

## NEMATOLOGIJA

(materijal za spremanje ispita, 2008/9)

### 1. MESTO NEMATODA U ŽIVOTINJSKOM SVETU

Da bi se bolje razumela građa i život nematoda treba se podsetiti osnovnih zahteva opstanka živih bića uopšte, i zatim videti kako nematode i njima najsrodnije grupe ispunjavaju te zahteve. Opstanak života zahteva uspešan opstanak jedinki i preko njih održanje vrsta, pošto su jedinke smrtnе i relativno kratkovečne. Da bi zadovoljila te fundamentalne zahteve, živa bića moraju da se reprodukuju i hrane, a ove najvitalnije životne funkcije ostvaruju se uz pomoć disanja, ekskrecije, osmoregulacije, raznih vidova sekrecije itd. Kod životinja se u sve procese uključuje nervni sistem koji funkcionalno povezuje sve delove tela i njihove aktivnosti. Takođe je tipično za životinje aktivno kretanje u prostoru i drugi vidovi mehaničkog rada pomoću mišića, kao i nekakav skelet koji daje oblik telu, zaštitu mekim organima i uporište telesnim mišićima.

Proučavanje životinja pokazalo je da se one mogu svrstati u različite grupe čiji su članovi međusobno dosta slični, a istovremeno i dosta različiti od članova drugih grupa. Najveće takve sistematske grupe obuhvataju vrste kod kojih je zajedničko osnovno ustrojstvo gradi i funkcionisanja tela, a to se odnosi na opšti nivo složenosti, simetriju tela, prisustvo i tipove telesnih duplji, segmentiranost tela, organizaciju sistema za razmnožavanje, ishranu, disanje, ekskreciju, nervnu povezanost, vezivna tkiva itd. Uz sve razlike u mišljenjima stručnjaka, ima 20 – 30 takvih osnovnih tipova organizacije životinja, formiranih i genetski fiksiranih tokom evolucije, i takve najveće grupe zovu se filumi, kola, tipovi i sl.

Nematode su jedan od filuma u okviru podcarstva višečelijskih životinja (Metazoa). Metazoa se dele na dve glavne grupe, na beskičmenjake (Invertebrata) i kičmenjake (Vertebrata). Nematode su ranije smatrane jednom od klase filuma Aschelminthes, ali danas gotovo svi prihvataju da su one poseban filum, Nematoda. Naši nazivi za njih su: nematode, valjkasti crvi (u užem smislu reči), obli crvi i končasti crvi, od kojih ovaj poslednji najviše odgovara latinskom imenu Nematoda, koji je izведен od grčke reči "nema", što znači konac.

Nematode spadaju u grupu Bilateria Pseudocelomata, koja u nekoliko filuma obuhvata relativno sitne životinje jednostavne građe, bilateralne simetrije tela i telesne duplje tipa pseudoceloma. Smatra se da su ove životinje nastale dosta davno, i da njihova organizacija dosta odražava uslove nastanka i ranih faza evolucije života na Zemlji. Važniji od tih uslova su sledeći.

**Akvatičnost.** Život je nastao u vodi i ostao je suštinski neraskidivo vezan za vodu, pa je obilje raspoložive vode osnovna prednost vodenih u odnosu na kopnena staništa. Gustina vodene sredine je slična gustini žive materije, pa su u odnosu na kopnene uslove manji zahtevi za skeletom i muskulaturom. Ekskrecija, u užem značenju odstanjivanje štešnih azotnih produkata metabolizma, u vodi je jednostavnija, u formi amonijaka koji se lako izbacuje, ali traži dosta vode. Morska sredina je najpovoljnija za život jer je abiotski pogodno i vrlo stabilno stanište; osmotski je vrlo slična telesnoj tečnosti, pa osmoregulacija nije problematična. Slatkovodni uslovi traže rešenje za efikasnu osmoregulaciju, odnosno izbacivanje suvišne vode, koja spontano teži da prodre u organizam više nego što je potrebno. Tekuća slatkovodna staništa traže jaču lokomociju, tj. muskulaturu i skelet, ili druga rešenja za savladavanje vodene struje kao što su razni načini prianjanja uz dno, itd.

**Kopneni život** je u užem značenju život u vazdušnom okruženju. Vazduh je u odnosu na vodu redak i suv. Gravitacija jače deluje što povećava zahteve za skeletom, muskulaturom u energijom. Gubljenje telesne vode je opasan rizik života van vode. Telesni zid bi mogao sa odgovarajućom kutikulom da to spreči, ali mnogi životni procesi kao što su razmena gasova, osmoregulacija, ekskrecija i sl. podrazumevaju izvesno gubljenje vode, pa se rešenja traže u okvirima štednje vode. Tako je, na primer, kod kopnenih životinja ekskrecija azota tipično u vidu ureje, koja se zbog manje rastvorljivosti može izbacivati sa manje vode nego amonijak.

Nematode, kao ni druge pseudocelomate, nisu našle rešenje za čuvanje vode, pa u pravim kopnenim uslovima, tj. u vazdušnom okruženju, ne mogu aktivno da žive, već ili uginjavaju ili prelaze u razne vidove privremenog smanjenja životnih aktivnosti. Drugim rečima, i kada žive van vodene sredine, nematode su ostale suštinski akvatične životinje, koje mogu aktivno da žive samo onda i tamo gde za njih ima dovoljno okolne vlage. Zato su i glavne kategorije vanvodenih staništa koje naseljavaju nematode zemljište i druga živa bića.

**Veličina tela.** Jedan od načina štednje vode je i relativno smanjenje površine tela u odnosu na njegovu zapreminu. Tela jednostavnijih geometrijskih formi, u krajnjoj liniji loptasta tela, imaju manju površinu od složenijih formi iste zapreme. Tela slične forme što su manja imaju veću površinu tela u odnosu na sopstvenu zapreminu.

Nematode su tipično vrlo sitne i končaste životinje, dakle sa relativno velikom površinom tela u odnosu na zapreminu. Ovo sa jedne strane nije optimalno za štednju vode, ali sa druge strane omogućava komunikaciju unutrašnjosti tela sa okolinom bez posebnih transportnih organa ili sistema, tj. dopušta relativno jednostavnu građu tela. Uz to, izdužena, crvolika forma tela omogućava aktivno kretanje bez posebnih lokomotornih organa.

Ima razlika i u shvatanjima koji filumi spadaju u grupu Pseudocelomata. Jedno od dosta pruhvaćenih je sledeće, koje uz nematode obuhvata uglavnom grupe ranije smatrane klasama filuma Aschelminthes. To su filumi: Acantocephala, Rotatoria, Kinorhyncha, Entoprocta, Gastrotricha, Nematomorpha i Nematoda. U nastavku će biti ukratko prikazani da bi se istakla i bolje razumela organizacija, velika raznovrsnost i značaj nematoda.

Osnovna osobina koja ove filume povezuje u jednu grupu jeste telesna šupljina tipa pseudoceloma. Ima raznih definicija pseudoceloma, a po svoj prilici su i pseudocelomi kod pomenutih filuma suštinski različitog embriološkog pa i filogenetskog nastanka, tako da se kao dobar kompromis može uzeti definicija da pseudocelom nije ceo omeđen mezodermalnim epitelom, za razliku od pravog celoma.

Od osobinama po kojima se filumi pseudocelomata međusobno razlikuju (taksonomske značajne osobine) ističu se prisustvo i karakter lažne segmentiranosti tela, prisustvo treplji, građa polnog sistema i osobine razmnožavanja i razvića, građa telesnog zida, crevnog sistema, kao i razvijenost i građa drugih sistema.

---

**Acantocephala:** filum sa oko 800 poznatih vrsta, obligatnih parazita zglavkara i kičmenjaka, pretežno riba, ptica i sisara. Jaja sa izmetom dospevaju u prirodu, a iz onih jaja koje pojedu zglavkari razvijaju se parazitne larve, koje opet završavaju razvoj u crevu kičmenjaka koji pojede zglavkara.

Telo je crvoliko (tanko, izduženo), dugo nekoliko mm do maksimalno 0.5 m, sa prednjim krajem u vidu glavice sa brojnim unazad povijenim kukicama; lažna segmentacija tela odsutna ili delimično prisutna u unutrašnjoj građi; mišići u telesnom zidu i uzuđući i prstenasti; crevni sistem potpuno degenerisan; Odrasli su razdvojenih polova mužjaci diorhični (dva semenika) sa jednim zasebnim gonoporom (polnim otvorom odvojenim od anusa); ženke mono- ili didelfne (jedan ili dva ovarijuma) sa jednim zasebnim gonoporom.

**Rotatoria:** oko 2000 poznatih vrsta slobodnoživećih, pretežno slatkovodnih životinja, pokretnih (planktonskih) ili nepokretnih (sesilnih, sedentarnih).

Telo peharasto, milimetarske veličine; prednji, tanjurasti deo (tzv. korona, tj. kruna) sa ustima, često i fotoreceptorima tipa ocela, ovičen vencem treplji koje služe za plivanje i prinošenje hrane; nema lažne segmentacije; prema zadnjem kraju telo se postepeno sužava, i tim zadnjim krajem vezuje za podlogu kod sesilnih vrsta; mišići telesnog zida i uzdužni i prstenasti; crevni sistem razvijen, sa ventralnim ustima i dorzalnim anusom; i mužjaci i ženke sa zasebnim gonoporom. Kod ženki se javlja tzv. ciklomorfoza, tj. ženke iste vrste su morfološki različite zavisno od spolnih uslova. Takođe zanimljiv fenomen, čest kod rotatorija, je hipodermalna inseminacija: mužjak svojim oštrim polnim organom probija telesni zid ženke i ubacuje spermatozoide u njeno telo van polnih organa. Ređe se javljaju tipično parenje (kopulacija) sa prenošenjem spermatozoida iz muškog kroz ženski polni otvor, ili inseminacija pomoću spermatofora (paketica spermatozoida).

**Kinorhyncha:** oko 100 poznatih vrsta naseljava morski mulj; Telo crvolik, kraće od 1 mm, izražene lažne segmentacije koja u prednjem delu omogućava specifičnu lokomociju uvlačenjem i izvlačenjem 'glave' snabdevene dugim sabljastim izraštajima koji pri tome prave pokrete slične rukama kod prsnog plivanja, čime se telo povlači unapred; telesni zid sa razvijenom kutikulom i raznim izraštajima tipa dlačica ili trnova na njoj; mišići telesnog zida su uzdužni, a prstenasti samo u 'vratnom' delu, gde služe za izvlačenje i uvlačenje glave, tj. za kretanje; crevni sistem razvijen, sa terminalnim ustima i anusom; mužjaci i ženke sa parnim gonadama i parnim gonoporama.

**Entoprocta:** oko 100 poznatih vrsta sesilnih morskih životinja koje liče na male hidre ili sase, a žive pojedinačno ili u kolonijama. telo peharaste forme, veličine u mm; prednji, ovalno prošireni deo snabdeven brojnim pipcima snabdevenim trepljama; telo se sužava ka zadnjem kraju, kojim su pričvršćene za podlogu; crevni sistem razvijen, ima formu slova U, pa se i usta i anus nalaze u prednjem delu među pipcima; nema lažne segmentacije; u telesnom zidu samo uzdužni mišići; kod oba pola parne gonade sa jednim zasebnim gonoporom; razmnožavaju se i bespolno, pupljenjem.

**Gastrotricha:** oko 430 akvatičnih vrsta. Telo kratko crvolik, dugo oko 1 mm; sa ventralne strane mnogobrojne cilije koje služe za kretanje po dnu; pseudocelom nije jasno razvijen; pored dužnih nekad postoje i prstenasti mišići u telesnom zidu; crevni sistem razvijen, sa terminalnim ustima, a ždrelo nekad ima bočne spoljne otvore; imaju protonefridije za ekskreciju; odrasle su hermafroditи sa jednim zajedničkim gonoporom i zasebnim kopulatornim organom, kojim prvo izvlači spermu iz sopstvenog gonopora, a potom oplođuje drugu jedinku; slatkovodne su često partenogenetske.

**Nematomorpha** (gordijevi crvi ili konjske strune): oko 300 vrsta koje kao odrasle žive kratko u slatkoj vodi gde se ne hrane već se samo pare i polazu jaja. Larve se pile i sa hranom ili aktivnim probijanjem dospevaju u zglavkare u kojima žive kao paraziti hemocela, za koje vreme se nekoliko puta presvlače. Telo kod odraslih dugo 10 i više cm, tanko, crvolik, nalik na debelu dlaku; larva je sa lažnom segmentacijom tela i rilicom; u telesnom zidu samo uzdužni mišići; crevni sistem kod odraslih rudimentiran i nefunkcionalan; polovi odvojeni, gonade parne izvode se u neparnu terminalnu kloaku; mužjaci nemaju kopulatorne spikule.

**Nematoda:** više hiljada vrsta koje žive u vodi i van vode, kao mikrobotrofi, mikofagi, predatori ili paraziti. Telo crvolik, tipično dugo oko 1-2 mm, a kod parazita nekad i znatno duže; lažna segmentacija samo spoljna, i to retko; samo uzdužni mišići u telesnom zidu; crevni sistem razvijen sa terminalnim ustima i ventralnim subterminalnim anusom; nema protonefridiјa; polovi razdvojeni ili hermafroditи; ženke mono- ili didelfne sa jednim zasebnim ventralnim gonoporom; mužjaci mono- ili diorhični sa kloakom u kojoj je kopulatorna spikula.

Kolo Nematoda obuhvata oko 12 000 opisanih vrsta, što je po svim procenama tek mali deo stvarno postojećeg broja. Po tome su nematode posle zglavkara odnosno insekata najbrojnija vrstama grupa životinja. Rasprostranjene su širom sveta, u gotovo svim postojećim životnim sredinama, sa često većim brojem vrsta i brojnim populacijama pojedinih vrsta na istom prostoru.

Kao ilustracija, u morskom mulju površine  $1 \text{ m}^2$  nađeno je oko četiri miliona nematoda, u jednoj truljoj opaloj jabuci oko sto hiljada, dok se pri prosečnoj gustini od jedne nematode u

ml zemljišta, što je sasvim realno, na terenu od 1 ha samo u površinskom sloju do 10 cm dubine nalazi oko milijardu nematoda.

Kao i srodne grupe pseudocelomata i nematode su najbolje prilagođene životu u vodenoj sredini, i morskoj i slatkovodnoj. Tu većina vrsta vodi slobodan život hraneći se mikroorganizmima. Iako ne mogu aktivno da žive u vazdušnom okruženju kopnenih staništa, relativno puno nematoda se prilagodilo životu van vode prevashodno u zemljištu ili u drugim živim bićima, dakle staništima gde nalaze neophodnu vlažnost.

Upravo te parazitne grupe su najznačajnije za ljude. Neke vrste parazitiraju same ljude, dok mnogo više njih nanosi štete ljudima indirektno, parazitirajući domaće životinje i gajene biljke. Sa druge strane, koja se često gubi iz vida, mnoge nematode su korisne čoveku kao 'neprijatelji njegovih neprijatelja' i nezaobilazni činioci u održavanju normalne biocenotske ravnoteže i kruženja materija i energije u prirodi.

Kolo Nematoda obuhvata dve klase sa po desetak redova, koji su navedeni u nastavku sa naznačenom osnovnom bionomijom njihovih predstavnika.

klasa Aphasmidia ili Adenophorea:

- AREOLAIMIDA akvatične, slobodnoživeće, mikrobotrofne
- MONHISTERIDA akvatične, slobodnoživeće, mikrobotrofne
- DESMODORIDA akvatične, slobodnoživeće, mikrobotrofne
- CHROMADORIDA akvatične, slobodnoživeće, mikrobotrofne
- DESMOSCOLECIDAE akvatične, slobodnoživeće, mikrobotrofne
- ENOPLIDA akvatične i terestrične, slobodnoživeće, mikrobotrofne i predatorske
- DORYLAIMIDA terestrične, slobodnoživeće, mikrobotrofi, malo PB, PV i predatorska
- TRIPLOCHONCHIDA terestrične, slobodnoživeće, neke su PB
- MONONCHIDA terestrične, slobodnoživeće, predatorske
- MERMITHIDA terestrične, PI
  - klasa Phasmidia ili Secernentea

- RHABDITIDA terestrične, mikrobotrofne, Pzglavkara
- TYLENCHIDA terestrične, slobodnoživeće, PB, PI i malo PV(žabe)
- APHELENCHIDAE terestrične, slobodnoživeće, mikofagne, PB, PI, predatorske
- STRONGYLIDA PV
- ASCARIDIDA PV i PI
- OXYURIDA PV i PI
- SPIRURIDA PV i PI

(P – paraziti; PB – biljaka; PI – invertebrata; PV – vertebrata)

---

## NEMATODE PARAZITI ČOVEKA – najvažnije vrste

*ASCARIS LUMBRICOIDES* – čovečija glista (red Ascaridida); Smrtru se za najčešće crevne parazite ljudi, sa godišnjim svetskim prosekom od oko 30 % svetske populacije, pri čemu većina prode neregistrovana. Odrasle 20-30 cm; jaja sa izmetom izlaze i dospevaju preko neopranih ruku i hrane u creva. Ispiljeni mladi crvi se kroz crevni zid probijaju do krvnih sudova, zatim sa krvlju dospevaju do pluća, a iz njih preko jednjaka ponovo u creva gde se hrane i završavaju razviće.

*NECATOR AMERICANUS* – kukičasti crv (red Strongylida); tropска vrsta; Procenjuje se da godišnje bude zaraženo do milijardu ljudi, opet u većini neregistrovano. Jaja izlaze sa izmetom, mladi se pile i ubušuju kroz kožu na stopalima, pa sa krvlju dospevaju do pluća a iz njih preko jednjaka do creva gde se hrane i završavaju razviće.

*ANKYLOSTOMA DUODENALE* - Slična prethodnoj vrsti, javlja se i u južnoj Evropi.

*ENTEROBIUS VERMICULATUS* – dečja glista (red Oxyurida); odrasle oko 1 cm; odrasle iz creva noću izlaze i oko čmara polažu jaja i izazivaju svrab. Deca se češu i neopranim rukama prenose jaja.

*TRICHURIS TRICHIURA* – bičasti crv (red Dorylaimida); oko 4 cm; slično sve kao kod dečje gliste, a odrasle se prednjim, užim delom tela ubuše duboko u crevni zid, pa ih je teško iščistiti.

*TRICHINELLA SPIRALIS* – trihina (red Dorylaimida); kod nas često prisutna; oko 1 mm; odrasle u crevnom zidu domaćina rađaju mlade, koji preko krvotoka dospevaju do telesnih mišića gde se učaure u mehuraste ciste i miruju. Prenose se lancem mesojeđa, a do čoveka dolaze najčešće preko pacova i svinja.

*FILARIA* (ili *WUCHERERIA*) *BANCROFTI* – filarija elefantijazisa (red Spirurida); u Africi i Aziji; 5-9 cm; Hematofagni insekti (buve, neke muve i naročito komarci) su prelazni domaćini. Odrasle žive u limfnim kanalima blizu žlezda, gde svojim prisustvom izazivaju fizički začepljenje kanala i napadnuti delovi tela otiču, nekada nenormalno jako. Ženke su viviparne, a mlade larve dospevaju do perifernih krvnih sudova, a iz njih sa krvlju u insekte u kojima se neko vreme zadržavaju i potom opet dolaze do čoveka.

*DRACUNCULUS MEDINENSIS* – gyinejski crv (red Spirurida); Afrika i Azija; može biti duži od 1 m; crv se kreće kroz vezivna tkiva i krvne sudove dok ne odraste. Gravidna ženka dolazi pod kožu i tu izaziva ranicu i polaže jaja, koja dospevaju u vodu, a ispljene larve neko vreme žive slobodno dok ih ne pojedu račići *Cyclops*, a njih sa vodom popije čovek.

dodatane informacije potražiti na [WWW.emedicine.com](http://WWW.emedicine.com)

## 2. GRAĐA TELA I ŽIVOTNI PROCESI NEMATODA

**2.1. OBLIK I VELIČINA:** Telo nematoda je bilateralno simetrično, valjkasto izduženo (crvoliko), nesegmentirano, bez pravih ekstremiteta. Dužina je nekoliko desetina do nekoliko stotina puta veća od širine tela. Obično je širina najveća oko sredine tela, a postepeno sve manja ka krajevima. Zavisno od dužine tela i tempa sužavanja prema krajevima vizuelni utisak oblika je ili cilindričan, končast (filiforman) ili vretenast (fuziforman). Veća odstupanja u obliku tela su relativno retka i mala, pošto je sposobnost aktivnog kretanja vezana za taj crvolik oblik tela. Osnovni vid odstupanja je manje ili veće proširivanje celog tela ili jednog njegovog dela. Obično je to širenje tela praćeno potpunim ili delimičnim gubitkom lokomotorne sposobnosti, pa je zato po pravilu karakteristično za odrasle nematode, obično ženke, koje žive kao paraziti nepokretno u telu svojih domaćina.

Dužina tela većine vrsta je 1-3 mm a širina ispod 100 µm, posebno kod tzv. slobodnoživećih nematoda, a znatno veća je nekada kod endoparazita krupnijih životinja,

posebno kičmenjaka. Među nematodama uopšte najmanja poznata je slobodnoživeća marinska *Trichoderma minutum*, dužine oko 80 µm, nasuprot ektoparazitu placente kita, *Placentonema gigantissima*, dugom oko 8 m. Među fitoparazitnim nematodama najmanja poznata je *Sphaeronema minutissimum*, sa oko 100 µm, a najduža *Paralongidorus maximus* sa oko 14 mm.

Kako je napred objašnjeno, sitno crvoliko telo može da ima relativno jednostavnu građu, bez posebno diferenciranog cirkulatornog i respiratornog sistema, kao ni nekog čvrstog skeletnog sistema sa posebnim lokomotornim organima.

**2.2. OSNOVNI DELOVI TELA:** Spolja gledano telo nematoda izgleda kao da nema neke posebne delove. Ipak, unutrašnja građa pokazuje da ti delovi postoje. Kao što je karakteristično i za druge bilateralno simetrične i aktivno pokretljive životinje, i kod nematoda postoje jasne strane tela – leđna (dorzalna), trbušna (ventralna), leva i desna bočna (lateralna). Takođe su jasno diferencirani i prednji i zadnji deo tela, a između njih središnji.

**2.2.1. Glaveni region:** Prednji deo tela nematoda, kao i drugih aktivno pokretljivih životinja, specijalizovan je za primanje nadražaja, pre svega hemijskih i taktilnih iz okoline, kao i za pronalaženje i kontakt sa izvorom hrane. Zato se za prednji deo tela kaže da je trofičko senzorni. Evolutivna tendencija je da ovaj deo tela bude formiran u glavu (cefalizacija), a kod nematoda cefalizacija je vrlo slaba. Uobičajeno se kod njih govori o glavenom (cefalnom) regionu.

Gledano spreda, tj. u pravcu telesne ose, glaveni region pokazuje jasnu radijalnu, tačnije tri- i heksaradijalnu simetriju, sa elementima bilateralne. Frontalni deo glavenog regiona je tzv. usni (labijalni) region. U njegovom središtu je usni otvor, a okolina je podeljena na šest sektora, tzv. usana, raspoređenih kao 'zdenka' sirevi. Ove usne su ili razgraničene radijalnim žljebovima ili su bez njih, kao gladak disk.

Sa leve i desne strane glavenog regiona smešten je po jedan hemoreceptorni i sekretorni organ dosta složene građe koji se zove amfid. Na usnom regionu postoji tipično i šesnaest čulnih papila ili seta. Oko usnog otvora je venac od šest tzv. labijalnih papila (na svakoj usni po jedna), dalje prema periferiji venac od šest tzv. unutrašnjih cefalnih papila, i sasvim periferno su još četiri spoljašnje cefalne papile, na subdorzalnim i subventralnim usnama. Glaveni region je u okviru tela relativno bogat detaljima, često karakteristično kombinovanim kod različitih grupa nematoda, pa ima dosta veliki taksonomski značaj.

**2.2.2. Telesni zid:** I kvantitativno i po diferenciranosti, telesni zid je jedan od osnovnih delova tela nematoda, koji obavlja ili učestvuje u više osnovnih životnih procesa i aktivnosti: daje oblik telu, štiti nematodu od štetnih spoljnih činilaca, reguliše komunikaciju sa spoljnom sredinom, komponenta je skeleta, obavlja aktivno kretanje.

Osnovni slojevi telesnog zida su kutikula, epidermis i telesni mišići. Kutikula nematoda je lučevina epidermisa, hemijski izgrađena pretežno od proteina kolagena, ali i čitavog niza drugih jedinjenja. Struktura joj je slojevita; osnovni slojevi su korteks, na površini, matriks u sredini, i fibrilarni i lamelarni slojevi u osnovi kutikule. Ovi osnovni slojevi se obično sastoje iz nekoliko podslojeva, a njihov broj i ultrastruktura dosta variraju između pojedinih redova a nekad i familija nematoda.

Kod tipčnih, aktivno pokretljivih nematoda kutikula je dosta elastična i savitljiva, vrlo često sa prstenastim strijama (anulacijom) na površinskim slojevima, koje dodatno olakšavaju savijanje tela prilikom kretanja.

Kutikulu luči i ispod nje se prostire jednoslojni epidermis. Glavna masa epidermalnih ćelija smeštena je na bokovima, a manje duž leđne i trbušne strane, obrazujući četiri tzv. epidermalne horde. Kao najrazvijenije, bočne horde dosta zadiru u unutrašnjost tela, u

pseudocelom. U hordama su između epidermalnih ćelija locirani nervi, elementi ekskretornog sistema, kanali telesnih pora i dr. U prostorima između hordi rasprostrti su tanki listasti izraštaji epidermalnih ćelija, obrazujući tu jedan tanak kontinuelan epidermalni sloj koji razdvaja, ili bolje reći spaja kutikulu koja je iznad i telesne mišiće koji leže ispod epidermisa, a između epidermalnih hordi.

Telesni mišići nematoda su isključivo uzdužni (nema prstenastih). Mišićne ćelije imaju izdvojen kontraktilni deo u vidu duge vretenaste niti, a sarkoplazma i jedro ćelije izdvojeni su u vidu meška uronjenog u pseudocelom. Mišićne ćelije su raspoređene u jednom sloju, a grupisane su u četiri osnovne mišićne trake smeštene u kvadrantima između epidermalnih hordi. Ovi mišići su po tipu koso prugasti, što se sreće kod svega nekoliko grupa beskičmenjaka.

Rad telesnih mišića je prevashodno namenjen aktivnom kretanju nematode u prostoru. Sinhronizovan je tako da kontrakcije prolaze u vidu tzv. sinusoidnog talasa, normalno od prednjeg kraja ka zadnjem pri kretanju unapred. Naspramni mišići se kontrahuju antagonistički – kada se jedni skupljaju drugi se opuštaju, a glavni antagonizam je između dorzalnih i ventralnih mišića. Zato se, za razliku od zmija i jegulja, koje se kreću na sličan način, nematode kreću ležeći na boku – bar kada se kreću po ravnoj podlozi.

2.2.3. Pseudocelom: Telesna duplja nematoda je telesnom tečnošću ispunjen prostor između telesnog zida sa spoljne strane i crevnog sistema u unutrašnjosti tela. Svrstana je u tip pseudoceloma zato što oko creva nema tkiva mezodermalnog porekla, što su inače najčešće mišići kod pravog celoma. Drugim rečima, crevni sistem je direktno uronjen u telesnu šupljinu, kao što je i polni sistem. Pseudocelomska tečnost funkcionalno povezuje ova dva sistema sa telesnim zidom, predstavljajući medijum za važne životne funkcije prometa materija unutar organizma.

2.2.4. Hidrostatički skelet: Skelet je sistem sa mehaničkim funkcijama davanja oblika i čvrstine telu i njegovim osnovnim delovima, pružanja oslonca telesnim mišićima i zaštite mekanim unutrašnjim organima. Iako im je telo pokriveno kutikulom, koja je nekada i relativno debela, skelet nematoda nije tipa egzoskeleta kao kod zglavkara. I to je u vezi sa savitljivošću kutikule, što je neophodno za aktivno kretanje. Kutikula je samo komponenta skeleta koji bitno funkcionalno zavisi od visokog unutrašnjeg osmotskog pritiska u telu nematode, tzv. turgora, koji upotpunjuje skelet na sličan način kao što upumpani vazduh daje čvrstinu pneumatskoj gumi na točku. Ta kombinacija se naziva hidrostatički skelet, koji se sem kod nematoda sreće kod još nekih filuma beskičmenjaka.

2.2.5. Ekskrecija: To je izbacivanje iz tela suvišnih materija, ne računajući defekaciju (egestiju) nesvarenog dela obroka. To su zapravo u vodi rastvorena jedinjenja, pre svega azotna, koja su često ne samo suvišna već i toksična za organizam u povećanoj koncentraciji. Kod vodenih životinja, pa i nematoda, višak azota izbacuje se obično u formi amonijaka, a kod tipičnih kopnenih životinja poretežno u formi ureje.

Nosioci ove funkcije su kod životinja najčešće ili tzv. metanefridije, kod životinja sa krvnim sistemom, ili protonefridije, kod onih bez krvnog sistema. Oba tipa funkcionišu na sličnom principu. Kod protonefridije postoji specijalna peharasta ćelija sa bičem na dnu, i ona vrši ultrafiltraciju, izbacujući iz tela u svoj lumen dosta neselektivno rastvorene i štetne azotne, ali i korisne materije, na pr. šećere. Zato između peharaste ćelije i spoljne sredine postoji jedan kanal kroz čiji zid se selektivno resorbuje u telo deo vode i te korisne materije, a štetne sa ostatkom vode idu napolje.

Nematode nemaju ni meta- ni protonefridije. Zbog čisto morfološke sličnosti sa protonefridijom, neke strukture kod nematoda su u početku nazvane ekskretornim i taj naziv se zadržao, iako do danas njihova uloga u izbacivanju štetnih azotnih jedinjenja nije dokazana, zapravo je više pod znakom pitanja. Ta struktura slična protonefridiji je tzv. reneta ćelija ili

ventralna žlezda, karakteristična za mnoge nematode klase Adenophorea. Kod Secernentea, druge klase, centralno smeštena žlezda povezana je sa dugim parnim ili neparnim kanalima smeštenim u bočne horde.

**2.2.6. Nervni sistem:** Nervni sistem ima važnu ulogu funkcionalnog povezivanja pojedinih strukturnih komponenti organizma u jedan koordinisan sistem, putem prenošenja nadražaja od receptora do efektora. Iako relativno jednostavne građe, nematode imaju dobro razvijen nervni sistem izgrađen od tipičnih nervnih ćelija, neurona. Oni svojim vlaknastim nastavcima – neuritima i dendritima organizovani u nerve, koji vrše inervaciju svakog organa i svake njegove ćelije. Po tipu, nervni sistem nematoda se može svrstati u gagnlionerno vrpčast. Glavna koncentracija nervnih ćelija je u tzv. nervnom prstenu, koji kao neki šal okružuje središnji deo jednjaka. Od nerava su razvijeniji ventralni nerv i amfidijalni nervi, nervatura prednjeg creva i polnih organa, posebno kopulatornih struktura.

## 2.2.7. ISHRANA

Ishrana je kompleksan niz aktivnosti kojima se organizam životinje u krajnjoj liniji snabdeva hranom, tj. energetskim i gradivnim hranljivim materijama.

Početna ili uvodna faza ishrane je pronalaženje hrane. Kod slobodnoživećih nematoda, i mikrobotrofnih i predatorskih i parazitnih, aktivno kretanje vođeno signalima primljenim preko čulnih organa, tokom čitavog aktivnog života usmereno je ponajviše upravo na učestalo traženje novog izvora hrane.

Nematode paraziti životinja i ljudi razvile su razne strategije dospevanja do tih takođe aktivno pokretljivih domaćina. Fitoparazitne nematode imaju kao pogodnost nepokretnе domaćine - biljke, i to najčešće sočne vrhove njihovih korenčića. Za nematode koje se nalaze u zoni gusto prožetoj mrežom ovih korenčića pronalaženje izvora hrane nije poseban problem. Zato i većina slobodnoživećih ili tzv. migratornih vrsta provede čitav život u zemljištu na prostoru prečnika 10-20 cm.

Kod nepokretnih, tzv. sedentarnih fitoparazitnih vrsta, kao i kod mnogih endoparazita životinja, pronalaženje hrane je 'povereno' samo jednom, po pravilu prvom postembrionalnom razvojnom stadijumu, a to obično nije prvi već je drugi ili čak treći larveni stadijum (prvo ili prva dva presvlačenja se odvijaju u jajetu pre piljenja). Takav larveni stadijum se naziva invazioni ili infektivni stadijum. Kada jednom nađu domaćina, ovakve nematode u narednim stadijumima nemaju više potrebe da traže novog domaćina često do kraja života. Sedentarne fitoparazitne nematode uzrokuju kod svog domaćina takve lokalne patološke promene, na pr. obrazovanje džinovskih ćelija usled hipertrofije ili hiperplazije od nematoda iz fam. Heteroderidae, koje im obezbeđuju izvor kvalitetne hrane za ceo život.

Migratori ektoparaziti korena pre same ishrane obično prvo malo ispituju koren dok ne nađu za njih ono pravo mesto. Zatim nastupa faza usvajanja hrane (ingestija). Normalno, ingestija se odvija preko i pomoću usta, koja su prilagođena odgovarajućoj hrani. Kod nekih grupa (na pr. paraziti zglavkara iz reda Mermithida) usta su zakržljala i čitav crevni sistem je nefunkcionalan. Tokom endoparazitne faze (L2 – L4) u hemolimfi domaćina ingestija se odvija preko telesnog zida, tj kutikule, direktno u telo. Ekstremni primeri ovakvog tipa ingestije sreću se takođe kod nekih parazita insekata. Na primer, *Bradyrhema* sp. nema funkcionalno crevo, a ni telesnu kutikulu, pa je na površini tela samo epidermis sa brojnim resastim izraštajima (mikrovilima) koji služe za efikasniju apsorpciju hrane, a inače su karakteristični za unutrašnju površinu epitela srednjeg creva kod mnogih nematoda i drugih životinja. Još je bizarniji primer *Sphaerularia bombi*, parazit bumbara, kod koga se ingestija odvija preko izbačene i hipertrofirane materice, čija veličina mnogostruko premašuje veličinu same nematode.

Kod fitoparazitnih nematoda ingestija je normalna, preko usta i crevnog sistema. Usnim diskom se nematoda čvrsto priljubi uz ćelijski zid i počinje da ga probija učestalom ubodima vrha stileta. Kod većine fitoparazitnih nematoda po probijanju zida sledi faza izlučivanja pljuvačnih sokova u citoplazmu biljne ćelije, tako da se veći deo varenja hrane odvija vancrevno (ekstraintestinalno). Kada je protoplast dovoljno svaren, aktivira se mišićavi deo jednjaka i počinje usisavanje tečne protoplazme u vidu većih ili manjih gutljaja. Nekada nematoda i čitav sadržaj jedne ćelije korena ispije u jednom obroku.

Mišići su potrebni da se hrana ubaci u srednje crevo, tim više što unutrašnji pritisak u telu sam po sebi teži da hranu istisne tj, povrati napolje. To se sprečava ili valvama, ili zatvaranjem triradijalne crevne šupljine (lumena) jednjaka. (SL)

Slede faze: završetak varenja enzimima koje luči crevni epitel, koji zatim vrši apsorpciju i sprovođenje hrane u pseudocelom. Završna aktivnost crevnog sistema je defekacija (egestija), a to je izbacivanje nesvarenih sastojaka obroka napolje kroz analni otvor. Suprotno ingestiji, egestija je olakšana unutrašnjim pritiskom, pa su za to dovoljni relativno skromno razvijeni mišići otvarači anusa, odnosno rektuma.

## 2.2.8. RAZMNOŽAVANJE, RAZVIĆE I ŽIVOTNI CIKLUS

2.2.8.1. Razmnožavanje. Nematode se razmnožavaju isključivo polno, odnosno nova jedinka se razvija iz polnih ćelija, gameta. Preovlađuje amfimiks – oplođenje jajne ćelije spermatozoidom. Vrste su većinom gonohoristi, tj. odvojene su muške i ženske jedinke koje se pare (kopuliraju), dovodeći do unutrašnje oplodnje. Ima i hermafroditnih vrsta, koje se nekad samooplođuju, a nekad se i pare međusobno ili sa mužjacima koji se u manjem broju javljaju uz hermafrodite.

Pored amfimiksisa, dosta je zastupljena i partenogeneza, gotovo uvek tipa telitokije, gde se iz neoplođenih jaja razvijaju ženke.

Aktivacijom jajne ćelije počinje individualno (ontogenetsko) razviće. Kod amfimiksisa samo oplođenje je istovremeno i aktivacija, dok kod partenogeneze aktivaciju izaziva neki drugi stimulans, obično hormonalni. Interesantan je u ovom smislu prelazni tip između amfimiksisa i partenogeneze, tzv. pseudomiks ili lažno oplođenje, na pr. kod nekih Rhabditida, gde se sve odvija kao kod pravog amfimiksisa, uključujući i spajanje spermatozoida sa jajnom ćelijom, ali izostaje bitan momenat oplođenja, spajanje genetskog materijala oba gameta u zigot. Tako je i pseudomiks zapravo partenogeneza, gde je kontakt sa spermatozoidom stimulus aktiviranja jajne ćelije.

Aktivirana jajna ćelija se u ženskim polnim organima preobraća u jaje, tj dobija višeslojnu jajnu opnu, čiji unutrašnji slojevi (lipidni, hitinski i vitelinski) nastaju od same jajne ćelije, dok površinski sloj jajeta luči epitel ovidukta i uterusa. Jaja nematoda su tzv. izolecitna ili homolecitna, tj. bez jasno izraženog animalnog i vegetativnog pola i sa žumancetom koje je raspoređeno ravnomerno u citoplazmi.

Većina osobina razmnožavanja nematoda tesno je povezana sa njihovim najčešće malim dimenzijama. Tipično, jaja nematoda su relativno krupna u odnosu na veličinu tela, i relativno su malobrojna. Procenjuje se da tokom jednog, ne retko i jedinog reproduktivnog ciklusa u životu, nematoda produkuje nekoliko desetina do nekoliko stotina jaja. Kao izuzetak koji potvrđuje ovo pravilo su krupni paraziti životinja, posebno kičmenjaka, gde nematoda može proizvesti i nekoliko hiljada jaja, dosta sitnih prema veličini tela..

Relativno krupna i malobrojna jaja su generalno osobina sitnih životinja kakve su i nematode, zato što za svaku oviparnu grupu životinja postoji donja granica dimenzija jaja jer ona treba da sadrže svu materiju za formiranje budućeg mладунца i prvi period njegovog aktivnog života dok ne počne sam da se hrani. Malobrojna jaja, pak, zahtevaju unutrašnju

oplodnju kao najefikasniju i najekonomičniju, i to je odlika svih nematoda. Unutrašnja oplodnja omogućila je kod nematoda i jedno neobično evolutivno skretanje sa inače vrlo konzervativnog svojstva spermatozoida uopšte da imaju repove (flagelume ili bičeve) pomoću kojih se živo kreću i pronalaze jajnu ćeliju. Spermatozoidi nematoda nemaju rep, već imaju spoljne organele tipa pseudopodija koje im omogućavaju neku vrstu ameboidnog kretanja. Ponovo, zbog malih dimenzija polnih organa kratak je i put koji spermatozoidi treba da prevale, pa su im za to dovoljne i pseudopodije.

Kao i kod mnogih drugih životinja, i kod mnogih nematoda postoji tzv. odloženo oplođenje. U polnim organima ženke postoji spermateka, poseban deo obično u jajovodu, gde se po kopulaciji čuva mnoštvo spermatozoidea, koji kasnije po potrebi bivaju uključeni u oplodnju jajnih ćelija.

Nadalje, a u vezi sa unutrašnjom oplodnjom, tipična je odlika sitnih metazoa bilaterija dobra razvijenost i često visoka diferenciranost polnog sistema uopšte, a naročito kopulatornih struktura koje se sa pravom mogu nazvati kopulatornim aparatom.

2.2.8.2. Ovipozicija (i sa njom povezane adaptacije kojima majke obezbeđuju veću zaštitu potomstvu.) Ženke normalno polažu jaja u sredinu u kojoj će ispiljeni mладunci, obično odmah spemni za kretanje i ishranu, naći dovoljno hrane. No, pre samog piljenja jaje je kao takvo pogodno da bude stadijum za preživljavanje nepovoljnih spoljnih uslova (rezistentni stadijum), pošto je jajna opna generalno vrlo otporna na nepovoljne spoljne uticaje. Dodatna zaštita položenih jaja od nepovoljnih uslova postiže se kod nekih fitoparazitnih nematoda formiranjem jajne kese – želatinozne materije, tzv. matriksa, koji u vreme ovipozicije luče određene žlezde majke. Jajna kesa sa u nju položenim jajima ostaje obično do kraja života priljubljena uz telo majke, koja je u tom periodu tipično sesilan parazit.

Ovipozicija može da bude rana, kada u jajetu još nije ili je tek započela embriogeneza (na pr. kod Dorylaimida) ili kasna, kada je embriogeneza odmakla ili skoro završena dok su jaja još u majci (mnoge Rhabditida).

Kasna ovipozicija već predstavlja na neki način materinsku zaštitu budućeg potomstva. Korak dalje u tom pravcu je ovoviviparnost, gde se mladi pile iz jaja u uterusu, pa takve nematode (na pr. trihina) rađaju žive mlade. Interesantan i ekstreman primer ovoviviparnosti sreće se kod entomoparazitnih nematoda *Scattonema* spp.. U telu nematode koja je prethodno prodrla u insekta uterus jako razrasta, a iz nepoloženih jaja se pili nova generacija nematoda, koje u tom uterusu potpuno završavaju razviće do mužjaka i ženki. Ovi adulti se čak i pare u materici svoje majke pre nego što budu rođeni u telu svog domaćina. Kod više taksonomski udaljenih grupa nematoda poznati su primeri da se mladi ispile u živoj majci, obično kada je ona već stara, ali ih ona ne rađa već oni probijaju zid materice i ubijaju svoju majku, koja im tako predstavlja prvi izvor hrane. Ova pojava poznata je kao endotokia matricida.

Vrlo uspešna adaptacija sličnog tipa javlja se kod ekonomski važne grupe tzv. cistolikih fitoparazitnih nematoda (Heteroderinae), gde majka uginjava još puna jaja, dok njena zadebljala meškolika telesna kutikula, nalik na neku veliku zajedničku jajnu opnu, postaje za buduće potomstvo odlična zaštita od nepovoljnih uslova za duže vreme. Slična zaštitna mehurasta tvorevina je tzv. cistoidno telo, koje kod takođe fitoparazitnih sferonematida nastaje razrastanjem i zadebljavanjem materice majke.

2.2.8.3. Razviće; Embriogeneza Razviće nematoda ima neke odlike zbog kojih su one interesantan objekat za fundamentalna biološka proučavanja razvića životinja uopšte. Od tih osobina važni su relativno mali broj somatskih ćelija, često manji od hiljadu, i konstantnost tog broja (eutelija) tokom razvića, pa jedinke rastu praktično samo na račun porasta veličine

postojećih ćelija. Zato je poslednjih decenija u svetu najviše proučavana vrsta beskičmenjaka upravo jedna nematoda – *Caenorhabditis elegans* iz reda Rhabditida.

Razviće ima dva osnovna aspekta – kvalitativni i kvantitativni. Kvalitativni je niz promena kojima se ćelije nastale deobama jajne ćelije morfološki i fiziološki specijalizuju i grupišu u razna tkiva i organe, u krajnjoj liniji budući novu jedinku. Još jedan razlog za proučavanje razvića životinja na jednoj nematodi jeste to što je razviće nematoda u velikoj meri i rano determinisano. To znači da još u vrlo ranim fazama deobe jajne ćelije svaka čerka ćelija, tzv. blastomera, dobija tačno određenu sudbinu ili budućnost. To je tehnički omogućilo praćenje tzv. ćelijskih linija ili genealogija za praktično sve ćelije i organe u telu *C. elegans* od jajeta do adulta.

Bilo da su u spoljnoj sredini, nezaštićena ili zaštićena, ili još u majci, u svim jajima se odvija vrlo sličan niz promena – embrionalno razviće. U aktiviranoj jajnoj ćeliji protoplazma stupa u seriju deoba, kojima se formira nova mlađa jedinka.

U toku embriogeneze odvijaju se prevashodno kvalitativne promene – deoba i diferencijacija čerki ćelija, prvo u tzv. klicine listove: ektoderm, endoderm i mezoderm, a zatim iz njih u buduće organe novog organizma. Pošto su jaja nematoda izolecitna, jedinka tokom embriogeneze ne raste.

Embriogeneza se završava piljenjem novoobrazovane mlađe jedinke iz jajne ljuške. Piljenje je obično izazvano spoljnim činiocima. Kod slobodnoživećih nematoda to su obično abiotski činioci, a kod parazitnih grupa često lučevine domaćina. Pred piljenje dolazi do hemijskih i fizičkih promena same jajne opne, koja postaje mekša i propustljivija. Mladunac se pred piljenje živahnije uvija u opni, koja na kraju puca i mladunac izlazi. Kod nematoda sa stiletom, ovaj često buši početne rupice na jajnoj opni, slabi to mesto i olakšava piljenje.



Sl. – Piljenje mladunca prvog stupnja  
- kopljaste nematode *Xiphinema dentatum*

**2.2.8.4. Postembrionalno razviće.** Postembrionalno razviće je deo razvića od piljenja pa do sticanja polne zrelosti. Iz jaja se uvek pile mlađe, polno nezrele jedinke. Ako te mlađe nematode žive slično kao i odrasle, i sa njima su morfološki slične, nazivaju se mlađunci, a za takvo razviće se kaže da je direktno. Ono je tipično za slobodnoživeće grupe nematoda, uključujući i migratorne parazite biljaka. Sa druge strane, kod mnogih specijalizovanih parazitnih grupa nematoda, mlađi stadijumi se i među sobom a i od odraslih razlikuju i morfološki i po načinu života. Takvo razviće se naziva indirektno, a u ekstremnim slučajevima je i tipa prave metamorfoze, tj. preobražaja. Dobar primer su Heteroderidae.

Tokom razvića nematode se četiri puta presvlače, tj. odbacuju staru kutikulu koja pokriva telo spolja i prednje i zadnje crevo iznutra, zamenjujući ih novom kutikulom. Tokom presvlačenja prestaje ishrana a često i lokomocija, jer promene zahvataju i usta i telesni zid. Na kraju presvlačenja ili stara kutikula spada sa nematode u komadima, ili nematoda, što je češće, izlazi iz stare kutikule, obično kroz nekakav procep koji se obrazuje u prednjem delu stare kutikule.

Četiri preadultna presvlačenja prirodno razgraničavaju četiri stadijuma mlađih i peti, adultni stadijum, tj. odrasle. Često je početak postembriogeneze pomeren na piljenje drugog ili nekada i trećeg stadijuma mlađih, odnosno, prvo ili i drugo presvlačenje se odvijaju u jajnoj opni pre piljenja.

Rastenje tela je važan aspekt razvića. Normalno, rastenje je pozitivno, tj. jedinka postaje vremenom sve veća. Tokom postembriogeneze, kod slobodnoživećih nematoda dužina tela se uveća nekoliko puta a zapremina nekoliko desetina puta, a kod parazita krupnijih životinja i nekoliko stotina pa i hiljada puta.

Ne rastu pri tome svi delovi tela istim tempom kao celo telo. Tipično je za nematode da su kod mlađih relativno razvijeniji prednji (trofičko senzorni) i zadnji (lokomotorni) deo tela, dok je kod odraslih relativno veći središnji (trofičko genitalni) deo tela. To se tumači tako da su madi upućeni samo na traženje hrane i ishranu, dok je kod odraslih izražena reproduktivna aktivnost, na račun prethodno akumuliranih hranljivih materija.

Pored razlike u veličini, među postembrionalnim stadijumima postoje i neke morfološke i fiziološke razlike. Suštinska je ta da mlađi nisu polno zreli i nemaju formirane polne organe. Umesto njih postoji samo nediferencirani začetak budućih polnih organa, tzv. genitalna primordija. Progres u formiranju polnih organa ostvaruje se samo tokom presvlačenja, koja su kratki ali razvojno vrlo aktivni periodi života. Kod nekoh grupa nematoda (na pr. Heteroderidae) rano, već tokom drugog presvlačenja počinje postupno formiranje budućih polnih organa, pa se mogu razlikovati muški od ženskih organa. Kod takvih nematoda su kod četvrtog stadijuma mlađih polni organi gotovo sasvim formirani, ali im obično nedostaje polni otvor. Sa druge strane, kod nekih grupa (na pr. Longidoridae) genitalna primordija se dosta kasno ali i burno, tek tokom četvrtog presvlačenja diferencira u polne organe.

Posle četvrtog i poslednjeg u životu presvlačenja jedinke postaju odrasle (adulti ili imagi). Kod mnogih je potreban još izvestan period života i ishrane do sticanja polne zrelosti i početka reprodukcije.

Kod mnogih grupa nematoda izražen je, manje ili više, polni dimorfizam – razlike između mužjaka i ženki (ne računajući polne organe). Vrlo čest tip dimorfizma je onaj gde su ženke 'normalne', crvolike nematode, a mužjaci su im dosta sitniji, manje ili više degenerisani, često sa rudimentiranim prednjim crevom pa se i ne hrane, već tokom kratkog života služe samo da osemene ženke. Drugi tip polnog dimorfizma, koji se sreće kod više grupa fitoparazitnih nematoda, je onaj gde su mužjaci 'normalni' ili degenerisani, a ženke imaju manje ili više zadebljalo telo, nesposobno za aktivno kretanje, pa su takve ženke sesilni paraziti. Oni kao kompenzaciju za nepokretnost imaju srazmerno veliki fekunditet.  
(Prekidi razvića su obrađeni u odelju o ekologiji, u nastavku.)

### 3. EKOLOGIJA NEMATODA

Ekologija je biološka disciplina koja izučava međuodnose organizama i njihovog neživog i živog okruženja. Od abiotskih faktora najveći uticaj na život nematoda imaju voda i temperatura.

3.1. Uticaj vlažnosti: budući da su u suštini akvatične životinje, nematode zahtevaju neku minimalnu okолнu vlagu i na kopnenim staništima, da bi mogle da vode normalan aktivan život, tj. da se kreću, hrane, razvijaju i razmnožavaju.

Za zemljische nematode taj minimum je ona količina vlage koja prekriva čestice podloge i nematode uz njih tankim slojem vode, tzv. vodenim filmom. Tada površinski napon vode pripaja nematodu uz supstrat, povećavajući tako trenje, što olakšava aktivno kretanje. Slična je situacija i na biljnim delovima iznad zemlje, na koje nematode paraziti tih delova mogu doći i kretati se po površini biljke samo u periodima kada su oni vlažni.

Međutim, povremeno sušenje je normalno za kopnena staništa, pa većina kopnenih i među njima fitoparazitnih nematoda ne može da živi aktivno u takvim uslovima. Kao jedno rešenje, većina kopnenih grupa može u takvim uslovima preći u stanje smanjene životne aktivnosti, često prave anabioze, kada su životni procesi praktično potpuno zaustavljeni, a telo skvrčeno, bez vode. U takvom stanju neke nematode mogu ostati i par decenija, a potom u povoljnijim uslovima vlage 'oživeti'. Najpoznatiji primeri su stabljikina i žitna nematoda

I drugi nepovoljni faktori, na pr. niske i visoke temperature, ekstremni osmotski uslovi itd., mogu takođe izazvati smanjenje životne aktivnosti u različitoj meri. Koji god da je osnovni uzrok prelaska u stanje mirovanja, takve jedinke su onda sposobne da prežive ne samo nepovoljno delovanje dotičnog faktora, na pr. nedostatak vode, već su znatno otpornije od normalno aktivnih nematoda i na druge nepovoljne abiotске uslove.

Kod nekih slobodnoživećih terestričnih grupa, kao što su na pr. migratori ektoparaziti korena iz fam. Longidoridae, u umerenom klimatu tokom zime dolazi do zastoja u razviću, i prestaju presvlačenja i produkcija jaja. Ako zemljiste nije smrznuto, a obično nije ako je pod snegom, jedinke se i dalje kreću i hrane, ali znatno sporije. Zbog tako usporenog fiziološkog stareњa, jedinke žive i nekoliko godina.

Druga strategija prevazilaženja nepovoljnih uslova, posebno suše, jeste 'zaobilaznje' ili 'premoščavanje' problema prelaskom na endoparazitizam, i to je zastupljeno kod mnogih grupa nematoda. Ulaskom u telo domaćina parazit stupa u sredinu sa generalno povoljnim uslovima, bar u pogledu dovoljne vlage i hrane. Tu se već radi o međuodnosima raznih živih bića u ekosistemima.

3.2. Odnosi nematoda i drugih živih bića: Kada se radi o jedinkama iste vrste tj. intraspecijskim odnosima, pored kompeticije za hranu i seksualnog ponašanja, kod nematoda treba pomenuti i težnju da se u nepovoljnim uslovima okupe u velikom broju i zajedno pređu u anabiozu. Sa bićima drugih grupa najčešće se ulazi u odnose vezane za ishranu. Najvažniji su kompeticija (takmičenje u eksploraciji ograničenog izvora hrane), predatorstvo (odnos lovca i plena), simbioza, mutualizam, komensalizam i parazitizam. Od drugih vidova odnosa različitih grupa vredi pomenuti, kada su u pitanju nematode, tzv. vektorske ili foretske odnose.

**3.2.1. PARAZITIZAM NEMATODA.** U širem smislu, parazitizam svaki međuodnos dva organizma od koga jedan (parazit) ima korist a drugi (domaćin) štetu, pri čemu taj odnos podrazumeva relativno dugotrajniju fizičku vezu među njima, kao i odredene morfološke i fiziološke specijalizacije pomoću kojih parazit eksploratiše svog domaćina. Paraziti su obično relativno sitni i ima ih mnoštvo na ili u jednom domaćinu.

U užem smislu parazitizam je ishrana parazita hranljivim materijama domaćina, pri čemu parazit obavlja manji ili veći deo svog razvića. Za razliku od plena u predatorstvu preživljava ishranu svojih parazita, često i bez neke velike štete. Smatra se da je svaki tipičan parazitni odnos formiran tokom dugog perioda, često u evolucionom rasponu, gde su se za taj odnos obe strane specijalizovale. I za parazita je bolje da mu domaćin bude u što boljem stanju i da duže živi.

Reakcije domaćina su nekada odbrambene, nekad povoljne za parazita, a nekada kombinovane. Na primer, nematode najčešće parazitiraju vrhove mlađih korenčića, ometajući ili čak zaustavljajući njihov normalan razvoj. Ne retko, biljka reaguje formiranjem novih, bočnih korenčića koji treba da nadoknade gubitak, ali istovremeno i nematode dobijaju u neposrednoj blizini nov, svež izvor hrane.

Generalno, nematode i njihovi autohtoni, divlji domaćini, dobro su prilagođeni jedni drugima, tako da parazit dobija dovoljno a domaćin vrlo malo trpi, često bez jasno vidljivih simptoma. Činjenica pak da u biljnoj proizvodnji ima zaista pojava da fitoparazitne nematode izazivaju ekonomске štete, nekada i potpuno propadanje tj. uginuće domaćina, najčešće je rezultat upravo delovanje čoveka na prirodu.

U tom smislu osnovni vidovi čovekovog delovanja su: zapostavljanje otpronosti prilikom selekcije biljaka; monokultura; introdukcija biljaka ili nematoda u novu sredinu; narušavanje prirodne ravnoteže u biocenozama.h

Velika većina parazitnih nematoda pripada tzv. kopnenim formama, a razvile su se iz slobodnoživećih kopnenih formi. Dakle, genetski su već imale osnovne predispozicije za lak i uspešan prelazak na parazitizam, o čemu i svedoči veliki broj parazitnih grupa baš u okviru pretežno 'kopnene' klase nematoda Secernentea. Od tih osobina vredi istaći:

- Male dimenzije i končasto telo, pogodno za gotovo neosetno prodiranje u domaćina i kretanje u njemu, kao i mogućnost parazitiranja mnoštva grupa sitnih domaćina.
- Prisustvo stileta kod mnogih grupa, koji kao vrlo tanak dosta lako probija relativno čvrste prepreke kao što su kutikula ili ćelijski zid, naročito u sadejstvu sa fermentima ezofagalnih žlezda.
- Sposobnost smanjenja životne aktivnosti i do potpune anabioze u nepovoljnim uslovima.
- Sposobnost za podelu uloga između pojedinih stadijuma životnog ciklusa.

Na prvi pogled izgleda da sa prelaskom na endoparazitni život za jednu nematodu prestaju sve nedaće i iskušenja kopnenog života. Međutim, u stvarnosti, paraziti imaju generalnu potrebu da povremeno menjaju domaćina.

Kod migratoričnih ektoparazita korena prelazak na novog domaćina je jednostavniji utoliko što je život van domaćina ali u zemlji relativno stabilan, sa obično samo sezonskom ritmikom smenjivanja povoljnijih i nepovoljnijih uslova, i eventualno odsustva i prisustva domaćina. Zato je smanjenje životne aktivnosti glavno oruđe preživljavanja, a sam životni ciklus je jednostavan sa direktnom postembriogenezom i piljenjem često već mladunaca I stupnja iz jaja. Tipični predstavnici ovakvih nematoda su Longidoridae i Trichodoridae.

Kod endoparazita, i biljnih a još više životinjskih, izražen je problem prelaska na novog domaćina. Ovo je utoliko komplikovanije ukoliko su više različiti uslovi života u i van domaćina. Generalno, život u domaćinu je priyatna izvesnost, a van njega neprijatna neizvesnost

U prevazilaženju ovog problema posebno je značajna plastičnost životnog ciklusa nematoda, u smislu da se pojedini stadijumi mogu prilagoditi obavljanju posebnih uloga u životnom ciklusu. Ukoliko je ta specijalizovanost pojedinih stadijuma izraženija, utoliko je razviće takvih nematoda bliže metamorfozi.

Tako, tipično je za parazitne nematode da pored jednog ili više parazitnih stadijuma imaju i neki slobodnoživeći stadijum. Taj stadijum je često tzv. invazioni ili infektivni

stadijum, ali koji pre invazije može biti i mirujući stadijum za preživljavanje i čekanje. Ti stadijumi su po pravilu preadultni, dakle jaja ili larve. Jaje može biti vrlo uspešan mirujući ali i infektivni (ne i invazioni) stadijum, naročito kod parazita insekata i drugih životinja, kada prikačena na neki izvor hrane, često biljku, čekaju dok ih novi domaćin ne pojede.

Kod fitoparazitnih nematoda po pravilu je stadijum mlađih koji se pili iz jaja invazioni, a kod većine (Tylenchida) je to L2 stadijum. Kod Rhabditida, obično je J3 (tzv. dauer larva) i mirujući i invazioni stadijum.

Redak primer parazitne nematode koja je ostala potpuno bez slobodnoživećeg stadijuma, tj. bez kontakta sa spoljnom sredinom u toku čitavog života je poznata trihina. Normalno, fitoparazitne a i parazitne nematode uopšte mogu u jednom domaćinu završiti samo jedan deo jednog životnog ciklusa tj. generacije, a za nastavak i završetak razvića traže novog domaćina. Ako taj novi domaćin nije iz iste grupe kao prvi, onda se domaćin u kome se odvija samo deo preadultnog razvića naziva prelazni domaćin, a onaj u kome se odrasli razmnožavaju je krajnji domaćin. Retke su grupe, na pr. Mermithida koje su parazitne samo kao mlađi, dok su odrasle slobodnoživeće koje se pare i polažu jaja u spoljnoj sredini.

**3.2.2. Nematode kao domaćini drugih parazita:** U parazitnim odnosima nematode su nekada domaćini. Kao kuriozitet, poznato je i nekoliko primera nematoda (iz reda Mermithida) kao endoparazita drugih nematoda. Obzirom na to da su nematode vrlo osjetljive i na relativno sitnije ozlede pošto praktično nemaju sposobnost zarastanja povreda, zanimljivo je pitanje kako su parazitne nematode uspele da uđu u nematodu domaćina.

Razne grupe mikroorganizama – virusi, protozoe, bakterije, nalaženi su u telu nematoda, ali karakter njihovog prisustva obično nije bio razjašnjen. Za neke bakterije se zna da su obligatni endosimbionti nematoda, koje od toga bar nemaju nikakve vidljive štete.

Kao pravi prazit nematoda, po rasprostranjenosti i značaju ističe se bakterija *Pasteuria penetrans*. Verovatno se radi zapravo o kompleksu vrsta ili čak i višem taksonu, a do danas je poznato oko 200 vrsta iz oko 100 rodova nematoda koje su domaćini ovoj bakteriji. *P. penetrans* je dosta proučavan kao agens biološkog suzbijanja fitoparazitnih nematoda. Bakterije su u zemljištu u formi mirujućih spora koje čekaju da ih dodirne neka nematoda. Odmah se zalepe za kutikulu, probiju je infektivnom cevčicom i proklijaju u telo nematode gde provedu ostatak vegetativnog i generativnog razvoja. Kao rezultat, telo nematode je praktično potpuno ispunjeno novom generacijom od i do par miliona spora. Nematoda se i u takvom stanju kreće i hrani, tj. živi dalje, ali gubi reproduktivnu moć. Posle njene smrti spore ponovo dospevaju u zemljište.

**Nematofagne gljive:** Posebna kategorija interspecijskih odnosa, dosta značajna, postoji između zemljišnih nematoda i nekih gljiva, koje su im prirodni neprijatelji. Taj odnos nema jasne osobine ni predatorstva ni parazitizma, pa se za te gljive kaže da su nematofagne (hrane se nematodama). To nisu obligatni već fakultativni nematofagi, koji se hrane i na drugim organskim supstratima u zemljištu, i ima ih mnogo u zemljištima sa puno organske materije, u kompostu i sl. Te gljive pripadaju različitim redovima i klasama i imaju različite načine hvatanja i ubijanja nematoda. Poznate su:

---

**CATENARIA ANGUILULAE** – Zoospore gljive privučene lučevinama nematode prodiru u nju kroz prirodne otvore, obično usta, i tu obrazuje hife i zoosporangije.

**DRECHMERIA CONIOSPORA** – Konidije sa lepljivom glavicom prionu uz kutikulu nematode, obrazuju apresoriju u uklijavaju u telo probijajući kutikulu.

**NEMATOCTONUS CONCURANS** – Na miceliji u zemljištu formiraju se lepljive sočivaste hvataljke na koje se dodirom prilepi nematoda. Zatim gljiva proklijava kroz kutikulu u telo.

**DACTILARIA CANDIDA** – Slično kao prethodna, osim što se na miceliji formiraju lepljive glavice na kratkim drškama.

*ARTHROBOTRIS OLIGOSPORA* – Trodimenzionalna lepljiva lovna mreža.

*ARTHROBOTRIS DACTILOIDES* – Troćelijske omče; pri prolasku nematode dodirom provociraju momentalno bubreњe čelija omče koja se stegne oko nematode.

*PLEUROTIS AUSTRIETUS* – Toksične kapljice na hifama paralizuju nematodu, u koju zatim prodiru hife i kroz telesne otvore i kroz kutikulu.

*VERTICILLIUM CHLAMIDOSPORIUM* – Trofički dosta polifagna gljiva, hrani se i nematodama, a dosta često jajima nematoda.

---

**3.2.3 Predatorstvo nematoda:** Predatori ili grabljivice su životinje koje hvataju druge životinje, obično manje od sebe, ubijaju ih i pojedu cele ili delimično. Među nematodama predatori se sreću u nekoliko redova. Neke od njih imaju dosta velika usta sa jednim ili više oštih zuba. Takve su grabljive vrste iz redova Mononchida, Rhabditida, Enopliida, Monhysterida i Chromadorida. Ove nematode hvataju ustima svoje žrtve, a to su obično druge, sitnije nematode; 'zagrizu' ih i ili progutaju cele ako su manje, ili ih samo progrizu i isisaju tečni sadržaj a ostatak ispljunu.

Druga grupa predatorskih nematoda poseduje stilet kojim probada kutikulu svoje žrtve, obično opet druge nematode. Grabljive dorilajmide (*Dorylaimus*, *Discolaimus*, *Labronema*, *Actinolaimus* spp. i dr.) po probadanju plena stiletom direktno isisavaju sadržaj. Interesantne su predatorske Aphelenchida (*Seinura* spp.) koje slično tilenhidnim parazitima biljaka po ubadanju prvo izluče u plen pljuvačni sok, s tim što taj sok paralizuje plen, a nematoda zatim isisa sadržaj.

Predatorske nematode nisu probirljive u pogledu vrste već više u pogledu veličine plena. Kao prirodni regulator brojnosti fitoparazitnih nematoda u zemljištu najvažnija grupa predatorskih nematoda su mononhidi.

#### 4. VAŽNIJE GRUPE NEMATODA

U podeli nematoda na niže grupe ima raznih shvatanja, no ipak preovlađuje podela na dve osnovne klase, odnosno podklase: Secernentea ili Phasmidia i Adenophorea ili Aphasmidia.

Secernentea morfološki odlikuju amfidi smešteni bočno na usnama; razvijeni fazmidi, dejridi i rektalne žlezde; ekskretorni sistem tzv. H tipa i sl. Većina redova obuhvata terestrične, često parazitne predstavnike. Fitoparazitne nematode se sreću u dva reda: Tylenchida i Aphelenchida.

##### 4.1. red TYLENCHIDA

Tilenhidi su u okviru klase Secernentea, a i nematoda uopšte, jedan od ekonomski najvažnijih, a po specijskom diverzitetu i jedan od najbogatijih redova. Do danas je opisano preko 2000 vrsta tilenhida, svrstanih u preko 200 rodova. Ovi brojevi svakako odražavaju i relativno dobru proučenost ove grupe.

Većina poznatih vrsta fitoparazitnih nematoda spada upravo u ovaj red, i to u podred Tylenchina, i to su pretežno paraziti korena viših biljaka. Paraziti insekata i grinja iz ovog reda svrstani su u podred Hexatylina, dok je nekoliko poznatih vrsta koje parazitiraju pijavice i žabe svrstano u podred Myenchina. I među tilenhidama, kao i afelenhidama, poznati su retki primeri vrsta nematoda koje parazitiraju i biljku i životinju, tačnije insekta.

Takva je vrsta *Fergusobia currie*. Larve ovih nematoda žive kao fitoparazitno u galama na listovima eukaliptusa, koje izaziva mušica Fergusonina carteri prilikom ovipozicije. Pralelno sa larvama mušice razvijaju se i nematode, završavaju razviće, pare se, a oplođene ženke prodiru u mušicu pred njeno izletanje iz gale, tj. postaju entomoparazitne. U mušici se još neko vreme hrane, pre svega na račun masnog tela, i u hemocel polažu jaja. Ispiljene larve prodiru u polne organe insekta, i prilikom naredne ovipozicije sa jajima mušice dospevaju u novu galu.

Tilenhide su sitne do srednje nematode (do par mm duge), anulirane različito a najčešće umereno, sa stomatostiletom koji ima konus, telo i dobro razvijene bazalne bubrešiće; jednjak je sa obično cevastim prokorpusom, mišićavim metakorpusom (medijalnim bulbusom), istmusom i bazalno izdvojenim ezofagalnim žlezdama.

Tipično, u jednjaku su tri jednoćelijske žlezde sa po jednim krupnim jedrom, od kojih je jedna žleza dorzalna a dve su subventralne. Dorzalna se svojim izvodnim kanalom izliva u kanal jednjaka dosta napred u prokorpusu. Smatra se da su kod fitoparazitnih nematoda upravo sekreti dorzalne žlezde uključeni u vancrevno varenje i izazivanje raznih patoloških promena biljnih ćelija i tkiva. Subventralne žlezde se svojim kanalima izvode dosta iza dorzalne. Smatra se da su one posebno aktivne u prodiranju invazionog stadijuma u domaćina, jer su naglašenije razvijene kod ovih stadijuma i kod fito- i kod entomoparazitnih nematoda.

Mužjaci tilenhida su tipično monorhični, sa bursom i gubernakulumom. Razviće je kod većine sa prvim, a kod ostalih i sa drugim presvlačenjem u jajetu pre piljenja.

Podred Tylenchina se deli na nadfamilije Tylenchoidea i Criconematoidea. Tylenchoidea obuhvataju 9 familija: Tylenchidae, Anguinidae, Atylenchidae, Neotylenchidae, Hoplolaimidae, Pratylenchidae, Dolichodoridae, Belonolaimidae i Heteroderidae.

Criconematoidea se dele na 6 familija: Criconematidae, Hemicycliophoridae, Paratylenchidae, Sphaeronematidae, Tylenchocriconematidae i Tylenchulidae.

**4.1.1. Fam. HETERODERIDAE;** grupa visoko specijalizovanih parazita korena viših biljaka. Smatra se da je u svetskim okvirima ovo ekonomski najštetnija grupa fitoparazitnih nematoda.

Odlikuje ih polni dimorfizam. Ženke su ovalno proširenog tela, prečnika oko 0.5 mm, aktivno nepokretljive. Prošireni oblik tela je u funkciji velike produkcije jaja. Prednji deo tela je uvek, više ili manje, ispušten kao neki konus, sa tipičnom tilenhidnom gradom prednjeg creva u unutrašnjosti (stilet, ezofagus).

Vulva je sasvim posteriorna, blizu anusa, koji je takođe skroz pozadji. Zato se zadnji deo tela ovih ženki naziva vulvalno-analni region, a raznovrsni strukturni detalji ovog dela tela koriste se za razlikovanje rodova i vrsta. Ženke imaju dve genitalne grane, pa su, što je retkost, didelfne i prodelfne.

Mužjaci su tipično crvoliki, dosta dugi za tilenhide (1 do 2 mm). Aktivno su pokretljivi, imaju razvijen stilet ali se ne hrane, pa žive dosta kratko - par nedelja - za koje vreme pronalaze i oplođuju ženke. Normalno su monorhični i nemaju bursu.

Razmnožavanje je amfimiktičko i/ili partenogenetsko. Ženka proizvede, zavisno od vrste i veličine, nekoliko desetina do nekoliko stotina jaja. Razviće je tipa prave metamorfoze. Po završenoj embriogenezi, L2 je i dijapauzirajući stadijum koji služi za preživljavanje nepovoljnih uslova, ili da samo odloži nastavak razvića nekih jedinki za duže vreme.

U povoljnim uslovima L2 počinju aktivno da se kreću kroz zemljište (migratori stadijum) u potrazi za novim domaćinom. To kretanje je upravljenog biljnim eksudatima (pozitivna hemotaksija), pa larve približno najkraćim putem stižu do korena, prevalujući za kratko vreme, najviše oko mesec dana, i do 20 cm rastojanja kroz zemljište. To je za zemljisne nematode dosta velika distanca, budući da se smatra da većina fitoparazitnih vrsta provede celu godinu na prostoru od par cm u prečniku. Po pronalaženju pogodnog domaćina, invazione larve se ubušuju u koren, najviše odmah iza korenove kape, tako što stiletom, kroz koji luče

celulolitičke i pektolitičke fermente, razgrađuju i buše čelijske zidove. Kroz načinjen prolaz zatim cele larve prodiru u koren, krećući se između ćelija uz povremenu ishranu (faza migratornog endoparazitizma) u potrazi za mestom stalne ishrane. Tu, takođe lučevinama ezofagalnih žlezda, izazivaju obrazovanje **džinovske ćelije**, iz koje će sisati hranu do kraja života. Džinovske ćelije predstavljaju sincicijum, nastao resorpcijom čelijskih zidova između nekoliko susednih ćelija, kao i izvesnom hipertrofijom tih ćelija.

Po uspostavljanju mesta stalne ishrane, L2 prestaju da se kreću (počinje faza sedentarnog endoparazitizma), intenzivno se hrane, i telo uskoro počinje da im se širi.

Drugo presvlačenje, a ubrzo zatim i treće i četvрто, odigravaju se bez odbacivanja, već samo ispod stare kutikule. L3 i L4 imaju kobasičasto prošireno telo. U međuvremenu se odigravaju dosta krupne unutrašnje promene, pre svega razvoj polnih organa. Posle IV presvlačenja postaju mlade ženke i mužjaci. Mužjaci ubrzo, aktivnim kretanjem, napuštaju koren. Interesantna pojava kod nekih vrsta ove familije je promena pola u toku razvića u uslovima prenaseljenosti prostora i sa izglednim nedostatkom hrane za sve. Manji ili veći deo ženskih larvi razvija se u mužjake, koji se od normalnih, monorhičnih mužjaka razlikuju tako što su dihorični (imaju 2 testisa).

Familija se deli na dve podfamilije: Heteroderinae i Meloidogyninae

**4.1.1.1. Podfam. HETERODERINAE - CISTOLIKE ILI CISTOGENE NEMATODE.** Iako dolazi do obrazovanja džinovskih ćelija, na korenju se ne obrazuju gale, pošto ostale ćelije korena ostaju uglavnom neizmenjene. Zbog toga, usled porasta tela ženki, pri kraju razvića dolazi do pucanja površinskih tkiva korena, a telo ženki izbija izvan površine korena zadnjim delom, da bi najzad samo prednji deo tela ostao uronjen u koren, i za još neko vreme u kontaktu sa džinovskom ćelijom. Na taj način ženke postaju sedentarni ektoparaziti korena.

Većina vrsta se razmnožava amfimiksosom. Mužjaci su relativno česti, žive 10-ak dana u blizini korena, gde oplođuju lako dostupne ženke. Alternativno, neoplodene ženke mogu se razmnožavati i partenogenezom.

Po uspostavljanju džinovske ćelije, ubušene invazione larve nastavljaju razviće, pri čemu L3 i L4 imaju dobro razvijene stilete i hrane se.

Glavna odlika ovih nematoda, po kojoj su i dobile ime, jeste obrazovanje cista. Ženke formiraju, prema vrsti, od nekoliko desetina do oko 500 jaja. Neke vrste produkuju iz rektalnih žlezda želatinoznu jajnu kesu. Samo neke vrste deo jaja polažu u tu jajnu kesu. Sva, ili bar većina jaja ostaje u telu ženke nepoložena i posle njene smrti. Mlade ženke imaju zadebljalu kutikulu, obično svetlo žukaste boje, i kod nekih vrsta pokrivenu jednom tankom belom ljuskom, tzv. **subkristalinskim** slojem. Kod zrelih ženki taj omotač otpadne, a kutikula očvrne i potamni do manje-više smeđe boje.

Po smrti ženke, njena telesna kutikula ostaje kao jedna mehurasta zaštitna tvorevina koja se naziva **cista**, i u kojoj L2, ve} ispljenje ili još u jajnoj opni, u anabiozi provode period nepovoljnih spoljnih uslova. Anabioza može da potraje i 7-8 godina, s tim što se svake godine u periodu povoljnih uslova aktivira jedan deo larvi. Ta fiziološka adaptacija umnogome pomaže održavanju ove grupe u prirodi i umanjuje efekte mera suzbijanja kao što su plodored ili hemijska zaštita.

Kada sve larve napuste cistu, ova, zbog hemijske otpornosti kutikule, ostaje još godinama nerazgrađena u zemljištu. Takve, prazne ciste, nazivaju se nevitalne, a one u kojima ima jaja ili larvi, **vitalne ciste**. Nekada u zemljištu preovlađuju manje ili više vitalne, a nekada nevitalne ciste, pa je o stvarnoj gustini populacije i eventualnoj ugroženosti nekog budućeg osetljivog useva objektivnije suditi i na osnovu prosečne vitalnosti, a ne samo broja cista.

Stimulansi koji izazivaju aktiviranje invazionih larvi i napuštanje cista su za neke vrste pretežno abiotski (pre svega pogodna vlažnost i temperatura zemljišta), a za neke biotski, pre svega prisustvo korenskih eksudata koji signaliziraju prisustvo domaćina.

Aktivirane invazione larve napuštaju ciste kroz specijalizovane otvore na kutikuli vulvalno analnog regiona. Naime, kod starijih cista se, pored vulve kao prirodnog polnog otvora, formiraju još dva ili jedan veći kružni otvor, tako što je na tim mestima kutikula vrlo tanka, i vremenom ispadne iz ciste. Ti otvori se nazivaju prozori, poluprozori ili **fenestre**, a njihov broj i raspored, uz druge detalje građe vulvalno-analnog regiona, karakterističan je za pojedine rodove i vrste cistolikih nematoda. Četiri su osnovna tipa ove fenestracije:

a) **BIFENESTRALNI TIP**: sa svake strane vulve, ali ne uz nju, prisutna po jedna fenestra

b) **AMFIFENESTRALNI TIP**: dve fenestre neposredno opkoljavaju vulvu, koja ostaje kao neka prečaga između njih, na uskom vulvalnom mostu.

c) **CIRKUMFENESTRALNI TIP**: prisutna samo jedna velika vulvalna fenestra, dok je sama vulva odstranjena.

d) **ANALNOFENESTRALNI TIP**: pored vulvalne fenestre, postoji i analna, obično nešto manja fenestra.

Podela na rodove izvršena je prema obliku cista i morfologiji vulvalno analnog regiona (ispupčenost, fenestracija, struktura kutikule itd.). Od više opisanih rodova, po svojoj rasprostranjenosti i ekonomskom značaju ističu se tri:

Rod **HETERODERA** ima limunaste ciste. Osim prednjeg dela tela, i vulvalno-analni region je konusno ispupčen, što cisti daje limunast izgled; obično bi- ili amfifenestralni tip.

Rod **GLOBODERA** ima loptaste ciste. Vulvalno-analni region nije ispupčen; cirkumfenestralni tip.

Rod **PUNCTODERA** ima kruškaste ciste. Prednji deo tela se postepeno su`ava, a zadnji nije ispupčen; analnofenestralni tip.

Cistolike nematode su rasprostranjene u celom svetu, najviše u topлом i umerenom klimatu. Pri tome, većini vrsta *Heterodera* odgovara toplija klima, a većini *Globodera* umerena. Po spektru domaćina, to su oligofagi nešto šireg spektra ili polifagi, ali ne izraziti. Većina vrsta hrani se poglavito na biljkama jedne ili dve familje, ali i na još nekim biljkama iz drugih familija. Važnje su sledeće vrste.

**HETERODERA SCHACHTII - REPINA CISTOLIKA NEMATODA:** Ciste relativno krupne, u proseku 0.5 x 0.7 mm, tamno smeđe, kapaciteta 300 do 500 jaja. Vrsta rasprostranjena u svetu, i štetna svuda gde se gaji šećerna repa. I u našoj zemlji prisutna je i štetna u rejonima gajenja šećerne repe (Vojvodina, Pomoravlje). Dosta polifagna vrsta, mada pretežno napada biljke iz fam. Chenopodiaceae i Brasicaceae, a štete izaziva samo na gajenim biljkama iz roda Beta, najviše na šećernoj repi (*B. vulgaris*). Umereno vlažno zemljište i temperature između 15 i 25 °C su optimalni uslovi za invaziju domaćina. Jedna generacija traje oko 5 nedelja, a u našoj zemlji se godišnje razviju obično 2 generacije.

Simptomi variraju zavisno od gustine populacije nematoda. U najgušće naseljenim zonama, biljke još kao sasvim mlade potpuno propadaju, ostavljajući tzv. "ćelava mesta" u polju. Ako se biljke razviju, koren je redukovani, smanjene digestije i prekomerno ožiljen bočnim korenjem (bradatost korena). Nadzemni deo pokazuje tipične sekundarne simptome redukovanih korenata: slabo razvijena lisna masa koja brže i više vene od nenapadnutih biljaka.

Za suzbijanje je najracionalnije koristiti plodored u kome će repa biti isključena do 6 godina, a u međuvremenu gajene žitarice i leguminoze. Ovakav plodored često nije pogodan upravo u rejonima gde se repa tradicionalno mnogo gaji i gde postoje šećerane. Tada treba blagovremeno pratiti štetočinu, i ne dozvoliti da pređe prag štetnosti (do 100 jaja ili larvi u 100

ml zemljišta). To se može osigurati i rutinskim plodoredom, gde repa može da se seje svake druge godine. Suzbijanje korova, kao alternativnih domaćina, takođe doprinosi održavanju niske gustine populacija nematoda. Kod nas je na listi (A2) ograničeno prisutnih karantinskih vrsta.

**H. TRIFOLII -C.N. DETELINE:** Morfološki slična repinoj c.n.; ciste nešto sitnije, sa prosečno oko 200 jaja, od kojih su neka položena u jajnu kesu. Rasprostranjena u svetu, a prisutna i u našoj zemlji. Dosta polifagna, ali pretežno na leguminozama, a među njima na detelinama, posebno beloj detelini, gde može izazvati i štete. Manje, lokalne štete mogu se javiti i na pasulju, grašku i lucerki.

**H. AVENE - C.N. OVSA:** Ciste slične kao kod repine c.n. U svetu rasprostranjena u umerenom i hladnjem klimatu. L2 se aktiviraju već na 10 ° C, a razviće traje nešto duže, od marta do sredine jula. Obično ima jednu generaciju godišnje. Kod nas je prisutna, ali štete nisu zabeležene. Napada više vrsta iz fam. Poaceae, uključujući i strna žita. Stoga i rutinski plodoredi koji se kod nas praktikuju deluju kao dobra preventiva protiv namnoženja ove vrste.

**H. CRUCIFERAЕ - C.N. KUPUSA:** Slična repinoj c.n., ali sa nešto sitnjim, tamnjim i okruglastijim cistama, u kojima se formira do 200 larvi. Deo jaja ženke polažu u jajnu kesu. Rasprostranjena je u Evropi, a kod nas je prisutna u rejonima gde se kupus tradicionalno dosta gaji (Futog itd.). Domaćini su iz fam. Brassicaceae, naročito iz roda Brassica, kao i neke vrste fam. Lamiaceae.

**H. CAROTAE - C.N. ŠARGAREPE:** Po svemu slična prethodnoj vrsti, osim po domaćinima. Naime, ne napada Brassicaceae. Rasprostranjena u Evropi, a kod nas registrovana u okolini Leskovca. Štete na šargarepi su zabeležene u Francuskoj.

**H. FICI - FIKUSOVA C.N.:** Nešto sitnije, okruglaste, tamno mrke ciste. Rasprostranjena u svetu, a i kod nas nađena u više lokaliteta. Napada razne vrste ukrasnih fikusa i smokvu. Kod jačeg napada korenov sistem je redukovani, naročito bočni korenovi, dok zaostaje nekoliko glavnih žila koje su izbrazdane i ljudskaju se. U staklarama i saksijama dolazi u obzir hemijsko suzbijanje.

**H. HUMULI - C.N. HMELJA:** Sitne, svetlosmeđe ciste, sa izraženijim prednjim ispuštenjem. U njima se nalazi prosečno samo stotinak larvi. Rasprostranjena je u svetu, a kod nas prisutna u rejonima gajenja hmelja.

**H. GETTINGIANA - C.N. PASULJA:** Ciste nešto sitnije i okruglastije nego repine c.n. Rasprostranjena u svetu, a kod nas nisu zabeležene štete. Domaćini su pasulj i druge leguminoze, dok žitarice, krstašice i repa nisu domaćini, pa su pogodni za eventualni plodored.

**H. GLYCINES- SOJINA C.N.:** Rasprostranjena u svetu tamo gde se više gaji soja. Kod nas je nema i na spisku je karantinskih štetočina. Glavni domaćin je soja, na kojoj usled redukcije korena dolazi do "žute kržljavosti" izdanka i smanjenja prinosa. Napada i druge povrtarske i krmne leguminoze. Može se kontrolisati plodoredom. Kod nas je karantska vrsta.

**PUNCTODERA PUNCTATA - C.N. TRAVA:** Sitne kruškaste ciste sa po manje od 100 jaja. Rasprostranjena u svetu, konstatovana i kod nas. Napada više vrsta trava, a od gajenih pšenici i kukuruza.

**GLOBODERA ROSTOCHIENSIS I G. PALLIDA - ZLATNA I ŽUTA KROMPIROVA C.N.**  
Dve vrlo slične, nekada i zajedno prisutne vrste, sitnih (oko 0.4 mm) loptastih cista, sa puno (oko 200 do 500) sitnih jaja. Rasprostranjene u svetu u svim rejonima gajenja krompira, gde često izazivaju ekonomske štete. Kod nas su na listi karantinskih štetočina. *G. rostochiensis* je odnedavno otkrivena kod nas na par lokaliteta. Ciste su vitalne više godina. Zbog velikog broja jaja po cisti, mogu brzo da uvećaju nivo populacije. Domaćini su razne biljke iz fam. Solanaceae, a ekonomske štete, osim na krompiru, mogu izazvati i na paradajzu. Simptomi su

slab razvoj cele biljke i sitnije krtole, što se odražava na prinos. Smatra se da 2000 jaja na 100 g zemljišta smanjuje za tonu prinos po hekaru.

Suzbijanje se bazira prevashodno na peto- do sedmogodišnjem isključivanju krompira iz plodoreda, kao i na selekciji i gajenju otpornih, tolerantnih ili vrlo ranostasnih sorata, na kojima dobar deo populacije ne uspeva da završi ciklus. U uslovima Evrope imaju jednu generaciju, a u toplijim uslovima mogu imati i dve.

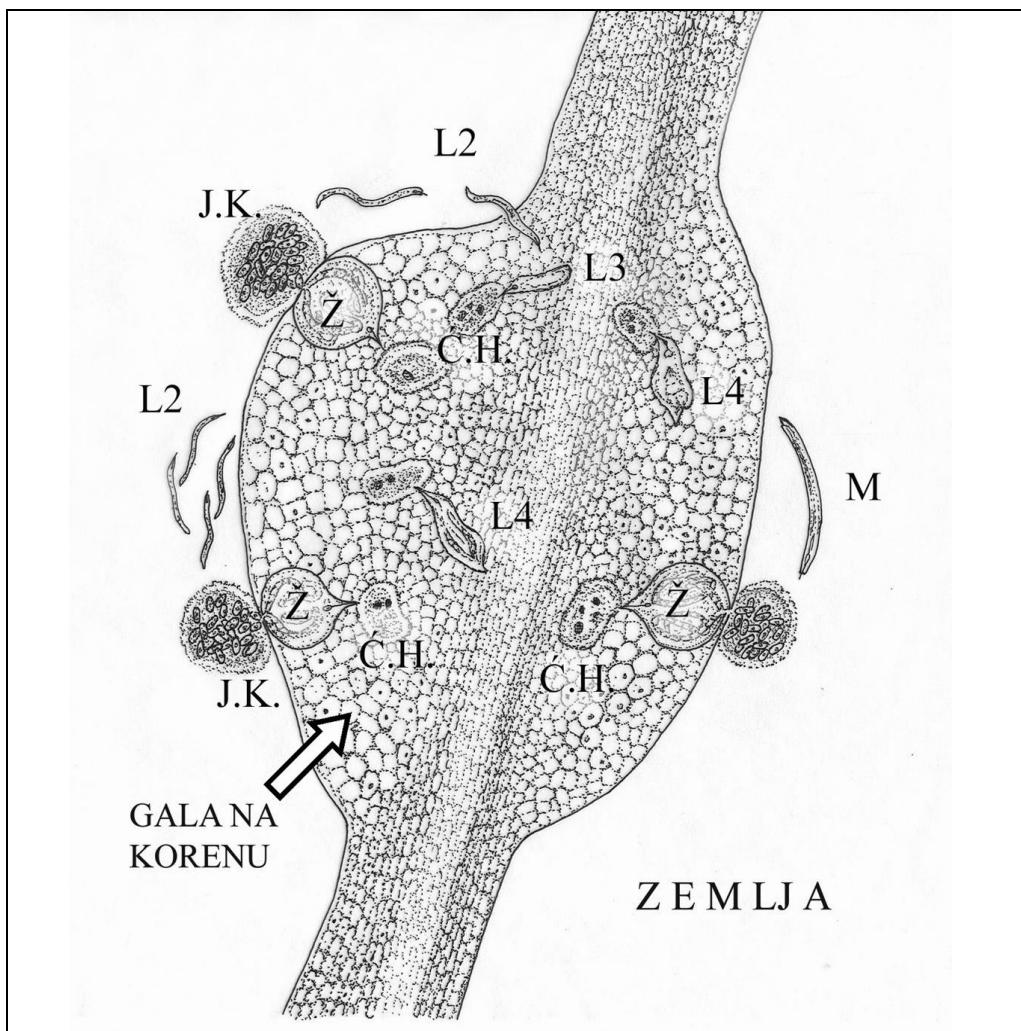
#### 4.1.1.2. Podfam. MELOIDOGYNINAE

**Meloidogine**, kod nas još i sa trivijalnim nazivom **korenove galove nematode** od engleskog **root-knot nematodes**, obuhvataju 50-ak vrsta roda *Meloidogyne* Goeldi, 1892. Svakako su najvažniji a po nekim i jedini rod u podfamiliji Meloidogyninae Skarbilovich, 1959. Ranije klasifikacije su ih smatrале сrodnim cistolikim nematoda i svrstavale u familiju Heteroderidae Filipjev & Shuurman Stekhoven, 1941, ali danas preovlađuje shvatanje (Siddiqi, 1986; De Ley, Blaxter, 2002) da su to članovi zasebne familije Meloidogynidae Skarbilovich, 1959. Sve meloidogine imaju isti tip životnog ciklusa, kao obligatni sedentarni endoparaziti i izazivačai gala na korenju.

#### Razmožavanje, životni ciklus i bioekologija

Životni ciklus ovih parazita je relativno jednostavan (Sl. 1). Razviću jedinki prethodi reproduktivni ciklus koji je pretežno partenogenetski, obligatno ili fakultativno (Triantaphyllou, 1985). Mužjaci, dugi 1 - 2 mm se redovno formiraju, ali njihova brojnost u odnosu na ženke varira i između vrsta, a i u okviru vrste zavisno od gustine populacije. U uslovima prenaseljenosti prostora veći broj larvi se razvija u mužjake i tako usporava dalji rast populacije. Partenogeneza je tokom evolucije prevagnula zbog objektivne teškoće da mužjaci, koji izlaze iz korena u zemljište (Sl. 1), pronađu ženke koje su većinom nepristupačne u tkivu gale na korenju (Sl. 1 i 3).

Svaka ženka, nalik na malu belu smokvu prečnika do oko 1 mm (Sl. 1 i 2A ) položi po nekoliko stotina jaja, grupisanih oko zadnjeg kraja njenog tela i zatvorenih u želatinoznu jajnu kesu, koja jajima služi kao dodatna zaštita od nepovoljnih spoljnih uslova, pre svega isušivanja. Jajne kese su najčešće na samoj površini gale, kao nekakve žućkasto smeđe kvržice na galama (Sl. 1, 2 B i C). Tako je larvama kada počne piljenje otvoren put u zemljište, tj. ka njihovom budućem domu u korenju biljke domaćina. Larve u životu četri puta menjaju kutikulu, presvlače se, i tako razgraničavaju razviće na četiri stadijuma larvi i odrasle koji se formiraju i sazrevaju posle četvrtog presvlačenja. Embriogeneza je produžena i na deo života larvi drugog stadijuma (tzv. L2), jer se prvo presvlačenje odvija još u jajetu, pa se iz jaja pili L2. Ovaj stadijum obavlja više bitnih funkcija u toku životnog ciklusa meloidogina. Prvo, to je rezistentni stadijum, sposoban za preživljavanje nepovoljnih spoljnih uslova u stanju mirovanja. Obično se i u povoljnim uslovima larve iz jedne jajne kese pili postepeno u toku nekoliko nedelja pa i meseci.



**Slika 1.** - Životni ciklus meloidogina (*Meloidogyne* spp.), obligatnih nepokretnih endoparazita i izazivača gala na korenju biljaka (polušematski prikaz). Aktivirane invazione larve (L2) se pile iz jaja smeštenih u želatinozna legla zvana jajne kese (J.K.) i migriraju kroz zemljište u potrazi za korenom biljke domaćina. Mesto napada su ili nove biljke, u zoni vrhova mlađih korenčića, ili već postojeće gale koje je formirala prethodna generacija. Po ubušivanju u novi koren larve svojim sekretima provociraju dve vrste patoloških promena u korenju: 1. obrazovanje džinovskih ćelija hranilica (Č.H.), na kojima će se pojedinačne jedinke hranići nepokretne do kraja života; 2. obrazovanje zadebljanja (gala) na korenju, usled hiperplazije ćelija centralnog cilindra i hipertrofije ćelija kore. Ubušene larve nadalje prolaze kroz preobražaj, koji uključuje zadebljavanje tela i još tri presvlačenja kutikule. Presvlačenja razgraničavaju sledeće razvojne stadijume: larve trećeg i četvrtog stadijuma (L3 i L4), koji se ne hrane već samo dalje diferenciraju, neke u ženke, a neke u mužjake. Tokom završnog presvlačenja zadebljale, nepokretne L4 se preobražavaju u pokretnе crvolike mužjake (M), koji napuštaju galu, više se ne hrane i traže ženke radi parenja. Parenje često izostaje, jer su ženke (Ž) nepristupačne u galama, gde se često razmnožavaju partenogenetski. Ženke su zadnjum krajem gde im je polni otvor obično okrenute ka površini gale. Tu, na površinu gale, one iz posebnih žlezda luče želatinozni matriks, jajnu kesu, u koju polažu jaja, čime se ciklus zatvara.

Druga funkcija L2 je da su one migratori stadijum u zemljištu koji pronalazi koren nove biljke domaćina. L2 su potom i invazioni stadijum, koji se ubušuje u tkivo korena, pa ih uobičajeno nazivamo i invazione larve. Ako se radi o novim biljkama ili vrhovima korena već

kolonizovanih biljaka, ove larve nalaze te vrhove i ubušuju se intercelularno kroz zdrav epidermis odmah iza korenove kape, u zoni izduživanja korena. Tu ubrzo lociraju pogodno mesto u fazi diferencijacije sprovodnih tkiva u korenju, i sekretima svojih pljuvačnih žlezda provociraju krupne patohistološke promene u korenju. Jedna vrsta ovih promena je formiranje džinovske ćelije hranilice (Sl. 1) tipa višejedarnog sincicijuma povezanog sa sprovodnim sudovima, iz koje će larva pomoći stileta sisanjem soka da se intenzivno hrani do sledećeg, trećeg presvlačenja. U to vreme jedinke gube aktivnu pokretljivost i postaju sedentarni (sesilni) endoparaziti korena.

Uporedo sa formiranjem ćelije hranilice, patološke promene doživljavaju i okolna tkiva. U zoni centralnog cilindra usled hiperplazije dolazi do formiranja sitnih mnogobrojnih ćelija; ćelije kore korena hipertrofiraju, uvećavaju se, a ukupni efekat je da se u tom delu korena formira zadebljanje, gala (Sl. 1, 2B, 3 A). Njen adaptivni smisao je da meloidoginama kao visoko specijalizovanim parazitima osim redovne hrane iz ćelije hranilice u uvećanom prostoru gale pruže i zaštićen životni prostor sa neuporedivo boljim uslovima nego što su u okolnom zemljištu.

Invazione larve znatno porastu u širinu i dužinu tokom ishrane, i postanu kobasičastog oblika, kada se presvlače i postaju prvo L3, a posle trećeg presvlačenja i L4 (Sl. 1). Ova dva stadijuma ostaju u kontaktu sa ćelijom hranilicom, ali se iz nje više ne hrane dok se ne obavi i poslednje, četvrto presvlačenje. U toku prethodna dva larvena stadijuma razvijaju se budući mužjaci ili ženke, pri čemu je razviće mužjaka više nego kod ženki tipa potpunog preobražaja. U vrećastoj kutikuli L4, kao u nekoj velikoj jajnoj opni, ponovo se formira jedan crvoliki, aktivno pokretljivi migratori stadijum - mužjak, koji izlazi iz korena i neko vreme, ne hraneći se više, uglavnom neuspešno traži ženke radi parenja.

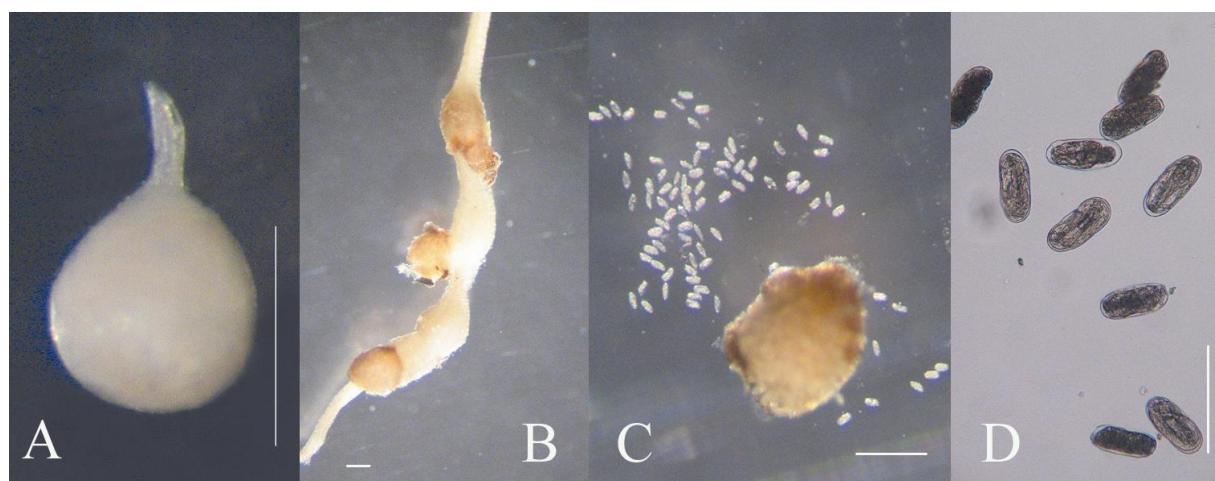
Kod ženki, trend debljanja tela se nastavlja i posle četvrtog presvlačenja i dostiže svoj konačni smokvasti oblik, na kome je ispušten glaveni deo (Sl. 2 A). Uz to one ponovo dobijaju stilet i nastavljaju sa ishranom, da bi uskoro završile sa razvićem i postale polno zrele. O trajanju razvića i broju generacija biće reči u nastavku. Ovde dodajemo još da potomstvo ženki u jednoj gali može po pilejnju da kolonizuje novi koren druge biljke, ali ako je prva biljka još živa i aktivna, larve takođe dodatno naseljavaju postojeće gale svojih majki, tako da se u takvim slučajevima generacije preklapaju. Veličina gala i broj nematoda u njima zavise dosta i od vrste biljke i od vrste nematode. Uobičajeno, u vrlo sitnim galama su pojedinačne ženke, dok u krupnoj, sočnoj gali može biti od nekoliko do par desetina jedinki.

## Detekcija i identifikacija

U poređenju sa većinom drugih fitoparazitnih nematoda detekcija meloidogina na nivou prisustva je dosta jednostavna i pouzdana. Može se već po samim galama koje se u objektu javljaju praktično na svim vrstama gajenih biljaka i sa istim prostornim rasporedom pojave gala u objektu osnovano posumnjati na meloidogine. U vreme kada se vegetacija privodi kraju, ako ne i ranije, pažljivo posmatranje čak i golim okom može da registruje jajne kese, nalik žućkastim krvžicama veličine oko 1- 2 mm na galama (Sl. 2 B), kao dodatni znak da se radi o meloidoginama. Ipak, za sigurnu detekciju prisustva meloidogina treba obaviti stručnu disekciju gala pod mikroskopom i pronaći i izdvojiti ženke iz njih. Moguće je detektovati prisustvo invazionih larvi i/ili mužjaka u uzorcima zemljišta ili drugog supstrata u kojem se biljke gaje.

Identifikacija vrste meloidogina je dosta delikatna. Morfološka determinacija pomoću ključeva iziskuje stručnu disekciju ženki i analizu isečaka kutikule oko vulve. Zbog preklapanja morfoloških osobina između vrsta, kao i realnih izgleda da su u istom objektu prisutne mešane populacije dve a možda i više vrsta, identifikacija vrste samo na osnovu morfologije ženki je

donekle nesigurna. Zato je dosta pažnje poklonjeno modernijim taksonomskim metodama. Jedan pravac je biohemski, posebno elektroforeza izozimskih proteina (Triantaphyllou, 1985; Esbenshade, Triantaphyllou, 1987, Karssen *et al.*, 1995), a drugi su molekularne metode (De Ley *et al.*, 2002).



**Slika 2.** - *Meloidogyne* spp., korenove galove nematode. **A** - Ženka, nalik na malu belu smokvu jedva vidljivu golim okom, živi kao nepokretni endoparazit u zadebljnjima (galama) na korenju, koje izazivaju invazione larve na početku razvića u korenju. Izvučeni deo tela je prednji, kojim se nematoda hrani, a na suprotnom delu loptasto proširenog tela su polni i analni otvor. **B** - Tri male gale na jednom od bočnih korenčića napadnute biljke paradajza. U svakoj od ovakvih sitnih gala živi po jedna ženka, koja u vreme polaganja jaja luči na površinu gale želatinoznu jajnu kesu, nalik na žukastu krvžicu na površini gale. Te jajne kese su jedan od simptoma koji već pri spoljašnjem vizualnom pregledu potvrđuje da su gale na korenju od meloidogina. **C** - Jajna kesa je ispunjena sa nekoliko stotina sitnih jaja, i to predstavlja celokupno potomstvo jedne ženke. Jajna kesa predstavlja dopunska zaštitu potomstvu - jajima od nepovoljnih spoljnih uslova, posebno suše. **D** - Jaja meloidogina po završenom embrionalnom razvoju služe do piljenja i kao stadijum rezistentan na nepovoljne spoljne uticaje, uključujući i hemijska sredstva. U jajima se odvija i prvo presvlačenje larvi, a buduće invazione larve drugog stadijuma (L2) skupčane, u stanju mirovanja čekaju da dođe vreme za piljenje, koje je razvučeno na period od nekoliko nedelja do nekoliko meseci. (Merna duž iznosi 1 mm na A, B i C, a 200 µm na D.)

## Štetnost i kontrola

Kao ilustracija opšteprihvaćene važnosti meloidogina kao štetočina u biljnoj proizvodnji mogu da posluže i zasebne monografije međunarodnog značaja (Lamberti, Taylor, eds., 1970; Sasser, Carter, eds., 1985; Jepson, 1986; Karssen, 2002); Većina monografija šireg fitonematoškog sadržaja posvećuje im posebna poglavlja i predmet su velikog broja istraživačkih i stručnih projekata širom sveta. U toplijem klimatu meloidogine su među najštetnijim nematodama i biljne proizvodnje na otvorenom prostoru. U čitavom svetu, i u umerenom i hladnjem klimatu, naročito neke vrlo polifagne vrste su najštetnije nematode posebno u zaštićenom prostoru. U Srbiji se niko od malobrojnih nematologa ne bavi bliže ovom delikatnom grupom, iako se zna da postoji kao problem upravo u zaštićenom prostoru, najviše u plastenicima za proizvodnju povrća.

Biljna proizvodnja u zaštićenom prostoru odlikuje se nizom specifičnosti u odnosu na otvoreni prostor. Samo tehničkoj strani, raznim tipovima objekata, tehnologiji proizvodnje itd. posvećene su knjige i brojni radovi. Zajedničko u svemu je da se kroz visoku intenzivnost

proizvodnje u poboljšanim klimatskim, edafskim i biotskim uslovima zaštićenog prostora, visoka ulaganja vraćaju kroz visok prinos i kvalitet proizvoda po jedinici površine i vremena (Waters, Conover, 1981). Značajan je i momenat racionalnog korišćenja prostora. U Holandiji, na primer, skoro petina ukupne biljne proizvodnje u zemlji ostvari se na svega 0.5 % proizvodnih površina koje su pod zaštićenim prostorom (van Lenteren, Woets, 1988). Da je formula uspešna najbolje svedoči trend neprekidnog rasta površina pod zaštićenim prostorom u svetu, a i kod nas.

I sa fitomedicinske strane zaštićeni prostor je specifičan. Generalno povoljniji uslovi za biljke su takođe povoljniji i za štetne organizme. Samo po osnovi redovno raspoložive hrane, vlage i topote u toku čitave godine omogućen je razvoj i štetno delovanje vrsta koje na otvorenom ili uopšte ne bi mogle da opstanu ili bar nisu redovno ekonomski štetne. Budući da je proizvodnja orijentisana na skupe i visoko kvalitetne proizvode, tome su prilagođene i mere zaštite bilja. Bolji su uslovi za primenu isparljivih jedinjenja, mogu se koristiti i skuplji preparati i uopšte skuplje mere, iz ekoloških razloga više se uključuju biološke i ostale nepesticidne mere (Osborne, Oetting, 1989).

Sami štetni organizmi u uslovima zaštićenog prostora i intenzivne zaštite ispoljavaju svoje različite adaptacije i specijalizovanost kao fitofagi drugačije nego na otvorenom. Oni najbolje prilagođeni vremenom izbjijaju u prvi plan i po geografskoj rasprostranjenosti i po upornom opstajanju i štetama uprkos redovnoj zaštiti, a posebno ako zaštita nije optimalna. Među takvim štetnim organizmima ima i više vrsta nematoda (Richardson, Grewal, 1993), od kojih su daleko najštetnije meloidogine.

Osnovni aspekti štetnosti su bioekološka osnova štetnog dejstva nematoda na biljku i šteta za čoveka. Prvi od njih nauka vremenom dobro rasvetli, a drugi, štetnost za proizvođače, često je poznat samo približno i iz nekog iskustva. Biološka osnova štetnosti meloidogina je narušena funkcija korena usled obrazovanja gala i džinovskih celija u zoni sprovodnih sudova (Sl. 3 A i B). Slabo usvajanje vode i mineralnih materija, naročito u uslovima deficita zemljишne vlage (Meon *et al.*, 1978) se dalje lančano odražava na porast i razvoj izdanka, gde su najčešće i biljni proizvodi za tržište - plodovi, listovi ili cvetovi, koji su slabijeg prinosa i kvaliteta (Sl. 3 C i D). Upravo su najviše gajene biljke: paradajz, krastavac, paprika, salata, rasad duvana, a od ukrasnih begonije, hrizanteme i karanfili jako napadnuti i oštećeni (Franklin, 1979). Takva šteta je i za biljku i za proizvođača posredna, a ako se gaje korenasto krtolaste biljke može biti i neposredna. Ne treba gubiti iz vida ni posrednu štetnost od toga što su napadnute i oslabljene biljke podložnije i svim drugim nepovoljnim uticajima, u zaštićenom prostoru prevashodno drugim štetnim organizmima. Poznati su slučajevi pojačane pojave uvenuća od *Fusarium oxysporum dianthi*, ili *Pseudomonas caryophylli* na karanfilu i *P. solanacearum* na paradajzu (Hussey *et al.*, 1969).

Ekološki aspekti vezani za štetnost meloidogina su delom opšti i za druge fitoparazitne nematode, a delom su specifični za njih. Opšte je da su najrizičnije okolnosti za pojavu ozbiljnijih problema sa nematodama gajenje osetljivih i netolerantnih biljaka u povoljnim abiotiskim uslovima duži niz godina i učestalo na istoj parseli ili objektu. Toploljubivost većine najštetnijih vrsta (*Meloidogyne javanica*, *M. incognita* i *M. arenaria*) je jedna od njihovih malobrojnih slabosti i "dobra vest" za naše proizvodne prilike na otvorenom. Te vrste, u toplijem klimatu štetne i na otvorenom, stoga su kod nas štetne samo u zaštićenom prostoru.



**Slika 3.** - Štetnost korenovih galova nematoda (*Meloidogyne* spp.) u zaštićenom prostoru. **A i B** - Na korenju napadnutih biljaka nematode izazivaju kvržičasta zadebljanja - gale, u kojima žive. Zavisno od vrste nematode i biljke, kao i jačine napada korenov sistem može biti različito patomorfološki izmenjen. Nekada je čitav korenov sistem redukovani sa krupnjim, sočnim galama grupisanim u nizove, kao na Sl. **A**, gde je jako napadnut koren blitve od *M. incognita*. Nekada je korenov sistem u celini dobro razvijen, sa pretežno difuzno raspoređenim pojedinačnim galama, kao na Sl. **B**, gde je korenov sistem krastavca napadnut od *M. ardenensis*. **C i D** - Nadzemni deo biljke se slabije razvija, usled poremećene građe i funkcije korena. To u objektu počinje od manjih zona, koje se vremenom postepeno šire sa porastom i lokalnim širenjem populacije. Tipično je ovo širenje brže duž redova, jer kultivacija supstrata tako raznosi supstrat i ostatke korenja sa nematodama. **C** - Na više mesta usev salate je lokalno proređen usled napada *M. incognita* u plasteniku starom 4 godine. **D** - Ista vrsta je dovela do sušenja izdanaka paradajza samo u okviru jače napadnutog reda, takođe u plasteniku starom 4 godine. (Foto. I. Pajović)

*M. hapla*, tzv. severna korenova galova nematoda, može u umerenom klimatu opstati i biti štetna i na otvorenom, ali kod nas još nisu registrovane značajnije štete. Sa druge strane, obilje toplove u zaštićenom prostoru, uz ostale pomenute pogodnosti, omogućava mnogim meloidoginama da se uspešno razmnožavaju sa nekoliko generacija godišnje, obično jedna

generacija za svaki proizvodni ciklus. U zaštićenom prostoru za pun razvoj treba 3 - 4 nedelje na optimalnim temperaturama od oko  $27^{\circ}\text{C}$ , do oko dva meseca na  $20^{\circ}\text{C}$ . Ako proizvodni ciklus daje vremena, mogu se u napadnuti koren naseliti rano aktivirane larve - potomci majki prve generacije (Franklin, 1978; Hussey *et al.*, 1962). Imajući u vidu i povoljnost uslova, sasvim realnu brojnost od nekoliko stotina pa i hiljada ženki po biljci kod jače zaraze, kao i da svaka ženka proizvede nekoliko stotina jaja, lako je steći sliku o infektivnom potencijalu meloidogina.

Sledeća značajna ekološka osobina je velika polifagost najštetnijih vrsta, osobina ređa kod nematoda. Svaka od ovih vrsta ima sama više stotina vrsta domaćina iz svih grupa cvetnica. Liste poznatih biljaka domaćina obuhvataju po preko 700 biljnih vrsta za *Meloidogyne incognita* i *M. javanica*, a "samo" preko 300 vrsta za *M. arenaria* (Taylor, Sasser, 1978). Kako to inače biva kod polifagnih a rasprostranjenih vrsta, i kod meloidogina se javljaju rase ili biotipovi, koji se razlikuju i po spektru domaćina i patogenosti, manje ili više (Orton Williams, 1973, 1975). Da i ovde "nevolja ne ide sama" doprinosi to što nije retkost da se u istom objektu nasele dve ili tri vrste meloidogina. Kako bilo, u praksi su proizvođači u zaštićenom prostoru orijentisani ili na 3-4 vrste povrća, eventualno jagodu ili na ukrasno bilje, i tu se ispostavi da su uvek sve gajene vrste u objektu dobri domaćini.

Drugim rečima, plodored sa biljkama ne-domačinima, kao inače najodrživija mera protiv mnogih drugih nematoda pa i nekih meloidogina na otvorenom, protiv meloidogina u zaštićenom prostoru ne pomaže! Nekakav plodored je moguć sa malobrojnim otpornim sortama ili i vrstama biljaka, ali je preduslov za to da se tačno zna koje vrste pa i rase (biotipove) meloidogina neko ima konkretno u svom objektu. Po literaturi (Dalmasso, 1980; Cools, Stolk, 1984; Calabretta, Privitera, 1985; Roberts, Thomason, 1986) postoje otporne sorte većine osnovnih vrsta biljaka, ali je uspešnost u stvaranju otpornog sortimenta prema meloidoginama generalno ispod potreba i očekivanja proizvođača. Često, otporne vrste ili sorte i ako se znaju jednostavno nisu tržišno interesantne za proizvođača.

Kod nas su i identitet vrsta nematoda i otporni genotipovi biljaka praktično nepoznati. Proizvođači, kada se sretnu sa nečim za njih novim, imaju tradicionalni pragmatičan pristup. Po pravilu kada je već kasno da se problem izbegne, primete gale (guke) na korenju i pre ili kasnije saznavaju da su to "neke nematode". Za većinu je sledeći korak da odu u poljorivrednu apoteku ili možda pitaju nekog zaštitara čime se to može tretirati. Tu se savet svede na Vajdat (Vydate, aktivna materija oxamyl), koga periodično ima kod nas na tržištu. Neki probaju pa vide da ima efekta, ali ne takvog da bi se problem rešio, a neki i ne probaju kad se preračunaju sa troškovima, jer je preparat relativno skup. Problem se tada samo pogoršava.

Kako stoji stvar inače sa hemijskim suzbijanjem meloidogina u zaštićenom prostoru? Fumigacija zemljišta i drugih supstrata dugo je bila rutinska i ekonomski prihvatljiva mera suzbijanja meloidogina u svetu. Hlorovani ugljovodonici sa metil bromidom na čelu bili su prihvatljivi za proizvođače, ali su danas praktično izbačeni iz upotrebe zbog ekotoksikoloških problema koje izazivaju. Navodno se kod nas metil bromid i dalje dosta koristi, nelegalno, ali je i njegov domet u zaraženom objektu kao i aspirina kod nas - "smanjuje temperaturu" ali ne može da otkloni uzrok.

Dosta se koriste i danas kao neselektivni zemljišni fumiganti preparati koji deluju metil izotiocianatom, a kod nas su periodično registrovani preparati Basamid granulat i Žuvapin. Hemijska dezinfekcija je protiv meloidogina samo ograničeno efikasna zato što im je infektivni potencijal dobro zaštićen: dormantne larve u jajnim kesama u biljnim ostacima - galama. Uporno održavanje meloidogina i u tako štićenim objektima najbolje svedoči o tome. Postoje i nefumigantna jedinjenja koja deluju nematocidno, ali je i to dejstvo u okviru neke šire biocidnosti. Nema, nažalost, selektivnih nematocida, ni zemljišnih kontaktnih, a pogotovo folijarnih i sistemičnih. Pomenuti Vajdat takođe nije selektivni nematocid. Ipak, kada se sve

sabere, na svetskom nivou od ukupnih količina pesticida koji se koriste za suzbijanje nematoda, gotovo polovina ide upravo na suzbijanje meloidogina, i na otvorenom i u zaštićenom prostoru (Haydock *et al.*, 2006).

Iako se hemijska dezinfekcija zemljišta izbacuje iz prakse, drugi vidovi dezinfekcije su jedan od malobrojnih dobrih i poželjnih mera rutinskog suzbijanja meloidogina, opet neselektivno. Ako proizvodnja može da podnese takav trošak, tehnologija nudi razna rešenja termičke dezinfekcije i denematizacije supstrata pregrejanom vodenom parom i sl. U umerenom i hladnjem klimatu naglo izlaganje prethodno rastresenog supstrata jačem spoljašnjem zimskom mrazu izaziva visok mortalitet meloidogina. Ovo je dosta zahtevna mera za veće i jače zahvaćene objekte, ali može biti prihvatljiva za male plastenike ili delove većih u kojima su se meloidogine tek pojavile.

Na kraju, i kao poruku proizvođačima, ističemo značaj preventivnih mera za kontrolu meloidogina. Napred pomenute mere su deo integralnog sistema zaštite u već napadnutim objektima. Upravo zbog problematične efikasnosti tih mera i troškova koje one nose, generalno se preventivnim merama, tj. sprečavanju unošenja meloidogina u još nezaražene objekte, pridaje veliki značaj. Kao dodatne okolnosti u prilog tome idu direktna zavisnost nematoda od čoveka da ih prenese iz objekta u objekat ili na veća rastojanja, drugim rečima njihova nesposobnost da same dođu ili ih donese vetar i sl.; i tehnološki aspekt da je po pravilu izvorni, kupovni supstrat za zaštićeni prostor sigurno nezaražen meloidoginama. Da bi se pojačao efekat preventive, države kontrolu širenja meloidogina stavljuju pod određenu zakonsku regulativu. Tako su kod nas sve vrste meloidogina na listi ekonomski štetnih organizama, a reproduktivna proizvodnja paradajza, krastavca, paprike i cveća uključuje obavezan zdravstveni pregled objekata i biljaka na prisustvo meloidogina ("Sl. glasnik Republike Srbije" Broj 39/06)

#### Ukratko o najvažnijim vrstama meloidogina

M. JAVANICA (JAVANSKA K.N.) - Vrlo polifagna vrsta, sa preko 800 poznatih domaćina, među kojima su i mnoge povrtarske i ukrasne biljke, krompir, neke žitarice, voćke i vinova loza, topola, vrba itd. Relativno su otporne neke sorte ovsa, ječma, duvana, paprike i jagode. Na nivo populacije nematoda depresivno deluje prisustvo nekih biljaka iz rođova Eragrostis i Tagetes, kao i đubrenje stajnjakom i zelenišno đubrenje. Krtole krompira mogu se denematizovati termički, držanjem tokom 2 sata u vodi na 46-47 °C.

M. INCOGNITA (JUŽNA K.N.) - Više rasprostranjena i štetna u topljem klimatu, ali dosta česta i u staklarama u umerenom klimatu. Poznato je preko 700 vrsta i varijeteta hraniteljki. Kod nas česta u staklarama, a u polju su zabeležene štete na paradajzu, paprici i duvanu. Među otpornim biljkama ima više vrsta iz fam. Poaceae i Asteraceae, a postoje tolerantni hibridi i sorte duvana i koštičavog voća.

M. HAPLA (SEVERNA K.N.) - Više rasprostranjena i štetna u umerenom nego u topлом klimatu. U poređenju sa prethodne dve vrste gale su u proseku sitnije i pretežno locirane na bočnim korenovima. Ima preko 500 vrsta hraniteljki, pretežno iz fam. Solanaceae, Brasicaceae i Fabaceae, a od gajenih biljaka naročito su pogodni krompir, paradajz, repa, šargarepa, detelina, lucerka, kupus, salata, mnoge ukrasne biljke i jagoda. Otporne su Poaceae, luk, pamuk i neke sorte jagode.

M. ARENARIA (K.N. KIKIRIKIJA) - više rasprostranjena u topлом klimatu; kod nas u mediteranskom području na otvorenom, a u unutrašnjosti u staklarama. Ima preko 300 domaćina, a od gajenih kod su pogodni kajsija, kruška, paradajz i žitarice.

M. NAASI (K.N. JEĆMA) - Vrsta umerenog klimata. Domaćini su uglavnom Poaceae, a štetna je na žitima i, donekle, na šećernoj repi.

**M. GRAMINICOLA** (K.N. TRAVA) - Pretežno na travama, a među žitima na pirinču. Postoje tolerantni varijeteti pirinča. Nije kod nas registrovana.

**M. ORYZAE** (K.N. PIRINČA) - Ime dobila po prvom nalazu. Pored pirinča, napada i pšenicu i razne trave, kao i krompir i paradajz. Od važnijih kultura izgleda da su otporni kukuruz i paprika. Nije utvrđena kod nas.

**M. CHITWOODI** i **M. fallax** su kod nas na A1 listi karantinskih - U svetu su registrovane štete na krompiru, šećernoj repi i žitaricama (SAD i Holandija) i lucerki (SAD).

**4.1.2. PRATYLENCHIDAE:** Tipično crvolike nematode, obligatni migratori endo- ili ektoparaziti korena biljaka, izuzev sedentarnih, mehurasto proširenih ženki roda *Nacobbus*. Telo obično blago savijeno, umereno anulirano. Usni region jako sklerotizovan i nizak, često zatupast. Stilet dobro razvijen, ali relativno kratak. Ezofagus prejahuje crevo. Vulva obično posteriorna, a rep kratak, zaobljen. Mužjaci sa pelodernom ili leptodernom bursom. Familija se deli na 10 rodova, od kojih se po rasprostranjenosti i ekonomskom značaju ističu sledeća 4:

**4.1.2.1. PRATYLENCHUS Spp.** - (N. TRAVA; N. LIVADA ILI N. PEGAVOSTI KORENA) - Migratori endo- i ektoparaziti korena. Nije izražen polni dimorfizam, a mužjaci su dosta retki. Usni region zatupast. Kosmopolitski rasprostranjene, štetne i u topлом i u umerenom klimatu. Ima puno vrsta, koje su i dosta polifagne. Zato nije retkost da na istom lokalitetu živi dve i više vrsta, kao ni da istu hraniteljku istovremeno parazitira dve ili više vrsta. Nema posebnog invazionog stadijuma, pa se u koren ubušuju i larve i odrasle. Ipak, u umerenom klimatu najčešće prezimljavaju kao L4. Sekreti ezofagusa često deluju toksično na ćelije korena, koje odumiru, ostavljajući na površini korena nekrotične pege. I unutar korena ćelije nekrotiraju, stvarajući prolaze za nematode, dok je ishrana pretežno na račun okolnih zdravih ćelija. Nematode mogu da prodiru i kreću se i kroz žive ćelije. Razmnožavaju se i u zemljištu i u korenju, dostižući nekad i gustinu od više hiljada jedinki po gramu korenja. Kroz povrede na korenju lako prodiru patogeni mikroorganizmi, što uvećava štetnost ovih nematoda. Kada koren zahvati jače propadanje, nematode ga napuštaju i kreću kroz zemljište u potragu za zdravim korenjem. Suzbijanje je teško, ali srećom, u našoj zemlji nisu zabeležene ekonomске štete. Za naše uslove značajnije su sledeće vrste:

**P. PENETRANS** - Smatra se za najštetniju vrstu u rodu. Rasprostranjen i u svetu i kod nas. Ima preko 300 poznatih vrsta domaćina, a kod nas se često nalazi na svim kategorijama gajenih biljaka. Ima više bioloških rasa.

**P. PRATENSIS** - Često se kod nas može naći na livadama, pšenici, kukuruzu i u staklarama.

**P. NEGLECTUS** - Pogodni su mu domaćini iz fam. Poaceae, uključujući i strna žita i kukuruz, a takođe i neke ukrasne biljke (karanfil itd.). Šećerna i stočna repa su loše hraniteljke, pa su pogodne za plodored, dok se u staklarama mogu uspešno suzbijati termički i hemijski. Kod nas je nalažen u Vojvodini na žitima, i u više staklenika sa cvećem. Ovu vrstu često prate gljivice roda *Verticilium*.

**P. CRENATUS** - Rasprostranjen i u svetu i kod nas; dosta polifagan; pored žita, napada i šećernu repu, duvan i šargarepu, dok je krompir loš domaćin.

**P. THORNEI** - U svetu su zabeležene ekonomске štete na strnim žitima i kukuruzu, a kod nas je nalažen i u voćnjacima. Šećerna repa i lucerka su loši domaćini.

**P. VULNUS** - Pogodni domaćini su pretežno drvenaste biljke, uključujući i voćke i vinovu lozu, dok su lucerka, žita i krstašice loši domaćini. Kod nas je nađen u više voćnih rasadnika oko Kruševca.

**4.1.2.2. RADOPHOLUS** (PODGRIZAJUJE N.) - Postoji polni dimorfizam: ženke crvolike, sa ekvatorijalnom ili posteriornom vulvom; mužjaci sa slabo sklerotizovanim usnim regionom, slabo razvijenim stiletom i ezofagusom (ne hrane se), i leptodernom bursom. Većina od 20-ak

poznatih vrsta živi u ili potiče iz Australije. Za vrste rasprostranjene u svetu smatra se da ih je razneo čovek, pošto se kao endoparaziti lako prenose biljnim materijalom.

R. SIMILIS - Vrlo polifagna vrsta, široko rasprostranjena u topлом klimatu. Smatra se za jednu od najstetenijih vrsta fitoparazitnih nematoda. Zabeležena su potpuna propadanja čitavih plantaža banana u Centralnoj i Južnoj Americi, agruma u Floridi, bibera u Indoneziji, čaja u Šri Lanki i kokosa u Indiji. Biljke parazitira na sličan način kao *Pratylenchus* spp., ali još mnogo agresivnije. U korenu se obrazuju velike razgranate nekrotične šupljine, naseljene čitavim kolonijama nematoda. U rezultatu, koren je redukovani i brzo truli i propada, a nadzemni deo slabo raste, lako se lomi i brzo propada. Budući da je razno ukrasno bilje takođe na spisku domaćina, prenesen je u Evropu, gde se u mediteranskom delu sreće i na otvorenom, a u severnoj Evropi često u staklarama na cveću. Tendencija daljeg širenja je izražena. U našoj zemlji nije pouzdano utvrđeno, mada je bilo izveštaja o nalazu. Kod nas je karantinska vrsta.

R. CITROPHILUS - Smatra se za podvrstu ili sestrinsku vrstu R. similis. Vrlo agresivna štetočina agruma u svetu. Izaziva tzv. "progresivno propadanje agruma" usled vrlo brzog uvećanja gustine populacije i širenja kroz zemljište. Napadnuti mladi korenčići brzo propadaju, što je praćeno patuljastim stablima sa minimalnim prinosom plodova lošeg kvaliteta. Još nije stigao u Evropu, gde je, kao i u našoj zemlji, karantinska vrsta.

**4.1.2.3. HIRSCHMANNIELLA (N. KORENA PIRINČA)** - Nema polnog dimorfizma. Ženke sa ekvatorijalnom vulvom, mužjaci sa leptodernom bursom. Paraziti pretežno akvatičnih i semiakvatičnih biljaka. U svetu su zabeležene štete prvenstveno u rejonima gajenja pirinča. Takođe, mogu ugroviti i biljke u staklarama, prvenstveno Cucurbitaceae i jagodu. U Evropi, kao i u našoj zemlji, još nisu registrovane, i na spisku su karantinskih štetočina. Od nekoliko opisanih vrsta, poznatije su *H. ORYZAE* i *H. IMAMURI*.

**4.1.2.4. NACOBBUS (LAŽNE GALOVE NEMATODE)** - Obligatni paraziti i izazivači gala na korenu. Larve i nezrele odrasle su migratori endo- i ektoparaziti, a odrasle ženke su sedentarni endoparaziti. Izražen je polni dimorfizam. Ženke sa nepravilno mehurasto proširenim telom, monodelfne, a repni deo se postepeno sužava i nema vulvalno-analnog regiona. Mužjaci tipično crvoliki, sa dobro razvijenim stiletom i ezofagusem, i leptodernom bursom. Ima dosta sličnosti sa pravim galovim nematodama (*Meloidigyne* spp.), ali i sa cistolokim: obrazovanje džinovskih čelija u, i gala na korenu, kao i polaganje jaja u želatinoznu jajnu kesu. Deo jaja ostaje u telu ženke, slično kao kod cistolikih nematoda, koja zabebljava tek u vreme sazrevanja, pa je sedentarni endoparazit. Od nekoliko opisanih vrsta, poreklom iz Amerike, poznatije su *N. ABERRANS*, *N. DORSALIS* i *N. BATATIFORMIS*. Značajnije štete su zabeležene u Americi na šećernoj repi i krompiru, kojima se ove nematode lako prenose. Napadaju i mnoge druge ratarske i povrtarske kulture (krompir, paradajz, šećernu repu, krstašice, salatu, krastavac i dr.), dok su loši domaćini lucerka, detelina, strna žita i kukuruz. *N. aberrans* je registrovan u Evropi u staklarama u Engleskoj, Holandiji i Rusiji, a kod nas je karantinska vrsta.

**4.1.3. Fam ANGUINIDAE** - Fito- i mikofagne nematode. Srednje do krupne telenhide, fino do umereno anulirane; stilet vrlo mali; ezofagus ne prejahuje ili samo malo prejahuje crevo; vulva posteriorna, rep konusan do končasto izdužen; bursa leptoderna do adanalna. Od više opisanih rodova pominjemo tri:

**4.1.3.1. ANGUINA spp:** - Obligatni paraziti i izazivači gala nadzemnih delova biljaka, prevashodno monokotila. Izražen polni dimorfizam. Ženka krupna (2-3 mm), vretenasto proširenog i spiralno uvijenog tela. Mužjaci tipično crvoliki, blago do srednje savijeni, sa leptodernom bursom. Prokorpus proširen, često širi od medijalnog bulbusa i sa izraženim suženjem na spoju sa njim. Rep konusno zašiljen kod oba pola.

**ANGUINA TRITICI:** ŽITNA NEMATODA. Prvootkrivena fitoparazitna nematoda (sredina 18. veka). Napada strna žita, i to najviše pšenici, nešto manje raž i mnogo manje ječam i ovas. Plod pšenice je preobraćen u nematodnu galu, koja se od zdravog zrna razlikuje po šturom,

smežuranom izgledu i tamnomrkoj, skoro crnoj boji. Umesto endosperma, sadržaj gale čine hiljade L2, koje su dijapauzirajući stadijum, i mogu preživeti u suvim galama preko 20 godina. L2 su i invazioni stadijum. Po dospevanju gala u zemljište i nastupanju povoljnih uslova, L2 se aktiviraju, aktivno kreću kroz zemljište i dospevaju na mlade biljke. Kod nas se to dešava pretežno u proleće, a u manjoj meri već i u jesen, kod ozimih sorata. U prvo vreme larve žive kao ektoparaziti, pretežno u lisnim rukavcima. Kod jačeg napada takve biljke ostaju patuljaste, a liske su često uvijene i ukovrdžane. Ubrzo, larve se ubušuju u stabljiku (postaju endoparaziti) i dospevaju do klasa i cvetova. Tu završavaju razvoj, pare se i ženke polažu jaja u plodnik cveta, svaka od njih po nekoliko hiljada, a u jedan plodnik jaja polaže jedna do nekoliko ženki. Iz takvog plodnika formira se nova nematodna gala, a napadnuti klasovi su kratki, nakostrešeni, proređenih klasića sa uočljivim crnim galama umesto plodova. Gale u zemljište dospevaju setvom ili zaostaju od prethodne žetve.

Ova vrsta, nekad široko rasprostranjena u svim rejonima gajenja pšenice, danas je umnogome iskorenjena. Još je prisutna i štetna na Srednjem i Bliskom Istoku, a ima je lokalno i u Istočnoj Evropi, uključujući i istočne i južne krajeve naše zemlje. Njenom održavanju pogoduje prvenstveno praksa gajenja pšenice u monokulturi, kao i setva sopstvenog ili tuđeg neprečišćenog semena. Lako se suzbija setvom čistog semena i svakim plodoredom bez strnih žita. Seme se može očistiti od gala potapanjem u hladnu vodu, jer gale plivaju na površini, A. AGROSTIS - PURPURNA NEMATODA TRAVA: Morfološki slična žitnoj, nešto sitnijih jedinki. Slični su i životni ciklus i način parazitiranja (plod preobraćen u galu). Napadnuti delovi delovi klasa dobijaju purpurnu boju. Nema podataka o štetama na žitaricama, a domaćini su razne trave, posebno iz rođova Agrostis, Festuca i Phleum, na kojima može izazvati znatne gubitke u proizvodnji semena za travnjake, a kod visoke brojnosti i probavne smetnje kod stoke.

A. GRAMINIS - Izaziva gale na listovima trave, pre svega iz roda Festuca.

SUBANGUINA - Slabije izražen polni dimorfizam: ženke nisu toliko zadebljale niti toliko savijenog tela naro angvine, kojima su inače dosta slične.

S. GRAMINOPHILA - NEMATODA LISNIH GALA TRAVA: Napada listove, pre svega lisne rukavce i osnove liski, najčešće trava iz rođova Agrostis, Bromus i Phleum, a od žitarica može se javiti na ovsu. Gale su crvene boje i obično su izdužene, široke par i duge 10-ak mm. U galama se nalazi po 10-ak jedinki oba pola.

S. RADICICOLA - Jedina poznata vrsta angvinida koja parazitira koren. Široko rasprostranjena u Evropi, gde napada razne vrste trave, a od žitarica ječam i raž. Na korenju izazivaju obrazovanje gala veličine oko 0.5 - 5 mm, u kojima žive. Nisu zabeležene ekonomске štete.

4.1.3.2. DITYLENCHUS spp.: Nije izražen polni dimorfizam. I ženke i mužjaci su tipično crvoliki, blago savijenog tela, fino anulirane kutikule. Prokorpus je uzan i cevast (nije proširen i nema suženje na spoju sa medijalnim bulbusom). Bazalni deo ezofagusa krupan i ne prejahuje ili samo malo prejahuje crevo. Rep kod oba pola konusno zašiljen. Bursa leptoderna.

DITYLENCHUS DIPSACI - STABLJIKINA NEMATODA: Obligatni migratori endoparazit izdanka. Jedna od najštetnijih vrsta fitoparazitnih nematoda u umerenom klimatu. Opisano je više bioloških rasa ove vrste, a poznato je oko 450 vrsta biljaka domaćina. Ipak, ekonomski je najštetnija na lukovičastom bilju, i ukrasnom i konzumnom, kao i nekim leguminozama, posebno lucerki i detelini. Među gajenim biljkama domaćini su još kukuruz, ječam, raž, krompir, pasulj, jagoda itd.

Nepovoljne uslove (zimu i sušu) preživljavaju pretežno na i u biljnim ostacima. Tu su često grupisane u velikom broju, obrazujući tzv. 'nematodnu vunu' nalik na neku belu plesan. Svi stadijumi mogu preći u anabiozu i u povoljnim uslovima naseliti novog domaćina, ali je

ipak L4 glavni dijapauzirajući i invazioni stadijum. Anabioza može trajati preko 20 godina, ali ne u prirodi već samo na uskladištenim suvim biljnim proizvodima.

Ubrzo po prodiranju u biljku, L4 završavaju razviće i pare sa, a ženke polažu jaja iz kojih se pile L2. Nematode žive i hrane se pre svega u parenhimskom tkivu, izazivajući vrlo tipično pektolitičko razlaganje srednje lamele između ćelijskih zidova. Zbog toga napadnuto tkivo postaje rastresito (brašnasto i mekše od zdravog). Posledica je slabljenje mehaničke konstitucije, pa se napadnuti mlađi biljni delovi nenormalno razvijaju i na razne načine deformišu. Kod lucerke je to opšta kržljavost izdanka, kod crnog luka jako deformisan mlađi luk i nepravilne glavice, a kod belog luka rastresene glavice sa deformisanim čenadi. Nadalje, zbog gubitka fiziološkog kontakta razdvojenih ćelija sa sprovodnim sudovima, tkivo lagano odumire (nekrotira), što se manifestuje ili mrkim flekama, ili, na pr. u lukovicama narcisa i zumbula, koncentričnim mrkim prstenovima na poprečnom preseku lukovice. Kada ovakve promene zahvate epidermis, on često puca, pa nastaju povrede (lezije) kroz koje lako prodiru prouzrokovaci truleži.

Suzbijanje je relativno teško i kompleksno. Plodored je često nepraktičan zbog širokog spektra domaćina i među gajenim i među korovskim biljkama, kao i zato što treba poznavati datu biološku rasu i njen spektar domaćina. Ipak, žitarice su loš domaćin većini rasa, i mogu donekle smanjiti gustinu populacije nematoda. Ima i sorata luka, lucerke i deteline koje su manje osetljive ili tolerantne.

Važno je preventivno koristiti provereno nezaražen reproduktivni biljni materijal, što temeljnije uklanjati biljne ostatke i susbijati korove. Seme se uspešno denematisuje fumigacijom metil bromidom. Lukovice se mogu denematisovati precizno doziranim potapanjem u toplu vodu. Kod nas je na A2 listi karantinskih vrsta.

D. DESTRUCTOR - STABLJIKINA NEMATODA KROMPIRA: Slična umnogome *D. dipsaci*; takođe vrlo polifagna, ali je štetna prvenstveno na krompiru, koji je vrlo osetljiv. Krompir, inače, napada i *D. dipsaci*, i to i nadzemne i podzemne organe, ali je *D. destructor* opasniji, iako napada samo stolone i krtole. Od razlika između ove dve vrste vredi istaći i da je *D. destructor* fakultativno mikofagan; da sušu može da podnese samo kraće vreme; da napada gotovo isključivo podzemne organe svojih domaćina; da prezimljava uglavnom u stadijumu jaja u krtolama; i da nije jasno podeljen na rase.

Glavna šteta je na krtolama krompira, u koje obe vrste prodiru preko lenticela i okaca, i zatim žive i hrane se u parenhimu, ne mnogo duboko ispod kore. Vremenom taj parenhim nekrotira, često u vidu većih ovalnih zona, i po simptomima suve truleži kod obe vrste. Kod napada *D. dipsaci* ova trulež je dublja, kraterasta, a kod *D. destructor* pretežno površinska. U oba slučaja, ove povrede krtole koriste i razni mikroorganizmi, pa je pored smanjenog prinosa i kvalitet krtola vrlo loš i vrlo su kratkog veka.

*D. destructor* takođe napada i drugo gajeno bilje: lukovičato i drugo cveće, šećernu repu, korenasto povrće, pečurke itd. Ekonomski je štetna vrsta na krompiru u Istočnoj Evropi, a kod nas je na listi ograničeno prisutnih karantinskih vrsta.

D. MYCELIOPHAGUS - NEMATODA ŠAMPINJONA: Najštetnija vrsta nematoda na šampinjonima. Svi larveni stadijumi mogu preći u anabiozu. To se obično dešava kad je supstrat već prenaseljen. Tada se larve okupljaju u agregacije od po nekoliko stotina hiljada jedinki, i prelaze u anabiozu, obično na ivicama i šupljinama boksova sa kompostom. Suzbijanje je dosta neekonomično i nepouzdano, pa treba maksimalno sprovoditi preventivne dezinfekcione higijenske mere.

D. ANGUSTUS - STABLJIKINA NEMATODA PIRINČA: Migratori ektoparazit. Važna štetočina pirinča u svetu. Izaziva razne deformacije generativnih organa, patuljavost biljaka, uvijenost lišća. Zanimljivo je da mogu aktivno da plivaju u vodi.

4.1.4. Fam. HOPLOLAIMIDAE. Velika porodica, kosmopolitski rasprostranjena i gotovo redovno zastupljena u terestričnim životnim zajednicama, ne retko i sa po 2-3 vrste. Tako je i u našoj zemlji, ali je njihova fauna i štetnost praktično nepoznata. Tipično su crvolike nematode duge 1-2 mm, u miru spiralno uvijene. To su obligatni fitofagi korena viših biljaka. Po nivou specijalizovanosti za parazitski život su relativno nisko, pretežno kao migratori ektoparaziti. Pojedini rodovi su evoluirali, manje ili više, ka migratornom endoparazitizmu (bilo bi ispravnije reći migratornoj rizobiozi) i/ili sedentarnom semi-endoparazitizmu (semi-endorizobiozi). Kada ima prodiranja u koren, ono je intracelularno, uz mehaničko probijanje čelijskog zida ubodima stileta.

Ne obrazuje se stalno mesto ishrane (osim *Rotylenchulus* spp.), jer ne mogu da izazovu obrazovanje džinovskih čelija ili sincicijuma u korenju. Retko mogu da obrazuju veće nekrotične šupljine u kori korena, naseljene čitavim kolonijama nematoda. Simptomi na korenju, slično kao kod *Pratylenchus* spp. obično su samo sitne nekrotične pege nastale izumiranjem jedne do nekoliko čelija. Po spektru domaćina, hoplolaimide su obično širi oligofagi ili uži polifagi.

Klasifikacija hoplolaimida je još uvek neusaglašena, u smislu podele na podfamilije i uključivanja ili isključivanja pojedinih rodova. Od više rodova, po značaju se ističu sledeći:

- *Hoplolaimus* spp. Desetak poznatih vrsta naseljava pretežno S. i J. Ameriku i Afriku. U SAD se po štetnosti ističu *H. galeatus* i *H. californicus*, a u Africi *H. pararobustus*.

- *Basirolaimus* spp. Petnaestak poznatih vrsta naseljava pretežno J. i Jugoistočnu Aziju, dok je u S. Americi povremeno štetan *B. columbus*. Ova vrsta je interesantan primer variranja karaktera parazitizma u zavisnosti od vrste domaćina. Na pamuku je čist migratori ektoparazit, na soji kao pretežno migratori endoparazit prodire i u koru i u pericikl i floem, a na lucerki je polu-ektoparazit, pošto može da se ubuši u koru korena do nivoa metakorpusa.

- *Helicotylenchus* spp. Kosmopolitski rasprostranjen rod sa oko 80 poznatih vrsta. *H. multicinctus* je ekonomski štetan na bananama širom sveta. Pretežno je ektoparazit, ponekad može i da prodre u koren, ali ne i da migrira kroz njega. Poznati su primjeri udruženog štetnog delovanja *H. dihystera* sa bakterijama *Pseudomonas caryophili* na karanfilu i *P. solanacearum* na paradajzu.

- *Scutellonema* spp. Četrdesetak poznatih vrsta naseljava pretežno tropne, najviše Afriku. *S. bradys* je štetočina u proizvodnji slatkog krompira u Africi i J. Americi, kao endoparazit. Kod visoke gustine populacije izaziva suvu trulež krtola. Takođe u tropima, kao polifag, često je štetna *S. brachyurum*.

- *Rotylenchus* spp. Od četrdesetaka poznatih vrsta, mnoge žive u Evropi, i to više u umerenom i hladnjem klimatu. Podaci o štetnosti u biljnoj proizvodnji najčešće se odnose na migratori ektoparazitnu vrstu *R. robustus*, kada dostigne visoku brojnost.

- *Rotylenchulus* spp. Poznato je desetak, pretežno afričkih vrsta. U odnosu na ostale pomenute rodove, pokazuju viši nivo specijalizovanosti za parazitizam korena biljaka. Svi juvenilni stadijumi, pa i mladi adulti su migratori ektoparaziti korena. Interesantno je da ispljene larve mogu bez ikakve ishrane da se razviju do adultnog stadijuma, i da onda tek mlade ženke, kao invazioni stadijum, počinju da se hrane kada nađu pogodnog domaćina. U to vreme se ženke, koje počinju da sazrevaju, prednjom polovinom tela ubuše u koru korena, često do pericikla i floema. Tu izazivaju obrazovanje džinovskih čelija kao mesta stalne ishrane. Zadnji deo tela, na površini korena, bubrežasto se zadeblja. Tako zrela ženka postaje sedentarni semiedoparazit. Ženke na površinu korena luče želatinoznu jajnu kesu i u nju polažu obično 50-ak jaja.

Rotilenhulusi su obično uži polifagi. Po štetnosti se ističe *R. reniformis* u S. Americi, posebno na pamuku kao i raznim zrnenim mahunarkama, najviše na soji. Na Havajima je redovna i važna štetočina na plantažama banana.

4.1.5. Nadfamilija CRICONEMATOIDEA: Obligatni paraziti korena biljaka. Polni dimorfizam izražen, a ogleda se u tome da su mužjaci retki, sitni, crvoliki, uvek manje ili više degenerisani, sa malim stiletom ili bez njega, sa redukovanim ezofagusom; ne hrane se već tokom svog kratkog veka služe samo za parenje, pa im je polni sistem uključujući i kopulatorne strukture generalno dobro razvijen.

Ženke su sa posteriornom vulvom; ili su tipično crvolike i aktivno pokretljive (te su migratori ektoparaziti korena) ili su više-manje zadebljalog tela, sa pratećim gubitkom lokomocije i sesilnim načinom života (te mogu biti sedentarni ektoparaziti, sedentarni semiendoparaziti ili sedentarni endoparaziti korena). I kod ovih kao i drugih sedentarnih grupa, u koren domaćina dolazi do obrazovanja stalnog mesta ishrane, obično u vidu nekoliko ćelija hranilica. Ne obrazuju se gale na koren.

Kod migratori ektoparazita kutikula je često zadebljala i jako anulirana, pa formira tzv. lažnu (površinsku) segmentaciju tela. Kod njih je i stilet relativno jako dugačak, što nematodama omogućava da se hrane u nekoliko slojeva ćelija kore korena. Stilet je zbog svoje dužine najvećim delom smešten u prokorpus ezofagusa, koji je zato dosta širok. Na prokorpus se nadovezuje vrlo krupan medijalni bulbus.

Kod sedentarnih parazita kutikula je tipično tanka i fino anulirana, a stilet je utoliko kraći ukoliko je prednji deo tela dublje uronjen u koren.

Dele se na familije: Criconematidae, Hemicycliophoridae, Tylenchocriconematidae, Paratylenchidae, Tylenchulidae i Sphaeronematidae.

**CRICONEMATIDAE:** Migratori ektoparaziti korena. Kratke, kobasičaste, jako anulirane, dugog robusnog stileta, rep ženki kratak zaobljen. Puno rodova i vrsta.

**HEMICYCLIOPHORIDAE:** Migratori ektoparaziti korena. Srednje veličine; Blago savijene; jako anulirane i duple (dvoslojne) kutikule; dug robustan stilet, rep ženki konusno zašiljen.

**TYLENCHOCRICONEMATIDAE:** Migratori ektoparaziti korena. Fino anulirane, dobro razvijen stilet srednje dužine; rep ženki konusan; mužjaci sa pelodernom bursom.

**PARATYLENCHIDAE:** Migratori ektoparaziti (*Paratylenchus* i *Gracilacus* spp.) i sedentarni ektoparaziti (*Cacopaurus* spp, sa ženkama cilindrično proširenog tela). Vrlo sitne nematode, obično do 0.5 mm duge, blago do srednje savijene, fino anulirane, nežnih dugih stileta, naročito kod *Gracilacus* i *Cacopaurus* spp.; rep ženki konusno zašiljen.

**TYLENCHULIDAE:** Sedentarni semiendoparaziti korena. Vrlo sitne nematode izduženog nepravilno mehurastog tela, koje je prednjim, nečto užim delom uronjeno u nekoliko slojeva ćelija kore korena, dok ostatak kao neka zapeta ostaje van korena. Rep ženke konusan. Ekskretorna pora je nešto ispred vulve, dakle jako pozadi, i iz nje se luči želatinozni matriks, u koji ženka polaže do nekoliko desetina jaja.

*Tylenchulus semipenetrans* (nematoda korena citrusa) je najvažnija vrsta krikonematida uopšte. U svetu je vrlo rasprostranjena i značajna štetočina citrusa. Životni ciklus traje 6-10 nedelja, što im u toplim uslovima kakvi su inače u rejonima uspevanja citrusa omogućava brzo umnožavanje uprkos nevelikom fekunditetu. Napadnute sadnice imaju slabo razvijen korenov sistem, pa se i izdanak slabo i usporeno razvija, lišće prerano žuti i opada, formiraju se sitni i malobrojni plodovi. Čitav sindrom naziva se 'lagano propadanje citrusa', a poznati su primeri propadanja čitavih plantaža. Denematzacija zaraženih sadnica moguća je potapanjem u toplu vodu na 45 °C 25 minuta.

**SPHAERONEMATIDAE:** Sedentarni semiendoparaziti (*Sphaeronema* spp.) ili sedentarni endoparaziti korena (*Meloididerita* spp.). Slično kao kod cistolikih nematoda, ženke postaju mehuraste, sa zadebljalom kutikulom. Kod *Sphaeronema* prednji 'vratni' deo tela, koji je

uronjen u koren tekoće je mehurasto proširen i pričvršćuje nematodu za koren. Kod endoparazitnih *Meliododerita* spp. prednji deo tela nije uopšte ispučen. Vulva jeste sasvim na zadnjem kraju tela. Nema obrazovanja cista kao kod Heteroderina, već uterus manje ili više mehurasto razrasta i zid mu zadebljava, obrazujući tzv. cistoidno telo. U njemu ostaje deo ili većina jaja, dok se ostala polažu u jajnu kesu. Kod *Meloidoderita* spp. cistoidno telo ispunjava unutrašnjost ženke, a telesna kutikula ubrzo otpadne, pa zapravo uterus majke služi kao zaštita od nepovoljnih uslova, kao i prava cista.

Jedino pomenuta Nematode korena citrusa je ekonomski štetna vrsta krikonematida koja se namenski suzbija. Brojne ostale vrste rasprostranjene su u svetu, a češće se sreću u divljoj prirodi, naročito u rizosferi drvenastih biljaka, nego u agrobiocenozama. Kao paraziti generalno depresivno deluju na svoje domaćine, direktno na koren a indirektno na izdanak, ali su primeri konkretnih šteta u biljnoj proizvodnji retki i na malim izolovanim površinama.

#### **4.2. Red APHELENCHIDA.**

Do nedavno su ove nematode smatrane podredom (Aphelenchina) reda Tylenchida, sa kojima imaju dosta sličnosti. Novije podele ga izdvajaju u poseban red Aphelenchida. Poznato je oko 400 vrsta, koje nastanjuju gotovo isključivo kopnena staništa, i to kako samo zemljite, tako i biljke i insekte. Trofički, to je pre svega mikofagna grupa, a pored obligatnih mikofaga, ima fakultativnih mikofaga i fitofaga. Ekonomski važnije fitoparazitne vrste napadaju nadzemne biljne delove. Veliki broj vrsta razvio je i različite odnose sa insektima, počev od ekto- i endoforeze (insekti su samo vektori), preko entomoparazitizma, do predatorstva nad insektima. Ima i primera da nematoda parazitira i insekta i biljku: *Schistonchus caprifici* je parazit i cvasti smokve, i hemocela smokvine osice (*Blastophaga psenes*), koja prenosi nematode sa cvasti na cvast smokve).

Morfološki, afelenhide imaju niz sličnosti sa tlenhidama, na pr. anuliranu kutikulu, stomatostilet, ezofagus sa cevastim prokorpusom, mišićavim medijalnim bulbusom sa valvama i tri ezofagalne žlezde izdvojene u zaseban bazalni deo jednjaka.

Od većeg broja razlika, interesantno je pomenuti sledeće. Vezano za mikofagnost, stilet afelenhida je relativno mali i slabo razvijen, često bez, ili sa malim bazalnim proširenjima, koja nisu jasno bubrežasta (otuda i naziv ove grupe, od grčkih korena *apheles* = glatko, ravno i *enches* = koplje, a kod tlenhida od korena *tylos* = bubrežasto i *enches* = koplje). Nadalje, sve ezofagalne žlezde se izlivaju u medijalni bulbus i, u vezi sa tim, kod većine vrsta ne izlučuju kroz stilet napolje (kod tlenhida se dorzalna žleza izliva iza stileta).

Zato kod fitoparazitnih afelenhida izostaje vancrevno varenje, kao i specifični patoanatomski efekti kao što su džinovske ćelije, proliferacija tkiva (gale), pektolitičko razdvajanje ćelija itd., što je odlika mnogih tlenhida. Glavni i neposredni patološki efekat ishrane fitoparazitnih afelenhida je lagano odumiranje ćelija i delova tkiva, praćeno promenama boje od hloroze, preko žutila, do mrko-crne nekroze i sušenja. Simptomi deformisanja biljnih delova nastaju sekundarno, kada se ti delovi razvijaju iz pupoljaka koji su mestimično oštećeni na primaran način – odumiranjem.

##### **4.2.1. Fam. APHELENCHOIDIDAE (LISNE NEMATODE):**

***APHELENCHOIDES FRAGARIAE* (JAGODINA LISNA NEMATODA)** - Fakultativni parazit nadzemnih zeljastih biljnih delova, inače pretežno mikofag. Dosta polifagna vrsta, koja češće napada paprati, Liliaceae, Primulaceae i Ranunculaceae, a štetna je na jagodi i raznom ukrasnem bilju.

**A. RITZEMABOSI (HRIZANTEMINA LISNA NEMATODA)** - Parazit nadzemnih zeljastih biljnih delova, i fakultativni mikofag. Domaćini su pretežno Asteraceae, među kojima je najštetnija na hrizantemi. Napada i jagodu, često zajedno sa *A. fragariae*, a prenosi i bakteriju *Corynebacterium fascians*, sa kojom zajedno izaziva bolest ‘karfiolikost’ jagode.

Lisne nematode su i ekto- i endoparaziti. Ektoparziti su kada ima dovoljno vlage na površini listova. Takvi su uslovi na već formiranim listovima periodični, za vreme dužih kiša, magle, orošavanja i sl. Povoljna spoljna vlažnost se mnogo duže održava između mладих listića unutar pupoljaka, koje ove nematode zato i više napadaju. Napadnute mlađe ćelije i delovi tkiva odumiru, a iz njih kasnije razvijeni listovi su manje ili više deformisani - klobučavi, uvijeni i sl. Iz napadnutih cvetnih pupoljaka, i cvetovi i kasnije plodovi, formiraju se slabo ili nikako.

Hrizantema L.N. je češće endoparazitna od jagodine, a u list prodire kroz stome, dok jagodina u list prodire kada je potera suša, i to pretežno kroz stome, a kod nežnih listova i kroz epidermis. Obe vrste unutar listova borave i kreću se u sunđerastom tkivu mezofila, pošto ne mogu da se probijaju ili same prave prolaz kroz zgusnute ćelije palisadnog tkiva i lisnih nerava. Zato su za njih vrlo tipičan simptom uglaste pege različite boje - od hloroze i žutila do nekroze - oivičene lisnim nervima. Po odumiranju i sušenju tkiva, nematode mogu u njemu ostati neko vreme u stanju anhidrobioze, a tokom kišnih perioda prelaze aktivno na zdrave delove lista ili susedne listove. Na jagodi preko stolona dospevaju na živiće, kojima se lako šire.

Suzbijanje je najbolje preventivno, sadnjom nezaraženih živića na nezaraženo zemljište. Plodored od par godina sa vrstama koje nisu domaćini daje dobre rezultate. Moguća je denematizacija sadnog materijala potapanjem u toplu vodu ( $46^{\circ}\text{C}$ ) na  $10'$ . Kod nas je *A. fragariae* na A2 listi karantinskih vrsta.

**A. BESSEYI (LISNA NEMATODA PIRINČA):** Važna štetočina pirinča u svim rejonima gajenja ove kulture, gde izaziva ‘bolest belih vrhova’. Nematode žive kao ektoparaziti u vršnom delu biljke, pretežno u rukavcu lista zastavičara, koji karakteristično pobeli, kao i u metlici koja daje slab prinos i kvalitet zrna. Nematode se u anhidrobiozi održavaju na biljnim ostacima i do tri godine, kao i na zrnima, koja se mogu očistiti fumigacijom. Kao i *Ditylenchus angustus*, i *A. besseyi* odlično aktivno pliva kroz vodu.

**BURSAPHELENCHUS XYLOPHILUS (NEMATODA UVENUĆA BOROVA,** a u našoj literaturi još se sreće i naziv ‘nematoda žutog uvenuća četinata’): Mikofag i fakultativni endoparazit nekih vrsta borova (*Pinus* sp.). Ova vrsta, kao i mnoge druge afelenhide, živi u hodnicima koje u raznim vrstama četinara buše razni insekti (Scolytidae, Buprestidae, Cerambicidae), i hrani se na miceliji gljivica, naročito *Ceratocystis* spp., koristeći insekte samo kao vektore od drveta do drveta. Biljke tu su praktično samo stanište, i uglavnom ne ispoljavaju nikakvu osetljivost prema nematodama.

Vektori nematoda su prevashodno neke vrste strižibuba (Cerambicidae) iz roda *Monochamus*. Ordasle ženke posle kratke dopunske ishrane polažu jaja na oslabljena ili mrtva stabla. Ukoliko nose nematode, one se aktiviraju i naseljavaju mrtve ali i žive osetljive biljke. Iz položenih jaja vektori pile se larve koje se ubušuju u drvo i buše hodnik u kome žive. Tokom života izlaze i pod koru drveta kroz karakteristične elipsaste rupe. Preadultni period kod ovih strižibuba može trajati do godinu dana. Za to vreme u hodnicima i ispod kore razvijaju se i prenesene nematode. One se hrane na miceliji gljivica, koje raznose najčešće potkornjaci (Scolitidae).

Nematode se brzo razmnožavaju. Razviće do adulta traje oko pet dana, a zatim ženke posle parenja i oplođenja polažu jaja - oko 80 dnevno tokom narednih mesec dana. Kada dođe do prenaseljavanja hodnika nematodama, one prekidaju razviće u L4 stadijumu, koji je za njih tzv. dauer tj. rezistentni stadijum. On dobro podnosi i nedostatak hrane, i hladnoću i sušu, a jedinke su sa debljom kutikulom i gušćom telesnom tečnošću.

Ako u blizini ima lutki insekata, larve ih u velikom broju naseljavaju kroz prirodne otvore. U jednom vektoru može se naći oko 10 000 a često i preko 100 000 nematoda. Prilikom eklozije imaga i njegovog izletanja iz drveta kroz karakterističnu okruglu rupu takođe se uvlače nove larve nematoda.

U izvesnim kombinacijama vrsta vektora i biljaka, neke vrste borova ispoljavaju izuzetnu osjetljivost prema *B. xylophilus*, i ove nematode mogu u njima da žive kao pravi fito-endoparaziti. Razvoj same bolesti nije još detaljno rastumačen, a sastoji se u sledećem. Prilikom dopunske ishrane vektora na četinama mlađih izdanaka manji deo nematoda koje je imago nosio prodire u biljku kroz rane na četinama, i ubrzo dospeva u grančice, prevashodno u smoone hodnike. Kroz njih se nematode aktivno šire po biljci, hraneći se na ivičnim epitelnim ćelijama hodnika. Ovo naseljavanje izaziva vrlo burne fiziološke reakcije same biljke, kako na nivou hemijske sinteze, tako i na nivou transpiracije i ishrane četina. U rezultatu, transpiracija skoro potpuno prestaje, četine venu i žute, i ubrzo se suše. Nematode se, pak, u unutrašnjosti drveta vrlo brzo množe i šire, tako da biljku uskoro naseljava ogroman broj nematoda, a celo drvo se osuši i umire. U toplijim uslovima drvo umire za 30-40 dana. Na taj način i nematode rade na korist insektima, koji brzo kolonizuju ovakvo oslabljeno i osušeno drveće, koje je već postalo i rezervoar za širenje nematoda.

*B. xylophilus* je autohtonu vrstu u Severnoj Americi, gde na autohtonim vrstama borova i drugih četinara ne izaziva oboljenje, već živi samo kao mikofag u hodnicima insekata. Međutim, na mnogim introdukovanim vrstama borova, i evropskim i azijskim, i uključujući i beli i crni bor, a pretežno posredstvom autohtone vektorske vrste strižibube *Monochamus carolinensis*, *B. xylophilus* izaziva brzo sušenje celog drveća i velike štete u proizvodnji drveta.

Na drugoj strani sveta, *B. xylophilus* je krajem prošlog veka sa drvetom uvezen u Japan. Tamo je naišao na pogodnog domaćeg vektora, *Monochamus alternatus*, i vrlo osjetljive domaće vrste borova, da bi ubrzo počeo da izaziva velike štete u šumarstvu i drvnoj industriji. Smatra se da Japan gubi godišnje oko milion m<sup>3</sup> godišnje od ove vrste nematoda. U međuvremenu, znatne štete su zabeležene i u nekim delovima Kine i Koreje.

Moguća je termička denematizacija drveta, tamo gde se to ekonomski isplati, a glavne mere suzbijanja su uništavanje vektora i karantinske mere. U Evropi, pa i kod nas, *B. xylophilus* je karantinska vrsta.

#### 4.3. Red DORYLAIMIDA, fam. Longidoridae

Druga klasa, ili po ranijem podklasa nematoda, zove se Adenophorea ili Aphasmidia, a većina redova obuhvata slobodnoživeće akvatične mikrobotrofne forme. Slično kao i kod Secernentea, i ovde se među više redova fitoparazitne vrste sreću samo u okviru po jedne familije iz dva reda: fam. Longidoridae iz reda Dorylaimida i fam. Trichodoridae iz reda Triplonchida.

Red Dorylaimida se u okviru klase odlikuje trofičkom heterogenošću svojih uglavnom kopnenih predstavnika. Pored većine mikrobotrofa, ima predatora sitnih beskičmenjaka, nešto parazita životinja i to kičmenjaka, kao i pomenutih parazita biljaka.

Dorylaimida su srednje do duge nematode (često 3-5 mm); debele glatke kutikule. U ustima je smešten obično dvodelni stilet koji čine prednji deo kojim se probadaju prepreke i usisava hrana, tzv. odontostilet, koji je nasaden na zadnji, drškasti deo stileta, tzv. odontoforu. Odontostilet je tvorevina dve specijalizovane ćelije prednjeg dela jednjaka, koja se luči za jedno presvlačenje unapred, pa mladi imaju pored funkcionalnog odontostileta u ustima i drugi, tzv. odontostilet za zamenu, smešten u uskom jednjaku do sledećeg presvlačenja. Pri presvlačenju se stari odbacuje sa starom telesnom kutikulom, a smenjuje ga novi.

Ezofagus je dvodelan, uzan i cevast napred a cilindrično proširen i mišičav u zadnjem delu. U ovom mišićavom delu, koji se uobičajeno iako ne baš adekvatno naziva bulbus, smeštene su i ezofagalne žlezde kojih je obično pet, ređe tri, a uvek je neparna ona prednja, koja je smeštena dorzalno. Preostale žlezde su parne i smeštene su negde u centralnom delu bulbusa. Ispred rektuma srednje crevo obrazuje jedan kraći prelazni deo, tzv prerekrtum. Nema ekskretorne pore.

Mužjaci su slični ženkama, osim polnog sistema koji je diorhičan, sa kopulatornim aparatom bez burse i pravog gubernakuluma. Ženke su obično amfidelfne, a kod nekih grupa jedna od grana može biti delimično ili potpuno redukovana.

Paraziti biljaka iz reda Dorylaimida, tzv. kopljaste nematode, su obligatni migratori ektoparaziti korena, a neke vrste su i prenosoci biljnih virusa. Svi su svrstani u fam Longidoridae, koju u okviru reda morfološki odlikuje: dosta dugo i relativno tanko telo (upravo su među longidoridama najduže poznate fitoparazitne nematode, duge preko 1 cm); jako dug igličast i olučasto užljebljen odontostilet, nasaden na takođe dosta dugu i usku odontoforu. Kutikula stome je prstenasto zadebljala u osnovi i taj prsten se zove vođica stileta. U bulbusu su samo tri žlezde, dorzalna i par ventrosublateralnih.

Kopljaste nematode su klasifikovane u pet rodova: *Longidorus*, *Longidoroides*, *Paralongidorus*, *Xiphidorus* i *Xiphinema* spp., od kojih se po rasprostranjenju, broju vrsta i značaju za biljnu proizvodnju ističu *Longidorus*, *Xiphinema* i donekle *Paralongidorus* spp. Od taksonomske odlike za razdvajanje rodova važniji su tip amfida, položaj vođice stileta, građa odontofore, položaj ezofagalnih žlezda itd.

Kod *Longidorus* spp. amfidi se otvaraju kao pojedinačne bočne pore; vođica je u vršnom delu odontostileta; nema proširenja osnove odontofore; dorzalna ezofagalna žlezda (DEŽ) je sitna i nešto više povučena iza prednjeg kraja bulbusa. Rod je rasprostranjen svuda sem u Južnoj Americi, ima oko 90 opisanih vrsta a specijski diverzitet je najveći u Evropi.

Kod *Xiphinema* spp. otvori amfida su dugi poprečni prorez, vođica je u zadnjoj polovini odontostileta, odontofora ima krilasta proširenja u osnovi, postoje specijalni mišići između stome i telesnog zida, DEŽ je krupna i pri samom vrhu bulbusa. Rod je kosmopolitski rasprostranjen, sa oko 180 opisanih vrsta čiji je diverzitet najveći u Južnoj Africi.

Kod *Paralongidorus* spp. otvori amfida su poprečni prorez, vođica stileta je u prednjem delu odontostileta, ali pozadi u odnosu na *Longidorus* spp., odontofora obično bez proširenja u osnovi, nema mišića između stome i telesnog zida. Rod ima slično rasprostranjenje kao *Longidorus*, a poznato je oko 50 vrsta.

Vrste su gonohoristi ili partenogenetske, nije izražen polni dimorfizam. Iz jaja se pile mlađi prvi stadijuma, i svi mlađunci žive i hrane se kao i odrasli. Interesantno je da su nedavno upravo među longidoridama otkrivene neke vrste koje imaju tri umesto četiri stadijuma mlađih. Žive relativno dugo za nematode – u toplijem klimatu par meseci do oko godinu dana, a u umerenom i nekoliko godina.

Kao paraziti su obično polifagne, ali ne izrazito već više po tome što imaju domaćine u raznim biljnim porodicama. Zeljaste biljke su češće domaćini *Longidorus* i *Paralongidorus* vrstama, a drvenaste *Xiphinema* vrstama.

Ishrana kopljastih nematoda ima tipične početne faze ishrane: ispitivanje, bušenje, salivacija, ingestija (usisavanje). Generalna je specijalizovanost longidorida da svojim jako dugim odontostiletom mogu da dosegnu i dublje slojeve ćelija mlađih vrhova korenčića, kojima se najradije hrane. Jedan obrok traje srazmerno dugo – nekada i više sati. U jednoj korenskoj

ćeliji se odvija nekoliko ciklusa salivacije i ingestije, sa laganim isisavanjem citoplazme. Zatim se stilet ubada dublje, do sledeće ćelije, i tako dalje do se stilet maksimalno ne ubode u koren.

Patološke promene na korenju mogu biti različite. Usled izumiranja pojedinih ćelija napadnuti delovi vremenom dobijaju smeđu boju. U ćelijama napadnutog dela korena nekad se ponovo aktivira deobna aktivnost, često samo delimično, na nivou deobe jedra, pa umesto jednog ćelije imaju dva ili četiri jedra. Nekada dolazi i do razrastanja (hipertrofije) kortikalnih ćelija, što se ispoljava u vidu sitnih (par mm) gala ili koren asimetrično deblja odmah iza vrha pa zato raste ukrivo, kao kukica ili vitica. Ovi patološki efekti ishrane pri visokim gustinama populacija svakako ometaju normalan razvoj korenovog sistema, a time indirektno i cele biljke. Ipak, u biljnoj proizvodnji longidoridae svojom ishranom retko izazivaju ekonomski štete.

Međutim, 50-ih godina prošlog veka, sa otkrićem da je u prirodi vektor virusa infektivne degeneracije vinove loze nematoda *Xiphinema americanum*, počelo je upoznavanje ekonomski značajnijeg negativnog delovanja kopljastih nematoda na biljke. Otada do danas otkriveno je više vrsta longidorida koje mogu prenositi više vrsta biljnih virusa. Ovi virusi su drugačiji od onih koje prenose trihodoride, i svrstani su u grupu NEPO virusa, od Nematoda i Poliedar, jer su partikule ovih virusa izodijametrične, poliedarne.

Od više virusa koje prenose kopljaste nematode po ekonomskom značaju se ističu Virus infektivne degeneracije vinove loze, Virus mozaika arborens, Virus prstenaste pegavosti duvana i Virus prstenaste pegavosti paradajza. Važnije vrste nematoda-vektora su *Longidorus apulus*, *L. attenuatus*, *L. elongatus*, *L. macrosoma*, *L. martini*, *Xiphinema americanum*, *X. index*, *X. coxi*, *X. diversicaudatum*, *X. italiae* i *X. vuittenezi*.

Detalji transmisionog mehanizma su donekle različiti između rodova. Kod *Xiphinema* spp. partikule virusa su priljubljene uz kutikulu ezofagusa i odontofore, a kod *Longidorus* i *Paralongidorus* spp. uz kutikulu rukavca vođice stileta. Kod svih se infektivnost zadržava samo u okviru jednog razvojnog stadijuma, pošto se kutikula prednjeg creva menja pri svakom presvlačenju, a virusi bivaju odbačeni sa starom kutikulom. Virusi se ne prenose ni na potomstvo.

#### 4.4. Red Triplonchida, Fam. TRICHODORIDAE

I Fam. Trichodoridae je ranije svrstavana u red Dorylaimida, podred Diphtherophorina, ali danas preovladava stav da su one u posebnom redu, Triplonchida. Od osobina po kojima se triplonhida razlikuju od dorilajmida treba istaći sledeće: mužjaci monorhični; kopulatorni aparat specifične građe sa gubernakulumom, sa ili bez burse; nemaju prerekrtum; imaju ekskretornu poru.

To su terestrične nematode, migratori ektoparaziti korena biljaka. Relativno sitne, većinom kraće od 1 mm, blago savijenog, skoro pravog tela nalik na tompus, izuzev mužjaka nekih vrsta, koji su u zadnjem delu tela jako savijeni, pa im telo ima oblik slova J. Kutikula debela i glatka, kod živilih nematoda deluje mekano i kao labavo priljubljena uz telo. U ustima je smešten stilet, tzv. onhiostilet, koji je specifične morfologije: tanak, igličast, blago savijen - "kao prelomljen", šupalj samo u zadnjem delu, dok je prednji pun, bez centralne cevaste šupljine. Zato ovaj stilet služi samo za probadanje ćelijskih zidova, a ne i za izlučivanje pljuvačke i usisavanje hrane, što je slučaj kod stileta drugih fitoparazitnih grupa. Jednjak je dvodelan: prednji deo je uzan i cevast, a zadnji se postepeno širi u jedan kruškast bulbus sa pet ezofagalnih žlezda, dok mišića praktično uopšte nema. Jednjak ne prejahuje ili samo malo prejahuje srednje crevo. Rep zaobljen, vrlo kratak.

Familija obuhvata četiri roda. Najbrojniji, sa 40-ak opisanih vrsta je *Trichodorus* spp, rasprostranjen pretežno u umerenoj klimatskoj zoni. Slede rodovi *Paratrichodorus*, sa 30-ak

vrsta pretežno u subtropskom i tropskom pojasu, i *Monotrichodorus* i *Allotrichodorus*, svaki sa po nekoliko poznatih vrsta iz neotropskog regiona (Južna Amerika, Trinidad, Mauritanija itd.).

Trihodoride su generalno polifagne vrste, pretežno na višegodišnjim biljkama, i zeljastim i drvenastim. Smatra se da teško podnose mehaničko narušavanje zemljišta, pa su na terenima koji se redovno obrađuju retke i locirane najviše na dubini 30-40 cm, to jest ispod horizonta oranja. U Evropi su naglašenije česte i štetne na lakšim, peskovitim zemljištima.

I sva četiri juvenilna stupnja i odrasli su obligatni migratori ektoparaziti korena biljaka. Hrane se pretežno u zoni izduživanja mladih korenčića, migrirajući za vrhovima tokom njihovog rasta. Kada je oko korenčića puno nematoda, on polako posustaje sa porastom a iznad njega se formiraju novi koji takođe uskoro zaostaju u razvoju. Zato je dosta tipičan simptom za jači napad ovih nematoda korenov sistem na kome su korenčići gusti i vrlo kratki. Svojim nežnim i ne dugim stiletom ograničene su na ishranu epidermalnim ćelijama i korenovim dlačicama. Kod jačeg napada epidermis propada, pa su i korenčići smeđe boje.

Iako sam stilet nije šupalj, dok on probija ćelijski zid višekratnim ubadanjem, poseban sekret ezofagalnih žlezda se luči u prostor između usana nematode i površine ćelije, kao neka kapljica koja se brzo stvrdnjava. U međuvremenu stilet prolazi kroz tu kapljicu napred-nazad, praveći kroz nju cevastu šupljinu koja povezuje crevni sistem nematode sa citoplazmom ćelije korena. Kao i kod većine drugih fitoparazitnih nematoda, po probijanju ćelijskog zida prvo se izlučuje pljuvačka u ćeliju, čija se citoplazma u znatnoj meri i brzo razgrađuje, da bi zatim bila usisana u crevo nematode. Zanimljivo je pitanje kako ove nematode uspevaju da za vrlo kratko vreme i u nekoliko gutljaja potpuno ispiju citoplazmu jedne epidermalne ćelije, obzirom da praktično nemaju ezofagalne mišiće za pumpanje. Po završenoj ishrani na jednoj ćeliji nematoda se pomera dalje, a na mestu prethodnog obroka kao trag ostaje priljubljena cevčica za usisavanje od stvrdnutog sekreta.

Pored opisanog oštećivanja korenovog sistema izazvanog ishranom, za 15-ak vrsta rodova *Trichodorus* i *Paratrichodorus* zna se da mogu da prenose biljne virusne. Po nekoliko vrsta nematoda može da prenosi istu vrstu virusa. Do sada su poznate tri vrste ovih virusa, koje su klasifikovane u tzv. TOBRA grupu virusa (od engleskog TOB-acco RA-ttle za virus šuštavosti duvana). To su: Virus šuštavosti duvana, Virus rane nekroze graška i Virus prstenaste pegavosti paprike (ovaj poslednji je prisutan samo u Južnoj Americi).

Nematode usvajaju virusne iz zaraženih biljaka tokom ishrane. Pri prolasku hrane ka srednjem crevu, deo partikula virusa se dosta čvrsto priljubi uz kutikularni zid prednjeg creva, čitavom njegovom dužinom. Virusi tu ostaju u infektivnom stanju relativno dugo – nekoliko dana, obzirom na to da ove nematode žive nekoliko nedelja do par meseci u više-manje povoljnim uslovima. Kod mладunaca ostaju do narednog presvlačenja kutikule, kada se kutikula prednjeg creva odbacuje zajedno sa starom telesnom kutikulom, a sa njima bivaju odstranjeni i virusi. I kod odraslih nematoda infektivne partikule virusa se dosta dugo zadržavaju u prednjem crevu, ali se ne prenose na potomstvo.

Kada virusosna nematoda počne da se hrani na nezaraženoj biljci, prilikom izlučivanja pljuvačke u citoplazmu dospeva i izvestan broj virusa. Ukoliko potom nematoda isisa celu citoplazmu, infekcija biljke izostaje pošto virusi bivaju vraćeni u telo nematode. Do infekcije dolazi samo u slučajevima započete pa prekinute ishrane, koju ćelija uspe da prezivi i tako omogući i umnožavanje i dalje širenje virusa u biljci.

U našoj zemlji do sada nisu registrovane ni direktnе štete od ishrane niti prenošenje virusa. Trihodorida međutim sigurno ima, naročito na prirodnim staništima koja se ne obrađuju, ali je njihova fauna i vektorska aktivnost kod nas praktično potpuno neistražena.

## **5. ZAŠTITA BILJA OD NEMATODA**

Zaštita bilja je sistem mera koje sprovodi čovek da bi uticao na populacije organizama, posebno na gustinu populacija, radi sprečavanja ili umanjenja njihovog štetnog delovanja na gajene biljke. Te mere se mogu razvrstati po raznim osnovama, najčešće na administrativne ili zakonske, agrotehničke, fizičke, hemijske i biološke mere, kojima se ide na: a) sprečavanje pojave određenih nematoda tamo gde ih još nema; b) sprečavanje porasta gustine potencijalno štetnih populacija fitoparazitnih nematoda do prenamnožavanja tamo gde još ne izazivaju štete; ili c) smanjenje gustine populacija koje u nekom području već izazivaju štete.

Prve dve grupe mera (a i b) su preventivne, tj. usmerene na predupređivanje šteta, dok su mere treće grupe nekada preventivne, a nekada kurativne, tj. usmerene na poboljšanje stanja samih napadnutih biljaka. Svaka od osnovnih fitopatogenih (gljive, bakterije itd.) ili fitofagnih (insekti, glodari itd.) grupa ima neke biološke specifičnosti, koje i zaštitu bilja od te grupe čine donekle specifičnom. Osnovne specifičnosti fitoparazitnih nematoda od uticaja na zaštitu bilja, obrađene detaljnije u prethodnim poglavljima, su sledeće.

Fitoparazitne nematode su sitne životinje; nesposobne su da same prevaluju veća rastojanja; prisutne u zemljištu praktično svih i divljih i kultivisanih staništa sa populacijama bar nekoliko vrsta. Najčešće su obligatni zemljišni migratori ektoparaziti korena biljaka, oligofagi šireg ili polifagi užeg spektra. Manji, ali po ekonomskom značaju važniji broj vrsta su endoparaziti korena ili nadzemnih biljnih delova. Ređe se sreću fakultativni fitoparazitizam, po pravilu u kombinaciji sa mikofagnošću, kao i uzan spektar domaćina blizak monofagnosti.

Zbog tih osobina zaštita bilja od nematoda ima relativno jako naglašen uticaj ljudskog faktora i u nastajanju i u sprečavanju nastajanja ekonomskih šteta od nematoda u biljnoj proizvodnji. Pre razmatranja ova dva oprečna, a često nerazdvojna pravca delovanja čoveka, treba prvo razmotriti pitanje: da li su sve fitoparazitne nematode štetne i treba li ih manje-više redovno suzbijati nekim posebnim merama. Odgovor je – nisu sve i obično ne treba.

Prvo, mnoge fitoparazitne nematode mogu biti i korisne čoveku, kao paraziti, tj. prirodni neprijatelji biljaka nepoželjnih u agrobiocenozama (korova). Status ovakvih nematoda komplikuje to što su ne retko uz korov i neke gajene biljke domaćini iste vrste nematoda, koje uz to ne mogu ozbiljnije da ugroze korov, dok im ovaj služi kao alternativni domaćin u periodima bez osetljive gajene biljke.

Drugo, fitoparazitne nematode po definiciji parazitizma žive na štetu svog domaćinabiljke, inače bi to bio odnos komensalizma u kome biljka nije na šteti, a nematoda-komensal ima koristi. U nekim slučajevima taj odnos je verovatno bar blizak komensalizmu, posebno kada se radi o nematodama i biljkama iza čijeg odnosa je duga paralelna evolucija kroz koju su se obe strane dobro uzajamno prilagodile.

U divljim biocenozama fitoparazitnih nematoda uvek ima, a na biljkama se uglavnom bar naizgled ne vidi da im nešto fali. To je delom zato što je gustina populacije dottičnih nematoda obično dosta mala, to jest nedovoljna za primetno delovanje na biljku. Ta gustina je pak obično niska zato što je sama biljka loš domaćin (nije mnogo osetljiva) a i prirodna ravnoteža takvih divljih ekosistema je relativno nenarušena, pa prirodni neprijatelji takođe doprinose održavanju gustine populacije parazita na niskom nivou.

Treće, i u zemljištu agroekosistema praktično uvek ima nekih fitoparazitnih nematoda, pa ipak se i na osetljivim gajenim biljkama često ne vidi da im nešto fali, bar sudeći po izgledu izdanka. Međutim, ako se pažljivije ispitaju korenov sistem i izdanak, pa se uporede sa nenapadnutom biljom, pokaže se često da na korenju postoje nekakvi simptomi parazitskog delovanja nematode, a da su kvalitet i prinos nešto slabiji nego kod nenapadnute biljke, često svega nekoliko procenata.

U redovnoj proizvodnoj praksi takvi mali gubici obično se previđaju ili čak i namerno ignorišu kao nedovoljno ekonomski značajni. Takav odnos je i sa stanovišta zaštite bilja kao struke prihvataljiv ukoliko tih nekoliko izgubljenih procenata vredi manje od nekakvih posebnih mera suzbijanja nematoda. To je obično opravданo kod proizvodnje od relativno male vrednosti i značaja za neku zemlju ili područje. Sa druge strane, kod biljnih kultura od velikog značaja, kao što su pšenica, kukurz, mahunarke, negde krompir, pirinač i sl., svaki procenat više prinosa ima veliku apsolutnu vrednost i često se i za taj jedan procenat isplati u nekoj meri boriti.

Najzad, gledano u svetskim okvirima, ima dosta primera gde su pojedine vrste nematoda regionalno izazivale velike ekonomске štete u proizvodnji važnih gajenih biljaka, ne retko i do potpunog propadanja useva pa i čitavih plantaža. U ovakvim situacijama nesumnjivo se moralo i mora reagovati posebnim, često dosta radikalnim merama suzbijanja nematoda. Ono što se, međutim, redovno ispostavljaljalo kao uzrok ovakvih kalamitetnih pojava, jeste da ih je izazvao ili omogućio čovek svojim raznim redovnim i često neizbežnim aktivnostima.

Koji su to osnovni vidovi delovanja čoveka, čiji je rezultat pojava i porast štetnog delovanja nematoda na gajene biljke, a koji su oni kojima čovek smanjuje to štetno delovanje?

Gotovo sve kategorije radnji vezane za biljnu proizvodnju imaju nekakav, pozitivan ili negativan uticaj na fitoparazitne nematode, a nekada i nevelike korekcije u praksi mogu promeniti predznak tog uticaja. Razni vidovi manipulacije biljkama su od najvećeg značaja, posebno genetska, agrotehnička, i transportna.

### Genetska manipulacija biljkama:

#### 5.1. Otpornost biljaka prema fitoparazitnim nematodama

Otpornost živih bića se u raznim oblastima fundamentalne i primenjene biologije dosta šaroliko definiše, a nekada još i više različito u okviru iste discipline od strane različitih autora. Ipak, kao nešto što u svim tim definicijama preovlađuje kao zajedničko, može se ovako izraziti: otpornost je osobina živog bića da se u nekoj meri odupre po njega štetnom delovanju nekog činioca iz okruženja.

U oblastima povezanim sa zaštitom bilja pokazalo se da postoje i objektivni argumenti koji za različite grupe živih bića koja mogu ugrožavati biljke opravdavaju i donekle različita

shvatanja, definicije pa i bavljenje problematikom otpornosti. Ove razlike su odraz bioekoloških specifičnosti tih grupa.

Na primer, u fitopatologiji je dosta prihvaćena definicija otpornosti kao sposobnosti biljke da spreči, smanji ili prebrodi napad patogena. U entomologiji je otpornost često definisana kao osobina biljke da je manje-više nepovoljan domaćin insektu, na bazi specifičnih morfoloških i fizioloških osobina.

U nematologiji je najviše prihvaćena jedna definicija koja donekle odudara od napred pomenutih: otpornost je osobina biljaka da u nekoj meri ometaju razmnožavanje nematoda, i tako utiču na veličinu njihovih populacija.

Pre argumentacije za ovakav pristup, treba podsetiti na par opštih činjenica koje se često nedovoljno imaju u vidu, a vezanih za otpornost. Jedna je da sama reč otpornost upućuje na potpunu otpornost, a zapravo se uvek radi o istovremenom komplementarnom postojanju i otpornosti kao poželjne i osetljivosti kao nepoželjne osobine u odnosu na delovanje nekog činioca. Pri tome kao granične situacije mogu postojati i praktično potpuna otpornost i potpuna osetljivost.

(Često se za potpunu otpornost biljke koristi termin ‘imuna’, ali je to nekritički preuzeto od osobine životinja da se antitelima suprotstavljaju antigenima, što takođe može biti ostvareno u nekom rasponu od potpunog imuniteta do potpunog nedostatka imuniteta, dakle isto kao i kod šireg pojma otpornosti.)

Druga činjenica koja se takođe često nema dovoljno u vidu, jeste da je i problematika otpornosti samo jedan vid razmatranja suštinski ekoloških odnosa, bolje reći međuodnosa (interakcija) 1) biljke, koja je kao meta napada od centralnog interesa za zaštitu, 2) štetnih organizama koji je ugrožavaju, i 3) drugih, a naročito abiotskih uticaja sredine.

Zašto je, dakle, otpornost biljaka kada su u pitanju fitoparazitne nematode tako jasno povezana sa sposobnošću biljke da utiče na veličinu populacije nematoda?

Sa jedne strane, većina patogenih mikroorganizama i insekata uspešno se širi u vazdušnoj sredini, a ima visok reproduktivni i invazioni potencijal. Zato oni dosta lako i brzo mogu naseliti susedne pa i udaljene terene, samo ako su тамо za njih povoljni uslovi, i abiotiski i biotski, od kojih pre svega pogodne biljke domaćini. Pri tome je često uticaj abiotskih uslova, naročito toplore i vlage presudan, pa u nepovoljnim uslovima do štete ne dolazi iako su i osetljive biljke i patogeni ili insekti prisutni.

U povoljnim spoljnjim uslovima, obe ove grupe su generalno sposobne da se relativno brzo prenamnože i izazovu štetu, čak i kada je početni invazioni potencijal, tj. veličina populacije dosta mali. Drugim rečima, sposobnost ovakvih organizama da izazovu štetu vrlo malo je uslovljena početnom veličinom njihove populacije, ako su spoljni uslovi povoljni.

Nadalje, za većinu insekata i mikroorganizama najpogodniji način kvantifikovanja štetnog delovanja, pa time i otpornosti biljke, je na osnovu ocene stepena karakterističnih simptoma na izdanku ispitivane biljke. Na taj način se izbegava potreba za procenjivanjem stvarne veličine populacije, tj. broja jedinki, što je kod insekata generalno moguće ali često skupo i zametno, a kod na pr. gljiva i drugih patogena često metodski gotovo neizvodljivo sa prihvatljivom tačnošću.

Sa druge strane, fitoparazitne nematode su prevashodno stanovnici zemljišta, generalno su vrlo slabo aktivno pokretljive i imaju relativno nizak reproduktivni potencijal. Zato se sporo šire i množe čak i u okviru jednog polja, a za prenamnožavanje je potreban niz godina i u povoljnim uslovima. Međutim kada se prenamnože, jako je teško, sporo i skupo smanjivanje populacije ispod praga štetnosti. Drugim rečima, sposobnost nematoda da izazovu štete na biljkama u velikoj meri zavisi od postojeće veličine i lokalne gustine populacije (Sl. ). Zato je, kao i kod većine drugih mera kontrole njihovih populacija, i kada je u pitanju otpornost

biljaka naglasak na tome da je najbolja onakva otpornost kod koje će se u prisustvu dotične biljke populacija nematoda smanjivati ili bar da neće rasti.

Za razliku od gore navedenih okolnosti kod insekata i mikroorganizama, kod nematoda je obično moguće zadovoljavajuće tačno proceniti veličinu same populacije. Osim toga, i štetno delovanje nematoda na izdanak kao najčešći objekat proizvodnje obično se ne ispoljava karakterističnim simptomima, već se posredno ispoljava slab učinak napadnutog korenovog sistema. I to su razlozi za povezivanje otpornosti biljke sa gustom populacijom nematoda.

U okviru problematike otpornosti živih bića, pa i biljaka, redovno se govori i o toleranciji ili tolerantnosti. Nekada se tolerantnost izjednačava sa slabom osjetljivošću, naročito kada se radi o nepovoljnem delovanju abiotskih činilaca, gde i ne postoji populacija koju bi trebalo imati u vidu. U fitopatologiji često, a u nematologiji preovlađujuće, tolerantnost se kao osobina odvaja od otpornosti/osjetljivosti, i definiše kao osobina da se napad i prisustvo štetnih organizama u nekoj meri dobro podnosi.

Dakle, analogno komplementarnoj gradaciji otpornosti i osjetljivosti između ekstremnih stanja, postoji i gradacija tolerantnosti i netolerantnosti između ekstremnih stanja ove osobine. Prema tome, visoka tolerantnost je osobina biljke da i kod dosta jakog napada reaguje dosta slabim negativnim posledicama, pa i manjom štetom.

Kada se u domenu fitonematologije ovakvo shvatanje tolerantnosti objedini sa napred objašnjениm konceptom otpornosti ispoljene kroz uticaj na veličinu populacije nematoda, onda su moguće i sledeće situacije.

Jako osjetljiva biljka (na kojoj se nematode uspešno razvijaju i razmnožavaju, pa im populacija raste relativno veoma brzo) može biti istovremeno i jako tolerantna (biljka dobro podnosi i visok nivo populacije nematoda), a dosta otporna biljka (populacija nematoda stagnira ili lagano opada) može biti veoma netolerantna (biljka burno negativno reaguje i na nizak nivo populacije nematoda).

Ovakvo shvatanje otpornosti i tolerantnosti može delovati kao nepotrebno komplikovanje. Nastavak izlaganja treba da pokaže očigledan praktičan značaj vezivanja otpornosti biljke za uticaj na populaciju nematoda, posebno kada se radi o stvaranju i uvođenju sortimenta otpornih biljaka.

U najkraćem, ako se stvara "otporna" biljka koja je u stvari samo visoko tolerantna, gajenje te ili takvih sorata će za duže vreme biti uspešno u smislu male štete u prinosu i kvalitetu, ali će doći do prenamnoženja prisutnih nematoda. Ovo je nepoželjno iz mnogih razloga, od kojih su važniji: 1) otpornost sorte u dugotrajnom prisustvu visoke populacije štetnih organizama često nije dugog veka, jer ubrzava selekciju agresivnijih rasa ili patotipova. 2) budući da su najštetnije grupe nematoda po pravilu širi oligofagi ili polifagi, prisustvo njihove visoke populacije na parceli ograničava mogućnosti plodoreda i sa drugim, manje tolerantnim sortama iste biljke, ili sa drugim osjetljivim vrstama gajenih biljaka. Ovo je važan momenat, jer je bar kod oligofagnih vrsta nematoda upravo plodored obično najracionalnija mera kontrole nematoda.

Tradicionalno, genetska manipulacija biljkama je stvaranje i gajenje određenih sorata gajenih biljaka tokom istorije poljoprivrede. U rezultatu su dobijene biljke sa mnogo boljim prinosom i kvalitetom proizvoda u odnosu na divlje rodonačelnike i srodnike. Međutim, ta selekcija je obično usmerena prvenstveno na prinos i kvalitet, dok je čitav niz drugih osobina uključujući i otpornost prema parazitima zanemarivan. Generalno, gajene biljke zato imaju siromašniji genotip i osjetljivije su na parazite od divljih srodnika. Gajenje takve biljke omogućava uspešniji razvoj parazita, praćen odgovarajućim gubitkom u prinosu i kvalitetu proizvoda.

Kao odgovor na ovakvu praksu na štetu biljke i na korist parazitima, stvaranje otpornih sorata je jedna od, dugoročno gledano, važnijih mera zaštite bilja od nematoda. Pošto je u

pitanju visoko stručan, delikatan, dugotrajan i skup posao, on se u praksi sprovodi samo za najvažnije vrste gajenih biljaka i njihove najvažnije parazite. Tako, bar u razvijenim zemljama postoje otporne, tolerantne ili slabo osetljive sorte najvažnijih biljaka prema najvažnijim nematodama.

Kao primer mehanizma odbrane biljke korišćenog za selekciju dobre su krompirove cistolike nematode (KCN) i krompir. Osetljivost je smanjena do visoke otpornosti tako što biljka više ne reaguje na parazita obrazovanjem džinovskih ćelija-hranilica, pa tako prestaje da mu bude pogodan domaćin i dolazi do pada gustine populacije nematoda.

Viševekovno gajenje i stvaranje izuzetno bogatog sortimenta krompira pratilo je i odgovarajuće prilagođavanje njegovih cistolikih nematoda (*Globodera* spp.). Tako je odavno primećeno da ista sorta u nekim krajevima ispoljava otpornost a u nekim osetljivost prema istoj vrsti nematoda.

Detaljnija izučavanja ove pojave pokazala su da *G. rostochiensis* ima pet patotipova, a *G. pallida* 3. Genetski izvori otpornosti traženi su u divljim srodnicima krompira i kroz selekciju ugrađivani u sortiment.

Kao rezultat, opet na primer, Holandija kao jedan od najvećih selekcionera krompira u svetu, proizvodi stotinak sorata. Od toga je oko četvrtina osetljiva na sve patotipove KCN, preostale tri četvrtine poseduju otpornost ili slabu osetljivost prema jednom ili nekoliko patotipova, ali ni jedna nije otporna na sve patotipove obe vrste.

Ima i drugih problema koji otežavaju da otporne sorte u većem stepenu budu uključene u sistem mera zaštite bilja. Među najčešćim je to da su u procesu selekcije otpornošću te sorte povukle i neke loše osobine, među kojima su često slab prinos i kvalitet, što odbija proizvođače.

Dalje, za važne kulture za koje se radi na otpornosti, obično se to radi za nekoliko ekonomski najvažnijih vrsta ili rasa štetnih organizama. Opet po pravilu, nema univerzalno otpornih sorata. Evo za primer opet jedne holandske sorte krompira. Sorta SATURNA je vrlo osetljiva na plamenjaču, otporna je na virus A, vrlo osetljiva na virus X, imuna (potpuno otporna) na *Synchitrium endobioticum*, i otporna (samo) na patotip 1 cistolike nematode *G. rostochiensis*. Ovakav tip situacije dosta ograničava njihovu upotrebnu vrednost.

Ukoliko sorta predstavlja jako uspelo rešenje nekog ozbiljnog problema, i nema veliku konkureniju na tržištu, po pravilu je seme relativno jako skupo.

Ipak, načelne prednosti ostaju, pa pažljivim i stručno osmišljenim uključivanjem odgovarajućih otpornih sorata u sistem integralne zaštite bilja, ova mera može dati vrlo značajan doprinos. Podsetimo ukratko na te osnovne prednosti.

- a) Omogućeno je relativno učestalo gajenje komercijalno poželjne biljne vrste;
- b) Ako je parcela zaražena, sorta deluje suzbijajuće, jer snižava populaciju nematoda;
- c) U odnosu na hemijsku zaštitu kao alternativu, ekološki je bezbedno pa pogodno za, recimo, organsku proizvodnju, a i ekonomično jer nema utroška rada i novca za ‘prskanje’;
- d) Kada se steknu povoljni uslovi kao što su visoka otpornost, dobre komercijalne osonine (prinos, kvalitet, cena), i ako postoje objektivne prepreke za uspešnu primenu drugih mera, gajenje otporne sorte može biti najbolje moguće rešenje problema nematoda.

**5.2. Agrotehnička manipulacija biljkama:** Kao i genetska, i agrotehnička manipulacija je rezultat težnje za što ekonomičnjom proizvodnjom što većeg i kvalitetnijeg prinosa biljaka. Osnovni vid takve manipulacije, sa gotovo redovnim nepoželjnim uzgrednim efektom namnoženja parazita je monokultura. Sam pojam monokulture ima dva vezana značenja, od kojih se prvo obično samo podrazumeva a misli se na drugo.

Prvo značenje je da se na čitavoj proizvodnoj površini, nekada od više hektara a nekad i na desetine hektara, gaji samo jedna vrsta tj. sorta biljaka, kod zeljastih biljaka i u vrlo gustom

sklopu. Ako je ta biljka osetljiva na neke prisutne parazite, očito će ti paraziti u odnosu na divlje ekosisteme ovde imati obilje osetljivih domaćina. A kada hrana nije ograničavajući faktor, parazitima je u velikoj meri otvoren put ka prenamnožavanju i izazivanju šteta.

Drugo, uobičajeno značenje monokulture je da se takva praksa sprovodi tokom dužeg perioda. Kod višegodišnjih zasada to je neizbežno, ali je u ratarstvu i povrtarstvu to svakako jedna loša praksa sa kratkoročnim pozitivnim ekonomskim efektom. Dugoročno, dolazi do namnožavanja nematoda koje na kraju počinju očito da smanjuju prinos i ugrožavaju proizvodnju, a tada ih je već i teško i skupo suzbijati. Dobar primer u Evropi je Repina cistolika nematoda, koja se često prenamnožava u rejonima oko šećerana, gde se tradicionalno repa gaji u vrlo uskom plodoredu, često i iz godine u godinu na istoj površini.

Kao agrotehnička mera, plodored, što širi i raznovrsniji to bolje, predstavlja jednu od najkorisnijih uzgrednih (nenamenskih) mera održavanja ili smanjivanja gustine populacija fitoparazitnih nematoda. Zapravo, kada u praksi dođe do toga da se na nekoj površini mora smanjivati gustina populacije nematoda, često je upravo plodored, ali takav u kome su osetljivi domaćini isključeni četiri do osam godina, glavna mera suzbijanja.

5.3. Transport bilja, zemljišta i nematoda je veoma važan vid delovanja čoveka, i u izazivanju i u sprečavanju nastajanja šteta od fitoparazitnih nematoda. Inače, ima raznih načina spontanog pasivnog raznošenja nematoda u prirodi. Voda (poplave, bujice), vetrovi, kao i razne životinje prenosoci (vektori) imaju određeni značaj, ali se smatra da je on srazmerno mali. Donekle su izuzetak neke lisne nematode, dobar primer je *B. xylophilus*, koje žive u drvetu u hodnicima insekata, sa kojima često imaju različite foretske odnose i mogu sa svojim insektom vektorom brzo prevljkivati dosta velika rastojanja do novog domaćina.

Ono što je međutim važno i korisno ljudima jeste to da su u ogromnoj većini fitoparazitne nematode vrlo slabo aktivno pokretne i nesposobne da same prevaljuju ni metarska rastojanja. Populacije zemljišnih nematoda mogu normalno provesti dugogodišnje periode u gotovo potpunoj prostornoj izolaciji, praktično bez emigracije i imigracije jedinki. Zato je, šta više, i u agroekosistemima tipičan nehomogen, gotovo grupni prostorni raspored populacije, pa i do prenamnožavanja i vidljive štete dolazi samo u pojedinim tzv. oazama u polju.

Međutim, razni vidovi prenošenja tj. transporta svega i svačega, za kratko vreme i na velika pa i interkontinentalna rastojanja, neizbežan su i važan deo čovekovog života na zemlji. Koliko god da u tom transportu ima planskog i promišljenog, uvek je bilo i biće dosta toga stihiskog i nepomišljenog. Jednostavno, i ovde je čovek obično u situaciji da se uči na prethodnim greškama, i da pokuša da ih u budućnosti izbegne, ili bar umanji ako su neizbežne.

Kao prvo, biljke se uobičajeno proizvode na jednom, skladište i prodaju na nekim drugim i koriste na nekim trećem mestu, što znači da je nekakav transport neophodan. Kada u tim biljkama ima endoparazitnih nematoda, one putuju zajedno sa biljkama, najčešće neopaženo pošto su vrlo sitne. Kada putuju biljke sa korenom i zemljom oko njega, onda se raznose i prisutne slobodnoživeće zemljišne nematode, a među njima i migratori ektoparaziti korena.

Za zaštitu bilja je od malog značaja transport bilja namenjenog ishrani ljudi i stoke ili industrijskoj preradi, jer većina prisutnih nematoda ne dolazi ponovo na proizvodne površine. Glavna opasnost je u transportu reproduktivnog biljnog materijala, pre svega sadnog, koji baš kad je naizgled zdrav predstavlja idealnu ambalažu za raznošenje nematoda. Ovaj aspekt je posebno opasan kod uvoza ili izvoza u druge zemlje ili i kontinente, jer tada sadni materijal ne samo da ide u novu proizvodnju, već po pravilu ide na prethodno razmnožavanje u rasadnicima, koji tako postaju i rasadnici parazitnih nematoda ako ih je bilo u ili na biljkama.

I ovde se nekada potvrdi da nevolja ne ide sama. I kada su uvezene tj. introdukovane biljke stlige zdrave, obično nisu najbolje prilagođene novim uslovima uopšte, a nekada se desi da ispolje izrazitu osetljivost prema pojedinim autohtonim vrstama nematoda, prema kojima su lokalne biljke tolerantne ili otporne.

Takođe, kada sa biljkama u novu sredinu dođu i nove nematode, rezultat je nekada izrazita osetljivost pojedinih lokalnih i često važnih gajenih biljaka. Kada se analiziraju poznati primeri o ekonomski najvažnijim štetama u svetu od nematoda u biljnoj proizvodnji, vidi se da je upravo raznošenje biljaka i nematoda od strane čoveka uzrokovalo te štete. Poznati i ilustrativni primeri su *B. xylophilus* i *R. similis*.

Naravno, i ljudi su odavno postali svesni opasnosti od raznošenja nepoželjnih organizama po svetu, pa svi regioni i zemlje sveta imaju i sprovode čitav sistem tzv. karantinskih mera kontrole prometa bioloških materijala i na svojoj teritoriji i međudržavno, kao i posebnu regulativu kontrole reproduktivnog biljnog materijala.

Dakle, kada su u pitanju fitoparazitne nematode, karantinske mere zaštite bilja imaju izuzetno značajno mesto u ukupnoj zaštiti. Ako na kraju i ne uspeju da spreče dolazak neželjenih parazita, bar za duže vreme mogu da odlože njihov dolazak i uspore njihovo širenje kada dođu, i na taj način uštede zemlji i te kako velike ekonomске gubitke.

**5.4. Termička denematizacija biljnog materijala:** Ovo je jedna od malobrojnih kurativnih mera zaštite bilja od nematoda, i spada u tzv. fizičke mere suzbijanja topлом vodom. Namenjena je prevashodno ubijanju endoparazitnih nematoda u reproduktivnom biljnom materijalu. Taj materijal može ići na tržiste samo ako je zdrav, to jest bez određenih parazita i štetočina. Ovo je u svim pa i našoj zemlji regulisano odgovarajućom zakonskom normativom.

U principu, ukoliko je biljni materijal namenjen reprodukciji očigledno napadnut i naseljen nepoželjnim nematodama, ne sme se koristiti kao reproduktivan već ga treba ili uništiti ili eventualno preraditi. U zemljama gde je neka štetna vrsta nematoda rasprostranjena, realan je rizik da i naizgled zdrav materijal nosi sa sobom neki mali procenat zaraze. Negde je obavezno a negde samo tzv. dobra praksa takav materijal pre stavljanja u promet termički denematizovati.

Za veći broj vrsta i gajenih biljaka i nematoda razrađena je detaljna tehnologija ove denematizacije, koja se obično sastoji u potapanju biljnog materijala u toplu vodu u posebno konstruisanim kupatilima, na temperaturi od 40-ak °C tokom par sati. Delikatno je to što tehnika treba da funkcioniše besprekorno i što treba u lokalnim uslovima proveriti parametre i efekte na lokalnom sortimentu, a ne oslanjati se slepo na literaturna uputstva. To zato što je realan rizik od oštećivanja same biljke, čak kada je u pitanju samo 1-2 °C viša temperatura ili desetak minuta duže izlaganje. Zbog toga ova u suštini dobra i efikasna metoda nije u široj upotrebi.

Ima međutim i primera širokog korišćenja ove metode u proizvodnoj praksi. U zemljama gde je ekonomski važna proizvodnja lukovičastog bilja, posebno ukrasnog, kao što je Holandija ili Engleska, stabljikina nematoda je najvažnija štetočina a termička denematizacija lukovica uobičajena praksa. Svaka biljna vrsta ima specifičan protokol. Porcedura obično uključuje nekoliko sati prethodnog vlaženja mirujućih lukovica, da bi se aktivirale eventualno prisutne mirujuće nematode u 'vuni'. One se tokom same denematizacije ubijaju dodavanjem u vodu za potapanje malo formalina. Nematode u samim lukovicama ubija za njih previsoka temperatura. Na primer, lukovice narcisa denematizuju se tokom 3 sata na 44.4 °C, lale tokom 3 sata na 45.5 °C, a krtole gladiole tokom 4 sata na 43.5 °C.

## 5.5. KARANTINSKE MERE KONTROLE UNOŠENJA I ŠIRENJA ŠTETNIH VRSTA FITOPARAZITNIH NEMATODA

U našoj, kao i u drugim zemljama, radi zaštite teritorije i na njoj organizovane biljne proizvodnje od unošenja određenih, potencijalno vrlo štetnih vrsta nematoda, postoji određena zakonska regulativa koja uređuje takozvane karantinske mere.

Sama reč karantin je italijanskog porekla (quarantina), a prвobitno se odnosila na period od 40 dana, koliko je zadržavana stoka na granici da bi se eventualno ispoljili simptomi određenih opasnih oboljenja i sprečilo njihovo unošenje i širenje u zemlji. Kasnije je termin zadržan za čitav niz raznih mera, i u domenu zaštite bilja, kojima se zakonski organizuje kontrola unošenja i širenja određenih štetnih, tzv. karantinskih vrsta, na teritoriji neke zemlje.

U našoj zemlji, ova problematika je regulisana podzakonskim aktima koji se oslanjaju na važeći Zakon o zaštiti bilja (SL SRJ 24/ 98). To su sledeći akti:

**1. - Naredba o zabrani uvoza i provoza pojedinih vrsta bilja i o odredivanju karantinskog nadzora nad pojedinim vrstama bilja koje se uvozi radi gajenja.**

Kada su u pitanju štetne nematode, ova naredba obuhvata sledeće vrste:

- Krompir, i to svi biljni delovi sem pravog semena, poreklom iz Meksika, Centralne i Južne Amerike, a radi sprečavanja unošenja nematode *Nacobbus aberrans*.
- Četinarsko drvo sa korom ili samo kora četinara poreklom iz vanevropskih zemalja, a radi sprečavanja unošenja nematode *Bursaphelenchus xylophilus*
- Biljke jagode i drugih *Fragaria spp.*, osim plodova i semena, poreklom iz vanevropskih zemalja, a radi sprečavanja unošenja nematode *Aphelenchoides besseyi*.
- Zemlja, kompost, supstrati sa zemljom ili kompostom, sa ili bez biljaka , poreklom iz vanevropskih zemalja, radi sprečavanja unošenja nematoda *Globodera pallida*, *Globodera rostochiensis*, *Radopholus similis*, *R. citrophilus* i *Heterodera glycines*.

**2. Naredba o vrstama sadnog materijala iz uvoza i praćenju zdravstvenog stanja kod krajnjeg korisnika**, koja se odnosi na vrste bilja iz uvoza i vrste štetnih karantinskih organizama čije se prisustvo ne može pouzdano utvrditi pregledom na granici, pa se zdravstveno stanje prati kod krajnjeg korisnika.

Od nematoda, ovom naredbom su obuhvaćene sledeće vrste:

- *Radopholus similis* i *R. citrophilus* na biljkama fam. Rutaceae, pre svega na citrusima, poreklom iz Italije, Španije i vanevropskih zemalja.
- *Globodera pallida*, *G. rostochiensis* i *Nacobbus aberrans* na krompiru iz svih zemalja.
- *Xiphinema americanum* i *Xiphinema index* na vinovoj lozi iz svih zemalja.

**3. Pravilnik o utvrđivanju lista karantinskih štetnih organizama**, koju čine liste A<sub>1</sub> i A<sub>2</sub> ("Sl. glasnik RS" br. 26/06)

- **Lista A1 obuhvata karantinske štetne vrste koje nisu utvrđene na teritoriji SRJ.** Od nematoda, na ovoj listi su:

1. *Aphelenchoides besseyi*
2. *Bursaphelenchus xylophilus*
3. *Globodera pallida*
4. *Hirschmanniella sp.* (vanevropske)
5. *Longidorus diadecturus*
6. *Meloidogyne chitwoodi*
7. *Meloidogyne falax*
8. *Nacobbus aberrans*
9. *Radopholus citrophilus*
10. *Radopholus similis*
11. *Xiphinema americanum*

12. *Xiphinema californicum*
13. *Xiphinema rivesi*

**- Lista A2 obuhvata karantinske štetne vrste koje su utvrđene na ograničenom području SRJ.**

Od nematoda, na ovoj listi su:

1. *Aphelenchoides fragariae*
2. *Ditylenchus destructor*.
3. *Ditylenchus dipsaci*
4. *Globodera rostochiensis*

## 5.6. Hemijsko suzbijanje fitoparazitnih nematoda

Hemijsko suzbijanje je u zaštiti bilja uopšte među najviše korišćenim, često najeffikasnijim merama, a nekada je i jedino rešenje interventnog suzbijanja nepoželjnih organizama u biljnoj proizvodnji. Posebno je dominantno u suzbijanju ekonomski najvažnijih i redovno štetnih insekata, gljiva i korova. I nematode se mogu uspešno suzbijati raznim hemikalijama, ali ova praksa ima dosta specifičnosti u odnosu na druge kategorije štetnih organizama.

U najkraćem, nematode su generalno nezgodan objekat za izlaganje dejству hemikalija, sa izraženim nepoželjnim uzgrednim efektima narušavanja prirodne ravnoteže i zagađivanja prirode. Zato se hemijsko suzbijanje nematoda, i u razvijenim zemljama gde je do nedavno dosta široko koričćeno, sve više potiskuje iz prakse i svodi na jedno od oružja u integralnoj zaštiti bilja, raspoloživo za neke situacije.

Nematode su nezgodna meta za hemijsko suzbijanje zato što su to vrlo sitni i vrlo mnogobrojni stanovnici pre svega zemljišta, koji obično imaju i neke dodatne osobine ili mehanizme zaštite od nepovoljnih spoljnih uslova, uključujući i hemijske.

Zemljište je kao supstrat vrlo nepogodno za hemijsko suzbijanje, pogotovo sitnih i malobrojnih meta kake su nematode. U tim uslovima je za efikasno delovanje potrebno prožeti zapravo ogroman prostor tj. pokriti ogromnu površinu. Dodatna komplikacija je velika apsorptivna moć neživih komponenti zemljišta, koje snažno fizički vezuju hemikalije i umanjuju njihovu delotvornost. Nadalje, na obradivim površinama dubina zemljišnog sloja je često i više metara, pa je delovanje nematocida ograničeno na samo mali deo prostora naseljenog nematodama, iako je u pitanju površinski sloj koji je daleko najgušće naseljen.

U ovakvim okolnostima, za suzbijanje nematoda nisu pogodni slabije rastvorljive hemikalije u čvrstim formulacijama, jer je tehnički teško obezbediti kvalitetnu primenu (disperziju). Nisu pogodne ni aktivne materije niske toksičnosti jer podrazumevaju realno prevelike količine preparata. To znači da su potrebna relativno visoko toksična jedinjenja, koja i u malim količinama mogu postići efekat, i to jedinjenja vrlo rastvorljiva u vodi ili isparljiva, da bi što bolje ispunila poroznu strukturu zemljišta. Uz sve navedeno, ta jedinjenja treba da su i po ceni prihvatljiva za suzbijanje nematoda.

Prateći povećanje znanja o fitoparazitnim nematodama i njihovo sposobnosti da u određenim uslovima izazivaju značajne ekonomске štete u biljnoj proizvodnji, sredinom i u drugoj polovini prošlog veka pesticidi su našli svoje mesto i u suzbijanju nematoda.

Prva generacija se pojavila u praksi 40-ih i 50-ih godina. To su bili neki niži halogenovani ugljovodonici, fumiganti, inače širi i dosta toksični zoocidi ili biocidi, za koje se pokazalo da su vrlo otrovni i za nematode. Najpoznatiji su metilbromid, 1,3 dihlorpropen, DD, etilendibromid (EDB) i dibromhlorpropan (DBCP). Ostali su u dosta širokoj upotrebi do nedavne prošlosti. Ovi fumiganti su davali zapravo dosta dobre nematocidne efekte, ali imali i dosta nepoželjne sekundarne efekte.

Na primer, D-D, nekada dosta korišćen i kod nas, u preporučenim dozama dobro suzbija nematode u zemljištu u ima relativno uže biocidno dejstvo od drugih fumiganata. Međutim, proizvodnja po prihvatljivoj ceni čini D-D smesom čija samo mala frakcija deluje kao aktivna supstanca, dok znatno veći deo otpada na frakciju koja praktično samo zagađuje zemljište. Zato je ovaj preparat danas napušten.

Kod nas imaju dozvolu preparati METABROM i MEBROM-98, kao nesistemični i neselektivni zemljišni fumiganti. Oba uz 98 % metilbromida ( $\text{CHCl}_3$ ), inače gasa bez boje i mirisa, sadrže i 2 % hlorpirrina ( $\text{CCl}_3\text{NO}_2$ ), koji oštrim mirisom upozorava na prisustvo preparata. Registracija je kod nas dosta usko ograničena, na fumigaciju zemljišta u lejama proizvodnju rasada duvana, sa 9 l/ar i optimalnom ekspozicijom od 2 dana, a za suzbijanje slobodnoživećih nematoda, gljiva i korova. Zbog visoke toksičnosti i isparljivosti, ove preparate mogu primenjivati samo firme ovlašćene za rad sa prvom grupom otrova. Tretiranje zemljišta je dozvoljeno jednom godišnje, obavezno sa pokrivanjem plastičnim folijama; setva gajene biljke tek 2-4 dana posle provetrvanja, a na tretiranom zemljištu povrće se ne sme gajiti 2 godine.

Druga generacija, koja se zapravo samo pridružila prvoj 60-ih godina XX veka, jesu hemijski raznorodna jedinjenja, slabo isparljiva pa zato i relativno bezbednija za rukovanje i samu primenu, ali koja se svrstavaju u fumigante jer posle primene, pod dejstvom zemljišne vlage i topote u hemijskoj degradaciji daju kao proizvod metilizotiocianat (MITC). To je vrlo otrovan gas koji neselektivno inhibira delovanje enzima u živim bićima, i on je zapravo aktivna supstanca ovih jedinjenja. Široko je biocidnog spektra (nematocid, insekticid, fungicid, baktericid, herbicid). Iz MITC grupe kod nas imaju dozvolu preparati BASAMID GRANULAT i ŽUVAPIN, kao nesistemični i neselektivni zemljišni fumiganti (nematocidi, fungicidi i herbicidi).

Basamid granulat ima za aktivnu supstancu dazomet, iz grupe tiadiazintiona. Preparat je u formi mikrogranula, koje se obavezno unoše u zemljište prethodno pripremljeno kao za setvu, vlažno do oko 70 % kapaciteta, na dubinu oko 20 cm i pri temperaturi zemljišta iznad 15 °C. Posle unošenja granulata površina se prekriva folijama i ostavlja par dana da gas deluje. Po uklanjanu folija zemljište se plitko obradi i ostavi da se luftira 3 – 10 dana ili i duže, dok biotest (kljanje semena salate) ne pokaže odsustvo MITC gasa. Preparat se može na istoj površini koristiti jednom godišnje, a registrovan je za dosta širok proizvodni spektar i na otvorenom i u zatvorenom prostoru.

Žuvapin ima za aktivnu supstancu metam-natrijum, iz grupe karbamata. Preparat je u formi koncentrovanog rastvora sa 300 g/l a.s.. Osim primene u tečnoj formi i registraciji samo za rasadničku proizvodnju, žuvapin je po svim ostalim aspektima vrlo sličan Basamid granulatu.

**NEFUMIGANTI:** Pored fumiganata, u drugoj generaciji dobra nematocidna svostva pokazala su i neka nefumigantna jedinjenja iz grupe organofosfata (etoprofos, tionazin, fenamifos) i karbamata (oksamil, aldiskarb, karbofuran). Zapravo delovanje ovih jedinjenja na nematode bi bilo ispravnije oceniti kao nematostatično nego kao toksično u smislu ubijanja. Efekat je na

razne načine poremećeno ponašanje i ishrana nematoda, koje se posredno odražava na manje uspešnu ili neuspešnu reprodukciju.

Aldikarb (preparat Temik) je dosta uspešno korišćen u formi granula, zajeno sa setvom u redove ili trake, za suzbijanje invazionih larvi heteroderida u vreme njihove kratkotrajne migracije kroz zemljište. Preparat deluje oko 6 nedelja.

Posebno se u svetu dosta koristi oksamil (preparat Vajdat) jer ispoljava izvesno sistemično delovanje u biljci, pa se može koristiti protiv endoparazitnih nematoda, što mu je važna prednost. Kod nas mu se povremeno obnavlja registracija, a trenutno je registrovan. Dobra mi je osobina što se u tečnim formulacijama može primenjivati u zemljištu, ali i folijarno, pošto se dobro translocira po celoj biljci i naviše i naniže.

I ovi nefumiganti su dosta toksična jedinjenja, ali manje opasna od fumiganata tokom same primene, a većina ispoljavaju i dobru kobminovanu efikasnost za insekte.

Posle kulminacije u praksi hemijskog suzbijanja nematoda u razvijenim zemljama 60-ih i 70-ih godina prošlog veka, polako počinju da izlaze na videlo i neke negativne strane ovakve prakse. Uporedo sa tim teče i sve manja primena koja prati sve restriktivniju zakonsku regulativu, uključujući brojne zabrane i ograničenja.

Najozbiljniji nedostataci su široka i visoka toksičnost, kao i perzistentnost, sa izraženom težnjom nagomilavanja ostataka u podzemnim vodama. Osim toga, gotovo spektakularni početni efekti nematocida vremenom postaju sve slabiji zato što je učestalom tretiranjem, naročito fumigacijom metilbromidom, jako narušavana inače vrlo kompleksna i osetljiva prirodna ravnoteža u zemljištu. Jako se osiromašuje ukupna biocenoza, i u okviru nje čitav kompleks antagonista nematoda, čime je oslabljen jedan od važnih prirodnih regulatora brojnosti fitoparazitnih nematoda.

U vezi sa ovim, dodatnu sumnju na stvarnu efikasnost u suzbijanju štetnih nematoda baca pitanje koje u početku nije postavljano – koliki ideo u tim dobrim efektima, obično cenjenim po prinosu biljaka, ima pesticidno delovanje ovih zapravo širih zoocida i biocida na druge prisutne zemljišne štetočine i patogene biljaka?

Uz to, dopunski zaštitni mehanizmi preživljavanja nepovoljnih uslova, kakvi su anabioza, endoparazitizam, zaštitne tvorevine tipa cista, jajnih kesa i dr., uslovile su bolje preživljavanje i postepenu dominaciju u zemljištu naročito heteroderida. Među njima su uspešnije bile najvažnije *Meloidogyne* sp., zbog izražene polifagnosti.

U našoj zemlji primena nematocida nije imala većeg maha, najviše zato što je delovanje fitoparazitnih nematoda zanemarivano, a to opet zato što i nije bilo velikih i očiglednih šteta, sem u nekim rejonima gajenja šećerne repe. Hemijsko suzbijanje je zapravo vršeno, ali obično nenamenski, uzgredno, primenom zemljišnih insekticida.

Za naredni period treba očekivati dalja ograničenja i još manju primenu nematocida, naročito pomenutim visokotoksičnim i perzistentnim jedinjenjima. Više pažnje daje se i davaće se manje toksičnim jedinjenjima, čije je delovanje više usmereno na ometanje kritičnih životnih aktivnosti parazita, kao što je pronalaženje domaćina, seksualnog partnera i sl. Tradicionalnim nematocidima se verovatno neće potpuno zatvoriti vrata, već će im upotreba biti ograničena na manji broj zaista interventnih situacija, gde će loše strane biti manje ispoljene.