

Эрика МЯГИ

СПОСОБНОСТЬ ЛИЧИНОК КАРТОФЕЛЬНОЙ НЕМАТОДЫ (*GLOBODERA ROSTOCHIENSIS* (WOLL.) MULVEY ET STONE, 1976) К ОРИЕНТАЦИИ

В последнюю четверть XX века в фитонематологии заметно расширилась научно-исследовательская работа в области физиологии и экологии паразитов (Kämpfe, Günther, 1970). Теоретические знания о биологии отдельных видов паразитов необходимы для совершенствования имеющихся и разработки новых методов борьбы с патогенами.

Аттрактивность различных видов растений в отношении фитонематод изучалась уже ранее. М. Б. Линфорд (Linford, 1939) одним из первых установил, что нематоды накапливаются на корнях растений в зоне роста. Имеются данные, что выделения корней образуют зоны аттрактивных веществ разных концентраций на расстоянии от нескольких миллиметров до нескольких сантиметров от корней. Однако еще не решен вопрос: достигают ли нематоды корней в результате активной ориентации или же они накапливаются на корнях растений-хозяев случайно.

По результатам работ некоторых авторов нематоды не ориентируются в отношении корней (Bergman, van Duuren, 1959; Kühn, 1959; Weischer, 1959; Sandstedt и др., 1961 и др.). Выдвинута гипотеза, согласно которой контакт нематод с корнями имеет случайный характер и многие особи, достигшие корней, покидают их, не вторгаясь в ткани. Между авторами, занимающимися изучением аттрактивности корней, во многих вопросах нет единогласия, например, о длительности действия корневых выделений, максимальном расстоянии паразитов от корней, при котором корни еще влияют на миграцию, зависимости аттрактивности от свойств окружающей среды и разных частей корня, а также возраста корневой системы, наличия корреляции между специфичностью хозяина и аттрактивными свойствами корней и т. д. Ориентацию ученые объясняют как процесс ортоксина (Kühn, 1959; Wallace, 1961, 1962; Croll, 1966), клиноксина (Jones, 1960; Blake, 1962; Croll, 1965; Rode, 1970), клинотаксиса (Klingler, 1963; Green, 1967) или тропотаксиса (Croll, 1967).

Целью настоящей работы было изучение вопросов, связанных с аттрактивностью корней растений семейства пасленовых в отношении личинок картофельной нематоды.

Материал и методика

До настоящего времени опыты по изучению ориентации нематод проводились в чашках Петри (Bird, 1959; Kühn, 1959 и др.), в полиэтиленовых трубках или колбах, заполненных песком (Wallace, 1958a, б),

или в специальных камерах наблюдения на 1—2%-ном агаре (Lavallee, Rohde, 1962; Steinbach, 1972a).

В наших опытах самой подходящей средой для исследования миграции нематод оказался 0,15—0,20%-ный водный агар (в 0,3—0,6%-ном агаре личинки были малоподвижными). Использовались вылупившиеся в лабораторных условиях личинки картофельной нематоды 3—5-дневного возраста, промытые 2—3 раза дистиллированной водой. Опыты проводились в 3—5 повторностях, в каждой в среднем по 500 личинок, во влажных камерах в лабораторных условиях при температуре 20—25 °С. Для наблюдения за ориентацией личинок использовались специальные камеры размером 11×3×1 см, изготовленные из органического стекла. Личинки помещали на середину камеры, изучаемые корни растений — на определенном расстоянии от места инокуляции только на одной половине камеры. Для оценки аттрактивности в течение 24, 48 и 72 ч подсчитывали количество личинок в обеих половинах камеры. Растения были выращены в лаборатории в песчаных культурах. Некоторые опыты с корнями картофеля проводились по методике Х. Кюна (Kühn, 1959) на фильтровальной бумаге в чашках Петри.

Достоверность различий в числе личинок в обеих половинах камеры оценивалась по критерию *t* Стьюдента при 5- и 1%-ном уровнях значимости.

Результаты

Наши опыты показали, что заметная аттрактивность корней в отношении личинок наблюдается в агаре на расстоянии 1—2 см, а более слабая — на расстоянии 3—4 см (табл. 1). При расстоянии 6—8 см корни

Таблица 1

Миграция личинок в камерах наблюдения под влиянием корней картофеля сорта 'Сулев'

Расстояние личинок от корней, см	Число личинок, % от общего числа			
	через 24 ч		через 72 ч	
	на половине с корнями	на противоположной половине	на половине с корнями	на противоположной половине
1—2	43,6**	11,8	87,1**	6,1
3—4	27,0*	18,4	59,8**	14,4
4—5	19,1	16,3	34,4*	17,5
5—6	17,5	18,2	23,3	19,3
7—8	14,5	15,3	20,2	20,4

* Различие достоверно при 5%-ном уровне значимости.

** Различие достоверно при 1%-ном уровне значимости.

никакого влияния на нематоды не оказывали. Активность личинок повышалась в прикорневой зоне картофеля: в течение 2 мин на расстоянии до 1 мм от корней наблюдалось в среднем 50,1 волнистых движений головной части тела нематоды, на расстоянии до 10 мм — 20,3, а еще дальше от корней, как и при отсутствии их, — 10,2. Аттрактивность корней картофеля не зависит от его сорта. Исследование корней различных сортов картофеля на расстоянии от 0,5 до 1,0 см от личинок показало, что через 48 ч после инокуляции около 80% личинок оказа-

лись в прикорневой зоне ('Сулев' — 80,7, 'Спекула' — 79,1, 'Анти-нема' — 82,4, 'Интензо' — 77,3, 'Амарил' — 85,6%).

Анализ траекторий движения отдельных особей показал относительную процентную несимметричность в миграции нематод, которую можно выразить формулой $\frac{A-a}{c+A+a} \times 100$ (Croll, 1969), где A — большее число латеральных волнистых движений, a — меньшее число, и c — число прямых движений нематоды в данный промежуток времени. Относительная несимметричность характеризует вид траекторий мигрирующих нематод. При показателе ниже 1% путь движения личинки можно считать почти прямым. В настоящей работе на расстоянии до 10 мм от корня относительная несимметричность движения личинок была в среднем 9,9% и при отсутствии корня — 14,0%. Несмотря на то что процентный показатель несколько уменьшался в прикорневой зоне растения-хозяина, путь движения картофельной нематоды не был прямым как в зоне действия корней, так и при отсутствии их.

Анализ поведения отдельных особей показал, что расстояние 5 мм нематоды преодолевают в течение 0,5—3 ч. Большинство личинок в течение этого времени двигались в прикорневой зоне в пределах 1 см, пока не отыскивали корня. Из 50 особей корней достигали 45, причем 5 из них через 3 ч покидали корни. Так, большинство личинок не выходит из зоны корневых выделений, несмотря на возможное отдаление их от корней.

Нами изучалось также влияние отрезанных корней и интактных растений на миграцию личинок. Приведенные в табл. 2 данные показы-

Таблица 2

Влияние корней картофеля на миграцию личинок картофельной нематоды

Корни	Число личинок, % от общего числа			
	через 24 ч		через 72 ч	
	на половине с корнями	на противоположной половине	на половине с корнями	на противоположной половине
Интактное растение				
длина корня 3—4 см	60,7	15,4**	79,2	11,4**
длина корня 1—2 см	52,3	11,6**	85,8	6,1**
длина корня 0,5—0,8 см	42,4	19,8**	49,1	15,7**
Отрезанные корни				
с кончиками	50,7	19,6**	57,2	14,5**
без кончиков	28,7	23,8	45,5	14,5**

** Различие достоверно при 1%-ном уровне значимости.

вают, что в отношении нематод при 1%-ном уровне значимости аттрактивное влияние оказывали не только корни интактных растений, но и отрезанные корни и отдельные их участки. В течение 24 ч не оказались аттрактивными только отрезанные корни без кончиков, на которых наблюдалось только 28,7% личинок. Длина корней не имела значения для миграции личинок.

На корнях личинки скапливались в зоне роста клеток, а при ее отсутствии — около раневой поверхности корней или передвигались хао-

Таблица 3

Миграция личинок картофельной нематоды под влиянием
корней картофеля и при отсутствии последних в агаровой среде

Время, ч	Число личинок, % от общего числа			
	присутствие корней	отсутствие корней	присутствие корней	отсутствие корней
2	20,5	8,8*	5,7	10,2*
4	25,3	12,0*	8,1	14,3*
6	34,4	15,5*	11,8	16,9
24	62,5	19,9**	12,6	19,4
48	78,5	29,1**	10,9	28,8*

* Различие достоверно при 5%-ном уровне значимости.

** Различие достоверно при 1%-ном уровне значимости.

Таблица 4

Миграция личинок картофельной нематоды в прикорневой системе
некоторых пасленовых

Вид растения	Число личинок, % от общего числа			
	через 24 ч		через 72 ч	
	на половине с корнями	на противо- положной половине	на половине с корнями	на противо- положной половине
Томат	31,7	9,3**	57,0	11,6**
Паслен черный	27,7	7,4**	42,5	15,8**
Баклажан	25,3	6,3**	50,0	9,3**
Перец острый	25,8	6,1**	39,5	11,3**
Физалис	11,9	14,9	12,6	14,4
Дурман обыкновенный	16,7	15,9	22,1	19,8
Красавица белладонна	15,3	17,7	28,6	19,2
Картофель	55,4	16,3**	77,4	10,2

** Различие достоверно при 1%-ном уровне значимости.

тично по бокам корня. Через 3 дня опыта активность личинок и способность их к ориентации в агаре постепенно исчезали.

Миграцию личинок картофельной нематоды в прикорневой зоне картофеля сравнивали с поведением их в камерах наблюдения, где корни отсутствовали. Наблюдения проводились в течение 2—48 ч (табл. 3). Результаты выявляют различия в поведении личинок уже в первые часы опыта. Корневые выделения интенсифицировали движение личинок в ту сторону, где в камере находились корни. Расстояние от места инокуляции личинок до корней — 1 см. Различия в числе личинок у той же стенки камеры без корней увеличивались со временем опыта. Как видно из табл. 3, в течение 2 ч активировалось только 20,5% личинок, большая часть из них в течение 24 ч оставалась в местах инокуляции.

Из других пасленовых исследовались нами паслен черный (*Solanum nigrum* L.), томат 'Койт' (*Lycopersicon esculentum* Mill.), баклажан 'Длинные фиолетовые' (*Solanum melongena* L.), перец острый 'Астрахан А-6' (*Capsicum annuum* L.), красавица белладонна (*Atropa belladonna* L.), дурман обыкновенный (*Datura stramonium* L.) и физалис

(*Physalis alkekengi* L.). Результаты сравнивали с результатами действия на нематоды картофеля (табл. 4). В каждом варианте исследовали 2 интактных растения при расстоянии корней от нематод 1—1,5 см.

Данные показывают, что абсолютно нейтральными в отношении личинок оказались красавица белладонна и дурман обыкновенный. Аттрактивные свойства выявлены только у томата, баклажана, паслена черного и перца острого, на корнях которых обнаружено 50—70% личинок от числа накапливающихся на корнях картофеля. В поведении и активности личинок как на корнях картофеля, так и на корнях других аттрактивных видов пасленовых никаких различий не отмечено.

Обсуждение

В данной работе особое внимание уделялось вопросам, связанным с ориентацией личинок картофельной нематоды. Было установлено, что личинки способны мигрировать к корням с расстояния 1—2 см, а в течение 3 сут большинство из них может достигнуть корней и при расстоянии до 5 см. Приведенные данные согласуются с выводами других авторов (Wallace, 1958в; Weischer, 1959; Rode, 1962; Lavalley, Rohde, 1962).

Исходя из результатов проведенных опытов можно считать доказанной способность личинок к ориентации. Выяснено, что на расстоянии 1—2 см от корней картофеля активность и способность к ориентации у личинок не одинакова и в поведении их наблюдаются индивидуальные различия. Так, в течение первых 2 ч опыта на корнях скапливалось около 20% личинок от их общего числа на месте инокуляции. Эта часть активируется уже в течение 1—1,5 ч и мигрирует в результате таксиса в направлении источника питания. 5—6% личинок не реагируют на аттрактивные свойства выделений корней и мигрируют в противоположную сторону. Около 74% личинок в первые часы не активируются и остаются на местах инокуляции. В течение 24—48 ч большая часть (70—80%) личинок достигает корней. Около 10% личинок на месте инокуляции остаются неподвижными, причем до 10% из них может еще активироваться, но они не ориентируются в сторону корней и не могут найти источник питания.

В итоге можно предположить, что самые чувствительные особи нематод мигрируют в результате таксиса, а остальные в результате кинеза. По нашим наблюдениям большинство личинок достигает корней, отстоящих на 1—2 см, в результате случайного движения (ортокинетически). Они активируются под влиянием корневых диффузатов и циркулируют в зоне аттрактивных веществ до прибытия к корням. Схема движения личинок на расстоянии около 1 мм от корня отличается от описанной схемы: у большинства из них наблюдается тропотаксис. Полученные результаты согласуются с мнением П. Штейнбаха (Steinbach, 1972в), который инокулировал личинки картофельной нематоды на расстоянии около 1 мм от корней. Личинки, начинающие миграцию ортокинетически с расстояния 1—2 см, с расстояния 1—1,5 мм от корней начинают мигрировать уже в результате таксиса.

Результаты наших опытов показывают, что около 60% личинок сохраняет контакт с корнями в течение 1—2 сут (по данным ранее проведенных опытов, в жидкой среде нематоды внедриться в ткани корней не могут). Через несколько часов после достижения корней около 10% личинок удалялись и двигались в случайных направлениях до конца опыта. Степень развития способности к ориентации имеет первостепенное значение для выживания личинок картофельной нематоды и в есте-

ственных условиях. При этом особи, которые не реагируют в достаточной степени на аттрактивные вещества, не достигают корней растений, легче подвергаются воздействию внешних вредных факторов и погибают.

Однако эти данные противоречат результатам опытов некоторых ученых (Kühn, 1959; Klingler, 1965), которые установили, что корневые выделения растения-хозяина ингибируют способность движения личинок, в результате чего нематоды остаются неподвижными и скапливаются в зоне роста корней. Они отметили, что реагирование личинок на влияние корневых диффузатов не связано с повышением активности нематод.

В то же время наши данные согласуются с мнением (Weischer, 1959; Steinbach, 1972б, в) о том, что нематоды под влиянием корневых выделений оживляются и мигрируют быстрее, их активность заметно повышается.

Установлено, что среди пасленовых растений аттрактивными свойствами могут обладать корни растений, не выступающих в качестве хозяина. При оценке результатов использовали также данные проведенных ранее опытов в песчаных культурах, где было выяснено, что на корнях паслена черного и баклажана развивалось лишь по несколько слаборазвитых самок паразита нового поколения (Мяги, 1974).

Таким образом, картофель и томат — благоприятные хозяева, но картофель сильноаттрактивный, а томат слабоаттрактивный; паслен черный и баклажан — неблагоприятные хозяева, но аттрактивные; перец острый, не являющийся хозяином, — аттрактивен; дурман обыкновенный, красавица белладонна и физалис, также не являющиеся хозяевами, — нейтральные.

Установлено, что аттрактивные свойства могут иметь не только растения-хозяева, но и растения, практически не являющиеся хозяевами. У узкоспециализированных паразитов, как картофельная нематода, массовое вылупление происходит только после активизации личинок специфическим фактором, а именно под влиянием корневых выделений растений-хозяев, и вылупившиеся личинки уже находятся в их прикорневой зоне. Следовательно, у личинок на данном этапе онтогенеза нет необходимости в способности различать хозяев.

Внутри цист, а также в корнях развивающиеся личинки хорошо защищены от воздействия внешней среды, в почве же их легко могут уничтожать хищные грибы, другие нематоды, бактерии. Поэтому изучение поведения вылупившихся личинок имеет не только теоретическое, но и практическое значение: от количества личинок, вторгшихся в корни растений-хозяев, зависит численность их популяции.

ЛИТЕРАТУРА

- Мяги Э. А. Влияние некоторых биотических и абиотических факторов на вылупление личинок картофельной нематоды. Тарту, 1974, с. 157.
- Bergman, B. H., van Duuren, A. J. Het bietencystenaaltje en zijn bestrijding. VI. De invloed van wortels van waardplanten en excreten hiervan op de bewegings richting van larven van *Heterodera schachtii* in vitro. — Bergen op Zoom, 1959, Bd. 29, S. 1—24.
- Bird, A. The attractiveness of roots to the plant parasitic nematodes *Meloidogyne javanica* and *Meloidogyne hapla*. — Nematologica, 1959, v. 4, p. 322—335.
- Croll, N. A. The klinokinetic behaviour of infective *Trichonema* larvae in light. — Parasitology, 1965, v. 55, p. 579—582.
- Croll, N. A. The mechanism of orientation in nematodes. — Nematologica, 1967, v. 13, p. 17—22.
- Croll, N. A. Asymmetry in nematode movement patterns and its possible significance in orientation. — Nematologica, 1969, v. 15, p. 389—394.

- Kämpfe, L., Günther, B. Physiologisch-ökologische Grundlagen für die Bekämpfung von Phytonematoden. — Archiv für Pflanzenschutzdienst, 1970, Bd. 6, S. 135—154.
- Klingler, J. Die Orientierung von *Ditylenchus dipsaci* in gemessenen künstlichen und biologischen CO₂-Gradienten. — Nematologica, 1963, Bd. 9, S. 185—199.
- Klingler, J. On the orientation of plant nematodes and some other soil animals. — Nematologica, 1965, v. 11, p. 4—18.
- Kühn, H. Zum Problem der Wirtsfindung phytopathogener Nematoden. — Nematologica, 1959, Bd. 4, S. 165—171.
- Lavallee, W. H., Rohde, R. A. Attractiveness of plant roots to *Pratylenchus penetrans* (Cobb). — Nematologica, 1962, v. 8, p. 252—260.
- Linford, M. B. Attractiveness of roots and excised root tissues to certain nematodes. — Proc. Helminth. Soc. Washington, 1939, v. 6, p. 11—18.
- Rode, H. Zur Orientierungsweise von Larven des Kartoffelnematoden in Temperaturgefällen. — Nematologica, 1970, Bd. 16, S. 258—266.
- Sandstedt, R., Sullivan, T., Schuster, A. Nematode tracks in the study of movement of *Meloidogyne incognita*. — Nematologica, 1961, v. 6, p. 261—265.
- Steinbach, P. Eine Lebendbeobachtungsmethode für Verhaltensstudien an *Heterodera rostochiensis* Larven. — Biolog. Rundschau, 1972a, Bd. 10, S. 57—59.
- Steinbach, P. Untersuchungen über das Verhalten von Larven des Kartoffelzystenälchens (*Heterodera rostochiensis* Wollenweber, 1923) an und in Wurzeln der Wirtspflanze *Lycopersicon esculentum* Mill. I. Zur Anlockwirkung von Tomatensämlingswurzeln gegenüber Kartoffelnematodenlarven. — Biolog. Zentralblatt, 1972b, Bd. 91, S. 493—500.
- Steinbach, P. Untersuchungen über das Verhalten von Larven des Kartoffelzystenälchens (*Heterodera rostochiensis* Wollenweber, 1923) an und in Wurzeln der Wirtspflanze *Lycopersicon esculentum* Mill. II. Das Eindringen von Kartoffelnematodenlarven in die Wirtswurzel. — Biolog. Zentralblatt, 1972b, Bd. 91, S. 743—756.
- Wallace, H. R. Movement of eelworms. I. The influence of pore size and moisture content of the soil on the migration of larvae of the beet eelworm, *Heterodera schachtii* Schmidt. — Ann. Appl. Biol., 1958a, v. 46, p. 74—85.
- Wallace, H. R. Movement of eelworms. II. A comparative study of the movement in soil of *Heterodera schachtii* Schmidt and of *Ditylenchus dipsaci* (Kuhn) Filipjev. — Ann. Appl. Biol., 1958b, v. 46, p. 86—94.
- Wallace, H. R. Observations on the emergence from cysts and the orientation of larvae of three species of the genus *Heterodera* in the presence of host plant roots. — Nematologica, 1958c, v. 3, p. 236—243.
- Wallace, H. R. Movement of eelworms. VI. The influence of soil type, moisture gradients and host plant roots on the migration of the potato-root eelworm *Heterodera rostochiensis* Wollenweber. — Ann. Appl. Biol., 1960, v. 48, p. 107—120.
- Wallace, H. R. The orientation of *Ditylenchus dipsaci* to physical stimuli. — Nematologica, 1961, v. 6, p. 222—236.
- Wallace, H. R. Observations on the behaviour of *Ditylenchus dipsaci* in soil. — Nematologica, 1962, v. 7, p. 91—101.
- Weischer, B. Experimentelle Untersuchungen über die Wanderung von Nematoden. — Nematologica, 1959, Bd. 4, S. 172—186.

Институт зоологии и ботаники
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию
18/XI 1977

Erika MAGI

KARTULI-KIDUSSI (*GLOBODERA ROSTOCHIENSIS* (WOLL.) MULVEY ET STONE, 1976) ORIENTATSIOONIVÕIMEST

Artiklis on kirjeldatud katseid, mis selgitavad kartuli-kidussi vastsete võimet orienteeruda peremeestaime juurte suhtes. Liikumisteede analüüs viitab põhiliselt ortokineetilisele liikumistüübile. Agarikeskkonnas muutusid vastsed aktiivseks alates 20 mm kauguselt juuretipust.

Solanaceae sugukonda kuuluva kaheksa taimeliigiga tehtud katsetest võib järeldada, et nimetatud taimerühma piires võib ka mitteperemeestaimede juurtel olla nematoodide suhtes atraktiivseid omadusi.

Erika MÄGI

STUDIES ON THE ORIENTATION OF THE LARVAE OF POTATO
CYST NEMATODE (*GLOBODERA ROSTOCHIENSIS* (WOLL.) MULVEY
ET STONE, 1976)

Two questions have been studied in this work — firstly, can nematodes locate plant roots through orientation responses, and, secondly, if they can, how do they do it.

The potato cyst nematode larvae appeared to orientate towards the substances secreted by the roots of living host plant. *Globodera rostochiensis* larvae activated at a distance of 10—20 mm from the roots. The activity of nematodes was measured by sinusoidal propulsion which led to the use of waves per unit time. The activity of the nematodes became greater as they entered the area of the root exudate, and most of the larvae migrated there until they contacted the host plant. The attraction of the potato cyst nematode larvae may be a result of the orientation through an orthokinesis — a non-directional response in which the speed or frequency of activity depends on the intensity of stimulation.

The larvae of *Globodera rostochiensis* orientated towards the roots of potato and tomato (hosts), but they were also attracted by roots of some tested non-host solanaceous plants.