

مجله ایمنی زیستی

دوره ۱۸، شماره ۲، تابستان ۱۴۰۴

شاپای چاپی: ۰۶۳۲ - ۲۷۱۷، شاپای الکترونیکی: ۹۸۰۴ - ۲۷۱۶

نماتدهای بیمارگر حشرات رهیافتی زیست محیطی جهت کنترل زیستی آفات



نوع مقاله: مروری [20.1001.1.27170632.1404.18.2.6.3](https://doi.org/10.1001.1.27170632.1404.18.2.6.3)

مهديه صداقه، شهرام میرفخرایی*، شهرام آرمیده، پریوش رضایی اسفهلان

گروه گیاه پزشکی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه ارومیه، ایران

sh.mirfakhraie@urmia.ac.ir

تاریخ دریافت: ۱۴۰۵/۰۴/۰۶، تاریخ پذیرش: ۱۴۰۵/۰۵/۰۵

صفحه ۹۰-۷۲

چکیده

نماتدهای بیمارگر حشرات (EPNs) به عنوان یکی از مؤثرترین عوامل کنترل بیولوژیک آفات، توجه بسیاری را در مدیریت آفات کشاورزی و تولید محصول سالم به خود جلب کرده‌اند. این موجودات ریز به همراه باکتری‌های همزیست خود، نقش مهمی در کنترل پایدار آفات بدون آسیب به محیط زیست دارند و می‌توانند جایگزین مناسبی برای سموم کشاورزی در کنترل آفات مهم کشاورزی باشند. نماتدها در محیط‌های غذای مصنوعی و طبیعی قابل تکثیر و توسط روش‌های معمول قابل کاربرد هستند. نماتدها به مدت چند ماه قابل ذخیره و علیه آفات مختلف قابل استفاده هستند. با توجه به جمیع موارد فوق الذکر و اهمیت این عوامل بیولوژیک در تولید محصول سالم، نماتدهای بیمارگر حشرات به عنوان عوامل مؤثر کنترل بیولوژیک، نقش فزاینده‌ای در مدیریت پایدار آفات ایفا می‌کنند. در این مقاله مروری، روند تاریخی کشف و تکامل مطالعات، ویژگی‌های زیستی، روش‌های تجاری‌سازی و فرمولاسیون، پیشرفت‌های مولکولی، و چالش‌ها و چشم‌اندازهای آینده این عوامل در کشاورزی پایدار مورد تحلیل قرار گرفته است. یافته‌های این مرور نشان می‌دهد که توسعه فرمولاسیون‌های پیشرفته و درک عمیق‌تر روابط اکولوژیک، کلید اصلی کاربردی‌سازی موفق در برنامه‌های مدیریت تلفیقی آفات است.

واژه‌های کلیدی: فرمولاسیون، کشاورزی پایدار، کنترل بیولوژیک، مدیریت تلفیقی آفات، نماتدهای بیمارگر حشرات

مقدمه

کنترل بیولوژیک آفات یکی از اجزای اصلی و مهم در کشاورزی پایدار است (Nikakhtar et al., 2024; Rezaei et al., 2025). اولین گزارش مستند از ارتباط نماتد-حشره (احتمالاً مربوط به نماتدهای خانواده Mermithidae روی ملخ) در قرن ۱۶ توسط آلدرواندوس ثبت شد (Stock and Hunt, 2005). اولین نماتد بیمارگر حشرات در سال ۱۹۲۳ توسط اشتاینر با نام *Aplectana kraussei* توصیف شد که امروزه با نام *Steinernema kraussei* شناخته می‌شود (Steiner, 1923). در سال ۱۹۳۰، گلیسر و فاکس گونه *Neoapectana glaseri* را گزارش کردند. پس از استخراج و شناسایی نماتدهای *S. glaseri* از لارو سوسک ژاپنی (*Popillia japonica*) پتانسیل نماتدهای بیمارگر حشرات در مدیریت آفات مورد توجه قرار گرفت (Glaser and Fox, 1930). وایزر نخستین کسی بود که در اروپا نماتد *N. carpocapsae* (S. *carpocapsae*) را از لارو پروانه‌ها جدا نمود (Weiser, 1955). همچنین در همین سال، همزیستی این نماتد با باکتری *Xenorhabdus* توسط پوینار و توماس کشف شد. مطالعات میکروسکوپی محل استقرار باکتری‌ها در لاروهای نماتد را مشخص کرد در همین رابطه جنس *Heterorhabditis* در ۱۹۷۶ توسط پوینار توصیف شد و باکتری همزیست آن (*Photorhabdus luminescens*) که دارای درخشش و تولید نور منحصربه‌فردی بود شناسایی گردید. تحلیل‌های ژنتیکی کیونته‌ک نشان داد جنس *Heterorhabditis* به نماتدهای انگل مهره‌داران نزدیک است. جنس *Neosteinernema* توسط نگوین و اسمارت در سال ۱۹۹۴ شناسایی شد و در دهه‌های ۱۹۸۰ و ۱۹۹۰ میلادی، تحقیقات گسترده‌ای در سطح جهانی برای کشف گونه‌ها و جمعیت‌های جدید نماتدهای بیمارگر

حشرات صورت گرفت که عمدتاً با هدف شناسایی مؤثرترین گونه‌ها برای کنترل آفات خاص در مناطق جغرافیایی مختلف و شرایط آب‌وهوایی گوناگون انجام شد (Akhurst and Bedding, 1999; Stock et al., 1986). این مطالعات که با استفاده از روش استاندارد طعمه‌گذاری حشرات توسط بدینگ و آکهورست در سال ۱۹۷۵ در تمام قاره‌های جهان به جز قطب جنوب اجرا شد (Hominick and Briscoe 1990; Liu and Berry 1995). در همین دهه‌ها، پیشرفت‌های قابل توجهی در شناسایی و طبقه‌بندی نماتدهای بیمارگر حشرات توسط تکنیک‌های مولکولی حاصل شد (Nguyen and Smart, 1990). روش‌هایی مانند الکتروفورز پروتئین (Akhurst, 1987) و تکنیک‌های پیشرفته‌ای نظیر واکنش‌های زنجیره‌ای پلیمرازی و توالی‌یابی دی‌ان‌ا در تحقیقات نماتدهای بیمارگر حشرات به کار گرفته شدند (Adams et al., 1998). در حوزه مطالعات ژنومی، تحقیقات اولیه برای تخمین اندازه ژنوم نماتدهای بیمارگر حشرات انجام گرفت (Grenier et al., 1997). مجموعه این تحقیقات، پایه‌های علمی مستحکمی برای مطالعات بعدی در زمینه کاربرد عملی نماتدهای بیمارگر حشرات در کنترل بیولوژیک آفات ایجاد نمود. امروزه با بیش از یک قرن پژوهش گسترده در سراسر جهان، نماتدهای بیمارگر حشرات به عنوان عوامل کنترل بیولوژیک در تولید پایدار مواد غذایی طیف وسیعی از محصولات کشاورزی شناخته می‌شوند (Shapiro-Ilan et al., 2017; Shapiro-Ilan and Lewis, 2024).

تجاری سازی و فرمولاسیون نماتدهای بیمارگر حشرات

تجاری سازی نماتدهای بیمارگر حشرات در سال ۱۹۸۱ توسط شرکتی به نام The Nematode Farm در برکلی، کالیفرنیا انجام شد. این شرکت از

"صداقه و همکاران، نماتدهای بیمارگر حشرات رهیافتی زیست محیطی جهت کنترل زیستی آفات"

عملکرد بهتری داشتند، در حالی که نمونه‌های سطحی به سرعت تحت تأثیر عوامل محیطی تخریب شدند. جالب اینکه وقتی هر دو فرمولاسیون به صورت زیرسطحی استفاده شدند، تفاوت معنی‌داری در عملکرد مشاهده نشد. این نشان می‌دهد روش کاربرد (عمق قرارگیری) از خود فرمولاسیون مهم‌تر است. کپسول‌های جدید با ترکیب روغن-امولسیون و پوسته آلژینات، هم محافظت بهتری از نماتدها به عمل آوردند و هم رهایش تدریجی آن‌ها را ممکن ساختند. این فناوری به ویژه برای کنترل آفات خاکزی در برنامه‌های مدیریت تلفیقی آفات امیدبخش است (Perier et al., 2025). در پژوهشی دیگر، محققان ۱۱ فرمولاسیون مختلف شامل روغن‌های (کانولا و کنجد)، ژل‌ها، سورفکتانت‌ها و محافظ‌های UV را با نماتد *S. carpocapsae* ترکیب و روی برگ‌های آلوده گوجه‌فرنگی به آفت بید گوجه‌فرنگی (*Meyrick Phthorimaea absoluta*) در شرایط رطوبت پایین آزمایش کردند. نتایج نشان داد که فرمولاسیون‌های حاوی ۲۵/۰ تا ۵/۰ درصد روغن کانولا و ۵ درصد سورفکتانت آلکیل پلی‌گلیکوزید بیشترین کارایی را داشتند و طی ۴-۶ روز پس از کاربرد، موجب ۲۶ تا ۳۷ درصد کاهش جمعیت لاروهای آفت شدند. این فرمولاسیون‌ها با ایجاد لایه محافظ روی برگ، بقای نماتدها را افزایش دادند بدون آنکه اثر منفی بر بیماری‌زایی آنها داشته باشند در مقابل، فرمولاسیون‌های حاوی ژل مانند کربوکسی متیل سلولز یا زانتان گام نتایج مطلوبی نشان ندادند (Waweru et al., 2025). اسفنج پلی‌اتر پلی‌اورتان به عنوان ماده‌ای ابداعی با قابلیت تبادل هوا و تحرک برای نماتدها از فرمولاسیون‌های موثر در اثربخشی این بیمارگر می‌باشد شرکت Biotechnology در استرالیا از این فناوری برای تولید محصول Otinem® استفاده نموده که علیه سرخ‌رطومی سیاه‌تاک (*Otiorynchus sulcatus*) در استرالیا و اروپا به

لاروهای شب‌پره موم‌خوار بزرگ *Galleria mellonella* L. برای تولید انبوه گونه‌هایی مانند *S. carpocapsae*, *S. glaseri* و *bacteriophora* برای کنترل آفات باغی استفاده کرد. همزمان، شرکت دیگری به نام BR Supply در اگزتر، کالیفرنیا، نماتد *S. carpocapsae* را روی جیرجیرک‌ها پرورش داد و محصولی به نام Neocide® برای مبارزه با کرم چوب‌خوار (carpenter worm) عرضه کرد (Poinar and Grewal, 2012). در سال ۱۹۸۲، شرکت Biosys در پالوآلتو، کالیفرنیا (که قبلاً با نام‌های The Biosis و California Nematode Laboratories فعالیت می‌کرد)، اولین شرکتی بود که تولید انبوه نماتدهای *Steinernema* spp. استفاده کرد. محصولات این شرکت مانند Bio-Safe® و BioVector® برای کنترل آفات چمن‌زارها و باغات به کار رفتند (Poinar and Grewal, 2012). با این حال، کاربرد این نماتدها در شرایط مزرعه‌ای با چالش‌هایی مانند تأثیرات منفی خشکی و دمای شدید بر بقاء و کارایی آنها روبرو بود (Glazer, 2015). امروزه تعداد محصولات تجاری نماتدها افزایش چشمگیری پیدا کرده است، اخیراً فرمولاسیون کپسولی حاوی امولسیون روغن و پوسته آلژیناتی توسعه یافته است که امکان رهش تدریجی نماتدها را تا چند هفته پس از کاربرد فراهم می‌کند. این روش مشکلاتی مانند هدررفت نماتدها در سیستم‌های آبیاری را کاهش می‌دهد (Ulu and Erdoğan, 2023). مطالعه‌ای دیگر به بررسی این فرمولاسیون حاوی نماتد *S. feltiae* پرداخته شد. نتایج نشان داد کاربرد زیرسطحی این کپسول‌ها در مقایسه با روش‌های سنتی، بقای نماتدها را تا ۳ هفته افزایش می‌دهد. در آزمایشگاه، استفاده از کپسول‌های زیرسطحی ۱/۲ تا ۳/۴ برابر کارایی بیشتری در کنترل آفات نشان دادند. در شرایط مزرعه، کپسول‌های زیرسطحی در باغات گردو

کار می‌رود. همچنین با استفاده از فرمولاسیون حاوی خاک رس که در آن نماتدها بین لایه‌های خاک رس قرار می‌گیرند موجب بقا و اثربخشی بیشتر آن در کنترل آفات شده است این روش بعداً توسط محققان شرکت Biosys بهبود یافت تا پایداری نماتدها در دمای محیط افزایش یابد (Grewal, 2000). فرمولاسیون آلژینات کلسیم نیز توسط محققان شرکت Biosys معرفی شد که در آن نماتدها در ورقه‌های آلژینات کلسیم به دام افتاده و حفظ می‌شدند (Georgis, 1990). در اواخر دهه ۱۹۸۰، فرمولاسیون گرانولی حاوی مخلوط یونجه و آرد گندم به عنوان حامل نماتدها معرفی شد (Capinera and Hibbard, 1987). همچنین، استفاده از ژل آلژینات کلسیم به عنوان یک سیستم رهایش تدریجی برای نماتدها ارائه شد

(Kaya and Nelsen, 1985). در ادامه تحقیقات، فرمولاسیون مبتنی بر زغال فعال برای بهبود شرایط نگهداری و حمل‌ونقل نماتدها توسعه داده شد (Yukawa and Pitt, 1985). پیشرفت‌های بعدی منجر به معرفی فرمولاسیون خمیری Pesta شد که در آن از ماتریکس گلوتن گندم به عنوان بستر نگهدارنده نماتدها استفاده شده بود (Connick et al., 1993). این تلاش‌ها نشان‌دهنده مسیر تکاملی فرمولاسیون‌های نماتدی از سیستم‌های ساده تا پیشرفته بوده است که هر کدام مزایا و کاربردهای خاص خود را در مدیریت آفات داشته‌اند. برخی مطالعات نیز نشان دادند که استفاده همزمان نماتدها و آفت‌کش‌ها می‌تواند اثر سینرژیستی داشته باشد (Rovesti et al., 1989; Mason et al., 1999) (جدول ۱).

جدول ۱. فرمولاسیون‌های کاربردی نماتدها جهت کنترل آفات

کاربرد	میزبان پرورشی	گونه نماتد	فرمولاسیون	شرکت/محققان
کنترل آفات باغی	لارو <i>Galleria mellonella</i>	<i>S. carpocapsae</i> , <i>S. glaseri</i> , <i>H. bacteriophora</i>	لاشه حشرات آلوده	The Nematode Farm 1981
کرم چوب‌خوار	جیرجیرک‌ها	<i>S. carpocapsae</i>	لاشه حشرات آلوده	BR Supply 2012
چمن‌زارها و باغات	—	<i>Steinernema</i> spp.	سوسپانسیون مایع	Biosys 1993
<i>Tenebrio molitor</i>	—	<i>S. feltiae</i>	کپسول هیدروژل/مولسیون	BioBee South Africa 2022
باغات گردو	—	<i>S. feltiae</i>	کپسول‌های زیرسطحی (روغن-آلژینات)	Perier et al. 2025
مینوز گوجه‌فرنگی (P. absoluta)	لارو <i>Galleria mellonella</i>	<i>S. carpocapsae</i>	سوسپانسیون مایع/ژل	Agropy 2010
مینوز گوجه‌فرنگی (P. absoluta)	لارو <i>Galleria mellonella</i>	<i>S. carpocapsae</i>	سوسپانسیون مایع	Koppert 1995
مینوز گوجه‌فرنگی (P. absoluta)	—	<i>S. carpocapsae</i>	فرمولاسیون پودری	E-Nema GmbH 2001
<i>Trips tabaci</i>	<i>Tenebrio molitor</i>	<i>H. bacteriophora</i>	لاشه حشرات آلوده	Metwally et al. 2025
<i>Trips tabaci</i>	—	<i>S. feltiae</i>	سوسپانسیون آبی همراه tween 80/Xanthan	Metwally et al. 2025

در یک مطالعه، تولید نماتدهای *S. carpocapsae* جهش‌یافته ژنتیکی با فنوتیپ مقاوم به داروهای ضدکرم گزارش شد. یافته‌های این تحقیق نشان

مطالعات ژنتیکی نماتدهای بیمارگر حشرات تحقیقات اولیه درباره انتخاب ژنتیکی نماتدهای بیمارگر حشرات در اواخر دهه ۱۹۸۰ آغاز شد.

"صداقه و همکاران، نماتدهای بیمارگر حشرات رهیافتی زیست محیطی جهت کنترل زیستی آفات"

حاوی ژن پروتئین شوک حرارتی از *Caenorhabditis elegans* بود (Hashmi et al., 1995). همچنین، برای اولین بار از روش‌های دورگ‌گیری کنترل‌شده بین نژادهای مختلف *H. bacteriophora* به منظور افزایش تحمل حرارتی استفاده شد (Shapiro et al., 1997). تحقیقات بیشتر در این زمینه نشان داد که انتخاب ژنتیکی می‌تواند مقاومت *H. bacteriophora* را در برابر نماتدکش‌هایی مانند Fenamiphos, Oxamyl و Avermectin افزایش دهد، بدون اینکه تأثیر منفی بر سایر ویژگی‌های مهم مانند بیماری‌زایی، تحمل حرارتی و توانایی تولیدمثل داشته باشد (Glazer et al., 1997). این یافته‌ها به طور کلی نشان می‌دهند که روش‌های اصلاح ژنتیکی ابزارهای مؤثری برای بهبود نماتدهای بیمارگر حشرات در برابر تنش‌های محیطی هستند.

اکولوژی و رفتارشناسی نماتدهای بیمارگر حشرات

تحقیقات گسترده‌ای برای درک اکولوژی و رفتار نماتدهای بیمارگر حشرات انجام شده است تا کارایی آنها به عنوان عوامل کنترل بیولوژیک بهبود یابد. این مطالعات بر تعامل نماتدها با میزبان و همچنین تأثیر عوامل زنده و غیرزنده محیطی بر عملکرد آنها متمرکز بود. تحقیقات در زمینه رفتار جستجوی میزبان توسط نماتدهای خانواده Steinernematidae نشان داده‌اند که گونه‌های مختلف این نماتدها الگوهای حرکتی متمایزی دارند. به عنوان مثال، مطالعات نشان داده‌اند که *S. carpocapsae* تمایل به تحرک افقی محدودی داشته و عمدتاً در نزدیکی محل رهاسازی باقی می‌ماند، در حالی که *S. glaseri* توانایی پیمودن مسافت‌های بسیار طولانی‌تری را دارد (Moyle and Kaya, 1981). علاوه بر این، بررسی‌ها نشان داده‌اند که ویژگی‌های فیزیکی خاک می‌تواند تأثیر قابل توجهی بر پراکندگی و

داد که می‌توان از طریق روش‌های مهندسی ژنتیک، ویژگی‌های مقاومتی نماتدها را تغییر داد (Fodor et al., 1990). همچنین تحقیقات دیگری نشان داد که با استفاده از روش‌های پرورش انتخابی، می‌توان کارایی نماتد *S. carpocapsae* را در شناسایی و آلوده کردن لاروهای *G. mellonella* به طور قابل توجهی افزایش داد. این نتایج تأکید می‌کند که انتخاب مصنوعی می‌تواند نقش مهمی در بهبود عملکرد نماتدهای انگل داشته باشد (Gaugler et al., 1989). گروه تحقیقاتی این مطالعه را روی جمعیت‌های مختلف *S. carpocapsae* با تمرکز بر قدرت میزبان‌یابی علیه لارو سوسک‌های *Scarabaeidae* گسترش داد (Gaugler and Campbell, 1991; Gaugler et al., 1994). مطالعاتی که با هدف بررسی مقاومت به سرما در نماتد *S. feltiae* و باکتری همزیست آن *X. bovienii* انجام شد، نشان داد که با استفاده از تکثیر مکرر این ارگانیسم‌ها با لاروهای *G. mellonella*، کارایی استقرار نماتدها پس از ۱۲ مرحله عبور در دماهای مختلف به طور قابل توجهی افزایش یافت. این یافته‌ها حاکی از آن است که ارتباط ژنتیکی بین ویژگی‌های عملکردی نماتدها و عوامل محیطی وجود دارد و می‌توان دامنه سازگاری آن‌ها را از طریق انتخاب مصنوعی بهبود بخشید (Grewal et al., 1996). مطالعات متعددی نشان داده‌اند که روش‌های اصلاح ژنتیکی می‌توانند ویژگی‌های عملکردی نماتدها را به طور قابل توجهی بهبود بخشند. در یک تحقیق، از روش انتخاب ژنتیکی برای افزایش کارایی *S. feltiae* در کنترل مگس قارچ (*Lycoriella solani*) (Winnertz) استفاده شد. نتایج نشان داد که پس از ۳۴ دور انتخاب، نژاد اصلاح شده دارای قدرت بیماری‌زایی بالاتری نسبت به نژادهای انتخاب نشده بود (Tomalak, 1994). در مطالعه دیگری، محققان با استفاده از تکنیک ریزتزیقی، نژاد تراریخته‌ای از *H. bacteriophora* تولید کردند که

شرایط نامساعد محیطی دارند. به‌ویژه، مشاهدات آزمایشگاهی حاکی از آن است که این موجودات می‌توانند با باقی ماندن در لاشه میزبان خود تا مدت ۵۰ روز در شرایط سخت محیطی دوام آورند (Brown and Gaugler, 1997). این سازوکار بقاء، استراتژی مهمی برای حفظ جمعیت نماتدها در فصول نامساعد محسوب می‌شود.

پاسخ نماتدهای بیمارگر حشرات به محرک‌های

زیستی

مطالعات اخیر نشان داده‌اند که نماتدهای بیمارگر حشرات و همزیست‌های باکتریایی آنها از توانایی قابل توجهی در پاسخ به محرک‌های شیمیایی برخوردارند. این ویژگی به عنوان سازگاری تکاملی برای یافتن و آلوده کردن حشرات میزبان عمل می‌کند (Rasmann *et al.*, 2005; Rasmann *et al.*, 2012; Turlings *et al.*, 2012; Demarta *et al.*, 2014; Laznik and Trdan, 2016; Jagodić *et al.*, 2020; Grunseich *et al.*, 2021; Ceballos *et al.*, 2023). نماتدهای بیمارگر حشرات قادرند به ترکیبات فرار گیاهی مانند هگزانول و آلفاپینن پاسخ دهند (Lewis, 2002; Machado and Von Reuss, 2022). مطالعات نشان داده‌اند که دی‌اکسید کربن (CO₂) می‌تواند به تنهایی یا در ترکیب با سایر بوها در یافتن میزبان نقش داشته باشد (Hallem *et al.*, 2011). متابولیت‌های تولیدشده توسط باکتری‌های همزیست نماتدهای بیمارگر حشرات توانایی قابل توجهی در تنظیم روابط پیچیده اکولوژیک دارند. این ویژگی، حوزه‌ای نویدبخش برای پژوهش‌های آتی به شمار می‌رود. چنین دستاوردهایی زمینه‌ساز طراحی روش‌های نوین و کارآمد در مدیریت جمعیت آفات خواهند بود (Stock *et al.*, 2025).

توانایی بیماری‌زایی این نماتدها داشته باشد. مطالعات دقیق‌تر در این زمینه نشان داده‌اند که عواملی مانند بافت خاک و ترکیب آن می‌تواند بر کارایی این نماتدها در کنترل آفات تأثیر بگذارد (Georgis and Poinar, 1983a). این یافته‌ها بر اهمیت در نظر گرفتن شرایط محیطی در برنامه‌های کنترل بیولوژیک با استفاده از نماتدها تأکید دارد و همچنین مهاجرت عمودی نماتدهای *Heterorhabditis* spp. در خاک را توصیف نمودند (Georgis and Poinar, 1983b). استراتژی‌های جستجوی میزبان در نماتدها نیز به دو دسته کمینگر (Ambush) و جستجوگر (Cruise) تقسیم می‌شود، نماتدهای کمینگر در سطح خاک منتظر می‌مانند تا میزبان‌های متحرک (مانند سوسک‌ها) از کنارشان عبور کنند، اما نماتدهای جستجوگر فعالانه در خاک به دنبال میزبان‌های کم‌تحرک (مانند لاروها) می‌گردند (Campbell and Gaugler, 1993; Campbell and Kaya, 1999a,b; Campbell and Kaya, 2000).

مطالعات رفتاری نماتدهای بیمارگر حشرات نشان داده است که برخی گونه‌ها به دلیل استراتژی کمینگری، تحرک محدودی از خود نشان می‌دهند (Gaugler and Campbell, 1991). در مقابل، تحقیقات بعدی مشخص کرد که گونه‌هایی مانند *S. feltiae* و *S. riobrave* از الگوی رفتاری ترکیبی پیروی می‌کنند که شامل عناصری از هر دو استراتژی کمینگری و جستجوی فعال است (Grewal *et al.*, 1994). این یافته‌ها نشان می‌دهد که نماتدهای بیمارگر حشرات از تنوع رفتاری قابل توجهی در روش‌های میزبان‌یابی برخوردارند (Georgis and Hague, 1981; Bedding and Molyneux, 1982; Blossey and Ehlers, 1991; Samish and Glazer, 1992; Peters and Ehlers, 1994; Eidt and Thurston, 1995; Wang *et al.*, 1995).

تحقیقات نشان داده‌اند که برخی نماتدهای بیمارگر حشرات توانایی بقای قابل توجهی در

"صدافه و همکاران، نماتدهای بیمارگر حشرات رهیافتی زیست محیطی جهت کنترل زیستی آفات"

کاربرد نماتدهای بیمارگر حشرات در کنترل آفات

مهمترین مانع در استفاده گسترده از نماتدهای بیمارگر حشرات برای کنترل آفات بخش‌های هوایی گیاه، حساسیت این نماتدها به اشعه ماوراء بنفش (UV) و خشک شدن در معرض نور خورشید (desiccation) است (Shapiro-Ilan and Lewis, 2024). با این حال، در دو دهه اخیر پیشرفت‌های قابل توجهی در توسعه فرمولاسیون‌های محافظتی حاصل شده است. اولین تلاش‌ها شامل توسعه ژل‌ها و پلیمرهای محافظ بود (Navon et al., 2002; Schroer and Ehlers, 2005). از جمله موفقیت‌های میدانی می‌توان به استفاده از ژل Barricade® برای کنترل حشرات چوب‌خوار (Shapiro-Ilan et al., 2010; Shapiro-Ilan et al., 2016)، کاربرد پلیمر جاذب رطوبت Zeba® علیه شپشک‌های آردآلود و استفاده از کربوکسی‌متیل سلولز برای کنترل کرم برگ‌خوار پاییزه (*Spodoptera frugiperda*) اشاره کرد (Fallet et al., 2022). همچنین فرمولاسیون‌های مبتنی بر کائولین و نشاسته مایع (Wu et al., 2023a) و نانوامولسیون‌هایی که مانند سپر از هر نماتد محافظت می‌کنند (Wu et al., 2023b) با توسعه بیشتر این فرمولاسیون‌های نوین، می‌توان انتظار داشت که استفاده از نماتدهای بیمارگر حشرات در محیط‌ها به طور قابل توجهی گسترش یابد (Stock et al., 2025).

نقش زیستی نماتدها

از جمله ارگانسیم‌های مفید متعددی که در کنترل زیستی موثرند، نماتدهای بیمارگر آفات کشاورزی و جنگلی هستند (Poinar, 1983; Bedding, 1993; Askary, 2010; Belien, 2018). ارتباطات آنها از معمولی (یعنی فورتیک) تا انگلی اجباری و بیماری‌زایی متغیر است. بیش از ۱۲ درصد از گونه‌های تازه توصیف شده بین سال‌های ۲۰۱۱ تا

۲۰۱۹ با بی‌مهرگان از جمله حشرات مرتبط هستند و بسیاری از آنها دارای پتانسیل کنترل زیستی هستند (Hodda, 2022). شناسایی سریع و دقیق آنها برای اخذ مجوزها و اجرای موفقیت‌آمیز آنها در برنامه‌های کنترلی ضروری است (Lacey et al., 2001; MacLeod et al., 2010; Frewin et al., 2013; Ashfaq and Hebert, 2016). به دلیل پتانسیل کنترل زیستی، تحقیقات روی پنج خانواده *Neotylenchidae*، *Mermithidae*، *Rhabditidae* و *Steinernematidae* متمرکز شده است. دو خانواده *Heterorhabditidae* و *Steinernematidae* به عنوان عوامل کنترل حشرات بیشترین اثربخشی را از خود نشان داده‌اند (Lacey et al., 2001; Campos-Herrera, 2015). اخیراً، گونه‌های جنس *Oscheius*، به عنوان جایگزین‌های امیدوارکننده برای مدیریت آفات مورد بررسی قرار گرفته‌اند (Zhang et al., 2008). برخی از نماتدهای بیمارگر حشرات در مواجهه با میزبان نسبتاً اختصاصی عمل می‌کنند، در حالی که برخی دیگر طیف وسیع‌تری از میزبان‌ها را آلوده می‌کنند. به عنوان مثال، *S. carpocapsae*، *S. feltiae* و *H. indica* بسیاری از گونه‌های حشرات از چندین خانواده و راسته را آلوده می‌کنند (Peters, 1996; San-Blas et al., 2019). در حالی که *S. scapterisci* عمدتاً راست‌بالان (*Orthoptera*)، عمدتاً ملخ‌ها و جیرجیرک‌ها، را آلوده می‌کند، و *S. scarabaei* و *S. kushidai* ترجیحاً لارو سوسک‌های *Scarabaeidae* را آلوده می‌کنند (Mamiya, 1988; Nguyen and Smart, 1991).

اکثر نماتدهای بیمارگر حشرات که تاکنون توصیف شده‌اند، با استفاده از لارو *G. mellonella* (حشره‌ای بسیار حساس) به عنوان طعمه، از خاک جداسازی شده‌اند. به احتمال زیاد، بسیاری از گونه‌های نماتد میزبان‌خاص که هنوز توصیف نشده‌اند نیز به همین روش از خاک جداسازی

چرخه زندگی نماتدها

چرخه زندگی نماتدهای بیمارگر حشرات در داخل بدن حشره میزبان مرده تکمیل و تکثیر می‌شود و شامل مراحل تخم، چهار مرحله لاروی و مرحله بلوغ است. ویژگی کلیدی این چرخه، همزیستی اجباری با باکتری‌های گرم منفی است که در روده لاروهای عفونت‌زای مرحله سوم (که لاروهای دئور نیز نامیده می‌شوند) ساکن بوده و در فرآیند عفونت حشرات نقش دارند (Shapiro-Ilan *et al.*, 2017). این لاروهای عفونت‌زا به عنوان تنها مرحله غیرتغذیه‌ای و آزادزی، قادرند در غیاب میزبان مناسب برای چندین ماه در خاک زنده بمانند (Hominick, 1990) و با استفاده از نشانه‌های محیطی و میزبانی نظیر دی‌اکسید کربن، ارتعاشات و مواد شیمیایی حاصل از فضولات حشرات، میزبان‌های مناسب را شناسایی کرده و به آن‌ها حمله می‌کنند. لاروها پس از ورود به میزبان جدید، باکتری‌های همزیست را آزاد کرده و با ایجاد عفونت عمومی، حشره را در عرض ۲۴ تا ۴۸ ساعت از بین می‌برند، سپس چرخه زندگی خود را درون لاشه حشره تکرار می‌کنند (Shapiro-Ilan *et al.*, 2017).

نحوه تأثیر نماتدها روی حشرات

نحوه تأثیر گذاری نماتدهای *Steinernematidae* و *Heterorhabditidae* روی حشرات طی مراحل زیر می‌باشد:

مرحله ۱: نفوذ به بدن میزبان

نماتدهای عفونت‌زا از طریق منافذ طبیعی مانند دهان، مخرج یا روزنه‌های تنفسی یا با عبور از غشای بین بندی کوتیکول به بدن میزبان نفوذ می‌کنند (Gaugler, 1988; Koppenhöfer *et al.*, 2007). نماتدهای وارد شده به دستگاه گوارش باید بتوانند در محیط شیمیایی آن زنده بمانند و از سلول‌های پوششی روده یا لوله‌های مالپیکی عبور

خواهند شد. به دلیل توانایی‌های قابل توجه، مطالعات زیادی روی آنها انجام شده که منتهی به درک زیست‌شناسی عمیقی از زندگی آنها شده است. با این حال، پس از نیم قرن پیشرفت در تحقیقات مربوط به نماتدهای بیمارگر حشرات، بسیاری از جنبه‌های مرتبط با زیست‌شناسی آنها ناشناخته باقی مانده‌اند (San-Blas, 2013). به عنوان مثال، طول عمر مرحله عفونت‌زای نماتد (*Infective Juvenile*) هنوز به طور قطع مشخص نشده است. اگرچه نماتدهای عفونت‌زا اغلب در آزمایشگاه سال‌ها زنده می‌مانند و در خاک به مدت طولانی باقی می‌مانند، اما پس از رسیدن به همولنف حشره میزبان، طول عمر آنها به ساعت‌ها یا روزها کاهش می‌یابد. در واقع، چرخه زندگی از تخم تا تخم، بدون در نظر گرفتن تشکیل نماتد عفونت‌زا، تنها چند روز طول می‌کشد. بنابراین، پاسخ به این سوال ساده می‌تواند به بحثی بی‌پایان تبدیل شود. یکی از ویژگی‌های اساسی نماتدهای بیمارگر حشرات این است که نماتد و باکتری را نمی‌توان به عنوان موجودات جداگانه در نظر گرفت، بلکه آن‌ها همزیست اجباری هستند (Aldana and Robeva, 2021). آن‌ها باکتری‌ها را در خود جای داده و انتقال می‌دهند، که به نوبه خود به نماتد کمک می‌کنند تا عملکردهای مختلفی را انجام دهد (Mucci *et al.*, 2022) و نماتدهای بیمارگر حشرات بدون باکتری به طور طبیعی وجود ندارند، و باکتری‌ها نیز قادر به زنده ماندن در خاک خارج از نماتد عفونت‌زا یا حشره میزبان نیستند. این تعامل، با ویژگی‌های متعدد و پیچیده‌ای که از آن نشأت می‌گیرد، دقیقاً چیزی است که آن‌ها را به عنوان ارگانیسم‌های بیمارگر حشرات بسیار موفق تبدیل می‌کند (Stock and Hazir, 2025).

"صداقه و همکاران، نماتدهای بیمارگر حشرات رهیافتی زیست محیطی جهت کنترل زیستی آفات"

باکتری‌های *Xenorhabdus* sp. را از طریق دفع آزاد می‌کنند (Goodrich-Blair, 2007). همچنین نماتدهای *Heterorhabditis* sp. نیز باکتری‌های *Photorhabdus* sp. را با بالا آوردن محتویات روده از دهان خارج می‌کنند (Ciche and Ensign, 2003).

مرحله ۴: کشتن میزبان

نماتدهای خانواده *Steinernematidae* حتی بدون باکتری می‌توانند با ترشح پروتئین‌های سمی میزبان را بکشند (Lu et al., 2017). در مقابل، خانواده *Heterorhabditidae* بیشتر متکی به باکتری‌ها هستند (Han and Ehlers, 2000). باکتری‌ها با تولید سموم مختلف و متابولیت‌های ثانویه باعث سرکوب ایمنی، تخریب سلول‌های روده و مرگ میزبان می‌شوند (Bode, 2009; Rodou et al., 2010) (شکل ۱).

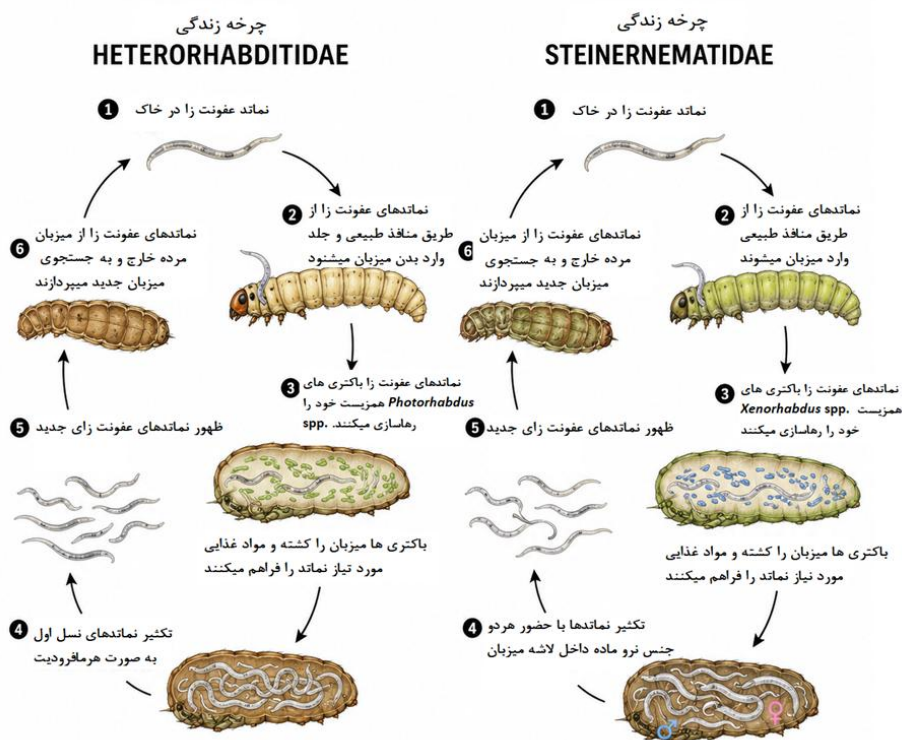
کنند (Sicard et al., 2004). برخی گونه‌ها مانند کرم‌های سفید با سلول‌های پوششی ضخیم روده، مانع فیزیکی ایجاد می‌کنند (Cui et al., 1993).

مرحله ۲: فعال‌سازی نماتدها

پس از رسیدن نماتدهای عفونت‌زا به همولنف میزبان، از حالت غیرفعال خارج شده و تغییرات مورفولوژیک مانند باز شدن دهان، تغییر کوتیکول در *Heterorhabditids* و فعال‌سازی غدد حلقی رخ می‌دهد (Strauch and Ehlers, 1998). این فرایند سه مرحله دارد: غیرفعال، نیمه‌فعال و کاملاً فعال (Lu et al., 2017) محرک‌های فعال‌سازی شامل ترکیبات میزبان (مثل همولنف)، دی‌اکسید کربن و آمونیاک هستند (Kikuta et al., 2009; San- Blas et al., 2014).

مرحله ۳: آزادسازی باکتری‌های همزیست

طی این فرایند بعد از ورود نماتدهای *Steinernema* sp. به همولنف میزبان، این نماتدها



شکل ۱. چرخه زندگی نماتدهای بیمارگر حشرات

باکتری‌های *Photorhabdus* spp. و *Xenorhabdus* spp. بیشترین از سایر خانواده‌ها برای کنترل بیولوژیک مورد توجه قرار گرفته‌اند (جدول ۲ و ۳).

گونه‌های مهم نماتدها در کنترل آفات در بین انواع مختلف نماتدها، نماتدهای بیماری‌زای حشرات در خانواده‌های *Heterorhabditidae* و *Steinernematidae* به دلیل ارتباط متقابل با

جدول ۲. گونه‌های نماتدهای جنس *Steinernerema*

نام علمی نماتد	باکتری همزیست	نام علمی نماتد	باکتری همزیست
<i>S. abbasi</i>	<i>Xenorhabdus indica</i>	<i>S. aciari</i>	<i>X. ishibashii</i>
<i>S. affine</i>	<i>X. bovienii</i>	<i>S. africanum</i>	<i>X. bovienii</i> subsp. <i>africana</i>
<i>S. akhursti</i>	<i>X. yunnanensis</i>	<i>S. anantnagense</i>	<i>X. anantnagensis</i>
<i>S. apuliae</i>	<i>X. kozodoii</i>	<i>S. arenarium</i>	<i>X. kozodoii</i>
<i>S. ashiuense</i>	<i>X. hominickii</i>	<i>S. australe</i>	<i>X. magdalenensis</i>
<i>S. backanense</i>	—	<i>S. bakwenae</i>	<i>X. bakwenae</i>
<i>S. bicornutum</i>	<i>X. budapestensis</i>	<i>S. biddulphi</i>	<i>Xenorhabdus</i> sp. (close to <i>X. indica</i>)
<i>S. bifurcatum</i>	<i>Xenorhabdus</i> sp. (close to <i>X. indica</i>)	<i>S. boemarei</i>	<i>X. kozodoii</i>
<i>S. cameroonense</i>	<i>Xenorhabdus</i> sp. (close to <i>X. miraniense</i>)	<i>S. carpocapsae</i>	<i>X. nematophila</i>
<i>S. citrae</i>	<i>X. bovienii</i>	<i>S. colombiense</i>	—
<i>S. costaricense</i>	Close to <i>X. koppenhoeferi</i> & <i>X. khoisanae</i>	<i>S. cubanum</i>	<i>X. poinarii</i>
<i>S. cumgarensense</i>	—	<i>S. diaprepesi</i>	<i>X. doucetiae</i>
<i>S. eapokense</i>	<i>X. eapokensis</i>	<i>S. ethiopiense</i>	—
<i>S. fabii</i>	<i>X. khoisanae</i>	<i>S. feltiae</i>	<i>X. bovienii</i>
<i>S. hermaphroditum</i>	<i>X. griffiniae</i>	<i>S. huense</i>	<i>Xenorhabdus</i> sp. (close to <i>X. stockiae</i>)
<i>S. ichnusae</i>	<i>X. bovienii</i>	<i>S. indicum</i>	<i>X. griffiniae</i>
<i>S. innovationi</i>	—	<i>S. intermedium</i>	<i>Xenorhabdus</i> sp. (close to <i>X. bovienii</i>)
<i>S. jeffreyense</i>	<i>X. khoisanae</i>	<i>S. jolietti</i>	<i>Xenorhabdus</i> sp. (close to <i>X. bovienii</i>)
<i>S. kandii</i>	<i>X. indica</i>	<i>S. kari</i>	<i>X. hominickii</i>
<i>S. khoisanae</i>	<i>X. khoisanae</i>	<i>S. khuongi</i>	—
<i>S. kraussei</i>	<i>X. bovienii</i>	<i>S. kushidai</i>	<i>X. japonica</i>
<i>S. lamjungense</i>	—	<i>S. leizhouense</i>	—
<i>S. litchii</i>	<i>X. griffiniae</i>	<i>S. littorale</i>	<i>X. aichiensis</i>
<i>S. rarum</i>	<i>X. szentirmaii</i>	<i>S. riobrave</i>	<i>X. cabanillasii</i>

"صداقه و همکاران، نمادهای بیمارگر حشرات رهیافتی زیست محیطی جهت کنترل زیستی آفات"

<i>S. riojaense</i>	<i>X. kozodoii</i>	<i>S. ritteri</i>	—
<i>S. scarabaei</i>	<i>X. koppenhoeferi</i>	<i>S. schliemanni</i>	Close to <i>X. hominickii</i>
<i>S. shori</i>	<i>Xenorhabdus</i> sp. (close to <i>X. indica</i>)	<i>S. siamkayai</i>	<i>X. stockiae</i>
<i>S. sichuanense</i>	<i>X. bovienii</i>	<i>S. silvaticum</i>	<i>X. bovienii</i>
<i>S. surkhetense</i>	<i>Xenorhabdus</i> sp. (close to <i>X. stockiae</i>)	<i>S. tami</i>	—

جدول ۳. گونه‌های جنس *Heterorhabditis*

نام علمی نماد	باکتری همزیست	نام علمی نماد	باکتری همزیست
<i>H. bacteriophora</i>	<i>P. caribbeanensis</i> , <i>P. cinerea</i> , <i>P. thracensis</i> , <i>P. kleinii</i> , <i>P. kharii</i> subsp. <i>kharii</i> , <i>P. laumondii</i> subsp. <i>laumondii</i> , <i>P. stackebrandtii</i> , <i>P. laumondii</i> subsp. <i>clarkei</i> , <i>P. kayaii</i> , <i>P. luminescens</i> subsp. <i>mexicana</i>	<i>H. beicherriana</i>	<i>P. bodei</i>
<i>H. casmirica</i>	<i>P. laumondii</i> subsp. <i>clarkei</i>	<i>H. georgiana</i>	<i>P. stackebrandtii</i> , <i>P. kleinii</i>
<i>H. ruandica</i>	<i>P. laumondii</i> subsp. <i>laumondii</i>	<i>H. zacatecana</i>	<i>P. kleinii</i>
<i>H. amazonensis indica</i>	<i>P. aballayi</i> , <i>P. luminescens</i> subsp. <i>venezuelensis</i>	<i>H. baujardi</i>	<i>P. namnaonensis</i>
<i>H. mexicana</i>	<i>P. luminescens</i> subsp. <i>mexicana</i>	<i>H. noenieputensis</i>	<i>P. noenieputensis</i>
<i>H. taysearae</i>	<i>P. sonorensis</i>	<i>H. atacamensis</i>	<i>P. antumapuensis</i> , <i>P. kharii</i> subsp. <i>guanajuatensis</i>
<i>H. downesi megidis</i>	<i>P. cinerea</i> , <i>P. temperata</i>	<i>H. marelatus</i>	<i>P. tasmanensis</i>
<i>H. megidis</i>	<i>P. cinerea</i> , <i>P. temperata</i>	<i>H. safricana</i>	<i>P. laumondii</i> subsp. <i>laumondii</i>
<i>H. zealandica</i>	<i>P. tasmaniensis</i> , <i>P. heterorhabditis</i> subsp. <i>heterorhabditis</i> , <i>P. temperata</i>	<i>H. egyptii</i>	-
<i>H. hambletoni</i>	-	<i>Heterorhabditis</i> sp.	<i>P. hainanensis</i>
<i>Heterorhabditis</i> sp.	<i>P. hindustanensis</i>	<i>Heterorhabditis</i> sp.	<i>P. heterorhabditis</i> subsp. <i>aluminescens</i>

نتیجه‌گیری

اثرات سوء بی‌شمار ترکیبات شیمیایی روی محیط زیست، سلامت انسان و دشمنان طبیعی، یکی از چالش‌های مهم علم مبارزه با آفات به شمار می‌رود. از این رو، دانشمندان در پی جایگزینی راهکارهای جدید و مناسب در کشاورزی پایدار هستند. نمادهای بیمارگر حشرات با توانایی بالای

خود در کنترل زیستی آفات و قابلیت همزیستی با باکتری‌های ویژه، ابزاری قدرتمند برای کنترل بیولوژیک آفات خاکزی و تنه درختان به شمار می‌آیند. تاریخچه طولانی تحقیقات و توسعه این گروه نشان‌دهنده ارزش بالای آنها در کشاورزی پایدار است. با پیشرفت‌های ژنتیکی، فرمولاسیون‌های نوین و استفاده از فناوری‌های

مولکولی، کاربرد این نماتدها در مدیریت آفات در حال گسترش است.

منابع

- Adams BJ, Burnell AM, Powers TO. (1998) A phylogenetic analysis of Heterorhabditis (Nemata: Rhabditidae) based on internal transcribed spacer 1 DNA sequence data. *Journal of Nematology*. 30: 22–39.
- Akhurst RJ. (1987) Use of starch gel electrophoresis in the taxonomy of the genus *Heterorhabditis* (Nematoda: Heterorhabditidae). *Nematologica*. 33(1): 1–9.
- Akhurst RJ, Bedding RA. (1986) Natural occurrence of insect pathogenic nematodes (Steinernematidae and Heterorhabditidae) in soil in Australia. *Australian Journal of Entomology*. 25: 241–244. <https://doi.org/10.1111/j.1440-6055.1986.tb01110.x>.
- Aldana M, Robeva R. (2021) New challenges in systems biology: Understanding the holobiont. *Frontiers in Physiology*. 12: 662878. <https://doi.org/10.3389/fphys.2021.662878>.
- Ashfaq M, Hebert PD. (2016) DNA barcodes for bio-surveillance: regulated and economically important arthropod plant pests. *Genome*. 59: 933–945. <https://doi.org/10.1139/gen-2016-0024>.
- Askary TH. (2010) Nematodes as biocontrol agents. In: Lichtfouse E (ed.) *Sociology, Organic Farming, Climate Change and Soil Science*. Springer, Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-90-481-3333-8_13.
- Bedding RA, Molyneux AS. (1982) Penetration of insect cuticle by infective juveniles of *Heterorhabditis* spp. (Heterorhabditidae: Nematoda). *Nematologica*. 28: 354–359.
- Bedding RA. (1993) Biological control of *Sirex noctilio* using the nematode *Beddingia siricidicola*. In: Bedding RA, Akhurst R, Kaya HK. (eds.) *Nematodes and the biological control of insect pests*. CSIRO Publications, Australia.
- Belien T. (2018) Entomopathogenic nematodes as biocontrol agents of insect pests in orchards. CAB Reviews, USA. <https://doi.org/10.1079/PAVSNNR201813058>.
- Blossey B, Ehlers RU. (1991) Entomopathogenic nematodes (*Heterorhabditis* spp. and *Steinernema anomali*) as potential antagonists of the biological weed control agent *Hylobius transversovittatus* (Coleoptera: Curculionidae). *Journal of Invertebrate Pathology*. 58: 453–454.
- Bode HB. (2009) Entomopathogenic bacteria as a source of secondary metabolites. *Current Opinion in Chemical Biology*. 13: 224–230. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2009.02.037>.
- Brown IM, Gaugler R. (1997) Temperature and humidity influence emergence and survival of entomopathogenic nematodes. *Nematologica*. 43(5): 363–376.
- Campbell JF, Gaugler R. (1993) Nictation behaviour and its ecological implications in the host search strategies of entomopathogenic nematodes (Heterorhabditidae and Steinernematidae). *Behaviour*. 126: 155–169.
- Campbell JF, Kaya HK. (1999a) How and why a parasitic nematode jumps. *Nature*. 397: 485–486. <https://doi.org/10.1038/17254>.
- Campbell JF, Kaya HK. (1999b) Mechanism, kinematic performance, and fitness consequences of entomopathogenic nematode (*Steinernema* spp.) jumping behavior. *Canadian Journal of Zoology*. 77: 1947–1955.
- Campbell J, Kaya H. (2000) Influence of insect associated cues on the jumping behavior of entomopathogenic nematodes (*Steinernema* spp.). *Behaviour*. 137: 591–609. <https://doi.org/10.1163/156853900502231>.
- Campos-Herrera R. (2015) Nematode pathogenesis of insects and other pests: Ecology and applied technologies for sustainable plant and crop protection. Springer, Switzerland. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-18266-7>.

"صدافه و همکاران، نماتدهای بیمارگر حشرات رهیافتی زیست محیطی جهت کنترل زیستی آفات"

- Capinera JL, Hibbard BE. (1987) Bait formulations of chemical and microbial insecticides for suppression of crop-feeding grasshoppers. *Journal of Agricultural Entomology*. 4: 337–344.
- Ceballos R, Palma-Millanao R, Navarro PD, Urzúa J, Alveal J. (2023) Positive chemotaxis of the entomopathogenic nematode *Steinernema australe* (Panagrolaimorpha: Steinernematidae) towards high-bush blueberry (*Vaccinium corymbosum*) root volatiles. *International Journal of Molecular Sciences*. 24(13): 10536. <https://doi.org/10.3390/ijms241310536>.
- Ciche TA, Ensign JC. (2003) For the insect pathogen *Photorhabdus luminescens*, which end of a nematode is out? *Applied and Environmental Microbiology*. 69: 1890–1897. <https://doi.org/10.1128/AEM.69.4.1890-1897.2003>.
- Connick Jr WJ, Nickle WR, Vinyard BT. (1993) Pesta: New granular formulations for *Steinernema carpocapsae*. *Journal of Nematology*. 25(2): 198–203.
- Cui L, Gaugler R, Wang Y. (1993) Penetration of steinernematid nematodes (Nematoda: Steinernematidae) into Japanese beetle larvae, *Popillia japonica* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Journal of Invertebrate Pathology*. 62(1): 73–78. <https://doi.org/10.1006/jipa.1993.1077>.
- Demarta L, Hibbard BE, Bohn MO, Hiltbold I. (2014) The role of root architecture in foraging behavior of entomopathogenic nematodes. *Journal of Invertebrate Pathology*. 122: 32–39. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2014.08.002>.
- Eidt DC, Thurston GS. (1995) Physical deterrents to infection by entomopathogenic nematodes in wireworms (Coleoptera: Elateridae) and other soil insects. *Canadian Entomologist*. 127: 423–429. <https://doi.org/10.4039/Ent127423-3>.
- Fallet P, Bazagwira D, Guenat JM, Bustos-Segura C, Karangwa P, Mukundwa IP, Kajuga J, Degen T, Toepfer S, Turlings TCJ. (2022) Laboratory and field trials reveal the potential of a gel formulation of entomopathogenic nematodes for the biological control of fall armyworm caterpillars (*Spodoptera frugiperda*). *Biological Control*. 176: 105086. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2022.105086>.
- Fodor A, Vecseri G, Farkas T. (1990) *Caenorhabditis elegans* as a model for the study of entomopathogenic nematodes. In: Gaugler R. (ed.) Entomopathogenic nematodes in biological control. CRC Press, USA.
- Frewin A, Scott-Dupree C, Hanner R. (2013) DNA barcoding for plant protection: applications and summary of available data for arthropod pests. CABI Reviews, USA.
- Gaugler R. (1988) Ecological considerations in the biological control of soil-inhabiting insects with entomopathogenic nematodes. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. 24(1-3): 351–360. [https://doi.org/10.1016/0167-8809\(88\)90078-3](https://doi.org/10.1016/0167-8809(88)90078-3).
- Gaugler R, Campbell JF, McGuire TR. (1989) Selection for host-finding in *Steinernema feltiae*. *Journal of Invertebrate Pathology*. 54: 363–372. [https://doi.org/10.1016/0022-2011\(89\)90120-1](https://doi.org/10.1016/0022-2011(89)90120-1).
- Gaugler R, Campbell JF. (1991) Behavioural response of the entomopathogenic nematodes *Steinernema carpocapsae* and *Heterorhabditis bacteriophora* to oxamyl. *Annals of Applied Biology*. 119(1): 131–138. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1991.tb04851.x>.
- Gaugler R, Wang YI, Campbell JF. (1994) Aggressive and evasive behaviors in *Popillia japonica* (Coleoptera: Scarabaeidae) larvae: defenses against entomopathogenic nematode attack. *Journal of Invertebrate Pathology*. 64(3): 193–199. [https://doi.org/10.1016/S0022-2011\(94\)90150-3](https://doi.org/10.1016/S0022-2011(94)90150-3).
- Georgis R, Hague NGM. (1981) A neoaplectanid nematode in the larch sawfly *Cephalcia lariciphila* (Hymenoptera: Pamphiliidae). *Annals of Applied Biology*. 99(2): 171–177. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1981.tb05144.x>.
- Georgis R, Poinar Jr GO. (1983a) Effect of soil texture on the distribution and infectivity of *Neoaplectana carpocapsae* (Nematoda: Steinernematidae). *Journal of Nematology*. 15: 308–311.
- Georgis R, Poinar Jr GO. (1983b) Vertical migration of *Heterorhabditis bacteriophora* and *H. heliothidis* (Nematoda: Heterorhabditidae) in sandy loam soil. *Journal of Nematology*. 15: 652–654.
- Georgis R. (1990) Formulation and application technology. In: Gaugler R, Kaya HK. (eds.)

Entomopathogenic nematodes in biological control. CRC Press, US.

Glaser RW, Fox H. (1930) A nematode parasite of the Japanese beetle (*Popillia japonica* Newm.). *Science*. 71(1827): 16-17. <https://doi.org/10.1126/science.71.1827.16.c>.

Glazer I. (1997) Effects of infected insects on secondary invasion of *Steinernematid* entomopathogenic nematodes. *Parasitology*. 114(6): 597-604. <https://doi.org/10.1017/S0031182097008809>.

Glazer I. (2015) Improvement of entomopathogenic nematodes: A genetic approach. In: Campos-Herrera R. (ed.) Nematode pathogenesis of insects and other pests: Ecology and applied technologies for sustainable plant and crop protection. Springer, Switzerland. https://doi.org/10.1007/978-3-319-18266-7_2.

Goodrich-Blair H. (2007) They've got a ticket to ride: *Xenorhabdus nematophila*-*Steinernema carpocapsae* symbiosis. *Current Opinion in Microbiology*. 10(3): 225-230. <https://doi.org/10.1016/j.mib.2007.05.006>.

Grenier E, Catzefflis FM, Abad P. (1997) Genome sizes of the entomopathogenic nematodes *Steinernema carpocapsae* and *Heterorhabditis bacteriophora* (Nematoda: Rhabditida). *Parasitology*. 114(5): 497-501. <https://doi.org/10.1017/S0031182096008736>.

Grewal PS, Selvan S, Gaugler R. (1994) Nematodes: niche breadth for infection, establishment, and reproduction. *Journal of Thermal Biology*. 19: 245-253.

Grewal PS, Gaugler R, Wang YI. (1996) Enhanced cold tolerance of the entomopathogenic nematode *Steinernema feltiae* through genetic selection. *Annals of Applied Biology*. 129(2): 335-341. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1996.tb05756.x>.

Grewal PS. (2000) Enhanced ambient storage stability of an entomopathogenic nematode through anhydrobiosis. *Pest Management Science: Formerly Pesticide Science*. 56(5): 401-406. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1526-4998\(200005\)56:5<401::AID-PS137>3.0.CO;2-4](https://doi.org/10.1002/(SICI)1526-4998(200005)56:5<401::AID-PS137>3.0.CO;2-4).

Grunseich JM, Aguirre NM, Thompson MN, Ali JG, Helms AM. (2021) Chemical cues from entomopathogenic nematodes vary across three species with different foraging strategies, triggering different behavioral responses in prey and competitors. *Journal of Chemical Ecology*. 47(10): 822-833. <https://doi.org/10.1007/s10886-021-01304-8>.

Hallem EA, Dillman AR, Hong AV, Zhang Y, Yano JM, DeMarco SF, Sternberg PW. (2011) A sensory code for host seeking in parasitic nematodes. *Current Biology*. 21(5): 377-383. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2011.01.048>.

Han R, Ehlers RU. (2000) Pathogenicity, development, and reproduction of *Heterorhabditis bacteriophora* and *Steinernema carpocapsae* under axenic in vivo conditions. *Journal of Invertebrate Pathology*. 75(1): 55-58. <https://doi.org/10.1006/jipa.1999.4900>.

Hashmi S, Hashmi G, Gaugler R. (1995) Genetic transformation of an entomopathogenic nematode by microinjection. *Journal of Invertebrate Pathology*. 66(3): 293-296. <https://doi.org/10.1006/jipa.1995.1103>.

Hodda M. (2022) Phylum Nematoda: trends in species descriptions, the documentation of diversity, systematics, and the species concept. *Zootaxa*. 5114(1): 290-317. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.5114.1.2>.

Hominick WM, Briscoe BR. (1990) Survey of 15 sites over 28 months for entomopathogenic nematodes (Rhabditida: Steinernematidae). *Parasitology*. 100: 289-294. <https://doi.org/10.1017/S0031182000061291>.

Jagodič A, Majič I, Trdan S, Laznik Z. (2020) Are synthetic VOC, typically emitted by barley (*Hordeum vulgare* L.) roots, navigation signals for entomopathogenic nematodes (*Steinernema* and *Heterorhabditis*)? *Russian Journal of Nematol*. 28: 29-39. <https://doi.org/10.24411/0869-6918-2020-10002>.

Kaya HK, Nelsen CE. (1985) Encapsulation of *S. tid* and *heterorhabditis* nematodes with calcium alginate: A new approach for insect control and other applications. *Environmental Entomology*. 14: 572-

"صداقه و همکاران، نماتدهای بیمارگر حشرات رهیافتی زیست محیطی جهت کنترل زیستی آفات"

574. <https://doi.org/10.1093/ee/14.5.572>.

Kikuta S, Kiuchi T, Aoki F, Nagata M. (2009) Recovery of infective juveniles of the entomopathogenic nematode *Steinernema carpocapsae* via factors produced by insect cells and symbiotic bacteria. *Nematology*. 11(4): 611-618. <https://doi.org/10.1163/138855409X124653622560719>.

Koppenhöfer AM, Grewal PS, Fuzy EM. (2007) Differences in penetration routes and establishment rates of four entomopathogenic nematode species into four white grub species. *Journal of Invertebrate Pathology*. 94: 184-195. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2006.10.005>.

Lacey LA, Frutos R, Kaya HK, Vails P. (2001) Insect pathogens as biological control agents: do they have a future? *Biological Control*. 21: 230-248. <https://doi.org/10.1006/bcon.2001.0938>.

Laznik Ž, Trdan S. (2016) Attraction behaviors of entomopathogenic nematodes (Steinernematidae and Heterorhabditidae) to synthetic volatiles emitted by insect damaged potato tubers. *Journal of Chemical Ecology*. 42: 314-322. <https://doi.org/10.1007/s10886-016-0686-y>.

Lewis EE. (2002) Behavioural ecology. In: Gaugler R. (ed.) Entomopathogenic nematology. CABI Publishing, UK. <https://doi.org/10.1079/9780851995670.0205>.

Liu J, Berry RE. (1995) Natural distribution of entomopathogenic nematodes (Rhabditida: Heterorhabditidae and Steinernematidae) in Oregon soils. *Environmental Entomology*. 24(1): 159-163. <https://doi.org/10.1093/ee/24.1.159>.

Lu D, Macchietto M, Chang D, Barros MM, Baldwin J, Mortazavi A, Dillman AR. (2017) Activated entomopathogenic nematode infective juveniles release lethal venom proteins. *PloS Pathogens*. 13(4): e1006302. <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1006302>.

Machado RA, Von Reuss SH. (2022) Chemical ecology of nematodes. *Chimia*. 76(11): 945-953. <https://doi.org/10.2533/chimia.2022.945>.

MacLeod A, Pautasso M, Jeger MJ, Haines-Young R. (2010) Evolution of the international regulation of plant pests and challenges for future plant health. *Food Security*. 2(1): 49-70. <https://doi.org/10.1007/s12571-010-0054-7>.

Mamiya Y. (1988) *Steinernema kushidai* n. sp. (Nematoda: Steinernematidae) associated with scarabaeid beetle larvae from Shizuoka, Japan. *Applied Entomology and Zoology*. 23: 313-320. <https://doi.org/10.1303/aez.23.313>.

Mason JM, Matthews GA, Wright DJ. (1999) Evaluation of spinning disc technology for the application of entomopathogenic nematodes against a foliar pest. *Journal of Invertebrate Pathology*. 73(3): 282-288. <https://doi.org/10.1006/jip.1998.4832>.

Metwally HM, Saleh MM, Abonaem M. (2025) Formulation for foliar and soil application of entomopathogenic nematodes for controlling the onion thrips *Thrips tabaci* Lindeman (Thysanoptera: Thripidae). *Egyptian Journal of Biological Pest Control*. 35(1): 4. <https://doi.org/10.1186/s41938-025-00841-8>.

Moyle PL, Kaya HK. (1981) Dispersal and infectivity of the entomogenous nematode, *Neoaplectana carpocapsae* Weiser (Rhabditida: Steinernematidae), in sand. *Journal of Nematology*. 13(3): 295.

Mucci NC, Jones KA, Cao M, Wyatt MR II, Foye S, Kauffman SJ, Richards GR, Taufer M, Chikaraishi Y, Steffan SA, Campagna SR, Goodrich-Blair H. (2022) Apex predator nematodes and meso-predator bacteria consume their basal insect prey through discrete stages of chemical transformations. *MSystems*. 7(3): e00312-22. <https://doi.org/10.1128/msystems.00312-22>.

Navon A, Nagalakshmi VK, Levski S, Salame L, Glazer I. (2002) Effectiveness of entomopathogenic nematodes in an alginate gel formulation against lepidopterous pests. *Biocontrol Science and Technology*. 12(6): 737-746. <https://doi.org/10.1080/0958315021000039914>.

Nguyen KB, Smart Jr GC. (1990) *Steinernema scapterisci* n. sp. (Rhabditida: Steinernematidae). *Journal of Nematology*. 22(2): 187.

Nguyen KB, Smart Jr GC. (1991) Pathogenicity of *Steinernema scapterisci* to selected invertebrates. *Journal of Nematology*. 23(1): 7-11.

- Nikakhtar S, aramideh S, Hosseinzadeh A. (2024) A review of entomopathogenic bacteria in plant pest control. *Journal of Biosafety*. 17(1): 93-110. <https://dorl.net/dor/20.1001.1.27170632.1403.17.1.6.4>. [In Persian]
- Perier JD, Wu S, Arthurs SP, Toews MD, Shapiro-Ilan DI. (2025) Persistence of the entomopathogenic nematode *S. feltiae* in a novel capsule formulation. *Biological Control*. 200: 105684. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2024.105684>.
- Peters A, Ehlers RU. (1994) Susceptibility of leatherjackets (*Tipula paludosa* and *Tipula oleracea*; Tipulidae; Nematocera) to the entomopathogenic nematode *Steinernema feltiae*. *Journal of Invertebrate Pathology*. 63(2): 163-171. <https://doi.org/10.1006/jipa.1994.1031>.
- Peters A. (1996) The natural host range of *Steinernema* and *Heterorhabditis* spp. and their impact on insect populations. *Biocontrol Science and Technology*. 6(3): 389-402. <https://doi.org/10.1080/09583159631361>.
- Poinar GO Jr. (1983) The natural history of nematodes. CABI, USA.
- Poinar Jr GO, Grewal PS. (2012) History of entomopathogenic nematology. *Journal of Nematology*. 44(2): 153-161.
- Rasmann S, Köllner TG, Degenhardt J, Hiltbold I, Toepfer S, Kuhlmann U, Gershenzon J, Turlings TCJ. (2005) Recruitment of entomopathogenic nematodes by insect-damaged maize roots. *Nature*. 434(7034): 732-737. <https://doi.org/10.1038/nature03451>.
- Rasmann S, Ali JG, Helder J, van der Putten WH. (2012) Ecology and evolution of soil nematode chemotaxis. *Journal of Chemical Ecology*. 38: 615-628. <https://doi.org/10.1007/s10886-012-0118-6>.
- Rezaei E, Aramideh S, Fourouzan M. (2025) Role of predatory mites in pest control, reducing pesticide use, and biosecurity. *Journal of Biosafety*. 17(4): 75-94. <https://dorl.net/dor/20.1001.1.27170632.1403.17.4.4.8>. [In Persian]
- Rodou A, Ankrah DO, Stathopoulos C. (2010) Toxins and secretion systems of *Photobacterium luminescens*. *Toxins*. 2(6): 1250-1264. <https://doi.org/10.3390/toxins2061250>.
- Rovesti L, Heinzpeter EW, Tagliente F, Deseo, KV. (1989) Compatibility of pesticides with the entomopathogenic nematode *Heterorhabditis bacteriophora* Poinar (Nematoda: Heterorhabditidae). *Nematologica*. 34: 462-476.
- Samish M, Glazer I. (1992) Infectivity of entomopathogenic nematodes (Steinemmatidae and Heterorhabditidae) to female ticks of *Boophilus annulatus* (Arachnida: Ixodidae). *Journal of Medical Entomology*. 29: 614-618. <https://doi.org/10.1093/jmedent/29.4.614>.
- San-Blas E. (2013) Progress on entomopathogenic nematology research: a bibliometric study of the last three decades: 1980-2010. *Biological Control*. 66(2): 102-124. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2013.04.002>.
- San-Blas E, Pirela D, García D, Portillo E. (2014) Ammonia concentration at emergence and its effects on the recovery of different species of entomopathogenic nematodes. *Experimental Parasitology*. 144: 1-5. <https://doi.org/10.1016/j.exppara.2014.05.014>.
- San-Blas E, Campos-Herrera R, Dolinski C, Monteiro C, Andaló V, Leite LG, Rodríguez MG, Morales-Montero P, Sáenz-Aponte A, Cedano C, López-Núñez JC, Del Valle E, Doucet M, Lax P, Navarro PD, Báez F, Llumiquinga P, Ruiz-Vega J, Guerra-Moreno A, Stock SP. (2019) Entomopathogenic nematology in Latin America: A brief history, current research and future prospects. *Journal of Invertebrate Pathology*. 165: 22-45. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2019.03.010>.
- Shapiro DI, Glazer I, Segal D. (1997) Genetic improvement of heat tolerance in *Heterorhabditis bacteriophora* through Hybridization. *Biological Control*. 8(2): 153-159. <https://doi.org/10.1006/bcon.1996.0488>.
- Shapiro-Ilan DI, Cottrell TE, Mizell III RF, Horton DL, Behle RW, Dunlap CA. (2010) Efficacy of *Steinernema carpocapsae* for control of the lesser peachtree borer, *Synanthedon pictipes*: Improved aboveground suppression with a novel gel application. *Biological Control*. 54(1): 23-28.

"صداقه و همکاران، نماتدهای بیمارگر حشرات رهیافتی زیست محیطی جهت کنترل زیستی آفات"

<https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.11.009>.

Shapiro-Ilan DI, Cottrell TE, Mizell III RF, Horton DL. (2016) Efficacy of *Steinernema carpocapsae* plus fire gel applied as a single spray for control of the lesser peachtree borer, *Synanthedon pictipes*. *Biological Control*. 94: 33-36. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2015.12.006>.

Shapiro-Ilan DI, Hazir S, Glazer I. (2017) Basic and applied research: Entomopathogenic nematodes. In: Lacey LA (ed.) Microbial agents for control of insect pests: From discovery to commercial development and use. Academic Press, Netherlands. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-803527-6.00006-8>.

Shapiro-Ilan DI, Lewis EE. (2024) Formulation and application technology for entomopathogenic nematodes. In: Entomopathogenic nematodes as biological control agents. CABI, UK. <https://doi.org/10.1079/9781800620322.0011>.

Sicard M, Brugirard-Ricaud K, Pagès S, Lanois A, Boemare NE, Brehélin M, Givaudan A. (2004) Stages of infection during the tripartite interaction between *Xenorhabdus nematophila*, its nematode vector, and insect hosts. *Applied and Environmental Microbiology*. 70(11): 6473-6480. <https://doi.org/10.1128/AEM.70.11.6473-6480.2004>.

Schroer S, Ehlers RU. (2005) Foliar application of the entomopathogenic nematode *Steinernema carpocapsae* for biological control of diamondback moth larvae (*Plutella xylostella*). *Biological Control*. 33(1): 81-86. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2004.12.009>.

Steiner G. (1923) *Aplectana kraussei* n. sp., eine in der blattwespe *Lyda* sp. parasitierende nematoden form, nebst. Bemerkungenüber das Seitenorgan der parasitischen Nematoden. *Zentralblatt für Bakteriologie, Parasitenkunde, Infektionskrankheiten und Hygiene, Abteilung*. 59: 14-18.

Stock SP, Pryor BM, Kaya HK. (1999) Distribution of entomopathogenic nematodes (Steinernematidae and Heterorhabditidae) in natural habitats in California, USA. *Biodiversity & Conservation*. 8: 535-549. <https://doi.org/10.1023/A:1008827422372>.

Stock SP, Hunt DJ. (2005) Morphology and systematics of nematodes used in biocontrol. In: Grewal PS, Ehlers RU, Shapiro-Ilan DI. (eds.) Nematodes as biocontrol agents. CABI Publishing, UK. <https://doi.org/10.1079/9780851990170.0003>.

Stock SP, Campos-Herrera R, Shapiro-Ilan D. (2025) The first 100 years in the history of entomopathogenic nematodes. *Journal of Invertebrate Pathology*. 211: 108302. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2025.108302>.

Stock SP, Hazir S. (2025) The bacterial symbionts of entomopathogenic nematodes and their role in symbiosis and pathogenesis. *Journal of Invertebrate Pathology*. 211: 108295. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2025.108295>.

Strauch O, Ehlers RU. (1998) Food signal production of *Photorhabdus luminescens* inducing the recovery of entomopathogenic nematodes *Heterorhabditis* spp. in liquid culture. *Applied Microbiology and Biotechnology*. 50: 369-374. <https://doi.org/10.1007/s002530051306>.

Tomalak M. (1994) Selective breeding of *Steinernema feltiae* (Filipjev) (Nematoda: Steinernematidae) for improved efficacy in control of a mushroom fly, *Lycoriella solani* Winnertz (Diptera: Sciaridae). *Biocontrol Science and Technology*. 4(2): 187-198. <https://doi.org/10.1080/09583159409355326>.

Turlings TC, Hiltbold I, Rasmann S. (2012) The importance of root-produced volatiles as foraging cues for entomopathogenic nematodes. *Plant and Soil*. 358: 51-60. <https://doi.org/10.1007/s11104-012-1295-3>.

Ulu TC, Erdoğan H. (2023) Field application of encapsulated entomopathogenic nematodes using a precision planter. *Biological Control*. 182: 105240. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2023.105240>.

Wang Y, Campbell JF, Gaugler R. (1995) Infection of entomopathogenic nematodes *Steinernema glaseri* and *Heterorhabditis bacteriophora* against *Popillia japonica* (Coleoptera: Scarabaeidae) larvae. *Journal of Invertebrate Pathology*. 66(2): 178-184. <https://doi.org/10.1006/jipa.1995.1081>.

Waweru BW, Kajuga JN, Hategekimana A, Ndereyimana A, Kankundiye L, Umulisa C,

Nyombayire A, Mutumwinka M, Ishimwe PM, Bazagwira D, Mukundiyabo GC, de Paul Bigirimana V, Yan X, Kiss J, Toepfer S. (2025) Formulation of entomopathogenic nematodes for above-ground use against tomato leaf miner, *Phthorimaea absoluta*. *Insects*. 16(2): 189. <https://doi.org/10.3390/insects16020189>.

Weiser J. (1955) *Neoaplectana carpocapsae* n. sp. (Anguillulata, Steinernematinae), nový cizopasník housenek obalece jablecného, *Carpocapsa pomonella* L. *Věstník Československé Společnosti Zoologické*. 19: 44-52.

Wu S, Li Y, Toews MD, Mbata G, Shapiro-Ilan DI. (2023a) Novel formulations improve the environmental tolerance of entomopathogenic nematodes. *Biological Control*. 186: 105329. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2023.105329>.

Wu S, Mechrez G, Ment D, Toews MD, Mani KA, Feldbaum RA, Shapiro-Ilan DI. (2023b) Tolerance of *Steinernema carpocapsae* infective juveniles in novel nanoparticle formulations to ultraviolet radiation. *Journal of Invertebrate Pathology*. 196: 107851. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2022.107851>.

Yukawa T, Pitt JM. (1985) Nematode storage and transport. *Patent No.* WO 85/ 03412.

Zhang C, Liu J, Xu M, Sun J, Yang S, An X, Gao G, Lin M, Lai R, He Z, Wu Y, Zhang K. (2008) *Heterorhabditoides chongmingensis* gen. nov., sp. nov. (Rhabditida: Rhabditidae), a novel member of the entomopathogenic nematodes. *Journal of Invertebrate Pathology*. 98: 153–168. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2008.02.011>.

"صداقه و همکاران، نماتدهای بیمارگر حشرات رهیافتی زیست محیطی جهت کنترل زیستی آفات"

Entomopathogenic Nematodes (EPNs): An Eco-Friendly Approach for Biological Pest Control

Mahdieh Sedagheh¹, Shahram Mirfakhraie^{2*}, Shahram Aramideh², Parivash Rezaei-Esfahlan³

Department of Plant Protection, Faculty of Agriculture, Urmia University, Iran

sh.mirfakhraie@urmia.ac.ir

Abstract

Entomopathogenic nematodes (EPNs) have garnered considerable scholarly and applied interest as one of the most efficacious biological control agents in agricultural pest management and the production of healthy, high-quality crops. These microscopic organisms, in concert with their symbiotic bacterial partners, play a pivotal role in the sustainable regulation of pest populations, exerting minimal deleterious effects on environmental integrity. Consequently, they present a viable and ecologically sound alternative to conventional chemical pesticides in the management of major agricultural arthropod pests. EPNs are amenable to mass propagation on both artificial and natural media, and their application is compatible with standard agronomic delivery systems. Furthermore, they possess a remarkable capacity for short- to medium-term storage, remaining viable for several months, and exhibit a broad spectrum of activity against diverse pest taxa. Given the aforementioned attributes and the escalating global imperative for sustainable agricultural practices, entomopathogenic nematodes are assuming an increasingly prominent role as integral components of durable pest management frameworks. This review provides a critical and integrative synthesis of the historical trajectory of EPN discovery and the evolution of related research, encompassing their fundamental biological characteristics, advanced commercialization and formulation strategies, contemporary molecular advances, and the principal challenges and future prospects for their deployment in sustainable agriculture. The synthesized findings underscore that the development of sophisticated formulations, coupled with a more nuanced understanding of their ecological dynamics and interspecific interactions, constitutes the linchpin for their successful integration into comprehensive integrated pest management (IPM) programs.

Keywords: Formulation, Sustainable agriculture, Biological control, Integrated pest management, Entomopathogenic nematodes