

## חידושים בהדברה ביולוגית של נמטודות טפילות על צמחים

י' שפיגל, ע' כהן, א' חת'

### תקציר

האמצעים העומדים כיום לרשותנו לצורך הדברת נמטודות טפילות על צמחים, לרבות חומרים כימיים, אינם יעילים דיים ולעיתים אף גורמים נזק הן למשתמש והן לסביבה. אחת החלופות לאמצעים אלה היא ההדברה הביולוגית. פטריות שהן טפילות על נמטודות, כמו *Arthrobotrys*, שימשו דגם למחקר על פעילות-הגומלין בין הפטריה לנמטודה, אך כתכשיר ביומטוצידי הן נחלו עד כה כישלון. כך, למשל, הפטריה *Paecilomyces lilacinus*, המרכיבה את התכשיר המסחרי Biocon, היא נושא למחלוקת גם לגבי יעילותה וגם לגבי הסיכון הבריאותי למשתמש בה. לעומת זה, החידק *Pasteuria penetrans* הוא טפיל מוחלט על סוגים מסוימים של נמטודות טפילות על צמחים, ומחזור חייו מותאם להפליא להתפתחות הפיסיולוגית של המאכסן. יכולתו הטובה להדביר נמטודות וכישרו הרב להישרד בתנאי קרקע שונים, גם בנוכחות חומרי הדברה, עשו אותו לבעל פוטנציאל גדול בהדברת נמטודות, בתנאי שתמצא השיטה לריבוי בכמויות מסחריות.

הימצאות שכבת כיטין בביצי נמטודות העלתה את הרעיון לעודד פעילות כיטנוליטית בריזוספירה של שורשי הצמחים; הרעיון קרם עור וגידים כאשר יושמו לקרקע פסולות תעשייתיות המכילות כיטין, או חיידקים כיטנוליטיים ופרוטאוליטיים שבודדו מקרקעות אלו ונמצאו יעילים בהפחתת רמת נגיעותם של צמחים בנמטודה יוצרת-העפצים.

### מבוא

הדברתן של נמטודות שהן טפילות על צמחים נעשית בדרך כלל באמצעים אגרוטכניים, כימיים, או גנטיים. השיטות הללו כוללות הרעבת נמטודות על-ידי חריש עמוק לפני הזריעה, או שימוש במחזור זרעים, או שימוש בזנים העמידים לנמטודות, או הפחתה ישירה של אוכלוסיית הנמטודות על-ידי נמטוצידים כימיים. רוב השיטות שהוזכרו לוקות הן בעלותן הכספית הגבוהה והן ביעילותן, ולעיתים מעורבים סיכונים גדולים בשימוש בהן. לדוגמה: השימוש בנמטוצידים יכול לגרום זיהום הסביבה

מפרסומי מינהל המחקר החקלאי, סדרה ע', 1989, מסי' 35.

1 המחלקה לנמטולוגיה, המכון לחגנת הצומח, מינהל המחקר החקלאי, מרכז וולקני, בית-דגן 50250.

2 המחלקה למחלות צמחים, האוניברסיטה העברית בירושלים, הפקולטה לחקלאות, רחובות 76100.

(זיהום מי-תהום), הרס הסביבה המיקרוביאלית בקרקע המועילה לצמח, או אפילו הרעלת האדם המייצר חומרים אלה, או משתמש בהם. מסיבות אלו ואחרות נאסר בארצות מספר השימוש בכמה נמטוצידים, דוגמת אתילן די-ברומיד (EDB) או די-ברומו-כלורו-פרופן (DBCP), או שהוטלו הגבלות על ייצורם ועל השימוש בהם. משום כך מושקע כיום מאמץ רב בעבודות המחקר ובתעשייה בחיפוש אחר חלופות לנמטוצידים הכימיים שנותרו עדיין בשימוש. אחת החלופות האלה היא ההדברה הביולוגית.

לנמטודות אויבים רבים בקרקע, קצתם טפילים ישירים וקצתם מפרישים חומרים אנטיביוטיים, או טוקסינים אחרים, ולכן הם בעלי פוטנציאל גדול בהפחתת אוכלוסיית הנמטודות.

## א. פטריות

פטריות כאורגאניזמים הלוכדים או טורפים נמטודות חופשיות, או נמטודות טפילות על צמחים, שימשו נושא מחקר ממושך במאה השנים האחרונות. העוסקים בנושא זה כיום מתחלקים לשתי קבוצות עיקריות: אלה החוקרים את ההיבט העיוני גרידא, כאשר המערכת פטריה-נמטודה משמשת להם דגם לפעילות-הגומלין בין הנמטודה ובין אורגאניזם אחר, ואלה העוסקים בהיבט המעשי. קבוצה משבדיה, בראשותם של נורדברין-הרץ ו-יאנסן, חקרו את שאלת ההכרה בין הפטריה ובין הנמטודה הנלכדת על ידה ברמה המולקולרית. נחקרו בעיקר היחסים שבין הפטריות *Meria coniospora* Drechsler ו-*Arthrobotrys oligospora* Fres. ובין הנמטודה החופשית *Panagrellus redivivus*. עלתה האפשרות שמנגנון ההכרה מבוסס על פעילות-גומלין בין סוכר המצוי על פני הנמטודה ובין חלבון הקושר סוכרים ייחודיים (לקטין) ומצוי על קורי הפטריה (6, 12). ואמנם, חלבון הקושר באופן ייחודי את הסוכר N-אצטיל-גלקטוז-אמין בודד מקורי הפטריה *A. oligospora*, והסוכר הזה עיכב את לכידת הנמטודה על-ידי הפטריה. במערכות אחרות של נמטודה-פטריה נמצא כי אפשר לעכב את לכידת הנמטודה בעזרת סוכרים שונים (6). במערכת של נמטודה ופטריה אנדופאראזיטית, דוגמת *M. coniospora*, נמצא כי בפעילות-הגומלין הראשונית בין השתיים ממלאת תפקיד חשוב החומצה הסיאלית המצויה כנראה על פני הנמטודה, באזור הראש, ומתקשרת ללקטין, שהוא ייחודי לחומצה זו ומצוי באברי הלכידה שעל פני קורי הפטריה (8).

למחקרים אלה יש חשיבות מעשית לעתיד, שכן הכרת מנגנוני הלכידה של הנמטודות תאפשר הנדסה גנטית של מיקרואורגאניזמים שקל באופן יחסי לגדלם ולשומרם בקרקע, ולהופכם לציידים יעילים של נמטודות טפילות על צמחים, או לכאלה שיהיו מסוגלים לשבש את מהלך מציאת הפונדקאי (צמח) על-ידי הנמטודה. עד כה נחקרו ונמצאו עשרות רבות של מיני פטריה אשר לוכדות או טורפות נמטודות

בקרקות חקלאיות. בדרך כלל נחלקות הפטריות הללו לשלוש קבוצות עיקריות (7):  
 א. פטריות המייצרות רשתות תאחיזה; אלו הן פטריות סאפרופיטיות הגדלות  
 מהר ובקלות על מצע-מזון, אך הייחודיות (הספציפיות) שלהן נמוכה; לדוגמה:  
*A. oligospora* ו-*A. conoides*; ב. פטריות בעלות אברי תאחיזה מיוחדים, או אברי  
 לכידה מיוחדים; פטריות אלה יותר בררניות בלכידת טרפן מפטריות הקבוצה  
 הראשונה, והן בוחרות בקפידה את מצע-המזון וגדלות פחות מהר; לדוגמה:  
*Dactylaria candida*; ג. פטריות בעלות ייחודיות רבה מאוד בלכידת נמטודות, בררניות  
 מאוד בבחירת מצע-המזון, ומשך גדילתן איטי במיוחד; בנות קבוצה זו שונות  
 לחלוטין מהשתיים האחרות בהיותן פטריות אנדופאראזיטיות, קונידיות משמשות  
 להן כאברי לכידה, והן נדבקות לקוטיקולת הנמטודה, או שהן נבלעות על-ידי  
 הנמטודות; רוב הפטריות האלה הן טפילים מוחלטים.

הפטריות מכל שלוש הקבוצות שהוזכרו נוטות ללכידת נמטודות סאפרופיטיות  
 יותר מאשר ללכידת נמטודות טפילות על צמחים. אבל נמצאו מינים לא-מעטים של  
 פטריות שהן טפילות על ביצים, צברי ביצים וציסטות של נמטודות יישוביות  
 (sedentary), בייחוד מהסוגים *Meloidogyne* ו-*Heterodera* (11). כמה מחקרים אף  
 מצביעים על חדירת קורי פטריה מבעד לציסטות, לתוך הביצים (11). מקבוצה  
 אחרונה זו כדאי להזכיר את הפטריות האנדופאראזיטיות *Verticillium*  
*chlamydosporium* ו-*Nematophthora gynophila*. מנגנון חדירתם של קורים אלה  
 מבעד לצברי הביצים, או לציסטות, קשור אולי בפירוק כיטינוליטי (ו/או  
 פרוטאוליטי) של הכיטין ו/או חלבון דוגמת קולגן, המצויים במעטפת הביצים,  
 במסה הגילאטינית של צברי הביצים, או בציסטות של מיני הנמטודות הללו (11, 17).

קיורול ועמיתיו פיתחו בצרפת שני תכשירים מסחריים (Royal 300) שהתבססו על  
 מינים שונים של הפטריה *Arthrobotrys* והם כוונו נגד הנמטודה *Ditylenchus*  
*myceliophagus*, הטפילה על פטריות מאכל, ונגד הסוג *Meloidogyne* (2, 3). מבדיקות  
 התכשירים המצויים בשימוש ברחבי העולם התברר שיעילותם בשדה נמוכה מאוד  
 ולכן אין מרבית להשתמש בהם. לאחרונה הוצא לשוק תכשיר חדש שמקורו  
 בפיליפינים - Biocon - המבוסס על הפטריה *Paecilomyces lilacinus* התוקפת את  
 ביציהן של הנמטודות *M. incognita* ו-*Globodera pallida*, מינים של *Nacobbus*,  
 וכן *Tylenchulus semipenetrans* (9). בהסתמך על תיאוריהם של גיאטאלה ועמיתיו  
 (10) חודרים הקורים דרך המסה הגילאטינית, ובהגיעם אל הביצים הם נכרכים סביבן  
 ומעכלים אותן, כנראה באמצעות אנזימים כיטינוליטיים. אל ציסטת הנמטודה  
*Globodera* חודרת הפטריה מבעד לפתח המין, או דרך האזור השבור של צוואר  
 הנמטודה החשוף. לאחר החדירה גדלה הפטריה באופן סאפרופיטי על תכולת  
 החומרים המקיפים את הביצים, ולבסוף תוקפת את הביצים עצמן (9, 10).

מניסויי שדה שנערכו בכמה ארצות בדרום-אמריקה ובדרום-מזרח אסיה היו  
 דיווחים על הצלחה (10), אך בניסויים מקבילים שנערכו בארצות-הברית נתקבלו  
 תוצאות לא-משכנעות (5). יתכן שלפטריה *P. lilacinus* יש פוטנציאל גבוה כמדביר

ביולוגי, אך אליה וקוץ בה: מתברר שונים קרובים לפטריה זו גורמים הפרעות בראייה, עד כדי עיוורון מוחלט, וגם דלקות בדרכי הנשימה (13). מסיבה זו עדיין לא אושר התכשיר לשימוש בארצות-הברית.

## ב. נמטודות

נמטודות הטורפות נמטודות מצויות בקרקעות חקלאיות שבהן מצויות גם נמטודות טפילות על צמחים וגם נמטודות חופשיות. הנפוצות שבהן משתייכות לסדרה *Mononchida*. מבנה הפה דמוי-הכוס מצויד באברים לריסוק הטרף והותאם במיוחד לטריפת נמטודות. ברם הנמטודות האלה אינן ניזונות אך ורק מהנמטודות הטפילות על צמחים, אלא גם מנמטודות סאפרופאגיות ומנמטודות "מועילות" אחרות המצויות בקרקע. חוסר הבררנות ותכונת הקאניבאליזם של נמטודות אלה מפחית במידה רבה את יעילותן כביונמטוציד, ולכן פוטנציאל השימוש בהן להדברה ביולוגית של נמטודות טפילות על צמחים עדיין מוטל בספק. עם זאת חשוב להמשיך ולהתעמק בלימוד העדפות המזון של מינים ייחודיים, שכן יכולת הזלילה של נמטודות אלה יכולה להיות גדולה מאוד (4).

## ג. אקריות, טחבים, פרוטוזואות, ועוד

קבוצה גדולה של אורגאניזמים המצויה ברבדים שונים של קרקעות טבעיות יכולה לשמש להדברה טבעית של נמטודות טפילות על צמחים. כמותם עולה על זו של פטריות לוכדות-נמטודות וניידותם רבה, ולכן בקרקעות מסוימות אכן מוצאים ירידה לא-צפויה של אוכלוסיות נמטודות, כנראה - בגין אורגאניזמים אלו. בספרות הובאו נתונים על נזקים שגרמו לציסטות של *Heterodera* מינים מסוימים של אמבות, פרוטוזואות, או *Onychiurus*. ברם, עדיין חסר ידע שיאפשר הערכת יעילותם של אורגאניזמים אלה בהדברת נמטודות.

## ד. חיידקים

נוכחותם של חיידקים על הקוטיקולה של נמטודות ובתוך חלל הגוף ואברי הרבייה שלהן הובחנה על-ידי כמה חוקרים (9), אך לא היתה להם כנראה אפשרות להעריך את מידת הנזק שגורמים החיידקים לנמטודות. החיידק המדובר ביותר בתחום המחקר הנמטולוגי ובעל הפוטנציאל הנמטוצידי הגדול ביותר הידוע עד כה, הוא ללא ספק *Pasteuria penetrans*. חיידק זה הוא טפיל מוחלט על נמטודות טפילות על

צמחים ומחזור חייו מותאם להפליא להתפתחות הפיסיולוגית של כמה מיני נמטודות מהסוג *Meloidogyne*, המשמשות לו אכסניה. נבגים (ספורות) של החיידק נצמדים לקוטיקולה של הזחל החופשי, ונובטים כשמונה ימים לאחר שהזחל חדר למערכת השורשים (19). לאחר החדירה מבעד לקוטיקולה מתקבלות מיקרו-מושבות מסועפות, מעוגלות ומשונצות, שמתפרדות אחר-כך למושבות-בת. אלה ממשיכות להתחלק ולמלא את חלל הגוף של הנמטודה הנקבית המתפתחת, עד שזו מתפוררת, והנבגים משתחררים לקרקע ונשארים שם לתקופה בלתי-מוגבלת בהמתנה להתפתחות תנאים המתאימים להדבקת זחלי נמטודה חדשים.

לנבגים היבשים יש אורך-חיים מדהים, והחוקרים סטרלינג ו-וואכטל (20) ניצלו עובדה זו ופיתחו שיטה לריבוי נבגים על גבי שורשים נגועים בנמטודות. היכולת הטובה של חיידקים אלו להדביר נמטודות הגורמות נזקים כבדים לחקלאות, יכולתם הרבה להישרד בקרקע בתנאי יובש וטמפרטורה קיצוניים, ועמידותם בפני פסטיצידים שונים - כל אלה הפכו יצורים אלה לבעלי פוטנציאל גדול בהדברת נמטודות. אבל, היותם טפילים מוחלטים לא איפשר עד לאחרונה ריבויים במצע-מזון לשם קבלת כמויות מסחריות. התפתחויות בחקר ההנדסה הגנטית הגבירו את סיכויי ההצלחה במציאת שיטות להפקת החיידקים בכמויות גדולות, וכן את האפשרות לפתח תכשיר מסחרי להדברת נמטודות.

טוקסינים הפוגעים בנמטודות, או דוחים את משיכתן לשורש, מופרשים על-ידי כמה סוגי חיידקים (9). אקטינומיצטים מייצרים חומרים אנטיביוטיים בעלי תכונות נמטוצידיות. אחד החומרים האלה - avermectin - בודד מהאקטינומיצט *Streptomyces avermectilis*; מעבודות שפורסמו בשנים האחרונות (21) התברר שלחומר זה יש השפעה זהה להשפעת נמטוצידים כימיים, דוגמת אלדיקארב (aldicarb) או אוקסאמיל (oxamyl), ולעיתים אף גדולה משלהם. חומר זה משרת וטרינרים המטפלים בנמטודות שהן טפילות על בקר. בגלל אי-מסיסותו ופירוקו המהיר בקרקע עדיין מתעכב פיתוח תכשיר יעיל להדברת נמטודות טפילות על צמחים.

### כיטין וחיידקים כיטינוליטיים

שכבת כיטין מצויה בביצי הנמטודות הצמחוניות, החופשיות והטפילות על בעלי-חיים (1). המסה הגלאטינית של הנמטודה יוצרת-העפצים מכילה אף היא כיטין (17). את הרעיון ליצור סביבה כיטינוליטית בריזוספירה של שורשי צמחים המצויים באדמה מאולחת בנמטודות העלו רודריגו-קאבאנה ועמיתיו (14), והוא קרם עור וגידים בקבוצתנו. קלאנדוסאן (Clandosan), תערובת המיוצרת בארצות-הברית מפסולת של תעשיית הסרטנים-למאכל, מכילה קומפלקס של כיטין וחלבון. יישום החומר לקרקע מאולחת בנמטודה יוצרת-העפצים (*Meloidogyne javanica*) בשיעורים של 0.1%-0.2% (משקל/משקל), הפחית בחודש הראשון רק במעט את משקל הנוף

ואת רמת הנגיעות של הצמחים, ואולם לאחר החודש הראשון, כאשר נשתלו צמחים חדשים בקרקע המטופלת בקלאנדוסאן והמאולחת בנמטודה, ניכרה עלייה משמעותית במשקלי הנוף, לעומת אלה של צמחים נגועים לא-מטופלים, ורמת הנגיעות של הצמחים המטופלים ירדה (18). התברר כי שלושה ימים לאחר יישום הקלאנדוסאן משתחררת אמוניה תוך כדי פירוק החומר בקרקע. רמת האמוניה עולה ל-80 ח"מ לאחר שבועיים, ויורדת לרמה אפסית בשבוע הרביעי.

תופעה זו מסבירה את תופעת הפיטוטוקסיות שנגרמת לצמחים הרגישים ביותר לאמוניה (כמו עגבניה), בייחוד בשיעורי יישום גבוהים באופן יחסי (0.2%). הוספת חומצה זרחתית, במטרה להמיר את ה- $\text{NH}_3$  ליון  $\text{NH}_4^+$ , שהוא פחות פיטוטוקסי, אכן שיפרה במידה משמעותית את משקלם של הצמחים שטופלו בקלאנדוסאן, הן אלה שהודבקו בנמטודות והן צמחי הביקורת שלא טופלו (18). פעילותו המיקרוביאלית של הקלאנדוסאן ופירוקו בקרקע תלויים בטמפרטורת הקרקע שבה מיושם החומר: ב-30 מ"צ פירוק הקלאנדוסאן מהיר וריכוז האמוניום לאחר חודש - אפסי; בטמפרטורה זו מעודד הקלאנדוסאן יצירת פטריות וחיידקים כיטינוליטיים, ושיעורם גדול בכמה סדרי-גודל מאשר בקרקעות לא-מטופלות (16). ב-15 מ"צ ריכוז האמוניום בקרקע, לאחר חודש, כפול מזה שבקרקע לא-מטופלת, ולאחר 60 יום יורד ריכוזו לאפס (16). רמת האוכלוסיה המיקרוביאלית הכללית ב-15 מ"צ, בקרקע מטופלת, אינה שונה מזו שבקרקע לא-מטופלת בקלאנדוסאן, אך רמת האוכלוסיה הכיטינוליטית יותר גבוהה בקרקע המטופלת, אף כי לא בשיעור המקובל ב-30 מ"צ (16).

חקר מנגנון פעילותו הנמטוצידית של הקלאנדוסאן הצביע על שני כיוונים אפשריים: א. החומר משחרר אמוניה לקרקע וזו פוגעת בזחלים לפני חדירתם לשורש; ב. החומר מעודד אוכלוסיות מיקרוביאליות, כיטינוליטיות ופרוטאוליטיות, ואלה משבשות את תהליך מציאת הפונדקאי, או פוגעות בזחלים לפני חדירתם לשורש, או פוגעות בצברי הביצים של מחזורי הגידול הבאים של הנמטודה. ניסויים במעבדה (*in vitro*) המחישו שהכמות המזערית של אמוניה הדרושה לפגיעה בזחלי הנמטודה יוצרת-העפצים היא כ-200 ח"מ (גלפר, כהן, שפיגל וחת - תוצאות שטרם פורסמו). הריכוז המרבי של אמוניה בקרקע לאחר יישום הקלאנדוסאן מגיע ל-80 ח"מ, ולכן אפשר להניח כי תרומת האמוניה אינה גדולה, מה גם שזחלי הנמטודה יוצרת-העפצים חודרים לשורש הפונדקאי בתוך 48 שעות מבקיעתם, ובפרק-זמן זה ריכוז האמוניה בקרקע נמוך מאוד (בהנחה שהקלאנדוסאן יושם לקרקע בד בבד עם שתילת הצמחים).

מעורבותם של מיקרואורגניזמים בפעילות הקלאנדוסאן אינה מוטלת בספק מאחר שבקרקעות שהוקרנו, לאחר שטופלו בקלאנדוסאן, נמצאה פעילות נמטוצידית נמוכה מזו שבקרקעות שטופלו ולא הוקרנו (15). כיום מיוצר הקלאנדוסאן על-ידי חברת IGI ומשווק בארצות-הברית כחומר מסחרי שנועד להדביר נמטודות טפילות על צמחים. יתרונו גלום באי-רעילותו לאדם ולצמח (בתנאי שמשמש משים בו במינון

ובעיתוי הנכונים), וגם למספר רב של מיקרואורגאניזמים בקרקע. ואולם, המינון הדרוש - כ-60 ק"ג/ד' - מייקר מאוד את השימוש בחומר זה ומצמצם את כדאיות השימוש בו לתחומי חקלאות מעטים בלבד.

לסיכום, המחקר בהדברה הביולוגית של נמטודות טפילות על צמחים מתמקד היום בניצול תכונות שונות של מיקרואורגאניזמים בקרקע - כגון, הפרשות של טוקסינים, של חומרים אנטיביוטיים, או של חומרים המשבשים תהליכי מציאת הפונדקאי - ולא-דווקא בחיפוש אחר אויבים טבעיים לנמטודות, כפי שהיה מקובל במשך שנים רבות. המחקר הבסיסי בנושא זה הגיע להישגים לא-מבוטלים, ואולם אבן-הנגף העיקרית בניצול הידע שהצטבר נשארה - פיתוח שיטות היישום בשדה.

### הבעת תודה

תודת המחברים נתונה לגבי דרורית לפיד, לגבי עדנה שרון ולמר סרגיו גלפר על עזרתם הרבה בביצוע המחקר במחלקה לנמטולוגיה, במינהל המחקר החקלאי, ולחברת "שותפות למחקר במדעי חקלאות" על השתתפותם במימון מחקר זה.

### רשימת הספרות

1. Bird, A.F. and McClure, M.A. (1976) The tylenchid (Nematoda) egg-shell: Structure, composition and permeability. *Parasitology* 72:19-28.
2. Cayrol, J.C. (1983) Biological control of *Meloidogyne* by *Arthrobotrys irregularis*. *Rev. Nemat.* 6:256-273.
3. Cayrol, J.C., Frankowski, J.P., Lanière, A., d'Hardemare, G. et Talon, J.P. (1978) Contre les nématodes en champignonnière. Mise au point d'une méthode de lutte biologique à l'aide d'un hyphomycète prédateur: *Arthrobotrys robusta* souche *antipolis* (Royal 300). *Rev. Hort.* 184:23-30.
4. Cohn, E. and Mordechai, M. (1974) Experiments in suppressing citrus nematode populations by use of a marigold and a predacious nematode. *Nemat. Medit.* 2:43-53.
5. Hewlett, T.E., Dickson, D.W., Mitchel, D.J. and Kannwischer-Mitchel, M.E. (1988) Evaluation of *Paecilomyces lilacinus* as a biocontrol agent of *Meloidogyne javanica* on tobacco. *J. Nemat.* 20:578-584.
6. Jansson, H.-B. (1987) Receptors and recognition in nematodes. in: Veech, J.A. and Dickson, D.W. [Eds.] *Vistas on Nematology*. Society of

- Nematologists Inc., Hyattsville, MD. pp. 153-158.
7. Jansson, H.-B. and Nordbring-Hertz, B. (1980) Interaction between nematophagous fungi and plant parasitic nematodes: Attraction, induction of trap formation and capture. *Nematologica* **26**:383-389.
  8. Jansson, H.-B. and Nordbring-Hertz, B. (1984) Involvement of sialic acid in nematode chemotaxis and infection by an endoparasitic nematophagous fungus. *J. gen. Microbiol.* **130**:39-43.
  9. Jatala, P. (1986) Biological control of plant parasitic nematodes. *A. Rev. Phytopath.* **24**:453-489.
  10. Jatala, P., Kaltenbach, R. and Bocangel, M. (1979) Biological control of *Meloidogyne incognita acrita* and *Globodera pallida* on potatoes. *J. Nemat.* **11**:303.
  11. Morgan-Jones, G. and Rodriguez-Kabana, R. (1987) Fungal biocontrol for the management of nematodes. in: Veech, J.A. and Dickson, D.W. [Eds.] *Vistas on Nematology*. Society of Nematologists Inc., Hyattsville, MD. pp. 94-99.
  12. Nordbring-Hertz, B. (1984) Mycelial development and lectin carbohydrate interaction in nematode-trapping fungi. in: Jennings, O.H. and Rayner, A.D.M. [Eds.] *The Ecology and Physiology of the Fungal Mycelium*. Cambridge University Press, Cambridge, U.K. pp. 419-432.
  13. Rockhill, R.C. and Klein, M.D. (1980) *Paecilomyces lilacinus* as the cause of chronic maxillary sinusitis. *J. clin. Microbiol.* **11**:737-739.
  14. Rodriguez-Kabana, R., Morgan-Jones, G. and Ownley, B.G. (1984) Effect of chitin amendments to soil on *Heterodera glycines*: Microbial population and colonization of cysts by fungi. *Nematropica* **14**:10-25.
  15. Spiegel, Y., Chet, I. and Cohn, E. (1987) Use of chitin for controlling plant parasitic nematodes. II. Mode of action. *Pl. Soil* **98**:337-345.
  16. Spiegel, Y., Chet, I., Cohn, E., Galper, S. and Sharon, E. (1988) Use of chitin for controlling plant parasitic nematodes. III. Influence of temperature on nematicidal effect, mineralization and microbial population buildup. *Pl. Soil* **109**:251-256.
  17. Spiegel, Y. and Cohn, E. (1985) Chitin is present in gelatinous matrix of *Meloidogyne*. *Rev. Nemat.* **8**:184-186.
  18. Spiegel, Y., Cohn, E. and Chet, I. (1986) Use of chitin for controlling plant parasitic nematodes. I. Direct effect on nematode reproduction and plant performance. *Pl. Soil* **95**:87-95.
  19. Stirling, G.R. (1984) Biological control of *Meloidogyne javanica* with *Bacillus*

*penetrans*. *Phytopathology* 74:55-60.

20. Stirling, G.R. and Wachtel, M.F. (1980) Mass production of *Bacillus penetrans* for biological control of root-knot nematodes. *Nematologica* 26:308-312.
21. Stretton, A.O.W., Campbell, W.C. and Babu, J.R. (1987) Biological activity and mode of action of avermectins. *in*: Veech, J.A. and Dickson, D.W. [Eds.] *Vistas on Nematology*. Society of Nematologists Inc., Hyattsville, MD. pp. 136-146.