

УДК 632.651

## Вплив біо- та абіотичних чинників на розвиток і розмноження бурякової нематоди (огляд)

 К. А. Калатур

Інститут біоенергетичних культур і цукрових буряків НААН України, вул. Клінічна, 25, м. Київ, 03110, Україна, e-mail : kkalatur@meta.ua

**Мета.** Проаналізувати вітчизняні й зарубіжні наукові джерела щодо впливу біо- та абіотичних чинників на розвиток та розмноження бурякової нематоди в ґрунті. **Результати.** Багаторічними дослідженнями встановлено, що на розвиток та розмноження бурякової нематоди впливає цілий комплекс біотичних чинників, серед яких найбільше значення мають кореневі виділення рослин, що вирощуються на полі, зараженому гетеродерозом, і які можуть стимулювати або інгібувати вихід із яєць личинок паразита, засміченість посівів бур'янами-господарями гетеродери, а також наявність різних видів грибів та бактерій, що уражують яйця, личинки і цисти нематоди і вважаються природними регуляторами її чисельності в агроценозах. Серед абіотичних чинників, на думку науковців, найбільший вплив на життєздатність різних стадій бурякової нематоди, тривалість розвитку та кількість її поколінь мають температура, вологість, аерація, тип та рН ґрунту, вміст кисню тощо. **Висновки.** Результати досліджень щодо впливу біотичних та абіотичних чинників на життєдіяльність бурякової нематоди свідчать про складність взаємовідносин цього паразита з різними видами рослин, іншими мікроорганізмами, які населяють агроценоз, та умовами навколишнього середовища. Висока екологічна пластичність нематоди сприяє значному поширенню її в умовах помірного клімату, а збільшення щільності та шкідливості її популяції в ґрунті забезпечується вирощуванням на полі сприятливих культур, а також поєднанням оптимальних умов температури, вологості та інших чинників впродовж їхньої вегетації. Подальше вивчення різних чинників, які, перш за все, негативно впливають на розвиток і розмноження бурякової нематоди, дасть змогу створити передумови для розроблення та впровадження нових альтернативних підходів для захисту посівів цукрових буряків від ураження їх гетеродерозом.

**Ключові слова:** бурякова цистоутворювальна нематода; кореневі виділення рослин; сівозмінна; бур'яни; гриби-ендопаразити; бактерії; температура; вологість; тип ґрунту; рН ґрунту.

### Вступ

У багатьох країнах світу найбільш небезпечним патогеном, що уражує кореневу систему як культурних рослин, насамперед цукрових буряків, так і багатьох видів бур'янів, вважається бурякова цистоутворювальна нематода *Heterodera schachtii* Schmidt, 1871 [1, 2, 4, 5, 7–12, 14, 16, 17, 19, 22, 23, 25, 26, 33, 40, 41, 47]. Цей вид належить до родини Heteroderidae роду *Heterodera* – облігатних паразитів, які у процесі еволюції пристосувалися до «живлення» виключно живими клітинами рослинного організму [3, 7, 14, 23, 29, 47, 51]. Наразі встановлено, що втрати врожаю цукрових буряків внаслідок ураження їх гетеродерозом – хворобою, збудником якої є бурякова нематода, можуть досягати 50–70 %, іноді 100 % [2, 4, 7–12, 14, 16, 19, 22, 23, 25, 26, 40, 41, 51]. Зниження продуктивності цієї культури від цього захворювання на рівні 25–30 % у провідних країнах світу оцінюється у 600 доларів США з гектара [32, 51]. Однак, незважаючи на значний недобір врожаю, а також економічні збитки, захист посівів цукрових буряків від бурякової нематоди є доволі проблематичним.

**Мета дослідження** – проаналізувати вітчизняні й зарубіжні наукові джерела щодо впливу біотичних та абіотичних чинників на розвиток та розмноження бурякової нематоди в ґрунті.

## Результати досліджень

Перші спроби боротьби з буряковою нематодою в посівах цукрових буряків виявилися досить невдалими. Так, Кораб, який у 1923 р. вперше виявив її в Україні, писав: «... Проте, незважаючи на всі ті зусилля, які присвятили цьому питанню видатні дослідники нематодного захворювання рослин за кордоном, до останнього часу існувало мало доступних і дійсних засобів, які могли б претендувати на те чи інше широке практичне використання їх у господарствах. За межі експерименту результати дослідних даних не виходили і практичне землеробство широко користувалося загальними агрокультурними заходами, які були спрямовані головним чином на підтримку підвищеної родючості ґрунту ...» [9]. Така ситуація була обумовлена не тільки наявністю в циклі розвитку нематоди стадії цисти (відмерлої самиці з яйцями й личинками всередині), яка є стійкою до змін навколишнього середовища і може зберігатися в ґрунті протягом багатьох років [3, 4, 7, 14, 16, 18, 23, 29, 41, 47, 51], а й недостатньою кількістю знань щодо її біологічних особливостей та чинників, які на них впливають. Проте згодом європейським та американським вченим вдалося розкрити та дослідити важливі аспекти біології бурякової нематоди. Виявилося, що на її розвиток, розмноження та шкідливість суттєво впливають різні абіотичні та біотичні чинники. Останні, як з'ясували науковці, тісно пов'язані з культурами, які вирощуються на полях, заражених цим паразитом [4, 5, 7–16, 19, 23, 26, 33, 37, 41]. Так, Ваунаке у 1922 р. довів стимулюючий вплив кореневих виділень цукрових буряків на вихід з яєць личинок бурякової нематоди [19]. Пізніше було підтверджено такий самий вплив 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 їхньому розвитку і призводить до загибелі [52]. Завдяки цим відкриттям, а також на основі власних досліджень Nebel у 1926 р. розподілив рослини за відношенням до бурякової нематоди на три групи: «вороги» – рослини, які здатні своїми кореневими виділеннями провокувати вихід личинок із цист, проте не сприяють їхньому проникненню в свої корені та живленню: люцерна, кукурудза, жито, пшениця, ячмінь, просо, овес, цибуля, льон, еспарцет, цикорій, конюшина, вика, квасоля, горох, соняшник, гречка, боби; «нейтральні» – рослини, які не мають стимулюючого впливу на вилуплювання личинок нематоди із цист: картопля, морква, люпин, конопля, мак, чина, кавун, огірки, диня, тютюн, томати, салат, спаржа та «друзі» – рослини, які приваблюють личинок нематоди, що вийшли із цист, сприяють їхньому живленню та розмноженню у своїх коренях: різні види буряків та капусти, редька, гірчиця, ріпак, шпинат, бруква та турнепс [33]. Такий поділ рослин становив не лише науковий інтерес, а й мав важливе практичне значення. Адже завдяки цим дослідженням вченими були розроблені та рекомендовані для практичного використання спеціальні протинематодні сівозміни з включенням ворожих та нейтральних культур, які негативно впливають на розвиток і розмноження бурякової нематоди. Це дозволяє поступово зменшити її чисельність в ґрунті до нешкідливого для рослин показника [4, 7, 9, 10, 14, 16, 23, 26, 41]. Наприклад, на полях, де щільність популяції гетеродери досягає середнього або високого рівня (більше 600 яєць + личинок / 100 см<sup>3</sup> ґрунту), слід застосовувати десятипільну сівозміну з 20 % насиченням її цукровими буряками та наступним чергуванням культур: кукурудза на зелений корм – озима пшениця – цукрові буряки – ячмінь – багаторічні трави або горох – озима пшениця – цукрові буряки – горох – озима пшениця – кукурудза. Також рекомендовано використовувати сівозміни з одним полем цукрових буряків: 1) цукрові буряки – овес з підсівом люцерни – люцерна – люцерна – картопля – озима пшениця – озимий ячмінь – жито на зелений корм + поукісна кукурудза; 2) цукрові буряки – горох – озима пшениця з підсівом люцерни – люцерна – люцерна – люцерна – картопля – жито; 3) жито + вика + кукурудза на зелений корм – картопля – цукрові буряки – ячмінь з підсівом конюшини – конюшина – конюшина – озима пшениця; 4) озима або яра пшениця – цукрові буряки – ячмінь – картопля або цикорій – кукурудза – пар; 5) люцерна – люцерна – люцерна – люцерна – картопля – цукрові буряки – ячмінь; 6) люцерна – люцерна – люцерна – люцерна – картопля – ячмінь – цукрові буряки [4, 7, 9, 10, 41].

Для оздоровлення полів, що заражені гетеродерозом, варто застосовувати так звані «очисні» сівозміни: 1) жито + вика – кукурудза на зелений корм – озима пшениця – цикорій – ячмінь з підсівом конюшини – конюшина або люцерна – люцерна – люцерна; 2) люцерна – люцерна – люцерна – цикорій – ячмінь або яра пшениця – жито + вика – кукурудза, або ж запроваджувати короткі тимчасові протинематодні сівозміни: 1) кукурудза на зелений корм або горох – жито на зелений корм або зерно; 2) кукурудза на зелений корм або горох – жито на зелений корм або зерно – жито на зелений корм або зерно; 3) горох – кукурудза на зелений корм – жито; 4) ячмінь з підсівом конюшини – конюшина – жито; 5) люцерна – люцерна – жито [4, 7, 9, 10, 41]. Науковці зазначають,

що на сьогодні сівозміна є не тільки одним з найефективніших методів захисту посівів цукрових буряків від бурякової нематоди, але й економічно вигідним та найбезпечнішим для довкілля і людини [4, 7, 26, 41].

Водночас було відмічено, що не завжди вирощування ворожих для розвитку цього паразита культур знижує його чисельність у ґрунті. Адже було встановлено, що бурякова нематода також може розмножуватися на 235 видах бур'янів, з яких майже 70 % належать до 6 родин: Хрестоцвіті Brassicaceae (67 видів), Лободові Chenopodiaceae (37 видів), Бобові Fabaceae (23 види), Гвоздичні Caryophyllaceae (19 видів), Гречкові Polygonaceae і Айстрові Asteraceae (по 12 видів) [5, 6]. Вчені з'ясували, що забур'яненість посівів сприяє збільшенню кількості гетеродери в орному шарі ґрунту. Так, дослідженнями, проведеними в Україні було встановлено, що забур'яненість посівів цукрових буряків лободою білою *Chenopodium album* і суріпицею звичайною *Barbarea vulgaris* (8–10 шт./м<sup>2</sup>) за чотири роки збільшило чисельність *H. schachtii* в ґрунті в 7,3–7,6 раза. А за наявності в посівах цієї культури таких видів бур'янів як грицики звичайні *Capsella bursa-pastoris*, редьки дикої *Raphanus raphanistrum* та лободи білої *Ch. album* вихідна щільність нематоди зросла на 50, 56 і 90 % відповідно [1]. Такі результати досліджень довели, що бур'яни, як і культурні рослини-господарі, є одним із важливих біологічних чинників, який сприяє підтриманню та збереженню популяції бурякової нематоди в ґрунті на високому рівні. Науковці відзначили, що без систематичної і чітко регламентованої за термінами боротьби з бур'янами незалежно від культури, яка вирощується на зараженому гетеродерозом полі, ефективність протинематодних сівозмін буде просто знівельована [3–7, 41].

Зазначений вище розподіл культур та розроблені на його основі різні сівозміни поклали початок дослідженню речовин, які виділяють рослини у ґрунт упродовж всього вегетаційного періоду, і які, як з'ясувалося, по-різному впливають на життєдіяльність бурякової нематоди [8, 13, 23, 34–39, 53].

Наразі світовий науковий досвід свідчить, що кількість і склад кореневих ексудатів залежать від виду рослини та зовнішніх чинників, а їхній вплив на нематоду може мати як стимулювальну, так й інгібувальну дію [13, 37]. Зокрема, серед безлічі сполук вченим вдалося виділити речовини, які є індукторами вилуплювання личинок із цист. 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 Wood та Serro, можуть приваблювати личинок бурякової нематоди – і-inositol і galactinol. Таку речовину, як глутамінову кислоту, містили тільки кореневі виділення рослин-господарів паразита – культурного та дикого видів буряків [50].

За спостереженнями науковців, крім глутамінової кислоти, стимулювати вилуплювання личинок із цист також можуть й інші амінокислоти, що були виявлені в кореневих виділеннях різних культур і є спільними як для «друзів», так і для «ворогів» бурякової нематоди. Так, Кіцно у своїй роботі досліджувала склад амінокислот у кореневих дифузатах цукрових буряків, 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 кореневих виділеннях жита озимого (метіонін, аланін, триптофан, лейцин), люцерни (метіонін, триптофан) та кукурудзи (триптофан, лейцин). Однак, на думку автора, перевагу серед цих амінокислот слід віддати метіоніну, який був виявлений у кореневих виділеннях усіх культур, крім кукурудзи [8]. Саме наявністю однакових речовин у кореневих дифузатах рослин, які належать до різних родин, можна пояснити їхню здатність провокувати вихід із цист личинок бурякової нематоди [13].

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 гетеродерозу [37]. Відомий німецький нематолог Decker 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, марганцевокислий калій, різні хінони, солі натрію, цинку або марганцю, етилен-біс-дитіокарбамінової кислоти, ріванол (3,9-діамін-7-етоксіаклідін), нікотинова, аскорбінова, ангідротетронова, флавінова, пікринова й пікролонова (4-нітро-3-метил-1-р-нітрофеніл-піразолон) кислоти [23]. Було встановлено, що за обробки цист *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 її личинок [34].

Слід наголосити, що деякі гербіциди також позитивно впливають на відродження личинок *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 – у 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 та вензар [20, 24, 35, 42].

Деякі вчені зробили спроби застосовувати сполуки, які сприяють виходу личинок нематоди із цист, як препарати для контролю її чисельності в посівах цукрових буряків. Зокрема, на полях, заражених *H. schachtii*, застосовували речовину 1-acetoxy-2-ethylhexa-1,3-diene, яка збільшувала на 70 % вилуплювання її личинок [20]. Проте висока вартість цих хімікатів і необхідність залишати поле після їхнього внесення під паром протягом 6 місяців робить їх використання неефективним і економічно не вигідним [51].

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 [23].

Наведені вище дослідження щодо встановлення й вивчення кількісного та якісного складу речовин, які містяться у корневих виділеннях рослин або мають неорганічне походження, а також їхній вплив на фітонематоди, в т.ч. на *H. schachtii*, залишаються актуальними й досі [13, 37, 39].

Окремо необхідно зупинитися ще на одному біотичному чиннику, який, як встановили дослідники, є важливим природним регулятором чисельності бурякової нематоди. Це різні види грибів і бактерій, що мешкають у ґрунті [2, 6, 10, 15, 16, 18, 21, 27, 30, 31, 44–46]. Зокрема, на сьогодні виділено та ідентифіковано декілька видів грибів, більшість з яких вважаються ендопаразитами яєць, личинок та цист *H. schachtii*, а саме: *Torula heteroderae* nova sp., *Olpidium nematodae*, *Tarichium auxiliaris* (синонім *Catenaria auxiliaris*), *Isaria destructor*, *Entomophthora calliphora*, *Entomophthora radicans*, *Catenaria vermicola*, *Cylindrocarpon destructans*, *Fusarium oxysporum*, *Gliocladium* spp., *Scopulariopsis* spp., *Fusarium* spp., *Verticillium* spp., *Paecilomyces fumosorosceus*, *Paecilomyces lilacinus* (син. *Purpureocillium lilacinum*), *Pochonia chlamydosporia* (син. *Verticillium chlamydosporium*), *Phialophora malorum* та *Cylindrocarpon radicolica* [6, 10, 15, 16, 18, 30, 31, 44]. Так, у 1929 р. Кораб спостерігав та детально описав сильне потемніння яєць і личинок бурякової нематоди, внаслідок ураження їх грибом *T. heteroderae*: «... особливістю цього захворювання є те, що личинки та яйця бурякової нематоди, які знаходяться в цистах, набувають бурого забарвлення, стаючи при цьому крупнозернистими. ... ембріони нематоди хоча і зберігають свої зовнішні обриси, але начинка їх натомість представляє суцільну буру не диференційовану часто буру зернисту масу. Личинки втрачають свою форму, перетворюючись на гранульовані безформні ковбаски. Оболонка личинок, що не руйнується при цьому, зберігає розміри черв'яка і, завдяки наповненню безліччю порівняно великих торулеподібних зерен гриба, покрита ніби жовнами. Серед цист бурякової нематоди це найпоширеніший вид захворювання, бо в деяких випадках він охоплює до 95 % цист, що населяють ґрунт.» [10]. Також Кораб зазначає, що на друге місце у переліку паразитичних грибів після *T. heteroderae* слід поставити *O. nematodae*, який уражує яйця нематоди на ранній стадії їхнього розвитку. Дослідження показали, що замість нормального розвитку личинок, в яйці можна було побачити водянисто-прозорі спори гриба, кількість яких доходила до восьми штук [10]. Сприяють потемнінню яєць бурякової нематоди й інші спеціалізовані гриби-паразити, наприклад *Ph. malorum* або «чорні дріжджі» та *C. destructans* [6, 15, 44].

Отримані результати досліджень щодо негативного впливу грибів на різні стадії розвитку нематоди мають велике практичне значення. Адже вони переконали вчених у можливості застосування біологічного методу контролю шкідливості цього виду гетеродери, заснованого на використанні її природніх ворогів, а саме грибів. Ще у 1929 р. Кораб писав: «Нагальною необхідністю найближчого часу є вивчення збудників хвороб цист, які найчастіше трапляються у нас. Необхідно спробувати їх штучно розводити і випробувати в боротьбі з буряковою нематодою. У цьому новому питанні нам слід стати організаторами нової ідеї і розробити її до можливих меж у себе.» [10]. Наразі у світі вже створені біопрепарати на основі грибів *P. chlamydosporia* та *P. lilacinum*, які успішно використовуються у польових умовах проти цистоутворювальних видів нематод [6, 15, 18, 21]. Варто також зазначити, що в сучасних умовах біологічний захист рослин не обмежується застосуванням тільки препаратів на основі різних видів грибів. Так, на сьогодні успішно пройшов

випробування у США та деяких країнах Європи біонематоцид Кларіва 156, ТН (0,02 л/п.о.), діючою речовиною якого є спори бактерії *Pasteuria nishizawae* штам Pn 1 [2, 45, 46]. Зокрема, за результатами досліджень, проведеними в Україні, було встановлено, що використання для обробки насіння цукрових буряків цього біологічного препарату дозволило зменшити чисельність першого покоління бурякової нематоди на 27,7–35,3 % (у 1,5 раза) порівняно з щільністю її популяції до сівби культури [2]. Вчені сподіваються, що за сприятливих умов довкілля спори бактерії *P. nishizawae* розмножаться у ґрунті і зможуть стримувати масове розмноження *H. schachtii* впродовж всієї вегетації буряків.

Крім зазначених вище біотичних чинників на життєздатність, тривалість розвитку та розмноження бурякової нематоди впливає цілий комплекс абіотичних особливостей, серед яких найбільше значення мають температура, вологість, аерація, тип та рН ґрунту, вміст кисню тощо [4, 7, 8, 10–13, 16, 17, 23, 25, 28, 43].

Як встановили науковці, такі види цистоутворювальних нематод як *H. avenae*, *H. göttingiana* та *H. schachtii* не завжди потребують стимуляції у вигляді кореневих виділень рослин для активації та міграції личинок із цист. На «спонтанний» вихід із цист їхніх личинок значною мірою впливають такі чинники, як температура, що має бути не нижче мінімальної, і достатня вологість ґрунту [12, 16, 19, 23, 34–39, 53]. Так, було відзначено, що за відсутності на полі рослин-господарів бурякової нематоди відбувається індуковане температурою вилуплювання її личинок, унаслідок чого кількість цист у ґрунті поступово зменшувалася – щорічно в середньому на 13 % [28]. Тому в сухі спекотні роки скорочення популяції нематоди відбувається інтенсивніше порівняно з вологими та прохолодними роками. Зокрема, було встановлено, що личинки *H. schachtii* починають рухатися за температури 5,5–6,5 °С, проте їхнє вилуплювання із цист відбувається за температури 10 °С і припиняється – за 36 °С, а оптимальною температурою є 18–28 °С [19]. За даними Ладигіної, нижня температурна межа виходу личинок із цист цього виду нематоди становить 10 °С, верхня – 37 °С, оптимум варіює у межах 17–27 °С [12]. Інші автори вважають нижнім порогом 6–10 °С, оптимумом – 25–26 °С [4, 7, 10]. Однак, як свідчать результати досліджень, найсприятливішими для виходу із цист личинок бурякової нематоди є діапазон температур у межах оптимальної [47, 48].

Багато досліджень було присвячено вивченню впливу низьких та високих температур на виживання різних стадій нематоди (яєць, личинок і цист), а також тривалість розвитку та кількість поколінь паразита впродовж вегетаційного періоду. Науковці встановили, що бурякова нематода в стадії цисти переносить досить значні перепади температури зовнішнього середовища, які коливаються в межах від –20 °С до +45 °С [12, 16]. Зокрема, Скарбілович зазначила, що дводенне проморожування цист за температури –20 °С сприяло зменшенню в них кількості життєздатних личинок до 20,9–14,5 %, а при збільшенні тривалості досліду до 4–13 діб, кількість личинок, які вижили, не перевищило 6,8–0,4 %. Живі нематоди також були виявлені в ґрунті, температура якого знижувалася протягом 2–6 діб до –10 °С і –20 °С [16]. Аналогічні результати були отримані Ладигіною. Згідно з її дослідженнями, цисти нематоди, в більшості випадків, не виживали за температури нижче –20 °С [12].

Кораб відмічав, що личинки бурякової нематоди порівняно легко переносять низькі температури. Автор з'ясував, що навіть при повному заморожуванні ґрунту впродовж тривалого часу вони залишалися живими [11]. Також було встановлено, що поперемінне (тричі) заморожування личинок до –8 °С та їх подальше відтаювання не впливало на їхню життєздатність [19].

При з'ясуванні дії позитивних температур на цисти й інвазійні личинки нематоди було встановлено, що личинки гинуть за температури +40–42 °С, а цисти – за +43–45 °С [12]. Однак, Кораб вважав, що межі виживання бурякової нематоди ще ширші. За результатами його досліджень цисти зберігали життєздатність навіть при +60 °С, а їхню загибель фіксували лише при збільшенні температури до +62–64 °С [11]. За результатами інших дослідників, личинки не виживали за температури +48 °С [19], а для цист летальною була температура від +43 °С до +64 °С [23].

Показовими виявилися результати лабораторних досліджень щодо впливу різної температури на розвиток білих самиць нематоди, які залишаються в ґрунті після збирання цукрових буряків. Адже спостереження показали, що в кінці вересня на коренеплодах буряків можна побачити велику кількість білих самиць бурякової нематоди, які відповідали її третій неповній генерації. Однак у процесі викопування буряків частина цих білих самиць відривалася від коренеплодів і залишалася в ґрунті. З метою перевірки ймовірності загибелі чи подальшого їхнього розвитку було проведено лабораторний дослід, який включав три температурних режими: +18 °С, +5 °С та –8 °С. Через 10 діб з кожного варіанту було виділено цисти нематоди та зроблено аналіз на ступінь їх зрілості та

виповненість яйцями й личинками. Результати цього досліджу довели, що у ґрунті, незалежно від температури, продовжується дозрівання цист, які відпали від коренеплодів буряків. Про це свідчить зміна їхнього кольору – з білого на коричневий у 92–96 % цист, причому 43–89 % з них були заповнені яйцями і личинками. Однак температура по-різному вплинула на чисельність яєць і личинок у цисті. Так, істотної різниці між варіантами з позитивними температурами не виявлено. Однак за температури  $-8^{\circ}\text{C}$  різко зменшується як частка повних цист, так і кількість яєць і личинок в одній цисті. Незважаючи на те, що за такої температури 92 % білих самиць стає коричневими, менше половини з них (43 %) заповнені яйцями і личинками, а решта (47 %) залишаються порожніми. До того ж заповнені цисти містять вдвоє менше личинок і яєць нематоди – 62 шт. проти 133 шт. (за позитивної температури) [17].

Цікавими виявилися дослідження щодо впливу різних температур на процес ураження буряковою нематодою коріння рослин. Так, за даними Nebel, проникнення личинок в корені буряка починається за температури  $+10^{\circ}\text{C}$ , помітно збільшується при  $+18^{\circ}\text{C}$ , а найінтенсивніше відбувається за температури  $+25^{\circ}\text{C}$  [33]. За результатами досліджень Скарбілович, які вона проводила у лабораторних та польових умовах Вінницької області (Україна), ураження рослин буряковою нематодою за температури  $+11$ – $15^{\circ}\text{C}$  відбувалося повільно, при  $+16$ – $18^{\circ}\text{C}$  – інтенсивніше, а при  $+30$ – $40^{\circ}\text{C}$  – взагалі було відсутнє [16]. За спостереженнями Кораба і Nebel, проникнення личинок у тканини коренів відбувається лише за температури  $+10^{\circ}\text{C}$  [11, 33]. Проте в експериментах Ладигіної личинки нематоди проникали в корені буряку в досить широкому температурному діапазоні – від  $+10$ – $13^{\circ}\text{C}$  до  $+33$ – $35^{\circ}\text{C}$  [12].

Вдалося також встановити тривалість розвитку одного покоління бурякової нематоди (від личинки до личинки) залежно від температури навколишнього середовища. Згідно з дослідженнями Ладигіної, розвиток однієї генерації паразита за температури  $+17,8^{\circ}\text{C}$  тривав 57 діб, а за  $+28,2^{\circ}\text{C}$  – тільки 24 доби. Найшвидше нематода розвивалася за температури  $+29,2^{\circ}\text{C}$ , проте така температура її пригнічувала: кількість статевозрілих самиць зменшувалася, деякі яйця деформувалися і розпадалися, а у личинок з'являлися вакуолі. За температури  $+30^{\circ}\text{C}$  розвиток ще продовжувався, і через 16 діб були виявлені статевозрілі самиці з недиференційованими яйцями. Найбільш сприятливою для розвитку і розмноження нематоди, за спостереженнями Ладигіної, є температурний інтервал від  $+24^{\circ}\text{C}$  до  $+28^{\circ}\text{C}$  [12].

Використовуючи отримані результати дослідження, науковцями була розрахована сума ефективних температур, яка необхідна для розвитку однієї генерації нематоди – вона становила в середньому – за Ладигіною –  $437^{\circ}\text{C}$  [12], за Кічно –  $401,7$ – $444,7^{\circ}\text{C}$  [8] при сумі температур вище  $+10^{\circ}\text{C}$ . Проте було відмічено, що за нестачі вологи в ґрунті для завершення розвитку одного покоління паразита необхідна більш висока сума тепла –  $511,3$ – $685,2^{\circ}\text{C}$  [8]. Цікаво, що, розрахувавши суму ефективних температур, вчені можуть дізнатися кількість поколінь бурякової нематоди впродовж вегетаційного періоду цукрових буряків. Зокрема, за повідомленням Кораба, в умовах України може розвиватися 4–6 генерацій нематоди [10, 11]. Однак, за спостереженнями інших дослідників, у лісостеповій зоні України можливий розвиток 2-х, а за сприятливих умов – 3-х поколінь паразита (при цьому тривалість розвитку однієї генерації гетеродери коливається від 42 до 67 діб) [8, 10–12]. Це було підтверджено дослідженнями, які проводились в умовах Київської області впродовж 1985–1997 рр. Зокрема науковці встановили, що більшість років (крім 1990 та 1993 рр.), мали достатню суму ефективних температур ( $1426$ – $1857^{\circ}\text{C}$ ) для розвитку третього покоління нематоди [17].

Крім температури, важливе значення для розвитку та розмноження бурякової нематоди має вологість ґрунту. Дослідженнями було доведено, що цей паразит в стадії цисти здатний досить легко переносити несприятливі умови вологості ґрунту – як її недостатність, так і надмірність. Зокрема, було доведено, що після висушування зараженого нематодою ґрунту на повітрі впродовж двох місяців її цисти залишалися життєздатними, але кількість личинок, які відроджувалися з них, різко скорочувалася, і тим більше, чим довшим був період висушування [16].

У експериментах, які проводила Ладигіна, найбільш стійкими до висушування також виявилися цисти, однак не молоді, щойно сформовані, а більш зрілі (старі) – вони залишалися живими в ексикаторі протягом 88 діб за відносної вологості повітря 10 %, і загинули, коли вологість не перевищила показників 5,5 і 0 %. Щодо інших стадій розвитку бурякової нематоди, то молоді цисти (світло коричневі) можуть вижити за вологості не нижче 30 %, а білі самиці – лише в умовах 100–70 % вологості повітря. Взагалі не пристосовані до висихання інвазійні личинки й яйця нематоди – вони гинуть навіть при 96–90 % вологості повітря [12]. У досліджах Скарбілович підсушування

вбивало личинок нематоди через 5–10 хвилин [16]. Проте, як зазначалося раніше, тільки всередині цисти, яка стійка до змін навколишнього середовища, яйця та личинки можуть зберігати життєздатність від 6 до 9 років [4, 7, 10, 11, 23]. Інші автори відмітили, що цей період може бути значно більшим – 12–15 років [10 за Thorne G., Rademacher].

Проведені дослідження переконують, що нормальна життєдіяльність бурякової нематоди можлива лише за високої вологості. Кораб відзначив, що личинки перестають рухатися, якщо вологість зменшується до 7–8 % [10]. Було встановлено, що тільки у вологому ґрунті за наявності достатньої плівки води навколо його часточок, а також необхідної кількості кисню у цій воді, личинки нематоди можуть виходити із цист і пересуватися у пошуках їжі на відстань 5–10 см [49]. Також виявилось, що цей паразит є дуже чутливим до вмісту  $O_2$  у водному середовищі – відродження з цист його личинок відбувається за наявності у воді не менше 30–33 % кисню [12]. Для порівняння – для виходу з цист личинок вівсяної нематоди цей показник не перевищує 7 % [23]. Однак слід зауважити, що за надмірного зволоження ґрунту кількість личинок, які вилуплюються з цист, різко зменшується. Більшість авторів вважають, що вологонасичення ґрунту у межах 70 % є найсприятливішим для виходу і міграції личинок нематоди до коренів рослин [23].

Надмірна вологість хоча негативно і не впливає на нематоду, але і не є сприятливою, так як погіршує аерацію ґрунту і сприяє її захворюванню мікозами. Навіть при заболочуванні ґрунту до дев'яти місяців нематода залишається живою [9]. У зв'язку з цим деякі вчені зауважили, що висока щільність популяції нематоди та її шкідливість спостерігаються саме у вологих ґрунтах. Це припущення підтвердив своїми дослідженнями Кораб: «Умовою, що сприяє масовому накопиченню нематоди в ґрунті, безумовно, є підвищена його вологість. Для цього в нас уже є незаперечні докази сильного накопичення бурякової нематоди на полях, які щорічно затоплюються розливом річок (Правдинський цукрозавод). Крім того - величезне накопичення нематоди відмічено на полях з високим рівнем підґрунтових вод, у зв'язку з їхнім низьким положенням (Низівський цукрозавод). За наявними в нас відомостями, більшість полів із високим вмістом нематоди в ґрунті належить до розряду надмірно вологих, низьких місць. Характерною особливістю в даному випадку є те, що на поруч розташованих ділянках, але тих, що займають підвищене положення, кількість нематоди різко падає.» [10]. Так, за результатами обстежень заражених нематодою полів, було відмічено значну різницю в чисельності популяції нематоди на підвищених і в понижених ділянках місцевості. Зокрема, кількість цист в 1 кг ґрунту на глибині 15–30 см на підвищених ділянках поля становила 7,3 шт., а в низинах – 291,5 шт. Вчені дійшли висновку, що причиною нерівномірного розподілу нематоди на полях з нерівним рельєфом частково є пасивне механічне переміщення цист і личинок з водою, вимивання з горбів в низини, але провідну роль у збільшенні чисельності цього паразита у вологих ґрунтах, безсумнівно, відіграє його вологолюбність [11].

Окрім температури та вологості до чинників навколишнього середовища, які впливають на поширеність та шкідливість бурякової нематоди слід також віднести кислотність та тип ґрунту. Так, Кораб та ін. встановили, що на кислих ґрунтах (рН ґрунту біля 6) нематода практично не зустрічається. Проте на лужних ґрунтах ураження буряків цим паразитом проходить достатньо інтенсивно [11]. Ці дані підтвердив Simon, який в умовах Бельгії спостерігав сильне ураження цукрових буряків гетеродерозом на лужних ґрунтах з рН 7–8, і незначне їх ураження на полях, де значення рН не перевищувало 5,5–6 [43]. Однак у зв'язку з тим, що цукрові буряки краще ростуть саме на лужних ґрунтах, то вчені припустили, що значне ураження їх нематодою на цих ґрунтах пов'язано з найбільшим розвитком кореневої системи рослин, т.б. кислотність ґрунту впливає на нематоду опосередковано, а не на пряму.

Щодо типу ґрунту, то найбільш зараженими буряковою нематодою є ґрунти багаті перегноем, солончаково-карбонатні і осолоділі тонко-пилуватого механічного складу з високим рівнем залягання ґрунтових вод. Із збільшенням вмісту піску і одночасним зменшенням вологи і гумусу кількість цист в ґрунті зменшується. А найменш зараженими нематодою є сильно опідзолені піщано-пилуваті і піщані механічного складу ґрунти річкової тераси [11].

## **Висновки**

Наведені результати досліджень щодо впливу біотичних та абіотичних чинників на життєдіяльність бурякової нематоди свідчать про складність взаємовідносин цього паразита з різними видами рослин, іншими мікроорганізмами, які населяють агроценоз, та умовами навколишнього середовища. Висока екологічна пластичність нематоди сприяє значному поширенню її в умовах помірного клімату, а збільшення щільності та шкідливості її популяції в

грунті забезпечується вирощуванням на полі сприятливих культур, а також поєднанням оптимальних умов температури, вологості та інших чинників впродовж їхньої вегетації. Подальше вивчення різних чинників, які, перш за все, негативно впливають на розвиток і розмноження бурякової нематоди дозволить створити передумови для розроблення та впровадження нових альтернативних підходів для захисту посівів цукрових буряків від ураження їх гетеродерозом.

### Використана література

1. Бабич А. Г. Бур'яни-живителі бурякової нематоди. *Проблеми бур'янів і шляхи зниження забур'янення орних земель : наукова конференція Українського наукового товариства гербологів : тези доповідей (м. Київ, 2004 р.)*. Київ, 2004. С. 84–86.
2. Доронін В. А., Калатур К. А., Кравченко Ю. А. та ін. Біологічний захист посівів буряків цукрових від бурякової нематоди. *Карантин і захист рослин*. 2022. № 2. С. 26–30. doi: 10.36495/2312-0614.2022.2.26-30
3. Калатур К. А., Янсе Л. А. Фітонематоди як обмежуючий біотичний чинник аграрного виробництва у світі (огляд). *Наукові праці Інституту біоенергетичних культур і цукрових буряків*. 2021. Вип. 29. С. 13–46. doi: 10.47414/np.29.2021.244423
4. Калатур К. А., Суслик Л. О., Пилипенко Л. А. Захист посівів цукрових буряків від бурякової нематоди. Київ : ІБКІЦБ, 2015. 22 с.
5. Калатур К. А., Пилипенко Л. А. Бур'яни – резерватори популяцій паразитичних видів фітонематод. *Новітні агротехнології*. 2017. № 5. doi: 10.21498/na.5.2017.122232
6. Калатур К. А., Борзих О. І., Сігарьова Д. Д., Янсе Л. А. Взаємовідносини між фітонематодами та іншими патогенними організмами. Київ : Лазурит-Поліграф, 2020. 192 с.
7. Калатур К. А., Янсе Л. А., Янсе Я. Д. Паразитичні види фітонематод у посівах цукрових буряків : науково-методичні рекомендації. Київ: Аграрна наука, 2023. 56 с. doi: 10.31073/978-966-540-578-8
8. Кицно Л. В. Биологическое обоснование мер борьбы со свекловичной нематодой в условиях Лесостепи Украинской ССР : автореф. дис. ... канд. биол. наук : спец. 06.01.11 «Фитопатология и защита растений». Киев, 1984. 23 с.
9. Кораб Й. Й. Деякі дані до питання про боротьбу з нематодою цукрових буряків. *Труди Білоцерківської селекційної станції*. 1927. Т. 2, Вип. 2. С. 17–38.
10. Кораб Й. Й. Матеріали з вивчення бурякової нематоди *Heterodera schachtii* Schm. за даними робіт нематодної лабораторії Білоцерківської с.с. СНУ. *Збірник Сортоводно-Насінневого Управління (СНУ)*. 1929. № 8. С. 29–67.
11. Кораб Й. Й., Бутовський А. П., Коржупова М. І. Про умови розмноження і поширення бурякової нематоди. *Наукові записки з цукрової промисловості*. 1936. № 4. С. 25–36.
12. Ладыгина Н. М. Реакция свекловичной нематоды на температуру и влажность. *Вопросы фитогельминтологии. Гельминты и гельминтозы сельскохозяйственных растений и меры борьбы с ними*. 1961. С. 129–141.
13. Пилипенко Л. А., Калатур К. А. Вплив екологічних чинників на вилуплювання личинок цистоутворювальних видів нематод. *Агроекологічний журнал*. 2016. № 2. С. 168–174.
14. Сігарьова Д. Д., Пилипенко Л. А., Борзих О. І., Ковтун А. М. Сільськогосподарська нематологія. Київ : Аграрна наука, 2017. 340 с.
15. Сігарьова Д. Д., Калатур К. А. Гриби – паразити яєць і цист фітонематод та їх застосування у біологічному захисті рослин. *Захист і карантин рослин*. 2014. Вип. 60. С. 318–333.
16. Скарбилович Т. С. Свекловичная нематода и меры борьбы с ней. *Труды Всесоюзного института гельминтологии имени академика К. И. Скрябина*. 1960. Т. 8. С. 5–214.
17. Сосенко О. Б. Комплекси фітонематод бурякових агроценозів та заходи регулювання їх чисельності : автореф. дис. ... канд. біол. наук : спец. 06.01.11 «Фітопатологія». Київ, 1998. 21 с.
18. Ayatollahy E., Fatemy S., Etebarian H. R. Potential for biological control of *Heterodera schachtii* by *Pochonia chlamydosporia* var. *chlamydosporia* on sugar beet. *Biocontrol Science and Technology*. 2008. Vol. 18, Iss. 2. P. 157–167.
19. Baunacke W. Untersuchungen zur Biologie und Bekämpfung des Rübennematoden *Heterodera schachtii* Schmidt. *Arbeiten aus der Biologischen Reichsanstalt für Land- und Forstwirtschaft*. 1922. Vol. 11. S. 185–288.
20. Banasiak L., Lyr H., Big E., Müller J. Chemical induction of larvae hatching in beet nematode (*Heterodera schachtii* Schmidt) by 2-ethylhex-2-en-1-al and derived compounds in soil. *Archives of phytopathology and plant protection*. 1994. Vol. 29, Iss. 2. P. 171–178.
21. Chen S., Dickson D. W. Biological control of plant-parasitic nematodes. *Practical plant nematology* / R. H. Manzanilla-Lopez, N. Marban-Mendoza (eds.). Montecillo : Colegio de Postgraduados, 2012. P. 761–811.
22. Daub M. The beet cyst nematode (*Heterodera schachtii*): An ancient threat to sugar beet crops in Central Europe has become an invisible actor. *Integrated Nematode Management: State-of-the-art and visions for the future* / R. A. Sikora, J. Desaegeer, L. Molendijk (Eds.). CAB International, 2022. P. 394–399. doi: 10.1079/9781789247541.0055
23. Decker H. Phytonematologie. Biologie und Bekämpfung pflanzenparasitärer Nematoden. Berlin : VEB Deutscher Landwirtschaftsverlag, 1969. 526 s.



24. Dewar A. M., Haylock L. A., May M. J. et al. Glyphosate applied to genetically modified herbicide-tolerant sugar beet and 'volunteer' potatoes reduces populations of potato cyst nematodes and the number and size of daughter tubers. *Annals of Applied Biology*. 2000. Vol. 136, Iss. 3. P. 179–187.
25. Fichtner E., Grabert D., Fichtner W. et al. Schadwirkung, Populationsdynamik, Überwachung und Bekämpfung der Rübennematoden. Berlin : ILID, 1982. 44 s.
26. Hauer M., Koch H. J., Krüssel S., Mittler S., Märlander B. Integrated control of *Heterodera schachtii* Schmidt in Central Europe by trap crop cultivation, sugar beet variety choice and nematicide application. *Applied Soil Ecology*. 2016. Vol. 99. P. 70–77. doi: 10.1016/j.apsoil.2015.11.017
27. Hajek A. E., Eilenberg J. Biological Control of Plant Pathogens and Plant Parasitic Nematodes. *Natural Enemies : An Introduction to Biological Control* (2<sup>nd</sup> ed.). Cambridge, England : Cambridge University Press, 2018. P. 289–324. doi: 10.1017/9781107280267
28. Hijner J. A. Analysis of soil samples for beet eelworm cysts. *Rapp. Inst. Int. Rech. Betteravières, XVIIe Assembl. Brussel*. 1956. P. 129–139.
29. Hunt D. J., Luc M., Manzanilla-Lopez R. H. Identification, morphology and biology of plant parasitic nematodes. *Plant Parasitic Nematodes in Subtropical and Tropical Agriculture* / M. Luc, R. A. Sikora, J. Bridge (eds.). 2<sup>nd</sup> ed. Wallingford : CABI, 2005. P. 11–52.
30. Kerry B. R. Nematophagous fungi and the regulation of nematode populations in soil. *Helminthological Abstracts, Series B, Plant Nematology*. 1984. Vol. 53. P. 1–14.
31. Kiewnick S., Rumbos C., Sikora R. A. Risikoabschätzung von biologischen Pflanzenschutzmitteln. *Gesunde Pflanz*. 2005. Vol. 57, Iss. 6. P. 163–166.
32. Nicol J., Turner D., Coyne L. et al. Current nematode threats to world agriculture. *Genomics and Molecular Genetics of Plant-Nematode Interactions* / J. Jones, G. Gheysen, C. Fenoll (eds.). Heidelberg : Springer, 2011. P. 21–43. doi: 10.1007/978-94-007-0434-3\_2
33. Nebel B. Ein Beitrag zur Physiologie des Rübennematoden *Heterodera schachtii* vom Standpunkt der Bekämpfung. *Kühn Archiv*. 1926. Vol. 12. S. 38–103.
34. Perry R. N., Clarke A. J., Hennessy J. The influence of osmotic pressure on the hatching of *Heterodera schachtii*. *Revue de Nematologie*. 1980. Vol. 3, Iss. 1. P. 3–9.
35. Perry R. N., Beane J. Effects of certain herbicides on the in vitro hatch of *Globodera rostochiensis* and *Heterodera schachtii*. *Revue de Nematologie*. 1989. Vol. 12. P. 191–196.
36. Perry R. N. Dormancy and hatching of nematode eggs. *Parasitology Today*. 1989. Vol. 5. P. 377–383.
37. Perry R. N. Hatching. *The Biology of Nematodes* / D. L. Lee (ed.). London: Taylor & Francis, 2002. P. 147–169.
38. Perry R. N., Gaur H. S. Host plant influences on the hatching of cyst nematodes. *Fundamental and Applied Nematology*. 1996. Vol. 19. P. 505–510.
39. Perry R. N., Moens M. Introduction to Plant-Parasitic Nematodes; Modes of Parasitism. *Genomics and Molecular Genetics of Plant-Nematode Interactions* / J. Jones, G. Gheysen, C. Fenoll (eds.). Springer : Dordrecht, the Netherlands, 2011. P. 3–20. doi: 10.1007/978-94-007-0434-3\_1
40. Pylypenko L. A., Kalatur K. A. Breeding and usage of sugar beet cultivars and hybrids resistant to sugar beet nematode *Heterodera schachtii*. *Agricultural Science and Practice*. 2015. Vol. 2, Iss. 1. P. 12–22. doi: 10.15407/agrisp2.01.012
41. Pylypenko L. A., Kalatur K. A., Hallmann J. Sugar beet nematode *Heterodera schachtii* distribution and harmfulness in Ukraine. *Agricultural Science and Practice*. 2016. Vol. 3, Iss. 3. P. 3–11. doi: 10.15407/agrisp3.03.003
42. Sikora R. A., Kraus R. The effect of herbicides on *Heterodera schachtii* hatching and population development and their use in an integrated control. *Mitteilungen aus der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft*. 1981. Vol. 203. P. 267–268.
43. Simon M. L'étude du rapport entre le pH du sol et les nématodes. *Inst. Belge pour l'Amélior. de la Betterave. P. Tech*. 1955. Vol. 22. P. 85–99.
44. Sosnowska D., Banaszak H. Występowanie pasożytniczych grzybow w populacji matwika burakowego [*Heterodera schachtii* Schmidt] w rejonie Torunia. *Progress in Plant Protection*. 1998. Vol. 38, Iss. 2. P. 457–460.
45. Stirling G. R. Biological control of plant-parasitic nematodes : Soil ecosystem management in sustainable agriculture. Wallingford : CABI Publishing, 2014. 510 p.
46. Schlatter C. Clariva seed treatment nematicide, a breakthrough for sugar beet production. *Abstracts of Papers. 75th IIRB Congress*. 2015. P. 101.
47. Turner S. J., Subbotin S. A. Cyst nematodes. *Plant Nematology* / R. N. Perry, M. Moens (Eds.). 2<sup>nd</sup> ed. Wallingford, Oxfordshire : CAB International, 2013. P. 109–143. doi: 10.1079/9781780641515.0109
48. Wallace H. R. Factors influencing the emergence of larvae from cysts of the beet eelworm, *Heterodera schachtii* Schmidt. *Journal of Helminthology*. 1955. Vol. 29, Iss. 1–2. P. 3–16.
49. Wallace H. R. The seasonal emergence of larvae from cysts of the beet eelworm, *Heterodera schachtii* Schmidt. *Nematologica*. 1956. Vol. 1, Iss. 3. P. 227–238.
50. Wood R. R., Serro R. F. Identification of some materials in root exudates of nematode (*Heterodera schachtii*, Schmidt) host plants. *The American Society of Sugar Beet Technologists*. 1954. Vol. 8, Part. I. P. 271–275.
51. Whitehead A. G. Plant Nematode Control. New York, NY : CAB International, 1998. 384 p.
52. Rensch B. Zur Frage der Nematodenbekämpfung. *Zuckerrübenbau*. 1925. No. 7. S. 24–32.
53. Zheng L., Ferris H. Four types of dormancy exhibited by eggs of *Heterodera schachtii*. *Revue de Nématologie*. 1991. Vol. 14. P. 419–426.

## References

1. Babich, A. G. (2004). Weeds as feeders of the beet nematode. *Problems of weeds and ways to reduce weed infestation of arable land: scientific conference of the Ukrainian Scientific Society of Herbologists: abstracts (Kyiv, 2004)*, pp. 84–86. [In Ukrainian]
2. Doronin, V., Kalatur, K., Kravchenko, Y., Dryha, V., Suslyk, L., Honcharuk, H., Polovynchuk, O., & Doronin, V.j. (2022). Biological protection of sugar beet sowings from beet nematode. *Quarantine and Plant Protection*, 2, 26–30. doi: 10.36495/2312-0614.2022.2.26-30. [In Ukrainian]
3. Kalatur, K. A., & Jance, L. A. (2021). Phytonematodes as a limiting biotic factor of agricultural production in the world (review). *Scientific Papers of the Institute of Bioenergy Crops and Sugar Beet*, 29, 13–46. doi: 10.47414/np.29.2021.244423 [In Ukrainian]
4. Kalatur, K. A., Suslyk, L. O., & Pylypenko, L. A. (2015). *Control of beet nematode in sugar beet crops: Recommendations*. Kyiv: IBCSB. [In Ukrainian]
5. Kalatur, K. A., & Pylypenko, L. A. (2017). Weeds: reserves of parasitic phytonematode species populations. *Advanced Agritechnologies*, 5. doi: 10.21498/na.5.2017.122232 [In Ukrainian]
6. Kalatur, K. A., Borzykh, O. I., Sigareva, D. D., & Jance, L. A. (2020). *Relationships between phytonematodes and other pathogens*. Kyiv: Lazuryt-Polihraf LLC. [In Ukrainian]
7. Kalatur, K. A., Janse, L. A., & Janse, J. D. (2023). Plant parasitic nematodes in sugar beet fields : management guide. Kyiv: Agrarna nauka. doi: 10.31073/978-966-540-578-8 [In Ukrainian]
8. Kitsno, L. V. (1984). *Biological substantiation of the measures to control beet nematode in the Forest-Steppe conditions of the Ukrainian SSR* (Abstr. Cand. Sci. (Biol.) Dis.). Ukrainian Research Institute of Plant Protection, Kyiv, Ukraine. [In russian]
9. Korab, I. I. (1927). Some data on the control of sugar beet nematode. *Proceedings of the Bila Tserkva breeding station, II(2)*, 17–38. [In Ukrainian]
10. Korab, I. I. (1929). Materials of the study on beet nematode (*Heterodera schachtii* Schm.) based on the data from the Nematode Laboratory of the Bila Tserkva Breeding Station of the BSD. *Scientific papers of the Beet-Sugar Directorate*, 8(16), 29–67. [In Ukrainian]
11. Korab, I. I., Butovsky, A. P., & Korzhupova, M. I. (1936). On the conditions of reproduction and distribution of beet nematode. *Scientific notes on sugar industry*, 4, 25–36. [In Ukrainian]
12. Ladygina, N. M. (1961). Reaction of sugar beet nematode to temperature and humidity. In K. I. Skriabin, & E. S. Turlygina (Eds.), *Issues of phytohelminthology. Helminths and helminthiasis of agricultural crops and the control measures* (pp. 129–141). Publishing house of the Academy of Sciences of the USSR. [In russian]
13. Pylypenko, L. A., & Kalatur, K. A. (2016). Influence of environmental factors on the hatching of larvae of cyst-forming nematode species. *Agroecological Journal*, 2, 168–174. [In Ukrainian]
14. Sigareva, D. D., Pylypenko, L. A., Borzykh, O. I., & Kovtun, A. M. (2017). *Agricultural nematology*. Kyiv : Agrarna nauka. [in Ukrainian]
15. Sigareva, D. D., & Kalatur, K. A. (2014). Fungi are parasites of eggs and cysts of phytonematodes and their use in biological plant protection. *Plant Protection and Quarantine*, 60, 318–333. [In Ukrainian]
16. Skarbilovich, T. S. (1960). Sugar beet nematode and measures to control it. *Proceedings of the All-Union Institute of Helminthology named after Academician K. I. Skryabin*, 8, 5–214. [In russian]
17. Sosenko, O. B. (1998). *Complexes of phytonematodes of beet agroecosystems and measures to regulate their number* (Abstr. Cand. Sci. (Biol.) Dis.). National Agrarian University, Kyiv, Ukraine. [In Ukrainian]
18. Ayatollahy, E., Fatemy, S., & Etebarian, H. R. (2008). Potential for biological control of *Heterodera schachtii* by *Pochonia chlamydosporia* var. *chlamydosporia* on sugar beet. *Biocontrol Science and Technology*, 18(2), 157–167.
19. Baunacke, W. (1922). Untersuchungen zur Biologie und Bekämpfung des Rübennematoden *Heterodera schachtii* Schmidt. *Arbeiten aus der Biologischen Reichsanstalt für Land- und Forstwirtschaft*, 11, 185–288.
20. Banasiak, L., Lyr, H., Big, E., & Müller, J. (1994). Chemical induction of larvae hatching in beet nematode (*Heterodera schachtii* Schmidt) by 2-ethylhex-2-en-1-al and derived compounds in soil. *Archives of Phytopathology and Plant Protection*, 29(2), 171–178.
21. Chen, S., & Dickson, D. W. (2012). Biological control of plant-parasitic nematodes. In R. H. Manzanilla-Lopez, & N. Marban-Mendoza (Eds.), *Practical Plant Nematology* (pp. 761–811). Montecillo: Colegio de Postgraduados.
22. Daub, M. (2022). The beet cyst nematode (*Heterodera schachtii*): An ancient threat to sugar beet crops in Central Europe has become an invisible actor. In R. A. Sikora, J. Desaeger, & L. Molendijk (Eds.), *Integrated Nematode Management: State-of-the-art and visions for the future* (pp. 394–399). CAB International. doi: 10.1079/9781789247541.0055
23. Decker, H. (1969). *Phytonematologie. Biologie und Bekämpfung pflanzenparasitärer Nematoden*. Berlin: VEB Deutscher Landwirtschaftsverlag.

24. Dewar, A. M., Haylock, L. A., May, M. J., Beane, J., & Perry, R. N. (2000). Glyphosate applied to genetically modified herbicide-tolerant sugar beet and 'volunteer' potatoes reduces populations of potato cyst nematodes and the number and size of daughter tubers. *Annals of Applied Biology*, 136(3), 179–187. doi: 10.1111/j.1744-7348.2000.tb00024.x
25. Fichtner, E., Grabert, D., Fichtner, W., Wiesner, K., & Gentsch, D. (1982). *Schadwirkung, Populationsdynamic, Überwachung und Bekämpfung der Rübennematoden*. Berlin: ILID.
26. Hauer, M., Koch, H. J., Krüssel, S., Mittler, S., & Märlander, B. (2016). Integrated control of *Heterodera schachtii* Schmidt in Central Europe by trap crop cultivation, sugar beet variety choice and nematicide application. *Applied Soil Ecology*, 99, 70–77. doi: 10.1016/j.apsoil.2015.11.017
27. Hijner, J. A. (1956). Analysis of soil samples for beet eelworm cysts. *Rapp. Inst. Int. Rech. Betteravières, XVIe Assembl. Brussel*, 129–139.
29. Hunt, D. J., Luc, M., & Manzanilla-Lopez, R. H. (2005). Identification, morphology and biology of plant parasitic nematodes. In M. Luc, R. A. Sikora, & J. Bridge (Eds.), *Plant Parasitic Nematodes in Subtropical and Tropical Agriculture* (2<sup>nd</sup> ed., pp. 11–52). Wallingford: CABI.
30. Kerry, B. R. (1984). Nematophagous fungi and the regulation of nematode populations in soil. *Helminthological Abstracts, Series B, Plant Nematology*, 53, 1–14.
31. Kiewnick, S., Rumbos, C., & Sikora, R. A. (2005). Risikoabschätzung von biologischen Pflanzenschutzmitteln. *Gesunde Pflanz*, 57(6), 163–166.
32. Nicol, J., Turner, D., Coyne, L., den Nijs, L., Hockland, S., & Tahna Maafi, Z. (2011). Current nematode threats to world agriculture. In J. Jones, G. Gheysen, & C. Fenoll (Eds.), *Genomics and Molecular Genetics of Plant-Nematode Interactions* (pp. 21–43). Heidelberg, Germany: Springer. doi: 10.1007/978-94-007-0434-3\_2
33. Nebel, B. (1926). Ein Beitrag zur Physiologie des Rübennematoden *Heterodera schachtii* vom Standpunkt der Bekämpfung. *Kühn Archiv*, 12, 38–103.
34. Perry, R. N., Clarke, A. J., & Hennessy, J. (1980). The influence of osmotic pressure on the hatching of *Heterodera schachtii*. *Revue de Nematologie*, 3(1), 3–9.
35. Perry, R. N., & Beane, J. (1989). Effects of certain herbicides on the in vitro hatch of *Globodera rostochiensis* and *Heterodera schachtii*. *Revue de Nematologie*, 12, 191–196.
36. Perry, R. N. (1989). Dormancy and hatching of nematode eggs. *Parasitology Today*, 5, 377–383.
37. Perry, R. N. (2002). Hatching. In D. L. Lee (ed.), *The Biology of Nematodes* (pp. 147–169). London: Taylor & Francis.
38. Perry, R. N., & Gaur, H. S. (1996). Host plant influences on the hatching of cyst nematodes. *Fundamental and Applied Nematology*, 19, 505–510.
39. Perry, R. N., & Moens, M. (2011). Introduction to Plant-Parasitic Nematodes; Modes of Parasitism. In J. Jones, G. Gheysen, C. Fenoll (eds.), *Genomics and Molecular Genetics of Plant-Nematode Interactions* (pp. 3–20). Springer : Dordrecht, the Netherlands. doi: 10.1007/978-94-007-0434-3\_1
40. Pylypenko, L. A., & Kalatur, K. A. (2015). Breeding and usage of sugar beet cultivars and hybrids resistant to sugar beet nematode *Heterodera schachtii*. *Agricultural Science and Practice*, 2(1), 12–22. doi: 10.15407/agrisp2.01.012
41. Pylypenko, L. A., Kalatur, K. A., & Hallmann, J. (2016). Sugar beet nematode *Heterodera schachtii* distribution and harmfulness in Ukraine. *Agricultural Science and Practice*, 3(3), 3–11. doi: 10.15407/agrisp3.03.003
42. Sikora, R. A., & Kraus, R. (1981). The effect of herbicides on *Heterodera schachtii* hatching and population development and their use in an integrated control. *Mitteilungen aus der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft*, 203, 267–268.
43. Simon, M. (1955). L'étude du rapport entre le pH du sol et les nématodes. *Inst. Belge pour l'Amélior. de la Betterave. P. Tech.*, 22, 85–99.
44. Sosnowska, D., & Banaszak, H. (1998). Występowanie pasozytniczych grzybow w populacji matwika burakowego [*Heterodera schachtii* Schmidt] w rejonie Torunia. *Progress in Plant Protection*, 38(2), 457–460.
45. Stirling, G. R. (2014). Biological control of plant-parasitic nematodes : Soil ecosystem management in sustainable agriculture. Wallingford : CABI Publishing.
46. Schlatter, C. (2015). Clariva seed treatment nematicide, a breakthrough for sugar beet production. *Abstracts of Papers. 75th IIRB Congress* (p. 101).
47. Turner, S. J., & Subbotin, S. A. (2013). Cyst nematodes. In R. N. Perry, & M. Moens (Eds.), *Plant Nematology* (2<sup>nd</sup> ed., pp. 109–143). Wallingford, Oxfordshire : CAB International. doi: 10.1079/9781780641515.0109
48. Wallace, H. R. (1955). Factors influencing the emergence of larvae from cysts of the beet eelworm, *Heterodera schachtii* Schmidt. *Journal of Helminthology*, 29(1–2), 3–16. 39.
49. Wallace, H. R. (1956). The seasonal emergence of larvae from cysts of the beet eelworm, *Heterodera schachtii* Schmidt. *Nematologica*, 1(3), 227–238.

50. Wood, R. R., & Serro, R. F. (1954). Identification of some materials in root exudates of nematode (*Heterodera schachtii*, Schmidt) host plants. *The American society of sugar beet technologists*, VIII(1), 271–275.
51. Whitehead, A. G. (1998). *Plant Nematode Control*. Wallingford: CAB International.
52. Rensch, B. (1925). Zur Frage der Nematodenbekämpfung. *Zuckerrübenbau*, 7, 24–32.
53. Zheng, L., & Ferris, H. (1991). Four types of dormancy exhibited by eggs of *Heterodera schachtii*. *Revue de Nématologie*, 14, 419–426.

UDC 633.63

**Kalatur, K. A.** (2023). The influence of biotic and abiotic factors on the development and reproduction of the beet nematode (review). *Advanced Agritechnologies*, 11(1). <https://doi.org/10.47414/na.11.1.2023.275404> [In Ukrainian]  
*Institute of Bioenergy Crops and Sugar Beet, NAAS of Ukraine, 25 Klinichna St., Kyiv, 03110, Ukraine,*  
*e-mail: kkalatur@meta.ua*

**Purpose.** To analyze domestic and foreign scientific sources on the influence of biotic and abiotic factors on the development and reproduction of the beet nematode in the soil. **Results.** Long-term research has established that the development and reproduction of the beet nematode are influenced by a complex of biotic factors, among which the most important are the root secretions of plants grown in a field infected with heteroderosis, which can stimulate or inhibit the emergence of parasite larvae from eggs, infestation of sugar beet sowings with weed that are hosts of heterodera, as well as the presence of various species of fungi and bacteria that attack nematode eggs, larvae, and cysts and are considered natural regulators of nematode in agrocenoses. Among the abiotic factors, according to scientists, temperature, humidity, aeration, type and pH of the soil, oxygen content, etc. have significant influence on the viability of various stages of the beet nematode, the duration of development and the number of its generations. **Conclusions.** The results of research on the influence of biotic and abiotic factors on the vital activity of the beet nematode indicate the complexity of the relationship of this parasite with various plant species, other microorganisms that inhabit the agrocenosis, and environmental conditions. The high ecological plasticity of the nematode contributes to its significant spread in temperate climates, and the increase in the density and harmfulness of its population in the soil is ensured by the cultivation of favorable crops in the field, as well as by the combination of optimal conditions of temperature, humidity and other factors during vegetation. Further study of various factors that, first of all, negatively affect the development and reproduction of the beet nematode will prepare the conditions for the development and implementation of new alternative approaches of nematode control in sugar beet sowings.

**Keywords:** *beet cyst-forming nematode; root secretions of plants; crop rotation; weeds; endoparasite fungi; bacteria; temperature; humidity; soil type; soil pH.*

Надійшла / Received 18.01.2023  
Погоджено до друку / Accepted 27.01.2023