

ГАЛЛОВЫЕ НЕМАТОДЫ В ТЕПЛИЦАХ ОСТРОВА САХАЛИН И ОПИСАНИЕ АНОМАЛИИ РАЗВИТИЯ ПОЛОВОЙ СИСТЕМЫ САМЦОВ

Т.И. Мухина

THE ROOT-KNOT NEMATODES FROM GREENHOUSES ON THE SAKHALIN ISLAND WITH THE DESCRIPTION OF ANOMALIES OF THE MALE REPRODUCTIVE SYSTEM

T.I. Mukhina

Кафедра биоразнообразия и морских биоресурсов, Дальневосточный федеральный университет. Ул. Суханова, 8, Владивосток, 690095, Россия. E-mail: mukhina.ti@dvfu.ru

Ключевые слова: томаты, корни, галловые нематоды, теплицы, пищеводные железы, изменчивость, самцы, интерсексы

Резюме. Обнаружены галловые нематоды на корнях томатов в теплицах ГРЭС посёлка Лермонтовка Поронайского района острова Сахалин в 1998 г. Морфологически *Meloidogyne* sp. отличается от всех других видов рода. Изучена варибельность этого вида нематод. У большинства самок развито шесть пищеводных желёз, а не три, как должно быть. Среди многочисленных самцов отмечены экземпляры с аномалией развития половой системы. Большую часть составили интерсексы.

Department of biodiversity and marine bioresources, Far Eastern Federal University. 8 Suhanova St., Vladivostok, 690950, Russia. E-mail: mukhina.ti@dvfu.ru

Key words: tomato, roots, root-knot nematodes, greenhouses, esophageal glands, variability, anomalies, males, intersex

Summary: In 1998 unusual cyst nematodes were found in the roots of tomatoes in greenhouses of village Lermontovka (Poronaisk district of Sakhalin). Morphology of this *Meloidogyne* sp. differs from all known species of the genus. The variability of the studied specimens is described. Most females have six developed esophageal glands, rather than three (typical state for the genus). Among the numerous males the specimens with anomalies of reproductive system were found. Most of males were intersexes.

ВВЕДЕНИЕ

Галловые нематоды – широко распространённая группа, включающая 99 видов [Казаченко, Мухина, 2013]. Несмотря на активное исследование галловых нематод, их внутри-видовая изменчивость изучена недостаточно [Carneiro et al., 2008; Humphreys-Pereira, Elling, 2014], а сведения о морфологических аномалиях и вовсе единичны. В одном из тепличных хозяйств острова Сахалин на корнях томатов были обнаружены галловые нематоды. Анализ показал, что найденные нематоды отличаются некоторыми диагностическими признаками от известных видов рода *Meloidogyne*. Кроме того, у большинства самок развито не три, а шесть пищеводных желёз, к тому же среди многочисленных самцов оказалось много особей с аномалией раз-

вития половой системы. Описанию морфологии этой галловой нематоды и посвящена настоящая статья.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Обследованы корни и прикорневая почва томатов. Образцы собраны в теплицах ГРЭС посёлка Лермонтовка Поронайского района острова Сахалин в 1998 г. Материал предоставлен сотрудницей тепличного хозяйства Ольгой Николаевной Ковалдиной. Центральные и боковые ветви корней имели многочисленные овальные галлы примерно одинаковой величины. Каждый галл содержал несколько яйцевых мешков (рис. 1, А). Найденных нематод фиксировали 4% формалином. Было изготовлено 130 постоянных глицерин-желатиновых препаратов нематод.

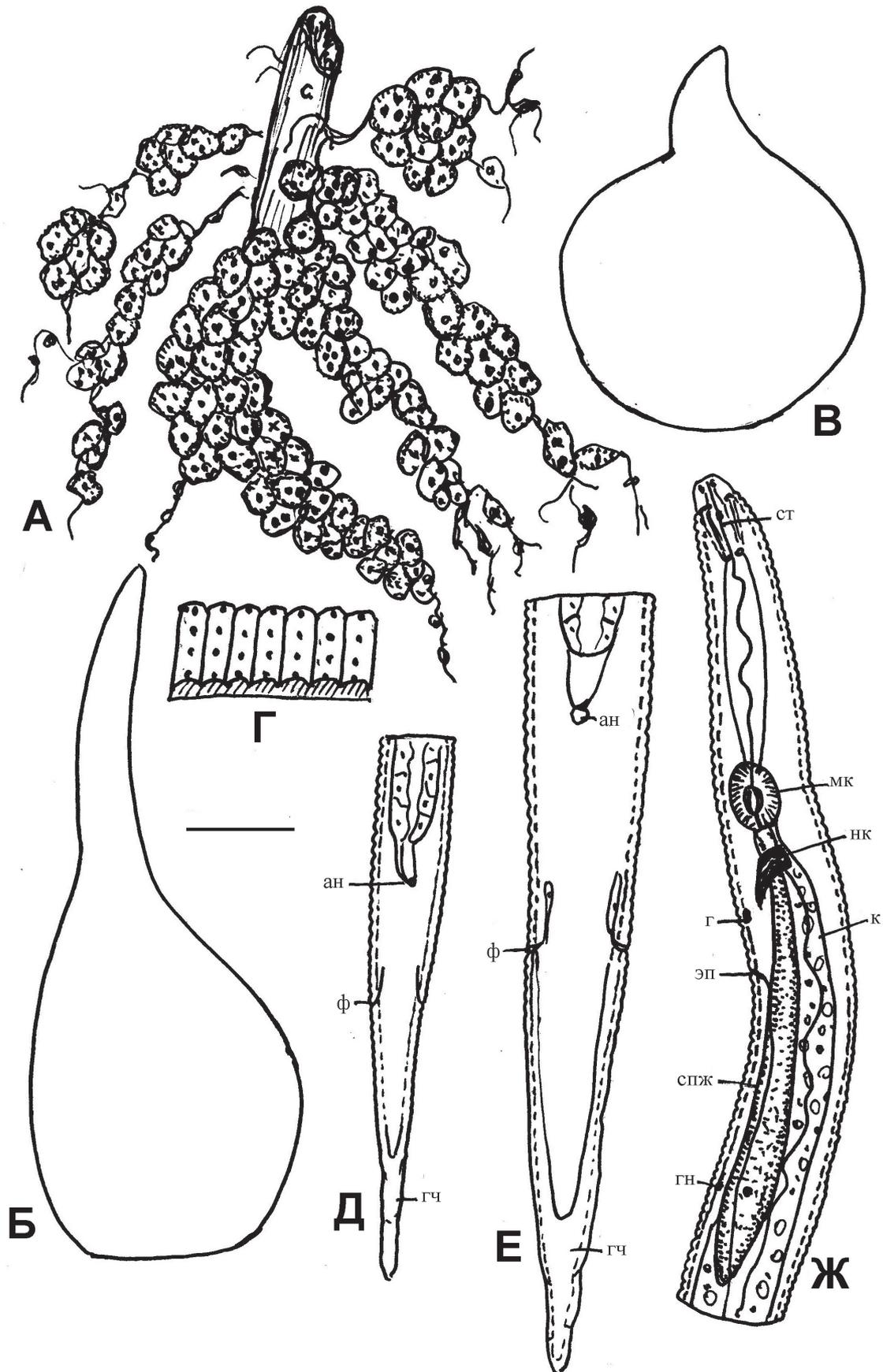


Рис.1. *Meloidogyne* sp.: А – форма галлов на корнях томата; Б, Д – форма тела галловых нематод; В – фрагмент кутикулы с точечными склеротиями; Г, Е – хвостовой конец личинок 2-го возраста; Ж – трофико-сенсорный отдел личинки 2-го возраста. Масштаб (мкм): А-В, Д – 100; Г – 20.

Условные обозначения к рисункам:

a – ампула, *аж* – амфициальные железы, *ан* – анус, *бзи* – базальные пластинки, *би* – боковое поле, *в* – вульва, *вц* – верхние цефалиды, *В1*, *В2* – углы вульварной щели, *г* – гемизонид, *гз* – герминативная зона, *гн* – гемизонион, *гс* – головки стилета, *гх* – гиалиновая часть хвоста, *зя* – зачаток переднего яичника, *к* – клоака, *кд* – каудалид, *кл* – клапан, *мк* – метакорпус, *нк* – нервное кольцо, *псж* – пора спинной пищеводной железы, *р* – ренетта, *рл* – рулѐк, *с* – семенник, *С 1* – семенник первый, *С 2* – семенник второй, *сп* – семенной пузырьѐк, *сик* – семяизвергательный канал, *ск* – спикулы, *ст* – стилет, *свж* – субвентральные пищеводные железы, *спж* – спинная пищеводная железа, *ф* – фазмиды, *эп* – экскреторная пора, *я* – яичники, *яв* – яйцевод.

Изучено 55 самок, 53 самца, 30 личинок второй стадии и 20 перинеальных пластинок. Препараты корней №: 1, 1(2), 1(3), 1(6), 1(15), 1(16), 1(18) хранятся на кафедре биоразнообразия и морских биоресурсов Дальневосточного федерального университета. При изучении нематод использовали микроскоп с фазово-контрастным устройством. Приводим описание и рисунки самок, самцов и личинок второй стадии галловой нематоды.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Класс *Nematoda* Rudolphi, 1808

Отряд *Tylenchida* Thorne, 1949

Подотряд *Hoplolaimina* Chizov et Beresina, 1988

Семейство *Meloidogynidae* (Skarbilovich, 1959)

Wouts, 1973

Род *Meloidogyne* Goeldi, 1892

***Meloidogyne* sp.**

Самки (рис. 2, 3). $L = 720$ (708-900), $a = 1.6$ (2.0-2.5), $b = 8.5$ (7.2-9.0) (перед скобками указаны измерения типового экземпляра), (здесь и далее измерения даны в микрометрах). Тело грушевидное. Шея может быть короткой или длинной – 240 (300-408) (рис. 1, Б, Д). Кольца кутикулы наиболее заметны в передней части тела. На поверхности колец просматриваются точечные склероции (рис. 1, В). Ширина колец 1-2. Толщина кутикулы: у головок стилета 2.0-2.3, на уровне метакорпального бульбуса 3.0-3.5, у середины тела 4.3-5, перед вульварной пластинкой 10-12. Экскреторная пора открывается от переднего конца тела на различном расстоянии 12 (21-23) (рис. 2, А, Б, Г; 3, А, Б). У большинства самок пора находится на уровне головок стилета или немного выше. Над экскреторной порой просматривается гемизонид овальной формы размером 1.0-1.5. У одного экземпляра самки хорошо заметна

крупная ренетта размером 44-19 (рис. 2, А, 4). Еѐ ядро крупное, округлое, диаметром 2.4. Головная капсула маленькая, плоская, высота 3.6, ширина у основания 6. Кольца не заметны. Губная область обособлена. Базальные пластинки головной капсулы явственные, склеротизированные. Стиллет относительно маленький 16 (14-20), у некоторых особей изогнутый. Остриѐ 8.7 (9.6-11), тело 4.8 (5-8). Головки плоские или уплощенно-якоревидные. Ширина головок 2.4 (3.5-5.0), высота 1.5 (2-3). Мышцы-протракторы ориентированы параллельно стилету. Корпус пищевода 30 (32-36). Метакорпальный бульбус крупный, овальный, размер 35 (34-38) x 33 (30-35). Клапан 12 (10-14). Стенки просвета пищевода сильно склеротизированы. Спинная железа крупная, размер 66 (62-70). Субвентральных пищеводных желѐз может быть 3 (рис. 2, А; 6), но у большинства экземпляров самок их 6 (рис. 2, Г; рис 3, А, Б, 6) длиной 20-34. Проток спинной железы впадает в просвет пищевода на расстоянии 2.4 от головок стилета. Средняя кишка содержит округлые гранулы разных размеров. Яичники парные, сильно развитые. Яйца овальные, размер 90-96 x 36-42.

Перинеум (рис. 4). Исходная форма округлая. Кутикулярные бороздки на спинной и брюшной стороне тесно сближены, обычно волнистые, часто спутанные. Около анально-вульварного поля 1-2 складки кутикулы более грубые. Спинная дуга низкая 48 (36-66), брюшная – 30 (24-50). Боковое поле сильно варьирует. У большинства экземпляров самок боковое поле в виде складки, перед которой кутикулярные бороздки спинной и брюшной стороны искривляются и прерываются (рис. 4, А). У двух особей бороздки с обеих сторон растягиваются, образуя «крылья». У нескольких экземпляров боковое поле не заметно

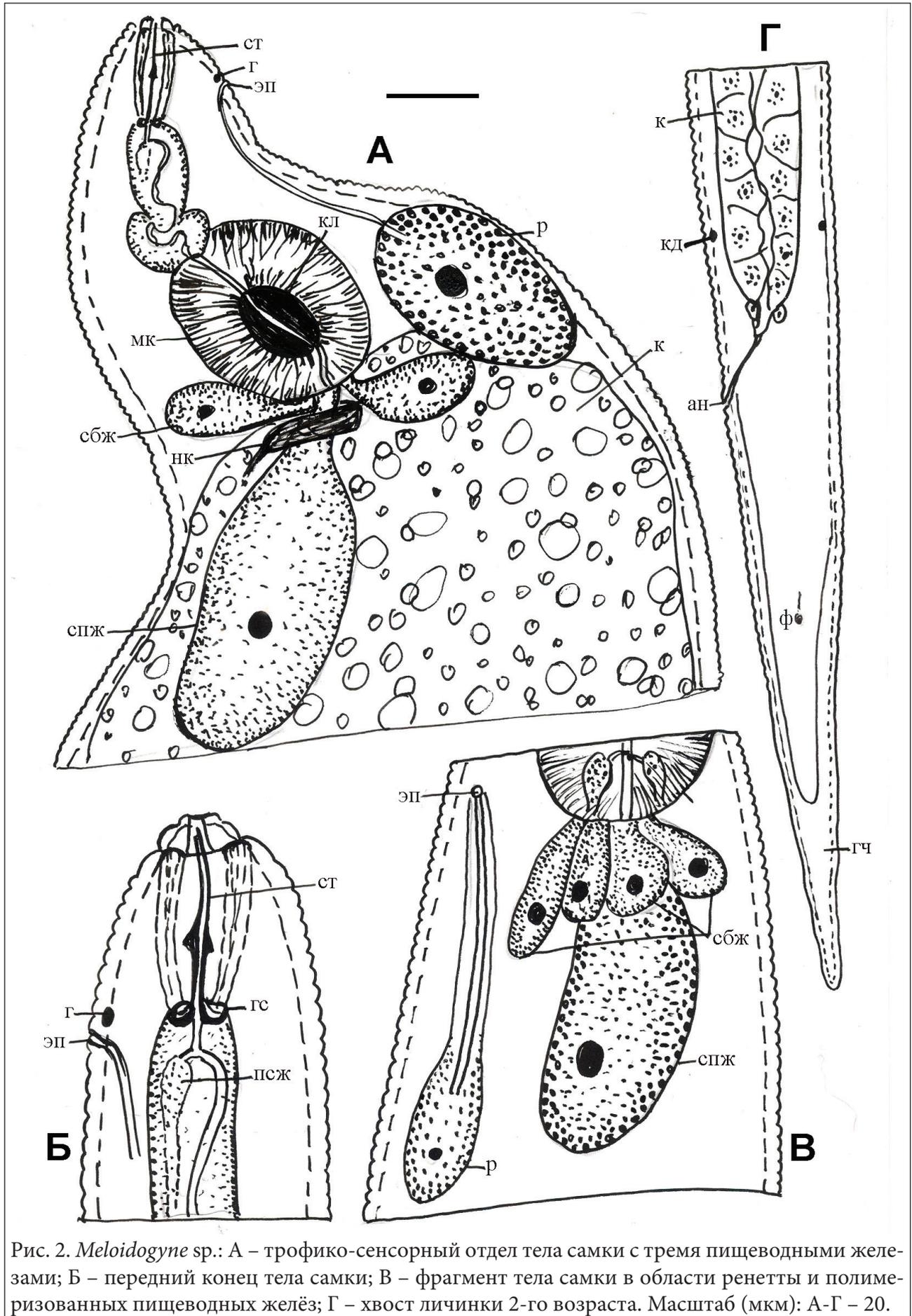


Рис. 2. *Meloidogyne* sp.: А – трофико-сенсорный отдел тела самки с тремя пищеводными железами; Б – передний конец тела самки; В – фрагмент тела самки в области ренетты и полимеризованных пищеводных желёз; Г – хвост личинки 2-го возраста. Масштаб (мкм): А-Г – 20.

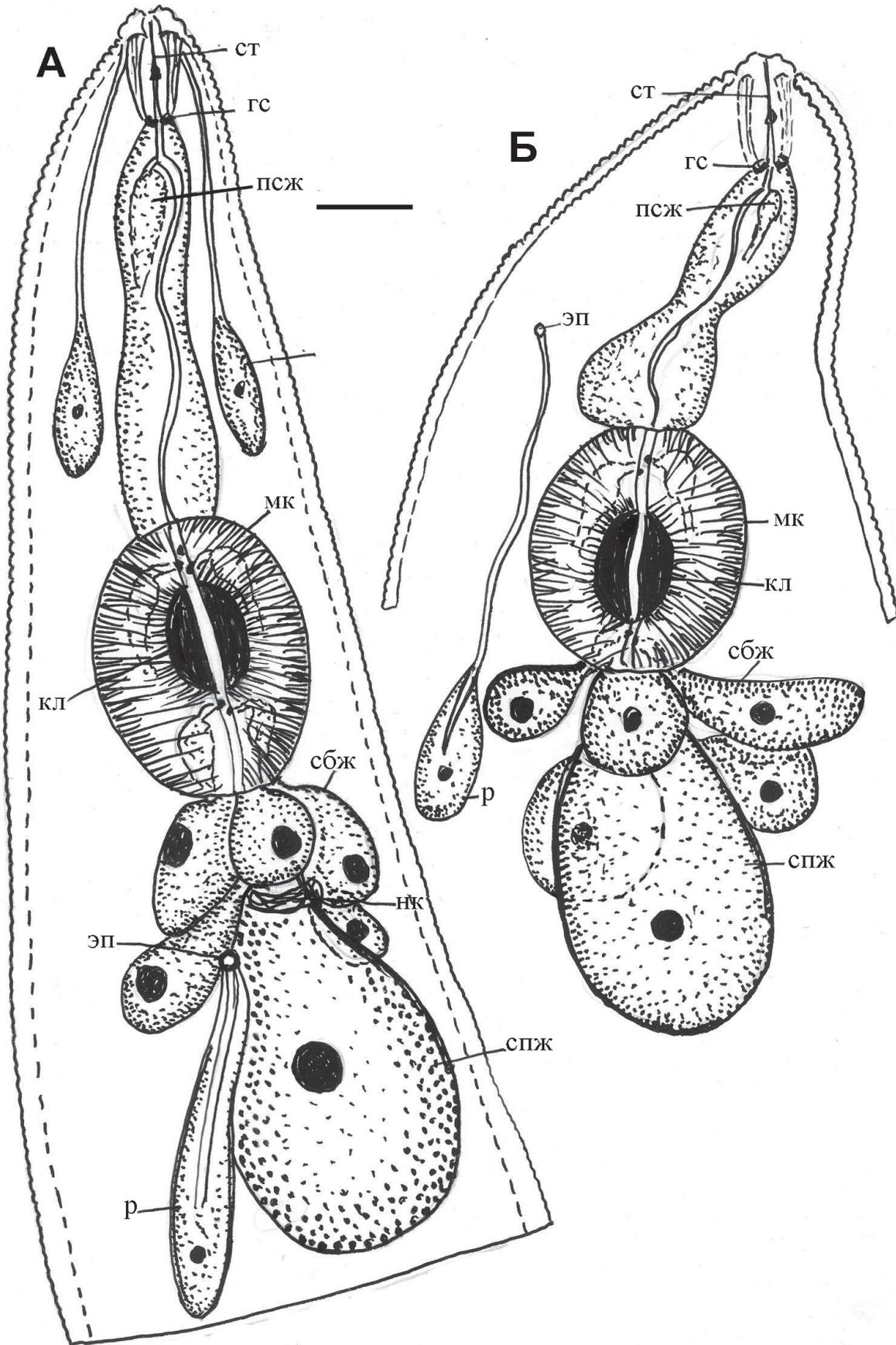


Рис. 3. *Meloidogyne* sp.: А, Б – варианты положения ренетты и явление полимеризации субвентральных пищеводных желёз у самок. Масштаб (мкм): А, Б – 20.

(рис. 4, Б). Вульварная щель 24 (16-30). Расстояние вульва-анус 18 (12-17). Расстояние ануса от концов вульвы: В1 (левая сторона) 19 (18-20), В2 (правая сторона) 19 (18-20). У трёх экземпляров отмечена асимметрия: анус и хвостовой кончик сдвинуты в левую сторону по отношению к вульве (рис. 4, Г). У этих же экземпляров наблюдается вариация бокового поля. Анально-вульварное поле длиной 30 (28-32). Расстояние от ануса до хвостового кончика 7 (8-14). Фазмиды не заметны.

Самцы (нормальные) (рис. 5). L = 1866 (1020-1860), a = 58 (41-48), b = 22 (18-23), c = 124 (77-110). Большинство крупные нематоды. Тело прямое. Кутикула грубо кольчатая. Кольца кутикулы заканчиваются на расстоянии 24 (6-20) от терминауса хвоста. Ширина колец 1.5-2.0, толщина 2-3. В боковом поле 4 линии. Они сходятся на брюшной стороне в области ануса (рис. 5, Е). По всему телу в шахматном порядке располагаются едва заметные поры кожных желёз. Головная капсула довольно высокая, кольчатость не выражена. Высота головной капсулы 7 (6.5-7.3), ширина у основания 14 (12-15). Размеры губной области (шапочка) 2.0-2.4 x 6-7. Амфиды расположены у основания «шапочки». Амфидиальные полости размером 5 x 4. Базальные пластинки головной капсулы фигурные, сильно склеротизированные. Верхние цефалиды точечные (рис. 5, В, вц). Стиллет крепкий, прямой, его длина 19 (18-22). Остриё стилета прямое, длина 8.4 (9-11); тело 6 (7.2-8.0). Головки шириной 3.4 (3-4), плоские или уплощённо-якоревидные. Корпус пищевода длиной 81 (60-86). Прокорпус 63 (50-60). Просвет пищевода в средней части прокорпуса имеет петлевидный изгиб. Метакорпальный бульбус продолговатый, мускулатура нормально развита. Размер метакорпуса 26 x 11 (18-24 x 8-14). Клапан метакорпального бульбуса хорошо выражен, размер 10 x 6 (9.6 x 7.2). Спинная железа длиной 84 (102-108). Её проток открывается на расстоянии 3.6-3.8 от головок стилета. Нервное кольцо расположено ниже метакорпального бульбуса на 3.5. Экскреторная пора открывается ниже метакорпального бульбуса на 50 (36-54). Просвет экскреторного канала склеротизирован на всём про-

тяжении. Ренетта овальная, размер 15 x 12 (12 x 7). Гемизонид 3.6, находится выше экскреторной поры. Гемизион ниже экскреторной поры. Расстояние между гемизонидом и гемизионом 48-50. Половая система обычно представлена двумя семенниками. У большинства экземпляров самцов герминативная зона семенников загнута дорсально, у некоторых – вентрально. Длина половых трубок различная: семенник (С 1) – 336 (240-308), герминативная зона 135-156, зона роста 120-132. Семенник (С 2) – 248 (204-218). Герминативная зона 84-115, зона роста 102-115. Семенной пузырёк 24 (30-42), семяпровод 96 (100-120), семяизвергательный канал 240 (290-300). Сперма шаровидная, диаметр 3.6-4.5. Спиккулы 36 (25-30), свободные, слабо изогнутые. Головки спиккул 5 (4.0-4.8), тело 7.2 (6-7), остриё 24 (18-20). Рудёк 9.6 (10-12), треугольной формы с округлым остриём (рис. 5, Д). Хвост 15 (16-19), округлый, гладкий. Фазмиды постанальные, на расстоянии 11 (9.6-10) от терминауса хвоста.

Самцы (аномальные) (рис. 6, 7). Аномалия связана в основном с нарушением развития половой системы. Большинство аномальных самцов являются интерсексами. Они имеют признаки самцов и самок, но функционируют как самцы. Об этом свидетельствует сформированная сперма, недоразвитая женская половая система и червеобразная форма тела (у самок тело грушевидное). Самцы-интерсексы мельче нормальных самцов: L = 1032 (816-1059), a = 33 (17-26), b = 18 (13-15), c = 52 (45-80). Кутикула грубо кольчатая. Ширина колец 2.4, толщина кутикулы 2-3. В боковом поле 4 линии, которые соединяются в области ануса. Только у одного экземпляра самца боковое поле начинается за серединой тела и имеет вид широкой полосы. Головная капсула развита нормально. Её высота 6, ширина у основания 12. «Шапочка» 2.4-8. Опорные структуры головной капсулы развиты хорошо. Стиллет 20 (15-19), прямой, развит нормально. У одного самца сильно развиты амфидиальные полости, их размер 9 x 6 (рис. 7, Д). У нормальных самцов амфидиальные полости относительно маленькие, размер 3.5-4.8 x 2.0-2.5. Пищевод 60 (72-90). Прокорпус пищевода 38 (42-54), метакорпальный бульбус

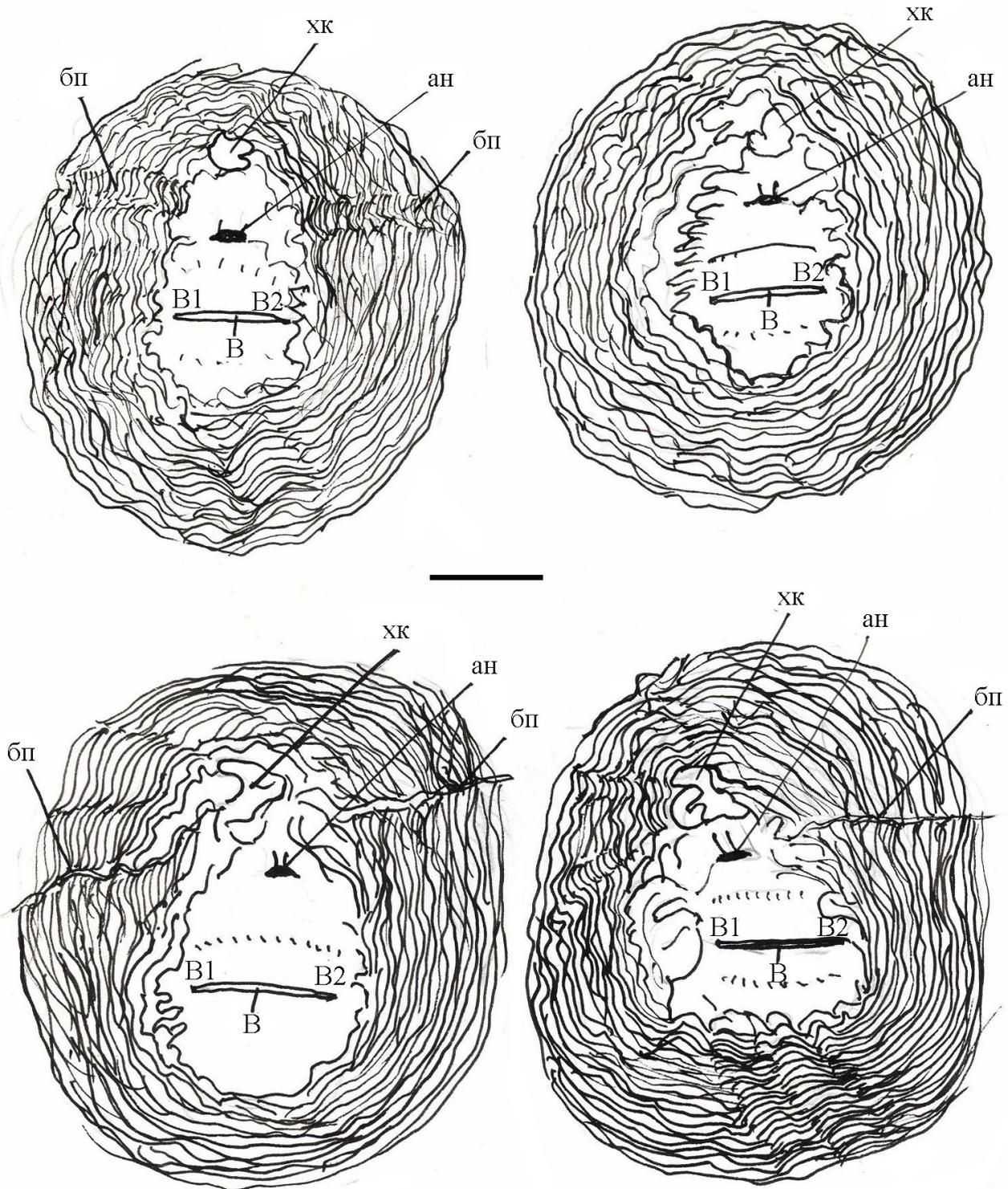


Рис. 4. *Meloidogyne* sp. Варианты строения перинеальных пластинок самок: А – боковое поле в виде прерывистых линий; Б – боковое поле не выражено; В – боковое поле чётко обозначено; Г – развита одна боковая линия и асимметричное положение хвостового кончика и ануса по отношению к вульве. Масштаб (мкм): А-Г – 20.

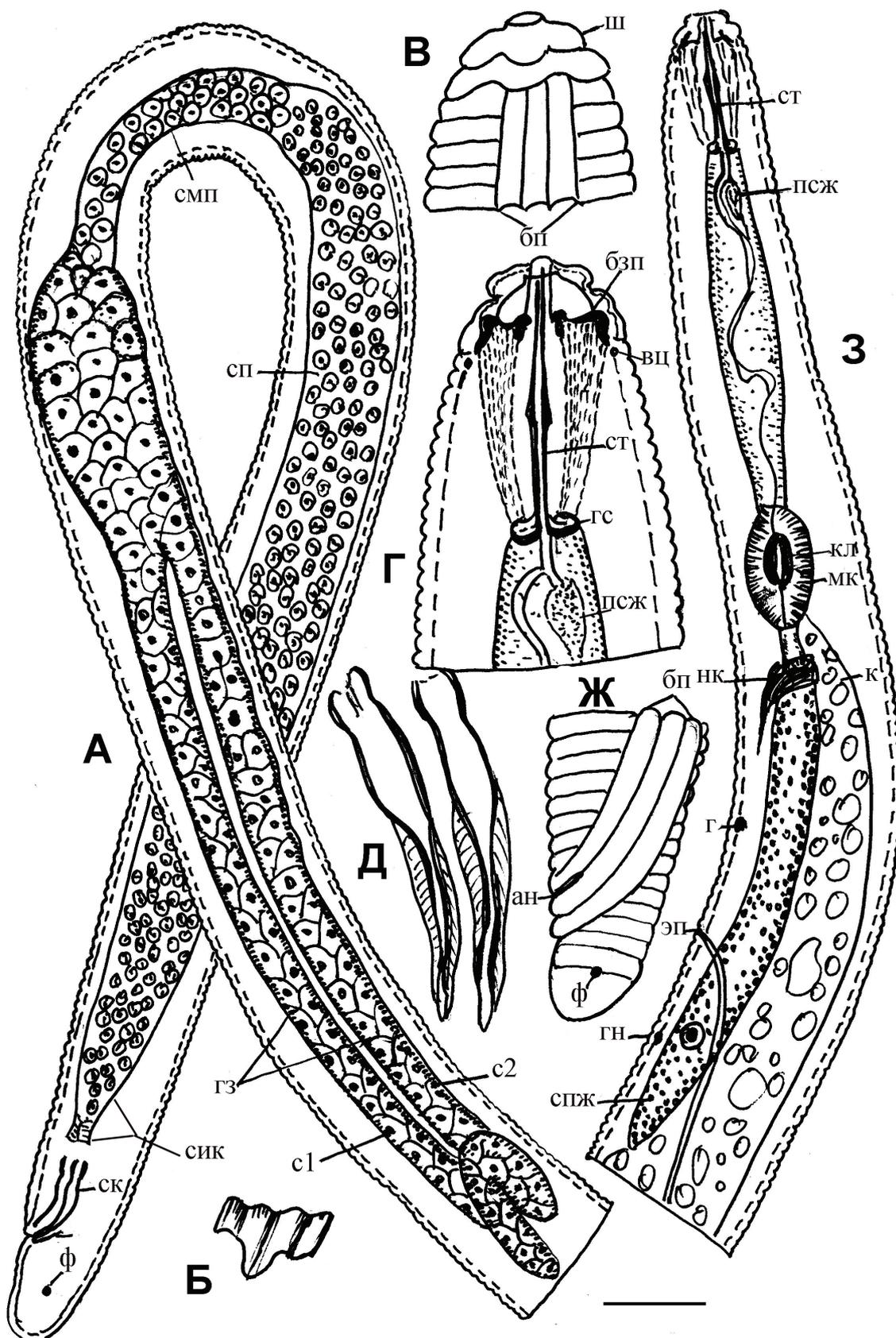


Рис. 5. *Meloidogyne* sp. Самцы с нормально развитой половой системой: А – общий вид половой системы самца; Б – внешний вид переднего конца тела; В – внутреннее строение переднего конца тела; Г – спикулы; Д – ролёк; Е – внешний вид хвостового конца тела. Масштаб (мкм): А, Ж – 50, Б-Е – 20.

14-15 x 10-12. Клапан 6 x 4. Спинная железа 84 (75–108). Её проток впадает в просвет пищевода на расстоянии 2.4 (3) от головок стилета. Нервное кольцо расположено под метакорпальным бульбусом. Экскреторная пора на расстоянии 24 ниже метакорпуса. Ренетта овальная, размером 10-12 x 4-6, находится ниже экскреторной поры на 54. Гемизонид выше экскреторной поры на 14-16. У большинства аномальных самцов имеется два семенника. Герминативная зона иногда загнута дорсально. Спикулы 18 (19-21), свободные. Рудёк 9. Одновременно с мужской половой системой развивается один или два яичника. Степень развития женской половой системы различна у разных экземпляров аномальных самцов (рис. 6, В; рис. 7, Б, В). Найдены самцы с двумя вульвами (рис. 7, Г). Такие самцы имеют нормальную длину и пропорции тела. Хвост короткий ($a = 52-87$), округлый, терминус гладкий. Фазмиды постанальные, на расстоянии 9-11 от терминуса хвоста.

Личинки второй стадии (рис. 1, Г, Е, Ж; рис. 2, В). $L = 415$ (350-402), $a = 28$ (27-29), $b = 9$ (7-8), $c = 6$ (6.7-7.0). Тело обычно прямое. Кутикула тонко кольчатая. Ширина колец кутикулы 0.5, толщина кутикулы до 1. В боковом поле 4 линии, тянутся до гиалиновой части хвоста. Перед анусом внутренние линии сливаются и остаётся 3 линии. За фазмидами они сходятся и образуют одну линию. Головная капсула размером 5 x 6, с двумя кольцами. «Шапочка» маленькая, высотой до 1, но заметно обособлена. Стиллет 13-15, тонкий, отделы хорошо дифференцированы: остриё 6-7, тело 6-7, головки 1-1.3, уплощённо-якоревидные. У нескольких экземпляров отмечены округло-якоревидные головки. Базальные пластинки и другие структуры головной капсулы заметно склеротизированы. Пищевод 42 (45-60). Прокорпус 28 (32-48), метакорпальный бульбус 14 x 8 (12 x 7). Клапан метакорпуса 6 x 4. Спинная железа 37 (35-42). Её проток открывается в просвет пищевода на расстоянии 2-2.5 от головок стилета. Субвентральные железы перекрываются спинной железой, поэтому слабо заметны. Истмус 8-9.6. Нервное кольцо ниже метакорпального бульбуса на 4 (5-6). Экскреторная пора открывается на расстоянии 22 (24) от метакорпуса. Гемизонид

находится выше экскреторной поры на 12. Средняя кишка содержит гранулы и впадает в метакорпальный бульбус ниже клапана. Ректум 10-12, имеет вид узкого канала. Хвост 48-54, прямой, конический, терминус притуплён. Гиалиновая часть 12-27. Фазмиды покровидные, находятся ниже ануса на 18-20. У двух личинок выше ануса чётко видны точечные каудалиды (рис. 2, Г, кд).

ОБСУЖДЕНИЕ

На данный момент род *Meloidogyne* включает 99 видов [Hunt, Handoo, 2009; Казаченко, Мухина, 2013]. Для Дальнего Востока России известно только пять видов галловых нематод: *M. arenaria* (Neal, 188) Chitwood, 1949; *M. chosonia* Eroshenko et Lebedeva, 1992; *M. hapla* Chitwood, 1949; *M. incognita* (Kofoid et White, 1919) Chitwood, 1949; *M. javanica* (Treub, 1885) Chitwood, 1949 [Казаченко, Волкова, Мухина, Иванов, 2012]. Найденные нематоды наиболее близки *Meloidogyne arenaria* (Neal, 1889) Chitwood, 1949. Сходны параметры тела самцов и самок, округлый перинеум, близки размеры стилета и спикул. Однако есть ряд существенных отличий. Основным отличием является форма головок стилета. Головки плоские или уплощённо-якоревидные у самцов, самок и большинства личинок. Несколько личинок имели округло-якоревидные головки. Уплощённая форма головок стилета не свойственная ни одному из известных видов. Большинство видов *Meloidogyne* имеют округлые головки. Лишь у самцов *M. indica* Whitehead, 1968 головки стилета треугольные, а у самок этого вида и *M. kirjanovae* Terenteva, 1965 (= *M. incognita*) с «выемкой», т.е. якоревидные [Кирьянова, Кралль, 1971]. Другой важный признак – расстояние отверстия спинной железы от головок стилета. У самок описываемых нематод 1.5-3.2, у *M. arenaria* 4-5, у самцов 3.2-3.6 против 4-7. Кроме того, большинство самок имеет шесть пищеводных желёз, а не три, как должно быть. Является ли данный феномен признаком этого вида или это артефакт, вызванный какими-то условиями жизни, установить трудно. Перинеальная пластинка округлая, но бороздки заметно теснее сближены, чем у *M. arenaria*. Боковое поле сильно варьирует – от чётко обозначенного до слабо выраженного в виде пре-

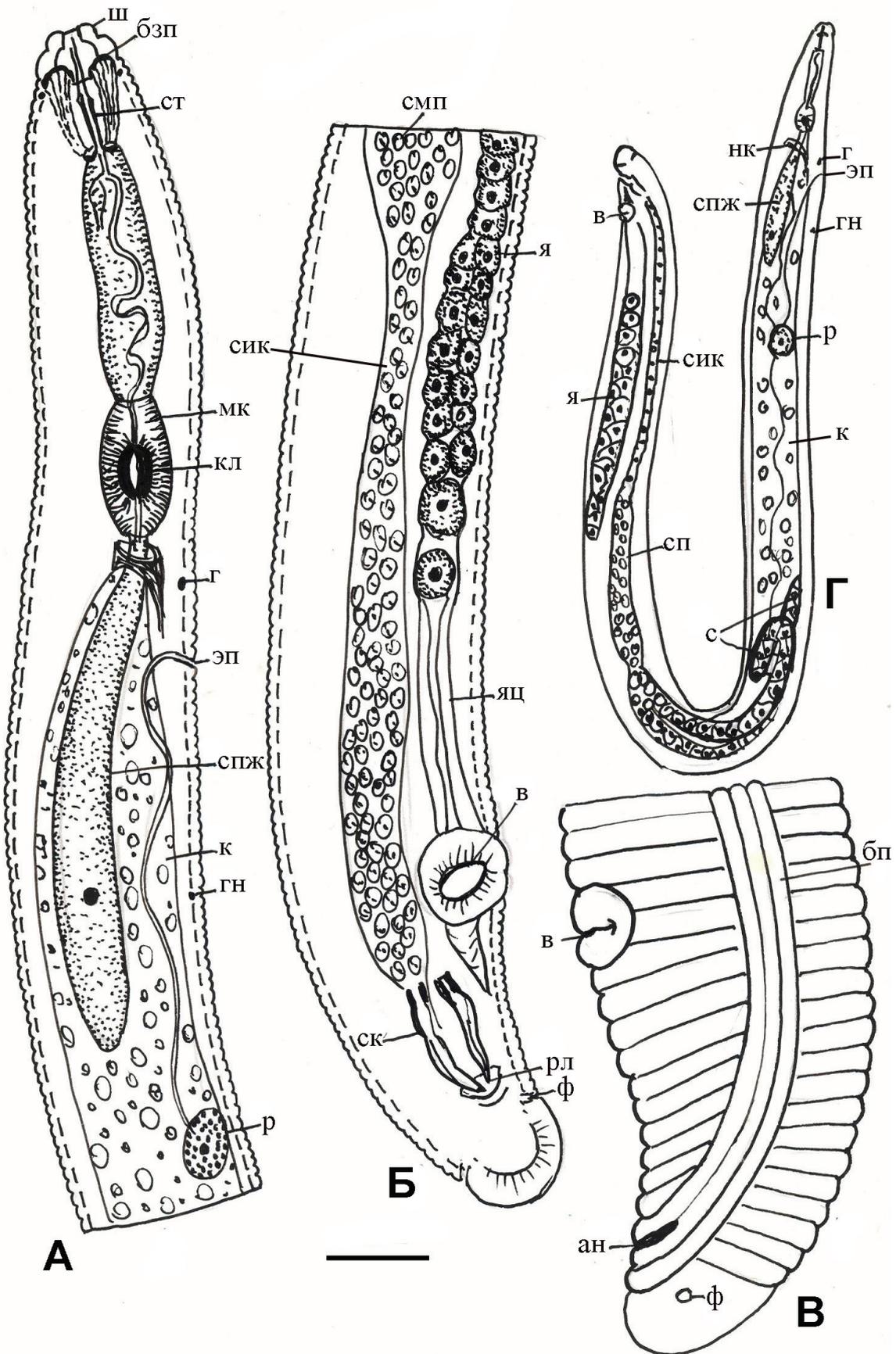


Рис. 6. *Meloidogyne* sp. Аномалия развития половой системы самцов: А – передний конец тела; Б – задний конец тела с фрагментами мужской и женской половой системы; В – общий вид самца; Г – внешний вид хвостового конца самца с вульвой. Масштаб (мкм): А-В – 20, Г – 120.

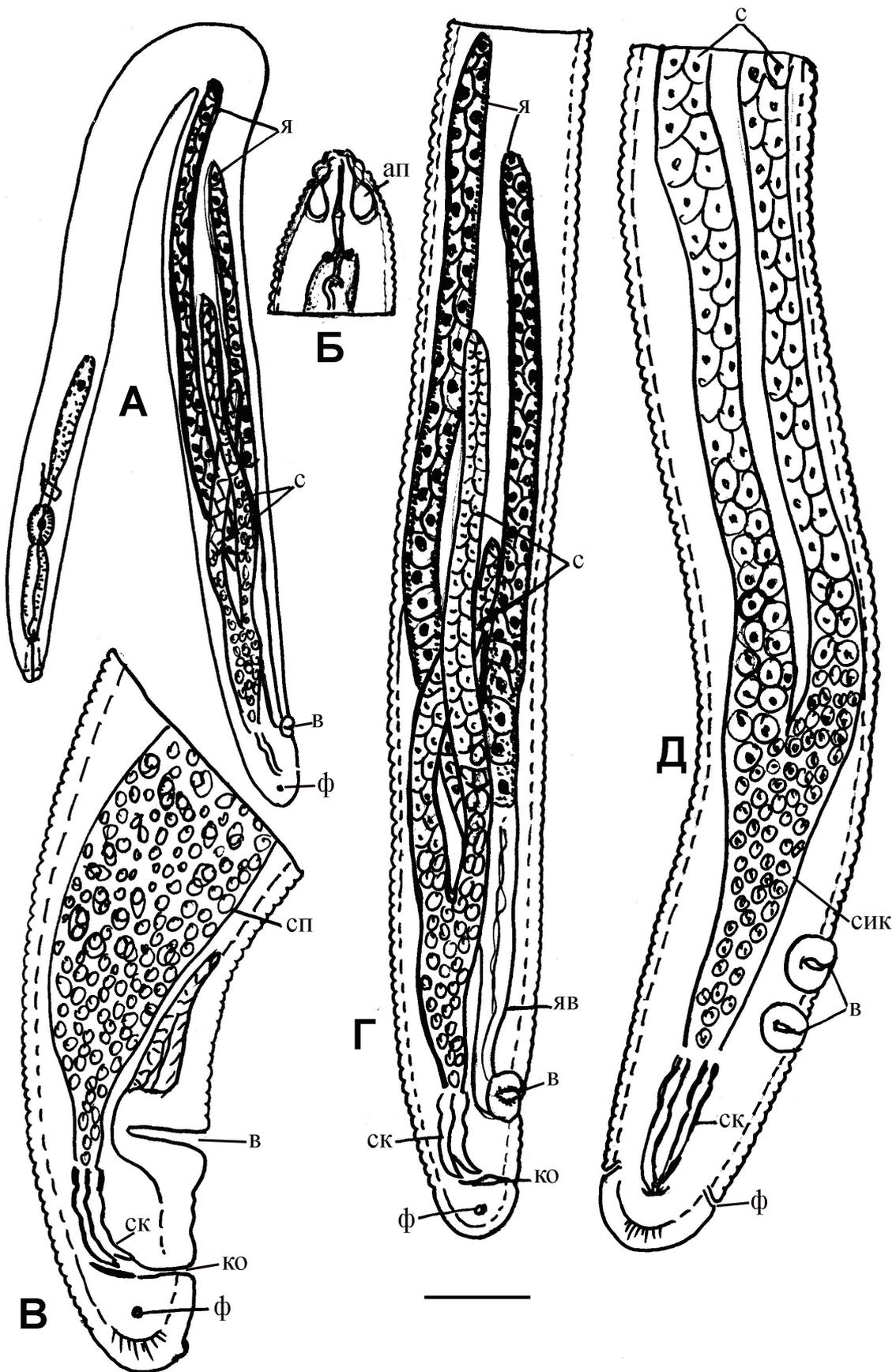


Рис. 7. *Meloidogyne* sp. Аномалия развития половой системы самцов: А – общий вид самца; Б, В, Г – варианты аномалии развития половой системы самцов; Д – гипертрофированные полости амфидов. Масштаб (мкм): А – 120; Б, В – 25; Г, Д – 15.

рывистых линий. У *M. arenaria* боковое поле в основном выражено плохо. Боковое поле у самцов описываемого вида проходит через клоаку, а у *M. arenaria* – позади клоаки. Прохождение линий бокового поля через клоаку описано также для *M. arabicida* Lopez et Santos, 1989, *M. ardenensis* Santos, 1967 (= *M. deconincki* Elmilygy, 1968) и *M. vandervegtei* Kleynhans, 1988. Но последний вид отличается от описываемых нематод более высокой спинной дугой перинеальной пластинки, не выраженным боковым полем у самок, округлыми головками стилета. Личинки второй стадии найденных нематод значительно меньше: 350-415 против 450-490 у *M. arenaria*, а стилет личинок длиннее и мощнее: 13-15 против 10. Фазмиды у личинок находятся в середине хвоста.

Несмотря на то, что найденные нематоды имеют существенные отличия от известных видов, мы не сочли возможным описать их новым видом, т.к. у большинства самок шесть пищеводных желёз, а не три, как должно быть. Т.В. Покровская [1988] отмечает явление множественности субвентральных желёз для восьми видов мелойдогин (*arenaria*, *carolinensis*, *cruciani*, *enterolobii*, *incognita*, *javanica*, *microcephala*). Сильно варьирует боковое поле у самок и много аномальных самцов.

Возможно, такой эффект связан с обработкой почвы химическими веществами (например, удобрением). Несомненный интерес представляет обнаружение большого числа самцов-интерсексов, которые мельче нормальных самцов. По данным Турлыгиной и Чиждова [1991], интерсексы галловых нематод функционируют как самки, однако в работе Кирьяновой и Кралля [1969] изображены и описаны самцы с некоторыми органами самок [Chitwood, 1949; Triantaphyllou, 1961]. Кумар [Kumar, 1984] привёл данные об интерсексах самцов и самок *Meloidogyne thamesi*, обнаруженных на корнях кофейного дерева (*Coffea arabica*) в Южной Индии. МакЛод и Хаир [McLeod, Khair, 1973] сообщили о самцах-интерсексах *M. thamesi*, найденных на корнях винограда (*Vitis vinifera*) в Новом Южном Уэльсе (Австралия). Дэвид и Триантафиллоу [Davide, Triantaphyllou, 1968] описали случаи влияния гидразид малеиновой кислоты на развитие личинок корневых галловых нематод *Meloidogyne incognita* и *M. javanica*, в результате которого сформировались самки-интерсексы у *M. javanica*. Не исключено, что и в нашем материале большое число интерсексов также связано с обработкой почвы какими-то химическими веществами. Нужны дополнительные исследования.

ЛИТЕРАТУРА

- Казаченко И.П., Волкова Т.В., Мухина Т.И., Иванов И.Н., 2012. Корневые галловые нематоды на Дальнем Востоке России // Российский паразитологический журнал. № 2. С. 111-116.
- Казаченко И.П., Мухина Т.И., 2013. Корневые галловые нематоды рода *Meloidogyne* Goeldi (Tylenchida: Meloidogynidae) мировой фауны. Владивосток: Дальнаука. 307 с.
- Кирьянова Е.С., Кралль Э.Л., 1971. Паразитические нематоды растений и меры борьбы с ними. Т. 2. Л.: Наука. 522 с.
- Турлыгина Е.С., Чиждов В.М. 1991. Биология размножения фитонематод. М.: Наука. 95 с.
- Чиждов В.Н. 2004. Диагностика галловых нематод рода *Meloidogyne* (Nematoda: Tylenchida) в защищённом грунте // Паразитические нематоды растений и насекомых /отв. ред. М.О. Сонин. М.: Наука. С. 253-276.
- Carneiro R.M.D.G., Santos M.F.A., Almeida M.R.A., Mota F.C., Gomes A.C.M.M., Tigano M.S., 2008. Diversity of *Meloidogyne arenaria* using morphological, cytological and molecular approach // Nematology. Vol. 10(6). P. 819-834.
- Chitwood B.G., 1949. "Root-knot Nematodes". Part 1. A revision of the genus *Meloidogyne* Goeldi, 1887 // Proc. Helminthol. Soc. Wash. Vol. 16. № 2. P. 90-104.
- Davide R.G., Triantaphyllou A.C., 1968. Influence of the environment on development and sex differentiation of root-knot nematodes. III. Effect of foliar application of maleic hydrazide // Nematologica. Vol. 14. P. 37-46.
- Elmilygy I.A., 1968. Three new species of the genus *Meloidogyne* Goeldi, 1887 (Nematoda: Heteroderidae) // Nematologica. Vol. № 4. P. 577-590.
- Humphreys-Pereira D.A., Elling A.A., 2014. Morphological variability in second-stage juveniles and males of *Meloidogyne chitwoodi* // Nematology. Vol. 16. P. 149-162.
- Hunt D.J., Handoo Z.A., 2009. Taxonomy, identification and principal species. // R. N. Perry, M. Moens and J.

- L. Starr, eds. Root- knot nematodes, 1. London: CABI. P. 55-88.
- Jepson S.B., 1987. Identification of *Meloidogyne* sp. C.A.B. International, Wallingford. Oxon. 237 p.
- Kleynhans K.P.N., 1988. *Meloidogyne vandervegti* sp. nov. from subtropical coastal forest in Natal (Nemata: Heteroderidae)// *Phytophylactica*. Vol. 20. P. 263-267.
- Kumar A.C., 1984. Resistance in coffee to *Meloidogyne* spp. and occurrence of intersexes *M. thamesi* // *Nematologica*. Vol. 30. P. 108-110.
- McLeod R.W., Khair G.T., 1973. Male intersexes in *Meloidogyne thamesi* // *Nematology*. Vol. 19. P. 561-562.
- Santos M.S., 1968. *Meloidogyne ardenensis* n. sp. (Nematoda: Heteroderidae), a new British species of root-knot nematode // *Nematologica*. Vol. 13. P. 593-598.
- Siddiqi M.R., 2000. *Tylenchida*. Parasites of plants and insects. 2nd Edition. Sant Albans, Common. Agric. Breaux. 848 p.
- Triantaphyllou A.C., 1961. Sex determination in *Meloidogyne incognita* Chitwood 1949 and intersexuality in *M. javanica* (Treub, 1885) Chitwood, 1949 // *Annales de l'Institut Phytopathologique Benaki*. Vol. 3 No. 1. P. 12-31.

REFERENCES

- Carneiro R.M.D.G., Santos M.F.A., Almeida M.R.A., Mota F.C., Gomes A.C.M.M., Tigano M.S. 2008. Diversity of *Meloidogyne arenaria* using morphological, cytological and molecular approach. *Nematology*. Vol. 10(6). P. 819-834.
- Chitwood B.G., 1949. "Root-knot Nematodes". Part 1. A revision of the genus *Meloidogyne* Goeldi, 1887. *Proc. Helminthol. Soc. Wash.* Vol. 16. № 2. P. 90-104.
- Chizhov V.N., 2004. Diagnosis of root-knot nematodes of the genus *Meloidogyne* (Nematoda: Tylenchida) in a protected ground. *Plant parasitic nematodes and insects* / Ed. M.O. Sonin. M.: Nauka. P. 253-276. *In Russian*.
- Davide R.G., Triantaphyllou A.C., 1968. Influence of the environment on development and sex differentiation of root-knot nematodes. III. Effect of foliar application of maleic hydrazide. *Nematologica*. Vol. 14. P. 37-46.
- Elmilygy I.A., 1968. Three new species of the genus *Meloidigyne* Goeldi, 1887 (Nematoda: Heteroderidae). *Nematologica*. Vol. № 4. P. 577-590.
- Humphreys-Pereira D.A., Elling A.A., 2014. Morphological variability in second-stage juveniles and males of *Meloidogyne chitwoodi*. *Nematology*. Vol. 16. P. 149-162.
- Hunt D.J., Handoo Z.A. 2009. Taxonomy, identification and principal species. *Root- knot nematodes* /R.N. Perry, M. Moens and J.L. Starr, eds. 1. London: CABI. P. 55-88.
- Jepson S.B., 1987. Identification of *Meloidogyne* sp. C.A.B. International, Wallingford. Oxon. 237 p.
- Kasachenko I.P., Mukhina T.I., 2013. The root gall nematodes in the genus *Meloidogyne* Goeldi (Tylenchida: Meloidogynidae) of the world fauna. Vladivostok: Dal'nauka. 307 p. *In Russian*.
- Kasachenko I.P., Volkova T.V., Mukhina T.I., Ivanov I.N., 2012. The root gall nematodes in the Far East of Russia. *Russian Journal of parasitological*. No 2. P. 111-116. *In Russian*.
- Kiryanova E.S., Krall E.L., 1971. Plant parasitic nematodes and their control measures. 2. T. L.: Nauka. 522 p. *In Russian*.
- Kleynhans K.P.N., 1988. *Meloidogyne vandervegti* sp. nov. from subtropical coastal forest in Natal (Nemata: Heteroderidae)// *Phytophylactica*. Vol. 20. P. 263-267.
- Kumar A.C., 1984. Resistance in coffee to *Meloidogyne* spp. and occurrence of intersexes *M. thamesi*. *Nematologica*. Vol. 30. P. 108-110.
- McLeod R.W., Khair G.T., 1973. Male intersexes in *Meloidogyne thamesi*. *Nematology*. Vol. 19. P. 561-562.
- Santos M.S., 1968. *Meloidogyne ardenensis* n. sp. (Nematoda: Heteroderidae), a new British species of root-knot nematode. *Nematologica*. Vol. 13. P. 593-598.
- Siddiqi M.R., 2000. *Tylenchida*. Parasites of plants and insects. 2nd Edition. Sant Albans, Common. Agric. Breaux. 848 p.
- Triantaphyllou A.C., 1961. Sex determination in *Meloidogyne incognita* Chitwood 1949 and intersexuality in *M. javanica* (Treub, 1885) Chitwood, 1949. *Annales de l'Institut Phytopathologique Benaki*. Vol. 3 No. 1. P. 12-31.
- Turlygina E.U., Chizhov V.M., 1991. Biology of reproduction of plant nematodes. M.: Nauka. 95 p. *In Russian*.