

## ОСОБЕННОСТИ ПОВЕДЕНИЯ ЭНТОМОПАТОГЕННЫХ НЕМАТОД (*NEMATODA: STEINERNEMATIDAE*) В ПРИСУТСТВИИ МЕРТВЫХ НАСЕКОМЫХ-ХОЗЯЕВ

Л.Г. ДАНИЛОВ<sup>1</sup>, К.А. ЛАЙШЕВ<sup>2</sup>, Т.А. ДАНИЛОВА<sup>2</sup>

<sup>1</sup> ФГБНУ «Всероссийский НИИ защиты растений», <sup>2</sup> ФГБНУ «Северо-Западный Центр междисциплинарных исследований проблем продовольственного обеспечения»

*Экспериментально установленная возможность проникновения и развития энтомопатогенных нематод (ЭПН) в трупах насекомых, погибших не только от самих нематод, но и под воздействием, например, инсектицидов, отрицательных температур, либо других патогенов насекомых, свидетельствует о необходимости изучения особенностей биологии этих организмов, чтобы объективно оценивать возможности эффективного их использования в сельскохозяйственной практике.*

*В результате проведенных исследований установлено, что в присутствии живых насекомых либо их трупов в определенном объеме почвы в насекомое проникает только определенное количество нематод, находящихся в зоне обитания хозяина. С возрастанием плотности популяции инвазионных личинок выше оптимальной начинают действовать законы саморегуляции на макропопуляционном уровне, приводящие к тому, что большая часть инвазионных личинок впадает в инактивированное состояние и служит основой для длительного существования макропопуляции ЭПН в данном биотопе.*

**Ключевые слова:** энтомопатогенные нематоды, сапробионты, макропопуляция, макропопуляция, инвазионные личинки.

### Введение

Энтомопатогенные нематоды (ЭПН) изучаются и используются в качестве агентов биологического контроля с 30-х годов прошлого века, однако остается еще много вопросов по биологии и экологии этих организмов, требующих своего разрешения для того, чтобы объективно оценивать возможности эффективного их использования в сельскохозяйственной практике. Инвазионные личинки, служащие активным компонентом нематодных препаратов (рис. 1), проникают внутрь тела насекомого пассивно с кормом и активно – через рот, анус, дыхальца и кутикулу, после чего нематоды выпускают в гемолимфу насекомого симбиотических бактерий (рис. 2).

Насекомое после заражения нематодами погибает на 2–3 суток под действием симбиотических бактерий и в результате повреждения внутренних органов нематодами.

Известно много примеров успешного использования ЭПН против насекомых в почве, но стабильных результатов в сельскохозяйственных системах еще не достигнуто, несмотря на их прогнозируемый потенциал [1].

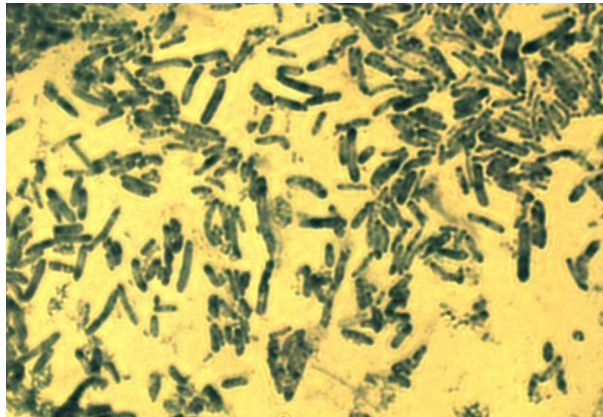
Одной из причин такого отсутствия успеха является недостаточное понимание сложности биотических и абиотических взаимодействий, которые ЭПН имеют в почвенной среде как в управляемых, так и в природных экосистемах.

ЭПН ведут себя как паразиты в ранней части их жизненного цикла [2]. Свободноживущие инвазионные личинки приспособлены для выживания и обнаружения хозяина. Они не питаются, но используя запасенные питательные вещества своего

тела, разыскивают и проникают в организм живых насекомых. Попад внутрь тела хозяина, выпускают в его гемолимфу клетки бактерии симбионта, которые размножаются и убивают насекомое (хозяина) [3].



**Рис. 1.** Инвазионные личинки энтомопатогенных нематод (*S. carpocapsae*)



**Рис. 2.** Симбиотические бактерии (*Xenorhabdus nematophilus*) энтомопатогенных нематод (*S. carpocapsae*)

Однако общепринятое мнение о ЭПН как о патогенных организмах в отношении насекомых не согласуется с экспериментальными данными, свидетельствующими о том, что эти нематоды способны проникать и завершать цикл своего развития в трупах насекомых, погибших, например, под действием инсектицидов [4].

В результате наблюдений за процессом инвазирования нематодами трупов насекомых, погибших от действия инсектицидов, нами впервые сформулировано теоретическое предположение о возможности дополнительного проникновения нематод в уже погибших насекомых под действием нематодно-бактериального комплекса. Подтверждение нашего предположения может существенно расширить знания по биологии ЭПН и возможности их использования в качестве биологических агентов против насекомых-вредителей.

### **Материал и методы исследований**

Для проверки вышеуказанной гипотезы был проведён контролируемый эксперимент. В первом варианте гусениц вошинной огневки (*Galleria mellonella*) массой 80–100 мг заражали дозой 200 инвазионных личинок нематод *Steinernema carpocapsae*

штамм «*agriotos*» в расчёте на чашку Петри с 10 гусеницами при 6-ти кратной повторности в опыте и контрольном варианте. Во втором варианте после заражения той же дозой нематод и гибели всех гусениц через двое суток в чашки дополнительно вносились по 500 инвазионных личинок, в третьем варианте, соответственно, по 1500 особей нематод. После проникновения инвазионных личинок в организм насекомого половозрелые особи развиваются на 3–4-й день. На четвертый день после заражения проводился учёт численности самок и самцов нематод в первом поколении (поколение гигантских форм нематод) внутри тела погибших гусениц.

### Результаты исследований и их обсуждение

Результаты опыта, представленные в таблице 1, свидетельствуют о способности инвазионных личинок проникать как в здоровых, так и в мертвых насекомых, погибших от ранее проникших в них личинок нематод.

Таблица 1

#### Проникновение нематод *S. carpocapsae* в гусениц *G. mellonella* L.

Доза нематод на чашку Петри, шт.	Заражение насекомых нематодами	Проникло нематод в 10 гусениц (в среднем)			
		самок	самцов	всего	% от дозы
200	здоровых	39,0±2,7	26,0±3,8	65,0±8,7	32,5
500	мертвых насекомых, погибших от нематод	79,0±12,7	50,0±3,0	129,0±5,0	25,8
1500	мертвых насекомых, погибших от нематод	248,0±12,7	218,0±8,0	466,0±8,0	31,0

Внутри тела насекомого – хозяина развивались половозрелые особи нематод во всех вариантах опыта. При этом отмечается некоторая закономерность в соотношениях дозы нематод в процессе заражения насекомых и количеством инвазионных личинок проникших в тело насекомых и развившихся до половозрелых особей самок и самцов. Однако в процентном соотношении этих показателей практически не установлено существенной разницы по вариантам опыта.

Для эндопаразитов, каковыми являются штейнернематиды, организм хозяина служит средой обитания. Взаимодействия между паразитом и средой его обитания – хозяином, приобретает иной характер, чем у обычных свободноживущих организмов, поскольку среда обитания паразита подразделяется на среду I-го порядка, т.е. хозяина и среду II-го порядка, т.е. окружающую хозяина [5].

При изучении паразитарных отношений приходится иметь дело с двухсторонним влиянием организма на среду и среды на организм в постоянном взаимодействии. Методы изучения этих взаимодействий отличаются от обычных экологических исследований и имеют свою специфику.

Жизненный цикл паразита и его взаимоотношения с хозяином Ш.Д. Мошковский разбивает на четыре этапа [6]:

- 1) внедрение паразита в организм хозяина,
- 2) развитие в организме хозяина,
- 3) выход паразита (в виде пропативной стадии) из хозяина,
- 4) период пребывания или развития паразита во внешней среде.

Мы рассматриваем жизненный цикл штейнернематид и гетерорабдитид и отношения их с насекомыми-хозяевами в соответствии со схемой Мошковского. Однако до этапа внедрения, прежде чем нематоды вступят в контакт с насекомым, должна произойти встреча паразита и хозяина во внешней, т.е. в среде обитания насекомого-хозяина. Успех встречи определяется в частности абиотическими и биотическими факторами, поисковыми способностями самих нематод и особенностями поведения хозяина [7, 8].

При анализе поведения инвазионных личинок в культуре нематод, используемой в эксперименте, просматриваются определенные закономерности. Полученные данные по количественному соотношению между численностью нематод в зоне обитания насекомого и численностью инвазионных личинок, инвазировавших насекомое, указывают на возможность существования в данной культуре нематод определённого процента активных особей, способных к непосредственному проникновению в хозяина. Другая же часть особей находится в инактивированном состоянии и потенциал этих нематод рассчитан на выживание популяции нематод в случае неблагоприятного исхода для развития популяции вида в среде обитания I-го порядка.

Успех использования энтомопатогенных нематод в качестве биологических агентов против вредных насекомых во многом зависит от характера взаимоотношений их с хозяином в период поиска и контакта с ним, а также от условий развития микропопуляции паразита в среде обитания I-го порядка [9].

В среде обитания II-го порядка (т.е. вне тела хозяина) эти нематоды могут находиться только на стадии инвазионных личинок. Судьба последних и их качественные характеристики определяются степенью развития и реализации своих возможностей микропопуляцией паразита в теле насекомого-хозяина. Существование микропопуляции нематод в теле хозяина завершается образованием инвазионной стадии, которая является носителем генетического потенциала, обеспечивающего дальнейшее существование популяций отдельных видов нематод в среде их обитания.

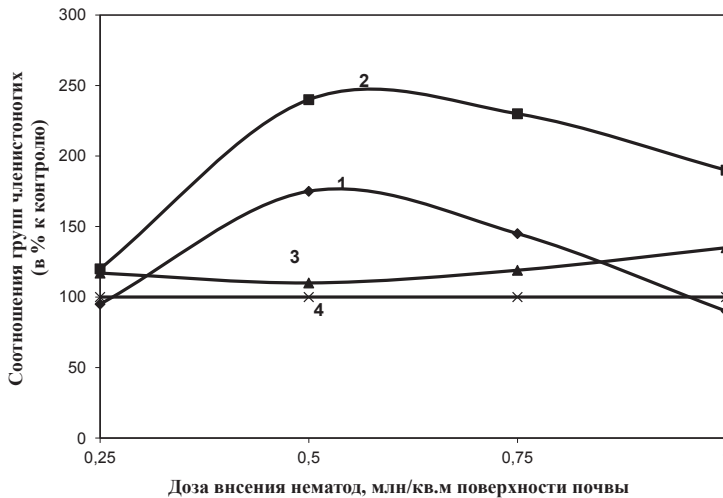
В среде обитания 2 порядка, т.е. вне тела насекомого-хозяина в почве, с возрастанием плотности популяции инвазионных личинок выше оптимальной, начинают действовать законы саморегуляции на макропопуляционном уровне, приводящие к тому, что большая часть инвазионных личинок впадает в инактивированное состояние. О существовании такой закономерности можно судить также по данным наших исследований, когда при одинаковой численности инвазионных личинок в почвенных образцах наблюдается существенное снижение интенсивности инвазирования хозяина с уменьшением объёма почвенного образца [9].

Установленная закономерность поведения ЭПН служит основанием для рассмотрения ее значения при практическом использовании их в качестве средства защиты от насекомых вредителей. Так, например, в процессе изучения влияния нематод *S. carpocapsae* штамм «*agriotos*» на численность членистоногих плодового сада при дозе 500 тыс. инвазионных личинок на 1 м<sup>2</sup> поверхности почвы наблюдалось максимальное снижение (до 50%) общей численности насекомых фитофагов на обработанном участке (рис. 3). Увеличение и уменьшение дозы нематод сопровождалось повышением численности фитофагов [9].

Снижение эффективности воздействия нематод на численность вредных насекомых с увеличением дозы внесения инвазионных личинок подтверждает наше предположение о существовании регуляторных факторов, определяющих оптимальные соотношения численности этих паразитов на микро- и макро – популяционных уровнях.

Виды насекомых, отдельные стадии развития которых связаны с длительным пребыванием в почве, выработали определенную систему защиты от вредоносных для них организмов, последние же идут по пути эволюции, направленной на преодоление системы защиты хозяина. В рассматриваемом нами случае, когда речь идёт

о способности нематод отыскивать своих хозяев, вероятно, существуют информационные сигналы, позволяющие инвазионным личинкам ориентироваться в сторону месторасположения хозяина. В пользу существования химической по своей природе информационной связи свидетельствует о наличии у инвазионных личинок хорошо развитых органов чувств – амфид, реагирующих на химизм окружающей среды. Длительное время многие исследователи придерживались мнения, что нематоды при поиске хозяина ориентируются на концентрацию  $\text{CO}_2$ , образующегося за счёт углекислоты, выделяемой в процессе дыхания насекомыми [10].



**Рис. 3.** Изменение уровня численности групп членистоногих (% к контролю) в зависимости от дозы внесения нематод (*S. carpocapsae*) в почву приствольных кругов яблоневого сада: 1 – хищники; 2 – фитофаги; 3 – паразиты; 4 – прочие членистоногие

Способность нематод разыскивать и определять место расположения хозяина является характеристикой хорошего биологического агента. При изучении хемотаксиса и поисковых способностей *Steinernema feltiae* в присутствии гусениц *G. mellonella* и проросших семян редиса и томата, помещенных на агаровую поверхность, было установлено, что нематоды больше реагировали как на гусениц, так и на корни растений, эффект был меньше, когда гусеницы и проростки корней были поверхностно стерильны. Сделано предположение, что нематоды реагируют на микрофлору поверхности кутикулы и корневой системы растений [11]. Вероятно, реакцией инвазионных личинок на микрофлору поверхности кутикулы насекомых можно объяснить способность их проникать в погибших насекомых.

Нам также ранее удавалось заразить нематодами мертвых гусениц вощинной огневки после их замораживания, а также после их гибели от бактериальной септицемии [4].

В обоих случаях нематоды заканчивали цикл развития в трупах насекомых. Вскрытые нами уникальные возможности энтомопатогенных нематод свидетельствуют о большой экологической пластичности этих гельминтов, а также о том, что характеристика их как паразитов не вполне отражает жизненные возможности этих гельминтов в борьбе за свое существование. Нематоды, проникшие в погибшее насекомое, ведут себя как типичные сапробионты, а нематоды, инвазирующие здоровое насекомое, выступают как паразиты, хотя в дальнейшем своём развитии в погибшем насекомом ведут себя как виды сапробиотических нематод.

Значительный интерес в связи с этим представляют также экспериментальные данные по изучению инвазионной активности и развитию нематод в трупах насекомых,



погибших от инсектицидов. В опытах с вощинной огневкой гусеницы с массой тела 110–120 мг обрабатывались хлорофосом в концентрациях 0,8 и 1,6% по д.в. и после действия инсектицида заражались нематодами. Инвазионные личинки одинаково активно проникали как в необработанных, так и в парализованных и погибших от действия хлорофоса гусениц. Нематоды заканчивали цикл развития в насекомых всех вариантов опыта. Наибольший продуктивный выход инвазионных личинок в расчете на одну гусеницу моли наблюдался в контроле (79 тыс.). У парализованных насекомых после применения хлорофоса этот показатель соответственно концентрациям инсектицида составлял 57 и 37 тыс., у мертвых – 19 тыс. Инвазионная активность мигрировавших из трупов личинок нематод сохранилась на одном уровне во всех вариантах опыта [4].

Аналогичные данные по биологии ЭПН получены и другими исследователями [12, 13]. Поэтому вероятно следует рассматривать ЭПН в качестве факультативных сапробионтов, а не обязательных паразитов, что может быть важным для сохранения естественных популяций этих нематод, а также для более эффективной рециркуляции применяемых ЭПН, особенно в интегрированных программах контроля, где хозяева погибают от других биологических или химических агентов. Имеются также и сведения, что ЭПН могут развиваться в хозяевах, убитых несколькими инсектицидами [14–16] и вирусом гранулеза [17].

Проникновение и развитие нематод в трупах насекомых, погибших не только от самих нематод, но и под воздействием, например, отрицательных температур, либо других патогенов насекомых, свидетельствует о филогенетической близости этих паразитов с сапробиотическими видами нематод и указывают на большие потенциальные возможности выживания их в почвенной среде. Кроме того, это указывает и на необходимость дальнейшего изучения уникального явления, связанного с сочетанием у одного и того же организма признаков, характеризующих его как паразита с одновременным возможным проявлением у этого же организма признаков сапробионта.

Польские исследователи на примере развития энтомопатогенной нематоды рода *Heterorhabditis sp.* внутри тела яблонного пилильщика и большой вощинной моли весь цикл развития популяции исследуемого вида разбивают на следующие этапы: инвазионный, инфекционный, паразитический, сапрофагический и миграционный [18]. Ранее нашими исследованиями [4] было показано, что в дополнение к перечисленным этапам развития нематод следует рассматривать этапы – чисто сапрофагический и миграционный.

Отмечая существование филогенетической связи между фитопаразитическими нематодами и нематодами насекомых *Sandner H.* предполагает, что последняя группа гельминтов находится на более низком эволюционном уровне, на что указывает переход их от сапрофагии к паразитизму через различные формы комменсализма и другие типы межвидовых взаимоотношений [19].

На основании палеонтологических находок предполагается, что нематоды появились по крайней мере  $600 \times 10^6$  лет назад в Кембрии и что нематоды-паразиты насекомых развились от микогельминтов, которые являются для растений лишь факультативными паразитами. По-видимому, насекомые способствовали эволюции паразитических нематод [20].

Результаты наших исследований по биологии энтомопатогенных нематод, вероятно, служат подтверждением, высказанным выше мнениям о филогении этих паразитов.

### Заключение

Наблюдения за проникновением и развитием нематод в мертвом насекомом существенно расширяют наши представления о взаимоотношениях между этими паразитами и насекомыми. Проникновение и развитие нематод в трупах насекомых,

погибших не только от самих нематод, но и под воздействием, например, отрицательных температур, либо других патогенов насекомых свидетельствует о филогенетической близости этих паразитов с сапробиотическими видами нематод и указывает на большие потенциальные возможности выживания их в почвенной среде. Сочетание у одного вида нематод таких биологических показателей признаков, как паразитический и сапробиотический, является уникальным явлением и указывает на большие перспективы использования ЭПН, особенно в интегрированных программах контроля, где хозяева, погибшие от других биологических или химических средств защиты, служат источником сохранения численности этих паразитов как эффективных средств защиты растений на многолетнюю перспективу.

Выявлена закономерность поведения инвазионных личинок ЭПН, при которой в присутствии тела насекомого-хозяина в него проникает только определенное количество нематод, находящихся в зоне обитания хозяина. С возрастанием плотности популяции инвазионных личинок выше оптимальной начинают действовать законы саморегуляции на макропопуляционном уровне, приводящие к тому, что большая часть инвазионных личинок впадает в инактивированное состояние и служит основой для длительного существования макропопуляции ЭПН в данном биотопе. Последнее подтверждается и тем, что в строго определенных местах биотопов энтомопатогенные нематоды нескольких видов постоянно обнаруживаются нами в течение последних 40–50 лет.

Оптимальность соотношения между насекомым и присутствующими в зоне его обитания инвазионными личинками зависит от многих биотических и абиотических факторов и имеет большое практическое значение при отработке норм и способов применения ЭПН в качестве биологических агентов.

### Библиографический список

1. *Georgis R, Koppenhöfer AM, Lacey LA.* Successes and failures in the use of parasitic nematodes for pest control. // *Biological Control.* – 2006. – 38. – P. 103–123.
2. *Poinar G.O.* Taxonomy and biology of Shteinerneimatidae and Heterorhabditidae. // *Entomopathogenic nematodes in biological control.* – Eds.: R. Gaugler and H.K. Kaya. – Boca Ration, FL: CRC Press. – 1990. – P. 23–61.
3. *Poinar G.O.* Origins and phylogenetic relationships of the entomophilic rhabditids, Heterorhabditis and Steinernema. // *Fundamental and Applied Nematology.* – 1993. – 16. – P. 333–338.
4. *Данилов Л.Г., Смирнова И.М.* Изучение возможности совместного применения энтомопатогенных нематод и инсектицидов в борьбе с насекомыми. // Тез. докл. VIII Всес. совещ. по нематодным болезням с.-х. культур. Кишинев. – 1976. – 166 с.
5. *Догель В.А.* Общая паразитология. / Ленинградский государственный университет. – 1962. – 464 с.
6. *Мошковский Ш.Д.* Функциональная паразитология. / Очерк 1, 2 и 3. Мед. паразитол. болезни. – 1946. – 15 (4). – С. 22–36.
7. *Данилов Л.Г.* Особенности проявления ирвазионной активности энтомопатогенных нематод (*Nematoda: Steinernematidae*) в зависимости от абиотических и биотических факторов окружающей среды. // *Вестник защиты растений.* – 2018 (3). – С. 38–42.
8. *Данилов Л.Г.* Биологическое обоснование применения нематод Neoplectana carposarsae в борьбе с вредными насекомыми. Автореф. ... канд. биол.наук. – Л., 1978. – 24 с.
9. *Данилов Л.Г.* Особенности инвазирования и последующего развития нематод Neoplectana carposarsae штамм “agriotos” в насекомых при свободном контакте паразита с хозяином. // *Гельминты насекомых М.»Наука».* – 1980. – С. 42–46.

10. Данилов Л.Г. Карнова, Е.В. Сергеев, Г.Е. Влияние абиотических и биотических факторов на эффективность отлова штейнернематид и гетерорабдитид из почвы. // Сб. научн. Труд. БелНИИЗР. – Изд. “Защита растений”. Минск, Экаунт”. – 1997. – 20. – С. 85–95.
11. Gaugler R. and H.K. Kaya, eds. Entomopathogenic nematodes in biological control.; Boca Raton, Fla.: CRC Press.
12. Hui E., Webster J.M. Influence of insect larvae and seedling on the host-finding ability of *Steinernema feltiae* (*Nematoda: Steinernematidae*). // J. Invertebr. Pathol. – 2000. – 75 (2). – P 152–162.
13. San-Blas E, Gowen SR. Facultative scavenging as a survival strategy of entomopathogenic nematodes. International // Journal for Parasitology. – 2008. – 38. – P. 85–91.
14. Puza V., Mracek Z. Does scavenging extend the host range of entomopathogenic nematodes (*Nematoda: Steinernematidae*) // Journal of Invertebrate Pathology. – 2010. – 104. – P. 1–3.
15. Hara AH, Kaya HK. Development of the entomogenous nematode, *Neoplectana carpocapsae* (Rhabditida: Steinernematidae), in insecticide killed beet armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) // Journal of Economic Entomology. – 1983. – 76. – P. 423–426.
16. Koppenhöfer AM, Cowles RS, Cowles EA, Fuzy EM, Kaya HK. Effect of neonicotinoid synergists on entomopathogenic nematode fitness. // Entomologia Experimentalis et Applicata. – 2003. – 106. – P. 7–18.
17. Christine T. Griffin. Perspectives on the Behavior of Entomopathogenic Nematodes from Dispersal to Reproduction: Traits Contributing to Nematode Fitness and Biocontrol Efficacy. // J Nematol. – 2012 Jun. – 44(2). – P. 177–184.
18. Kaya HK, Burlando TM. Infectivity of *Steinernema feltiae* in fenamiphos-treated sand. // Journal of Nematology. – 1989. – 21. – P. 434–436.
19. Jaworska M., Stanuszek S. Population dynamics of *Heterorhabditis* sp. – a parasite of *Hoplocampa testudinea* Kig. // Nicienie szkodliwe pozytecznew roinictwie Warszawa. – 1986. – 323. – P 189–197.
20. Sandner H. Pozrod nicienci pasozytow roslin I stawonogow. Wiad parazytol. – 1981. – 21(1). – P. 125–132.
21. Maggenti A.R. Nematodes: development as plant parasites // Annu. Rev. Microbiol. – 1981. – 35. – P. 135–154.

BEHAVIOUR FEATURES  
OF ENTOMOPATHOGENIC NEMATODES (*NEMATODA: STEINERNEMATIDAE*)  
IN THE PRESENCE OF DEAD HOST INSECTS

L.G. DANILOV<sup>1</sup>, K.A. LAISHEV<sup>2</sup>, T.A. DANILOVA<sup>2</sup>

(<sup>1</sup>All-Russian Research Institute of Plant Protection, <sup>2</sup>North-West Centre of Interdisciplinary Research of Food Maintenance Problems)

*The authors have experimentally established a possibility of penetration and development of entomopathogenic nematodes (EPN) in the corpses of insects killed not only by the nematodes themselves, but also under the influence of, insecticides, for example, negative temperatures, or other insect pathogens. This fact indicates the need to study the biology of these organisms to ensure objective assessment of the prospects of their effective practical use in agriculture.*

*As a result of the conducted research it has been established that in the presence of live insects or their corpses in a certain amount of the soil, only a certain number of the nematodes which are in a zone of host dwelling get into the insect. As population density of infective larvae increases*



above the optimum, the laws of self-regulation begin to act on the micropopulation level, causing the most of the infective larvae flow into inactivated state and serve as the basis for the continued existence of EPN micropopulation in this biotope.

**Key words:** entomopathogenic nematode, saprobiont, micro-, macro-population, infective larvae.

## References

1. Georgis R, Koppenhöfer AM, Lacey LA. Successes and failures in the use of parasitic nematodes for pest control. // *Biological Control*. 2006; 38: 103–123. (In English)
2. Poinar G.O. Taxonomy and biology of Sphaeroceridae and Heterorhabditidae. // *Entomopathogenic nematodes in biological control*. – Eds.: R. Gaugler and H.K. Kaya. – Boca Ration, FL: CRC Press. 1990: 23–61. (In English)
3. Poinar GO. Origins and phylogenetic relationships of the entomophilic rhabditids, *Heterorhabditis* and *Steinernema*. // *Fundamental and Applied Nematology*. 1993; 16: 33. (In English)
4. Danilov L.G., Smirnova I.M. Izucheniye vozmozhnosti sovmevnogo primeneniya entomopatogennykh nematod i insektitsidov v bor’be s nasekomymi [Study of the possible joint use of entomopathogenic nematodes and insecticides in the fight against insects] // *Tez. dokl. VIII Vses. soveshch. po nematodnym boleznyam s.-kh. kul’tur*. Kishinev. 1976: 166. (In Rus.)
5. Dogel’, V.A. Obshchaya parazitologiya. [General parasitology] / Leningradskiy gosudarstvennyy universitet. 1962: 464. (In Rus.)
6. Moshkovskiy Sh.D. Funktsional’naya parazitologiya [Functional parasitology] / *Ocherk 1, 2 i 3. Med. parazitol. bolezni*. 1946; 15 (4): 22–36. (In Rus.)
7. Danilov L.G. Osobennosti proyavleniya irvazionnoy aktivnosti entomopatogennykh nematod (*Nematoda: Steinernematidae*) v zavisimosti ot abioticheskikh i bioticheskikh faktorov okruzhayushchey sredy [Features of the irvasion activity manifestation of entomopathogenic nematodes (*Nematoda: Steinernematidae*) depending on abiotic and biotic environmental factors] // *Vestnik zashchity rasteniy*. 2018 (3): 38–42. (In Rus.)
8. Danilov L.G. Biologicheskoye obosnovaniye primeneniya nematod Neoplectana carpocapsae v bor’be s vrednymi nasekomymi [Biological grounds for the use of nematodes Neoplectana carpocapsae in the fight against harmful insects]. Self-review of PhD (Bio) thesis. – L., 1978: 24. (In Rus.)
9. Danilov L.G. Osobennosti invazirovaniya i posleduyushchego razvitiya nematod Neoplectana carpocapsae shtamm “agriotos” v nasekomykh pri svobodnom kontakte parazita s khozyainom [Features of invasion and subsequent development of Neoplectana carpocapsae nematodes of the “agriotos” strain in insects with a free parasite-host contact] // *Gel’minty nasekomykh M.”Nauka”*. 1980: 42–46. (In Rus.)
10. Danilov L.G. Karpova, Ye.V. Sergeev, G.Ye. Vliyaniye abioticheskikh i bioticheskikh faktorov na effektivnost’ otlova shteynematid i geterorabditid iz pochvy [Influence of abiotic and biotic factors on the efficiency of capturing steinernematides and heterorabditides from the soil // *Sb. nauchn. Trud. BelNIIZR. – Izd. “Zashchita rasteniy”*. Minsk, Ekaunt”. 1997; 20; 85–95.3–338. (In English)
11. Gaugler R.and H.K. Kaya, eds. *Entomopathogenic nematodes in biological control*; Boca Raton, Fla.: CRC Press. (In English)
12. Hui E., Webster J.M. Influence of insect larvae and seedling on the host-finding ability of *Steinernema feltiae* (*Nematoda: Steinernematidae*). // *J. Invertebr. Pathol*. 2000: 75 (2): 152–162. (In English)

13. *San-Blas E, Gowen SR*. Facultative scavenging as a survival strategy of entomopathogenic nematodes. *International // Journal for Parasitology*. 2008; 38: 85–91. (In English)
14. *Puza V, Mracek Z*. Does scavenging extend the host range of entomopathogenic nematodes (*Nematoda: Steinernematidae*) // *Journal of Invertebrate Pathology*. 2010; 104: 1–3. (In English)
15. *Hara AH, Kaya HK*. Development of the entomogenous nematode, *Neoaplectana carpocapsae* (Rhabditida: Steinernematidae), in insecticide killed beet armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) // *Journal of Economic Entomology*. 1985; 376: 423–426. (In English)
16. *Koppenhöfer AM, Cowles RS, Cowles EA, Fuzy EM, Kaya HK*. Effect of neonicotinoid synergists on entomopathogenic nematode fitness. // *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 2003; 106: 7–18. (In English)
17. *Christine T. Griffin*. Perspectives on the Behavior of Entomopathogenic Nematodes from Dispersal to Reproduction: Traits Contributing to Nematode Fitness and Biocontrol Efficacy. // *J Nematol*. 2012 Jun; 44(2): 177–184. (In English)
18. *Kaya HK, Burlando TM*. Infectivity of *Steinernema feltiae* in fenamiphos-treated sand. // *Journal of Nematology*. 1989; 21: 434–436. (In English)
19. *Jaworska M., Stanuszek S*. Population dynamics of *Heterorhabditis* sp. – a parasite of *Hoplocampa testudinea* Kig. // *Nicienie szkodliwe pozyteczne w rolnictwie Warszawa*. 1986; 323: 189–197. (In English)
20. *Sandner H*. Pozrod nicienci pasozytow roslin I stawonogow. *Wiad parazytol*. 1981; 21(1): 125–132. (In English)
21. *Maggenti A.R*. Nematodes: development as plant parasites // *Annu. Rev. Microbiol*. 1981; 35: 135–154. (In English)

**Данилов Леонид Григорьевич** – доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, ФГБНУ «Всероссийский НИИ защиты растений». Адрес: 196608, Россия, Санкт-Петербург, Пушкин, шоссе Подбельского, 3. Телефон: +7-960-232-29-22. Электронный адрес: biodan@mail.ru.

**Лайшев Касим Анверович** – доктор ветеринарных наук, профессор, член-корреспондент РАН, зав. отделом, ФГБНУ «Северо-Западный Центр междисциплинарных исследований проблем продовольственного обеспечения». Адрес 196608, Россия, Санкт-Петербург, Пушкин, шоссе Подбельского, 7. Телефон +7-911-732-38-28. Электронный адрес: layshev@mail.ru.

**Данилова Татьяна Алексеевна** – кандидат сельскохозяйственных наук, ФГБНУ «Северо-Западный Центр междисциплинарных исследований проблем продовольственного обеспечения». Адрес 196608, Россия, Санкт-Петербург, Пушкин, шоссе Подбельского, 7. Телефон +7-960-232-29-22, Электронный адрес: danilovata2@bk.ru

**Leonid G. Danilov** – DSc (Ag), Key Research Associate, All-Russian Research Institute of Plant Protection. Address: 196608, Russia, St. Petersburg, Pushkin, Podbelskogo Ave., 7. Phone: +79602322922. E-mail: biodan@mail.ru.

**Kasim A. Laishev** – DSc (Vet), Professor, Corresponding Member of the Russian Academy of Sciences, Head of the Department, North-West Center for Interdisciplinary Studies of Food Security Problems. 196608, Russia, St. Petersburg, Pushkin, Podbelskogo Ave., 7. Phone: + 79117323828. E-mail: layshev@mail.ru.

**Tatyana A. Danilova** – PhD (Ag), North-West Center for Interdisciplinary Studies of Food Security Problems. 196608, Russia, St. Petersburg, Pushkin, Podbelskogo Ave., 7. Phone: +7-960-232-29-22, e-mail: danilovata2@bk.ru.