

Обзорная статья / Review article

УДК 632.937/635-2

DOI: 10.18470/1992-1098-2022-3-175-186

Биологические агенты и их метаболиты в борьбе с *Meloidogyne* spp. при выращивании овощных культур (обзор)

Арина К. Чурикова, Светлана Н. Нековаль

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Федеральный научный центр биологической защиты растений», Краснодар, Россия

Контактное лицо

Арина К. Чурикова, научный сотрудник
ФГБНУ ФНЦБЗР; 350039 Россия,
Краснодарский край, г. Краснодар, п/о 39.
Тел. +79385005666

Email arina.churikova98@mail.ruORCID <https://orcid.org/0000-0003-1429-4153>**Формат цитирования**

Чурикова А.К., Нековаль С.Н. Биологические агенты и их метаболиты в борьбе с *Meloidogyne* spp. при выращивании овощных культур (обзор) // Юг России: экология, развитие. 2022. Т.17, N 3. С. 175-186. DOI: 10.18470/1992-1098-2022-3-175-186

Получена 4 июня 2022 г.

Прошла рецензирование 16 июля 2022 г.

Принята 8 августа 2022 г.

Резюме

Цель. Анализ современных исследований по изучению эффективности грибов и бактерий-антагонистов в отношении галловых нематод рода *Meloidogyne* на овощных культурах.

Материалы и методы. Изучены и тщательно проанализированы исследования российских и зарубежных ученых по применению биологических агентов и их метаболитов в борьбе с *Meloidogyne* spp. при выращивании овощных культур.

Результаты. Описана вредоносность галловых нематод на овощных культурах. Обобщены исследования по наиболее патогенным видам *Meloidogyne*, в том числе распространенным на территории России. Приведены сведения и выделены особенности взаимоотношений растения-хозяина и фитопаразитов. Дан анализ ассортимента химических и биологических нематодицидов. Выявлена проблема нехватки эффективных экологически безопасных препаратов в борьбе с галловыми нематодами на овощах, в том числе перспектива применения биологических агентов. Собраны, проанализированы, систематизированы и раскрыты особенности проводимых исследований по изучению нематодицидной активности биологических агентов и их метаболитов в борьбе с различными стадиями развития видов *Meloidogyne*. Обоснована перспектива изучения механизмов действия микроорганизмов в отношении галловых нематод с целью создания новых эффективных биологических нематодицидов, позволяющих вырастить качественную и здоровую овощную продукцию.

Заключение. Галловые нематоды (*Meloidogyne* spp.) остаются актуальными вредителями для овощей, выращиваемых в почве. Среди ученых активно ведется работа по изучению грибов-нематофагов и бактерий-антагонистов для создания экологически безопасных биологических нематодицидов. При грамотном применении биологические агенты и их метаболиты способствуют защите растений от фитопаразита на уровне химических нематодицидов и оказывают дополнительное благоприятное воздействие на рост и развитие овощных культур.

Ключевые слова

Галловые нематоды, *Meloidogyne* spp., нематодициды, нематофаговые грибы, бактерии-антагонисты, метаболиты, мелойдогиноз, биологическая защита.

Biological agents and their metabolites to control *Meloidogyne* spp. when growing vegetables (review)

Arina K. Churikova and Svetlana N. Nekoval

Federal Research Center of Biological Plant Protection, Krasnodar, Russia

Principal contact

Arina K. Churikova, Researcher, Federal Research Centre of Biological Plant Protection, p/o 39, Krasnodar, Krasnodar Krai, Russia 350039.
Tel. +79385005666
Email arina.churikova98@mail.ru
ORCID <https://orcid.org/0000-0003-1429-4153>

How to cite this article

Churikova A.K., Nekoval S.N. Biological agents and their metabolites to control *Meloidogyne* spp. when growing vegetables (review). *South of Russia: ecology, development*. 2022, vol. 17, no. 3, pp. 175-186. (In Russian) DOI: 10.18470/1992-1098-2022-3-175-186

Received 4 June 2022

Revised 16 July 2022

Accepted 8 August 2022

Abstract

Aim. Analysis of modern studies on the effectiveness of fungi and antagonist bacteria against *Meloidogyne* root-knot nematodes on vegetable crops.

Materials and Methods. Studies of Russian and foreign scientists on the use of biological agents and their metabolites to control *Meloidogyne* spp. when growing vegetables have been carefully analysed.

Results. The harmfulness of gall nematodes on vegetable crops is described. Studies on the most pathogenic species of *Meloidogyne*, including those common in Russia, are summarised. Information is given regarding features of the relationship between the host plant and phytoparasites are highlighted. An analysis of the range of chemical and biological nematicides is presented. The problem of the lack of effective environmentally friendly products able to control root-knot nematodes on vegetables, including the prospect of using biological agents, has been identified. The features of ongoing research on the study of the nematocidal activity of biological agents and their metabolites to control various stages of development of *Meloidogyne* species have been collected, analysed, systematised and described. The prospect of studying the mechanisms of action of microorganisms against root-knot nematodes is substantiated in order to create new effective biological nematicides that allow the growth of high-quality and healthy vegetable products.

Conclusion. Gall nematodes (*Meloidogyne* spp.) remain a current pest of soil-grown vegetables. Scientists are actively working on the study of nematophagous fungi and antagonist bacteria to create environmentally friendly biological nematicides. With proper use, biological agents and their metabolites can help protect plants from phytoparasites at the level of chemical nematicides and have an additional beneficial effect on the growth and development of vegetable crops.

Key Words

Root-knot nematodes, *Meloidogyne* spp., nematicides, nematophagous fungi, antagonist bacteria, metabolites, meloidogyne disease, biological protection.

ВВЕДЕНИЕ

Овощные культуры имеют важное значение в жизни человека и являются самым доступным источником витаминов и минералов, необходимых для здоровья в любом возрасте [1-3].

Мировое производство овощей ежегодно увеличивается. В период с 2000 по 2019 год валовой сбор продукции овощеводства вырос на 65% или на 446 миллионов тонн, и составил 1128 миллионов тонн. За этот период 42–45% от общего объема производства приходилось на: томат (16%), лук (9%), огурцы и корнишоны (8%), капусту (6%) и баклажаны (5%) (FAO. 2021. World Food and Agriculture – Statistical Yearbook 2021. Rome. <https://doi.org/10.4060/cb4477en>). Согласно Федеральной службе государственной статистики в Российской Федерации валовой сбор овощей в 2020 году составил 13864,0 тыс. т. Годом ранее этот показатель был на уровне 14104,5 тыс. т. В Краснодарском крае валовой сбор овощей составил 832,8 тыс. т., что на 3,4% выше показателей 2019 года (805,3 тыс. т.) (<https://rosstat.gov.ru/folder/11188>).

Получение стабильно высоких урожаев сельскохозяйственных культур в значительной степени зависит от своевременного обнаружения вредных объектов.

На производство овощей в открытом и защищенном грунтах негативно влияют высокоадаптированные облигатные эндопаразиты корневой системы – галловые нематоды *Meloidogyne* spp., вызывающие заболевание мелойдогиноз [4; 5].

Потери урожая овощных культур от мелойдогиноза в различных регионах России и мира колеблется от 10 до 80% [6-8]. На Юге России галловые нематоды чаще повреждают овощные (тыквенные, пасленовые) и цветочные культуры (астровые, гераниевые, розовые, гвоздичные), снижая урожайность на 10–25% и 8%, соответственно [9].

Почти все субстраты, применяемые при выращивании сельскохозяйственных культур, подходят для обитания галловых нематод. Основными источниками заражения являются посадочный материал и поливная вода [7]. Встречаются эндопаразиты на культурах, выращиваемых преимущественно в почве. Это объясняет их неравномерное распространение на всей территории земного шара.

Из более чем 90 описанных видов рода *Meloidogyne* 44 вида обнаружены в Азии, 35 – в Северной Америке, в Центральной и Южной Америке – 31, в Европе – 24, Африке – 23 и 11 видов в Океании [10-12]. На территории Европейской части Российской Федерации зафиксировано 5 видов галловых нематод: арахисовая галловая нематода – *M. arenaria* (Neal, 1889) Chitwood, 1949; южная галловая нематода – *M. incognita* (Kofoid and White, 1919) Chitwood, 1949; яванская галловая нематода – *M. javanica* (Treub, 1885) Chitwood, 1949; северная галловая нематода – *M. hapla* Chitwood, 1949 и галловая нематода барвинка – *M. ardenensis* (Santos, 1968) [13]. Вид *M. ardenensis* не наносит существенного экономического ущерба при выращивании овощных культур, так как распространен только на корнях березы [14].

По мнению ряда ученых, среди рода *Meloidogyne* более вредоносны для овощей виды *M. arenaria*, *M. incognita* и *M. javanica*. Наиболее часто встречаемый и экономически значимый вид галловых нематод – *M. incognita* [13; 15; 16].

В условиях защищенного грунта галловые нематоды чаще всего встречаются в комплексе. В 2018 году Самалиев, Салкова, и др., изучая теплицы в Болгарии, отметили, что в 74,4% обследованных объектах присутствовали *M. incognita* и *M. arenaria*, а в 21,3% обнаружена смешанная инвазия *M. javanica* и *M. arenaria* [14].

Развитие яиц и первой-второй ювенильной стадии *Meloidogyne* происходит в почве. Наибольшей вредоносностью и приспособляемостью к неблагоприятным условиям внешней среды обладают личинки второго возраста (J2) [17; 18]. С помощью стилета они разрушают эпидермальные клетки и внедряются внутрь корней растений, передвигаясь в сосудистый цилиндр, в котором вызывают гипертрофию и гиперплазию окружающих тканей, что приводит к образованию на корнях галлов [19]. После локализации личинок J2 в сосудистом цилиндре корня начинается развитие 3-й и 4-й личиночных стадий до полного формирования взрослых самцов и самок. Самцы мигрируют за пределы корня. Самки продолжают питаться внутри корня. Взрослые самки откладывают от 200 до 1500 яиц в желатиноподобную яйцевую массу – оотеку или «яйцевой мешок», который остается прикрепленным к заднему концу тела самки [20].

В большинстве случаев самцы не участвуют в процессе размножения. Например, *M. arenaria*, *M. incognita* и *M. javanica* размножаются партеногенетически [21], виды *M. chitwoodi*, *M. exigua*, *M. fallax* и *M. hapla* с различным набором хромосом – за счет митотического партеногенеза [13; 22].

На продолжительность жизненного цикла галловых нематод большое влияние оказывает температурный режим. Оптимальные температуры для *Meloidogyne* – 10–30°C. Для сохранения яиц и развития ювенильных стадий при отсутствии растения-хозяина – 5–10°C [21]. Жизненный цикл одного поколения видов рода *Meloidogyne* протекает при сумме активных температур от 600 до 700°C [21]. На томате при температуре примерно 29°C первые взрослые самки *M. incognita* появляются через 13–15 дней после попадания в корень [23]. Более высокие температуры (выше 30°C) оказывают губительное действие на выживаемость особей галловых нематод, а более низкие – приводят к увеличению продолжительности жизненного цикла [24].

Для регулирования популяций галловых нематод применяют различные методы. Агротехнический: высаживание устойчивых сортов, борьба с сорняками, ловчие культуры, аэрация и соляризация почв перед посевом. Биологический и химический методы: обработка почвы и растений нематотицидами [22]. Химические нематотициды проявляют эффективность от 80 до 90% [25]. Однако большинство из них запрещены в разных странах и изымаются с продаж из-за огромного урона, наносимого окружающей среде и здоровью человека [26]. Чрезмерное и необоснованное применение химических средств защиты вызывает резистентность вредных объектов, приводит к сокращению биоразнообразия почвенных микроорганизмов, загрязнению грунтовых вод [22].

При грамотном применении биологических нематотицидов они не только способствуют защите растений от вредителя, но и оказывают дополнительное благоприятное воздействие на рост и

развитие растений, не уступая химическим препаратам и являясь экологически безопасными. В современном мире зарегистрировано более 50 биологических нематодцидов [27]. В России бионематодциды не зарегистрированы, лишь три препарата внесены в Справочник пестицидов и агрохимикатов, разрешенных к применению на территории Российской Федерации: Видат 5Г, Г (Оксамил, 50 г/кг); Палица, Г (Оксамил, 50 г/кг); Фитоверм, П (Аверсектин С, 8г/кг), которые относятся к химическим классам карбаматы и авермектины (Ссылка на “Государственном каталоге пестицидов и агрохимикатов, разрешенных к применению на территории Российской Федерации”, приведена по состоянию на 11 мая 2022 г. <https://mcx.gov.ru/upload/iblock/867/867d7aa51559929d b16a9a38f0261dbf.zip>). По регламенту применения они не охватывают весь спектр возделываемых овощей в открытом и защищенном грунтах. Использование данных препаратов разрешено на томате, огурце, картофеле, луке и моркови.

Среди российских ученых активно ведется работа по изучению грибов-нематофагов и бактерий-антагонистов [28-32]. Разработка и регистрация препаратов против фитопаразитических нематод на основе живых микроорганизмов и их метаболитов, внедрение биологических нематодцидов в технологии выращивания овощных культур, являются важными направлениями в экологизации сельского хозяйства.

ОБСУЖДЕНИЕ

Применение биологического контроля – одна из альтернатив химическим средствам защиты в борьбе с галловыми нематодами. Улучшение качества почвы и борьба с вредителями с помощью биологических агентов снижают воздействие интенсивного сельского хозяйства на окружающую среду [33]. К естественным врагам нематод относят грибы, бактерии и вирусы. В качестве агентов биологической борьбы с фитопаразитическими нематодами многими исследователями изучаются грибы-нематофаги и бактерии-антагонисты, проявляющие высокую эффективность [34].

Грибы-нематофаги используют различные механизмы для регулирования численности нематод. Могут быть эндопаразитарными, грибами-хищниками, условно-патогенными и токсичными [35; 36].

Грибы-паразиты полностью зависят от нематод в качестве источника питательных веществ, они заражают нематод с помощью специальных спор, и впоследствии мицелий вырастает из спор внутри нематод. К настоящему времени зарегистрировано около 120 паразитарных видов грибов, например, грибы родов *Trichoderma*, *Metarhizium*, *Drechmeria*, *Myzocyttium*, *Harposporium*, *Hirsutella* и *Nematotoonus* [35].

Грибы-хищники фиксируют нематод с помощью улавливающих механизмов, состоящих из вегетативного мицелия. Ловушки в основном включают клейкие сети, клейкие головки, сжимающие кольца, не сжимающие кольца и клейкие ответвления. Также механизм хищничества включает выделение аттрактантов и токсических веществ, проникновение гифы гриба внутрь тела парализованной нематоды, выделение ферментов и антибиотиков для эффективной утилизации жертвы и предотвращения развития конкурирующих микроорганизмов [35; 37].

Большинство грибов, улавливающих нематод, являются в основном гифомицетами, например, это грибы родов *Arthrobotrys*, *Dactylella*, *Dactylellina*, *Drechslerella*, *Hyphoderma*, *Hohenbuehelia*, *Monacrosporium*, *Nematotoonus*, *Orbilina*, *Stylopage*, *Triposporina*, *Tridentaria* и *Zoophagus* [35].

Условно-патогенные грибы-нематофаги паразитируют на яйцах и цистах. Они могут колонизировать репродуктивные органы нематод и влиять на их репродуктивные способности. Эти грибы обычно используют аппрессории или зооспоры для заражения своих хозяев. К данной группе относят грибы родов *Pochonia*, *Paecilomyces*, *Lecanicillium* и *Nematophthora*, которые являются не только условно-патогенными, но и токсичными.

Токсичные нематофаговые грибы производят низкомолекулярные метаболиты, токсичные для нематод. Как правило, эти грибы сначала обездвиживают нематод, выделяя токсины, а затем их гифы проникают в кутикулу нематод. Зарегистрировано около 270 видов грибов, продуцирующих токсины, и они принадлежат к различным отрядам и семействам [35].

Бактерии-антагонисты, стимулирующие рост растений, устанавливают тесные связи с растениями, усиливая их рост, а также защищая от болезней и абиотического стресса [38; 39]. Потенциал биологического контроля бактерий-антагонистов против фитопаразитических нематод проанализирован у видов, принадлежащих к родам: *Agrobacterium*, *Arthrobacter*, *Azotobacter*, *Clostridium*, *Desulfovibrio*, *Pasteuria*, *Serratia*, *Burkholderia*, *Azospirillum*, *Bacillus*, *Chromobacterium*, *Pseudomonas* и *Corynebacterium* [22].

Важно отметить, что многие вторичные метаболиты, выделяемые биологическими агентами, действуют как антиоксиданты, а также могут защищать растения от биотических стрессов. Флавоноиды, фенолы и лигнин являются основными группами вторичных метаболитов, которые вызывают у растений устойчивость к патогенам [40; 41].

Метаболиты микроорганизмов могут уничтожать нематод различными способами, влияя на нейротоксичность, повреждение стенок организма, изменения в ферментах, связанных с метаболизмом веществ и энергии, а также секрецию гормона роста растений [42].

1. Биологическая эффективность нематофаговых грибов против галловых нематод (*Meloidogyne* spp.)

В условиях возделывания сельскохозяйственных культур почва может содержать естественные популяции нематофаговых грибов. Естественная пищевая цепочка может быть нарушена за счет ведения интенсивного сельского хозяйства. В таких условиях происходит снижение активности хищников.

В почву, зараженную галловыми нематодами, грибы-нематофаги могут быть внесены различных форм: мицелий, объединенный с органическим материалом; мицелий, объединенный с инертными порошками, такими как каолин, гранулированные продукты, инокулированные грибными или споровыми суспензиями. Множество родов и видов грибов используются против галловых нематод на сельскохозяйственных культурах [43]. Эффективность их различается в зависимости от агроклиматических условий и от растения-хозяина.

Среди грибов вид *Paecilomyces lilacinus* считается наиболее эффективным паразитом яиц нематод, который успешно борется с *M. javanica* и *M. incognita* на томатах, баклажанах, картофеле и других овощных культурах [44].

В Германии исследователи Kiewnick и Sikora установили, что однократная обработка почвы грибом *Paecilomyces lilacinus* штамма 251 (PL251) перед посадкой томата в вегетационные сосуды уменьшила поражение корней видом *Meloidogyne incognita* на 66%, количество яйцевых мешков на 74% и конечную популяцию нематод в корнях на 71% по сравнению с инокулированным контролем. От температуры и плотности популяции вида *M. hapla* на томате зависела обработка с помощью данного гриба [44].

Учеными из Пакистана установлено, что применение *Trichoderma harzianum* и *Trichoderma viride* в вегетационных сосудах с томатом привело к значительному сокращению численности галлов, массы яиц и снижению коэффициента размножения *M. incognita* в зависимости от нормы применения. Оба гриба вызывали максимальное снижение этих параметров при двух самых высоких нормах 8×10^3 и 1×10^4 КОЕ/г почвы [45].

В Иране при обработках огурца в тепличных условиях против яванской галловой нематоды *M. javanica* несколькими изолятами гриба *Trichoderma harzianum*, выделили один изолят Th42 с наибольшей биологической эффективностью. Результаты показали, что данный изолят позволил снизить количество яиц, галлов, массу яиц и коэффициент размножения на 69,2, 81,8, 88,6 и 70% в сравнении с контролем соответственно [46].

1.1 Влияние метаболитов грибных культур на различные стадии развития галловых нематод

Биохимический состав нематод включает коллагены и липиды у подвижных стадий, а также хитин, белок и липиды у неподвижных стадий *Meloidogyne* spp. Оболочка яиц галловых нематод состоит из трех основных слоев: наружного желточного слоя, который поддерживает структурную однородность; средний хитиновый слой оболочки, который содержит хитиновые фибриллы, встроенные в белковую матрицу, и внутренний липидный слой, который поддерживает непроницаемость оболочки яиц [47].

Многие изоляты *Trichoderma* spp. продуцируют первичные или вторичные метаболиты и ферменты с различными свойствами, важные для промышленности и сельского хозяйства. Среди них трихотеценовые микотоксины, которые привлекают большое внимание из-за их пагубного воздействия на здоровье растений, животных и человека. Производство трихотеценов и других активных соединений изолятами *Trichoderma* spp. связано с их антимикробной или биоконтролирующей активностью [48].

Хитин (гомополимер из N-ацетилглюкозамина, связанный в положении $\beta(1 \rightarrow 4)$), является вторым наиболее распространенным полимером в природе после целлюлозы и считается основным компонентом внешней оболочки яиц нематод, а также клеточной стенки грибов. Как продуцент множества хитиназ, грибы рода *Trichoderma* стали важным составляющим компонентом биологических средств защиты растений [49].

В исследованиях Mokbel A.A. установлено, что обработка фильтратами смеси грибов рода *Trichoderma* сдерживала развитие яиц и активность личинок J2 арахисовой галловой нематоды *M. arenaria* (на 79,5–89,6%), тогда как обработка фильтратами *T. hamatum*, *T. harzianum* и *T. viride* показала эффективность в пределах 47,6–74,6%, в сравнении с контрольной обработкой. Виды *Trichoderma* вызывали значительное ухудшение развития яиц, активности J2 и снижение заболеваемости мелойдогиноза, вызванной *M. arenaria* на томатах [50].

Известно, что гриб *Arthrobotrys oligospora* содержит различные группы соединений, включая липиды, поликетиды и пептиды в дополнение к группе антибиотиков олигоспоронового типа. Soliman M.S. и другие авторы обнаружили высокую эффективность фильтрата культуры *A. oligospora* в трех концентрациях (100%, 50% и 25%), где наблюдались обездвиженные/парализованные или мертвые нематоды, что доказывает нематотический эффект метаболитов *A. oligospora* [51].

Учеными из Германии доказано, что нематотическую активность проявляют метаболиты олигоспоронового типа – олигоспороны, 4',5'-дигидроолигоспороны, талатермофилины А и В, фомалактон, ауровертины D и F, паecilоксазин, производное пиридинкарбоновой кислоты и лейциностатины. Блюменол А действует как аттрактант для нематод, а артроспороны играют решающую роль в жизненном цикле грибов, регулируя формирование репродуктивных или отлавливающих органов [52].

В исследованиях Migunova V., Sasanelli N., Kurakov A. результаты показали, что почвенные микроскопические грибы, хорошо известные как хищники – *Arthrobotrys* и паразиты нематод – *Trichoderma*, *Purpleocillium*, *Clonostachys*, выделяют метаболиты, которые могут парализовать или убивать инвазионных личинок галловых нематод *M. incognita* и *M. javanica* [53].

Посредством производства токсичных метаболитов нематофаговые грибы могут либо привести к максимальным показателям смертности, либо изменить физиологию галловых нематод.

2. Биологическая эффективность бактерий-антагонистов против галловых нематод (*Meloidogyne* spp.)

Некоторые виды бактерий рода *Bacillus* и *Pseudomonas* являются широко тестируемыми и коммерчески разрабатываемыми агентами биологической борьбы против галловых нематод на различных сельскохозяйственных культурах. В процессе метаболизма они производят ферменты и токсины, которые подавляют размножение нематод, отрождение личинок из яиц и развитие ювенильных (личиночных) стадий [27].

Учеными Antil S., Kumar R., Pathak D.V. на исследовательских фермах Индии был протестирован штамм *Bacillus aryabhatai* КМТ-4, выделенный из ризосферы томатов, пораженных *Meloidogyne javanica*. Эксперимент, проведенный на баклажанах, привел к сокращению количества яиц почти на 73%, а количество галлов в корнях – на 80% по сравнению с необработанными растениями и обработанными химическими нематотическими средствами. Популяция нематод также значительно снизилась при обработке штаммом

B. aryabhatai КМТ-4. Аналогичные результаты были получены при проведении полевых опытов на баклажане и огурце в 2018 и 2019 годах. Заметное увеличение роста растений наблюдалось как в эксперименте в вегетационных сосудах, так и в полевых испытаниях [54].

Ризобактерии *Pseudomonas*, *Serratia*, *Streptomyces* и *Bacillus* заражают фитопаразитов, содержащих хитин, используя его в качестве источника энергии. Вид *Serratia marcescens* является мощным продуцентом хитиназы и имеет множество применений в промышленности, медицине и сельском хозяйстве [55].

Род *Pasteuria* представляет особый интерес в борьбе с фитопаразитическими нематодами. Это облигатные, мицелиальные, эндоспорообразующие бактериальные микроорганизмы. Споры *Pasteuria* spp. остаются в почве в состоянии покоя до тех пор, пока не вступят в контакт с кутикулой личинок галловых нематод J2, а затем, когда личинки J2 проникают в корни, бактерии образуют микроколонии и прорастают внутрь фитопаразита. При формировании и размножении микроколоний внутри тела развивающейся самки, снижаются ее репродуктивные функции [22; 56]. Таким механизмом действия могут обладать виды *Pasteuria penetrans*, *Pasteuria hartismere*, а также бактерия *Bacillus firmus*, грибы *Pochonia chlamydosporia*, *Paecilomyces lilacinus* и *Trichoderma* spp. [57].

2.1 Влияние метаболитов бактериальных культур на различные стадии развития галловых нематод

Известно, что бактерии выделяют молекулы липопептида (сурфактина), которые действуют как природные антибиотики. В последнее время увеличилось количество научных исследований молекул липопептидов из-за их участия в повышении устойчивости растений к фитопаразитам.

Изолированные молекулы сурфактина в нескольких концентрациях (35, 25, 15 и 5×10^{-6}), были использованы в исследованиях Nadeem H. с группой ученых. Опыт проводился в условиях *in vitro* на растениях томата, инокулированных личинками J2. Учитывалось снижение численности личинок J2 нематоды *Meloidogyne incognita* и подавление откладки яиц при обработке клеточными суспензиями ($1,2 \times 10^8$ кое.мл⁻¹) *Bacillus subtilis* (МТСС-441) и *Pseudomonas putida* (МТСС-102). Также проводилась обработка рассады томата с погружением корней в раствор сырого липопептида (35×10^{-6}). В результате опыта установлено, что наилучшая овицидная активность наблюдалась в варианте опыта с концентрацией сурфактина 35×10^{-6} , составила 85% через 96 часов после обработки [58].

Вид *Bacillus subtilis* продуцирует антибиотики цвиттермицин А, канозамин, липопептиды, бацисубин, эндотоксины, различные антибиотики группы бациломицина, итурин, фунгистатин, микобацillin и микосубтилиин, а также гидролитические ферменты, такие как протеазы, хитиназа, липазы, бета-глюкоканазы и кляулазы. Протеазы и хитиназа, выделенные из фильтратов культуральных жидкостей бактерии *Bacillus* spp. гидролизуют пептидные связи и полисахаридные цепи N-ацетил-D-глюкозамина, обнаруженные в хитин-белковом комплексе яиц галловых нематод [59]. В свою очередь, *Pseudomonas fluorescens* продуцирует

2,4-диацетилфлороглюцин и цианистый водород, которые препятствуют откладке яиц и вызывают гибель ювенильных стадий галловых нематод [60].

Антибиотики, внеклеточные ферменты и другие токсичные соединения, присутствующие в метаболитах ризобактерий, вызывают смертность личинок J2 и снижение откладки яиц. Установлено, что фильтрат культуральной жидкости штамма *B. subtilis* HussainT-AMU значительно увеличивает смертность личинок J2 и подавляет откладку яиц по сравнению с контролем. Исследования Hussain T., и др. доказали, что смертность была напрямую связана с концентрацией культурального фильтрата и периодом воздействия [61].

Migunova V.D., Tomashevich N.S., Konrat A.N. и др., наблюдали значительный нематацидный эффект *B. velezensis* BZR 86 против *M. incognita* на томатах и огурцах в условиях *in vitro*, предполагая, что вторичные метаболиты изучаемого штамма могут оказывать значительную роль в борьбе с галловыми нематодами и в почве [62].

Грамотрицательная бактерия *Serratia marcescens*, как и гриб *Trichoderma*, выделяет множество внеклеточных ферментов, включая хитиназы. Это одна из наиболее эффективных бактерий для разложения хитина [47].

Анализируя изоляты двух видов бактерий *S. marcescens* и *Pseudomonas aeruginosa*, авторы получили высокие показатели смертности *Meloidogyne incognita*. Изоляты продуцировали хитиназу и протеазу, а также стимулировали рост растений за счет производных индолуксусной кислоты и солюбилизации фосфатов. В полевых условиях смесь двух видов и отдельно действие *S. marcescens* показали наилучший нематацидный эффект [47].

Другими учеными из Египта установлено, что бактерия *Serratia* sp. показала самую высокую активность хитиназы в отношении *M. incognita* на томате, однако в опыте с *Bacillus megaterium* данный показатель оказался минимальным, а с *B. subtilis* вовсе не было показано активности хитиназы. При этом, применяя *Serratia* sp. получена самая высокая овицидная активность (53,61%) даже при низкой концентрации (1%) [63].

Выработка защитных метаболитов и антиоксидантных соединений биологическими агентами потенциально обеспечивает защиту от галловых нематод.

3. Влияние нематофаговых грибов и бактерий-антагонистов на морфологические, биометрические и биохимические характеристики овощных культур

Во многих исследованиях доказано, что полезные корневые эндофиты, такие как грибы рода *Trichoderma*, могут снижать заражение эндопаразитарными нематодами за счет активации иммунной системы растений [20; 64]. Ризобактерии, принадлежащие к определенным штаммам *Pseudomonas* spp. эффективны в снижении распространения мелойдогиноза, так и бактерии *Bacillus subtilis* и *Rhizobium etli* снижают количество галлов и массу яиц в корнях томата, инокулированных галловыми нематодами за счет системной резистентности [20].

В настоящее время, российскими учеными описаны исследования в области изучения белков PR-семейств (от англ. pathogenesis-related proteins),

которые являются показателем иммунного состояния в различных растениях. Известно, что при развитии заболеваний синтез PR-белков определяется способностью растений быстро и специфично изменять экспрессию соответствующих PR-генов, что отражает устойчивость/восприимчивость растений к заражению [65].

Соединения, которые отвечают за работу PR-белков, включают салициловую кислоту, этилен, ксиланазу, полипептид системин, жасмоновую кислоту и некоторые другие вещества. Хорошо известный PR-белок PR-1 составляет 2% от общего белка листьев, и является наиболее распространенным PR-белком с противогрибной активностью [66]. Системная резистентность, вызванная ризобактериями, регулируется жасмоновой кислотой и этиленом в растении, но не связана с изменениями экспрессии PR-гена [20].

Результаты исследования Sohrabi F., Sheikholeslami M. и др. показали, что три биологических агента *Glomus mosseae*, *Bacillus subtilis* и *Trichoderma harzianum*, помимо их положительного воздействия на рост растений томатов, уменьшили повреждение галловой нематодой *M. javanica* [67]. Совместное существование микоризы оказывает влияние на взаимодействие с другими живыми организмами и повышение устойчивости растений к почвенным патогенам, что может быть связано с защитными механизмами через сигнальные пути, связанные с салициловой кислотой и жасмонатом (класс растительных гормонов) [67].

Khanna K., Sharma A. и др. оценивали влияние штаммов микроорганизмов *Pseudomonas aeruginosa* и *Burkholderia gladioli* на морфологические параметры 45-дневных растений *Lycopersicon esculentum*, зараженных *Meloidogyne incognita*. Авторы установили, что после инокуляции *P. aeruginosa* отмечено увеличение длины корня, длины побега, массы сырой и сухой биомассы на 73,3, 54,3, 33,2 и 105,4%. Добавление *B. gladioli* в зараженные растения также стимулировало увеличение длины корня (51,6%), длины побега (69,7%), сырой биомассы (49,6%) и сухой биомассы (110,5%) по сравнению с необработанным контролем. Количество галлов на томатах значительно снизилось с дополнением штаммов ризобактерий [68].

Применяемые агенты биологического контроля численности галловых нематод могут не только способствовать росту растений, но и улучшать качество плодов за счет увеличения содержания питательных веществ, таких как углеводы, белки и витамины [69].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Заболевание мелойдогиноз, вызываемое галловыми нематодами *Meloidogyne* spp., наносит существенный ущерб овощным культурам в открытом и защищенном грунтах. С постепенным изъятием химических нематодицидов с мировых рынков и ростом тенденций к органическому сельскому хозяйству возникает необходимость применять альтернативные стратегии управления численностью галловых нематод. Применение химических препаратов в борьбе с фитопаразитами становится ограниченным из-за неблагоприятного воздействия на окружающую среду и здоровье человека. Экологически безопасной альтернативой химическим нематодицидам как в России, так и в мире являются препараты на основе живых микроорганизмов и их метаболитов, действие которых

не заканчивается на уничтожении вредителей. Биологические препараты могут стимулировать рост и индуцированную устойчивость растений, а также бороться с комплексом болезней растений и насекомых-вредителей.

В качестве агентов биологического контроля численности различных видов галловых нематод применяется большой ассортимент нематофаговых грибов и бактерий-антагонистов и учитываются различные механизмы их действия.

К грибам-нематофагам относятся виды более 20 родов. Как бактерии-антагонисты часто используются виды, принадлежащие к родам *Agrobacterium*, *Arthrobacter*, *Azotobacter*, *Clostridium*, *Desulfovibrio*, *Pasteuria*, *Serratia*, *Burkholderia*, *Azospirillum*, *Bacillus*, *Chromobacterium*, *Pseudomonas* и *Corynebacterium*.

Более глубокое понимание механизмов действия микроорганизмов на галловых нематод позволит разработать дополнительные рекомендации, на основе которых можно регистрировать и внедрять эффективные биологические нематодициды.

БЛАГОДАРНОСТЬ

Исследования выполнены согласно Государственному заданию Министерства науки и высшего образования РФ в рамках НИР по теме No FGRN-2021-0001

«Разработка технологий интегрированной защиты сельскохозяйственных культур с учетом иммунологических характеристик сорта. Мониторинг и изучение вредных объектов, оценка биорациональных средств и разработка элементов технологий защиты сельскохозяйственных культур для ведения экологизированного, ресурсосберегающего и органического сельского хозяйства».

ACKNOWLEDGMENT

The research was carried out in accordance with the State Assignment of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation within the framework of research on the topic No FGRN-2021-0001

«Development of integrated crop protection technologies taking into account the immunological characteristics of the variety. Monitoring and study of harmful objects, potency assignment of biorational means and development of crop protection elements technologies for ecologised, conservation and organic agriculture».

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Нековаль С.Н., Чурикова А.К., Беляева А.В., Маскаленко О.А., Чумаков С.С., Тихонова А.Н. Перспективы производства органической овощной продукции в России // Картофель и овощи. 2018. N 11. С. 14-16. DOI: 10.25630/PAV.2018.93.11.002
2. Schreinemachers P., Simmons E.B., Wopereis M.C.S. Tapping the economic and nutritional power of vegetables // Global food security. 2018. V. 16. P. 36-45. DOI: 10.1016/j.gfs.2017.09.005
3. Рябухина Т.М., Политов Д.С. Перспективы производства овощей закрытого грунта в ООО ТК «Новосибирский» // Аграрные проблемы горного Алтая и сопредельных регионов : Материалы Всероссийской научно-практической конференции, посвященной 90-летию Горно-Алтайского НИИ сельского хозяйства и 100-летию Министерства сельского хозяйства Республики Алтай, Горно-Алтайск, 30 июня-02 июля 2020 года. Барнаул: Азбука, 2020. С. 423-431.
4. Гончаров А.В., Шестеперов А.А., Лычагина С.В. Устойчивость тыквенных культур к мелойдогинозу (галловой нематоде) // Известия Оренбургского государственного аграрного

- университета. 2020. Т. 83. N 3. URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/ustoychivost-tykvennyh-kultur-k-meloidoginozu-galloy-nematode> (дата обращения: 11.05.2022)
5. Murata G., Uesugi K., Uehara T., Kumaishi K., Ichihashi Y., Saito T., Shinmura Y. *Solanum palinacanthum*: broad-spectrum resistance to root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.) // *Pest Management Science*. 2020. V. 76. N 12. P. 3945-3953. DOI: 10.1002/ps.5942
6. Лычагина С.В. Анализ данных по продуктивности яиц и личинок самки нематоды *Meloidogyne incognita* в лабораторных условиях // Теория и практика борьбы с паразитарными болезнями. 2022. N 23. С. 296-301. URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/analiz-dannyh-po-produktivnosti-yaits-i-lichinok-samki-nematody-meloidogym-incognita-v-laboratornyh-usloviyah> (дата обращения: 09.04.2022). DOI: 10.31016/978-5-6046256-9-9.2022.23.296-301
7. Seid A., Fininsa C., Mekete T., Decraemer W., Wesemael W.M. Tomato (*Solanum lycopersicum*) and root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.) - a century-old battle // *Nematology*. 2015. V. 17. N 9. P. 995-1009. DOI: 10.1163/15685411-00002935
8. Kayani M.Z., Mukhtar T., Hussain M.A. Interaction between nematode inoculum density and plant age on growth and yield of cucumber and reproduction of *Meloidogyne incognita* // *Pakistan Journal of Zoology*. 2018. V. 50. N 3. P. 897-902. DOI: 10.17582/journal.pjz/2018.50.3.897.902
9. Осташева Н.А. Галловая нематода (*Meloidogyne hapla* Chitwood)-опасный паразит лекарственных, плодовых и субтропических культур на Черноморском побережье России и меры борьбы с ней // *Субтропическое и декоративное садоводство*. 2011. N 44. С. 236-240.
10. Hunt D.J., Handoo Z.A. Taxonomy, identification and principal species. Root-knot nematodes. Wallingford, UK, CAB International. 2009. V. 1. P. 55-97.
11. Moens M., Viaene N., Wesemael W. Root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.) in Europe // *Nematology*. 2011. V. 13. N 1. P. 3-16. DOI: 10.1163/138855410X526831
12. Subbotin S.A., Palomares-Rius J.E., Castillo P. Chapter 5 Distribution of Root-knot Nematode Species // *Nematology Monographs & Perspectives*. 2021. V. 14. P. 25-30. DOI: 10.1163/9789004387584_006
13. Зиновьева С.В., Чижов В.Н., Приданников М.В., Субботин С.А., Рысс А.Ю., Хусаинов Р. Фитопаразитические нематоды России. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. 386 с.
14. Самалиев Х.Я., Салкова Д.С., Байчева О.Ц., Зиновьева С.В., Удалова Ж.В. Исследования галловых нематод рода *Meloidogyne* (Goeldi, 1877) на территориях Болгарии и Российской Федерации // *Российский паразитологический журнал*. 2018. Т. 12. N 4. С. 94-98. DOI: 10.31016/1998-8435-2018-12-4-94-98
15. Зиновьева С.В., Удалова Ж.В., Займль-Бухингер В.В., Хасанов Ф.К. Экспрессия генов ингибиторов протеиназ в растениях томатов при инвазии галловой нематодой *Meloidogyne incognita* и модуляция их активности салициловой и жасмоновой кислотами // *Известия Российской академии наук. Серия биологическая*. 2021. N 2. С. 126-136. DOI: 10.31857/S000233292102017X
16. Antil S., Kumar R., Pathak D.V., Kumar A., Panwar A., Kumari A., Kumar V. Potential of *Bacillus altitudinis* KMS-6 as a biocontrol agent of *Meloidogyne javanica* // *Journal of Pest Science*. 2022. V. 95. P. 1443-1452. DOI: 10.1007/s10340-021-01469-x
17. Яркуллов Ф.Я. Экологические особенности галловых нематод и методы борьбы с ними в условиях защищенного грунта // *Дальневосточный аграрный вестник*. 2015. Т. 36. N 4. С. 32-44.
18. Siddique I., Naz I., Khan R.A.A., Ahmed M., Hussain S.M. Screening of cucumber (*Cucumis sativus* L.) cultivars against southern root knot nematode, *Meloidogyne incognita* (Kofoid and White) Chitwood // *Bangladesh Journal of Botany*. 2020. V. 49. N 3. P. 579-584.
19. Moens M., Perry R.N., Starr J.L. *Meloidogyne* species – a diverse group of novel and important plant parasites // *Root-knot nematodes*. 2009. V. 1. 483 p.
20. Molinari S., Leonetti P. Bio-control agents activate plant immune response and prime susceptible tomato against root-knot nematodes // *PLoS One*. 2019. V. 14. N 12. e0213230. DOI: 10.1371/journal.pone.0213230
21. Cortada L. Tomato rootstocks for the control of *Meloidogyne* spp.: Characterization and evaluation of the resistance response conferred by the Mi-1 gene in tomato rootstocks // Thesis from the Universitat Politècnica de Catalunya. Barcelona, November 2009.
22. Tapia-Vázquez I., Montoya-Martínez A.C., los Santos-Villalobos D., Ek-Ramos M.J., Montesinos-Matías R., Martínez-Anaya C. Root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.) a threat to agriculture in Mexico: biology, current control strategies, and perspectives // *World J Microbiol Biotechnol*. 2022. V. 38. N 26. DOI: 10.1007/s11274-021-03211-2
23. Eisenback J.D., Triantaphyllou H.H. Root-knot nematodes: *Meloidogyne* species and races. Manual of agricultural nematology. CRC Press. 2020. P. 191-274.
24. Calderón-Urrea A., Vanholme B., Vangestel S., Kane S.M., Bahaji A., Pha K., Garcia M., Snider A., Gheysen G. Early development of the root-knot nematode *Meloidogyne incognita* // *BMC Developmental Biology*. 2016. V. 16. N 1. P. 1-14. DOI: 10.1186/s12861-016-0109-x
25. Chen J., Li Q.X., Song B. Chemical nematicides: recent research progress and outlook // *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 2020. V. 68. N 44. P. 12175-12188. DOI: 10.1021/acs.jafc.0c02871
26. Safdar H., Javed N., Khan S.A., ul Haq I., Safdar A., Khan N.A. Control of *Meloidogyne incognita* (Kofoid and White) Chitwood by Cadusafos (Rugby®) on tomato // *Pakistan Journal of Zoology*. 2012. V. 44. N 6. P. 1703-1710.
27. Abd-Elgawad M.M.M., Askary T.H. Fungal and bacterial nematicides in integrated nematode management strategies // *Egyptian journal of biological pest control*. 2018. V. 28. N 1. P. 1-24. DOI: 10.1186/s41938-018-0080-x
28. Сидоров Н.М., Хомяк А.И., Асатурова А.М. Подбор оптимальных условий культивирования бактерий рода *Bacillus*, обладающих активностью против *Meloidogyne incognita* // *Phytosanitary technologies in ensuring independence and competitiveness of the agricultural sector of Russia*. 2019. С. 154-154.
29. Бугаева Л.Н., Слободянюк Г.А., Кашутина Е.В., Асатурова А.М., Хомяк А.И. Эффективность бактерий р. *Bacillus* в отношении галловой нематоды *Meloidogyne incognita* Kof // *Международный научно-исследовательский журнал*. 2018. N11-2 (77). DOI: 10.23670/irj.2018.77.11.038
30. Песцов Г.В., Лушников О.В., Глазунова А.В. Нематопатогенные грибы как основа биологического метода борьбы с галловыми нематодами // *Аграрная наука*. 2019. Т. 2. С. 122-125. DOI: 10.32634/0869-8155-2019-326-2-122-125
31. Хомяк А.И., Асатурова А.М., Сидоров Н.М., Дубяга В.М. Биологический контроль фитопаразитических нематод на основе микроорганизмов (обзор) // *Таврический вестник аграрной науки*. 2021. N3(27). С. 191-219. DOI: 10.33952/2542-0720-2021-3-27-191-219
32. Удалова Ж.В., Байчева О., Приданников М.В., Зиновьева С.В. Перспективные методы защиты растений от галловых нематод // *Российский паразитологический журнал*. 2011. N 2. С. 109-115.
33. Birkhofer K., Bezemer T.M., Bloem J., Bonkowski M., Christensen S., Dubois D., Ekelund F., Fliebach A., Gunst L., Hedlund K., Mäder P., Mikola J., Robin Ch., Setälä H., Tatin-Froux F., Van der Putten W.H., Scheu S. Long-term organic farming fosters below and aboveground biota: Implications for soil quality, biological control and productivity // *Soil Biology and Biochemistry*. 2008. V. 40. N 9. P. 2297-2308. DOI: 10.1016/j.soilbio.2008.05.007

34. Tazi H., Hamza M.A., Hallouti A., Benjlil H., Idhmida A., Furze J.N., Paulitz T.C., El Mayad H., Boubaker H., El Mousadiq A. Biocontrol potential of nematophagous fungi against *Meloidogyne* spp. infecting tomato // *Organic Agriculture*. 2021. V. 11. N 1. P. 63-71. DOI: 10.1007/s13165-020-00325-z
35. Huang X., Zhang K., Yu Z., Li G. Microbial control of phytopathogenic nematodes // *Principles of plant-microbe interactions*. Springer, Cham, 2015. P. 155-164. DOI: 10.1007/978-3-319-08575-3_17
36. Bhatt P. *Microbial Technology for Sustainable Environment*. 2021. 569 p.
37. Теплякова Т.В., Ананько Г.Г. Хищные грибы-гифомитеты против паразитических нематод // *Защита и карантин растений*. 2009. N 6. URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/hischnye-griby-gifomitety-protiv-paraziticheskikh-nematod> (дата обращения: 28.04.2022)
38. Souza R., Ambrosini A., Passaglia L.M.P. Plant growth-promoting bacteria as inoculants in agricultural soils // *Genetics and molecular biology*. 2015. V. 38. P. 401-419. DOI: 10.1590/S1415-475738420150053
39. Gupta G., Parihar S.S., Ahirwar N.K., Snehi S.K., Singh V. Plant growth promoting rhizobacteria (PGPR): current and future prospects for development of sustainable agriculture // *J Microb Biochem Technol*. 2015. V. 7. N 2. P. 096-102. DOI: 10.4172/1948-5948.1000188
40. Wang Q., Chen X., Chai X., Xue D., Zheng W., Shi Y., Wang A. The involvement of jasmonic acid, ethylene, and salicylic acid in the signaling pathway of *Clonostachys rosea*-induced resistance to gray mold disease in tomato // *Phytopathology*. 2019. V. 109. N 7. P. 1102-1114. DOI: 10.1094/PHYTO-01-19-0025-R
41. Yan Y., Mao Q., Wang Y., Zhao J., Fu Y., Yang Z., Peng X., Zhang M., Bai B., Liu A., Chen S., Ahammedn G.J. *Trichoderma harzianum* induces resistance to root-knot nematodes by increasing secondary metabolite synthesis and defense-related enzyme activity in *Solanum lycopersicum* L. // *Biological Control*. 2021. V. 158. Article number: 104609. DOI: 10.1016/j.biocontrol.2021.104609
42. Zhao D., Zhu X., Chen L., Liu W., Chen J., Wang S., Zang J., Duan Y., Liu X. Toxicity of a secondary metabolite produced by *Simplicillium chinense* Snef5 against the root-knot nematode *Meloidogyne incognita* // *Acta Agriculturae Scandinavica, Section B-Soil & Plant Science*. 2020. V. 70. N 7. P. 550-555. DOI: 10.1080/09064710.2020.1791242
43. Peiris P.U.S., Li Y., Brown P., Xu C. Fungal biocontrol against *Meloidogyne* spp. in agricultural crops: A Systematic review and meta-analysis // *Biological Control*. 2020. V. 144. Article number: 104235. DOI: 10.1016/j.biocontrol.2020.104235
44. Kiewnick S., Sikora R.A. Biological control of the root-knot nematode *Meloidogyne incognita* by *Paecilomyces lilacinus* strain 251 // *Biological control*. 2006. V. 38. N 2. P. 179-187. DOI: 10.1016/j.biocontrol.2005.12.006
45. Mukhtar T. Management of root-knot nematode, *Meloidogyne incognita*, in tomato with two *Trichoderma* species // *Pakistan Journal of Zoology*. 2018. V. 50. N 4. P. 1589-1592. DOI: 10.17582/journal.pjz/2018.50.4.sc15
46. Pourkhajeh F., Charehngani H., Abdollahi M., Sadravi M. Biocontrol effect of *Trichoderma harzianum* isolates on root knot nematode *Meloidogyne javanica* on greenhouse cucumber // *Iranian Journal of Plant Pathology*. 2019. V. 55. N 1. P. 77-82.
47. Kassab S., Eissa M., Badr U., Ismail A., Abdel Razik A., Soliman G. Nematicidal effect of a wild type of *Serratia marcescens* and its mutants against *Meloidogyne incognita* juveniles // *Egyptian Journal of Agronomatology*. 2017. V. 16. N 2. P. 95-114.
48. Benttoui N., Colagiero M., Sellami S., Boureggha H., Keddad A., Ciancio A. Diversity of nematode microbial antagonists from Algeria shows occurrence of nematotoxic *Trichoderma* spp. // *Plants*. 2020. V. 9. N 8. 941 p. DOI: 10.3390/plants9080941
49. Sayed M., Abdel-rahman T., Ragab A., Abdellatif A. Biocontrol of root-knot nematode *Meloidogyne incognita* by Chitinolytic *Trichoderma* spp. // *Egyptian Journal of Agronomatology*. 2019. V. 18. Iss. 1. P. 30-47. DOI: 10.21608/EJAJ.2019.52842
50. Mokbel A.A. Impact of some antagonistic organisms in controlling *Meloidogyne arenaria* infecting tomato plants // *Journal of Life Sciences and Technologies*. 2013. V. 1. N 1. P. 69-74. DOI: 10.12720/jolst.1.1.69-74
51. Soliman M.S., El-Deriny M.M., Ibrahim D.S., Zakaria H., Ahmed Y. Suppression of root-knot nematode *Meloidogyne incognita* on tomato plants using the nematode trapping fungus *Arthrobotrys oligospora* Fresenius // *Journal of Applied Microbiology*. 2021. V. 131. N 5. P. 2402-2415. DOI: 10.1111/jam.15101
52. Degenkolb T., Vilcinskas A. Metabolites from nematophagous fungi and nematicidal natural products from fungi as an alternative for biological control. Part I: metabolites from nematophagous ascomycetes // *Applied microbiology and biotechnology*. 2016. V. 100. N 9. P. 3799-3812. DOI: 10.1007/s00253-015-7233-6
53. Migunova V., Sasanelli N., Kurakov A. Effect of microscopic fungi on larval mortality of the root-knot nematodes *Meloidogyne incognita* and *Meloidogyne javanica* // *Biological and integrated control of plant pathogens IOBC-WPRS Bulletin*. 2018. V. 133. P. 27-31.
54. Antil S., Kumar R., Pathak D.V., Kumar A., Panwar A., Kumari A., Kumar V. On the potential of *Bacillus aryabhatai* KMT-4 against *Meloidogyne javanica* // *Egypt J Biol Pest Control*. 2021. V. 31. N 1. P. 1-9. DOI: 10.1186/s41938-021-00417-2
55. Abdellatif A.A.M., Abdel-Rahman Tahany M.A., Sayed M.A., Ragab A.A., Ibrahim Dina S.S., Elmaghraby M.M.K. Activity of *Serratia* spp. and *Bacillus* spp. as biocontrol agents against *Meloidogyne incognita* infecting tomato // *Pakistan Journal of Biotechnology*. 2021. V. 18. N 2-3. P. 37-47. DOI: 10.34016/pjbt.2021.18.2/3.37
56. Topalović O., Hussain M., Heuer H. Plants and associated soil microbiota cooperatively suppress plant-parasitic nematodes // *Front. Microbiol*. 2020. V. 11. 313 p. DOI: 10.3389/fmicb.2020.00313
57. Onkendi E.M., Kariuki G.M., Marais M., Moleleki L.N. The threat of root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.) in Africa: a review // *Plant pathology*. 2014. V. 63. N 4. P. 727-737.
58. Nadeem H., Niazi P., Asif M., Kaskavalci G., Ahmad F. Bacterial strains integrated with surfactin molecules of *Bacillus subtilis* MTCC441 enrich nematocidal activity against *Meloidogyne incognita* // *Plant Biology*. 2021. V. 23. N 6. P. 1027-1036. DOI: 10.1111/plb.13301
59. Castaneda-Alvarez C., Aballay E. Rhizobacteria with nematicide aptitude: enzymes and compounds associated // *World Journal of Microbiology and Biotechnology*. 2016. V. 32. N 12. P. 1-7.
60. Das S., Wadud M.A., Khokon M.A.R. Functional evaluation of culture filtrates of *Bacillus subtilis* and *Pseudomonas fluorescens* on the mortality and hatching of *Meloidogyne javanica* // *Saudi Journal of Biological Sciences*. 2021. V. 28. N 2. P. 1318-1323. DOI: 10.1016/j.sjbs.2020.11.055
61. Hussain T., Haris M., Shakeel A., Ahmad G., Ahmad Khan A., Khan M. Bio-nematicidal activities by culture filtrate of *Bacillus subtilis* HussainT-AMU: new promising biosurfactant bioagent for the management of Root Gallings caused by *Meloidogyne incognita* // *Vegetos*. 2020. V. 33. N 2. P. 229-238. DOI: 10.1007/s42535-020-00099-5
62. Migunova V.D., Tomashevich N.S., Konrat A.N., Lychagina S.V., Dubyaga V.M., D'Addabbo T., Sasanelli N., Asaturova A.M. Selection of bacterial strains for control of root-knot disease caused by *Meloidogyne incognita* // *Microorganisms*. 2021. V. 9. N 8. P. 1698. DOI: 10.3390/microorganisms9081698
63. Hegazy M.I., Salama A.S., El-Ashry R.M., Othman A.E.I. *Serratia marcescens* and *Pseudomonas aeruginosa* are promising candidates as biocontrol agents against root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.) // *Middle East J Agric Res*. 2019. V. 8. N 3. P. 828-838.
64. Martínez-Medina A., Fernandez I., Lok G.B., Pozo M.J., Pieterse C.M., Van Wees S.C. Shifting from priming of salicylic

acid-to jasmonic acid-regulated defences by *Trichoderma* protects tomato against the root knot nematode *Meloidogyne incognita* // New phytologist. 2017. V. 213. N 3. P. 1363-1377. DOI: 10.1111/nph.14251

65. Лаврова В.В., Зиновьева С.В., Удалова Ж.В., Матвеева Е.М. Экспрессия PR-генов в тканях томатов при инвазии галловой нематодой *Meloidogyne incognita* (Kofoid et White, 1919) Chitwood, 1949 // Доклады Академии наук. Федеральное государственное бюджетное учреждение «Российская академия наук», 2017. Т. 476. N 4. С. 466-469.

66. Dehghanian S.Z., Abdollahi M., Charehngani H., Niazi, A. Combined of salicylic acid and *Pseudomonas fluorescens* CHA0 on the expression of PR1 gene and control of *Meloidogyne javanica* in tomato // Biological Control. 2020. V. 141. Article number: 104134. DOI: 10.1016/j.biocontrol.2019.104134

67. Sohrabi F., Sheikholeslami M., Heydari R., Rezaee S., Sharifi R. Investigating the effect of *Glomus mosseae*, *Bacillus subtilis* and *Trichoderma harzianum* on plant growth and controlling *Meloidogyne javanica* in tomato // Indian Phytopathology. 2020. V. 73. N 2. P. 293-300. DOI: 10.1007/s42360-020-00227-w

68. Khanna K., Sharma A., Ohri P., Bhardwaj R., Abd-Allah E.F., Hashem A., Ahmad P. Impact of plant growth promoting rhizobacteria in the orchestration of *Lycopersicon esculentum* Mill. resistance to plant parasitic nematodes: a metabolomic approach to evaluate defense responses under field conditions // Biomolecules. 2019. V. 9. N 11. 676 p. DOI: 10.3390/biom9110676

69. Rashid M.I., Mujawar L.H., Shahzad T., Almeelbi T., Ismail I.M., Oves M. Bacteria and fungi can contribute to nutrients bioavailability and aggregate formation in degraded soils // Microbiological research. 2016. V. 183. P. 26-41. DOI: 10.1016/j.micres.2015.11.007

REFERENCES

- Nekoval S.N., Churikova A.K., Belyaeva A.V., Maskalenko O.A., Chumakov S.S., Tikhonova A.N. Prospects for the production of organic products in Russia. *Potato and vegetables*, 2018, no. 11, pp. 14-16. (In Russian) DOI: 10.25630/PAV.2018.93.11.002
- Schreinemachers P., Simmons E.B., Wopereis M.C.S. Tapping the economic and nutritional power of vegetables. *Global food security*, 2018, vol. 16, pp. 36-45. DOI: 10.1016/j.gfs.2017.09.005
- Ryabukhina T.M., Politov D.S. Perspektivy proizvodstva ovoshchei zakrytogo grunta v OOO TK «Novosibirskii» [Prospects for the production of indoor vegetables in LLC TC "Novosibirsk"]. *Materialy Vserossiiskoi nauchno-prakticheskoi konferentsii, posvyashchennoi 90-letiyu Gorno-Altayskogo NII sel'skogo khozyaistva i 100-letiyu Ministerstva sel'skogo khozyaistva Respubliki Altai "Agrarnye problemy gornogo Altaya i soprodel'nykh regionov", Gorno-Altaysk, Barnaul, 30 iyunya-02 iyulya 2020* [Materials of the All-Russian Scientific and Practical conference dedicated to the 90th anniversary of the Gorno-Altai Research Institute of Agriculture and the 100th anniversary of the Ministry of Agriculture of the Altai Republic "Agrarian problems of the Altai Mountains and adjacent regions", Gorno-Altaysk, Barnaul, 30 June- 02 July, 2020]. Barnaul, 2020, pp. 423-431. (In Russian)
- Goncharov A.V., Shesteporov A.A., Lychagina S.V. [The resistance of pumpkin crops to *Meloidogyne* (root-knot nematode)]. *Izvestiya Orenburgskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 2020, vol. 83, no. 3. (In Russian) Available at: <https://cyberleninka.ru/article/n/ustoychivost-tykvennyh-kultury-k-meloidoginozu-gallovoy-nematode> (accessed 11.05.2022)
- Murata G., Uesugi K., Uehara T., Kumaishi K., Ichihashi Y., Saito T., Shinmura Y. *Solanum palinacanthum*: broad-spectrum resistance to root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.). *Pest Management Science*, 2020, vol. 76, no. 12, pp. 3945-3953. DOI: 10.1002/ps.5942
- Lychagina S.V. [Analysis of the productivity of eggs and larvae by the female nematode *Meloidogyne incognita* in laboratory conditions]. *Teoriya i praktika bor'by s parazitarnymi boleznyami*, 2022, no. 23, pp. 296-301. (In Russian) Available at:

<https://cyberleninka.ru/article/n/analiz-dannyh-po-produktivnosti-yaits-i-lichinok-samki-nematode-meloidogym-incognita-v-laboratornyh-usloviyah> (accessed: 09.04.2022). DOI: 10.31016/978-5-6046256-9-9.2022.23.296-301

7. Seid A., Fininsa C., Mekete T., Decraemer W., Wesemael W.M. Tomato (*Solanum lycopersicum*) and root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.) – a century-old battle. *Nematology*, 2015, vol. 17, no. 9, pp. 995-1009. DOI: 10.1163/15685411-00002935

8. Kayani M.Z., Mukhtar T., Hussain M.A. Interaction between nematode inoculum density and plant age on growth and yield of cucumber and reproduction of *Meloidogyne incognita*. *Pakistan Journal of Zoology*, 2018, vol. 50, no. 3, pp. 897-902. DOI: 10.17582/journal.pjz/2018.50.3.897.902

9. Ostasheva N.A. Root-knot nematode (*Meloidogyne hapla* Chitwood) – a dangerous parasite for medicinal and subtropical crops on the black sea coast of Russia and measures of reducing it. *Subtropicheskoe i dekorativnoe sadovodstvo* [Subtropical and Ornamental Horticulture]. 2011, no. 44, pp. 236-240. (In Russian)

10. Hunt D.J., Handoo Z.A. Taxonomy, identification and principal species. *Root-knot nematodes*. Wallingford, UK, CABI Publishing, 2009, vol. 1, pp. 55-97.

11. Moens M., Viaene N., Wesemael W. Root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.) in Europe. *Nematology*, 2011, vol. 13, no. 1, pp. 3-16. DOI: 10.1163/138855410X526831

12. Subbotin S.A., Palomares-Rius J.E., Castillo P. Chapter 5 Distribution of Root-knot Nematode Species. *Nematology Monographs & Perspectives*, 2021, vol. 14, pp. 25-30. DOI: 10.1163/9789004387584_006

13. Zinovieva S.V., Chizhov V.N., Pridannikov M.V., Subbotin S.A., Ryss A.Yu., Khusainov R. *Fitoparaziticheskie nematody Rossii* [Phytoparasitic nematodes of Russia]. Moscow, KMK Publ., 2012, 386 p. (In Russian)

14. Samaliev H.Y., Salkova D.S., Baycheva O.Ts., Zinovieva S.V., Udalova Zh.V. Investigations of the root-knot nematodes of the genus *Meloidogyne* (Goeldi, 1887) on the territories of Bulgaria and Russian Federation. *Russian journal of parasitology*, 2018, vol. 12, no. 4, pp. 94-98. (In Russian) DOI: 10.31016/1998-8435-2018-12-4-94-98

15. Zinovieva S.V., Udalova Z.V., Khasanov F.K., Seiml-Buchinger V.V., Hasanov F.K. Gene expression of protease inhibitors in tomato plants with invasion by root-knot nematode *Meloidogyne incognita* and modulation of their activity with salicylic and jasmonic acids. *Biology Bulletin*, 2021, no. 2., pp. 126-136. (In Russian) DOI: 10.31857/S000233292102017X

16. Antil S., Kumar R., Pathak D.V., Kumar A., Panwar A., Kumari A., Kumar V. Potential of *Bacillus altitudinis* KMS-6 as a biocontrol agent of *Meloidogyne javanica*. *Journal of PMS Science*, 2022, vol. 95, pp. 1443-1452. DOI: 10.1007/s10340-021-01469-x

17. Yarkulov F.Ya. Ecological characteristics of root-knot nematodes and methods of dealing with them on a protected ground. *Dal'nevostochnyi agrarnyi vestnik* [Far Eastern Agrarian Bulletin]. 2015, vol. 36, no. 4, pp. 32-44. (In Russian)

18. Siddique I., Naz I., Khan R.A.A., Ahmed M., Hussain S.M. Screening of cucumber (*Cucumis sativus* L.) cultivars against southern root knot nematode, *Meloidogyne incognita* (Kofoid and White) Chitwood. *Bangladesh Journal of Botany*, 2020, vol. 49, no. 3, pp. 579-584.

19. Moens M., Perry R.N., Starr J.L. *Meloidogyne* species – a diverse group of novel and important plant parasites. *Root-knot nematodes*, 2009, vol. 1, 483 p.

20. Molinari S., Leonetti P. Bio-control agents activate plant immune response and prime susceptible tomato against root-knot nematodes. *PLoS One*, 2019, vol. 14, no. 12, e0213230. DOI: 10.1371/journal.pone.0213230

21. Cortada L. Tomato rootstocks for the control of *Meloidogyne* spp.: Characterization and evaluation of the resistance response conferred by the Mi-1 gene in tomato rootstocks. Thesis from the Universitat Politècnica de Catalunya, Barcelona, November 2009.

22. Tapia-Vázquez I., Montoya-Martínez A.C., los Santos-Villalobos D., Ek-Ramos M.J., Montesinos-Matías R., Martínez-Anaya C. Root-

- knot nematodes (*Meloidogyne* spp.) a threat to agriculture in Mexico: biology, current control strategies, and perspectives. *World J Microbiol Biotechnol*, 2022, vol. 38, no. 26. DOI: 10.1007/s11274-021-03211-2
23. Eisenback J.D., Triantaphyllou H.H. Root-knot nematodes: *Meloidogyne* species and races. Manual of agricultural nematology. CRC Press, 2020, pp. 191-274.
24. Calderón-Urrea A., Vanholme B., Vangestel S., Kane S.M., Bahaji A., Pha K., Garcia M., Snider A., Gheysen G. Early development of the root-knot nematode *Meloidogyne incognita*. *BMC Developmental Biology*, 2016, vol. 16, no. 1, pp. 1-14. DOI: 10.1186/s12861-016-0109-x
25. Chen J., Li Q.X., Song B. Chemical nematicides: recent research progress and outlook. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2020, vol. 68, no. 44, pp. 12175-12188. DOI: 10.1021/acs.jafc.0c02871
26. Safdar H., Javed N., Khan S.A., ul Haq I., Safdar A., Khan N.A. Control of *Meloidogyne incognita* (Kofoid and White) Chitwood by Cadusafos (Rugby®) on tomato. *Pakistan Journal of Zoology*, 2012, vol. 44, no. 6, pp. 1703-1710.
27. Abd-Elgawad M.M.M., Askary T.H. Fungal and bacterial nematicides in integrated nematode management strategies. *Egyptian journal of biological pest control*, 2018, vol. 28, no. 1, Ppp. 1-24. DOI: 10.1186/s41938-018-0080-x
28. Sidorov N.M., Khomyak A.I., Asaturova A.M. [Selection of optimal conditions for the cultivation of bacteria of the genus *Bacillus* with activity against *Meloidogyne incognita*]. In: Phytosanitary technologies in ensuring independence and competitiveness of the agricultural sector of Russia. 2019, pp. 154-154. (In Russian)
29. Bugaeva L.N., Slobodyaniuk G.A., Kashutina E.V., Asaturova A.M., Khomyak A.I. Efficiency of p. *Bacillus* bacteria with respect to gall eelworms *Meloidogyne incognita* Kof. *International Research Journal*, 2018, no. 11-2 (77). (In Russian) DOI: 10.23670/irj.2018.77.11.038
30. Pestsov G.V., Lushnikov O.V., Glazunova A.V. Nematopathogenic fungi as the basis of the biological control of root-knot nematodes. *Agrarian science*, 2019, vol. 2, pp. 122-125. (In Russian) DOI: 10.32634/0869-8155-2019-326-2-122-125
31. Khomyak A.I., Asaturova A.M., Sidorov N.M., Dubyaga V.M. Biological control of phytoparasitic nematodes based on microorganisms (review). *Taurida herald of the agrarian sciences*, 2021, no. 3 (27), pp. 191-219. (In Russian) DOI: 10.33952/2542-0720-2021-3-27-191-219
32. Udalova Zh.V., Baicheva O., Pridannikov M.V., Zinovieva S.V. The perspective methods of protection of plants from root-knot nematodes. *Rossiiskii parazitologicheskii zhurnal* [Russian journal of parasitology]. 2011, no. 2, pp. 109-115. (In Russian)
33. Birkhofer K., Bezemer T.M., Bloem J., Bonkowski M., Christensen S., Dubois D., Ekelund F., Fliebach A., Gunst L., Hedlund K., Mäder P., Mikola J., Robin Ch., Setälä H., Tatin-Froux F., Van der Putten W.H., Scheu S. Long-term organic farming fosters below and aboveground biota: Implications for soil quality, biological control and productivity. *Soil Biology and Biochemistry*, 2008, vol. 40, no. 9, pp. 2297-2308. DOI: 10.1016/j.soilbio.2008.05.007
34. Tazi H., Hamza M.A., Hallouti A., Benjlil H., Idhmida A., Furze J.N., Paulitz T.C., El Mayad H., Boubaker H., El Mousadik A. Biocontrol potential of nematophagous fungi against *Meloidogyne* spp. infecting tomato. *Organic Agriculture*, 2021, vol. 11, no. 1, pp. 63-71. DOI: 10.1007/s13165-020-00325-z
35. Huang X., Zhang K., Yu Z., Li G. Microbial control of phytopathogenic nematodes. *Principles of plant-microbe interactions*, Springer, Cham, 2015, pp. 155-164. DOI: 10.1007/978-3-319-08575-3_17
36. Bhatt P. Microbial Technology for Sustainable Environment. 2021, 569 p.
37. Teplyakova T.V., Ananko G.G. [Fungi-hyphomycetes of prey against parasite nematodes]. *Zashchita i karantin rastenii*, 2009, no. 6. Available at: <https://cyberleninka.ru/article/n/hischnye-griby-gifomitsety-protiv-paraziticheskikh-nematod> (accessed: 28.04.2022)
38. Souza R., Ambrosini A., Passaglia L.M.P. Plant growth-promoting bacteria as inoculants in agricultural soils. *Genetics and molecular biology*, 2015, vol. 38, pp. 401-419. DOI: 10.1590/S1415-475738420150053
39. Gupta G., Parihar S.S., Ahirwar N.K., Snehi S.K., Singh V. Plant growth promoting rhizobacteria (PGPR): current and future prospects for development of sustainable agriculture. *J Microb Biochem Technol.*, 2015, vol. 7, no. 2, pp. 096-102. DOI: 10.4172/1948-5948.1000188
40. Wang Q., Chen X., Chai X., Xue D., Zheng W., Shi Y., Wang A. The involvement of jasmonic acid, ethylene, and salicylic acid in the signaling pathway of *Clonostachys rosea*-induced resistance to gray mold disease in tomato. *Phytopathology*, 2019, vol. 109, no. 7, pp. 1102-1114. DOI: 10.1094/PHYTO-01-19-0025-R
41. Yan Y., Mao Q., Wang Y., Zhao J., Fu Y., Yang Z., Peng X., Zhang M., Bai B., Liu A., Chen S., Ahammed G.J. *Trichoderma harzianum* induces resistance to root-knot nematodes by increasing secondary metabolite synthesis and defense-related enzyme activity in *Solanum lycopersicum* L. *Biological Control*, 2021, vol. 158, article number: 104609. DOI: 10.1016/j.biocontrol.2021.104609
42. Zhao D., Zhu X., Chen L., Liu W., Chen J., Wang S., Zang J., Duan Y., Liu X. Toxicity of a secondary metabolite produced by *Simplicillium chinense* Snef5 against the root-knot nematode *Meloidogyne incognita*. *Acta Agriculturae Scandinavica, Section B- Soil & Plant Science*, 2020, vol. 70, no. 7, pp. 550-555. DOI: 10.1080/09064710.2020.1791242
43. Peiris P.U.S., Li Y., Brown P., Xu C. Fungal biocontrol against *Meloidogyne* spp. in agricultural crops: A Systematic review and meta-analysis. *Biological Control*, 2020, vol. 144, article number: 104235. DOI: 10.1016/j.biocontrol.2020.104235
44. Kiewnick S., Sikora R.A. Biological control of the root-knot nematode *Meloidogyne incognita* by *Paecilomyces lilacinus* strain 251. *Biological control*, 2006, vol. 38, no. 2, pp. 179-187. DOI: 10.1016/j.biocontrol.2005.12.006
45. Mukhtar T. Management of root-knot nematode, *Meloidogyne incognita*, in tomato with two *Trichoderma* species. *Pakistan Journal of Zoology*, 2018, vol. 50, no. 4, pp. 1589-1592. DOI: 10.17582/journal.pjz/2018.50.4.sc15
46. Pourkhajeh F., Charehngani H., Abdollahi M., Sadravi M. Biocontrol effect of *Trichoderma harzianum* isolates on root knot nematode *Meloidogyne javanica* on greenhouse cucumber. *Iranian Journal of Plant Pathology*. 2019, vol. 55, no. 1, pp. 77-82.
47. Kassab S., Eissa M., Badr U., Ismail A., Abdel Razik A., Soliman G. Nematicidal effect of a wild type of *Serratia marcescens* and its mutants against *Meloidogyne incognita* juveniles. *Egyptian Journal of Agronomatology*. 2017, vol. 16, no. 2, pp. 95-114.
48. Benttoui N., Colagiero M., Sellami S., Bouregghda H., Keddad A., Ciancio A. Diversity of nematode microbial antagonists from algeria shows occurrence of nematotoxic *Trichoderma* spp. *Plants*, 2020, vol. 9, no. 8, 941 p. DOI: 10.3390/plants9080941
49. Sayed M., Abdel-rahman T., Ragab A., Abdellatif A. Biocontrol of root-knot nematode *Meloidogyne incognita* by Chitinolytic *Trichoderma* spp. *Egyptian Journal of Agronomatology*, 2019, vol. 18, iss. 1, pp. 30-47. DOI: 10.21608/EJAJ.2019.52842
50. Mokbel A.A. Impact of some antagonistic organisms in controlling *Meloidogyne arenaria* infecting tomato plants. *Journal of Life Sciences and Technologies*, 2013, vol. 1, no. 1, pp. 69-74. DOI: 10.12720/jolst.1.1.69-74
51. Soliman M.S., El-Deriny M.M., Ibrahim D.S., Zakaria H., Ahmed Y. Suppression of root-knot nematode *Meloidogyne incognita* on tomato plants using the nematode trapping fungus *Arthrobotrys oligospora* Fresenius. *Journal of Applied Microbiology*, 2021, vol. 131, no. 5, pp. 2402-2415. DOI: 10.1111/jam.15101
52. Degenkolb T., Vilcinskas A. Metabolites from nematophagous fungi and nematicidal natural products from fungi as an alternative for biological control. Part I: metabolites from nematophagous

- ascomycetes. *Applied microbiology and biotechnology*, 2016, vol. 100, no. 9, pp. 3799-3812. DOI: 10.1007/s00253-015-7233-6
53. Migunova V., Sasanelli N., Kurakov A. Effect of microscopic fungi on larval mortality of the root-knot nematodes *Meloidogyne incognita* and *Meloidogyne javanica*. Biological and integrated control of plant pathogens IOBC-WPRS Bulletin. 2018, vol. 133, pp. 27-31.
54. Antil S., Kumar R., Pathak D.V., Kumar A., Panwar A., Kumari A., Kumar V. On the potential of *Bacillus aryabhatai* KMT-4 against *Meloidogyne javanica*. *Egypt J Biol Pest Control.*, 2021, vol. 31, no. 1, pp. 1-9. DOI: 10.1186/s41938-021-00417-2
55. Abdellatif A.A.M., Abdel-Rahman Tahany M.A., Sayed M.A., Ragab A.A., Ibrahim Dina S.S., Elmaghraby M.M.K. Activity of *Serratia* spp. and *Bacillus* spp. as biocontrol agents against *Meloidogyne incognita* infecting tomato. *Pakistan Journal of Biotechnology*, 2021, vol. 18, no. 2-3. pp. 37-47. DOI: 10.34016/pjbt.2021.18.2/3.37
56. Topalović O., Hussain M., Heuer H. Plants and associated soil microbiota cooperatively suppress plant-parasitic nematodes. *Front. Microbiol.*, 2020, vol. 11, 313 p. DOI: 10.3389/fmicb.2020.00313
57. Onkendi E.M., Kariuki G.M., Marais M., Moleleki L.N. The threat of root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.) in Africa: a review. *Plant pathology*. 2014, vol. 63, no. 4, pp. 727-737.
58. Nadeem H., Niazi P., Asif M., Kaskavalcı G., Ahmad F. Bacterial strains integrated with surfactin molecules of *Bacillus subtilis* MTCC441 enrich nematocidal activity against *Meloidogyne incognita*. *Plant Biology*, 2021, vol. 23, no. 6, pp. 1027-1036. DOI: 10.1111/plb.13301
59. Castaneda-Alvarez C., Aballay E. Rhizobacteria with nematocidal aptitude: enzymes and compounds associated. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*. 2016, vol. 32, no. 12, pp. 1-7.
60. Das S., Wadud M.A., Khokon M.A.R. Functional evaluation of culture filtrates of *Bacillus subtilis* and *Pseudomonas fluorescens* on the mortality and hatching of *Meloidogyne javanica*. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 2021, vol. 28, no. 2, pp. 1318-1323. DOI: 10.1016/j.sjbs.2020.11.055
61. Hussain T., Haris M., Shakeel A., Ahmad G., Ahmad Khan A., Khan M. Bio-nematicidal activities by culture filtrate of *Bacillus subtilis* HussainT-AMU: new promising biosurfactant bioagent for the management of Root Gallings caused by *Meloidogyne incognita*. *Vegetos*, 2020, vol. 33, no. 2, pp. 229-238. DOI: 10.1007/s42535-020-00099-5
62. Migunova V.D., Tomashevich N.S., Konrat A.N., Lychagina S.V., Dubyaga V.M., D'Addabbo T., Sasanelli N., Asaturova A.M. Selection of bacterial strains for control of root-knot disease caused by *Meloidogyne incognita*. *Microorganisms*, 2021, vol. 9, no. 8, pp. 1698. DOI: 10.3390/microorganisms9081698
63. Hegazy M.I., Salama A.S., El-Ashry R.M., Othman A.E.I. *Serratia marcescens* and *Pseudomonas aeruginosa* are promising candidates as biocontrol agents against root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.). *Middle East J Agric Res*. 2019, vol. 8, no. 3, pp. 828-838.
64. Martínez-Medina A., Fernandez I., Lok G.B., Pozo M.J., Pieterse C.M., Van Wees S.C. Shifting from priming of salicylic acid-to jasmonic acid-regulated defences by *Trichoderma* protects tomato against the root knot nematode *Meloidogyne incognita*. *New phytologist.*, 2017, vol. 213, no. 3, pp. 1363-1377. DOI: 10.1111/nph.14251
65. Lavrova V.V., Zinovieva S.V., Udalova Zh. V., Matveeva E.M. [Expression of PR genes in tomato tissues infected by nematode *Meloidogyne incognita* (Kofoid et White,1919) Chitwood 1949]. In: *Doklady Akademii nauk. Federal'noe gosudarstvennoe byudzhethnoe uchrezhdenie «Rossiiskaya akademiya nauk»* [Reports of the Academy of Sciences. Federal State Budgetary Institution «Russian Academy of Sciences»]. 2017, vol. 476, no. 4, pp. 466-469. (In Russian)
66. Dehghanian S.Z., Abdollahi M., Charehgani H., Niazi, A. Combined of salicylic acid and *Pseudomonas fluorescens* CHA0 on the expression of PR1 gene and control of *Meloidogyne javanica* in tomato. *Biological Control.*, 2020, vol. 141, article number: 104134. DOI: 10.1016/j.biocontrol.2019.104134
67. Sohrabi F., Sheikholeslami M., Heydari R., Rezaee S., Sharifi R. Investigating the effect of *Glomus mosseae*, *Bacillus subtilis* and *Trichoderma harzianum* on plant growth and controlling *Meloidogyne javanica* in tomato. *Indian Phytopathology*, 2020, vol. 73, no. 2, pp. 293-300. DOI: 10.1007/s42360-020-00227-w
68. Khanna K., Sharma A., Ohri P., Bhardwaj R., Abd-Allah E.F., Hashem A., Ahmad P. Impact of plant growth promoting rhizobacteria in the orchestration of *Lycopersicon esculentum* Mill. resistance to plant parasitic nematodes: a metabolomic approach to evaluate defense responses under field conditions. *Biomolecules*, 2019, vol. 9, no. 11, 676 p. DOI: 10.3390/biom9110676
69. Rashid M.I., Mujawar L.H., Shahzad T., Almeelbi T., Ismail I.M., Oves M. Bacteria and fungi can contribute to nutrients bioavailability and aggregate formation in degraded soils. *Microbiological research*, 2016, vol. 183, pp. 26-41. DOI: 10.1016/j.micres.2015.11.007

КРИТЕРИИ АВТОРСТВА

Арина К. Чурикова собрала данные по биологической эффективности грибов, бактерий-антагонистов и их метаболитов в отношении галловых нематод рода *Meloidogyne* на овощных культурах. Светлана Н. Нековаль руководила процессом сбора и упорядочения материала, проверкой данных. Оба автора в равной степени участвовали в написании рукописи, и несут ответственность при обнаружении плагиата, самоплагиата или других неэтических проблем.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

Arina K. Churikova collected data on the biological effectiveness of fungi, antagonist bacteria and their metabolites against *Meloidogyne* root-knot nematodes on vegetable crops. Svetlana N. Nekoval supervised the process of collecting and organizing the material and checked the data. Both authors are equally participated in the writing of the manuscript and are responsible for plagiarism, self-plagiarism and other ethical transgressions.

NO CONFLICT OF INTEREST DECLARATION

The authors declare no conflict of interest.

ORCID

Арина К. Чурикова / Arina K. Churikova <https://orcid.org/0000-0003-1429-4153>

Светлана Н. Нековаль / Svetlana N. Nekoval <https://orcid.org/0000-0003-4217-3156>