

---

УДК 632.9

## **ПЕРСПЕКТИВЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ БАКТЕРИЙ-АНТАГОНИСТОВ ПРОТИВ НАИБОЛЕЕ ФИТОПАТОГЕННЫХ ВИДОВ НЕМАТОД, ВИРУСОВ И ГРИБОВ**

*Н.Д. Романенко, И.О. Попов, С.Б. Таболин, Е.Н. Бугаева, Институт паразитологии РАН, В.Г. Заец, Российский университет дружбы народов*

Важное направление в биологической защите растений — использование микробов-антагонистов и продуктов их жизнедеятельности. Они эффективны в очень малых концентрациях, и для защиты растений требуется небольшое количество действующего вещества [1, 10, 16].

В последние годы выявлены биоактивные штаммы грибов и бактерий-антагонистов, обладающие комплексной активностью (фунгицидной, бактерицидной и нематодицидной) с высокой биологической, хозяйственной и экономической эффективностью в борьбе с комплексом фитопаразитов,

включая нематод-вирусоносителей, на разных сельскохозяйственных культурах [9, 11, 12].

Аэробные бактерии рода *Pseudomonas* — гетерогенная группа микроорганизмов, которые принимают активное участие в процессах минерализации органических соединений. В то же время многие виды псевдомонад могут оказывать положительное или отрицательное влияние на развитие сельскохозяйственных культур. Некоторые виды патогенны для них, другие, например, сапрофитные псевдомонады, широко населяющие ризосферу, играют важную роль в защите растений от бактериальных и грибных заболеваний. Псевдомонады — один из немногочисленных родов бактерий, из которых получены к настоящему времени антибиотики —  $\beta$ -лактоны. Одним из них является обаблюорин, синтезируемый штаммом *P. fluorescens* Sc 12936 [14]. Литическое действие псевдомонад на почвенные грибы описано Я.П. Худяковым еще в 1935 г. Микроорганизмы, вызывающие это явление, названы миколитическими. Было показано, что *P. aeruginosa* и *P. fluorescens* — наиболее активные виды в группе миколитических бактерий. Одновременно была предпринята попытка использовать явление антагонизма для борьбы с грибными болезнями сельскохозяйственных растений. Культуры бактерий, лизирующих *Fusarium graminearum* и *Fusarium lini*, вносили в почву для борьбы с фузариозом пшеницы и льна. Позже был предложен термин «бактеризация» — обработка семян миколитическими бактериями, защищающими растение от патогенных грибов. Испытания миколитических бактерий, в первую очередь *P. aeruginosa* и *P. fluorescens*, в борьбе с фузариозом различных сельскохозяйственных растений в лабораторных и вегетативных опытах дали положительные результаты [5, 6, 7, 9, 14, 15].

После продолжительного перерыва исследователи вновь проявили интерес к использованию живых культур бактерий рода *Pseudomonas* для борьбы с грибными заболеваниями растений. При этом псевдомонады проявляют способность к активной колонизации корневой системы и синтез разнообразных антифунгальных соединений. Микроорганизмы, активно размножающиеся на корнях и получившие название ризобактерий, состоят из нескольких групп: «нейтральные» бактерии — не оказывающие влияния на растения; вредные (их от 8 до 15%); угнетающие прорастание семян; уменьшающие длину корней, вызывающие на них некрозы и усиливающие инфекцию корней грибами и бактериями; стимулирующие рост растений (их всего 2—5%). Показано, что вредная микрофлора сахарной свеклы представлена родами *Enterobacter*, *Lebsiella*, *Pseudomonas*, снижала урожайность на 21—49%. Бактерии, стимулирующие рост растений, вытесняли вредную микрофлору с поверхности корней и уменьшали на 21—72% количество грибов родов *Fusarium*, *Penicillium*, *Aspergillus*, *Cladosporium* и др. При обработке ризобактериями семян сахарной свеклы их количество достигало  $10^5$  КОЕ/см корней. В необработанных бактериями семенах эти цифры составляли 90—600 КОЕ/см. Сходные данные получены на картофеле, пшенице и других сельскохозяйственных культурах [4, 5, 6, 14, 15].

Использование ростостимулирующих ризобактерий позволило повысить урожай картофеля на 5—33%, сахарной свеклы — на 15 (при этом выход сахара повышался на 955—1227 кг/га), пшеницы — на 26—29, риса — на 3—16%. Установлено, что наиболее активные ризобактерии принадлежали видам *P. putida* и *P. fluorescens*. При этом одни авторы указывают, что они гетерогенны по свойствам и не соответствуют биоварам, описанным у *P. fluorescens*, другие — что они чаще всего принадлежат к биоварам III и V *P. fluorescens* [5, 6, 7, 9, 14, 15].

Из бактерий рода *Pseudomonas* выделены новые, своеобразные по структуре и спектру действия антибиотические вещества, в т.ч. аминокликозиды, монобакта-

мы, псевдомоновые кислоты, эффективные в отношении антибиотико-резистентных возбудителей заболеваний. Использование бактерий-антагонистов из рода *Pseudomonas* для борьбы с грибными заболеваниями растений приобретает актуальность, а знание химической природы и биологической роли веществ, обуславливающих функциональное действие, знаменует новый этап этих исследований, первые из которых были начаты более 15 лет тому назад [3, 5, 6, 7, 14, 15].

Значительные успехи достигнуты в расшифровке механизма стимулирующего действия ризобактерий. Показано, что это действие связано с подавлением грибов и фитопатогенных бактерий антибиотиками и другими биологически активными метаболитами ризобактерий-антагонистов. Иллюстрацией может служить работа Хоуэлла и Стипановича, которые использовали для защиты хлопчатника штамм *P. fluorescens* PF-5. Последний синтезировал два антибиотика — пирролнитрин, угнетающий рост фитопатогенного гриба *Rhizoctonia solani*, и пиолотеорин, ингибирующий рост *Pythium ultimum* — важного патогена семян хлопчатника. Обработка семян штаммом или антибиотиками увеличивала выживаемость растений на 28—71%. Штамм *Pseudomonas* sp. 19 (идентифицированный затем как *P. fluorescens*) — продуцент феназин-1-карбоновой кислоты — был с успехом использован А.А. Гарагулей для защиты пшеницы от корневой гнили, вызванной *Fusarium oxysporum*. Позднее [16] сообщили о выделении из ризосферы пшеницы штамма *P. fluorescens* 2-79, эффективного для борьбы с заболеваниями ячменя и пшеницы, вызванными грибом *Graeumannomyces graminis* var. *tritici*. Антифунгальный эффект был обусловлен синтезом феназин-1-карбоновой кислоты. Мутанты, не образующие феназиновый пигмент, не обеспечивали защитного действия [5, 6, 7, 9, 14, 15].


Штаммы *P. fluorescens* были способны к синтезу значительных количеств феназин-1-карбоновой кислоты [15]. Интенсивность биосинтеза колебалась от 44 до 422 мг пигмента на 1 л культуральной среды и была непосредственно связана со степенью антагонистической активности продуцента. Феназин-1-карбоновая кислота — сравнительно слабый антибиотик, малотоксична для животных, но обладает значительной токсичностью по отношению к некоторым растениям и водорослям. Ряд авторов антифунгальные свойства ризобактерий связывают с образованием антибиотических веществ. Подавляющее большинство исследований в этой области посвящено сидерофорам, синтезируемым бактериями рода *Pseudomonas* и играющим огромную роль в ограничении численности патогенов. Сидерофоры — соединения, осуществляющие транспорт железа, широко распространены у различных групп аэробных микроорганизмов. Многие из них обладают антибиотической активностью либо являются факторами роста для некоторых бактерий. К сидерофорам принадлежит и псевдобактин (пиовердин) — желто-зеленый флюоресцирующий пигмент бактерий рода *Pseudomonas*. К настоящему времени установлена роль псевдобактина в транспорте железа у *P. fluorescens* и других флюоресцирующих видов. Одновременно с псевдобактином *P. fluorescens* синтезирует нефлюоресцирующий сидероф псевдобактин-А, по-видимому, являющийся его предшественником. Мало изученными являются раздел экологии бактерий рода *Pseudomonas* и взаимоотношения этих микроорганизмов с фитонематодами, широко населяющими почву и снижающими урожайность до 70% [5, 6, 7, 9, 14, 15].

Показано, что штаммы актиномицетов и 50% испытанных штаммов грибов благоприятствуют накоплению нематод *Rhabditis oxycerca* и *Aphelenchus parietinus* вблизи и внутри их колоний на агаризованной среде, т.е. нематоды, согласно принятой авторами терминологии, «привлекались» этими микроорганизмами. Остальные штаммы грибов не вызвали видимой реакции со сто-

роны фитогельминтов. Фильтраты их культуральных жидкостей не обладали нематодными свойствами [9]. Культуры 60 неидентифицированных штаммов бактерий в 85% случаев «оттапливали» нематод, т.е. вызвали их движение в направлении, обратном от колонии. Таким образом, почвенные бактерии оказывали антагонистическое действие на фитогельминтов, в противоположность актиномицетам и грибам, влияние которых на фитонематод было благоприятным. Интересное исследование нематодных свойств 267 штаммов бактерий было выполнено Инкуца и соавт. Наряду с 88 видами бактерий ими было изучено 11 видов дрожжей, 19 видов грибов и 14 видов актиномицетов. Тест-объектом служила сапробиотическая нематода *Rhabditis ferricola*. Позднее наблюдаемые закономерности были подтверждены на фитогельминтах *Panagrellus* и *Meloidogyne*. Наиболее сильными продуцентами нематодов оказались сапрофитные бактерии рода *Pseudomonas*. В то же время фитопатогенные бактерии родов *Pseudomonas*, *Xanthomonas* и *Erwinia* не угнетали фитогельминтов. Наблюдался синергизм повреждающим действием на растения эндопаразитических нематод и фитопатогенных бактерий *P. viridiflava*, *P. marginalis* и *P. corrugata*. Штаммы *P. aeruginosa* и *P. aureofaciens* оказывали антагонистическое действие на фитогельминтов; *P. fluorescens* и *P. putida* иногда вызвали слабое привлечение нематод; *P. aurantiaca* и *P. lemonieri* в большинстве случаев не оказывали на них никакого влияния. В то же время фитопатогенные бактерии *P. syringae* вызывали слабое привлечение *Ditylenchus destructor* либо проявляли индифферентное отношение к *Aphelenchoides asterocaudatus*. Показано, что антибиотические вещества (пиоцианин, оксихлорорафин, феназин-1-карбоновая кислота, производные флюофоглюцина), синтезируемые бактериями, не обладают нематодными свойствами. Можно предполагать, что нематодный эффект обусловлен какими-то другими биологически активными метаболитами бактерий, угнетающими нематод в условиях эксперимента. Выделение таких веществ и изучение механизма их действия на фитогельминтов представляют интерес [27]. Впервые высокое нематодное действие псевдомонад и их метаболитов на лонгидорид и триходорид и их антивирусная активность были продемонстрированы в отношении комплекса картофельных и других почвенных вирусов и нематод их переносчиков на картофеле [2, 7, 11, 12].

В настоящее время с целью разработки экологических и энергосберегающих способов защиты растений интенсивно изучаются коллекции штаммов бактерий и грибов-антагонистов, обладающих комплексной фунгицидной, бактерицидной и нематодной активностью, проводится их поиск в различных фитоценозах и регионах России. В результате лабораторных, вегетационных и полевых исследований впервые выделены штаммы бактерий из родов *Pseudomonas* и *Bacillus*, обладающие не только фунгицидным, бактерицидным, нематодным эффектом, но и высоким ростстимулирующим действием на вегетативную продуктивность тест-растений черной и красной смородины, крыжовника и картофеля [8, 9, 10, 11, 12]. В РФ были выделены штаммы бактерий-антагонистов, обладающие нематодной активностью, в т.ч. 4 штамма *B. thuringiensis* (var. *israeleensis*, var. *thuringiensis*, var. *sotto*), 2 штамма *B. polymixa*, 2 штамма *Pseudomonas fluorescens* (AR-33 и 163) и 1 штамм *P. aureofaciens* [35]. Установлено, что наибольшей нематодной активностью обладали штаммы *B. thuringiensis* — продуценты термостабильного бета-экзотоксина, вызывающие массовую гибель и резкое снижение численности нематод в ризосфере некоторых ягодных культур и картофеля [9, 10, 11, 13]. В дальнейшем отобранные нами штаммы бактерий-антагонистов с полифункциональной активностью и их смеси оценивались нами в лабора-

торных, полевых и вегетационных опытах в условиях естественного и искусственного комплексного заражения тест-растений картофеля и других культур нематодами, вирусами и грибами с целью выявления наиболее как биологически, так и хозяйственно эффективных. Так, в лабораторном опыте (2005—2006 гг.) на базе Института паразитологии РАН оценивали биологическую эффективность отобранных полифункциональных штаммов, их смесей и биопрепаратов на комплекс фитопатогенных вирусов картофеля (карла, поти и потекс), нематод, включая переносчиков непо- и тобравивирусов — триходорид и лонгидорид и цистообразующую золотистую картофельную нематоду, и грибы рода *Fusarium* — возбудителей корневых гнилей. По результатам визуальной и лабораторной оценки, высокой полифункциональной активностью (нематодной, фунгицидной и антивирусной) обладал штамм *P. fluorescens* AP-33. В варианте не отмечено ни одного пораженного вирусами и другими патогенами растения, в то время как при термическом обеззараживании биологическая эффективность составила 67%. В варианте с использованием 0,1%-й водной суспензии бактерии *P. fluorescens*-163 все тест-растения были заражены фитопатогенами, проявились симптомы поражения вирусами, нематодами и корневыми гнилями. Это было подтверждено в последующих лабораторных опытах. Гибель (67%) цист картофельной нематоды отмечена при использовании препарата Алирин-Б и 0,1%-х водных суспензий смесей *Enterobacter* sp. + *B. thuringiensis* 32, *B. subtilis* B-2 + *P. fluorescens* R-33, *B. subtilis* B-1 и B-2 + *P. aureofaciens* A-2. Высокая фунгицидная активность проявилась при использовании 0,1%-х водных суспензий смесей штаммов бактерий-антагонистов *B. subtilis* B-2 + *P. fluorescens* AP-33, *Enterobacter* sp. + *B. thuringiensis* 132 и Алирин-Б, а антивирусная активность отмечена у 0,1%-й смеси водной суспензии штаммов *B. putida* + *B. thuringiensis* 132. В результате проведенных исследований установлено, что наибольшее количество побегов образуется в варианте после обработки клубней и почвы вокруг них смесью суспензий бактерий *Bacillus polymixa* A-1 + *Enterobacter* sp. Количество побегов в этом варианте в 2,4 раза превышало необработанный контроль и примерно в 2 раза повышало побегообразование продуктивных безвирусных растений на обеззараженном субстрате (без обработки клубней и почвы). Применение *P. fluorescens* AP-33 (эталон) увеличивало длину побегов на 58,8% по сравнению с необработанным контролем. После обработки клубней и почвы вокруг них смесью штамма *P. fluorescens* AP-33 с *B. subtilis* B-2 длина побегов увеличивалась на 35,5%, *B. thuringiensis* 132 — на 32,1, *P. fluorescens* 163 — на 28,5, а смесью суспензий этого штамма с *Enterobacter* spp. — на 27,6%. В варианте с обработкой клубней и почвы вокруг них смесью суспензий бактерий *Bacillus polymixa* A-1 + *Enterobacter* sp. биомасса побегов увеличилась на 14,5%, корней — на 18,8%. В необработанном инфицированном контроле на обеззараженном субстрате (без обработки клубней и почвы вокруг них) сырой вес побегов и корней безвирусных растений снижался. Смесь 0,1%-й водной суспензии штаммов *P. fluorescens* AP-33 + *B. subtilis* B-2 повышала вес сырой биомассы на 6%, а сухой — на 15,2% по сравнению с инфицированным необработанным контролем.

Таким образом, в результате лабораторных и полевых опытов выявлен ряд штаммов бактерий родов *Pseudomonas* и *Bacillus*, обладающих нематодными, фунгицидными и антивирусными свойствами. При обработке клубней и почвы вокруг растений 0,1%-й суспензией *Bacillus polymixa* A-1 + *Enterobacter* sp. число цист *Globodera rostochinensis* снижалось почти на 67%, биомасса побегов увеличивалась на 14,5%, а корней — на 18,8%. Антивирусная активность отмечена у смеси *Bacillus putida* + *Bacillus thuringiensis* штамм 132. 

## Список литературы

1. Борисов Б.А. Экологически безопасная защита тепличных растений от галловых нематод. Аграрная Россия. Науч. произв. бюл. 199. № 3. С. 35-42.
2. Вайшер Б., Браун Д.Д.Ф. Знакомство с нематодами. Общая нематология. София. М. Пенсофт, 2001. 206 с.
3. Данилов Л.Г. Биологические основы применения энтомопатогенных нематод (Rhabditida: Steinernematidae, Heterorhabditidae) в защите растений. Автореферат дисс. док. с.х. наук. С-Петербург-Пушкин. 2001. 46 с.
4. Зиновьева С.В. Молекулярные механизмы взаимодействия растений и паразитических нематод: теоретические и прикладные аспекты. В кн.: Паразитические нематоды растений и насекомых. М. Наука. 2004. С 50-85.
5. Кирьянова Е.С., Кралль Э.Л. Паразитические нематоды растений и меры борьбы с ними. Л. Наука, 1969. Т. 1. 443 с.
6. Кирьянова Е.С., Кралль Э.Л. Паразитические нематоды растений и меры борьбы с ними. Л. Наука, 1971. Т. 2. 522 с.
7. Курт Л.А. Действие продуктов обмена гриба *Aspergillus niger* van Tieghen на личинок галловой нематоды. // Бюл. Всес. Ин-та гельминтол., 1975, вып. 15, С. 84-87.
8. Мартынова Г.П. Влияние триходермина на поражение растений корневыми гнилями и урожайность ячменя на северо-востоке РФ. Автореф. дис. ... к.б.н. М. 1998.
9. Мацкевич Н.В. Нематофагин в культуре шампиньона. Ж. Защита и карантин растений. 1997. № 7, С. 18.
10. Мехтиева Н.А. Хищные нематофаговые грибы. Баку. "Наука". 1979. 395с.
11. Мигунова В.Д. Выбор трофической стратегии хищным нематофаговым грибом *Arthrobotrys oligospora*. Автореф. канд. дисс. биол. наук. М. 2002. 25 с.
12. Насроллажад Саид. Вирусные и нематодные инфекции и совершенствование мер борьбы с ними на картофеле. Автореф. дисс. канд. биол. наук. М. 2002. 25 с.
13. Павлюшин В.А. Научные основы использования энтомопатогенов и микробов-антагонистов в фитосанитарной оптимизации тепличных агробиоценозов: Дис. в виде науч. докл... д-ра биол. наук. ВИЗР. СПб., 1998, - 66 с
14. Романенко Н.Д. Фитогельминты - вирусоносители семейства Longidoridae. М. Наука, 1993. 284 с.
15. Романенко Н.Д., Буров Б.В. Разработка научных основ экологически безопасного производства посадочного материала земляники садовой // Тез. Докл. Научно-практического совещания «Паразитарное загрязнение мегаполиса Москвы». М. 1994, С. 12.
16. Романенко Н.Д. Фитогельминты - вирусоносители семейства Longidoridae, их взаимосвязь с непевирусами и разработка научных основ борьбы с ними на плодово-ягодных культурах и винограде. ( Фауна, таксономия, экология, вредоносность, вирофорные свойства и защита растений). Дисс. в форме научного доклада на соискание доктора биол. наук. М. 1994. 84 с.
17. Романенко Н.Д. Изучение фауны нематод-вирусоносителей семейств Longidoridae и Trichodoridae // Систематика, таксономия и фауна паразитов // Материалы конференции. М., 22-24 октября, 1996, С. 103-104.
18. Романенко Н.Д., Буров Б.В. К вопросу изучения ассоциаций нематод и грибов в различных фитоценозах России. В кн.: «Динамика биологического разнообразия животного мира.» Сб. докл. Совещ. М. ИПЭЭ РАН 26-28, 11. 1996. М., 1997, С. 149-156.
19. Романенко Н.Д., Рябченко Н.Ф., и др. Основные достижения в изучении комплекса фитопаразитов (нематоды - вирусы-грибы-бактерии) и проблемы их биоконтроля в фитоценозах России. В кн.: Теоретическ. и прикладные проблемы гельминтологии. М. 1998, С. 198-209
20. Романенко Н.Д., Буров Б.В., Козырева Н.И., Стародубцев В.В. Изучение ассоциаций фитопаразитических нематод, грибов, вирусов и бактерий и проблемы их биоконтроля в естественных и агроценозах России // Сборник трудов международной конференции «Современные проблемы микологии, альгологии и фитопатологии.» М., 1998, С. 103-104.

21. Романенко Н.Д. Изучение паразито-хозяйных взаимоотношений нематод, вирусов, грибов и бактерий в различных биоэкосистемах - основа стратегии биологической защиты растений. В кн.: «Актуальные проблемы общей паразитологии». Наука. М. 2000. С. 159-174.

22. Романенко Н.Д. Паразито-хозяйные взаимоотношения микробных консорбиентов агроценоза, как основа стратегии его защиты. В кн.: Паразитические нематоды растений и насекомых. М. Наука. 2004. С. 152-170.

23. Романенко Н.Д., Стараодубцев В.В., Авдиенко И.Д., Корсак И.В. К вопросу изучения нематодической активности бактерий антагонистов и их механизма действия. В кн.: Успехи общей паразитологии. М. Наука. 2004. С. 318-338.

24. Романенко Н.Д., Насроллаева С., Белошапкина О.О. Выявление комплексных вирусных и нематодных инфекций и оценка их вредности на картофеле в условиях Москвы и Московской области. В кн.: Паразитические нематоды растений и насекомых. М. Наука. 2004. С. 171-182.

25. Романенко Н.Д. Нематоды - переносчики вирусов. В кн.: Прикладная нематология. М. Наука. 2006. С. 122-161.

26. Смирнов В.В., Киприанова Е.А. Бактерии рода *Pseudomonas* - продуценты новых антибиотиков. Механизмы биосинтеза антибиотиков. М. Наука. 1986. С. 149-161.

27. Смирнов В.В., Киприанова Е.А. Бактерии рода *Pseudomonas*. Киев Наукова думка. 1990. 264 с.

28. Сопрунов Ф.Ф. Хищные грибы-гифомицеты и их применение в борьбе с патогенными нематодами. Изд. АН Турк. ССР, Ашхабад, 1958, 366с.

29. Таравалли Б.Ф., Заец В.Г., Романенко Н.Д. К вопросу изучения нематофауны бобовых растений в различных биоценозах Московской области // Мат. научной конференции аграрного факультета "Достижения и перспективы в области тропического земледелия и животноводства" М. Изд. РУДН 18-20.01.2000, С. 53-54.

30. Таравалли Б.Ф. Изучение фитопатоконплексов нематод, грибов, вирусов и бактерий и совершенствование экологически безопасных способов ограничения их численности и вредности на бобовых культурах. Автореф. канд. дисс. М. РУДН. 2001. 24 с.

31. Трушечкин В.Г., Метлицкий О.З., Романенко Н.Д., Поликарпова Ф.Я. и др. Технология обеззараживания почвенных субстратов при выращивании безвирусного посадочного плодовых и ягодных культур в питомниках и маточных насаждениях. Рекомендации. Росагропромиздат, 1988.

32. Черемисинов Н.А. Общая патология растений М., 1973, 350 с.

33. Barker K. R., Pederson G.A. and Windham G.L. (Eds). Plant and nematode interactions. Madison. USA. American Soc. for Agronomy. Crop Sci. Soc. of America. Soil Sci. Soc. of America. 1998. 771 pp.

34. Burrows P. and De Waele D. Engineering resistance against plant parasitic nematode using anti-nematode genes. In: Cellular and Molecular Aspects of plant-nematode interactions. (Fenoll C., Grundler F.H.W., Ohl S.A. eds). 1997. 286 pp.

35. Good N.M. Relation of plant parasitic nematodes to soil management practices. Tropical nematology . Universe. Florida Press. Gainesville. 1968. P. 113-138.

36. Ferraz L.C.C.B., Brown D.J.F. An Introduction to Nematodes. Plant Nematology. Pensoft. Sofia-Moscow. 2002. 221 pp.

37. Romanenko N. D. The discovery of complex infections of viruses and nematodes on potatoes in conditions of plant cenosis in the Moscow region. Abstracts of XXVII International Symposium of European Society of Nematologists (Rome, 14-18 June, 2004) Rome. 2004. P. 84.

38. Stirling G.R. Biological control of plant parasitic nematodes. 1991. 304 pp.

39. Taylor C.E., Brown D.J.F. Nematodes vectors of plant viruses. Wallingford, UK, CAB International. 1997. 286 pp.

40. Thorne G. Principles of Nematology. McGraw Hill Book Co., N.Y., Toronto, London. 1961. 553 p.

41. Trudgill D. L. Resistance to and tolerance of plant parasitic nematodes in plants. Annual. Rev. of Phytopatology. 1991. 29. P. 17-192.

42. Weischer B. Where to go in Phytonematode control. Phytoparasitica 22. 1994. P. 95-99.

43. Weischer B. and Brown D.J.F. An Introduction to Nematodes. General Nematology. 2000 Sofia. Bulgaria. Pensoft. 187 pp.

44. Williamson V.M. and Hussey R.S. Nematode pathogenesis and Resistance in plants. The Plant Cell. 1996. 8. P. 1735-1745.