

Эрика МЯГИ

ВЫЛУПЛЕНИЕ ЛИЧИНОК ОВСЯНОЙ НЕМАТОДЫ (*HETERODERA AVENAE* WOLLENWEBER)

Овсяная нематода — *Heterodera avenae* Wollenweber, паразитирующая на корнях зерновых культур, относится к опаснейшим видам нематод, поражающих сельскохозяйственные растения (Тихонова, 1968, 1972; Жук, 1969; Мамонова, 1969; Кирьянова, Кралль, 1971; Тихонова и др., 1975 и др.). В Эстонской ССР она распространена очагами по всей территории республики, особенно на легких почвах (Кралль, Кралль, 1974; Mägi, 1977, 1980). Поэтому изучение биологии этого паразита имеет первостепенное значение не только с теоретической, но и с практической точки зрения.

В литературе имеется много сведений о вылуплении личинок гетеродер под воздействием различных соединений. По данным некоторых авторов, корневые диффузаты растений-хозяев овсяной нематоды могут оказывать активное воздействие на вылупление личинок этого вида (Williams, Beane, 1979; Graham, Stone, 1975; Kerry, Jenkinson 1976). В противоположность этим взглядам в некоторых исследованиях не отмечено стимулирующего эффекта корневых выделений (Winslow, 1955; Hesling, 1957; Shepherd, 1970; Mathur и др., 1975). Времена года как суммарный эффект периодического изменения условий влажности, аэрации и температуры могут также влиять на жизнедеятельность овсяной нематоды (Hesling, 1957; Duggan, 1961; Meagher, 1970; Banyer, Fisher, 1971a; Kerry, Hague, 1974; Meagher, 1974; Kerry, Jenkinson, 1976). Но относится ли реагирование личинок на сезонные влияния наследственно к жизненному циклу нематод или оно вызвано только условиями внешней среды — этот вопрос до сих пор остается спорным, и данные разных авторов не согласуются между собой (Cotten, 1962; Fushtey, Johnson, 1966; Juhl, 1968; Banyer, Fisher, 1971; Williams, Beane, 1979).

Целью настоящей работы было изучение влияния специфического стимулятора на вылупление личинок овсяной нематоды и выявление закономерностей процесса вылупления, наблюдавшихся под воздействием сезонных изменений.

Материал и методика

Автором с 1975 г. по 1980 г. проведена серия опытов по изучению вылупления личинок овсяной нематоды. Почва из естественных очагов нематоды (из Вильяндиского района Эстонской ССР) на полях ячменя и овса была отобрана в мае или в конце июля перед уборкой урожая. Материал для опытов был разделен на части, которые хранили в разных условиях. Большую часть зараженной почвы сохраняли в естественных условиях на делянках Института зоологии и ботаники в горшках. Часть материала хранили в сухом состоянии при комнатной температуре. Цисты, выделенные из почвы, сохраняли в течение предопытного периода в песке в холодильнике при 15° С или в замороженном состоянии при —4°.

Опыты проводили в течение года один раз в квартал или один раз в месяц. Исследовали 5 цист в 4—5-кратной повторности. Число вылупившихся личинок представлено как среднее на 5 цист. Все опыты проводили в лаборатории во влажных камерах по модифицированной методике Вильеркио (Viglierchio, 1961).

Корневые выделения растений-хозяев получали размачиванием корней интактных растений в дистиллированной воде в течение суток. В качестве синтетического стимулятора вылупления применялся 0,02 М водный раствор пикролоновой кислоты. Для выявления стимулирующего действия испытываемых растений на вылупление личинок овсяной нематоды нередко использовалась смесь корневых диффузатов растений с пикролоновой кислотой по методике, описанной К. Шрайбером и Г. Сембднером (Schreiber, Sembdner, 1960).

Достоверность различий между отдельными вариантами опытов в настоящей работе оценивалась по критерию *t* Стьюдента на 5- и 1%-ном уровне значимости.

Результаты

Из цист овсяной нематоды, собранных в мае и перезимовавших в естественных условиях, многочисленный выход личинок начался уже в первые дни опыта. Исследовали корневые диффузаты, полученные из ячменя 'Домен', пшеницы 'Мионовская', овса 'Хямарик', овсяницы луговой (*Festuca pratensis* Huds.) и полевицы обыкновенной (*Agrostis tenuis* Sibth.). Из табл. 1 видно, что вылупление личинок достигло максимума в течение первой недели опыта. Приведенные данные показывают, что вылупление личинок наблюдалось во всех вариантах. Динамика процесса вылупления оказалась также одинаковой во всех вариантах, но при сравнении степени вылупления личинок выяснилось, что в корневом диффузате ячменя их вылупилось больше, чем в воде

Таблица 1

Вылупление личинок овсяной нематоды в мае под влиянием естественных и синтетического стимуляторов

Стимуляторы	Вылупившиеся личинки (в среднем на 5 цист)					
	на 2-й день		на 7-й день		на 20-й день	
	Число	%	Число	%	Число	%
Ячмень 'Домен' (контроль)	207,6	100,0	483,6	100,0	552,8	100,0
Пшеница 'Мионовская'	187,6	90,3	419,9	86,9	497,7	86,7
Овес 'Хямарик'	212,3	102,2	510,2	105,5	580,5	105,0
Овсяница луговая	201,0	96,8	481,0	99,4	522,5	94,5
Полевица обыкновенная	252,3	121,5*	546,9	113,0	602,8	109,0
Пикролоновая кислота	299,0	144,0**	571,0	120,1*	671,6	121,5*
Ячмень + пикролоновая кислота	290,6	139,9**	583,9	120,6*	614,1	111,1
Овес + пикролоновая кислота	303,4	146,1**	560,0	115,8*	608,4	110,1
Овсяница луговая + пикролоновая кислота	297,5	143,3**	585,2	120,9*	603,3	109,1
Полевица обыкновенная + пикролоновая кислота	310,5	149,0**	570,9	118,0*	630,2	114,0*
Дистиллированная вода	117,0	56,3**	393,3	81,3*	414,2	74,9**

* Различие достоверно при 5%-ном уровне значимости.

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

(25,1%); в пикролоновой кислоте число личинок к концу опыта превышало их количество в диффузате хозяина на 21%. Установили, что в корневых диффузатах овсяницы луговой и полевицы обыкновенной число вылупившихся личинок овсяной нематоды было равно числу их в корневых выделениях зерновых культур. Совместное влияние корневых диффузатов и пикролоновой кислоты на вылупление характеризует бурный выход личинок в первую половину эксперимента. Интенсивность вылупления снижалась к концу опыта, и на 20-й день общее число вышедших личинок приближалось к числу их в контроле. Синергизм под влиянием совместного действия корневых диффузатов и пикролоновой кислоты проявлялся в заметной интенсификации выхода личинок в начальный период опыта.

Для изучения влияния диапаузы на процесс вылупления личинок нематоды использовали зараженную почву, отобранную в июле и хранившуюся в разных условиях:

- 1) в естественных условиях в течение года;
- 2) постоянно при -4° во влажном состоянии;
- 3) постоянно при 5° в сухом и во влажном состояниях;
- 4) при комнатной температуре в сухом и во влажном состояниях;
- 5) 4 недели в холодильнике при 5° ;
- 6) в течение 1 месяца при -4° , затем 10 дней при 5° ;
- 7) в течение 1,5 месяца при 5° , затем 1 месяц при -4° ;
- 8) 15 дней при 5° , затем 5 дней при 22° ;
- 9) 5 дней при 22° , затем 15 дней при 5° ;
- 10) в течение 1 месяца при комнатной температуре, остальное время (в течение года) при -4° .

При использовании молодых цист того же года, отобранных в июле и хранившихся в естественных условиях до начала сентября, осенью вылупления личинок практически не наблюдалось. При выдерживании таких цист в предопытный период в течение 4 недель в холодильнике при 5° также вылупления личинок не наблюдалось. При выдерживании цист в течение 1 месяца при -4° , а затем в течение 10 дней при 5° процесс вылупления не активизировался. Вылупление менее 10 личинок на повторность говорит о продолжающейся диапаузе. Продолжение опытов показало, что хранение цист даже в течение 3 месяцев при низких или чередующихся температурах не прекращало их покоя. Из цист, хранившихся в течение 1,5 месяца при 5° , а затем в течение 1 месяца при -4° , вылуплялось 17—29 личинок на 5 цист. В вариантах с цистами, хранившимися в условиях изменяющейся температуры, вылупления личинок не наблюдалось. Процесс вылупления заметно активизировался только при постоянном хранении цист при низких температурах в течение 5 месяцев (табл. 2). Хранение цист в течение 7 месяцев в замороженном состоянии не влияло отрицательно на жизнеспособность личинок. Степень вылупления снижается тем больше, чем дольше цисты находятся в таких условиях. Сезонные изменения в степени вылупления личинок наблюдались как в опытах с цистами, хранившимися в полевых условиях, так и с цистами, хранившимися в холодильнике. Результаты опытов с материалом, находившимся в естественных условиях, совпадали с результатами вылупления цист, хранившихся при 5° . Поэтому в табл. 2 приведены данные только о последних. Из цист, хранившихся постоянно при комнатной температуре, личинок не вылупилось. Было установлено, что степень вылупления повышается постепенно с удлинением сроков хранения цист при низких температурах — до 6—8 месяцев. Результаты нашей работы подтверждают, что длительность диапаузы не зависит прямо от условий окружающей среды.

В опыте для изучения диапаузы молодые цисты, выделенные из

Влияние длительности диапаузы на вылупление личинок овсяной нематоды

Месяц проведения опыта	Температура хранения цист (с июля), °С	Число вылупившихся личинок (в среднем на 5 цист)			
		ДК	ПК	ДК+ПК	Вода
Сентябрь	5	0	0	0	0
	-4	2	0	8	0
Октябрь	5	15	7	5	0
	-4	10	8	0	3
Ноябрь	5	24	22	42	11
	-4	19	30	29	10
Декабрь	5	111	141	166	69
	-4	133	172	185	80
Январь	5	344	410	419	155
	-4	411	433	466	183
Февраль	5	405	482	488	184
	-4	380	438	429	155
Март	5	419	550	568	193
	-4	355*	419**	407**	120*
Апрель	5	588	622	610	390
	-4	298**	377**	382**	108**
Май	5	510	577	628	344
	-4	279**	320**	333**	107**

Примечание: ДК — корневой диффузат овса 'Хямарик', ПК — водный раствор пикролоновой кислоты.

* Различие достоверно при 5%-ном и ** — при 1%-ном уровне значимости между двумя вариантами (-4 и 5°).

почвенных культур нематоды в лаборатории в мае, были разделены на две части: еще белые самки и уже коричневые цисты. При этом часть из них помещали сразу в холодильник (5°), а часть оставляли на два дня под ярким солнцем (температура повышалась до 38°). После сохранения материала во влажном песке в течение 4 месяцев в октябре во всех вариантах наблюдалась низкая степень вылупления, составляющая только несколько десятков личинок. Процесс вылупления заметно активизировался только при постоянном хранении цист в течение 5 месяцев при 5° (табл. 3).

Выход личинок наблюдался во всех вариантах, и между цистами четырех разных вариантов не отмечено никаких различий. Кратковременное пребывание под ярким солнцем не вредило жизнеспособности личинок, и цисты, отобранные белыми, «созревали» при хранении.

Обсуждение

Результаты проведенных опытов показали, что в процессе вылупления личинок овсяной нематоды при искусственной их активизации наблюдаются сезонные колебания. По данным литературы, личинки овсяной нематоды нуждаются перед вылуплением в температурах от 0 до 7° в течение 8 недель (Williams, Beane, 1979; Fushtey, Johnson, 1966) или от -4 до 4° в течение 4 недель (Swarup, Gill, 1972). По нашим данным, период покоя у молодых цист продолжался до 4—5 месяцев. Затем личинки из цист текущего года были способными к вылуплению в лабораторных условиях круглый год. Варьирование условий влажно-

Вылупление личинок овсяной нематоды в ноябре (цисты хранились в предопытный период в течение 5 месяцев при 5°)

Стимулятор	Вылупившиеся личинки (в среднем на 5 цист)			
	Цисты, находившиеся под солнцем		Цисты, перенесенные сразу в холодильник	
	Белые	Коричневые	Белые	Коричневые
Овес ·Хямарик	318,4±28	355,6±17	310,3±30	366,6±15
Пшеница ·Мироновская	296,2±17	310,8±22	288,5±21	315,9±25
Пикролоновая кислота	368,6±16	383,8±24	395,6±19	407,9±26
Овес+пикролоновая кислота	390,7±26	412,6±33	440,3±30	419,7±31
Дистиллированная вода	186,9±16	168,5±21	175,9±14	176,8±19

сти и температуры во время опытов не повышало степени вылупления. По данным литературы, колебание температуры в предопытный период оказывает благоприятное влияние на вылупление личинок (Gotten, 1962; Mogens, 1968). Так, период покоя у овсяной нематоды можно искусственно сократить, если цисты предварительно в течение 15 дней содержать при температуре 4°, а затем в течение 5 дней при 22° (Juhl, 1968). Результаты наших опытов показали, что изменением условий внешней среды влиять на продолжительность диапаузы не удастся. Хранение цист в замороженном состоянии не вредит жизнеспособности личинок в течение 7 месяцев (табл. 2). Жизнеспособность личинок овсяной нематоды не изменяется также при хранении материала в сухом песке и в почве при низкой температуре. Кратковременное повышение температуры до 38° в предопытный период также не уменьшало степени вылупления личинок. Приведенные результаты согласуются с данными некоторых авторов (Banyer, Fisher, 1971b; Davies, Fisher, 1976; Meagher, 1970). Причиной увеличения количества мертвых личинок в цистах, хранившихся в комнатных условиях, считают повышенную активность микроорганизмов в почве (Banyer, Fisher, 1971b). Кроме того, отмечено, что личинки овсяной нематоды не сохраняются жизнеспособными в воздушно-сухом состоянии (Winslow, 1955; Hesling, 1957; Duggan, 1961).

Вылупление личинок овсяной нематоды наблюдалось под влиянием как естественных, так и синтетических стимуляторов. Степень вылупления в воде составляла около 55—75% по сравнению со степенью вылупления в корневых диффузатах растений-хозяев. Наши опыты не подтверждают литературные данные о том, что корневые выделения зерновых культур не могут играть особой роли в стимуляции вылупления личинок овсяной нематоды (Winslow, 1955; Hesling, 1957; Banyer, Fisher, 1971b; Mathur и др., 1975).

Изучение действия смеси естественного и синтетического стимуляторов на вылупление личинок картофельной нематоды (*Globodera rostochiensis* Woll.) показало наличие сильного синергического эффекта (Мяги, 1974). Хотя при совместном воздействии естественного и синтетического стимуляторов на процесс вылупления личинок овсяной нематоды нами и были обнаружены некоторые изменения в динамике его, число вылупившихся личинок к концу опыта заметно не увеличилось по сравнению с числом их в контрольном варианте (табл. 1). Полагается, что стимуляция вылупления личинок корневыми выделениями растений-хозяев вырабатывалась в процессе эволюции паразитических взаимоотношений гетеродер с их хозяевами. Чем уже специфичность паразитов в отношении растений-хозяев, тем сложнее становятся защитные приспособления гетеродер в борьбе за существование.

Овсяная нематода, несмотря на узкую специфичность, характеризуется наличием многих растений-хозяев (большинство зерновых культур и многие широко распространенные злаки). Мы полагаем, что стимуляция корневыми выделениями растений-хозяев у этого вида выражена гораздо слабее, чем у картофельной нематоды.

ЛИТЕРАТУРА

- Жук О. М. Материалы по распространению, вредности и биологии овсяной нематоды (*Heterodera avenae* Woll., 1924) в Новосибирской области. — Тр. Новосибирской ст. ВИЗР. Новосибирск, 1969, 155—159.
- Кирьянова Е. С., Крабль Э. Л. Паразитические нематоды растений и меры борьбы с ними. Т. II. Л., 1971, 28—34.
- Крабль Э., Крабль Х. О распространенности и вредности овсяной нематоды в Эстонской ССР. — В кн.: Краткие доклады научной конференции по защите растений. Саку, 1974, 104—107.
- Мамонова З. М. Овсяная нематода и меры борьбы с ней. — Тр. Башкирского н.-и. института сельского хозяйства, 1969, 3, 418—420.
- Мяги Э. А. Влияние некоторых биотических и абиотических факторов на выупление личинок картофельной нематоды. Тарту, 1974.
- Тихонова Л. В. Овсяная (злаковая) нематода — *Heterodera avenae* Wollenweber, Filipjev, 1924. — В кн.: Гельминты человека, животных и растений и меры борьбы с ними. М., 1968, 407—413.
- Тихонова Л. В. Проблема гетеродероза зерновых культур в СССР. — В кн.: Нематодные болезни сельскохозяйственных культур и меры борьбы с ними. Тез. совещания. Москва, 1972, 25—26.
- Тихонова Л. В., Теньковцева Э. С., Айрапетян В. А. Материалы к обоснованию схемы севооборота в целях резкого снижения численности овсяной цистообразующей нематоды — *Heterodera avenae* Woll. — В кн.: Бюл. Всесоюз. Ордена Трудового Красного Знамени Инст. гельм. им. К. И. Скрябина. Москва, 1975, 102—108.
- Banyer, R. J., Fisher, J. M. Seasonal variation in hatching of eggs of *Heterodera avenae*. — *Nematologica*, 1971a, 17, 179—324.
- Banyer, R. J., Fisher, J. M. Effect of temperature on hatching of eggs of *Heterodera avenae*. — *Nematologica*, 1971b, 17, 519—534.
- Cotten, J. Effect of temperature on hatching in the cereal root eelworm. — *Nature*, 1962, 195, 308.
- Davies, K. A., Fisher, J. M. Duration of infectivity of second stage larvae of *Heterodera avenae*. — *Nematologica*, 1976, 22, 163—168.
- Duggan, J. J. Seasonal variation in the activity of cereal root eelworm (*Heterodera major* O. Schmidt, 1930). — *Sci. Proc. Roy. Dublin Soc.*, 1961, 1, 21—24.
- Fushtey, G. S., Johnson, P. W. The biology of the oat cyst nematode, *Heterodera avenae*, in Canada. I. The effect of temperature on the hatchability of cysts and emergence of larvae. — *Nematologica*, 1966, 12, 313—320.
- Graham, C. W., Stone, L. E. W. Field experiments on the cereal cyst nematode (*Heterodera avenae*) in south-east England. — *Ann. Appl. Biol.*, 1975, 80, 61—73.
- Hesling, J. J. The hatching response of *Heterodera major* (O. Schmidt) to certain root diffusates. — *Nematologica*, 1957, 2, 123—125.
- Juhl, M. Temperaturvariationens indflydelse pa havrenematodens (*Heterodera avenae*) klækning. — *Tidsskr. planteavl.*, 1968, 72, 42—63.
- Kerry, B. R., Hague, N. G. M. The invasion and development of the cereal cyst nematode *Heterodera avenae* in the roots of autumn- and spring-sown cereals. — *Ann. Appl. Biol.*, 1974, 78, 319—330.
- Kerry, B. R., Jenkinson, S. C. Observations on emergence, survival and root invasion of second-stage larvae of the cereal cyst nematode, *Heterodera avenae*. — *Nematologica*, 1976, 22, 381—479.
- Mathur, B. N., Arya, H. C., Handa, D. K., Mathur, R. L. The biology of cereal cyst nematode, *Heterodera avenae* in India. II. Factors affecting the emergence of larvae from cysts. — *Indian Mycol. and Plant Pathol.*, 1975, 5, 149—155.
- Meagher, J. W. Seasonal fluctuations in numbers of larvae of the cereal cyst nematode (*Heterodera avenae*) and of *Pratylenchus minyus* and *Tylenchorhynchus brevidens* in soil. — *Nematologica*, 1970, 16, 333—347.
- Meagher, J. W. Cryptobiosis of the cereal cyst nematode (*Heterodera avenae*) and effects of temperature and relative humidity on survival of eggs in storage. — *Nematologica*, 1974, 20, 323—335.
- Mogens, J. Temperaturvariationens indflydelse pa havrenematodens (*Heterodera avenae*) klækning. — *Tidsskr. planteavl.*, 1968, 72, 42—63.

