

УДК 635.21/.24:577.27:551.524

НАНОМАТЕРИАЛЫ В ЗАЩИТЕ РАСТЕНИЙ ОТ ПАРАЗИТИЧЕСКИХ НЕМАТОД

© 2023 г. С. В. Зиновьева¹, *, Ж. В. Удалова¹, О. С. Хасанова¹

¹Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия

*e-mail: zinovievas@mail.ru

Поступила в редакцию 27.01.2023 г.

После доработки 13.02.2023 г.

Принята к публикации 14.02.2023 г.

Проведен обзор современных данных о влиянии наночастиц (НЧ) на фитопаразитических нематод при исследовании *in vitro*, *in planta* и об их воздействии на инвазированные нематодами растения. Имеющиеся данные показали, что многие НЧ металлов, неметаллов, их оксидов и некоторых других сложных соединений обладают эффективным нематодицидным потенциалом. Согласно имеющимся данным, НЧ могут оказывать прямое токсическое действие на нематод, снижать зараженность растений при предварительной обработке семян или при опрыскивании, приводить к ингибированию размножения и развития паразита в корнях, а эффективность их действия может превосходить известные коммерческие нематодициды. Некоторые НЧ оказывают иммуностимулирующий эффект на растения. Приведены данные о механизмах действия НЧ на нематод. Важным механизмом токсичности НЧ может быть генерация активных форм кислорода (окислительный стресс). Воздействие НЧ увеличивает у нематод экспрессию целевых генов, участвующих в окислительном стрессе и в восстановлении повреждений ДНК. Небольшое число работ касается нанонематодицидов, нанокapsулы которых весьма эффективны для борьбы с эндопаразитическими нематодами.

Ключевые слова: фитопаразитические нематоды, галловые нематоды, наноматериалы, наночастицы, нанонематодициды, токсичность, окислительный стресс

DOI: 10.31857/S0042132423030110, **EDN:** OCXIUB

ВВЕДЕНИЕ

Активная антропогенная деятельность, изменение климата и не всегда эффективные методы ведения сельского хозяйства приводят к снижению продуктивности продовольственных культур во всем мире (Wing et al., 2021). Одна из основных причин снижения урожайности растений — действие факторов абиотического и биотического стресса (Oshunsanya et al., 2019). Глобальные потери урожая основных с/х культур из-за патогенов и вредителей могут достигать 30%, а предполагаемые затраты для мировой экономики из-за потерь производства продуктов питания исчисляются сотнями миллиардов долларов (Savary et al., 2019; IPCC Secretariat et al., 2021). Как правило, для борьбы с фитопатогенами широко используются химические пестициды, которые, несмотря на многие преимущества, дороги, оказывают пагубное воздействие на нецелевые организмы, стимулируют появление новых вредителей и развитие устойчивых патотипов (Elmer, White, 2018; Worrall et al., 2018). Более того, лишь десятая часть внесенных пестицидов достигает цели, остальное теряется, загрязняя почву и воду (Worrall et al.,

2018). Для решения этих проблем потребовались разработка и внедрение инновационных технологий. Свой вклад в преобразование современных методов ведения сельского хозяйства внесли нанотехнологии, гарантирующие продовольственную безопасность (Mittal et al., 2020; Hamid, Saleem, 2022; Wang L. et al., 2022). Разработаны наночастицы (НЧ) с желаемыми характеристиками: формой, размером пор и свойствами поверхности, чтобы их можно было использовать в качестве удобрений, защитных средств, а также в качестве носителей существующих пестицидов или других активных веществ для точной и целевой доставки.

В этом обзоре из огромного спектра задач в области защиты растений от фитопатогенов мы акцентировали внимание лишь на одной — применение НЧ с целью снижения вреда от фитопаразитических нематод. Ежегодный ущерб, причиняемый растительными нематодами, прогнозируемый по потерям урожая, оценивается (Singh et al., 2015) во всем мире в размере 12.3% (157 млрд долл.). Дополнительный ущерб может быть связан с потерей качества продукции, получаемой с инвазированных нематодами растений (Palomares-Rius et al., 2017).

КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ ФИТОПАРАЗИТИЧЕСКИХ НЕМАТОД

Известно более 4000 видов паразитических нематод, ассоциированных с растениями, которые значительно отличаются друг от друга как по морфологии и экологии, так и по уровню адаптации к паразитизму. Симптоматика болезней растений, вызванных этими паразитами, включает задержку роста, хлороз листьев, увядание. Действие паразитов на растения складывается из механического повреждения, химического воздействия и использования клеточного содержимого в качестве пищевых ресурсов. Все паразитические нематоды обладают специальным стилетом (копьем), который позволяет проникать в ткани растения и осуществлять процесс питания. Основные факторы воздействия нематод, изменяющие клеточную структуру и функции хозяина, — секреторные выделения пищеводных желез, поверхности кутикулы и амфид, среди которых присутствуют белки и другие биологически активные молекулы — эффекторы (Зиновьева, 2012). Исследования функциональной роли эффекторов выявили их значение во множестве процессов, происходящих в растениях при инвазии нематодами: в миграции по тканям растений, в создании и поддержании питающих структур, в защитном ответе (Naegeman et al., 2012; Rosso et al., 2012; Mitchum et al., 2013; Gheysen, Mitchum, 2019). К наиболее патогенным фитопаразитическим нематодам относят седентарных цистообразующих нематод (*Heterodera* spp. и *Globodera* spp.), галловых нематод (*Meloidogyne* spp.), а также ряд других. По критериям научной и экономической значимости среди 10 основных представителей этих паразитов галловым нематодам рода *Meloidogyne* отводят первое место (Jones et al., 2013). В процессе эволюции эти нематоды выработали узкоспециализированный и уникальный способ существования в корнях растений-хозяев. Личинки этих нематод внедряются в корни, мигрируют к проводящей системе и индуцируют образование специализированных областей питания, называемых гигантскими клетками, которые обеспечивают нематод питанием, необходимым для завершения жизненного цикла. Эти нематоды индуцируют образование галлов на корнях растений, влияют на рост и физиологические параметры хозяина, что приводит к снижению продуктивности растений, потерям урожая (до 60%), а иногда и к гибели растений. Огромные ежегодные экономические потери (до 80 млрд долл.) и широкий круг растений-хозяев, в числе которых практически все важнейшие с/х культуры (более 3000 видов растений различных семейств), обуславливает основное количество публикаций, посвященных борьбе с этими паразитами (Chitwood, 2003).

Борьба с ними осложняется высоким уровнем приспособленности к паразитированию в корнях растений, модифицированные клетки которых обеспечивают их питание и защиту от влияния внешних факторов, хищников и микроорганизмов в пределах корневого галла. Для снижения экономических потерь от этих паразитов используют комплекс мероприятий, включающий различные факторы воздействия: профилактические (севооборот), биологические (устойчивые сорта, хищные грибы, паразитические бактерии), химические (нематотициды), физические (пропаривание, соляризация, УФ-облучение почвы), которые направлены на управление популяцией нематод, уменьшая их количество до хозяйственно неощутимого уровня (Khan F. et al., 2021). НЧ с их огромным потенциалом целевого воздействия на растение и на поражающие его патогенные организмы могут считаться перспективной стратегией борьбы с нематодными болезнями с/х культур.

ОБЩИЕ СВЕДЕНИЯ О НАНОМАТЕРИАЛАХ, ИСПОЛЪЗУЕМЫХ ДЛЯ ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ ОТ ФИТОПАТОГЕНОВ

НЧ — это материалы размером от 1 до 100 нм, которые обладают уникальными химическими, физическими и биологическими свойствами, радикально отличающимися от свойств их молекулярных и объемных аналогов (Yang et al., 2008). Небольшой размер НЧ позволяет им проходить через биологические мембраны, накапливаться во внутренней среде, возможно, встраиваться в ДНК или белки и тем самым изменять их функции. Большая удельная поверхность НЧ повышает химический потенциал на межфазных границах и приводит к аномальному увеличению растворимости и реакционной способности. Во всем мире широко распространены разработка и применение нанотехнологий, у которых имеется множество неоспоримых преимуществ, но которые могут также создавать вероятные риски для здоровья человека и окружающей среды и социальные проблемы (Викторов, 2017). С учетом имеющихся на сегодня доказательств токсичности НЧ при работе с данными веществами рекомендовано соблюдать меры предосторожности, необходимые при работе с опасными материалами. Однако в настоящее время правила гигиены и охраны труда, определяющие безопасность работ, не включают нанотехнологический аспект (Глушкова и др., 2022).

Способы получения НЧ разнообразны и базируются на химических, биохимических и физических процессах (Jeevanandam et al., 2018). В последнее десятилетие в качестве альтернативы физико-химическим методам для биосинтеза НЧ используются экологически чистые технологии (Ingale, Chaudhari, 2013). В настоящее время реализован так называемый зеленый синтез НЧ раз-

личной морфологии из солей соответствующих металлов с использованием в качестве восстанавливающих агентов ряда биологических организмов: бактерий, водорослей, грибов, а также тканей и экстрактов высших растений, принадлежащих к различным таксономическим группам (Капранова, 2022). Этот способ получения НЧ перспективен для разработки препаратов с противомикробными и антиоксидантными свойствами, поскольку при зеленом синтезе создается соединение, в состав которого могут входить также вторичные метаболиты (гормоны, индолы, цитокинины, гиббереллины, брассиностероиды и другие биологически активные соединения), содержащиеся в используемом для синтеза НЧ организме (Chopra et al., 2022). Такие препараты широко востребованы в медицинских целях и в защите растений.

Данные о влиянии НЧ на растения неоднозначны, в ряде случаев противоречивы. Отмечается как положительный эффект от воздействия НЧ (стимуляция интенсивности дыхания, энергии прорастания и всхожести семян, увеличение ростовых характеристик, изменение биохимических показателей — уровней хлорофилла, углеводов и белков, содержания антиоксидантных ферментов), так и ингибирующее влияние на вышеперечисленные параметры (Tariq et al., 2021). В последние годы опубликовано несколько подробных обзоров, в которых проанализированы сведения о поглощении, перемещении и трансформации НЧ и различные аспекты взаимодействия их с растениями (Landa, 2021; Buriak et al., 2022; Rahman et al., 2022; Rani S. et al., 2022).

В настоящее время наноматериалы на основе НЧ активно используются для снижения стрессового влияния на растения, вызванного абиогенными и биогенными факторами (Tariq et al., 2021; Wang L. et al., 2022). Уникальные свойства наноматериалов оказались чрезвычайно востребованы во многих областях защиты растений от паразитических организмов (Elmer, White, 2018; Khan F. et al., 2021). Использование НЧ для защиты растений может происходить по двум различным механизмам: 1) НЧ сами обеспечивают защиту растений; 2) НЧ могут выступать в качестве носителей для существующих пестицидов или других активных веществ, а также в качестве носителей генетического материала для создания устойчивых к болезням культур (Викторов, 2017; Hamid, Saleem, 2022). НЧ как носители могут увеличивать срок хранения, растворимость пестицидов, снижать их токсичность, повышать активность и стабильность при действии неблагоприятных факторов окружающей среды (Hayles et al., 2017). Одним из наиболее перспективных направлений применения НЧ в области защиты с/х культур является наноинкапсулирование пестицидов в матрицах с контролируемым высвобождением (Hamid, Saleem,

2022). Кроме прямого воздействия на фитопатогены, механизм влияния НЧ может быть связан с активацией иммунного потенциала растительного организма (Kong et al., 2022).

Сложные и разнообразные механизмы действия НЧ затрудняют приспособляемость фитопатогенов к растению-хозяину и, следовательно, уменьшаются шансы на развитие резистентных штаммов возбудителя (Adisa et al., 2019). Имеется большое количество литературных данных об ингибирующем влиянии многих НЧ на основе металлов, неметаллов и их оксидов на фитопатогены и об эффектах, повышающих устойчивость с/х культур к болезням, вызванным бактериями, грибами, вирусами и нематодами (Elmer, White, 2018; Khan F. et al., 2021; Hamid, Saleem, 2022).

НАНОТЕХНОЛОГИИ ДЛЯ ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ ОТ ФИТОПАРАЗИТИЧЕСКИХ НЕМАТОД

10 лет назад появились первые работы о влиянии НЧ на фитопаразитических нематод. В лабораторных условиях было протестировано влияние НЧ серебра (НЧ Ag, 20 нм), оксида титана (НЧ TiO₂, 20 нм) и оксида кремния (НЧ SiO₂, 11–14 нм) (Ardakani, 2013). Последующие исследования действия НЧ на фитопаразитических нематод показали многообещающие результаты, указывающие на потенциальную возможность применения их в качестве альтернативы химическим нематодицидам. В табл. 1 представлен список НЧ, проявивших нематодицидные свойства при исследовании их действия *in vitro* и *in planta*. В работах, посвященных влиянию наноматериалов на нематод, использованы НЧ, полученные в результате физических, химических и биологических процессов. Основные данные собраны при изучении воздействия НЧ на галловых нематод рода *Meloidogyne*, паразитирующих на различных растениях.

Наночастицы серебра (Ag)

Наиболее обширная информация о нематодицидных свойствах НЧ касается НЧ Ag, биологическая активность которых обусловлена уникальными физиологическими и химическими свойствами (Abasi et al., 2022; Tariq et al., 2022).

В работе, проведенной группой исследователей (Cromwell et al., 2014), испытывалось действие НЧ Ag, полученных химическим методом, в качестве потенциального нематодицида против галловых нематод рода *Meloidogyne* на газонных травах. Обнаружено, что препарат НЧ Ag в концентрации от 30 до 150 мг/мл оказывает прямое воздействие на личинок J2 *M. incognita* в воде, 99% нематод теряют активность в течение 6 ч. Внесение этого препарата в почву, зараженную *Meloidogyne*

Таблица 1. Наночастицы с нематодицидными свойствами

Наночастицы (размер, нм)	Тестируемые нематоды	Тестируемые растения	Действие	Источник
Ag (20); TiO ₂ (20); SiO ₂ (11–14)	<i>M. incognita</i>	Томат	Потеря подвижности и повышение смертности личинок J2	Ardakani, 2013
Ag, химический синтез	<i>M. incognita</i>	Бермудская трава	Повышение продуктивности газонных трав, снижение зараженности	Cromwell et al., 2014
Ag, химический синтез	<i>M. incognita</i>	Томат	Инактивация J2. уменьшение количества J2, галлов на корнях	Taha, 2016
Ag, микроволновый метод (4–18)	<i>M. incognita</i>	Томат	Снижение количества галлов на корнях, яиц в оотеке, ингибирование развития, уменьшение численности личинок нематод в почве	Hassan et al., 2016
Ag, зеленый синтез (<i>Urtica urens</i>) (38–60)	<i>M. incognita</i>	Баклажан	Ингибирование вылупления личинок J2 из яиц, потеря подвижности	Nassar, 2016
Ag, зеленый синтез (водоросли <i>Ulva lactuca</i> и <i>Turbinaria turbinata</i>) (8–19)	<i>M. javanica</i>	Баклажан	Снижение численности популяции нематод (J2) в почве; улучшенные характеристики роста растений	Abdellatif et al., 2016
Ag, зеленый синтез (<i>Conyza dioscoridis</i> , <i>Melia azedarach</i> , <i>Moringa oleifera</i>) (30–100)	<i>M. incognita</i>	Баклажан	Ингибирование вылупления личинок из яиц и подвижности J2 <i>in vitro</i>	Abbassy et al., 2017
Ag, зеленый синтез (<i>Artemisia judaica</i>) (50–150)	<i>M. incognita</i>	Томат	Снижение вылупления личинок J2 из яиц, ингибирование развития нематод	Soliman et al., 2017
Ag (40–72); SiO ₂ (51–71); ZnO (62–83)	<i>M. incognita</i>	Томат	Снижение вылупления личинок из яиц, гибель J2; повышение активности ПО и ПФО в корнях инвазированных растений, увеличение количества общих фенолов	Khalil et al., 2018
Ag, зеленый синтез (корневище <i>Zingiber officinale</i>) (5–50)	<i>M. incognita</i>	Томат	Снижение количества галлов на корнях и яиц в оотеках нематод; увеличение показателей роста и развития растений	El-Deen, El-Deeb, 2018
Ag, зеленый синтез (экстракт коры <i>Ficus mucosa</i>) (2)	<i>M. incognita</i>	Арахис	Ингибирование популяции нематод; усиление вегетативного роста и увеличение массы плодов	Fabiyi, Olatunji, 2018
Ag, зеленый синтез (шляпочная бактерия <i>Nostoc</i> sp. PCC7524) (6.4–16)	<i>M. javanica</i>	Фасоль	Ингибирование подвижности и гибель личинок <i>in vitro</i> ; снижение зараженности растений, улучшение показателей роста и развития растений	Hamed et al., 2019

Таблица 1. Продолжение

Наночастицы (размер, нм)	Тестируемые нематоды	Тестируемые растения	Действие	Источник
Ag, зеленый синтез (экстракт латекса <i>Euphorbia tirucalli</i>) (20–30)	<i>M. incognita</i>	Томат	Потеря подвижности J2, ингибирование вылупления личинок из яиц; снижение зараженности при обработке корней	Kalaiselvi et al., 2019
Ag, зеленый синтез (хитозан) (2)	<i>M. incognita</i>	<i>In vitro</i>	Потеря подвижности и повышение смертности J2	Bernard et al., 2019
AgB, зеленый синтез (29.55)	<i>M. incognita</i>	Томат	Снижение количества личинок J2, яиц в оотеке; повышение устойчивости растения-хозяина	El-Batal et al., 2019
Ag	<i>H. schachtii</i>	Сахарная свекла	Ингибирование эмбриогенеза, повышенная смертность J2 <i>in vitro</i> ; снижение зараженности растений	Fadaei Tehrani, Fathi, 2020
Ag (микрокристаллическая целлюлоза) (15)	<i>M. incognita</i>	<i>In vitro</i>	Ингибирование вылупления J2, подвижности личинок	Fouda et al., 2020
Ag, зеленый синтез (отходы от переработки риса, кукурузы) (100)	<i>Heterodera sacchari</i>	Рис	Снижение популяции нематод в корнях и почве; улучшение вегетативного развития растений	Fabiyi et al., 2020
Ag, зеленый синтез (экстракт <i>Cladophora glomerata</i>) (7.42, 13.9, 17.5)	<i>M. javanica</i>	Томат	Сокращение популяции нематод; усиление роста растений, повышение их устойчивости к заражению нематодами	Ghareeb et al., 2020a
Ag, зеленый синтез (водоросли <i>Cladophora glomerata</i> и <i>U. fasciata</i>) (13.09, 10.51)	<i>M. incognita</i>	Томат	Ингибирование вылупления личинок, уменьшение количества J2 в почве; улучшение параметров роста и развития растений, возрастание экспрессии гена хитиназы в растениях	Ghareeb et al., 2020b
Ag, химический метод (20)	<i>M. graminicola</i>	Рис	Снижение числа корневых галлов	Baronia et al., 2020
Ag, зеленый синтез (<i>Malva sylvestris</i>) (47–55)	<i>M. javanica</i>	Баклажан	Ингибирование вылупления личинок из яиц, увеличение смертности J2 <i>in vitro</i> , снижение количества галлов, уменьшение плодовитости самок	Shekoochi et al., 2021
Ag, зеленый синтез	<i>M. javanica</i>	<i>In vitro</i>	Снижение процента вылупления личинок J2 из яиц, ингибирование личиночных стадий нематод	Fabiyi et al., 2021
Ag, зеленый синтез (экстракт листьев <i>Cucurbita comosa</i> (15), <i>Cycas circinalis</i> (35), <i>Crotalaria juncea</i> (30))	<i>M. incognita</i> <i>Pratylenchus penetrans</i> <i>Tylenchulus semipenetrans</i>	<i>In vitro</i>	Ингибирование вылупления личинок, подвижности J2, морфологические изменения яиц и личинок J2, повреждение ДНК у личинок	Shoaib et al., 2022

Таблица 1. Продолжение

Наночастицы (размер, нм)	Тестируемые нематоды	Тестируемые растения	Действие	Источник
Ag, биологический синтез (коллоидный хитозан) (50)	<i>P. penetrans</i> <i>T. semipenetrans</i>	<i>In vitro</i>	Ингибирование подвижности J2	Shoaib et al., 2022
Ag, зеленый синтез (<i>Colpomenia sinuosa</i> и <i>Corallina mediterranea</i>) (≤40)	<i>M. incognita</i>	Томат	Снижение количества галлов на корнях, яиц в оотеках; улучшение параметров роста и развития растений, повышение их иммунитета	Ghareeb et al., 2022
Ag, зеленый синтез (экстракт корня <i>Glycyrrhiza glabra</i>) (20)	<i>M. incognita</i>	<i>In vitro</i>	Прекращение эмбриогенеза, гибель личинок, повышение экспрессии генов окислительного стресса и восстановление поврежденных ДНК	Rani K. et al., 2022
Ag, зеленый синтез (плоды <i>Solanum nigrum</i>) (30)	<i>M. incognita</i>	<i>In vitro</i>	100%-ная смертность J2 при концентрации 2.5 мкг/мл	Thiruvengkataswamy et al., 2022
Ag, зеленый синтез (экстракт листьев <i>Cassia fistula</i>) (16)	<i>M. incognita</i>	Томат	Ингибирование вылупления яиц, увеличение смертности J2 и их деформация; повышение иммунного статуса растений	Danish et al., 2022
Cu, коммерческий продукт Bordóil Neo SC (AgroTerm, Hungary)	<i>Xiphinema index</i>	Виноград	Снижение численности, ингибирование развития нематод, высокая смертность	Daragó, 2014
Cu, химический метод (100)	<i>M. incognita</i>	<i>In vitro</i>	Ингибирование подвижности и гибель личинок; снижение зараженности растений при внесении препарата в почву	Mohamed et al., 2019
Cu (40) CuFe (40) CuFeO ₂ (36)	<i>Meloidogyne</i> spp.	Томат	Снижение зараженности растений, увеличение показателей роста и развития растений	Gkanatsiou et al., 2019
Cu, зеленый синтез (<i>Orobanchae aegyptiaca</i>) (≤50)	<i>M. incognita</i>	<i>In vitro</i>	Ингибирование вылупления личинок J2, повышенная смертность личинок	Akhter et al., 2020
CuO, биологический синтез	<i>M. incognita</i>	Вигна	Ингибирование вылупления и деформация J2 <i>in vitro</i> ; снижение зараженности, увеличение показателей роста и развития растений, улучшение физиологических характеристик	Tauseef et al., 2021a
CuO, зеленый синтез (<i>Jatropha curcas</i>) (5–15)	<i>M. incognita</i>	Нут (<i>Cicer arietinum</i>)	Ингибирование эмбриогенеза, повышенная смертность личинок, уменьшение числа личинок в почве; снижение зараженности растений, повышение показателей их роста и развития, увеличение количества хлорофилла и каротиноидов	Khan A. et al., 2022

Таблица 1. Продолжение

Наночастицы (размер, нм)	Тестируемые нематоды	Тестируемые растения	Действие	Источник
Cu@PEG (12) Cu-легированные ZnO@DEG (21)	<i>M. javanica</i>	Салат <i>Lactuca sativa</i>	Сокращение популяции нематод; повышение уровня фотосинтеза, антиоксидантной активности и содержания фенольных соединений в растениях	Tryfon et al., 2022
ZnO (коммерческий препарат) (62–83)	<i>M. incognita</i>	Томат	Ингибирование вылупления, смертность личинок J2 <i>in vitro</i> ; снижение зараженности растений	Khalil et al., 2018
ZnO (коммерческий препарат) (≤ 40)	<i>M. incognita</i>	Чечевица Свекла Морковь	Ингибирование вылупления, высокая смертность J2 <i>in vitro</i> , снижение репродуктивного потенциала нематод; снижение зараженности и улучшение роста растений	Siddiqui et al., 2018; Khan, Siddiqui, 2020, 2021b; Ahmad, Siddiqui, 2021
ZnO, зеленый синтез (экстракт <i>Ulva fasciata</i>)	<i>M. incognita</i>	Банан	Смертность J2 <i>in vitro</i> , ингибирование развития, снижение репродуктивного потенциала	El-Ansary et al., 2022
ZnO, биологический синтез (актинобактерии <i>Streptomyces plicatus</i>) (21.72)	<i>M. incognita</i>	<i>In vitro</i>	Смертность личинок J2, деформация кутикулы	Kalaba et al., 2021
Au, биологический синтез (<i>Bacillus licheniformis</i>) (20–45)	<i>M. incognita</i>	Томат	Ингибирование J2; усиление роста растений	Thakur et al., 2018
MgO, химический синтез (≤ 100)	<i>M. incognita</i>	Вигна	Снижение плодovitости нематод, уменьшение количества и размера галлов; усиленный рост растений, усиление фотосинтеза, повышение уровня белка в семенах, азота – в тканях растений	Tauseef et al., 2021b
MgO, биологический синтез (семена клубники) (100)	<i>M. incognita</i>	<i>In vitro</i>	Ингибирование вылупления, увеличение смертности J2, деформация кутикулы	Khan A.U. et al., 2022
Si, коммерческий продукт (Sigma-Aldrich, Deutschland) (5–15)	<i>M. incognita</i>	Свекла Баклажан	Ингибирование вылупления, гибель J2; стимулирование роста, усиление фотосинтеза, активация ферментов, связанных с защитой	Khan, Siddiqui, 2020; Khan M. et al., 2022
Si, коммерческий продукт (Sigma-Aldrich, Deutschland) (5–15)	<i>M. incognita</i>	Морковь	Ингибирование вылупления J2, снижение численности и плодovitости нематод в корнях	Ahmad, Siddiqui, 2021
Si, биологический синтез (<i>Fusarium oxysporum</i>) (45)	<i>M. incognita</i>	Баклажан	Ингибирование вылупления личинок, увеличение смертности J2	El-Ashry et al., 2022

Таблица 1. Окончание

Наночастицы (размер, нм)	Тестируемые нематоды	Тестируемые растения	Действие	Источник
Si, лазерная абляция (65.3)	<i>M. incognita</i>	Томат	Снижение размеров, плодовитости нематод; снижение зараженности растений, возрастание уровня фотосинтетических пигментов, биогенных элементов, антиоксидантных ферментов	Udalova et al., 2020; Udalova, Zinovieva, 2022
TiO ₂ , коммерческий продукт (Sigma-Aldrich, Deutschland) (≤150)	<i>M. incognita</i>	Свекла Баклажан Морковь	Ингибирование вылупления, гибель J2; стимулирование роста, усиление фотосинтеза, активация ферментов, связанных с защитой	Ahamad, Siddiqui, 2021; Khan, Siddiqui, 2021a; Khan M. et al., 2022
Se, лазерная абляция (70)	<i>M. incognita</i>	Томат	Ингибирование развития и плодовитости нематод; снижение зараженности, стимулирование роста и развития растений, повышение активности ингибиторов протеиназ — маркеров системной устойчивости растений	Udalova et al., 2018
Se, лазерная абляция (70)	<i>M. arenaria</i>	Томат	При обработке семян: увеличение сроков развития нематод в корнях, снижение количества галлов на корнях и размера самок; увеличение веса вегетативных органов растений, веса плодов	Baycheva et al., 2018
Se, зеленый синтез (50)	<i>Bursaphelenchus xylophilus</i>	Сосна	50%-ная смертность при концентрации 15.627 мг/л	Shang et al., 2022
Ni, лазерная абляция (≤100)	<i>M. incognita</i>	Томат	Снижение количества галлов, снижение размеров и плодовитости нематод; увеличение показателей роста, вегетативной массы, повышение уровня хлоропластных пигментов, по сравнению с контролем	Удалова, Зиновьева, 2021
Гидроксипатит кальция Ca ₁₀ (PO) ₆ (OH) ₂ , химический метод (35.7)	<i>M. incognita</i>	Томат	Ингибирование вылупления, гибель личинок J2 <i>in vitro</i> , падение плодовитости нематод; снижение зараженности растений, увеличение содержания азота, фосфора и кальция в корнях и листьях инвазированных растений	Alamri et al., 2022
Нанохитозан, химический метод (25–55)	<i>M. incognita</i>	Томат	Ингибирование вылупления, гибель личинок J2, падение плодовитости нематод; снижение зараженности растений	Alfy et al., 2020
Нанохитозан, химический метод (19.11–22.79)	<i>M. incognita</i>	Томат	Снижение количества инвазионных личинок J2 и снижение плодовитости нематод в корнях растений; увеличение показателей роста и вегетативной массы, возрастание активности ПО и ПФО	Khalil et al., 2022

Примечание: J2 — инвазионные личинки; ПО — пероксидаза; ПФО — полифенолоксидаза.

graminis, значительно снижает количество нематод, по сравнению с необработанными образцами (82% и 92% на 2-ой и 4-ый день после внесения препарата). Полевые испытания по оценке НЧ Ag, проведенные на бермудской траве Bermuda grass (*Cynodon dactylon* × *Cynodon transvaalensis*), зараженной *M. graminis*, выявили положительное влияние препарата в дозе 90.4 мг/м² на качество газона, а также снижение галлов на корнях, обследованных через два года после обработки трав НЧ Ag.

Химически синтезированные НЧ Ag также проявляют нематодцидные свойства в отношении *M. incognita* на томатах, не оказывая при этом неблагоприятного воздействия на параметры роста и развития самих растений. Концентрации НЧ Ag 200–1500 ppm снижают число личинок J2 и образование галлов на корнях, ингибируют численность популяции нематод (Taha, 2016).

О нематодцидных свойствах НЧ Ag в отношении *Meloidogyne graminicola*, паразитирующей на рисе, сообщает группа индийских ученых (Baronia et al., 2020) по результатам серии лабораторных и полевых экспериментов. В исследованиях также использованы НЧ Ag, полученные химическим методом. Проведенные исследования показали, что 100%-ная смертность личинок J2 наступает в воде через 12 ч при концентрации 0.1 мкг/мл, а в песке 100%-ная гибель — при концентрации в 200 раз большей — 2 мкг/мл при 24 ч инкубации, что объясняется адсорбцией НЧ Ag частицами песка, снижающей количество контактирующих с нематодами частиц. При выращивании риса в беспочвенной системе внесение НЧ Ag в концентрации 1 мкг/мл непосредственно в вазоны вызывает достоверное снижение числа галлов, по сравнению с контролем. Эффективная доза для уничтожения нематод в почве — на уровне 3 мкг/мл. При этом во всех экспериментах отмечено благоприятное влияние НЧ Ag на прорастание семян или рост растений (Baronia et al., 2020).

Химически синтезированные НЧ Ag проявляют также нематодцидную активность, протестированную на цистообразующей нематоде *Heterodera schachtii*. Результаты лабораторных испытаний показывают ингибирование эмбриогенеза и повышенную смертность личинок в опытах *in vitro*. Внесение в почву НЧ Ag в концентрации 100 мг/л снижает зараженность сахарной свеклы нематодами (Fadaei Tehrani, Fathi, 2020).

Большое количество работ о нематодцидных свойствах НЧ Ag выполнено на НЧ, полученных зеленым синтезом с помощью разнообразных биологических объектов.

При исследовании *in vitro* воздействия НЧ Ag, полученных из экстрактов крапивы *Urtica urens* (применялись полярные и неполярные растворители), на нематодцидную активность в отношении *M. incognita* (Nassar, 2016) показано, что частицы

наносеребра, полученные с помощью экстракта крапивы в петролейном эфире, показали более высокую активность в отношении нематоды (ЛД₅₀ для яиц и личинок J2 — 40.92 мг/л), по сравнению с коммерческим нематодцидом Rugby.

Аналогичные результаты, подтверждающие высокую нематодцидную активность, получены при тестировании НЧ Ag, синтезированных экстрактами из листьев *Artemisia judaica* (Soliman et al., 2017) и *Acalypha wilkesiana* (Heflish et al., 2021), плодов *Solanum nigrum* (Thiruvengkataswamy et al., 2022). Очень сильными нематодцидными свойствами обладают НЧ, синтезированные водным экстрактом корня *Glycyrrhiza glabra*: 100%-ная смертность личинок J2 наблюдается после 12 ч обработки при концентрации 6 ppm (Rani K. et al., 2022). Эксперименты с флуоресцентными красителями позволяют обнаружить локализацию НЧ при прямом воздействии в основном в области кишечника нематоды.

Проведенный сравнительный анализ нематодцидной активности биосинтезированных НЧ Ag с коммерческим нематодцидом и с химически синтезированными НЧ Ag выявил преимущество “зеленых” НЧ, поскольку они демонстрируют более низкий ЛД₅₀, более высокую смертность и нанотоксический эффект в отношении *M. incognita* (Rani K. et al., 2022).

Многочисленные данные свидетельствуют, что обработка растений НЧ Ag существенно сокращает популяцию нематод и при этом улучшает параметры роста растений. Так, например, показано, что обработка 15-дневных растений томатов препаратом НЧ Ag (зеленый синтез корневищем имбиря) в качестве потенциального нематодцида, влияющего на *M. incognita*, улучшает рост растений и снижает инвазию растений нематодами, по сравнению с нитратом серебра AgNO₃ и контролем (вода). Наибольшая эффективность (прирост вегетативной массы, снижение количества галлов на корнях и яиц в оотеках самок) наблюдается при обработке растений 1 мМ раствором препарата НЧ Ag (El-Deen, El-Deeb, 2018).

Аналогичные данные получены на растениях томата при тестировании НЧ Ag, синтезированных соком *Euphorbia tirucalli* (Kalaiselvi et al., 2019).

НЧ Ag, синтезированные водными экстрактами коры *Ficus mucoso* в качестве восстановителя, при тестировании на нематодцидную активность в отношении *M. incognita* на арахисе показали, что прикорневая обработка растений увеличивает вегетативный рост и массу плодов и снижает зараженность растений нематодами (Fabiya, Olatunji, 2018).

Недавно опубликованы данные комплексного исследования нематодцидных свойств НЧ Ag, синтезированных экстрактом *Cassia fistula*, в отношении галловой нематоды *M. incognita* (Danish et al., 2022). В этом исследовании, кроме данных о не-

матицидном эффекте НЧ Ag *in vitro* (низкий процент вылупления личинок J2, их смертность при эффективной концентрации 400 мг/мл), приводятся данные о физиологическом состоянии инвазированных растений (длина корней и побегов, свежая и сухая биомасса, содержание хлорофилла, содержание ликопина и антиоксидантных ферментов) при обработке их НЧ. Это позволяет оценить потенциальную возможность применения НЧ Ag для борьбы с галловой нематодой при внесении в почву (100 мг/кг) без ущерба для растения.

Вызывают определенный интерес работы о нематических свойствах НЧ Ag, полученных зеленым синтезом с помощью водорослей, в отношении галловых нематод. В доступной нам литературе оказалось 4 работы, в которых обсуждается нематический эффект НЧ Ag, синтезированных с их помощью (Abdellatif et al., 2016; Ghareeb et al., 2020a, 2020b, 2022). Во всех работах отмечается, что обработка растений НЧ Ag, синтезированных водорослями, существенно сокращает популяцию нематод, улучшает параметры роста растений и повышает их устойчивость к заражению нематодами, а нематический эффект сравним с действием коммерческих нематодов. В частности, на баклажанах показано (Abdellatif et al., 2016), что НЧ Ag, синтезированные водорослями *Ulva lactuca* и *Turbinaria turbinata*, обладают эффективным действием на *Meloidogyne javanica*. Обработка растений снижает численность личинок J2 *M. javanica* в почве на 69.44%, количество самок в корнях — на 84.51%, что сопоставимо с обработкой нематодом Видат, и в то же время не токсична для растений баклажана (Abdellatif et al., 2016).

Исследования нематической активности НЧ Ag, синтезированных пресноводной водорослью *Cladophora glomerata* и морской водорослью *Ulva fasciata*, проведенные на *M. incognita*, показали, что их ингибирующее действие на вылупление яиц и увеличение смертности личинок J2 (до 100% в зависимости от концентрации) превосходит химический нематод Nemaflow 40% (Ghareeb et al., 2020a). Кроме этого, при исследовании реакции растений на обработку НЧ Ag обнаружена повышенная активность экспрессии защитного гена, амплифицированного из инфицированных растений томатов, по сравнению и с контрольными, и с растениями, обработанными Nemaflow 40%.

Исследования нематической активности синтезированных *C. glomerata* НЧ Ag в отношении галловой нематоды *M. javanica* на томатах (Ghareeb et al., 2020b) также выявили нематическую активность, превосходящую коммерческий нематод Rugby, что проявляется в более низком проценте вылупления из яиц и в высокой смертности личинок J2, в значительном снижении количества галлов, самок и личинок нематод в корнях растений. Вес вегетативной массы и длина

корней томатов при обработке биосинтезированными НЧ Ag имеют достоверное увеличение, по сравнению и с контролем, и с обработкой нематодом Rugby 60. При этом рост уровня экспрессии фенилаланин-аммиакализы (ФАЛ), полифенолоксидазы (ПФО) и пероксидазы (ПО), свидетельствует о повышении защитного потенциала инвазированных растений, в сравнении с контрольными необработанными растениями. Эти данные доказывают, что синтезированные с помощью *C. glomerata* НЧ Ag могут быть использованы в качестве мощных нематодов против *M. javanica*, которые стимулируют иммунную систему растений при нематодной инвазии.

Такое же сильное нематическое действие (снижение количества галлов на корнях, яйцевых мешков на корень и яиц в оотеках), наряду с улучшением параметров роста и развития растений, выявлено на томатах, инвазированных *M. incognita*, у НЧ Ag, синтезированных экстрактами двух морских водорослей *Colpomenia sinuosa* и *Corallina mediterranea* (Ghareeb et al., 2022). Нематическая активность выявлена у обоих видов НЧ, однако НЧ, синтезированные бурой водорослью *C. sinuosa*, обладают большей активностью, превосходящей по эффективности нематод Nemaflow 400 ЕС. Здесь следует отметить следующее: при обсуждении эффективности НЧ Ag авторы акцентируют внимание на биологически активных соединениях, которые содержатся в организмах, используемых для зеленого синтеза (Ghareeb et al., 2020b). В случае сравнения нематической активности НЧ Ag, синтезированных экстрактами двух морских водорослей *C. sinuosa* и *C. mediterranea*, большая активность НЧ Ag, синтезированных *C. sinuosa*, по видимому, связана с высокой нематической активностью самого экстракта *C. sinuosa*. При его анализе обнаружено наличие биологически активных компонентов, среди которых имеются соединения с бактерицидной и нематической активностью, что, возможно, и определяет повышенную нематическую активность НЧ Ag, синтезированных с экстрактом этой водоросли (Ghareeb et al., 2022).

Неодинаковая степень нематической активности НЧ Ag, синтезированных экстрактами различных растений, показана при исследовании действия НЧ Ag, полученных экстрактами листьев растений *Conyza dioscoridis*, *Melia azedarach* и *Moringa oleifera* на *M. incognita*, выделенную из корней баклажана (Abbassy et al., 2017). Выявлено, что НЧ Ag, полученные с помощью *C. dioscoridis*, обладают наибольшей нематической активностью по отношению к личинкам J2 и яйцам *M. incognita*, сходной с эталонным нематодом Rugby. При этом установлено, что нематическая активность НЧ связана с присутствием вторичных метаболитов в экстрактах листьев, используемых при их синтезе, состав которых зависит от вида экстрагента. Нематические концентрации экстрактов,

использованных (Abbassy et al., 2017) для синтеза НЧ Ag, приводившие к 50%-ной гибели нематод, варьируют от 186 мкг/мл (экстракт эфирных масел из *C. dioscoridis*) до 408.7 мкг/мл (водный экстракт *M. oleifera*).

НЧ Ag могут иметь неодинаковую степень нематотоксичности по отношению к паразитическим нематодам разных таксономических групп. Это продемонстрировано (Shoaib et al., 2022) при испытании НЧ Ag, синтезированных экстрактами листьев растений *Curcuma comosa*, *Cycas circinalis* и *Crotalaria juncea* на трех видах нематод *M. incognita*, *Pratylenchus penetrans*, *Tylenchulus semipenetrans*. Тестирование нематотоксической активности *in vitro* по показателям смертности личинок J2, вылупления личинок из яиц, по морфологическим изменениям и нарушениям в ДНК показывает, что *M. incognita* более уязвима к действию всех НЧ Ag независимо от вида растения, участвующего в синтезе НЧ. Наиболее сильными нематотоксическими свойствами обладают НЧ, синтезированные экстрактом *C. comosa*, за ним следуют *C. juncea* и *C. circinalis*. Эти эффекты усиливаются пропорционально концентрации и времени воздействия. Обработанные личинки J2 и яйца имеют некоторые визуальные изменения. Незначительные нарушения ДНК у личинок нематод обнаружены при воздействии всех НЧ, при этом степень воздействия на ДНК личинок соответствует степени нематотоксической активности протестированных НЧ Ag.

В ряде работ сообщается о нематотоксической активности биосинтезированных НЧ Ag, где в качестве восстановителей выступают биополимеры (табл. 1). В частности, в вышеуказанной работе (Shoaib et al., 2022) приведены данные о значительной нематотоксической активности НЧ Ag, синтезированных хитозаном, сопоставимой с активностями НЧ, синтезированных экстрактами *C. comosa* и *C. juncea*.

В других исследованиях нематотоксических свойств НЧ Ag, при синтезе которых в качестве восстановителей использованы биополимеры, показано, что воздействие 0.0005 мкг НЧ Ag, синтезированных хитозаном, вызывает смертность личинок J2 *M. incognita* — 100% нематод становились неактивными в течение 48 ч (Bernard et al., 2019).

Нематотоксический эффект НЧ Ag, созданных при участии другого полимера — микрокристаллической целлюлозы, показан на личинках *M. incognita* — концентрация 20–40 ppm влияла на вылупление и выживаемость личинок J2 (Fouda et al., 2020).

Интересно отметить, что и НЧ Ag, синтезированные с использованием с/х отходов: рисовой шелухи, кукурузных початков, отходов сорго и др., состоящих в основном из целлюлозы, гемицеллюлозы и лигнина, проявляют нематотоксические свойства (ингибирование вылупления личинок J2, потеря подвижности и смертность инвазионных личи-

нок), протестированные *in vitro* на *Heterodera sacchari* (Fabiyy et al., 2020) и *M. javanica* (Fabiyy et al., 2021) (табл. 1).

Нематотоксические свойства проявляют также биосинтезированные НЧ Ag, где в качестве восстановителей выступают цианобактерии *Nostoc* sp. (Hamed et al., 2019). При концентрации НЧ Ag 2.4 мл/л через 24 ч личинки J2 *M. javanica* становятся неподвижными. Внесение таких НЧ Ag в почву под зараженные нематодами растения фасоли значительно снижает количество галлов на корнях и численность нематод в почве, в сравнении с контролем (более чем на 80%). Доза 3 мл/кг почвы показывает статистически сопоставимые результаты с действием химического нематотицида Видат, но с лучшими параметрами развития растений фасоли (Hamed et al., 2019).

Сообщается (El-Batal et al., 2019) о нематотоксических свойствах композитных НЧ AgB, синтезированных полимером поливинилпирролидоном. НЧ AgB обнаруживают дозозависимую эффективность в отношении нематоды *M. incognita* в опытах *in vitro* и *in vivo* (смертность личинок J2 — на уровне 74.20%, снижение количества корневых галлов и яиц в оотеках самок).

Наночастицы меди (Cu)

Первое сообщение о нематотоксическом действии НЧ Cu, протестированных на нематоде *Xiphinema index*, паразитирующей на винограде, опубликовано в 2014 г. (Daragó, 2014).

В дальнейших исследованиях, проведенных *in vitro* на галловой нематоде *M. incognita*, получены данные о нематотоксических свойствах НЧ Cu и об их влиянии на инвазированные нематодами растения (табл. 1).

Показано, что НЧ Cu, синтезированные химическим методом, проявляют токсичность в отношении личинок J2, которая возрастает пропорционально концентрации НЧ в пробе, а концентрация 0.2 г/л достаточна для 100%-ной гибели личинок J2 *M. incognita* (Mohamed et al., 2019).

Также сообщается об ингибировании личинок J2 этой нематоды НЧ Cu, полученными зеленым синтезом с использованием экстракта из стеблей *Orobanchae aegyptiaca*, в концентрациях 50, 100, 200, 400 и 800 мкг/мл, токсический эффект которых возрастает в зависимости от времени экспозиции (Akhter et al., 2020).

Значительный нематотоксический эффект биосинтезированных НЧ CuO наблюдается при тестировании на *M. incognita* в опытах *in vitro* и *in planta* (Tauseef et al., 2021a): НЧ CuO в концентрации 200 ppm вызывают гибель личинок J2, при этом происходит деформация кутикулы. Обработка семян перед посадкой НЧ CuO в концентрации 100 ppm снижает зараженность корней вигны нематодами

(уменьшается число галлов на корнях и количество нематод в почве). Эта же концентрация НЧ CuO оказывает положительное влияние на характеристики роста и развития растений и на ряд физиологических показателей — на содержание хлорофилла и каротиноидов, а также на количество белка в образовавшихся семенах.

Аналогичные данные получены при исследовании НЧ CuO, синтезированных экстрактом листьев *Jatropha curcas* (Khan A. et al., 2022). Максимальный нематодцидный эффект при испытании *in vitro* на личинках J2 *M. incognita* установлен при концентрации 200 ppm. При такой концентрации НЧ CuO наблюдается минимальное вылупление личинок J2 из яиц и максимальная смертность при 24-часовом воздействии.

Результаты эксперимента *in planta*, проведенные на растениях нута, показывают, что внесение в почву 10 мл НЧ CuO в концентрации 200 ppm вызывает снижение зараженности растений, популяции личинок в почве, по сравнению с контролем (без обработки), и значительно увеличивает значения ряда показателей: длины стебля, веса растения и количества стручков/растений, а также содержания хлорофилла и каротиноидов (Khan A. et al., 2022).

Несомненный интерес вызывает работа о НЧ сложного состава, в который входят два элемента — медь и железо (Gkanatsiou et al., 2019). Проведенное сравнительное тестирование нематодцидной активности НЧ Cu, CuFe и CuFeO₂ на личинках J2 *M. incognita* и *M. javanica* выявило самую высокую нематодцидную активность у НЧ CuFe. Эти НЧ вызывают 100%-ный паралич у обоих видов галловых нематод через 72 ч воздействия при концентрации 18 мкг/мл (75 и 73 мкг/мл соответственно для НЧ Cu и НЧ CuFeO₂). В опытах *in planta* все три протестированные композиции показывают нематодцидную активность, но НЧ CuFe оказываются наиболее эффективными. Действенные концентрации для подавления развития нематод — 0.03, 0.05 и 0.2 мкг/г почвы соответственно для НЧ CuFe, Cu и CuFeO₂. Обработка растений томатов исследуемыми наночастицами не только не оказывает фитотоксического воздействия, но и НЧ CuFe значительно увеличивают массу свежих побегов и корней, что, несомненно, важно для нематодцидных препаратов.

Недавно представлены данные о нематодцидной активности НЧ меди с покрытием полиэтиленгликолем (НЧ Cu@PEG) и НЧ оксида цинка, легированных медью (Cu-легированные НЧ ZnO@DEG, полученные методом сольвотермального синтеза) с покрытием диэтиленгликолем. Эти покрытия способствуют распространению НЧ по тканям (табл. 1). Оба препарата вызывают паралич личинок J2 нематод *M. javanica* дозозависимым образом. Cu-легированные НЧ ZnO@DEG более эффектив-

ны в отношении *M. javanica* — ЛД₅₀ 2.60 мкг/мл, чем НЧ Cu@PEG — ЛД₅₀ 25 мкг/мл, что, по-видимому, объясняется воздействием на нематод как Cu, так и Zn, присутствующих в препарате. Опрыскивание растений салата *Lactuca sativa* вышеуказанными препаратами вызывает сокращение галлов на корнях и популяции *M. javanica* более чем в 3 раза, по сравнению с контролем. Обработка инвазированных нематодой растений салата обеими типами НЧ увеличивает фотосинтетическое показатели листьев более чем в 2 раза, а также показатели антиоксидантной активности и содержание фенольных соединений в тканях листьев салата, по сравнению с контролем (Tryfon et al., 2022).

Наночастицы цинка (Zn)

Действие НЧ ZnO на фитопаразитических нематод обсуждается в нескольких публикациях (табл. 1). Нематодцидная активность НЧ ZnO протестирована на *M. incognita* в опытах *in vitro* и *in planta*. Показано, что НЧ ZnO (коммерческий продукт Sigma-Aldrich, Deutschland) в концентрации 200 мг/л ингибируют вылупление (более 95%) и вызывают гибель личинок J2 при экспозиции 48 ч при прямом воздействии (Khan, Siddiqui, 2021b). Опрыскивание инвазированных *M. incognita* растений НЧ ZnO в концентрации 0.1 мг/мл (коммерческий продукт Sigma-Aldrich) снижает зараженность растений (число галлов на корнях) и показатели размножения нематод, способствует усилению роста растений чечевицы, моркови и свеклы (Siddiqui et al., 2018; Ahamad, Siddiqui, 2021; Khan, Siddiqui, 2021b).

Нематодцидные свойства демонстрируют *in vitro* НЧ ZnO (коммерческий продукт компании NanoTech Egypt): концентрация 1000 ppm при экспозиции 72 ч вызывает 100%-ную гибель личинок J2 (Khalil et al., 2018). Обработка зараженных нематодой растений томатов НЧ ZnO в этой же концентрации значительно снижает количество и галлов на корнях, и половозрелых самок, при этом показатели развития корневой и вегетативной системы растений лучше, чем у зараженного необработанного контроля. Обработка НЧ ZnO инвазированных растений томатов значительно увеличивает активность ПФО, ПО и содержание общих фенолов в корнях томата, по сравнению с контролем (Khalil et al., 2018).

Аналогичную эффективность показывают НЧ ZnO, синтезированные с водорослями, на галловой нематоды *M. incognita* в условиях *in vitro* (высокая смертность личинок J2 при обработке НЧ) и *in planta* (ингибирование развития в корнях банана, снижение репродуктивного потенциала). Сканирующая электронная микроскопия показывает скопление НЧ ZnO на теле личинок нематоды J2 при прямом воздействии (El-Ansary et al., 2022).

Высокую нематодцидную активность проявляют также НЧ ZnO, биосинтезированные с актинобактериями *Streptomyces plicatus* штамм МК-104. При концентрации НЧ 100 мкг/мл высокий процент смертности личинок (96.7%) отмечен через 72 ч, при этом кутикула нематод деформирована. Обработка растений *Vicia faba* НЧ ZnO не оказывает ингибирующего действия на их рост и развитие (Kalaba et al., 2021).

Представленные данные о влиянии НЧ ZnO демонстрируют возможность их применения в качестве эффективных нематодцидов.

Наночастицы золота (Au)

Нематодцидные свойства НЧ Au, синтезированных *Bacillus licheniformis* GPI-2, установлены на *M. incognita*. Содержание личинок в коллоидном растворе с 400 мкл НЧ Au приводит к их 100%-ной гибели через 3 ч. Опрыскивание листьев растений томатов НЧ Au снижает зараженность корней *M. incognita* и оказывает положительное влияние на показатели роста и развития растений (Thakur et al., 2018). Обсуждается перспективность применения НЧ Au для борьбы с нематодой *Bursaphelenchus xylophilus*, вызывающей вилт хвойных пород, связанный с ассоциированными с ним симбиотическими бактериями. В проведенном исследовании (Davids et al., 2021) показано, что НЧ Au (2–25 нм), синтезированные экстрактом листьев или стеблей *Parkia biglobosa*, подавляют рост симбиотических бактерий из *B. xylophilus* (*Pseudomonas syringae*, *Escherichia coli*, *Staphylococcus aureus* и *Bacillus anthracis*), тем самым предотвращая распространение и повреждение сосновой древесины. Это показывает целесообразность включения НЧ Au в разработку пестицидов для борьбы с этими нематодами.

Наночастицы магния (Mg)

Публикаций о пестицидной эффективности НЧ MgO немного. Информация об их исследовании в отношении *M. incognita* в условиях *in vitro* и *in planta* представлена в двух статьях.

Показано *in vitro*, что биологически синтезированные с помощью семян клубники НЧ MgO со средним размером 100 нм в концентрации 100 мкг/мл вызывают гибель нематод J2, ингибируют вылупление личинок, а также провоцируют деформацию кутикулы (Khan A.U. et al., 2022).

Аналогичные результаты обнаружены для НЧ MgO, синтезированных химическим методом. При обработке личинок J2 *M. incognita* НЧ MgO в концентрации 50 и 100 ppm также наблюдается деформация кутикулы. Обработка инвазированных растений вигны НЧ MgO в концентрациях 100 ppm различными методами приводит к снижению плодовитости нематод, уменьшению ко-

личества и размера галлов, а также к усиленному росту растений, повышенному содержанию хлорофилла, каротиноидов, белка семян, азота в корнях и побегах, по сравнению с контролем. Таким образом, НЧ MgO играют двойную роль: как нематодцидный агент и как стимулятор роста (Tauseef et al., 2021b).

Наночастицы титана (Ti)

Впервые нематодцидная активность НЧ оксида титана (TiO₂) в отношении галловой нематоды *M. incognita* обнаружена в 2013 г. (Ardakani, 2013). В настоящее время вся имеющаяся информация о нематодцидных свойствах НЧ TiO₂ представлена в публикациях индийских ученых. В опытах *in vitro* установлено, что НЧ TiO₂ (коммерческий продукт) в концентрации 20 мг/л ингибируют вылупление личинок *M. incognita* из яиц, при экспозиции 48 ч смертность личинок J2 составляет 45.0% (Khan M. et al., 2022). В экспериментах *in planta* внекорневое опрыскивание НЧ TiO₂ стимулирует рост растений, активность защитных ферментов, фотосинтетических пигментов и повышает устойчивость к нематоду (снижение числа галлов на корнях и интенсивности размножения нематод). Электронно-микроскопическое исследование показывает скопление НЧ на кутикуле нематод и в тканях растений (Ahamad, Siddiqui, 2021; Khan, Siddiqui, 2021a; Khan M. et al., 2022).

Наночастицы никеля (Ni)

Сообщается (Удалова, Зиновьева, 2021) о действии НЧ Ni на галловые нематоды в растениях томатов. Внекорневая обработка растений НЧ Ni, полученными лазерной абляцией (0.1 мг/л), снижает зараженность растений, ингибирует морфологические показатели нематод и стабилизирует фотосинтетические и ростовые процессы в растениях томатов, поврежденных галловой нематодой.

Наночастицы кремния (Si)

Исследования НЧ Si в качестве препарата для защиты растений от паразитических нематод многочисленны (табл. 1). В опытах *in vitro* установлено, что НЧ Si (коммерческий препарат), синтезированные с *Fusarium oxysporum*, в концентрациях 100 и 200 ppm значительно ингибируют вылупление личинок *M. incognita* и вызывают их гибель (до 98.50% через 72 ч). Флуоресцентное микроскопирование выявляет в личинках присутствие НЧ Si (Ahamad, Siddiqui, 2021; El-Ashry et al., 2022). Аналогичные данные получены и при исследовании нематодцидных свойств НЧ SiO₂ (Khan M. et al., 2022).

В ряде статей отмечено благоприятное действие НЧ Si или SiO_2 при внекорневой обработке на показатели роста, развития и физиологическое состояние (фотосинтетические характеристики, содержание биогенных элементов, активность антиоксидантных ферментов) растений свеклы, моркови, баклажана, томатов и ингибирующее влияние НЧ на нематод, паразитирующих в корнях (Khan, Siddiqui, 2020; Udalova et al., 2020; Khan M. et al., 2022; Udalova, Zinovieva, 2022). В частности, при обработке моркови НЧ SiO_2 в концентрации 0.10 мг/мл популяция нематод снижается на 40%, а количество галлов уменьшается на 30%, по сравнению с контролем (Ahmad, Siddiqui, 2021).

Выявлено, что НЧ Si могут повысить эффективность синтетических нематодицидов и облегчить их доставку. Так, обработка растений баклажана комбинацией НЧ Si (100 ppm) с половинной рекомендуемой дозы коммерческих нематодицидов (Femax 40% EC, Fosthiazate 10% WG и Krenkel 75% EC) более эффективна, чем обработка растений рекомендованной дозой нематодицидов (El-Ashry et al., 2022).

Наночастицы селена (Se)

Информация о смягчении негативного воздействия биогенных и абиогенных стресс-факторов при обработке растений НЧ Se свидетельствует о потенциале их применения при возделывании с/х культур (Zohra et al., 2021). При исследовании действия НЧ Se, полученных методом лазерной абляции, на *M. incognita* и *M. arenaria* в опытах *in planta* показано, что экзогенная обработка растений НЧ Se (0.34 мкг/мл и 0.68 мкг/мл соответственно) ингибирует морфофизиологические параметры паразитов в корнях (продолжительность развития, размеры, плодовитость), снижает зараженность корней нематодами, стимулирует процессы роста и развития растений, активность ингибиторов протеиназ, а также экспрессирует активность гена *PR-6* — маркера системной устойчивости растений (Baycheva et al., 2018; Udalova et al., 2018).

Биосинтезированные НЧ Se с покрытием хитозаном (SeNPs@CS) размером около 50 нм при концентрации 15.627 мг/л провоцируют 50%-ную гибель сосновой нематоды *B. xylophilus*. Конфокальная и просвечивающая электронная микроскопия демонстрируют проникновение НЧ в организм *B. xylophilus* (Shang et al., 2022).

Наночастицы хитозана

В настоящее время большое внимание уделяется изучению свойств нанохитозана (НХ), обеспечивающего защиту с/х культур от болезнетворных микроорганизмов и от различных стрессов.

Нематицидная активность НХ протестирована на галловой нематоды *M. incognita*. НХ, полученный методом ионного гелеобразования из коммерческого хитозана Sigma Chemical Co., USA, степень деацетилирования 85%, молекулярная масса 220 кДа, концентрация 500–2000 ppm, проявляет токсичность, вызывая гибель личинок J2 *M. incognita* и ингибирование их вылупления. Смертность возрастает с увеличением экспозиции и при концентрации 2000 ppm составляет 51.2, 69.6, 72.2 и 97.5% через 12, 24, 48 и 72 ч соответственно. Обработка растений томата НХ снижает зараженность растений (число галлов на корнях), ингибирует плодовитость нематод (число яиц в оотеках самок) более чем на 90%, по сравнению с этими индикаторами устойчивости у необработанных растений, при этом показатели роста и развития инвазированных растений либо на уровне, либо превосходят таковые у здоровых неинвазированных растений (Alfy et al., 2020).

Эти данные нашли подтверждение в исследованиях нематицидного потенциала НХ, полученного также из коммерческого хитозана ChitoLytic, Canada, степень деацетилирования 88.3% (Khalil et al., 2022). Внесение раствора препарата в почву или опрыскивание растений (0.225 г НХ на 150 мл дистиллированной воды, смешанной с 0.1% ледяной уксусной кислоты) подавляет более чем в 2 раза количество инвазионных личинок и снижает плодовитость нематод в корнях растений. Высота стебля и масса инвазированного растения при внесении НХ в почву и при внекорневом опрыскивании заметно увеличены, по сравнению с контролем. Отмечено также возрастание биохимических показателей устойчивости — активности ПФО и ПО на 20-й день после инвазии в обработанных растениях, по сравнению с контролем. НХ эффективен и в случае поражения томатов двумя патогенами — нематодой *M. incognita* и вирусом табачной мозаики (TMV).

Наночастицы гидроксиапатита кальция ($\text{Ca}_{10}(\text{PO})_6(\text{OH})_2$)

НЧ гидроксиапатита (ГАП) обладают превосходной биосовместимостью, биоактивностью, высокой структурной стабильностью, адсорбционной способностью и на данный момент рассматриваются в качестве носителя фосфорного удобрения (Marchiol et al., 2019). При тестировании *in vitro* влияния НЧ ГАП, полученных методом осаждения, на галловую нематоду *M. incognita* констатируется увеличение смертности личинок J2 и снижения процента их вылупления из яиц, по сравнению с контролем. Через 72 ч при концентрации 200 ppm наблюдается 100%-ная гибель личинок нематоды. При обработке растений томатов НЧ ГАП в этой же концентрации показатели зараженности растений, а также морфофизиологиче-

ские и популяционные характеристики нематод (количество галлов, общее число нематод, которые внедрились в растения, их численность в почве, количество половозрелых самок, количество яиц в оотеке, конечная популяция) значительно снижены у обработанных растений, по сравнению с зараженными растениями без обработки. Применение НЧ ГАП увеличивает сухой вес растений (на 40.46%), содержание фосфора в корнях и листьях растений (на 62.30% и 48.90% соответственно), кальция — в корнях и листьях растений (на 43.90% и 41.70% соответственно), по сравнению с контролем (Alamri et al., 2022). Таким образом, НЧ ГАП можно рассматривать в качестве препарата, обладающего ростостимулирующими и нематотическими свойствами.

МЕХАНИЗМ ДЕЙСТВИЯ НЕМАТОЦИДНЫХ НАНОЧАСТИЦ

Во всех проанализированных работах, посвященных исследованию действия НЧ на фитопаразитических нематод *in vitro*, отмечается их токсичность при определенных концентрациях и времени воздействия, которая оценивается на физиологическом уровне (вылупление личинок из яиц, потеря их подвижности, повреждения кутикулы и смертность инвазионных личинок J2). Во многих публикациях также отмечается влияние НЧ на морфофизиологические показатели нематод (размеры и плодовитость) при обработке инвазированных растений (табл. 1).

Для оценки действия НЧ в настоящее время в качестве полноценного модельного организма используется свободноживущая нематода *Caenorhabditis elegans* (Gonzalez-Moragas et al., 2015; Wu et al., 2019; Li et al., 2021). Эта нематода может выступать и как модельный, и как тест-объект при исследовании различных физиологических реакций у фитопаразитических нематод (Costa et al., 2007; Shivakumara et al., 2019). Известно, что гены, участвующие в основных процессах развития и регуляторных процессах у *C. elegans*: гены ядерных рецепторов, рецепторных киназ, нейропептидных белков, G-белков и гены, обуславливающие пол у нематод, — присутствуют и в геноме фитопаразитической нематоды *M. incognita*, хотя и имеют ряд отличий, связанных в основном с особенностями различных образов жизни (McCarter et al., 2003; Danchin, Perfus-Barbeoch, 2009). Функциональный анализ транскриптомов *M. incognita* и *C. elegans* определяет множество гомологичных генов, играющих ключевую и регуляторную роль в реакциях на действие различных факторов (Shivakumara et al., 2019; Li et al., 2022), в том числе и при стрессовых реакциях (Gillet et al., 2017; Zhao et al., 2022). Поэтому результаты исследований, полученные на свободноживущей нематоде *C. elegans*, во многих случаях могут быть экс-

траполированы на нематод-паразитов растений, несмотря на ряд морфофизиологических особенностей и различий жизненных циклов.

Исследование механизма действия НЧ на *C. elegans* показало системную токсичность НЧ металлов, неметаллов, их оксидов и других наноматериалов, которые воздействуют на нервную (нейротоксичность), пищеварительную, иммунную и репродуктивную системы, а также их цитотоксичность, приводящую к повреждению нейронов, половых клеток, клеток кишечника и т.д. На молекулярном уровне они в основном индуцируют дисрегуляцию экспрессии генов и контролируют молекулярные сигнальные пути с получением токсических эффектов. Общие токсические эффекты и конкретные токсические механизмы НЧ различаются главным образом вследствие особых физико-химических свойств материалов. В целом, в настоящее время в качестве основного механизма клеточной и молекулярной токсичности НЧ, включая генотоксичность, выделяют развивающийся в присутствии НЧ окислительный стресс (Wu et al., 2019; Li et al., 2021). Накопление активных форм кислорода (АФК) влечет за собой летальные и сублетальные эффекты (различные нарушения развития, уменьшение продолжительности жизни, снижение размера тела, нарушение двигательного поведения, работы кишечника, репродуктивной функции) и изменения нескольких сигнальных путей. Одновременно снижаются уровень экспрессии генов и содержание антиоксидантных белков, нарастают повреждения ДНК, падает содержание и уровень экспрессии структурных белков (например, миелин в клетках миелиновых оболочек) и регуляторов развития (например, нейронального). Возрастают уровни экспрессии регуляторов апоптоза. Функциональный геномный анализ показал, что ключевую роль в реакциях на окислительный стресс у *C. elegans* играют факторы транскрипции DAF-16 и SKN-1. Сравнительная геномика *C. elegans* и фитопаразитических нематод, а также последовательности транскриптома показывают, что ортологи генов *Daf-16* и *Skn-1* от *C. elegans* также присутствуют у *M. incognita* (Gillet et al., 2017) и выполняют аналогичные функции (Basso et al., 2020). DAF-16 и SKN-1 — древние транскрипционные факторы, сохраненные во всем животном мире, играющие важную роль в развитии нематод и в адаптации к окружающей среде. Эти факторы транскрипции, являясь центральными регуляторами клеточного гомеостаза, отвечают за модуляцию множества генов, которые кодируют многочисленные семейства белков, участвующих в регуляции антиоксидантных и детоксикационных путей и иммунной функции. DAF-16 и SKN-1 при нормальных физиологических условиях локализованы в цитоплазме, а при стрессовом воздействии экспортируются в ядро и активируют экспрессию

функциональных генов, участвующих в антиоксидантном пути, путях детоксикации и разворачивания иммунных реакций (СОД, каталазы, шаперонов и др.), тем самым защищая организм от АФК и внешних токсинов и увеличивая толерантность организма к стрессу. Показано, что у *C. elegans* окислительный стресс — важный механизм репродуктивной токсичности НЧ Ag, а сигнальный путь PMK-1 p38 MAPK играет важную роль в ответе на окислительный стресс. При этом накопление АФК при окислительном стрессе, вызванном НЧ Ag, активизирует внутриклеточный сигнальный путь, содержащий митоген-активируемую протеинкиназу (PMK-1 p38 MAPK), повышает экспрессию фактора SKN-1 и глутатион-S-трансферазы (GST), а также приводит к снижению репродуктивного потенциала у *C. elegans* (Lim et al., 2012). p38 MAP-киназа (PMK-1) признана главным регулятором врожденного иммунитета, который защищает нематод от токсичности НЧ.

В недавних работах, посвященных действию НЧ на *M. incognita* и имевших целью получить представление о механизмах действия, лежащих в основе влияния НЧ на модуляцию жизнедеятельности и стресса у фитопаразитических нематод, проведена оценка экспрессии некоторых генов (Elarabi et al., 2022; Rani K. et al., 2022). Установлено действие НЧ Ag на экспрессию целевых генов *skn-1*, *mev-1*, *sod-3*, *dhs-23*, *cyp-450*, *xpa*, *cpr-1*, *gst-n* и *ugt*, участвующих в окислительном стрессе и восстановлении повреждений ДНК. Повышение экспрессии генов *gst-n*, *ugt* и *cpr-1*, реагирующих на окислительный стресс у *M. incognita*, показывает, что АФК поглощаются глутатионтрансферазой (GST), глюкуронилтрансферазой и пептидазой соответственно, в ответ на окислительный стресс, вызванный НЧ Ag. Гены *mev-1*, *sod-3*, *dhs-23* и *cyp-450* демонстрируют повышенную экспрессию во время окислительного стресса. Увеличение экспрессии генов *sod-3* и *dhs-23* у личинок, обработанных НЧ Ag, свидетельствует об усиленном поглощении супероксидных радикалов и об усилении активности редуктазы и дегидрогеназы. Белок, кодируемый геном *xpa-1*, напрямую взаимодействует с субстратами ДНК, а также с белками, участвующими в распознавании поврежденного при синтезе ДНК (Rani K. et al., 2022).

В другой работе (Elarabi et al., 2022) приводятся данные о влиянии НЧ Ag и НЧ ZnO на экспрессию группы основных генов, связанных с различными физиологическими процессами у фитопаразитических нематод. В их число вошли гены, способствующие проникновению паразита в клетку: гены паразитизма — *Xyl-1*, *msh-20*, *16D10*, нейропептидный ген *Ace-2*, ген экспансин-подобных протеинов *MAP-1* и ген окислительного стресса *GSTS-1*. Анализ экспрессии генов выявляет дозозависимое подавление генов *Xyl-1*, *16D10* и *msh-20*, которые кодируют соединения, способствующие

проникновению нематоды в растительную ткань, гена *Ace-2*, кодирующего ацетилхолинэстеразу 2, которая имеет решающее значение для питания, размножения и регуляции локомоторной функции нематод (Duguet et al., 2016). Ген реакции на окислительный стресс *GSTS-1* проявляет активацию при всех концентрациях НЧ Ag и ZnO. Эти результаты согласуются с полученными ранее данными о механизме действия НЧ Ag на *C. elegans* (Lim et al., 2012).

Кроме прямого токсического действия, НЧ могут выполнять роль элиситоров (индукторов), активизирующих системную приобретенную устойчивость в ответ на инвазию нематодами. В некоторых работах о влиянии НЧ на зараженные нематодами растения, наряду с данными о благоприятном влиянии их на физиолого-биохимические показатели растений, приводится информация о повышении устойчивости растений: о снижении зараженности (уменьшении численности популяции) и об ингибировании морфофизиологических показателей нематод (плодовитость, размеры) (табл. 1).

Данные о молекулярных механизмах такой устойчивости обсуждались только в отношении НЧ Si (Зиновьева и др., 2022; Yu et al., 2022). Обработка НЧ Si изменяет активность генов защитных белков (PR-белков), связанных с салицилзависимым сигналингом (*PR1*, *PR2*, *PR5*), и гена *PAL*, при этом взаимоотношения между растением и паразитом смещаются в сторону повышения устойчивости растения к нематодам.

НАНОНЕМАТИЦИДЫ

Для борьбы с паразитическими нематодами растений в последнее десятилетие разрабатываются нанопестициды, которые обладают более высокой эффективностью и меньшим ущербом для окружающей среды, по сравнению с обычными нематотицидами, и могут решить многие проблемы, существующие в традиционных стратегиях борьбы с паразитическими нематодами. Данных о нанонематотицидах, полученных в различных лабораториях мира, немного. Впервые о создании нанонематотицидов в виде эмульсии сообщено китайскими учеными (Qi et al., 2011). В данном исследовании наномикроэмульсия нематотицида клаузенамида (NMEC) получена методом межфазной полимеризации. Средний диаметр взвешенных частиц NMEC — 124.4 ± 5.5 нм. Нематотициальная эффективность NMEC протестирована в отношении *M. javanica*. В течение 48 ч смертность личинок J2, подвергаемых воздействию NMEC в концентрации 200 и 400 мг/л, составляет 90.67% и 99.33% соответственно, что значительно выше, чем смертность J2, подвергаемых воздействию контрольных нематотицидов (обычный клаузенамид, этопрофос и фенамифос) в концентрации 400 мг/л. В экспериментах *in planta* сырой вес шпината, подвергаемого воздей-

ствию NMES, значительно больше, чем вес этого растения при контрольной обработке. Зараженность растений при обработке препаратом NMES в концентрации 200 мг/л не имеет существенной разницы с показателями растений, подвергшихся воздействию 400 мг/л других нематодицидов.

Для создания нанокapsул нематодицидного препарата лансиумамида В (N-метил-N-цис-стирилциннамид) с нематодицидной активностью против *B. xylophilus* и *M. incognita* (значения ЛД₅₀ 2.14 и 19.36 мг/л соответственно через 24 ч) использован метод микроэмульсионной полимеризации. Этот препарат *in vitro* инактивирует нематоду *M. incognita* за 6 ч более чем на 99%. Обработка растений *Ipomoea aquatica* нанокapsулами, обычным лансиумамидом и этопрофосом (инсектицид и нематодицид) приводит к снижению прогрессирования заболевания на 68.42, 36.84 и 26.32% соответственно. Среднее количество галлов у *I. aquatica* уменьшается на 83.94, 78.03 и 63.66% соответственно, что свидетельствует о том, что наноформула нематодицида имеет более высокую эффективность и сохраняет ее в течение более длительного периода (Yin et al., 2012).

Абамектин — биологический пестицид с сильной активностью в отношении многих фитопаразитических нематод. Плохая подвижность абамектина в почве ставит под угрозу его нематодицидные характеристики из-за ограниченной зоны защиты, окружающей растущую корневую систему растения. Для пролонгированной и контролируемой доставки нематодицидов используются полимерные НЧ, преимуществом которых являются их биосовместимость и минимальное воздействие на нецелевые организмы.

Создан новый наноноситель пестицидов путем связывания анионного лигносульфоната с нанонесущими эпоксидной смолы, которые загружены абамектином (Zhang et al., 2020). Сферические нанокapsулы размером 150 нм показывают более низкую скорость высвобождения (73% через 18 ч), чем суспензии и микроэмульсии абамектина (96% через 1 ч и 91% через 4 ч соответственно). Более того, эти наноносители улучшают подвижность и распределение абамектина в почве, по сравнению с другими составами, и показывают более высокое поглощение корнями огурца, инвазированного *M. incognita*.

В другой работе (Fu et al., 2018) приведены данные о получении методом флэш-нанопреципитации суспензий НЧ с абамектин-нагрузкой с повышенной нагрузочной способностью (>40%) и высокой эффективностью инкапсуляции (>95%). В качестве стабилизатора для предотвращения агрегации НЧ использованы три биосовместимых амфифильных блок-сополимера: поли(молочно-согликолевая кислота)-*b*-поли(этиленгликоль) — PLGA-*b*-PEG, поли(d,l-лактид)-*b*-поли(этиленгли-

коль) — PLA-*b*-PEG и поли(капролактон)-*b*-поли(этиленгликоль) — PCL-*b*-PEG. Примечательно, что веретенообразные НЧ, полученные с PCL-*b*-PEG в качестве стабилизатора, значительно более эффективны (98.4% смертности при концентрации частиц 1 ppm), чем сферические НЧ с использованием PLGA-*b*-PEG или PLA-*b*-PEG в качестве стабилизаторов. Эта работа представляет более быстрый и мощный метод получения стабильных абамектин-нагруженных НЧ с перестраиваемыми морфологиями и улучшенной эффективностью для борьбы с *M. incognita* (Fu et al., 2018).

Другой нематодицид — карбофуран, инкапсулированный в НЧ полиэтиленгликоля (ПЭГ) с деканилоксиизофталатом, показывает более сильное положительное воздействие на проростки томата, зараженные нематодой *M. incognita*, в вегетативных и полевых условиях, по сравнению с коммерческим препаратом. Нематодицидный эффект, зависящий от дозы — от 5 до 20 ppm с максимумом при 10 ppm, выше для НЧ ПЭГ-900, чем для НЧ ПЭГ-600 (Pankaj et al., 2012).

Имеются сообщения об использовании в качестве носителей нематодицидов растительных вирусов: вируса некротической мозаики красного клевера (RCNMV) и вируса мягкой зеленой мозаики табака (TMGMV). Инкапсуляция абамектина в вирусы вызывает усиление защиты растений от паразитических нематод. В результате применения препаратов расширена площадь защиты от нематод в почве, по сравнению с обработкой свободными молекулами абамектина. Выяснилось, что TMGMV, нагруженный нематодицидом, проникает на глубину 30 см, при этом время полувыведения пестицида из вируса в почву составляет 24 ч. Это значит, что нематодицид без потерь может быть доставлен к корневой системе в зону обитания нематод. Уменьшение степени поражения корней растений нематодами свидетельствует о результативности использования системы вирусной доставки абамектина для борьбы с нематодами в с/х культурах (Cao et al., 2015; Chariou, Steinmetz, 2017; Chariou et al., 2019).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Представленные в обзоре данные о влиянии НЧ металлов, неметаллов, их оксидов и других соединений на фитопаразитических нематод показали перспективность их использования в качестве потенциальных препаратов для защиты растений. Многие из исследованных НЧ в указанных концентрациях подавляют жизнедеятельность нематод и оказывают благотворное влияние на показатели роста и развития растений. Особое внимание заслуживают НЧ, которые активируют иммунный потенциал растений, что приводит к снижению их зараженности и ингибированию морфофизиологических показателей

паразитирующих на них нематод. В представленных статьях большая часть описанных НЧ получена зеленым синтезом, даже при низких концентрациях их нематотическая активность выше, чем у коммерческих нематотических. Небольшое число работ касается нанонематотических, нанокапсулы которых демонстрируют высокую эффективность при борьбе с эндопаразитическими нематодами. Несмотря на свои преимущества, лишь немногие продукты на основе НЧ коммерциализированы для практического применения в сельском хозяйстве. Это связано, в основном, с отсутствием полевых испытаний, которые являются необходимым условием для массового внедрения или коммерциализации любого продукта, поскольку результаты в лабораторных или тепличных условиях не всегда коррелируют с результатами исследований в полевых условиях.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Анализ литературных источников и написание статьи выполнены в рамках государственного задания ИПЭЭ РАН № 0109-2018-0075.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Статья не содержит никаких исследований с участием людей и животных в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Викторов А.Г. Эколого-физиологические особенности Вт-растений, приводящие к вспышкам численности вторичных вредителей // Физиол. раст. 2017. Т. 64 (4). С. 243–250.
- Глушкова А.В., Карелин А.О., Еремин Г.Б. Гигиеническая оценка средств индивидуальной защиты работников от воздействия технических наночастиц (систематический обзор) // Здор. насел. среда обит. 2022. Т. 30 (5). С. 86–93.
- Зиновьева С.В. Фитопаразитические нематоды России / Ред. С.В. Зиновьева, В.Н. Чижов. М.: КМК, 2012. 385 с.
- Зиновьева С.В., Удалова Ж.В., Хасанов Ф.К. Действие нанокремния на СК-опосредованные защитные реакции растений в ответ на инвазию галловой нематодой // Фенольные соединения: фундаментальные и прикладные аспекты / Мат. XI междунар. симп. (Москва, 11–15 апреля 2022 г.). М.: Перо, 2022. С. 98.
- Капранова К.А. Получение наночастиц металлов зеленым методом: обзор // Техника и технология современных производств / Сб. ст. III Всерос. науч.-практ. конф. (Пенза, 25–26 апреля 2022 г.). Пенза: ПГАУ, 2022. С. 55–58.
- Удалова Ж.В., Зиновьева С.В. Влияние внекорневой обработки растений томатов микроэлементами на заражение галловой нематодой // Теор. практ. борьбы паразит. болезн. 2021. № 22. С. 520–525.
- Abasi F., Raja N.I., Mashwani Z.U.R. et al. Biogenic silver nanoparticles as a stress alleviator in plants: a mechanistic overview // Molecules. 2022. V. 27. P. 3378.
- Abbassy M.A., Abdel-Rasoul M.A., Nassar A.M.K., Soliman B.S.M. Nematicidal activity of silver nanoparticles of botanical products against root-knot nematode, *Meloidogyne incognita* // Arch. Phytopathol. Plant Prot. 2017. V. 50. P. 909–926.
- Abdellatif K.F., Abdelfattah R.H., El-Ansary M.S.M. Green nanoparticles engineering on root-knot nematode infecting eggplants and their effect on plant DNA modification // Iran. J. Biotechnol. 2016. V. 14. P. 250–259.
- Adisa I.O., Pullagurala V.L.R., Peralta-Videa J.R. et al. Recent advances in nano-enabled fertilizers and pesticides: a critical review of mechanisms of action // Environ. Sci. Nano. 2019. V. 6. P. 2002–2030.
- Ahamad L., Siddiqui Z.A. Effects of silicon dioxide, zinc oxide and titanium dioxide nanoparticles on *Meloidogyne incognita*, *Alternaria dauci* and *Rhizoctonia solani* disease complex of carrot // Exp. Parasitol. 2021. V. 230. P. 108176.
- Akhter G., Khan A., Ali S.G. et al. Antibacterial and nematocidal properties of biosynthesized Cu nanoparticles using extract of holoparasitic plant // SN Appl. Sci. 2020. V. 2. P. 1268.
- Alamri S., Nafady N.A., El-Sagheer A.M. et al. Current utility of arbuscular mycorrhizal fungi and hydroxyapatite nanoparticles in suppression of tomato root-knot nematode // Agronomy. 2022. V. 12. P. 671.
- Alfy H., Ghareeb R.Y., Farag D.A. Impact of chitosan nanoparticles as insecticide and nematocide against *Spodoptera littoralis*, *Locusta migratoria*, and *Meloidogyne incognita* // Plant Cell Biotechnol. Mol. Biol. 2020. V. 21 (69–70). P. 126–140.
- Ardakani A.S. Toxicity of silver, titanium and silicon nanoparticles on the root-knot nematode, *Meloidogyne incognita*, and growth parameters of tomato // Nematology. 2013. V. 15. P. 671–677.
- Baronia R., Kumar P., Singh S.P., Walia R.K. Silver nanoparticles as a potential nematocide against *Meloidogyne graminicola* // J. Nematol. 2020. V. 52. P. 1–9.
- Basso M.F., Lourenço-Tessutti I.T., Mendes R.A.G. et al. *MiDaf16*-like and *MiSkn1*-like gene families are reliable targets to develop biotechnological tools for the control and management of *Meloidogyne incognita* // Sci. Rep. 2020. V. 10. P. 6991.
- Baycheva O., Samaliev H., Udalova Z. et al. Selenium and its effect on plant-parasite system *Meloidogyne arenaria* – Tiny Tim tomatoes // Bulgar. J. Agricult. Sci. 2018. V. 24 (2). P. 252–258.
- Bernard G.C., Fitch J., Min B. et al. Potential nematocidal activity of silver nanoparticles against root-knot nematode (*Meloidogyne incognita*) // J. Compl. Alt. Med. 2019. V. 2 (2). Online.
- Buriak J.M., Liz-Marzán L.M., Parak W.J., Chen X. Nano and plants // ACS Nano. 2022. V. 16 (2). P. 1681–1684.
- Cao J., Guenther R.H., Sit T.L. et al. Development of abamectin loaded plant virus nanoparticles for effica-

- cious plant parasitic nematode control // ACS Appl. Mater. Interfaces. 2015. V. 7. P. 9546–9553.
- Chariou P.L., Steinmetz N.F. Delivery of pesticides to plant parasitic nematodes using tobacco mild green mosaic virus as a nanocarrier // ACS Nano. 2017. V. 11 (5). P. 4719–4730.
- Chariou P.L., Dogan A.B., Welsh A.G. et al. Soil mobility of synthetic and virus-based model nanopesticides // Nat. Nanotechnol. 2019. V. 14 (7). P. 712–718.
- Chitwood D.J. Research on plant-parasitic nematode biology conducted by the United States Department of Agriculture-Agricultural Research Service // Pest. Manag. Sci. 2003. V. 59. P. 748–753.
- Chopra H., Bibi S., Singh I. et al. Green metallic nanoparticles: biosynthesis to applications // Front. Bioeng. Biotechnol. 2022. V. 10. P. 874742.
- Costa J.C., Lilley C.J., Urwin P.E. *Caenorhabditis elegans* as a model for plant-parasitic nematodes // Nematology. 2007. V. 9 (1). P. 3–16.
<https://doi.org/10.1163/156854107779969664>
- Cromwell W.A., Yang J., Starr J.L., Jo Y.-K. Nematicidal effects of silver nanoparticles on root-knot nematode in bermudagrass // J. Nematol. 2014. V. 46. P. 261–266.
- Danish M., Shahid M., Ahamad L. et al. Nano-pesticidal potential of *Cassia fistula* (L.) leaf synthesized silver nanoparticles (Ag/CfL-NPs): deciphering the phytopathogenic inhibition and growth augmentation in *Solanum lycopersicum* (L.) // Front. Microbiol. 2022. V. 13. P. 985852.
- Danchin E.G.J., Perfus-Barbeoch L. The genome sequence of *Meloidogyne incognita* unveils; mechanisms of adaptation to plant-parasitism in Metazoa // Evolutionary biology: concept, modeling, and application / Ed. P. Pontarotti. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 2009. P. 287–302.
- Daragó Á. The distribution of dagger nematodes species in hungarian wind regions and newest control options. PhD Thesis. Keszthely, Hungary: Univ. Pannonia Georgikon, 2014. 70 p.
- Davids J.S., Ackah M., Okoampah E. et al. Biocontrol of bacteria associated with pine wilt nematode, *Bursaphelenchus xylophilus* by using plant mediated cold nanoparticles // Int. J. Agric. Biol. 2021. V. 26. P. 517–526.
- Duguet T.B., Charvet C.L., Forrester S.G. et al. Recent duplication and functional divergence in parasitic nematode levamisole-sensitive acetylcholine receptors // PLoS Negl. Trop. Dis. 2016. V. 10 (7). P. e0004826.
- El-Ansary M.S.M., Hamouda R.A., Elshamy M.M. Using biosynthesized zinc oxide nanoparticles as a pesticide to alleviate the toxicity on banana infested with parasitic-nematode // Waste and Biomass Valoriz. 2022. V. 13. P. 405–415.
- El-Ashry R.M., El-Saadony M.T., El-Sobki A.E.A. et al. Biological silicon nanoparticles maximize the efficiency of nematicides against biotic stress induced by *Meloidogyne incognita* in eggplant // Saudi J. Biol. Sci. 2022. V. 29. P. 920–932.
- Elarabi N.I., Abdel-Rahman A.A., Abdel-Haleem H., Abdel-Hakeem M. Silver and zinc oxide nanoparticles disrupt essential parasitism, neuro-peptidergic, and expansion-like proteins genes in *Meloidogyne incognita* // Exp. Parasitol. 2022. V. 243. P. 108402.
- El-Batal A.I., Attia M.S., Nofel M.M., El-Sayyad G.S. Potential nematicidal properties of silver boron nanoparticles: synthesis, characterization, *in vitro* and *in vivo* root-knot nematode (*Meloidogyne incognita*) treatments // J. Clust. Sci. 2019. V. 30. P. 687–705.
- El-Deen A.H.N., El-Deeb B.A. Effectiveness of silver nanoparticles against root-knot nematode, *Meloidogyne incognita* infecting tomato under greenhouse conditions // J. Agricult. Sci. 2018. V. 10. P. 148–156.
- Elmer W.H., White J.C. The future of nanotechnology in plant pathology // Annu. Rev. Phytopathol. 2018. V. 56. P. 111–133.
- Fabiyi O.A., Olatunji G.A. Application of green synthesis in nanoparticles preparation: *Ficus mucoso* extracts in the management of *Meloidogyne incognita* infecting groundnut *Arachis hypogaea* // Ind. J. Nematol. 2018. V. 48. P. 13–17.
- Fabiyi O., Olatunji G., Atolani O., Olawuyi O. Preparation of bio-nematicidal nanoparticles of *Eucalyptus officinalis* for the control of cyst nematode (*Heterodera sacchari*) // J. Anim. Plant Sci. 2020. V. 30 (5). P. 1172–1177.
- Fabiyi O.A., Claudius-Cole A.O., Olatunji G.A. et al. Response of *Meloidogyne javanica* to silver nanoparticle liquid from agricultural wastes // J. Agricult. Sci. 2021. V. 43 (3). P. 507–517.
- Fadaei Tehrani A.A., Fathi Z. Effect of silver and zinc oxide nanoparticles on sugar beet cyst nematode (*Heterodera schachtii*) // J. Appl. Res. Plant Prot. 2020. V. 8 (4). P. 47–59.
- Fouda M.M.G., Abdelsalam N.R., Gohar I.M.A. et al. Utilization of high throughput microcrystalline cellulose decorated silver nanoparticles as an eco-nematicide on root-knot nematodes // Coll. Surf. B Biointerfaces. 2020. V. 188. P. 110805.
- Fu Z., Chen K., Li L. et al. Spherical and spindle-like abamectin-loaded nanoparticles by flash nanoprecipitation for southern root-knot nematode control: preparation and characterization // Nanomaterials. 2018. V. 8. P. 449.
- Gheysen G., Mitchum M.G. Phytoparasitic nematode control of plant hormone pathways // Plant Physiol. 2019. V. 179. P. 1212–1226.
- Ghareeb R.Y., Alfay H., Fahmy A.A. et al. Utilization of *Cladophora glomerata* extract nanoparticles as eco-nematicide and enhancing the defense responses of tomato plants infected by *Meloidogyne javanica* // Sci. Rep. 2020a. V. 10. P. 19968.
- Ghareeb R.Y., El-Din N.G.E.-D.S., Maghraby D.M.E. et al. Green biosynthesized silver nanoparticles using macroalgae and their usage as a bioagent on *Meloidogyne incognita* // Plant Arch. 2020b. V. 20. P. 9682–9692.
- Ghareeb R.Y., El-Din N.G., Shams El-Din et al. Nematicidal activity of seaweed-synthesized silver nanoparticles and extracts against *Meloidogyne incognita* on tomato plants // Sci. Rep. 2022. V. 12. P. 3841.
- Gillet F.X., Bournaud C., Antonino J.D., Grossi-de-Sá M.F. Plant-parasitic nematodes: towards understanding molecular players in stress responses // Ann. Bot. 2017. V. 119 (5). P. 775–789.
- Gkanatsiou Ch., Ntalli N., Menkissoglu-Spiroudi U., Dendrinou-Samara C. Essential metal-based nanoparticles (copper/iron NPs) as potent nematicidal agents against *Meloidogyne* spp. // J. Nanotechnol. Res. 2019. V. 1. P. 044–058.
- Gonzalez-Moragas L., Roig A., Laromaine A. C. *elegans* as a tool for *in vivo* nanoparticle assessment // Adv. Coll. Interface Sci. 2015. V. 219. P. 10–26.

- Haegeman A., Mantelin S., Jones J.T., Gheysen G. Functional roles of effectors of plant-parasitic nematodes // Gene. 2012. V. 492. P. 19–31.
- Hamed S.M., Hagag E.S., El-Raouf N. Green production of silver nanoparticles, evaluation of their nematicidal activity against *Meloidogyne javanica* and their impact on growth of faba bean // Beni-Suef Univ. J. Bas. Appl. Sci. 2019. V. 8. P. 9.
- Hamid A., Saleem S. Role of nanoparticles in management of plant pathogens and scope in plant transgenics for imparting disease resistance // Plant Prot. Sci. 2022. V. 58 (3). P. 173–184.
- Hassan M.E.M., Zawam H.S., El-Nahas S.E.M., Desoukey A.F. Comparative study between silver nanoparticles and two nematicides against *Meloidogyne incognita* on tomato seedlings // Plant Pathol. J. 2016. V. 15. P. 144–151.
- Hayles J., Johnson L., Worthley C., Losic D. Nanopesticides: a review of current research and perspectives // New pesticides and soil sensors / Ed. A.M. Grumezescu. L.: Acad. Press, 2017. P. 193–225.
- Heflish A.A., Hanfy A.E., Ansari M.J. et al. Green biosynthesized silver nanoparticles using *Acalypha wilkesiana* extract control root-knot nematode // J. King Saud Univ. Sci. 2021. V. 33 (6). P. 101516.
- Ingale A.G., Chaudhari A.N. Biogenic synthesis of nanoparticles and potential applications: an eco-friendly approach // J. Nanomed. Nanotechnol. 2013. V. 4. P. 1–7.
- IPPC Secretariat, Gullino M.L., Albajes R. et al. Scientific review of the impact of climate change on plant pests. A global challenge to prevent and mitigate plant pest risks in agriculture, forestry and ecosystems. Rome: FAO, 2021. 88 p.
- Jeevanandam J., Barhoum A., Chan Y.S. et al. Review on nanoparticles and nanostructured materials: history, sources, toxicity and regulations // Beilstein J. Nanotechnol. 2018. V. 9. P. 1050–1074.
- Jones J., Haegeman A., Danchin E. et al. Top 10 plant-parasitic nematodes in molecular plant pathology // Mol. Plant Pathol. 2013. V. 14. P. 946–961.
- Kalaba M.H., Moghannem S.A., El-Hawary A.S. et al. Green synthesized ZnO nanoparticles mediated by *Streptomyces plicatus*: characterizations, antimicrobial and nematicidal activities and cytogenetic effects // Plants. 2021. V. 10. P. 1760.
- Kalaiselvi D., Mohankumar A., Shanmugam G. et al. Green synthesis of silver nanoparticles using latex extract of *Euphorbia tirucalli*: a novel approach for the management of root knot nematode, *Meloidogyne incognita* // Crop Prot. 2019. V. 117. P. 108–114.
- Khalil A.E., Rahhal M.M.H., El-Korany A.E., Balbaa E.M. Effect of certain nanoparticles against root-knot nematode, *Meloidogyne incognita*, affecting, tomato plants in El-Behera governorate, Egypt // J. Agric. Env. Sci. 2018. V. 17 (3). P. 1–34.
- Khalil M.S., El-Aziz M.H.A., Selim R. Physiological and morphological response of tomato plants to nano-chitosan used against bio-stress induced by root-knot nematode (*Meloidogyne incognita*) and tobacco mosaic tobamovirus (TMV) // Eur. J. Plant Pathol. 2022. V. 163. P. 799–812.
- Khan A., Mfarrej M.F.B., Danish M. et al. Synthesized copper oxide nanoparticles via the green route act as antagonists to pathogenic root knot nematode, *Meloidogyne incognita* // Green Chem. Lett. Rev. 2022. V. 15 (3). P. 491–507.
- Khan A.U., Khan M., Khan A.A. et al. Effect of phyto-assisted synthesis of magnesium oxide nanoparticles (MgO-NPs) on bacteria and the root-knot nematode // Bioinorg. Chem. Appl. 2022. V. 2022. P. 3973841.
- Khan F., Ansari T., Shariq M., Siddiqui M.A. Nanotechnology: a new beginning to mitigate the effect of plant-parasitic nematodes // Innovative approaches in the diagnosis and management of crop diseases. V. 3. Nanomolecules and biocontrol agents / Eds R.K. Singh, Gopala. N.Y.: Apple Acad. Press, 2021. P. 21–45.
- Khan M.R., Siddiqui Z.A. Use of silicon dioxide nanoparticles for the management of *Meloidogyne incognita*, *Pectobacterium betavascularum* and *Rhizoctonia solanidis-ease* complex of beetroot (*Beta vulgaris* L.) // Sci. Horticult. 2020. V. 265 (2). P. 109211.
- Khan M.R., Siddiqui Z.A. Efficacy of titanium dioxide nanoparticles in the management of disease complex of beetroot (*Beta vulgaris* L.) caused by *Pectobacterium betavascularum*, *Rhizoctonia solani*, and *Meloidogyne incognita* // Gesunde Pflanz. 2021a. V. 73. P. 445–464.
- Khan M.R., Siddiqui Z.A. Role of zinc oxide nanoparticles in the management of disease complex of beetroot (*Beta vulgaris* L.) caused by *Pectobacterium betavascularum*, *Meloidogyne incognita* and *Rhizoctonia solani* // Horticult. Env. Biotechnol. 2021b. V. 62 (2). P. 225–241.
- Khan M., Siddiqui Z., Parveen A. et al. Elucidating the role of silicon dioxide and titanium dioxide nanoparticles in mitigating the disease of the eggplant caused by *Phomopsis vexans*, *Ralstonia solanacearum*, and root-knot nematode *Meloidogyne incognita* // Nanotechnol. Rev. 2022. V. 11. P. 1606–1619.
- Kong M., Liang J., White J.C. et al. Biochar nanoparticle-induced plant immunity and its application with the elicitor methoxyindole in *Nicotiana benthamiana* // Environ. Sci. Nano. 2022. V. 9 (20). P. 3514–3524.
- Landa P. Positive effects of metallic nanoparticles on plants: overview of involved mechanisms // Plant Physiol. Biochem. 2021. V. 161. P. 12–24.
- Li Y., Zhong L., Zhang L. et al. Research advances on the adverse effects of nanomaterials in a model organism, *Caenorhabditis elegans* // Environ. Toxicol. Chem. 2021. V. 40 (9). P. 2406–2424.
- Li Y., Ren Q., Bo T. et al. AWA and ASH homologous sensing genes of *Meloidogyne incognita* contribute to the tomato infection process // Pathogens. 2022. V. 11. P. 1322.
- Lim D., Roh J.Y., Eom H.J. et al. Oxidative stress related PMK-1 p38 MAPK activation as a mechanism of toxicity of silver nanoparticles on the reproduction of the nematode *Caenorhabditis elegans* // Environ. Toxicol. Chem. 2012. V. 31. P. 585–592.
- Marchiol L., Filippi A., Adamiano A. et al. Influence of hydroxyapatite nanoparticles on germination and plant metabolism of tomato (*Solanum lycopersicum* L.): preliminary evidence // Agronomy. 2019. V. 9. P. 1–17.
- McCarter J.P., Mitreva M.D., Martin J. et al. Analysis and functional classification of transcripts from the nematode *Meloidogyne incognita* // Genome Biol. 2003. V. 4 (4). P. R26.
- Mitchum M.G., Hussey R.S., Baum T.J. et al. Nematode effector proteins: an emerging paradigm of parasitism // New. Phytol. 2013. V. 199. P. 879–894.
- Mittal D., Kaur G., Singh P. et al. Nanoparticle-based sustainable agriculture and food science: recent advances and future outlook // Front. Nanotechnol. 2020. V. 2. P. 579954.

- Mohamed E.A., Elsharabasy S.F., Abdulsamad D. Evaluation of *in vitro* nematicidal efficiency of copper nanoparticles against root-knot nematode *Meloidogyne incognita* // South As. J. Parasitol. 2019. V. 2. P. 1–6.
- Nassar A.M.K. Effectiveness of silver nano-particles of extracts of *Urtica urens* (Urticaceae) against root-knot nematode *Meloidogyne incognita* // Asian J. Nematol. 2016. V. 5. P. 14–19.
- Oshunsanya S.O., Nwosu N.J., Li Y. Abiotic stress in agricultural crops under climatic conditions // Sustainable agriculture, forest and environmental management / Eds M.K. Jhariya, A. Banerjee, R.S. Meena, D.K. Yadav. Singapore: Springer, 2019. P. 71–100.
- Palomares-Rius J.E., Escobar C., Cabrera J. et al. Anatomical alterations in plant tissues induced by plant-parasitic nematodes // Front. Plant Sci. 2017. V. 8. P. 1987.
- Pankaj N.A.S., Shakil N.A., Kumar J. et al. Bioefficacy evaluation of controlled release formulations based on amphiphilic nano-polymer of carbofuran against *Meloidogyne incognita* infecting tomato // J. Environ. Sci. Health. B. 2012. V. 47. P. 520–528.
- Qi Z.H., Wan S.Q., Zheng X.L., Zhang S.Q. Study nano-microemulsion of clausenamide and nematicidal efficacy against root nematode *Meloidogyne javanica* // AGRIS. 2011. V. 38 (9). P. 95–102.
- Rahman S.U., Wang X., Shahzad M. et al. A review of the influence of nanoparticles on the physiological and biochemical attributes of plants with a focus on the absorption and translocation of toxic trace elements // Environ. Poll. 2022. V. 310. P. 119916.
- Rani K., Devi N., Banakar P. et al. Nematicidal potential of green silver nanoparticles synthesized using aqueous root extract of *Glycyrrhiza glabra* // Nanomaterials. 2022. V. 12. P. 2966.
- Rani S., Kumari N., Sharma V. Uptake, translocation, transformation and physiological effects of nanoparticles in plants // Arch. Agron. Soil Sci. 24.07.2022.
- Rosso M.N., Hussey R.S., Davis E.L. et al. Nematode effector proteins: targets and functions in plant parasitism // Effectors in plant–microbe interactions / Eds F. Martin, S. Kamoun. N.Y.: Wiley-Blackwell Publ., 2012. P. 327–354.
- Savary S., Willocquet L., Pethybridge S.J. et al. The global burden of pathogens and pests on major food crops // Nat. Ecol. Evol. 2019. V. 3 (3). P. 430–439.
- Siddiqui Z.A., Khan A., Khan M.R., Abd-Allah E.F. Effects of zinc oxide nanoparticles (ZnO NPs) and some plant pathogens on the growth and nodulation of lentil (*Lens culinaris* Medik.) // Acta Phytopathol. Entomol. Hungarica. 2018. V. 53 (2). P. 195–212.
- Singh S., Singh B., Singh A.P. Nematodes: a threat to sustainability of agriculture // Proc. Environ. Sci. 2015. V. 29. P. 215–216.
- Shang H., Zhang H., Zhao R. et al. Selenium nanoparticles are effective in penetrating pine and causing high oxidative damage to *Bursaphelenchus xylophilus* in pine wilt disease control // Pest. Manag. Sci. 2022. V. 78 (8). P. 3704–3716.
<https://doi.org/10.1002/ps.7013>
- Shekoohi S.S., Charehgani H., Abdollahi M., Rajabi H.R. Combined effect of β -aminobutyric acid and silver nanoparticles on eggplants, *Solanum melongena*, infected with *Meloidogyne javanica* // Nematology. 2021. V. 23 (9). P. 1077–1092.
- Shivakumara T.N., Dutta T.K., Chaudhary S. et al. Homologs of *Caenorhabditis elegans* chemosensory genes have roles in behavior and chemotaxis in the root-knot nematode *Meloidogyne incognita* // Mol. Plant Microbe Interact. 2019. V. 32. P. 876–887.
- Shoaib R.M., Abdel-Razik A.B., Ibrahim M.M. et al. Impact of engineered nano silver on plant parasitic nematode and measurement of DNA damage // Egypt. J. Chem. 2022. V. 65 (4). P. 43–51.
- Soliman B.S.M., Abbassy M.A., Abdel-Rasoul M.A., Nassar A.M.K. Efficacy of silver nanoparticles of extracts of *Artemisia judaica* against root-knot nematode // J. Environ. Stud. Res. 2017. V. 7 (2). P. 1–13.
- Taha E.H. Nematicidal effects of silver nanoparticles on root-knot nematodes (*Meloidogyne incognita*) in laboratory and greenhouse // J. Plant Prot. Pathol. 2016. V. 7. P. 333–337.
- Tariq M., Choudhary S.H., Singh H. et al. Role of nanoparticles in abiotic stress. Ch. 17 // Technology in agriculture / Eds F. Ahmad, M. Sultan. L.: IntechOpen, 2021. Online.
<https://doi.org/10.5772/intechopen.99928>
- Tariq M., Mohammad K.N., Ahmed B. et al. Biological synthesis of silver nanoparticles and prospects in plant disease management // Molecules. 2022. V. 27 (15). P. 4754.
- Tauseef A., Hisamuddin, Gupta J. et al. Differential response of cowpea towards the CuO nanoparticles under *Meloidogyne incognita* stress // South Afric. J. Bot. 2021a. V. 139. P. 175–182.
- Tauseef A., Hisamuddin, Khalilullah A., Uddin I. Role of MgO nanoparticles in the suppression of *Meloidogyne incognita*, infecting cowpea and improvement in plant growth and physiology // Exp. Parasitol. 2021b. V. 220. P. 108045.
- Thiruvengataswamy S., Paulpandi S., Narayanasamy M. et al. Biosynthesis, characterization, nematicidal efficacy of silver nanoparticles synthesized using *Solanum nigrum* fruit against root knot nematode *Meloidogyne incognita* // Nanosci. Nanotechnol. Ind. J. 2022. V. 16 (1). P. 140–148.
- Thakur R.K., Dhirta B., Shirkot P. Studies on nano toxicity effect of gold nanoparticles on *M. incognita* and tomato plants growth and development // Ann. Nanosci. Nanotechnol. 2018. V. 2 (1). P. 1005.
- Tryfon P., Kamou N.N., Ntalli N. et al. Coated Cu-doped ZnO and Cu nanoparticles as control agents against plant pathogenic fungi and nematodes // NanoImpact. 2022. V. 28. P. 100430.
- Udalova Z.V., Zinovieva S.V. Effects of silicon nanoparticles on the activity of antioxidant enzymes in tomato roots invaded by *Meloidogyne incognita* (Kofoid et White, 1919) Chitwood, 1949 // Dokl. Biochem. Biophys. 2022. V. 506 (1). P. 191–194.
- Udalova Z.V., Folmanis G.E., Khasanov F.K., Zinovieva S.V. Selenium nanoparticles – an inducer of tomato resistance to the root-knot nematode *Meloidogyne incognita* (Kofoid et White, 1919) Chitwood 1949 // Dokl. Biochem. Biophys. 2018. V. 482 (1). P. 264–267.
- Udalova Z.V., Folmanis G.E., Fedotov M.A. et al. Effects of silicon nanoparticles on photosynthetic pigments and biogenic elements in tomato plants infected with root-knot nematode *Meloidogyne incognita* // Dokl. Biochem. Biophys. 2020. V. 495 (1). P. 329–333.
- Wang J., Hao K., Yu F. Field application of nanoliposomes delivered quercetin by inhibiting specific *hsp70* gene ex-

- pression against plant virus disease // J. Nanobiotech. 2022. V. 20. P. 16.
- Wang L., Ning C., Pan T., Cai K. Role of silica nanoparticles in abiotic and biotic stress tolerance in plants: a review // Int. J. Mol. Sci. 2022. V. 23. P. 1947.
- Wing I.S., De Cian E., Mistry M.N. Global vulnerability of crop yields to climate change // J. Environ. Econ. Manag. 2021. V. 109 (02462). P. 1–18.
- Worrall E.A., Hamid A., Mody K.T. et al. Nanotechnology for plant disease management // Agronomy. 2018. V. 8 (12). P. 285.
- Wu T., Xu H., Liang X., Tang M. *Caenorhabditis elegans* as a complete model organism for biosafety assessment of nanoparticles // Chemosphere. 2019. V. 221. P. 708–726.
- Yang W., Peters J.I., Williams R.O. Inhaled nanoparticles – a current review // Int. J. Pharm. 2008. V. 356. P. 239–247.
- Yin Y.H., Guo Q.M., Han Y. et al. Preparation, characterization and nematicidal activity of lansiumamide B nanocapsules // J. Integr. Agric. 2012. V. 11. P. 1151–1158.
- Yu J., Yu X., Li C. et al. Silicon mediated plant immunity against nematodes: summarizing the underline defense mechanisms in plant nematodes interaction // Int. J. Mol. Sci. 2022. V. 23. P. 14026.
- Zhang D., Liu G., Jing T. et al. Lignin-modified electronegative epoxy resin nanocarriers effectively deliver pesticides against plant root-knot nematodes (*Meloidogyne incognita*) // J. Agric. Food Chem. 2020. V. 68. P. 13562–13572.
- Zhao Y., Zhou Q., Zou C. et al. Repulsive response of *Meloidogyne incognita* induced by biocontrol bacteria and its effect on interspecific interactions // Front. Microbiol. 2022. V. 13. P. 994941.
- Zohra E., Ikram M., Omar A.A. et al. Potential applications of biogenic selenium nanoparticles in alleviating biotic and abiotic stresses in plants: a comprehensive insight on the mechanistic approach and future perspectives // Green Proc. Synth. 2021. V. 10. P. 456–475.

Nanomaterials in Plant Protection against Parasitic Nematodes

S. V. Zinovieva^a, *, Zh. V. Udalova^a, and O. S. Khasanova^a

^aSevertsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

*e-mail: zinovievas@mail.ru

A review of current data on the effect of nanoparticles on phytoparasitic nematodes in the study *in vitro* and *in planta* and on plants infested with nematodes was carried out. Available data have shown that many nanoparticles of metals, metal oxides and non-metals have an effective nematicidal potential. According to the available data, NPs can have a direct toxic effect on nematodes, reduce the infection of plants during seed pretreatment or spraying, lead to inhibition of reproduction and development of the parasite in the roots, and their effectiveness may exceed known commercial nematicides. Some nanoparticles have an immunostimulatory effect on plants. Data on the mechanisms of action of NPs on nematodes are presented. An important mechanism for the toxicity of nanoparticles to nematodes may be the generation of reactive oxygen species (oxidative stress). Exposure to nanoparticles increased the expression of target genes involved in oxidative stress and DNA damage repair. A small number of works have dealt with nanonematicides, which in the form of nanocapsules have proven to be very effective against endoparasitic nematodes.

Keywords: phytoparasitic nematodes, root-knot nematodes, nanomaterials, nanoparticles, nanonematicides, toxicity, oxidative stress