

УДК 632.651

Ану РИЙСПЕРЕ

## ВЛИЯНИЕ ВОДНОГО РЕЖИМА РАСТЕНИЯ-ХОЗЯИНА НА РАЗВИТИЕ КАРТОФЕЛЬНОЙ НЕМАТОДЫ

Настоящая статья является очередным сообщением о результатах работ по экспериментальному регулированию метаболизма растения-хозяина в целях выяснения трофических взаимоотношений между картофельной нематодой и растениями картофеля. Кроме изучения влияния водного режима почвы как экологического фактора на заражаемость растений фитонематодами, обеспечение растений водой является хорошим методическим приемом для регулирования их физиологического состояния. Погружая корни питающего растения в воду на различный срок, т. е. создавая условия гипоксии, оказывается возможным изменить интенсивность метаболизма корней и, вместе с этим, физиологическое состояние всего растения.

По данным литературы (Viglierschio и др., 1969) известно, что фитонематоды обладают значительной толерантностью к засухе и высоким концентрациям почвенного раствора. Меньше сведений имеется о выживании нематод в условиях насыщенности почвы водой. Установлено, что фитонематоды оказываются чувствительными к затоплению почвы (Wallace, 1961, 1963; Van Gundy и др., 1962). При этом эндопаразитические нематоды меньше подчиняются влиянию воздушного режима почвы, чем эктопаразиты (Jones и др., 1969). О картофельной нематоды известно, что при насыщенности почвы водой подавляется вылупление личинок (Dropkin, 1966; Clarke и др., 1978), а также снижается жизнеспособность цист (Wallace, 1963). Утверждается, что отрицательное влияние затопления почвы на фитонематоды — в первую очередь вопрос аэрации (Wallace, 1961; Van Gundy и др., 1962), поскольку они как оксифильные организмы чувствительны к уменьшению обеспеченности кислородом в среде (Мюге, 1965; Dropkin, 1966). До сих пор не имеется сведений о влиянии временной гипоксии питающей ткани на развитие картофельной нематоды.

Говоря о влиянии почвенной влаги на взаимоотношения между растениями и нематодами необходимо иметь в виду три обстоятельства: 1) вода как среда для движения нематод (внедрение заражения в корни растений); 2) аэрация почвы — при насыщенности почвы водой воздух из капилляров вытесняется и нематоды будут находиться в условиях недостаточности кислорода, в результате чего подавляется вылупление личинок и активность уже вылупившихся особей; 3) влияние на процесс питания нематод. Последнему аспекту в экологии нематод уделено до сих пор недостаточное внимание и настоящая работа является дополнением информации о влиянии водного режима растения-хозяина на развитие этих паразитов. Кроме того, как в предыдущем сообщении (Рийспере, 1988), так и в настоящей работе мы поставили задачу установить зависимость процесса питания этих паразитов от физиологического состояния питающего растения и, вместе с этим, выяснить характер генетически определенной устойчивости сортов картофеля, несущих ген  $H_1$ .

## Материал и методика

Опыты проводили в вегетационном домике в песчаных культурах по стандартизированной нами методике (Рийспере, 1966, 1979). Для создания условий гипоксии корней в отдельных опытах наряду с песчаными культурами применялись и водные культуры. Растениями-хозяевами служили восприимчивый к картофельной нематоде сорт картофеля 'Сулев' и устойчивый к патотипу Ro1 сорт 'Спекула'. Растения заражали личинками *Globodera rostochiensis* (патотип Ro1), вылупленными в пикролоновой кислоте (2мМ), с расчетом 1000 личинок на 1 растение. Различным режимам водоснабжения они подвергались после внедрения личинок (на 4—5 дней). По применяемой нами технике песчаных культур (Рийспере, 1966), полив растений проводили через отверстия на дне сосуда путем поднятия соединенного с сосудом резервуара с питательным раствором, обеспечивая этим вливание питательного раствора в сосуд. После замачивания песка резервуар опускали в исходное положение и раствор вливался обратно. Таким образом проводили полив растений 1 раз в день, обеспечивая этим снабжение корней водой и питательными веществами и в то же время хорошей аэрацией. В песчаных культурах этот вариант служил контролем для всех опытов.

В опыте для создания временной гипоксии корней выбирали следующие варианты: 1) корни выдерживали в питательном растворе 6 ч/сут положением резервуара на уровне вегетационного сосуда; 2) корни выдерживали в питательном растворе 18 ч/сут; 3) растения, предварительно зараженные в песке, выращивали в водных культурах.

Для изучения влияния интенсивности транспирации на развитие нематод проводили опыт с повышением осмотического давления питательного раствора, используя для этой цели многоатомный спирт маннит. К основному питательному раствору добавляли маннит в количестве 16 и 32 г/л по вариантам, что соответствовало осмотическому давлению раствора 2 и 4 атм соответственно (Строгонов, 1962).

Влияние интенсивности транспирации изучали также в опытах, в которых эвапорацию воды подавляли с помощью чехла из полиэтиленовой пленки, под которым растения после заражения находились круглосуточно. Этот опыт проводили параллельно при естественной освещенности (в вегетационном домике) и при искусственном освещении (в вегетационной камере при 8000 лк). В обоих опытах интенсивность транспирации измеряли по уменьшению объема питательного раствора в резервуаре.

Особый интерес представлял вопрос о разведении экзоэнзимов нематод в питающей ткани под влиянием потока воды через клетки первичной коры корней. Ориентация ценоцитных структур в сторону центрального цилиндра свидетельствует об участии движения воды в распределении расщепляющего действия нематод (Рийспере, Рийспере, 1974). Для выяснения роли транспирационного тока в «разведении» выделяемых паразитами экзоэнзимов выбирали метод водных культур, так как в них условия для развития нематод оказались крайне неблагоприятными, в то же время растения в них отличались высокой интенсивностью испарения. Развитие нематод заметно улучшалось при удалении 2/3 листьев, т.е. при условиях уменьшения транспирации. В этом опыте наряду с измерением потери воды по уменьшению объема раствора в резервуаре у тех же растений определяли общую и рабочую адсорбирующую поверхность корней метиленовым синим по методу Сабинина и Колосова (Колосов, 1962) для установления количества воды проходящего через единицу площади корня.

Все опыты с зараженными растениями длились 25 дней. При завершении опытов растения взвешивали, корни фиксировали в смеси эта-

нол — уксусная кислота — формалин — вода (15:1:6:40) и окрашивали кислым фуксином в лактофеноле. Во всех вариантах использовали 8 растений. Корни каждого растения в отдельности просматривали под биноклем для установления числа нематод по стадиям развития. Результаты анализа обрабатывали статистически методом дисперсионного анализа.

Для выяснения влияния применяемых в опытах воздействий на физиологическое состояние растений параллельно с зараженными растениями выращивали незараженные, в которых определяли следующие физиолого-биохимические показатели: дыхание корней (по поглощению кислорода на газоанализаторе Хром-3), пероксидазную активность корней (колориметрически по окислению гваякола в присутствии перекиси водорода), изозимный состав пероксидазы (разделением фракции при помощи гель-электрофореза), содержание нитратного азота в корнях (дисульфифенольным методом). Последний выбирали в качестве показателя восстановительной способности корней, имеющей решающее значение при закладке питательных отношений биотрофных паразитов с хозяином (Мюге, 1965; Бумбу, 1970). Содержание нитратного азота определяли в замороженных в жидком азоте, активность энзима — в свежих корнях.

Корни незараженных растений подвергались анализу после 2-недельного выращивания в опытных условиях. Этот срок выбирали согласно данным, по которым самая высокая потребность нематод в пище появляется в первые 10 дней их развития, т.е. после их внедрения в ткани (Trudgill, 1972).

### Результаты опытов

Результаты опытов показывают, что картофельная нематода чувствительна к длительному пребыванию корней в водной среде: уже 6-часовое выдерживание корней в растворе уменьшало число нематод в них и подавляло развитие самок (табл. 1). При 18-часовом погружении корней их зараженность повышалась, но большинство из нематод прекращало свое развитие уже на III личиночной стадии. В водных культурах развитие нематод почти полностью затормаживалось, только небольшое количество из самцов развивалось до IV стадии. Можно предположить, что кроме непосредственного подавления дыхания нематод гипоксия корней действует на условия их питания также через подавление метаболизма питающей ткани. В результате анаэробноза тканей уже в течение 1 ч может произойти диссоциация полирибосом, ведущая к прекращению синтеза белка, а также нарушение синтеза АТФ (Гринева, 1975). Кроме того, недостаточность кислорода вызывает изменения в химизме тканей, особенно в окислительно-восстановительных процессах. Следует подчеркнуть, что результаты этого опыта четко показывают влияние стрессового состояния растений на развитие паразитов, особенно в варианте с выдерживанием корней в растворе в течение 18 ч/сут. При этом выявляется двойное значение физиологического состояния растений в определении хозяино-паразитных отношений: физиологически ослабленные растения более восприимчивы к заражению нематодами, но дальнейшее развитие личинок, особенно самок, требует уже более высокого уровня метаболизма питающей ткани. Это еще раз свидетельствует о потребности картофельной нематоды в интенсивном синтезе со стороны хозяина, о глубокой облигатности этого паразита, а также о высокой специфичности питания, т.е. чувствительности к изменениям в биохимизме питающей ткани.

В устойчивых растениях ('Спекула') 6-часовое погружение корней в

раствор вызвало почти полное торможение развития — более 80% инвазированных личинок остановилось в своем развитии на II стадии. На основе этого можно допустить, что условия питания ухудшились, однако главное заключается в том, что генетически определенная устойчивость этого сорта к патотипу Ro1 не связана с физиологическим состоянием растения-хозяина, так как ослабленные растения оказались для заражения не более доступными, чем здоровые.

Результаты изучения влияния интенсивности транспирации растений на развитие личинок при помощи повышения осмотического давления питательного раствора показывают, что подавление транспирации создает более благоприятные условия для питания нематод (табл. 2). Об этом свидетельствует увеличение числа самок в корнях. Более эффективным оказалось повышение давления раствора до 2 атм; когда явных признаков повреждения корней еще не наблюдалось. В этом варианте отмечалось только некоторое торможение роста надземной части (табл. 2, сырой вес растений) и высыхание краев листьев. Добавление маннита (32 г/л · атм) уже вызывало сильное угнетение роста надземных частей, а также поражение корней, поэтому и положительное влияние уменьшения интенсивности транспирации в этом варианте выражается слабее. По уменьшению общей и рабочей адсорбирующей поверхности корней, а также по понижению пероксидазной активности (кроме уменьшения суммарной активности энзима обнаружилось и исчезновение из изозимного спектра двух наиболее подвижных фракций —  $R_f$  0,63; 0,72) можно судить, что корни в этих вариантах находились в состоянии умеренного стресса (табл. 2). Кроме того, вследствие уменьшения транспирационного тока и торможения роста надземной части можно предполагать, что корни обогатились метаболитами и для нематод создались условия, напоминающие таковые в затененных растениях (Рийспере, 1988).

Обсуждая причины повышения зараженности корней и ускорения развития нематод при добавлении к среде маннита, нельзя не отметить и возможность прямого влияния повышенного осмотического давления внешнего раствора. Известно, что фитопаразитические нематоды имеют осморегуляцию, и для некоторых (например, ангина пшеничная) установлено, что умеренное повышение осмотического давления среды стимулирует их метаболизм (Bhatt, Rohde, 1970). Ускоренное развитие личинок при условиях повышенного осмотического давления среды отмечено и в опытах с клеверной нематодой (Рийспере, Роосма, 1985). На более высокие значения осмотического давления в среде нематоды, как правило, отвечают уменьшением интенсивности метаболизма до полной неподвижности (osmobiotic state) (Reversat, 1981).

Опыты, в которых интенсивность транспирации подавлялась покрытием растений полиэтиленовым чехлом, показали неоднозначные результаты в различных световых режимах (табл. 3). При естественной освещенности выдерживание растений под пленкой сильно подавляло развитие нематод. По всей вероятности, непосредственной причиной этого следует считать не уменьшение транспирации, а глубокий физиологический стресс всего питающего растения. На последний указывает уменьшение накопления биомассы, особенно корней (сырой вес). Корни оказывались тонкими со слабо развитой проводящей тканью. Высокая пероксидазная активность с одновременно пониженной интенсивностью дыхания указывает на сильное стрессовое состояние их. В то же время высокое содержание нитратов говорит об уменьшении восстановительного потенциала тканей. Все это создает неблагоприятные условия для питания этих биотрофных нематод, зависящие от гомеостатического потенциала питающих клеток. Большое количество личинок, стагнирующих на различных стадиях развития не достигая половозрелости (38%),

Таблица 1

## Влияние насыщенности среды водой на развитие картофельной нематоды

| Вариант опыта                       | Количество нематод в 8 растениях |                          |                          |         |        |         |       |    | Незараженные растения (сырой вес 1 растения, г) |       |
|-------------------------------------|----------------------------------|--------------------------|--------------------------|---------|--------|---------|-------|----|---|-------|
|                                     | Всего                            |                          | Личинки                  |         | Самцы  |         | Самки |    | Наземные части                                  | Корни |
|                                     | II ст.                           | III ст.                  | IV ст.                   | Адульты | IV ст. | Молодые | Шисты |    |   |       |
| Контроль (полив 1 раз в сутки)      | 1047                             | 45                       | 86                       | 306     | 282    | 120     | 186   | 22 | 3,22  | 3,33  |
| Выдерживание корней в растворе 6 ч  | 716*                             | 62                       | 28                       | 182     | 271    | 35*     | 133   | 5  | 2,47  | 2,93  |
| Выдерживание корней в растворе 18 ч | 1639**                           | 628**                    | 888**                    | 106     | 3**    | 7**     | 7**   | —  | 2,89  | 2,99  |
| Водные культуры                     | 116**                            | 69                       | 38**                     | 9**     | —      | —       | —     | —  | 9,91**  | 3,73  |
|                                     |                                  |                          |                          | 'Сулев' |        |         |       |    |   |       |
| Контроль (полив 1 раз в сутки)      | 1179                             | 454                      | 294                      | 204     | 227    | —       | —     | —  | 3,65  | 3,68  |
| Выдерживание корней в растворе 6 ч  | 1150                             | 950                      | 98**                     | 81**    | 21**   | —       | —     | —  | 2,76  | 3,00  |
| Выдерживание корней в растворе 18 ч | сильная грибная инфекция         | сильная грибная инфекция | сильная грибная инфекция | 2       | 1      | —       | —     | —  | 3,06  | 3,03  |
| Водные культуры                     | 174**                            | 140**                    | 31**                     | —       | —      | —       | —     | —  | 6,86**  | 2,92  |

\* Отличие от контроля достоверно при  $P=0,05$ .\*\* Отличие от контроля достоверно при  $P=0,01$ .

Таблица 2

Влияние повышения осмотического давления питательного раствора на развитие картофельной нематоды и на физиологическое состояние растений-хозяев (восприимчивый сорт картофеля 'Сулев')

| Вариант опыта                          | Количество нематод в 8 растениях |         |        |         |        |         | Незараженные растения   |  |         |                             |       |
|--|----------------------------------|---------|--------|---------|--------|---------|-------------------------|--|---------|-----------------------------|-------|
|  | Личинки                          |         | Самцы  |         | Самки  |         | Сырой вес 1 растения, г | Адсорб. поверхн. корней, см <sup>2</sup> |         | Актив-ность перок-сидазы, E |       |
|  | II ст.                           | III ст. | IV ст. | Адульты | IV ст. | Молодые |                         | Общая                                    | Рабочая |                             |       |
|  | Всего                            |         |        |         |        |         | Над-земная часть        | Корни                                    |         |                             |       |
| Контроль                               | 1044                             | 78      | 221    | 265     | 187    | 153     | 140                     | 4,01                                     | 7900    | 3000                        | 0,880 |
| (1/2-кратн. р-р Робб.)                 | 1443                             | 59      | 74**   | 181     | 595**  | 170     | 364**                   | 2,40                                     | 3800**  | 1800**                      | 0,550 |
| (16 г/л)                               | 992                              | 106     | 125    | 323     | 87*    | 138     | 213**                   | 1,84                                     | —       | —                           | —     |
| 1/2-кратн. р-р Робб. + маннит (32 г/л) |                                  |         |        |         |        |         |                         |  |         |                             |       |

\* P=0,05.

\*\* P=0,01.

Таблица 3

Развитие картофельной нематоды при различной интенсивности транспирации растения-хозяина (восприимчивый сорт 'Сулев')

| Вариант опыта                       | Количество нематод в 8 растениях |         |         |        |          |        | Незараженные растения |                         |                                    |                           |                          |                        |        |
|-------------------------------------|----------------------------------|---------|---------|--------|----------|--------|-----------------------|-------------------------|------------------------------------|---------------------------|--------------------------|------------------------|--------|
|                                     | Всего                            | Личинки |         | Самцы  |          | Самки  |                       | Сырой вес 1 растения, г | Сухочн. транспир. мг/г сырого веса | Активность пероксидазы, г | O <sub>2</sub> , мкл/ч/г | NO <sub>3</sub> , мг/г |        |
|                                     |                                  | II ст.  | III ст. | IV ст. | Адуль-ты | IV ст. | Молодые               |                         |                                    |                           |                          |                        | Цис-ты |
| Контроль<br>Растения покрыты чехлом | 765                              | —       | 17      | 493    | 45       | 60     | 150                   | —                       | 4,47                               | 3,62                      | 0,570                    | 466                    | 4,7    |
|                                     | 386*                             | —       | 6       | 272    | 32       | 38     | 38*                   | —                       | 3,20                               | 2,29                      | 1,280                    | 262                    | 18,1   |
| Контроль<br>Растения покрыты чехлом | 1513                             | —       | 2       | —      | 135      | 3      | 101                   | 1268                    | 5,93                               | 2,51                      | —                        | —                      | 24,7   |
|                                     | 2534                             | —       | —       | —      | 1226     | —      | 201                   | 1107                    | 7,09                               | 2,83                      | 0,9                      | —                      | 15,0   |

\* P = 0,01.

Таблица 4

Влияние удаления 2/3 листовой поверхности растения-хозяина на развитие картофельной нематоды (восприимчивый сорт 'Сулев', водные культуры)

| Вариант опыта                     | Количество нематод в 8 растениях |         |        |         |        |         | Незараженные растения |   |         |                  |            |                                      |
|-----------------------------------|----------------------------------|---------|--------|---------|--------|---------|-----------------------|---|---------|------------------|------------|--------------------------------------|
|                                   | Всего                            | Личинки |        | Самцы   |        | Самки   |                       | Адсорб. поверхн. корней 1 растения, см <sup>2</sup> |         | Транспирация, мл |            |                                      |
|                                   |                                  |         | II ст. | III ст. | IV ст. | Адульфы | IV ст.                | Молодые   | Общая   | Рабочая          | 1 растение | 1 см <sup>2</sup> поверхности корней |
| Контроль                          | 116                              | 69      | 38     | 9       | —      | —       | —                     | 7822,4  | 2568,5  | 322,5            | 0,041      | 0,137                                |
| Удаление 2/3 листовой поверхности | 1528**                           | 525**   | 345**  | 557**   | 24     | 51      | 26                    | 3383,4**  | 964,0** | 169,7**          | 0,051      | 0,169                                |

\*\* P=0,01.

указывает на недостаточное питание. И наоборот, результаты опыта с искусственной освещенностью показали, что подавление транспирации растений чехлом не вызывало ухудшения условий для развития нематод. Общая зараженность растений даже увеличивалась, но, видимо, из-за скопления личинок местами создавался недостаток пищи, что обуславливало развитие их в самцы. Хотя сырой вес корней и надземных частей не показывает торможения роста растений под чехлом в вегетационной камере, на некоторое ослабление физиологического состояния корней указывает увеличение в них численности нематод. Небезынтересно отметить, что из показателей физиологического состояния питающей ткани заражаемость (атакуемость) ее паразитами оказывается наиболее чувствительной по сравнению с биохимическими параметрами, регистрируемыми уже явные отклонения в метаболизме. В этом опыте привлекает внимание то, что высокое содержание нитратов в корнях (низкая восстановительная способность клеток корней) отрицательного влияния на развитие личинок не оказывало (табл. 3, искусственная освещенность).

Успешность развития личинок не находится в непосредственной зависимости от количества воды, проходящего через единицу адсорбирующей поверхности корней (табл. 4). «Среднее количество воды», испаряемое одним растением в течение опыта на единицу общей или рабочей поверхности корней, существенно не изменяется от уменьшения суммарной транспирации после удаления 2/3 листьев. Это объясняется торможением роста корней после удаления листьев, на что указывает и пропорциональное уменьшение их адсорбирующей поверхности. В то же время удаление листьев вызывает заметное улучшение условий для питания нематод. Численность паразитов в корнях повышалась более чем в 14 раз по сравнению с контролем, и некоторые особи, в том числе самки, достигали адульта стадии развития несмотря на гипоксию корней в водной среде. Причиной такого заметного улучшения питания нематод в этом варианте, по всей вероятности, можно считать уменьшение конкуренции надземных частей за счет пластических веществ, в результате чего обеспеченность питающих клеток паразитов повышалась. Как и в наших предыдущих опытах с затенением и обезлиствлением (Рийспере, 1988), решающее значение с точки зрения обеспеченности питанием биотрофного паразита имеет распределение ассимилятов в растении.

## Выводы

1. Водный режим растения-хозяина влияет на условия питания картофельной нематоды через физиологическое состояние целого растения. Возможность совершения цикла развития этих биотрофных паразитов зависит от обеспеченности центров питания пластическими веществами и от гомеостатического потенциала питающих клеток. Хотя ослабление физиологического состояния питающего растения создает благоприятные условия для заражения нематодами, глубокоразвитая биотрофность их требует от растения интенсивного метаболического действия питающих клеток.

2. Условия питания личинок улучшаются при подавлении интенсивности транспирации растений. Причина этого явления состоит не в количестве потока воды через питающие клетки, а в подавлении роста надземных частей вследствие дефицита питательных веществ. В результате этого повышается конкурентоспособность корней и, тем самым, питающих клеток нематод за счет пластических веществ.

3. Генетически детерминированная устойчивость картофеля к патотипу Ro 1 (ген H<sub>1</sub>) не находится в зависимости от физиологического состояния растения. Ослабленные растения не оказываются атакуемыми со стороны этих нематод больше, чем сильно растущие.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Бумбу И. В. Дегидрогеназная активность растительных тканей, пораженных фитопаразитическими нематодами // Паразиты животных и растений. 5. Кишинев, 1970, 130—132.
- Гринева Г. М. Регуляция метаболизма у растений при недостатке кислорода. М., 1975.
- Колосов И. И. Поглощительная деятельность корневых систем растений. М., 1962.
- Мюге С. Г. О физиологической специфичности фитогельминтов // Тр. Гельминтолог. лабор. АН СССР, 1965, 16, 81—82.
- Руйспере А. О минеральном питании сосны обыкновенной (*Pinus silvestris* L.) на маломощных перегнойно-карбонатных (альварных) почвах // Изв. АН ЭССР. Сер. биол., 1966, 15, № 4, 530—550.
- Руйспере А. Ю. К вопросу экспериментального изучения постинвазионных взаимоотношений между фитонематодами и растениями // Принципы и методы изучения взаимоотношений между паразитическими нематодами и растениями. Тарту, 1979, 105—114.
- Руйспере А. Влияние уменьшения ассимиляционной поверхности и интенсивности освещения растения-хозяина на развитие картофельной нематоды // Изв. АН ЭССР. Биол., 1988, 37, № 1, 36—43.
- Руйспере А., Руйспере У. К изучению гистопатологических изменений в корнях восприимчивых растений картофеля, зараженных картофельной нематодой // Краткие доклады научной конференции по защите растений. Саку, 2—4 июля 1974 г. Ч. II. Таллин, 1974, 117—119.
- Руйспере А. Ю., Роосма Э. П. Экспериментальное изучение трофических взаимоотношений в системе паразит—хозяин // Принципы и методы экологической фитонематологии. Петрозаводск, 1985, 107—123.
- Строгонов Б. П. Физиологические основы солеустойчивости растений. М., 1962.
- Bhatt, B. D., Rohde, R. A. The influence of environmental factors on the respiration of plant-parasitic nematodes // J. Nematol., 1970, 2, 277—285.
- Clarke, A. J., Perry, R. N., Hennessy, J. Osmotic stress and the hatching of *Globodera rostochiensis* // Nematologica, 1978, 24, 384—392.
- Dropkin, V. H. Physiology of nematodes of the soil // Ann. N. Y. Acad. Sci., 1966, 139, 39—52.
- Jones, F. G. W., Larbey, D. W., Parrot, D. M. The influence of soil structure and moisture on nematodes especially *Xiphinema*, *Longidorus*, *Trichodorus* and *Heterodera* spp. // Soil Biol. Biochem., 1969, 1, 153—165.
- Reversat, G. Consumption of food reserves by starved second-stage juveniles of *Meloidogyne javanica* under conditions inducing osmobiogenesis // Nematologica, 1981, 27, N 2, 207—214.
- Trudgill, D. L. Influence in feeding duration on moulting and sex determination of *Meloidogyne incognita* // Nematologica, 1972, 18, N 4, 476—481.
- Van Gundy, S. D., Stolzy, L. H., Szuszkiewicz, T. E., Rackham, R. L. Influence of oxygen supply on survival of plant parasitic nematodes in soil // Phytopathology, 1962, 52, 628—632.
- Viglierchio, D. R., Croll, N. A., Gortz, J. H. The physiological response of nematodes to osmotic stress and an osmotic treatment for separating nematodes // Nematologica, 1969, 15, 15—21.
- Wallace, H. R. The bionomics of the free living stages of zooparasitic and phytoparasitic nematodes — a critical survey // Helminthological abstr., 1961, 30, 1—22.
- Wallace, H. R. The Biology of Plant Parasitic Nematodes. London, 1963.

Институт зоологии и ботаники  
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию  
30/V 1988

## PEREMEESTAIME VEEREŽIIMI MÕJUST KARTULI KIDUSSI ARENGULE

Vegetatsioonikatsetes uuriti kartuli kiduussi (*Globodera rostochiensis*, patotüüp Ro1) arengut peremeestaime (kartulisordid: sustseptiline 'Sulev' ja resistentne 'Spekula') kasvatamisel niihästi liigniiskuse kui ka veedefitsiidi tingimustes. Katsete tulemused näitasid, et kartuli kiduuss on tundlik mulla liigniiskusele, vastsete areng juurtes pidurdub juba taimede lühiajalise hapnikupuuduse korral. Seevastu veedefitsiit (juuri ümbritseva lahuse kõrgeenenud osmootse rõhu puhul) ja vähenenud transpiratsioon kutsuvad esile vastsete arengu kiirenemise ja emasisendite hulga suurenemise, mis viitab parasiitide toitumistingimuste paranemisele. Selle põhjuseks ei tule pidada mitte juurerakku läbiva vee hulga otsest mõju parasiidi toitumisele (ensüümide lahjenemise efekt), vaid kogu taime füsioloogilise seisundi mõju: vähenenud transpiratsioonivoolust tingitud toitainete defitsiit pealmaaosades põhjustab nende kasvu pidurdumise ja juurte, sealhulgas nematoodide toitvate rakkude konkurentsivõime suurenemise plastiliste ainete jaotumises. Peremeestaime veerežiim mõjutab nematoodide toitumist kogu taime füsioloogilise seisundi kaudu. Seejuures ei ole nematoodide toitumistingimuste sõltuvus taimede kasvu intensiivsusest mitte sirgjooneline, vaid sigmoidne, maksimum mõõduka stressi piirkonnas. Tugevasti nõrgestatud taimedes on ka nematoodide areng pidurdatud, mis osutab kartuli kiduussi kaugelarenenud biotroofsusele. Geneetiliselt määratud resistentus kartuli kiduussi suhtes (geen  $H_1$ ) ei ole mõjutatav taimede füsioloogilisest seisundist.

## THE INFLUENCE OF WATER BALANCE OF THE HOST PLANT ON THE DEVELOPMENT OF THE POTATO CYST NEMATODE

The development of the potato cyst nematode (*Globodera rostochiensis*, pathotype Ro1) in potato plant (cv. 'Sulev' — susceptible, cv. 'Spekula' — resistant) in waterlogging or in water-stress conditions was studied in sand and water cultures. The results indicate that flooding the roots does not favour the development of the nematodes, the short-term deficiency of oxygen in roots (6 hours per day) once inhibits the formation of females. On the other hand, the water stress (in conditions of high osmotic pressure of root medium) and the inhibition of transpiration results in the accelerated development of larvae and in an increased number of females in the population, which indicates the improved nutrition of the parasites. It is concluded that the latter is the result of the increased ability of roots (and feeding cells of nematodes) for competition of metabolites due to the inhibition of growth of the above-ground part of plant. The effect of water balance of host plant on nutritive interaction with the nematodes is indirect — the feeding conditions of nematodes are determined by the physiological state of the whole plant. At that the dependence of nutrition of nematodes on the vigor of growth of the host plant is not linear, but it is represented by a curve, which reaches a maximum when the host plant is under "moderate stress". The development of nematodes is inhibited when the host plant is in extreme conditions and the growth of roots is impaired. This phenomenon indicates the highly evolved biotrophy of the parasite. Genetically determined resistance of potato-plant to this nematode (gene  $H_1$ ) is independent of the physiological state of the host plant.