

## ВПЛИВ ЕКОЛОГІЧНИХ ЧИННИКІВ НА ВИЛУПЛЮВАННЯ ЛИЧИНОК ЦИСТОУТВОРЮВАЛЬНИХ ВИДІВ НЕМАТОД

Л.А. Пилипенко<sup>1</sup>, К.А. Калатур<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Інститут захисту рослин НААН

<sup>2</sup> Інститут біоенергетичних культур і цукрових буряків НААН

Розуміння процесу вилуплювання паразитичних нематод рослин може допомогти в розробці нових стратегій контролю цих небезпечних патогенів рослин, щорічні збитки від ураження якими оцінюються в середньому у межах 10–20% зібраного врожаю, що у грошовому еквіваленті становить близько 80 млрд доларів США (Nicol et al., 2011). Хоча дослідження в галузі виявлення речовин, залучених до процесу відродження личинок нематод, були результативними, жоден з їх аналогів так і не здобув широкого застосування у системах захисту рослин. Обговорено досягнення в розробці нових стратегій протидії ураженню та пошуку контролю паразитичних нематод рослин, з акцентом на виявлення біотичних і абіотичних чинників (температура навколишнього природного середовища, вологість, аерація, кореневі виділення рослин тощо), що можуть мати потенціал щодо зниження вилуплювання цих видів та їх негативного впливу на екосистему.

**Ключові слова:** цистоутворювальні види нематод, личинки, кореневі виділення рослин, неорганічні речовини, гербіциди, абіотичні чинники.

Одними з найчисельніших і поширених багатоклітинних тварин на землі є нематоди. Загалом, на нашій планеті, за оцінкою різних авторів, налічують від 100 тис. до 1 млн їхніх видів (Cobb, 1915; Деккер, 1972). Серед відомих видів близько 13 тис. становлять вільноживучі нематоди, що населяють моря, прісні водойми та ґрунти, 5 тис. — паразити тварин (у т.ч. комах), близько 4 тис. видів існують в рослинному світі, більшість з яких є облігатними паразитами. У процесі еволюції вони пристосувалися до «живлення» рослинним організмом і здатні уражувати всі його органи, спричиняючи їх захворювання і загибель. Крім того, фітонематоди під час свого живлення, руху й розвитку механічно пошкоджують тканини рослин та змінюють їх біохімічний склад і фізіологічний стан на доступний для проникнення грибних, вірусних і бактеріальних інфекцій, що посилює прояв хвороб та збільшує втрати врожаю (Деккер, 1972; Кирьянова, Кралль, 1969; Сігарьова, Калатур, 2012). Так, за даними науковців, щорічне зниження обсягу

сільськогосподарської продукції внаслідок ураження фітогельмінтозами варіює у межах 10–20%, у грошовому еквіваленті ці збитки оцінюють у 80 млрд дол. США (Nicol et al., 2011). Однак, незважаючи на такі економічні втрати, захист рослин від паразитичних нематод є доволі проблематичним.

Зокрема, це стосується деяких видів цистоутворювальних нематод родини *Heteroderidae*, які вважаються найнебезпечнішими у екологічному господарському значенні серед фітогельмінтів.

Представники цієї родини паразитують на численних сільськогосподарських культурах і бур'янах на території багатьох країн світу. Так, вівсяну нематоду (*H. avenae*) виявлено більш ніж на 50% земельних угідь країн Європи, які є основними виробниками зернових культур, а також на значній території Австралії. Шкоду, яку заподіює бурякова нематода (*H. schachtii*), оцінено у понад 95 млн дол. США. В Україні цей вид нематод паразитує у 18 областях, втрати врожаю буряків унаслідок ураження їх гетеродерозом можуть сягати 65–70% (Калатур та ін., 2015). Картопляні нематоди (*Globodera rostochiensis* та *G. pallida*) зафік-

совано на 64% картопляних полів Англії, їх вплив завдає щорічних збитків на суму 80 млн дол. (золотисту картопляну нематоду — *G. rostochiensis* внесено до списку А-2 «Карантинні організми, обмежено поширені в Україні» (Пилюпенко та ін., 2012)). Одним з найбільш шкочочинних паразитів як у США, так і в інших країнах вважають соєву нематоду (*H. glycines*) — втрати, завдані від її впливу у 1998 р. врожаю культури в усьому світі, становили в грошовому вираженні близько 2 млрд дол. (Hunt et al., 2005).

Ці та інші види нематод родів *Heterodera* і *Globodera* добре адаптувалися до умов навколишнього природного середовища. Незважаючи на цілу систему заходів зі зменшення впливу їх шкочочинності в посівах культур, вони здатні доволі швидко відновлювати свою чисельність у ґрунті до попереднього рівня, а згодом навіть перевищити її в кілька разів. Це зумовлено особливостями їх біології і, зокрема, наявністю в циклі розвитку стадії цисти (відмерлої самиці з яйцями й личинками всередині), яка є стійкою до змін навколишнього природного середовища і може зберігатися в ґрунті впродовж багатьох років (Деккер, 1972; Кирьянова, Кралль, 1969).

Саме тому перші спроби боротьби з цистоутворювальними видами нематод, зокрема буряковою нематодою, виявилися невдалими (Кораб, Бутовский, 1939). Однак згодом європейським та американським вченим вдалося розкрити важливі біологічні особливості цього виду нематод, що, як виявилось, тісно пов'язані з культурами, які вирощуються на полях, заражених цим паразитом. Так, було доведено стимулюючий вплив корневих виділень цукрових буряків на вихід з яєць личинок бурякової нематоли (Baunacke, 1922). Пізніше було підтверджено такий самий вплив щодо низки інших сільськогосподарських рослин. Проте було відзначено, що такі культури, як цикорій і жито, на відміну від буряків, блокують проникнення личинок у свої корені, що своєю чергою не сприяє подальшому їх розвитку (Rensch, 1925). Завдяки цим відкриттям, а також на основі

наступних досліджень (Nebel, 1926) було розподілено рослини за відношенням до бурякової нематоли на три категорії: «вороги», «нейтральні» та «друзі». Такий розподіл становив не тільки науковий інтерес, а й мав важливе практичне значення. Адже він поклав початок вивченню впливу корневих виділень культур на процес вилуплювання з яєць личинок нематод та їхню міграцію до коренів рослин, а також створив підґрунтя для розроблення та застосування на практиці сівозміни як біологічного методу контролю чисельності паразитичних видів нематод.

На сьогодні цей прийом є одним з найефективніших проти фітонематод, до того ж економічно вигідним та і найбезпечнішим для довкілля й людини. Тому дослідження щодо встановлення й вивчення кількісного та якісного складу речовин, які виділяють рослини у ґрунт упродовж свого життя, а також їхній вплив на ризосферні мікроорганізми, в т.ч. на нематоди, залишаються актуальними й досі.

Від негативного впливу навколишнього природного середовища та фізичних пошкоджень яйця фітопаразитичних нематод оберігає оболонка, яка складається з трьох прошарків: зовнішнього протеїнового (*vitelline layer*), середнього хітинового (*chitinous layer*) та внутрішнього ліпідного (*lipid layer*). Додатковим захисним бар'єром є циста (відмерла оболонка самиці цистоутворювальних нематод, під якою зберігаються яйця наступного покоління), аналогу якій немає у вільноживучих видів нематод та гельмінтів (нематод-паразитів тварин) (Perry, Moens, 2011).

Унаслідок ембріогенезу під яйцевою оболонкою розвиваються личинки нематоди першого покоління, які у представників родів *Longidoridae* та *Trichodoridae* одразу виходять у ґрунт. Проте у цистоутворювальних видів фітопаразитичних нематод з-під яйцевої оболонки вилуплюються личинки наступного — другого покоління, які мають специфічну назву — інвазійні личинки, оскільки саме вони знаходять та заселяють корені рослин, спричиняючи тим самим їх захворювання.

Сам процес виходу личинок з яєць складається з кількох етапів: I — зміна у проникності оболонки яйця; II — настання метаболічної активності личинки; III — безпосереднє вилуплювання. Таким, зокрема, є розвиток нематод родів *Heterodera* і *Globodera* (Perry, 2002). Натомість існують види, для яких перші два етапи мають зворотну послідовність. Це стосується нематод роду *Meloidogyne*, в яких у процесі вилуплювання спочатку настає метаболічна активність личинок і лише потім — зміни у структурі оболонки яйця.

На активний вихід личинок нематод з яєць впливає кілька чинників, основними з яких є температура навколишнього природного середовища та вологість. Проте для деяких видів нематод, що належать до родини *Heteroderidae*, основним чинником ініціації відродження личинок насамперед є кореневі виділення рослин-господарів (Perry, Wesemael, 2008; Perry et al., 1980; Clarke, Hennessy, 1987; Masamune et al., 1982; Wood, Serro, 1954; Понин, 1984; Beane, Perry, 1983). Слід зауважити, що якщо для картопляних глободер стимулюючий ефект мають, переважно, кореневі виділення рослин картоплі, то для бурякової нематоди такими можуть бути екsudати понад 218 видів рослин чи просто вода. Доведено, що саме кореневі дифузати рослини-господаря спричиняють зміни у проникності внутрішнього ліпідного прошарку оболонки яйця нематод родів *Heterodera* і *Globodera*, в якому перебуває личинка другого покоління. Внаслідок такої взаємодії збільшується приплив води і, як наслідок, зменшується концентрація цукру трегалози в рідині перивітеллінового простору, а відтак — знижується осмотичний тиск всередині яйця та відбувається регідратація личинки, що в підсумку активізує її рухомість (Perry, 2002).

Так, було виділено чотири групи нематод за їхньою реакцією на кореневі дифузати рослин, а саме за такими ознаками:

1) більшість личинок відроджується під впливом корневих дифузатів і лише поодинокі у воді (*G. rostochiensis*, *G. pallida*, *H. cruciferae*, *H. carotae*, *H. goettingiana*, *H. humuli*);

2) більшість личинок відроджується під впливом корневих дифузатів, середній рівень відродження спостерігається у воді (*H. trifolii*, *H. galeopsidis*, *H. glycines*);

3) більшість личинок відроджується під впливом корневих дифузатів, високий рівень відродження відбувається у воді (*H. schachtii*, *H. avenae*);

4) відродження личинок під впливом корневих виділень рослин відбувається переважно в покоління, які розвиваються наприкінці вегетаційного періоду рослини-господаря, високий рівень відродження личинок нематод усіх поколінь зафіксовано у воді (*H. cajani*, *H. sorghi*).

Світовий науковий досвід свідчить, що кількість і склад корневих ексудатів залежать від виду, віку рослин та зовнішніх чинників, а їх вплив на різні види цистоутворювальних нематод може мати як стимулюючу, так й інгібуючу дію (Приданников, 2008). Так, серед безлічі сполук вченим вдалося виділити речовини, які є індукторами вилуплювання личинок із цист. Першою з таких речовин, що мала стимулюючий вплив на вилуплювання личинок соєвої нематоди *H. glycines* і була виділена з коріння квасолі звичайної, є терпеноїд гліціноеклепін А —  $C_{25}H_{34}O_7$ . Згодом були відкриті гліціноеклепін В, гліціноеклепін С та досліджені інші сполуки, які приваблюють личинок нематод і сприяють їхньому швидкому відродженню з яєць. Було встановлено, що кореневі дифузати п'яти видів рослин (буряки цукрові — *Beta vulgaris*, дикий вид буряків — *Beta patellaris*, бромус стерильний — *Bromus sterilis*, буркун — *Melilotus albus* і люцерна — *Medicago sativa*) містили дві спільні речовини з трьох, які, на думку авторів (Wood, Serro, 1954), можуть приваблювати личинок бурякової нематоди, зокрема *i-inositol* і *galactinol*. Таку речовину, як глутамінову кислоту, містили тільки кореневі виділення рослин-господарів паразита — культурного та дикого видів буряків.

За спостереженнями науковців, крім глутамінової кислоти, стимулювати вилуплювання личинок із цист також можуть і інші амінокислоти, що були виявлені

в кореневих виділеннях різних культур і є спільними як для «друзів», так і для «ворогів» бурякової нематоди. Зокрема, Л.В. Кічно (1984) у своїй роботі досліджувала склад амінокислот у корневих дифузатах буряків цукрових, жита озимого, картоплі, люцерни і кукурудзи. Згідно з її даними, кореневі виділення буряків і картоплі містили метіонін, аланін, валін. Аналогічні амінокислоти було виявлено і в корневих виділеннях жита озимого (метіонін, аланін, тріптофан, лейцин), люцерни (метіонін, тріптофан) та кукурудзи (тріптофан, лейцин). Однак, на думку автора, перевагу серед цих амінокислот слід віддати метіоніну, який був виявлений у корневих виділеннях усіх культур, крім кукурудзи. Саме наявністю однакових речовин у корневих дифузатах рослин, які належать до різних родин, можна пояснити їх здатність провокувати вихід із цист личинок нематод. Це підтверджують дослідження, під час яких вивчали вплив корневих виділень 23 культур на динаміку виходу з цист личинок золотистої картопляної нематоди (Понин, 1984). Результати цих експериментів свідчать, що найбільший стимулюючий ефект (62–77%) мають дифузати рослин-господарів цього виду нематоди — картоплі та томатів. Слід зауважити, що з коренів картоплі було виділено та ідентифіковано понад 10 різних сполук, здатних впливати на вилуплювання *G. rostochiensis* та *G. pallida*. У корневих дифузатах томатів виявлено низькомолекулярну ненасичену кетокислоту «Eclepsäure», яка у розведенні від  $10^{-7}$  до  $10^{-9}$  стимулює відродження з цист личинок картопляної нематоди. Щодо представників інших родин, то висока частка виходу личинок *G. rostochiensis* спостерігалася під впливом корневих виділень зернобобових культур: люпину кормового, гороху, люцерни — 42–55%; багаторічних злакових трав: тимофіївки лучної й костриці лучної — 27–34; цибулі та часнику — 31–36; зернових злакових (озимі та ярі), а також льону — 13–27% (для порівняння: у водопровідній воді вилуплюється 6% личинок, у ґрунтовій витяжці — 10%). На відміну від цих культур, тютюн і деякі

інші рослини з родини *Solanaceae*, а також гірчиця продукують речовини, які гальмують вилуплювання личинок картопляної нематоди. Зокрема, наявністю в корневих виділеннях рослин гірчиці гірчичної олії вчені пояснюють її інгібуючий вплив на личинок *G. rostochiensis* (Деккер, 1972). Аналогічний вплив на цей вид нематоди має й алілгірчична олія (Ellenby, 1945).

Кількість і склад корневих виділень, про що йшлося вище, залежать від віку рослини, який також впливає на їх ефективність щодо приваблювання личинок нематод до коренів. Так, для *H. goettingiana* найефективнішими є кореневі дифузати гороху віком 4–6 тижнів або квасолі — 6–8 тижнів, для *H. carotae* — кореневі дифузати моркви віком 5–7 тижнів. Максимальне вилуплювання личинок *G. rostochiensis* спостерігається у відповідь на кореневі виділення картоплі віком 3–4 тижнів, а свою активність щодо приваблювання нематод вони можуть зберігати в ґрунті до 8 тижнів після збирання врожаю.

Крім різних речовин, виділених рослинами у ґрунт, які можуть виконувати роль індукторів або інгібіторів вилуплювання личинок, у цистах та яйцях нематод виявлено сполуки, що також здатні впливати на цей процес. Зокрема, було доведено, що водні екстракти гомогенату яєць *G. rostochiensis* та *H. glycines* містять речовини, які спричиняють відродження їх личинок і є специфічними для кожного виду нематод. Так, індуктори вилуплювання з яєць личинок картопляної нематоди зберігають свою активність після кип'ятіння і багаторазового заморожування. Поряд із тим нагрівання до  $100^{\circ}\text{C}$  екстрактів яєць *H. glycines* знижує вдвічі активність речовин, які індукують вилуплювання личинок.

За спостереженнями вчених, стінки цист нематод також містять сполуки, що здатні як спричиняти процес виходу личинок з цист, так і блокувати його (Charlson, Tylka, 2003). Проте наразі залишається нез'ясованим якісний і кількісний склад виявлених речовин. Тому дослідження у цьому напрямі є актуальними як у біологічному аспекті, так і з огляду на пер-

спективу відкриття нових можливостей щодо застосування природних речовин, які містяться в самих нематодах (яйцях або цистах) для зменшення їх чисельності та шкідливості у ґрунті. Визначення складу цих сполук має бути першочерговим завданням на майбутнє.

Упродовж останніх десятиліть активно ведеться пошук та вивчаються різні неорганічні речовини, які активують або блокують відродження личинок з цист, з метою можливого використання їх для захисту посівів від нематодозів. Відомий німецький нематолог Х. Деккер (1972) у своїй монографії наводить цілий перелік сполук, які можуть стимулювати вилуплювання з яєць личинок бурякової нематоди без додавання кореневих дифузатів рослин-господарів, зокрема: гіпохлорит кальцію, сулема, хлористий цинк, хлористий кадмій, сульфат цинку, нітрат цинку, марганцево-кислий калій, різні хінони, солі натрію, цинку або марганцю, етилен-біс-дитіокарбамінової кислоти, ріванол (3,9-діамін-7-етоксіякридин), нікотинава, аскорбінова, ангідротетронова, флавінова, пікринова й пікролонова (4-нітро-3-метил-1-р-нітрофеніл-піразолон) кислоти. Деякі з цих речовин можуть індукувати вилуплювання й інших видів цистоутворювальних нематод. Зокрема, така речовина, як флавінова кислота активізує відродження личинок *H. cruciferae*, *H. trifolii* і *H. tabacum*, а пікролонова, ангідротетронова, лимонна і фумарова кислоти стимулюють вихід із цист личинок картопляної нематоди. На вилуплювання личинок останньої також позитивно впливають хлористий лантан (у концентрації 4 мМ), смола «Амберліт ІРА-400», а також речовини, що містять іони  $Ba^{2+}$ ,  $Zn^{2+}$ ,  $Ca^{2+}$ ,  $K^+$ ,  $Mg^{2+}$ ,  $Na^+$ . Було встановлено, що за обробки цист *G. rostochiensis* і *H. schachtii* впродовж 1 год. гіпохлоритом натрію (1–10 г/л хлору) в лужному середовищі (рН не менше ніж 11,5) спостерігалось швидке і майже повне (90–100%) вилуплювання їхніх личинок. Суміш водних розчинів таких речовин, як сульфат стрептоміцину (50 мг/л) і сульфат карбостирилу (20 мг/л) стимулювала вихід із цист личинок соєвої нематоди.

Слід наголосити, що деякі гербіциди також позитивно впливають на відродження личинок таких видів нематод, як *H. glycines*, *G. rostochiensis* і *H. schachtii*. Було встановлено, що гербіцид діалат (2,5–5,0 л/га) більшою мірою, ніж кореневі виділення рослин-господарів, приваблював та підвищував інвазійну активність личинок бурякової нематоди. Внаслідок цього на ділянках, де застосовували цей препарат, ураженість цукрових буряків гетеродерозом збільшилася в 1,5 раза, ріпаку — в 2,5 раза порівняно з ділянками, де гербіцид не вносили. Аналогічний стимулюючий ефект на вилуплювання із цист личинок цього виду нематоди зафіксовано й під час використання гербіцидів альдікарб (0,0006 мг/л), авдекс, бурекс, вензар.

Вчені зробили спроби застосовувати сполуки, які стимулюють вилуплювання личинок нематод як препарати для контролю їх чисельності в посівах культур. Зокрема, для стимулювання вилуплювання личинок *G. rostochiensis* у ґрунт на глибину 15 см вносили метаванадат натрію (36,7 кг/га) та пікролонову кислоту (17,2 кг/га). На полях, заражених буряковою нематодою, застосовували речовину 1-acetoxy-2-ethylhexa-1,3-diene, яка збільшувала на 70% вилуплювання її личинок. Проте висока вартість цих хімікатів і необхідність залишати поле після їх внесення під паром упродовж шести місяців робить їх використання неефективним і економічно нерентабельним (Whitehead, 1998).

У пошуках речовин, що стимулюють вилуплювання личинок, були знайдені деякі сполуки, які переривали цей процес. Наприклад, такі речовини, як щавлева кислота, бензальдегід, N, N-диметиланілін і р-крезол негативно впливали на вихід із цист личинок бурякової нематоди. Препарат Хітозан, а також хлорогенава і щавлева кислоти інгібували відродження з цист картопляної нематоди. Зацікавленість викликали результати дослідів, в якому аспарагусова кислота, навіть за наявності природних стимуляторів, повністю блокувала вилуплювання з цист личинок *G. rostochiensis* і *H. glycines*, а в концентра-

ції 50 ppm зумовлювала загибель личинок картопляної нематоди другого покоління (O'Brien, Fisher, 1981).

Вивчення біологічних особливостей нематод, їхньої популяційної динаміки на полях під паром дало можливість висловити припущення про наявність інших біологічних чинників, що впливають на вихід із цист личинок цистоутворювальних видів нематод. Як з'ясувалося, це можуть бути і виділення мікроорганізмів ризосфери рослин, що подекуди носять високоспецифічний характер. Зокрема, з ризосфери рослин картоплі були виділені бактерії, ізоляти яких по-різному впливали на вилуплювання личинок *G. rostochiensis* та *G. pallida* (Carroll, 1995).

Крім біотичних чинників (кореневі екsudати рослин), на процес вилуплювання личинок фітопаразитичних нематод впливає цілий комплекс абіотичних особливостей, серед яких найбільше значення мають температура, вологість, аерація, тип та рН ґрунту, вміст CO<sub>2</sub> і кисню у його шарі тощо (Деккер, 1972; Кирьянова, Кралль, 1969).

Як встановили науковці, деякі види, що належать до родини *Heteroderidae*, не потребують стимуляції у вигляді корневих виділень рослин для активації та міграції личинок із цист. Зокрема, це стосується таких видів, як *H. avenae*, *H. goettingiana* та *H. schachtii*. На «спонтанний» вихід із цист їхніх личинок, тобто вилуплювання без наявності активних дифузатів коренів рослин, значною мірою впливають такі чинники, як температура, що має бути не нижче мінімальної, і достатня вологість ґрунту (Деккер, 1972; Кирьянова, Кралль, 1969). Так, було відзначено, що за відсутності на полі рослин-господарів бурякової нематої відбувається індуковане температурою спонтанне вилуплювання її личинок, унаслідок чого кількість цист у ґрунті поступово зменшувалася. Тому в сухі спекотні роки скорочення популяції нематої відбувається інтенсивніше порівняно з вологими та прохолодними роками. Зокрема, було встановлено, що вилуплювання личинок *H. schachtii* починається при температурі 10°C і припиняється — при

36, оптимальною температурою є 18–28°C (Baunacke, 1922). За даними Н.М. Ладигіної (1961) нижня температурна межа виходу личинок із цист цього виду нематод становить 10°C, верхня — 37, оптимум варіює у межах 17–27°C. Інші автори вважають нижнім порогом 6–10°C, оптимумом — 25–26°C (Кораб, 1939; Филиппев, 1934). Однак, як свідчать результати досліджень, найсприятливішими для виходу із цист личинок бурякової нематої є діапазон температур у межах оптимальної (Wallace, 1955).

Щодо впливу температури на інші види, то після перезимівлі у цистах, інвазійні личинки вівсяної нематої починають вилуплюватися ще до посіву зернових культур при температурі 4–6°C, їх масовий вихід спостерігається при досягненні рівня температури ґрунту 14–18°C.

Вилуплювання личинок морквяної нематої *H. carotae* може відбуватися як за наявності корневих виділень рослини-господаря, так і без них, але температура має бути не нижче ніж 10°C. Аналогічний температурний поріг встановлено і для личинок соєвої нематої — 9–10°C, оптимальною температурою для цього виду паразита є 18°C.

Сигналом для вилуплювання личинок із цист картопляної нематої є кореневі виділення рослин-господарів, проте їх рух починається при температурі ґрунту не нижче ніж 8–10°C, а проникнення в корені рослин — при 10–12, оптимальною температурою для їхнього розвитку є 15–20°C. Тому процес виходу з цист личинок цього виду нематод відбувається не одразу, а поступово посилюється до кінця весни та продовжується до середини літа і довше.

Крім того, було встановлено, що тільки у вологому ґрунті за наявності необхідної плівки води навколо його частинок личинки можуть виходити з цист і пересуватися у ґрунті у пошуках їжі (Wallace, 1956). Слід зауважити, що за надмірного зволоження ґрунту кількість личинок, які вилуплюються з цист, різко зменшується. Зокрема, за високої вологості ґрунту *H. glycines* утворювала на коренях сої численні білі цисти,

однак частка личинок, що вилупилися з них, була незначною. Більшість авторів вважають, що вологонасичення ґрунту у межах 70% є найсприятливішим для виходу личинок із цист та їх міграції до коренів рослин (Кириянова, Кралль, 1969).

Велике значення для стимуляції вилуплювання личинок має також необхідна кількість кисню. Особливо чутливою до вмісту  $O_2$  виявилася бурякова нематода — відродження з цист її личинок відбувається за наявності у воді 30–33% кисню, для виходу з цист личинок вівсяної нематоди цей показник не перевищує 7%.

Отже, наведені літературні дані щодо впливу біотичних та абіотичних чинників на вилуплювання з цист личинок різних видів нематод свідчить про складність взаємовідносин у природі між рослинами, фітопаразитичними нематодами та умовами

навколишнього природного середовища. Щоб глибше зрозуміти ці процеси та використати їх на практиці для захисту посівів сільськогосподарських культур від ураження фітонематодами, необхідно об'єднати зусилля не тільки нематологів, а й інших фахівців, зокрема фізіологів, біохіміків, молекулярних біологів та ін. Адже фундаментальні дослідження щодо виявлення та вивчення природних і синтетичних сполук, а також інших чинників, які інгібують або стимулюють процес виходу з цист личинок нематод, вже стали одним із пріоритетних напрямів розвитку нематології в багатьох країнах світу. Результати таких дослідів у найближчому майбутньому сприятимуть створенню передумов для розроблення та впровадження нових альтернативних підходів до контролю чисельності паразитичних видів нематод.