

УДК 632.651(631/635)

<https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2021-13-1-36-53><http://zoobank.org/References/055CB574-8B62-44C0-A259-F230E9C2C5A7>

## Репродуктивный потенциал карантинного вредителя сои — соевой нематоды *Heterodera glycines* в условиях Приморского края

Е. А. Курдюкова<sup>1</sup>, А. Б. Курдюков<sup>2</sup><sup>1</sup>Приморский филиал ФГБУ «ВНИИКР», Народный проспект, д. 4, 690014, г. Владивосток, Россия<sup>2</sup>ФНЦ биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, проспект 100-летия Владивостока, д. 159, 690022, г. Владивосток, Россия

### Сведения об авторах

Курдюкова Елена Александровна

E-mail: [Certhia@yandex.ru](mailto:Certhia@yandex.ru)

SPIN-код: 4245-5566

Курдюков Алексей Борисович

E-mail: [Certhia@yandex.ru](mailto:Certhia@yandex.ru)

РИНЦ AuthorID: 69461

**Аннотация.** С целью изучения репродуктивного потенциала соевой цистообразующей нематоды *Heterodera glycines* Ichinohe, 1952, определяющего ее численность и степень заражения полей в условиях Приморского края, в 2018–2019 гг. был проведен сбор образцов почвы на посевных площадях, занятых соевой культурой. Обследованию за эти годы подверглись 95 участков площадью по 1 га каждый в восьми муниципальных районах Приморского края. Собранные почвенные образцы были проанализированы на присутствие цист *H. glycines*, произведены измерения, изучен состав, даны оценки продуктивности и жизнеспособности цист в образцах. Получены материалы, характеризующие параметры популяции и распространение *H. glycines* в исследуемом регионе в настоящее время. Прослежена динамика количества и качества цист и их содержимого на протяжении сезона вегетации их основного хозяина — сои. Цисты *H. glycines* были обнаружены в 55,8% участков полей, занятых соевой культурой, от числа обследованных. Жизнеспособные цисты составили 41–50% от общего числа исследованных. Сильная и средняя степень зараженности выявлена в 58,5% от общего числа зараженных участков полей. Выявлены зависимости числа яиц от размеров цист, цвета и размера цист, продуктивности самок и численности цист в образце, засоренности полей и показателей численности *H. glycines*. Установлено, что в условиях Приморского края полноценное развитие успевают пройти лишь нематоды основной волны первого поколения, нематоды волны второго поколения к концу вегетативного сезона остаются недозревшими и содержат малое число яиц, на долю цист первого поколения приходится 64,4% их общего числа, на долю второго — 35,6%.

**Права:** © Авторы (2021). Опубликовано Российским государственным педагогическим университетом им. А. И. Герцена. Открытый доступ на условиях лицензии CC BY-NC 4.0.

**Ключевые слова:** соевая цистообразующая нематода, карантин растений, цисты, продуктивность, численность, степень заражения, параметры популяции.

# Reproductive potential of Soybean Cyst Nematode *Heterodera glycines* — quarantine pest of soybean — in Primorsky Region conditions

Е. А. Курдюкова<sup>1</sup>, А. Б. Курдюков<sup>2</sup>

<sup>1</sup>The Primorskiy branch FSBI “ARSIIPQ”, 4 Narodniy Av., 690014, Vladivostok, Russia

<sup>2</sup>FSC East Asia Terrestrial Biodiversity FEB RAS, 159 100 let Vladivostoka Av., 690022, Vladivostok, Russia

## Authors

Elena A. Kurdyukova  
E-mail: [Certhia@yandex.ru](mailto:Certhia@yandex.ru)  
SPIN: 4245-5566

Alexey B. Kurdyukov  
E-mail: [Certhia@yandex.ru](mailto:Certhia@yandex.ru)  
RSCI AuthorID: 69461

**Copyright:** © The Authors (2021).  
Published by Herzen State Pedagogical  
University of Russia. Open access under  
CC BY-NC License 4.0.

**Abstract.** In order to investigate the reproductive potential of Soybean Cyst Nematode (SCN) *Heterodera glycines* Ichinohe, 1952, which determines its number and the degree of field infection in the Primorsky Region, soil samples were gathered from soybean fields in 2018–2019. At that time, 95 patches with the area of 1 ha each were investigated in eight municipal districts of Primorsky Region. Collected soil samples were examined for presence of SCN cysts, the cysts were measured and their content analyzed, the productivity and viability of cysts in the samples were assessed. Materials describing the population parameters and distribution of *H. glycines* in the study region at the present time were obtained. The dynamics of the quantity and quality of cysts, as well as their contents during the growing season of their main host — soybean — were traced. Cysts of *H. glycines* were found in 55,8% of all surveyed soybean patches. Viable cysts accounted for 41–50% of their total number. Strong and moderate degrees of infection were detected in 58,5% of the total number of infected field plots. The relationships between the number of eggs and size of cysts, the color and size of cysts, the productivity of females and the number of cysts in the sample, the infestation of fields by ruderal vegetation and the number of *H. glycines* were found. It was established that in the conditions of the Primorsky Region only nematodes of the main wave of the first generation have time to complete the full development, nematodes of the second generation wave remain immature by the end of the growing season and contain a small number of eggs, the share of cysts of the first generation accounts for 64,4% of their total number, and the share of the second — 35,6%.

**Keywords:** Soybean Cyst Nematode, plant quarantine, cysts, productivity, abundance, degree of infestation, population parameters.

## Введение

На современном этапе соевый протеин является недорогим и качественным решением проблемы мирового дефицита белка, а соя — его резервом, как пищевым, так и кормовым. Посевные площади сои в мире постоянно увеличиваются, составляя в настоящее время более 100 млн. га. В Российской Федерации (РФ) ведущая роль в производстве сои принадлежит Дальневосточному федеральному округу, где размещается более 88% посевов сои и производится более 86% ее валового сбора в стране. Здесь же обитает и опасный вредитель сои — соевая цистообразующая нематода (СЦН) *Heterodera glycines* Ichinohe, 1952 (ЕРРО

2019). *H. glycines* распространена во многих странах мира, возделывающих сою, и наносит значительный ущерб соевому производству. В зависимости от размера популяции соевой нематоды в почве урожайность сои может снижаться на 10–80% (Riggs 1977; Ichinohe 1988; Savoticova, Smetnik 1996); 10% сельскохозяйственной продукции сои в мире ежегодно теряется из-за повреждений СЦН, что составляет 1/3 потерь из-за вредителей и болезней (Yu 2011). В 2014 г. СЦН была включена в Перечень карантинных объектов РФ (Приказ Министерства сельского хозяйства РФ № 501... 2014); 2018 г. — в Единый перечень карантинных объектов Евразийского экономического союза (Единый перечень... 2018).

На территории РФ *H. glycines* имеет ограниченное распространение: Приморский край и Амурская область. В Приморском крае впервые она была обнаружена в 1977 г. (Волкова 2013). В 1980-х — начале 90-х гг. с целью выяснения ее распространения здесь были проведены полевые исследования (Волкова 2013). Уже тогда была показана необходимость мониторинга сельскохозяйственных площадей Приморья для предотвращения дальнейшего заражения. В связи с тем, что существующие сведения не дают представления о современном состоянии популяции соевой нематоды в Приморском крае, возобновление таких исследований имеет особую значимость. На фоне непрерывного роста производства сои и постоянного увеличения посевных площадей за последнее десятилетие в Приморском крае (рис. 1) актуальность изучения СЦН, одного из основных вредителей сои, существенно повышается.

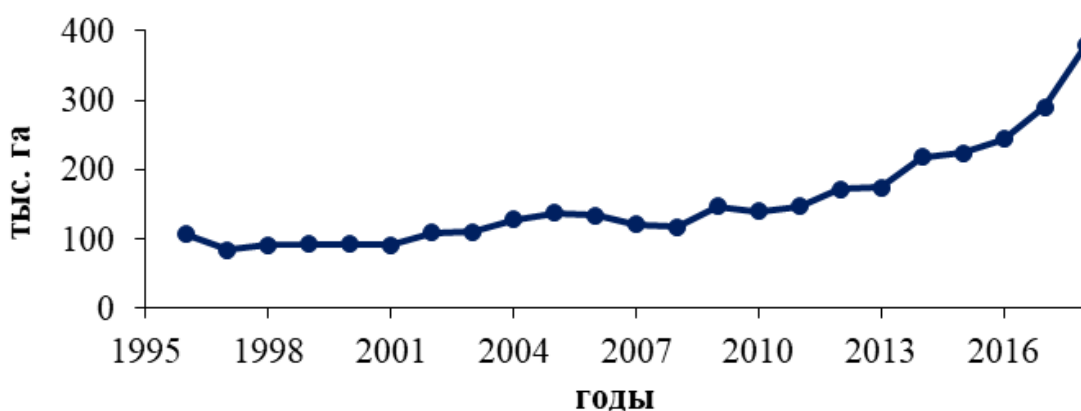
### Материалы и методика

С целью изучения *H. glycines* в июле-октябре 2018–2019 гг., во время ее репродуктивного периода, совпадающего с временем вегетации ее основного хозяина *Glycine max* (L.) Merrill, был проведен сбор образцов почвы и корней растений сои для лабораторного анализа. Сроки проведения исследовательских работ определялись биологией развития СЦН. При обследо-

вании участков производства сои из почвенного слоя глубиной до 30 см равномерно по всей обследуемой территории отбирались почвенные пробы объемом по 5 см<sup>3</sup>. Каждые 50 проб соединялись в один средний образец почвы объемом 250 см<sup>3</sup> (Костюк 1984). С помощью цистовыделителя из средних образцов почвы были экстрагированы все обнаруженные цисты соевой нематоды (Бёттхер и др. 1987) и произведена их морфологическая идентификация по ряду основных признаков, таких как форма цисты, структура анально-вульварной пластины и др. (Худякова и др. 2015).

Для идентификации, определения количества и жизнеспособности цист и их размеров использовались оптические микроскопы «Stemi 305» и «Olympus CX 41». Промеры размеров цист проводили с помощью откалиброванной шкалы в окуляре, с последующим пересчетом для 4х. Правильность определения цист *H. glycines*, выявленных в Приморском крае, была подтверждена с помощью молекулярно-генетической диагностики — методами полимеразной цепной реакции (ПЦР) и секвенирования.

Статистическая обработка данных производилась с использованием программного пакета *Statistica 7.0*. Достоверность различий сравниваемых показателей проверялась с помощью критерия Манна — Уитни. В качестве критерия меры связи



**Рис. 1.** Динамика посевных площадей сои в Приморском крае в 1996–2018 гг. (по данным Департамента сельского хозяйства и продовольствия Приморского края)

**Fig. 1.** The dynamic of soybean crop area at Primorsky Region in 1996–2018 (based on data from the Department of Agriculture and provision of the Primorsky Region)

использовался коэффициент корреляции Спирмена ( $r_s$ ).

Условия увлажнения разных лет оценивались с использованием коэффициента увлажнения ( $K_u$ ), рассчитываемого по формуле Ю. А. Чирикова:  $K_u = (0,5 R_{\text{XII-III}} + R_{\text{IV-VI}}) / (0,18 \Sigma t_{\text{IV-VI}})$ , где  $R$  — сумма осадков,  $\Sigma t$  — сумма среднесуточных температур воздуха за указанные месяцы. Для оценки условий увлажнения в краткосрочные периоды использовался гидро-термический коэффициент (ГТК), рассчитываемый по формуле Г. Т. Селянинова:  $\text{ГТК} = 10 R / \Sigma t$ , где  $\Sigma t$  — сумма температур,  $R$  (мм) — сумма осадков за рассматриваемый период.

Всего на полях, занятых соевой культурой в 2018–2019 гг., было обследовано 95 участков площадью по 1 га в восьми муниципальных районах Приморского края: Пограничном, Октябрьском, Уссурийском, Михайловском, Лесозаводском, Дальнереченском, Ханкайском и Хорольском (табл. 1). Суммарно за эти годы отобрано 314 средних образцов почвы, общее количество выделенных из образцов цист составило 4364 штуки (табл. 2).

Для всех обследованных участков были даны оценки степени зараженности посевов сои. Исследованию на жизнеспособ-

ность, анализу на качественный состав (доля живых, неживых, пустых яиц, жизнеспособность и характеристика активности личинок), а также оценке цветовой вариаций подверглись 2742 цисты; из них содержимое имели 1518 цист. Определены размеры 2120 цист.

**Семейство Heteroderidae (Filipjev et Sch.-Stekhoven, 1941) Skarbilovich, 1947**

Род *Heterodera* Schmidt, 1871

*Heterodera glycines* Ichinohe, 1952

Цикл развития *H. glycines* типичен для всех видов цистообразующих нематод с полным превращением. Находясь на поверхности корня, самка СЦН, по мере развития яиц, меняет цвет от бледно-жёлтого до бледно-коричневого. Полностью сформированные покровы цисты становятся жесткими, приобретая темно-коричневый с различными оттенками цвет (Зиновьева и др. 2012, 159–161). Цисты СЦН имеют лимоновидную форму или могут быть округлыми с заметно выступающей шейей и вульварным конусом. По размерам они близки к самкам, но в отличие от последних имеют уплотненную оболочку, а внутренние органы и их системы дегенериро-

**Таблица 1**  
**Результаты обследования посевов сои на присутствие цист соевой цистообразующей нематоды *Heterodera glycines***

**Table 1**  
**Results of soybean plantation investigation for the purpose of Soybean cyst Nematode *Heterodera glycines* detection**

Номер района исследования	Количество обследованных участков		Доля участков с цистами (%)		Доля зараженных участков (%)	
	2018 г.	2019 г.	2018 г.	2019 г.	2018 г.	2019 г.
1	4	–	75	–	50	–
2	2	–	0	–	0	–
3	14	8	57	50	50	38
4	10	6	60	100	50	83
5	2	12	50	33	0	17
6	10	7	50	71	30	71
7	–	8	–	88	–	63
8	–	12	–	33	–	17

Районы исследования: 1 — Лесозаводский, 2 — Дальнереченский, 3 — Ханкайский, 4 — Пограничный, 5 — Уссурийский, 6 — Октябрьский, 7 — Хорольский, 8 — Михайловский муниципальные районы.



Таблица 2

Результаты исследований средних почвенных образцов на присутствие цист соевой цистообразующей нематоды *Heterodera glycines*

Table 2

Results of the mean soil samples investigation for the purpose of Soybean cyst Nematode *Heterodera glycines* detection

Номер района исследования	Проанализировано образцов		Количество выявленных цист		Доля жизнеспособных цист (%)	
	2018 г.	2019 г.	2018 г.	2019 г.	2018 г.	2019 г.
1	27	–	190	–	43	–
2	13	–	0	–	0	–
3	34	24	925	444	49	40
4	30	35	1028	1317	74	42
5	8	33	1	40	0	15
6	31	22	31	114	32	44
7	–	30	–	236	–	39
8	–	27	–	38	–	39
ИТОГО:	143	171	2175	2189	50*	41

\* — при выборке, равной 553 цистам.

ваны (Шестипёров, Савотиков 1995). Одна самка СЦН откладывает 100–450 яиц; частично в яйцевой мешок, но большинство — 150–300 яиц — остаётся в теле самки (Сударикова, Худякова 2016). В яйцевом мешке содержится около 200 яиц (Зиновьева и др. 2012, 159–161); не менее 33% яиц от их общего числа (Charles, Venkitesan 1995). По данным Т. В. Волковой (2013), цисты *H. glycines* содержат 80–600, в среднем 200 яиц и личинок.

Продолжительность сезона размножения СЦН зависит как от продолжительности вегетационного периода ее основного хозяина — сои (Hill, Schmitt 1989; Riggs et al. 2000; Wang et al. 2000), так и от условий внешней среды. Такие факторы, как температура и влажность, играют главную роль, определяя сроки и скорость развития нематод. Оптимальная температура развития для соевой нематоды +23–28°C; при температурах ниже +12–14°C и выше +34°C ее развитие останавливается (Сударикова, Худякова 2016). Так, для *H. trifolii*, принадлежащей к той же филогенетической группе, что и СЦН, для прохождения цикла развития требуется 31 день при температуре 20°C и 45 дней при 15,5°C (Mulvey 1959). Многочисленные исследо-

вания показали, что длительность жизненного цикла СЦН находится в обратно пропорциональной зависимости от среднесуточной температуры: так, при температуре 25°C она составляет 21 день (Lauritis et al. 1983), при температуре 23°C — 21–24 дня (Ichnohe 1988; Skotland 1957). Продолжительность развития одного поколения СЦН в полевых условиях при температурных колебаниях 10–38°C составляет 25–30 дней (Кирьянова, Краль 1971). По С. В. Зиновьевой с соавторами (2012, 159–161), полный цикл развития *H. glycines* занимает 30–40 дней; Т. В. Волкова (2013) отмечает, что в условиях Приморского края жизненный цикл одного поколения этого паразита завершается за 33 дня.

В ряде исследований было установлено, что в полевых условиях умеренных широт цистообразующие нематоды способны завершить лишь 1–2 генерации, что определяется жизненным циклом их растения-хозяина и продолжительностью оптимального температурного периода для развития нематод (Kakaire et al. 2015). Однако, по другим данным, за вегетационный период у СЦН может развиваться более двух генераций — 2–3 и 3–5 поколений (Зиновьева и др. 2012, 159–161; Волкова 2013).

Результаты и обсуждение

**Распространение и засоренность полей.** За время проведенных в 2018–2019 гг. исследований цисты СЦН были обнаружены на 53 участках полей, занятых соевой культурой, что составило в эти годы соответственно 54,8 и 56,6%, в среднем 55,8% от общего числа обследованных участков. Присутствие жизнеспособных цист установлено в 40,5 и 41,5%, в среднем в 41% случаев. В 14,3 и 15,1%, в среднем в 14,7% случаев, найдены только старые нежизнеспособные цисты. Количество жизнеспособных цист в образцах чаще всего находилось в пределах 30–50% от их общего числа в образце, при этом средневзвешенная доля жизнеспособных цист в 2018 и 2019 гг. составила 36,7 и 52,3% соответственно, в среднем 41,2% (n = 131) (рис. 2).

Количество цист СЦН, выделенных из средних почвенных образцов, сильно варьировало как в разных районах, так и в пределах одного района Приморского края (Курдюкова 2019); его вариации составили в среднем 2,6–60 (n = 54) и 3,1–35 (n = 93) цист на 250 см<sup>3</sup> почвы в 2018 и 2019 гг. соответственно (табл. 3).

Обследование, проведенное в Приморском крае в 1980–1990-х гг., показало

значительное заражение: широкое распространение СЦН в регионе и высокую плотность популяции в почве, до 60 тыс. личинок / 100 г либо до 30–90 цист / 100 г сухой почвы (Волкова 2013), при том, что экономическим порогом вредоносности СЦН является нагрузка 1–3 цисты на 250 см<sup>3</sup> почвы (Сударикова, Худякова 2016) либо, по другим источникам, 5–6 цист на 100 г почвы (Зиновьева и др. 2012, 159–161).

Потери урожайности сои в условиях Приморского края в 1980–1990-х гг. были оценены в 10–85%, при этом СЦН была обнаружена в 33,7–60% обследованных площадей, из них 50% участков имели среднюю и сильную степень зараженности (30% — среднюю, 20% — сильную) (Волкова 2013). В 2018–2019 гг. при аналогичных оценках сильная и средняя степень зараженности (более 3 цист на 250 см<sup>3</sup> сухой почвы) были выявлены нами в 58,5% от общего числа зараженных участков полей (17% полей имели среднюю, 41,5% — сильную степень зараженности). Степень зараженности полей в 2018–2019 гг. в различных районах различалась, во многом повторяя картину, отмеченную в 80–90-е гг., — наиболее сильное заражение земель нематодой наблюдалось в западных районах Приморского края, где степень зараженности в



Рис. 2. Распределение средних почвенных образцов по количеству жизнеспособных цист *Heterodera glycines*

Fig. 2. Distribution of average soil samples by the number of viable cysts of *Heterodera glycines*

Таблица 3

Средняя плотность цист соевой цистообразующей нематоды *Heterodera glycines* в средних почвенных образцах (250 мл) в разных районах Приморского края

Table 3

Average abundance of *Heterodera glycines* cysts in average soil samples (250 ml) in different regions of Primorsky Region

Номер района исследования	Среднее количество цист в зараженных образцах*				Среднее количество цист во всех образцах*	
	2018 г.		2019 г.		2018 г.	2019 г.
	Пределы	Среднее	Пределы	Среднее		
1	2,8–19,1	10	–	–	7	–
2	39,4–66,9	51,4	13,3–44	28,9	27,2	16,9
3	54,9–75,8	60	11,4–74,9	35,6	34,3	35
4	1,5–3,8	2,6	3,1–14	7,1	1	7,1
5	–	–	4,5–15,8	9,1	–	7,9
6	–	–	3,6–7,9	5,6	–	1,4
7	–	–	2,8–4,2	3,1	–	1,2

Районы исследования: 1 — Лесозаводский, 2 — Ханкайский, 3 — Пограничный, 4 — Октябрьский, 5 — Хорольский, 6 — Михайловский, 7 — Уссурийский муниципальные районы.

\* Пределы и среднее количество цист в образцах рассчитывалось как средневзвешенное от соответствующих значений числа цист в образцах с разных участков соевых полей.

2018–2019 гг. доходила до 34,6–40,2 цисты на средней почвенный образец 250 см<sup>3</sup>.

**Морфометрия цист.** Длина и ширина цист *H. glycines* варьируют в пределах 340–920 × 200–560, в среднем 580 × 360 мкм (Кириянова, Краль 1971), по другим данным — 553–787 × 442–688 мкм, в среднем 692 × 587 мкм (n = 25); при этом отношение длины к ширине составляет 1,0–1,5, в среднем 1,3 (Казаченко 1993; Subbotin et al. 2010). По промерам 2120 цист, собранных в Приморском крае в 2018–2019 гг., эти показатели составили 150–950 × 75–775 мкм, в среднем 618,9 × 429,3 мкм. Пропорции цист с увеличением их размеров сохранялись, отношение их длины (x) к ширине (y) хорошо соответствовало линейной зависимости, описываемой уравнением  $y = 0,7167x - 14,359$ , составив в среднем 1,4 (n = 2120).

**Наполненность цист.** При анализе состава цист, выделенных из средних почвенных образцов, нами было установлено, что в годы исследований в условиях Приморского края наполненность цист составляла 1–517, в среднем 105 яиц и личинок (n = 338) — в 2018 г., и 1–465, в среднем 65 яиц и личинок (n = 1180) — в

2019 г. Среднее число яиц в цистах находилось в линейной зависимости от их размеров, различия между разными размерными группами (мелкие, средние и крупные цисты), по данным для 2018 г., по этому показателю были статистически достоверны. В 2019 г. цисты содержали достоверно меньше яиц, чем в 2018 г. (тест Манна — Уитни: для цист средних размеров  $Z = 5,89$ ,  $p < 0,000001$ ; для крупных —  $Z = 10,35$ ,  $p < 0,000001$ ), а количество яиц в цистах среднего и крупного размера различалось недостоверно (рис. 3).

Наклон прямой, аппроксимирующей зависимость между размером цист и числом яиц в них, для показателей 2019 г. оказался заметно меньшим, чем для 2018 г. Отмеченные различия в продуктивности СЦН, вероятно, определялись различиями гидрометеорологических условий этих двух лет. Коэффициент увлажнения (Ку) на июнь 2019 г. был на 23%, а гидротермический коэффициент (ГТК) для июля — на 46% ниже нормы напротив, в июне — июле 2018 г. значения этих показателей на 8,6–14,8% превышали норму. Избыточная влажность почвы, так же как и ее чрезмерная сухость, обычно служат факторами,

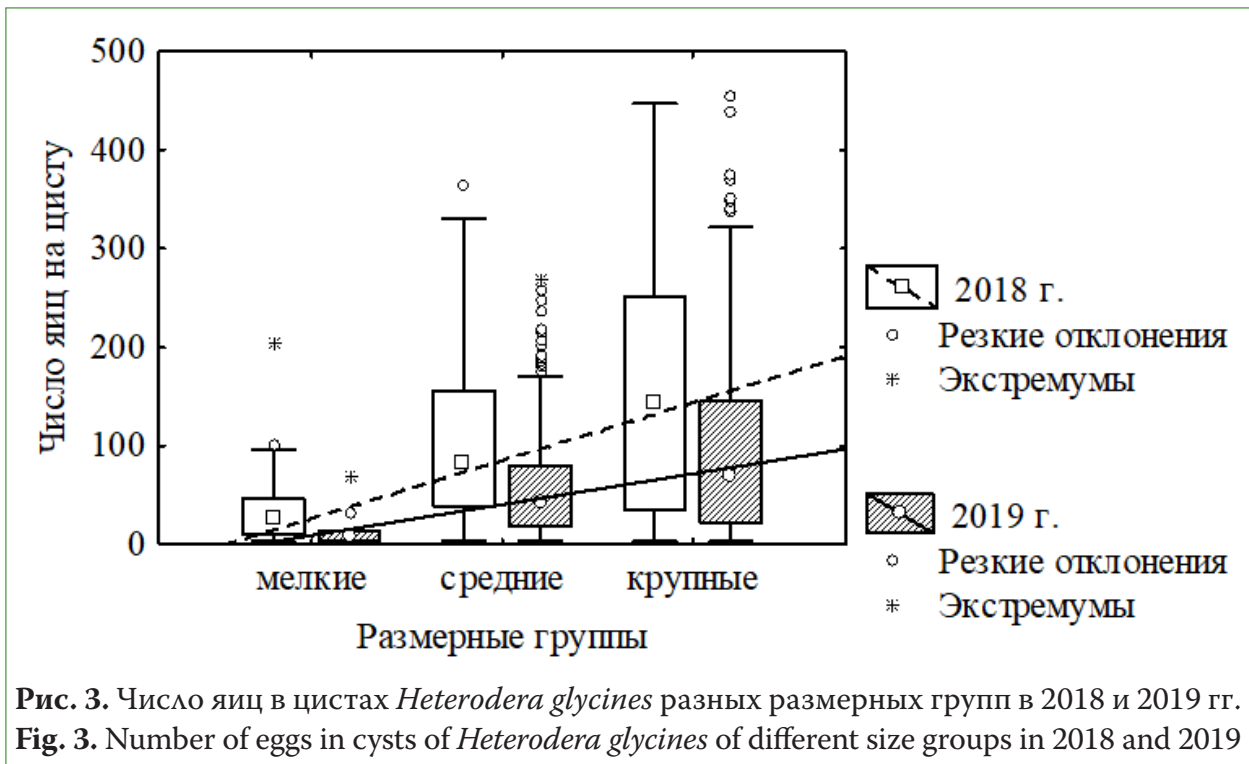


Рис. 3. Число яиц в цистах *Heterodera glycines* разных размерных групп в 2018 и 2019 гг.  
 Fig. 3. Number of eggs in cysts of *Heterodera glycines* of different size groups in 2018 and 2019

ограничивающими численность нематод. Отмечено, что при высоком содержании влаги в почве СЦН образует многочисленные цисты, но продуктивность таких цист незначительна, при снижении влажности количество цист на корнях уменьшается (Hamblen, Slack 1959; Кирьянова, Краль 1971). При этом в ряде исследований было показано, что высокое увлажнение почв не снижает уровень повреждения растений этой нематодой (Young, Heatherly 1988; Koenning, Barker 1995), а появление личинок второго поколения СЦН в большей степени, чем первого, зависит от количества осадков в период их выхода (Lamberti, Taylor 1986). Таким образом, стрессовым событием, приведшим к ослаблению растений сои в 2018 г., что способствовало увеличению продуктивности СЦН, могло стать аномально большое количество осадков в августе 2018 г. — на 197% больше нормы, при том, что в августе 2019 г. осадков выпало больше нормы на 87%.

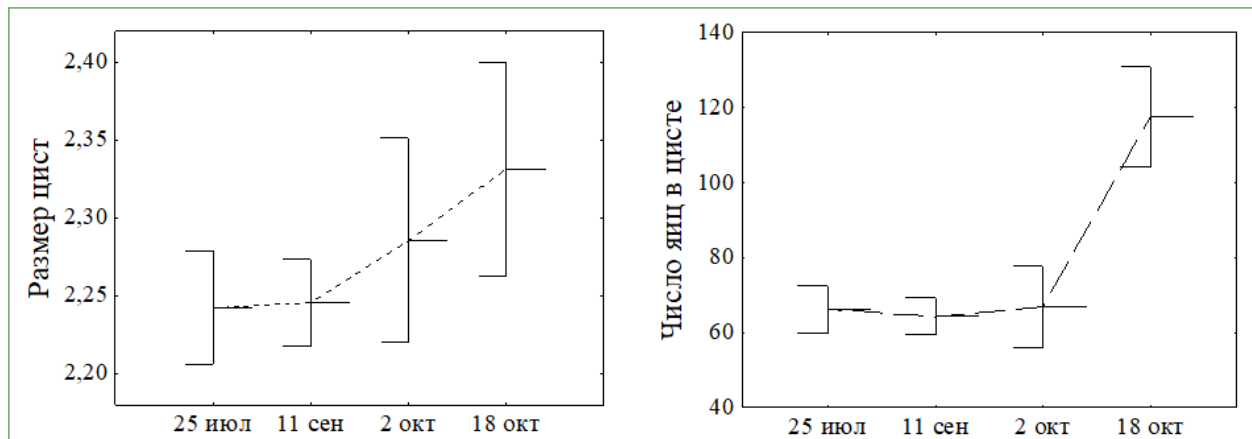
Размер цист и число яиц в них закономерно изменяются на протяжении всего сезона размножения (рис. 4). Тенденция к увеличению среднего размера цист начинает проявляться со второй декады сентя-

бря — с переходом среднесуточной температуры воздуха ниже 16°C, в это же время происходит увеличение среднего числа яиц в цистах, что особенно заметно в самом конце вегетационного периода сои (октябре).

**Соотношение между цветом и размером цист.** Результаты наших исследований показали, что между цветом цист и их размером существует статистически достоверная ( $p < 0,05$ ) корреляция (коэффициент корреляции Спирмена ( $r_s$ ) по данным для 2018 г. — 0,37; для 2019 г. — 0,29). Чем мельче цисты, тем они светлее напротив, увеличению размеров цист соответствует их потемнение. Размерные характеристики цист разных градаций интенсивности окраски практически не перекрываются, за исключением групп наиболее темно-окрашенных цист — ярко-каштановых и темно-коричневых, размеры которых уже не различаются, следовательно, на заключительных этапах созревания цист полифенолоксидазная реакция дубления покровов цисты происходит уже без их роста (рис. 5).

**Количество поколений за сезон.** Изучение соотношения доли цист разных цве-



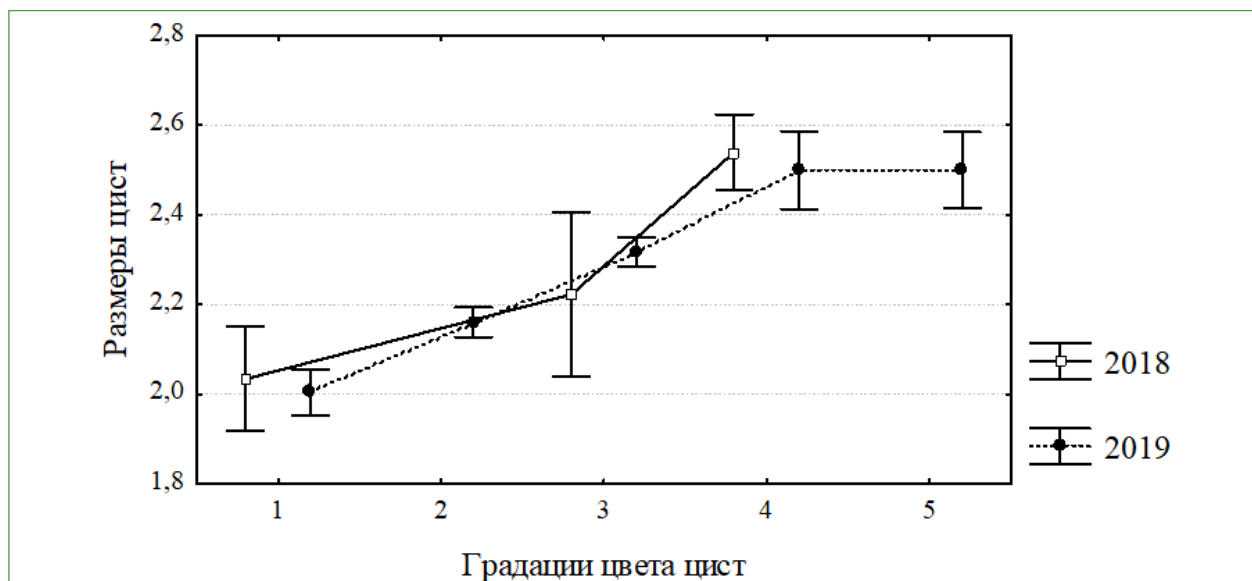


**Рис. 4.** Сезонная динамика размеров цист *Heterodera glycines* и числа яиц в них. Размер цист в баллах: 1 — мелкие, 2 — средние, 3 — крупные

**Fig. 4.** Seasonal dynamics of the size of *Heterodera glycines* cysts and the number of eggs in them. The size of cysts in classes: 1 — small, 2 — medium, 3 — large

товых групп и его динамика позволили нам выявить характер смены поколений СЦН на протяжении сезона. Было показано, что от конца июля к началу сентября идет накопление доли темно-окрашенных цист, отражающее процесс завершения жизненного цикла самок нематод первого поколения. Их окончательное созревание — массовый переход в группу наиболее темно-окрашенных цист было отмечено лишь в самом

конце вегетативного сезона — в октябре. Одновременно со второй половины сентября происходило накопление доли светло-окрашенных цист, соответствующее волне второго поколения нематод. При такой динамике между пиками двух последовательных генераций СЦН в Приморском крае проходило не менее 3–3,5 месяца (рис. 6). Эти наблюдения хорошо согласуются с теми, что были получены при изучении СЦН в

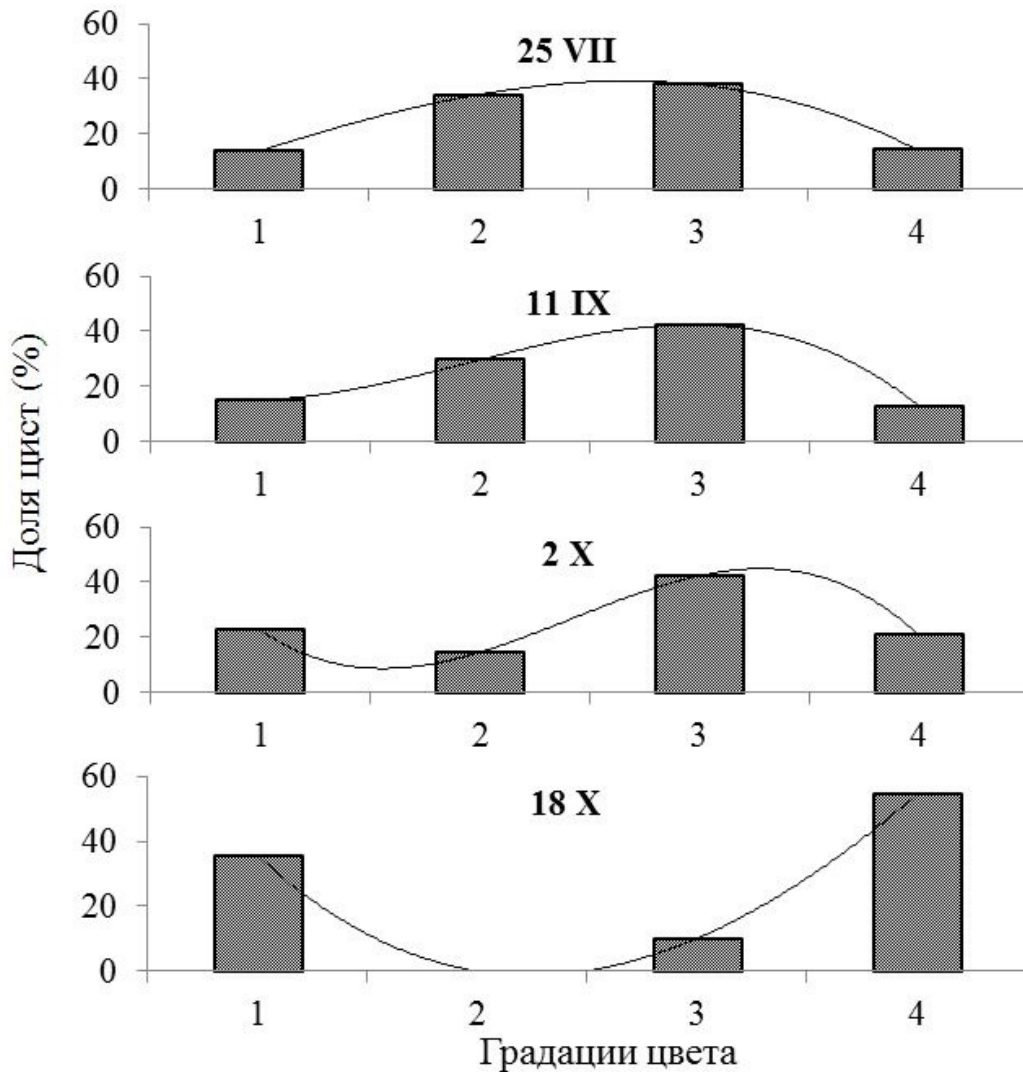


**Рис. 5.** Зависимость между цветом и размером цист *Heterodera glycines*.

Градации цвета цист: 1 — молочный, 2 — желтый и светло-коричневый, 3 — коричневый, 4 — каштановый, 5 — темно-коричневый. Размер цист — в баллах

**Fig. 5.** Relationship between the color and size of *Heterodera glycines* cysts.

Color gradations of cysts: 1 — milky, 2 — yellow and light brown, 3 — brown, 4 — chestnut, 5 — dark brown. The size of cysts — in classes



**Рис. 6.** Изменение доли цист *Heterodera glycines* разных цветовых групп на протяжении сезона размножения.

Градации цвета цист: 1 — молочный, 2 — желто- и светло-коричневый, 3 — коричневый, 4 — каштановый и темно-коричневый

**Fig. 6.** Changes in the proportion of *Heterodera glycines* cysts of different color groups during the breeding season.

Color gradations of cysts: 1 — milk, 2 — yellow and light brown, 3 — brown, 4 — chestnut and dark brown

Северной Америке, где между пиками численности личинок соевой нематоды в почвенных образцах проходило не менее 100 дней (Banner, Schmitt 1985). Также сроки созревания 1–2 поколений СЦН сопоставимы с продолжительностью вегетационного периода сортов сои, возделываемых в Приморском крае, который составляет 3–4,5 месяца для разных сортов в зависимости от условий сезона выращивания (перечень сортов предоставлен ФГБУ Россельхозцентр по Приморскому краю).

Растения-хозяева оказывают непосредственное влияние на продолжительность процесса размножения СЦН (Salazar, Ritter 1993; Gaur et al. 1995). Определяющее значение при выходе личинок нематод из цист имеют продолжительность светового дня, питание и возраст хозяина (Singh, Sharma 1996; Nominick 1986). Сокращение количества веществ (диффузантов), стимулирующих выход личинок, выделяемых корнями этих растений к концу вегетационного периода, является одним из факторов, тормозя-

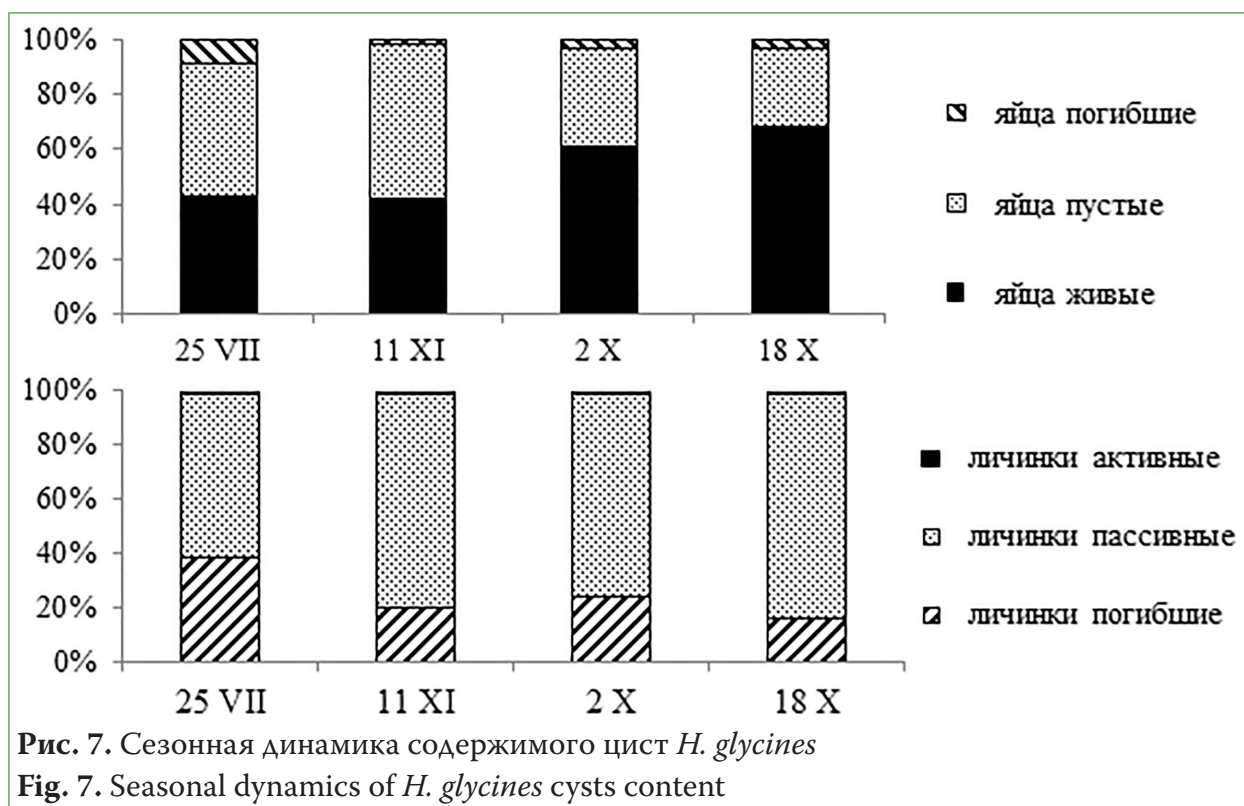


Рис. 7. Сезонная динамика содержимого цист *H. glycines*  
 Fig. 7. Seasonal dynamics of *H. glycines* cysts content

щих дальнейшее размножение СЦН (Perry 1986; Ibrahim et al. 1993, Perry, Gaur 1996).

Таким образом, можно сделать вывод, что в условиях Приморского края полноценное развитие успевают пройти лишь нематоды основной волны первого поколения, нематоды волны второго поколения к концу вегетативного сезона остаются недозревшими и содержат лишь малое число яиц. При этом, по полученным нами данным, на долю цист первого поколения приходится 64,4% их общего числа, на долю второго — 35,6%.

**Изменение содержимого цист на протяжении сезона.** Наряду с изменением размера, цвета и числа яиц в цистах СЦН на протяжении сезона размножения наблюдается закономерное изменение их содержимого. От середины к концу вегетативного сезона доля живых яиц в цистах возрастает от 40 до 61% от их содержимого, доля пустых яиц сокращается с 45–53% до 26%, доля погибших яиц — с 8,5 до 3–3,4% (рис. 7). Наряду с этим доля вышедших из яиц, но остающихся в цистах личинок возрастает от 5–6,8% содержимого цист в июле — сентябре, до 9,5–16,9% — в октябре. Из них в июле погибшими являются

около 39% личинок, а к октябрю их доля падает до 16,2%. Доля живых личинок в цистах, находящихся в состоянии диапаузы, за этот период возрастает с 61 до 83,3% от общего числа личинок.

Отражением этих изменений содержимого цист СЦН является то, что к концу вегетативного сезона доля жизнеспособных цист в почве возрастает: с 40–44% в июле-сентябре до 57% — в конце октября (рис. 8).

**Сезонная динамика обилия цист в почве.** Наблюдения на модельных пробных площадях показали, что к концу вегетационного сезона сои число цист в средних почвенных образцах возрастает. В первом случае за период с 25 июля по 11 сентября 2019 г. общее число цист возросло на 70% — с 8–37, в среднем 24,2 цист/образец, до 20–151, в среднем 80,3 цист/образец, а число жизнеспособных цист на 63% — с 6–19, в среднем 14,2 цист/образец, до 7–64, в среднем 38,4 цист/образец. Во втором случае за тот же период общее число цист возросло на 40% — с 13–27, в среднем 24,8 цист/образец, до 13–111, в среднем 41,5 цист/образец, а число жизнеспособных цист на 33% — с 3–16, в среднем 7,8 цист/образец, до 4–32, в среднем 11,6 цист/образец.

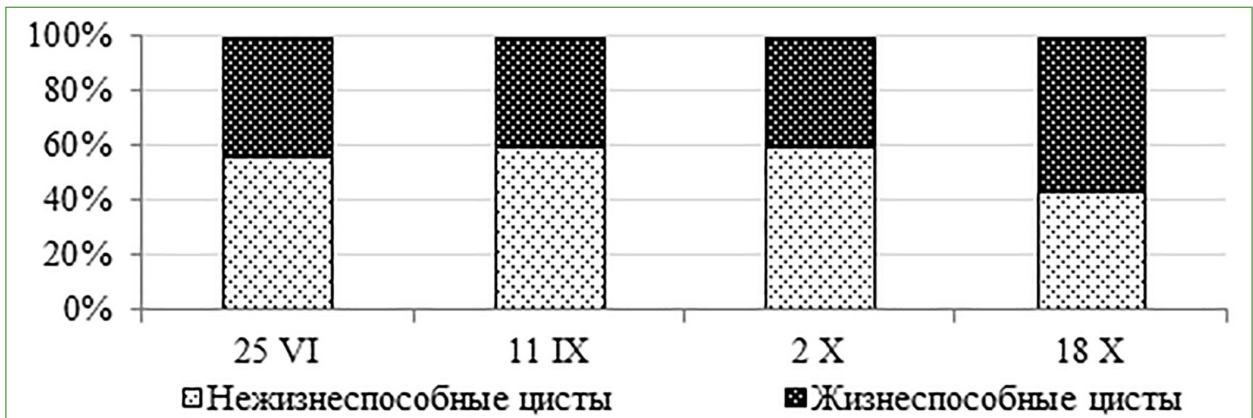


Рис. 8. Изменение жизнеспособности цист *Heterodera glycines* на протяжении сезона размножения

Fig. 8. Changes in the viability of *Heterodera glycines* cysts during the breeding season

**Соотношение обилия цист в почве и их наполненности.** Сопоставление продуктивности самок СЦН (число яиц/цисту) с их численностью (число цист/образец) показало, что при низкой численности (0–20 цист/образец) продуктивность самок варьирует наиболее сильно, с увеличением численности СЦН диапазон вариаций продуктивности самок сужается, все более ограничиваясь показателями средних и немного ниже средних значений (рис. 9). В литературе описаны примеры конкуренции у цистообразующих нематод при их высокой численности, которая приводит не только к сокращению численности личинок в почве, но и к снижению продуктивности самок (яиц/цисту) (Rao, Peachey 1965; Seinhorst 1967; 1983).

**Влияние засоренности полей на обилие СЦН.** Помимо сои, основного экономически значимого хозяина *H. glycines*, этой нематодой поражаются и другие культурные, сорные и дикорастущие растения, служащие ее резерватом в естественных условиях (Кириянова, Краль 1969; Riggs 1992; Creech et al. 2007; Зиновьева и др. 2012, 159–161). При обследовании полей на присутствие сеgetальной растительности, засоряющей посева сои (рис. 10), в 2018–2019 гг. были отмечены 29 видов растений, относящихся к семействам бобовые Fabaceae, губоцветные Lamiaceae, гвоздичные Caryophyllaceae, коммелиновые Commelinaceae и норичниковые Scrophulariaceae, являющихся возможными хозяевами этого широкого полифага.

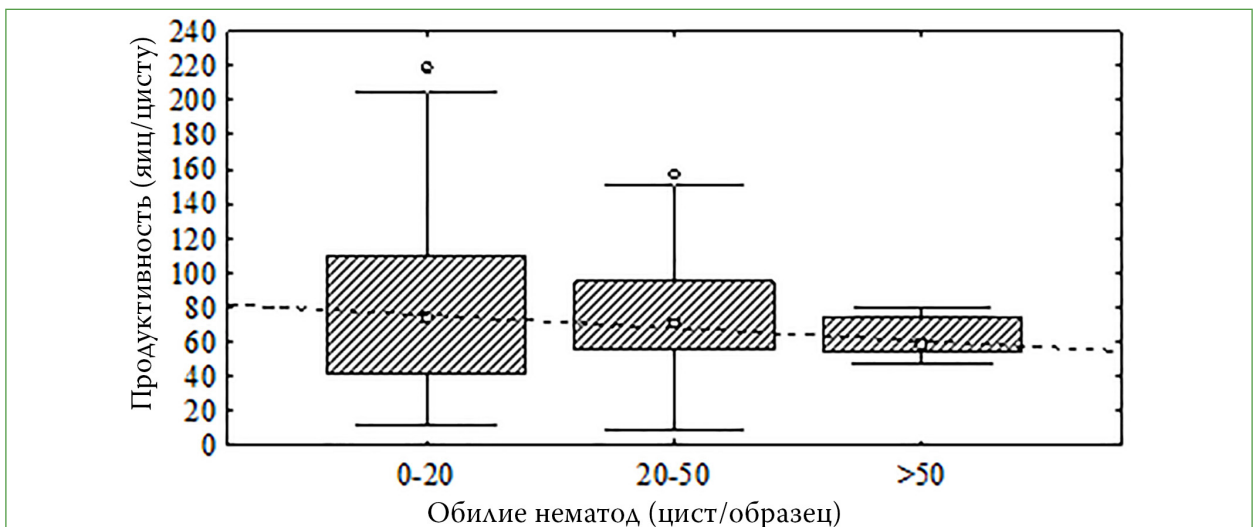
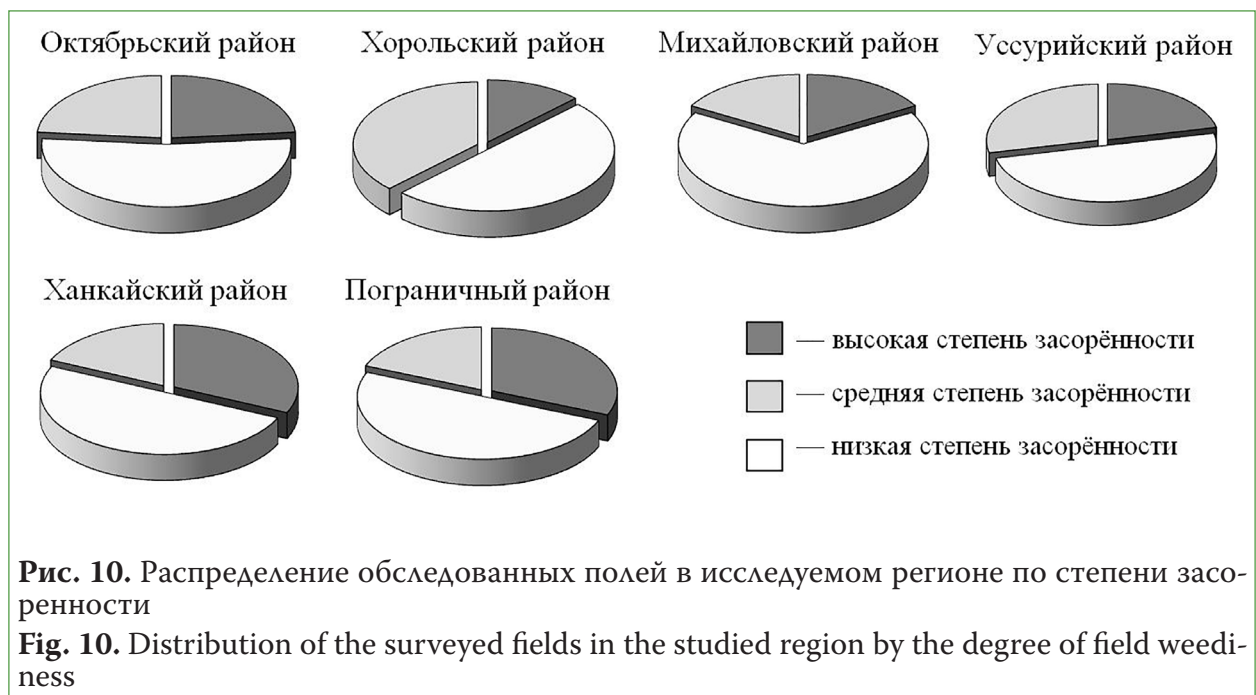


Рис. 9. Связь между численностью и продуктивностью самок *Heterodera glycines*

Fig. 9. Relationship between the number and productivity of *Heterodera glycines* females





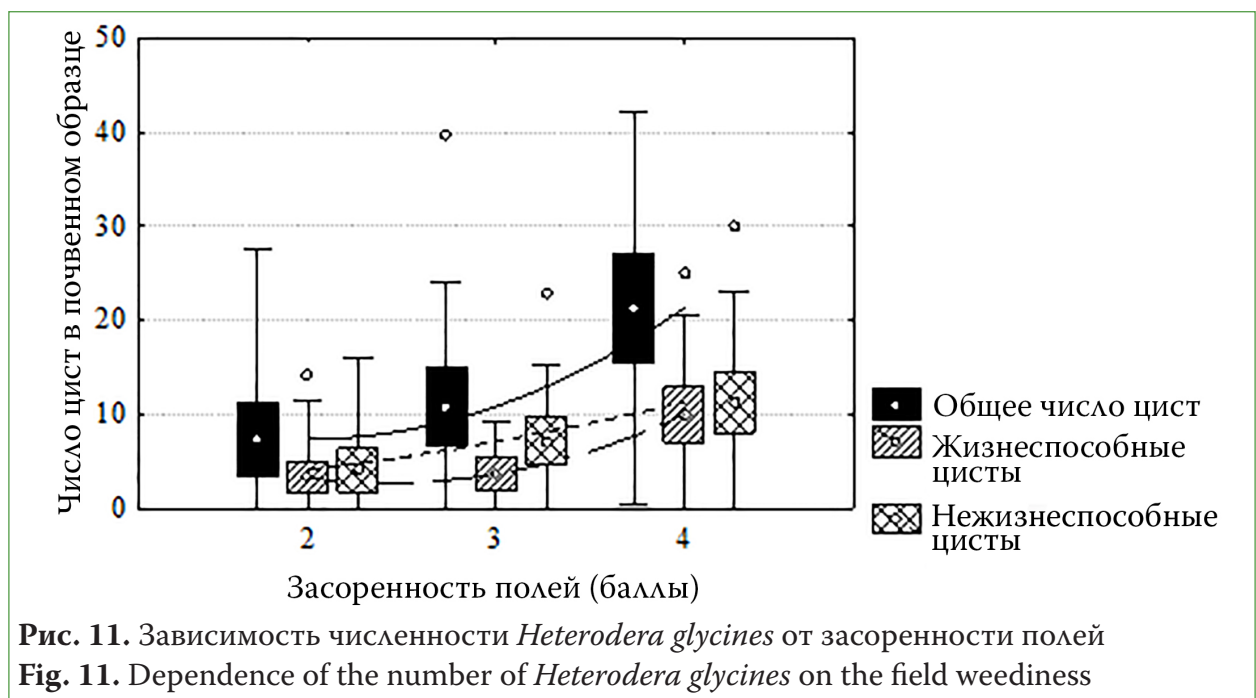
При сопоставлении засорённости посевов сои и случаев выявления на них *H. glycines* установлено присутствие СЦН на полях как с высокой и средней, так и с низкой степенью засорённости.

Увеличение засорённости полей сопровождалось ростом показателей численности СЦН как по общему числу цист/образец, так и по числу жизнеспособных и нежизнеспособных цист/образец (рис. 11). Различия численности *H. glycines* на слабо и сильно засорённых посевах сои статисти-

чески достоверны (тест Манна — Уитни:  $Z = 2,697$ ,  $p < 0,007$ ).

### Выводы

*H. glycines* принадлежит к числу наиболее опасных и экономически значимых патогенов сельскохозяйственных культур в мире. Важнейшей предпосылкой этому является высокий уровень адаптации этих нематод к корневому паразитизму, который обеспечивает им гарантированные условия питания и защиты их потомства от



хищников в пределах цисты. Они хорошо адаптированы к условиям обитания и способны длительное время сохранять жизнеспособность (до 6–8 лет) без кормового растения.

За время проведенных в 2018–2019 гг. на территории Приморского края исследований цисты СЦН были обнаружены в 55,8% участков полей от числа обследованных, занятых соевой культурой. Присутствие жизнеспособных цист установлено в 41% случаев. Количество жизнеспособных цист в образцах чаще всего находилось в пределах 30–50% от их общего числа, при этом их средневзвешенная доля для общей выборки составила 41,2%.

Количество цист СЦН, выделенных из средних почвенных образцов, сильно варьировало как в пределах одного, так и между разными районами Приморского края; его вариации составили в среднем в 2018 г. — 2,6–60, в 2019 г. — 3,1–35 цист на 250 см<sup>3</sup> почвы. В наиболее аграрно освоенной части Приморского края, в его западных районах, были отмечены как больше всего зараженных участков полей, так и самая высокая степень зараженности, которая доходила до 34,6–40,2 цисты на средний почвенный образец. Сильная и средняя степень зараженности выявлена в 58,5% от общего числа зараженных экспериментальных мониторинговых участков полей.

Размеры цист *H. glycines*, собранных в Приморском крае в 2018–2019 гг., составили в среднем 618,9 × 429,3 мкм (n = 2120). Пропорции цист с увеличением их размеров сохранялись, отношение их длины (x) к ширине (y) описывалось уравнением  $y = 0,7167x - 14,359$  и составило в среднем 1,4. Анализ состава цист показал, что в условиях Приморского края они содержат 1–517, в среднем 73 яиц и личинок (n = 1518). Среднее число яиц в цистах находилось в линейной зависимости от размеров цист.

Результаты наших исследований показали, что на протяжении сезона размножения размер цист и число яиц в них закономерно изменяются. Предполагается

влияние гидрометеорологических условий и температурного режима на продуктивность самок *H. glycines*.

Установлено, что между цветом цист и их размером существует статистически достоверная корреляция. Чем мельче цисты, тем они светлее, увеличению размеров цист соответствует их потемнение. Изучение соотношения доли цист разных цветовых групп и его динамики позволило нам выявить характер смены поколений СЦН на протяжении сезона. Установлено, что в условиях Приморского края полноценное развитие успевают пройти лишь нематоды основной волны первого поколения, нематоды второго поколения к концу вегетативного сезона остаются недозревшими и содержат малое число яиц. При этом, по нашим данным, на долю цист первого поколения приходится 64,4% их общего числа, на долю второго — 35,6%.

Показано, что наряду с изменением размера, цвета и числа яиц в цистах СЦН на протяжении сезона размножения происходит закономерное изменение их содержания. К концу вегетативного сезона доля жизнеспособных цист в почве возрастает: с 40–44% в июле–сентябре до 57% в конце октября.

Наблюдения на модельных пробных площадях показали, что к концу вегетационного сезона сои число цист в почве возрастает на 40–70%.

Сопоставление продуктивности самок СЦН (число яиц/цисту) с их численностью (число цист/образец) показало, что при численности 0–20 цист/образец продуктивность самок варьирует наиболее сильно, с увеличением численности СЦН диапазон вариаций продуктивности самок сужается, все более ограничиваясь показателями средних и немного ниже средних значений.

Увеличение засоренности полей сопровождалось ростом показателей численности СЦН как по общему числу цист/образец, так и по числу жизнеспособных и нежизнеспособных цист/образец. Различия численности *H. glycines* на слабо и сильно засоренных посевах сои статистически достоверны.

## Литература

- Бёттхер, И., Ветцель, Т., Древис, Ф. В. и др. (1987) *Методы определения болезней и вредителей сельскохозяйственных растений*. М.: Агропромиздат, 224 с.
- Волкова, Т. В. (2013) *Соевая нематода (Tylenchida: Heteroderidae: Heterodera glycines) в Приморском крае*. Владивосток: Дальнаука, 92 с.
- Единый перечень карантинных объектов Евразийского экономического союза, утверждённый Решением Совета Евразийской экономической комиссии от 30 ноября 2016 г. № 158. С изменениями и дополнениями от 8 августа 2019 г. (Решение Совета Евразийской экономической комиссии от 8 августа 2019 г. № 74). (2018) [Электронный ресурс]. URL: <https://new.vniikr.ru/edinyij-perechen-karantinnyix-obektov-evrazijskogo-ekonomicheskogo-soyuza> (дата обращения 26.09.2020).
- Зиновьева, С. В., Чижов, В. Н., Приданников, М. В. и др. (2012) *Фитопаразитические нематоды России*. М.: Товарищество научных изданий КМК, 385 с.
- Казаченко, И. П. (1993) *Цистообразующие нематоды Дальнего Востока и меры борьбы с ними*. Владивосток: Дальнаука, 77 с.
- Кирьянова, Е. С., Краль, Э. Л. (1969) *Паразитические нематоды растений и меры борьбы с ними: в 2 т. Т. 1. Л.*: Наука, с. 29–37.
- Кирьянова, Е. С., Краль, Э. Л. (1971) *Паразитические нематоды растений и меры борьбы с ними: в 2 т. Т. 2. Л.*: Наука, с. 185–396.
- Костюк, Н. А. (1984) Основные состояния организма у фитогельминтов. В кн.: Е. С. Турлыгина (ред.). *Таксономия и биология фитогельминтов*. М.: Наука, с. 71–108.
- Курдюкова, Е. А. (2019) Карантинный вредитель сои — соевая цистообразующая нематода *Heterodera glycines* в условиях Приморского края. *Бюллетень Ботанического сада-института ДВО РАН*, вып. 22, с. 56–62. <https://www.doi.org/10.17581/bbgi2207>
- Приказ Министрства сельского хозяйства РФ от 15 декабря 2014 г. № 501 «Об утверждении Перечня карантинных объектов». [Электронный ресурс]. URL: <https://minjust.consultant.ru/documents/12911> (дата обращения 04.08.2019).
- Сударикова, С. В., Худякова, Е. А. (2016) Опасный вредитель сои — соевая нематода *Heterodera glycines*. *Карантин растений. Наука и практика*, № 1 (15), с. 38–47.
- Худякова, Е. А., Сударикова, С. В., Бутова, К. Б., Артемьева, Т. В. (2015) *Методические рекомендации по выявлению и идентификации соевой нематоды Heterodera glycines Ichinohe*. М.: ВНИИКР, 64 с.
- Шестищёров, А. А., Савотиков, Ю. Ф. (1995) *Карантинные фитогельминтозы: в 2 кн. Кн. 1. М.*: Колос, 462 с.
- Banner, M. J., Schmitt, D. P. (1985) Population dynamics of *Heterodera glycines* life stages on soybean. *Journal of Nematology*, vol. 17, no. 2, pp. 153–157.
- Charles, J. S. K., Venkitesan, T. S. (1995) Biology of banana population of *Heterodera oryzicola* (Nematoda: Tylenchida). *Fundamental and Applied Nematology*, vol. 18, no. 5, pp. 493–496.
- Creech, J. E., Webb, J. S., Young, B. G. et al. (2007) Development of soybean cyst nematode on henbit (*Lamium amplexicaule*) and purple deadnettle (*Lamium purpureum*). *Weed Technology*, vol. 21, no. 4, pp. 1064–1070. <https://doi.org/10.1614/WT-07-079.1>
- EPPO Global Database. (2019) [Online]. Available at: <https://gd.eppo.int> (accessed 10.04.2019).
- Gaur, H. S., Beane, J., Perry, R. N. (1995) Hatching of four successive generations of *Heterodera sorghi* in relation to the age of sorghum *Sorghum vulgare*. *Fundamental and Applied Nematology*, vol. 18, no. 6, pp. 599–601.
- Hamblen, M. L., Slack, D. A. (1959) Factors influencing the emergence of larvae from cysts of *Heterodera glycines* Ichinohe. Cyst development, condition and variability. *Phytopathology*, vol. 49, no. 5, p. 317.
- Hill, N. S., Schmitt, D. P. (1989) Influence of temperature and soybean phenology on dormancy induction of *Heterodera glycines*. *Journal of Nematology*, vol. 21, no. 3, pp. 361–369.
- Hominick, W. M. (1986) Photoperiod and diapause in the potato cyst-nematode *Globodera rostochiensis*. *Nematologica*, vol. 32, no. 4, pp. 408–418. <https://doi.org/10.1163/187529286X00291>
- Ibrahim, S. K., Perry, R. N., Plowright, R. A., Rowe, J. (1993) Hatching behaviour of the rice cyst nematodes *Heterodera sacchari* and *H. oryzicola* in relation to age of host plant. *Fundamental and Applied Nematology*, vol. 16, no. 1, pp. 23–29.
- Ichinohe, M. (1988) Current research on the major nematode problems in Japan. *Journal of Nematology*, vol. 20, no. 2, pp. 184–190.
- Kakaire, S., Grove, I. G., Haydock, P. P. J. (2015) The number of generations of *Heterodera schachtii* completed on oilseed rape (*Brassica napus* L.) during the UK growing season. *Nematology*, vol. 17, no. 5, pp. 557–565. <https://www.doi.org/10.1163/15685411-00002889>



- Koenning, S. R., Barker, K. R. (1995) Soybean photosynthesis and yield as influenced by *Heterodera glycines*, soil type and irrigation. *Journal of Nematology*, vol. 27, no. 1, pp. 51–62.
- Lamberti, F., Taylor, C. E. (eds.). (1986) *Cyst nematodes*. Boston: Springer Publ., 478 p. (Nato ASI Series (A: Life Sciences). Vol. 121). <https://doi.org/10.1007/978-1-4613-2251-1>
- Lauritis, J. A., Rebois, R. V., Graney, L. S. (1983) Development of *Heterodera glycines* Ichinohe on soybean, *Glycine max* (L.) Merr., under gnotobiotic conditions. *Journal of Nematology*, vol. 15, no. 2, pp. 272–280.
- Mulvey, R. (1959) Susceptibilities of plants to the clover cyst nematode, *Heterodera trifolii*, and the period required to complete a life cycle. *Nematologica*, vol. 4, no. 2, pp. 132–135. <https://doi.org/10.1163/187529259X00093>
- Perry, R. N. (1986) Physiology of hatching. In: F. Lamberti, C. E. Taylor (eds.). *Cyst nematodes*. Boston: Springer Publ., pp. 119–131. (Nato ASI Series (A: Life Sciences). Vol. 121). [https://doi.org/10.1007/978-1-4613-2251-1\\_6](https://doi.org/10.1007/978-1-4613-2251-1_6)
- Perry, R. N., Gaur, H. S. (1996) Host plant influences on the hatching of cyst nematodes. *Fundamental and Applied Nematology*, vol. 19, no. 6, pp. 505–510.
- Rao, G. N., Peachey, J. E. (1965) The effect of adding larvae of potato cyst nematode to potatoes grown in pots. *Plant Pathology*, vol. 14, no. 1, pp. 15–18. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.1965.tb00611.x>
- Riggs, R. D. (1977) Worldwide distribution of soybean-cyst nematode and its economic importance. *Journal of Nematology*, vol. 9, no. 1, pp. 34–39.
- Riggs, R. D. (1992) Host range. In: D. P. Schmitt, J. A. Wrather, R. D. Riggs (eds.). *Biology and management of the soybean cyst nematode*. St. Paul, MN: American Phytopathological Society Publ., pp. 107–114.
- Riggs, R. D., Wrather, J. A., Mauromoustakos, A., Rakes, L. (2000) Planting date and soybean cultivar maturity group affect population dynamics of *Heterodera glycines*, and all affect yield of soybean. *Journal of Nematology*, vol. 32, no. 4, pp. 334–342.
- Salazar, A., Ritter, E. (1993) Effects of day length during cyst formation, storage time and temperature of cysts on the in vitro hatching of *Globodera rostochiensis* and *G. pallida*. *Fundamental and Applied Nematology*, vol. 16, no. 6, pp. 567–572.
- Seinhorst, J. W. (1967) The relationships between population increase and population density in plant parasitic nematodes. II. *Sedentary nematodes*. *Nematologica*, vol. 13, no. 1, p. 157–171. <https://doi.org/10.1163/187529267X01048>
- Seinhorst, J. W. (1983) Relation between population density of potato cyst nematodes and measured degrees of susceptibility (resistance) of resistant potato cultivars and between this density and cyst content in the new generation. *Nematologica*, vol. 30, no. 1, pp. 66–76. <https://doi.org/10.1163/187529284X00464>
- Singh, M., Sharma, S. B. (1996) Emergence of *Heterodera cajani* juveniles from cysts and egg sacs. *Indian Journal of Plant Protection*, vol. 24, no. 1-2, pp. 90–97.
- Skotland, C. B. (1957) Biological studies of the Soybean cyst nematode. *Phytopathology*, vol. 47, no. 10, pp. 623–625.
- Subbotin, S. A., Mundo-Ocampo, M., Baldwin, J. G. (2010) Systematics of cyst nematodes (Nematoda: Heteroderinae). In: D. J. Hunt, R. N. Perry (eds.). *Nematology Monographs and Perspectives. Vol. 8. Part B*. Leiden: Brill Publ., 450 p.
- Wang, J., Donald, P. A., Niblack, T. L. et al. (2000) Soybean cyst nematode reproduction in the north central United States. *Plant Disease*, vol. 84, no. 1, pp. 77–82. <https://www.doi.org/10.1094/PDIS.2000.84.1.77>
- Young, L. D., Heatherly, L. G. (1988) Soybean cyst nematode effect on soybean grown at controlled soil water potentials. *Crop Science*, vol. 28, no. 3, pp. 543–545. <https://doi.org/10.2135/cropsci1988.0011183X002800030024x>
- Yu, Q. (2011) Soybean cyst nematode (*Heterodera glycines* Ichinohe). In: H. El-Shemy (ed.). *Soybean Physiology and Biochemistry*. Rijeka: InTech, pp. 461–474. <https://www.doi.org/10.5772/17649>

## References

- Banner, M. J., Schmitt, D. P. (1985) Population dynamics of *Heterodera glycines* life stages on soybean. *Journal of Nematology*, vol. 17, no. 2, pp. 153–157. (In English)
- Böttcher, I., Wetzels, Th., Drews, F. W. et al. (1987) *Diagnose von Krankheiten und Beschädigungen an Kulturpflanzen*. Moscow: Agropromizdat Publ., 224 p. (In Russian)
- Charles, J. S. K., Venkitesan, T. S. (1995) Biology of banana population of *Heterodera oryzicola* (Nematoda: Tylenchina). *Fundamental and Applied Nematology*, vol. 18, no. 5, pp. 493–496. (In English)
- Creech, J. E., Webb, J. S., Young, B. G. et al. (2007) Development of soybean cyst nematode on henbit (*Lamium amplexicaule*) and purple deadnettle (*Lamium purpureum*). *Weed Technology*, vol. 21, no. 4, pp. 1064–1070. <https://doi.org/10.1614/WT-07-079.1> (In English)



- Edinyj perechen' karantinnykh ob'ektov Evrazijskogo ekonomicheskogo soyuza, utverzhdenyj Resheniem Soveta Evrazijskoj ekonomicheskoy komissii ot 30 noyabrya 2016 g. № 158. S izmeneniyami i dopolneniyami ot 8 avgusta 2019 g. (Reshenie Soveta Evrazijskoj ekonomicheskoy komissii ot 8 avgusta 2019 g. № 74) [Unified list of quarantine objects of Eurasian economic Union, approved by the Decision of Council of Eurasian economic commission of 30 November 2016 No. 158. With alterations and additions of 8 August 2019 (Decision of Council of Eurasian economic commission of 8 August 2019 No. 74)]. (2018) [Online]. Available at: <https://new.vniikr.ru/edinyj-perechen-karantinnyx-obektov-evrazijskogo-ekonomicheskogo-soyuza> (accessed 04.08.2019). (In Russian)
- EPPO Global Database. (2019) [Online]. Available at: <https://gd.eppo.int> (accessed 10.04.2019). (In English)
- Gaur, H. S., Beane, J., Perry, R. N. (1995) Hatching of four successive generations of *Heterodera sorghi* in relation to the age of sorghum *Sorghum vulgare*. *Fundamental and Applied Nematology*, vol. 18, no. 6, pp. 599–601. (In English)
- Hamblen, M. L., Slack, D. A. (1959) Factors influencing the emergence of larvae from cysts of *Heterodera glycines* Ichinohe. Cyst development, condition and variability. *Phytopathology*, vol. 49, no. 5, p. 317. (In English)
- Hill, N. S., Schmitt, D. P. (1989) Influence of temperature and soybean phenology on dormancy induction of *Heterodera glycines*. *Journal of Nematology*, vol. 21, no. 3, pp. 361–369. (In English)
- Hominick, W. M. (1986) Photoperiod and diapause in the potato cyst-nematode *Globodera rostochiensis*. *Nematologica*, vol. 32, no. 4, pp. 408–418. <https://doi.org/10.1163/187529286X00291> (In English)
- Ibrahim, S. K., Perry, R. N., Plowright, R. A., Rowe, J. (1993) Hatching behaviour of the rice cyst nematodes *Heterodera sacchari* and *H. oryzicola* in relation to age of host plant. *Fundamental and Applied Nematology*, vol. 16, no. 1, pp. 23–29. (In English)
- Ichinohe, M. (1988) Current research on the major nematode problems in Japan. *Journal of Nematology*, vol. 20, no. 2, pp. 184–190. (In English)
- Kakaire, S., Grove, I. G., Haydock, P. P. J. (2015) The number of generations of *Heterodera schachtii* completed on oilseed rape (*Brassica napus* L.) during the UK growing season. *Nematology*, vol. 17, no. 5, pp. 557–565. <https://www.doi.org/10.1163/15685411-00002889> (In English)
- Kazachenko, I. P. (1993) *Tsistoobrazuyushchie nematody Dal'nego Vostoka i meri bor'by s nimi* [Cyst nematodes of the Russian Far East and measures to control of them]. Vladivostok: Dal'nauka Publ., 77 p. (In Russian)
- Khudyakova, E. A., Sudarikova, S. V., Butova, K. B., Artemyeva, T. V. (2015) *Metodicheskiye rekomendatsii po vyyavleniyu i identifikatsii soevoy nematody Heterodera glycines Ichinohe* [Methodical recommendations for reveal of Soybean Cyst Nematode *Heterodera glycines* Ichinohe]. Moscow: VNIKR Publ., 64 p. (In Russian)
- Kiryanova, E. S., Kral', E. L. (1969) *Paraziticheskie nematody rastenij i mery bor'by s nimi* [Parasitic nematodes of the plants and measures to control them]: In 2 vols. Vol. 1. Leningrad: Nauka Publ., pp. 29–37. (In Russian)
- Kiryanova, E. S., Kral', E. L. (1971) *Paraziticheskie nematody rastenij i mery bor'by s nimi* [Parasitic nematodes of the plants and measures to control them]: In 2 vols. Vol. 2. Leningrad: Nauka Publ., pp. 185–396. (In Russian)
- Koenning, S. R., Barker, K. R. (1995) Soybean photosynthesis and yield as influenced by *Heterodera glycines*, soil type and irrigation. *Journal of Nematology*, vol. 27, no. 1, pp. 51–62. (In English)
- Kostyuk, N. A. (1984) Osnovnye sostoyaniya organizma u fitogel'mintov [Main organism's states at phytohelminths]. In: E. S. Turlygina (ed.). *Taksonomiya i biologiya fitogel'mintov* [Taxonomy and biology of phytohelminths]. Moscow: Nauka Publ., pp. 71–108. (In Russian)
- Kurdyukova, E. A. (2019) Karantinnyj vreditel' soi — soevaya tsistoobrazuyushchaya nematodea *Heterodera glycines* v usloviyakh Primorskogo kraya [The soybean quarantine pest — Soybean Cyst Nematode *Heterodera glycines* in Primorskiy Kray conditions]. *Byulleten' Botanicheskogo sada-instituta DVO RAN*, iss. 22, pp. 56–62. <https://www.doi.org/10.17581/bbgi2207> (In Russian)
- Lamberti, F., Taylor, C. E. (eds.). (1986) *Cyst nematodes*. Boston: Springer Publ., 478 p. (Nato ASI Series (A: Life Sciences). Vol. 121). <https://doi.org/10.1007/978-1-4613-2251-1> (In English)
- Lauritis, J. A., Rebois, R. V., Graney, L. S. (1983) Development of *Heterodera glycines* Ichinohe on soybean, *Glycine max* (L.) Merr., under gnotobiotic conditions. *Journal of Nematology*, vol. 15, no. 2, pp. 272–280. (In English)
- Mulvey, R. (1959) Susceptibilities of plants to the clover cyst nematode, *Heterodera trifolii*, and the period required to complete a life cycle. *Nematologica*, vol. 4, no. 2, pp. 132–135. <https://doi.org/10.1163/187529259X00093> (In English)
- Perry, R. N. (1986) Physiology of hatching. In: F. Lamberti, C. E. Taylor (eds.). *Cyst nematodes*. Boston: Springer Publ., pp. 119–131. (Nato ASI Series (A: Life Sciences). Vol. 121). [https://doi.org/10.1007/978-1-4613-2251-1\\_6](https://doi.org/10.1007/978-1-4613-2251-1_6) (In English)

- Perry, R. N., Gaur, H. S. (1996) Host plant influences on the hatching of cyst nematodes. *Fundamental and Applied Nematology*, vol. 19, no. 6, pp. 505–510. (In English)
- Prikaz Ministerstva sel'skogo khozyajstva RF ot 15 dekabrya 2014 g. № 501 "Ob utverzhdenii Perechnya karantinnykh ob'ektov" [Order of the Ministry of Agriculture of the Russian Federation 15 December 2014 No. 501 "On approval of the List of quarantine objects"]. [Online]. Available at: <https://minjust.consultant.ru/documents/12911> (accessed 04.08.2019). (In Russian)
- Rao, G. N., Peachey, J. E. (1965) The effect of adding larvae of potato cyst nematode to potatoes grown in pots. *Plant Pathology*, vol. 14, no. 1, pp. 15–18. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.1965.tb00611.x> (In English)
- Riggs, R. D. (1977) Worldwide distribution of soybean-cyst nematode and its economic importance. *Journal of Nematology*, vol. 9, no. 1, pp. 34–39. (In English)
- Riggs, R. D. (1992) Host range. In: D. P. Schmitt, J. A. Wrather, R. D. Riggs (eds.). *Biology and management of the soybean cyst nematode*. St. Paul, MN: American Phytopathological Society Publ., pp. 107–114. (In English)
- Riggs, R. D., Wrather, J. A., Mauromoustakos, A., Rakes, L. (2000) Planting date and soybean cultivar maturity group affect population dynamics of *Heterodera glycines*, and all affect yield of soybean. *Journal of Nematology*, vol. 32, no. 4, pp. 334–342. (In English)
- Salazar, A., Ritter, E. (1993) Effects of day length during cyst formation, storage time and temperature of cysts on the in vitro hatching of *Globodera rostochiensis* and *G. pallida*. *Fundamental and Applied Nematology*, vol. 16, no. 6, pp. 567–572. (In English)
- Schestiperov, A. A., Savotikov, Yu. F. (1995) *Karantinnye fitogel'mintozy [Quarantine phytohelminthosis]: In 2 vols. Vol. 1*. Moscow: Kolos Publ., 462 p. (In Russian)
- Seinhorst, J. W. (1967) The relationships between population increase and population density in plant parasitic nematodes. II. *Sedentary nematodes*. *Nematologica*, vol. 13, no. 1, p. 157–171. <https://doi.org/10.1163/187529267X01048> (In English)
- Seinhorst, J. W. (1983) Relation between population density of potato cyst nematodes and measured degrees of susceptibility (resistance) of resistant potato cultivars and between this density and cyst content in the new generation. *Nematologica*, vol. 30, no. 1, pp. 66–76. <https://doi.org/10.1163/187529284X00464> (In English)
- Singh, M., Sharma, S. B. (1996) Emergence of *Heterodera cajani* juveniles from cysts and egg sacs. *Indian Journal of Plant Protection*, vol. 24, no. 1-2, pp. 90–97. (In Russian)
- Skotland, C. B. (1957) Biological studies of the Soybean cyst nematode. *Phytopathology*, vol. 47, no. 10, pp. 623–625. (In English)
- Subbotin, S. A., Mundo-Ocampo, M., Baldwin, J. G. (2010) Systematics of cyst nematodes (Nematoda: Heteroderinae). In: D. J. Hunt, R. N. Perry (eds.). *Nematology Monographs and Perspectives. Vol. 8. Part B*. Leiden: Brill Publ., 450 p. (In English)
- Sudarikova, S. V., Khudyakova, E. A. (2016) Opasnyj vreditel' soi — soevaya nematoda *Heterodera glycines* [Dangerous pest of soybeans — Soybean cyst nematode *Heterodera glycines*]. *Karantin rastenij. Nauka i praktika — Plant Health. Research and Practice*, no. 1 (15), pp. 38–47. (In Russian)
- Volkova, T. V. (2013) *Soevaya nematoda (Tylenchida: Heteroderidae: Heterodera glycines) v Primorskoy kraje [Soy-bean nematode (Tylenchida: Heteroderidae: Heterodera glycines) in Primorsky Region, Russia]*. Vladivostok: Dal'nauka Publ., 92 p. (In Russian)
- Wang, J., Donald, P. A., Niblack, T. L. et al. (2000) Soybean cyst nematode reproduction in the north central United States. *Plant Disease*, vol. 84, no. 1, pp. 77–82. <https://www.doi.org/10.1094/PDIS.2000.84.1.77> (In English)
- Young, L. D., Heatherly, L. G. (1988) Soybean cyst nematode effect on soybean grown at controlled soil water potentials. *Crop Science*, vol. 28, no. 3, pp. 543–545. <https://doi.org/10.2135/cropsci1988.0011183X002800030024x> (In English)
- Yu, Q. (2011) Soybean cyst nematode (*Heterodera glycines* Ichinohe). In: H. El-Shemy (ed.). *Soybean Physiology and Biochemistry*. Rijeka: InTech, pp. 461–474. <https://www.doi.org/10.5772/17649> (In English)
- Zinovyeva, S. V., Chizhov, V. N., Pridannikov, M. V. et al. (2012) *Fitoparaziticheskiye nematody Rossii [Plant parasitic nematodes of Russia]*. Moscow: KMK Scientific Press, 385 p. (In Russian)

**Для цитирования:** Курдюкова, Е. А., Курдюков, А. Б. (2021) Репродуктивный потенциал карантинного вредителя сои — соевой нематоды *Heterodera glycines* в условиях Приморского края. *Амурский зоологический журнал*, т. XIII, № 1, с. 36–53. <https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2021-13-1-36-53>

**Получена** 28 сентября 2020; прошла рецензирование 29 декабря 2020; принята 25 января 2021.

**For citation:** Kurdyukova, E. A., Kurdyukov, A. B. (2021) Reproductive potential of Soybean Cyst Nematode *Heterodera glycines* — quarantine pest of soybean — in Primorsky Region conditions. *Amurian Zoological Journal*, vol. XIII, no. 1, pp. 36–53. <https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2021-13-1-36-53>

**Received** 28 September 2020; reviewed 29 December 2020; accepted 25 January 2021.