

Э. КРАЛЛЬ, У. РИЙСПЕРЕ

К ИЗУЧЕНИЮ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ В СИСТЕМЕ ПАРАЗИТ— ХОЗЯИН ПРИ ГЕТЕРОДЕРОЗЕ БОБОВЫХ

Клеверная нематода (*Heterodera trifolii*) была впервые обнаружена и описана Х. Гоффартом (Goffart, 1932) на территории теперешней Федеративной Республики Германии на корнях красного клевера. Впоследствии эта нематода многократно отмечалась в ряде стран Европы, а также в Азии, Северной Америке и Новой Зеландии. К числу растений-хозяев клеверной нематоды относятся преимущественно бобовые, из которых наиболее часто заражается клевер белый. По данным литературы, клеверная нематода отмечена и на ряде других бобовых растений. Х. Гоффарт (Goffart, 1951) в качестве хозяев клеверной нематоды перечисляет только следующие виды растений: клевер красный, клевер белый, клевер гибридный, клевер инкарнатный, а также фасоль и вику. Этот список за последние годы был дополнен рядом других видов растений. Однако данные, рассматривающие возможность паразитирования этой нематоды на различных растениях, все же скудны и к тому же весьма противоречивы. Так, в Канаде Р. Х. Мальви (Mulvey, 1959a, 1959b) удалось заразить местной популяцией клеверной нематоды горох, который в Англии и ФРГ совсем или почти не заражался этой нематодой (Winslow, 1954; Decker, 1963). Вместе с тем, красный клевер в Канаде не заражается клеверной нематодой; в Европе же вопрос о возможном практическом значении этого вида для красного клевера еще не выяснен.

Ряд других бобовых растений оказывается слабовосприимчивым или практически устойчивым к клеверной нематоде, так как зрелые цисты, наполненные яйцами, на их корнях встречаются лишь в редких случаях. К таким растениям относятся донник белый и желтый, клевер инкарнатный, а также люцerneц рогатый (*Lotus corniculatus* L.). Некоторые другие бобовые, как люцерна и соевые бобы, а из прочих групп растений — томаты, капуста, различные зерновые культуры и т. д., в высшей степени устойчивы и иммунны — в условиях эксперимента цист клеверной нематоды на корнях таких растений найти не удалось (Gerdeman, Linford, 1953; Mankau, Linford, 1960).

Ряд видов растений оказывается более или менее толерантным в отношении клеверной нематоды. Так, на корнях щавеля и шпината в большом количестве обнаруживались цисты этой нематоды, но поражение этих растений по сравнению с бобовыми культурами оказалось незначительным.

Вопрос о биотипах клеверной нематоды в настоящее время не разрешен окончательно. По М. Оустенбринку (Oostenbrink, 1960), на клеверах паразитируют по крайней мере три штамма (или даже самостоятельных

вида) клеверной нематоды. Один из них поражает в основном красный клевер, другой — белый клевер, а третий — кроме вышеуказанных растений еще и сорняки из рода пикульников.

Целью предстоящих предварительных опытов было установление возможности заражения ряда сельскохозяйственных, в том числе имеющих значение в луговодстве кормовых растений, местной популяцией клеверной нематоды с белого клевера одновременно с изучением ее патогенности на этих растениях.

Методика

Вегетационные опыты с клеверной нематодой проводились в 1964 году на экспериментальной станции Института зоологии и ботаники АН ЭССР. В опытах использовалась почва с естественного очага клеверной нематоды. Хотя дернина с растениями белого клевера была заражена цистами нематоды, средняя зараженность почвы после удаления корней, пропуска через сито и перемешивания оказалась довольно невысокой. Кроме цист клеверной нематоды, в почве встречались еще цисты вида *Heterodera punctata*, Thorne, 1928, который является специфически паразитом различных злаков. В опыте испытывались следующие бобовые растения: бобы конские 'Йыгева', горох 'Йыгева пестрый', клевер белый и чина луговая. Растения выращивали в 5-литровых оцинкованных сосудах. Влажность почвы поддерживалась на уровне 60—70% от полной влагоемкости. Повторность опытов была четырехкратная. Схема опытов для всех культур включала два варианта: 1) зараженная и 2) стерилизованная почва (контроль). Для контрольных сосудов почва подвергалась стерилизации в автоклаве в течение 30 мин при давлении 2 атм. При уборке определяли высоту растений, а также сырой и сухой вес их надземной массы на сосуд. Сухой вес определялся путем высушивания материала до постоянного веса при 65°C. Данные подвергались статистической обработке. Достоверность различий между контрольными и зараженными вариантами оценивалась по критерию *t* Стьюдента при 5%-ном уровне значимости. Анализы корней и почвы на наличие цист клеверной нематоды проводились как в течение опыта, так и после уборки растений.

Результаты опытов

После прорастания семян в вегетационных сосудах у всех подопытных растений наблюдалось явное отставание в росте в стерильных вариантах опыта, по сравнению с вариантами, зараженными клеверной нематодой. Особенно заметно это явление было у конских бобов и гороха, где отставание роста стерильных растений наблюдалось в течение первых недель. У клевера белого, а также у чины луговой вскоре после заложения опытов в зараженных вариантах можно было заметить обратное явление: отставали в росте сначала отдельные, а впоследствии все растения в сосудах. Кроме отставания в росте, растения — особенно белого клевера — в зараженных вариантах отличались бледноватым цветом надземных частей, в то время как в стерильных вариантах опыта они обладали темно-зеленой окраской. Отдельные ростки клевера белого, а также чины луговой, наиболее сильно отставшие в росте, погибли уже в течение первого месяца. Корневая система таких особей была ослаблена; при осмотре ослабленных растений корни их легко ломались (рис. 1). Микроскопический анализ корней экземпляров белого клевера, погибших в начале вегетации, показал, что они были в сильнейшей степени заражены личинками клеверной нематоды (рис. 2). Личинки, проникшие в корни, располагались там параллельно оси корня; в случае нахождения в одном разрезе нескольких нематод корень был ими наполнен и легко ломался в таких местах. Ростки чины луговой в зараженном варианте,

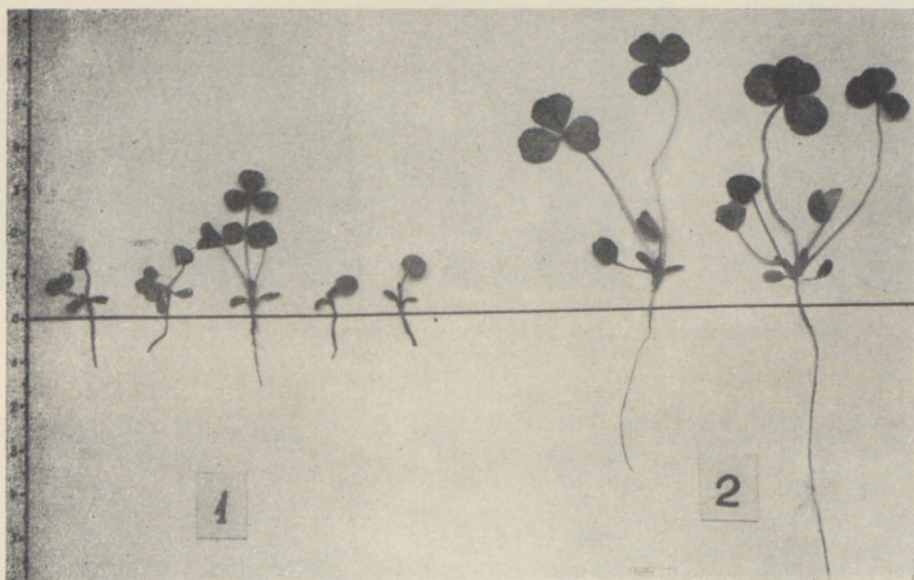


Рис. 1. Влияние клеверной нематоды на рост клевера белого на 25-й день после начала опыта: 1 — сильно зараженные, отставшие в росте растения (в дальнейшем частично погибли); 2 — незараженные растения.



Рис. 2. Личинки клеверной нематоды 3-го и 4-го возраста, выделенные из корней клевера белого на 25-й день после начала опыта (см. рис. 1, 1). (Увел. ок. 150 ×).



Рис. 3. Влияние клеверной нематоды на рост клевера белого: 1 и 2 — незараженные; 3 и 4 — зараженные растения.



Рис. 4. Влияние клеверной нематоды на рост чины луговой: 1 и 2 — незараженные; 3 и 4 — зараженные растения.

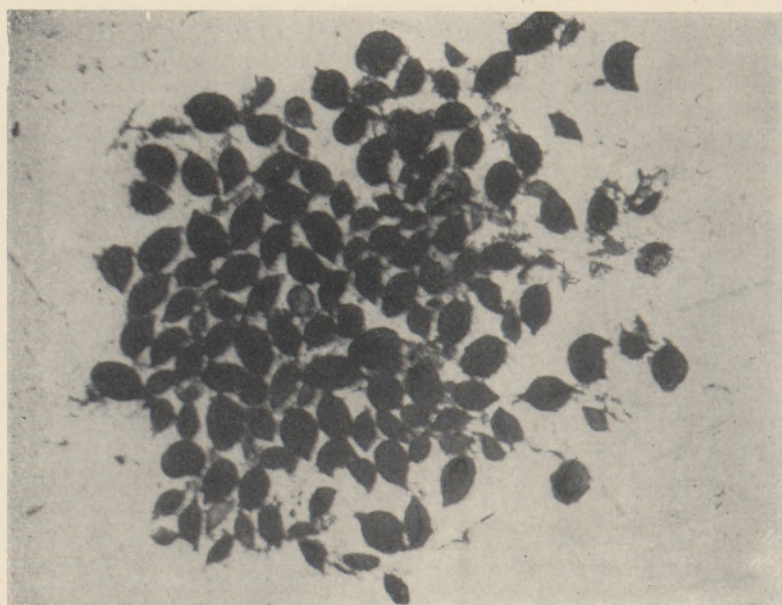


Рис. 5. Цисты клеверной нематоды, выделенные в конце опыта из 50 см³ почвы около корней погибших растений чины луговой (*Lathyrus pratensis* L.). (Увел. ок. 15×).

Таблица 1

Действие клеверной нематоды (*Heterodera trifolii* Goffart, 1932)
на рост некоторых бобовых растений

Вид	Высота растений			Вес сырой массы на сосуд			Вес сухой массы на сосуд		
	с немато- дами, см	без нематод		с немато- дами, г	без нематод		с немато- дами, г	без нематод	
		см	% от вари- анта с не- матодами		г	% от вари- анта с не- матодами		г	% от ва- рианта с немато- дами
Бобы конские (<i>Vicia faba</i> var. <i>equina</i>)	84,0±1,9	86,3±3,1	103	171,2±4,0	173,3±9,4	101	27,3±0,9	25,9±2,0	95
Горох (<i>Pisum sativum</i>)	120,0±2,9	116,8±2,7	97	143,6±6,8	197,6±9,4	138*	29,1±1,6	37,4±2,5	129
Клевер белый (<i>Trifolium repens</i>)	26,5±1,2	32,0±0,7	121*	154,5±3,6	217,1±6,0	141*	19,4±0,7	26,8±1,0	138**
1-й укос	26,8±2,6	34,2±0,8	128	74,5±3,3	175,7±9,3	236**	12,9±0,2	29,6±1,6	229**
2-й укос	—	—	—	229,0±5,5	392,9±13,2	172**	32,3±0,8	56,3±2,2	174**
Чина луговая (<i>Lathyrus pratensis</i>)	27,0±2,1	33,0±2,3	122	8,0±3,9	48,1±6,6	601*	3,3±1,4	14,1±1,8	428*
1-й укос	—	—	—	8,0±3,9	65,2±8,2	815*	3,3±1,4	21,9±3,6	665*
1-й + 2-й укосы	—	—	—	—	—	—	—	—	—

* Различие достоверно при 5% уровне значимости.

** Различие достоверно при 1% уровне значимости.

виду гибели большинства растений в ранней степени развития, настолько изреживались, что их дальнейший рост и развитие по отдельным повторностям отличались большой неоднородностью. Так, в одной повторности опыта все растения погибли уже до первого укоса. После первого укоса чина луговая в зараженном варианте опыта была столь ослаблена, что оказалась неспособной дать отаву, в связи с чем при втором укосе удалось учесть только незараженные растения. На корнях погибших особей чины луговой отмечались многочисленные цисты клеверной нематоды.

После первоначального периода отставания стерильные особи конских бобов и гороха быстро догнали растения зараженных вариантов. Впоследствии они как в зараженном, так и в стерильном вариантах опыта характеризовались весьма одинаковыми показателями роста.

Основные результаты изучения действия клеверной нематоды на рост и урожай надземной массы подопытных растений приведены в табл. 1.

Как видно из таблицы, у конских бобов статистически значимых различий между зараженным и незараженным вариантами не обнаружилось, а у гороха достоверные различия выявились только в сырой массе надземных частей, вес которой в стерильном варианте почти в 1,4 раза превышал вес ее в зараженном варианте.

Что же касается остальных подопытных растений, то при оценке веса как сырой, так и сухой массы клевера белого, а также чины луговой между зараженным и незараженным вариантами наблюдались в высшей степени значимые различия (рис. 3 и 4). Следует отметить, что высота растений в отдельных вариантах, как правило, не варьировала столь значительно — только при первом укосе белого клевера высота растений стерильного варианта немного превышала соответствующий показатель зараженного варианта.

При 1% уровне значимости, сухой вес клевера белого стерильного варианта в 1,4 (при первом укосе), 2,3 (при втором укосе) и 1,7 (суммарно) раза превышал сухой вес его в зараженном варианте.

Таблица 2

Зараженность почвы цистами гетеродерид
до начала и после опыта
(количество цист на 50 мл почвы)

Количество цист в параллельных пробах	До опыта			После опыта на <i>Lathyrus pratensis</i>			
	I	II	III	I	II	III	IV
Нематоды							
<i>Heterodera trifolii</i>	4	5	6	18	52	56	148
<i>Heterodera punctata</i> *	2	2	3	—	—	—	—

* Паразит кормовых злаков.

У чины луговой при 5% уровне значимости в стерильном варианте сухой вес надземных частей на сосуд в 4,3 раза (при первом укосе) и 6,6 раза (суммарно при первом и втором укосах) превышал сухой вес растений зараженного варианта. Вместе с тем следует отметить, что второй укос чины луговой состоялся в самом конце вегетации, когда листья растений уже частично усыхали. Усыхание

листьев в стерильном варианте было ускорено тем, что к концу вегетации растения оказались довольно сильно зараженными грибным заболеванием (*Erysiphe* sp.).

Общая зараженность почвы цистами клеверной нематоды после выращивания на ней чины луговой увеличилась до 30 раз (табл. 2 и рис. 5).

Обсуждение результатов

Наши результаты подтверждают данные ряда авторов (Mankau, Linford, 1960; Mulvey, 1959a и др.) о том, что клеверная нематода во время опыта сильно поражает белый клевер. Наши наблюдения о гибели белого клевера от клеверной нематоды на ранней стадии развития находятся в полном соответствии с данными Дж. В. Джердемана и М. Б. Линфорда (Gerdeman, Linford, 1953), а также ряда других авторов, тоже установивших гибель отдельных корешков и целых растений белого и гибридного клевера в результате сильного заражения их клеверной нематодой. Бобы конские в наших опытах не подвергались воздействию клеверной нематоды. Что же касается гороха, то некоторое различие в весе надземных частей между зараженным и незараженным вариантами опыта указывает на возможность слабого заражения этого растения. Однако этот вопрос может быть окончательно решен только после проведения дальнейших экспериментов, в частности, с применением более сильно зараженной почвы. В условиях относительно слабой первоначальной зараженности почвы нам пока не удалось обнаружить цисты клеверной нематоды на корнях конских бобов, а также гороха. По данным литературы, некоторые авторы считают горох восприимчивым к клеверной нематодой растением (Franklin, 1945; Hastings, Boshier, 1952; Raski, Hart, 1953 и др.). Другие авторы получили при заражении гороха отрицательные результаты (Goffart, 1944; Oostenbrink, 1951). Р. Манкау и М. Б. Линфорд (Mankau, Linford, 1960) же считают, что горох можно включить в список хозяев клеверной нематоды только с оговоркой, так как, несмотря на многочисленные проникновения личинок в корни, впоследствии на них были обнаружены только единичные зрелые цисты этой нематоды.

По другим данным, при выращивании фасоли и гороха на сильно зараженной почве на этих растениях хотя и наблюдалось развитие цист клеверной нематоды, однако среди нормальных цист было установлено большое количество маленьких, явно недоразвитых цист (Gerdeman, Linford, 1953).

Неожиданным результатом опытов оказалось сильнейшее заражение чины луговой клеверной нематодой. Насколько нам известно из литературы, чина луговая до сих пор еще не была зарегистрирована в качестве хозяина клеверной нематоды. Следует отметить, что она страдает от клеверной нематоды даже сильнее белого клевера.

Первоначальное отставание в росте подопытных растений на стерильной почве следует объяснить неблагоприятным воздействием стерилизации на полезную микрофлору почвы — в автоклаве были уничтожены клубеньковые бактерии, необходимые для роста и развития бобовых растений.

Опыты бесспорно показали, что клеверная нематода является причиной гибели молодых растений белого клевера и чины луговой. Неоднородность заражения растений на начальном этапе их развития следует объяснить тем, что клеверная нематода находилась в почве в стадии цист. Внутри них было сосредоточено большое количество личинок. Ростки, расположенные в непосредственной близости цист, подвергались чрезмерно сильному нападению паразитов; особи же, находившиеся несколько дальше от источников заражения, пострадали слабее.

ЛИТЕРАТУРА

- Decker H., 1963. Pflanzenparasitische Nematoden und ihre Bekämpfung. Berlin.
- Franklin M. T., 1945. On *Heterodera cruciferae* n. sp. of Brassicas, and on a *Heterodera* strain infesting clover and dock. *J. Helminthol.*, **21** : 71—84.
- Gerdeman J. W., Linford M. B., 1953. A cyst-forming nematode attacking clovers in Illinois. *Phytopathol.*, **43** (11) : 603—608.
- Goffart H., 1932. Untersuchungen am Hafernematoden *Heterodera schachtii* Schm. unter besonderer Berücksichtigung der schleswig-holsteinischen Verhältnisse. III. Beitrag zu: Rassenstudien an *Heterodera schachtii* Schm. *Arb. biol. Reichsanst. Berlin*, **20** : 1—26.
- Goffart H., 1944. Beobachtungen über das Auftreten von *Heterodera schachtii* an Klee. *Z. Pflanzenkrankh.*, **54** : 12—18.
- Goffart H., 1951. Nematoden der Kulturpflanzen Europas. Berlin.
- Hastings R. J., Boshier J. E., 1952. The discovery of nematodes belonging to the genus *Heterodera* in British Columbia and their host relationships. *Sci. Agricult.*, **32** : 507—510.
- Mankau R., Linford M. B., 1960. Host-parasite relationships of the clover cyst nematode, *Heterodera trifolii* Goffart. *Bull. 667, Univ. Illinois Agricult. Exp. Sta.*
- Mulvey R. H., 1959a. Susceptibilities of plants to the clover cyst nematode, *Heterodera trifolii*, and the period required to complete a life cycle. *Nematologica*, **4** : 146—156.
- Mulvey R. H., 1959b. Investigations on the clover cyst nematode, *Heterodera trifolii* (*Nematoda* : *Heteroderidae*). *Nematologica*, **5** : 53—55.
- Oostenbrink M., 1951. Het erwtencystenaaltje, *Heterodera göttingiana* Liebscher, in Nederland. *Tijdschr. Plantenziekten*, **57** : 52—64.
- Oostenbrink M., 1960. The genus *Heterodera*. In: *Nematology*. Ed. by Sasser and Jenkins, Univ. North Carolina Press: 206—211.
- Raski D. J., Hart W. H., 1953. Observations on the clover root nematode in California. *Plant Dis. Rept.*, **37** : 197—200.
- Winslow R. D., 1954. Provisional lists of host plants of some root eelworms (*Heterodera* spp.). *Ann. Appl. Biol.*, **41** : 591—605.

Институт зоологии и ботаники
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию
27/V 1965

E. KRALL, U. RIISPERE

PARASIIDI JA PEREMEHE VAHELISTEST SUHETEST LIBLIKÖIELISTE HETERODEROOSI PUHUL

Resüme

Kirjanduses toodud andmed libliköieliste heteroderoosi kohta on osalt vasturääkivad. Vegetatsioonikatsete varal täpsustatakse käesoleva tööga suhete kujunemist peremehe ja parasiidi vahel põldoa ('Jõgeva'), herne ('Jõgeva kirju'), valge ristiku ja aas-seaherne nakatamise korral ristiku-kiduussiga *Heterodera trifolii* Goffart, 1932 (*Nematodes* — *Heteroderida*). Katseliselt tehti kindlaks, et uuritud libliköielistest osutus *H. trifolii* suhtes resistentseks põlduba. Enam-vähem resistentseks näitas end ka hernes, mille maapealsete osade kaal steriilses variandis teatud määral ületas vastava näitaja nakatatud katsevariandis. Ülimalt sustseptiilseks osutusid valge ristiku ja aas-seahernes, mis nakatatud variandis kannatasid raskekujulise heteroderoosi all. Osa neist taimedest hävis juba katseperioodi algul. Hukkuvate taimede analüüsimisel leiti nende juurtest luigaliselt parasiidi vastseid. Teistkordse koristamise ajaks ületas valge ristiku maapealsete osade kuivkaal steriilses variandis vastava näitaja nakatatud variandis ligi 2,3-kordselt.

Aas-seahernel ületas maapealsete osade kuivkaal esimesel niitel steriilses variandis 4,3-kordselt vastava näitaja nakatatud variandis. Pärast esimest niidet olid heteroderoossed taimed niivõrd nõrgestunud, et nad polnud suutelised uuesti võrsuma ja hävisid. Esimese ja teise niite summana ületas steriiliseeritud mullal kasvanud aas-seaherne maapealsete osade kuivkaal nematoodidest nakatatud variandi kuivkaalu 6,6-kordselt.

Parasiidi populatsiooni tihedus aas-seaherne nakatatud variandis suurenes katseperioodi jooksul kuni 30-kordseks. Käesolevas artiklis registreeritakse aas-seahernes *H. trifolii* pehmeestaimena esmakordselt.

Eesti NSV Teaduste Akadeemia
Zooloogia ja Botaanika Instituut

Saabus toimetusse
27. V 1965

E. KRALL, U. RIISPERE

INVESTIGATION OF HOST-PARASITE RELATIONSHIPS OF *HETERODERA TRIFOLII* ON LEGUMINOUS PLANTS

Summary

Host-parasite relationships were studied in greenhouse experiments on plants grown in *H. trifolii* infested soil, whereas steam-sterilized soil was used as control.

Beans of the variety 'Jõgeva' have been found to be absolutely resistant to clover cyst nematode. A high degree of resistance was also established in peas of the variety 'Jõgeva kirju'. Still, at testing the mean fresh weight of this plant was about 1.4 times heavier than in the infested ones, this difference being significant at a level of 5 per cent.

White clover (*Trifolium repens*) and meadow pea (*Lathyrus pratensis*) were found to be highly susceptible to the clover cyst eelworm attack. Some seedlings of these plants were completely destroyed by the nematode infestation at an early stage of development (fig. 1). Roots of such seedlings were found to be severely attacked by invasion larvae of *H. trifolii*.

At the second harvest, the mean dry weight of tops of white clover in sterilized pots exceeded the corresponding mean in infested pots about 2.3-fold. The difference between these means was significant at a level of 1 per cent. Difference in dry weights of tops (6.6 times) between infested and sterile variants of the meadow pea established at the second harvest was significant at a 5 per cent level. The unusually severe attack of meadow pea by clover cyst nematode gave rise to total destruction of this plant in all infested pots following the first harvest.

The degree of soil infestation by *H. trifolii* cysts in pots increased up to 30 times after growing highly susceptible plants (meadow peas).

As far as known, meadow pea (*Lathyrus pratensis*) has not yet been found to be attacked by clover cyst nematode and therefore this plant is recorded as a new host.

Academy of Sciences of the Estonian S.S.R.,
Institute of Zoology and Botany

Received
May 27th, 1965