроме листьев, может поражать и плоды.

В этом случае разрушается ткань, начиная от чашечки. На землянике *A. ritzemabosi* вызывает похожие, но большей частью более слабые, чем у *A. fragariae* симптомы поражения<sup>1</sup>.

Признак	<i>A. ritzemabosi</i>	<i>A. fragariae</i>
Длина тела	Самки 0,7—1,2 мм Самцы 0,7—1 мм	Самки 0,5—0,8 мм Самцы 0,5—0,7 мм
$a = \frac{\text{длина тела}}{\text{ширина тела}}$	Самки 40—54 Самцы 31—50	Самки 45—60 Самцы 46—63
Голова	Резко отделена от тела, заметно шире «шеи»	Нерезко отделена от тела, чуть шире «шеи»
Экскреторная пора	На расстоянии 2—2½ ширины тела кзади от среднего бульбуса	На расстоянии одной ширины тела кзади от среднего бульбуса
Боковые линии	4	6
Ооциты	Расположены в два и более рядов	Однорядные
Конец хвоста самки	Неправильный, с несколькими шипиками	С одним отделенным шипиком
Конец хвоста самца (при тепловом оцепенении)	Изогнут примерно на 180°	Изогнут примерно на 45—90°
Спикула	Вентральный отросток короткий, без выроста	Вентральный отросток длинный, с выростом

<sup>1</sup> В СССР хризантемная нематода вызывает образование несколько иных и более сильно выраженных симптомов «карликовости», чем земляничная нематода. — *Прим. перев.*

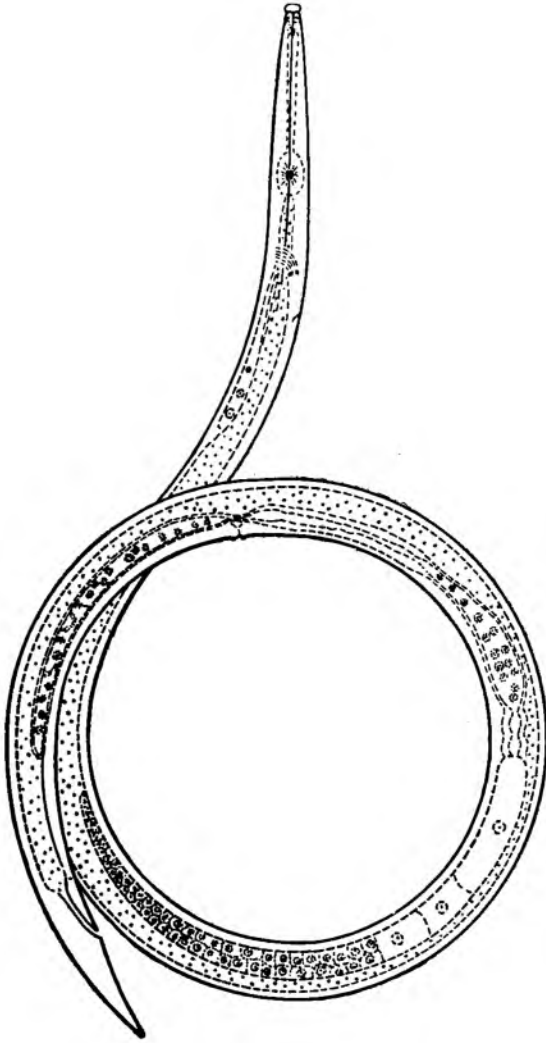


Рис. 119. Самка *Aphelenchoides ritzemabosi* (по Аллену).

вздутиями. Средний бульбус крупный и несколько угловатый. Экскреторная пора лежит на расстоянии, равном 2,5-кратной ширине тела, кзади от среднего бульбуса. Пищеводные железы значительно перекрывают начало кишки. Самки с одним яичником. Вульва лежит на расстоянии 66—75% длины тела. Задняя матка длинная, обычно содержит сперматозоиды (рис. 119). Кончик хвоста несет несколько заостренных шипиков. Хвост самца сильно изогнут на брюшную сторону. Бурса отсутствует. Различия между *A. ritzemabosi* и *A. fragariae* приведены выше.

Из сравнения видно, что *A. ritzemabosi* крупнее и мощнее *A. fragariae*. В сочетании с другими признаками это делает возможной их дифференцировку (рис. 120).

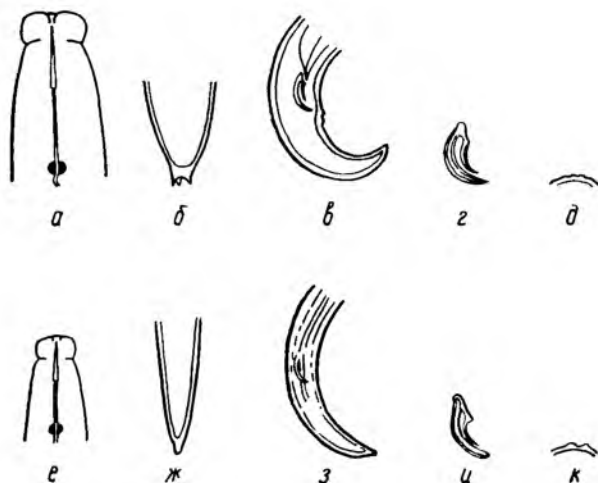


Рис. 120. Признаки различий между *Aphelenchoides ritzemabosi* и *A. fragariae*: а — голова; б — кончик хвоста самки; в — конец хвоста самца; з — спикула; д — боковые линии *A. ritzemabosi*; е — к — соответствующие признаки у *A. fragariae* (а, б, е, ж — по Франклин; в, з, д, з, и, к — по Торну).

## Развитие и биология

Заражение растений может происходить через почву или от других растений. Дожди, поливная вода и роса благоприятны для распространения нематод, которые передвигаются по наружной поверхности стебля в пленке воды вверх к листьям и обратно [41]. В ткань листа нематоды внедряются преимущественно через устьица, на это им требуется примерно 15—30 мин. [593].

Нематоды живут в межклетниках мезофилла и питаются содержимым клеток, которые они пробуравливают с помощью стилета. Вследствие этого в ткани листа происходят глубокие изменения. Хлоропласты исчезают, клеточные стенки разрушаются, и возникают крупные полости, в итоге ткань отмирает. К этому времени большинство нематод уже перемещается дальше и в побуревших частях листа обнаруживается лишь немного нематод. Жилки для нематод являются почти непреодолимыми препятствиями, и они их обходят по поверхности листа.

Наблюдаемое побурение предположительно объясняется тем, что имеющиеся в тканях растений полифенолы и полифенолоксидазы соприкасаются при прокалывании клеток и из-за окисления и полимеризации первых происходит изменение окраски ткани листа [1634]. Выделение полифенолоксидазы нематодами до сих пор не удалось установить.

Большинство нематод находится на границе перехода от бурой к зеленой части, яйца откладываются преимущественно в зеленых

частях листа. При температурах 14—17°C молодые личинки вылупиваются из яиц за 3—4 дня. В течение 9—10 дней они достигают половой зрелости. Через 1—2 дня после этого самки начинают яйцекладку. Каждая самка за несколько дней откладывает группами примерно 25—35 яиц [1633]. В течение вегетационного периода многочисленные генерации следуют одна за другой. При температуре 24—26°C за 29 дней Долливер, Хильдебрандт и Рикер [266] получили от одной самки потомство в 3880 экземпляров. При понижении температуры «размножение» нематод заметно ослабевало до полного прекращения при 8°C.

Более молодые личинки менее выносливы к высушиванию, чем старших возрастов, которые могут оставаться жизнеспособными в состоянии анабиоза до 2 лет. По нашим вычислениям, из одного небольшого листа хризантемы (площадью 35 см<sup>2</sup>) после восьмимесячного сухого хранения вылупивалось около 16 000 нематод, т. е. 425 нематод на 1 см<sup>2</sup>.

Взрослые нематоды очень подвижны. Если пораженные листья становятся влажными, нематоды выходят из ткани и собираются на поверхности листа. При густой посадке нематоды переползают на соседние растения или попадают на них с брызгами дождя (и при поливе — *Ред.*). Поэтому годы с большим выпадением осадков чрезвычайно благоприятствуют появлению нематод.

Нематоды поражают почки, лепестки, чашелистики и венчик цветка. В этих частях растений они живут не только между клеток, но и внутри них [417].

Листовые нематоды перезимовывают преимущественно в наземных частях материнских растений и в незначительном количестве в почве. На большие расстояния нематоды распространяются в основном с черенками. Возможно распространение листовых нематод и с семенами, например у астры (*Callistephus chinensis*) [91].

## Растения-хозяева

Преимущественно поражаются сложноцветные, а именно роды *Chrysanthemum* и *Aster*. Наиболее известным растением-хозяином *A. ritzeabosi* является хризантема. Поражаемость сортов хризантем различна. Крупноцветные сорта поражаются сильнее мелкоцветных, например сорта Бланш Пуатвен, Квин Мэри, Рейонант, Мейстерштюк, Оранж Букэ и Медальон. Более устойчивы сорта Мефо, Мажестик, Мадам Обертюр, Дилайтфул, Пич Блосом и Эми Шусмит.

Листья устойчивых сортов буреют быстрее и сильнее, чем у восприимчивых. Это объясняется тем, что нематоды в таких листьях больше передвигаются и прокалывают сотни клеток, которые затем быстро некротизируются. Однако размножения нематод не происходит и поражение остается изолированным. В листьях восприимчивых сортов нематоды, наоборот, меньше передвигаются и прокалывают меньше клеток, но откладывают много яиц [1635].

Растениями-хозяевами, кроме хризантемы, являются агератум, анемоны, львиный зев, астры, бегония, астра однолетняя, кальцеолярия, ноготки, хейрантус, цикламен, георгина, живокость, наперстянка, дороникум, фикус, гелениум, ирис, лилия, люпин, губастик, пионы, пеперомия, флоксы, примула, лютик, рододендрон, рудбекия, узамбарская фиалка, камнеломка, скабиоза, очиток, крестовник, золотарник, кермек, бархатцы, вербена, вероника, циния и другие декоративные растения.

Могут поражаться также табак, томат, сельдерей, фасоль, салат, топинамбур, люпин, перечная мята, смородина, крыжовник, малина, бузина, виноград, подсолнечник, морковь и земляника. По-видимому, земляника чаще поражается *A. ritzamabosi*, чем до сих пор считалось. Особенно сильно заражается земляника, растущая по соседству с пораженными хризантемами. Кроме того, к числу растений-хозяев причисляют ряд сорняков (см. стр. 94). Хризантемная нематода, по-видимому, чаще поражает пасленовые и маковые, чем *A. fragariae*, а губоцветные и норичниковые одинаково подвергаются нападению обоих видов [105, 1490]. Не поражаются или редко поражаются злаковые, маревые, крестоцветные и бобовые.

## Меры борьбы

Подавление хризантемной нематоды требует целой системы мероприятий. Уже при перезимовке маточных растений нужно начинать профилактические мероприятия. Все отмершие и зеленые листья следует удалить, так как в них перезимовывает наибольшая часть нематод. Верхний слой почвы с кома земли у саженцев также надо уничтожить.

Пораженные растения в значительной мере могут быть освобождены от нематод обработкой горячей водой. Отмытые от земли растения с обрезанными примерно до 15 см стеблем и до 10—12 см корнями следует погрузить на 5 мин. в воду с температурой 46°C. После обсушивания<sup>1</sup> их неглубоко прикапывают в почву, свободную от нематод. Отделяемые позднее черенки не должны соприкасаться с зараженной почвой. После окоренения черенков, до того как их высадят на пикировочную грядку, у них следует удалить самые нижние листья. Это повторяют еще раз перед посадкой в открытый грунт или горшки. Сорванные листья уничтожают. Если позднее на нижних листьях появятся симптомы поражения, эти листья и соседние 2—3 внешне здоровых листа следует сорвать и уничтожить.

Заражение одностебельных выгоночных хризантем можно предотвратить нанесением на стебель кольца из клея шириной около 1 см на высоте 10—15 см. Нанесение колец начинают проводить в июле и по мере необходимости их нужно обновлять.

<sup>1</sup> До обсушивания обычно рекомендуется охладить прогретые растения в холодной воде. — *Прим. перев.*

Следует избегать излишне густого стояния и переувлажнения растений. Избыточный полив способствует распространению листовых нематод, лучше проводить требуемый полив у основания стебля, используя для этого чистую воду. Дождливом летом содержание растений под стеклом или в теплице — наиболее простой выход. Мероприятиями по борьбе являются глубокая перекопка гряд, обеззараживание почвы, рабочего инвентаря и стеллажей.

В последние годы все шире используют химическую борьбу с нематодами. Вследствие своего проникающего действия препараты паратиона и метилпаратиона (вофатокс, Е 605 форте) или системного действия — деметон или диметоат (тинокс, систокс, Вi 58) могут убивать находящиеся в ткани листа нематод. Яйца не уничтожаются, поэтому опрыскивания следует повторять через несколько дней, чтобы убить вылупливающих из яиц личинок. Концентрации, рекомендуемые для борьбы с насекомыми (0,03—0,1% по препарату), пригодны и для нематод. В последнее время в ФРГ стала внедряться эмульсия немафоса (цинофос) для борьбы со стеблевыми и листовыми нематодами в декоративном садоводстве. Растения можно поливать или опрыскивать 0,1%-ным раствором. Использование химических препаратов для борьбы с нематодами на других культурах также целесообразно. Однако некоторые виды или сорта растений чувствительны к этим препаратам (см. стр. 120).

#### **ЗЕМЛЯНИЧНАЯ НЕМАТОДА, *APHELENCHOIDES FRAGARIAE* (RITZEMA BOS, 1891) CHRISTIE, 1932**

### **История и географическое распространение**

В 1889 г. в Англии Ормерод нашла нематод в деформированных растениях земляники. В 1891 г. Ритзема-Бос, которому был переслан материал, выделил из него и описал два вида *Aphelenchus fragariae* и *A. ormerodis*<sup>1</sup>. Марциновская в 1908 г. объединила оба этих вида с *A. olesistus* под названием *A. ormerodis*. Другие ученые [1335, 1474] отменили эту поправку. В 1932 г. *A. fragariae* переведен в род *Aphelenchoides*. По исследованиям Аллена [9], более ранние виды *A. olesistus* (Ritzema Bos, 1893) Steiner, 1932, *A. longicollis* Filipjev et Stekhoven, 1941<sup>2</sup>, а также *A. olesistus* var. *longicollis* (Schwartz, 1911) Goodey, 1933 и *A. pseudolesistus* Goodey, 1933 считаются синонимами *A. fragariae*.

Земляничная нематода встречается в Бельгии, Дании, ГДР, ФРГ, Франции, Великобритании, Голландии, Норвегии, Швеции, Польше, Швейцарии, СССР, Японии, США, Канаде, Австралии и на Гавайях. Хотя она встречается и в тропиках, но вредит *A. fragariae* преимущественно в умеренной климатической зоне. В Норвегии *A. fragariae* встречается вплоть до широты 68°44' [1476].

**Вредоносность.** Земляничная нематода в дождливые годы причиняет значительный вред насаждениям земляники и декоративным

<sup>1</sup> На голландском языке описание болезни и нематод появилось в 1890 г. (Ritzema Bos, 1890). — *Прим. перев.*

<sup>2</sup> У Филиппева и Схюрманс-Стеховена (1941) *A. longicollis* (Schwartz, 1911). — *Прим. перев.*



растениям. Нередки потери урожая земляники до 40—75% [1096]. В 1961 г. в ГДР на различных насаждениях земляники была отмечена большая вредоносность вплоть до полных выпадов [241].

### Признаки поражения

На землянике наблюдаются различные признаки поражения. Наиболее бросающейся в глаза является «болезнь цветной капусты». Эта болезнь возникает при комбинированном поражении растения листовыми нематодами и *Corynebacterium fascians* (Tilf.). Бактерии вызывают образование небольших галлов на черешках листьев, и под влиянием нематод затем возникают типичные симптомы «цветной капусты». Они выражаются в утолщении и укороченности ветвящихся побегов, которые часто срastaются, и это обуславливает скученность цветочных почек [1148].

Типичная картина болезни наблюдается редко, чаще те или иные ее признаки. Отсутствует срastание, но развивается короткий, утолщенный и ветвящийся цветонос, уменьшаются листовые пластинки или они пузыревидно разрастаются, и нередко форма листьев несимметрична (рис. 121). Часто мелкие, почти без пластинки листья («ювенильность») расположены в виде розетки. Из-за отмирания наиболее молодых листьев и уменьшения других нередко наблюдается явление, называемое «открытый центр» или «изреживание сердечка». Образование цветков ненормальное. Плоды мелкие, непривлекательные по внешнему виду и часто деформированные; большей частью несозревающие. На более старых листьях близ средней жилки («места питания») образуются мелкие засохшие бурые пятна или заметно сильное покраснение.

Признаки болезни особенно четко выражены весной и в начале лета. Летом при благоприятных условиях роста растения могут оправиться.



Рис. 121. Растение земляники, пораженное *Aphelenchoides fragariae*.

В Англии болезнь, вызываемая *A. fragariae*, именуется «краснота» («red plant»), в США — «весенняя карликовость» («spring dwarf») или «весенняя курчавость» («spring crimp»).

Следует отметить, что на землянике может паразитировать и *A. ritzemabosi* и вызывать примерно такие же симптомы, что и *A. fragariae*.

Поражение декоративных и папоротникообразных растений *A. fragariae* становится заметным по светло- и темно-бурым пятнам, более или менее ограниченными жилками. По исследованиям Де Мезеньи [915, 916], при воздействии ферментов, содержащихся в выделениях пищеводных желез нематоды, например  $\beta$ -глюкозидазой, в растении-хозяине высвобождается полифенол из связанных фенолов. С этим, очевидно, связано побурение пораженных тканей (см. стр. 103). Проявляются также угнетение роста и деформация листьев и соцветий, как, например, у гортензий, бегоний Глуар де Лоррен (рис. 122), восточных лилий и др.

У фиалок образуются галлы величиной с орех, состоящие из остановившихся в росте, утолщенных, сросшихся друг с другом боковых побегов, листьев и соцветий. Возможно, что в возникновении этих новообразований участвуют бактерии.

**Морфология паразита.** Земляничная нематода длиной 0,5—0,8 мм и шириной 0,012—0,015 мм. Она мельче *A. ritzemabosi*, но обычно эти виды очень похожи (см. рис. 120). Признаки различий между ними приведены на странице 312.



Рис. 122. Деформация бегонии, пораженной земляничной нематодой.

## Развитие и биология

Нематоды передвигаются вверх по стеблю с пленочной влагой. На землянике они живут большей частью эктопаразитически в пазухах листьев, в почках, цветочных головках. Высасывание клеток приводит к образованию описанных выше деформаций на развивающихся частях растений. Вероятно, механическое действие стилета усиливается выделениями желез пищевода. В зависимости от вида растения-хозяина нематоды ведут экто- или эндопаразитический образ жизни. На многих декоративных растениях нематоды не живут эктопаразитически. Они внедряются главным образом через устьица и поранения. Яйца откладывают в мезофилле, через несколько дней из них развиваются личинки, а затем половозрелые черви. Продолжительность развития примерно такая же, как и у хризантемной нематоды. Для развития одной генерации при 18°C необходимо 10—11 дней [1486]. При благоприятных условиях несколько генераций быстро следуют одна за другой.

Земляничная нематода обнаруживается преимущественно весной и в начале лета. В это время численность нематоды наиболее высока, например в одной почке может содержаться 8000—12 000 особей [138]. Влажная весенняя погода благоприятствует поражению. В середине лета большинство нематод проникают в усы или молодые растения или мигрируют в почву.

### Растения-хозяева

Земляничная нематода — многоядный паразит, нападающий, помимо земляники, на многочисленные декоративные растения. Поражение большинства этих растений-хозяев в старой литературе относили к *A. olesistus* — синониму названия паразита. Земляничной нематодой поражаются аконит, агератум, анемона, астры, бегония, кальцеолярия, хризантема, ломонос, безвременник, колеус, ландыш, толстянка, цикламен, състь, георгина, наперстянка, дороникум, фикус, гербера, будра, морозник, ирис, гортензия, водолитник, недотрога, *Kalanchoe*, лилии, нарциссы, пионы, пеларгония, пеперомия, флокс, лапчатка, примула, лютик, рудбекия, *Saint-paulia*, шалфей, камнеломка, скабиоза, пролеска, *Sinningia*, купальница, вербена, фиалка и циния.

Из папоротникообразных растениями-хозяевами являются многочисленные представители родов: *Acrostichum*, *Adiantum*, *Aneimia*, *Aspidium*, *Asplenium*, *Athyrium*, *Blechnum*, *Ceterach*, *Ceropteris*, *Coniogramme*, *Cystopteris*, *Davallia*, *Diplazium*, *Dryopteris*, *Cymnogramme*, *Lomaria*, *Lygodium*, *Marsilea*, *Microlepia*, *Polypodium*, *Polystichum*, *Pteris*, *Neottopteris*, *Nephrodium*, *Nephrolepis*, *Osmunda*, *Pityrogramma*, *Phyllitis*, *Scindapsus*, *Stenochlaena*, *Struthiopteris* и *Woodwardia* [482, 507, 1291]. Кроме того, земляничной нематодой поражаются различные сорняки (см. стр. 94).

Земляничной нематодой поражаются преимущественно папоротникообразные, а также лилейные, лютиковые, сложноцветные и первоцветные. Не поражаются или редко поражаются представители злаковых, маревых, гвоздичных, зонтичных, крестоцветных и бобовых [1490]. В Швейцарии *A. fragariae* нанесла значительный вред сеянцам ели.

Сорта земляники поражаются по-разному. Например, сорта Ранняя Махерауха и Фаворит Кембриджа поражаются очень сильно, сорта Мадам Муто и Идун — средне, сорт Талисман — очень слабо, а сорта Регина и Георг Зольтведель не поражаются [1521].

### Меры борьбы

Наиболее просто и надежно удалять и уничтожать все пораженные растения земляники в сочетании с прекращением на несколько лет возделывания ее на зараженной площади. Поскольку разнос и распространение земляничной нематоды осуществляются главным образом с пораженными усами и молодыми растениями, то для посадки следует использовать только незараженные растения. По-

садовый материал рекомендуется брать только из известных питомниководческих хозяйств.

Ценный материал можно обеззараживать обработкой горячей водой. Молодые растения погружают в воду с температурой 47°C на 10—15 мин. [83, 285, 855]. Однако чувствительность сортов земляники к горячей воде различна, и перед обработкой больших количеств материала сначала следует проверить реакцию имеющегося сорта. После обработки растения охлаждают, погружая их на 10—15 мин. в холодную воду. Возможна также фумигация пораженных растений метилбромидом при дозировке 70 г/м<sup>3</sup> и экспозиции 3—4 часа, в зависимости от температурных условий [83, 705].

Эффективность химического способа борьбы является спорной. Некоторые авторы [671, 1190] сообщали, что хотя им удавалось путем опрыскиваний паратионом снижать численность нематод, но полностью они не уничтожались. Кактыня [705] сообщила, что два опрыскивания 2%-ным раствором 30%-ного тиофоса (паратин) полностью уничтожили нематод. Браковская [83], применяя ту же концентрацию препарата, получила удовлетворительные результаты в подавлении нематод. Питчер [1143] с успехом применил препараты деметона для подавления стеблевой и листовых нематод на землянике<sup>1</sup>. Применение этих препаратов на землянике требует соблюдения предписываемых мер безопасности.

Препараты паратиона и деметона могут применяться и на многих видах декоративных растений. Рекомендуется проводить две или три обработки с интервалами в несколько дней при появлении первых признаков болезней. При сильном поражении или в случае менее ценных растений целесообразнее уничтожить весь пораженный материал. Для декоративных растений возможна обработка горячей водой.

## ПРОЧИЕ ВИДЫ *APHELENCHOIDES*

### *Aphelenchoides blastophthorus* Franklin, 1952

Этот вид найден в Англии в листьях и цветочных головках скабиозы кавказской (*Scabiosa caucasica* Bieb.). Нематода вызывает отмирание зачатков цветков и деформацию листьев. Пластинка листа уменьшается, средняя жилка утолщается. Нематоды особенно многочисленны в пазухах листьев и зачатках цветков в июне и июле. Кроме скабиозы, по имеющимся наблюдениям, поражаются *Anemone hepatica* L., *Dipsacus fullonum* L., *Trollius europaeus* L., *Anchusa*, *Begonia*, *Cephalaria*, *Viola*, нарциссы и корневища ириса. Сообщения о находках *A. blastophthorus* поступили из Англии, Голландии и Дании [358, 852, 856, 1053, 1054].

*Aphelenchoides blastophthorus* длиной 820—830 мк, обладает более крупным стилетом (17 мк), чем *A. ritzemabosi* (12 мк) и *A. fagariae* (10 мк). По форме тела и числу боковых линий *A. blastophthorus* похожа на хризантемную нематоду, но

<sup>1</sup> Питчер наибольший эффект получил от паратиона. Вообще же препараты систокса на землянике малоэффективны в борьбе со стеблевой и листовыми нематодами (Метлицкий, 1967). — *Прим. перев.*



Рис. 123. *Aphelenchoides subtenuis*:  
слева направо — голова, область хвоста  
самки и самца (по Франклин).

имеет только один шипик на кончике хвоста. Изгиб хвоста самца незначителен, как и у земляничной нематоды.

*Aphelenchoides subtenuis* (Cobb,  
(1926) Steiner et Buhner, 1932

Этот вид впервые обнаружил Кобб [169] в луковицах нарциссов. Поражения наблюдаются в США, Англии (описан Гудди как *A. hodsoni*), Дании и Голландии. Нематода вызывает побурение чешуи лукович («кольчатую болезнь») подобно

стеблевой. На поверхности луковицы заметны крупные светло- или темно-бурые пятна, особенно у донца.

Кроме нарциссов, до сих пор наблюдалось поражение крокусов (*Crocus vernus* All., *Crocus sativus* L.), тюльпана (*Tulipa praestans* Hoog.), *Iris bucharica* Fort. и лука гигантского (*Allium giganteum* Reg.) [814, 1071, 1409]. Флэкс и пролеска также должны быть хозяевами [141].

Нематоды длиной 870—1150 мк. Самки имеют короткий округленный хвост ( $s=27-33$ ) с шипиковидным придатком, расположенным вентрально (рис. 123). Самцы напоминают самцов *A. ritzemabosi*.

В целях борьбы применяют трехчасовую обработку луковиц (нарциссы, крокусы) горячей водой при 43,5°C. Крокусы нужно обрабатывать не позднее недели после выкопки, так как возможно поражение нематодой [1409].

*Aphelenchoides besseyi* Christie, 1942

Рисовая листовая нематода *A. besseyi* (син. *A. oryzae* Yokoo, 1948) встречается в США, Японии, Китае, Вьетнаме, Индии, Бангладеш, Африке, Болгарии, Венгрии и на юге СССР (Молдавская ССР, Крымская область, Краснодарский край, а также в Закавказье и Средней Азии) [79].

Растением-хозяином, помимо риса, является земляника. На рисе вызывается «беловершинность», на землянике — «летняя карликовость» или «летняя курчавость». Молодые листья сильно деформируются, отстают в росте и часто имеют более темную окраску. Эти симптомы в противоположность поражению *A. fragariae* проявляются лишь летом. Это можно объяснить тем, что *A. besseyi* требует более высокой температуры, чем *A. fragariae* и *A. ritzemabosi*.

Температурный оптимум для *A. besseyi* лежит в пределах 23—30°C, и нижним порогом развития является 13°C [1507]. Развитие одной генерации при 25°C продолжается около 6½—7 дней. Согласно Судаковой и Глушенкову [1507], для одной генерации требуется сумма температур 80° при суммировании средних дневных температур выше 13°C.

Рисовая листовая нематода отличается от других видов афеленхов наличием четырех шипиков на кончике хвоста, а также числом боковых линий, положением экскреторной поры, длиной задней матки и др.

Борьбу с рисовым афеленхом проводят путем обработки семян риса (нематоды часто в большом количестве находятся под цветковой чешуей) метилбромидом или 3-р-хлорфенилметилроданином (см. стр. 126). Пораженные растения земляники можно опрыскивать фосфорорганическими соединениями. При этом хотя поражение снижается, но выжившие нематоды снова быстро размножаются. Надежнее уничтожать пораженные растения и использовать здоровый посадочный материал.

**НЕМАТОДЫ, ОБРАЗУЮЩИЕ ГАЛЛЫ НА ЛИСТЬЯХ И СТЕБЛЯХ**

Виды рода угриц *Anguina* или *Paranguina* вызывают образование галлов на надземных частях растения, например *A. tritici* и *A. agrostis* в зачатках цветков, а другие виды *Anguina* на листьях или стеблях. В условиях Средней Европы из

галлообразующих нематод наиболее широко распространены только *Anguina graminophila*, *A. graminis* и *A. millefolii*. Кроме того, нужно отметить *Paranguina agropyri*.

### *Anguina graminophila* (Goodey, 1933) Thorne, 1961

Хотя еще в прошлом столетии в Германии на видах полевицы (*Agrostis*) отмечались листовые галлы, только в 1933 г. Гуди [494] описал возбудителя, назвав его *Anguillulina graminophila*. Филипьев [347] перевел этот вид в род *Ditylenchus*, а Торн [1563] поместил его в род *Anguina*. Основанием для этой перестановки послужило многорядное расположение ооцитов, размер и форма тела червя и далеко позади расположенная вульва ( $V=86-90\%$ ).

На листьях видов полевицы в результате поражения личинками старшего возраста (четвертая личиночная стадия) образуются галлы длиной 1—15 мм и шириной 1—2 мм, которые расположены преимущественно вблизи основания листа или на его нижней стороне (рис. 124).

Мелкие галлы часто сливаются. Окраска галлов изменяется от зелено-желтой, затем пурпурно-красной до черно-фиолетовой. Одновременно галлы становятся твердыми и прочными, а их поверхность морщинистой. В полостях галлов живут большие малоподвижные нематоды величиной 1,4—2,5 мм (от 2 до 12 каждого пола). Из многочисленных отложенных ими яиц развиваются личинки, имеющие в четвертой стадии размер 1,2—1,4 мм. В этой стадии нематоды в усохшем состоянии могут долго сохранять способность к инвазии. Весной они покидают старые размягчившиеся галлы и проникают в ткань молодых листьев, когда последние находятся еще во влагалище.

К растениям-хозяевам относятся виды полевицы: нежная, собачья, ползучая, волосовидная и белая; виды *Calamagrostis*, а иногда тимopheвка луговая и овес, как это установил Краль [784] в Эстонской ССР.

Интересны наблюдения Гуди [494] о совместной встречаемости *A. graminophila* с грибом *Dilophospora alopecuri* — возбудителем дилофоспороза. Нематоды переносят на новое растение-хозяина крошечные споры, снабженные клейкими прицепками. Старые листовые галлы часто бывают покрыты пикнидами этого гриба.

Ареал этой нематоды, согласно имеющимся наблюдениям, охватывает ГДР, ФРГ, Англию, СССР и США. Однако этот вид встречается и в других странах. Его экономическое значение невелико.

### *Anguina graminis* (Hardy, 1850) Filipjev, 1936

Уже Гарди [553] наблюдал нематод в листовых галлах овсяницы овечьей. Он назвал их *Vibrio graminis*. Позднее мелкие галлы были найдены на полевице пдзучей, щучке, луговике извилистом и овсянице красной.

Проведенные в Эстонской ССР исследования показали, что эта нематода встречалась в 37 пунктах как паразит овсяницы красной и овечьей [782].

Галлы длиной 1—4 мм и шириной 0,5—2 мм сходны с узелками (рис. 125). Их окраска меняется от желто-зеленой до коричнево-фиолетовой. Галлы меньшего размера обычно расположены с одной стороны средней жилки, а большего — с обеих.

В более крупных галлах находятся от 4 до 6 взрослых нематод, а также многочисленные яйца и личинки. Галлы меньшего размера часто содержат только одного червя, самца или самку. В этом случае потомство, естественно, отсутствует. Нематоды сходны с пшеничной угрицей *Anguina tritici* (см. стр. 326).



Рис. 124. Листовые галлы, вызванные *Anguina graminophila*, на полевице.



Рис. 125. Листо-  
вые галлы, вы-  
званные *Angui-  
na graminis*, на  
овсянице ове-  
чьей (по Гуди).



Рис. 126. Галл *Paranguina  
agropyri* на пырее (по Ки-  
рьяновой).

Когда галлы становятся мягкими, личинки второй стадии размером 0,7—0,8 мм покидают их и ищут нового хозяина. Вредоносность незначительна. Пока этот вид распространен только в Европе [473].

### *Anguina millefolii* (Löw, 1874) Filipjev, 1936

Этот вид найден и описан Лёвом [883] в Германии на тысячелистнике (*Achillea millefolium* L.). На листьях, а также на цветоносах и пазушных побегах различных видов *Achillea* образуются галлы размером от 3 до 6 мм, причем на одном листе их может находиться несколько, иногда они сливаются между собой. При сильном поражении верхушечных побегов происходят искривления и другие уродства. Внутри появившихся в мае галлов первоначально находится несколько взрослых червей (от 2 до 8 самок и самцов). В дальнейшем галлы содержат много взрослых нематод уже второго поколения. Это объясняется тем, что не все личинки второй стадии впадают в анабиоз, а продолжают развиваться в тех же галлах.

*Anguina millefolii* обнаружена в Дании, ГДР, ФРГ, Англии, Швеции, Финляндии, СССР, ЧССР, Швейцарии, Италии и Франции [418, 782, 1157 и др.].

### *Paranguina agropyri* Kirjanova, 1955

В Воронежской области (СССР) были обнаружены галлы у основания стебля пырея ползучего. Нематода описана Кирьяновой (1955) под названием *Paranguina agropyri*.

Нематоды похожи на *Anguina*, но отличаются наличием четырех пищеводных желез вместо трех, из которых две заканчиваются в среднем бульбусе. Галлы развиваются в месте перехода основания стебля в корневище. Они достигают примерно величины горошины (рис. 126). Внутри галлов находится несколько тысяч личинок. В первой стадии они имеют длину 0,77—0,78 мм, а во второй — 0,84—0,95 мм.

*Paranguina agropyri* часто встречается в Воронежской области. На площади 10 см<sup>2</sup> неоднократно встречалось от 2 до 3 галлов. Но распространение этого вида, очевидно, шире, так как Погосян [1157] обнаружила его в Армянской ССР, а Э. Кралль и Г. Кралль [787] установили наличие *P. agropyri* в Эстонской и Латвийской ССР, в Псковской, Ленинградской, Вологодской, Калининской, Ульяновской и Ростовской областях, а также в Марийской АССР. Они наблюдали, что личинки этого вида проникают также в растения пшеницы и ржи<sup>1</sup>. Не исключено, что *P. agropyri* оказывает патогенное влияние на молодые растения зерновых культур.

## НЕМАТОДЫ, ПАРАЗИТИРУЮЩИЕ В ЗАЧАТКАХ ЦВЕТКОВ

Некоторые виды рода *Anguina* являются специализированными паразитами зачатков цветков, превращающихся при этом в галлы. Так как галлы образуются вместо семян и в них в большом количестве находят нематод, последних часто называют семенными нематодами. Такие галлы на цветках до настоящего времени известны только у злаков.

### ПШЕНИЧНАЯ НЕМАТОДА, ИЛИ УГРИЦА

[*ANGUINA TRITICI* (STEINBUCH, 1799) FILIPJEV, 1936]

**История и географическое распространение.** Пшеничная нематода была открыта в 1743 г. англичанином Нидхэмом и описана Штейнбухом [1441] как *Vibrio tritici*. Роффреди [1247] установил причинную связь между нематодой и болезнью пшеницы, при которой вместо нормальных зерен образуются галлы. На основании некоторого сходства галлов с семенами куколя (*Agrostemma githago*) эта болезнь в немецкой литературе называется «куколевой болезнью», а для галлов приобрело права гражданства наименование «куколевые зерна». Давэн [214], Марциновская [935], Льюкел [845] и другие ученые разработали детально вопросы биологии и меры борьбы. *Anguina tritici* распространена во всех пяти частях света.

**Вредоносность.** В мировом масштабе пшеничная нематода и в настоящее время является одним из вреднейших видов нематод. Она особенно часто появляется в тех областях, в которых возделывается пшеница, но не производится никакой очистки и смены семенного материала<sup>2</sup>. В этих областях нередки потери от 30 до 70%. В ГДР, ФРГ и в других европейских странах пшеничная нематода встречается редко. В годы после второй мировой войны на западе и юге ФРГ местами отмечалось более сильное распространение этой болезни на пшенице и полбе [46, 1170]. В Венгрии и Югосла-

<sup>1</sup> Работами Э. Кралль и Г. Кралль в 1968—1970 гг. установлена вредоносность этой нематоды на пшенице, ржи и ячмене. — *Прим. ред.*

<sup>2</sup> В Советском Союзе с 1937 г. введен ГОСТ, запрещающий высеив семян с содержанием 1 галла на 1 кг, благодаря чему нематода не имеет в нашей стране экономического значения. — *Прим. ред.*





Рис. 127. Колос пшеницы, пораженный *Anguina tritici*.

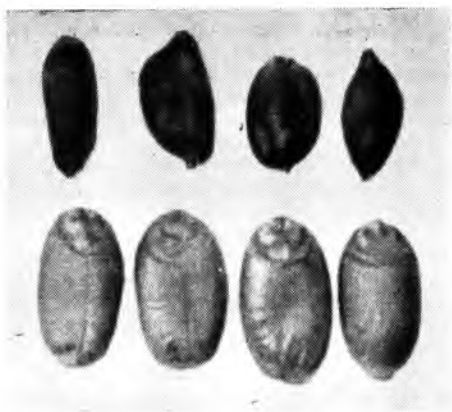


Рис. 128. Галлы пшеничной нематоды и зерна пшеницы.

вии в последние годы пшеничная нематода появилась в более значительной степени и на отдельных полях вызвала потери урожая до 50% [663].

**Признаки поражения.** Уже у молодых растений поражение нематодой можно установить по волнистости и курчавости краев листьев, задержке развития и скручиванию листьев. Поскольку утолщения основания побега не наступает, признаки поражения относительно хорошо отличимы от явлений, вызываемых стеблевой нематодой (*Ditylenchus dipsaci*. — *Ред.*). Междоузлия укорочены, у полбы дугообразно искривлены. У более взрослых растений пшеницы листья часто скручиваются. Пораженные колосья короче и более сжаты, чем здоровые, а также дольше остаются зелеными (рис. 127). У пшеницы при раскрытии колосковых чешуй хорошо заметны сине-зеленые галлы, а у полбы они не так хорошо видны из-за большой пленчатости. Галлы меньше и уже зерен пшеницы (рис. 128). У полбы галлы удлинённые, сплюснутые или трехгранные, у ржи они также длиннее и уже, чем у пшеницы. Галлы становятся черно-коричневыми и твердыми, имеющими толстые стенки, и заполнены белым веществом, состоящим из тысяч личинок нематоды, находящихся в состоянии анабиоза.

Часто вместе с *A. tritici* встречается возбудитель дилофоспороза (*Dilophospora alopecuri*), вследствие чего большая или меньшая часть колоса оказывается покрытой липкой черной массой, которая в дальнейшем высыхает.

### Морфология паразита

Самки *A. tritici* — неуклюжие черви длиной 3—5 мм и шириной 0,1—0,2 мм, большей частью лежащие в галле в спирально свернутом виде (рис. 129). Они обладают ротовым шипом длиной 8—10 мк с небольшими базальными вздутиями

Перед пищеводными железами находится орган для накопления запасных веществ (Vorratsdrüse), вероятно, собирающий секреты, образуемые основной железой. В соответствии с продуцируемым количеством секрета «железа запаса» может увеличиваться или сморщиваться. Яичник сильно развит и в передней части согнут вдвое. Между яичником и маткой находится сперматека. Матка может одновременно содержать несколько яиц. Вульва лежит далеко позади ( $V=90-91\%$ ). Задняя ветвь матки точно также может служить сперматеккой.

Самцы меньших размеров (1,9—2,5 мм), более стройны и подвижны, чем самки, и не свернуты спирально. Они имеют большую спикунду, рулек и бурсу, не доходящую до конца хвоста.

Личинки первой стадии длиной 0,5 мм; личинки второй стадии достигают длины 1 мм (рис. 130); они годами могут находиться в галле в высохшем состоянии, способные к инвазии.



Рис. 129. Самка *Anguina tritici* (по Гудн).

## Развитие и биология

Осыпавшиеся при уборке урожая или занесенные при посеве галлы во влажной почве размягчаются. В результате поглощения влаги личинки, находящиеся в анабиозе, снова становятся жизнеспособными и покидают галлы. Заражение озимых зерновых культур частично начинается еще осенью, а яровых — весной. Имеется прямая связь между количеством осадков, выпавших в октябре, ноябре и декабре, и степенью поражения в следующем году [1176]. При отсутствии растения-хозяина личинки могут находиться в почве в жизнеспособном состоянии по крайней мере 7 месяцев [935]. Заражение происходит в то время, когда семядоля уже не защищена колеоптилем. Период заражения завершается с началом фазы

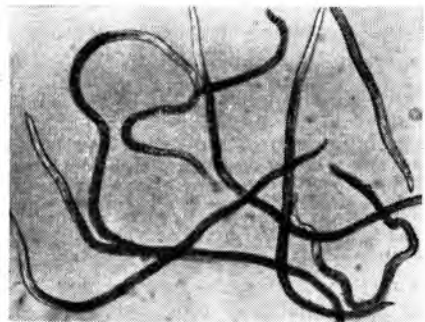


Рис. 130. Личинки *Anguina tritici* (увеличено в 120 раз).

трубкования. Прохладная влажная погода благоприятствует заражению. В теплую, способствующую росту погоду растения быстрее проходят фазу развития, восприимчивую к заражению нематодой. Личинки поселяются сначала в пазухах листьев, вблизи точки роста, и активным сосанием вызывают первые симптомы заболевания.

По мере роста растения-хозяина личинки пассивно поднимаются вверх и, как только образуются колосья, проникают в за-

чатки цветков. Вместо нормальных зерен происходит образование галлов (куколеобразных зерен), в которых личинки очень быстро развиваются в половозрелые особи. Количество находящихся в одном галле самок и самцов значительно варьирует. Льюкел [845] насчитал в галлах полбы 1—8 самок и 0—6 самцов, в галлах пшеницы 3—37 самок и 1—42 самца, а в галлах двузернянки — 3—45 самок и 2—40 самцов. В каждом галле находится от 1 до 6 самок и 2—7 самцов [419].

Каждая самка откладывает от сотен до тысяч яиц. Период откладки яиц продолжается 5—6 недель [935]. Из яиц вылупляются личинки первой стадии, которые после линьки, во второй стадии, впадают в анабиоз. Количество находящихся в одном галле личинок значительно. Лимбер [850] насчитал в галлах из Китая от 800 до 26 000 личинок, а из Индии от 3600 до 32 400 личинок, в зависимости от веса галла (2,5—9,2 мг). Индийские галлы содержали в среднем 2110 личинок на 1 мг галла, а китайские — 2829. Галлы средней величины весят приблизительно 5 мг и содержат 10 000—15 000 личинок. В одном колосе могут развиваться от 1 до 67 галлов [845], в зависимости от массовости нападения. Иногда личинки проникают в ткани листа и вызывают у них образование галлов.

В галлах личинки при хранении в сухих условиях могут годами оставаться в жизнеспособном состоянии. Согласно исследованиям Филдинга [345], в одной партии пшеницы личинки оказались вполне жизнеспособными после хранения в течение 28 лет. Проведенное в 1958 г. (после 35 лет хранения) испытание того же материала показало, что жизнеспособным оставалось еще 60% личинок [1563]. Очевидно, на продолжительность жизни в состоянии анабиоза влияют условия окружающей среды при хранении, например влажность воздуха или же другие еще неизвестные факторы. Согласно нашим наблюдениям, большая часть личинок оказалась погибшей уже после 6—7 лет хранения галлов. Гуди [486] и Гоффарт [419] считают, что продолжительность жизни личинок в среднем выражается 9—10 годами.

Часто можно наблюдать, что галлы заполнены спорами твердой головни (*Tilletia tritici*). Выше уже указывалось на встречаемость нематоды вместе с дилофоспорозом. Иногда на пшенице вместе с нематодой или с дилофоспорозом появляется бактериоз (*Corynebacterium tritici* = *Xanthomonas tritici*) [1170].

**Растения-хозяева.** К растениям-хозяевам *Anguina tritici* относятся пшеница, рожь, полба (*Triticum spelta*) и двузернянка (*Triticum dicoccum*). Иногда может заражаться овес, но галлообразования не происходит. Ячмень, как и злаковые травы, практически иммунен. Наиболее восприимчивы виды *Triticum*. Иногда поражается рожь. Устойчивых сортов пшеницы, по-видимому, нет.

**Способы расселения.** Перенос пшеничной нематоды на большие расстояния происходит почти исключительно с плохого очищенным семенным материалом. В среднем ежегодно 3% исследуемых на английских контрольно-семенных станциях проб пшеницы содержали галлы [417, 418]. Последние могут распространяться убороч-

ными машинами, а также воробьями, если они нападают на пораженные посевы большими стаями. Впрочем, птицы неохотно заглатывают галлы и часть личинок неповрежденными проходит через их пищеварительный тракт, поэтому распространение этим путем имеет ничтожное значение. Из грызунов заносу галлов могут способствовать хомяки при перетаскивании ими пораженных колосьев. Передвижение самих нематод в горизонтальном направлении ничтожно.

**Меры борьбы.** Поскольку источником заражения служит преимущественно посевной материал, высевать следует только хорошо очищенные семена. Если в поле обнаружена нематодная болезнь, ее можно устранить путем посева в течение 2 лет растений, не являющихся хозяевами. Паразиты сохраняются только при частом возделывании своих растений-хозяев, и нормальный четырехлетний плодосмен достаточен, чтобы ликвидировать очаг нематоды.

Галлы могут быть удалены очисткой посевного материала, так как они мельче зерна пшеницы. Однако полбу механически очистить нельзя, поскольку галлы по размерам едва отличаются от здоровых зерен.

После удаления галлов из посевного материала пшеницы рекомендуется провести влажное протравливание ртутными препаратами, при котором будут уничтожены случайно прилипшие личинки. У полбы обработка горячей водой (30 мин. при 52—54°C) после предварительного замачивания в воде при 30°C вызывает гибель личинок, не слишком повреждая семена<sup>1</sup> [1170].

#### **НЕМАТОДА ЦВЕТКОВ ЗЛАКОВЫХ ТРАВ** **[ANGUINA AGROSTIS (STEINBUCH, 1799) FILIPJEV, 1936]**

**История и географическое распространение.** В 1799 г. Штейнбух [1441] описал этот вид нематоды, образующей галлы в соцветиях полевицы волосовидной (*Agrostis capillaris*), под названием *Vibrio agrostis*. Одновременно Штейнбухом был описан другой вид *Vibrio phalaridis* с тимофеевки степной (*Phleum phleoides*), в настоящее время считающийся синонимом *A. agrostis*. То же относится к некоторым другим описаниям, например *Anguillula graminearum* Diesing, 1851 и *Tylenchus phlei* Ногн, 1888. Очень вероятно также, что вид, описанный Дойером [277] как *Anguillula trisetum* Kühn, следует рассматривать как синоним *A. agrostis* [419].

Гуди [489] в 1930 г. сделал подробное описание этого вида, который Филиппев [347] включил в род *Anguina*.

Вид *A. agrostis* распространен в Европе (ГДР, ФРГ, Англия, Швеция), в СССР и США [419, 1563].

**Вредоносность.** *Anguina agrostis* может причинять серьезный ущерб в тех областях, где широко возделывают злаковые травы. Кроме того, нематоды приписывается вредное влияние на крупный рогатый скот, лошадей и овец, поедающих овсяницу красную (*Festuca rubra* L. var. *commutata* Gaud.) [543, 1375].

**Симптомы поражения.** В противоположность пшеничной нематоды при поражении молодых растений нематодой *A. agrostis* не

<sup>1</sup> Т. е. не снижая всхожести. — Прим. ред.

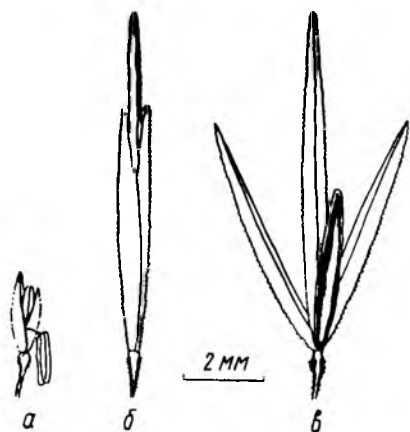


Рис. 131. Поражение *Anguina agrostis*:

а — нормальный цветок полевицы; б — пораженный цветок закрытый; в — пораженный цветок открытый.

появляется никаких уродств. Листья лишь немного короче и шире нормальных. Картина поражения ясно распознается только на соцветиях. У многократно изогнутых метелок более или менее многочисленные галлы находятся в цветках, у которых колосковые чешуи в 2—3 раза длиннее, чем у здоровых. Удлиненные колосковые чешуи охватывают также удлиненные цветковые чешуи, внутри которых находятся сначала зеленые, затем пурпурно-красные бутылкообразные галлы нематоды (рис. 131). У видов полевицы галл размером 4—5 мм имеет на верхушке беловатую окраску, а у основания сине-зеленую.

У других родов злаковых трав отмечены в общем те же симптомы. Величина галла может колебаться, например у видов *Koeleria* они имеют в длину только до 3 мм.

**Морфология.** *Anguina agrostis* по размеру меньше *A. tritici*. Самки длиной 1,5—2,7 мм, шириной 0,09—0,14 мм, а самцы соответственно 1,1—1,8 мм и 0,04—0,06 мм. Личинки второй стадии достигают длины 0,75 мм. По прочим морфологическим признакам они в значительной степени сходны с пшеничной нематодой.

### Развитие и образ жизни

Развитие в основном сходно с таковым у пшеничной нематоды. Когда галлы падают на землю или попадают в почву при посеве и впитывают влагу, они набухают, лопаются и личинки второго возраста выходят в почву. Наиболее благоприятна для растрескивания галлов та же влажность почвы, что и для прорастания семян [183].

Если имеются соответствующие растения, личинки проникают между окружающими точку роста листьями и по мере роста растения медленно поднимаются вверх. Как только образуются зачатки цветков, несколько личинок проникает в них и вызывает превращение завязи в галл. Личинки продолжают свое развитие только после проникновения в зачатки цветков и очень быстро достигают половой зрелости. Обычно галл содержит 1—3 самки и столько же самцов. Самки в течение примерно 2 недель откладывают в среднем 1000 яиц. Из отложенных яиц вскоре вылупливаются молодые личинки, которые после линьки, т. е. во второй стадии, впадают в анабиоз. Время развития от проникновения личинок в зачаток

цветка до второй личиночной стадии продолжается около 3—4 недели [200]. Как и у пшеничной нематоды, ежегодно развивается только одно поколение. В сухих галлах личинки могут оставаться жизнеспособными до 7 лет, а в свободном состоянии в почве до 12 месяцев [473].

**Растения-хозяева.** Поражается ряд злаковых трав. Среди них виды полевицы (собачья, ползучая, нежная), метлица полевая, овсяница овечья и красная, мятлик однолетний и луговой, тимфеевка луговая и степная, канареечник тростниковый, келерия (тонконог) сизая. Вероятно, галлы на соцветиях костра прямого, ежи сборной, видах вейника, колосняка песчаного, мятлика обыкновенного, трищетинника золотистого и на других травах также вызваны паразитированием *Anguina agrostis*. На пшеницу не переходит.

**Способы расселения.** Перенос галлов на большие расстояния происходит преимущественно с неочищенным посевным материалом, а также уборочными машинами и транспортными средствами. Кортни и Хоуэлл [200] насчитали несколько десятков нематод на паре резиновых сапог, в которых было пройдено небольшое расстояние по зараженному нематодами участку полевицы. В другом опыте авторы установили, что при обмолоте галлы могут отлетать на расстояние до 10 м.

**Меры борьбы.** Зараженные площади можно очень быстро обеззаразить. Все нематоды уничтожаются при проведении глубокой вспашки; лежащие на поверхности галлы запахиваются глубоко в почву и там погибают. Возделывание в течение 1—2 лет растений, не служащих хозяевами, также уничтожает всех нематод. Для того чтобы по возможности предотвратить заражение, необходима очистка посевного материала. Важное значение имеет также регулярный семенной контроль.

Обработка зараженного семенного материала горячей водой (15 мин. при 52°C) убивает личинки в галлах после многочасового предварительного замачивания в тепловатой воде. Однако всхожесть при этом может несколько снизиться [200].

Рекомендуется очистка уборочных машин и транспортных средств, в особенности если их перемещают с зараженного участка на свободный от инвазии. Если по недосмотру были высеяны сильно зараженные семена, для предотвращения образования новых галлов рекомендуется провести ранний укос.

Интересны наблюдения Кортни, Пибоди и Остенсона [201] о том, что после применения гербицида далапона (натриевая соль 2,2-дихлорпропионовой кислоты) пораженность галлами снизилась с 80,7 до 5,7%. Амитрол и гидразид малеиновой кислоты также оказывали нематотическое действие.

## **НЕМАТОДЫ — ПАЗАРИТЫ КУЛЬТУРЫ ШАМПИЊОНОВ**

Мало известно, что нематоды принадлежат к числу опаснейших паразитов культуры шампиньонов. Они нередко являются причиной снижения их урожая.

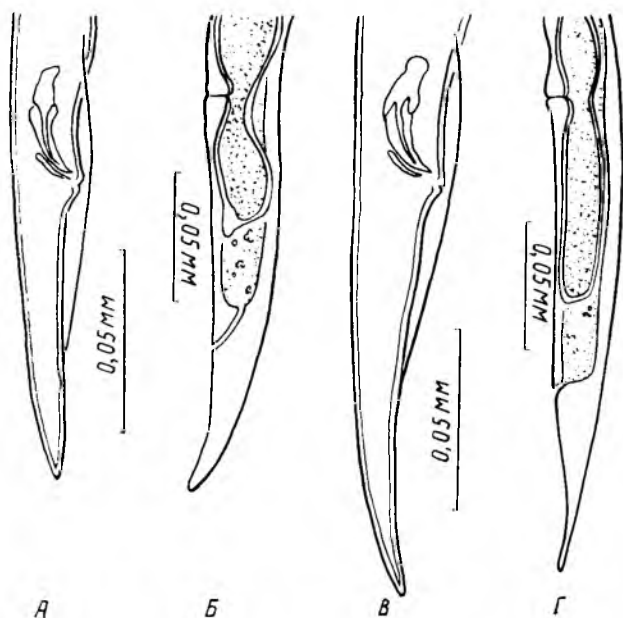


Рис. 132. Хвостовая область самцов и самок *Ditylenchus myceliophagus* (А и Б) и *D. destructor* (В и Г) (по Дж. Б. Гуди).

В качестве паразитов шампиньонов известны следующие виды: *Ditylenchus myceliophagus* Goodey, 1958, *Aphelenchoides composticola* Franklin, 1957 и *Paraphelenchus myceliophthorus* Goodey, 1958.

Кроме того, некоторый вред могут нанести *Aphelenchus avenae* (стр. 277) и сапрозойные виды, особенно из рода *Rhabditis*.

Первый признак поражения нематодами — ухудшение развития мицелия, который становится тонким и волокнистым и наконец совершенно исчезает. Соответственно приостанавливается развитие плодовых тел, которые затем отмирают.

Вред, наносимый указанными выше видами с ротовым шипом, заключается в прокалывании и высасывании. Виды *Rhabditis*, лишенные шипа, при массовом нападении подавляют развитие мицелия, вероятно, выделением ферментов или токсинов. Критическое пороговое количество рабдитид от 4000 до 7000 на 100 г компоста [562]. По Гоффарту [443], деятельность сапрозоев начинает проявляться сильнее лишь после значительного разрушения мицелия видами, имеющими шип.

***Ditylenchus myceliophagus* Goodey, 1958.** Этот вид сильно напоминает *D. destructor*, с которым его долгое время путали. Лишь в 1958 г. он был выделен в самостоятельный вид. Различия между ними незначительны и заключаются главным образом в относительной длине задней матки (рис. 132). От *D. dipsaci* этот вид отли-

чается закругленным кончиком хвоста и наличием шести линий на боковом поле.

Длина нематоды от 0,8 до 0,9 мм. Относительно длины стилета имеются различные данные. Гуди [471, 472] приводит величину 14 мк, а Домурат [271] — 7—8 мк.

*Ditylenchus myceliophagus*, по-видимому, наиболее вредоносный вид для шампиньонов. По данным Кейрола [117], в 83% исследованных случаев он был причиной поражений. Согласно Гуди [475], достаточно трех нематод на 100 г компоста, чтобы полностью разрушить мицелий в течение 70 дней с момента их внедрения.

*Aphelenchoides composticola* Franklin, 1957. После *D. myceliophagus* этот вид наиболее опасен для культуры шампиньонов. Длина нематоды около 0,5 мм. Стилел длиной 11 мк со слабыми вздутиями. Кончик хвоста с коротким острием. Этот вид внешне подобен листовым нематодам (см. стр. 313), но он короче их и на боковом поле у него только три линии. Развитие его сильно зависит от температуры. При 13°C первые взрослые черви появляются на 18-й день, при 18° — на 10-й, а при 23° — на 8-й день [119]. Способность к размножению у них поразительна. От 5—7 особей за 3 недели получается более 100 тыс. Потомство одного червя может за 15 недель достигнуть примерно 500 тыс. особей [471, 472].

*Paraphelenchus myceliophthorus* Goodey, 1958. Этот вид, по-видимому, менее вредоносен, чем предыдущие. Длина тела около 0,7 мм. Длина ротового шипа, лишенного вздутий, 16 мк (рис. 133). Хвостовой конец широко округлый, у личинок снабжен маленьким острием. По данным Гуди [475], этому виду удалось уничтожить мицелий гриба за 8 недель. Число нематод на 100 г компоста за этот срок увеличилось с 8 почти до 450 тыс. экземпляров.

**Меры борьбы.** Основное мероприятие заключается в том, чтобы не занести нематод. Как указывает Гоффарт [443], занесение может произойти следующим образом: с исходным материалом, например со свежим конским навозом, соломой и другими органическими отходами; с недостаточно или совсем нестерилизованной землей для подсыпки; из подпочвы и с загрязненными обувью и инвентарем.

Особое значение имеет стерилизация компоста и земли перед закладкой гряд. Обеззараживание проводят пропариванием или внесением химикалий. В исследованиях, проводившихся в Англии, наиболее надежным показал себя метилбромид (600 мг/час/л), но из-за сильной ядовитости он требует применения соответствующих мер предосторожности (см. стр. 136). Метилбромид обладает хорошей проникаемостью и является сильным нематицидом. Фумигация может быть проведена за один день [583]. Можно также применять тионазин (цинофос). В концентрации 80 мг/кг этот препарат вызывает гибель нематод, не повреждая мицелия [587, 588]. В дальнейшем необходимо тщательно очищать и обмывать 1%-ным горячим раствором формалина стены, потолок, полы и перед новой посадкой проветривать помещение в течение нескольких дней.



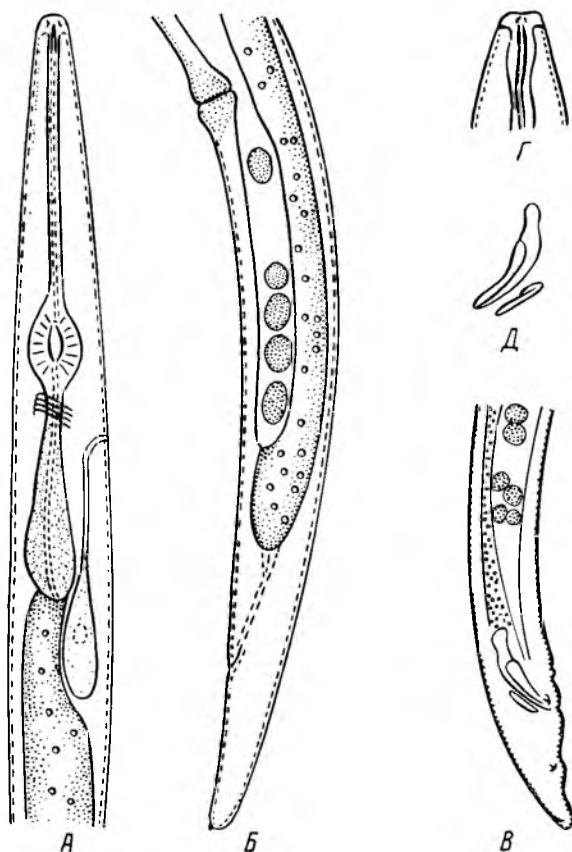


Рис. 133. *Paraphelenchus myceliophthorus*:  
 А — область пищевода; Б — задняя часть тела самки; В — хвостовая область самца; Г — голова; Д — спикула и хитиновый орган (по Дж. Б. Гуди).

Во избежание заноса инфекции на обуви перед дверьми ставят ящики с опилками, пропитанными формалином или лизолом.

### СВОБОДНОЖИВУЩИЕ НЕМАТОДЫ, ЧАСТО ВСТРЕЧАЮЩИЕСЯ В ОБРАЗЦАХ РАСТЕНИЙ И ПОЧВЫ

При исследовании больных растений, кроме фитопаразитических, часто встречаются и свободноживущие нематоды, нередко в большом количестве. В образцах почвы большей частью преобладают свободноживущие нематоды. Недостаточно опытные исследователи часто ставят поспешные диагнозы, если они, например, после окрашивания тканей растения обнаруживают многочисленных

нематод. При тщательном исследовании оказывается, что это не паразиты, а например, представители родов *Rhabditis*, *Cephalobus* или *Acrobeloides*.

В книге рассматриваются лишь наиболее важные роды и семейства, встречающиеся в образцах растений, а также в образцах почвы.

**Rhabditidae.** Наиболее известные представители рабдитид принадлежат к роду *Rhabditis*. Они встречаются преимущественно в разлагающихся органических веществах, например в компосте и в загнивших образцах растений. Это неуклюжие черви, с удлинненной цилиндрической ротовой полостью (рис. 134, ж). Пищевод состоит из цилиндрического прокорпуса, со слегка вздутым средним бульбусом без клапана, более узкого истмуса и округлого заднего бульбуса с грушеобразным клапаном (см. рис. 9). Если у самок два яичника, то вульва расположена приблизительно посередине тела, если же один яичник — вульва находится в задней части тела. Хвост может быть или конически удлинненным, или округлым на конце с шипом или без него. У самцов большей частью имеется лептодерная бурса с несколькими папиллами.

**Diplogasteridae.** Существует большое число родов и видов, определить которые может только специалист по этой группе нематод. Они, подобно рабдитидам, встречаются преимущественно в разлагающихся органических веществах.

Это также неуклюжие черви, с длинным тонким хвостовым концом. Ротовая полость у них короткая, но широкая с несколькими зубовидными выростами в заднем конце (рис. 134, е). Прокорпус пищевода цилиндрический, средний бульбус вздутый, с клапаном в форме полумесяца, истмус узкий, а задний бульбус без клапана (см. рис. 9). У самок яичники преимущественно парные, а у самцов бурса часто отсутствует.

**Cephalobidae.** Представители цефалобид встречаются в образцах растений довольно часто; в гниющих веществах они встречаются реже. Зато они присут-

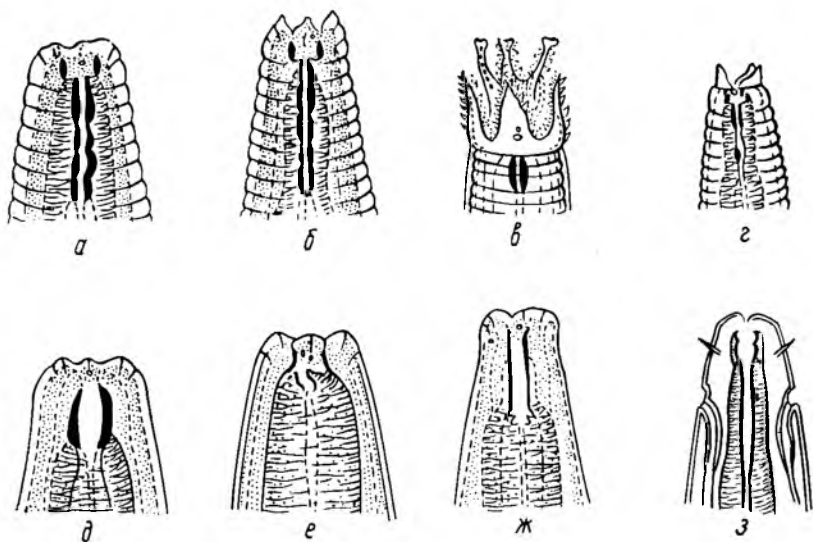


Рис. 134. Головной конец различных родов сапрозойных нематод:

а — *Cephalobus*; б — *Eucephalobus*; в — *Acrobelus*; г — *Acrobeloides*; д — *Panagrolaimus*; е — *Diplogaster*; ж — *Rhabditis*; з — *Plectus*.

ствуют в каждом почвенном образце. Это толстые черви с закругленным или конически сужающимся, иногда булавовидным хвостовым концом. Ротовая полость широкая только в передней части, в задней она узкая. Губы округлые или несколько выступающие (рис. 134, а и б). Пищевод до округлого заднего бульбуса лишь немного вздут. Задний бульбус снабжен грушеобразным клапаном (см. рис. 9). У самок один яичник, вначале направленный к головному концу, а затем отогнутый назад. Он заходит за вульву, где еще раз загибается. У самцов бурса отсутствует.

К цефалобидам принадлежат также виды *Acrobeles* и *Acrobeloides*, которые нередко встречаются в образцах растений, в особенности виды последнего рода. Представители рода *Acrobeles*, наоборот, чаще встречаются в почве. Благодаря придаткам губ и сильной колчатости они бросаются в глаза даже малоопытному исследователю (рис. 134, в и г).

**Panagrolaimidae.** Из этого семейства чаще всего встречаются в разлагающемся растительном материале и в почве виды рода *Panagrolaimus*. Передняя часть ротовой полости этих нематод широкая, а задняя воронкообразно суживается (рис. 134, д). Передний отрезок пищевода (прокорпус) цилиндрической формы, задний бульбус округлый, снабжен хорошо развитым клапаном. У самок один яичник, чаще загнутый назад. Хвост короткий, конической формы и заостренный. Самцы без бурсы с 5—7 парами папилл на хвосте.

**Plectidae.** Большой частью плотные черви с цилиндрическим пищеводом, у которого только в задней части имеется округлый задний бульбус с клапаном. Ротовая полость представляет собой узкую трубку, несколько расширенную в передней части.

Характерны щетинки по бокам головы, называемые также «setae», (рис. 134, з). Хвостовой конец конически заострен и загнут на брюшную сторону. Три хвостовые железы открываются терминально. У самок яичники парные, загнутые назад. У самцов бурса отсутствует.

**Dorylaimidae.** К этой группе принадлежит множество родов. Наиболее известны роды *Dorylaimus*, *Mesodorylaimus*, *Eudorylaimus* и *Aporcelaimus*. У типичных представителей этого семейства ротовое копые заострено наподобие гусиного пера (см. рис. 26), а цилиндрический пищевод несколько сильнее развит только в задней части (см. рис. 9). У самок яичники парные, загнутые назад. Хвостовой конец нитевидный или тупоокруглый.

Дорилаймиды часто встречаются в ризосфере растений. Иногда их можно обнаружить под отставшей корой загнивших корней.

## МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ В НЕМАТОЛОГИИ

Лишь в немногих случаях можно уверенно сказать, основываясь на видимых признаках на надземных частях растений, что это поражение нематодами. Угнетение роста растений, расположенных очагами, хотя часто и обусловлено нематодами, но может быть и от других причин.

Анализ корней подтверждает наличие лишь определенных видов нематод. Поражение цистообразующими нематодами можно легко устанавливать в период после разрыва эпидермиса половозрелыми самками до опадения цист. В ГДР в условиях открытого грунта до середины июня нельзя увидеть цист, а ко времени уборки урожая они уже часто отпадают с корней или отделяются от них при выкапывании растений.

Установление поражения мигрирующими нематодами осуществимо лишь при применении специальных методов исследования и техники окрашивания.

## ИССЛЕДОВАНИЕ ПОЧВЫ НА ЦИСТООБРАЗУЮЩИХ НЕМАТОД

Большое экономическое значение цистообразующих нематод, особенно картофельной<sup>1</sup>, делает необходимым точно знать зараженные площади в хозяйстве, а за его пределами — в общине, районе и округе. При возделывании семенного картофеля или культур, предназначенных на экспорт, обследование полей предписывается законом.

### Отбор почвенных проб

Сильное распространение в прошлые годы картофельной нематоды послужило причиной того, что в ГДР на основании десятой инструкции по борьбе с картофельной нематодой от 24/VI 1959 г. (к закону о защите культурных и полезных растений) изданы указания по отбору и исследованию почвенных проб (вступили в силу 1 июля 1961 г.). Пробы рекомендуется отбирать по так называемому «голландскому методу». С помощью почвенного бура отбирают 200 проб с 1 га, что соответствует сетке 6×8 м.

Отбор проб лучше начинать с длинной стороны исследуемого поля на расстоянии 3 м от края, беря пробы параллельно краю через каждые 8 м. Следующий ряд взятия проб отстоит на 6 м от предыдущего. Глубина взятия проб 5 см. С 1 га отбирают четыре средние пробы по 200—500 см<sup>3</sup> почвы. Хранят их в картонных коробках, которые применяются при научных исследованиях почвы.

Отбор проб вручную чрезвычайно трудоемок. Значительно облегчает его механизированные приспособления для отбора почвенных проб, разработанные в ГДР. Простой, но практичный аппарат разработан коллективом ремонтно-технической станции во Францбурге и отрядом по защите растений района Штральзунд (округ Росток). Приспособление для отбора почвенных проб состоит из трубки длиной около 40 см, на нижний конец которой навинчивается сменный, конический внутри и снаружи бур. Ширина отверстия при уколе составляет 1,5 см, высота столбика отбираемой почвы 3 см. Этот инструмент перемещается по внутренней стороне колеса демонтированных конных граблей. Второй такой же бур целесообразно устанавливать на другое колесо. При каждом повороте колеса трубка, выходящая на 5—6 см за пределы колеса, отбирает некоторое количество почвы, которое через полоборота колеса падает в установленный на оси сборник.

Так как бур внутри конический, земля после взятия пробы не вываливается обратно. Она легко ссыпается через трубку в сборник. С помощью этого приспособления берут около 450 проб с 1 га. Смотря по обстоятельствам, 100—150 проб объединяют в средний образец. Поле проезжают через интервалы в 8 м. Производитель-

<sup>1</sup> Карантинный объект международного значения. — *Прим. ред.*

ность такого орудия около 4—5 га/час, в эксплуатационные расходы по предварительной оценке 0,7 марки на 1 га.

На основе описанного принципа разработаны и другие приспособления для отбора проб почвы. В округе Шверин часто применяется аппарат, основой которого служит опыливатель. Чтобы избежать повреждения отборочного механизма, недавно разработан пружинный пробоотборник. Предпринимались также попытки устанавливать пробоотборники прямо на трактор.

### Методы извлечения цист из почвы

После отбора пробы почвы её следует исследовать на наличие цист. Для этого исследования пробы почвы прежде всего высушивают. Это делают либо в сушильном шкафу при температуре 35—40°C, либо при продолжительной сушке на воздухе. Высушивание необходимо, так как большинство методов основано на отделении от частиц почвы потоком воды способных к всплытию цист в воздушносухом состоянии. Влажные цисты большей частью сразу же опускаются на дно и могут быть не выловлены.

Простейшим методом количественного выявления цист нематод в почве является отмучивание почвенной пробы в белой чашке, где цисты всплывают к краям. Поскольку этот способ имеет много недостатков, разработан ряд методов, дающих более или менее точную количественную оценку.

**Метод просеивания по Бойнаке [44].** Предназначенную для исследования почву взмучивают в сосуде с водой и взвесь пропускают через батарею из трех сит. На обоих верхних ситах с диаметрами ячеек соответственно 3 и 1 мм собираются грубые примеси пробы (части корней и др.). Нижнее сито с диаметром ячеек 0,25 мм улавливает цисты. Тщательно смытый с этого сита осадок прополаскивают в чистой чашке и просматривают.

**Вороночный метод по Кирхнеру [735].** Оборудование для метода Кирхнера состоит из стеклянной воронки с матовой поверхностью, трубка которой отогнута под углом около 80° (рис. 135). Емкость стеклянной воронки примерно 400 см<sup>3</sup>, угол наклона стенок 60°.

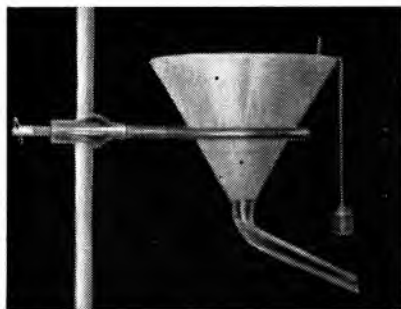


Рис. 135. Стеклянная воронка для метода Кирхнера.

Воронку помещают в штатив и отверстие стока закрывают конической резиновой пробкой. С помощью прикрепленной к пробке твердой проволоки можно легко открывать выпускное отверстие. В закрытую в начале работы воронку помещают 50 см<sup>3</sup> сухой просеянной почвы и взмучивают струей воды. Почва приходит во вращательное движение, и цисты оседают на стенки воронки. Когда вода устоится, резиновую пробку вынимают и открывают отверстие трубки. Благодаря отгибу трубки воронки вода и илстые частицы (муль) стекают медленно. Цисты оседают на стенках воронки и подсчитываются.

В лабораториях, где проводятся массовые исследования, несколько воронок целесообразно объединять в одном, сконструированном для этих целей Кирхне-

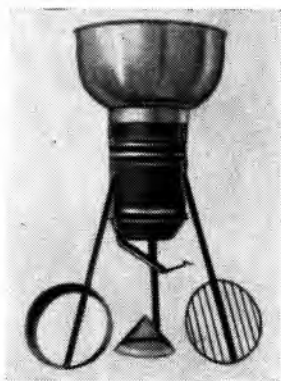


Рис. 136. Приспособление Шютца с надеваемым молочным ситом для исследования клубней картофеля на цисты нематод.



Рис. 137. Гросс-Люэвицкий метод бумажных полос.

ром [736], рабочем столике. С помощью приспособления Шютца (Управление защиты растений Росток) 200 см<sup>3</sup> непросеянной почвы можно уменьшить в объеме до 50 см<sup>3</sup>, которые и обрабатывают по методу Кирхнера. Приспособление (рис. 136) состоит из грубого сита с ячейки 1 мм и конического мелкого сита с ячейками 0,25 мм. Оба они заключены в металлический цилиндр, опирающийся на три ножки. Прибор устанавливают в проточную ванну рабочего столика. На грубое сито помещают 200 см<sup>3</sup> непросеянной, но сухой почвы и промывают струей воды. Для равномерного распределения струй воды можно также использовать сетку для душа. На нижнем мелком сите улавливаются цисты и немного почвы, осадок смывают в воронку для исследования. Дальнейшая обработка проводится, как описано выше.

**Гросс-Люэвицкий метод бумажных полос по Буру [103].** Взвесь высушенной пробы почвы помещают в стеклянный цилиндрический сосуд высотой 15—20 см и диаметром около 15 см. В стакан (к стенкам) прикладывают полосу фильтровальной бумаги таким образом, чтобы оставались незакрытыми 1—2 см стенки ниже края стакана и у дна, где будет оседать почва. Рекомендуется, чтобы концы фильтровальной бумаги заходили один за другой на несколько сантиметров. Сосуд заполняют водой на  $\frac{2}{3}$  и в него осторожносыпают пробу почвы (100 см<sup>3</sup>), лучше всего через воронку (рис. 137). После неоднократного помешивания и добавления нескольких капель мыльного раствора<sup>1</sup> для ослабления поверхностного натяжения воды почву оставляют оседать. Затем полоски бумаги осторожно вынимают из сосуда и раскладывают на стеклянную пластинку для подсушивания. Цисты вместе с прочими всплывающими составными частями почвы находятся в основном там, где была в сосуде поверхность воды. С этих мест на полоске бумаги цисты собирают и подсчитывают.

**Отмучивание цист по методу Вильке.** Этот метод и аппаратура разработаны коллективом Карантинной инспекции г. Росток Службы защиты растений ГДР под руководством карантинного инспектора Вильке. Этот метод уже применяется в большинстве лабораторий по защите растений ГДР.

На рисунках 138 и 139 можно видеть конструкцию аппарата сверху и сбоку. Ход операций следующий.

Почвенная проба (200—400 см<sup>3</sup>), воздушносухая или свежая и непросеянная, насыпается сквозь воронку (1) в колбу Эрленмейера (3). Сверху колбы расположен лоток из пластмассы для слива избытка жидкости (2), который при отмывке

<sup>1</sup> Этого можно и не делать, а полоску бумаги через 20—30 мин. приподнимать по стенке 2—3 раза. — *Прим. ред.*

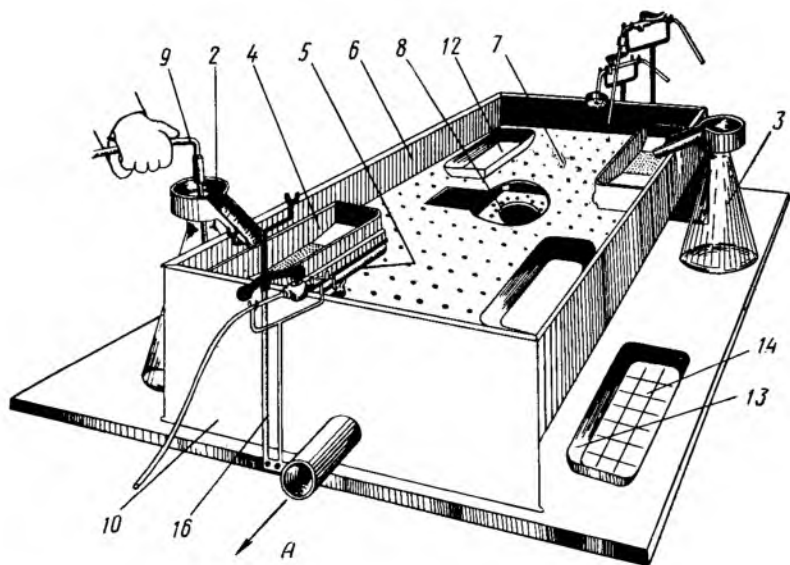


Рис. 138. Общий вид отмучивающего аппарата Вильке (объяснения в тексте).  
 А — присоединение к грязеотстойнику.

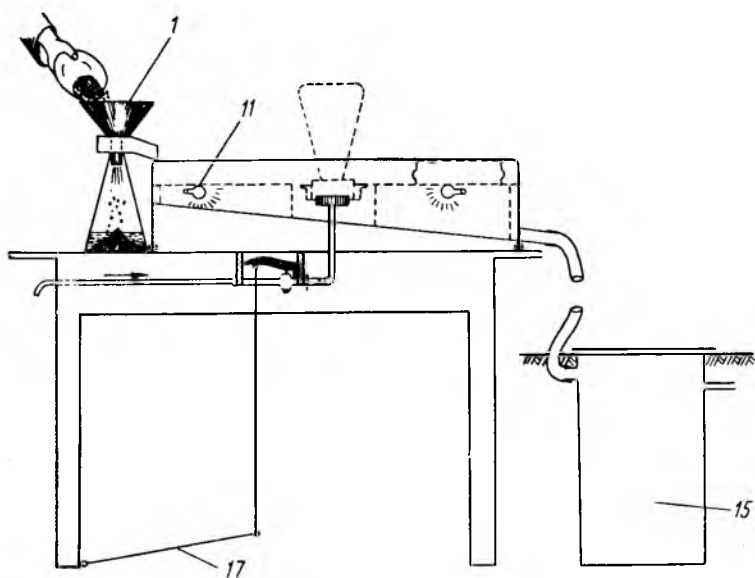


Рис. 139. Отмучивающий аппарат Вильке (объяснения в тексте).

направляет цисты и другие всплывающие частицы на грубое сито (4). Под грубым ситом находится мелкое шелковое (0,30 мм) сито (5), на котором остаются цисты и другие всплывающие частицы.

Пробу промывают около 2 мин. с помощью шланга (9), вращаемого на уровне 1—2 см над дном колбы. Шланг подает регулируемое количество воды под давлением не менее 1,5 атм. При использовании двухлитровых колб Эрленмейера подача воды должна быть не более 2,5—2,8 л/мин. Имеющееся на шланге ситечко для душа способствует сильному вихревому движению содержимого колбы. Возникающей подъемной силы хватает для отмучивания цист гетеродер из свежей почвы. На верхнем конце шланга находится отверстие, через которое постоянно стекает вода, и тем самым при вынимании шланга предотвращается прилипание к нему цист.

Под вставной решеткой в промывочной ванне находится осветительное устройство (11), с помощью которого можно легко наблюдать процесс промывки.

Когда мелкое сито начинает засоряться, проходящий сквозь него свет затемняется. Засорение легко устранить с помощью разбрызгивателя (10). После отмучивания им тщательно обмывают смывной лоток и грубое сито до тех пор, пока все цисты не окажутся на мелком сите. Для того чтобы лучше видеть мелкое сито, его также можно обмывать. Если находящиеся на мелком сите частицы слипаются в плохо просматривающиеся сгустки, сито помещают в кювету (чашку) с небольшим количеством воды. Всплывающее в ней содержимое сита можно распределить с помощью гладкой палочки. В заключение мелкое сито помещают в пластмассовую кювету (13) на находящуюся в ней ромбическую пластинку (14). Подсчет цист проводят под стереоскопическим микроскопом. Деления ромба позволяют осматривать мелкое сито по частям.

Колбы и сита можно быстро и хорошо очищать с помощью вмонтированного промывного устройства (8). Промывное устройство приводится в действие ножной педалью (17). Стекающая в процессе промывки загрязненная вода улавливается в грязеотстойнике (15), а переливающаяся вода направляется в канализацию. В перерывах между работой шланг и разбрызгиватель подвешивают на брус (16). Раму промывной ванны (6) целесообразно неподвижно соединять с рабочим столом.

Способ отмывки по Фенуику [335]. В западноевропейских странах (Великобритания, Голландия, ФРГ) исследование почвы на наличие цист нематод проводят преимущественно с помощью аппарата Фенуика (рис. 140). На рисунке 141 показан процесс отмывки. Высушенная и просеянная почва (1) помещается на сито с ячейками 1 мм (2) и смывается сильной струей воды в аппарат (3). Струю воды (5 л/мин) рекомендуется распределять на всю площадь сита с помощью специального разбрызгивателя. Сито вставлено в воронку, трубка которой (4) входит в аппарат. Тяжелые частицы почвы оседают на поставленную наклонно донную пластинку, а более лег-



Рис. 140. Аппарат для выделения нематод Фенуика.

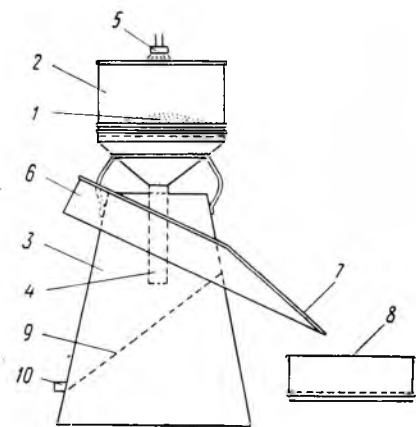


Рис. 141. Устройство и схема работы аппарата Фенуика (объяснения в тексте) (по Остенбринку) [1068].



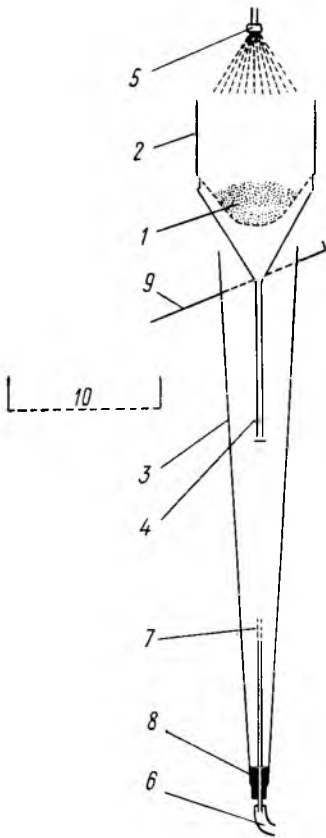


Рис. 142. Схема аппарата для отмывки цист по Остенбринку (объяснения в тексте) [1068].

трубку (7) подводится более сильный (4 л/мин) поток воды. Тем самым создается подъемная сила, вымывающая более тонкие почвенные частицы, цисты и органические материалы через край на сливную горловину (2) и оттуда на сито с мелкими ячейками (10). С помощью аппарата можно обрабатывать почвенные пробы в 100—200 см<sup>3</sup>.

**Центрифужный метод Рейнмута.** Более 15 лет в Институте фитопатологии и защиты растений Ростовского университета с успехом используется центрифужный метод. Его преимуществом является то, что он улавливает невсплывающие цисты, но для этого необходима лабораторная центрифуга. Высушенную и просеянную почву помещают в градуированную центрифужную пробирку и смешивают с равным количеством воды. Размер центрифуги и центрифужной пробирки определяет количество поступающей на исследование пробы. Из соображений производительности оказалось целесообразным центрифугировать лишь две пробы по 10 см<sup>3</sup>. Для обеспечения равномерного движения центрифуги рекомендуется уравнивать центрифужные пробирки несколькими каплями воды из промывалки. Уравнивание проводят на небольших технических весах. После энергичного встряхивания пробирки, затыкаемой большим пальцем или резиновой

кие ее частицы, цисты и органические материалы всплывают и через край аппарата попадают с водой на сливную горловину, а оттуда через желоб на сито с мелкими ячейками (8). Улавливаемый материал, после того как промоются тонкие частицы почвы, помещается в белую чашку. При этом методе промывать нужно до тех пор, пока вытекающая из аппарата вода не станет прозрачной. Остающийся на дне аппарата осадок легко смыть после удаления пробки из спускного отверстия (10).

Аппарат Фенунка хорош для отмывки цист картофельной и свекловичной нематод. В описанной модификации для овсяной нематоды он применим лишь условно, так как многие ее цисты оседают на дно. Согласно Андерсону [14], число цист, способных всплыть, можно увеличить высушиванием пробы при 110—120°C. Улавливаемый на сите материал поступает в воронку, соединенную с пластмассовой бутылкой, которая вместо воды заполнена раствором сернокислго магния (плотностью 1,15—1,20). В этом растворе частицы почвы через носик воронки переходят в пластмассовую бутылку, а цисты овсяной нематоды всплывают на поверхность и сливаются в счетную чашку.

Аппаратом Фенунка можно отмывать пробы от 10 до 1000 см<sup>3</sup>.

**Отмывка цист аппаратом Остенбринка [1055, 1056, 1068].** Отмучивающая аппаратура Остенбринка [1055, 1056], которая первоначально была разработана для отмывки свободноживущих нематод, после переделки сливной горловины стала пригодной и для отмывки цист как из сухой, так и из влажной почвы. Процесс работы можно уяснить из схемы, представленной на рисунке 142.

Пробу почвы (1) помещают на сито с ячейками 1 мм (2) и смывают струей воды через воронку (4) в отмучивающий аппарат (3). Струя воды (0,7 л/мин) хорошо рассеивается разбрызгивателем (5). Одновременно с нижнего конца аппарата (6) через перфорированную

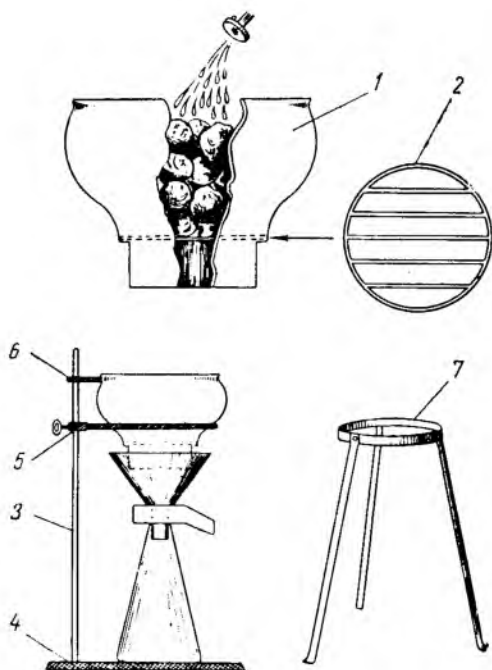


Рис. 143. Дополнительные приспособления к аппарату Вильке (объяснения в тексте).

пробкой, ее открывают и устанавливают в гнездо центрифуги, которую закрывают крышкой и приводят в действие. Центробежная сила (4500 об/мин) способствует отделению цист от почвы. В то время как почва осаждается, цисты собираются на поверхности прозрачной воды над осадком и смываются в белую чашку.

### Исследование клубней картофеля на наличие цист

При отгрузке клубней картофеля иногда требуется исследовать их на наличие прилипших цист. Очень подходящим для этого оказался прибор Шютца (см. стр. 339). При установке одного молочного сита прибор пригоден для исследования клубней (см. рис. 136). Исследуемую пробу клубней встряхивают в молочном сите и промывают сильной струей воды. С помощью проволочной решетки в нижней части сита предотвращается попадание в прибор более мелких клубней. Приставшая к клубням почва с находящимися в ней цистами промывается сквозь грубое сито на мелкое. Осадок для исследования с мелкого сита смывают в белую чашку или обрабатывают по методу Кирхнера.

Аналогичным образом можно комбинировать молочное сито с методом Вильке (рис. 143). При этом сито (1) и решетка (2) с помощью удерживающего приспособления штатива (3—6 или 7) устанавливаются над колбой Эрленмейера таким образом, что клубни могут удерживаться без вибрации. Смываемая почва попадает в колбу и далее может обрабатываться по методу, описанному на странице 341.

## Влияние влажности почвы на результаты исследования

В большинстве методов обрабатывается воздушносухая почва. При высушивании повышаются способность цист к всплытию и надежность результатов исследования. Эффективность работы прибора Шютца снижается с увеличением влажности почвы [1320]. Достоверность учета составляет, например, у почвенных проб с влажностью 7%—97%, с влажностью 10%—96% и при влажности 16,5%—85%.

Почвенные пробы с влажностью выше 15% следует считать влажными. В этом состоянии их следует отбирать и исследовать лишь в отдельных случаях. Если когда-либо потребуются обработать влажную почву, то плавучесть цист можно значительно увеличить, применив вместо воды насыщенный раствор поваренной соли (400 г соли на 1 л воды).

## Способы отделения цист от всплывающих загрязняющих частиц

Почти при всех методах всплывающие частицы почвы, большей частью органического происхождения, улавливаются на ситах вместе с цистами. Отделение цист от этих примесей кропотливо. Поэтому было предпринято много попыток разработать удовлетворительные методы очистки.

Простейший метод — распределение всплывающего материала на листе фильтровальной бумаги, при наклонении которого округлые цисты картофельной нематоды будут скатываться, а длинноволокнистые органические частицы всплыва останутся на фильтре. Этот метод меньше подходит для продолговатых, лимонообразных цист, например, свекловичной и овсяной нематод.

Купер [192] сконструировал вибрационный аппарат, с помощью которого на легкой наклонной пластинке округлые цисты скатываются вниз, а другие частицы всплыва попадают наверх.

Для овсяной нематоды Андерсен [141] разработал прибор, важнейшим элементом которого является широкий, длиной 45 см, вращающийся приводной ремень. Ремень движется на двух концевых роликах с наклоном 30—35°. Лента привода движется с помощью небольшого электромотора (40 вт). Скорость ленты 3,4 м/мин. Всплывший материал помещается на движущуюся ленту. Цисты скатываются вниз против ее движения и улавливаются, а волокнистые частицы уносятся наверх и сбрасываются во второй сосуд.

Хеслинг [576] использовал для отделения цист от загрязнений простой аспиратор, который состоит из небольшого стеклянного цилиндра, соединенного шлангом с водоструйным насосом. Цисты отбирают с помощью тонкой, заостренной кпереди стеклянной палочки и собирают в сосуд (рис. 144).

Отделение полных цист овсяной нематоды от остальных всплывших частиц можно проводить с помощью длинной тонкой стеклянной трубки [577]. К нижнему концу ее сбоку подводится поток воды, создающий слабое течение вверх. Течение должно регулироваться таким образом, чтобы органические частицы уносились через край, а полные цисты оседали на дно. После открытия нижнего зажима цисты улавливаются на сите.

При исследовании болотных или очень богатых органическим веществом почв отделить цисты от органических частиц очень сложно и иногда даже невозможно. Если почву непосредственно перед исследованием замочить в денатурате, спирте или смеси спирта с четыреххлористым углеродом (1:1), органическая часть почвы разрушится и отделение цист становится более легким. Вместо спиртов можно использовать ацетон в смеси с четыреххлористым углеродом (3:1).

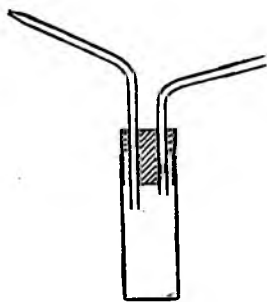


Рис. 144. Аспиратор для отделения цист по Хеслингу (по Дж. Б. Гуди).

## Количественное определение содержимого цист

При оценке отмытого материала цист следует различать пустые цисты и заполненные жизнеспособным содержимым. В инструкции по борьбе с картофельной нематодой от 24. 6. 1959 г. в качестве единицы измерения степени поражения или заражения указывается число цист с жизнеспособным содержимым. При этом не учитывается, находится ли в одной цисте 10, 100 или 400 яиц или личинок. Поэтому вполне возможно, что, например, на одном участке поля с пятью цистами с жизнеспособным содержимым на 100 см<sup>3</sup> почвы будет содержаться больше инвазионных личинок, чем на другом поле с 30 цистами с жизнеспособным содержимым на 100 см<sup>3</sup> почвы. Первое поле будет рассматриваться как слабо, а последнее — как сильно зараженное.

Если для карантинных мероприятий количество живого содержимого цист является второстепенным, то при научных исследованиях, особенно при работах по динамике популяций, это имеет большое значение. Поэтому при опытных работах все чаще учитывается не число цист, а число яиц и личинок на единицу почвы, обычно на 100 см<sup>3</sup>. Эти исследования, естественно, более трудоемки.

Вначале эти исследования проводили путем разрыва или раздавливания цист для освобождения и подсчета содержимого, но этот способ, особенно при наличии больших количеств цист, оказался очень трудоемким. Поэтому для механизации этой работы начали применять лабораторные приборы.

Бийло [52] использовал гомогенизатор Бюхлера (макс. 15 000 об/мин), в котором предварительно вскрытые иглой цисты обрабатывались в течение 3 мин. при скорости вращения 8000 об/мин. Благодаря этому содержимое цист выбрасывалось наружу и могло подсчитываться в суспензии путем пропорционального деления.

Чтобы отказаться от расщепления отдельных цист, Бийло [52] использовал второй метод, в котором цисты раздавливались в цилиндрическом сосуде с небольшим количеством жидкости с помощью вращающегося вала (900 об/мин). Гоффарт [725] работал со сходным прибором, названным им разрушителем цист, при 1800 об/мин в течение 2 мин.

В различных институтах ГДР (например, в Институте растениеводства Немецкой академии с.-х. наук в Гросс Люезевитце, Институте фитопатологии и защиты растений Ростокского университета) также применяются гомогенизаторы Бюхлера с высоким числом оборотов (макс. 50 000 об/мин). Отсчитанные цисты (100—200 штук) разрушаются с помощью вращающегося крестообразного ножа в колбообразном сосуде, наполовину заполненном водой, и их содержимое высвобождается.

Гомогенизирование осуществляется, как правило, при 35 000 об/мин в течение 3—5 мин.

Несмотря на высокую скорость лишь в отдельных случаях происходит разрыв личинок. Однако жизнеспособности личинок наносится ущерб, как показали наши испытания с прижизненной окраской хризоидином (1 : 20 000). Число мертвых личинок через 6 дней после обработки (35 000 об/мин, 5 мин) было в 2 раза выше, чем в необработанном контроле [226].

После обработки в гомогенизаторе Бюхлера суспензия переливается в стакан Бехера и доливаеется до определенного уровня. Определенная часть от этой взболтанной с помощью вибромешалки суспензии нематод подсчитывается под микроскопом и вычисляется среднее отношение яиц к личинкам на цисту.

При отсутствии вибромешалки равномерное распределение яиц и личинок можно получить после добавления раствора карбоксиметилцеллюлозы (0,5%) и непродолжительного перемешивания.

Содержащееся в почвенной пробе среднее количество яиц вычисляют путем умножения средних величин содержимого цист на ранее установленное число цист в единице почвы.

Трудоемкий подсчет яиц и личинок в суспензии может быть заменен измерением поглощения света в водном растворе карбоксиметилцеллюлозы (0,5%), содержащем нематод, с помощью специальных приборов, если предварительно определяются соответствующие калибровочные кривые [73, 761].

## Оценка жизнеспособности цист

Оценка жизнеспособности яиц и личинок, находящихся в цистах, является трудной. Более резкая зернистость пищевода и вакуолизация внутренностей служат типичными признаками мертвой личинки. Однако эти признаки обнаруживаются спустя лишь продолжительное время после естественной смерти. Почти невозможно разграничить поврежденных или умирающих личинок и здоровых. Незначительная активность движения не является критерием, так как и совершенно здоровые личинки временами впадают в состояние неподвижности.

В качестве метода оценки жизнеспособности пытались использовать прижизненное окрашивание. Хомейер [625] установил, например, что с помощью акридинового оранжевого (1 : 5000 — 1 : 100) живые нематоды под люминесцентным микроскопом окрашивались в зеленый цвет, а мертвые были ярко-красными. Однако у картофельной нематоды невозможно надежно распознавать умирающих или совсем умерших личинок путем окраски акридиновым оранжевым. Личинки, убитые химическими веществами, также не всегда принимали красную окраску. Поэтому способ мало пригоден для лабораторной оценки нематодид в.

Более пригодным для разграничения живых и мертвых личинок является прижизненный краситель хризоидин [265]. После 24—36-часового пребывания нематод в растворе хризоидина (1 : 2000) в области кишки у живых нематод проявлялась оранжево-красная зернистость, а пищевод и хвост были почти бесцветными или слабо окрашивались в желтый цвет. У мертвых нематод наблюдалась равномерная желтая окраска всего тела без оранжево-красной зернистости в области кишки. У поврежденных, с нарушенной жизнеспособностью, нематод наблюдалось усиливавшееся пожелтение областей пищевода и хвоста при одновременном уменьшении красной зернистости.

Согласно Альбергу [3], 0,05%-ный раствор малахитовой зелени также пригоден для распознавания живых и мертвых нематод. В этом растворе мертвые нематоды и их яйца после 10-минутного пребывания окрашивались в ярко-зеленый цвет, а живые личинки и яйца окрашивались лишь слабо.

По сообщению Шеферд [1379], 0,05%-ный новый синий R окрашивал содержимое тела мертвых нематод в ярко-кирпичный до темно-пурпурового цвета, тогда как живые нематоды оставались неокрашенными. Новый синий R пригоден для дифференцировки мертвых и живых нематод, представителей родов *Heterodera*, *Meloidogyne*, *Ditylenchus*, *Anguina*, *Aphelenchoides* и *Aphelenchus*. В зависимости от вида время окрашивания составляет от 1 до 24 час. Согласно Морнарти (1964), новый синий R особенно пригоден для окрашивания нематод, убиваемых теплом или химикалиями, тогда как для «естественно» отмерших нематод больше подходит хризоидин. Аналогично новому синему R можно использовать мелдоловый синий (мелдола блау) [445].

## ИССЛЕДОВАНИЕ ПОЧВЫ НА НЕЦИСТООБРАЗУЮЩИХ НЕМАТОД

Исследование почвы на нецистообразующих нематод, кроме наличия необходимых технических средств, требует также знания видов нематод, встречающихся в почве. В то время как цисты после короткого наставления могут узнавать даже дилетанты, определение многочисленных видов нецистообразующих нематод возможно только после длительной подготовки. Наряду с многочисленными бесстилетными формами, в почве встречаются мигрирующие корневые нематоды (*Pratylenchus*, *Paratylenchus*, *Tylenchorhynchus*, *Criconemoides*, *Trichodorus*, *Xiphinema* и др.), стеблевые и листовые нематоды. Для их выделения необходимо применять иные методы, чем для цистообразующих нематод.

## Методы выделения нецистообразующих нематод

**Вороночный метод Бермана [32] и его модификации.** Вороночный метод Бермана наиболее старый метод извлечения нематод из почвы. Оборудование состоит из воронки с диаметром сверху 10—15 см и углом наклона минимум 50°, а также куска резинового шланга, надеваемого на трубку воронки. На нижний конец трубки надевают зажим Мора. Пробу почвы в марлевом мешочке кладут или подвешивают в воронку и так наполняют ее водой, чтобы вода покрывала пробу (рис. 145). Подвижные нематоды выбираются через марлю в воду и собираются в сужении воронки. При открытии зажима в небольшую чашку Петри (или счетную чашку с решеткой) сливают около 10 см<sup>3</sup> воды и нематод подсчитывают и определяют под микроскопом.

Завязывание почвенной пробы в мешок имеет свои недостатки, так как находящиеся внутри пробы нематоды плохо выходят или совсем могут не выйти наружу. Кроме того, мелкие частицы почвы также попадают сквозь марлю в трубку воронки и затрудняют подсчет. Поэтому старый метод видоизменяли различным образом. Вместо марлевого мешочка можно использовать перлоновое сито с уложенным на него одним ватным фильтром для процеживания молока, куда кладется проба почвы в 10 см<sup>3</sup> (рис. 146). Воронка заполняется водой таким образом, чтобы почва увлажнялась снизу. Через 3 дня почти все нематоды выходят из почвы и находятся в стоке воронки поверх зажима. При исследовании богатых гумусом почв экспозицию следует удлинить до 6 дней [220, 221].

Вместо воронок можно использовать поддон с ситом [1055, 1056]. Почвенную пробу помещают на покрытое ватным фильтром сито и ставят в заполненную небольшим количеством воды плоскую чашку. Нематоды большей частью за 24 часа выходят в воду, которую сливают в мерный цилиндр и после оседания нематод избыточную жидкость отсасывают пипеткой. Остаток переливают в чашку.

**Метод колб Эрленмейера по Сейнхорсту [1344].** Метод Сейнхорста основан на принципе противотока. От исследуемой пробы отвешивают 500 г и смешивают в сосуде с 700 см<sup>3</sup> воды. После этого суспензию процеживают сквозь кухонное сито (для удаления корней и камней) и переводят в двухлитровую колбу Эрленмейера (А). Ее заполняют водой и закрывают насадкой в форме воронки. После энергичного взбалтывания колбу (А) переворачивают и насаживают на вторую, предварительно заполненную водой, колбу Эрленмейера (Б) (рис. 147). Тяжелые частицы почвы оседают в нижнюю колбу (Б), а вытесняемая из нее вода перемещается в верхнюю. Противоток в первые минуты препятствует оседанию более легких почвенных частиц и нематод. Примерно через 10 мин. колбу Эрленмейера (А) вынимают из колбы Б, встряхивают и помещают еще на 10 мин. в заполненный водой стакан Бехера (Б). Колба Эрленмейера (Б) точно так же снабжается насадкой — воронкой, и после переворачивания ее вставляют в стакан Бехера (Г). Через 15 мин. (20 мин. после начала исследования) колбу (А) выни-

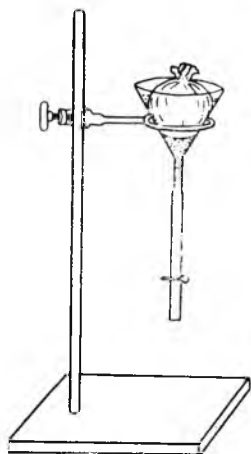


Рис. 145. Вороночный метод Бермана извлечения нематод [431].

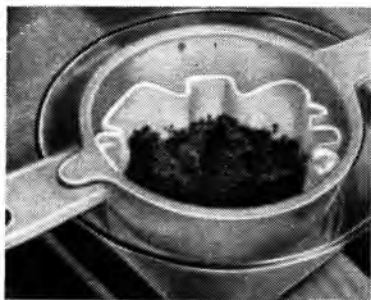


Рис. 146. Модификация вороночного метода Бермана (метод воронки с ситом).

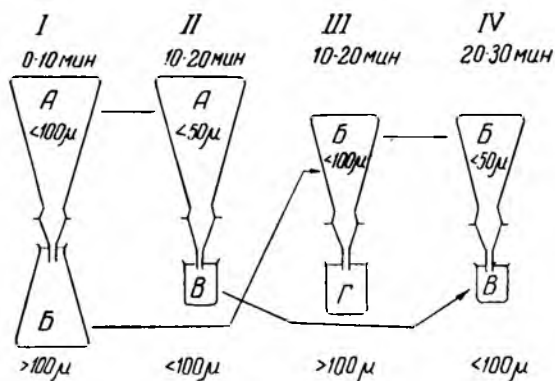


Рис. 147. Расстановка колб Эрленмейера и стаканов Бехера по методу Сейнхорста (объяснения в тексте) [1344].

мают из стакана Бехера (B), а колбу (B) переносят в стакан Бехера (B) еще на 10 мин. Теперь обе колбы Эрленмейера содержат мелких нематод и почвенные частицы размером меньше 50 мк, тогда как в стакане Бехера (B) находятся более крупные нематоды и частицы почвы (размером менее 100 мк). Содержимое обеих колб процеживают сквозь сито с ячейками 50 мк, а содержимое из стакана Бехера (B) — сквозь сито с ячейками 100 мк, осадок с сит собирается. Содержимое стакана Бехера (Г) взбалтывают, 1—2 мин. отстаивают и просеивают сквозь сито с ячейками 250 мк. Осадок объединяют с осадками из стакана Бехера (B) и обеих колб и помещают на сито с ватным фильтром. Нематоды проходят сквозь ватный фильтр в находящуюся под ним воду и могут обрабатываться далее, как описано в предыдущем разделе.

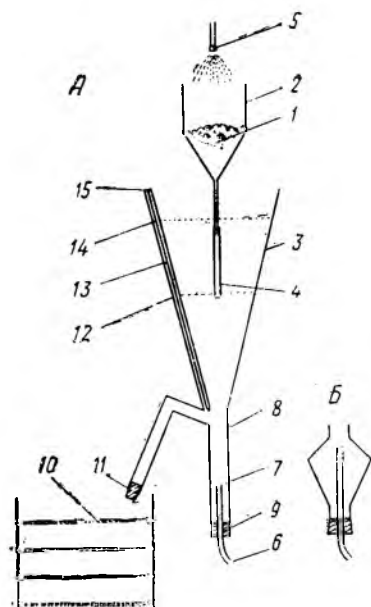


Рис. 148. Схема аппарата Остенбринка для отмывки подвижных нематод (объяснения в тексте) [1068].

**Отмывка нематод в аппарате Остенбринка [1055, 1056, 1068].** Разработанный Остенбринком [1055, 1056] аппарат для отмучивания в дальнейшем был несколько видоизменен [1068]. Он также работает по принципу обратного течения (рис. 148). Почвенную пробу (1) во влажном состоянии ( $100\text{--}1000 \text{ см}^3$ ) переносят на сито с ячейками 1 мм (2) и с помощью находящегося над ним душа (5) сливают через воронку с трубкой в аппарат (3). К этому моменту с нижнего конца через резиновую пробку (9) в аппарат подается струя воды (6), которая распределяется с помощью перфорированной трубки (7). Отмучивание пробы начинается, когда вода в аппарате достигнет уровня (12); носик воронки также непосредственно касается воды. Прозрачную пластиковую трубку (13) можно (но не обязательно) монтировать снаружи

аппарата для контроля подъема воды. Силу струи воды регулируют так, чтобы почва взмучивалась в объеме воды до уровня (14). После отмучивания почвенной пробы душ можно отключить. Количество воды, подаваемое с нижнего конца, составляет обычно  $400 \text{ см}^3/\text{мин}$ , для более крупных почвенных проб его можно увеличивать до  $800 \text{ см}^3/\text{мин}$ . Отмывка пробы продолжается примерно 10—15 мин. Оседающие нематоды и мелкие частицы почвы улавливаются горловиной аппарата (8) (диаметр 4 см) и попадают через закрываемое пробкой отверстие (11) на набор из четырех сит (10). Размер ячеек сит составляет 40—50 мк. Улавливаемый на ситах осадок смывается в сосуд и в заключение на ватный фильтр в поддон с ситом. Нематоды проходят сквозь фильтр и собираются в отстаивающейся воде.

**Отмывка нематод отмучивающим аппаратом Сейнхорста [1347, 1355].** Отмучивающий аппарат Сейнхорста (рис. 149) также работает по принципу противотока. Проба почвы (500 г) взмучивается в воде ( $750 \text{ см}^3$ ) (можно с помощью миксера) и сливается сквозь сито с крупными ячейками в двухлитровую колбу Эрленмейера (А). Последняя снабжена насадкой-воронкой (В), которая закрывается резиновой пробкой (О). Закрытую колбу Эрленмейера с насадкой подвешивают таким образом, чтобы выпускное отверстие входило в воронку  $C_1 + C_2$ , которая соединена со второй, аналогичной формы, но меньших размеров воронкой ( $D_1 + D_2$ ).  $C_1$  и  $D_1$  имеют длину 12 см и ширину 5 см,  $C_2$  — 32 см в длину и 3,2 см в ширину, а  $D_2$  имеет длину 24 см и внутренний диаметр 2 см. Скос у обеих воронок сделан под углом  $30^\circ$  и имеет длину 30 см у  $C_1$  и 6 см у  $D_2$ .  $C_1$  около верхнего конца имеет отводную трубку (L), которая ведет в маленькую воронку.  $C_2$  и  $D_2$  имеют отводные трубки, снабженные резиновыми втулками с кранами-зажимами (K, J). Конечная воронка  $D_2$  впадает в воронку  $E_1$ , длиной 17 см и шириной 5 см. За скосом длиной 2,5 см следует выпускное отверстие (длиной 3,5 см и шириной 2 см), от которого отходит отводная трубка (I). Эта трубка имеет внутри ширину 8 мм и снабжена зажимом. На верхнем конце воронки  $E_1$  находится впускной патрубков (N). За исключением (I), все отводные или впускные трубки имеют внутри ширину 6 мм.  $E_1$  впадает в  $E_2$ , прямую трубку длиной 20 см и шириной 5 см. На нижнем конце  $E_2$  закрывается пробкой, снабженной приспособлением M. В трубке  $E_2$  находится соединенная со шнуром свободная пробка, которая может закрывать отверстие между  $E_1$  и  $E_2$ , если  $E_2$  надо опорожнить.

Отмучивающий аппарат заполняют водой до отводной трубки, затем открывают колбу Эрленмейера, в которой из насадки удаляют пробку с помощью проволочной ручки. С помощью регулируемого противотока воды нематоды и тонкие частицы почвы удерживаются во взвешенном состоянии или медленно оседают, в то время как более тяжелые частицы почвы относительно быстро попадают в сборник  $E_2$ .

Подачу воды следует регулировать таким образом, чтобы скорость подъема в  $D_2$  составляла  $975 \text{ см}/\text{час}$  или  $380 \text{ см}/\text{час}$  в  $C_2$ . Для того чтобы гарантировать постоянную подачу воды, применяется запасной резервуар (P) с притоком и отводом воды, размещенный над сливной трубкой (F) и соединенный шлангом со шприцем (G). Количество протекающей воды регулируется изменением расстояния между уровнем поверхности воды и шприцем. При относительно посто-

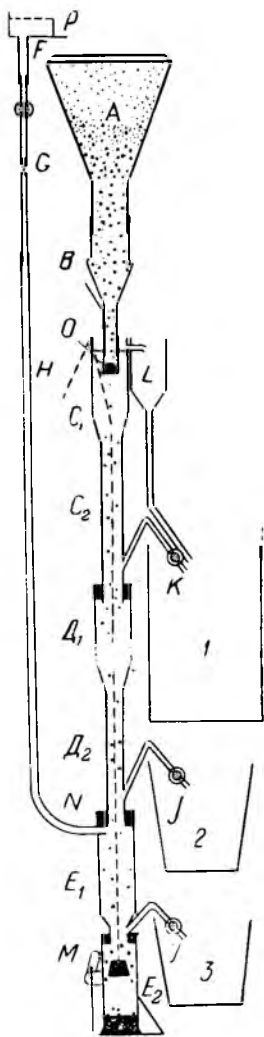


Рис. 149. Схема аппарата Сейнхорста для отмывки подвижных нематод (объяснения в тексте) [1355].



янным напоре воды можно также осуществлять регулировку с помощью промежуточного водомера.

Мелкие нематоды со скоростью оседания ниже 380 см/час остаются в воронке  $C_1 + C_2$ , тогда как частицы размером более 50 мк оседают. Нематоды со скоростью оседания 380—975 см/час отделяются в воронке  $D_1 + D_2$  от частиц размером более 100 мк. Крупные нематоды (больше 2 мм) оседают за 7—9 мин. в  $E_1$ , а наиболее крупные частицы почвы собираются в  $E_2$ .

Через 20 мин. (песчаная почва) или 30 мин. (суглинки) все частицы размером больше 50 мк оседают из колбы Эрленмейера, и ее можно вынимать. После дополнительных 10 или 15 мин. открывают зажим и содержимое  $C_1 + C_2$  сливают в сосуд 1. В заключение воронку  $D_1 + D_2$  опорожняют в сосуды 2 и 3. Суспензии нематод, выделенные в три сосуда, пропускают сквозь набор сит с диаметром ячеек 50, 100 и 250 мк. Осадок еще раз смывают на сито с ячейками 50 мк и далее обрабатывают, как в вышеописанном методе.

## **ИССЛЕДОВАНИЕ РАСТЕНИЙ НА ПОРАЖЕНИЕ НЕМАТОДАМИ**

Во многих случаях необходимо провести исследование растений на поражение нематодами. Для этого можно применить два основных метода: заставить нематод покинуть части растений; окрасить нематод в частях растений и выявить микроскопически.

Первый метод лучше, если нужно точно определить нематод; второй устанавливает в органах растений место поражения нематодами. Во многих случаях следует применять оба метода.

### **Методы выделения нематод из частей растений**

В наиболее простом случае небольшое количество исследуемого растительного материала расщепляют на предметном стекле. Нематоды попадают из ткани в окружающую воду и могут быть легко видны под микроскопом.

Для установления степени поражения взвешенные или отмеренные части растений исследуют специальными методами. Подвижных нематод можно легко заставить покинуть пораженную растительную ткань при достаточной влажности, благоприятной температуре и доступе кислорода.

В случае менее подвижных нематод высвобождение их осуществляется путем размельчения растительных тканей механически с помощью миксеров.

Для разовых исследований или при недостатке растительного материала можно комбинировать методы просеивания и вороночный. Измельченные части растений распределяют по ситам в заполненной водой воронке. Время выхода нематод измеряется днями или в некоторых случаях неделями. Поскольку при длительном стоянии вода быстро обедняется кислородом и обогащается бактериями, водорослями и простейшими, а нематоды в такой воде теряют свою активность и жизнеспособность, нужно регулярно менять воду.

Нематоды из растительного материала более быстро можно получить применением метода гомогенизации-ватного фильтра Стердинга [1471]. Корни (или другой растительный материал) после предварительной отмывки, резки на кусочки длиной 1 см и смешивания со 100 см<sup>3</sup> воды в течение 5 сек. измельчают в домашнем миксере при 10 000 об/мин. Полученную суспензию переносят на ватный фильтр и содержат в течение 2 дней в экстракционной чашке (чашка Остенбринка и др.).

Чтобы получить хорошие результаты выхода нематод, разработаны различные методы, которые приведены ниже.

**Дождевальным методом Сейнхорста [1340].** Предназначен для исследования части растений помещают на сито, которое ставят в широкую воронку, и смачивают водой из находящегося сверху распылителя. Воронка поставлена в плоскую чашку (рис. 150).

Нематоды покидают растительный материал и попадают вместе с капающей водой в чашку. Избыточная жидкость переливается через край, не захватывая нематод, так как скорость подъема воды в чашке для этого слишком мала.

**Вороночно-дождевальным методом Остенбринка [1068].** Этот способ является комбинацией вороночно-го метода Бермана с дождевальным методом Сейнхорста (см. выше). Растительный материал (около 10 г) поступает на сито с ватным фильтром в воронку Бермана. Из душа на сито подается около 100—500 см<sup>3</sup> воды в час. Поддержание подачи именно этого количества воды важно, так как при превышении его возможна потеря нематод с вытекающей из воронки водой.

Целесообразно под один душ помещать несколько воронок. Этот метод пригоден для извлечения нематод из корней, листьев и стеблей. Для обеспечения полного выхода нематод растительную массу нужно обрабатывать водой в течение нескольких дней (для корневых нематод — минимум 7 дней, для других — 4 дня).

Через каждые 2 дня подвижных нематод следует спускать из воронок.

**Метод двойных воронок по Хомейеру.** При методе Хомейера [цит. по 431] применяются две вставленные одна в другую воронки (рис. 151). Предназначенный для исследования растительный материал помещают, как и в ранее описанных методах, на сито с ватным фильтром. Сито вставляют во внутреннюю воронку и опрыскивают. Нематоды оседают на дно внутренней воронки, в то время как бактерии и избыток воды вытекают через край наружной воронки. Здесь также должна соблюдаться подача определенного количества воды, чтобы не терялись мелкие нематоды. Примерно за полчаса до отбора нематод опрыскивание прекращают, чтобы нематоды могли осесть. Час-



Рис. 150. Схема прибора для дождевального метода Сейнхорста (по Гоффарту) [431].

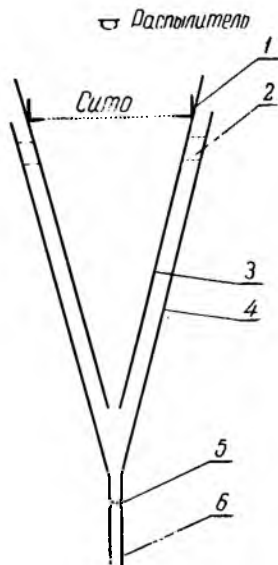


Рис. 151. Метод двойных воронок Хомейера для извлечения нематод из растительной ткани [431]:

1 — зажимающее кольцо; 2 — держатель; 3 — внутренняя воронка; 4 — наружная воронка; 5 — зажим на шланге; 6 — шланг.

ти листьев и стеблей должны опрыскиваться около 6 час., корни — не менее 12 час. Следует отметить, что при такого рода коротких экспозициях можно извлекать лишь подвижных нематод. Яйца остаются в растительном материале.

## **Методы окрашивания нематод в растительной ткани**

Устанавливать нематод в растительной ткани, помимо уже описанных методов вымачивания, можно также с помощью окрашивания. Преимущество этого метода заключается в том, что могут делаться видимыми и нематоды, которые не выходят активно из растительных тканей, например определенные неактивные личиночные стадии, отмершие нематоды, а также яйца. Кроме того, важное преимущество методов окрашивания состоит и в выявлении локализации и распределении нематод в растительной ткани. Недостатком является то, что обработка и часто глубокое внедрение нематод в ткани очень затрудняют определение вида нематод. Препарирование тканей для освобождения нематод устраняет этот недостаток лишь частично; некоторые трудности определения, часто обусловленные тепловыми воздействиями при окрашивании и другого рода обработками, все же остаются.

### *Окрашивание нематод в неодревесневших корнях*

В неодревесневших корнях нематод можно легко сделать видимыми, когда корни нетолстые. Обработку можно вести любыми красителями, пригодными для окрашивания нематод.

**Метод окрашивания кислым фуксином (хлопчатобумажным синим) в лактофеноле по Гуди [497].** Этот метод прост, быстр и дешев. Отмытые корни на 1—2 мин. погружают в кипящий раствор лактофенола с кислым фуксином (или хлопчатобумажным синим), оставляют примерно на полчаса в остывающем красящем растворе, ополаскивают в воде и переносят в лактофенол (без красителя). В нем их просматривают под бинокляром. При использовании кислого фуксина (0,05%) нематоды окрашиваются в светло-красный цвет, при использовании хлопчатобумажного синего (0,1%) — в синий. Сама растительная ткань вплоть до ткани, способной к делению, остается сравнительно бесцветной, но хлопчатобумажный синий сильнее окрашивает растительную ткань, чем кислый фуксин. Раствор лактофенола содержит по одной весовой части фенола, молочной кислоты, воды и две весовые части глицерина. Соотношение (доли) молочной кислоты и глицерина можно устанавливать по плотности.

Пригодный к употреблению раствор, например, содержит:

одну весовую часть фенола (кристаллический)	100 г
одну весовую часть молочной кислоты (плотность 1,20)	83 см <sup>3</sup>
одну весовую часть воды (дистиллированной)	100 см <sup>3</sup>
две весовые части глицерина (плотность 1,25)	1600 см <sup>3</sup>

Несколько кристаллов кислого фуксина или хлопчатобумажного синего добавляют к раствору лактофенола до получения желаемого тона окраски.

**Способ окрашивания реактивом Флемминга по Штейнеру [1442] и Голфри [397].** Отмытые корни погружают на 2—3 мин. в воду с температурой 70—80°C, чтобы убить находящиеся в них нематод. Затем корни переносят на 5—15 мин. в реактив Флеминга (15 частей 1%-ной хромовой кислоты + 4 части 2%-ной осмиевой кислоты).

Нематоды окрашиваются в черный цвет, растительная ткань остается неокрашенной. Степень окрашивания рекомендуется контролировать в ходе процесса под стереоскопическим микроскопом. В заключение корни в течение нескольких часов промывают в проточной воде. Этот метод дает резкий контраст, вследствие чего он пригоден для микрофотографирования. Недостатком его является высокая стоимость осмиевой кислоты и ее ядовитость для людей. Кристаллы осмиевой кислоты образуют вредные для глаз пары. Поэтому ампулы с кристаллами должны открываться под водой.

### *Окрашивание нематод в одревесневших корнях*

Вышеназванные методы непригодны для окрашивания нематод в одревесневших корнях, которые поглощают слишком много краски. Когда одревесневшие корни не слишком толстые, нематод в корнях можно окрашивать с помощью следующих методов.

**Метод окрашивания пикриновой кислотой с анилиновым синим по Роулинсу и Аллену [цит. по 655].** Отмытые куски корней толщиной не более 1 см помещают на 48 час. в фиксирующую жидкость из 100 см<sup>3</sup> 50%-ного спирта + 10 см<sup>3</sup> формалина + 10 см<sup>3</sup> уксусной кислоты. Затем кусок корня отмывают, режут на тонкие полоски или колечки и еще раз промывают около 1½ час. в воде, затем срезы корня кладут на 1—2 мин. в 1%-ный раствор сафранина. Избыточная краска вымывается в воде. После этого срезы помещают в раствор анилинового синего в пикриновой кислоте (100 см<sup>3</sup> насыщенного водного раствора пикриновой кислоты + 25 см<sup>3</sup> насыщенного водного раствора анилинового синего) и красящий раствор нагревают почти до кипения. В заключение срезы опять промывают в воде. Нематоды окрашиваются в синий цвет, растительная ткань — в красновато-желтый.

**Метод окрашивания бромфеноловым синим или бромтимоловым синим по Киркпатрику и Мею [745].** Отмытые корни на 4 часа переносят в раствор NaOCl<sub>2</sub> (0,5—1%), промывают в воде и на несколько минут погружают в 50%-ный спирт. После обсушивания корни переносят в раствор бромфенолового либо бромтимолового синего. Если нужно достичь более сильного контраста, рекомендуется использовать 1%-ный раствор красителя в 50%-ном спирте при продолжительности окрашивания 4 час. Если же нужно исследовать детали, применяют 0,05—0,1%-ные растворы красителя (в 50%-ном спирте) при экспозиции 12—16 час. Наблюдения могут проводиться в 50%-ном спирте, подкисленном уксусной кислотой (0,2%-ной). Нематоды и их яйца окрашиваются в зеленый до темно-синего цвет, а растительная ткань остается неокрашенной.

### *Окрашивание нематод в тканях стеблей и листьев*

В отличие от окрашивания корней окрашивание нематод в листьях и стеблях требует удаления хлорофилла.

**Окрашивание листьев кислым фуксином (или хлопчатобумажным синим) в лактофеноле по Гуди [497] и Франклин [355].** Пораженную ткань листа погружают на 3—5 мин. в кипящий раствор кислого фуксина (или хлопчатобумажного синего) в лактофеноле и оставляют примерно на 30 мин. в остывающем красящем растворе. После того как излишняя краска отмоется в воде, листья предварительно погружают в 50%-ный спирт, а затем в лактофенол или концентрированный фенол для удаления хлорофилла. Окрашенных в красный или голубой цвет нематод можно хорошо видеть под бинокуляром в проходящем свете.

**Окраска листьев и стеблей реактивом Флемминга по Годфри [398].** Пораженную растительную ткань погружают в кипящий 80%-ный ацетон для удаления

хлорофилла. Подогрев ацетона (точка его кипения 63°C) проводят в водяной бане. В кипящем ацетоне части растения оставляют на несколько минут, а затем еще 3—4 час. в остывающем ацетоне. После нескольких промывок в воде проводят окрашивание в реактиве Флемминга (5—15 мин.). Дальнейшая обработка и необходимые меры предосторожности приведены в разделе окрашивания корней.

## МЕТОДЫ ДЕЗАКТИВАЦИИ, УМЕРЩВЛЕНИЯ, ФИКСАЦИИ И ИЗМЕРЕНИЯ НЕМАТОД

**Дезактивация нематод.** У живых нематод структурные особенности большей частью видны отчетливее, чем у убитых и фиксированных экземпляров. Однако из-за высокой подвижности они могут затруднять или делать невозможным определение. Поэтому лишение подвижности нематод имеет известное значение. Хорошим останавливающим средством является раствор из двух капель дихлорэтилового эфира в 50 см<sup>3</sup> воды. Нематоды теряют свою подвижность в капле этого раствора в течение нескольких минут. При помещении в свежую воду они вновь становятся активными.

**Умерщвление и фиксация нематод.** Во многих случаях оказывается необходимым пересылать собранных нематод для дальнейшего исследования и определения. Пересылка фитопатогенных нематод в живом состоянии является нарушением установленных правил, поскольку некоторые нематоды включены в карантинные списки многих стран. Пересылка в умерщвленном и фиксированном состоянии почти не встречает возражений. Умерщвление и фиксация нематод необходимы также при изготовлении постоянных препаратов.

Когда необходимо умертвить отдельные экземпляры, то это проще всего осуществить нагреванием в небольшом количестве воды на предметном стекле. Нематоды становятся мертвыми, если предметное стекло подержать 5—6 сек. над небольшим пламенем. При более продолжительном нагревании можно сильно повредить структуру нематод. Большие количества нематод лучше помещать на 5—10 мин. в сушильный шкаф или термостат и в течение 5—10 мин. подвергать действию температуры 60°C.

Умерщвление можно осуществлять и с помощью химикатов. Надежным реактивом для этих целей является раствор йодистого калия (1 г йода + 2 г йодистого калия растворить в 100 см<sup>3</sup> дистиллированной воды и разбавить дистиллированной водой в соотношении 1 : 1000). Одна капля этого разбавленного раствора йодистого калия на одну каплю воды с нематодами быстро убивает последних.

Фиксацию следует проводить вскоре после умерщвления нематод, так как другие явления разрушения делают невозможным последующее определение. Фиксация прерывает все естественные явления разложения и делает возможным хранение препаратов месяцами или годами без заметного изменения их качества.

Испытанные фиксирующие жидкости состоят из следующих веществ.

1. Обычный фиксатор:	спирт (50%-ный)	100 см <sup>3</sup>
	формалин (40%-ный)	10 см <sup>3</sup>
	уксусная кислота	10 см <sup>3</sup>
2. Фиксатор FA:	формалин (40%-ный)	10 см <sup>3</sup>
	уксусная кислота	10 см <sup>3</sup>
	вода дистиллированная	80 см <sup>3</sup>
3. Фиксатор FAA:	спирт (96%-ный)	100 см <sup>3</sup>
	формалин (40%-ный)	30 см <sup>3</sup>
	уксусная кислота	5 см <sup>3</sup>
	вода дистиллированная	200 см <sup>3</sup>
4. Фиксатор ТАФ:	триэтанолламин	2 см <sup>3</sup>
	формалин (40%-ный)	7 см <sup>3</sup>
	вода дистиллированная	91 см <sup>3</sup>

Нематоды должны быть убитыми до помещения их в каждый из трех первых фиксаторов, иначе происходит их сморщивание. В фиксатор ТАФ нематод можно

помещать живыми. При нагревании затем фиксирующего раствора они становятся мертвыми.

**Измерение нематод.** Для определения нематод часто необходимо их измерение. В нематологии при описании нематод применяются определенные символы, которые передают соотношение отдельных размеров тела друг к другу в сравнимых числах. Наиболее известная и применимая формула введена в нематологию голландцем Де Маном (1850—1930).

Обозначения:

L — общая длина тела.

$$a = \frac{\text{общая длина}}{\text{длина пищевода}}$$

$$b = \frac{\text{общая длина}}{\text{наибольшая ширина тела}}$$

$$c = \frac{\text{общая длина}}{\text{длина хвоста}}$$

V (у самок) — расстояние от головного конца до вульвы в процентах от общей длины тела. Если имеется два яичника, то их длина в процентах добавляется в виде поставленных выше цифр к значению положения вульвы, например  $V = 3050^{35}$ .

T (у самцов) — процент длины половой трубки (гонады) к общей длине тела.

O — отношение расстояния от отверстия протока дорзальной железы пищевода до переднего конца вздутой стилета к длине стилета.

1. *Adam, W.*: 1932: Note sur *Heterodera schachtii* Schm. parasite des cactus. Bull. musée roy. hist. nat. Belg. 8, 1—10
2. *Adams, P. B. & Howard, F. L.*: 1963. Alkyl-arsine oxides as fungicidal and nematocidal agents. *Phytopathology* 53, 869. (Abstr.)
3. *Ahlberg, O.*: 1959. Einige Versuche mit Methylbromid und Chlorpikrin als Bodendesinfektionsmittel gegen Nematoden. Verh. IV. Intern. Pflanzenschutz-Kongreß, Hamburg 1957. (Braunschweig) Bd. 1, 613—614
4. —, 1964. Investigations on the potato root eelworm *Heterodera rostochiensis* Woll. III. Control trials. Statens Växtskyddsanstalt Medd. 12: 96, 314—356
5. *Ahmed, A. & Khan, A. M.*: 1964. Factors influencing larval hatching in the root-knot nematodes, *Meloidogyne incognita* (Kofoid & White, 1919) Chitwood, 1949, and *M. javanica* (Treub, 1885) Chitwood, 1949. I. Effect of temperature and hydrogen-ion concentration. *Indian Phytopath.* 17 (2) 98—101
6. *Alhassan, S. A. & Hollis, J. P.*: 1966. Parasitism of *Trichodorus christiei* on cotton seedlings. *Phytopathology* 56, 573—574
7. *Allen, M. W.*: 1950. A laboratory syllabus for entomology 118 (Nematology). Ent. Parasit. Coll. Agric. Univ. California, Berkeley
8. —, 1952. Observations on the genus *Meloidogyne* Goeldi, 1887. *Proc. helminth. Soc. Wash.* 19, 44—51
9. —, 1952. Taxonomic status of the bud and leaf nematodes related to *Aphelenchoides fragariae* (Ritzema-Bos, 1891). *Proc. helminth. Soc. Wash.* 19, 108—120
10. —, 1955. A review of the nematode genus *Tylenchorhynchus*. *Univ. Calif. Publ. Zool.* 61, 129—166
11. —, 1957. A review of the nematode genus *Trichodorus* with descriptions of ten new species. *Nematologica* 2, 32—62
12. *Allen, M. W. & Jensen, H. J.*: 1951. *Pratylenchus vulnus*, new species (Nematoda: Pratylenchinae) a parasite of trees and vines in California. *Proc. helminth. Soc. Wash.* 18, 47—50
13. *Allen, M. W. & Maggenti, A. R.*: 1959. Plant nematology in California. *Calif. Agric.* 13, Nr. 9, 2—3
14. *Andersen, S.*: 1956. Collection of cysts of *Heterodera major* and estimation of the cyst content. *Nematologica* 1, 303—306
15. —, 1959. Resistance of barley to various populations of the cereal root eelworm (*Heterodera major*). *Nematologica* 4, 91—98
16. —, 1961. Resistens mod Havreal *Heterodera avenae*. Meddelelse Nr. 68 fra den Kgl. Veterinaer-og Landbohøjskoles Kopenhagen, 179 S.
17. —, 1960. Havrealsproblemer. Sonderdr. aus: *Tolymandsbladet*, Nr. 11, 4 S.
18. —, 1964. Havreal og flydende ammoniak. Sonderdr. aus: *Ugeskr. Landm.*, Nr. 4, 24, Jan. 1964.
19. *Andrássy, I.*: 1954. Revision der Gattung *Tylenchus* Bastian, 1865. *Acta zool. hung.* 1, 5—42
20. —, 1958. *Hoplolaimus tylenchiformis* Daday, 1905 (syn. *H. coronatus* Cobb, 1923) und die Gattungen der Unterfamilie *Hoplolaiminae* Filipjev, 1936. *Nematologica* 3, 44—56
21. *Andrássy I.*: 1958. Szabadonélő fonálférek — Nematoda libera. *Fauna Hungariae* 36, Akadémiai Kiado, Budapest, 362 S.

22. —, 1965. Verzeichnis und Bestimmungsschlüssel der Arten der Nematodengattungen *Criconemoides* Taylor, 1936 und *Mesocriconema* n. gen. Opusc. Zool. Budapest, V. (2), 153—171
23. *Apel, A. & Kämpfe, L.*: 1957. Beziehungen zwischen Wirt und Parasit im Infektionsverlauf von *Heterodera schachtii* Schmidt in kurzfristigen Topfversuchen. I. Infektionsgang bei verschiedenen Wirtspflanzen. *Nematologica* 2, 131—143
24. —, 1957. Beziehungen zwischen Wirt und Parasit im Infektionsverlauf von *Heterodera schachtii* Schmidt in kurzfristigen Topfversuchen. II. Haupt- und Nebenwurzelbefall, Geschlechtsverhältnisse der Adulten und Lagerichtung der Larven. *Nematologica* 2, 215—227
25. *Артемьев Е. И., Браковская Г. М.* Земляничная нематода. *Защита растений от вредителей и болезней*, 1957, 2 (5), с. 57.
26. *Ashner, M. & Kohn, S.*: 1958. The biology of *Harposporium anguillulae*. J. gen. Microbiol. 19. 182—189
27. *Atanasoff, D.*: 1924. Dilophospora ziekte van granen. Tijdschr. PlZiekt. 30, 145—159
28. —, 1925. The Dilophospora disease of cereals. *Phytopathology* 15, 11—40
29. *Atkins, J. G., Fielding, M. J. & Hollis, J. P.*: 1957. Preliminary studies on root parasitic nematodes of rice in Texas and Louisiana. Pl. Prot. Bull. FAO 5 (4), 53—58
30. *Ayala, A. & Allen, M. W.*: 1966. Transmission of the California tobacco rattle virus by three species of the nematode genus *Trichodorus* (Abstr.). *Nematologica* 12, 1966, 87
31. *Aycock, R.*: 1960. The influence of preplanting treatments of root-knot-infested gladiolus corms and row applications of nematicides on nematode control and production of corms and flowers. *Phytopathology*, 50, 574
32. *Baermann, G.*: 1917: Eine einfache Methode zur Auffindung von *Ankylostomum-* (Nematoden-)Larven in Erdproben. *Geneesk. T. Ned. Indie*. 57, 131—137
32. *Bain, D. C.*: 1959. Selection for resistance to root-knot of white and red clover. Pl. Dis. Reprtr. 43, 318—322
34. *Baines, R. C.*: 1950. Nematodes on citrus. *Calif. Agr.* 4 (8) 7
35. *Baines, R. C., Bitters, W. P. & Clarke, O. F.*: 1960. Susceptibility of some species and varieties of citrus and other rutaceous plants on the citrus nematode. Pl. Dis. Reprtr. 44, 281—285
36. *Baines, R. C., Clarke, O. F. & Bitters, W. P.*: 1948. Susceptibility of some citrus species and other plants to the citrusroot nematode, *Tylenchulus semipenetrans*. (Abstr.). *Phytopathology* 38, 912
37. *Baines, R. C., Martin, J. P., De Wolfe, T. A., Boswell, S. B. & Garber, M. J.*: 1962. Effect of high doses of D-D on soil organisms and the growth and yield of lemon trees. *Phytopathology* 52, 723
38. *Baines, R. C., Klotz, L. J., De Wolfe, T. A., Small, R. H. & Turner, G. O.*: 1966. Nematocidal and fungicidal properties of some soil fumigants. *Phytopathology* 56, 691—698
39. *Barker, K. R. & Darling, H. M.*: 1965. Reproduction of *Aphelenchus avenae* on plant tissues in culture. *Nematologica* 11, 1965, 162—166
40. *Barker, K. R.*: 1966. Cellulytic and pectolytic enzymes in the nematode, *Aphelenchus avenae*. *Proc. helminth. Soc. Wash.* 33, 134—138
41. *Barraclough, R. M. & French, N.*: 1965. Observations on the orientation of *Aphelenchoides ritzemabosi* (Schwartz). *Nematologica* 11, 195—206
42. *Barriga, R.*: 1965. Parasitism of camellias by some nematode species. (Abstr.). *Nematologica* 11, 34
43. *Bastian, H. C.*: 1865. Monograph on the Anguillulidae. *Linn. Soc. Lond. Trans.* 25, 73—184
44. *Baunacke W.*: 1922. Untersuchungen zur Biologie und Bekämpfung des Rüben-nematoden, *Heterodera schachtii* Schmidt. *Arb. Biol. Reichsanst. Land- u. Forstw.* 11, 185—288
45. *Baylis, H. A. & Daubney, R.*: 1926. A synopsis of the families and genera of Nematoda. London



46. *Becker, A.*: 1955. Über das Vorkommen der Radekrankheit in der Eifel. Höfchenbriefe 8, 53—59
47. *Beijerinck, M. W.*: 1883. De oorzaak der kroefziekte van de jonge ajuinplanten. Maandblad Holl. Maatschapp. Landbouwk. V.
48. *Bell, A. A. & Krusberg, L. R.*: 1964. Occurrence and control of a nematode of the genus *Hypsoperine* on *Zoysia* and Bermuda grasses in Maryland. Pl. Dis. Repr. 48, 721—722
49. *Bergman, B. H. H.*: 1958. Het bietencystenaaltje en zijn bestrijding. V. Enige microscopische waarnemingen betreffende de ontwikkeling van larven van *Heterodera schachtii* in de wortels van vatbare en resistente planten. Meded. Inst. Suikerbiet. Bergen 28, 145—169
50. *Berkeley, M. J.*: 1855. Vibro forming excrescences on the roots of cucumber plants. Gard. Chron. 14, 220
51. *Berkum, J. A. van*: 1964. Nematicidal value of some simple organic compounds. (Abstr.). *Nematologica*, 10, 62
52. *Bijloo, J. D.*: 1954. A new method for estimating the cyst contents of the potato eelworm *Heterodera rostochiensis* Wollenweber. J. Helminth. 28, 123—126
53. —, 1955. Proeven ter bestrijding van *Heterodera rostochiensis* dor het wassen en ontsmetten van aardappelen. Tijdschr. PIZiekten 61, 47—51
54. *Bingejors, S.*: 1957. Studies on breeding red clover resistance to stem nematodes. Växtodling 8, 1—123
55. —, 1961. Stem nematode in lucerne in Sweden. II. Resistance in lucerne against stem nematode. Kungl. Lantbrukshögsk. Ann. 27, 385—398
56. *Bingejors, S. & Ellerström, S.*: 1964. Polyploidy breeding in red clover. The tetraploid variety Svalöf's Ulva compared with some diploid and tetraploid varieties. Z. Pflanzenzücht. 51, 315—334
57. *Bingejors, S. & Videgard, G.*: 1960. Nematoder som parasiter på vara kulturväxter. Sonderdr. aus: Jord-Gröda-Djur, 56—60
58. *Birchfield, W.*: 1960. A new species of *Catenaria* parasitic on nematodes of sugarcane. Mycopathol. et Mycol. Appl. 13, 331—338
59. *Birchfield, W. & Martin, W. J.*: 1956. Pathogenicity on sugarcane and host plant studies of a species of *Tylenchorhynchus*. Phytopathology 46, 277—280
60. *Birchfield, W. & van Pelt, H. M.*: 1958. Thermoherapy for nematodes of ornamental plants. Pl. Dis. Repr. 42, 451—455
61. *Birchfield, W. & Pinckard, J. A.*: 1964. New combinations of nematocides for control of reniform nematode of cotton. Phytopathology 54, 393—394
62. *Bird, A. F.*: 1958. The adult female cuticle and egg sac of the genus *Meloidogyne* Goeldi, 1887. *Nematologica* 3, 205—212
63. —, 1959. Development of the root-knot nematodes *Meloidogyne javanica* (Treub) and *Meloidogyne hapla* Chitwood in the tomato. *Nematologica* 4, 31—42
64. —, 1960. The effect of some single element deficiencies on the growth of *Meloidogyne javanica*. *Nematologica* 5, 78—85
65. —, 1962. The inducement of giant cells by *Meloidogyne javanica*. *Nematologica* 8, 1—10
66. —, 1964. Serological studies on the plant parasitic nematode, *Meloidogyne javanica*. Expl. Parasit. 15, 350—360
67. *Bird, A. F.*: 1966. Some observations on exudates from *Meloidogyne* larvae. *Nematologica* 12 (1967), 471—482
68. *Bird, A. F. & McGuire, R. J.*: 1966. The effect of antimetabolites on the growth of *Meloidogyne javanica*. *Nematologica* 12 (1967), 637—640
69. *Bird, G. W. & Mai, W. F.*: 1965. Plant species in relation to morphometric variation of the New York population of *Trichodorus christiei*. (Abstr.). *Nematologica* 11, 34
70. *Bird, A. F. & Rogers, G. E.*: 1965. Ultrastructure of the cuticle and its formation in *Meloidogyne javanica*. *Nematologica* 11, 224—230
71. *Bird, A. F. & Wallace, H. R.*: 1965. The influence of temperature on *Meloidogyne hapla* and *M. javanica*. *Nematologica* 11, 581—589
72. *Bishop, D.*: 1955. The emergence of larvae of *Heterodera rostochiensis* under

- conditions of constant and alternating temperature. Ann. appl. Biol. 43, 525—532
73. *Blake, C. D.*: 1959. A turbidimetric method for estimating the number of nematode larvae in a suspension. Proc. Linnean Soc. 83, 241—244
  74. —, 1961. Root rot of bananas caused by *Radopholus similis* (Cobb) and its control. Nematologica 6, 295—310
  75. —, 1962. The etiology of tulip-root disease in susceptible and in resistant varieties of oats infested by the stem nematode, *Ditylenchus dipsaci* (Kühn) Filipjev. I. Invasion of the host and reproduction by the nematode. Ann. appl. Biol. 50, 703—712
  76. *Böning, K.*: 1964. Stockälchen als Großschädlinge im Getreide- und Futterpflanzenbau und Möglichkeiten zu ihrer Bekämpfung. Bayer. landw. Jb. 41, 649—670
  77. *Бордукова М. В.* Стеблевая нематода на картофеле. Защита растений от вредителей и болезней, 1961, 6 (8), с. 39.
  78. *Borellus, P.*: 1956. Historiarum, et observationum medicophysicarum. Centuriae quattuor, 384 S.
  79. *Боровкова А. М.* Рисовый афеленх в СССР и борьба с ним. В сб. «Нематодные болезни сельскохозяйственных растений» (Ред. Свешникова) М., «Колос», 1967, 153—157.
  80. *Bosher, J. E.*: 1960. Longevity in vitro of *Ditylenchus dipsaci* (Kühn) Filipjev from narcissus. Proc. helminth. Soc. Wash. 27, 127—128
  81. *Bosher, J. E. & Orchard, W. R.*: 1963. *Pratylenchus penetrans* in clonal apple stocks and its control by hot-water treatment. Can. J. Pl. Sci. 43, 195—199
  82. *Bosher, J. E. & McKeen, W. E.* 1954. Lyophilization and low temperature studies with the bulb and stem nematode, *Ditylenchus dipsaci* (Kühn, 1857) Filipjev. Proc. helminth. Soc. Wash. 21, 113—117
  83. *Браковская Т. М.* Изучение мер борьбы с земляничной нематодой в Латвийской ССР. XXI. Планово-методическое совещание по защите растений в северо-западной зоне СССР. Рига, 1959.
  84. *Brande, J. van den & Gillard, A.*: 1957 Bestrijding van wortelknobbelaaltjes (*Meloidogyne* spp.) door elektrische bodemverwarming. Tuinbouwberichten 21, 63—64
  85. — 1957. Versuche zur Züchtung nematodenfreier Pflanzen auf mit Wurzelgallenälchen (*Meloidogyne hapla* Chitwood) verseuchtem Boden durch Regulierung ökologischer Faktoren (ökologischer Pflanzenschutz). Nematologica 2. (Suppl.) 398—404
  86. *Brande, J. van den & D'Herde, J.*: 1964. Phenological control of the potato root eelworm (*Heterodera rostochiensis* Woll.). Nematologica 10, 25—28
  87. *Brande, J. van den, Kips, R. H. & D'Herde, J.*: 1959. Control of golden nematode cysts adhering to *Begonia* and *Gloxinia* tubers. Verh. IV Internat. Pflanzenschutz-Kongr. Hamburg 1957 (Braunschweig) 1, 615—618
  88. *Braun, A. L. & Loof, P. A. A.*: 1966. *Pratylenchoides laticauda* n. sp., a new endoparasitic phytonematode. Neth. J. Pl. Path. 72, 241—245
  89. *Breece, J. R. & Hart, W. H.*: 1959. A possible association of nematodes with the spread of peach yellow bud mosaic virus. Pl. Dis. Repr. 43, 989—990
  90. *Brown, E. B.*: 1954. Resistentia — an eelworm resistant clover. Pl. Path. 3, 122
  91. —, 1955: A seed-borne nematode infestation in annual asters. Nature (Lond.) 175, 178
  92. —, 1957. Lucerne stem eelworm in Great Britain. Nematologica 2 (Suppl.), 369—375
  93. *Brown, E. B. & Goodey, J. B.*: 1956. Observation on a race of stem eelworm attacking lucerne. Pl. Path. 5, 23—29
  94. *Brown, L. N.*: 1933. Flooding to control root-knot nematodes. J. Agr. Res. 47, 883—888
  95. *Bruinsma, F. & Seinhorst, J. W.*: 1954. Warmwaterbehandeling van sjalotten tegen aantasting door stengelaaltjes (*Ditylenchus dipsaci* [Kühn] Filipjev). Med. Directeur Tuinbouw 17, 437—446

96. *Brzeski, M.*: 1963. *Paratylenchus macrodorus* n. sp. (Nematoda, Paratylenchidae), a new plant parasitic nematode from Poland. Bull. Acad. pol. Sci. Cl. II. Ser. Sci. Biol., Vol. XI., No. 6, 277—280
97. —, 1964. Bibliografia nematologii roślinnej. PWRIL., Warszawa, 359 S.
98. *Brzeski, M. W.*: 1967. The effect of host on morphology and population increase of *Ditylenchus myceliophagus* Goodey (Nematoda: Tylenchidae). Bull. Acad. pol. Sci. Cl. II, Ser. Sci. Biol. XV, No. 3, 147—149
99. *Brzeski, M. W. & Macais, W.*: 1967. The increased attack of *Ditylenchus dipsaci* on onion caused by some fungicides. *Nematologica* 13, 322
100. *Brzeski, M. W. & Rajewski, M.*: 1966. Badania nad występowaniem i rozmieszczeniem wegorka niszczyka (*Ditylenchus dipsaci*) w pedach nasienych i w nasionach cebuli. Biul. Warzywniczy VII, 195—206
101. *Brzeski, M. W. & Szczygiel A.*: 1963. Studies on the nematodes of the genus *Paratylenchus* Micoletzky (Nematoda: Paratylenchinae) in Poland. *Nematologica* 9, 613—625
102. *Brzeski, M. & Zaboklicki, W.*: 1963. Próby zwalczania wegorka niszczyka (*Ditylenchus dipsaci*) w cebuli przy pomocy *Metasystoxu*. Biul. Inst. Ochr. Rosl., Poznan 21, 179—183
103. *Buhr, H.*: 1964/65. Bestimmungstabellen der Gallen (Zoo- und Phytocecidien) an Pflanzen Mittel- und Nordeuropas. Bd. I u. II. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena, 1572 S. + 25 Taf.
104. —, 1966. Sächsische Gallen (Zoocecidien). Abh. u. Ber. d. Naturkundemuseums- Forschungsstelle Görlitz 41, III/1—III/74
105. *Burchhardt, F.*: 1967. Über das Vorkommen von Blattälchen an Unkräutern und anderen Wildpflanzen. Mitt. BBA Land- u. Forstw. H. 121, 71—75
106. *Burdett, J. F., Bird, A. F. & Fisher, J. M.*: 1963. The growth of *Meloidogyne* in *Prunus persica*. *Nematologica* 9, 542—546
107. *Bütschli, O.*: 1873. Beiträge zur Kenntnis der freilebenden. Nematoden. Nova Acta Acad. Leop. Carol. 36, 1—124
108. *Cadman, C. H.*: 1963. Biology of soil-borne viruses. Rev. Phytopath. 1, 143—172
109. *Calam, C. T., Raistrick, H., Todd, A. R. u. a.*: 1949. The potato eelworm hatching factor. 6 Mitteilungen, Biochem. J. 45, 513—537
110. *Carne, W. M.*: 1926. Earcockle (*Tylenchus tritici*) and a bacterial disease (*Pseudomonas tritici*) of wheat. J. Dept. Agric. West. Austr. Ser. 2, 3, 508
111. *Caroll, J., McKay, J. & Hannigan, M.*: 1957. Propagation of eelworm-free stocks of strawberry runners. Econ. Proc. R. Dubl. Soc. 4, 75—82
112. *Carter, W.*: 1943. A promising new soil amendment and disinfectant Science N. Y. 97 (2521), 393—384
113. *Casamayor, R., Seidel, D. & Decker, H.*: 1966. Tratamiento con agua caliente contra nemátodos parasitos en platano. Bol. No. 1, Univ. Central de Las Villas, Centro de Investigaciones agropecuarias, (Cuba), 12 S.
114. *Caveness, F. E.*: 1961. The «Hemizonion» an unrecorded companion structure of the cephalids and the hemizonid. Proc. helminth. Soc. Wash. 28, 169—170
115. —, 1964. A glossary of nematological terms. The Pacific Printers, Fed. Rep. of Nigeria, 83 S.
116. *Caveness, F. E. & Jensen, H. J.*: 1955. Investigations of various therapeutic measures to eliminate root-lesion nematodes from Easter lilies. Pl. Dis. Repr. 39, 710—715
117. *Cayrol, J. -C.*: 1962. Importance des maladies vermiculaires dans les champignonnières francaises. Mushroom Sci. 5, 480—496
118. —, 1964. Etudes préliminaires sur le cycle évolutif de *Ditylenchus myceliophagus* Goodey. *Nematologica* 10, 361—368
119. —, 1967. Etude de cycle évolutif d'*Aphelenchoides composticola*. *Nematologica* 13, 23—32
120. *Cayrol, J. -C. & Ritter, M.*: 1962. Recherches sur la maladie vermiculaire du muguet provoquée par *Pratylenchus convallariae* (Seinhorst 1959). Annals Epiphyt. 13, 301—328.

121. Чекалина В. И. Химические препараты для борьбы с нематодами. I. Галоидпроизводные углеводороды алифатического ряда. *Химия в сельском хозяйстве*, 1965, № 6, с. 26—36.
122. Чекалина В. И. Химические препараты для борьбы с нематодами. II. Галоидпроизводные углеводороды алифатического ряда и другие новые соединения. *Химия в сельском хозяйстве*, 1965, № 11, с. 36—40
123. Чекалина В. И. Химические препараты для борьбы с нематодами. III. Ди-тиокарбамааты, тиоцианаты, гетероциклические соединения, полисульфиды и другие производные серы. *Химия в сельском хозяйстве*, 1966, № 3, с. 35—45.
124. Chapman, R. A.: 1962. Effect of *Heterodera trifolii* on the growth of *Trifolium pratense* and *T. repens*. (Abstr.). *Phytopathology* 52, 6
125. —, 1966. Infection of single root systems by larvae of two coincident species of root-knot nematodes. (Abstr.) *Nematologica* 12, 6
126. Cheo, C. C.: 1946. A note to the relation of the nematode (*Tylenchus tritici*) to the development of the bacterial disease of wheat caused by *Bacterium tritici*. *Ann. appl. Biol.* 33, 446—449
127. Chevres-Roman, R.: 1967. Influence of certain nematodes and number of consecutive plantings of Sorghum and corn on forage production, chemical composition of plant and soil, and water use efficiency. (Abstr.) *Nematologica* 13, 139
128. Chiaravalle, P. D.: 1964. The biology and pathogenicity of the grass root-gall nematode, *Ditylenchus radicola* (Nematoda: Tylenchidae). Diss. Abstr. 25 (2), 746—747
129. Chitwood, B. G.: 1949. Root-knot nematodes — Part I. A revision of the genus *Meloidogyne* Goeldi, 1887. *Proc. helminth. Soc. Wash.* 16, 90—104
130. —, 1951. Root-knot nematodes — Part II. Quantitative relations of the root-knot nematode *Meloidogyne hapla* Chitwood, 1949 with tomatoes, onions and lima beans. *Plant and Soil* 3, 47—50
131. —, 1958. The classification of plant-parasitic nemas and related forms. 15. Internat. Congr. of Zoology Sect. VIII, Paper 28
132. Chitwood, B. G. & Birchfield, W.: 1957. A new genus *Hemicriconetmoides* (Criconematidae: Tylenchida). *Proc. helminth. Soc. Wash.* 24, 80—86
133. Chitwood, B. G. & Buhner, E. M.: 1946. The life history of the golden nematode of potatoes, *Heterodera rostochiensis* Wollenweber, under Long Island, New York, conditions. *Phytopathology* 36, 180—189
134. Chitwood, B. G. & Chitwood, M. B.: 1950. An introduction to nematology, Sec<sup>t</sup>, I., Anatomy. Baltimore, 213 S.
135. Chitwood, B. G. Hannon, C. I. & Esser, R. P.: 1956. A new nematode genus *Meloidodera*, linking the genera *Heterodera* and *Meloidogyne*. *Phytopathology* 46, 264—266
136. Chitwood, B. G. & Oteifa, B. A.: 1952. Nematodes parasitic on plants. *Ann. Rev. Microbiol.* 6, 151—184
137. Christie, J. R.: 1942. A description of *Aphelenchoides besseyi* n. sp. the summer-dwarf nematode of strawberries, with comments on the identity of *Aphelenchoides subtenuis* (Cobb, 1926) and *Aphelenchoides hodsoni* Goodey, 1935. *Proc. helminth. Soc. Wash.* 9, 82—84
138. Christie, J. A.: 1943. Spring dwarf and summer dwarf of strawberry. *Circ. No. 681*, U. S. Dept. Agr., 10 S.
139. —, 1945. Some preliminary tests do determine the efficacy of certain substances when used as soil fumigants to control the root-knot nematode *Heterodera marioni* (Cornu) Goodey. *Proc. helminth. Soc. Wash.* 12, 14—19
140. —, 1953. Ectoparasitic nematodes of plants. *Phytopathology* 43, 295—297
141. —, 1959. Plant nematodes, their bionomics and control. *Fla. Agric. Exp. Sta.*, 256 S.
142. —, 1960. Biological control — predaceous nematodes. in: «*Nematology*» (Hrsg. Sasser u. Jenkins). Univ. North Carolina Press, 466—468
143. Christie, J. R. & Albin, F. E.: 1944. Host-parasite relationships of the root-knot nematode *Heterodera marioni*. I. The question of races. *Proc. helminth. Soc. Wash.* 11, 31—37

144. *Christie, J. R. & Crossman, L.*: 1935. Water temperatures lethal to begonia, chrysanthemum and strawberry «strains» of the nematode *Aphelenchoides fragariae* (Anguilluliniidae). Proc. helminth. Soc. Wash. 2, 98—103
145. *Christie, J. R. & Perry, V. G.*: 1951. A root disease of plants caused by a nematode of the genus *Trichodorus*. Science 113 (2937), 491—493
146. —, 1959. Mechanism of nematode injury to plants. Plant Pathology Problems and Progress 1908—1958. Madison, Wisc. XXXVII: 419—426
147. *Ciccarone, A.*: 1959. Degenerazione infettiva della Vite, nematodi e fumigazione del suolo. Ital. agric. 96, 143—146
148. *Clark, S. A.*: 1967. The development and life history of the false root-knot nematode, *Nacobbus serendipiticus*. Nematologica 13, 91—101
149. *Clark, W. C.*: 1962. The systematic position of the Alaimidae and the Diphtherophoroidea (Enoplida, Nematoda). Nematologica 7, 119—121
150. —, 1961. A revised classification of the order Enoplida (Nematoda). N. Z. Jl. Sci. 4, 123—150
151. *Clark, W. S.*: 1963. A new species of *Longidorus* (Micol.) (Dorylaimida, Nematoda). N. Z. Jl. Sci. 6, 607—611
152. *Clarke, A. J.*: 1966. Hatching agents for cyst-forming nematodes. Chemy Ind.
153. *Clarke, A. J. & Shepherd, A. M.*: 1964. Synthetic hatching agents for *Heterodera schachtii* Schm. and their mode of action. Nematologica 10, 431—453
154. —, 1965. Zinc and other metallic ions as hatching agents for the beet cyst nematode, *Heterodera schachtii* Schm. Nature 208, 502.
155. —, 1966. Picrolonic acid as a hatching agent for the potato cyst nematode, *Heterodera rostochiensis* Woll. Nature (Lond.) 211, 546
156. —, 1966. The action of nabam, metham-sodium and other sulphur compounds on *Heterodera schachtii* cysts. Ann. appl. Biol. 57, 241—255
157. *Clarke, A. J. & Shepherd, A. M.*: 1966. Inorganic ions and the hatching of *Heterodera* spp. Ann. appl. Biol. 58, 497—508
158. —, 1967. Flavianic acid as a hatching agent for *Heterodera cruciferae* Franklin and other cyst nematodes. Nature (Lond.) 213, 419—420
159. *Clausen, R., Craf, A., Joseph, E., Keller, E., Liechti, H. & Savary, A.*: 1964. Bericht der Arbeitsgemeinschaft zur Bekämpfung des Rübenkopffälchens (*Ditylenchus dipsaci*) über die im Jahre 1963 durchgeführten Untersuchungen und Versuche. Mitt. schweiz. Landw. 12 (9), 134—142
160. *Cobb, G. S.*: 1962. First record of hop cyst nematode (*Heterodera humuli* Filipjev, 1934) in the United States. Pl. Dis. Repr. 46, 541
161. *Cobb, G. S. & Taylor, A. L.*: 1953. *Heterodera leptonepia* n. sp., a cyst forming nematode found in soil with stored potatoes. Proc. helminth. Soc. Wash. 20, 119—121
162. *Cobb, N. A.*: 1893. Nematodes, mostly Australian and Fijian. Linn. Soc. N. South Wales, Macleay Memorial Vol., 59 pp.
163. —, 1913. Notes on *Mononchus* and *Tylenchulus*. J. Wash. Acad. Sci. 3 (12), 288 bis 289
164. —, 1913. New nematode genera found inhabiting fresh water and non-brackish soils. Wash. Acad. Sci. 3, 432—444.
165. —, 1914. Citrus-root nematode. J. Agr. Res. 2 (3), 217—230
166. —, 1917. A new parasitic nem. *Tylenchus penetrans*, found infesting cotton and potatoes. J. Agric. Res. 11, 27—33
167. —, 1918. Estimating the nema population of soil. U. S. Dept. Agr., Bur. Plant Ind., Agr. Tech. Cir. 1, 1—48
168. —, 1924. The amphids of *Caconema* (nom. nov.) and of other nemas. J. Parasit. 11, 118—120
169. —, 1926. Nemic diseases of *Narcissus*. U. S. Dert. Agr., Off. Record 5 (21), 3
170. —, 1932. The English word «nema». Amer. Med. Assoc. 98, 75—76.
171. *Coetzee, V.*: 1956. *Meloidogyne acronea*, a new species of root-knot nematode. Nature (Lond.) 177, 899—900
172. *Cohn, E.*: 1964. Penetration of the citrus nematode in relation to root development. Nematologica 10, 594—600
173. —, 1965. On the feeding and histopathology of the citrus nematode. Nematologica 11, 47—54

174. *Cohn, E.*: 1965. The development of the citrus nematode in some of its hosts. *Nematologica* **11**, 593—600
175. —, 1966. Observations on the survival of free-living stages of the citrus nematode. *Nematologica* **12**, 320—327
176. *Cohn, E. & Minz, C.*: 1960. Nematodes and resistance to Fusarium wilt in tomatoes. *Hassadeh* **40**, 1347—1349
177. —, 1965. Application of nematocides in established orchards for controlling the citrus nematode, *Tylenchulus semipenetrans*. *Phytopathologia Mediterranea* **4**, 17—20
178. *Cohn, E., Minz, C. & Monselise, S. P.*: 1965. The distribution, ecology and pathogenicity of the citrus nematode in Israel. *Israel J. agric. Res.* **15**, 187—200
179. *Cole, C. S. & Howard, H. W.*: 1959. The effect of growing resistant potatoes on a potato root eelworm (*Heterodera rostochiensis* Woll.) population. *Nematologica* **4**, 307—316
180. —, 1962. Further results from a field experiment on the effects of growing resistant potatoes on a potato root eelworm (*Heterodera rostochiensis*) population. *Nematologica* **7**, 57—61
181. *Coleby, A. W. P., Chong, C. H. von, Thomason, I. J. & McKinney, H. E.*: 1965. Influence of temperature an exposure time on the toxicity of Nellite, EDB, Telone and DBCP to *Meloidogyne javanica* and *Pratylenchus scribneri*. *Nematologica* **11**, 34—35
182. *Collins, R. J. & Feldman, A. W.*: 1965. Attempts to improve the growth of *Radopholus similis*-infected citrus with undertree drenches of Zinophos. *Pl. Dis. Repr.* **49**, 865—867
183. *Collis-George, N. & Blake, C. D.*: 1959. The influence of the soil moisture regime on expulsion of the larval mass of the nematode *Anguina agrostis* from galls. *Austral. J. biol. Sci.* **12**, 247—256
184. *Cooke, R. C.*: 1963. The predaceous activity of nematode-trapping fungi added to soil. *Ann. appl. Biol.* **51**, 295—299
185. *Cooke, R. C. & Dickinson, C. H.*: 1965. Nematode-trapping species of *Dactylella* and *Monacrosporium*. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* **48**, 621—629
186. *Cooke, R. C. & Codfrey, B. E. S.*: 1964. A key to the nematode destroying fungi. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* **47**, 61—74
187. *Coomans, A.*: 1962. Morphological observations on *Rotylenchus goodeyi* Loof & Oostenbrink, 1958. I. Redescription and variability. *Nematologica* **7**, 203—215
188. —, 1962. Morphological observations on *Rotylenchus goodeyi* Loof & Oostenbrink, 1958. II. Detailed morphology. *Nematologica* **7**, 242—250
189. —, 1963. Observations on the variability of morphological structures in *Hoplolaimus pararobustus*. *Nematologica* **9**, 241—254
190. —, 1966. Some nematodes from Congo. *Rev. Zool. Bot. Afr.* **LXXIV**, 287—312
191. *Cooper, B. A.*: 1955. A preliminary key to British species of *Heterodera* for use in soil examination. *Soil Zoology* (Ed. D. K. M. Kevan) London, Butterworths, 269—280
192. —, 1955. A mechanical device for concentrating *Heterodera* cysts (*Nematoda*). *Soil Zoology* (Ed. D. K. M. Kevan) London, Butterworths, 385—389
193. *Coppock, L. J. & Winfield, A. L.*: 1959. White cysts of cereal root eelworm *Heterodera major* on oat stubble. *Plant Path.* (Lond.) **8**, 38
194. *Cornu, M.*: 1879. Études sur le *Phylloxera vastatrix*. *Mém. pres. acad. sci., Paris* **26**, 163—175
195. *Corbett, D. C. M.*: 1965. Nematodes as plant parasites in Malawi. *Nyasalld Fmr. Forester* **6** (4), 21—27
196. *Cotten, J.*: 1963. Resistance in barley and oats to the cereal root eelworm *Heterodera avenae* Wollenweber. *Nematologica* **9**, 81—84
197. *Courtney, W. D.*: 1952. The teasel nematode, *Ditylenchus dipsaci* (Kühn, 1857) Filipjev, 1936. *Wash. Acad. Sci.* **42**, 303—309
198. —, 1960. Nematodes infecting narcissi and tulips in the Pacific Northwest. *Daffodil Tulip Yearb.* 1961 (26), 117—122
199. —, 1962. Stem nematode of red clover in the Pacific Northwest. *Washington. Agric. Exp. Stat. Bull.* **640**, 17 S.

200. *Courtney, W. D. & Howell, H. B.*: 1952. Investigations on the bent grass nematode *Anguina agrostis* (Steinbuch 1799) Filipjev, 1936. Pl. Dis. Repr. 36, 75—83
201. *Courtney, W. D., Peabody, D. V. & Austenson, H. M.*: 1962. Effect of herbicides on nematodes in bent grass. Pl. Dis. Repr. 46, 256—257
202. *Cralley, E. M. & French, R. C.*: 1952. Studies on the control of white tip of rice. (Abstr.) *Phytopathology* 42, 6
203. *Cremer, H. C. & Kooistra, C.*: 1964. Investigations on notched leaf («Kartelblad») of *Gladiolus* and its relation to rattle virus. (Abstr.) *Nematologica* 10, 69—70
204. *Crittenden, H. W.*: 1954. Factors associated with root-knot nematode resistance in soybeans. *Phytopathology* 44, 388
205. *Crosse, J. E. & Pitcher, R. S.*: 1952. Studies on the relationship of eelworm and bacteria to certain plant diseases. I. The etiology of strawberry cauliflower disease. *Ann. appl. Biol.* 39, 475—486
206. *Curtis, G. J.*: 1964. The effect of potassium chloride on the infestation of sugar beet by beet eelworm, *Heterodera schachtii*, Schmidt. *Ann. appl. Biol.* 54, 269 bis 280
207. *Dallimore C. E. & Thorne, G.*: 1951. Infection of sugar beets by *Ditylenchus destructor* Thorne, the potato root nematode. *Phytopathology* 41, 872—874
208. *Dalmasso, A. & Caubel, G.*: 1966. Répartition des espèces des genres *Xiphinema* et *Longidorus* trouvées en France. *Acad. d'Agric. de France*. Extrait du Procès-verbal de la Séance du 23 Mars 1966, 440—446
209. *Данилов В. П.* Стеблевая нематода на землянике и меры борьбы с ней. Труды проблемных и тематических совещаний. Зоол. Инст. АН СССР, 1963, 3, с. 242—246.
210. *Daulton, R. A. C.*: 1963. Controlling *M. javanica* in Southern Rhodesia. *Bull.* 2218. Rhodesia Agric. J.
211. —, 1964. Soil fumigation and agronomic practices to control *Meloidogyne javanica* in tobacco in Southern Rhodesia. (Abstr.) *Nematologica* 10, 61—62
212. *Daulton, R. A. C. & Curtis, R. F.*, 1964. The effects of *Tagetes* spp. on *Meloidogyne javanica* in Southern Rhodesia. *Nematologica* 9 (1963) 357—362
213. *Daulton, R. A. C. & Nusbaum, C. J.*: 1961. The effect of soil temperature on the survival of the root-knot nematodes *Meloidogyne javanica* and *M. hapla*. *Nematologica* 6, 280—294
214. *Davaine, C.*: 1857. Recherches sur l'anguillule du blé niellé considérée au point de vue de l'histoire naturelle et de l'agriculture. *Compt. Rend. Soc. Biol.*, Paris 3, 201—271
215. *Davide, R. G. & Triantaphyllou, A. C.*: 1965. Influence of foliar applications of maleic hydrazide on various host plants upon sex differentiation in *Meloidogyne javanica* and *M. incognita*. (Abstr.). *Nematologica* 11, 35
216. —, 1967. Influence of the environment on development and sex differentiation of root-knot nematodes. I. Effect of infection density, age of the host plant and soil temperature. *Nematologica* 13, 102—110
217. —, 1967. Influence of the environment on development and sex differentiation of root-knot nematodes. II. Effect of host nutrition. *Nematologica* 13, 111—117
218. *Debrot, E. A.*: 1964. Studies on a strain of raspberry ringspot virus occurring in England. *Ann. appl. Biol.* 54, 183—191
219. *Decker, H.*: 1958. Untersuchungen über das Vorkommen und die phytopathologische Bedeutung der wandernden Wurzelnematoden in Mecklenburg unter besonderer Berücksichtigung ihrer Beziehungen zum Auftreten der sogenannten Baumschulmüdigkeit. Diss. Landw. Fakultät, Univ. Rostock
220. 1959/60. Die endoparasitischen Wurzelnematoden der Gattung *Pratylenchus* als einheimische Pflanzenschädlinge. *Wiss. Z. Univ. Rostock* 9, Math.-Nat. Reihe, H. 1, 27—34
221. —, 1959/60. Untersuchungen über die Nematodenfauna eines «müden» Baumschulquartiers. *Wiss. Z. Univ. Rostock* 9, Math.-Nat. Reihe, H. 2, 193—198

222. —, 1960. *Pratylenchus penetrans* als Ursache von «Müdigkeitserscheinungen» in Baumschulen der DDR. *Nematologica* (Suppl. II) 68—75
223. —, 1961. Der Wurzelgallennematode *Meloidogyne hapla* Chitwood und sein Freilandauftreten im Norden der DDR. *Wiss. Z. Univ. Rostock* 10 (Sonderheft), 59—70
224. —, 1961. Versuche zur Bekämpfung des wurzelparasitischen Nematoden *Pratylenchus penetrans* mit chemischen Mitteln. *Nbl. Dtsch. Pflanzenschutzd.* (Berlin) NF 15, 61—64
225. Decker, H.: 1961. Die Bedeutung wurzelparasitischer Nematoden für den Anbau von Gramineen. *Wiss. Z. Univ. Halle* 10, Math.-Nat. Reihe, M. 2/3, 297—302
226. —, 1962. Über den Einsatz hochtouriger Laborgeräte bei der Untersuchung des Bodens auf zystenbildende Nematoden. *Abh. u. Ber. d. Naturkundemuseum-Forschungsstelle Görlitz* 37, 163—170
227. —, 1962. Zur Biologie und Ökologie von *Aphelenchus avenae* Bastian, 1865. *Wiss. Z. Univ. Rostock* 11, Math.-Nat. Reihe, H. 2, 299—305
228. —, 1962. Möglichkeiten und Probleme der Nematodenbekämpfung. *Wiss. Z. Univ. Rostock* 11, Math.-Nat. Reihe, H. 2, 289—297
229. —, 1963. Pflanzenparasitäre Nematoden und ihre Bekämpfung. VEB Deutscher Landwirtschaftsverlag Berlin, 374 S.
230. —, 1964. Untersuchungen über das Vorkommen wandernder Wurzelnematoden im Norden der DDR. *Wiss. Z. Univ. Rostock* 13, Math.-Nat. Reihe, H. 2/3, 323—335
231. —, 1966. Über die Bestimmung der *Meloidogyne*-Arten und ihr Vorkommen in der Deutschen Demokratischen Republik. *Wiss. Z. Univ. Rostock* 15, Math.-Nat. Reihe, H. 2, 251—260
232. —, 1966. Wurzelnematoden von allgemeiner Bedeutung. in: «Phytopathologie und Pflanzenschutz» Bd. II (Hrsg. Klinkowski, Mühle & Reinmuth), Akademie-Verlag Berlin, 26—43
233. —, 1966. Schädliche Nematodenarten des Getreides. in: «Phytopathologie und Pflanzenschutz» Bd. II (Hrsg. Klinkowski, Mühle & Reinmuth), Akademie-Verlag Berlin, 189—203
234. —, 1967. Die Bestimmung der Heterodera-Arten an Hand morphologischer Merkmale der Zysten und Larven (Eine Anleitung für Mitarbeiter des Pflanzenschutzdienstes). *Nbl. Dtsch. Pflanzenschutzd.* (Berlin), 21, 68—72
235. Decker, H. & Casamayor Garcia, R.: 1966. Observaciones sobre la existencia de nemátodos parasitos de las raíces del platano en Cuba. *Centro, Boletín de Ciencias y Tecnología, Universidad Central de Las Villas* 1 (1), 7—32
236. —, 1966. Algunas observaciones sobre la presencia de nemátodos formadores de agallas en las raíces (*Meloidogyne* spp.) en Cuba. *Centro, Boletín de Ciencias y Tecnología, Universidad central de Las Villas* 1 (2), 19—29
237. —, 1967. Algunas observaciones sobre la presencia de nemátodos *Pratylenchus* spp. en la provincia de Las Villas (Cuba). *Centro, Boletín de Ciencias y Tecnología, Universidad Central de Las Villas* 2 (4), 7—19
238. Decker, H., Casamayor Garcia, R. & Bosch, D.: 1967. Observaciones sobre la presencia del nematode *Scutellonema bradys* en el tubérculo del name en la provincia de Oriente (Cuba). *Centro, Boletín de Ciencias y Tecnología, Universidad Central de Las Villas* 2 (3), 67—75
239. Decker, H., Casamayor Garcia, R. & Gandoy Espinosa, P.: 1967. Investigaciones sobre la presencia de nemátodos sedentarios *Rotylenchulus reniformis* en la provincia Las Villas (Cuba). *Centro de Investigaciones Agropecuarias Universidad Central de Las Villas Memoria anual 1966*, 165—178
240. Decker, H., Casamayor Garcia & Seidel, D.: 1966. Investigaciones sobre las plantas hospedadas de una poblacion de *Radopholus similis* en Cuba. *Centro, Boletín de Ciencias y Tecnología, Universidad Central de Las Villas* 1 (2), 7—17
241. Decker, H. & Dowe, A.: 1962. Beobachtungen über das Auftreten des Erdbeer-



- älchens Aphelenchoides fragariae (Ritzema Bos) im Jahre 1961. Nbl. Dtsch. Pflanzenschutzd. (Berlin) NF 16, 237—240
242. Decker, H. & El-Tigani M. El-Amin: 1960. Observations on nematodes in the roots of plants in the Sudan. Pl. Prot. Bull. FAO 8, 110—112
243. Dern, R.: 1960. Nematodenbekämpfung mit chemischen Präparaten. Gesunde Pflanzen 12, 9—15, 280—181
244. Dern, R.: 1960. Wurzelgallennematoden in Blättern von Bogenhanf (*Sansevieria triasciata*). Nbl. Dtsch. Pflanzenschutzd. (Braunschw.). 12, 27—28
245. —, 1963. Schäden durch Blattlächen (*Aphelenchoides ritzemabosi*) an *Ficus elastica* und *Rodgersia aesculifolia*. Anz. Schädlingsk. 36 (3), 42—44
246. —, 1964. Vorkommen und Verbreitung der wirtschaftlich wichtigsten Nematoden in Hessen-Nassau. Mitt. BBA Land- u. Forstw., M. 111, 113—118
247. —, 1965. Erfahrungen bei der Nematodenbekämpfung mit Terracur P. Zusammenf. Votr. VIII. Internat. Symp. Nematol., Antibes, 45
248. —, 1965. Schwere Schäden durch Hafernematoden in Hessen-Nassau. Landw. Wochenbl. f. Hess.-Nass. Nr. 24, 16
249. —, 1966. Schäden am *Sedum spurium* durch das Stengelälchen *Ditylenchus dipsaci*. Gesunde Pfl. 18 (2), 31—33
250. —, 1966. *Ditylenchus destructor* als Schädling an Rhabarber (*Rheum raphaniticum* L.) Nbl. Dtsch. Pflanzenschutzd. (Braunschw.) 18, 43—44
251. —, 1967. Nematodenprobleme in den Erdbeeranbaugebieten Hessen-Nassaus. Mitt. BBA Land- u. Forstw., H. 121, 76—81
252. —, 1967. Wirtschaftlichkeit der Untersuchungen auf Nematodenbefall. Landw. Wochenbl. f. Hess.-Nass. Nr. 10, 16—18
253. Diab, K. A. & Jenkins, W. R.: 1965. Description of *Neocriconema adamsi* n. gen. n. sp. (Criconemoides: Nematoda) with a key to the species of *Neocriconema*. Proc. helminth. Soc. Wash. 32, 193—197
254. Dickerson, O. H., Darling, H. M. & Griffin, G. D.: 1964. Pathogenicity and population trends of *Pratylenchus penetrans* on potato and corn. Phytopathology 54, 317—322
255. DiEdwardo A. A. & Perry, V. G.: 1964. *Heterodera leuceilyma* n. sp. (Nematoda: Heteroderidae), a severe pathogen of St. Augustinegrass in Florida. Bull. Fla. Exp. Sta. No. 687, 35 pp.
256. Dierks, R. & Kleewitz, R.: 1957. Zur Lebensweise, zum Wirtspflanzenkreis und zur Bekämpfung einer an Ackerbohnen vorkommenden Rasse des Stengelälchens *Ditylenchus dipsaci* (Kühn) Filipjev. Pflanzenschutz 9, 110—112
257. —, 1962. Zur Samenübertragbarkeit einer an Ackerbohnen vorkommenden Herkunft des Stengelälchens *Ditylenchus dipsaci* (Kühn.) Nematologica 7, 155—163
258. Dieter, A.: 1958. Beobachtungen über *Heterodera major* O. Schm. an Hafer. Nbl. Dtsch. Pflanzenschutzd. (Berlin) 12, 155—158
259. —, 1961. Beobachtungen über Standorteinflüsse auf Effekt von Nematiziden zur Bekämpfung des Kartoffelnematoden (*Heterodera rostochiensis* Woll.) unter Verwendung von Modellpräparaten. Z. Pflanzenkrankh. 68, 80—91
260. Дмитриев Г. В. Хмелевая нематода, *Heterodera humuli*, Filipjev, 1934. Труды проблемных и тематических совещаний. Зоол. Инст. АН СССР, 1954. 3, с. 128—132.
261. Dimock, A. W.: 1944. Soil treatment with sodium selenate for control of foliar nematode of chrysanthemum. (Abstr.) Phytopathology 34, 999
262. Dittmann, A. L.: 1963. Ätiologische Zusammenhänge zwischen Nematoden und Pilzkrankheiten. Zbl. Bakt. Abt. II, 116, 716—749.
263. Dixon, G. M.: 1963. The effect of spring rainfall on the host-parasite relationship between the cereal root eelworm (*Heterodera avenae* Woll.) and the oat plant (*Avena sativa* L.). Nematologica 9, 521—525
264. —, 1965. The effect of cereal root eelworm (*Heterodera avenae* Woll.) on spring sown cereals. VIII. Internat. Nematol. Symp., Antibes. Summ. S. 26
265. Doliwa, U.: 1955/56. Experimentelle Untersuchungen an Kartoffelnematoden (*Heterodera rostochiensis* Wollenweber). Wiss. Z. Univ. Rostock 5, Math.-Nat. Reihe 133—149

266. *Dolliver, J. S., Hildebrandt, A. C. & Riker, A. J.*: 1962. Studies of reproduction of *Aphelenchoides ritzemabosi* (Schwartz) on plant tissues in culture. *Nematologica* 7, 294—300
267. *Domsch, K. H.*: 1958. Die Prüfung von Bodenfungiziden. 1. Pitz-Substrat-Fungizid-Kombinationen. *Plant and Soil* 10, 114—131
286. —, 1959. Untersuchungen zur Wirkung einiger Bodenfungizide. *Mitt. BBA, Land- u. Forstw. H.* 97, 100—106
269. —, 1960. Die Wirkung von Bodenfungiziden. IV. Veränderungen im Spektrum der Bodenpilze. *Z. Pflanzenkrankh.* 67, 129—150
270. —, 1960. Die Wirkung von Bodenfungiziden. V. Empfindlichkeit von Bodenorganismen in vitro. *Z. Pflanzenkrankh.* 67, 211—216
271. *Domurat, K.*: 1964. *Ditylenchus myceliophagus* Goodey, 1958 — ein Parasit des Myzels der Champignons. *Wiss. Z. Univ. Rostock* 13, Math.-Nat. Reihe, H. 2/3, 343—349
272. *Doncaster C. C.*: 1961. Predators of soil nematodes. Vortr. VI. Internat. Symp. f. Nematol., 24—28. 7. 1961 in Gent (Belgien)
273. *Doncaster, C. C. & Hooper, D. J.*: 1961. Nematodes attacked by Protozoa and Tardigrades. *Nematologica* 6, 333—335
274. *Dowe, A.*: 1964. Probleme der Nematodenbekämpfung mit Raubpilzen. *Wiss. Z. Univ. Rostock* 13, Math.-Nat. Reihe, H. 2/3, 379—386
275. —, 1965. Untersuchungen zur Biologie und Ökologie nematodenfangender Pilze (Hyphomycetales). Diss., Landw. Fak., Univ. Rostock
276. —, 1966. Untersuchungen zur Frage der Wirtsspezifität nematodenfangender Pilze (Hyphomycetes). *Wiss. Z. Univ. Rostock* 15, Math.-Nat. Reihe, H. 2, 261—264
277. *Doyer, L. C.*: 1938. Leitfaden zur Untersuchung des Saatgutes auf seinen Gesundheitszustand. Wageningen
278. *Drechsler, C.*: 1935. A new species of conidial Phycomyceete on nematodes. *Mycologia* 27, 207—215
279. —, 1941. Some hyphomycetes parasitic on free-living terricolous nematodes. *Phytopathology* 31, 773—802
280. *Drolsom, P. N. & Moore, W. L.*: 1958. Reproduction of *Meloidogyne* spp. in flue-cured tobacco lines of root-knot resistant parentage. *Pl. Dis. Reprtr.* 42, 596—598
281. *Drolsom, P. N., Moore, W. L. & Graham, T. W.*: 1958. Inheritance of resistance to root-knot nematodes in tobacco. *Phytopathology* 48, 686—689
282. *Droptkin, V. H.*: 1955. The relations between nematodes and plants. *Exper. Parasitology* 4, 282—322
283. —, 1966. A culture unit for the analysis of host-parasite relationships of root-knot nematodes (*Meloidogyne* sp.). (Abstr.) *Nematologica* 12, 89
284. *Droptkin, V. H. & Nelson, P. E.*: 1960. The histopathology of root-knot nematode infections in soybeans. *Phytopathology* 50, 442—447
285. *Дроздовский Э. М.* Земляничная нематода. М., «Колос», 1965, 96 с.
286. *DuCharme, E. P.*: 1957. How burrowing nematodes affect citrus roots. *Proc. Fla. St. hort. Soc.* 70, 58—60
287. *Duddington, C. L.*: 1951. *Dactylella lobata*, predacious on nematodes. *Trans. Brit. mycol. Soc.* 34, 489—491
288. —, 1957. The friendly fungi. *Faber & Faber, London: Macmillan, New York*, 188 S.
289. —, 1960. Biological Control. — Predaceous fungi. in «Nematology» (Hrsg. Sasser & Jenkins), Univ. North. Carolina Press, 461—465
290. *Duddington, C. L. & Duthoit, C. M. G.*: 1960. Green manuring and cereal root eelworm. *Pl. Path.* 9, 7—9
291. *Duffield, C. A. W.*: 1925. Nettlehead in hops. *Ann. appl. Biol.* 12, 536—543
292. —, 1927. The beet eelworm (*Heterodera schachtii* Schmidt): its life history when found in hops in this country. *Journ. S. E. Agric. Coll. Wye Kent* 24, 56—58
293. *Duggan, J. J.*: 1963. Relationship between intensity of cereal root eelworm (*Heterodera avenae* Wollenweber, 1924) infestation and pH value of soil. *Jr. J. agric. Res.* 2. 105—110.

294. *Duggan, J. J. & Brennan, P. A.*: 1966. *Heterodera rosii* (Heteroderidae), a new species of cyst forming nematode from curled dock (*Rumex crispus* L.) *Jr. J. agric. Res.* 5, 113—120
295. *Dujardin, F.*: 1845. *Histoire naturelle des Helminthes ou vers intestinaux.* Paris
296. *Dunn, E. & Hughes, W. A.*: 1964. Interrelationship of the potato root eelworm, *Heterodera rostochiensis* Woll., *Rhizoctonia solani* Kühn and *Colletotrichum atramentarium* (B. & Br.) Toub., on the growth of the tomato plant. *Nature (Lond.)* 201, 413—414
297. *Dunett, J. M.*: 1957. Variation in pathogenicity of the potato eelworm (*Heterodera rostochiensis* Woll.) and its significance in potato breeding. *Euphytica* 6, 77—89
298. —, 1960. The role of *Solanum vernei* Bitt. et Wittm. in breeding for resistance to potato root eelworm (*Heterodera rostochiensis* Woll.). *Scott. Plant Breeding Sta. Rept.* 39—44
299. *Dunning, R. A.*: 1954. Beet stem eelworm. *British Sugar Beet Review* 22, 161—166
- , 1956. Beet stem eelworm. *Nematologica* 1, 189—191
300. *Duthoit, C. M. G. & Godfrey, B. E. S.*: 1963. Effect of green manure and predacious fungi on cereal root eelworm in oats. *Pl. Path.* 12, 18—19
301. *Ebert, M.*: 1967. Zusammenhänge zwischen Infektionsdruck und Endverseuchung bei *Heterodera rostochiensis* Woll. *Mitt. BBA Land- u. Forstw., H.* 121, 33—38
302. *Edmunds, J. E. & Mai, W. F.*: 1966. Effect of *Fusarium oxysporum* and *F. oxysporum* infected root on the behavior of *Pratylenchus penetrans* (Abstr.). *Nematologica* 12, 89
303. *Edwards, D. I. & Taylor, D. P.*: 1963. Host range of an Illinois population of the stem nematode (*Ditylenchus dipsaci*) isolated from onion. *Nematologica* 9, 305—312
304. *Edwards, E. E.*: 1937. Field experiments on control of the potato-sickness, associated with the nematode *Heterodera schachtii*. *J. Helminth.* 15, 77—96
305. *Эглицис В., Кактыня Дз.* Растительные нематоды Латвийской ССР. Труды проблемных и тематических совещаний Зоол. Инст. АН СССР, 1954, 3, с. 171—181.
306. *Элиава И.* О месте рода *Tylenchorhynchus* в системе *Tylenchoidea* (Nematoda: Tylenchida). Сообщение АН Грузинской ССР. 1964, 36, (3), с. 669—672.
307. *Ellenby, C.*: 1942. Trace-elements and «potato-sickness». *Nature (Lond.)* 149, 50
308. —, 1945. The influence of crucifers and mustard oil on the emergence of larvae of the potato-root eelworm. *Heterodera rostochiensis* Wollenweber. *Ann. appl. Biol.* 32, 67—70
309. —, 1948. Resistance to the potato-root eelworm. *Nature (Lond.)* 162, 708
310. —, 1952. Resistance to the potato root eelworm *Heterodera rostochiensis* Wollenweber. *Nature (Lond.)* 170, 1016
311. —, 1954. Tuber forming species and varieties of the genus *Solanum* tested for resistance to the potato root eelworm *Heterodera rostochiensis* Wollenweber. *Euphytica* 3, 195—202
312. —, 1958. Root diffusates of *Solanum tuberosum* and *Digitalis purpurea*. *Nature (Lond.)* 181, 920—921
313. *Ellenby, C. & Smith, L.*: 1967. Emergence of larvae from new cysts of the potato root eelworm, *Heterodera rostochiensis*. *Nematologica* 13, 273—278
314. *Elmer, O. H.*: 1958. Plant parasitic nematodes. *Agric. Exp. Sta. Kansas State Coll. Agric. appl. Sci., Manhattan, Circ. No.* 365, 3—37
315. *Endo, Y.*: 1959. Response of root lesion nematodes, *Pratylenchus brachyurus* and *P. zaeae*, to various host plants and soil types. *Phytopathology* 49, 417—421

316. *Engelmann, C.*: 1943. Der Einfluß einiger Wärmegrade auf die Bewegungs- und Befallsfähigkeit des Kartoffelnematoden. Landw. Jahrbücher 92, 303—317
317. *Ennik, G. C., Kort, J. & Bund, C. F. v; d.*: 1965. The clover cyst nematode (*Heterodera trifolii* Goffart) as the probable cause of death of white clover in a sward. J. Br. Grassld. Soc. 20, 258—262
318. *Ennik, G. C., Kort, J. & Luesink, B.*: 1964. The influence of soil desinfection with DD, certain components of DD and some other compounds with nematocidal activity on the growth of white clover. Neth. J. Pl. Path. 70, 117—135
319. *Eriksson, K. B.*: 1965. Crossing experiments with races of *Ditylenchus dipsaci* on callus tissue cultures. Nematologica 11, 244—248
320. *Escobar, P. A.*: 1964. Combate de nemátodos parasitos, incorporando al suelo plantas con propiedades antihelmínticas. Inst. Agropecuario Nacional, Guatemala, Boletín Tecnio No. 14, 23 S.
321. *Esser, R. P.*: 1963. Nematode interactions in plates of non-sterile water agar. Proc. Soil Crop Sci. Soc. Fla. 23, 121—138
322. —, 1965. The taxonomic code of plant parasitic nematodes. Pl. Prot. Bull. FAO 13 (6), Sonderdr. 4 S.
323. —, 1965. Nematodes associated with African violets. Afr. Violet Mag., Dez. 1965, 62—67
324. —, 1966. Nematodes attacking plants above the soil surface. Crimp (Foliar nematode on strawberry). Fla. Dep. Agric., Div. Pl. Ind., Nemat. Circ. No. 5, 2 S.
325. *Esser, R. P. u. Sobers, R. P.*: 1964. Natural enemies of nematodes. Proc. Soil Crop. Sci Soc. Fla. 24, 326—353
326. *Faber, H.*: 1967. Beobachtungen über die Bodenmütigkeit bei Rosaceen. Mitt. BBA Land- u. Forstw., H. 121, 29—32
327. *Falanghe, O. & Dias Netto, N.*: 1962. Azucar e melaco no contróle de nematoides. Biologico, Sao Paulo, 28, 196—198
328. *Faulkner, L. R.*: 1964. Pathogenicity and population dynamics of *Paratylenchus hamatus* on *Mentha* spp. Phytopathology 54, 344—348
329. *Feder, W. A.*: 1960. Osmotic destruction of plant parasitic and saprophytic nematodes by the addition of sugar to soil. Pl. Dis. Repr. 44, 883—885
330. *Feder, W. A., Eichhorn, J. L. & Hutchins, P. C.*: 1962. Sugar—induced osmotic aehydration of nematodes enhanced by the additions of detergents. Phytopathology 52, 9 (Abstr.).
331. *Feldmesser, J. & Rebois, R. V.*: 1966. Nematocidal effects of several cadmium compounds. Nematologica 12, 91 (Abstr.)
332. *Feldmesser, J. & Shafer, T.*: 1955. Tests with two organic mercurials against the golden nematode of potatoes. Pl. Dis. Repr. 39, 13 (Abstr.)
333. *Feldmesser, J. & Feder, W. A.*: 1955. Organic mercury dips for the control of nematodes in root of living plants. Phytopathology 45, 347 (Abstr.)
334. *Feltz, H.*: 1959. Das Stock- oder Stengelälchen *Ditylenchus dipsaci* (Kühn) Filipjev als Rübenschädling. Z. Zuckerind. 9, 24—25
335. *Fenwick, D. W.*: 1940. Methods for the recovery and counting of cysts of *Heterodera schachtii* from soil. J. Helminth. 18, 155—172
336. —, 1951. The effect of temperature on the development of the potato-root eelworm *Heterodera rostochiensis*. Ann. appl. Biology 38, 615—617
337. —, 1961. Estimation of field populations of cyst forming nematodes of the genus *Heterodera*. J. Helminth. R. T. Leiper Suppl. 63—76
338. *Fenwick, D. W. & Reid, E.*: 1963. Population studies on the potato root eelworm (*Heterodera rostochiensis* Woll.). J. Helminth. 27, 119—128
339. *Ferris, J. M.*: 1956. The effect of soil temperature on the life cycle of the golden nematode. Phytopathology 46, 11—12
340. *Ferris, M.*: 1957. Effect of soil temperature on the life cycle of the golden nematode in host and nonhost species. Phytopathology 47, 221—230
341. *Feucht, W.*: 1960. Wird der Anbau der Zuckerrüben durch den Rüben nematoden gefährdet? Die Zuckererzeugung 4, 214—217
342. —, 1961. Die Wurmfäule der Beta-Rüben. Die Zuckererzeugung 5, 144—145

343. *Fiddian, W. E. H. & Kimber, D. S.*: 1964. A study of biotypes of the cereal cyst nematode (*Heterodera avenae* Woll.) in England and Wales. *Nematologica* 10, 631—636
344. *Fidler, J. H. & Bevan, W. J.*: 1963. Some soil factors influencing the density of cereal root eelworm (*Heterodera avenae* Woll.) populations and their damage to the oat crop. *Nematologica* 9, 412—420
345. *Fielding, M. J.*: 1951. Observations on the length of dormancy in certain plant infesting nematodes. *Proc. helminth. Soc. Wash.* 18, 110—112
346. *Filipjev, I. N.*: 1934. The classification of the free-living nematodes and their relation to the parasitic nematodes. *Smithson misc. Coll.* 89, 1—63
347. —, 1936. On the classification of the Tylenchinae. *Proc. helminth. Soc. Wash.* 3, 80—82
348. *Filipjev, I. N. & Schuurmans Stekhoven, J. H.*: 1941. A manual of agricultural helminthology. Leiden, Brill, 878 S.
349. *Forghani, B., Sanger, H. L. & Gromann, F.*: 1965. Ubertragung des Tomaten-Schwarzringfleckenvirus an Olkurbis durch *Longidorus attenuatus* Hooper in Deutschland. *Nematologica* 11, 450—451
350. *Franklin, M. T.*: 1937. The effect on the cyst contents of *Heterodera schachtii* of the cultivation of maize on potato sick land. *J. Helminth.* 15, 61—68
351. —, 1938. On the occurrence of *Heterodera* cysts in various soil and on the roots of *Agrostis stolonifera* L. *J. Helminth.* 16, 5—16
352. —, 1940. On the identification of strains of *Heterodera schachtii*. *J. Helminth.* 18, 63—84
353. —, 1940. On the specific status of the so-called biological strains of *Heterodera schachtii* (Schm.). *J. Helminth.* 18, 193—208
354. —, 1945. On *Heterodera cruciferae* n. sp. of brassicas, and on a *Heterodera* strain infecting clover and dock. *J. Helminth.* 21, 71—84
355. —, 1949. A quick method of demonstrating nematodes of the genus *Aphelenchoides* in leaves. *J. Helminth.* 23, 91—93
356. —, 1950. Two species of *Aphelenchoides* associated with strawberry bud disease in Britain. *Ann. appl. Biol.* 37, 1—10
357. —, 1951. The cyst-forming species of *Heterodera*. Commonwealth Agricultural Bureaux, Farnham Royal, England 21, 147 S.
358. —, 1952. A disease of *Scabiosa* caused by the nematode *Aphelenchoides blastophthorus* n. sp. *Ann. appl. Biol.* 39, 54—60
359. —, 1957. Review of the genus *Meloidogyne*. *Nematologica* 2 (Suppl.), 387—397
360. —, 1959. Plant parasitic nematodes of the genus *Aphelenchoides* Fischer, 1894, in «Plant Nematology», *Techn. Bull. Minist. Agric. London*, Nr. 7, 71—77
361. —, 1959. *Nacobbus serendipiticus* n. sp., a root-galling nematode from tomatoes in England. *Nematologica* 4, 286—293
362. —, 1961. A British root-knot Nematode, *Meloidogyne artiellia* n. sp. *J. Helminth. R. T. Leiper Suppl.* 85—92
363. —, 1963. *Antirrhinum* not a host *Heterodera rostochiensis*. *Nematologica* 9, 301
364. —, 1965. A root-knot nematode, *Meloidogyne naasi* n. sp., on field crops in England and Wales. *Nematologica* 11, 79—86
365. —, 1965. *Meloidogyne*-Root-knot eelworms. in «Plant Nematology» (Herausg. J. F. Southey) *Techn. Bull. Minist. Agric., London*, Nr. 7, 2. Edit. 59—88
366. —, 1965. *Aphelenchoides* in «Plant Nematology» (Herausg. J. F. Southey) *Techn. Bull. Minist. Agric. London*, Nr. 7, 2. Edit. 131—141
367. *Franklin, M. T. z. Hooper, D. J.*: 1959. Plants recorded as resistant to Root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.). *Commonw. Bur. Helminth., Techn. Comm. Nr.* 31, 1—33
368. *Franklin, M. T., Thorne, G. & Oostenbrink, M.*: 1959. Proposal to stabilise the scientific name of the cereal-root eelworm (class Nematoda). *Bull. Zool. Nomencl.* 17, 76—85
369. *Franz, W.*: 1963. Eine erfolgversprechende Moglichkeit zur Bekampfung freilebender Nematoden im Maiblumenanbau. *Gesunde Pfl.* 15, 30—32

370. French, N. & Barraclough, R. M.: 1961. Observations on the reproduction of *Aphelenchoides ritzemabosi* (Schwartz). *Nematologica* 6, 89—94
371. —, 1962. Survival of *Aphelenchoides ritzemabosi* (Schwartz) in soil and dry leaves. *Nematologica* 7, 309—316
372. Fritzsche, R.: 1964. Untersuchungen über die Virusübertragung durch Nematoden. *Wiss. Z. Univ. Rostock* 13, Math.-Nat. Reihe H. 2, 343—347
373. —, 1966. Beitrag zur Ökologie von *Xiphinema diversicaudatum* (Micoletzky) Thorne. *Nbl. Dtsch. Pflanzenschutzd.* (Berlin) NF 20, 8—11
374. —, 1967. Untersuchungen zum Wirtspflanzenkreis und zur Populationsdynamik einer Zwiebel-Herkunft von *Ditylenchus dipsaci* Kühn. *Arch. Pflanzenschutz* 3, 11—25
375. Fritzsche, R. & Kegler, H.: 1964. Die Übertragung des Blattrollvirus der Kirsche (cherry leaf-roll virus) durch Nematoden. *Naturwissenschaften* 51, 299
376. Fritzsche, R. u. Schmelzer, K.: Übertragbarkeit des Nelkenringflecken-Virus durch Nematoden. *Naturwissenschaften* 54, 498—499
377. Fritzsche, R. & Schmidt, H. B.: 1963. *Xiphinema paraelongatum* Altherr und *Xiphinema* n. sp., zwei Vektoren des *Arabis*-Mosaikvirus. *Naturwissenschaften* 50, 163
378. Fritzsche, R. & Wolfgang, H.: 1962. Wechselwirkung zwischen Nematoden und Milbenbefall und ihre physiologischen Ursachen. *Naturwissenschaften* 49, 475 bis 476
379. Fritzsche, R., Wolfgang, H. & Opel, H.: 1966. Einfluß von *Ditylenchus dipsaci* (Kühn) Filipjev auf die Entwicklung und einige Stoffwechselfvorgänge bei Tabak. *Die Pharmazie* 21, 439—442
380. Fulton, J. P.: 1962. Transmission of tobacco ringspot virus by *Xiphinema americanum*. *Phytopathology* 52, 375
381. Fürst, H.: 1962. *Chemie und Pflanzenschutz*. 3. Aufl., Leipzig, 178 S.
382. Gadd, C. H. & Looc, G. A.: 1941. Observations of the life history of *Anguillulina pratensis*. *Ann. appl. Biol.* 28, 39—51
383. Geraert, E.: 1965. The genus *Paratylenchus*. *Nematologica* 11, 301—334
384. —, 1966. The systematic position of the families Tylenchidae and Cricematidae. *Nematologica* 12, 362—368
385. —, 1967. Results of a study on the oecology of plantparasitic and freeliving soilnematodes. *Annls. Soc. r. zool. Belg.* 97, 59—64
386. Gerdemann, J. W. & Linford, M. B.: 1953. A cyst-forming nematode attacking clovers in Illinois. *Phytopathology* 43, 603—608
387. Gersdorf, E. & Lücke, E.: 1965. Ein systemisches Nematizid? *Nbl. Dtsch. Pflanzenschutzd.* (Stuttgart) 17, 68—70
388. Gervais, P. & van Beneden, P. J.: 1859. *Zoologie medicale* II. Paris.
389. Giebel, J. & Radziwinowicz, J.: 1963. Effect of some plants which contain coumarins and anthocyanins on golden nematode development. *Biul. Inst. Ochr. Roslin* 21, 161—164
390. Gill, D. J.: 1958. Effect of root-knot nematodes on Fusarium wilt of Mimosa. *Pl. Dis. Reprtr.* 42, 587—590
391. Gillard, A.: 1961. Onderzoekingen omtrent de biologie, de verspreiding en de bestrijding van wortelknobbelaaltjes (*Meloidogyne* spp.). *Meded. Landbouwhogeschool Gent* 26, 515—646
392. Gillard, A. & van den Brande, J.: 1955. Quelques problèmes concernant les nematodes des racines (*Meloidogyne* spp.) en Belgique particulièrement la désinfection des tubercules de *Begonia multiflora* par traitement à l'eau chaude. *Parasitica* 11, 74—80
393. —, 1956. Bijdrage tot de studie der waardplanten van de wortelknobbelaaltjes *Meloidogyne hapla* Chitwood en *Meloidogyne arenaria* Neal. *Meded. Landbouwhogeschool Gent* 21, 653—662
394. —, 1957. Belang van de studie der wortelknobbelaaltjes (*Meloidogyne* spp.) in Belgisch-Kongo. *Meded. Landbouwhogeschool Gent* 22, 685—694
395. Gillard, A., D'Herde, J. D. & van den Brande, J.: 1958. Invloed van koolzuur op het uitkomen der larven van *Heterodera rostochiensis* Woll. *Meded. Landbouwhogeschool Gent* 23, 689—694

396. *Godfrey, G. H.*: 1926. Effect of temperature and moisture on nematode root-knot. *J. Agric. Res.* 33, 223—254
397. —, 1929. A destructive root disease of pineapple and other plants due to *Tylenchus brachyurus*. *Phytopathology* 19, 1929, 611—629
398. —, 1935. The demonstration of plant-parasitic nematodes in host-tissues. *Phytopathology* 25, 1026—1029
399. *Godfrey, G. H. & Hagan, H. R.*: 1933. Influence of soil hydrogen ion concentration on infection by *Heterodera radicola* (Greeff) Müller. *Soil Sci.* 35, 175—184
400. *Goeldi, E. A.*: 1887. Relatoria sobre a molestia do cafeiro na provincia do Rio de Janeiro. *Arch. Mus. Nac., Rio de J.* 8, 1—123
401. —, 1889. Der Kaffeenematode Brasiliens (*Meloidogyne exigua* G.) *Zool. Jahrb. Syst.* 4, 262—267.
402. *Goffart, H.*: 1929. Beobachtungen über *Anguillulina pratensis* de Man. *Z. Parasitenkunde* 2, 97—120
403. —, 1930. Die Aphelenchen der Kulturpflanzen. *Monogr. Pflanzenschutz* 4, Berlin, Springer-Verlag, V+106 S.
404. —, 1930. Untersuchungen über die Verschleppung von Nematoden durch Samen. *Z. Pflanzenkrankh.* 40, 401—416
405. —, 1932. Untersuchungen am Hafernematoden *Heterodera schachtii* Schm. unter besonderer Berücksichtigung der schleswig-holsteinischen Verhältnisse I. III. Beitrag zu: Rassenstudien an *Heterodera schachtii* Schm. *Arb. Biol. Reichsanst. Land- u. Forstw. Berlin*, 20, 1—26
406. —, 1933. Über die Nematodenfauna der Kartoffel. *Mitt. Biol. Reichsanst. Land- u. Forstw. H.* 47, 1—30
407. —, 1934. Über die Biologie und Bekämpfung des Kartoffelnematoden (*Heterodera schachtii* Schmidt.), *Arb. Biol. Reichsanst. Land- u. Forstw.* 22, 73—108
408. —, 1935. Zum Anbau von Raps, Rüben und Senf auf Rübennematodenböden. *Deutsch. Zuckerind.* 60 (1. Beilage), 1041—1042
409. —, 1936. Fortschritte in der Bekämpfung des Kartoffelnematoden (*Heterodera schachtii* Schm.). *Nbl. Dtsch. Pflanzenschd.* 16, 38—40 u. 51—52
410. —, 1936. Neue Wirtspflanzen von *Heterodera schachtii* Schmidt. *Z. Pflanzenkrankh.* 46, 359—364
411. —, 1936. *Heterodera schachtii* Schmidt an Gemeiner Hanfnessel (*Galeopsis tetrahit* L.) und an Kakteen. *Z. Parasitenkunde* 8, 528—532
412. —, 1939. Zur Lebensgeschichte von *Heterodera schachtii* major (Nematodes). *Zbl. Bakt.*, 2. Abt. 99, 394—399
413. —, 1940. Untersuchungen an Hafernematoden (*Heterodera schachtii* Schm.) unter besonderer Berücksichtigung der schleswig-holsteinischen Verhältnisse. II. *Arb. Biol. Reichsanst. Land- u. Forstw.* 23, 141—161
414. —, 1942. Der Wiesenematode, *Pratylenchus pratensis* (de Man, 1880), ein wenig bekannter Getreideschädling. *Z. Pflanzenkrankh.* 52, 262—269
415. —, 1943. Das Auftreten von *Heterodera schachtii* an Kreuzblütlern, namentlich an Raps und Rüben. *Landw. Jahrbücher* 93, 792—809
416. —, 1944. Beobachtungen über das Auftreten von *Heterodera schachtii* an Klee. *Z. Pflanzenkrankh.* 54, 12—18
417. —, 1949. Älchen an Porree und ihre Bedeutung für das Auftreten von Pflanzenkrankheiten. *Nbl. Biol. Zentralanst. (Braunschweig)* 1, 11—12
418. —, 1949. Nematodes, Fadenwürmer. In: Sorauer, *Handbuch der Pflanzenkrankh.* Bd. 4, 1. T., 1. Lief., 4—95, Parey-Verlag, Berlin u. Hamburg
419. —, 1951. Nematoden der Kulturpflanzen Europas. Parey-Verlag Berlin, 144 S.
420. —, 1952. Ansteigen und Abklingen der Nematodenverseuchung und ihre Bewertung im Rübenaubau. *Zucker* 5, 315—317
421. —, 1952. Zur Frage der Bekämpfung von Nematoden mit Methylbromid. *Anz. f. Schädlingskunde* 25, 104—106
422. —, 1953. Zur Lebensweise und Bekämpfung des Rübennematoden (*Heterodera schachtii*) in Westdeutschland. *Z. Zuckerind.* 3, 229—231
423. —, 1953. Über das Vorkommen von *Heterodera punctata* Thorne, 1928 (Nematodes) in Deutschland und im Ausland. *Z. Pflanzenkrankh.* 60, 166—167

424. —, 1953. Beobachtungen an pflanzenschädlichen Nematoden I. Nbl. Dtsch. Pflanzenschutzd. (Braunschweig) 5, 150—153
425. —, 1954. Über die «Kleeälchen» am Niederrhein. Landw. Zeitschr. Nordrhein-provinz 121, 442
426. —, 1954. Erfahrungen mit D-D und mit P 4 bei der Bekämpfung von Kartoffelnematoden (*Heterodera rostochiensis* Wr.) Nbl. Dtsch. Pflanzenschutzd. (Braunschweig) 6, 161—166
427. —, 1956. Der Einfluß von Nematodenkrankheiten auf Anbau und Ertrag von Feldfrüchten. Mitt. Dtsch. Landw.-Ges. 71, 55—57
428. —, 1957. Bemerkungen zu einigen Arten der Gattung *Meloidogyne*. *Nematologica* 2, 177—184
429. —, 1958. Anbauversuche mit «Heertvelder»-Roggen zur Bekämpfung der Stockkrankheit des Roggens. Z. Pflanzenkrankh. 65, 657—660
430. —, 1958. Methoden zur Bodenuntersuchung auf zystenbildende Nematoden. Nbl. Dtsch. Pflanzenschutzd. (Braunschweig) 10, 49—53
431. —, 1959. Methoden zur Bodenuntersuchung auf nichtzystenbildende Nematoden. Nbl. Dtsch. Pflanzenschutzd. (Braunschweig) 11, 49—54
432. —, 1959. Untersuchungen über einen Befall durch Stengelälchen (*Ditylenchus dipsaci*) an Futterrüben. Anz. Schädlingskd. 32, 21—23
433. —, 1959. Über *Heterodera trifolii* Goffart, 1932 (Nematoda: Heteroderidae) an Nelken. Gartenbauwissenschaft 24, 104—107
434. —, 1959. Reaktionserscheinungen von Boden und Pflanzen nach Anwendung von Shell D-D. Mitt. BBA Land- u. Forstw., H. 97, 121—124
435. —, 1960. Die Populationsveränderungen des Kartoffelnematoden (*Heterodera rostochiensis* Woll.) beim Anbau nematodenresistenter und nematodenanfälliger Kartoffelsorten unter Berücksichtigung des Auftretens aggressiver Biotypen. *Nematologica* (Suppl. II), 76—83
436. —, 1960. Taxonomische Bewertung morphologisch-anatomischer Merkmale bei den Zysten der Gattung *Heterodera* (Nematoda). Mitt. BBA Land- u. Forstw., H. 99, 24—51
437. —, 1961. Über den Anbau von Tagetes zur Nematodenbekämpfung. Rhein. Mschr. Gemüse-, Obst- u. Gartenbau 49, 27—28
438. —, 1961. Unterscheidungsmerkmale von *Ditylenchus dipsaci* (Kühn, 1857) Filipjev, 1936 und *Ditylenchus destructor* Thorne, 1945. Gesunde Pfl. 13, 117—120
439. —, 1961. Über *Heterodera fici* Kirjanova, 1954. Z. Pflanzenkrankh. 68, 597—599
440. —, 1961. Über den Wiederaufbau von Nematodenpopulationen nach Anwendung chemischer Mittel im Gartenbau. Mitt. BBA Land- u. Forstw., H. 104, 165—172
441. —, 1961. Stand der Kartoffelnematodenbekämpfung. Der Kartoffelbau 12, H. 5 (Sonderdruck)
442. —, 1961. Der Anbauwert nematodenresistenter Kartoffelsorten. Gesunde Pfl. 13, H. 10 (Sonderdruck)
443. —, 1962. Nematoden in Champignonkulturen. Der Champignon 2 (Febr. 1962), 14—17
444. —, 1962. Über das Auftreten aggressiver Biotypen des Kartoffelnematoden, *Heterodera rostochiensis* Woll. Nbl. Dtsch. Pflanzenschutzd. (Stuttgart) 14, 101—103
445. —, 1963. Neueste Entwicklungen der Nematodenforschung. Proc. Second Triennial Conf. Europ. Assoc. Potato Res., Pisa, 2.—7. 9. 1963, 94—107
446. —, 1963. Nematoden in Maiblumen-Kulturen. Gartenwelt 63, 380—381
447. —, 1964. Das Resistenzproblem in der Nematodenforschung. Mitt. BBA Land- u. Forstw., H. 111, 3—28
448. —, 1964. Einige Beobachtungen zur Biologie und Ätiologie des Rübenkopfälchens *Ditylenchus dipsaci* (Kühn). Mitt. BBA Land- u. Forstw., H. 111, 62—72
449. —, 1964. Probleme der Anwendung moderner Nematizide. Wiss. Z. Univ. Rostock 13, Math.-Nat. Reihe, H. 2/3, 369—374
450. —, 1965. Vergleichende Versuche über die Färbung mit Meldola-Blau und Neublau-R als Vitalitätstest für pflanzenparasitäre Nematoden. *Nematologica* 11, 155



451. Goffart, H. & Heiling, A.: 1958. Nebenwirkungen bei der Nematodenbekämpfung mit Shell D-D und verwandten Mitteln. *Nematologica* 3, 213—228
452. —, 1959. Über Schadaufreten von Stengelälchen, *Ditylenchus dipsaci*, im Zuckerrübenbau. *Z. Zuckerind.* NF 9, 349—350
453. —, 1962. Beobachtungen über die enzymatische Wirkung von Speicheldrüsensekreten pflanzenparasitärer Nematoden. *Nematologica* 7, 173—176
454. Goffart, H. & Weischer, B.: 1963. Nematodenbekämpfung mit Zucker? *Anz. Schädlingssk.* 36, 57—60
455. Goheen, A. C. & McGrew, J. R.: 1954. Control of endoparasitic root nematodes in strawberry propagation stocks by hotwater treatments. *Pl. Dis. Repr.* 38, 818—826
456. Golden, A. M.: 1956. Taxonomy of the spiral nematodes (*Rotylenchus* and *Helicotylenchus*), and the developmental stages and host-parasite relationships of *R. buxophilus* n. sp., attacking boxwood. *Univ. Maryland Agric. Exp. Stat., Bull. A.* 85, 1—28
457. Golden, A. M. & Birchfield, W.: 1965. *Meloidogyne graminicola* (Heteroderidae) a new species of root-knot nematode from grass. *Proc. helminth. Soc. Wash.* 32, 228—231
458. Golden, A. M. & Cobb, G. S.: 1963. *Heterodera lespedezae* (Heteroderidae), a new species of cyst-forming nematode. *Proc. helminth. Soc. Wash.* 30, 281—286
459. Golden, A. M., Rau, G. J. & Cobb, G. S.: 1962. *Heterodera cyperi* (Heteroderidae), a new species of cyst-forming nematode. *Proc. helminth. Soc. Wash.* 29, 168—173
460. Golden, A. M. & Shafer, T.: 1958. Unusual response of *Hesperis matronalis* L. to root-knot nematode (*Meloidogyne* spp.) *Pl. Dis. Repr.* 42, 1164—1167
461. Good, J. M., Boyle, L. W. & Hammons, R. O.: 1958. Studies of *Pratylenchus brachyurus* on peanuts. *Phytopathology* 48, 530—535
462. Good, J. M., Minton, N. A. & Jaworski, C. A.: 1965. Relative susceptibility of selected cover crops and Coastal Bermudagrass to plant nematodes. *Phytopathology* 55, 1026—1030
463. Good, J. M. & Taylor, A. L.: 1965. Chemical control of plant parasitic nematodes. *Agric. Handb. Agric. Res. Serv. M. S. No.* 286, 1—28
464. Goodey, J. B.: 1950. Potato tuber eelworm and Irish bulbs. *Nature (Lond.)* 165, 495
465. —, 1951. Observations on the attack by the stem eelworm, *Ditylenchus dipsaci*, on strawberry. *Ann. appl. Biol.* 38, 618—623
466. —, 1951. The potato tuber nematode, *Ditylenchus destructor* Thorne, 1945, the cause of eelworm disease in bulbous iris. *Ann. appl. Biol.* 38, 79—90
467. —, 1952. Investigations into the host ranges of *Ditylenchus destructor* Thorne and *D. dipsaci*. *Ann. appl. Biol.* 39, 221—229
468. —, 1952. The influence of the host on the dimensions of the plant parasitic nematode, *Ditylenchus destructor*. *Ann. appl. Biol.* 39, 468—474
469. —, 1956. The susceptibility of potato varieties to infestation by the eelworm *Ditylenchus destructor* and *D. dipsaci*. *Ann. appl. Biol.* 44, 16—24
470. —, 1957. Laboratory methods for work with plant and soil nematodes. *Techn. Bull.* 2, Minist. Agric. (3. Aufl.) London, 47 S.
471. —, 1958. *Ditylenchus myceliophagus* n. sp. (Nematoda: Tylenchidae). *Nematologica* 3, 91—96
472. —, 1958. *Paraphelenchus myceliophthorus* n. sp. (Nematoda: Aphelenchidae). *Nematologica* 3, 1—5
473. —, 1959. Gall-forming nematodes of grasses in Britain. *Journ. of the Sports Turf Res. Inst.* 10, Nr. 35, 1—7
474. —, 1960. The classification of the Aphelenchoidea Fuchs, 1937. *Nematologica* 5, 111—126
475. —, 1960. Observations on the effect of the parasitic nematode *Ditylenchus myceliophagus*, *Aphelenchoides composticola* and *Paraphelenchus myceliophthorus* on the growth and cropping of mushrooms. *Ann. appl. Biol.*, 48, 655—664
476. —, 1961. Recent developments in plant nematology. *Nature (Lond.)* 189.

477. — 1963. Speculations on the identity of the parts of the Tylenchid spears, *Nematologica* 9, 468—470
478. —, 1963. Laboratory methods for work with plant and soil nematodes. Techn. Bull. No. 2, Minist. Agric. 4. Aufl., London, 72 S.
479. —, 1965. Ditylenchus and Anguina in: «Plant Nematology» (Herausg. J. F. Southey) Techn. Bull., Minist. Agric. No 7, London, 2. Aufl. 47—58
480. —, 1965. Some free-living nematodes commonly found in plant material and soil samples. in: «Plant Nematology» (Herausg. J. F. Southey) Techn. Bull. Minist. Agric. No 7, 2. Aufl., 158—167
481. *Goodey, J. B. & Brown, E. B.*: 1956. Stem eelworm attacking carrots. *J. Helminth.* 29, 187—192
482. *Goodey, J. B., Franklin, M. T. & Hooper, D. J.*: 1959. Supplement to the nematode parasites of plants catalogued under their host, 1955—1958. Commonw. Agric. Bur. Farnham Royal, Bucks, 66 S.
483. *Goodey, J. B. & Hooper, D. J.*: 1963. The nerve rings of Longidorus and Xiphinema. *Nematologica* 9, 303
484. —, 1965. A neotype of *Aphelenchus avenae* Bastian, 1865 and the rejection of *Metaphelenchus* Steiner, 1943. *Nematologica* 11, 55—65
485. *Goodey, J. B. & Seinhorst, J. W.*: 1960. Further observations and comments on the identity of *Rotylenchus robustus* (De Man, 1876) Filipjev, 1934 with a redescription of a proposed neotype and a new definition of *Rotylenchus goodeyi*. *Nematologica* 5, 136—148
486. *Goodey, T.*: 1923. Quiescence and reviviscence in nematodes with special references to *Tylenchus tritici* and *Tylenchus dipsaci*. *J. Helminth.* 1, 47—52
487. —, 1927. On *Tylenchus graminis* (Hardy, 1850) Marcinowski, 1909. *J. Helminth.* 5, 163—170
488. —, 1928. The species of the genus *Aphelenchus*. *J. Helminth.* 6, 121—160
489. —, 1930. On *Tylenchus agrostis* (Steinbuch, 1799). *J. Helminth.* 8, 197—210
490. —, 1932. On the nomenclature of the root-gall nematodes. *J. Helminth.* 10, 21—28
491. —, 1932. Some observations on the biology of the root-gall nematode, *Anguillulina radicolica* (Greeff, 1872). *J. Helminth.* 10, 33—34
492. —, 1932. The genus *Anguillulina* Gerv. u. Ben. 1859 vel *Tylenchus* Bastian, 1865. *J. Helminth.* 10, 75—180
493. —, 1933. Plant parasitic nematodes and the diseases they cause. London: Methuen, XX + 306 S.
494. —, 1933. *Anguillulina graminophila* n. sp., a nematode causing galls on the leaves of fine bent grass. *J. Helminth.* 11, 45—56
495. —, 1934. A note on gall-formation due to the nematode *Anguillulina graminis*. *J. Helminth.* 12, 119—122
496. —, 1935. *Aphelenchoides hodsoni* n. sp., a nematode affecting narcissus bulbs and leaves. *J. Helminth.* 13, 167—172
497. —, 1937. Two methods for staining nematodes in plant tissues. *J. Helminth.* 15, 137—144
498. —, 1938. Observations on *Anguillulina millefolii* (L6w, 1874) Goodey, 1932 from galls on the leaves of garrow, *Achillea millefolium*. L. *J. Helminth.* 16, 93—108
499. —, 1940. On *Anguillulina multicincta* (Cobb) and other species of *Anguillulina*, associated with the roots of plants. *J. Helminth.* 18, 21—38
500. —, 1941. Observations on a giant race of the stem eelworm, *Anguillulina dipsaci*, attacking broad beans, *Vicia faba* L. *J. Helminth.* 19, 114—122
501. —, 1945. *Anguillulina dipsaci* on onion seed and its control by fumigation with methyl bromide. *J. Helminth.* 21, 45—49
502. —, 1947. On the stem eelworm, *Anguillulina dipsaci*, attacking oats, onions, field beans, parsnips, rhubarb and certain weeds. *J. Helminth.* 22, 1—12
503. —, 1949. Laboratory methods for work with plant and soil nematodes. Techn. Bull. Min. Agric. Fish. 2, 49 S.
504. —, 1950. Stem eelworm and clover. *Ann. appl. Biol.* 37, 324—327
505. —, 1951. Soil and freshwater nematodes. London, Methuen. XXVI + 390 S.

- 505a. *Goodey, T. & Goodey, J. B.*: 1949. Tuber-root eelworm of potato and its weed hosts. *J. Helminth.* 23, 89—90
506. —, 1963. Soil and freshwater nematodes (Rev. Edit. T. Goodey 1951). London, Methuen & Co., 544 S.
507. *Goodey, T., Goodey, J. B. & Franklin, M. T.*: 1956. The nematode parasites of plants catalogued under their hosts. (Rev. Edit. T. Goodey 1940). Commonw. Agric. Bur., Farnham Royal, England. 140 S.
508. *Goodey, T., Goodey, J. B., Franklin, M. T. & Hooper D. J.*: 1965. The nematode parasites of plants catalogued under their hosts. (3. Edit. T. Goodey 1940). Commonw. Agric. Bur., Farnham Royal, England. 214 S.
509. *Gooris, J. & D'Herde, J.*: 1962. Over het voorkomen van resistentiebrekende biotypes van *Heterodera rostochiensis* Woll. in België. *Meded. Landbouwhogeschool Gent* 27, 738—753
510. *Goplen, B. P., Stanford, E. H. & Allen, M. W.*: 1959. Demonstration of physiological races with three root-knot nematode species attacking alfalfa. *Phytopathology* 49, 653—656
511. *Горленко М. В.*: 1959. Predatory fungi and their utilisation in nematode control. *Nematologica* 1, 147—150
512. *Gostick, K. G.*: 1963. Control of seed-borne lucerne stem eelworm with phorate. *Ann. appl. Biol.* 51, 503—507
513. —, 1963. Effect of temperature on methyl bromide fumigation of lucerne seed for control of stem eelworm. *Pl. Path.* 12, 62—64
514. *Graf, A. E., Joseph, E., Keller, E., Liechti, H. & Savary, A.*: 1963. Bericht der Arbeitsgemeinschaft zur Bekämpfung des Rübenkopffälchens (*Ditylenchus dipsaci*) über die im Jahre 1962 durchgeführten Untersuchungen und Versuche. *Mitt. Schweiz. Landw.* 11, 134—141
515. —, 1964. Essais de lutte contre *Ditylenchus dipsaci* Kühn nématode agent de la pourriture du collet des betteraves. *Agriculture romande* 3 (1) Ser. A. 4—7
516. *Graf, A., Keller, E., Liechti, H. & Savary, A.*: 1960. Das Rübenkopffälchen. Vorläufiger Bericht über Versuche, Untersuchungen und Beobachtungen in der Schweiz in den Jahren 1958 und 1959. *Mitt. schweiz. Landwirtsch.* 8, 33—48
517. *Graham, T. W.*: 1958. Root knot and other nematodes in relation to the development of tobacco black shank. *Phytopathology* 48, 343 (Abstr.)
518. *Grainger, J.*: 1956. Progress in soil mixing for nematode control. *Nematologica* 1, 31—46
519. —, 1956. The control of *Ditylenchus dipsaci* on oats. *Nematologica* 1, 277—282
520. —, 1960. Safety in soil treatments for eelworm control. *Nematologica* (Suppl. II), 6—12
521. —, 1962. Host, parasite and man in crop disease. *Meded. Landbouwhogeschool Gent* 27, 671—702
522. —, 1963. From scientific conference to practical disease control. Presidential address to the VII International Symposium of the Society of European Nematologists, Auchincruive, 9.—13. 9. 63 (veröff. in *Scottish Agriculture* 43, 1964, 127—131.)
523. *Grainger, J. & Clark, M. R. M.*: 1963. Interactions of *Rhizoctonia* and potato root eelworm. *Eur. Potato J.* 6, 131—132
524. *Grandison, G. S.*: 1963. The clover cyst nematode (*Heterodera trifolii* Gofbart) in New Zealand. *N. Z. Jl. agric. Res.* 6, 420—462
525. *Gray, R. A.*: 1962. Rate of Vapam decomposition in different soils and other media. *Phytopathology* 52, 734 (Abstr.)
526. *Greeff, R.*: 1872. Über Nematoden in Wurzelanschwellungen (Gallen) verschiedener Pflanzen. *S. Ber. Ges. Naturw. Marburg*, 172—174
527. *Green, C. D.*: 1964. The effect of high temperatures on aqueous suspensions of stem eelworm, *Ditylenchus dipsaci* (Kühn) Filipjev. *Ann. appl. Biol.* 54, 381—390
528. —, 1966. Orientation of male *Heterodera rostochiensis* Woll. and *H. schachtii* Schm. to their females. *Ann. appl. Biol.* 58, 327—339

529. —, 1967. Mating and reproduction of cyst forming nematodes. *Summ. IX<sup>th</sup> Intern. Nemat. Symp. Warszawa*. S. 19
530. *Green, C. D. & Webster, J. M.*: 1966. The effect of ultraviolet radiation on the stem and bulb nematode *Ditylenchus dipsaci* (Kühn). *Nematologica* **11**, 638—642
531. *Griffin, G. D. & Barker, K. R.*: 1966. Effects of soil temperature and moisture on the survival and activity of *Xiphinema americanum*. *Proc. helminth. Soc. Wash.* **33**, 126—130
532. *Griffin, G. D., Huguelet, J. E. & Nelson, J. W.*: 1963. *Xiphinema americanum* as a vector of necrotic ringspot virus of blueberry. *Pl. Dis. Repr.* **47**.
533. *Griffiths, D. J., Holden, J. H. W. & Jones, J. M.*: 1957. Investigation on resistance of oats to stem eelworm, *Ditylenchus dipsaci* Kühn. *Ann. appl. Biol.* **45**, 709—720
534. *DeGrisse, A.*: 1960. *Meloidogyne kikuyensis* n. sp., a parasite of Kikuyu grass (*Pennisetum clandestinum*) in Kenya. *Nematologica* **5**, 303—308
535. *DeGrisse, A. & Gillard, A.*: 1963. Morphology and biology of hop cyst eelworm (*Heterodera humuli* Filipjev, 1934). *Nematologica* **9**, 41—48
536. *DeGrisse, A. & Loof, P. A. A.*: 1965. Revision of the genus *Criconemoides* (Nematoda). *Meded. Landbouwhogeschool Gent* **30**, 577—603
537. *DeGroote, G.*: 1960. De werking van Ca-cyanamide als nematocide. *Meded. Landbouwhogeschool Gent* **25**, 1097—1106
538. *Gugenham, H.*: 1960. Bodenentseuchung mit chemischen Mitteln. *Süddeutscher Erwerbsgärtner, Stuttgart*, **14** (28)
539. *Van Gundy, S. D.*: 1958. The life history of the citrus nematode *Tylenchulus semipenetrans* Cobb. *Nematologica* **3**, 283—294
540. —, 1959. The life history of *Hemicyclophora arenaria* Raski (Nematoda: Criconematidae). *Proc. helminth. Soc. Wash.* **25**, 67—72
541. —, 1965. Nematode behavior. *Nematologica* **11**, 19—32
542. *Günther, B.*: 1967. Die Histologie des Körperwalls und der Häutungsablauf bei *Heterodera schachtii*. *Zusammenf. IX. Internat. Nematol. Symp. Warszawa*, 114
543. *Haag, J. R.*: 1945. Toxicity of nematode infested Chewings fescue seed. *Science* **102**, 406—407
544. *Haglund, W. A. & King, T. H.*: 1961. Effect of parasitic nematodes on the severity of common root rot of canning peas. *Nematologica*, **6**, 311—314
545. *Hague, N. G. M.*: 1959. Control of plant parasitic nematodes. I. Susceptibility of potato root eelworm and seed potato tubers to the vapour of sulphur dioxide. *Nematologica* **4**, 110—114
546. —, 1959. Control of the plant parasitic nematodes. II. Some aspects of the fumigation of the potato root eelworm, *Heterodera rostochiensis* Woll., with methyl bromide. *Nematologica* **4**, 115—121
547. —, 1964. Water-dispersed nematocides as dips to control the potato root eelworm, *Heterodera rostochiensis* (Woll.). *J. Sci. Fd. Agric.* **15**, 531—532
548. *Hague, N. G. M., Lubatti, O. F. & Page, A. B. P.*: 1964. Methyl bromide fumigation of soil under gas-proof sheets to control soil nematodes. *Nematologica* **10**, 65—66
549. *Hague, N. G. M. & Purnell, R. E.*: 1964. Role of water dispersed nematocides in the control of soil nematodes. *Nematologica* **10**, 63—64
550. *Hahn, S.*: 1958. Wurzelgallenälchen (*Meloidogyne hapla* Chitw.) als Freiland-schädlinge an Salat und Möhren. *Nbl. Dtsch. Pflanzenschutzd. (Braunsch.)* **10**, 123—126
551. *Hams, A. F. & Wilkin, G. D.*: 1961. Observations on the use of predacious fungi for the control of *Heterodera* spp. *Ann. appl. Biol.* **49**, 515—523
552. *Hanson, H. C.*: 1963. Diseases and pests of economic plants of Central and South China, Hongkong and Taiwan (Formosa). *American. Inst. of Crop Ecology, Wash.*
553. *Hardy, J.*: 1850. On the effects produced by some insects, etc., on plants. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, **VI**, 182—183
554. *Hare, W. W.*: 1956. Comparative resistance of seven pepper varieties to five root knot nematodes. *Phytopathology* **46**, 669—672

555. *Harrison, B. D.*: 1961, 1962, 1963. in: Report Rothamsted Exp. Station for 1960, 1961 bzw. 1962. Plant Pathology Department
556. —, 1964. Specific nematode vectors for serologically distinctive forms of raspberry ringspot and tomato black ring viruses. *Virology* 22, 544—550
557. *Harrison, B. D. & Cadman, C. H.*: 1959. Role of a dagger nematode (*Xiphinema* sp.) in outbreaks of plant diseases caused by arabis mosaic virus. *Nature* (Lond.) 184, 1624—1626
558. *Harrison, B. D., Mowat, W. P. & Taylor, C. E.*: 1961. Transmission of a strain of tomato black ring virus by *Longidorus elongatus* (Nematoda). *Virology* 14, 480—485
559. *Harrison, B. D., Peachey, J. E. & Winslow, R. D.*: 1964. The use of nematocides to control the spread of arabis mosaic virus by *Xiphinema diversicaudatum* (Micol). *Ann. appl. Biol.* 52, 243—255
560. *Harrison, B. D. & Winslow, R. D.*: 1961. Laboratory and field studies on the relation of arabis mosaic virus to its nematode vector *Xiphinema diversicaudatum* (Micoletzky). *Ann. appl. Biol.* 49, 621—633
561. *Hastings, R. J. & Bosher, J. E.*: 1938. A study of the pathogenicity of the meadow nematode and the associated fungus *Cylindrocarpon radicolata* Wr. *Can. J. Res.* 16, 225—229
562. *Van Haut, H.*: 1956. Das Champignonmycel als Indikator für die Wirkung saprober Nematoden in Komposten. *Nematologica* 1, 165—173
563. *Hawn, E. J.*: 1963. Transmission of bacterial wilt of alfalfa by *Ditylenchus dipsaci* (Kühn). *Nematologica* 9, 65—68
564. —, 1965. Influence of stem nematode infestation on the development of bacterial wilt in irrigated alfalfa. *Nematologica* 11, 39 (Abstr.)
565. *Hecht, H.*: 1966. Krankheiten und Schädlinge der Kakteen. *Z. Kakteen u. andere Sukkulente* 17, 119
566. *Henderson, V. E.*: 1958. Relationship between some clovers and *Ditylenchus destructor* Thorne, 1945. *Nature* (Lond.) 181, 59—60
567. *D'Herde, J.*: 1964. Activiteitsverslag 1964 van het Rijksstation voor Insectenkunde Wetteren. Sonderdr. aus: Activiteitsverslag 1964, Centrum voor Landbouwkunde Onderzoek Gent, 9 S.
568. —, 1965. Een nieuw wortelknoppelaaltje, parasiet van de bieteteelt. *Meded. Landbouwhogeschool Gent* 30, 1429—1436
569. —, 1965/66. Het erwtencystenaaltje (*Heterodera göttingiana*), een nieuwe parasiet van de erwenteelt voor België. *Land- en Tuinbouwjaarboek 1965—1966*, 427—430
570. *D'Herde, J. & van den Brande, J.*: 1962. Bodemmoedheid in Boomkwekerij en Snijrozenteelt in België. *Meded. Landbouwhogeschool Gent* 27, 768—775
571. —, 1963. Wortelrot bij chrysanten. *Meded. Landbouwhogeschool Gent* 28, 630—637
572. —, 1964. Verspreiding en bestrijding van *Xiphinema* en *Longidorus* spp. in aardbeien in België. *Meded. Landbouwhogeschool Gent* 29, 788—796
573. —, 1964. Distribution of *Xiphinema* and *Longidorus* spp. in strawberry fields in Belgium and a method for their quantitative extraction. *Nematologica* 10, 454—458
574. *D'Herde, J., van den Brande, J. & Gillard, A.*: 1960. Control of *Pratylenchus penetrans* (Cobb), causal agent of root rot in lilies. *Nematologica* (Suppl. II), 64—67
575. *D'Herde, J., De Maeseneer, J. & van den Brande, J.*: 1962. Bodemmoedheid in de begoniateelt. *Landbouwtijdschrift* 15, 1503—1513
576. *Hesling, J. J.*: 1952. An improved method of separating eelworm cysts from debris. *J. Helminth.* 26, 69—70
577. —, 1956. Some observations on *Heterodera major*. *Nematologica* 1, 56—61
578. —, 1957. *Heterodera major* O. Schmidt, 1930 on cereals — a population study. *Nematologica* 2, 285—299
579. —, 1958. *Heterodera major* O. Schmidt, 1930 — population changes in the field and in pots of fallow soil. *Nematologica* 3, 274—282
580. —, 1958. The efficiency of certain grasses as hosts of cereal root eelworm. *Pl. Path.* 7, 141—143

581. —, 1959. Some observations on the cereal-root eelworm population of field plots of cereals different sowing times and fertilizer treatment. *Ann. appl. Biol.* **47**, 402—409
582. —, 1961. Problems in the routine hot-water treatment of *Chrysanthemum* stools. *Pl. Path.* **10**, 139—141
583. —, 1962. Eelworms and mushroom-growing. *Mushroom Sci.* **5**, 497—502
584. *Hesling, J. J.*: 1965. Heterodera: morphology and identification. in: «Plant Nematology» (Hrsg. J. F. Southey), *Techn. Bull. Minist. Agric.*, London, No. 7, 2. Edit., 103—130
585. —, 1965 (1966). 3. Biological races of stem eelworm. *Rep. Glasshouse Crops. Res. Inst.* 1965 (1966), 132—141
586. —, 1966. Narcissus eelworm — yesterday and today. *The Daffodil and Tulip Year Book* 1966, 19 S.
587. —, 1966. The effect of some microphagous saprobic nematodes on mushroom culture. *Ann. appl. Biol.* **58**, 477—486
588. —, 1966. Preliminary experiments on the control of mycophagous eelworms in mushroom beds, with a note on their swarming. *Pl. Path.* **15**, 163—166
589. —, 1967. Some aspects of the biology of narcissus eelworm *Ditylenchus dipsaci*. *Summ. IX<sup>th</sup> Internat. Nematol. Symp.*, Warszawa, 21—22
590. *Hesling, J. J., Pawelska, K. & Shepherd, A. M.*: 1961. The response of potato root eelworm, *Heterodera rostochiensis* Wollenweber and beet eelworm, *H. schachtii* Schmidt to root diffusates of some grasses, cereals and of *Tagetes minuta*. *Nematologica* **6**, 207—213
591. *Hesling, J. J. & Peachey, J. E.*: 1963. Experiments on the treatment of chrysanthemum stools for the control of eelworm. *Pl. Path.* **12**, 180—183
592. *Hesling, J. J. & Wallace, H. R.*: 1960. Susceptibility of varieties of chrysanthemum to infestation by *Aphelenchoides ritzemabosi* (Schwartz). *Nematologica* **5**, 297—302
593. —, 1961. Observations on the biology of chrysanthemum eelworm *Aphelenchoides ritzemabosi* (Schwartz) Steiner in florists chrysanthemum. I. Spread of eelworm infestation. *Ann. appl. Biol.* **49**, 195—203
594. *Hewitt, T. R.*: 1914. Eelworms in narcissus bulbs. *J. Dep. Agric. Ire.* **14**, 345—353
595. *Hewitt, Wm. B., Raski, D. J. & Goheen, A. C.*: 1958. Nematode vector of soil-borne fanleaf virus of grapevines. *Phytopathology* **48**, 586—595
596. *Hey, A.*: 1953. Ist der Kartoffelnematode aufzuhalten? *Die Deutsche Landwirtschaft* **4**, 480—483
597. —, 1955. Das Nematodenproblem in der Landwirtschaft. *Nbl. Dtsch. Pflanzenschutzd.* (Berlin) **NF 9**, 169—176
598. —, 1956. Der Kartoffelnematode (*Heterodera rostochiensis* W.) *Flugblatt Nr. 6* der BZA Berlin, 7 S.
599. *Hidding, J., Hijink, M. J. & Oostenbrink, M.*: 1963. Opbrengst- en kwaliteitsverlies van witte klaver in een grasklavermengsel door het klavercystenaaltje, *Heterodera trifolii*. *Meded. Landbouwhogeschool Gent* **28**, 679—683
600. *Hijink, M. J.*: 1964. Over regressies van de opbrengst van gewassen op gemengde populaties van twee of meer parasitaire nematoden. *Meded. Landbouwhogeschool Gent* **29**, 818—822
601. —, 1963. Een verband tussen stengelaantasting door *Phoma solanicola* en *Ditylenchus dipsaci* in aardappelen. *Neth. J. Pl. Path.* **69**, 318—321
602. *Hijner, J. A.*: 1956. Analysis of soil samples for beet eelworm cysts. *Rapp. Inst. Int. Rech. Betteravières, XVIIe Assembl. Brüssel*, 129—139
603. *Hijner, J. A., Oostenbrink, M. & Den Ouden, H.*: 1953. Morfologische verschillen tussen de belangrijkste *Heterodera*-soorten in Nederland. *Tijdschr. PZiekten* **59**, 245—251
604. *Hill, H. & Hildebrandt, H.*: 1965. Kann die Wartezeit nach der Bodenentseuchung abgekürzt werden? (Einige neuere Versuche mit Basamid.) *Rhein. Monatszeitschr. f. Gemüse-, Obst- und Gartenbau* **53**, 38—39
605. *Hirschmann, H.*: 1960. Cross morphology of nematodes. in «Nematology» (Hrsg. Sasser & Jenkins), *Univ. North Carolina Press*. 125—129

606. *Hirschmann, H.*: 1960. External characters and body wall of nematodes. in «Nematology» (Hrsg. Sasser & Jenkins), Univ. North Carolina Press, 130—135
607. —, 1960. Reproduction of nematodes. in: «Nematology» (Hrsg. Sasser & Jenkins), Univ. North Carolina Press, 140—146
608. —, 1960. The genera *Tylenchus*, *Psilenchus*, *Ditylenchus*, *Anguina*, *Tylenchorhynchus*, *Tetylenchus*, *Trophurus* and *Macrotriphurus*. in: «Nematology» (Hrsg. Sasser & Jenkins), Univ. North Carolina Press, 171—184
609. *Hodson, W. E. H.*: 1926. Observations on the biology of *Tylenchus dipsaci* (Kühn) Bastian, and on the occurrence of biologic strains of the nematode. *Ann. appl. Biol.* **13**, 219—228
610. —, 1933. The control of chrysanthemum eelworm. *Hort. Educ. Assoc. Yearbook* **2**, 85—89
611. *Hoestra, H.*: 1961. Onderzoek over het herinplantingsprobleem in de fruitteelt. *Tijdschr. PlZiekten* **67**, 61—62
612. *Hoestra, H. & Oostenbrink, M.*: 1962. Nematodes in relation to plant growth. IV. *Pratylenchus penetrans* (Cobb) on orchard trees. *Neth. J. agric. Sci* **10**, 286—296
613. *Hoff, J. K.*: 1964. Studies on the pathogenicity of *Trichodorus christiei* with special reference to the distribution of mitotic divisions and cellular differentiation in the *Allium cepa* root tip. *Dissertation Abstracts* **25** (1) 17. (Ref. in *Helminth. Abstr.* **34**, Nr. 1161)
614. *Höhener, H. & Bürgi, S.*: 1966. Praxisversuche zur Bekämpfung des Rübenkopfälchens *Ditylenchus dipsaci* an Zuckerrüben in der Schweiz. *Zucker* **19**, 225—232
615. *Holdemann, Q. L.*: 1956. The effect of the tobacco stunt nematode on the incidence of *Fusarium* wilt in flue-cured tobacco. *Phytopathology* **46**, 129
616. *Holdemann, Q. L. & Graham, T. W.*: 1954. Effect on the sting nematode on expression of *Fusarium* wilt in cotton. *Phytopathology* **44**, 683—685
617. *Hollis, J. P.*: 1958. Relations between root knot and *Fusarium* vascular discoloration in cotton varieties. *Phytopathology* **48**, 661—665
618. —, 1958. Specifications for ideal nematocides. *Pl. Dis. Repr.* **42**, 291—307
619. —, 1963. Action of plant parasitic nematodes in their hosts. *Nematologica* **9**, 475—494
620. —, 1966. Nematodes in Louisiana rice fields—nature and significance of population control by flooding. *Contrib. XI. Session of the Intern. Rice Comm. FAO* **23**. — 28. Juli 1966, Lake Charles, Louisiana, 20 S. + 6 Tab.
621. *Hollis, J. P. & Rodriguez-Kabana, R.*: 1966. Rapid kill of nematodes in flooded soil. *Phytopathology* **56**, 1015—1019
622. *Holm Nielsen, Chr.*: 1967. Untersuchungen über die Vererbung der Resistenz gegen den Getreidenematoden (*Heterodera avenae*) beim Weizen. *Nematologica* **12** (1966), 575—578
623. *Holtzmann, O. V.*: 1964. Nematodes and sugar cane. in: *Sugar cane diseases of the world.* (Hrsg. Hughes, C. G., Abbott, E. V. & Wismer, C. A.) Elsevier Publ. Comp., Amsterdam—London—New York, Bd. II, 318—341
624. *Holtzmann, O. V. & Aragaki, M.*: 1963. Clover cyst nematode in Hawaii. *Pl. Dis. Repr.* **47**, 886—889
625. *Homeyer, B.*: 1953. Die Unterscheidung lebender und toter Stockälchen (*Ditylenchus dipsaci* Kühn) durch Fluorchromierung mit Acridinorange. *Nbl. Dtsch. Pflanzenschutzd.* (Braunschw.) **5**, 8—11
626. —, 1962. Terracur, ein neues Mittel zur Bekämpfung von Nematoden, Pilzen und Unkräutern im Boden. *Meded. Landbouwhogeschool Gent* **27**, 760—767
627. —, 1963. Zur chemischen Bodenentseuchung. *Mitt. BBA Land- u. Forstw.*, **H. 108**, 98—104
628. *Homeyer, B.*: 1967. Neue Möglichkeiten der Bekämpfung pflanzenparasitärer Nematoden mit Fensulfothion. *Mitt. BBA Land- u. Forstw.*, **H. 121**, 50—57
629. *Hoof, H. A. van*: *Trichodorus pachydermus* and *T. teres*, vectors of the early browning virus of Peas. *Tijdschr. PlZiekten* **68**, 391—396

630. —, 1963. Het verband tussen het optreden van stengelbont (ratelvirus), de besmetting van vangplanten en het voorkomen van *Trichodorus*-soorten. Meded. Landbouwhogeschool Gent 28, 1001—1010
631. —, 1964. *Trichodorus teres* a vector of rattle virus. Neth. J. Plant Path. 70, 187
632. —, 1967. Nematode populations active and inactive with regard to transmission of NEPO viruses. Nematologica 12 (1966), 615—618
633. Hooper, D. J.: 1961 A redescription of *Longidorus elongatus* (De Man, 1876) Thorne & Swanger, 1936 (Nematoda, Dorylaimidae) and descriptions of five new species of *Longidorus* from Great Britain. Nematologica 6, 237—257
634. —, 1963. *Trichodorus viruliferus* n. sp. (Nematoda: Dorylaimida). Nematologica 9, 200—204
635. —, 1965. *Longidorus profundorum* n. sp. (Nematoda: Dorylaimidae). Nematologica 11, 489—495
636. Hooper, D. J., Kuiper, K. & Loof, P. A. A.: 1963. Observations on the identity of *Trichodorus teres* Hooper, 1962 and *T. flevensis* Kuiper & Loof, 1962. Nematologica 9, 646
637. Hubert, K.: 1963. Zur Verbreitung des Kartoffelnematoden in den Bezirken Halle und Magdeburg nach den Befunden der systematischen Bodenuntersuchung und des Pflanzenschutzdienstes. Nbl. Dtsch. Pflanzenschutzd. (Berlin) NF 17, 37—41
638. —, 1964. Vermutliche Schädigungen durch einen freilebenden Nematoden an Kartoffeln und Tabak (Mitteilungen für den Monat September). Wiss.-techn. Fortschritt für die Landw. 5, 426—428
639. —, 1965. Schäden an Kartoffeln durch den freilebenden Nematoden *Longidorus maximus* (Bütschli, 1874) Thorne & Swanger 1936. Nbl. Dtsch. Pflanzenschutzd. (Berlin) NF 19, 12—13
640. Hunger, F. W. T.: 1901. Een bacterie-ziekte den tomaat. Meded. PI Tuin. Batavia 48, 4—57
641. Huijsman, C. A.: 1956. Breeding for resistance to the potato root eelworm in the Netherlands. Nematologica 1, 94—99
642. —, 1961. The influence of resistant potato varieties on the soil population of *Heterodera rostochiensis* Woll. Nematologica 6, 177—180
643. Hutchinson, M. T. & Streu, H. T.: 1960. Tardigrades attacking nematodes. Nematologica 5, 149
644. Ichinohe, M.: 1952. On the soybean nematode *Heterodera glycines*, n. sp. from Japan. Mag. Appl. Zool. 17, 1—4
645. —, 1961. Bibliography of Phytonematology. Japan Plant Prot. Assoc. Tokio, 198 S.
646. —, 1965. Nematode species and their damage to perennial plants in Japan. Summ. VIII. Internat. Symp. Nematology, Antibes, 30
647. Iha, A. & Posnette, A. F.: 1959. Transmission of arabis mosaic virus to strawberry plants by a nematode (*Xiphinema* sp.). Nature (Lond.) 184, 962—963
648. —, 1961. Transmission of arabis mosaic virus by the nematode *Xiphinema diversicaudatum* (Micol.) Virology 13, 119—123
649. Исмаилов Г. М. Стеблевая нематода картофеля *Ditylenchus destructor* Thorge, 1945 в западных районах Азербайджана и меры борьбы с ней. В сб. «Нематодные болезни сельскохозяйственных растений» (ред. Н. М. Свешникова) М., «Колос», 1967, с. 138—144.
650. Иваненко Б., Метлицкий О. З. Опасный вредитель земляники. Защита растений от вредителей и болезней, 1965, 10 (2), с. 20—23.
651. Иванова Т. А. Новые данные об овсяной нематоде. Защита растений от вредителей и болезней, 1959, 4, № 6, с. 33—34.
652. s'Jacob, J. J.: 1959. *Hoplotylus femina* n. g., n. sp. (Pratylenchinae: Tylenchida) associated with ornamental trees. Nematologica 4, 317—321
653. —, 1960. Der Einfluß einiger Gewächse auf die Population von *Meloidogyne hapla*. Nematologica (Suppl. II), 141—143
654. —, 1962. Beobachtungen über *Ditylenchus radicolica* (Greeff.) Nematologica 7, 231



- 654a. *s'Jacob, J. J. & v. Bezooien, J.*: 1966. A manual for practical work in nematology. International Postgraduate Nematology Course, Wageningen
655. *s'Jacob, J. J. & Stemerding, S.*: 1956. Een handleiding voor nematologie. Plziekt. Dienst Wageningen, Overdruck 120, 107 S.
656. *Jairajpuri, M. S.*: 1963. Two new species of the genus *Criconemoides* Taylor, 1936 (Nematoda: Criconematidae) from North India. *Nematologica* 9, 381—385
657. —, 1964. On *Pratylenchoides crenicauda* Winslow, 1958 (Nematoda: Pratylenchidae) from Srinagar (Kashmir), India. *Curr. Sci.* 33, 339
658. *Jairajpuri, M. S. & Siddiqi, A. H.*: 1963. On three new species of the genus *Criconemoides* Taylor, 1936 (Nematoda: Criconematidae) from North India. *Z. Parasitenkunde* 23, 340—347
659. *Janyška, A.*: 1958. Hadatko zhoubne (*Ditylenchus dipsaci* Kühn 1858) na cesnaku. *Sborn. ceskoslov. Akad. zemedel. ved. rostl. Vyroba* 4 (31), 395—410
660. *Jarvenic, N. B & Coffee, E. G.*: 1965. Control of root knot nematodes with organophosphate insecticides. *Pl. Dis. Reprtr.* 49, 603—604
661. *Javor, I.*: 1963. A burgonyafonálféreg. *Mezőgazdasági Kiado, Budapest*, 116 S.
662. —, 1965. A krizantém és szamáca levélfonálféreg. *Növényvédelem (Pflanzenschutz)* 1, 34—40
663. —, 1967. Resultate der agronematologischen Forschung in Ungarn. *Zusammenf. IX. Internat. Nematol. Symp. Warszawa*, 117—118
664. *Jenkins, L.*: 1963. Nematode research from 1956—1962 in Missouri. *Univ. of Missouri, Agric. Exp. Stat., Res. Bull.* 833, 36 S.
665. *Jenkins, W. R. & Coursen, B. W.*: 1957. The effect of root knot nematodes, tology in the Northeastern United States, 1956 to 1963 with an outlook *Pl. Dis. Reprtr.* 41, 182—186
666. *Jenkins, W. R., Mai, W. F. & Stessel, G. J.*: 1963. A review of plant nematology in the Northeastern United States, 1956 to 1963 with an outlook for the future. *New Jersey Agric. Exp. Stat., Bull.* 805, 30 S.
667. *Jengins, W. R. & Taylor, D. P.*: 1956. *Paratylenchus dianthus* n. sp. (Nematoda: Criconematidae), a parasite of carnation. *Proc. helminth. Soc. Wash.* 23, 124—127
668. *Jensen, H. J.*: 1953. Experimental greenhouse host range studies of two root lesion nematodes, *Pratylenchus vulnus* and *Pratylenchus penetrans*. *Pl. Dis. Reprtr.* 37, 384—387
669. —, 1963. *Trichodorus allius*, a new species of stubby root nematode from Oregon (Nematoda: Dorylaimoidea). *Proc. helminth. Soc. Wash.* 30, 157—159
670. *Jensen, H. J. & Allen, T. C.*: 1964. *Trichodorus allius*, a potential nematode vector of tobacco rattle virus. *Phytopathology* 54, 1434 (Abstr.)
671. *Jensen, H. J. & Caveness, E. E.*: 1954. Hot water and Systox for control of foliar nematodes in Bellingham hybrid Lilies. *Pl. Dis. Reprtr.* 38, 181—184
672. *Jensen, H. H., Smithson, H. R. & Loring, L. B.*: 1958. Potato-rot nematode, *Ditylenchus destructor* Thorne, 1945, found in Dahlia roots. *Pl. Dis. Reprtr.* 42, 1357—1358
673. *Jiménez-Millan, F.*: 1964. Distribution of phytoparasitic nematodes in Spain. *Nematologica* 10, 71 (Abstr.)
674. *Johnson, D. E. & Lear, B.*: 1965. Additional information regarding the hot water treatment of seed garlic cloves for the control of the stem and bulb nematode (*Ditylenchus dipsaci*). *Pl. Dis. Reprtr.* 49, 898—899
675. *Johnson, P. W. & Fushley, S. G.*: 1967. The biology of the oat cyst nematode *Heterodera avenae* in Canada II. Nematode development and related anatomical changes in roots of oats and corn. *Nematologica* 12 (1966), 630—637
676. *Johnston, T. M.*: 1957. The effect of soil moisture on *Tylenchorhynchus martini* and other nematodes. *Proc. Louisiana Acad. Sci.* 20, 52—55
677. —, 1959. Effect of fatty acid mixtures on the rice stylet nematode (*Tylenchorhynchus martini* Fielding, 1956). *Nature (Lond.)* 183, 1392

678. Jones, F. G. W.: 1950. A new species of root eelworm attacking carrots. *Nature* (Lond.) **165**, 81
679. —, 1950. Observations on the beet eelworm and other cyst-forming species of Heterodera. *Ann. appl. Biol.* **37**, 407—440
680. —, 1954. First steps in breeding for resistance to potato eelworm. *Ann. appl. Biol.* **41**, 348—353
681. —, 1955. Quantitative methods in nematology. *Ann. appl. Biol.* **42**, 372—381
682. —, 1957. Nematology Department. Report of Rothamsted Exp. Stat. for 1956, 121—126
683. —, 1957. Resistance-breaking biotypes of the potato root eelworm. *Nematologica* **2**, 185—192
684. —, 1958. Nematology Department. Report of Rothamsted Exp. Stat. for 1957.
685. —, 1958. Resistance-breaking populations of potato root eelworm. *Pl. Path.* **7**, 24—25
686. —, 1959. Nematology Department. Report of Rothamsted Exp. Stat. for 1958, 112—116
687. —, 1959. Ecological relationships of nematodes. in «Plant Pathology Problems and Progress 1908—1958». Madison, Wisc. 395—411
688. —, 1960. Nematology Department. Report of Rothamsted Exp. Stat. for 1959, 111—116
689. —, 1960. Some observations and reflections on host finding by plant nematodes. *Meded. Landbouwhogeschool Gent* **25**, 1009—1024
690. —, 1961. Nematology Department. Report of Rothamsted Exp. Stat. for 1960, 129—138
691. —, 1961. Nematode injury to crops. *Proc. of The Nutrition Society* **20**, 1—5
692. —, 1964. Nematology Department. Report of Rothamsted Exp. Stat. for 1963, 119—127
693. —, 1965. Nematology Department. Report of Rothamsted Exp. Stat. for 1964, 143—155
694. —, 1966. Nematology Department. Report of Rothamsted Exp. Stat. for 1965, 137—152
695. —, 1966. The population dynamics and population genetics of the potato cyst nematode *Heterodera rostochiensis* Woll. on susceptible and resistant potatoes. Report of Rothamsted Exp. Stat. for 1965, 301—316
696. Jones, F. G. W. & Jones, M. G.: 1965. Pests of field crops. Edw. Arnold Ltd., London, 220—273
697. Jones, F. G. W., Meaton, V. H., Parrott D. M. & Shepherd, A. M.: 1965. Population studies on pea cyst nematode *Heterodera goettingiana* Liebs. *Ann. appl. Biol.* **55**, 13—23
698. Jones, F. G. W. & Moriarty, F.: 1956. Further observation on the effects of peas, beans and vetch upon soil population levels of pea root eelworm, *Heterodera goettingiana* Liebscher. *Nematologica* **1**, 268—273
699. Jones, F. G. W. & Parrott, D. M.: 1965. The genetic relationships of pathotypes of *Heterodera rostochiensis* Woll. which produce on hybrid potatoes with genes for resistance. *Ann. appl. Biol.* **56**, 27—36
700. Juhl, M.: 1966. Nematoder i champignonkulturer. *Tidsskr. Planteavl* **69**, 511—531
701. Junges, W.: 1938. Systematik und Variabilität der pflanzenparasitischen Aphelenchen, sowie deren Verbreitung an verschiedenen Wirtspflanzen. *Z. Parasitenkunde* **10**, 559—607
702. Kaai, C. & Pronk, C. P.: 1965. Invloed van de hoeveelheid water, waarmee 0,0-diethyl 0-2 pyrazinylfosforothioaat wordt toegediend op zijn werking tegen stengelaaftjes in plantuien. *Meded. Landbouwhogeschool Gent* **30**, 1475—1487
703. Kaai, C. & den Ouden, H.: 1966. De invloed van enige systemische nematiziden op de aantasting door en de vermeerdering van *Heterodera rostochiensis* in aardappelen. *Meded. Rijkstakulteit Landbouwwetenschappen Gent* **31**, 650—665
704. Кактыня Дз. К. Nematodes. В «Определителе животных Латвийской ССР». I. Беспозвоночные. Рига, 1957, с. 84—137.

705. *Кактыня Дз. К.* Результаты исследований по земляничной нематоде в Латвийской ССР за 1958 г. Доклады XI планово-методического совещания по защите растений в северо-западной зоне СССР. Рига, 1958.
706. *Калиценко В. О.*: 1936. The inoculation of phytopathogenic microbes into rubberbearing plants by nematodes. *Phytopath. Z.* 9, 407—416
707. *Кämpfe, L.*: 1955. Die Aktivität von Kartoffel- und Rübennematoden bei verschiedenen Temperaturen und ihre Bedeutung für die Mittelprüfung. *Mitt. BBA Land- u. Forstw.* 83, 139—142
708. —, 1956. Zur Verwendbarkeit von Chrysoidin als Vitalkriterium für Larven des Rüb- und Kartoffelnematoden. *Wiss. Z. Univ. Halle 5, Math.-Nat. Reihe*, 465—478
709. —, 1957. *Theratomyxa weberi* Zwillenberg als Nematodenfeind auch in Deutschland nachgewiesen. *Nbl. Dtsch. Pflanzenschutzd. (Berlin) NF* 11, 222—224
710. —, 1959. Physiologische Befunde zur Arttrennung und zum Herkunftsnachweis in der Gattung *Heterodera* Schmidt. *Zool. Anz. Suppl.* 22, 383—391
711. —, 1959. Über Möglichkeiten der «physiologisch-ökologischen» Arbeitsweise in der Nematodenforschung. *Zool. Anz., Suppl.* 23, 378—386
712. —, 1960. Die räumliche Verteilung des Primärbefalls von *Heterodera schachtii* Schmidt in den Wirtswurzeln. *Nematologica* 7, 164—172
713. —, 1962. Vergleichende Untersuchungen zur Autökologie von *Heterodera rostochiensis* Wollenweber und *Heterodera schachtii* Schmidt sowie einiger anderer Nematodenarten abweichender Lebensstätten. Jena, Fischer-Verlag, 205 S.
714. —, 1962. Zur Wirkung von Ultraschall auf zystenbildende und freilebende Nematoden. *Nematologica* 7, 164—172
715. *Kämpfe, L.*: 1964. Autökologische Grundlagen für die Verwendung von Nematoden als Versuchstiere. *Wiss. Z. Univ. Rostock* 13, *Math.-Nat. Reihe*, H. 2/3, 249—259.
716. —, 1966. Ökologische und histologische Bemerkungen zur Cystenbildung bei Nematoden. *Mitt. BBA Land- und Forstw.*, H. 118, 54—70
717. *Kämpfe, L. & Kerstan, U.*: 1964. Die Beeinflussung des Geschlechtsverhältnisses in der Gattung *Heterodera* Schmidt I. Einfluß des physiologischen Zustandes der Wirtspflanze auf *H. schachtii* Schmidt. *Nematologica* 10, 388—398
718. *Kamradt*: 1867. *Z. landw. Ver. Rheinpreuß.* 6, 251, 378
719. *Karg, W.*: 1962. Räuberische Milben im Boden. Die neue Brehm-Bücherei, 64 S.
720. *Kaufhold, W.*: 1963. Parasitäre Nematoden in Rebschulen und ihre Bekämpfung. *Wein-Wiss.* 18, 261—267
721. —, 1965. Bekämpfung parasitärer Nematoden in Rebschulen. *Wein-Wiss.* 20, 256 bis 260
722. —, 1966. Nematoden als Schädlinge in Rebschulen. *Gesunde Pfl.* 18, 59—60
723. *Kaul, R.*: 1962. Untersuchungen über einen aus Zysten des Kartoffelnematoden (*Heterodera rostochiensis* Woll.) isolierten phenolischen Komplex. *Nematologica* 8, 288—292
724. *Kemper, A.*: 1958. Schäden durch Wurzelgallenälchen an Freilandkulturen. *Gesunde Pfl.* 10, 219—222
725. —, 1959. Weitere Unkräuter als Wirtspflanzen des Wurzelgallenälchens (*Meloidogyne* sp.). *Gesunde Pfl.* 11, 229—231
726. *Kemper, A.*: 1964. Erfahrungen bei der Anwendung chemischer Bodenentseuchungsmittel auf Freilandflächen. *Mitt. BBA Land- und Forstw.*, H. 111, 50—54
727. —, 1966. Beziehungen zwischen Schäden durch pflanzenparasitäre Nematoden und verschiedenen Umweltfaktoren unter besonderer Berücksichtigung des Schadaufretes von *Pratylenchus*-Arten in Abhängigkeit vom pH-Wert des Bodens. *Mitt. BBA Land- und Forstw.*, H. 118, 107—116
728. —, 1966. Ein Beitrag zum Vorkommen von Blattälchen in Westfalen-Lippe. *Gesunde Pfl.* 18, 96—99
729. —, 1967. Verbreitung und Schadwirkung der Gattung *Pratylenchus* in Westfalen-Lippe. *Mitt. BBA Land- und Forstw.*, H. 121, 88—92

730. Khan, A. M. & Husain, S. I.: 1965. *Heterodera mothi* n. sp. (Tylenchida: Heteroderidae) parasitizing *Cyperus rotundus* L. at Aligarh, M. P., India. *Nematologica* 11, 167—172
731. Khan, S. A.: 1959. Pathogenic effects *Pratylenchus zeae* on sugarcane. *Phytopathology* 49, 543 (Abstr.)
732. Khera, S. & Zuckerman, B. M.: 1963. In vitro studies of host-parasitic relationships of some plant parasitic nematodes. *Nematologica* 9, 1—6
733. Киньшакова Е. И. Борьба с галловой нематодой. *Защита растений от вредителей и болезней*, 1964, 9 (10), с. 23—24.
734. Киньшакова Е. И. Некоторые результаты испытания хищного гриба в борьбе с галловой нематодой. Труды 5-го Всесоюзного совещания фитогельминтологов. Самарканд, 1962, с. 114—121.
735. Kirchner, H. A.: 1954. Eine Schnellmethode zur Untersuchung von Bodenproben auf den Besatz mit Kartoffelnematodenzysten. *Nbl. Dtsch. Pflanzenschutzd.* (Berlin) NF 8, 81—86
736. — 1955. Ein Arbeitstisch zur serienmäßigen Untersuchung von Bodenproben auf den Besatz mit Kartoffelnematoden. *Z. Landw. Versuchs- und Untersuchungswesen* 1, 95—100
737. Кирьянова Е. С. Некоторые проблемы нематодологии растений, почвы и насекомых. Самарканд, изд-во Самаркандского университета, 1961. 161 с.
738. Кирьянова Е. С. Амударьинская нематода — *Heterodera oxiana* Kirjanova sp. nov. (Nematodes: Heteroderidae) в Кара-Калпакии. Труды 5-го Всесоюзного совещания фитогельминтологов. Самарканд, 1962, с. 122—131.
739. Кирьянова Е. С. Сбор и диагноз корневых нематод семейства Heteroderidae (Skarbilovich, 1947) Thorne, 1949. В сб. «Методы исследования нематод сельскохозяйственных растений, почвы и насекомых». Л., изд-во АН СССР, 1963, с. 6—32.
740. Кирьянова Е. С., Иванова Г. С. К фауне герани розовой в Таджикистане. Известия АН Таджикской ССР, отделение биол. наук, 1965, № 1 (18), с. 24—31.
741. Кирьянова Е. С., Иванова Г. С. Первые находки корневых нематод из родов *Heterodera* и *Meloidodera* (Nematodes: Heteroderidae) в Таджикистане. В сб. «Фауна и зоогеография насекомых Средней Азии». (Ред. Нарзикулов М. Н. и Луппова Е. Р.). Душанбе, изд-во «Донис», 1966, с. 253—260.
742. Кирьянова Е. С., Краль Э. Л. *Heterodera estonica* n. sp. (Nematodes: Heteroderidae) — эстонская цистообразующая нематода. Известия АН Эстонской ССР. Серия биол., 1963, Т. 12, № 3, с. 219—223.
743. Кирьянова Е. С., Краль Э. Тысячелистниковая цистообразующая нематода — *Heterodera millefolii* n. sp. (Nematodes: Heteroderidae). Известия АН Эстонской ССР. Серия биол., 1965, т. 14, № 3, с. 325—328.
744. Кирьянова Е. С., Терентьева Т. Г. Кактусовая нематода — *Heterodera cacti* (Adam, 1932) Filipjev a. Schuurmans-Stekhoven, 1941 (Nematodes, Heteroderidae) в оранжереях Ленинграда. В сб. «Вопросы фитогельминтологии» (Ред. Скрябин К. И. и Турлыгина Е. С.), М., 1961, с. 74—83.
745. Kirkpatrick, A. D. u. Mai, W. F.: 1957. A new staining technique for in situ observation of *Pratylenchus penetrans* and other endoparasitic nematodes. *Phytopathology* 47, 526
746. Kleijburg, P.: 1958. Aaltjesonderzoek ten behoeve van de voorlichting in de landbouw. *Landbouwwoorlichting* 15, 633—640
747. —, 1960. Soil sample examination as a basis for advisory work against stem eelworms, *Ditylenchus dipsaci* (Kühn). *Nematologica* (Supp. II), 22—27
748. Klein: 1960. Schäden durch freilebende Nematoden an Spargeljungpflanzen. *Pflanzenschutz* 12, (8/9), 128—129
749. Klingler, J.: 1965. On the orientation of plant nematodes and of some other soil animals. *Nematologica* 11, 4—18
750. Klinkenberg, C. H.: 1955. Schadelijke aaltjes in aardbeien. *Med. Direct. Tuinbouw* 18, 458—462
751. —, 1963. Observations on the feeding habits of *Rotylenchus uniformis*, Pra-

- tylenchus crenatus, P. penetrans, Tylenchorhynchus dubius and Hemicyclophora similis. Nematologica 9, 502—506
752. Koen, H.: 1966. Soil fumigation, combined with susceptible cash crops, to control root-knot nematodes (Meloidigyne spp.). Nematologica 12, 109—112
753. Koen, H. u. Grobbelaar, N.: 1965. The detrimental effect of Eragrostis curvula on the Meloidigyne javanica population of soils. Nematologica 11, 573—580
754. Köhler, H.: 1967. Zehnjährige Beobachtungen über das Auftreten des Hafer-nematoden in Rheinhessen und der Pfalz. Mitt. BBA Land- und Forstw., H. 121, 62 bis 65
755. Kok, M. W. S., Seinhorst, J. W. u. Kaai, C.: 1963. Aantasting van tulpen door het uienstengelaaltje. Meded. Dir. Tuinb. 26, 494—497
756. Koltermann: 1943. Die Bedeutung der Kartoffelmüdigkeit für die Kartoffel-wirtschaften. Mitt. Landwirtschaft. 58, 129—130
757. Konicek, D. E. u. Jensen, H. J.: 1961. Longidorus menthasolanus, a new plant parasite from Oregon (Nemata: Dorylaimoidea). Proc. helminth. Soc. Wash. 28, 216
758. Könnecke, G.: 1955. Vorfruchtwert und Vorfruchtansprüche der Zuckerrübe, Zucker 8, 69—73
759. —, 1967. Fruchtfolgen. VEB Deutscher Landwirtschaftsverlag Berlin
760. Kooistra, G.: 1964. The effect of D-D on grass and clover in sterilized soil. Neth. J. Plant Path. 70, 81—84
761. Korsten, L. H. J., Sieben, J. W. u. Voskuyl, L.: 1953. A colorimetric determination of the number of eelworms in a suspension. A new technic to be used in connection with the breeding of resistant clovers. Euphytica 2, 135—138
762. Kort, J.: 1959. Enkele waarnemingen over populatieschommelingen bij het haverzystenaaltje Heterodera avenae (= H. major) ander invloed van enige gewassen op zandgrond. Tijdschr. PlZiekten 65, 1—4
763. —, 1962. De vermeerdering van biotypen van het aardappelzystenaaltje, Heterodera rostochiensis Woll. op verschillende Solanum species. Meded. Landbouwhogeschool Gent 27, 754—759
764. —, 1964. Grass species as hosts of the cereal cyst eelworm (Heterodera avenae Wollenweber). Meded. Landbouwhogeschool Gent 29, 783—787
765. Kort, J.: 1966. The occurrence of mixtures of pathotypes in Heterodera rostochiensis Woll. Meded. Rijksfakulteit Landbouwwetenschappen 31, 601—608
766. Kort, J., Dantuma, G. u. van Essen, A.: 1964. On biotypes of the cereal-root eelworm (Heterodera avenae) and resistance in oats and barley. Neth. J. Plant Path. 70, 9—17
767. Köstlin, H.: 1962. Weitere Untersuchungen über das bodengebundene Rattel-Virus an Kartoffeln. Diss. Univ. Gießen
768. Kotte, W.: 1943. Die durch Tylenchus dipsaci Kühn verursachte «Umfällerkrankheit» des Tabaks. Z. Pflanzenkrankh. 53, 37—42
769. Kötter, C.: 1963. Ein Beitrag zur Wirkung von Trapex (Methylisothiocyanat) gegen parasitische und saprophytische Bodenpilze. Z. Pflanzenkrankh. 70, 342 bis 344
770. Kotthoff, P.: 1942. Die Resistenz von Roggensorten gegen Anguillulina (Ditylenchus) dipsaci (Kühn). Angew. Botanik 24, 79—99
771. —, 1950. Die Verbreitung von Ditylenchus dipsaci (Kühn) als Schädling an landw. Kulturpflanzen in Westfalen. Z. Pflanzenkrankheiten 57, 4—14
772. Kradel, J.: 1956. Untersuchungen zum Wirtspflanzenkreis einer Herkunft des Stock- und Stengelälchens (Ditylenchus dipsaci [Kühn 1858] Filipjev 1936). Nbl. Dtsch. Pflanzenschutzd. (Berlin) NF 10, 54—56
773. —, 1957. Untersuchungen zum Wirtspflanzenkreis einer Herkunft des Stock- und Stengelälchens (Ditylenchus dipsaci [Kühn 1858] Filipjev 1936). 2. Mitteilung. Nbl. Dtsch. Pflanzenschutzd. (Berlin) NF 11, 32—34
774. —, 1958. Der Einfluß des Pflanztermines auf die Befallsintensität des Kartoffelnematoden (Heterodera rostochiensis Wd.) unter Berücksichtigung

- verschiedener Standorte. Nbl. Dtsch. Pflanzenschutzd. (Berlin) NF 12, 221—231
775. —, 1959. Die Schlupfbereitschaft des Kartoffelnematoden (*Heterodera rostochiensis* Wr.) in Abhängigkeit von der Jahreszeit. Nbl. Dtsch. Pflanzenschutzd. (Berlin) NF 13, 29—37
776. —, 1959. Die Züchtung nematodenwiderstandsfähiger Kartoffeln vom Standpunkt der Pflanzenquarantäne. Tagungsber. der DAL. Berlin, Nr. 20, 175—181
777. —, 1959. Spurenelementgaben bei Kartoffelnematodenbefall. Nbl. Dtsch. Pflanzenschutzd. (Berlin) NF 13, 95—96
778. —, 1959. Langjährige Versuche mit Selinon (Dinitro-o-kresol [DNC]-Verbindung mit 50% Wirkstoffgehalt) zur Bekämpfung des Kartoffelnematoden (*Heterodera rostochiensis* Wr.) Nbl. Dtsch. Pflanzenschutzd. (Berlin) NF 13, 223—226
779. —, 1960. Mehrjährige Untersuchungen zum Wirtspflanzenkreis einer Herkunft des Stock- und Stengelälchens (*Ditylenchus dipsaci*). *Nematologica* (Suppl. II) 40 bis 48
780. —, 1964. Erfahrungen bei der Anwendung von Shell D-D zur Bekämpfung pflanzenparasitärer Nematoden. BASF-Mitteilungen für den Landbau-Pflanzenschutz, Mai 1964, 11 S.
781. *Краль Э.* Фитонематоды картофеля в Эстонской ССР. Автореферат диссертации. Институт зоологии и ботаники АН Эстонской ССР. Тарту, 1959. 19 с.
782. *Краль Э.* Наблюдения над галлообразующими нематодами *Anguina* и первое обнаружение вида *A. askenasyi* (Bütschli) в СССР. Краткие итоги научных исследований по защите растений в Прибалтийской зоне СССР. Рига, 1961, вып. 1, с. 113—114.
783. *Краль Э. Л.* Нематоды — опасные паразиты. *Садоводство*, 1964, № 4, с. 50—51.
784. *Краль Э.* Паразитические нематоды на красном и белом клевере в Эстонии. Краткие итоги научных исследований по защите растений в Прибалтийской зоне СССР. Рига, 1965, вып. 6, с. 67—68.
785. *Краль Э.* К экспериментальному выяснению растений-хозяев корневой нематоды в условиях Прибалтики. Краткие итоги научных исследований по защите растений в Прибалтийской зоне СССР. Рига, 1965, вып. 6, с. 73—74.
786. *Краль Э.* Фитогельминты как инокуляторы вирусных болезней растений и их распространение в СССР. Известия АН Эстонской ССР. Серия биол., 1965, т. 14, № 1, с. 28—35.
787. *Краль Э., Краль Х.* 1967. Distribution and possible pathogenicity of queck grass nematode (*Paranguina agropyri* Kirjanova, 1955) in the USSR. Summ. IXth Internat. Nematol. Symp. Warszawa, 27
788. *Краль Э., Рийспере У.* К изучению взаимоотношений в системе паразит-хозяин при гетеродерозе бобовых. Известия АН Эстонской ССР. Серия биол., 1966, т. 15, № 1, с. 83—89.
789. *Краль Э.* К изучению взаимоотношений в системе паразит-хозяин при пратиленхозе некоторых сельскохозяйственных растений. Известия АН Эстонской ССР. Серия биол., 1966, т. 15, № 2, с. 195—205.
790. *Krusberg, L. R.*: 1959. Investigations on the cycle, reproduction, feeding habits and host range of *Tylenchorhynchus claytoni* Steiner. *Nematologica* 4, 187—197
791. —, 1960. Hydrolytic and respiratory enzymes of species of *Ditylenchus* and *Pratylenchus*. *Phytopathology*, 50, 9—22
792. —, 1961. Studies on the culturing and parasitism of plant parasitic nematodes, in particular *Ditylenchus dipsaci* and *Aphelenchoides ritzemabosi* on alfalfa tissues. *Nematologica* 6, 181—200
793. —, Host response to nematode infection. *Ann. Rev. Phytopath.* 1. 219—240
794. *Крылов П. С.* К биологии стеблевой нематоды картофеля. Сб. работ молодых фитогельминтологов, М., 1958, с. 42—50.
795. *Kühn, H.*: 1958 Über die Abwehrnekrose eines Kartoffelbastardes gegen den

- Kartoffelnematoden (*Heterodera rostochiensis* Wr. in *Solanum* subsp. *andigena* (Juz. et Buk.) Hwk. x *Solanum tuberosum* L.). Z. Pflanzenkrankh. **65**, 465—472
796. —, 1959. Zur Übertragung von *Ditylenchus destructor* Thorne, 1945 durch Boden und Pflanzgut. Nbl. Dtsch. Pflanzenschutzd. (Berlin) NF **13**, 195
797. —, 1959. Zur Kenntnis der Wirtspflanzen von *Ditylenchus destructor* Thorne, 1945. Nbl. Dtsch. Pflanzenschutzd. (Berlin) NF **13**, 57—58
798. —, 1959. Zum Problem der Wirtsfindung phytopathogener Nematoden. *Nematologica* **4**, 165—171
799. *Kühn, J.*: 1857. Über das Vorkommen von *Anguillula* an erkrankten Blütenköpfen von *Dipsacus fullonum* L. Zschr. wiss. Zool. **9** (1858), 129—137
800. —, 1867. Die Wurmkrankheit des Roggens. Z. landw. Zent. Ver. Sachsen, 90—100
801. —, 1868. Über die Wurmkrankheit des Roggens und über die Übereinstimmung der *Anguillulen* des Roggens mit denen der Weberkarde. Sitzungsber. Naturforsch. Gesellsch. Halle **11**, 19—26
802. —, 1874. Über das Vorkommen von Rübenmematoden an den Wurzeln der Halmfrüchte. Landw. Jahrb. **3**, 47—50
803. —, 1877. Über die Ursache der Rübenmüdigkeit des Bodens und die Erforschung der Natur der Nematoden. Z. Verein Dtsch. Zuckerind. **27**.
804. —, 1881. Die Ergebnisse der Versuche zur Ermittlung der Ursache der Rübenmüdigkeit und zur Erforschung der Natur der Nematoden. Ber. physiol. Lab. Univ. Halle **3**, 1—153
805. —, 1881. Das Luzerneälchen (*Tylenchus Havensteinii* J. Kühn). Dtsch. landw. Pr. **8**, 32
806. —, 1882. Die Wirksamkeit der Nematodenfangpflanzen nach den Versuchsergebnissen des Jahres 1881. Ber. physiol. Labor., Univ. Halle **4**, 1—14
807. —, 1886. Bericht über weitere Versuche mit Nematoden-Fangpflanzen. Ber. physiol. Labor., Univ. Halle **6**, 163—175
808. —, 1888. Die Wurmfäule, eine neue Erkrankungsform der Kartoffel. Z. Spirit. Industr. **22**, 335
809. *Kühn, J.*: 1891. Neuere Versuche zur Bekämpfung der Rübenmematoden. Zbl. Bakt., Abt. 1, **9**, 563—566 u. 593—597
810. *Kühne, H.*: 1966. *Ditylenchus dipsaci* (Kühn), ein neuer Schaderreger an *Helleborus niger*. Nbl. Dtsch. Pflanzenschutzd. (Stuttgart) **18**, 154—156
811. *Kuiper, K.*: 1958. Parasitering van aaltjes door protozoen. Tijdschr. PIZiekten **64**, 122—123
812. —, 1959. Inoculatieproeven met *Hemicycliphora typica*. Meded. Landbouwhogeschool Gent **24**, 619—627
813. —, 1960. Resistance of withe clover varieties to the clover cyst-eelworm, *Heterodera trifolii* Goffart. *Nematologica* (Suppl. II) 95—96
814. —, 1963. Enige bijzondere aaltjesaantastingen in 1962. Neth. J. Plant Path. **69**, 153—154
815. —, 1964. Enige bijzondere aaltjesaantastingen in 1963. Neth. J. Plant Path. **70**
816. *Kuiper, K. u. de Leeuw, W. P.*: 1963. Landbouwpoederkalk als nematocide. Meded. Landbouwhogeschool Gent **28**, 618—622
817. *Kuiper, K. u. Loof, P. A. A.*: 1962. *Trichodorus flevensis* n. sp. (Nematoda: Enoplida) a plant nematode from new polder soil. Versl. en Meded. Plantenz. K. Dienst **136**, (Jaarboek 1961), 193—200
818. *Kuiper, K. u. Oostenbrink, M.*: 1962. Enige bijzondere aaltjesaantastingen in 1961. Tijdschr. PIZiekten **68**, 154
819. *Kuiper, K. u. Silver, C. N.*: 1959. Een proef met *Ditylenchus destructor* van verschillende herkomsten. Tijdschr. PIZiekten **65**, 64
820. *Van der Laan, P. A.*: 1953. Een schimmel als parasiet van de cyste-inhoud van het aardappelcystenaaltje (*Heterodera rostochiensis* Wollenw.) Tijdschr. PIZiekten **59**, 101—103
821. —, 1954. Nader onderzoek over het aaltjesvangende amoëboïde organisme *Theratomyxa weberi* Zwillenberg. Tijdschr. PIZiekten **60**, 139—145
822. —, 1956. The influence of organic manuring in the development of the potato root eelworm, *Heterodera rostochiensis*. *Nematologica* **1**, 112—124

823. —, 1956. Onderzoekingen over schimmels, die parasiteren op de cyste-inhoud van het aardappel-cystenaltje (*Heterodera rostochiensis* Wollenw.) Tijdschr. PIZiekten 62, 305—321
824. —, 1959. Biologische Bekämpfung des Kartoffelnematoden mit Pilzen, die den Zysteninhalt zerstören. Verh. IV. Intern. Pflanzenschutz-Kongreß, Hamburg 1957. (Braunschweig 1959) 1, 875—878
825. —, 1964. Guard our friends, destroy only our competitors. Nematologica 10, 57—60
826. Van der Laan, P. A. u. Huijsmann, C. A.: 1957. Een waarneming over het voorkomen van fysiologische rassen van het aardappelcystenaltje, welke zich sterk kunnen vermeerderen in resistance nakomelingen van *Solanum tuberosum* subsp. *andigena*. Tijdschr. PIZiekten 63, 365—368
827. Labruyère, R. E., Den Ouden, H. u. Seinhorst, J. W.: 1959. Experiments on the interaction of *Hoplolaimus uniformis* and *Fusarium oxysporum* f. *pisi* race 3 and its importance in «early yellowing» of peas. Nematologica 4, 336—343
828. Labruyère, R. E. u. Seinhorst, J. W.: 1954. Vroege vergeling bij erwten een aaltjesziekte. Tijdschr. PIZiekten 60, 261—262
829. Ладыгина Н. М. Влияние температуры и влажности на стеблевых нематод картофеля и лука. Труды Научно-исслед. ин-та биологии биол. ф-та Харьковского ун-та. 1957, 27, с. 101—114.
830. Ладыгина Н. М. Влияние температуры и влажности на свекловичную нематоду (*Heterodera schachtii* Schmidt). Тезисы докладов, Самарканд, 1960, с. 57—58.
831. Ладыгина Н. М. Реакция свекловичной нематоды на температуру и влажность. В сб. «Вопросы фитогельминтологии» (Ред. Скрябин К. И. и Турлыгина Е. С.), М., 1961, с. 129—141.
832. Ладыгина Н. М. К сравнительной характеристике свекловичной и овсяной нематод. В сб. «Нематоды вредные в сельском хозяйстве и борьба с ними». Самарканд, 1962, с. 152—163.
833. Ладыгина Н. М. Некоторые методы эколого-физиологических исследований фитогельминтов. В сб. «Методы исследования нематод сельскохозяйственных растений, почв и насекомых». М.—Л., 1963. с. 91—114.
834. Lange, B., Meyer, J. u. Burmeister, P.: 1964. Vorläufige Ermittlungen über Schäden an Tabak durch freilebende Nematoden und Versuche zu ihrer Bekämpfung. Mitt. BBA Land- und Forstw. H. 111, 85—93
835. Leach, R.: 1958. Blackhead toppling disease of bananas. Nature (London) 181, 204—205
836. Lear, B.: 1956. Results of laboratory experiments with Vapam for control of nematodes. Plant. Dis. Repr. 40, 847—852
837. Lear, B., Johnson, D. E.: 1962. Treatment for eradication of *Ditylenchus dipsaci* in cloves of garlic. Pl. Dis. Repr. 46, 635—639
838. Lear, B., Johnson, D. E., Miyagawa, S. T. u. Sciaroni, R. H.: 1965. Response of Brussels sprouts to applications of nematocides in transplant water for control of sugarbeet nematode and cabbage root nematode. Pl. Dis. Repr. 49, 900—902
839. Lear, B., Johnson, D. E., Miyagawa, S. T. u. a.: 1966. Yield response of Brussels sprouts associated with control of sugarbeet nematode and cabbage root nematode in combination with the club root organism, *Plasmodiophora brassicae*. Pf. Dis. Repr. 50, 133—135
840. Lear, B., Sciaroni, R. H., Johnson, B. E. u. Miyagawa, S. T.: 1965. Response of Brussels sprouts to soil fumigation for control of cabbage root nematode, *Heterodera cruciferae*. Pl. Dis. Repr. 49, 903—904
841. LeClerg, E. L.: 1964. Crop losses due to plant diseases in the United States. Phytopathology 54, 1309—1313
842. Lee, D. L.: 1965. The Physiology of Nematodes. Oliver u. Boyd, Edinburg u. London, 154 S.
843. Lehmann, W.: 1963. Beiträge zum Wirtspflanzenkreis von *Aphelenchoides ritzemabosi* und zur Biologie von *Panogrolaimus rigidus*. Zool. Anz. 170, 45—53



844. *Lehmann, W. u. Nolte, H.-W.*: 1962. Versuche zur Bekämpfung wurzelparasitischer Nematoden mit Ne 45. Nbl. Dtsch. Pflanzenschutzd. (Berlin) NF 16, 250—255
845. *Leukel, R. W.*: 1924. Investigations on the nematode disease of cereals caused by *Tylenchus tritici*. J. Agr. Res. 27, 925—955
846. *Lewis, S.*: 1962. A root-knot eelworm attacking grasses. Plant Path. 11, 92
847. *Libman, G., Leach, J. G. u. Adams, R. E.*: 1964. Role of certain plant-parasitic nematodes in infection of tomatoes by *Pseudomonas solanacearum*. Phytopathology 54, 151—153
848. *Liebscher, G.*: 1890. Eine Nematode als Ursache der Erbsenmüdigkeit des Bodens. Dtsch. landw. Presse 17, 436—437, 477—672
849. —, 1892. Beobachtungen über das Auftreten eines Nematoden an Erbsen. Journ. Landw. 40, 357—368
850. *Limber, D. P.*: 1938. Notes on the hot-water treatment of *Anguina tritici* galls on wheat and a comparison of an Indian and a Chinese collection by use of weight criteria. Proc. helminth. Soc. Wash. 5, 20—23
851. *Lindhardt, K.*: 1952. Undersogelser over angreb af nematoder på jordbaer i Danmark. Tidsskr. Planteavl. 55, 658—699
852. —, 1955. Nogle nematodeangreb på pryddplanter. Gartenertidende 71, 568—569
853. —, 1961. Nogle undersogelser over infektionsgradens indflydelse på havreålens kon (*Heterodera major* O. Schmidt, 1930). Tidsskr. Planteavl. 64, 889—896
854. —, 1961. Nogle undersogelser over staengelalen (*Ditylenchus dipsaci*). Tidsskr. Planteavl. 65, 235—240
855. *Lindhardt, K. u. Thuesen, A.*: 1954. Forsog med Varmtvandsbehandling af Jordbaer planter med Henblik på Bekaempelse af Jordbaerål (*Aphelenchoides* spp.). Tidsskr. Planteavl. 58, 149—168
856. *Lindhardt, K. u. Thygesen, T.*: 1964. Plantesygdomme i Danmark 1963. Tidsskr. Planteavl. 68, 395—402
857. *Linford, M. B. u. Oliveira, J. M.*: 1937. The feeding of hollow-spear nematodes on other nematodes. Science 85 (2203), 295—297
858. *Linford, M. B. u. Yap, F.*: 1938. Root-knot injury restricted by a nematode-trapping fungus. Phytopathology 28, 14—15
859. —, 1939. Root-knot nematode injury restricted by a fungus. Phytopathology 29, 596—609
860. *Linford, M. B., Yap, F. u. Oliveira, J. M.*: 1938. Reduction of soil populations of the root-knot nematode during decomposition of organic matter. Soil Sci. 45, 127—141
861. *Lister, R. M.*: 1964. Strawberry latent ringspot: a new nematode-borne virus. Ann. appl. Biol. 54, 167—176
862. *Löcher, F.*: 1960. Ergebnisse der Bekämpfungsversuche gegen das Rübenkopfälchen (*Ditylenchus dipsaci*) im Jahre 1959. Pflanzenschutz 12, 47—49
863. —, 1963. Symptomatik des Befalls durch *Ditylenchus dipsaci* (Kühn) bei Rüben sowie einer Reihe von bisher noch nicht als Wirte bekannten Pflanzen. Z. Pflanzenkrankh. 70, 413—417
864. —, 1964. Verbreitung des Rübenkopfälchens (*Ditylenchus dipsaci*) in Süddeutschland und Versuche zu dessen Bekämpfung. Mitt. BBA Land- und Forstw., H. 111, 76—84
865. *Loewenberg, J. R., Sullivan, T. u. Schuster, M. L.*: 1960. Gall induction by *Meloidogyne incognita* by surface feeding and factors affecting the behavior pattern of the second-stage larvae. Phytopathology 50, 322
866. *Loof, P. A. A.*: 1957. Was ist *Aphelenchus neglectus* Rensch? Nematologica 2 (Suppl.) 348
867. —, 1959. Miscellaneous notes on the genus *Tylenchinae* (*Tylenchinae*: Nematode). Nematologica 4, 294—306
868. —, 1960. Taxonomic studies on the genus *Pratylenchus* (Nematoda). Tijdschr. Pl.-Ziekten 66, 29—90
869. —, 1960. Nomenclatorial note upon some *Pratylenchus* species. Nematologica 5, 322—323
870. —, 1964. Einige Aspekte der Systematik der bodenbewohnenden Nematoden. Wiss. Z. Univ. Rostock 13, Math.-Nat. Reihe, H. 2/3, 317—322

871. *Loof, P. A. A.*: 1964. Free-living and plant-parasitic nematodes from Venezuela. *Nematologica* 10, 201—296
872. —, 1965. *Trichodorus anemonis* n. sp. with a note on *T. teres* Hooper, 1962 (Nematoda: Enoplida). *Versl. Plziekt. Dienst* 142 (Jaarboek 1964), 132—136
873. —, 1965. Zur Taxonomie von *Criconemoides rusticus* (Micoletzky) und *C. informis* (Micoletzky). *Mitt. Zool. Mus. Berlin* 41, 183—192
874. *Loof, P. A. A. u. Oostenbrink, M.*: 1958. Die Identität von *Tylenchus robustus* De Man. *Nematologica* 3, 34—43
875. —, 1962. *Rotylenchulus borealis* n. sp. with a key to the species of *Rotylenchulus*. *Nematologica* 7, 83—90
876. *Loos, C. A.*: 1953. *Meloidogyne brevicauda* n. sp., a cause of root-knot of mature tea in Ceylon. *Proc. helminth. Soc. Wash.* 20, 83—91
877. —, 1959. Symptom expression of *Fusarium* wilt disease of the Gros Michel Banana in the presence of *Radopholus similis* (Cobb, 1893) Thorne, 1949 and *Meloidogyne incognita acrita* Chitwood, 1949. *Proc. helminth. Soc. Wash.* 26, 103—111
878. *Lordello, L. G. E.*: 1955. *Xiphinema krugi* n. sp. (Nematoda, Dorylaimidae), from Brazil with a key to the species of *Xiphinema*. *Proc. helminth. Soc. Wash.* 22, 16—21
879. —, 1956. «*Meloidogyne inornata*» sp. n., a serious pest of soybean in the state of Sao Paulo, Brazil. *Rev. Brazil. Biol.* 16, 65—70
880. —, 1964. Contribuicao ao conhecimento dos nematoides que causam galhas em raizes de plantas em Sao Paulo e Estados vizinhos. *Anais Esc. sup. Agric. «Luiz Queiroz»* 21, 181—218
881. *Lordello, L. G. E. u. Zamith, A. P. L.*: 1958. On the morphology of the coffee root-knot nematode, *Meloidogyne exigua* Goeldi, 1887. *Proc. helminth. Soc. Wash.* 25, 133—137
882. —, 1960. «*Meloidogyne coffeicola*» sp. n., a pest of coffee trees in the state of Parana, Brazil (Nematoda, Heteroderidae). *Rev. Brazil. Biol.* 20, 375—379
883. *Löw, F.*: 1874. *Tylenchus millefolii* n. sp., eine neue gallenerzeugende Anguillulide. *Verh. zool.-bot. Ges. Wien* 24, 17—24
884. *Lownsbery, B. F.*: 1956. *Pratylenchus vulnus*, primary cause of the root-lesion disease of walnuts. *Phytopathology* 46, 376—379
885. —, 1964. Effects of cropping on population levels of *Xiphinema americanum* and *Criconemoides xenoplax*. *Pl. Dis. Repr.* 48, 218—221
886. *Lownsbery, B. F. u. Lownsbery, J. W.*: 1954. *Heterodera tabacum* new species, a parasite of solanaceous plants in Connecticut. *Proc. helminth. Soc. Wash.* 21, 42—47
887. *Lownsbery, B. F. u. Serr, E. F.*: 1963. Fruit and nut tree rotstocks as hosts for a root lesion nematode, *Pratylenchus vulnus*. *Proc. Am. Soc. hort. Sci.* 82, 250—254
888. *Luc, M. u. Berdon Brizuela, R.*: 1961. *Heterodera oryzae* n. sp. (Nematoda: Tylenchoidea) parasite du riz en Côte d'Ivoire. *Nematologica* 6, 272—279
889. *Luc, M. u. Goodey, J. B.*: 1962. *Hirschmannia* n. g., differentiated from *Radopholus* Thorne, 1949 (Nematoda: Tylenchoidea). *Nematologica* 7, 197—202
890. —, 1963. *Hirschmaniella* nom nov. for *Hirschmannia*. *Nematologica* 9, 471
891. *Luc, M., Lima, M. B., Weischer, B. u. Flegg, J. J. M.*: 1964. *Xiphinema vuitte-nezi* n. sp. (Nematoda: Dorylaimidae). *Nematologica* 10, 151—163
892. *Luc, M. u. Merny, G.*: 1963. *Heterodera sacchari* n. sp. (Nematoda: Tylenchoidea) parasite de la canne à sucre au Congo-Brazzaville. *Nematologica* 9, 31—37
893. *Lucas, G. B., Sasser, J. N. u. Kelman, A.*: 1954. The effect of root-knot nematodes on the expression of Granville wilt resistance in tobacco, *Phytopathology* 44, 497
894. —, 1955. The relationship of root-knot nematodes to Granville wilt resistance in tobacco. *Phytopathology* 45, 537—540

895. *Lucas, G. B. u. Krusberg, L. R.*: 1956. The relationship of the stunt nematode to Granville wilt resistance in tobacco. Pl. Dis. Repr. **40**, 150—152
896. *Lücke, E.*: 1965. Untersuchungen über die Verschleppung zystenbildender Nematodenarten durch landwirtschaftliche Abwasserwertung. Gesunde Pfl. **17**, 83—87
897. *Lücke, E. u. Weber, H.*: 1966. Untersuchungen zum Hafernematoden-Problem. Gesunde Pfl. **18**, 168—170
898. —, 1967. Untersuchungen zum Hafernematodenproblem (2. Mitteilung) Mitt. BBA Land- und Forstw., H. 121, 66—70
899. —, 1967. Untersuchungen zum Hafernematodenproblem (3. Mitteilung) Gesunde Pfl. **19**, 167—169
900. *Maat, D. Z.*: 1965. Serological differences between red currant spoon leaf virus, virus isolates from Eckelrade-diseased cherry trees and the Scottish raspberry ringspot virus. Neth. J. Pl. Path. **71**, 47—53
901. *Mabbot, T. W.*: 1956. Potato root eelworm *Heterodera rostochiensis*, a report on an experiment to free seed potatoes from adhering soil and cysts. Scot. Agric. **36**, 73—74
902. —, 1960. Observations on the development of potato root eelworm, *Heterodera rostochiensis* Woll., on the potato tuber and the importance of such development in the spread of this nematode on washed tubers. Eur. Potato J. **3**, 226—244
903. *McBeth, C. W.*: 1954. Some practical aspects of soil fumigation. Pl. Dis. Repr. Suppl. **227**, 95—97
904. *McBeth, C. W., Larson, J. E. & Ichikawa, S. T.*: 1963. 1,6-hexanedithioldiacetate as a dip nematocide for bare rooted nursery stock. Pl. Dis. Repr. **47**, 432—436
905. *McBeth, C. W., White, L. V. & Ichikawa, S. T.*: 1964. A new residual nematocide: 2,4-Dichlorophenylmethanesulfonate. Pl. Dis. Repr. **48**, 634—635
906. *McClure, M. A. & Viglierchio, D. R.*: 1966. The influence of host nutrition and intensity of infection on the sex ratio and development of *Meloidogyne incognita* in sterile agar cultures of excised cucumber roots. Nematologica **12**, 248—258
907. *MacDonald, D. H. & Mai, W. F.*: 1963. Suitability of various cover crops as hosts for the lesion nematode, *Pratylenchus penetrans*. Phytopathology **53**, 730—731
908. *McFadden, S. E. & Di Edwardo, A. A.*: 1962. Control of the root lesion nematodes, *Pratylenchus penetrans*, on *Rosa fortuneana* stock. Proc. Fla. St. hort. Soc. **74** (1961), 388—392
909. *McGuire, J. M., Walters, H. J. & Slack, D. A.*: 1958. The relationship of root knot nematodes to the development of *Fusarium* wilt in alfalfa. Phytopathology **48**, 344 (Abstr.)
910. *Mc Keen, C. D. & Mountain, W. B.*: 1960. Synergism between *Pratylenchus penetrans* (Cobb) and *Verticillium albo-atrum* R. and B. in eggplant wilt. Can. J. Bot. **38**, 789—794
911. *Maeseneer, J. de.*: 1961. Occurrence of free living plant parasitic nematodes in Belgium. Vortr. VI. Internat. Symp. f. Nematologie, 24. 7. — 28. 7. 1961 in Gent (Belgien)
912. —, 1961. *Trichodorus christiei* associated with die-back of *Rhododendron* and *Azalea*. Vortr. VI. Internat. Symp. f. Nematologie, 24. 7. — 28. 7. 1961 in Gent (Belgien)
913. —, 1963. Ökologische Beobachtungen an freilebenden Nematoden in Weiden. Nematologica **9**, 255—261
914. —, 1963. New host plant records for the cactus cyst eelworm *Heterodera cacti* Filipjev & Sch. Stekhoven. Nematologica **9**, 646
915. —, 1964. De betekenis van vrijlevende wortelaaltjes bij het wortelrot van coniferen. Meded. Landbouwhogeschool Gent **29**, 797—808
916. —, 1964. Leaf-browning of *Ficus* spp., new host plant of *Aphelenchoides fragariae* (Ritzema Bos). Nematologica **10**, 403—407
917. —, 1967. Nematicide werking van kopersulfaat. Zusammenf. XIX. Internat. Symp. Phytopharm. et Phytiatricie Gent, 17

918. *Maeseneer, J. de & van den Brande, J.*: 1965. Chemische bestrijding van een Rotylenchus-Trichodorus kompleks in de boomkwekerij. Meded. Landbouwhogeschool Gent, 30, 1454—1460
919. *Maeseneer, J. de, van den Brande, J. & Gillard, A.*: 1964. Über den Einfluß des Lichtes auf die Entwicklung von Aphelenchoides fragariae (Ritzema Bos) Christie in Blättern. Wiss. Z. Univ. Rostock 13, Math.-Nat. Reihe, H. 2/3, 365—367
920. *Maggenti, A. R. & Hart, W. H.*: 1963. Control of root knot nematode on hops. Pl. Dis. Repr. 47, 883—885
921. *Mai, W. F.*: 1952. Susceptibility of Nicotiana spp. to the golden nematode, Heterodera rostochiensis. Pl. Dis. Repr. 36, 485—486
922. —, 1952. Susceptibility of Lycopersicon species to the golden nematode. Phytopathology 42, 461 (Abstr.)
923. —, 1960. Growth of apple seedling in relations to soil temperature and inoculation with Pratylenchus penetrans. Phytopathology 50, 237—238
924. *Mai, W. F., Crittenden, H. W. & Jenkins, W. R.*: 1961. Distribution of stylet bearing nematodes in the Northeastern United States. Bull. 795. New Jersey Agric. Exp. Stat. 62 S.
925. *Mai, W. F. & Harrison, M. B.*: 1959. The golden nematode. Cornell Ext. Bull. No. 870, 32 S.
926. *Mai, W. F. & Parker, K. G.*: 1956. Evidence that the nematode Pratylenchus penetrans causes losses in New York state cherry orchards. Phytopathology 46, 19
927. *Malek, R. B. & Jenkins, W. R.*: 1964. The effect of four species of plant parasitic nematodes on hairy vetch. Phytopathology 54, 747 (Abstr.)
928. *Мамонова З. М.* Овсяная нематода — вредитель яровой пшеницы и кукурузы. Сельское хозяйство Башкирии, 1956, № 3, с. 46—48.
929. *Мамонова З. М.* Овсяная нематода *Heterodera major* (Schmidt, 1930) — вредитель яровой пшеницы в Башкирской АССР. Материалы 5-го Всесоюзного совещания по изучению нематод, 3—8 октября 1960, Самарканд, 1960, с. 61—62.
930. *Man, J. G. de*: 1876. Onderzoekingen over vrij in de aarde levende nematoden. Tijdschr. Ned. Dierk. Ver. 2, 78—196
931. —, 1880. Die einheimischen, frei in der Erde und im süßen Wasser lebenden Nematoden. Tijdschr. Ned. Dierk. Ver. 5, 1—104
932. —, 1884. Die frei in der reinen Erde und im süßen Waser lebenden Nematoden der neiderländischen Fauna. Leiden, Brill, 206 S.
933. *Mankau, R.*: 1961. The use of nematode trapping fungi to control root knot nematodes. Nematologica 6, 326—332
934. *Marcinowski, K.*: 1908. Zur Kenntnis von Aphelenchus ormerodis Ritzema Bos. Arb. Kais. Biol. Anst. Land- u. Forstw. 6, 407—444
935. —, 1909. Parasitisch und semiparasitisch an Pflanzen lebende Nematoden. Arb. Kais. Biol. Anst. Land- u. Forstw. 7, 1—192
936. *Marcus, O.*: 1954. Deformationen an Augenstecklingen von Kartoffeln durch Befall mit Stengelälchen. Nbl. Dtsch. Pflanzenschutzd. (Braunschweig) 6, 108—109
937. *Marks, C. F. & Sayre, R. M.*: 1964. The effect of potassium on the rate of development of the root knot nematodes Meloidogyne incognita, M. javanica, and M. hapla. Nematologica 10, 323—327
938. *Martelli, G. P. & Raski, D. J.*: 1963. Osservazioni su Xiphinema index Thorne et Allen, Fico e «Degenerazione infettiva» della vite. Infitore fitopatol. 13, 416—420
939. *Martin, M. J., Newsom, L. D. & Jones, J. E.*: 1956. Relationship of nematodes to the development of Fusarium wilt in cotton. Phytopathology 46, 285—289
940. *Masurat, G. & Stephan, S.*: 1960. Das Auftreten der wichtigsten Krankheiten und Schädlinge der landwirtschaftlichen und gärtnerischen Kulturpflanzen in den Jahren 1958 und 1959 im Bereich der Deutschen Demokratischen Republik. Nbl. Dtsch. Pflanzenschutzd. (Berlin) NF 14, 141—178

941. *Mathews, J. D.*: 1919. Report on the work of the W. B. Randall research assistant. Nurs. and Mark. Gard. Ind. Dev. Soc. Exp. and Res. Stat. Chechunt, Herts. Ann. Report 5, 18—21
942. *Meagher, J. W., French, F. L. & Paddick, R. G.*: 1966. The occurrence and chemical control of root knot nematode (*Meloidogyne javanica*) on flue-cured tobacco in Victoria. Aust. J. Exp. Agric. Anim. Husb. 6, 339—343
943. *Meer, F. A. van der*: 1965. Investigations of currant viruses in the Netherlands II. Further observations on spoon leaf virus, a soil-borne virus transmitted by the nematode *Longidorus elongatus*. Neth. J. Pl. Path. 71, 33—46
944. *Meinl, G. & Stelter, H.*: 1963. Die Auswirkungen des Nematodenbefalls (*Heterodera rostochiensis* Woll.) auf Wachstum, Entwicklung und Produktivität von anfälligen und resistenten Kartoffelsorten. Nematologica 9, 553—566
945. *Merny, G.*: 1965. Essai de comparaison morphologique entre *Heterodera humuli* Filipjev, 1934 et *H. fici* Kirjanova, 1954. Résumé. VIII. Intern. Nematol. Symp., Antibes
946. *Метлицкий О. З.* О путях распространения стеблевой нематоды земляники и его предотвращения. В «Сборнике работ молодых ученых», Мин-во сельского хозяйства СССР, М., 1965, с. 283—297.
947. *Метлицкий О. З.* Дигиленхоз садовой земляники *Fragaria ananassa* Duch. и меры борьбы с ним. Автореферат диссертации. Изд-во МГУ, 1967, с. 16.
948. *Метлицкий О. З., Чухляев И. И.* К проблеме термической дегельминтизации земляники. В сб. «Проблемы биологии и экологии гельминтов растений». М., «Наука», (Труды Гельминтологической лаборатории 16), 1965, с. 75—80.
949. *Metcalf, G.*: 1940. Bacterium rhaponticum (Millard) Dowson, a cause of crown rot disease of rhubarb. Ann. appl. Biol. 27, 502—508
950. *Meyl, H.*: 1955. Über ein seltsames Massenauftreten der pflanzenparasitischen *Hemicycliophora typica* De Man, 1921 (Nematoda, Criconematidae) sowie Ergänzungen zu ihrer Beschreibung. Nbl. Dtsch. Pflanzenschutzd. (Braunschweig) 7, 1955, 1—3
951. —, 1960. Die freilebenden Erd- und Süßwassernematoden (Fadenwürmer) in Tierwelt Mitteleuropas, 1. Bd., Lief. 5a, Verlag Quelle & Meyer, Leipzig, 164 S. + 54 Taf.
952. *Micoletzky, H.*: 1922. Die freilebenden Erd-Nematoden. Arch. Naturgesch. A 87 (8—9) 1—650
953. *Мухайлова Л. П.* О действии нематоцидов на некоторые физиологические процессы огурцов и помидоров. В сб. «Нематодные болезни сельскохозяйственных растений» (Ред. Свешникова Н. М.). М., «Колос», 1967, с. 90—100.
954. *Mildenberger, G. & Wartenberg, H.*: 1958. Histologische Untersuchungen der Nematodengallen in den Wurzeln der Kartoffelpflanze (*Heterodera rostochiensis* Woll. und *Meloidogyne spec. in Solanum tuberosum* L.). Z. Pflanzenkrankh. 65, 449 bis 464
955. *Miller, H. N. & DiEdwardo, A. A.* 1962. Leaf galls on *Siderasis fuscata* caused by root knot nematode *Meloidogyne incognita*. Phytopathology 52, 22 (Abstr.)
956. *Miller, H. N. & Perry, V. G.*: 1961. A promising new chemical dip for the control of nematodes in ornamental plants. Proc. Fla. St. Hort. Soc. 73 (1960), 338—342
957. —, 1965. Elimination of nematodes from nursery plant by chemical bare-root dips. Nematologica 11, 43 (Abstr.)
958. *Miller, L., I., Harrison, M. B. & Schindler, A. F.*: 1962. Horsenettle and Osborne's cyst nematodes—two undescribed nematodes occurring in Virginia. Phytopathology 52, 743
959. *Miller, P. M.*: 1966. Control of *Heterodera tabacum* with volatile and non-volatile nematocides. Pl. Dis. Repr. 50, 506—509
960. *Miller, P. M. & Taylor, G. S.*: 1962. Some effects of transient vs. residual

- nematocides on nematode populations and the Connecticut tobacco. *Crop. Tobacco* (New York) **154**, 19—22
961. *Milne, D. L. & Plessis, D. P.*: 1964. Development of *Meloidogyne javanica* (Treub) Chit. on tobacco under fluctuating soil temperatures. *S. Afr. J. Agric. Sci.* **7**, 673—680
962. *Minton, N. A.*: 1965. Reaction of white clover and five other crops to *Pratylenchus scribneri*. *Pl. Dis. Repr.* **49**, 856—859
963. *Minz, G.*: 1956. How the potato root nematode was discovered in Israel. *Pl. Dis. Repr.* **40**, 688—689
964. —, 1956. The root-knot nematode, *Meloidogyne* spp., in Israel. *Pl. Dis. Repr.* **40**, 798—801
965. —, 1956. Cyst forming nematodes in Israel. *Pl. Dis. Repr.* **40**, 971—973
966. —, 1963. Additional hosts of the root knot nematode, *Meloidogyne* spp.; recorded in Israel during 1960—1962. *Israel J. Agric. Res.* **13**, 133—134
967. *Minz, G., Strich-Harari, D. & Cohn, E.*: 1963. Plant parasitic nematodes in Israel and their control. «Sifriat Hassadeh» Publ. House, Tel Aviv, *Summ.*, 7 S.
968. *Мюге С. Г.* О физиологической специфичности луковой стеблевой нематоды. *Зоол. журнал*, 1957, **36**, с. 620—622.
969. *Мюге С. Г.* К трофической характеристике стеблевой нематоды картофеля. *Известия АН СССР. Серия биол.*, 1957, **22**, с. 357—359.
970. *Мюге С. Г.* Сравнительный анализ физиологических адаптаций фитонематод. Сб. работ молодых фитогельминтологов ГЕЛАН, М., 1958, с. 61—81.
971. *Мюге С. Г.* О взаимодействии фитогельминтов и низших грибов в растениях. *Защита растений от вредителей и болезней*, 1959, **4**, № 1, с. 34—35.
972. *Мюге С. Г.* Химический метод диагностики дитиленхоза картофеля. *Защита растений от вредителей и болезней*, 1959, **4**, № 5, с. 41.
973. *Мюге С. Г.* О взаимоотношении фитогельминтов семейства Heteroderidae с растением-хозяином. В сб. «Вопросы фитогельминтологии» (Ред. Скрябин К. И. и Турлыгина Е. С.). М., 1961, с. 146—160.
974. *Мюге С. Г.* Методики биохимических и гистохимических исследований фитонематод. В сб. «Методы исследования нематод растений, почвы и насекомых» (Ред. Кирьянова Е. С.) М.—Л., 1963, с. 119—126.
975. *Мюге С. Г.* Паразитические нематоды растений. М., «Колос», 1964. 76 с.
976. *Мюге С. Г.* Физиология питания фитонематод и проблема терапии гельминтозов растений. Автореферат диссертации. М., 1965.
977. *Мюге С. Г.* О физиологической специфичности фитогельминтов. *Труды Гельминтологической лаборатории АН СССР*, 1965, **16**, с. 81—92.
978. *Мюге С. Г.* Влияние естественного ультрафиолетового облучения на течение мелойдогнеза. *Труды Гельминтологической лаборатории АН СССР*, 1965, **16**, с. 97—100.
979. *Мюге С. Г.* Проблема иммунитета растений при фитогельминтозах. Доклад на юбилейном заседании Всесоюзного общества гельминтологов, М., **4**, 2, 1966.
980. *Мюге С. Г., Талиева М. Н.* Влияние коротковолновой части спектра на заражение галловой нематодой. *Защита растений от вредителей и болезней*, 1962, **7** (12), с. 49.
981. *Moje, W.*: 1963. Toxicity of some halogenated hydrocarbon mixtures to larvae of the citrus nematode, *Tylenchulus semipenetrans*. *Phytopathology* **53**, 423—427
982. *Moje, W. & Thomason, J. J.*: 1963. Toxicity of mixtures of 1,2-dibromo-3-chloropropane and 1,2-dibromoethane to the root knot nematode *Meloidogyne javanica*. *Phytopathology* **53**, 428—431
983. *Moller, W. J. & Fisher, J. M.*: 1961. Hot water treatment effective for nematode infested grapevine rootlings. *J. Dep. Agric. S. Aust.* **65**, 38
984. *Möller, K. H., Rothacker, D. & Stelter, H.*: 1959. Stand und Methodik der Nematodenresistenzzüchtung auf der Grundlage von *Solanum tuberosum* subsp. *andigenum* in der Deutschen Demokratischen Republik. *Tagungsber. DAL Nr. 20*, 65—81

985. Möller, K. H. & Stelter, H.: 1965. Erfolge und Aussichten der Züchtung nematodenresistenter Kartoffeln. Intern. Z. Landw. (1), Sonderdr. 4 S.
986. Molz, E.: 1927. Zur Frage des Geschlechtsverhältnisses des Rüben nematoden *Heterodera schachtii*. Z. Pflanzenkrankh. 37, 260—266
987. Molz, E.: 1930. Über die Bekämpfung des Rüben nematoden (*Heterodera schachtii*) mit reizphysiologisch wirkenden Stoffen. Zbl. Bakt., Abt. 2, 81, 92—103
988. Moreton, D. B. & John, M. E.: 1963. Chemical control of eelworm on outdoor chrysanthemums. Exp. Horticult. (8), 90—98
989. Morgan, G. T.: 1964. Effects of spring preplanting fumigation in strawberry soil in New Brunswick. Can. J. Pl. Sci. 44, 170—174
990. Morgan, G. T. & Collins, W. B.: 1964. The effect of organic treatments and crop rotation on soil populations of *Pratylenchus penetrans* in strawberry culture. Can. J. Pl. Sci., 44, 272—275
991. Morgan, G. T. & McAllen, J. W.: 1962. Hydrolytic enzymes in plant-parasitic nematodes. Nematologica 8, 209—215
992. Moriarty, F.: 1961. The effects of red beet and of *Hesperis matronalis* L. on a population of *Heterodera schachtii* Schm. Nematologica 6, 214—221
993. Moriarty, F.: 1963. A population experiment with *Heterodera goettingiana* Lieb. and a relatively infertile host, broad bean. Nematologica 9, 152—156
994. —, 1963. The decline of a beet eelworm (*Heterodera schachtii* Schm.) population in micropots in the absence of host plants. Nematologica 9, 24—30
995. —, 1963. The hatch of beet eelworm (*Heterodera schachtii* Schm.) larvae in rivanol and its use for the estimation of field populations. Ann. appl. Biol. 52, 423—430
996. —, 1965. The development of the beet eelworm *Heterodera schachtii* Schm. in monoxenic culture. Parasitology 55, 719—722
997. —, 1966. The decline of a field population of beet eelworm (*Heterodera schachtii*). Nematologica 12, 349—354
998. Mountain, W. B.: 1960. Theoretical considerations of plant-nematode relationships. in «Nematology» (Hrsg. Sasser & Jenkins), Univ. North Carolina Press, 419—421
999. —, 1960. Mechanisms involved in plant-nematode relationships. in «Nematology» (Hrsg. Sasser & Jenkins), Univ. North Carolina Press, 426—431
1000. Mountain, W. B. & Benedict, W. C.: 1956. The association of *Rhizoctonia solani* and nematodes in a root rot of winter wheat. Phytopathology 46.
1001. Mountain, W. B. & McKeen, C. D.: 1962. Effect of *Verticillium dahliae* on the population of *Pratylenchus penetrans*. Nematologica 7, 261—266
1002. Mühle, E.: 1953. Die Krankheiten und Schädlinge der zur Samengewinnung angebauten Futtergräser. S. Hirzel Verlag Leipzig, 167 S.
1003. —, 1953. Über einen weiteren Fall gleichzeitigen Auftretens von *Dilophospora* spec. mit einem Nematoden. Phytopath. Z. 20, 311—314
1004. Müller, C.: 1884. Mitteilungen über die unseren Kulturpflanzen schädlichen, das Geschlecht *Heterodera* bildenden Würmer. Landw. Jahrbücher 13, 1—42
1005. Müller-Kögler, E. & Stein, W.: 1967. Versuche zur Infektion von Zysten des Kartoffelnematoden (*Heterodera rostochiensis* Wollenweber) durch drei insektenpathogene Pilze. Z. Pflanzenkrankh. 74, 201—204
1006. Müller, G.: 1958. Morphologische Untersuchungen zur Variabilität des Kartoffelnematoden *Heterodera rostochiensis* W. Biol. Zbl. 77, 673—714
1007. Muller, P. W.: 1966. Voorkomen en bestrijdingen van bladaaltjes bij lelies. Meded. Rijksfakulteit Landbouwwetenschappen Gent 31, 666—671
1008. Müller, W.: 1937. Das Blattälchen des Tabaks. Z. Pflanzenkrankh. 47, 447—452
1009. Mulvey, R. H.: 1958. Parthenogenesis in a cyst forming nematode, *Heterodera trifolii* (Nematoda: Heteroderidae). Canad. J. Zool. 36, 91—93
1010. —, 1959. Susceptibilities of plants to the clover cyst nematode, *Heterodera trifolii*, and the period required to complete the life cycle. Nematologica, 4, 132—135
1011. —, 1960. Giant larvae of the clover cyst nematode *Heterodera trifolii* (Nematoda: Heteroderidae). Nematologica 5, 53—55
1012. —, 1960. Oögenesis in some species of *Heterodera* and *Meloidogyne*. in: «Nematology». (Hrsg. Sasser & Jenkins), Univ. North Carolina Press, 323—330

1013. *Mulvey, R. H.*: 1960. Parthenogenesis and the role of the male in reproduction. in: «Nematology» (Hrsg. Sasser & Jenkins), Univ. North Carolina Press, 331—335
1014. —, 1963. A grass nematode, *Anguina agrostis* (Steinbuch), on *Arctagrostis latifolia* from the Canadian Arctic. *Canad. J. Zool.* 41, 1223—1226
1015. *Murant, A. F. & Taylor, C. E.*: 1963. Tenth annual report 1962—1963, Scottish Horticult. Res. Inst., 92 S.
1016. —, 1965. Treatment of soil with chemicals to prevent transmission of tomato blackring and raspberry ringspot viruses by *Longidorus elongatus* (de Man). *Ann. appl. Biol.* 55, 227—237
1017. *Myers, R. F.*: 1960. The sensitivity of some plant parasitic and free living nematodes to gamma and X-radiation. *Nematologica* 5, 56—63
1018. —, 1966. Amylase, cellulase, invertase and pectinase in several free living mycophagous and plant parasitic nematodes. *Nematologica* 12, 96 (Abstr.)
1019. *Myers, R. F. & Dropkin, V. H.*: 1959. Impracticability of control of plant parasitic nematodes with ionizing radiations. *Pl. Dis. Repr.* 43, 311—313
1020. *Myers, R. F. & Krusberg, L. R.*: 1965. Organic substances discharged by plant parasitic nematodes. *Phytopathology* 55, 429—437
1021. *Nagakura, K.*: 1930. Über den Bau und die Lebensgeschichte von *Heterodera radicola* (Greeff) Müller. *Jap. J. Zool.* Vol. III (3), 95—160
1022. *Neal, D. C.*: 1954. The reniform nematode and its relationship to the incidence of Fusarium wilt of cotton at Baton Rouge, Louisiana. *Phytopathology* 44, 447—456
1023. *Neal, J. C.*: 1889. The root knot disease of the peach, orange, and other plants in Florida, due to the work of *Anguillula*. *Bull. U. S. Div. Entom.* 20, 1—31
1024. *Nebel, B.*: 1926. Ein Beitrag zur Physiologie der Rübenmematoden vom Standpunkt der Bekämpfung. *Kühn-Archiv* 12, 38—103
1025. *Needham, T.*: 1744. A letter concerning certain chalky tubulous concretions, called malm; with some microscopical observations on the farina of the red lily, and of worms discovered in smutty corn. *Phil. Trans. Roy. Soc. London.* 42. 634—641
1026. *Нестеров П. И., Лисецкая Л. Ф.* Фитогельминты некоторых сельскохозяйственных культур Молдавской ССР. В сб. «Нематодные болезни сельскохозяйственных растений» (Ред. Свешникова Н. М.) М., «Колос», 1967, с. 192—195.
1027. *Neubert, E.*: 1967. Über das Vorkommen von Biotypen des Haferzystenälchens (*Heterodera avenae* Wollenweber, 1924) im Norden der DDR. *Nbl. Dtsch. Pflanzenschutzd.* (Berlin) NF 21, 66—68
1028. —, 1967. Über die Anfälligkeit der einheimischen Sommergetreidesorten sowie einiger Gräser für den Hafernematoden. Vortrag Nematol. Arbeitstagung, Juni 1967, Groß-Lüsewitz (Zusammenf.).
1029. *Newhall, A. G.*: 1958. The incidence of Panama disease of banana in the presence of the root knot and the burrowing nematodes (*Meloidogyne* and *Radopholus*). *Pl. Dis. Repr.* 42, 853—856
1030. *Nigon, V. & Ritter, M. M.*: 1947. Etude sur une maladie vermiculaire du tabac. *Ann. Epiphyties* 13, 119—131.
1031. *Никulina Н. К.* Распространение нематодных болезней растений и потери от них в РСФСР. В сб. «Нематодные болезни сельскохозяйственных растений» (Ред. Свешникова Н. М.) М., «Колос», 1967, с. 5—8.
1032. *Nigh, E. L.*: 1966. Incidence of crown gall infection in peach as affected by the Javanese root knot nematode. *Phytopathology* 56, 150 (Abstr.)
1033. *Nilsson-Ehle, H.*: 1920. Über die Resistenz gegen *Heterodera schachtii* bei gewissen Gerstensorten, ihre Vererbungsweise und Bedeutung für die Praxis. *Hereditas* 1, 1—34
1034. *Nolte, H. W.*: 1952. Nematodenschäden und ihre Ursachen. *Die Deutsche Landwirtschaft* 3, 531—543
1035. —, 1953. Düngung und Kartoffelnematode. *Die Deutsche Landwirtschaft* 4, 418—422
1036. *Nolte, H. W.*: 1955. Reizphysiologische Untersuchungen bei *Heterodera rostochiensis*. *Mitt. BBA Land- u. Forstw.*, H. 83, 133—136



1037. —, 1957 *Ditylenchus dipsaci* an Zwiebeln in Mitteldeutschland. *Nematologica* 2 (Suppl.), 376—381
1038. —, 1958. Die Aktivierung der Larven zystenbildender Nematoden. *Sitzungsber. DAL Berlin* 7, H. 10, 27 S.
1039. —, 1959. Weitere Beobachtungen über eine Zwiebel-Population von *Ditylenchus dipsaci* (Kühn, 1858) Filipjev, 1936. *Wiss. Z. Univ. Halle* 8, Math.-Nat. Reihe, 1123—1126
1040. —, 1960. *Ditylenchus dipsaci* (Kühn) an Knoblauch (*Allium sativum* L.). *Nematologica* (Suppl. II, 1960) 61—63
1041. Nolte, H. W. & Köhler, H.: 1952. Pflanzenschädigungen bei Nematodenbefall und ihre kausalen Ursachen. *Nbl. Dtsch. Pflanzenschutzd. (Berlin)* NF 6, 24—28
1042. Nong, L. & Webér, G.: 1965. Pathological effects of *Pratylenchus scribneri* and *Scutellonema brachyurum* on *Amaryllis*. *Phytopathology* 55, 228—230
1043. Norton, D. C.: 1960. Effect of combinations of pathogenic organisms at different temperatures on the cotton seedling disease. *Texas Agric. Exp. Stat., Misc. Publ.* 412, 1—2
1044. —, 1965. *Xiphinema americanum* populations and alfalfa yields as affected by soil treatment, spraying and cutting. *Phytopathology* 55, 615—619
1045. Nuber, K.: 1958. Über die Beteiligung des Hopfen-Zystenälchens (*Heterodera humuli* Filipjev) an Mißwucherscheinungen des Hopfens im Bodenseegebiet. *Nbl. Dtsch. Pflanzenschutzd. (Braunschweig)* 10, 103—104
1046. Nusbäum, C. J.: 1962. Winter survival of four species of *Meloidogyne* in North Carolina. *Phytopathology* 52, 22 (Abstr.)
1047. O'Bannon, J. H. & Reynolds, H. W.: 1967. The effects of chemical treatment on *Tylenchulus semipenetrans* and citrus tree response during 8 years. *Nematologica* 13, 131—136
1048. Omidvar, A. M.: 1961. On the effects of root diffusates from *Tagetes* spp. on *Heterodera rostochiensis* Woll. *Nematologica* 6, 123—129
1049. Olthof, Th. H. A. & Estey, R. H.: 1963. A nematoxin produced by the nematophagous fungus *Arthrobotrys oligospora* Fresenius. *Nature (Lond.)* 197, 514—515
1050. Oostenbrink, M.: 1950. Het aardappelaaltje (*Heterodera rostochiensis* Wollenweber), een gevaarlijke parasiet voor de eenzijdige aardappelcultuur. *Versl. Meded. Plantenziektenkundige Dienst, Wageningen* Nr. 151, 230 S.
1051. —, 1951. Het erwtenzystenaaltje, *Heterodera göttingiana* Liebscher, in Nederland. *Tijdschr. PIZiekten* 57, 52—64
1052. —, 1952. Die Grundlagen der Nematodenbekämpfung. *Mitt. BBA Land- u. Forstw., H.* 74, 33—36
1053. —, 1953. A note on *Paratylenchus* in the Netherlands, with the description of *P. goodeyi* n. sp. (*Nematoda*, *Criconeematidae*). *Tijdschr. PIZiekten* 59, 207—216
1054. —, 1953. Schade bij selderie door ectoparasitaire wortelaaltjes van het geslacht *Paratylenchus* Micoletzky, 1922. *Versl. Plantenziektenkundige Dienst Wageningen* 120, 175—180
1055. —, 1954. Een doelmatige methode voor het toetsen van aaltjesbestrijdingsmiddelen in grond met *Hoplolaimus uniformis* als proefdier. *Meded. Landbouwhogeschool Gent* 19, 377—408
1056. —, 1954. Over het betekenis van vrijlevende wortelaaltjes in land en tuinbouw. *Versl. Plantenziektenkundige Dienst Wageningen* 124, 196—233
1057. —, 1955. Bodenmüdigkeit und Nematoden. *Z. Pflanzenkrankh.* 62, 337—346
1058. —, 1955. Een inoculatieproef met het erwtenzystenaaltje, *Heterodera göttingiana* Liebscher, *Tijdschr. PIZiekten* 61, 65—68
1059. —, 1955. Nematologische waarnemingen. IV. *Heterodera carotae* Jones 1950 op peen, *Daucus carota* L. *Versl. Plantenziektenkundige Dienst Wageningen* 127, 238—242
1060. —, 1956. Over de invloed van verschillende gewassen op de vermeerdering en de schade door *Pratylenchus pratensis* en *Pratylenchus penetrans* (Vermes, *Nematoda*), met vermelding van een afwijkend moedheidsverschijnsel bij houtige gewassen. *Tijdschr. PIZiekten* 62, 189—203

1061. *Oostenbrink, M.*: 1957. Das Vorkommen von Artgemischen bei pflanzenparasitären Nematoden. *Nematologica* 2 (Suppl.) 342—346
1062. —, 1957. Der Transport von *Pratylenchus penetrans* (Nematoda) mit Pflanzgut. *Z. Pflanzenkrankh.* 64, 484—490
1063. —, 1958. An inoculation trial with *Pratylenchus penetrans* in potatoes. *Nematologica* 3, 30—33
1064. —, 1959. Wachstumssteigerung durch Bodenbehandlung mit Nematiziden. *Mitt. BBA Land- u. Forstw., H.* 97, 117—120
1065. —, 1959. Einige Gründungsfragen im Hinblick auf pflanzenparasitäre Nematoden. *Verh. IV. Intern. Pflanzenschutz-Kongreß, Hamburg 1957* (Braunschweig) 1, 575—577
1066. —, 1959. Einige bijzondere aaltjesaantastingen in 1958. *Tijdschr. PlZiekten* 65, 64
1067. —, 1960. *Tagetes patula* als voorvrucht van enkele land- en tuinbouwgewassen op zand- en dalgrond. *Meded. Landbouwhogeschool Gent* 25, 1065—1075
1068. —, 1960. Estimating nematode populations by some selected methods. in: «*Nematology*» (Hrsg. Sasser & Jenkins), Univ. North Carolina Press, 85—102
1069. —, 1960. The family Criconeematidae. in: «*Nematology*» (Hrsg. Sasser & Jenkins), Univ. North Carolina Press, 196—205
1070. —, 1960. Population dynamics in relation to cropping, manuring and soil disinfection. in: «*Nematology*» (Hrsg. Sasser & Jenkins), Univ. North Carolina Press, 439—442
1071. —, 1961. Nematodes in relation to plant growth. II. The influence of the crop on the nematode population. *Neth. J. agric. Sci.* 9, 55—60
1072. —, 1961. Nematodes in relation to plant growth. III. *Pratylenchus penetrans* (Cobb) in tree crops, potatoes and red clover. *Neth. J. agric. Sci.* 9, 188—209
1073. —, 1961. Fluctuatie van de schade door wortelaaltjes in opeenvolgende jaren. *Meded. Landbouwhogeschool Gent* 26, 1132—1197
1074. —, 1961. Enige bijzondere aaltjesaantastingen in 1960. *Tijdschr. PlZiekten* 67, 57
1075. —, 1961. Vorfruchtwirkung und Nematoden. *Wiss. Z. Univ.-Halle* 10, Math-Nat. Reihe, H. 2/3, 303—308
1076. —, 1964. Harmonious control of nematode infestation. *Nematologica* 10, 49—56
1077. —, 1966. Major characteristics of the relation between nematodes and plants. *Meded. Landbouwhogeschool Wageningen* 66-4, 46 S.
1078. *Oostenbrink, M., s' Jacob, J. J. & Kuiper, K.*: 1956. An interpretation of some crop rotation experiences based on nematode surveys and population studies. *Nematologica* 1, 202—215
1079. —, 1957. Over de waardplanten van *Pratylenchus penetrans*. *Tijdschr. PlZiekten* 63, 345—360
1080. *Oostenbrink, M. & Stofmeel, W. J.*: 1953. Ontsmetting van bloembollen tegen *Heterodera rostochiensis*. *Tijdschr. PlZiekten* 59, 1—8
1081. *Orley, L.*: 1880. Monographie der Anguilluliden. *Teremészet. Füzetek* 4, 16—177
1082. *Osborne, W. W.*: 1961. Tobacco attacked by a cyst forming nematode in Virginia. *Pl. Dis. Repr.* 48, 894
1083. *Osche, G.*: 1966. Ursprung, Alter, Form und Verbreitung des Parasitismus bei Nematoden. *Mitt. BBA Land- u. Forstw., H.* 118, 6—24
1084. *Oteifa, B. A.*: 1953. Development of the root knot nematode, *Meloidogyne incognita*, as affected by potassium nutrition of the host. *Phytopathology* 43, 171—174
1085. *Oteifa, B. A. & Elgindi, D. M.*: 1957. Effect of irrigation frequency and size of tomato seedlings on root knot index. *Pl. Dis. Repr.* 41, 605—607
1086. *Oteifa, B. A., Elgindi, D. M. & Abduleid, H. Z.*: 1964. Egyptian organic manures favor natural enemies of nematodes. *Pl. Dis. Repr.* 48, 894
1087. *Oteifa, B. A. & Tarjan, A. C.*: 1965. Potentially important plant parasitic nematodes present in established orchards of newly reclaimed sandy areas of the United Arab Republik. *Pl. Dis. Repr.* 49, 596—597

1088. *Den Ouden, H.*: 1956. The influence of hosts and non-susceptible hatching plants on populations of *Heterodera schachtii*. *Nematologica* **1**, 138—144
1089. *Den Ouden, H.*: 1960. A note on parthenogenesis and sex determination in *Heterodera rostochiensis* Woll. *Nematologica* **5**, 215—216
1090. *Den Ouden, H. & Kaai, C.*: 1963. Bestrijding van *Heterodera rostochiensis* en *Ditylenchus dipsaci* met 0,0 Diethyl 0-2 pyrazinylfosforothioaat en VB 744. *Meded. Landbouwhogeschool Gent* **28**, 638—648
1091. *Den Ouden, H. & Labruyère, R. E.*: 1959. De betekenis van *Hoplolaimus uniformis* en *Fusarium oxysporum* bij het ontstaan van vroege vergeling in erwten. *Tijdschr. PlZiekten* **65**, 64—65
1092. *Den Ouden, H. & Seinhorst, J. W.*: 1964. De invloed van enkele nematociden op de vermeerdering van *Heterodera rostochiensis* op aardappel en van *Tylenchorhynchus dubius* op stoppelknollen. *Meded. Landbouwhogeschool Gent* **29**, 610—817
1093. *Overman, A. J.*: 1963. Efficacy of certain nematocides in strawberry production. *Proc. Fla. St. horticult. Soc.* **76**, 114—119
1094. *Overman, A. J. & Woltz, S. S.*: 1963. Effects of amino acid antimetabolites upon nematodes and tomatoes. *Proc. Fla. St. horticult. Soc.* **75** (1962), 166—170
1095. *Owens, R. G. & Novotny, H. M.*: 1960. Physiological and biochemical studies on nematode galls. *Phytopathology* **50**, 650
1096. *Pääsuke, M.*: 1958. Jordgubbsnematoden och dess bekämpning. *Fruktodlaren* **29**, 45—48
1097. —, 1962. Vorläufige Mitteilungen zur Bekämpfung von *Pratylenchus penetrans* durch Raubpilze. *Acta Agric. Scand.* **12**, 135—147
1098. *Paesler, F.* 1956. Nematoden der Phizosphäre welkekranker Luzernepflanzen. *Nbl. Dtsch. Pflanzenschutzd. (Berlin)* **NF 10**, 108—111
1099. *Paesler, F. & Kühn, H.*: 1962. Bestimmungsschlüssel für die Gattungen freilebender und pflanzenparasitischer Nematoden. Akademie-Verlag Berlin, 97 S.
1100. *Pape, H.*: 1964. Krankheiten und Schädlinge der Zierpflanzen und ihre Bekämpfung. *Papey-Verlag Berlin u. Hamburg*, 5. Aufl.
1101. *Парамонов А. А.* Опыт экологической классификации фитонематод. Труды гельминтологической лаборатории АН СССР, 1952, **6**, с. 338—369.
1102. *Парамонов А. А.* К познанию строения и функций фазмид. Труды гельминтологической лаборатории АН СССР, 1954, **7**, с. 19—49.
1103. *Парамонов А. А.* Амебондный организм в роли истребителя инвазионных личинок галловой нематоды. Труды гельминтологической лаборатории АН СССР, 1954, **7**, с. 50—54.
1104. *Парамонов А. А.* Главное направление эволюции фитонематод отрядов рабдитид и тиленхид (*Rhabdita et Tylenchida*). *Зоол. журнал*, **37**, с. 736—749.
1105. *Парамонов А. А.* Фитогельминтология, её задачи и перспективы развития. *Известия АН СССР. Серия биол.*, 1959, **24**, № 1, с. 3—15.
1106. *Парамонов А. А.* Основы фитогельминтологии. Том I, М., изд-во АН СССР, 1962, с. 480.
1107. *Парамонов А. А.* Некоторые методологические проблемы фитогельминтологии. В кн. «Гельминты человека, животных и растений и борьба с ними» (Ред. Скрябин К. И. и Турлыгина Е. С.) М., 1963, с. 467—476.
1108. *Парамонов А. А.* Эколого-таксономическая дифференцировка *Aphelenchoidida*. Труды гельминтологической лаборатории АН СССР, 1964, **7**, с. 147—153.
1109. *Парамонов А. А.* Теория и практика фитогельминтологии. *Известия АН СССР. Серия биол.*, 1964, № 1, с. 114—121.
1110. *Парамонов А. А.* Основы фитогельминтологии. Том II. М., «Наука», 1964, 446 с.
1111. *Парамонов А. А., Брюшкова Ф. И.* Стеблевая нематода картофеля и меры борьбы с ней. М., изд-во АН СССР, 1956, 112 с.
1112. *Parker, K. G., Mai, W. F., Oberly, G. H., Brase, K. D. & Hickey, K. D.*: 1966. Combating replant problems in orchard. *N. Y. State Coll. Agric., Cornell Ext. Bull.* 1169, 19 S.
1113. *Patel, D. M.*: 1966. Tests with the nematocide 2,4-dichlorophenylmethanesulphonate. *Plant Path.* **15**, 56—59

1114. *Patrick, Z. A., Sayre, R. M. & Thorpe, H. J.*: 1965. Nematicidal substances selective for plant parasitic nematodes in extracts of decomposing rye. *Phytopathology* **55**, 702—704
1115. *Peachey, J. E. & Brown, E. B.*: 1965. Ridding a glasshouse soil of dagger nematode before planting with roses. *Exper. Horticult.* **13**, 45—48
1116. *Peachey, J. E. & Chapman, M. R.*: 1966. Chemical control of plant nematodes. *Commonw. Bur. Helminth., Techn. Comm.* **36**, 119 S.
1117. *Peachey, J. E., Green, C. D. & Greet, D. N.*: 1965. Effects of D-D and Nema-gon on eight-year-old rose bushes infested with dagger nematode. *Exper. Horticult.* **13**, 49—50
1118. *Peachey, J. E. & Greet, D. N.*: 1965. Control of potato cyst nematode with dazomet. *Pl. Path.* **14**, 18
1119. *Peachey, J. E. & Hooper, D. J.*: 1963. Chemical treatment of quarantined banana stocks infested with plant parasitic nematodes. *Pl. Path.* **12**, 117—120
1120. *Peacock, F. C.*: 1957. Studies on root knot nematodes of the genus *Meloidogyne* in the Gold Coast. Part I. *Nematologica* **2**, 114—122
1121. —, 1957. Studies on root knot nematodes of the genus *Meloidogyne* in the Gold Coast. Part II. *Nematologica* **2**, 114—122
1122. —, 1960. Inhibition of root knot development on tomato by systemic compounds. *Nematologica* **5**, 219—227
1123. —, 1961. Practical problems and recent trends in nematode control. *Ann. appl. Biol.* **49**, 381—383
1124. —, 1964. Systemic inhibition of root knot eelworm (*Meloidogyne incognita*) on tomato. *Nematologica* **9** (1963), 581—583
1125. —, 1966. Nematode control by plant chemotherapy. *Nematologica* **12**, 70—86
1126. *Percival, J.*: 1895. An eelworm disease of hops. *Nat. Sci.* **5**, 187—197
1127. *Perišić, M. M.*: 1963. *Dilophospora alopecuri* (Fr.) Fries., parazit pšenice. *Zašć. Bilja* **14**, 301—305
1128. *Perry, V. G.*: 1958. Parasitism of two species of dagger nematodes (*Xiphinema americanum* and *X. chambersi*) to strawberry. *Phytopathology* **48**, 420—423
1129. —, 1959. A note on digonic hermaphroditism in spiral nematodes (*Helicotylenchus* spp.). *Nematologica* **4**, 87—88.
1130. *Perry, V. G., Darling, H. M. & Thorne, G.*: 1959. Anatomy, taxonomy and control of certain spiral nematodes attacking blue grass in Wisconsin. *Univ. Wisc. Agric. Exp. Stat., Res. Bull. No. 207*, 1—24
1131. *Perry, V. G. & Miller, H. N.*: 1963. Recommendations for control of nematodes infecting ornamental foliage-plants in Florida. *Proc. Fla. St. horticult Soc.* **75**, 449—454
1132. —, 1967. Some new nematocides and suggestions for their use. *Phytopathology* **57**, 9 (Abstr.)
1133. *Peters, B. G.*: 1926. *Heterodera schachtii* Schmidt and soil acidity. *J. Helminth.* **4**, 87—114
1134. —, 1953. Vertical migration of potato root eelworm. *J. Helminth.* **27**, 107—112
1135. —, 1953. Changes in potato root eelworm population with time and depth. *J. Helminth.* **27**, 113—118
1136. —, 1959. Principles of chemical control with special reference to soil fumigation. in «Plant Nematology», *Techn. Bull. Minist. Agric.* **7**, 135—140
1137. *Petherbridge, F. R. & Jones, W. G. W.*: 1944. Beet eelworm (*Heterodera schachtii* Schm.) in East Anglia, 1934—1943. *Ann. appl. Biol.* **31**, 320—332
1138. *Петрова З. И.* Некоторые вопросы биологии стеблевой нематоды лука *Ditylenchus allii* Beijerinck. Труды ВИЗР, 1961, **16**, с. 174—178.
1139. *Петрова З. И.* Некоторые способы борьбы с луковой нематодой. *Защита растений от вредителей и болезней*, 1962, **7**, с. 39—40.
1140. *Philis, J.*: 1967. The control of the citrus nematode (*Tylenchulus semipenetrans*) in citrus groves, in Cyprus. *Cyprus Agric. Res. Inst., Progress Rep.* No. 2, 8 S.
1141. *Piegat, M. & Wilski, A.*: 1965. Cytological differences in root cells of susceptible and resistant potato varieties invaded by potato root eelworm (*Heterodera rostochiensis* Woll.) larvae. *Nematologica* **11**, 109—115

1142. *Pieroh, E. A., Werres, H. & Raschke, K.*: 1959. Trapex — ein neues Nematid zur Bodenentseuchung. Anz. Schädlingsk. 32, 283—289
1143. *Pitcher, R. S.*: 1959. The chemical control of leaf and bud eelworms (*Aphelenchoides* spp.) and stem and bulb eelworm (*Ditylenchus dipsaci*) on strawberries. J. Hort. Sci. 34, 61—71
1144. —, 1959. *Pratylenchus* spp. and other migratory soil nematodes. in «Plant Nematology» Techn. Bull. Minist. Agric. 7, 77—87
1145. —, 1962. Nematode vector of plant viruses, with special reference to *Xiphinema diversicaudatum* (Micol.) and Arabis mosaic virus. Nematologica 7, 9 (Abstr.)
1146. —, 1963. The role of plant parasitic nematodes in bacterial diseases. Phytopathology 53, 35—39
1147. —, 1965. Interrelationships of nematodes and other pathogens of plants. Helminth. Abstr. 34, 1—17
1148. *Pitcher, R. S. & Crosse, J. E.*: 1958. Studies in the relationships of eelworm and bacteria to certain plant diseases. II. Further analysis of the strawberry cauliflower complex. Nematologica 3, 244—256.
1149. *Pitcher, R. S. & Flegg, J. J. M.*: 1965. Observations of root feeding by the nematode *Trichodorus viruliferus* Hooper. Nature (Lond.) 202, 317
1150. *Pitcher, R. S., Patrick, Z. A. & Mountain, W. B.*: 1960. Studies on the host-parasitic relations of *Pratylenchus penetrans* (Cobb) to apple seedlings. I. Pathogenicity under sterile conditions. Nematologica 5, 309—314
1151. *Pitcher, R. S., Way, D. W. & Savory, B. M.*: 1966. Specific replant diseases of apple and cherry and their control by soil fumigation. J. horticult. Sci. 41, 379—396
1152. *Погосян Э. Е.* Новый вид нематоды — *Meloidodera armeniaca* n. sp. (Nematoda Heteroderidae) из Армянской СССР. Докл. АН Армянской СССР, 1960, 31, с. 311—313.
1153. *Погосян Э. Е.* Новый для СССР вид галловой нематоды (Nematoda Heteroderidae) из Армянской ССР. Известия АН Армянской ССР, 1961, 14, с. 95—97.
1154. *Погосян Э. Е.* Новый вид нематоды *Heterodera ramicis* sp. n. (Nematoda, Heteroderidae) из Армянской ССР. Докл. АН Армянской ССР, 1961, 32 (3), с. 171—175.
1155. *Погосян Э. Е.* Представители семейства Heteroderidae (Nematodes) в Армянской ССР. Труды 5-го Всесоюзного совещания фитогельминтологов. Самарканд, 1962, с. 228—250.
1156. *Погосян Э. Е.* Новый вид и род нематоды семейства Heteroderidae из Армянской ССР (Nematoda). Докл. АН Армянской СССР, 1966, 42, с. 117—123.
1157. *Погосян Э. Е.* Новые находки паразитических нематод из родов *Anguina* Scropoli, 1777 и *Paranguina* Kirjanova, 1955 в Армянской ССР. Докл. АН Армянской ССР, 1966, 42, с. 177—184.
1158. *Погосян Э. Е.* Новый экологический подвид стеблевой нематоды в Армении. АН Армянской ССР, Биол. журнал Арм., 1967, 20, с. 61—66.
1159. *Powell, N. T.*: 1963. The role of plant-parasitic nematodes in fungus diseases. Phytopathology 53, 28—34
1160. *Powell, N. T. & Nusbaum, C. J.*: 1960. The black shank-root-knot complex in fluecured tobacco. Phytopathology 50, 899—906
1161. *Powell, W. M.*: 1964. The occurrence of *Tylenchorhynchus maximus* in Georgia. Pl. Dis. Repr. 48, 70
1162. *Pramer, D. & Stoll, N. R.*: 1959. Nemin: a morphogenic substance causing trap formation by predaceous fungi. Science 129, 966—967
1163. *Prasad, S. K., & Webster, J. M.*: 1967. Effect of temperature on the rate of development of *Nacobbus serendipiticus* in excised tomato roots. Nematologica 13, 85—90
1164. —, 1967. The effect of amino acid antimetabolites on four nematode species and their host plants. Nematologica 13, 318—320
1165. *Prillieux, E.*: 1881. La maladie vermiculaire des jacinthes. J. Soc. nat. hort. Fr., Ser. 3. 253—260

1166. *Proeseler, G.*: 1964. Die Übertragung pflanzlicher Viren durch Nematoden. Nbl. Dtsch. Pflanzenschutzd. (Berlin) NF 18, 31—35
1167. *Purnell, R. E.*: 1964. The control of plant parasitic nematodes by hot water dispersed nematicides. I. Laboratory methods with the stem nematode of narcissus, *Ditylenchus dipsaci* (Kühn), Filipjev. Horticult. Res. Edinb. 4.
1168. *Quanjer, H. M.*: 1927. Een aaltjesziekte van de aardappelplant, de aantastingswijze en de herkomst van haar oorzaak, *Tylenchus dipsaci* Kühn. Tijdschr. Plziekten 33, 137—172
1169. *Rademacher, B.*: 1932. Verminderung des Nematodenschadens durch Zwischenfruchtbau. Zuckerrübenbau. Neue Folge 14, 63—66
1170. —, 1950. Auftreten und Bekämpfung des Weizenälchens (*Anguina tritici* Steinb.) beim Dinkel (*Triticum spelta*) im Zusammenhang mit der Federbuschsporenkrankheit (*Dilophospora graminis* Desm.) und einer Bakteriose. Z. Pflanzenkrankh. 57, 334—343
1171. —, 1964. Komplexe Schadwirkung auf Hafer durch Befall mit Hafernematoden (*Heterodera avenae* Filipjev) und unzureichenden Bodenschluß infolge mangelhafter Stoppelsersetzung. Z. Pflanzenkrankh. 71, 121—128
1172. *Rademacher, B. & Schmidt, O.*: 1933. Die bisherigen Erfahrungen in der Bekämpfung des Rübennematoden (*Heterodera schachtii* Schm.) auf dem Wege der Reizbeeinflussung. Arch. Pflanzbau 10, 237—296
1173. *Radewald, J. D. & Paulus, A. O.*: 1964. Effect of preplant soil fumigation on stubbyroot nematode control on alfalfa in Southern California. Phytopathology 54, 1436 (Abstr.)
1174. *Radewald, J. D. & Raski, D. J.*: 1962. Studies on the host range and pathogenicity of *Xiphinema* index. Phytopathology 52, 749—784 (Abstr.)
1175. *Ragaller, F.*: 1950. Über Rübennematoden und ihre Bekämpfung. Die Deutsche Landwirtschaft 1, 122—128
1176. *Rainiss, L.*: 1959. Adatok a buzafonálféreg (*Anguina tritici* Steinbuch) ökológia-jához és zala megyei előfordulásához. Kiserletügyi közlemények 52 A, 81—96
1177. —, 1961. A burgonyat karosító gumórontó fonálféreg kártetele. Növénytermeles Tom 10, 269—276
1178. *Ramsbottom, J. K.*: 1918. Investigations on the narcissus eelworm in the field. J. Roy. Hort. Soc. 44, 68—72
1179. *Rao, G. N. & Peachey, J. E.*: 1965. The effects of adding larvae of potato cyst nematode to potatoes grown in pots. Plant Path. 14, 15—18
1180. *Raschke, K. & Pieroh, E. A.*: 1962. Ergebnisse von Freilandversuchen zur Bekämpfung des Kartoffelnematoden (*Heterodera rostochiensis*) mit Methylisothiocyanat. Z. Pflanzenkrankh. 69, 667—680
1181. *Raski, D. J.*: 1952. On the morphology of *Criconemoides* Taylor, 1936, with descriptions of six new species. Proc. helminth. Soc. Wash. 19, 85—99
1182. —, 1952. The first record of the Brassica-root nematode in the United States. Pl. Dis. Repr. 36, 438
1183. —, 1954. Soil fumigation for the control of nematodes on grape replants. Pl. Dis. Repr. 38, 811—817
1184. —, 1955. Additional observations on the nematodes attacking grapevines and their control. Amer. J. Ecol. 6, 29—31
1185. —, 1957. *Trophotylenchulus* and *Troponema*, two genera of *Tylenchulidae* n. fam. (Nematoda) *Nematologica* 2, 85—90
1186. —, 1958. Nomenclatorial notes on the genus *Criconemoides* (Nematoda: *Criconematidae*) with a key to the species. Proc. helminth. Soc. Wash. 25, 139—142
1187. —, 1959. Historical highlights of nematology. in: «Plant Pathology Problems and Progress 1908—1958», Madison, Wisconsin, 1959, 384—394
1188. —, 1962. *Paratylenchidae* n. fam. with descriptions of five new species of *Gracilacus* n. g. and an emendation of *Cacopaurus* Thorne, 1943, *Paratylenchus* Micoletzky, 1922 and *Criconematidae* Thorne, 1943. Proc. helminth. Soc. Wash. 29, 189—207
1189. —, 1962. Experiments with DBCP in established vineyards. Pl. Dis. Repr. 46, 516—520

1190. *Raski, D. J. & Allen, M. W.*: 1948. Spring dwarf nematode. Calif. Agr. 2, 23—24
1191. *Raski, D. J. & Golden, A. M.*: 1965. Studies on the genus *Criconemoides* Taylor, 1936 with description of eleven new species and *Bakernema variabile* n. sp. (*Criconematidae*: *Nematoda*). *Nematologica* 11, 501—565
1192. *Raski, D. J., Hart, W. H. & Kasimatis, A. N.*: 1965. Nematodes and their control in vineyards. Calif. Agric. Exp. Stat. Circ. No. 533, 23 S.
1193. *Raski, D. J. & Hewitt, Wm. B.*: 1960. Experiments with *Xiphinema* index as a vector of fanleaf of Grapevines. *Nematologica* 5, 166—170
1194. —, 1963. Plant parasitic nematodes as vectors of plant viruses. *Phytopathology* 53, 39—47
1195. *Raski, D. J., Hewitt, Wm. B., Goheen, A. C., Taylor, C. E. & Taylor, R. H.*: 1965. Survival of *Xiphinema* index and reservoirs of fanleaf virus in fallowed vineyard soil. *Nematologica* 11, 349—352
1196. *Raski, D. J. & Johnson, R. T.*: 1959. Temperature and activity the sugar-beet nematodes as related to sugar-beet production. *Nematologica* 4, 136—141
1197. *Reinmuth, E.*: 1929. Der Kartoffelnematode (*Heterodera Schachtii* Schm.) Beiträge zur Biologie und Bekämpfung. *Z. Pflanzenkrankh.* 39, 241—276
1198. —, 1936. Das Franzosenkraut als Wirtspflanze von *Heterodera marioni* (Cornu 1879) Goodey 1932. *Z. Pflanzenkrankh.* 46, 6—8
1199. —, 1936. Versuche über den Wirtspflanzenkreis des Kartoffelnematoden (*Heterodera schachtii* Schmidt f. *Solani*). *Z. Pflanzenkrankh.* 39, 46, 8—13
1200. —, 1941. Verwechslung von Nematodeneikapseln mit *Juncus*-Samen. *Anz. Schädlingskunde* 17, 10
1201. —, 1949. Das Kleeälchen und seine Bekämpfung. *Mitt. der DLG*, 64
1202. —, 1950. Bodenkrankheiten und Fruchtfolge. *Gesunde Pfl.* 2, 293—296
1203. —, 1952. Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschädlinge. Wege zu ihrer Bekämpfung. Aufbau-Verlag Berlin, 100 S.
1204. *Reinmuth, E.*: 1955. Zur Biologie und Ökologie des Kartoffelnematoden sowie Grundsätzliches zu seiner Bekämpfung. *Die Deutsche Landwirtschaft* 6
1205. —, 1956. Die Pflanzenhygiene in der Landwirtschaft. Kongreßber. der DAL Berlin über den Pflanzenschutzkongreß vom 11. 7. — 16. 7. 1955 in. Berlin, 241—253
1206. —, 1960. Probleme der Bodenhygiene. *Sitzungsber. der DAL Berlin*, 9 H 12, 22 S.
1207. *Reinmuth, E. & Dowe, A.*: 1966. Pilzliche Nematodenfeinde und die Möglichkeiten ihrer Verwendung zur biologischen Nematodenbekämpfung. *Mitt. BBA Land- u. Forstw.*, H. 018, 117—131
1208. *Reinmuth, E. & Engelmann, C.*: 1941. Versuche über die Kartoffelnematoden-Anfälligkeit verschiedener Tomatensorten. *Forschungsdienst* 11, 385—387
1209. —, 1941. Der Einfluß der Pflanzzeit auf Zystenbesatz, Wachstum und Ertrag zweier, in nematodenverseuchtem Boden angebaute Kartoffelsorten («Juli» und «Ackersegen»). *Landw. Jahrbücher* 90, 519—534
1210. *Reinmuth, E. & Schmidt, J.*: 1959. Fragen der Populationsdynamik von *Heterodera rostochiensis* sowie der ökologischen Beeinflussung des Kartoffelnematoden-Befalls. *Tagungsber. der DAL Nr.* 20, 33—48
1211. *Reinmuth, E. & Springensguth, W.*: 1936. Versuche über den Wirtspflanzenkreis des Kartoffelnematoden (*Heterodera Schachtii* [Schmidt] f. *solani*). *Z. Pflanzenkrankh.* 46, 8—13
1212. *Renninger, G., Coffey, J. & Sokoloff, B.*: 1958. Effect of hydrogenated fish oils on citrus-tree destroying nematodes. *Pl. Dis. Repr.* 42, 1057—1065
1213. *Rensch, B.*: 1924. *Aphelenchus neglectus* n. sp., eine neue parasitäre Nematodenart. *Zool. Anz.* 59, 277—280
1214. *Rewer, I.*: 1959. Untersuchungen über *Paratylenchus amblycephalus* n. sp. (*Nematoda*, *Criconematidae*). *Nematologica* 4, 3—15
1215. *Reynolds, H. W. & Evans, M. M.*: 1953. The stylen nematode, *Tylenchorhynchus dubius*, a root parasite of economic importance in the southwest. *Pl. Dis. Repr.* 37, 540—544
1216. *Reynolds, H. W. & Hanson, R. G.*: 1957. Rhizoctonia disease of cotton in presence or absence of the cotton root-knot nematode in Arizona. *Phytopathology* 47, 256—261.

1217. *Rhoades, H. L.*: 1962. Effects of sting and stubby-root nematodes on St.-Augustine grass. Pl. Dis. Repr. 46, 424—427
1218. *Rhoades, H. L., Holmes, E. S. & Scudder, W. T.*: 1963. A comparison of in-the-row and over-all soil fumigation for the control of plant nematodes. Proc. Fla St. horticult. Soc. 75 (1962), 125—129
1219. *Rhoades, H. L. & Linford, M. B.*: 1959. Molting of preadult nematodes of the genus *Paratylenchus* stimulated by root diffusates. Science 130, 1476—1477
1220. —, 1959. Control of Pythium root rot the nematode *Aphelenchus*. Pl. Dis. Repr. 43 (3), 323—328
1221. —, 1961. Biological studies on some members of the genus *Paratylenchus*. Proc. helminth. Soc. Wash. 28, 51—59
1222. *Rickert, F.*: 1962. Zur Bekämpfung des Maiblumenälchens (*Paratylenchus convallariae* Seinhorst) 1. Mitt. Anz. Schädlingsk. 35, 23—25
1223. *Riggs, R. D., Dale, J. Z. & Hamblen, M. L.*: 1962. Reaction of Bermuda grass varieties and lines to root-knot nematodes. Phytopathology 52, 587—588
1224. *Riggs, R. D. u. Hamblen, M. L.*: 1962. Soil fumigation increases strawberry plant and berry production in Arkansas. Down to Earth 18 (3), 5—7
1225. —, (1966: Further studies on the host range of the soybean-cyst nematode. Univ. of Arkansas, Agric. Exp. Stat. Bull. 718, 19 S.
1226. *Riggs, R. D. u. Winstead, N. N.*: 1959. Studies on resistance in tomato to root-knot nematodes and on the occurrence of pathogenic biotypes. Phytopathology 49, 716—724
1227. *Ritter, M.*: 1959. Contribution a l'étude des nematodes phytoparasites de la Tunisie. Ann. Inst. Nat. Rech. Agric. Tunisie 32, 55—77
1228. —, 1960. Les nematodes nuisibles de l'oëillets. C. R. Journ. Florales, 14 S.
1229. —, 1962. Importance et actualité du problème des nematodes en France. «Les Nematodes», 1—49
1230. —, 1964. Les nematodes des bulbes. C. R. Journ. Florales, 10 S.
1231. *Ritter, M. u. Ritter, R.*: 1958. Influence de l'âge de la plante-hôte sur le développement de *Meloidogyne incognita*, nematode phytoparasite. C. R. Acad. Sci. Paris 246 (13), 2054—2056
1232. *Ritter, M. u. Scotti La Massese, C.*: 1963. Valeur nematicide de N-methyl-dithiocarbamate de Na et du Methyl-isothiocyanate dans les conditions de cultures Méditerranéennes. Meded. Landbouwhogeschool Gent 28, 649—662
1233. —, 1964. Conditions d'emploi des nematicides dans le midi de la France et en Afrique du Nord. Nematologica 10, 35—48
1234. *Ritzema Bos, J.*: 1888. Untersuchungen über *Tylenchus devastatrix* Kühn. Biol. Centralbl. 7, 232—243, 257—271, 646—659; 8, 129—138 u. 164—178
1235. —, 1890. De bloemkoelziekte der aardbeien, veroorzaakt door *Aphelenchus fragariae* nov. spec. Maandblad Natuurwetenschappen 16 (7), 107—117
1236. —, (1891. Zwei neue Nematodenkrankheiten der Erdbeerpflanzen. Z. Pflanzenkrankh. 1, 1—16
1237. —, 1891. Tierische Schädlinge und Nützlinge. Parey-Verlag, Berlin, 730—782
1238. —, 1892. L'anguillule de la tige (*Tylenchus devastatrix* Kühn), et les maladies des plantes dues à ce nématode. Arch. Mus. Teyler (Ser. 2) 3, 161—348
1239. —, 1893. Neue Nematodenkrankheiten bei Topfpflanzen. Z. Pflanzenkrankh. 3, 69 bis 82
1240. —, 1903. Drei bis jetzt unbekannte von *Tylenchus devastatrix* verursachte Pflanzenkrankheiten. Z. Pflanzenkrankh. 13, 193—198
1241. —, 1904. Weitere Bemerkungen über von *Tylenchus devastatrix* verursachte Pflanzenkrankheiten. Z. Pflanzenkrankh. 14, 145—150
1242. —, 1908. Het stengelaaltje (*Tylenchus devastatrix*) oorzaak van «rot» in de bieten. Tijdschr. PlZiekten 14, 65—77
1243. —, 1922. Het stengelaaltje (*Tylenchus devastatrix*). Tijdschr. PlZiekten 28, 159—180
1244. *Robertson, D.*: 1955. Stem eelworm of cats. Scot. Agric. 24, 209—212
1245. *Rode, H.*: 1962. Untersuchungen über das Wandervermögen von Larven des Kartoffelnematoden (*Heterodera rostochiensis* Woll.) in Modellversuchen mit verschiedenen Bodenarten. Nematologica 7, 74—82



1246. *Roediger, H.*: 1960. Zum Auftreten des Nematoden *Ditylenchus destructor* (Thorne) an Kartoffeln in Südwürttemberg-Hohenzollern. *Gesunde Pfl.* 12, 221—224
1247. *Roffredi, D. M.*: 1775. Memoire sur l'origine des petits vers ou anguilles du bled rachitique. *Obs. Mem. Phys.* 5, 369—385
1248. *Rohde, R. A.*: 1960. Acetylcholinesterase in plant-parasitic nematodes and an anticholinesterase from *Asparagus*. *Proc. helminth. Soc. Wash.* 27, 121—123
1249. —, 1960. Mechanismus of resistance to plant-parasitic nematodes. in «Nematology» (Herausg.: Sasser u. Jenkins), Univ. North. Carolina Press, 447—453
1250. —, 1965. The nature of resistance in plants to nematodes. *Phytopathology* 55, 1159 bis 1162
1251. *Rohde, R. A. u. Jenkins, W. R.*: 1957. Effect of temperature on the life cycle of stubby-root nematodes. *Phytopathology* 47, 29
1252. —, 1957. Host range of a species of *Trichodorus* and its host-parasite relationships on tomato. *Phytopathology* 47, 295—298
1253. —, 1958. The chemical basis of resistance of *Asparagus* to the nematode *Trichodorus christiei*. *Phytopathology* 48, 463
1254. *Roivainen, O., Tinnilä A. u. Kanervo, V.*: 1962. Observations on the stem nematode *Ditylenchus dipsaci* (Kühn) Filipjev as a pest of red clover in Finland. *Ann. Agric. Fenn.* 1, 127—132
1255. *Rodrigues-Kabana, R., Jordan, J. W. u. Hollis, J. P.*: 1965. Nematodes: Biological control in rice fields: Role of hydrogen sulfide. *Science* 148, 524—526
1256. *Ross, J. P.*: 1959. Influence of resistance to *Heterodera glycines* on soybean yield and nematode population. *Phytopathology* 49, 319 (Abstr.)
1257. —, 1960. *Heterodera trifolii*, a foliage pathogen of white clover. *Phytopathology* 50, 866—867
1258. —, 1965. Predisposition of soybeans to *Fusarium* wilt by *Heterodera glycines* and *Meloidogyne incognita*. *Phytopathology* 55, 361—364
1259. *Rössner, J.*: 1967. Phytopathogene Nematoden in hessischen Forstpflanzgärten. *Mitt. BBA, Land- und Forstw., H.* 121, 82—87
1260. *Rothacker, D.*: 1959. Nematodenresistenzzüchtung auf der Basis von *Solanum vernei*. *Bitt. et Wittm. Tagungsber. der DAL* zu Berlin, Nr. 20, 135—157
1261. —, 1960. Arbeiten und Ergebnisse über die züchterische Lösung phytopathologischer Fragen bei der Kartoffel. *Meded. Landbouwhogeschool Gent* 25, 1076 bis 1086
1262. *Rothacker, D. u. Stelter, H.*: 1959. Beiträge zur Resistenzzüchtung gegen den Kartoffelnematoden (*Heterodera rostochiensis* Wollenweber). IV. Das Verhalten von resistenten Bastardklonen aus der Kreuzung zwischen *S. tuberosum* subsp. *tuberosum* mit *S. tuberosum* subsp. *andigenum* auf nematodenverseuchten und nematodenfreien Flächen. *Züchter* 29, 241—251
1263. *Ротштейн Я. И., Красоткина Б. Е.* Получение галоидорганических нематодцидов. В сб. «Нематодные болезни сельскохозяйственных растений» (Ред. Свешникова Н. М.). М., «Колос», 1967, с. 209—211.
1264. *Ruehle, J. L.*: 1962. Plant parasitic nematodes associated with shortleaf pine showing symptoms of littleleaf. *Pl. Dis. Repr.* 46, 710—711
1265. —, 1964. Nematodes, the overlooked enemies of tree roots. *Proc. 40 th Internat. Shade Tree Conf.*, 60—67
1266. —, 1964. Plant-parasitic nematodes associated with pine species in southern forests. *Pl. Dis. Repr.* 48, 60—61
1267. —, 1966. Nematodes parasitic on forest trees I. Reproduction of ectoparasites on pines. *Nematologica* 12, 443—447
1268. —, 1967. Distribution of plant-parasitic nematodes associated with forest trees of the world. *Southeast. Forest Exy. stat. Asheville, N. C. Forest Serv. M. S. Dept. Agric.* 156 S
1269. *Ruehle, J. L. u. Christie, J. R.*: 1958. Feeding and Reproduction of the Nematode *Hemicycliophora parvana*. *Proc. helminth. Soc. Wash.* 25, 57—60
1270. *Ruehle, J. L., May, J. T. u. Rowan, S. J.*: 1966. Nursery fumigation trial with Vorlex. *Tree Planters Notes* No 76, 4—7
1271. *Ruehle, J. L. u. Sasser, J. N.*: 1962. The role of plant-parasitic nematodes in stunting of pines in southern plantations. *Phytopathology* 52, 56—58

1272. *Ruehle, J. L. u. Sasser, J. N.*: 1964. Additional data on results of nematocidal fumigation in pine plots in North Carolina. Pl. Dis. Repr. 48, 534—536
1273. *Rühm, W.*: 1959. Nematoden und Forstpflanzen. «Merk»-Blätter 9 (3), 16 S.
1274. —, 1960. Nematoden und Forstpflanzen. Untersuchungen über die Verbreitung, Verschleppung und Dispersion der wandernden, pflanzenparasitären Nematodenarten in Forstbaumschulen und Forstkamps. II. Anz. Schädlingssk. 33, 177 bis 183
1275. *Rump, L.*: 1958. Die Wurmfäule der Rüben. Gesunde Pfl. 10, 244—248
1276. *Рысс П. Г.* Некоторые данные по биологии стеблевой нематоды картофеля и мерам борьбы с ней. В сб. «Нематодные болезни растений». (Ред. Горленко М. В. и Свешникова Н. М.). М., 1954, с. 65—75.
1277. *Рысс П. Г.* Стеблевая нематода картофеля и меры борьбы с ней. Киев, изд-во Украинской Академии с.-х. наук. 1962, с. 119.
1278. *Sabet, K. A.*: 1954. On the host range and systematic position of the bacteria responsible for yellow slime diseases of wheat (*Triticum vulgare* Vill.) and cocksfoot grass (*Dactylis glomerata* L.). Ann. appl. Biol. 41, 606—611
1279. *Sachtleben, H.*: 1939. Biologische Bekämpfungsmaßnahmen. in: «Handbuch der Pflanzenkrankheiten» (Sorauer), Parey-Verlag, Berlin, 6, 2. Halbb., 1—120
1280. *Садыхов Д. М.* Новые нематодиды для борьбы с галловой нематодой в поливных условиях Азербайджана. В сб. «Нематодные болезни сельскохозяйственных растений» (Ред. Свешникова Н. М.) М., «Колос», 1967, с. 71—74.
1281. *Сафьянов С. П.* Стеблевая нематода в Казахстане. *Защита растений от вредителей и болезней*, 1964, 9 (10), с. 54.
1282. *Сафьянов С. П.* О кормовой специализации стеблевой нематоды картофеля. *Вестник с.-х. науки, Алма-Ата*, 1965, № 8 с. 123—126.
1283. *Сафьянов С. П.* Биохимические изменения в клубнях картофеля, зараженных стеблевой нематодой. *Вестник с.-х. науки, Алма-Ата*, 1965, № 9, с. 112—113.
1284. *Сафьянов С. П.* Борьба со стеблевой нематодой картофеля на юго-востоке Казахстана. Алма-Ата, изд-во «Кайнар», 1966, 8 с.
1285. *Сафьянов С. П.* Стеблевая нематода картофеля в Алма-Атинской области и борьба с ней. Автореф. диссертации, ВИГИС. М., 1966, 16 с.
1286. —, 1967. Die Nematodenfauna der Kartoffelfelder unter den Bedingungen Kasachstans. Nbl. Dtsch. Pflanzenschutzd. (Berlin) NF 21, 209—211
1287. *Salentiny, Th.*: 1957. Untersuchungen über den Wirtspflanzenkreis einer Rübenrasse von *Ditylenchus dipsaci* in Baden-Württemberg. *Nematologica* 2 (Suppl.), 382—386
1288. —, 1959. Untersuchungen über einige Maßnahmen zur Verminderung des Befalls von *Ditylenchus dipsaci* an Rüben in Baden-Württemberg. *Z. Pflanzenkrankh.* 66, 210—220
1289. —, 1959. Durch die Rübenrasse des Stockälchens *Ditylenchus dipsaci* hervorgerufene Schadbilder bei einigen Unkrautarten. *Nematologica*, 4, 142—146
1290. *Saly, A., Neoral, J. u. Jemelik, J.*: 1963. Prispěvek k možnostiam chemickej ochrany cukrovej repy proti hadatku repnemu (Heterodera schachtii Sm.) *Listy Cukrovarnicke* 79, 106—110
1291. *Sandeno, J. L. u. Jensen, H. J.*: 1962. A foliar nematode disease of western swordfern, *Polystichum munitum*. Pl. Dis. Repr. 46, 699—701
1292. *Sänger, H.*: 1961. Untersuchungen über schwer übertragbare Formen des Rattle-Virus. 4. Conf. Potato Virus Diseases., Brunswick 1960, 22—28
1293. *Sasser, J. N.*: 1954. Identification an host-parasite relationships of certain root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.). Univ. Maryland, Agr. Exp. Stat. Bull. A-77, 31 S.
1294. —, 1960. The Genera *Meloidogyne* and *Meloidodera*. in: «Nematology» (Herausg.: Sasser u. Jenkins). Univ. North Carolina, Press, 216—219
1295. —, 1966. Behavior of *Meloidogyne* spp. from various geographical locations on ten host differentials. *Nematologica* 12, 97—98
1296. *Sasser, J. N. u. Cooper, W. E.*: 1961. Influence of sting nematode control with 0,0-diethyl 0-2-pyrazinyl phosphorothioate on yield and quality of peanuts. Pl. Dis. Repr. 45, 173—175

1297. *Sasser, J. N. u. Jenkins, W. R.* (Edit.): 1960. Nematology, Fundamentals and recent advances with emphasis on plant parasitic and soil forms. Univ. North Carol. Press Chapel Hill, 480 S.
1298. *Sasser, J. N., Lucas, G. B. u. Powers, H. R.*: 1955. The relationships of root-knot nematodes to black-shank resistance in tobacco. *Phytopathology* 45, 459—461
1299. *Sauer, N. I.*: 1966. Simultaneous association of strains of tobacco ringspot virus within *Xiphinema americanum*. *Phytopathology* 56, 862—863
1300. *Savary, A.*: 1954. La maladie vermiculaire des betteraves sucrières en Suisse romande. *Annuaire agricole de la Suisse* 55, 949—958
1301. —, 1960. Les nematodes de la betterave. *Revue rom.* 16, 57—60 u. 62—67
1302. *Sayre, R. M.*: 1963. Winter survival of root-knot nematodes in southwestern Ontario. *Canad. J. Plant Sci.* 43, 361—364
1303. *Sayre, R. M., Patrick, Z. A. u. Thorpe, H. J.*: 1964. Substances toxic to plant parasitic nematodes in decomposing plant residue. *Phytopathology* 54, 905 (Abstr.)
1304. —, 1964. Substances toxic to plant parasitic nematodes in decomposing plant residue. *Phytopathology* 54, 905 (Abstr.)
1305. —, 1965. Identification of a selective nematocidal component in extracts of plant residues decomposing in soil. *Nematologica* 11, 263—268
1306. *Sayre, R. M. u. Powers, E. M.*: 1967. A predacious soil Turbellarian that feeds on free living and plant parasitic nematodes. *Nematologica* 12 (1966), 619—629
1307. *Schacht, H.* 1859. Über einige Feinde der Rübenfelder. *Z. Ver. Rübenzuckerindustrie* 9, 175—179
1308. *Schaerffenberg, B.*: 1950. Untersuchungen über die Bedeutung der Enchytraeiden als Humusbildner und Nematodenfeinde. *Z. Pflanzenkrankh.* 57, 183—191
1309. *Scherney, F.*: 1957. Morphologische und histologische Untersuchungen an Heterodera-Arten. *Z. Pflanzenkrankh.* 64, 131—139
1310. *Schick, R.*: 1959. Verbreitung und Bedeutung des Kartoffelnematoden und einige aktuelle Fragen bei der Züchtung nematodenwiderstandsfähiger Kartoffeln. *Tagungsber. der DAL zu Berlin*, Nr. 20, 1—4
1311. *Schick, R. u. Stelter, H.*: 1959. Das Auftreten aggressiver Formen des Kartoffelnematoden in der Deutschen Demokratischen Republik. *Tagungsber. der DAL zu Berlin*, Nr. 20, 121—129
1312. —, 1963. Wert und Bedeutung der nematodenresistenten Kartoffeln sowie einige Bemerkungen zu deren Anbau. *Nbl. Dtsch. Pflanzenschutzd. (Berlin)* NE 17, 75—79
1313. *Schindler, A. F.*: 1957. Parasitism and pathogenicity of *Xiphinema diversicaudatum*, an ectoparasitic nematode. *Nematologica* 2, 25—31.
1314. —, 1958. Attempts to demonstrate the transmission of plant viruses by plant parasitic nematodes. *Pl. Dis. Repr.* 42, 1348—1350
1315. *Schindler, A. F. u. Braun, A. J.*: 1957. Pathogenicity of an ectoparasitic nematode, *Xiphinema diversicaudatum* on strawberries. *Nematologica* 2, 91—93
1316. *Schindler, A. F. u. Henneberry, T. J.*: 1962. Preliminary studies on the control of nematodes in outdoor rose plantings. *Pl. Dis. Repr.* 46, 610—613
1317. *Schindler, A. F. u. Stewart, R. N. & Semeniuk, P.*: 1959. A Fusarium-nematode complex in carnations. *Phytopathology* 49, 550
1318. *Schlehuber, A. M., Pass, H. & Young, H. C.*: 1965. Wheat grain losses caused by nematodes. *Pl. Dis. Repr.* 49, 806—809
1319. *Schmidt, A.*: 1871. Über die Rübenematenoden (*Heterodera schachtii*). *Z. Ver. Rübenzuckerindustrie* 21, 1—19
1320. *Schmidt, H. A.*: 1959. Methoden zur Vereinfachung der Untersuchung ungesiebten Bodens auf den Besatz mit Kartoffelnematodenzysten. *Nbl. Dtsch. Pflanzenschutzd. (Berlin)* NF 13, 191—194
1321. *Schmidt, H. B., Fritzsche, R. & Lehmann, W.*: 1963. Die Übertragung des Weidelgrasmosaik-Virus, durch Nematoden. *Naturwissenschaften (Berlin)* 50, 386
1322. *Schmidt, J.*: 1952. Untersuchungen über den Kartoffelnematoden. *Pflanzenschutztagung in Berlin*, Deutsch. Bauernverlag, Berlin, 49—53

1323. *Schmidt, J.*: 1953/54. Der gegenwärtige Stand der Kartoffelnematodenforschung. *Wiss. Z. Univ. Rostock* 3, H. 5, 371—377
1324. —, 1954/55. Zur Populationsdynamik des Kartoffelnematoden. *Wiss. Z. Univ. Rostock* 4, H. 2, 187—190
1325. —, 1959. Beiträge zur Biologie und Ökologie des Kartoffelnematoden, *Heterodera rostochiensis* Woll., unter besonderer Berücksichtigung der Populationsdynamik. Diss. Landw. Fakultät, Univ. Rostock
1326. *Schmidt, O.*: 1930. Sind Rüben- und Hafer-Hematoden identisch? *Arch. Pflanzenb.* 3, 420—464
1327. —, 1931. Beiträge zur Rassenfrage bei *Heterodera schachtii*. *Arch. Pflanzenb.* 7, 147 bis 168
1328. *Schneider, A.*: 1866. Monographie der Nematoden, Berlin, 387 S.
1329. *Schneider, J.*: 1967. Un nouveau nematode du genre *Meloidogyne* parasite des céréales en France. *Phytoma* 185, 21—25
1330. *Schneider, W.*: 1961. Methoden zum Nachweis von *Trapex* in Erden. *Gesunde Pfl.* 13, 14—17
1331. *Schneider, H. u. Baines, R. C.*: 1964. *Tylenchulus semipenetrans*: Parasitism and injury to orange tree roots. *Phytopathology* 54, 1202—1206
1332. *Schoyen, W. M.*: 1885. Bygaalen (*Tylenchus hordei* n. sp.) en ny, for Bygget skadelig Planteparasit blandt Rundormene. *Forh. Vidensk. Selsk. Krist.* 1—16
1333. *Schreiber, K. u. Sembdner, G.*: 1959. Über «Antischlupfstoffe» für den Kartoffelnematoden in Wurzel diffusaten. *Naturwissenschaften* 46, 434—435
1334. *Schulze, E.*: 1964. Gelten die alten Regeln des Ackerbaues noch? *Landw.—Angew. Wissensch., Vort. 17. Hochschultagung 1963, Münster*, 127—128
1335. *Schwartz, M.*: 1911. Die Aphelachen der Veilchengallen und der Blattflecken an Farnen und *Chrysanthemum*. *Arb. Biol. Reichsanst.* 8, 303—334
1336. *Schwerz*: 1825. Anleitung zum praktischen Ackerbau. 414 S.
1337. *Scotti La Massese, C.*: 1963. L'anguillule de l'hortensia. *Journ. d'études de l'hortensia, Versailles*. 20 S.
1338. *Sedivy, J.*: 1963. Poznamky k vyskutu hádatka chmelového (*Heterodera humuli* Filipjev) v Československu. *Zool. Listy* 12, 185—188
1339. —, 1966. Die Zysten des Kartoffelnematoden (*Heterodera rostochiensis* Wollenweber) in den Klärteichen der Stärkefabriken. *Nbl. Dtsch. Pflanzenschutzd. Berlin* NF 20, 11—13
1340. *Seinhorst, J. W.*: 1950. De betekenis van de toestand van de grond voor het optreden van aantasting door het stengelaaltje (*Ditylenchus dipsaci* [Kühn] Filipjev). *Tijdschr. PIZiekten* 56, 291—249
1341. —, 1952. Aaltjesziekten in Tuinbouwgewassen. *Meded. Direct. Tuinbouw* 15, 773 bis 776
1342. —, 1954. On *Trichodorus pachydermus* n. sp. (Nematoda: Enoplida). *J. helminth.* 28, 111—114
1343. —, 1954. Een ziekte in erwten, veroorzaakt door het aaltje *Hoplolaimus uniformis* Thorne. *Tijdschr. PIZiekten* 60, 262—264
1344. —, 1955. Een eenvoudige methode voor het afscheiden van aaltjes uit grond. *Tijdschr. PIZiekten* 61, 188—190
1345. —, 1956. Biologische Rassen van het stengelaaltje *Ditylenchus dipsaci* (Kühn) Filipjev en hun waardplanten. *Tijdschr. PIZiekten* 62, 179—188
1346. —, 1956. Population studies on stem eelworm (*Ditylenchus dipsaci*). *Nematologica* 1, 159—164
1347. —, 1956. The quantitative extraction of nematodes from soil. *Nematologica* 1.
1348. —, 1957. Some aspects of the biology and ecology of stem eelworm. *Nematologica* 2 (Supp.), 355—361
1349. —, 1959. The genus *Ditylenchus* and related genera. in «Plant Nematology», *Techn. Bull. Minist. Agric.* 7, 33—43
1350. —, 1959. The host range of *Ditylenchus dipsaci* and methods for its investigation in «Plant Nematology», *Techn. Bull. Minist. Agric.* 7, 44—49
1351. —, 1959. Two new species of *Pratylenchus*. *Nematologica* 4, 83—86
1352. —, 1960. Over het bepalen van door aaltjes veroorzaakte opbrengstvermindering bij culturgewassen. *Meded. Landbouwhogeschool Gent* 25, 1025—1039

1353. *Seinhorst, J. W.*: 1961. Plant-nematode interrelationships. *Ann. Rev. Microbiol.* **15**, 177—196
1354. —, 1963. A redescription of the male of *Trichodorus primitivus* (de Man), and the description of a new species, *T. similis*. *Nematologica* **9**, 125—130
1355. —, 1964. Methods for extraction of Heterodera cysts from not previously dried soil samples. *Nematologica* **10**, 87—94
1356. —, 1965. Recent development of plant nematode research. *Nordisk Jordbrugsforskning H. 2* (Sonderdr., 3 S.)
1357. —, 1965. The relation between nematode density and damage to plants. *Nematologica* **11**, 137—154
1358. —, 1966. The relationships between population increase and population density in plant parasitic nematodes. I. Introduction and migratory nematodes. *Nematologica* **12**, 157—169
1359. —, 1966. *Longidorus elongatus* on *Fragaria vesca*. *Nematologica* **12**, 275—279
1360. —, 1967. The relationships between population increase and population density in plant parasitic nematodes. II. Sedentary nematodes. *Nematologica* **13**, 157—171
1361. *Seinhorst, J. W.* & *Klinkenberg, C. H.*: 1963. De invloed van *Tagetes* op de opbrengst van cultuurgewassen. *Tijdschr. PZiekten* **69**, 153
1362. *Seinhorst, J. W.*, *Klinkenberg, C. H.* & *van der Meer, F. A.*: 1956. Aantasting in frambozen door *Pratylenchus penetrans* (Cobb) Sher et Allen. *Tijdschr. PZiekten* **62**, 5—6
1363. *Seinhorst, J. W.* & *Knoppin, P.*: 1960. Een vergelijking van de nematocide werking van N, N'-dimethylthiuramdisulfide (Tridipam) en van Na-N-monomethyldithiocarbamaat (Vapam) bij toepassing in de winter. *Meded. Landbouwhogeschool Gent* **25**, 1087—1096
1364. *Seinhorst, J. W.* & *Sen, A. K.*: 1966. The population density of *Heterodera trifolii* in pastures in the Netherlands its importance for the growth of white clover. *Neth. J. Pl. Path.* **72**, 169—183
1365. *Sembdner, G.*: 1959. Über das Eindringen von Kartoffelnematoden-Larven und ihre Weiterentwicklung in pflanzlichen Geweben. *Tagungsber. der DAL zu Berlin Nr. 20*, 53—56
1366. —, 1962. Anatomische Untersuchungen über die Reaktion von Organen der Kartoffelpflanze auf Befall durch den Nematoden *Heterodera rostochiensis* Woll. 7. Mitteilung über *Heterodera*-Arten. *Die Kulturpflanze* **10**, 383—411
1367. —, 1963. Anatomische Untersuchungen über die Reaktion von *Solanum demissum* Lindl., *Solanum vernei* Bitt. et Wittm. und von *Solanum andigenum*-Bastarden auf Befall durch den Kartoffelnematoden, *Heterodera rostochiensis* Woll. *Der Züchter* **33**, 97—109
1368. —, 1963. Anatomie der *Heterodera-rostochiensis*-Gallen an Tomatenwurzeln. *Nematologica* **9**, 55—64
1369. —, 1964. Anatomische Veränderungen an den Wurzeln einiger Solanaceen nach Befall durch den Kartoffelnematoden, *Heterodera rostochiensis* Woll. — 10. Mitteilung über *Heterodera*-Arten. *Die Kulturpflanze* **12**, 489—517
1370. *Sembdner, G.*, *Buhr, H.*, *Osske, G.* & *Schreiber, K.*: 1960. Untersuchungen über Wirt-Parasit-Beziehungen beim Kartoffelnematoden, *Heterodera rostochiensis* Woll. *Wissenschaftl. Pflanzenschutzkonferenz, Budapest*, 339—343
1371. *Sembdner, G.*, *Osske, G.* & *Schreiber, K.*: 1961. Untersuchungen zur Atmung des Kartoffelnematoden, *Heterodera rostochiensis* Woll. *Biol. Zentralblatt* **80**, 551 bis 561
1372. *Sen, A. K.*: 1963. Three unlisted cucurbit host plants of *Heterodera trifolii*. *Pl. Dis. Repr.* **47**, 942
1373. *Seshadri, A. R.*: 1965. Investigations on the biology and life cycle of *Criconemoides xenoplax* Raski, 1952 (Nematoda: Criconematidae). *Nematologica* **10** (1964), 540—562
1374. *Sharma, R. D.*: 1965. Direct damage to strawberry by *Longidorus elongatus* (De Man, 1876) Thorne and Swanger, 1936. *Meded. Landbouwhogeschool Gent* **30**, 1437—1443
1375. *Shaw, H. B.* & *Muth, O. H.*: 1949. Some types of forage poisoning in Oregon cattle and sheep. *J. Amer. Vet. Med. Assoc.* **114**, 315—317

1376. *Shepherd, A. M.*: 1959. Testing populations of beet eelworm, *Heterodera schachtii* Schmidt, for resistance-breaking biotypes, using the wild beet (*Beta patellaris* Moq.) as indicator. *Nature* (Lond.) **183**, 1141—1142
1377. —, 1959. The invasion and development of some species of *Heterodera* in plants of different host status. *Nematologica* **4**, 253—267
1378. —, 1960. A study of the apparent decay of eggs within cysts of *Heterodera schachtii* Schmidt and *H. göttingiana* Liebscher, and of free larvae in soil. *Nematologica* **5**, 103—110
1379. —, 1962. New Blue R, a stain, that differentiates between living and dead nematodes. *Nematologica* **8**, 201—208
1380. —, 1962. The emergence of larvae from cysts in the genus *Heterodera*. *Commonw. Bur. Helminth., Techn. Common. No. 32*, 90 S.
1381. —, 1963. The emergence of larvae of *Heterodera göttingiana* Liebs. in vitro and a comparison between field populations of *H. göttingiana* and *H. rostochiensis* Woll. *Nematologica* **9**, 143—151
1382. —, 1965. *Heterodera*: biology. in «*Plant Nematology*» (Ed. J. F. Southey), *Minist. Agric., Techn. Bull. No. 7*, London, 2. Aufl., 89—102
1383. *Sher, S. A.*: 1957. A disease of roses caused by a root-lesion nematode, *Pratylenchus vulnus*. *Phytopathology* **47**, 703—706
1384. —, 1961. Revision of the Hoplolaiminae (Nematoda) I. Classification of nominal genera and nominal species. *Nematologica* **6**, 115—169
1385. —, 1963. Revision of the Hoplolaiminae (Nematoda). II. *Hoplolaimus* Daday, 1905 and *Aorolaimus* n. gen. *Nematologica* **9**, 267—295
1386. —, 1963. Revision of the Hoplolaiminae (Nematoda). III. *Scutellonema* Andrassy, 1958. *Nematologica* **9**, 421—443
1387. —, 1963. Revision of the Hoplolaiminae (Nematoda). IV. *Peltamigratus* n. gen. *Nematologica* **9**, 455—467
1388. —, 1965. Revision of the Hoplolaiminae (Nematoda). V. *Rotylenchus* Filipjev, 1936. *Nematologica* **11**, 173—198
1389. —, 1966. Revision of the Hoplolaiminae (Nematoda). VI. *Helicotylenchus* Steiner, 1945. *Nematologica* **12**, 1—56
1390. *Sher, S. A. u. Allen, M. W.*: 1953. Revision of the genus *Pratylenchus* (Nematoda: Tylenchidae). *Univ. Calif. Publ. Zool.* **57**, 441—470
1391. *Siddiqi, M. R.*: 1959. Studies on *Xiphinema* spp. (Nematoda: Dorylaimoidea) from Aligarh (North India), with comments on the Genus *Longidorus* Micoletzky, 1922. *Proc. helminth. Soc. Wash.* **26**, 151—163
1392. —, 1960. *Telotylenchus*, a new nematode genus from North India (Tylenchidae: Telotylenchidae n. sub-fam.). *Nematologica* **5**, 73—77
1393. —, 1963. On the classification of the Pratylenchidae (Thorne, 1949) nov. grad (Nematoda: Tylenchida), with a description of *Zygotylenchus browni* nov. gen. et nov. sp. *Z. Parasitenkunde*, **23**, 390—396
1394. —, 1964. *Xiphinema conorum* n. sp. and *Paralongidorus microlaimus* n. sp. with a key to the species of *Paralongidorus* (Nematoda: Longidoridae). *Proc. helminth. Soc. Wash.* **31**, 133—137
1395. *Siddiqi, M. R. u. Goodey, J. B.*: 1963. The status of the genera and subfamilies of the Criconeematidae (Nematoda); with a comment on the position of *Fergusobia*. *Nematologica* **9**, 363—377
1396. *Simkhovitsch, V.*: 1916. Rome's fall reconsidered. *Political Sci. Quart.* **31**, 201—243 (nach Raski 1959)
1397. *Simon, L.*: 1957. Nematologische Untersuchungen an Hopfen. *Nematologica* **2**, 434 bis 440
1398. —, 1958. Nematologische Untersuchungen an Hopfen. II. Zur Morphologie und Biologie von *Heterodera humuli* Filipjev, 1934, *Nematologica* **3**, 269—273
1399. —, 1964. Praktische Erfahrungen mit systematischen Nematiziden. *Mitt. BBA Land- u. Forstw., H.*, **111**, 94—97
1400. *Сиддяшкіна Н. Т.* Как уничтожить стеблевую нематоду. *Защита растений от вредителей и болезней*, 1963, **8** (12), с. 37.
1401. *Шипинова С. И.* Опыт применения хищных грибов в борьбе с галловой нематодой. *Труды 5-го Всесоюзного совещания фитогельминтологов. Самарканд*, 1962, с. 348—352.

1402. *Шипинова С. И., Трескова В. С.* Опыт борьбы с мелойдогинозом многолетних древесных культур. Труды 5-го Всесоюзного совещания фитогельминтологов. Самарканд, 1962, с. 353—357.
1403. *Скарбилович Т. С.* К перестройке систематики нематод семейства Anguillulidae Vaylis and Daubney, 1926. Докл. АН СССР, 1947, 58, с. 307—308.
1404. — К познанию фауны нематод клевера. Тезисы докладов ВОГ АН СССР, 1957, ч. II, с. 68—69.
1405. —, 1959. On the structure of systematics of nematode orders Tylenchida Thorne, 1949. Acta Parasit. Polonica 7, 117—132
1406. —, Свекловичная нематода и меры борьбы с ней. Труды ВИГИС, 1960, 8, с. 7—214.
1407. —, Влияние гамма-лучей Co-60 и высоковольтных импульсов электрического тока на галловую нематоду. Труды ВИГИС, 1960, 8, с. 231—246.
1408. *Slootweg, A. F. G.*: 1956. Rootrot of bulbous caused by *Pratylenchus* and *Hoplolaimus* spp. Nematologica 1, 187—189
1409. —, 1960. Ziekten van bloembollen veroorzaakt door Aphelenchoidessorten. Tijdschr. PIZiekten 66, 126
1410. —, 1961. Enkele onderzoekingen over het tulpestengelaatje. Tijdschr.. PIZiekten 67, 60
1411. *Шмалько В. Ф.* Кактусовая нематода — *Heterodera cacti* Filipjev et Schuurmans-Stekhoven, 1941. Труды ГЕЛАН, 1959, IX, с. 389—390.
1412. *Smart, G. C. u. Darling, H. M.*: 1963. Pathogenic variation and nutritional requirements of *Ditylenchus destructor*. Phytopathology 53, 374—381
1413. *Smith, O. F.*: 1958. Reactions of some alfalfa varieties to the stem nematode. Phytopathology 48, 107
1414. *Sol, H. H.* 1961. The transmission of rattle virus by *Trichodorus pachydermus*. Votr. VI. Internat. Sump. i. Nematologie vom 24. 7.—28. 7. 1961 in Gënt (Belgien)
1415. *Sol, H. H. Van Heuven, J. C. u. Seinhorst, J. W.*: 1960 Transmission of rattle virus and *Atropa belladonna* mosaic virus by nematodes. Tijdschr. PIZiekten 66, 228—231
1416. *Sol, H. H. u. Steinhorst, J. W.*: 1961. The transmission of rattle virus by *Trichodorus pachydermus*. Tijdschr. PIZiekten 67, 307—311
1417. *Сопрунов Ф. Ф.* Хищные грибы — гифомицеты и их применение в борьбе с патогенными нематодами. Ашхабад, изд-во АН Туркменской ССР, 1958, 366 с.
1418. *Сопрунов Ф. Ф., Сопрунова Н. Я.* Применение хищных почвенных грибов из рода *Didymocephala* gen. nov. для борьбы с патогенными нематодами. В кн. «Нематодные болезни растений». (Ред. Горленко М. В. и Свешникова Н. М.) М., 1954, с. 27—38.
1419. *Southey, J. F.*: 1957. Observations on *Heterodera cacti* Filipjev et Sch. Stekhoven and *Meloidogyne* spp. on imported cactus plants with a list of new host records. Nematologica 2, 1—6
1420. —, 1959. Some records of root lesion eelworms, *Pratylenchus* spp., in England. Plant Path. 8, 130—132
1421. —, 1965. Potato root eelworm. in: «Plant Nematology» (Ed. J. F. Southey). Minist. Agric., Techn. Bull. No 7, London, 2, Aufl., 171—188
1422. —, 1965. Physical methods of control. in: «Plant Nematology» (Ed. J. F. Southey). Minist. Agric., Techn. Bull. No 7, London, 2, Aufl., 248—261
1423. *Southey, J. F. u. Jones, A. G.*: 1963. Hot-water treatment of onion sets. Exper. Horticult. 9, 57—63
1424. *Spears, J. F.*: 1959. The nematode problem. Agric. Chemicals 14, Nr. 1, 39, 41, 111, Nr. 2, 36—38
1425. —, 1964. Nematode control and regulatory programs of the U. S. Department of Agriculture. Nematologica 10, 66—67 (Abstr.)
1426. *Sprau, F.*: 1959. Bemerkenswerte Schäden an verschiedenen Pflanzenarten, wahrscheinlich verursacht durch den freilebenden Nematoden *Longidorus maximus* (Bütschli, 1874), Thorne & Swanger, 1936. Pflanzenschutz 11, 27—30

1427. *Sprau, F.*: 1960. Über ein vermutlich pflanzenschädigendes Auftreten eines freilebenden Nematoden, *Longidorus maximus* (Bütschli) an einer Reihe von Kulturpflanzen. *Nematologica* (Suppl. II), 49—55
1428. —, 1960. Einige Bemerkungen über *Ditylenchus destructor* Thorne, den Erreger der Älchenkrätze an Kartoffeln und sein verstärktes Auftreten in den Jahren 1959 und 1960. *Pflanzenschutz* 12, 151—153
1429. —, 1964. Erfahrungen mit der chemischen Bekämpfung des Kartoffelnematoden (*Heterodera rostochiensis* Woll.) in Bayern. *Mitt. BBA Land- u. Forstw.*, H. 111, 55—61
1430. —, 1966. Über das Vorkommen wirtschaftlich wichtiger Nematoden in Bayern. *Gesunde Pfl.* 18, 86—92
1431. —, 1967. Das Verhalten von Zysten des Kartoffelnematoden in Kläranlagen. *Mitt. BBA Land- u. Forstw.*, H. 121, 39—44
1432. *Staar, G.*: 1959. Über einige Ergebnisse aus reizphysiologischen Versuchen an *Heterodera rostochiensis*. *Tagungsber. der DAL zu Berlin*, Nr. 20, 49—52
1433. *Stahl, M.*: 1960. Auftreten einiger seltener Krankheiten im Gemüsebau im Jahre 1960. *Gesunde Pfl.* 12, 224—230
1434. *Stanford, E. H., Goplen, B. P. u. Allen, M. W.*: 1958. Sources of resistance in alfalfa to the Northern root-knot nematode, *Meloidogyne hapla* Phytopathology 48, 347—349
1435. *Staniland, L. N.*: 1950. Experiments on the control of chrysanthemum eelworm (*Aphelenchoides ritzemabosi* Schwartz) by hot water treatment. *Ann. appl. Biol.* 37, 11—18
1436. —, 1959. The principles of the hot water treatment of plants. in: «Plant Nematology», *Techn. Bull. Minist. Agric.* 7, 147—156
1437. *Stark, C.*: 1963. Bodenentseuchung mit Methylbromid. *Gartenwelt* 63, 180—181
1438. *Stein, W.*: 1963. Untersuchungen über den Befall von Möhren durch *Meloidogyne hapla* Chitwood in zwei aufeinanderfolgenden Anbaujahren. *Z. Pflanzenkrankh.* 70, 217—224
1439. —, 1965. Untersuchungen über die Ausbreitung von *Meloidogyne hapla* Chitwood unter Freilandbedingungen. *Nematologica* 11, 291—296
1440. —, 1966. Untersuchungen zur Vertikalwanderung von *Meloidogyne hapla*. *Mitt. BBA Land- und Forstw.*, H. 121, 93—96
1441. *Steinbuch, J. G.*, 1799. Das Grasälchen, *Vibrio agrostis*. *Naturforscher Halle* 28, 233 bis 259
1442. *Steiner, G.*: 1927. *Tylenchus pratensis* and various other nemas attacking plants. *J. Agr. Res.* 35, 961—981
1443. —, 1932. The successful transfer of *Aphelenchoides ritzemabosi* from chrysanthemum to strawberry plants. *J. Parasit* 17, 90
1444. —, 1934. Gooseberry plants and lilies attacked by the strawberry nematode, *Aphelenchoides fragariae* (Anguilluliniidae). *Proc. helminth. Soc. Wash.* 1, 58—59
1445. —, 1936. The status of the nematode *Aphelenchus avenae* Bastian, 1865, as a plant parasite. *Phytopathology* 26, 294—295
1446. —, 1937. *Opuscula miscellanea nematologica*, V. *Proc. helminth. Soc. Wash.* 4, 33—38
1447. —, 1941. Nematodes parasitic on and associated with roots of marigolds (*Tagetes hybrids*). *Proc. Biol. Soc. Wash.* 54, 31—34
1448. —, 1945. *Helicotylenchus*, a new genus of plant parasitic nematodes and its relationship to *Rotylenchus* Filipjev. *Proc. helminth. Soc. Wash.* 12, 34—38
1449. —, 1949. Aims and problems of soil fumigation. *Down to Earth*, 1—3
1450. —, 1949. Nematodes that attack boxwood and their control. *Natl. Shade Tree Conf. Proc.* 108—118
1451. —, 1949. Plant nematodes the grower should know. *Soil. Sci. Soc. Fla. Proc.* 43, 72—117
1452. *Steiner, G. u. Bührer, E. M.*: 1932. New hosts of plant-parasitic nemas. *Pl. Dis. Repr.* 16, 54—55
1453. *Stelter, H.*: 1957. Untersuchungen über den Kartoffelnematoden (*Heterodera rostochiensis* Wollenweber). 3. *Mitt. Neue Wirtspflanzen des Kartoffelnematoden. Parasitica* 13, 87—93



1454. *Stelter, H.*: 1958. Untersuchungen über den Kartoffelnematoden (*Heterodera rostochiensis* Wollenweber). IV. Der Einfluß von Mais (*Zea mays*) auf den Kartoffelnematoden. Nbl. Dtsch. Pflanzenschutzd. (Berlin) NF 12, 133—135
1455. —, 1960. Neue Fundorte von *Heterodera galeopsidis* Goffart in Deutschland. Die Naturwissenschaften 47, 166
1456. —, 1961. Zur biologischen Spezialisierung des Kartoffelnematoden in Ost-Deutschland. Eur. Potato J. 4, 253—259
1457. —, 1963. Die Vermehrung der Rasse B des Kartoffelnematoden, *Heterodera rostochiensis* Woll., an der A-anfälligen Sorte Aquila und der A-resistenten Sorte Spekula. Nematologica 9, 237—240
1458. —, 1963. Weitere Beobachtungen über den Befall der Bastarde von C. P. C. 1673 und C. P. C. 1685 durch eine Herkunft vom Typ B des Kartoffelnematoden, *Heterodera rostochiensis* Woll., Nematologica 9, 97—100
1459. —, 1964. Der Einfluß resistenter Kartoffeln in unterschiedlicher Fruchtfolgestellung auf eine Bodenverseuchung des Kartoffelnematoden, *Heterodera rostochiensis* Woll., vom Typ A. Nbl. Dtsch. Pflanzenschutzd. (Berlin) NF 18, 1—3
1460. —, 1965. Verbreitung und Bekämpfung des Kartoffelnematoden. WTF Feldwirtschaft 6, 329—332
1461. *Stelter, H.*: 1967. Biologische Grenzen der Konzentration im Kartoffelanbau unter besonderer Berücksichtigung des Einsatzes nematoden-resistenter Sorten. Sonderbeilage — «Informationen» 6/67, 40—46
1462. *Stelter, H. u. Meinel, G.*: 1962. Die Vermehrung des Kartoffelnematoden *Heterodera rostochiensis* Wollenweber bei Verwendung von Zysten verschiedenen Alters und unterschiedlicher Vorbehandlung. Nematologica 8, 59—65
1463. —, 1962. Wachstum und Entwicklung zweier Kartoffelsorten in Gefäßen mit nematodenverseuchtem Boden. Z. Pflanzenkrankh. 69, 81—89
1464. *Stelter, H. u. Möller, G.*: 1961. Untersuchungen über den Kartoffelnematoden (*Heterodera rostochiensis* Wollenweber). VIII. Die Temperaturverträglichkeit enzystierter Larven. Biol. Zbl. 80, 621—625
1465. —, 1965. Wirtspflanzen des Rübennematoden *Heterodera schachtii* Schmidt — Untersuchungen und Bemerkungen. Nbl. Dtsch. Pflanzenschutzd. (Berlin) NF 19, 8—12
1466. *Stelter, H. u. Raeuber, A.*: 1959. Untersuchungen über den Kartoffelnematoden (*Heterodera rostochiensis* Wollenweber). V. Die Veränderung einer Nematodenpopulation unter dem Einfluß widerstandsfähiger und anfälliger Kartoffel-Varietäten in einjährigen Topfversuchen. Z. Pflanzenkrankh. 66, 572—581
1467. —, 1960. Untersuchungen über den Kartoffelnematoden (*Heterodera rostochiensis* Wollenweber). VII. Weitere Untersuchungen über die Veränderung einer Nematodenpopulation unter dem Einfluß widerstandsfähiger und anfälliger Kartoffel-Varietäten in Topfversuchen. Biol. Zbl. 79, 455—463
1468. *Stelter, H. u. Rothacker, D.*: 1965. Einige Bemerkungen zu der Nematodenresistenz der Arten *S. multidissectum* Hawk., *S. kurtzianum* Bitt. et Wittm. und *S. juzepczukii* Buk. Der. Züchter. 35, 180—186
1469. *Stelter, H. & Vogel, J.*: 1961. Untersuchungen über den Kartoffelnematoden. VI. Die Beeinflussung der Bodenverseuchung und des Knollenertrages durch Sorten verschiedener Reifezeit. Z. Landw. Versuchs- u. Untersuchungswesen 7, 5—10
1470. *Stemerding, S.*: 1960. The influence of different rotations on a population of pea cyst eelworm, *Heterodera göttingiana* Liebscher. Nematologica, Suppl. II, 97—100
1471. —, 1963. Een mixer-wattenfiltermethode om vrijbeweeglijke endoparasitaire nematoden uit wortels te verzamelen. Versl. PIziekt. Dienst No 141, 170—175
1472. *Studel, W.*: 1967. Auftreten und Schadwirkung von *Heterodera schachtii* im Rheinischen Zuckerrübenbau. Mitt. BBA Land- u. Forstw., H. 121, 45—49
1473. *Studel, W. & Thielemann, R.*: 1967. Zur Frage der Wirkung eines Carbamoyloximgranulates auf die Vermehrung des Rübennematoden (*Heterodera*

- schachtii Schmidt) und den Ertrag von Zuckerrüben. Zusammenf., IX. Internat. Nematol. Symp., Warszawa, 133—134
1474. *Stewart, F. H.*: 1921. The anatomy and biology of the parasitic aphelenchi. *Parasitology* 13, 160—179
1475. *Stewart, R. N. & Schindler, A. F.*: 1956. The effect of some ectoparasitic and endoparasitic nematodes on the expression of bacterial wilt in carnations. *Phytopathology* 46, 219—222
1476. *Stoen, M.*: 1956. Utbredelse og skade av kloveral (*Ditylenchus dipsaci* [Kühn] Filipjev) på rodklover. *Norweg. Pl. Prot. Inst. Bull. No. 12*
1477. —, 1959. Jordbaeral (*Aphelenchoides* spp.). *Frukt og Baer*, 19—24
1478. *Стоянов Д.* Некоторые итоги изучения фитонематод в Болгарии. Труды 5-го Всесоюзного совещания фитогельминтологов. Самарканд, 1962, с. 269—284.
1479. —, 1965. Novi gostopriemnici na stublenata nematoda u nas. *Rast. Zast., So-fija* 13, 18—21
1480. *Stokes, D. E.*: 1966. Effects of *Aphelenchoides fragariae* on birds-nest fern and azaleas. *Proc. Fla. St. horticult. Soc.* 79, 436—438
1481. —, 1967. Newly reported fern hosts of *Aphelenchoides fragariae* in Florida. *Pl. Dis. Repr.* 51, 508
1482. *Stokes, D. E. & Langdon, K. R.*: 1966. A grass host plant of the citrus nematode, *Tylenchulus semipenetrans*, and other associated plants. *Pl. Dis. Repr.* 50, 522—525
1483. *Stone, L. E. W.*: 1964. The chemical control of potato root eelworm. *Nematologica* 10, 67
1484. *Strich-Harari, D. & Minz, G.*: 1961. A strain of *Meloidogyne javanica* attacking strawberries. *Israel J. agric. Res.* 11, 75—77
1485. *Strubell, A.*: 1888. Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung des Rübennematoden *Heterodera schachtii* Schmidt. *Bibliotheca Zoolog.* 2, 1—52
1486. *Strümpel, H.*: 1967. Beobachtungen zur Lebensweise von *Aphelenchoides fragariae* in Lorraine-Begonien. *Nematologica* 13, 67—72
1487. *Sturhan, D.*: 1960. Der Möhrennematode, *Heterodera carotae*, in Deutschland. *Z. Pflanzenkrankh.* 67, 534—544
1488. —, 1960. Das Kohlzystenälchen (*Heterodera cruciferae* Franklin) in Bayern. *Pflanzenschutz* 12, 142—144
1489. —, 1960. Einige bemerkenswerte Vorkommen des Stengelälchens, *Ditylenchus dipsaci* (Kühn) in Bayern. *Pflanzenschutz* 12, 171—172
1490. —, 1962. Über neue Wirtspflanzen der Blattälchen *Aphelenchoides fragariae* und *A. ritzemabosi*, mit Bemerkungen zu den Wirtspflanzenkreisen beider Nematodenarten. *Anz. Schädlingskunde* 35, 65—67
1491. —, 1963. Beitrag zur Systematik der Gattung *Xiphinema* Cobb, 1913. *Nematologica* 9, 205—214
1492. —, 1963. Beitrag zur Systematik der Gattung *Longidorus*. *Nematologica* 9.
1493. —, 1963. Der pflanzenparasitische Nematode *Longidorus maximus*, seine Biologie und Ökologie, mit Untersuchungen an *L. elongatus* und *Xiphinema diversicaudatum*. *Z. angew. Zool.* 50, 129—193
1494. —, 1964. Zur Frage der Bekämpfung von *Longidorus maximus* (Bütschli). *Mitt. BBA Land- u. Forstw., H.*, 111, 106—112
1495. —, 1964. Der Nematode *Longidorus maximus* als Schädling in Rebschulen. *Weinberg und Keller* 11, 293—300
1496. —, 1964. Kreuzungsversuche mit biologischen Rassen des Stengelälchens (*Ditylenchus dipsaci*). *Nematologica* 10, 328—334
1497. —, 1965. Vergleichende Wirtspflanzenuntersuchungen am Stengelälchen (*Ditylenchus dipsaci*) aus Rüben verschiedener Herkunft. *Meded. Landbouwhogeschool Gent* 30, 1468—1474
1498. —, 1965. Zum Problem der biologischen Rassen bei *Ditylenchus dipsaci* unter besonderer Berücksichtigung des «Rübenköpfälchens». *Mitt. BBA Land- u. Forstw., H.* 115, 191—193
1499. —, 1966. Wirtspflanzenuntersuchungen an Bastardpopulationen von *Ditylenchus dipsaci*-Rassen. *Z. Pflanzenkrankh.* 73, 168—174

1500. *Sturhan, D.*: 1966. Vorkommen virusübertragender Nematoden in Bayern. *Gesunde Pfl.* 18, 93—96
1501. —, 1966. Rassen bei phytoparasitären Nematoden. *Mitt. BBA Land- u. Forstw.*, H. 118, 40—53
1502. —, 1966. Über Verbreitung Pathogenität und Taxonomie der Nematodengattung *Tylenchorhynchus*. *Mitt. BBA Land- u. Forstw.*, H. 118, 82—99
1503. —, 1967. Vorkommen von *Trichodorus*-Arten in Westdeutschland. *Mitt. BBA Land- u. Forstw.*, H. 121, 146—151
1504. *Sturhan, D. & Friedman, W.*: 1965. *Ditylenchus convallariae* n. sp. (Nematoda: Tylenchida). *Nematologica* 11, 219—223
1505. *Sturhan, D. & von Krosigk, Ch.*: 1960. Nematoden an Erdbeeren in Bayern. *Pflanzenschutz* 12, 78—80
1506. *Sturhan, D. & Weischer, B.*: 1964. *Longidorus vineacola* n. sp. (Nematoda: Dorylaimidae). *Nematologica* 10, 335—341
1507. *Судакова И. М., Глизиенков Н. А.* Опыт прогноза вредоносности *Aphelenchoides besseyi* Christie, 1942 в районах рисосеяния СССР. В сб. «Нематодные болезни сельскохозяйственных растений» (Ред. Свешникова Н. М.), М., «Колос», с. 158—164.
1508. *Suit, R. F. & Feldman, A. W.*: 1961. Treatment of citrus trees with *Cynem* for control of *Radopholus similis*. *Pl. Dis. Repr.* 45, 782—786
1509. *Sutherland, J. R.*: 1967. Parasitism of *Tylenchus emarginatus* on conifer seedling roots and some observations on the biology of the nematode. *Nematologica* 13, 191—196
1510. *Sutherland, J. R. & Adams, R. E.*: 1964. The parasitism of red pine and other forest nursery crops by *Tylenchorhynchus claytoni* Steiner. *Nematologica* 10, 637—643
1511. *Свешникова Н. М.* Нематодная болезнь чеснока и меры борьбы с ней. В кн. «Нематодные болезни растений» (Ред. Свешникова Н. М. и Горленко М. В.), М., 1954, с. 83—88.
1512. *Свешникова Н. М.* 1954. A review of the study of nematodes in the families Heteroderidae and Tylenchidae, causing crop diseases in the USSR. *Nematologica* 1, 151—158
1513. *Свешникова Н. М.* Методы борьбы с галловой нематодой в условиях орошаемого земледелия и в теплицах. *Труды ВИЗР*, 1961, 16, с. 4—34.
1514. *Свешникова Н. М.* Комплексный почвенный фумигант карбатион. *Защита растений от вредителей и болезней*, 1965, 10 (1), с. 30—31.
1515. *Свешникова Н. М.* Нематодиды. Основные итоги испытаний пестицидов в 1963 г. *Бюлл. № 5*, 1965, с. 131—143.
1516. *Свешникова Н. М.* Методы борьбы с нематодами в поливных условиях и теплицах. В сб. «Нематодные болезни сельскохозяйственных растений». (Ред. Свешникова Н. М.) М., «Колос», 1967, с. 9—25.
1517. *Свешникова Н. М., Кириллова А. Д., Круглякова К. Е.* Влияние пропилгаллата на образование галлов нематоды *Meloidogyne incognita*. *Труды ВИЗР*, 1965, вып. 24, с. 66—68.
1518. *Swarup, G., Prasad, S. K. & Raski, D. J.*: 1964. Some Heterodera species from India. *Pl. Dis. Repr.* 48, 235
1519. *Swarup, G., Sethi, C. L. & Gill, J. S.*: 1964. Some records of plant parasitic nematodes in India. *Curr. Sci.* 33, 593
1520. *Sykes, G. B. & Winfield, A. L.*, 1967. Studies on brassica cyst nematode *Heterodera cruciferae*. *Nematologica* 12 (1966), 530—538
1521. *Szczygiel, A.*: 1963. Występowania i szkodliwość megorka truskawkowca (*Aphelenchoides fragariae*) oraz wegorka chryzantemowca (*A. ritzemabosi*) na truskawkach w południowej Polsce. *Biul. Inst. Ochr. Roslin Poznan* 21, 109—116
1522. —, 1964. Population dynamics of some plant parasitic nematodes associated with strawberries. *Nematologica* 10, 74—75
1523. —, 1966. Studies on the fauna and population dynamics of nematodes occurring on strawberry plantations. *Ekologia Polska — Seria A*, Tom XIV, Nr. 34, 651—709
1524. *Tarjan, A. C.*: 1950. Investigations of meadow nematodes attacking boxwood,

- and the therapeutic value of sodium selenate as a control. *Phytopathology* 40, 1111—1124
1525. *Tarjan, A. C.*: 1952. The nematode genus *Hemicyclophora* de Man, 1921 (Criconeematidae) with a description of a new plant-parasitic species. *Proc. helminth. Soc. Wash.* 19, 65—77
1526. —, 1955. Use of 3-p-chlorophenyl-5-methyl rhodanine as a soil amendment for nematode-infected strawberries. *Pl. Dis. Repr.* 39, 812—814
1527. —, 1960. Check list of plant and soil nematodes, Gainesville, Univ. Florida Press, 200 S.
1528. —, 1964. A compendium of the genus *Tylenchorhynchus* (Tylenchidae: Nematoda). *Proc. helminth. Soc. Wash.* 31, 270—280
1529. —, 1964. Plant parasitic nematodes in the United Arab Republic. *Pl. Prot. Bull. FAO* 12, 1—8
1530. —, 1964. Two new American dagger nematodes (*Xiphinema*: Dorylaimidae) associated with citrus, with comments on the variability of *X. bakeri* Williams, 1961. *Proc. helminth. Soc. Wash.* 31, 65—76
1531. —, 1966. A compendium of the genus *Criconeematodes* (Criconeematidae: Nematoda). *Proc. helminth. Soc. Wash.* 33, 109—125
1532. *Tarjan, A. C. & Sasser, J. N.*: 1953. Observations on *Heterodera weissii* Steiner, 1949 (Heteroderidae: Nematoda). *Proc. helminth. Soc. Wash.* 20, 62—64
1533. *Taylor, A. L.*: 1936. The genera and species of the Criconeematidae, a subfamily of the Anguilluliniidae (Nematoda). *Trans. Amer. Microscop. Soc.* 55, 391—421
1534. —, 1959. Progress in chemical control of nematodes. in: «Plant pathology — Problems and Progress 1908—1958», Madison, Wisconsin, 384—394
1535. —, 1961. The effect of nematocides on crop yields in the United States. *Vortr. VI. Internat. Symp. Nematol.*, 24. 7. — 28. 7. 1961 in Gent (Belgien)
1536. —, 1962. The effect of nematocides in crop yields in the United States. (Abstr.). *Nematologica* 7, 16—17
1537. *Taylor, A. L. & Chitwood, B. G.*: 1951. Root-knot susceptibility of *Lycopersicon peruvianum*. *Pl. Dis. Repr.* 35, 97
1538. *Taylor, A. L., Dropkin, V. H. & Martin, G. C.*: 1955. Perineal patterns of the root knot nematodes. *Phytopathology* 45, 26—34
1539. *Taylor, A. L. & McBeth, C. W.*: 1940. Preliminary tests of methyl bromid as a nematocide. *Proc. helminth. Soc. Wash.* 7, 94—96
1540. *Taylor, A. M.*: 1917. Black currant eelworm. *J. agric. Sci.* 8, 247—275
1541. *Taylor, C. E.*: 1962. Transmission of raspberry ringspot virus by *Longidorus elongatus* (de Man) (Nematoda: Dorylaimoidea). *Virology* 17, 493—494
1542. *Taylor, C. E. & Raski, D. J.*: 1964. On the transmission of grape fanleaf by *Xiphinema index*. *Nematologica* 10, 489—495
1543. *Taylor, C. E. & Murant, A. F.*: 1967. Nematicidal activity of aqueous extracts from raspberry canes and roots. *Nematologica* 12 (1966), 488—494
1544. *Taylor, D. P. & Jenkins, W. R.*: 1957. Variation within the nematode genus *Pratylenchus* with the descriptions of *P. hexincisus* n. sp. and *P. subpenetrans* n. sp. *Nematologica* 2, 159—174
1545. *Taylor, D. P. & Wyllie, T. D.*: 1959. Interrelationship of root-knot nematodes and *Rhizoctonia solani* on soybean emergence. *Phytopathology* 49, 552
1546. *Teliz, D., Grogan, R. G. & Lownsbery, B. F.*: 1966. Transmission of tomato ringspot, peach yellow bud mosaic, and grape yellow vein viruses by *Xiphinema americanum*. *Phytopathology* 56, 658—663
1547. *Терентьева Т. Г.* О видах галловых нематод в закрытом грунте Ленинграда. Труды 5-го Всесоюзного совещания фитогельминтологов, Самарканд, 1962, с. 285—298.
1548. *Терентьева Т. Г.* Опыт применения методов вариационной статистики для таксономических признаков видов рода *Meloidogyne*. В сб. «Нематодные болезни сельскохозяйственных растений» (Ред. Свешникова Н. М.) М., «Колос», 1967, с. 223—227.
1549. *Thill, H.*: 1956. Die Bekämpfung der Umfällerkkrankheit des Tabaks mit «E 605». *Höfchen-Briefe* 9, 112—116

1550. *Thomas, E. E.*: 1913. A preliminary report of a nematode observed on citrus roots and its possible relation with the mottled appearance of citrus trees. *California. Agric. Exp. Stat. Circ.* 85, 1—14
1551. *Thomas, E.*: 1966. Beobachtungen über die Entwicklung einer Verseuchung mit Wurzelgallenälchen (*Meloidogyne* sp.) im Gewächshaus vor und nach einer Bodendämpfung. *Gesunde Pfl.* 18, 253—255
1552. *Thomason, I. J., & Garber, D. C. & Garber, M. J.*: 1959. The relationships of the root-knot nematode *Meloidogyne javanica*, to *Fusarium* wilt in cowpea. *Phytopathology* 49, 602—606
1553. *Thomason I. J., & Fife, D.*: 1962. The effect of temperature on development and survival of *Heterodera schachtii* Schm. *Nematologica* 7, 139—145
1554. *Thomason, I. J. & Lear, B.*: 1961. Rate of reproduction of *Meloidogyne* spp., as influenced by soil temperature. *Phytopathology* 51, 520
1555. *Thomason, I. J. & Sher, S. A.*: 1957. Influence of the stubby root nematode on growth of alfalfa. *Phytopathology* 47, 159—161
1556. *Thorne, G.*: 1928. Nematodes inhabiting the cysts of the sugarbeet nematode, *Heterodera schachtii* Schmidt. *J. Agric. Res.* 37, 571—575
1557. —, 1928. *Heterodera punctata* n. sp., a nematode parasitic on wheat roots from Saskatchewan. *Sci. Agr.* 8, 707—710
1558. —, 1939. A monograph of the nematodes of the superfamily Dorylaimoidea. *Capita Zoologica* 8, 1—190
1559. —, 1940. *Duboscquia penetrans* n. sp. (Saprozoa, Microsporidia, Nosematidae), a parasite of the nematode *Pratylenchus pratensis* (de Man). *Proc. helminth. Soc. Wash.* 7, 51—53
1560. —, 1945. *Ditylenchus destructor* n. sp., the potato root nematode, and *Ditylenchus dipsaci* (Kühn) Filipjev, 1936, the teasel nematode. *Proc. helminth. Soc. Wash.* 12, 27—33
1561. —, 1949. On the classification of the Tylenchida, new order (Nematoda: Phasmidia). *Proc. helminth. Soc. Wash.* 16, 37—73
1562. —, 1955. Fifteen new species of the genus *Hemicycliophora* with an emended description of *H. typica* de Man (Tylenchida, Criconematidae) *Proc. helminth. Soc. Wash.* 22, 1—16
1563. —, 1961. Principles of Nematology. New York, Toronto, London, McGraw Hill Book Company, Inc., 553 S.
1564. *Thorne, G. & Allen, M. W.*: 1944. *Nacobbus dorsalis* nov. gen. nov. spec. (Nematoda: Tylenchidae) producing galls on the roots of alfalfa, *Erodium cicutarium* (L.) L'Hér. *Proc. helminth. Soc. Wash.* 11, 27—31
1565. —, 1950. *Paratylenchus hamatus* n. sp. and *Xiphinema index* n. sp., two nematodes associated with fig roots, with a note on *Paratylenchus anceps* Cobb. *Proc. helminth. Soc. Wash.* 17, 16—35
1566. —, 1959. Variation in nematodes. in: «Plant Pathology — Problems and Progress 1908—1958», Madison, Wisconsin, 412—418
1567. *Thorne, G. & Schuster, M. L.*: 1956. *Nacobbus batatififormis* n. sp. (Nematoda, Tylenchidae), producing galls on the roots of sugar beets and other plants. *Pros. helminthol. Soc. Wash.* 23, 128—134
1568. *Thorne, G. & Swanger, H. H.*: 1936. A monograph of the nematode genera *Dorylaimus* Dujardin, *Aporcelaimus* n. g., *Dorylaimoides* n. g., and *Pungen-tus* n. g. *Capita Zool.* 6 (4), 1—223
1569. *Тихонова Л. В.* К изучению цитрусовой нематоды в условиях Узбекистана. В кн. «Паразитические круглые черви — нематоды сельскохозяйственных культур Узбекистана». Ташкент, изд-во АН Узбекской ССР, 1957, с. 101—131.
1570. *Тихонова Л. В.* Опасные паразиты. *Защита растений*, 1966, 11 (6), с. 18—19.
1571. *Tobar Jiménez, A.*: 1962. La *Heterodera goettingiana* Liebscher, 1892, parasito de las habas (*Vicia faba* L.) granadinas. *Revta Ibér. Parasit.* 22, 232—328
1572. —, 1963. *Pratylenchoides guevarai* n. sp., nuevo nematode tylenchido, relacionado con el ciprés (*Cupressus sempervirens* L.). *Revta Ibér. Parasit.* 23, 27—36
1573. —, 1963. Contribucion al conocimiento de la *Heterodera fici* Kirjanova, 1954

- (Heteroderidae: Nematoda) y su diferenciación morfológica de la *H. humuli* Filipjev, 1934. *Revta Iber. Parasit.* 23, 341—345
1574. *Townshend, J. L.*: 1963. The pathogenicity of *Pratylenchus penetrans* to celery. *Canad. J. Plant Sci.* 43, 70—74
1575. —, 1963. The pathogenicity of *Pratylenchus penetrans* to strawberry. *Canad. J. Plant Sci.* 43, 75—78
1576. *Toxopeus, H. J.*: 1956. Some remarks on the development of new biotypes in *Heterodera rostochiensis* that might attack potato-clones. *Nematologica* 1.
1577. *Toxopeus, H. J.* & *Huijsman, C. A.*: 1952. Genotypical background of resistance to *Heterodera rostochiensis* in *Solanum tuberosum* var. *andigenum*. *Nature (Lond.)* 170, 1016—1017
1578. *Tracey, M. V.*: 1958. Cellulase and Chitinase in plant nematodes. *Nematologica* 3, 179—183
1579. *Трескова В. С.* Микроэлементы и нематостатические вещества в борьбе с галловой нематодой. *Защита растений от вредителей и болезней*, 1959, 4, № 5, 26—27
1580. *Трескова В. С.* Роль микроэлементов и нематостатических веществ в понижении вредоносности галловой нематоды. Труды 5-го Всесоюзного совещания фитогельминтологов, Самарканд, 1962, с. 299—311.
1581. *Treub, M.*: 1885. Onderzoekingen over Sereh-Ziek Suikerriet gedaan in s'lands Plantentuin te Buitenzorg. *Meded. Pltuin, Batavia* 2, 1—39
1582. *Triantaphyllou, A. C.*: 1960. Sex determination in *Meloidogyne incognita* Chitwood, 1949 and intersexuality in *M. javanica* (Treub, 1885), Chitwood, 1949. *Ann. Inst. Phytopath. Benaki, N. S.* 3, 12—31.
1583. —, 1963. Polyploidy and parthenogenesis in the root-knot nematode *Meloidogyne arenaria*. *J. Morph.* 113, 489—500
1584. *Triantaphyllou, A. C.* & *Hirschmann, H.*: 1959. Development and sex determination in *Meloidogyne incognita* and intersexuality in *M. javanica*. *Phytopathology* 49, 552—553
1585. —, 1960. Post-infection development of *Meloidogyne incognita* Chitwood, 1949 (Nematoda: Heteroderidae). *Ann. Inst. Phytopath. Benaki, N. S.* 3, 3—11
1586. —, 1964. Reproduction in plant and soil nematodes. *Ann. Rev. Phytopath.* 2, 57—80
1587. *Triantaphyllou, A. C.* & *Sasser, J. N.*: 1960. Variation in perineal patterns and host specificity of *Meloidogyne incognita*. *Phytopathology* 50, 724—735
1588. *Triffitt, M. J.*: 1930. Observations on the life-cycle of *Heterodera schachtii*. *J. Helminth.* 8, 185—196
1589. —, 1932. Preliminary note on the use of root excretions as a method of controlling the nematode *Heterodera schachtii*. *J. Helminth.* 10, 181—182
1590. —, 1934. Experiments with the root excretions of grasses as possible means of eliminating *Heterodera schachtii* from infected soil. *J. Helminth.* 12, 1—12
1591. *Trudgill, D. L.*: 1967. The effect of environment on sex determination in *Heterodera rostochiensis*. *Nematologica* 13, 263—272
1592. *Тулаганов А. Т.* Нематоды сельскохозяйственных культур Узбекистана и борьба с ними. Ташкент, изд-во СамГУ, 1958, 136 с.
1593. *Тулаганов А. Т.* Нематоды сельскохозяйственных культур Узбекистана и борьба с ними. (Нематоды диких и сорных растений Кара-Калпакской АССР.). Самарканд, изд-во СамГУ, 1960, 72 с.
1594. *Турлыгина Е. С.* Новый метод борьбы с галловой нематодой. *Природа*, 1958, 47, с. 95—96.
1595. *Турлыгина Е. С.* К биохимической характеристике растений, пораженных фитогельминтами. *Гельминтология*, 1960, II (3—4), с. 177—188.
1596. *Турлыгина Е. С.* Влияние растений-хозяев на размножение галловой нематоды. В сб. «Вопросы фитогельминтологии» (Ред. Скрыбин К. И. и Турлыгина Е. С.) М., 1961, с. 175—188.
1597. *Турлыгина Е. С.*, Воздействие аммиачной селитры на половую продуктивность самок галловой нематоды — *Meloidogyne incognita*. Труды ГЕЛАН, 1962, 12, с. 278—283.
1598. *Турлыгина Е. С.* Роль фитонематод в инокуляции микозных инфекций. *Гельминтология*, 1962/63, IV (1—4), с. 513—518.

1599. *Турлыгина Е. С.* Изменение минерального состава растений при некоторых нематодозах. Труды ГЕЛАН, 1964, 14, с. 243—245.
1600. *Turner, N. J. & Corden, M. E.*: 1963. Decomposition of sodium N-methyl dithiocarbamate in soil. *Phytopathology* 53, 1388—1394
1601. *Tyler, J.*: 1933. Reproduction without males in aseptic root cultures of the root-knot nematode. *Hilgardia* 7, 373—388
1602. —, 1933. Development of the root-knot nematode as effected by temperature. *Hilgardia* 7, 392—415
1603. —, 1938. Egg-output of the root-knot nematode. *Proc. helminth. Soc. Wash.* 5, 49—54
1604. *Uhlenbroek, J. H. & Bijloo, J. D.*: 1959. Isolation and structure of a nematocidal principle occurring in *Tagetes* roots. *Verh. IV. Intern. Pflanzenschutz-Kongr. Hamburg, Sept. 1957 (Braunschweig 1959)*, Bd. 1, 579—581
1605. *Устинов А. А.* Новое в изучении галловой нематоды *Heterodera marioni* (Cornu, 1879) Goodey. Труды Зоол. инст. АН СССР, 1951, IX, с. 405—459.
1606. *Устинов А. А.* Галловая нематода. Харьков, 1959, изд-во Харьковского университета, 293 с.
1607. *Устинов А. А., Терещенко Е. Ф.* Стеблевая нематода картофеля. *Защита растений от вредителей и болезней*, 1959, 4 (6), с. 29—31.
1608. *Устинов А. А., Зиновьев В. Г.* Нематодные болезни клевера. *Защита растений от вредителей и болезней*, 1960, 5 (8), с. 54—55.
1609. *Устинов А. А., Зиновьев В. Г.* Источники заражения растений нематодами. *Защита растений*, 1967, 12 (1), с. 27—28.
1610. *Узлова С. В.* Физические и химические методы борьбы с галловой нематодой в теплицах. В сб. «Нематодные болезни сельскохозяйственных растений» (Ред. Свешникова Н. М.). М., «Колос», 1967, с. 80—85.
1611. *Vassalo, M.*: 1965. The nematocidal power of ammonia. *Summ. VIII. Internat. Nematol. Symp.* Antibes, 46
1612. *Vasudeva, R. S. & Hingorani, M. K.*: 1952. Bacterial disease of wheat caused by *Corynebacterium tritici* (Hutchinson) Bergey et al. *Phytopathology* 42, 291—293
1613. *Videgard, D.*: 1967. Nomenclature of pathogenetical specialisation within species of plant parasitic nematodes. *Diskussionsvorlage IX. Internat. Nematol. Symp.*, Warszawa
1614. *Viglierchio, D. B. & Yu. P. K.*: 1965. Plant parasitic nematodes: A new mechanism for injury of hosts. *Science, Wash.* 147, 1301—1303
1615. *Voigt, W.*: 1894. Neue Varietät des Rübennematoden (*Heterodera schachtii*). *S. B. niederherrin. Ges. Nat. Heilk.* 51, 94—97
1616. *Володкович С. Д., Чекалина В. И.* Химические средства борьбы с нематодами. В сб. «Нематодные болезни сельскохозяйственных растений». (Ред. Свешникова Н. М.). М., «Колос», 1967, с. 200—208.
1617. *Vuittenez, A.*: 1962. Nématodes vecteurs de virus et le problème de la dégénérescence infectieuse de la vigne. in: «Les Nématodes», Paris, 55—77
1618. *Wagner, F.*: 1952. Über Auftreten und Bekämpfung des Haferälchens (*Heterodera avenae*). *Pflanzenschutz.* 4, 83—85
1619. —, 1960. Ergebnisse von Bekämpfungsversuchen gegen das Rübenkopfälchen (*Ditylenchus dipsaci*) in den Jahren 1959 und 1960. *Pflanzenschutz* 12, 153—154
1620. *Wagner, F.*: 1967. Chemische Bekämpfung des Stockälchens an Rotklee. *Mitt. BBA Land- u. Forstw.*, H. 121, 58—61
1621. *Walker, J. T.*: 1960. The effect of hot water at different temperatures on larvae of various species of Meloidogyne. *Phytopathology* 50, 658
1622. *Walker, A. J. T. & Bentley, R. M.*: 1963. Reaction of lesion nematodes *Pratylenchus penetrans* to cycloheximide and diazomycin. *Phytopathology* 53, 352 (Abstr.)
1623. *Walkinshaw, C. H., Griffin, G. D. & Larson, R. H.*: 1961. *Trichodorus christiei* as a vector of potato corky ringspot (tobacco rattle) virus. *Phytopathology* 51, 806—808
1624. *Wallace, H. R.*: 1955. Factors influencing the emergence of larvae from cysts of the beet eelworm, *Heterodera schachtii* Schmidt. *J. Helminth.* 29, 3—16

1625. *Wallace, H. R.*: 1956. Soil aeration and the emergence of larvae from cysts of the beet eelworm, *Heterodera schachtii* Schm. Ann. appl. Biol. 44, 57—66
1626. —, 1957. The stimulatory properties of some organic substances on cysts of the beet eelworm, *Heterodera schachtii* Schmidt. Ann. appl. Biol. 45, 251—255
1627. —, 1958. Movement of eelworms. I. The influence of pore size and moisture content of the soil on the migration of larvae of the beet eelworm, *Heterodera schachtii* Schmidt. Ann. appl. Biol. 46, 74—85
1628. —, 1958. Movement of eelworms. II. A comparative study of the movement in soil of *Heterodera schachtii* Schmidt and of *Ditylenchus dipsaci* (Kühn) Filipjev. Ann. appl. Biol. 46, 86—94
1629. —, 1958. Movement of eelworms. III. The relationship between eelworm length, activity and mobility. Ann. appl. Biol. 46, 662—668
1630. —, 1959. Movement of eelworms. IV. The influence of water percolation. Ann. appl. Biol. 47, 131—139
1631. —, 1959. Movement of eelworms. V. Observations on *Aphelenchoides ritzemabosi* (Schwartz, 1911) Steiner, 1932, on florists chrysanthemums. Ann. appl. Biol. 47, 350—360
1632. —, Movement of eelworms. VI. The influence of soil type, moisture gradients and host plant roots on the migration of the potato root eelworm, *Heterodera rostochiensis* Wollenweber. Ann. appl. Biol. 48, 107—120
1633. —, 1960. Observations on the behaviour of *Aphelenchoides ritzemabosi* in chrysanthemum leaves. Nematologica 5, 315—321
1634. —, 1961. Browning of Chrysanthemum leaves infested with *Aphelenchoides ritzemabosi*. Nematologica 6, 7—16
1635. —, 1961. The nature of resistance in Chrysanthemum varieties to *Aphelenchoides ritzemabosi*. Nematologica 6, 49—58
1636. —, 1961. The orientation of *Ditylenchus dipsaci* to physical stimuli. Nematologica 6, 222—236
1637. —, 1962. Observations on the behaviour of *Ditylenchus dipsaci* in soil. Nematologica 7, 91—101
1638. —, 1963. The biology of plant parasitic nematodes. Edw. Arnold. London, 280 S.
1639. —, 1966. Factors influencing the infectivity of plant parasitic nematodes. Proc. Royal. Soc., B 164, 592—614.
1640. *Wallace H. R. u. Doncaster, C. C.*: 1964. A comparative study of the movement of some microphageous, plant-parasitic and animal-parasitic nematodes. Phytopathology 54, 313—326
1641. *Walstedt, I.*: 1936. Verschiedene Rassen bei *Heterodera schachtii* Schmidt. Züchter 8, 201—208
1642. *Walstedt, I. u. Bingejors, S.*: 1963. Breeding for nematode resistance. in: «Recent Plant Breeding Research-Svalöf 1946—1961», Uppsala, 222—232
1643. *Wardojo, S., Hijink, M. J. u. Oostenbrink, M.*: 1963. Schade bij witte klaver door inokulatie met *Heterodera trifolii*, *Meloidogyne hapla* en *Pratylenchus penetrans*. Meded. Landbouwhogeschool Gent 28, 672—678
1644. *Warren, L. E.*: 1963. Control of sugar beet nematode with 1,3-dichlorpropene in irrigation water. J. Amer. Soc. Sugar Beet Techn. 12, 348—358
1645. *Wasilewska, L.*: 1965. *Ditylenchus medicaginis* sp. n., a new parasitic nematode from Poland (Nematoda, Tylenchidae). Bull. Acad. Pol. Sci. Cl. II, Ser. Sci. Biol. XIII, No. 3, 167—170
1646. *Weber, A. P., Zwillenberg, L. O. u. van der Laan, P. A.*: 1952. A predacious amoeboid organism destroying larvae of potato root eelworm and other nematodes. Nature (Lond.) 169, 834
1647. *Webster, J. M.*: 1964. Biological races in species of plant parasitic nematodes. Parasitology 54, 8 S.
1648. —, 1964. The effect of storage conditions on the infectivity of narcissus stem eelworm. Pl. Path. 13, 151—154
1649. —, 1964. Population increase of *Ditylenchus dipsaci* (Kühn) in the narcissus and the spread of the nematode through the soil. Ann. appl. Biol. 53, 485—492



1650. Webster, J. M.: 1965. Controlled mating to produce hybrids between pathotypes of *Heterodera rostochiensis* Woll. *Nematologica* 11, 299—300
1651. —, 1967. The significance of biological races of *Ditylenchus dipsaci* and their hybrids. *Ann. appl. Biol.* 59, 77—83
1652. Weischer, B.: 1957. Neuere Gesichtspunkte zur Frage der Biologie und Ökologie der wandernden Wurzelnematoden. *Nematologica* 2 (Suppl.), 406—412
1653. —, 1957. Die Wirkung ionisierender Strahlen auf die Entwicklung von *Heterodera rostochiensis* und *H. schachtii*. *Nematologica* 2, 300—305
1654. —, 1959. Experimentelle Untersuchungen über die Wanderung von Nematoden. *Nematologica* 4, 172—186
1655. —, 1959. Eine durch Nematoden verursachte Möhrenmüdigkeit. *Verhandl. IV. Internat. Pflanzenschutz-Kongr. Hamburg 1957 (Braunschweig)* 1, 583—585
1656. —, 1960. Der Einfluß des Bodens auf die Verbreitung pflanzenparasitärer Nematoden in Rebanlagen. *Mitt. BBA Land- u. Forstw., H. 99*, 59—65
1657. —, 1960. Aktivitätszustand und Strahlenempfindlichkeit beim Kartoffelnematoden (*Heterodera rostochiensis* Woll.). *Mitt. BBA Land- u. Forstw., H. 99*, 59—65
1658. —, 1960. Untersuchungen über das Auftreten pflanzenparasitärer Nematoden an Reben. *Mitt. BBA Land- u. Forstw., H. 104*, 95—100
1659. —, 1960. Untersuchungen über das Auftreten pflanzenparasitärer Nematoden in Weinbergsböden. *Nematologica*, Suppl. 11, 29—39
1660. —, 1961. Nematoden im Weinbau. Weinberg und Keller 8, 33—49
1661. —, Pflanzenparasitäre Nematoden im Möhrenbau. *Nbl. Dtsch. Pflanzenschutzd. (Braunschweig)* 13, 134—140
1662. —, 1961. Auftreten und Bekämpfung pflanzenschädigender Nematoden im Möhrenbau. *Rhein. Monatsschr. f. Gemüse-, Obst- u. Gartenbau. Nr. 10 (Sonderdruck)*
1663. —, 1964. Über die Beziehungen zwischen Befallszahl und Schaden bei pflanzenparasitären Nematoden. *Mitt. BBA Land- u. Forstw., H. 111*, 32—42
1664. —, 1964. Nematoden als Vektoren von Pflanzenviren. *Mitt. BBA Land- u. Forstw., H. 111*, 98—105
1665. —, 1965. Neuere Beobachtungen am Rübenematoden (*Heterodera schachtii* Schm.). *Meded. Landbouwhogeschool Gent* 30, 1461—1467
1666. —, 1966. Ein Beitrag zur geographischen Verbreitung und Ökologie von Arten der Gattungen *Xiphinema* und *Longidorus*. *Mitt. BBA Land- u. Forstw., H. 118*, 100—106
1667. —, 1967. Entwicklungstendenzen in der Phytonematologie. *Mitt. BBA Land- u. Forstw., H. 121*, 12—20
1668. Welle, H. B. A. u. Bijloo J. D.: 1965. The systemic nematicidal activity of physostigmine and structural analogues. *Meded. Landbouwhogeschool Gent* 30, 1417—1428
1669. Wetzel, Th.: 1962. Zum Auftreten und zur Schädwirkung des freilebenden Nematoden *Pratylenchus neglectus* an Futtergräsern. in: «Krankheiten und Schädlinge an Futtergräsern», VEB Dtsch. Landwirtschaftsverlag Berlin, 79—84
1670. White, J. H.: 1953. Wind-borne dispersal of potato root eelworm. *Nature (Lond.)* 172, 686—687
1671. Whitehead, A. G.: 1958. *Rotylenchoides brevis* n. g., n. sp. (Rotylenchoidinae n. sub-fam.: Tylenchida). *Nematologica* 3, 327—331
1672. —, 1960. The root-knot nematodes of East Africa. I. *Meloidogyne africana* n. sp., a parasite of Arabica coffee (*Coffea arabica* L.). *Nematologica* 5, 272—278
1673. Widdowson, E.: 1958. Potato root diffusate production. *Nematologica* 3, 6—14
1674. —, 1958. The production of root diffusate by potatoes grown in water culture. *Nematologica* 3, 108—114
1675. Williams, T. D.: 1957. Development of isolated female larvae of the potato root eelworm (*Heterodera rostochiensis* Woll.). *Nature (Lond.)* 180, 1000
1676. —, 1963. The development of females of the potato root eelworm (*Heterodera rostochiensis* Woll.) on «Tuber-pieces» of susceptible and resistant potatoes. *Euphytica* 12, 277—284

1677. *Williams, T. D.*: 1965. The effect of formalin and other treatments on spring wheat and *Heterodera avenae* under field conditions. Summ. VIII. Intern. Nematol. Symp., Antibes, 47
1678. *Wilski, A.*: 1964. Fauna nicieni-parazytów roślinnych występujących w Polsce w szklarniach. Prace nauk. Inst. Ochr. Rosl. 6, 5—59
1679. *Wilski, A. u. Giebel, J.*: 1966.  $\beta$ -Glucosidase in *Heterodera rostochiensis* and its significance in resistance of potato to this nematode. *Nematologica* 12, 219—224
1680. *Wimmer, G. u. Lüdecke, K.*: 1936. Über den Einfluß von Wirtschafts- und Düngungsmaßnahmen auf den Gehalt des Bodens an Rübennematodencysten. Z. Wirtschaftsgr. Zuckerindustrie (Techn. Teil) 86, 583—659
1681. *Winchester, J. A.*: 1964. A root dip treatment for control of root knot nematodes on celery transplants. Pl. Dis. Repr. 48, 782—783
1682. *Winfield, A. L.*: 1965. Control of *Ditylenchus dipsaci* (Kühn) Filipjev on narcissi in Eastern England. Summ. VIII. Internat. Nematol. Sym. Antibes, 49
1683. *Winfield, A. L. u. Hesling, J. J.*: 1966. Increase of stem eelworms in stored narcissus bulbs. Pl. Path. 15, 153—156
1684. *Winner, C.*: 1957. Über die aktivierende Wirkung von Aminoacridinen auf *Heterodera schachtii*. *Nematologica* 2, 126—130
1685. *Winslow, R. D.*: 1954. Provisional lists of host plants of some root eelworms (*Heterodera* spp.). Ann. appl. Biol. 41, 591—605
1686. —, 1955. The effects of some leguminous crops on the soil population level of pea root eelworm. Pl. Path. 4, 86—88
1687. —, 1958. The taxonomic position of *Anguillulina obtusa* Goodey, 1932 and 1940. *Nematologica* 3, 136—139
1688. —, 1959. A note on anhydrotetrone acid as a hatching agent of the beet eelworm *Heterodera schachtii* Schm. *Nematologica* 4, 237—238
1689. —, 1960. Some aspects of the ecology of free-living and plant-parasitic nematodes. in: «Nematology» (Hrsg. Sasser u. Jenkins), Univ. North Carolina Press, 341 bis 415
1690. *Winslow, R. D. u. Williams, T. D.*: 1957. Amoeboid organisms attacking larvae of the potato root eelworm (*Heterodera rostochiensis* Woll.) in England and the beet eelworm (*Heterodera schachtii* Schmidt) in Canada. Tijdschr. PlZiekten 63, 242—243
1691. *Winstead, N. N. u. Riggs, R. D.*: 1963. Stability of pathogenicity of B biotypes of the root knot nematode *Meloidogyne incognita* on tomato. Pl. Dis. Repr. 47, 870—871
1692. *Winstead, N. N. u. Sasser, J. J.*: 1956. Reaction of cucumber varieties to five root knot nematodes (*Meloidogyne* spp.). Pl. Dis. Repr. 40, 272—275
1693. *Woestijne, N. van de u. van den Brande, J.*: 1960. Gevoeligheid van plantenparasiterende aaltjes voor radioactieve straling. Meded. Landbouwhogeschool. Gent 25, 1057—1064
1694. *Wollenweber, H. W.*: 1921. Beiträge zur Älchenfauna der Kartoffel. Mitt. Biol. Reichsanst. H. 21 258—266
1695. —, 1923. Krankheiten und Beschädigungen der Kartoffel. Arb. d. Forschungsdienst f. Kartoffelbau. H. 7, 56
1696. —, 1924. Zur Kenntnis der Kartoffel-Heteroderen. III. Landw. Zeitung 12, 100—101
1697. *Wolfgang, H. u. Fritzsche, R.*: 1966. Einfluß eines Befalls von *Ditylenchus dipsaci* (Kühn) Filipjev an *Digitalis purpurea* L. auf den Gehalt der Blätter an Glykosiden. Die Pharmazie 21, 629—633
1698. —, 1966. Einfluß von *Ditylenchus dipsaci*-Befall bei *Digitalis purpurea* L. auf den Gehalt der Blätter an Stickstoffverbindungen und reduzierenden Zuckern. Die Pharmazie 21, 633—634
1699. *Wood, J.*: 1961. Hot water treatment of tulip bulbs. Daffodil Tulip Year Book 26 (1960), 128—131
1700. *Woodville, H. C.*: 1964. Lethal times and temperatures for two species of eelworm. Exp. Hortic. 10, 90—95

1701. *Wouts, W. M.*: 1966. *Paratylenchus halophilus* (Nematoda: Criconematidae) a new species from New Zealand. *N. Z. Jl. Sci.* **9**, 281—286
1702. *Yokoo, T.*: 1948. *Aphelenchoides oryzae* Yokoo n. sp., a nematode parasite of rice. *Ann. Phytopath. Soc. Japan* **13**, 40—43
1703. —, 1962. Taxonomic studies of the genus *Pratylenchus* (Nematoda) found in Japan, with some descriptions of ecology. *Agric. Bull. Saga Univ.* **14**, 161—216 (japan. mit engl. Zusammenf.)
1704. *Yu, P. K. u. Viglierchio, D. R.*: 1964. Plant growth substances and parasitic nematodes. I. Root knot nematodes and tomato. *Exper. Parasit.* **15**, 242—248
1705. *Yuen, P. H.*: 1964. Four new species of *Helicotylenchus* Steiner (Hoplolaiminae: Tylenchida) and a redescription of *H. canadensis* Waseem, 1961. *Nematologica* **10**, 373—387
1706. *Yuksel, H.*: 1960. Observations on the life cycle of *Ditylenchus dipsaci* on onion seedlings. *Nematologica* **5**, 289—296
1707. *Землянская А. И.* Галловая нематода — *Meloidogyne marioni* (Cognu) в Узбекистане и мероприятия по борьбе с ней. В сб. «Паразитические круглые черви — нематоды сельскохозяйственных культур Узбекистана». Ташкент, изд-во АН УзССР, 1957, с. 6—100.
1708. *Zesewitz, E.*: 1960. Zur Frage des Maisanbaues auf mit Kartoffelnematoden (Heterodera rostochiensis Wollenweber) verseuchten Flächen. *Nbl. Dtsch. Pflanzenschutzd. (Berlin)* **14**, 101—104
1709. *Zimmermann, A.*: 1898. De nematoden der koffiewortels. *Meded. Plantentuin. Batavia* **27**, 16—41
1710. *Zimmermann, H.*: 1914. Bericht der Hauptstelle für Pflanzenschutz in Mecklenburg-Schwerin und Mecklenburg-Strelitz für das Jahr 1913. *Mitt. Landw. Versuchsstat. Rostock*, 73—75
1711. —, 1920. Nematodenbefall (Heterodera) an Kartoffeln. *Z. Pflanzenkrankh.* **30**, 139 bis 145
1712. *Зиновьев В. Г.* Ферментативная активность нематод — паразитов растений. *Зоол. журн.*, 1957, **36**, с. 617—620.
1713. *Зиновьев В. Г.* Стимуляторы в секретах нематод паразитов растений. Материалы научной конференции ВОГ, 1965, ч. 3, с. 95—98.
1714. *Zuckerman, B. M.*: 1961. Parasitism and pathogenesis of the cultivated cranberry by some nematodes. *Nematologica* **6**, 135—143
1715. —, 1964. Studies of two nematode species associated with roots of the cultivated highbush blueberry. *Pl. Dis. Reprtr.* **48**, 170—175
1716. *Zuckerman, B. M. u. Brzeski, M. W.*: 1965. Methods for the study of plant parasitic nematodes in gnotobiotic root culture. *Nematologica* **11**, 453—466
1717. *Zuckerman, B. M., Khera, S. u. Pierce, A. R.*: 1964. Population dynamics of nematodes in cranberry soils. *Phytopathology* **54**, 654—659
1718. *Zuckerman, B. M., Miller, C. W. u. Deubert, K.*: 1966. Phenylalanine deaminase in plant parasitic nematodes. *Nematologica* **12**, 428—430
1719. *Zuckerman, B. M. u. Strich-Harari, H.*: 1963. The life stages of *Helicotylenchus multicinctus* (Cobb) in banana roots. *Nematologica* **9**, 347—353

## УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ

- Abullata 178  
 Acacia mollissima 276  
 Acherutes 76  
 Achillea millefolium 92, 217, 324  
 Acrobeles 336  
 Acrobelloides 335, 336  
 Acrostichum 320  
 Adenophorea 49, 50  
 Adiantum 320, 336  
 Aglaonema modestum 133  
 Agropyron repens 240, 241  
 Agrostemma githago 325  
 Agrostis 204, 214, 218, 323  
 Alliphis siculus 76  
 Allium giganteum 322  
 Alopecurus pratensis 241  
 Ammophila arenaria 241  
 — breviligulata 242  
 Anchusa 321  
 Aneimia 320, 336  
 Anemone 801  
 — coronata 257  
 — hepatica 321  
 Anguillula arenaria 15, 219  
 — dipsaci 15, 278  
 — graminearum 329  
 — marioni 15, 219  
 — radiculicola 16, 21, 219  
 Anguillulina 249, 278, 323  
 Anguina 4, 13, 24, 57, 61, 218, 240, 310, 322, 346  
 — agrostis 322, 329, 330  
 — graminis 15, 323  
 — graminophila 323  
 — millefolii 323, 324  
 — radiculicola 16, 29, 168, 232, 240  
 — Scopoli 15, 16  
 — tritici 25, 26, 27, 28, 31, 39, 81, 117, 322, 323, 325, 329  
 Anxiopsis stercoraria 73  
 Anthriscus silvestris 289  
 Antirrhinum majus 187, 230  
 Aorolaimus 52  
 Aphanomyces euteiches 31  
 Aphasmatylenchus 52  
 Aphelenchoides 8, 16, 25, 29, 47, 57, 76, 81, 103, 117, 124, 277, 311, 321, 346  
 Aphelenchoides besseyi 23, 25, 126, 322  
 — blastophthorus 321  
 — composticola 332, 333  
 — fragariae 16, 23, 25, 65, 66, 69, 103, 111, 113, 126, 310, 313, 316, 317, 319, 321, 322  
 — oryzae 322  
 — ribes 311  
 — ritzemabosi 23, 26, 59, 64 — 67, 103, 111, 113, 145, 310—322  
 — sacchari 20  
 — subtenuis 322  
 Aphelenchus 16, 20, 57, 76, 346  
 — avenae 7, 20, 25, 26, 29, 58, 277, 332  
 — olesistus 310, 317  
 — ormerodis 111, 310, 317  
 Aphidophilus humuli 212  
 Aporocactus 216  
 Arabis hirsuta 90  
 Arenaria serpillifolia 93  
 Arrhenatherum elatius 241  
 Arthrobotrys 105, 236  
 — conoides 73, 87, 105  
 — dactyloides 73, 74  
 — dolioformis 105  
 — kirghizica 105  
 — oligospora 73, 87, 104, 105, 206  
 — robusta 108, 206  
 Asparagus 108  
 — officinalis 108  
 — officinalis var. attilis 274  
 Aspidium 320  
 Asplenium 320  
 — nidus-avis 19  
 Aster 301  
 Athyrium 320  
 Atropa bella-donna 187  
 Atylenchus 52  
 Avena byzantina 102  
 — fatua 90, 92  
 — ludoviciana 102  
 — sterilis 99  
 — strigosa 99  
 Aylostera 216  
 Bacillus mesentericus 25, 26  
 Bakernema 52; 268  
 Barbarea vulgaris 90

- Basiliophora* 52  
*Begonia* 301, 321  
*Bellis perennis* 230  
*Belonolaimus* 72, 130  
— *longicaudatus* 129, 131, 144  
— *gracilis* 31, 265  
*Berteroa incana* 90  
*Beta patellaris* 98, 197, 198, 291  
— *procumbens* 98, 198, 291  
— *vulgaris* 195  
— *webbiana* 98, 198, 291  
«Bi 58» 121, 317  
*Boleodoroides* 52  
*Boleodorus* 52  
*Botrytis allii* 28, 31  
*Brassica* 231  
— *juncea* 90  
— *napus* var. *napobrassica* 108  
*Bromus inermis* 92  
— *mollis* 90, 204  
— *secalinus* 90  
— *sterilis* 90, 204  
*Bullata* 177  
*Butlerius* 76  
*Buxus* 145  
— *sempervirens* 127  
— *microphylla* 133  
*Caconema* 219  
*Cacopaurus* 53  
*Calamagrostis* 323  
*Calendula* 301  
— *officinalis* 230  
*Callistephus* 301  
— *chinensis* 230, 315  
*Calandrium capensis* 248  
*Caloosia* 53  
*Camelia sinensis* 230  
*Campanula* 299, 301  
— *rapunculoides* 95  
— *persicifolia* 298  
*Cannabis sativa* 91  
*Capsella bursa-pastoris* 90—95, 113, 115  
*Capsicum annum* 235  
— *frutescens* 235  
*Cardamine pratensis* 90—93, 289  
*Carduus crispus* 92  
*Carphodorus* 52  
*Catenaria anguillulae* 72  
— *vermicola* 72  
*Centaurea* 289, 301  
— *cyaneus* 92, 93  
— *jacea* 95  
*Cephalaria* 321  
*Cephalobidae* 335  
*Cephalobus* 43, 241, 335  
*Cerastium arvense* 93, 288  
*Cereus* 216  
*Ceropteris* 320  
*Ceterach* 320  
*Chamaecereus* 216  
*Chamaecypris lawsonia* 257  
*Cheiranthus* 301  
— *cheiri* 212, 230  
*Chelidonium majus* 95  
*Chenopodium album* 90  
— *glaucum* 91, 210  
— *polyspermum* 90, 232  
— *rubrum* 90  
*Chinodoxa* 301  
*Chitinotylenchus* 51  
*Chrysanthemum* 230, 315  
— *morifolium* 233  
*Cichorium intybus* 92  
*Cirsium arvense* 92, 93, 94  
*Cissus* 282  
*Citrus aurantifolia* 247  
— *aurantium* 64, 247, 272  
— *limettioides* 64, 247  
— *limon* 247  
— *paradisi* 247  
— *reticulata* 247  
— *sinensis* 247  
*Clematis* 257  
— *paniculata* 235  
*Clostridium butyricum* 71, 147  
*Cochlearia officinalis* 95  
*Colchicum* 301, 306  
*Coleus* 320  
*Colletotrichum atramentarium* 75  
*Collomia coccinea* 298  
*Coniogramme* 320  
*Convallaria majalis* 307  
*Convolvulus arvensis* 93  
*Corynebacterium fascians* 25, 26, 318  
— *insidiosum* 26, 289  
— *tritici* 25, 26, 328  
*Coryphantha* 216  
*Cosmos bipinnatus* 230  
*Crassula* 320  
*Criconema* 57, 268  
*Criconemella* 52  
*Criconemoides* 22, 32, 57, 70, 72, 129, 131, 267, 268, 346  
— *axeste* 268  
— *beljaevae* 268  
— *rusticum* 268  
— *xenoplax* 66, 268  
*Crocus sativus* 322  
— *vernus* 306, 322  
*Crotalaria spectabilis* 78, 108, 236, 257, 274  
*Cucurbita maxima* 210, 239  
— *pepo* 210  
*Cyclamen* 301  
*Cylindrocarpon* 32  
— *radicicola* 31, 156, 251  
*Cymnogramme* 320  
*Cyperus* 320  
*Cystopage lateralis* 72

- Cystopteris 320  
 Dactylaria 105, 236  
 — brochopaga 73, 87  
 — candida 73  
 — haptotyla 73, 74  
 — thaumasia 73, 104, 105  
 — thaumasia longa 87  
 Dactylella 105  
 — leptospora 73  
 — lobata 73  
 Dactylis glomerata 90, 204  
 Dahlia variabilis 230  
 Datura stramonium 235, 274  
 Daucus carota 91  
 Davallia 320  
 Deladenus 51  
 Delphinium 257  
 — consolida 230  
 Deschampsia flexuosa 94, 241  
 Descurainia sophia 90, 91  
 Dianthus 301  
 — barbatus 298  
 — caryophyllus 210, 230  
 Digitalis 301  
 — lanata 230, 235  
 — purpurea 230, 250  
 Digitalia decumbens 236  
 Dilophospora alopecuri 27, 29, 31, 323, 326  
 Dioscorea 267  
 Diospyros lotos 248  
 Diplazium 320  
 Diplogaster 43, 76, 303, 335  
 Diplogasteridae 335  
 Dipsacus fullonum 15, 278, 321  
 Discocriconemella 52  
 Ditylenchus 15, 17, 29, 47, 54, 57, 240, 278, 323, 346  
 — allii 67, 283  
 — angustus 5  
 — convallariae 8, 307, 310  
 — destructor 4, 8, 18, 19, 20, 22, 27, 31, 39, 41, 67, 73, 80, 83, 86, 111, 141, 142, 302—308, 310, 332  
 — dipsaci 4, 8, 18—24; 28, 31, 39, 41, 59, 60, 64, 66—70, 80, 81, 101, 111, 114, 115, 117, 124, 126, 141, 262, 283, 291, 292, 302, 303, 308, 332  
 — fragariae 283  
 — medicaginis 8, 310  
 — myceliophagus 20, 308—310, 332, 333  
 — phloxidis 283  
 — sonchophila 283  
 — trifolii 283  
 — triformis 20, 310  
 Dodartia orientalis 219  
 Dolichodorus 16, 52  
 — heterocephalus 265  
 Dolichothele 216  
 Dorsalla 51  
 Dorylaimidae 32, 336  
 Dorylaimus 16, 43, 46, 53, 76, 336  
 — obtusicaudatus 76  
 Dryopteris 320  
 Dubosquia penetrans 75  
 E 605 forte 120, 295, 317  
 Echinocactus 216  
 Echinopsis 216  
 Ecphyadophora 51  
 Ecphyadophoroides 51  
 Elymus arenarius 242  
 — giganteus 242  
 — vancouverensis 242  
 Enchytraeus 76  
 Endotokia matricida 62  
 Epilobium montanum 95  
 Epiphyllum 216  
 Eragrostis curvula 77, 235  
 Eremocitrus glauca 248  
 Erodium cicutarium 93  
 Erwinia carotovora 25, 26  
 — rhaponticum 26  
 Erysimum cheiranthoides 90  
 Eucephalobus 335  
 Eudorylaimus 52, 336  
 Euphorbia 216  
 — helioscopia 91, 280  
 — pulcherrima 274  
 Eutylenchus 51  
 Exaal 147  
 Ferocactus 216  
 Festuca pratensis 90, 204  
 — ovina 204  
 — rubra 329  
 Ficus australis 217  
 — carica 217  
 — elastica 217, 234  
 Folsomia 7  
 Forsythia intermedia 259  
 Fortunella japonica 248  
 Fraxinus ornus 237  
 Fridericea 76  
 Fuchsia 230  
 Fusarium 201  
 — oxysporum 28, 30, 251  
 — — f. dianthi 30, 31  
 — — f. lycopersici 30, 31  
 — — f. perniciosum 30  
 — — f. pisi 29, 31  
 — — f. tracheiphilum 30  
 — — f. vasinfectum 30, 31  
 — — var. nicotianae 31  
 Galanthus nivalis 299  
 Galeopsis 215  
 — ladanum 93  
 — speciosa 215  
 — tetrahit 90, 93, 215, 218  
 Galinsoga parviflora 92, 93  
 Galium aparine 93, 94

- Geranium molle* 93, 288  
 — *pusillum* 93  
*Gerbera* 230  
*Gladiolus* 299  
 — *hybridus* 230  
*Glechoma hederacea* 94  
*Gossypium barbadense* 235  
*Gymnocyclacium* 216  
*Gymnogramme* 320  
*Gymnotylenchus* 51  
*Halenchus* 51  
*Hamatocactus* 216  
*Harpasporium anguillulae* 72, 74  
*HCN* 171  
*Helicotylenchus* 22, 32, 57, 70, 113, 265, 266  
 — *canadensis* 266  
 — *dihystera* 132  
 — *erythrinae* 266  
 — *multicinctus* 25, 26, 132, 266  
 — *nannus* 26, 59, 131  
 — *paxilli* 266  
 — *pseudorobustus* 266  
 — *varicaudatus* 266  
*Helleborus* 112, 320  
 — *niger* 293  
*Helminthosporium sativum* 156  
*Hemicriconemoides* 58, 268  
*Hemicyclophora* 22, 32, 57, 75, 85, 88, 268  
 — *arenaria* 21, 58, 268  
 — *parvana* 77, 268  
 — *similis* 107, 268  
 — *tipica* 58, 268  
*Hesperis matronalis* 109, 197  
*Heterodera* 16, 17, 21, 23, 57, 60, 61—63, 84, 87, 100, 133, 147, 168—180, 218, 219, 346  
 — *avenae* 4, 19, 59, 60, 66, 70, 71, 98, 99, 105, 170—179, 198, 204, 205, 231  
 — «*bifenestra*» 171  
 — *cacti* 19, 171, 176, 178, 179, 215  
 — *carotae* 171, 176, 177, 179, 214, 215  
 — *cruciferae* 129, 136, 149, 171, 176, 177, 179, 210—214, 231  
 — *cyperi* 171  
 — *estonica* 170, 218  
 — *fici* 171, 177, 179, 217  
 — *galeopsidis* 170, 177, 179, 215, 218  
 — *glycines* 28, 65, 170  
 — *göttingiana* 16, 170—179  
 — *humuli* 171—179, 206, 212, 217  
 — *javanica* 15, 219  
 — *leptonepia* 170  
 — *lespedezae* 170  
 — *leuceilyma* 170  
 — «*major var. arenaria*» 171  
 — «*methwoldensis*» 171  
 — *millefolii* 170, 217  
 — *mothi* 170  
*Heterodera oryzae* 170  
 — *oxiana* 170  
 — *paratrifolii* 171  
 — «*polygoni*» 171  
 — *pseudorostochiensis* 171  
 — *punctata* 170, 176, 179, 213, 214, 217  
 — *radicicola* 219  
 — *rosii* 170, 218  
 — *rostochiensis* 3, 6, 16, 19, 20, 30, 59, 60—98, 107, 115, 125, 128, 133, 135, 145, 147, 176—192, 217  
 — *rumicis* 170, 218  
 — *sacchari* 170  
 — *schachtii* 15, 19, 20, 59, 60—69, 73, 86, 88, 95—98, 109, 115, 129, 135—139, 145, 149, 170—180, 192—196, 199, 211, 212  
 — *scleranthii* 171  
 — *tabacum* 171, 176  
 — *tadshikistanica* 170  
 — *trifolii* 20, 58, 60, 67, 100, 171, 176, 179, 208, 209, 210  
 — *turcomanica* 171  
 — «*urticae*» 171  
 — *weissi* 171  
*Heteroderidae* 41, 131, 168  
*Heteroderoides* 168  
*Hexatyclus* 51  
*Hibiscus* 270, 301  
*Hirschmanniella* 56  
*Holcus lanatus* 90, 94  
 — *mollis* 204  
*Hoplolaimidae* 265  
*Hoplolaimus* 57, 85, 129, 265  
 — *coronatus* 131, 144  
*Hoplotylus* 52  
*Hordeum murinum* 90  
*Hyoscyamus niger* 187  
*Hypogastrura* 76  
*Hypsoperine* 53, 131, 168, 169, 220  
*Iberis umbellata* 212  
*Impatiens* 270  
 — *balsamina* 230  
 — *parviflora* 93  
*Ipomoea batatas* 266  
*Iris bucharica* 322  
 — *germanica* 230  
*Isatis tinctoria* 90, 91, 93, 94  
*Isotoma viridis* 76  
*Kalanchoe* 320  
*Kämpferia* 133  
*Knautia arvensis* 94  
*Koeleria* 330  
 «*KSM 52*» 146  
*Lamium album* 91, 93, 94, 210  
 — *amplexicaule* 92, 93  
 — *purpureum* 91, 92, 93, 94  
*Larix laricina* 264  
 — *leptolepis* 264

- Lathyrus hirsutus* 91, 301  
 — *nissolia* 91  
 — *odoratus* 230  
 — *pratensis* 209  
*Lavandula vera* 235  
*Lepidium draba* 93, 157  
*Lilium longiflorum* 111  
*Limonium vulgare* 171  
*Linaria vulgaris* 94  
*Lobivia* 216  
*Lobocriconema* 5, 52  
*Lolium multiflorum* 204, 231  
 — *perenne* 204, 241  
 — *temulentum* 90, 204  
*Lomaria* 320  
*Longidoridae* 270  
*Longidorus* 16, 32—36, 55, 58, 72, 129, 270  
 — *attenuatus* 34, 273  
 — *caespiticola* 273  
 — *elongatus* 33—37, 108, 146, 273  
 — *goodeyi* 273  
 — *leptocephalus* 273  
 — *macrosoma* 34, 145, 273  
 — *maximus* 270  
 — *vineacola* 273  
*Lotus corniculatus* 210  
*Lupinus* 301  
*Lycopersicon* 97, 187  
 — *peruvianum* 97, 100, 187, 233, 234, 239  
*Lygocactus* 216  
*Lygodium* 320  
*Macroposthonia* 52, 268  
*Macrotriphurus* 70  
*Mammillaria* 216  
*Margarinomyces heteromorpha* 73  
*Marsilea* 320  
*Marticaria chamomilla* 92  
 — *inodora* 92  
*Melampyrum arvense* 93  
*Melandrium noctiflorum* 93  
*Melilotus albus* 90, 93  
 — *officinalis* 90, 94  
*Meloidodera* 53, 168, 169  
*Meloidoderita* 53, 168, 169  
*Meloidogyne* 15—21, 26, 28, 29, 32, 58—70, 75, 78, 80, 100, 113, 130—132, 144, 146, 168, 169, 219—248  
 — *acrona* 228  
 — *africana* 219  
 — *arenaria* 19, 20, 30, 62, 75, 101, 113, 219, 228—234  
 — *artiellia* 219, 220, 231, 232  
 — *brevicauda* 219  
 — *exigua* 15, 219  
 — *graminicola* 219  
 — *hapla* 19—30, 66, 70, 83—101, 113, 219, 220, 228—237  
 — *incognita* 3, 19, 20, 28, 30, 59, 64—72, 86, 100, 108, 127, 131, 132, 145, 161, 219—236  
*Meloidogyne* — «*acrita*» 19, 20, 26, 30, 64, 100, 101, 219—236  
 — *inornata* 219  
 — *javanica* 20, 29, 30, 39, 43, 50, 65, 68, 78, 86, 100, 101, 108, 127, 128, 219—235  
 — — *bauruensis* 219  
 — *kikuyensis* 220  
 — *kirjanovae* 220  
 — *naasi* 66, 220, 231  
 — *ovalis* 220  
 — *poghossiana* 220  
 — *tadshikistanica* 220  
 — *thamesi* 30, 219, 220, 235  
*Mentha arvensis* 91, 93, 306  
 — *piperita* 269  
 — *spicata* 269  
*Mercurialis annua* 94, 269  
*Mesocriconema* 52  
*Mesodorylaimus* 336  
*Microlepis* 320  
*Microsporidia* 75  
*Moehringia trinervia* 91  
*Monacrosporium bembicodes* 73  
 — *cionopaga* 73  
 — *doedycoides* 73  
 — *elliposporum* 73  
 — *heterosporum* 73  
*Monarda mollis* 261  
*Monhystera* 75  
*Moniliales* 72  
*Mononchidae* 76  
*Mononchus* 75  
*Morulaimus* 52  
*Morus alba* 237  
*Muscari* 301  
*Myosotis arvensis* 93  
*Nacobbus* 21, 58, 168, 218, 237, 238, 239, 248  
 — *batatififormis* 240  
 — *serendipiticus* 237, 238, 240  
*Nema* 13  
*Nemathelminthes* 50  
*Nematoda* 50  
*Neotylenchus* 43, 51  
*Neottopteris* 320  
*Nephrodium* 320  
*Nephrolepis* 320  
*Nicotiana silvestris* 100  
 — *tomentosiformis* 100  
*Nosematidae* 75  
*Nothanguina* 51  
 — *cecidoplastes* 54  
*Nothocriconema* 52  
*Nothotylenchus* 51  
*Notocactus* 216  
*OCN* 171  
*Oenothera* 298  
*Olea europaea* 248



- Onobrychis viciaefolia* 219  
*Onychiurus armatus* 76  
*Opuntia* 216  
*Orchesella villosa* 76  
*Oreocereus* 216  
*Osmunda* 320  
*Oviduct* 46  
*Oxalis stricta* 91  
*Paeonia* 320  
*Panagrellus redivivus* 15, 145, 146  
*Panagrolaimidae* 336  
*Panagrolaimus* 335, 336  
*Panicum crus-galli* 92  
   — *milleaceum* 92  
*Papaver argemone* 91  
   — *rhoeas* 91, 93  
*Paralongidorus* 6, 71, 270, 272  
   — *maximus* 22, 58, 72, 107, 108, 145, 270—276  
*Paranguina* 32, 51, 322  
   — *agropyri* 323—325  
*Paraphelenchus* 16, 57  
   — *myceliophthorus* 54, 332, 333, 334  
*Paratylenchus* 16, 42, 43, 46, 53, 55, 56, 85, 107, 160, 268, 270, 346  
   — *amblycephalus* 270  
   — *hamatus* 269  
   — *nanus* 270  
   — *neoamblycephalus* 270  
   — *projectus* 63  
*Paurodontus* 51  
*Pelargonium zonale* 320  
*Peltamigratus* 51  
*Petunia hybrida* 230  
*Phialophora cinerescens* 156  
   — *heteroderae* 73  
*Philodendron hastatum* 130  
*Phleum phleoides* 392  
   — *pratense* 204, 241, 329,  
*Phoma solanicola* 292  
   — *tuberosa* 75  
*Phyllitis* 320  
*Physostigma venenosum* 125  
*Phytophthora* 27  
   — *cactorum* 156  
   — *infestans* 27, 31  
   — *parasitica* 28, 30  
*Picea abies* 264  
   — *rubens* 264  
*Pimpinella saxifraga* 187  
*Pinus echinata* 264  
   — *elliotti* 264  
   — *clausa* 264  
   — *palustris* 264  
   — *silvestris* 264  
   — *strobis* 264  
   — *taeda* 264  
   — *virginiana* 264  
*Pityrogramma* 320  
*Plantago lanceolata* 92, 94  
*Plantago major* 92, 94, 95, 289  
*Plasmodiophora brassicae* 149, 212  
*Plectidae* 336  
*Plectus* 335  
*Poa annua* 92, 94, 240, 241  
   — *pratensis* 204, 218  
   — *trivialis* 204, 241  
*Polygonum aviculare* 94, 218  
   — *convolvulus* 92, 94  
   — *persicaria* 90, 94, 232  
*Polypodium* 320  
*Polystichum* 320  
*Poncirus trifoliata* 64, 247  
*Potentilla anserina* 92, 94  
*Pratylenchoides* 52, 56, 261, 262  
   — *crenicauda* 211, 261  
   — *laticauda* 261, 262  
*Pratylenchus* 6, 16, 21, 22, 32, 39, 47, 56, 66, 71, 75, 77, 83—85, 105—107, 127, 129, 130, 141, 145—148, 160, 161, 249—261, 276, 346  
   — *brachyurus* 70, 145, 249  
   — *coffea* 133, 144, 249  
   — *convallariae* 70, 113, 133, 249, 250, 259, 261  
   — *crenatus* 59, 65, 70, 75, 83, 88, 106, 107, 145, 160, 249, 250, 257—260  
   — *minyus* 28, 31, 258  
   — *neglectus* 28, 31, 70, 249, 256, 258, 260  
   — *penetrans* 20, 29, 31, 65, 70, 73, 75—78, 83, 88, 105—107, 113, 114, 129, 146, 161, 236, 249, 250, 256, 257, 260  
   — *pratensis* 20, 25, 26, 31, 70, 249, 250, 256, 259, 265  
   — *scribneri* 249, 253, 256, 259, 260  
   — *thornei* 70, 249, 256, 258—260  
   — *vulnus* 70, 249, 260  
   — *zeae* 20, 70, 249, 259  
*Primula* 299, 301  
   — *malacoides* 230  
   — *rosea* 298  
*Protozoa* 75  
*Proteomyxa* 75  
*Prunus persica* 234  
*Pseudomonas caryophylli* 26, 27  
   — *fluorescens* 25, 26  
   — *solanacearum* 25, 26, 27  
*Psilenchus* 57  
*Psidium guajava* 234  
*Pteris* 320  
*Pulmonaria officinalis* 94  
*Puschkinia* 301  
*Phyllitis* 320  
*Pythium arrhenomanes* 29, 277  
   — *debaryanum* 30  
   — *ultimum* 156  
*Quadracolumella* 46  
*Quercus prinus* 264

- Radopholoides* 52  
*Radopholus* 47, 52, 56, 72  
 — *similis* 20, 21, 22, 28, 31, 56, 65, 108, 113, 130, 132, 144, 145, 148  
*Ranunculus* 301  
 — *acer* 93, 94, 288  
 — *arvensis* 93  
 — *montanus* 94  
 — *repens* 93, 94  
*Raphanus raphanistrum* 93  
*Rebutia* 216  
*Receptaculum seminis* 46  
*Rhabditidae* 335  
*Rhabditis* 145, 241, 303, 332, 335  
*Rhadinaphelenchus* 24  
 — *cocophilus* 23, 65  
*Rhipsalis* 216  
*Rhizobium* 209  
*Rhizoctonia solani* 28, 29, 30, 31, 156  
*Robinia pseudoacacia* 264  
*Rosa multiflora* 259, 264  
 — *fortunea* 129  
*Rotylenchoides* 51  
*Rotylenchulus* 52, 57, 168  
 — *borealis* 243, 244  
 — *reniformis* 29, 65, 71, 243, 244  
*Rotylenchus* 17, 18, 32, 47, 57, 70, 83, 84, 145, 146, 168, 265, 276  
 — *buxophilus* 266  
 — *fallorobustus* 266  
 — *goodeyi* 266  
 — *robustus* 75, 266  
 — *uniformis* 29, 31  
*Rubus ellipticus* 265  
*Rudbeckia* 230  
*Rumex acetosa* 218  
 — *acetosella* 91  
 — *alpinus* 94, 218  
 — *conglomeratus* 91, 92  
 — *crispus* 91, 92, 93, 218, 288  
 — *obtusifolius* 90, 94, 218  
*Ruta bracteosa* 64, 247, 248  
 — *graveolens* 248  
*Saintpaulia* 124, 126, 320  
 — *ionantha* 230, 235  
*Salvia officinalis* 235  
 — *splendens* 230, 261  
*Sansevieria* 230  
 — *laurentii* 130, 131  
 — *trifasciata* 227  
*Saponaria officinalis* 90, 91, 93, 215  
*Scabiosa caucasica* 230, 321  
*Schinopsis lorentzii* 276  
*Schizanthus* 301  
 — *wisetonensis* 298  
*Scilla* 31, 299  
 — *hyacinthoides* 230  
*Scindapsus* 320  
*Scleranthus annuus* 90, 91, 93  
*Sclerotinia trifoliorum* 102  
*Scopulariopsis* 73  
*Scorzonera tau-saghys* 25  
 — *crispatula* 161  
*Scutellonema* 265, 266  
 — *bradys* 22, 57, 267  
*Scytaleum* 51  
*Sedum* 301  
 — *maximum* 94  
*Seinura* 76  
*Senecio* 301  
 — *nemorensis* 94  
 — *vulgaris* 92, 93, 94, 239  
*Severinia buxifolia* 64, 79, 247  
*Sinapis arvensis* 90, 91, 92, 93  
*Sinningia* 320  
*Sisymbrium officinale* 90  
*Sisyrinchium angustifolium* 306  
*Solanum dulcamara* 97, 187  
 — *kurtzianum* 97, 98  
 — *melongena* 97, 187  
 — *miniatum* 187  
 — *multidissectum* 97, 98  
 — *nigrum* 93, 95, 97  
 — *tuberosum* ssp. *andigena* 82, 95, 97, 98, 103, 106  
 — *vernei* 97, 98  
*Solidago* 301  
 — *graminifolia* 306  
*Sonchus arvensis* 92, 93, 94  
 — *asper* 94  
 — *oleraceus* 92, 94  
*Sparmannia africana* 234  
*Spergula arvensis* 91, 93  
*Sphaeronema* 168  
*Spicula* 47  
*Sporozoa* 75  
*Stachys annuus* 91  
 — *palustris* 94, 306  
*Stellaria holostea* 90, 91  
 — *media* 90—94, 210, 215, 218, 232  
 — *nemorum* 91  
*Stenochlaena* 320  
*Stenophragma thalianum* 93  
*Stenotaphrum secundatum* 170, 274  
*Stictylus* 51  
*Struthiopteris* 320  
*Stylopage hadra* 320  
*Tagetes* 102, 107, 108, 236, 257, 260, 276  
 — *erecta* 77, 106, 107  
 — *minuta* 106  
 — *patula* 77, 106, 107, 108  
*Taraxacum officinale* 92, 94  
*Telotylenchus* 51  
*Testis* 47  
*Tetylenchus* 51  
*Thada* 51  
*Theratomyxa weberi* 75  
*Thielaviopsis basicola* 32  
*Thlaspi arvense* 90, 91, 93

- Tigridia pavonia* 299  
*Tilletia tritici* 29, 328  
*Tradescantia fuscata* 227  
*Trichocereus* 216  
*Trichocladium asperinum* 156  
*Trichoderma viride* 22, 32, 34, 35, 156  
*Trichodorus* 6, 16, 21, 22, 32, 34, 35, 58, 64, 67, 70, 85, 107, 147, 274, 276, 346  
— *allius* 34, 275, 276  
— *anemones* 276  
— *aqualis* 275, 276  
— *christiei* 21, 34, 108, 129, 131, 273, 276  
— *cilindricus* 35, 275  
— *flevensis* 84  
— *nanus* 35, 275  
— *pachydermus* 34, 36, 275  
— *porosus* 35, 275  
— *primitivus* 34, 275  
— *similis* 34, 275  
— *teres* 34, 275  
— *viruliferus* 34, 275  
*Trichothecium pravicovi* 105  
*Trichotylenchus* 52  
*Trifolium alexandrinum* 288  
— *pratensis* 218  
— *repens* 94, 218  
— *resupinatum* 288  
*Tripyla* 75  
*Triticum dicoccum* 328  
— *spelta* 233, 328  
*Trollius* 320  
— *europaeus* 321  
*Tropaeolum* 301  
— *majus* 293  
— *polyphyllum* 306  
*Trophonema* 52, 108  
*Trophotylenchulus* 52  
*Trophurus* 51  
*Tulipa gesneriana* 299  
— *praestans* 322  
*Turbatrix acetii* 15  
*Tussilago farfara* 94  
*Tylenchida* 32, 60  
*Tylenchorhynchus* 16, 47, 51, 57, 83, 84, 107, 129, 263, 276, 346  
— *brevidens* 264, 265  
— *capitatus* 29, 265  
— *claytoni* 27, 31, 67, 264  
— *dubius* 75, 130, 263, 264  
— *macrurus* 264  
— *martini* 31, 71, 265  
— *maximus* 264  
— *nanus* 265  
— *nothus* 264  
— *ornatus* 264  
*Tylenchorhynchus parvus* 264  
— *quadriifer* 264  
*Tylenchulidae* 41  
*Tylenchulus* 52, 54, 58, 168  
— *semipenetrans* 20, 58, 64, 65, 79, 111, 131, 244, 248  
*Tylenchus* 16, 57, 277, 278  
— *coffea* 16, 249  
— *davainii* 277  
— *devastatrix* 288  
— *filiformis* 277  
— *pratensis* 16  
— *thornei* 277  
*Tylodorus* 51  
*Urostyla* 75  
*Urtica dioica* 91, 94, 213  
— *urens* 91, 92, 94, 213  
*Vampirella* 75  
*Vas deferens* 47  
*Veronica agrestis* 94, 215  
— *arvensis* 93  
— *opaca* 93  
— *serpyllifolia* 93  
— *spicata* 93  
*Verticillium dahliae* 29, 31, 250  
*Vesicula seminalis* 47  
*Vibrio agrostis* 15, 329  
— *graminis* 15, 323  
— *tritici* 15, 325  
— *phalaridis* 329  
*Vicia angustifolia* 90, 92  
— *cracca* 90, 93  
— *fabia* 107, 207  
— *sativa* 207  
— *villosa* 78, 91, 92, 93, 207, 256  
*Vinca rosae* 277  
*Viola* 301  
*Woodwardia* 320  
*Xanthomonas necrosis* 25, 26  
— *phaseoli* 25, 26  
— *tritici* 25, 328  
*Xenocriconemella* 52  
*Xiphinema* 4, 16, 22, 32, 33, 36, 37, 58, 70, 72, 270—276, 346  
— *americanum* 32, 33, 35, 270, 272  
— *coxi* 33, 270, 272  
— *diversicaudatum* 21, 27, 33, 35, 107, 130, 145, 270—272  
— *index* 32, 33, 35, 36, 270, 272  
— *vuittenezi* 270, 272  
*Zantedeschia* 230  
*Zinnia* 301  
— *elegans* 230, 235  
*Zoopagales* 72  
*Zygocactus* 216  
*Zygotylenchus* 52

## ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

- Абрикос 268, 272  
Августинова трава 274  
Агератум 316, 320  
Агрессивные расы 96, 97  
Адиантум 122  
Азалия 264, 274  
Айва 79, 272  
Акация 234  
— белая 264, 272  
— черная 276  
Аконит 320, 336  
Актиномиды 156  
Аллиловый спирт (АА) 129, 146, 156  
Альбиция 34  
Альфа-тертиэнил 107, 108  
Амариллис 259  
Аминокислоты 20, 28, 131  
Амитрол 331  
Аммиак 86, 155  
— жидкий 85, 86, 206  
Аммиачная селитра 118, 307  
Аммоний сернокислый 164  
Амфиды 35, 49  
Анабиоз 66, 299, 305, 324, 326, 327, 330  
Ананас 129, 138, 139  
Анемон 276, 316, 320  
Антагонизм патогенов 29  
Антуриум 120, 121, 122  
Апельсин 38, 247  
— китайский самшитовый 64, 79  
Аппаратура для внесения нематодов 129, 137, 149—151, 152, 155  
— — выделения цист 338, 345  
— — пропаривания почвы 110  
Арахис 38, 234  
Арбуз 139  
Астра 230, 316, 320  
Ауксины 20, 279  
Афеландра 234  
Ацетилхолинэстераза 120
- Базаид-пудвер, см. Дазомет  
Базилек 230  
Байер 25141, см. Фенсульфотрион  
Бальзамин 230  
Баклажан 31, 187, 239  
Бактериальный рак люцерны 289  
Бамяя 105
- Банан 22, 28, 31, 39, 113, 129, 132, 138, 139  
Барбарис 257  
Барвинок 277  
Бархатцы 77, 82, 83, 106, 107, 108, 236, 257, 260, 276, 316  
Батат 129, 139  
Бегония 113, 122, 132, 133, 233  
— клубневая 230, 316, 320  
Бедренец 187  
Безвременник 320  
«Белая ножка» 30  
Белена 187  
Белладонна 187  
«Беловершинность» риса 322  
Би-58, см. Диметоат  
Биологический метод борьбы 103—105, 206, 236  
Биотипы 96, 97, 98, 101, 189, 202—205, 229, 283, 285  
Биоценоз почвы 71, 155, 156  
Бобы 107, 230, 231, 232, 234, 235, 250, 257, 272, 285, 295, 299  
Боковые поля, линии 42, 220, 222, 252, 281, 308, 310  
Болезни нематод 72  
Боярышник 130, 257  
Бронзон 149  
Бромистый метил, см. Метилбромид  
Брюква 83, 108, 194, 196, 211, 230, 231, 291, 293  
Будра 320  
Бузина 346  
Бульбус пищевода 42, 44, 45  
— инфекционный 73  
Бурса самца 48, 49
- В-45, В-85 (дибромэтилен) 137  
Василек 289, 293  
Валам (ВПМ, карбатрион, метамнатрия, триматон и др.) 137, 140—142, 156, 162, 236, 276, 278  
Вейник 331  
Вербена 316, 320  
Вероника 316  
Весенняя карликовость 319  
— курчавость 319  
Взаимоотношения нематод с бакте-

- риями 13, 19, 24, 25—27, 71, 156,  
 226, 251, 263, 277, 289, 303, 328  
 — — — вирусами 17, 24, 32—35, 38,  
 201, 251, 263, 272, 275, 276, 277  
 — — — грибами 19, 27, 31, 292, 323,  
 326, 328  
 Вика 207, 210, 230, 257, 277, 291, 299  
 — мохнатая 78, 210, 274  
 — посевная 210, 306  
 Виноград 129, 139, 234, 248, 272, 275,  
 276, 316  
 Виола 233, 320  
 Водолистник 320  
 Ворлекс 149  
 Ворсянка сукновальная (ворсоваль-  
 ная шишка) 15, 278, 282, 286  
 Вофатокс 112, 120, 317  
 Враждебные растения 77, 82, 106, 107,  
 108, 196, 197, 257, 260, 276  
 Вторичное вторжение в растения 22,  
 24, 29, 223, 251, 303  
 Вульварный конус 176, 178, 194, 211,  
 216  
  
 Галинсога 285  
 Галловые нематоды, см. Нематоды —  
 паразиты растений  
 Галлы 24, 268, 319  
 — корневые 15  
 — листовые 24, 322  
 — цветковых частей 24, 26, 322, 325  
 Галоидопроизводные 129, 132, 139  
 Гардения 132, 133, 233  
 Гвоздика 27, 30, 31, 209, 210, 230, 233,  
 293  
 Гелениум 316  
 Гемизоннон, гемизонид 49  
 Гербера 121, 230, 233, 320  
 Гербицидность нематодидов 135, 137,  
 140, 141, 142, 146, 147  
 Гермафродитизм нематод 58, 59  
 Георгина 133, 230, 303, 306, 312, 316,  
 320  
 Гнацинт 31, 133, 252, 291, 293, 299, 300  
 Гибискус 238  
 «Гигантская раса» 283  
 «Гигантские клетки» 21, 96, 183, 184,  
 225  
 «Гигантские личинки» 60, 213  
 — яйца 60  
 Гидразид малеиновой кислоты (ГМК)  
 127, 128, 331  
 Гидрохинон 276  
 Гиннаструм 259  
 Гиперплазия 21, 184  
 Гипертрофия 21, 225  
 Гладиолус 31, 133, 230, 233, 257, 306  
 Гликопротеин яйцевого мешка 227  
 Глоксиния 120, 124, 132, 133  
  
 Гниль головки корня свеклы, см. Чер-  
 вивая гниль свеклы  
 Голова, головная капсула 42, 252  
 Горец почечуйный 232, 235  
 — птичий 218  
 Горох 16, 29, 31, 83, 107, 125, 139,  
 207, 208, 230, 231, 234, 257, 258,  
 259, 285, 291, 293, 296, 299  
 — коровий 30  
 Гортензия 124, 233, 319, 320  
 Горчица 82, 83, 196, 212, 293  
 Грейпфрут 247  
 Гречиха 82, 187, 291  
 Гречишка вьюнковая 285, 293  
 Грибы почвенные 136, 144, 156, 251  
 — сапрофитные 75, 104, 156  
 — фитопаразиты 30, 251, 277, 323  
 — хищные 72—75, 87, 104—106, 206,  
 236  
 Группы гетеродер морфологические  
 170, 171  
 Груша 79, 257, 259, 270, 277  
 Губастик 316  
  
 ДД Шелл (Видден Д, ДД, препарат  
 93) 37, 117, 135, 136, 137, 138, 144,  
 162, 163, 164, 191, 212, 236, 276  
 ДДБ 117, 139, 163  
 Дазанит, см. Фенсульфотион  
 Дазомет (базамид-пульвер, ДМТТ,  
 милон, тиазон) 117, 137, 142, 143, 162,  
 163, 236, 276, 307  
 Далалон 331  
 Двузернянка 328  
 Дегазация 118, 135, 136, 140, 141, 148,  
 153, 157, 158, 191  
 Дейриды 49  
 Деметон, соединения 120, 121, 133,  
 317, 321  
 Диазинон 123  
 Дибромэтилен (ААдибром, ЭДБ, дау-  
 фум, нематокс 100) 137, 138, 146  
 Диметоат 112, 121, 122  
 Дисульфотон (дисистон, дитиосис-  
 токс) 123, 132, 217, 237, 300, 317,  
 333  
 Дитиленхозы, вызываемые стеблевы-  
 ми нематодами 284—310  
 Дитиокарбаматы 140  
 Дитрапекс 148, 162  
 Дифенилсульфид 144  
 Дихлорпропен 135, 136  
 Дихлорэтан (хлористый этилен, ЭДХ)  
 117, 139  
 ДНОК (динитроортокрезол, селинон)  
 147  
 Донник 187, 197, 230, 285  
 Дорлон 149  
 Дороникум 316, 320  
 Древесные культуры 129, 130, 134, 139,

- 250, 257, 264, 268, 272, 273, 275, 276, 320  
 Дуга перинеума 220, 222  
 Дурман 230  
 Душистый горошек 230, 233  
 — колосок 296  
 Дыня 38
- Е-605 форте 119, 120, 295, 317  
 Ежа сборная 231, 232, 296, 331
- «Железа запаса» 327  
 Желтофиоль 212  
 Живокость 230, 316  
 Живорождение у нематод 62  
 Жирные кислоты, нематическое дей-  
 ствие 147, 148
- Зантедекия 230, 233  
 Звездчатка средняя, см. Мокрица  
 Зеленое удобрение 286  
 Земляника 79, 101, 112, 129, 131, 136,  
 139, 146, 187, 231, 250, 257, 266,  
 271, 272, 273, 275, 276, 299, 306,  
 312, 316, 320  
 Земляничная нематода (афеленх ли-  
 стовой), см. Нематоды — паразиты  
 растений  
 Золотарник 306, 316  
 «Зоны оздоровления» картофеля 189,  
 190
- Известково-серный отвар 294  
 Известь 155, 286  
 — гашеная 84, 198, 306  
 — негашеная 84, 198  
 — хлорная 198  
 Измерение нематод 355  
 Изреживание сердечка у земляни-  
 ки 318  
 Инвазионная личинка 62  
 Ингибиторы 125, 128, 175, 176, 249  
 Индол, производные 20  
 Инжектор 129, 144, 149  
 Инжир 269, 272  
 Интерсексы 59, 227  
 Ирис 111, 133, 230, 233, 303, 306, 316,  
 320  
 Истмус 43  
 Исследование жизнеспособности цист  
 345, 346
- Кадмий, соединения 145  
 Какао 39, 235  
 Кактус 233  
 Калабарский боб 125  
 Калий, влияние на развитие нематод  
 64, 65, 86, 118  
 Кальцеолария 120, 320  
 Камелия 275
- Камнеломка 316, 320  
 Капуста 82; 139, 196, 211, 230, 233, 274,  
 291, 293, 299  
 — брюссельская 129, 193, 211, 231  
 — кальяби 196, 211, 264  
 — кормовая 193, 196  
 — кочанная 193, 231, 257, 272, 274  
 — листовая 193  
 — цветная 136, 149  
 Карантинные объекты, правила 41, 79,  
 80  
 Карбагтон 117, 163, 307  
 Карбофос, см. Малатгтон  
 Картофель 30, 31, 38, 41, 107, 109, 135,  
 136, 187, 197, 224, 229, 230, 232,  
 255, 256, 257, 258, 259, 264, 273,  
 275, 277, 278, 289, 291, 295, 296, 306
- Катехин 276  
 Каудалид 49  
 Келерия 331  
 Кермек 316  
 Кила капусты 149, 212  
 Клевер 82, 117, 126, 139, 229, 295,  
 296, 306  
 — александрийский 275, 288  
 — белый 83, 208, 210, 215, 218, 230,  
 232, 257, 258, 274, 285, 306  
 — гибридный 83, 210  
 — инкарнатный 83, 210, 274, 288  
 — красный 31, 83, 208, 215, 230, 257,  
 258, 272, 274, 277, 288, 293, 299,  
 303  
 — персидский 288  
 — розовый 285, 289, 291, 306  
 Клеевые кольца 316  
 Клоповник, индикатор дегазации поч-  
 вы 157, 158, 196  
 Клубеньки бактериальные 206, 207,  
 209, 229, 230  
 Кожно-мускульный мешок 42  
 Козелец сладкий корень 161, 223, 257  
 Колеус 233  
 Колосняк песчаный 242  
 Кольчатая, кольцевая болезнь цветоч-  
 ных культур 24, 299, 300, 322  
 Комбинированные препараты 135, 139,  
 146, 148, 149, 276  
 Комбинированный (интегрированный)  
 метод борьбы 110, 191  
 Конопля 187, 197, 285  
 Конпаразитизм 29  
 Конские бобы 41, 107, 210, 296, 299  
 Корневые выделения 16, 62, 63, 174  
 Коррозия аппаратуры при фумигации  
 186, 196  
 Космос 230  
 Костер безостый 262, 274  
 Кофе 39  
 Крамбе 196  
 Крапива жгучая 213

- Краснокольцевая болезнь пальм 24  
 Краснота, болезнь земляники 319  
 Кресс-салат 82, 141, 187, 212  
 Крестовник 291, 316  
 Крокус 133, 527  
 Кроталария 78, 108, 235  
 Крыжовник 312, 316  
 Куколевая болезнь 325, 328  
 Кукуруза 38, 83, 101, 108, 139, 197, 203,  
 214, 232, 258, 259, 266, 272, 274,  
 275, 277, 285, 289, 291, 299  
 Кумулятивное действие нематод и гри-  
 бов 28  
 Купальница 320  
 Купырь 289  
 Кустистость ржи, овса и других зла-  
 ков 280  
 Кутикла, ее производные 35, 42, 43,  
 117, 194  
  
 Лаванда 235  
 Лайм 64, 248  
 Лактофенол 220, 222  
 Ландыш 31, 41, 113, 134, 257, 261, 307,  
 308  
 Ланнат 146  
 Лапчатка 320  
 Ларвацид, см. Хлорпикрин  
 Лен 187, 197, 230, 232, 280, 285, 293  
 Леспедеца 35  
 Летняя карликовость и курчавость  
 земляники 322  
 Лизол 164, 334  
 Лилия 31, 112, 319, 320  
 Лимон 38, 247  
 Липа комнатная 234  
 Лисохвост 241  
 Листовые нематоды, см. Нематоды —  
 паразиты растений  
 Ловчие растения 16, 109, 198  
 Ложная галловая нематода, см. Не-  
 матоды — паразиты растений  
 Ломонос 235, 320  
 Лох 264  
 Луговик 241, 323  
 Лук 31, 83, 111, 115, 129, 136, 197, 274,  
 275, 278, 291, 293, 294, 299, 300, 306  
 — порей 230  
 — шалот 111  
 Люпин 197, 230, 291, 316  
 Лютик 316, 320  
 Люцерна 31, 38, 139, 231, 258, 274, 288,  
 293, 296, 306, 310  
 — хмелевидная 83, 231, 285  
 Львиный зев 187  
 Ляденец рогатый 83, 210, 274, 288  
  
 Мак 197, 257  
 Малатион 122  
 Малина 38, 79, 108, 139, 271, 276, 316  
 Мандарин 247  
 Маргаритка 230  
 Марь белая 239  
 Маслина 235, 248  
 Масляная кислота 109, 260  
 Мевинфос 122, 133  
 Медьсодержащие препараты 145  
 Мезофауна почвы, влияние фумига-  
 ции 156  
 Мейоз 59  
 Мелойдогиноз 224  
 Меркаптофос, см. Деметон  
 Метафос, см. Метилпаратин  
 Метасистокс Байер (метилмеркапто-  
 фос) 121, 294  
 Метилбромид (бромистый метил, да-  
 уфум МС, терабол) 117, 126, 134,  
 136, 137, 153, 164, 276, 289, 294,  
 321, 322, 333  
 Метилэтиоцианат (МИТ) 140, 141,  
 142, 156  
 Метлица полевая 285, 331  
 Метилкарбамоилксим 146  
 Метилпаратин 119, 120  
 Метилсенфэль 140  
 Методы выделения нецистообразую-  
 щих нематод из почвы и растений  
 346—352  
 — извлечения цист из почвы 338—  
 346  
 Механизм токсического действия пре-  
 паратов 120, 125, 127  
 Механическая очистка клубней от  
 цист 80, 81, 116, 117, 133, 190  
 — — зерна от галлов угрицы 117,  
 325, 329  
 Мигрирующие нематоды, см. Немато-  
 ды — паразиты растений  
 Милон, см. Дазомет  
 Мокал 144  
 Мокрица 198, 239, 286, 295, 297, 299  
 Молочай-солнцегляд 280  
 Монарда 261  
 Монометиламин 142  
 Монстера 120, 233  
 Морковь 31, 83, 129, 139, 197, 215, 220,  
 230, 232, 233, 257, 258, 264, 269,  
 278, 291, 293, 296, 306, 316  
 Морозник 112, 293, 301  
 Мукро хвоста нематод 56  
 Мята курчавая 269  
 — перечная 230, 261  
 Мятлик 231, 242, 296  
 — луговой 218, 231  
 — однолетний 214, 231, 240, 296  
 Мышьяковые препараты 146  
  
 Наперстянка 230, 235, 293, 320  
 Нарциссы 31, 111, 133, 139, 291, 299,  
 300, 320

- Настурция 233, 293, 306  
 Недотрога 320  
 Нейтральные растения 77, 196, 197  
 Некрозы 21, 22, 23, 224, 246, 254, 266, 295, 309  
 Неллит 144  
 Немагон (дибромхлорпропан, ДБХП, нема-гам, фумазон) 129, 132, 138, 139, 144, 146, 163, 212, 217, 237, 248, 264, 276  
 Немакур 139  
 Немафос, см. Цинофос  
 Нематистатические вещества 117, 118  
 Нематициды 118—149  
 Нематода галловая арахисовая 234  
 — — британская 231  
 — — злаковая 231  
 — — ложная (наккобус) 237  
 — — определение видов 222  
 — — северная 229  
 — — Теймза 235  
 — — хлопковая 234  
 — — южная 233  
 — — яванская 235  
 — листовая земляничная 16, 124, 126, 313, 316, 317—321, 322  
 — — рисовая 126, 321, 322  
 — — хризантемная 103, 113, 120, 122, 124, 145, 310  
 — стеблевая (клубневая) картофеля 18, 39, 88, 94, 141, 142, 302—307  
 — — ландыша 133, 307  
 — — люцерны 310  
 — цистообразующая армянская шавелевая 218  
 — — гороховая 16, 170, 171, 178, 179, 206—208  
 — — злаковая 170, 171, 178, 213, 214  
 — — ирландская шавелевая 170, 178, 179, 218  
 — — кактусовая 19, 171, 172, 178, 179, 215—217  
 — — капустная 210—212  
 — — картофельная 16, 19, 38, 39, 41, 77, 80, 81, 82, 95, 110, 114, 125, 128, 130, 133, 134, 135—137, 139, 140, 141, 144, 145, 147, 170—192  
 — — клеверная 100, 171, 172, 178, 179, 208—210  
 — — морковная 171, 172, 178, 179, 214, 215  
 — — овсяная 19, 82, 85, 98, 170, 171, 178, 179, 198—206  
 — — пикульниковая 171, 172, 178, 179, 215  
 — — свекловичная 16, 19, 39, 82, 98, 129, 134, 135, 136, 146, 170, 171, 178, 179, 192—198  
 — — тысячелистниковая 170, 217  
 — — фикусовая 170, 171, 178, 179, 217  
 — — хмелевая 170, 171, 178, 179, 212, 213  
 Нематода галловая эстонская 170, 218  
 Нематоды галловые (мелойдогины) 15, 19, 20, 22, 26, 28, 83, 88, 91, 108, 110, 113, 114, 115, 118, 124, 125, 127, 128, 131, 132, 135—144, 218, 219, 220, 222, 223, 237  
 — листовые (афеленхи) 14, 16, 26, 80, 103, 120; 122, 124, 126, 145, 312, 313—321, 322—325  
 — мигрирующие 14, 17, 39, 83, 88, 113, 127, 129, 130, 131, 132, 135, 136—141, 148, 167, 248—276  
 — — эктопаразиты (ксифинемы — переносчики вирусов и др.), 14, 21, 22, 26, 108, 131, 132, 144, 145, 168, 262—276  
 — — эндопаразиты (пратиленхи, пратиленхоиды) 14, 21, 113, 127, 185, 249—261, 262  
 — — — определение видов 252  
 — паразиты растений 13, 14, 15, 17, 41, 50, 58, 75, 79, 95, 103, 110, 117, 167—334  
 — — — определитель родов 56—58  
 — — шампиньонов 331—334  
 — свободнживущие (сапрозон) 13, 14, 16, 108, 109, 145, 147, 148, 260, 303, 332, 334—336  
 — седентарные нецистообразующие (цитрусовая и др.) 242—248  
 — стеблевые (дитиленхи) декоративных, зерновых, овощных, технических культур 18, 19, 21, 26, 81, 92, 93, 94, 101, 111, 114, 119, 120, 123, 124, 125, 126, 138, 141—144, 145, 278—301  
 — угрицы (ангвины), корневая злаковая 240—242  
 — — листовые и стеблевые 322—325  
 — — цветковые (пшеничная и др.) 15, 27, 117, 325—331  
 — факультативные паразиты 277, 278  
 — цистообразующие (гетеродеры) 15, 41, 42, 114, 129, 133—138, 140, 141, 144, 146, 147, 170—218  
 — — определение видов 178, 179  
 «Нематодная парша» 302  
 «Нематодный войлок» 299, 300  
 Немекс 149  
 НИУИФ-23 135  
 Ноготки 121, 139, 230

Обеззараживание инвентаря 164  
 — посадочного материала водой 110, 113, 115, 216, 217, 248, 261, 289,



- 298, 299, 300, 301, 307, 316, 321, 322, 331  
 — — — хмичкатами 118, 126, 131, 132, 133, 134, 190, 212, 237, 289, 294, 306, 307, 329  
 — почвы агротехническими приемами 36, 41, 82, 84—95  
 — — физическими средствами 110, 114, 162, 236  
 — — химическими веществами 37, 117, 126, 129, 132, 134—164  
 Облучение нематод 114  
 Обследование полей 337  
 Овес 82, 187, 200, 203, 214, 231, 257, 264, 274, 277, 285, 286, 291, 296, 300, 323, 328  
 Овсяг 291  
 Овсяника луговая 187, 231, 274, 323  
 — красная 296, 323, 329, 331  
 — овечья 82, 187, 323, 331  
 ОВС-13 128, 145  
 Огурцы 101, 203, 210, 272, 291, 297, 306  
 Окрашивание нематод 352—354  
 Органические фосфорные соединения 118, 119, 129, 144, 145  
 Орех 268  
 — грецкий 129, 139, 259, 272  
 Осот 92, 93, 94  
 Отбор почвенных проб 337, 338  
 Очиток 316
- Пальма 133  
 Папиллы 42  
 Папоротниковидность (вееролистность) винограда 32, 33, 37  
 Паратион (тиофос) 119, 120, 133, 146, 295, 321  
 Партегенетическое размножение 58, 60, 173, 184, 215, 226  
 Паслен крылатый 187  
 — черный 187  
 Пастернак 230, 296, 299, 306  
 Пастушья сумка 93, 94, 212  
 Патотипы, см. Биотипы  
 Пеларгония 230, 320  
 Пенсалт 144  
 Пентахлорнитробензол (ПХНБ) 146, 212  
 Пенфен 144  
 Пеперомия 233, 272, 316  
 Перец 139, 235  
 — красный 306  
 Перечная мята 33, 316  
 Перечник зонтичный 212  
 Перинеальная область (перинеум самки) 178, 220, 222, 223  
 Персик, 38, 129, 139, 235, 268, 272  
 Песколюб 241  
 Петрушка 129, 230, 235, 293, 296  
 Петунья 230
- Пикульник 208, 215, 285,, 295, 297  
 Пионы 316, 320  
 Пищевод 18, 35, 43  
 Пищеводные железы 18, 35, 44, 45  
 Поваренная соль как дезинфектор 164  
 Подмаренник 285, 291, 295  
 Подорожник 232, 299  
 Подсолнечник 220, 235, 272, 274, 291, 316  
 Полба 328  
 Полевица 15, 18, 214, 218, 323, 329, 331  
 Полегание табака 120, 280  
 Полифенолы 108, 314, 319  
 Половой диморфизм 54  
 Померанец 64  
 Почвенный бур 337  
 Правила предосторожности при работе с нематодидами 119—144  
 ПРД 144  
 Преимагинальные личинки 63, 282  
 Препараты нематод, изготовление 355  
 Признаки отравления нематодидами 119  
 Примула 230  
 Пролеска 31, 230, 257, 300, 320  
 Проницаемость кутикулы 117  
 — яйцевых оболочек 117  
 Пропилгаллат 128  
 Просо 293  
 Протуберанцы яйцевой оболочки 308  
 Пшеница 15, 28, 31, 82, 83, 200, 214, 231, 232, 257, 264, 277, 291, 325, 328  
 Пшеничная нематода см. Нематоды урицы  
 Пырей ползучий 231, 232, 240, 241, 324
- Рак клевера 102  
 Ракитник 258  
 Рапс 16, 82, 196, 256, 285, 291  
 Расы нематод 39, 87, 92—94, 96, 97, 119, 120, 187, 208, 214, 215, 221, 228, 229, 231, 240, 278, 280, 282, 283, 284, 287, 288, 295, 297, 298, 306  
 Райграс 231, 241, 258, 285, 286, 296  
 Редис 139, 197, 198, 212, 306  
 Ревень 235, 272, 306  
 Ризоктонноз 30, 31  
 Рис 235, 265  
 Рогор, см. Диметоат  
 Роданитый калий 118  
 Рододендрон 274  
 Рожь 82, 101, 108, 187, 197, 200, 257, 258, 264, 277, 291, 293, 295, 296, 325, 328  
 Роза 79, 107, 129, 139, 237, 257, 258, 259, 272  
 Ромашка 230, 232  
 Ротовая полость нематод 35, 43  
 Ротовое копы 45, 46, 55, 62, 270, 274  
 Ротовой стилет 18, 35, 42, 44, 45, 46, 62

- Ротовой шип 18  
 Ртутные соединения 111, 133, 145, 329  
 Рудбекия 316, 320  
 Рута 64, 248  
 Рябина 258  
 Рыбий жир 148
- Салат 83, 129, 139, 158, 228, 232, 239, 258, 267, 268, 272, 277, 293, 316  
 Самшит 127, 145, 259, 266  
 Сансевьера 132, 230  
 Сахар, нематодное действие 147  
 Сахарный тростник 235, 265, 267, 272  
 Свекла 15, 139, 223, 232, 267, 274, 277, 295, 306  
 — кормовая, листовая, мангольд 82, 196, 215, 230, 272, 278, 291, 293, 296  
 — сахарная 38, 82, 136, 187, 192, 196, 229, 230, 239, 256, 258, 259, 290, 293  
 — столовая 196, 215, 291  
 Свекловичная нематода см. Нематоды цистообразующие  
 Севообороты, как способ борьбы 36, 40, 82, 96, 106, 187, 188, 196, 197, 206, 208, 210, 215, 236, 260, 276, 285, 294, 295, 329, 331  
 Седентарные корневые нематоды, см. Нематоды гетеродеры, мелойдогны  
 Селен, соединения 127, 145,  
 Сельдерей 83, 129, 230, 257, 269, 272, 278, 296, 306, 316  
 Семенной контроль 80, 81, 331  
 Селекция на устойчивость 95, 96, 98, 291  
 Сераделла 83, 230  
 Сердечник 289  
 Сероводород 142  
 Сероуглерод 16, 134, 276  
 Синергичное действие 28, 149  
 Синильная кислота 133  
 Синингия 122, 234  
 Сирень 257, 259, 303, 306  
 Скабиоза 320  
 Скорцонера 272, 293  
 Сладкий корень 230, 232, 235  
 Слива 129, 257, 258, 259, 265  
 Смородина красная 37, 79, 259  
 — черная 272, 312, 316  
 Сода 164  
 Сорго 275  
 Сорняки, как растения-хозяева 90—95  
 Соя 28, 29, 30, 38, 65, 235, 293  
 Спаржа 108, 272  
 Спонтанный выход личинок 174  
 Спикулы 45, 48, 327  
 Спорыш 294  
 «Срединная пластинка» 21, 103, 279  
 Стимуляторы выхода личинок из цист 174, 175, 176, 187, 213
- Суданская трава 259, 260, 264  
 Сурепица 82, 196, 211
- Табак 27, 30, 31; 39, 120, 136, 139, 147, 173, 275, 291, 295, 312, 316  
 Твердая головня 29, 328  
 Телон (ДХП) 136, 198, 212, 276  
 Темик, см. Метилкарбамоиллоксим  
 Терабол 136, 137  
 Терракур (Байер АГ) 143  
 Терракур Р, см. Фенсульфотион  
 Теплицы 135, 138, 139, 140, 142, 152, 163, 223, 229, 233  
 Тест-нематоды 146  
 Тест-растения 158  
 Тест-схема Сассера 220, 221, 234  
 Тетраплондия 60  
 Тетрахлортнофен (пенсалт, пенфен, ТД-183) 144  
 Тиазон, см. Дазомет  
 Тианозин, см. Цинофос  
 Тигридия 306  
 Тимофеевка 108, 241, 260, 323, 329, 331  
 Тинокс 112, 121, 317  
 ТМТД (тетраметилтиурамдисульфид) 298
- Токсины 73  
 Толстянка 120  
 Томаты 30, 31, 38, 118, 139, 158, 230, 232, 238, 257, 267, 274, 297, 306  
 Топинамбур 316  
 Тополь 268  
 Трапекс (метилизотиоцинат, метифум, трапексид) 140, 162  
 Тридипам 143, 144  
 Трифолиата 64  
 Трищетинник золотой 331  
 Тростник 241  
 Турнепс 130, 211, 256  
 Тюльпан 133, 257, 291, 300, 301, 306  
 Тыква 210, 306  
 Тысячелистник 92, 217, 324
- Увядание вертициллезное** 30, 31  
 — панамская болезнь 31  
 — фузариозное 30
- Удобрения, влияние на популяцию нематод и урожай** 84, 198  
 — зеленое 88, 105, 286  
 — микроэлементы 84, 86  
 — минеральные 84  
 — органические 87, 88, 105, 248, 307
- Узамбарская фиалка 122, 124, 230, 235  
 Ультразвук, влияние на нематод 114
- Устойчивость, сорта** 17, 22, 27, 28, 77, 82, 95, 98—103, 189—191, 198, 204, 205, 207, 210, 229, 233—236, 288, 289, 291, 320
- Фазмиды** 49, 50, 57, 220  
**Фасоль** 38, 187, 272

- Фасоль лимская 38  
 Фацелия 285, 287  
 Фенсульфотион (терракур Р. Байер 25141) 124, 125, 130—132, 144, 145, 191, 237, 288  
 Фенолы, фенолоподобные соединения 21, 60  
 Фенхель 230  
 Ферменты 18, 19, 20, 27, 60, 69, 96, 254, 279, 305, 319, 332  
 Фиалка 31, 100, 109  
 Физостигмин 125  
 Филадельфус 234  
 Филодендрон 120, 234  
 Фиксаторы для нематод 354  
 Фигус 234  
 Фитотоксичность 118, 121, 126, 128, 134, 137, 138, 139, 140, 142, 144, 147, 157  
 Фитофтороз 30, 302  
 Флокс 81, 124, 230, 299  
 Форат (тимет) 123, 126, 129, 131, 289  
 Форзиция 237  
 Формалин 11, 142, 148, 164, 190, 220, 294, 334  
 Формиат кальция 148  
 Фосдрин, см. Мевинфос  
 Фосфамид, см. Диметоат  
 Фосфамидон 122  
 Фосфин 133, 134  
 Фрезия 139, 224  
 Фунгитоксичность 156  
 Хинозол 164  
 Хищная амeba 75  
 Хищные грибы 72, 73, 75, 87, 104, 206, 236  
 — клещи 76, 106  
 — нематоды 13, 75, 76, 236  
 — ногохвостки 76  
 — энхитреиды 76  
 Хлопчатник 30, 31, 38, 39, 101, 139, 146, 229, 274  
 Хлорбромпропен 139  
 Хлорпикрин (ларвацид, пикфум и др.) 135, 136, 137, 276  
 Хлорфенилметилроданин 126, 322  
 Хмель 213, 303  
 Хризантема 112, 120, 121, 124, 139, 257, 258, 315  
 Хурма 248  
 «Цветная капуста», болезнь земляники 25, 318  
 Цефалид 49  
 Цианамид кальция 84, 155, 205, 286  
 Циклогексимид 146  
 Цикорий 82  
 Циннофос 123, 124, 126, 129—132, 217, 237, 288, 294, 300, 317, 333  
 Цистогон 134, 135  
 Цитрусовая нематода, см. Нематоды седентарные нецистообразующие  
 Цитрусовые культуры 131, 138, 139, 265  
 Цитокенин 279  
 Чай 129, 138, 139  
 Червивая гниль свеклы 22, 280, 290  
 — — клубней картофеля 302  
 Черешня 272  
 Чеснок 115, 294  
 Чечевица 207  
 Чина 207  
 — луговая 209, 210  
 Шалфей аптечный 235, 261  
 Шейковая гниль лука 28  
 Шпинат 83, 196, 293  
 Щавель 215, 232  
 — курчавый 218  
 Щетинник 234  
 ЭДБ (дибромэтилен) 137, 138, 146, 164  
 Экатокс 120  
 Эндивий 232, 258  
 Эспарцет 197, 230, 293  
 Эуфорбия 233  
 Эхеверия 120, 233  
 «Ювенильность» листа 318  
 Яблоня 79, 113, 129, 139, 214, 250, 257, 258, 259, 260, 264, 265, 270, 272, 275  
 Язвенник 288  
 Яйцевой мешок 60, 174, 183, 211, 214, 216, 227, 239  
 Ямс 267  
 Ясень белый 237  
 Яснотка 215  
 Ячмень 197, 200, 203, 214, 231, 232, 251, 257, 258, 259, 291, 328

Предисловие к русскому изданию . . . . .	3
Предисловие к немецкому изданию . . . . .	10
<i>Общая часть</i>	
<b>ОСНОВЫ ФИТОНЕМАТОЛОГИИ</b>	
<b>Введение</b> . . . . .	13
<b>Исторический очерк нематологических исследований</b> . . . . .	15
<b>Способы повреждения растений паразитическими нематодами и их влияние на сельское хозяйство</b> . . . . .	18
Механико-физиологические повреждения и их симптомы . . . . .	18
Симптомы поражения на подземных частях растений . . . . .	21
Симптомы поражения на надземных частях растений . . . . .	23
Взаимоотношения между нематодами и другими возбудителями болезней растений . . . . .	24
Нематоды и бактерии . . . . .	25
Нематоды и грибы . . . . .	27
Нематоды и вирусы . . . . .	32
Снижение количества и качества урожая нематодами . . . . .	38
Некоторые экономические последствия поражения культур нематодами . . . . .	40
<b>Морфология и анатомия фитопаразитических нематод</b> . . . . .	41
<b>Систематика фитонематод</b> . . . . .	50
<b>Краткий определитель важнейших паразитических родов нематод</b> . . . . .	56
<b>Основные черты биологии фитопаразитических нематод</b> . . . . .	58
Соотношение полов и определение пола . . . . .	58
Образование яиц, оплодотворение и эмбриональное развитие . . . . .	59
Постэмбриональное развитие . . . . .	62
Продолжительность цикла развития и влияющие на него факторы . . . . .	63
<b>Общие сведения об экологии фитопаразитических нематод</b> . . . . .	65
Влияние климатических и погодных условий . . . . .	65
Влияние физических и химических почвенных факторов . . . . .	69
Влияние почвенной микрофлоры и микрофауны . . . . .	71
Вирусы и бактерии — возбудители болезней у нематод . . . . .	72
Грибы — враги нематод . . . . .	72
Животные — враги нематод . . . . .	75
Влияние растительного покрова . . . . .	77
<b>Основы борьбы с нематодами</b> . . . . .	79
Профилактические мероприятия . . . . .	79
Карантинные мероприятия . . . . .	79

Фитосанитарные (агротехнические) мероприятия . . . . .	80
Истребительные мероприятия . . . . .	103
Биологическая борьба . . . . .	103
Физические методы . . . . .	110
Применение химических средств . . . . .	117

*Специальная часть*

**НЕМАТОДЫ — ПАРАЗИТЫ РАСТЕНИЙ**

<b>Нематоды — паразиты корней</b> . . . . .	167
Седентарные корневые нематоды . . . . .	168
Цистообразующие нематоды . . . . .	170
Общая часть . . . . .	170
Морфология и цикл развития видов <i>Heterodera</i> . . . . .	172
Вылупливание личинок и факторы, влияющие на него . . . . .	174
Признаки определения видов <i>Heterodera</i> . . . . .	176
Ключ для определения видов <i>Heterodera</i> , встречающихся в Средней Европе . . . . .	178
Картофельная цистообразующая нематода ( <i>Heterodera rostochiensis</i> Wollenweber, 1923) . . . . .	180
Свекловичная цистообразующая нематода ( <i>Heterodera schachtii</i> Schmidt, 1871) . . . . .	192
Овсяная цистообразующая нематода ( <i>Heterodera avenae</i> Wollenweber, 1924) . . . . .	198
Гороховая цистообразующая нематода ( <i>Heterodera göttingiana</i> Liebscher, 1892) . . . . .	206
Клеверная цистообразующая нематода ( <i>Heterodera trifolii</i> Goffart, 1932) . . . . .	208
Капустная цистообразующая нематода ( <i>Heterodera cruciferae</i> Franklin, 1945) . . . . .	210
Хмелевая цистообразующая нематода ( <i>Heterodera humuli</i> Filipjev, 1934) . . . . .	212
Злаковая цистообразующая нематода ( <i>Heterodera punctata</i> Thorne, 1928) . . . . .	213
Морковная цистообразующая нематода ( <i>Heterodera carotae</i> Jones, 1950) . . . . .	214
Пикульниковая цистообразующая нематода ( <i>Heterodera galeopsidis</i> Goffart, 1936) . . . . .	215
Кактусовая цистообразующая нематода ( <i>Heterodera cacti</i> Filipjev and Schuurmans Stekhoven, 1941) . . . . .	215
Фиковая цистообразующая нематода ( <i>Heterodera fici</i> Kirjanova, 1954) . . . . .	217
Другие встречающиеся в Европе виды <i>Heterodera</i> . . . . .	217
Нематоды, образующие галлы на корнях . . . . .	218
Корневые галловые нематоды ( <i>Meloidogyne</i> spp.) . . . . .	219
Галловые нематоды открытого грунта . . . . .	229
Галловые нематоды закрытого грунта . . . . .	233
Борьба с галловыми нематодами . . . . .	236
Ложная галловая нематода ( <i>Nacobbus serendipiticus</i> Franklin, 1959) . . . . .	237
Злаковая корневая нематода ( <i>Anguina radicolica</i> Greef, 1872 n. comb.) . . . . .	240
Седентарные нецистообразующие корневые нематоды . . . . .	242
<i>Rotylenchulus borealis</i> Loof and Oostenbrink, 1962 . . . . .	242
Цитрусовая нематода ( <i>Tylenchulus semipenetrans</i> Cobb, 1913) . . . . .	244

Мигрирующие корневые нематоды . . . . .	248
Эндопаразитические виды <i>Pratylenchus</i> . . . . .	249
Борьба с видами <i>Pratylenchus</i> . . . . .	260
Эндопаразитические виды <i>Pratylenchoides</i> . . . . .	261
Эктопаразитические корневые нематоды . . . . .	262
Борьба с эктопаразитическими корневыми нематодами . . . . .	276
Нематоды — факультативные паразиты . . . . .	277
<b>Стеблевые нематоды</b> . . . . .	278
Стеблевая нематода [ <i>Ditylenchus dipsaci</i> (Kühn, 1857) Filipjev, 1936] . . . . .	278
История и географическое распространение . . . . .	278
Вредоносность . . . . .	278
Признаки болезни . . . . .	279
Морфология паразита . . . . .	280
Развитие и биология . . . . .	281
Способы расселения и инвазии . . . . .	282
Проблема рас . . . . .	282
Болезни культурных растений, вызываемые стеблевой нематодой ( <i>Ditylenchus dipsaci</i> Kühn) . . . . .	284
Стеблевая (клубневая) нематода картофеля ( <i>Ditylenchus destructor</i> Thore, 1945) . . . . .	302
История и географическое распространение . . . . .	302
Вредоносность . . . . .	302
Признаки болезни . . . . .	302
Морфология паразита . . . . .	303
Развитие и биология . . . . .	305
Растения-хозяева . . . . .	306
Меры борьбы . . . . .	306
Дитиленхоз ландыша ( <i>Ditylenchus convallariae</i> Sturhan et Fridman, 1965) . . . . .	307
Люцерновая стеблевая нематода ( <i>Ditylenchus medicaginis</i> Wasilewska, 1965) . . . . .	310
Листовые паразитические нематоды . . . . .	310
Хризантемная нематода, <i>Aphelenchoides ritzemabosi</i> (Schwartz, 1911) Steiner, 1932 . . . . .	310
История и географическое распространение . . . . .	310
Признаки поражения . . . . .	311
Морфология паразита . . . . .	312
Развитие и биология . . . . .	314
Растения-хозяева . . . . .	315
Меры борьбы . . . . .	316
Земляничная нематода, <i>Aphelenchoides fragariae</i> (Ritzema Bos, 1891) Christie, 1932 . . . . .	317
История и географическое распространение . . . . .	317
Признаки поражения . . . . .	318
Развитие и биология . . . . .	319
Растения-хозяева . . . . .	320
Меры борьбы . . . . .	320
Прочие виды <i>Aphelenchoides</i> . . . . .	321

<i>Aphelenchoides blastophorus</i> Franklin, 1952 . . . . .	321
<i>Aphelenchoides subtenuis</i> (Cobb, 1926) Steiner et Buhner, 1932 . . . . .	322
<i>Aphelenchoides besseyi</i> Christie, 1942 . . . . .	322
Нематоды, образующие галлы на листьях и стеблях . . . . .	322
<i>Anguina graminophila</i> (Goodey, 1933) Thorne, 1961 . . . . .	323
<i>Anguina graminis</i> (Hardy, 1850) Filipjev, 1936 . . . . .	323
<i>Anguina millefolii</i> (Löw, 1874) Filipjev, 1936 . . . . .	324
<i>Paranguina agropyri</i> Kirjanova, 1955 . . . . .	324
<b>Нематоды, паразитирующие в зачатках цветков . . . . .</b>	<b>325</b>
Пшеничная нематода, или угрица [ <i>Anguina tritici</i> (Steinbuch, 1799) Filipjev, 1936] . . . . .	325
Морфология паразита . . . . .	326
Развитие и биология . . . . .	327
Нематода цветков злаковых трав [ <i>Anguina agrostis</i> (Steinbuch, 1799) Filipjev, 1936] . . . . .	329
Развитие и образ жизни . . . . .	330
<b>Нематоды — паразиты культуры шампиньонов . . . . .</b>	<b>331</b>
<b>Свободноживущие нематоды, часто встречающиеся в образцах растений и почвы . . . . .</b>	<b>334</b>
<b>Методы исследования в нематологии . . . . .</b>	<b>336</b>
Исследование почвы на цистообразующие нематоды . . . . .	337
Отбор почвенных проб . . . . .	337
Методы извлечения цист из почвы . . . . .	338
Исследование клубней картофеля на наличие цист . . . . .	343
Влияние влажности почвы на результаты исследования . . . . .	344
Способы отделения цист от всплывающих загрязняющих частиц . . . . .	344
Количественное определение содержимого цист . . . . .	345
Оценка жизнеспособности цист . . . . .	346
Исследование почвы на нецистообразующих нематод . . . . .	346
Методы выделения нецистообразующих нематод . . . . .	347
Исследование растений на поражение нематодами . . . . .	350
Методы выделения нематод из частей растений . . . . .	350
Методы окрашивания нематод в растительной ткани . . . . .	352
Методы дезактивации, умерщвления, фиксации и измерения нематод . . . . .	354
Указатель литературы . . . . .	356
Указатель латинских названий . . . . .	425
Предметный указатель . . . . .	433

Деккер Х.

НЕМАТОДЫ РАСТЕНИЙ И БОРЬБА С НИМИ. Пер. с нем. Л. А. Гуськовой и др. Общ. ред. и вступит. ст. канд. биол. наук. Н. М. Свешниковой. М., «Колос», 1972. 444 с. с ил.

Редактор Е. Н. Фолькман  
Художник С. А. Данилов  
Художественный редактор Н. М. Коровина  
Технический редактор  
Л. М. Володченкова  
Корректор М. И. Бынеев

Сдано в набор 12/1 1972 г. Подписано к печати 15/VIII 1972 г. Формат 60×90<sup>1/16</sup>. Бумага тип. № 2. Усл.-печ. л. 28. Уч.-изд. л. 33,82. Изд. № 26. Заказ № 616. Цена 2 р. 53 к.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Колос», 103716, Москва, К-31, ГСП, ул. Дзержинского, д. 1/19.

Белоцерковская книжная типография Государственного комитета Совета Министров УССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли, ул. К. Маркса, 4.