

УДК 595.7; 591.69-57; 632.651

## КРАТКИЙ ОБЗОР АССОЦИАЦИЙ КСИЛОБИОНТНЫХ НЕМАТОД С ЖУКАМИ-КОРОЕДАМИ (COLEOPTERA, CURCULIONIDAE: SCOLYTINAE)

© 2019 г. К. С. Полянина,<sup>1\*</sup> М. Ю. Мандельштам,<sup>2\*\*</sup> А. Ю. Рысс<sup>1\*\*\*</sup>

<sup>1</sup> Зоологический институт РАН

Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034 Россия

\*e-mail: Kristina.Polyanina@zin.ru; \*\*\*e-mail: nema@zin.ru

<sup>2</sup> Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет

Институтский пер., 5, С.-Петербург, 194021 Россия

\*\*e-mail: michail@mml13666.spb.edu

Поступила в редакцию 29.12.2018 г.

После доработки 06.03.2019 г.

Принята к публикации 6.03.2019 г.

Нематоды способны вызывать вилт как хвойных, так и лиственных пород деревьев. Переносчиками нематод выступают жуки-усачи (Coleoptera: Cerambycidae) и короеды (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae), транспортируя инвазионные личиночные стадии нематод во время дополнительного питания или яйцекладки на растениях-хозяевах. Существует множество сводок по нематодам, связанным с короедами на хвойных, при этом нематодам лиственных пород деревьев внимания уделено недостаточно. В развитии голландской болезни ильмовых и суховершинности ясеня определяющая роль принадлежит грибным патогенам, переносчиками которых являются короеды, переносящие не только грибы, но и нематод, заключенных в нематангии под надкрыльями, а также в трахеях и мальпигиевых сосудах. Помимо фитопатогенных нематод с короедами связаны транспортируемые ими микотрофные и бактериотрофные нематоды и собственно паразиты короедов. В данной публикации рассмотрены экологические группы нематод, связанные с короедами. Обобщены сведения о нематодах хвойных деревьев России и сопредельных стран и более широко, в пределах мировой фауны, рассмотрены нематоды лиственных пород, связанные с короедами.

*Ключевые слова:* ксилобионтные нематоды, короеды, паразито-хозяйинные отношения, вилт древесных растений, *Bursaphelenchus*.

DOI: 10.1134/S0367144519030031

Короеды – подсем. Scolytinae сем. Curculionidae (долгоносики), насчитывающее в мире около 6000 видов (Wood, Bright, 1992a, 1992b). Некоторые виды короедов способны поселяться на жизнеспособных деревьях и наносят существенный вред лесному хозяйству в регионах с умеренным климатом (Sauvard et al., 2010). Например, считается, что при голландской болезни язвов к гибели дерева приводит воздействие комплекса из трех организмов, включающего жука-короеда, фитопатогенную нематоду и грибной патоген из семейства офиостомовых, действующих как мутуалисты для пре-

одоления защитных сил растения (Ryss et al., 2015b). Короеды выступают в роли переносчиков с дерева на дерево целого комплекса нематод разной пищевой специализации, способствующих биоразложению древесины. Хорошо изучены взаимоотношения фитопатогенной нематоды *Bursaphelenchus xylophilus* (Steiner et Buhner, 1934) Nickle, 1970 и усачей рода *Monochamus* Megerle in Dejean, 1821, заражающих деревья сосны нематодой во время дополнительного питания или яйцекладки. Нематоды этого вида питаются на эпителиальных и паренхимных клетках обкладки смоляных каналов, что приводит к пожелтению хвои и отмиранию стволов и ветвей. Однако в последние десятилетия возрос интерес к нематодным вилтам лиственных деревьев (Kanzaki, Futai, 2005; Tomalak, Filipiak, 2011; Kanzaki et al., 2015, 2018; Gu et al., 2017, 2018; Tomalak et al., 2017). Древесные растения играют важную роль в озеленении городов и транспортных магистралей. Существует угроза гибели насаждений вяза и ясеня на территории Российской Федерации (Калько, 2009; Щербаква, Мандельштам, 2014; Musolin et al., 2017; Ryss, Polyaniina, 2017, 2018). Голландская болезнь вязов уничтожила примерно 90 % вязов в Санкт-Петербурге, а суховершинность ясеня стала причиной гибели насаждений в Московской и Воронежской областях России (Musolin et al., 2017), а также в Минской обл. Белоруссии. В патогенезе этих болезней участвуют нематоды, переносимые короедом.

В связи со значительным влиянием короедов на состояние лесонасаждений и парков возникла необходимость систематизировать многочисленные публикации по связанным с короедом нематодам. В дополнение к классическим сводкам (Fuchs, 1937; Rühm, 1956; Massey, 1971; Курашвили и др., 1980) накопились сообщения об отдельных находках связанных с короедом нематод, в которых обычно делаются попытки связать короедов и их ассоциантов с симптомами болезней лесонасаждений. Данные этих работ относятся к разным типам отношений короедов с нематодами – жуки могут быть как переносчиками, так и хозяевами нематод. Некоторые нематоды могут участвовать в патогенных ассоциациях, приводящих к вилту древесных растений. Виды некоторых родов нематод лишь участвуют в биоразложении мертвой древесины, но при этом наносят вред и самим короедом, паразитируя в их внутренних органах и снижая плодовитость и жировые запасы насекомого-хозяина. В связи с этим целью этого обзора стала систематизация типов отношений в ассоциациях «нематода–короед–дерево» для практических целей – диагностики и контроля вредителей древесных растений. Поскольку находок нематод, связанных с короедом, много, а объем обзора ограничен, мы уделили основное внимание сводкам для нематод хвойных деревьев России и сопредельных стран, а для нематод лиственных пород предпринята попытка создания сводки по мировой фауне. Наиболее полно разнообразие нематод рассмотрено на родовом уровне, в обзор включались выборки по 1–5 видов из рода. Список видов расширен лишь для рода *Bursaphelenchus*, несколько видов которого имеют фитокантинный статус. Это *B. xylophilus* (список А2 ЕОКЗР, Европейской и Средиземноморской организации по карантину и защите растений), входящий в комплекс возбудителей вилта сосны, *B. cocophilus* (возбудитель вилта кокосовой пальмы в Карибском регионе), *B. ulmophilus*, участник ассоциации патогенов DED (Dutch elm disease) – голландской болезни вяза (Ryss et al., 2015b), и *B. crenati*, возможный участник патогенной ассоциации, вызывающий в комплексе с неидентифицированными грибами вилт ясеня (Gu et al., 2017; Ryss, Polyaniina, 2017, 2018).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа представляет собой обзор публикаций по нематодам короедов. Используются лишь те публикации, в которых короеды определенно упомянуты как ассоцианты (переносчики или хозяева) нематод. В сводную таблицу внесены названия жуков и растений, взятые из публикаций, а также географические характеристики точек сбора. В расположении материала использована классификация типа Nematoda по: De Ley, Blaxter, 2002 с последующими дополнениями.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Список опубликованных находок с указанием видов переносчиков и растений для хвойных дан в табл. 1, для нематод листовых пород (мировая фауна) – в табл. 2. Упомянутые в публикациях взаимоотношения нематод с короедами обобщены в табл. 3. Эти отношения проанализированы на родовом уровне.

По способу использования насекомых нематод можно разделить на форезируемых ассоциантов (форонтов), использующих насекомых как переносчиков, и на паразитов насекомых. Форезия может быть факультативной, когда нематода вполне может обходиться без переносчика и существовать преимущественно как свободноживущая форма, или облигатной, когда нематода в своем цикле адаптирована к таксону переносчика и не может обходиться без переноса последним на новый пищевой объект. Перенос осуществляется между очагами разложения мертвой органики (древесины и коры), форезии подлежат бактериотрофы, микотрофы и хищники. При этом специфичность нематод по отношению к таксону растения заметно меньше, чем к переносчику, поскольку переносчика нематоды используют как живой организм, а растение в основном как мертвый субстрат. Специфичность нематод по отношению к грибам и бактериям, разлагающим древесину, плохо изучена, но также считается гораздо более широкой, чем специализация к переносчику. С короедами связаны преимущественно эндопаразитические нематоды, обитающие в них на стадии личинки или половозрелой особи. Нематоды – паразиты кишечника насекомых обитают в нем на всех стадиях развития, включая половозрелую. Среди паразитов гемоцеля можно выделить как специализированных нематод, паразитирующих на стадии личинки (*Bursaphelenchus* spp. и *Parasitaphelenchus* spp.), так и виды, достигающие половой зрелости в гемоцеле хозяев (нематоды семейств Sphaerulariidae и Allantonematidae). Личиночный паразитизм распространен среди червей, он встречается и в других таксонах, например, в отряде Mermithida, тип волосатиков Nematomorpha (Рысс, 2016; Campião et al., 2018).

### **Экологические группы ксилобионтных нематод, связанных с жуками-короедами**

#### 1. Свободноживущие нематоды – факультативные форонты

##### 1.1. Бактериотрофы.

Виды рода *Panagrolaimus* (сем. Panagrolaimidae).

##### 1.2. Микотрофы.

Виды рода *Laimaphelenchus* (сем. Aphelenchoididae).

##### 1.3. Хищники.

Виды рода *Micoletzkyia* (сем. Neodiplogastridae).

Таблица 1. Нематоды, обитающие в тканях хвойных видов деревьев в России и сопредельных странах (отряд Rhabditida)

Вид нематоды	Вид переносчика	Семейство и вид растения	Страна и регион	Источник
Сем. <b>ALLANTONEMATIDAE</b> <i>Contortylenchus sunicularii</i> (Fuchs, 1929) <i>C. tyrographi</i> (von Linstow, 1890) Rühm, 1956	<i>Hylastes ater</i> Paykull, 1800 <i>Ips tyrographus</i> Linnaeus, 1758	Pinaceae Pinaceae: <i>Picea orientalis</i> L.	Абхазия Грузия: Боржомское ущелье	Курашвили и др., 1980 Vučjanadze et al., 2015
<i>Neoparasitylenchus hylastis</i> (Wulker, 1923) <i>Sulphuretylenchus kleinei</i> Rühm, 1956	<i>Hylastes ater</i> Paykull, 1800 <i>Hylastes ater</i> Paykull, 1800	Pinaceae Pinaceae	Абхазия Абхазия	Курашвили и др., 1980 Курашвили и др., 1980
Сем. <b>ARHELENCHOIDIDAE</b> Подсем. ЕКТАРHELENSCHINAE <i>Cryptarhelenchus</i> sp.	<i>Pityogenes chalcographus</i> (Linnaeus, 1761)	Pinaceae: <i>Picea abies</i> L.	Россия: Нижегородская обл.	Рысс, Мокроусов, 2014, 2015; Ryss, Mokrousov, 2017; данные сборов А. Ю. Рысса и М. В. Мокроусова 2014–2016 гг. в коллекции ЗИН
<i>Cryptarhelenchus</i> spp.	<i>Ips acuminatus</i> (Gyllenhal, 1827)	Pinaceae: <i>Pinus sylvestris</i> L.	Россия: Нижегородская обл.	Рысс, Мокроусов, 2014, 2015; Ryss, Mokrousov, 2017; данные сборов А. Ю. Рысса и М. В. Мокроусова 2014–2016 гг. в коллекции ЗИН
Сем. <b>ARHELENCHOIDIDAE</b> Подсем. PARASITARHELENSCHINAE <i>Bursarhelenchus borealis</i> Korentchenko, 1980 <i>B. eppersi</i> Rühm, 1956	<i>Ips subelongatus</i> (Motschulsky, 1860) <i>Hylurgops palliatus</i> (Gyllenhal, 1813)	Pinaceae: <i>Larix dahurica</i> Turcz. ex Trautv. Pinaceae: <i>Picea orientalis</i> L. <i>Abies</i> sp., <i>Larix</i> sp., <i>Picea orientalis</i> L., <i>Pinus cedrus</i> L.	Россия: Магадан Грузия Грузия	Коренченко, 1980 Какулия, Маглакелдзе, 1973 Курашвили и др., 1980; Mikaia et al., 2010

<i>B. eidmanni</i> Rühm, 1956 (Goodey, 1960)	<i>Ips typographus</i> Linnaeus, 1758	<i>Abies</i> sp., <i>Larix</i> sp., <i>Picea orientalis</i> L., <i>Pinus cedrus</i> L., <i>P. sosnowskyi</i> Nakai	Грузия	Курашвили и др., 1980
<i>B. erosus</i> Kurashvili, Kakulia et Devdariani, 1980	<i>Orthotomicus erosus</i> (Wollaston, 1857)	<i>Abies</i> sp., <i>Picea orientalis</i> L., <i>Pinus sosnowskyi</i> Nakai	Грузия	Курашвили и др., 1980
<i>B. idius</i> Rühm, 1956	<i>Pityogenes chalcographus</i> (Linnaeus, 1761)	Pinaceae: <i>Pinus</i> sp.	Грузия	Курашвили и др., 1980
<i>B. paracorneolus</i> Braasch, 2000	<i>Ips typographus</i> Linnaeus, 1758	Pinaceae: <i>Picea abies</i> L., <i>P. sylvestris</i> L., <i>Larix sibirica</i> Ledeb.	Россия: Иркутская обл.	Braasch et al., 2001; Кулинич, Рысс, 2006
<i>B. piniperdae</i> Fuchs, 1937	<i>Tomiscus piniperda</i> (Linnaeus, 1758) (= <i>Blastophagus piniperda</i> (Linnaeus, 1758))	Pinaceae: <i>Picea orientalis</i> L.	Грузия	Курашвили и др., 1980
<i>B. sexdentati</i> Rühm, 1960	<i>Ips sexdentatus</i> (Börner, 1776)	Pinaceae: <i>Picea orientalis</i> L., <i>Pinus sosnowskyi</i> Nakai	Грузия	Курашвили и др., 1980
<i>B. typographi</i> (Kakulia, 1967) Ebsary, 1991	<i>Ips typographus</i> Linnaeus, 1758	Pinaceae: <i>Picea orientalis</i> L.	Грузия	Какулия, 1967
Сем. <b>NEODIPLOGASTRIDAE</b>				
<i>Micoletzkyia thalenhorsti</i> (Ruhm, 1956)	<i>Hylastes ater</i> Paykull, 1800	Pinaceae	Абхазия	Курашвили и др., 1980
Сем. <b>PANAGROLAIMIDAE</b>				
<i>Panagrolaimus dendroctoni</i> (Fuchs, 1932)	<i>Ips typographus</i> Linnaeus, 1758	Pinaceae: <i>Picea orientalis</i> L.	Грузия	Курашвили и др., 1980
Сем. <b>RHABDITIDAE</b>				
<i>Parasitorhabditis ater</i> (Fuchs, 1937)	<i>Hylastes ater</i> Paykull, 1800	Pinaceae	Абхазия	Курашвили и др., 1980

Таблица 2. Мировая фауна нематод, обитающих в тканях лиственных видов деревьев (отряд Rhabditida)

Вид нематоды	Вид переносчика	Семейство и вид растения	Страна и регион	Источник
Сем. ALLANTONEMATIDAE <i>Neoditylenchus petithi</i> (Fuchs, 1938) Meyl, 1961	<i>Hylesinus crenatus</i> (Fabricius, 1787)	Олеaceae: <i>Fraxinus</i> sp.	Грузия: Жинвали	Какулия, Девдариани, Маглакелидзе, 1977
<i>Neoparasitylenchus scolyti</i> (Oldham, 1930)	<i>Scolytus scolytus</i> Fabricius, 1775	Ulmaceae: <i>Ulmus foliaceae</i> Gilib.	Грузия: Жинвали	Какулия, Девдариани, Маглакелидзе, 1977
Сем. APHELENCHOIDIDAE Подсем. APHELENCHOIDINAE <i>Aphelenchoides</i> sp.	<i>Scolytus multistriatus</i> (Marsham, 1802)	Ulmaceae: <i>Ulmus glabra</i> Huds.	Россия: Санкт-Петербург	Ryss, Polyaniina, 2015a
<i>Laimaphelenchus deconincki</i> Elmgilgy et Geraert, 1972	<i>Scolytus multistriatus</i> (Marsham, 1802)	Ulmaceae: <i>Ulmus glabra</i> Huds.	Россия: Санкт-Петербург	Ryss, Polyaniina, 2015a
<i>Ruehmaphelenchus juliae</i> Kanzaki, Giblin-Davis, Gonzalez, Duncan et Carrillo, 2015	<i>Xylosandrus crassiuscultus</i> (Motschulsky, 1866)	Lauraceae: <i>Persea americana</i> Mill.	США: южная Флорида	Kanzaki et al., 2015
<i>Tylaphelenchus georginsis</i> Devdariani, 1970	<i>Taphrotychus villifrons</i> Dufour	Fagaceae: <i>Fagus</i> sp. Betulaceae: <i>Carpinus</i> sp.	Грузия	Девдариани, 1970
Подсем. ЕКТАPHELENCHINAE <i>Cryptaphelenchus bicoloris</i> Devdariani, 1971	<i>Taphrotychus bicolor</i> (Herbst, 1793)	Fagaceae: <i>Fagus orientalis</i> Lipsky, <i>Quercus petraea</i> subsp. <i>iberica</i> (Steven ex M. Bieb.) Krassiln. (= <i>Quercus iberica</i> Steven ex M. Bieb.)	Грузия: Жинвали	Какулия, Девдариани, Маглакелидзе, 1977
<i>Cryptaphelenchus</i> sp.	<i>Scolytus intricatus</i> (Ratzeburg, 1837)	Fagaceae: <i>Quercus robur</i> L.	Россия: Чувашия	Рысс, Мокроузов, 2014, 2015; Ryss, Mokrousov, 2017; данные сборов А. Ю. Рысса и М. В. Мокроусова 2014–2016 гг. в коллекции ЗИН

<i>Cryptorhelenchus</i> sp.	<i>Erioporus tiliae</i> (Panzer, 1793)	Malvaceae: <i>Tilia cordata</i> Mill.	Россия: Чувашия	Рысс, Мокроусов, 2014, 2015; Ryss, Mokrousov, 2017; данные сборов А. Ю. Рысса и М. В. Мокроусова 2014–2016 гг. в коллекции ЗИН
<i>Ektarhelenchus scolyti</i> Rühm, 1956	<i>Scolytus multistriatus</i> (Marsham, 1802)	Ulmaceae: <i>Ulmus</i> sp.	Грузия	Курашвили и др., 1980
Подсем. PARASITAPHHELENCHINAE	<i>Cryphalus</i> sp.	Fagaceae: <i>Castanopsis cuspidata</i> (Thumb.) Schotiky	Япония: Исигаки, Окинава	Kanzaki et al., 2007
<i>Bursaphelenchus clavicauda</i> Kan-zaki, Maehara et Masuya, 2007	<i>Hylesinus crenatus</i> (Fabricus, 1787)	Oleaceae: <i>Fraxinus excelsior</i> L.	Россия: Ленинград- ская и Воронежская области, Белорус- сия	Ryss, Polyulina, 2018; Полянина и др., 2018; Рысс и др., 2018
<i>B. crenati</i> Rühm, 1956 (Goodey, 1960)	<i>Scolytus intricatus</i> (Ratzeburg, 1837)	Ulmaceae: <i>Ulmus foliacea</i> Gilib.	Германия, Польша, Грузия	Gu et al., 2017; Rühm, 1956; Курашвили и др., 1980
<i>B. eremus</i> Rühm, 1956 (Goodey, 1960)		Fagaceae: <i>Quercus robur</i> L. <i>Q. ibérica</i> M. Bieb., <i>Q. pedunculata</i> Ehrh., <i>Q. sessiliflora</i> Salisb. <i>Quercus</i> spp.	Грузия	Курашвили и др., 1980, цит. по: Ryss et al., 2005; Mikaia et al., 2010
		Fagaceae: <i>Castanea vulgaris</i> Lam.	Италия	Marianelli et al., 2010
		Salicaceae: <i>Populus gracilis</i> Grossh.	Грузия	Курашвили и др., 1980
		Fagaceae: <i>Quercus cerris</i> L. <i>Q. robur</i> L.	Чешская Республика Грузия	Kubátová et al., 2000 Курашвили и др., 1980
			Италия: Тоскана	Marianelli et al., 2010
			Италия: Ломбардия, Пьемонт	Marianelli et al., 2010
			Россия: Ниже- городская обл.	Рысс, Мокроусов, 2014

Таблица 2 (продолжение)

Вид нематоды	Вид переносчика	Семейство и вид растения	Страна и регион	Источник
<i>B. eucarpus</i> Rühm, 1956 (Goodey, 1960)	<i>Scolytus mali</i> (Bechstein, 1805)	<i>Q. suber</i> L. <i>Q. cerris</i> L.	Италия: Тоскана Италия: Ломбардия, Тоскана	Marianelli et al., 2010 Carletti et al., 2007
	<i>Scolytus rugulosus</i> (Mueller, 1818) <i>Scolytus mali</i> (Bechstein, 1805)	Rosaceae: <i>Malus sylvestris</i> L., <i>Pyrus communis</i> L.	Германия	Rühm, 1956
	<i>Taphrogychnus bicolor</i> (Herbst, 1793)	<i>Malus domestica</i> Borkh., <i>Prunus</i> sp., <i>Sorbus</i> sp.	Грузия	Курашвили и др., 1980
<i>B. fagi</i> Tomalak et Filipiak, 2014		<i>Prunus padus</i> L., <i>Prunus domestica</i> L.	Польша	Gu et al., 2018
<i>B. fraudulenti</i> Rühm, 1956 (Goodey, 1960)	<i>Trypophloeus granulatus</i> (Ratzeburg, 1837) (переносчиком может служить также усач <i>Cerambyx scopolii</i> Füssli, 1775)	Fagaceae: <i>Fagus sylvatica</i> L. Salicaceae: <i>Populus nigra</i> L., <i>P. tremula</i> L. Fagaceae: <i>Quercus robur</i> L., <i>Quercus petraea</i> Matt.	Польша Германия	Tomalak, Filipiak, 2014 Rühm, 1956; Schauer-Blume, Sturhan, 1989
		<i>Quercus</i> sp. <i>Fagus sylvatica</i> L., <i>Quercus robur</i> L.	Германия Германия	Balder, 1987, 1989 Schauer-Blume, 1987
		Rosaceae: <i>Prunus avium</i> L.	Германия	Rühm, 1956; Schauer-Blume, Sturhan, 1989; Braasch et al., 1995



<i>B. idius</i> Rühm, 1956 (Goodey, 1960)	<i>Pityogenes chalcographus</i> (Linnaeus, 1761)	<i>Prunus cerasus</i> L.	Грузия	Какулия и др., 1980
<i>B. kiyoharai</i> Kanzaki, Maehara, Aikawa, Masuya et Giblin-Davis, 2011	<i>Xyleborus seriatus</i> Blandford, 1894	Betulaceae: <i>Alnus glutinosa</i> L., <i>Betula pendula</i> Roth, <i>B. pubescens</i> Ehrh., <i>Betula pendula</i> Roth	Германия	Schauer-Blume, Sturhan, 1989; Braasch et al., 1995
<i>B. maxbassiensis</i> (Massey, 1971) Baujard, 1989	<i>Hylesinus californicus</i> (Swaine, 1916)	Fagaceae: <i>Quercus ibetica</i> M. Bieb. Betulaceae: <i>Carpinus caucasica</i> Grossh.	Германия	Schauer-Blume, Sturhan, 1989
<i>B. parvispicularis</i> Kanzaki et Futai, 2005	Scolytinae	Juglandaceae: <i>Juglans</i> sp. Salicaceae: <i>Populus tremula</i> L.	Германия	Braasch et al., 1995
<i>B. ratzeburgii</i> Rühm, 1956 (Goodey, 1960)	<i>Scolytus ratzeburgii</i> Janson, 1856	Fagaceae: <i>Fagus srenata</i> Blume	Грузия	Курашвили и др., 1980
<i>B. scolyti</i> Massey, 1974	<i>Scolytus multistriatus</i> (Marsham, 1802)	Oleaceae: <i>Fraxinus pennsylvanica</i> Marsh.	Япония: Сираками	Kanzaki et al., 2011
<i>B. sexdentati</i> Rühm, 1960	<i>Ips sexdentatus</i> (Börner, 1776)	Fagaceae: <i>Quercus mongolica</i> Fisch., Ledeb.	США: Северная Дакота	Massey, 1971
<i>B. taphrorhychi</i> Tomalak, Malewskiki, Gu et Fa-Qiang, 2017	<i>Taphrorhynchus bicolor</i> (Herbst, 1793)	Betulaceae: <i>Betula pendula</i> Roth	Япония: Кнотто	Kanzaki, Futai, 2005
		<i>Betula</i> sp.	Германия	Rühm, 1956
		Ulmaceae: <i>Ulmus americana</i> L.	Грузия	Курашвили и др., 1980
		Ulmaceae: <i>Ulmus</i> sp.	США: Колорадо	Massey, 1974
		Fagaceae: <i>Fagus sylvatica</i> L.	Германия	Gruzmanova, Holusa, 2013
			Польша	Tomalak et al., 2017

Таблица 2 (продолжение)

Вид нематоды	Вид переносчика	Семейство и вид растения	Страна и регион	Источник
<i>B. tiliae</i> Tomalak et Malewski, 2014	<i>Ectorogus tiliae</i> (Panzer, 1793)	Malvaceae: <i>Tilia cordata</i> Mill.	Польша: Познань	Tomalak, Malewski, 2014
<i>B. tryphloei</i> Tomalak et Filipiak, 2011	<i>Tryphloeus asperatus</i> (Gyllenhal, 1813)	Salicaceae: <i>Populus tremula</i> L.	Польша	Tomalak, Filipiak, 2011
<i>B. ulmophilus</i> Ryss, Polyamina, Popovichev et Subbotin, 2017	<i>Scolytus scolytus</i> Fabricius, 1775, <i>Scolytus multistriatus</i> (Marsham, 1802)	Ulmaceae: <i>Ulmus glabra</i> Huds.	Россия: Санкт-Петербург, Ленинградская обл.	Ryss, Polyamina, 2015a, 2015b, 2017
<i>B. wekae</i> Kurashvili, Kakulia et Devdariani, 1980	<i>Tryphloeus</i> sp. (ошибочно определенный как <i>Tryphloeus dendron signatum</i> (Fabricius, 1792))	Fagaceae: <i>Fagus orientalis</i> Lipsky Betulaceae: <i>Carpinus caucasica</i> Grossh.	Грузия	Курашвили и др., 1980
<i>B. xerokarteris</i> Rühm, 1956 (Goodey, 1960)	<i>Scolytus multistriatus</i> (Marsham, 1802), <i>Scolytus scolytus</i> Fabricius, 1775	Ulmaceae: <i>Ulmus minor</i> Mill. (= <i>U. campestris</i> ), <i>Ulmus laevis</i> Pall. (= <i>U. pedunculata</i> Foug.)	Германия	Rühm, 1956
	<i>Scolytus scolytus</i> Fabricius, 1775	Ulmaceae: <i>Ulmus minor</i> Mill. (= <i>U. foliacea</i> )	Грузия	Какулия, Девдариани, 1975
	<i>Scolytus scolytus</i> Fabricius, 1775	Ulmaceae: <i>Ulmus</i> spp.	Грузия	Какулия, Девдариани, 1967
	<i>Scolytus scolytus</i> Fabricius, 1775	Ulmaceae: <i>Ulmus foliacea</i> Gilib., <i>Zelkova</i> sp. Betulaceae: <i>Carpinus caucasica</i> Grossh. Salicaceae: <i>Populus nigra</i> L. Juglandaceae: <i>Juglans</i> sp.	Грузия	Курашвили и др., 1980

<i>Scolytus multistriatus</i> (Marsham, 1802)	Ulmaceae: <i>Ulmus foliacea</i> Gilib., <i>Zelkova</i> sp. Betulaceae: <i>Carpinus caucasica</i> Grossh.	Грузия	Курашвили и др., 1980
<i>Devibursaphelenchus teratospicularis</i> Kakuliya et Devdariani, 1965	Salicaceae: <i>Populus nigra</i> L. Juglandaceae: <i>Juglans</i> sp.	Грузия	Курашвили и др., 1980; Какулия, Девдариани, 1965
<i>Parasitaphelenchus frontalis</i> Kanzaki, Ekino, Ide, Masuya et Degawa, 2018	Fagaceae: <i>Quercus ibetica</i> M. Vieb. Salicaceae: <i>Populus tremula</i> L. Juglandaceae: <i>Juglans</i> sp.	Япония: Канагава	Kanzaki et al., 2018
<i>P. gyeongbukensis</i> Kim et Robbins, 2008	Rosaceae: <i>Prunus persica</i> L.	Корея	Kim, Robbins, 2008
<i>P. oldhami</i> Rühm, 1956	Ulmaceae: <i>Ulmus</i> sp.	Грузия	Курашвили и др., 1980
Сем. CYLINDRO-CORPORIDAE			
<i>Rhabditolaimus ulmi</i> (Goodey, 1930) Susoy, Herrmann, 2012	Ulmaceae: <i>Ulmus foliacea</i> Gilib.	Грузия: Жинвали	Какулия, Девдариани, Маглакелидзе, 1977
Сем. PANAGROLAIMIDAE	Ulmaceae: <i>Ulmus glabra</i> Hudson, <i>U. leavis</i> Pallas	Россия: Санкт-Петербург	Рысе, Полянина, 2014–2018, неопубликованные данные
<i>Panagrolaimus scheucherae</i> Rühm, 1956	Ulmaceae: <i>Ulmus foliacea</i> Gilib. Salicaceae: <i>Populus tremula</i> L. Fagaceae: <i>Fagus orientalis</i> Lipsky Betulaceae: <i>Carpinus caucasica</i> Grossh.	Грузия: Жинвали	Какулия, Девдариани, Маглакелидзе, 1977

Таблица 2 (продолжение)

Вид нематоды	Вид переносчика	Семейство и вид растения	Страна и регион	Источник
Сем. <b>RHABDITIDAE</b> <i>Parasitorhabditis bicoloris</i> Devdariani et Maglakelidze, 1970	<i>Taphrogychus bicolor</i> (Herbst, 1793)	Fagaceae: <i>Fagus orientalis</i> Lipsky, <i>Quercus iberica</i> M. Bieb. Betulaceae: <i>Carpinus caucasica</i> Grossh., <i>Betula litwinowii</i> Doluch. Salicaceae: <i>Populus tremula</i> L.	Грузия: Жинвали	Какулия, Девдариани, Маглакелидзе, 1977
<i>P. malii</i> Devdariani et Kakulia, 1970	<i>Scolytus mali</i> (Beckstein, 1805)	Rosaceae: <i>Malus domestica</i> Borkh., <i>Prunus vachuschitii</i> Bregadze	Грузия: Жинвали	Какулия, Девдариани, Маглакелидзе, 1977
Сем. <b>SPHAERULARIIDAE</b> <i>Deladenus</i> sp.	<i>Scolytus intricatus</i> (Ratzeburg, 1837)	Fagaceae: <i>Quercus robur</i> L.	Белоруссия	Рысе, Сазонов (неопубликованные данные)
<i>Prothallonema</i> sp. (Devdariani, 1973) ("Stictylus bicoloris")*	<i>Taphrogychus bicolor</i> (Herbst, 1793)	Fagaceae: <i>Fagus</i> sp.	Грузия: Жинвали	Какулия, Девдариани, Маглакелидзе, 1977
<i>P. pseudoobtusum</i> (Rühm, 1956) Siddiqi, 1986 ( <i>Stictylus pseudobusius</i> Rühm, 1956)	<i>Scolytus mali</i> (Beckstein, 1805)	Rosaceae: <i>Malus domestica</i> Borkh.	Грузия: Жинвали	Какулия, Девдариани, Маглакелидзе, 1977
Сем. <b>SYCHNOTYLENCHIDAE</b> <i>Sychnotylenchus intricatit</i> Rühm, 1956	<i>Scolytus mali</i> (Beckstein, 1805), <i>Scolytus intricatus</i> (Ratzeburg, 1837)	Fagaceae: <i>Quercus iberica</i> M. Bieb., <i>Fagus orientalis</i> Lipsky Salicaceae: <i>Populus tremula</i> L. Betulaceae: <i>Betula litwinowii</i> Doluch.	Грузия: Жинвали	Какулия, Девдариани, Маглакелидзе, 1977
<i>S. ulmi</i> Rühm, 1956	<i>Scolytus scolytus</i> Fabricius, 1775	Ulmaceae: <i>Ulmus foliacea</i> Gilib.	Грузия: Жинвали	Какулия, Девдариани, Маглакелидзе, 1977

Примечание. \* Описание *Stictylus bicoloris* не было опубликовано. Название *Stictylus* Thome, 1941 сведено в синонимы к *Prothallonema* Christie, 1938 (Ebsary, 1991), поэтому находка Ц. Г. Девдариани «*Stictylus bicoloris*» процитирована здесь по: Какулия, Девдариани, Маглакелидзе, 1977 как *Prothallonema* sp.

**Таблица 3.** Нематоды короедов и типы их ассоциаций (отряд Rhabditida)

Семейство, подсемейство и вид нематоды	Тип ассоциации с жуком и вызываемые болезни (если есть)
<b>Сем. ALLANTONEMATIDAE</b>	
<i>Contortylenchus cunicularii</i>	Облигатные эндопаразиты, личиночные и половозрелые черви в гемоцеле жука
<i>C. typographi</i>	Облигатные эндопаразиты, личиночные и половозрелые черви в гемоцеле жука; рекомендован как агент биоконтроля <i>Ips typographus</i>
<i>Neoditylenchus petithi</i>	Эктофоронты, дауеры локализуются на поверхности тела жука, между сегментами и под элитами
<i>Neoparasitylenchus hylastis</i>	Облигатные эндопаразиты, паразитируют в гемоцеле жука, личинки покидают хозяина и развиваются в самок и самцов, копуляция в галереях жуков, оплодотворенная самка внедряется в личинку короеда
<i>N. scolyti</i>	Облигатные эндопаразиты, паразитируют в жировом теле и гемоцеле жука
<i>Sulphuretylenchus kleinei</i>	Облигатные эндопаразиты в гемоцеле тела жука; копуляция в ходах короедов, осемененные самки внедряются в хозяина; цикл развития за одно поколение
<b>Сем. APHELENCHOIDIDAE</b>	
Подсем. APHELENCHOIDINAE	
<i>Aphelenchoides</i> sp.	Форезия личинок под элитами жука-переносчика, в трахеях и в мальпигиевых сосудах; половозрелые особи – свободноживущие микотрофы
<i>Laimaphelenchus deconincki</i>	Личинки в дыхальцах метаторакса, взрослые питаются мхами и водорослями
<i>Ruehmaphelenchus juliae</i>	Форезируемые насекомым на стадии личинки, взрослые – свободноживущие хищники
<i>Tylaphelenchus georginsis</i>	Эктофоронты короедов на стадии дауера
Подсем. ЕКТАРПHELENCHINAE	
<i>Ektaphelenchus scolyti</i>	Форезия личинок под элитами, взрослые в заболони дерева
<i>Cryptaphelenchus</i> sp.	Форезия личинок и половозрелых особей под элитами, в трахеях и мальпигиевых сосудах, половозрелые особи в гниющей флоэме
<i>C. bicoloris</i>	Облигатные эндопаразиты, 3 стадии паразитируют в мальпигиевых сосудах
Подсем. PARASITAPHELENCHINAE	
<i>Bursaphelenchus borealis</i>	Дауеры - эктофоронты короедов
<i>B. clavicauda</i>	Форезируемые на стадии специализированной личинки (дауера) фито- и микотрофы
<i>B. crenati</i>	Возбудитель суховершинности ясеня в составе патогенного комплекса с халаровым грибом ( <i>Chalara fraxinea</i> )

**Таблица 3 (продолжение)**

Семейство, подсемейство и вид нематоды	Тип ассоциации с жуком и вызываемые болезни (если есть)
<i>Bursaphelenchus eggersi</i>	Дауеры - эктофоронты короедов
<i>B. eidmanni</i>	Дауеры - эктофоронты короедов
<i>B. eremus</i>	Дауеры - эктофоронты короедов
<i>B. erosus</i>	Дауеры - эктофоронты короедов
<i>B. eucarpus</i>	Дауеры - эктофоронты короедов
<i>B. fagi</i>	Дауеры - эктофоронты короедов
<i>B. fraudulentus</i>	Дауеры - эктофоронты короедов и усачей
<i>B. idius</i>	Дауеры - эктофоронты короедов
<i>B. kiyoharai</i>	Дауеры - эктофоронты короедов
<i>B. maxbassiensis</i>	Дауеры - эктофоронты короедов
<i>B. paracorneolus</i>	Дауеры - эктофоронты короедов
<i>B. parvispicularis</i>	Дауеры - эктофоронты короедов
<i>B. piniperdae</i>	Дауеры - эктофоронты короедов
<i>B. ratzeburgii</i>	Дауеры - эктофоронты короедов
<i>B. scolyti</i>	Дауеры - эктофоронты короедов
<i>B. sexdentati</i>	Дауеры - эктофоронты короедов
<i>B. taphrorychi</i>	Дауеры - эктофоронты короедов
<i>B. tiliae</i>	Дауеры - эктофоронты короедов
<i>B. trypphloei</i>	Дауеры - эктофоронты короедов
<i>B. typographi</i>	Дауеры - эктофоронты короедов
<i>B. ulmophilus</i>	Возможный возбудитель голландской болезни вяза Дауеры - эктофоронты короедов
<i>B. wekuuae</i>	Дауеры - эктофоронты короедов
<i>B. xerokarterus</i>	Дауеры - эктофоронты короедов
<i>Devibursaphelenchus teratospicularis</i>	Дауеры - эктофоронты короедов
Подсем. PARASITAPHELENCHINAE	
<i>Parasitaphelenchus frontalis</i>	Эндопаразиты в гемоцеле жука на стадии личинки, половозрелые особи – свободноживущие микотрофы в ходах жуков
<i>P. gyeongbukensis</i>	Эндопаразиты в полости тела жука на стадии личинки
<i>P. oldhami</i>	Эндопаразиты в полости тела жука на стадии личинки
Сем. CYLINDROCORPORIDAE	
<i>Rhabditolaimus ulmi</i>	Эктопаразит, локализуется на поверхности тела, под элитрами, между сегментами жука-хозяина
Сем. NEODIPLOGASTRIDAE	
<i>Micoletzkyia thalenhorsti</i>	Факультативный форонт жука, вероятно, хищник
Сем. PANAGROLAIMIDAE	
<i>Panagrolaimus dendroctoni</i>	Факультативный форонт жука, бактериотроф
<i>P. scheucherae</i>	Эктопаразит, локализуется между сегментами жука

**Таблица 3 (продолжение)**

Семейство, подсемейство и вид нематоды	Тип ассоциации с жуком и вызываемые болезни (если есть)
<b>Сем. RHABDITIDAE</b>	
<i>Parasitorhabditis ateri</i>	Эндопаразиты в пищеварительном тракте жука, снижают плодовитость жука
<i>P. bicoloris</i>	Облигатный эндопаразит, инвазионные личинки 2-й и 3-й стадий паразитируют в кишке жука-хозяина
<i>P. malii</i>	Облигатный эндопаразит, личинки в мальпигиевых сосудах и кишечнике
<b>Сем. SPHAERULARIIDAE</b>	
<i>Deladenus</i> sp.	Облигатные эндопаразиты, личинки и половозрелые черви в гемоцеле жука
<i>Prothallonema</i> sp. (= " <i>Stictylus bicoloris</i> ," nom. nudum)*	Половозрелые самки эндопаразиты в гемоцеле жука
<i>Prothallonema pseudoobtusum</i> (= <i>Stictylus pseudoobtusus</i> )	Половозрелые самки эндопаразиты в гемоцеле жука, личинки покидают хозяина через ректум; два поколения: энтомопаразитическое и микотрофное
<b>Сем. SYCHNOTYLENCHIDAE</b>	
<i>Sychnotylenchus intricati</i>	Эктопаразит, локализуется под элитрами
<i>S. ulmi</i>	Личинки 3-й стадии локализуются под элитрами

Примечание. \*см. Примечание к табл. 2.

## 2. Эктофоронты облигатные

Обычно микотрофы или фито-микотрофы (комбинированное питание) или хищники, форезируемые на специализированной личиночной стадии покоя (дауер-личинки). Форезия необходима этим нематодам для завершения цикла.

### 2.1. Эктофоронты: микотрофы и фито-микотрофы.

Все виды родов *Bursaphelenchus*, *Devibursaphelenchus*, *Cryptaphelenchus* (сем. Aphelenchoididae), а также некоторые виды рода *Aphelenchoides* (сем. Aphelenchoididae); хотя большинство видов этого рода не связано с жуками, они или исключительно мицелиоидные, или же комбинируют питание грибами с питанием за счет клеток паренхимы почек и листьев.

### 2.2. Эктофоронты-хищники.

Виды родов *Ektaphelenchus* и *Ruehmaphelenchus* (сем. Aphelenchoididae).

## 3. Эндопаразиты гемоцеля или кишечника

### 3. 1. Паразиты кишечника короедов.

Виды рода *Parasitorhabditis* (сем. Rhabditidae).

### 3.2. Паразиты гемоцеля.

#### 3.2.1. Паразиты гемоцеля на стадии личинки.

Виды рода *Parasitaphelenchus* (сем. Aphelenchoididae). Считается, что этот род произошел от общего предка с *Bursaphelenchus* (Hunt, 1993; Ryss et al., 2005; Рысс, 2009), и формирование его связано с проникновением дауер-личинки в гемоцель через естественные отверстия (отверстия трахей и мочеполовые протоки) или через тонкие покровы сосудов системы кровообращения в месте соединения элитр с грудью насекомого. На этих близких к груди внутренних поверхностях элитр сосредоточены нематонгии – плотные сухие скопления дауеров бурсафеленхов и криптафеленхов.

#### 3.2.2. Половозрелые паразиты гемоцеля.

Виды рода *Deladenus* и других родов сем. Sphaerulariidae, а также родов *Contortylenchus*, *Neoparasitylenchus* и *Sulphuretylenchus* сем. Allantonematidae.

## Перспективы практического использования нематод для контроля возбудителей вилта древесных пород

Именно переносчики нематод, жуки-короеды, выступают критичным звеном цикла развития фитопатогенных нематод, от которого зависят сохранение и распространение вида гельминта. Поэтому по отношению к ним в эволюции выработан комплекс адаптаций, обеспечивающих узкую специфичность форонтов и паразитов короедов. Однако нематоды – облигатные паразиты короедов, наоборот, сдерживают размножение короедов, подавляя развитие половых органов и мальпигиевых каналов. Они могут быть использованы для контроля короедов – переносчиков возбудителей болезней вилта древесных видов (патогенных грибов и нематод). Для этого необходимо разработать технологии массового культивирования нематод на искусственных микробиологических средах вне организмов насекомых, как это уже сделано для биологического контроля ос-рогохвостов рода *Sirex* (сем. Siricidae) в Австралии, Новой Зеландии, странах Южной Америки и в ЮАР, а также для контроля чешуекрылых (Bedding, 1981, 1984; Bedding, Iede, 2005).

### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 17-04-00360а). В работе использованы материалы фондовой коллекции Зоологического института РАН.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Девдариани Ц. Г. 1970. Новый вид нематоды *Tylaphelenchus georginsis* Devdariani nov. sp. (Nematoda: Aphelenchidae). Сообщения Академии наук Грузинской ССР **58** (3): 717–720.
- Какулия Г. А. 1967. Новый род нематод *Devibursaphelenchus* Kakulia gen. n. (Nematoda: Aphelenchoididae). Сообщения Академии наук Грузинской ССР **46** (2): 439–443.
- Какулия Г. А., Девдариани Т. Г. 1965. Новый вид нематоды *Bursaphelenchus teratospicularis* Kakulia et Devdariani, sp. nov. (Nematoda: Aphelenchoidea). Сообщения Академии наук Грузинской ССР **38**: 187–191.
- Какулия Г. А., Девдариани Т. Г. 1967. Нематофауна большого ильмового заболонника (*Scolytus scolytus* F.) в Восточной Грузии. Сообщения Академии наук Грузинской ССР **46** (2): 469–474.
- Какулия Г. А., Девдариани Ц. Г. 1975. Сравнительный анализ нематофауны короедов и усачей Восточной Грузии. В кн.: Материалы к фауне Грузии. Тбилиси: Мецниереба, вып. **5**, с. 39–46.



- Какулия Г. А., Девдариани Ц. Г., Маглакелидзе Л. К. 1977. Нематофауна короедов (Iridae) и усачей (Cerambycidae) в окрестностях Жинвали. Паразитологический сборник. Тбилиси: «Мецниѐреба», т. 4, с. 119–126.
- Какулия Г. А., Девдариани Т. Г., Маглакелидзе Л. К. 1980. Нематоды усачей (Cerambycidae) древесных пород Восточной Грузии. В кн.: 9-я Конференция Украинского паразитологического общества. Тезисы докладов, т. 2, с. 109–110.
- Какулия Г. А., Маглакелидзе А. К. 1973. Нематофауна малого елового лубоеда (*Hylurgops palliatus* Gyll.) в Грузии. Паразитология. Сборник Института зоологии АН ГССР, «Мецниѐреба» 3: 78–79.
- Калько Г. В. 2009. Офиостомовое увядание вязов в Санкт-Петербурге. Защита и карантин растений 3: 48–49.
- Коренченко Е. А. 1980. Новые виды нематод семейства Aphelenchoidea – паразитов ствольных вредителей лиственницы даурской. Зоологический журнал 59 (12): 1768–1780.
- Кулинич О. А., Рысс А. Ю. 2006. Древесные нематоды рода *Bursaphelenchus* на территории России. В кн.: С. В. Зиновьева, В. Н. Чижов (ред.). Прикладная нематология. М., Наука, с. 162–185.
- Курашвили Б. Е., Какулия Г. А., Девдариани Ц. Г. 1980. Паразитические нематоды короедов Грузии. Тбилиси: «Мецниѐреба», с. 1–172.
- Полянина К. С., Субботин С. А., Сазонов А. А., Звягинцев В. Б., Петров А. В., Мандельштам М. Ю., Рысс А. Ю. 2018. Нематофауна вилта ясеня *Fraxinus excelsior* L. и обнаружение ясеневого бурсафеленха *Bursaphelenchus crenati* Rühm (Nematoda: Aphelenchoidea) в России и Беларуси. В кн.: Д. Л. Мусолин, А. В. Селиховкин (ред.). X Чтения памяти О. А. Катаева. Дендробионтные беспозвоночные животные и грибы и их роль в лесных экосистемах. Т. 1. Насекомые и прочие беспозвоночные животные. СПб.: СПбГЛТУ, с. 84.
- Рысс А. Ю. 2009. Пути становления паразитизма у фитонематод отрядов Tylenchida и Aphelenchida. Труды Зоологического института РАН 313 (3): 257–272.
- Рысс А. Ю. 2016. Происхождение фитопаразитизма нематод и их коэволюция с хозяевами и переносчиками (на примере афеленхоидных нематод). Глава III. В кн.: К. В. Галактионов (ред.). Коэволюция паразитов и хозяев. Коллективная монография. Труды Зоологического института РАН, Приложение 4. СПб.: ЗИН, с. 127–159.
- Рысс А. Ю., Мокроусов М. В. 2014. Анализ климатических и биологических параметров для модели оценки риска распространения ствольных нематод *Bursaphelenchus* spp. и *Devibursaphelenchus teratospicularis* (Rhabditida: Aphelenchoidea). Паразитология 48 (6): 454–460.
- Рысс А. Ю., Полянина К. С., Скрыбина М. Д. 2018. Стволовые нематоды лиственных деревьев: цикл развития и специфичность к растениям-хозяевам. Труды Центра паразитологии 50: 216.
- Щербакова Л. Н., Мандельштам М. Ю. 2014. Вязы Санкт-Петербурга: после третьего звонка. В кн.: А. В. Селиховкин, Д. Л. Мусолин, Б. Г. Поповичев (ред.). VIII Чтения памяти О. А. Катаева. СПб.: СПбГЛТУ, с. 97–98.
- Balder H. 1987. Neuartiges Eichensterben in Berlin. Allgemeine Forst-Zeitschrift 42: 684–685.
- Balder H. 1989. Studies on a new type of dieback symptoms on oaks in the Berlin forest. Nachrichtenblatt des Deutschen Pflanzenschutzdienstes 41: 1–6.
- Bedding R. 1981. Low cost in vitro mass production of *Neoaplectana* and *Heterorhabditis* species (Nematoda) for field control of insect pests. Nematologica 27 (1): 109–114.
- Bedding R. 1984. Large scale production, storage and transport of the insect-parasitic nematodes *Neoaplectana* spp. and *Heterorhabditis* spp. Annals of Applied Biology 104: 117–120.
- Bedding R. A., Iede E. T. 2005. Application of *Beddingia siricidicola* for *Sirex* woodwasp control. In: P. S. Grewal, R.-U. Ehlers, D. I. Shapiro-Ilan (eds). Nematodes as Biocontrol Agents. Wallingford, UK: CAB International, pp. 385–399.
- Braasch H., Burgermeister W., Pastrik K. H. 1995. Differentiation of three *Bursaphelenchus* species by means of RAPD-PCR. Nachrichtenblatt des Deutschen Pflanzenschutzdienstes 47 (12): 310–314.
- Braasch H., Tomiczek Ch., Metge K., Hoyer U., Burgermeister W., Wulfert I., Schoënfeld U. 2001. Records of *Bursaphelenchus* spp. (Nematoda, Parasitaphelenchidae) in coniferous timber imported from the Asian part of Russia. Forest Pathology 31: 129–140.
- Burjanadze M., Lortkipanidze M., Supatashvili A., Kajaia G. 2015. Nematodes associated with bark beetle *Ips typographus* in Borjomi Gorge. Zoology 9: 163–167.
- Campião K. M., Dantas S. P., Tavares H. D., Martins J. K. V., Oda F. H. 2018. Dwarf vs giant: An unexpected interaction between a small treefrog and a large nematode. Food Webs 16: e00102.
- Carletti B., Ambrogioni L., Irdani T., Brandstetter M., Puleri F., Surico F., Pennacchio F., Roversi P. F. 2007. Morphometrics and molecular identification of some Italian populations of *Bursaphelenchus eremus* Rühm (Goodey) associated with *Quercus* spp. Redia 90: 3–21.
- Ebsary B. A. 1991. Catalog of the Order Tylenchida (Nematoda). Ottawa, Canada: Research Branch Agriculture, Publication 1869/B, 196 p.

- Fuchs A. G. 1937. Neue parasitische und halbparasitische Nematoden bei Borkenkäfern und einige andere Nematoden. I. Teil die Parasiten der Waldgartner *Myelophilus piniperda* L. und *minor* Hartig und die Genera *Rhabditis* Dujardin, 1845 und *Aphelenchus* Bastian, 1865. Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematik, Oekologie und Geographie der Tiere, Jena **70**: 291–380.
- Grucmanova S., Holusa J. 2013. Nematodes associated with bark beetles, with focus on the genus *Ips* (Coleoptera: Scolytinae) in Central Europe. Acta Zoologica Bulgarica **65** (4): 547–556.
- Gu J., Tomalak M., Braasch H., Fang Y. 2018. Redescription of *Bursaphelenchus eucarpus* Rühm, 1956 (Nematoda: Aphelenchoididae) associated with the apple bark beetle, *Scolytus mali* Bechstein, and the shothole borer, *S. rugulosus* Müller. Nematology **20** (9): 889–903.
- Gu J., Tomalak M., He J., Fang Y. 2017. *Bursaphelenchus crenati* Rühm, 1956 (Tylenchina: Aphelenchoididae), a nematode associated with the Greater ash bark beetle, *Hylesinus crenatus* Fabricius, in dying ash, *Fraxinus excelsior* L., in Europe. Nematology **19** (4): 413–426.
- Hunt D. J. 1993. Aphelenchida, Longidoridae and Trichodoridae: Their Systematics and Bionomics. Wallingford, Oxon, UK: CAB International, 352 p.
- Kanzaki N., Ekino T., Ide T., Masuya H., Degawa Y. 2018. Three new species of parasitaphelenchids, *Parasitaphelenchus frontalis* n. sp., *P. costati* n. sp. and *Bursaphelenchus hirsutae* n. sp. (Nematoda: Aphelenchoididae), isolated from bark beetles from Japan. Nematology **20** (10): 957–1005. DOI: 10.1163/15685411-00003189.
- Kanzaki N., Futai K. 2005. Description of *Bursaphelenchus parvispicularis* n. sp. (Nematoda: Parasitaphelenchidae) isolated from a dead oak tree, *Quercus mongolica* var. *grosseserrata*. Nematology **7** (5): 751–759.
- Kanzaki N., Giblin-Davis R., Gonzalez R., Duncan R., Carrillo D. 2015. Description of *Ruehmaphelenchus juliae* n. sp. (Tylenchina: Aphelenchoididae) isolated from an ambrosia beetle, *Xylosandrus crassiusculus* (Motschulsky), from South Florida. Nematology **17** (6): 639–653.
- Kanzaki N., Maehara N., Aikawa T., Masuya H., Giblin-Davis R. 2011. Description of *Bursaphelenchus kiyoharai* n. sp. (Tylenchina: Aphelenchoididae) with remarks on the taxonomic framework of the Parasitaphelenchinae Rühm, 1956 and Aphelenchoidinae Fuchs, 1937. Nematology **13** (7): 787–804.
- Kanzaki N., Maehara N., Masuya H. 2007. *Bursaphelenchus clavicauda* n. sp. (Nematoda: Parasitaphelenchidae) isolated from *Cryphalus* sp. emerged from a dead *Castanopsis cuspidata* (Thunb.) Schottky var. *sieboldii* (Makino) Nakai in Ishigaki Island, Okinawa, Japan. Nematology **9** (6): 759–769.
- Kim D. G., Robbins R. T. 2008. A new nematode species (Aphelenchida: Aphelenchoididae) associated with the bark beetle, *Scolytus seoulensis*, in Korea. Journal of Asia-Pacific Entomology **11** (1): 31–35.
- Kubátová A., Novotný D., Práil K., Mráček Z. 2000. The nematophagous hyphomycete *Esteya vermicola* found in the Czech Republic. Czech Mycology **52** (3): 227–235.
- Marianelli L., Marziali L., Carletti B., Pennacchio F., Cotroneo A., Roversi P. 2010. Associação *Scolytus intricatus* – *Bursaphelenchus eremus* em Carvalhos em Itália. Silva Lusitana **19**: 101–104.
- Massey C. L. 1974. Biology and taxonomy of nematode parasites and associates of bark beetles in the United States. United States Department of Agriculture, Washington; Agricultural Handbook **446**, pp. 1–233.
- Massey C. L. 1971. *Omemea maxbassiensis* n. gen., n. sp. (Nematoda: Aphelenchoididae) from galleries of the bark beetle *Lepersinus californicus* Sw. (Coleoptera: Scolytidae) in North Dakota. Journal of Nematology **3** (3): 289–291.
- Mikaia N., Devdariani T., Gninenko Y. 2010. Representatives of nematodes of the genus *Bursaphelenchus* (Aphelenchida, Parasitaphelenchidae) in Georgia. Bulletin of the Georgian National Academy of Sciences **4** (1): 146–151.
- Musolin D. L., Selikhovkin A. V., Shabunin D. A., Zviagintsev V. B., Baranchikov Y. N. 2017. Between ash dieback and emerald ash borer: Two Asian invaders in Russia and the future of ash in Europe. Baltic Forestry **23** (1): 316–333.
- Rühm W. 1956. Die Nematoden der Ipiden. Parasitologische Schriftenreihe **6**: 1–437.
- Ryss A. Y., Mokrousov M. V. 2015a. The analysis of climatic and biological parameters for the pest spread risk modeling of the wood nematode species *Bursaphelenchus* spp. and *Devibursaphelenchus teratospicularis* (Rhabditida: Aphelenchoidea). In: Abstracts of the Eleventh International Symposium of the Russian Society of Nematologists (Russia, Cheboksary, 6–11 July, 2015). Russian Journal of Nematology **23**: 167.
- Ryss A. Y., Mokrousov M. V. 2015b. The analysis of climatic and biological parameters for the pest spread risk modelling of the wood nematode species *Bursaphelenchus* spp. and *Devibursaphelenchus teratospicularis* (Rhabditida: Aphelenchoidea). In: International Nematological Symposium. Nematoda and Ecdysozoa. July 05–11. Cheboksary, Russia, Vol. **1**, p. 47.
- Ryss A. Y., Mokrousov M. V. 2017. Saproxylic nematodes of the Nizhny Novgorod region of Russia and parameters for risk modelling of forest wilt in conditions of the anthropogenic stress. In: V. A. Zryanin, A. Y. Ryss (eds). Abstracts of the 12th International Symposium of the Russian Society of Nematologists “Nematodes and other Ecdysozoa under the Growing Ecological Footprint on Ecosystems”. Nizhny Novgorod, Russia, July 31 – August 6, 2017. Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod (ISBN 978-5-91326-407-7), p. 88.

- Ryss A., Polyanina K. 2018. Characterization of juvenile stages of *Bursaphelenchus crenati* Rühm, 1956 (Nematoda: Aphelenchoidoidea). *Journal of Nematology* **50**: 459–472.
- Ryss A., Polyanina K. 2017. Diagnostics of the stages of post-embryonic development in *Bursaphelenchus ulmophilus* (Nematoda: Aphelenchoididae). *Паразитология* **51** (6): 466–480.
- Ryss A., Polyanina K. 2015a. Xylobiont nematodes parasitizing elm *Ulmus glabra* in parks of St. Petersburg, Russia. *Russian Journal of Nematology* **23** (2): 168.
- Ryss A., Polyanina K., Popovichev B., Subbotin S. 2015b. Description of *Bursaphelenchus ulmophilus* sp. n. (Nematoda: Parasitaphelenchinae) associated with Dutch elm disease of *Ulmus glabra* Huds. in the Russian North West. *Nematology* **6** (17): 685–703.
- Ryss A., Vieira P., Mota M., Kulinich O. 2005. A synopsis of the genus *Bursaphelenchus* Fuchs, 1937 (Aphelenchida: Parasitaphelenchidae) with key to species. *Nematology* **7** (3): 393–458.
- Sauvard D., Branco M., Lakatos F., Faccoli M., Kirkendall L. R. 2010. Chapter 8.2. Weevils and Bark Beetles (Coleoptera, Curculionioidea). In: A. Roques, M. Kenis, D. Lees, C. Lopez-Vaamonde, W. Rabitsch, J.-Y. Rasplus, D. B. Roy (eds). *Alien Terrestrial Arthropods of Europe*. Sofia; Moscow: Pensoft, pp. 219–266. [BioRisk 2010, **4** (1)].
- Schauer-Blume M. 1987. *Bursaphelenchus "mucronatus"* (Nematoda, Aphelenchoididae) an Laubbäumen in Deutschland. *Nachrichtenblatt des Deutschen Pflanzenschutzdienstes* **39** (10): 152–154.
- Schauer-Blume M., Sturhan D. 1989. Vorkommen von Kiefernematoden (*Bursaphelenchus* spp.) in der Bundesrepublik Deutschland? *Nachrichtenblatt des Deutschen Pflanzenschutzdienstes* **41** (8/9): 133–136.
- Tomalak M., Filipiak A. 2014. *Bursaphelenchus fagi* sp. n. (Nematoda: Parasitaphelenchidae), an insect pathogenic nematode in Malpighian tubules of the bark beetle, *Taphronychus bicolor* Herbst. (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) in European beech, *Fagus sylvatica* L. *Nematology* **16**: 591–606.
- Tomalak M., Filipiak A. 2011. *Bursaphelenchus trypophloei* sp. n. (Nematoda: Parasitaphelenchinae) – An associate of the bark beetle, *Trypophloeus asperatus* (Gyll.) (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae), in aspen, *Populus tremula* L. *Nematology* **13** (5): 619–636.
- Tomalak M., Malewski T. 2014. *Bursaphelenchus tiliae* sp. n. (Nematoda: Parasitaphelenchidae), a nematode associate of the bark beetle *Ernoporus tiliae* (Panz.) (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae), in small-leaved lime, *Tilia cordata* Mill. *Nematology* **16** (10): 1181–1196.
- Tomalak M., Malewski T., Gu J., Fa-Qiang Z., 2017. Description of *Bursaphelenchus taphrorychi* sp. n. (Nematoda: Parasitaphelenchidae), the second *Bursaphelenchus* species from larval galleries of the beech bark beetle, *Taphrorychus bicolor* (Herbst) (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae), in European beech, *Fagus sylvatica* L. *Nematology* **19** (10): 1217–1235.
- Wood S. L., Bright D. E. 1992a. A catalog of Scolytidae and Platypodidae (Coleoptera), Part 2: taxonomic index. *Great Basin Naturalist Memoirs* **13** (A): 1–833.
- Wood S. L., Bright D. E. 1992b. A catalog of Scolytidae and Platypodidae (Coleoptera), Part 2: taxonomic index. *Great Basin Naturalist Memoirs* **13** (B): 835–1553.

## BRIEF REVIEW OF THE ASSOCIATIONS OF XYLOBIONT NEMATODES WITH BARK BEETLES (COLEOPTERA, CURCULIONIDAE: SCOLYTINAE)

K. S. Polyanina, M. Yu. Mandelstam, A. Yu. Ryss

*Key words*: xylobiont nematodes, bark beetles, parasite-host relations, wilt diseases of woody plants, *Bursaphelenchus*.

### SUMMARY

Nematode pathogens are causative agents of wilt diseases of conifers and deciduous trees. The long-horn beetles (Coleoptera: Cerambycidae) and bark beetles (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) act as nematode vectors spreading invasive juvenile stages during their maturation feeding or during oviposition on plant hosts. There are numerous records of nematodes associated with bark beetles on conifers; however, only scarce attention was paid to the nematodes of deciduous trees. In the development of Dutch elm disease and Ash dieback the main role of fungal pathogens is proved, whose vectors are bark beetles; the latter carry not only fungi but also nematodes enclosed in nematangia under elytra, as well as in the tracheae and Malpighian canals. In addition to plant pathogenic nematodes, the bark beetles transmit mycophagous and bacterivorous nematodes and the parasites of the bark beetles themselves. The ecological groups of nematodes associated with the Scolytinae are reviewed; the records of nematode – bark beetle associations are listed for conifer plant hosts or Russia and neighbouring countries; and the world-wide list of these associations for deciduous plant hosts is given.