

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

**ПРОБЛЕМЫ
ЭВОЛЮЦИОННОЙ МОРФОЛОГИИ,
ТАКСОНОМИИ И БИОХИМИИ
ГЕЛЬМИНТОВ РАСТЕНИЙ**



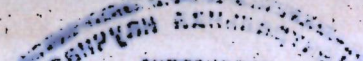
ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

ПРОБЛЕМЫ ЭВОЛЮЦИОННОЙ МОРФОЛОГИИ, ТАКСОНОМИИ И БИОХИМИИ ГЕЛЬМИНТОВ РАСТЕНИЙ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

МОСКВА 1967



734410

Писать разборчиво	17-94
Шифр	
Автор	Дуров, Николай
Название	Гельминтологическая лаборатория

Сборник посвящен вопросам фауны, систематики, морфологии, эмбриологии и биохимии фитогельминтов. Приводятся описания новых видов и сообщаются данные по эмбриогенезу некоторых фитогельминтов; предлагается ревизия надсемейства *Tylenchoidea*, основанная на экологическом и эволюционно-морфологическом анализе родов этого надсемейства, приведшая к обоснованию нового надсемейства *Hoplolaimoidea*. Предлагается всесторонний дифференциально-морфологический анализ видов рода *Ditylenchus*. Некоторые статьи посвящены гистохимическому анализу фитогельминтов. Большое внимание уделено характеристике фитогельминтозов, вопросам борьбы с фитогельминтами и проблеме иммунитета против фитогельминтов.

Сборник представляет интерес для биологов и специалистов по защите растений.

Ответственный редактор
К. И. СКРЯБИН

С. Л. Блинова-Лазаревская

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ФАУНЫ НЕМАТОД ЖЕСТКОКРЫЛЫХ — ВРЕДИТЕЛЕЙ СОСНЫ

Изучение гельминтофауны короедов и других жесткокрылых — вредителей леса в нашей стране только начинается. По сводке П. А. Положенцева (1957), у короедов, усачей и долгоносиков на территории СССР зарегистрировано 18 видов нематод. Находки эти принадлежат в основном энтомологам, определение сделано И. Н. Филиппевым и П. А. Положенцевым, рисунки и описания этих форм не публиковались.

Фауна нематод насекомых — вредителей сосны в Бузулукском бору. Наши исследования проводились главным образом на базе Бузулукского бора (реликтовый массив сосны *Pinus silvestris* в степной полосе Оренбургской области). Гельминтологическому обследованию были подвергнуты не только короеды, долгоносики, усачи и златки, но также паразитические и хищные насекомые, многоножки, ложноскорпионы и клещи, заселяющие ходы этих вредителей. Нематоды были обнаружены только у насекомых (см. табл. 1).

Обследование проводилось методом полного гельминтологического вскрытия и охватило 1896 экз. насекомых на разных стадиях развития. Кроме того, исследовано около 500 проб буровой муки (трухи) из маточных и личиночных ходов насекомых под корой сосны.

Из 24 видов насекомых инвазированными оказались 21. Экстенсивность заражения по отдельным видам насекомых колебалась от 13 до 80%. Интенсивность заражения в отдельных случаях достигала 2—3 тыс. нематод в одном насекомом.

При определении нематод от 12 хозяев выявлено 52 вида, относящихся к отрядам *Rhabditida* и *Tylenchida* подкласса *Secernentea* (*Phasmidia*). Из этих видов нематод 9 оказались новыми для науки. Некоторые виды были представлены в нашем материале преимущественно личинками или самками и определены в настоящее время только до рода, семейства или надсемейства.

Сравнение фауны нематод короедов, усачей и долгоносиков Бузулукского бора с фауной нематод тех же насекомых в других странах показало, что 16 из 26 видов, более детально изученных автором (и отмеченных в таблице звездочками), оказались общими с фауной нематод ксилобионтов из ГДР и ФРГ: 1 вид — общий с фауной нематод короедов США, 9 — найдено только в СССР. Таким образом, третью часть в фауне нематод Бузулукского бора составляют новые виды.

Систематические связи нематод-ксилобионтов и фитонематод. Нематоды короедов, долгоносиков, усачей и златок в систематическом отношении близки к фитонематодам из отрядов *Rhabditida* и *Tylenchida*, причем отдельные семейства и роды объединяют нематод насекомых, свободноживущих нематод и фитогельминтов. Такими «общими» для фито- и

Таблица 1

Распределение нематод по хозяевам

Хозяин	Обнаруженные нематоды	Место обнаружения	
		в хозяине	в личиночных ходах
Короеды (сем. Ipsidae)			
<i>Ips acuminatus</i>	<i>Parasitorhabditis acuminati</i> (Fuchs, 1915)	Личинки	♀, ♂, личинки
	<i>Mikoletzkyia acuminati</i> (Mikoletzky, 1922)	—	♂
	<i>Parasitaphelenchus acuminati</i> (Rühm, 1956)	Личинки	—
	<i>Cryptaphelenchus macrogaster acuminati</i> Rühm, 1956	—	♀, ♂, личинки
	<i>Tylenchoidea</i> gen. sp. I	Личинки	—
	<i>Tylenchoidea</i> gen. sp. II	—	Личинки
<i>Ips sexdentatus</i>	<i>Parasitorhabditis sexdentati</i> Rühm, 1960 *	—	♀, ♂, личинки
	<i>Panagrolaimus sexdentati</i> Fuchs, 1930(?)	—	Личинки
	<i>Parasitaphelenchus sexdentati</i> Fuchs, 1937 *	Личинки	—
	<i>Contortylenchus</i> sp.	» ♀	—
	<i>Tylenchoidea</i> gen. sp.	Личинки	—
<i>Blastophagus piniperda</i>	<i>Parasitorhabditis piniperdae</i> (Fuchs, 1937) *	»	♀, ♂, личинки
	<i>Ektaphelenchus piniperdae</i> * Kakulia et Lasarevskaja, 1965	»	♀, ♂, личинки
	<i>Bursaphelenchus piniperdae</i> * Fuchs, 1937	»	♀, ♂, личинки
	<i>Cryptaphelenchus victoris</i> (Fuchs, 1937)	—	♀
	<i>Tylenchoidea</i> gen. sp.	Личинки	—
<i>Blastophagus minor</i>	<i>Parasitorhabditis</i> sp.	—	♀
	<i>Tylenchoidea</i> gen. sp. I	—	Личинки
	<i>Tylenchoidea</i> gen. sp. II	Личинки	—
<i>Orthotomicus proximus</i>	<i>Parasitorhabditis proximi</i> (Fuchs, 1937) *	»	♀, ♂, личинки
	<i>Ektaphelenchus larici</i> Lasarevskaja, 1962 *	juv. ♀	♀
	<i>Cryptaphelenchus borlossi</i> Lasarevskaja, 1962 *	—	♀, ♂, личинки
<i>Orthotomicus larici</i>	<i>Parasitorhabditis proximi</i> (Fuchs, 1937) *	Личинки	♀, ♂, личинки
	<i>Ektaphelenchus larici</i> Lasarevskaja, 1962 *	juv. ♀	♀
	<i>Cryptaphelenchus borlossi</i> Lasarevskaja, 1962 *	—	♀, ♂, личинки
Усачи (сем. Cerambycidae)			
<i>Acanthocinus aedilis</i>	<i>Parasitorhabditis acanthocini</i> Lasarevskaja, 1961 *	Личинки	♀, ♂, личинки
	<i>Rhabditis</i> sp.	—	Личинки
	<i>Bunonema</i> sp.	—	♀
	<i>Panagrolaimus</i> sp. *	—	♂, личинки
	<i>Filipjevella minima</i> (Lasarevskaja, 1964) *	—	♀, ♂, личинки
	<i>Diplogasteroides carinthiacus</i> (Fuchs, 1931) *	—	♀, ♂, личинки

Таблица 1 (окончание)

Хозяин	Обнаруженные нематоды	Место обнаружения	
		в хозяине	в личиночных ходах
<i>Acanthocinus aedilis</i>	<i>Cryptaphelenchus aedili</i> Lasarevskaja, 1961 *	♀, ♂, личинки	♀, ♂, личинки
	<i>Parasitaphelenchus macrohami</i> Lasarevskaja, 1961 *	Личинки	—
	<i>Seinura</i> sp.	—	♀, ♂
	<i>Allantonematidae</i> gen. sp.	♀, ♂, личинки	—
	<i>Tylenchoidea</i> gen. sp.	—	Личинки
<i>Monochamus galloprovincialis</i>	<i>Parasitorhabditis</i> sp.	—	♂
	<i>Diplogasteridae</i> gen. sp.	—	♀
<i>Spondylis buprestoides</i>	<i>Panagrolaimus spondyli</i> Körner, 1954 *	Личинки	—
	<i>Ektaphelenchus stammeri</i> (Körner, 1954) *	»	—
Долгоносики (сем. Curculionidae)			
<i>Hylobius abietis</i>	<i>Neodiplogaster pissodis piniphili</i> (Fuchs, 1938) *	—	♀, ♂, личинки
	<i>Dirhabditilaimus leuckarti</i> (Fuchs, 1931) *	Личинки	—
	<i>Aphelenchoides</i> sp.	—	♂, личинки
	<i>Allantonema mirabile</i> Leuckart, 1884 (?)	Личинки	—
<i>Pissodes pini</i>	<i>Parasitorhabditis pini</i> Lasarevskaja, 1961 *	—	♀, личинки
	<i>Ektaphelenchus skrjabini</i> Lasarevskaja, 1962 *	juv. ♀, личинки	♀, ♂
Златки (сем. Buprestidae)			
<i>Phaenops cyanea</i>	<i>Parasitorhabditis</i> sp.	—	♀, личинки
	<i>Panagrolaimus</i> sp.	—	Личинки
	<i>Ektaphelenchus</i> sp.	juv. ♀	—
	<i>Cryptaphelenchus</i> sp.	—	♀, личинки
	<i>Bursaphelenchus</i> sp.	Личинки	—
	<i>Laimaphelenchus</i> sp.	—	♀
	<i>Tylenchoidea</i> gen. sp.	Личинки	—

энтомонематод являются семейства *Rhabditidae*, *Panagrolaimidae*, *Diplogasteridae*, *Diplogasteroididae*, *Aphelenchoididae*, *Tylenchidae*, *Neotylenchidae*.

Из общих родов можно назвать роды: *Panagrolaimus*, *Diplogastrellus*, *Diplogasteritus*, *Neodiplogaster*, *Aphelenchoides*, *Laimaphelenchus*, *Seinura*, *Schistonchus*.

Имеющиеся в литературе указания об обнаружении свободноживущих сапробионтов в ходах короедов, как правило, касаются вторичной фауны покинутых ходов этих насекомых.

Изучение морфологии и биологии видов, составляющих смешанные фито-энтомофильные роды нематод, дает прекрасный материал, освещающий процессы приспособления близких видов нематод к различным

условиям обитания и дифференциации новых видов и родов. Исходными формами во всех случаях являются сапробионты, мирные или хищные.

С ростом наших знаний о нематодах нередко выясняется, что роды, общие для фито- и энтомонематод, являются гетерогенными группами. Это показано нами на примере родов *Protorhabditis* (Лазаревская, 1963), *Panagrolaimus* (Лазаревская, 1960), *Acrostichus* (Лазаревская, 1964), *Rhabdontolaimus* (Блинова-Лазаревская и Какулия, 1967).

Нематоды из отрядов *Rhabditida* и *Tylenchida* зарегистрированы во многих отрядах насекомых (см. табл. 2). Интересно, что в отряде *Coleoptera* самое большое число видов нематод (477) связано с насекомыми — обитателями древесины; второй по величине группой (400 видов)

Таблица 2

Распределение рабдитид и тиленихид по отрядам насекомых (составлена по данным Велча, 1961/1962)

Отряд	<i>Rhabditoidea</i>	<i>Diplogasteroidea</i>	<i>Cephalobolidea</i>	<i>Aphelenchoidea</i>	<i>Tylenchoidea</i>
<i>Collembola</i> (ногохвостки)	—	—	—	—	—
<i>Orthoptera</i> (прямокрылые)	+	+	+	—	—
<i>Dermaptera</i> (уховертки)	+	—	—	—	—
<i>Isoptera</i> (термиты)	+	—	—	—	—
<i>Embioptera</i> (эмбии)	+	—	—	—	+
<i>Homoptera</i> (равнокрылые хоботные)	—	—	—	—	+
<i>Thysanoptera</i> (пузыреногие)	—	—	—	—	+
<i>Neuroptera</i> (сетчатокрылые)	+	+	—	—	+
<i>Lepidoptera</i> (чешуекрылые)	+	+	—	—	—
<i>Diptera</i> (двукрылые)	+	—	+	+	+
<i>Coleoptera</i> (жесткокрылые)	+	+	+	+	+
<i>Hymenoptera</i> (перепончатокрылые)	+	+	+	+	—

являются энтомофильные нематоды, связанные с почвой (Welch, 1961—1962). Возможно, однако, что эти цифры не отражают действительного распространения нематод в природе, так как данные по гельминтофауне имеются лишь для очень малой части (по Положенцеву, 1957 — для 0,15%) насекомых.

Сравнительный анализ фауны нематод короедов, долгоносиков, усачей и златок. Сведения о фауне нематод, связанных с насекомыми-ксилобионтами, разбросаны в многочисленных работах Фукса (Fuchs, 1914—1938), Рюма (Rühm, 1954—1960), Кэрнера (Körner, 1954), Штейнера (Steiner, 1929—1934), Вюлкера (Wülker, 1921—1929), Бовьена (Bovien, 1937), Вахека (Wachek, 1955), Масси (Massey, 1956—1964), Никля (Nickle, 1963), Сэнвала (Sanwal, 1960), Вайзера (Weiser, 1962), Какулии (1963—1965), Лазаревской (1960—1965) и др.

Обобщение литературных и собственных данных по фауне нематод короедов, усачей, долгоносиков и златок, личинки которых развиваются под корой дерева, показывает, что эта фауна специфична для данной экологической группы хозяев. По своему видовому составу она заметно отличается от фауны нематод других насекомых: хищных жуков, посещающих ходы короедов; усачей и долгоносиков; бронзовок и рогаей, заселяющих уже сгнившие, трухлявые деревья; копрофагов, связанных с быстроразлагающимся сапробиотическим субстратом.

Сравнительный анализ фауны нематод короедов, долгоносиков, усачей и златок (по собственным и литературным данным) показывает, что многие роды нематод являются общими для всех этих насекомых. С другой стороны, нематоды рода *Protorhabditis* зарегистрированы только у усачей, рогаей, хрущей и точильщиков, но ни разу не встречены у ко-

роедов и долгоносиков. Представители родов *Dirhabditilaimus* и *Neodiplogaster* отмечены только у долгоносиков и усачей.

Соотношение основных групп нематод в фауне нематод короедов, усачей и долгоносиков показано в табл. 3, обобщающей данные доступной литературы по фауне нематод этих насекомых. Данные по фауне нематод златок недостаточны для установления общих закономерностей.

Таблица 3

Соотношение основных систематических групп в фауне нематод короедов, усачей и долгоносиков (в %)

Систематическая группа	Короеды	Долгоносики	Усачи
Отряд <i>Rhabditida</i>			
<i>Rhabditoidea</i>	14,6	22	28
<i>Cephalobolidea</i>	12,4	19	14
<i>Diplogasteroidea</i>	9,7	25	28
Отряд <i>Tylenchida</i>			
<i>Aphelenchoidea</i>	36,8	25	16
<i>Tylenchoidea</i>	28,5	9	14

Нематоды отряда *Rhabditida* составляют только 36,7% в фауне нематод короедов, 66% в фауне нематод долгоносиков и 70% у усачей. При этом первое место по числу видов у короедов занимают *Aphelenchoidea*, у долгоносиков — *Diplogasteroidea* и *Aphelenchoidea*, у усачей — *Diplogasteroidea* и *Rhabditoidea*.

Анализ видового состава рабдитид, связанных с этими группами насекомых, показывает, что в пределах надсемейства *Rhabditoidea* нематоды короедов представлены преимущественно специфичными формами из рода *Parasitorhabditis*, в то время как у долгоносиков и усачей наряду с паразиторабдитисами отмечено большое разнообразие неспецифичных или мало специфичных форм (роды *Protorhabditis*, *Mesorhabditis*, *Caenorhabditis*, *Poikilolaimus*, *Rhabditonema*, *Rhodolaimus*).

Таким образом, сравнение фауны нематод короедов, долгоносиков и усачей убедительно показывает, что фауна нематод короедов является наиболее специализированной. Это проявляется как за счет преобладания в фауне более специализированных стилетных форм из отряда *Tylenchida*, так и за счет более высокой специализации рабдитид, связанных с короедами.

Это явление может быть объяснено различием в биологии насекомых-хозяев: короеды, выгрызая маточный ход и откладывая в ячейки по сторонам этого хода яички, освобождаются от нематод, которыми они заразились от своих родителей. Нематоды выходят в маточный ход, продвигаются там часть своего развития и инвазируют дочернее поколение короедов. Ходы короедов представляют собой достаточно замкнутую нишу, и возможность попадания в них новых форм нематод довольно ограничена. Так же в общих чертах формируется фауна нематод долгоносиков и усачей. Эти насекомые складывают яички в небольшие насечки или трещинки на поверхности коры, и передача нематод происходит в момент яйцекладки.

Фауна нематод в ходах насекомых-ксилофагов формируется в основном (а иногда и исключительно) за счет форм, биологически связанных с этими насекомыми. Новые нематоды могут заноситься в ходы короедов, долгоносиков и усачей различными насекомыми, которые находят себе пищу и убежище в этих ходах. Личинки усачей и долгоносиков развиваются значительно дольше, чем личинки короедов, а ходы их шире

и содержат больше трухи, богатой органическими остатками, поэтому фауна нематод, населяющих их личиночные ходы, богаче неспецифичными и малоспецифичными сапробиотическими видами. В пользу этого заключения говорит и наблюдение Торна (Thorne, 1935), который регистрировал в старых ходах короедов большее число видов нематод, чем в свежих жилых ходах. По мнению Торна, новые формы нематод «заносятся в ходы короедов их вторичными обитателями-насекомыми из семейств *Staphylinidae*, *Tenebrionidae*, *Hysteridae* и др.».

Особенности динамики фауны нематод-ксилобионтов. Изучение фауны нематод насекомых — вредителей ствола сосны в динамике ее развития показало, что в ходах короедов отсутствует характерный для сапробиотической среды процесс сукцессии видов.

Для выяснения этого вопроса нематоды собирались систематически каждые 2—3 дня с начала мая до середины октября. В количественном отношении наиболее полно был обследован короед-стенограф *Ips sexdentatus* (372 экз.).

В течение сезона можно было проследить три цикла развития нематод, связанные с тремя генерациями короеда стенографа, но видовой состав фауны нематод качественно не менялся. Максимальная экстенсивность и интенсивность инвазии наблюдалась в осенней (зимующей) генерации короеда. Это явление объясняется, очевидно, более длительным контактом осенней генерации насекомых с нематодами и снижением резистентности насекомых после зимовки. К таким же выводам приходит в своей монографии и Рюм (1956).

Отсутствие сукцессии видов нематод в ходах короедов объясняется медленными темпами сапробиотического распада, характерными для этой среды, и значительной изолированностью, замкнутостью этой ниши.

Зависимость фауны нематод-ксилобионтов от фактора влажности. Изучение фауны нематод короедов, долгоносиков, златок и усачей показало, что ходы этих насекомых, обладающие влажным устойчивым микроклиматом, представляют собой благоприятную среду для развития нематод. Мы отмечали в ходах насекомых до 5 видов нематод одновременно. Общий список нематод, связанных с одним насекомым, достигает 7—11 видов. Наиболее богатая фауна нематод в Бузулукском бору была выявлена у серого соснового усача *Acanthocinus aedilis*.

Иную картину дало вскрытие подкорных клопов, развитие которых происходит под чешуйками коры на поверхности ствола в условиях низкой влажности. Ни у одного из 80 вскрытых экземпляров клопов нематоды не были обнаружены. Возможно, что эти насекомые вообще не заражены нематодами.

Эти факты подтверждают заключение Рюма (1956) о том, что влажность среды обитания является одним из главных факторов, обуславливающих возможность существования нематод-ксилобионтов. Все эти нематоды какой-то отрезок жизненного цикла проводят во внешней среде (в ходах насекомых) и обладают рядом приспособлений, надежно защищающих их от высыхания, однако развитие свободноживущих стадий происходит только в условиях достаточной влажности.

ЛИТЕРАТУРА

- Блинова (Лазаревская) С. Л. и Какулия Г. А. 1967 (в печати). Данные по экологии и морфологической изменчивости нематоды *Rhabdiontolaimus carinthiacus* и ревизия рода *Rhabdiontolaimus* (Fuchs, 1931) Paramonov et Turlygina, 1955. — Сборник Зоол. ин-та АН Груз. ССР.
- Какулия Г. А. 1963. Новая нематода *Parasitorhabditis ali* n. sp. Kakulia — из малого соснового лубоеда. — Сообщ. АН Груз. ССР, 30, № 1.
- Какулия Г. А. 1963а. Новый вид нематоды четырехзубого гравера *Cryptaphelenchus quadridens* n. sp. — Сообщ. АН Груз. ССР, 31, № 2.
- Какулия Г. А. 1963б. Новый вид нематоды *Tylaphelenchus paramonovi* Kakulia n. sp. — Сообщ. АН Груз. ССР, 32, № 3.

- Какулия Г. А. 1966. Нематодофауна короедов хвойных пород в Бакурианском ущелье. — Труды Ин-та зоол. АН Груз. ССР. «Паразитологический сборник».
- Какулия Г. А., Лазаревская С. Л. 1965. *Ektaphelenchus piniperdae* n. sp. (*Tylenininae*, *Aphelenchoididae*) — новая нематода большого соснового лубоеда. — Труды ГЕЛАН, 15.
- Лазаревская С. Л. 1960. К биологической характеристике нематод рода *Panagrolaimus* Fuchs, 1930. — *Helminthologia*, II, (3/4).
- Лазаревская С. Л. 1961. К гелминтофауне серого соснового усача *Acanthocinus aedilis* (*Cerambycidae*). — *Helminthologia*, III (1—4).
- Лазаревская С. Л. 1961а. Опыт изучения гелминтофауны насекомых — вредителей сосны. — *Helminthologia*, 3, № 1—4.
- Лазаревская С. Л. 1962. Новые виды нематод от сосновой смолевки (*Pissodes pini* L.). — Труды ГЕЛАН, 12.
- Лазаревская С. Л. 1962—1963. К фауне нематод короедов *Orthotomicus laricis* и *Orthotomicus proximus* (*Coleoptera: Ipsidae*). — *Helminthologia*, 4 (1—4).
- Лазаревская С. Л. 1963. К биологии и систематике нематод рода *Protorhabditis* (Osche, 1952) Dougherty, 1953. Гельминты человека, животных и растений и борьба с ними. Сборник к 85-летию акад. К. И. Скрябина.
- Лазаревская С. Л. 1964. *Acrostichus minimus* n. sp. (*Diplogasteroididae*) — новая нематода серого соснового усача. — Труды ГЕЛАН, 14.
- Лазаревская С. Л. 1965. Нематоды насекомых — вредителей леса. II. К биологической характеристике нематод рода *Neodiplogaster* Cobb., 1924 (*Diplogasteridae*, *Neodiplogasterinae*). — Труды ГЕЛАН, 15.
- Положенцев П. А. 1957. Об изученности червей, паразитирующих в насекомых СССР. — Булл. Моск. об-ва испыт. природы, 62 (1).
- Bovien P. 1937. Some type of Association between Nematodes and Insects. *Videnskabelige Meddelelser fra Dansk naturh. Forening i Kobenhavn*, Bind, 101.
- Fuchs G. 1914. Über Parasiten und andere biologisch an die Borkenkäfer gebundene Nematoden. *Verh. Gesell. — Deutsch. Naturf. Acr. Dresden*, 85.
- Fuchs G. 1914—1915. *Tylenchus dispar curvidentis* und *Tylenchus disparcryptali*. — *Zool. Anz.*, 45, N 5.
- Fuchs G. 1915. Die Naturgeschichte der Nematoden und einiger anderer Parasiten: I. des *Ips typographus* L.; II. des *Hylobius abietis* L. — *Zool. Jahrb. (Syst.)*, 38, 1.
- Fuchs G. 1929. Die Parasiten einiger Rüssel- und Borkenkäfer. — *Z. Parasitenk.*, 2.
- Fuchs G. 1930. Neue an Borken und Rüsselkäfer gebundene Nematoden halbparasitische und Wohnungseinmieter. — *Zool. Jahrb. (Syst.)*, 59.
- Fuchs G. 1931a. Die genera: 1) *Rhabditolaimus*, 2) *Neodiplogaster*, 3) *Tylenchodon*. — *Zbl. ges. Forstwesen*, 57, H. 5/6.
- Fuchs G. 1931b. *Diplogaster pini* n. sp. — *Zool. Anz.*, 95, N 9/10.
- Fuchs G. 1931c. *Seinura* gen. nov. — *Zool. Anz.*, 94, N 9/10.
- Fuchs G. 1932. *Plectonchus dendroctoni* n. sp. — *Zool. Anz.*, 98.
- Fuchs G. 1937. Neue parasitische und halbparasitische Nematoden bei Borkenkäfern und einige andere Nematoden. — *Zool. Jahrb. (Syst.)*, 71.
- Fuchs G. 1938. Neue parasitische und halbparasitische Nematoden bei Borkenkäfern und einige andere Nematoden. — *Zool. Jahrb. (Syst.)*, 71.
- Körner H. 1954. Die Nematodenfauna des vergehenden Holzes und ihre Beziehungen zu den Insekten. — *Zool. Jahrb. (Syst.)*, 82.
- Massey C. L. 1956. Nematode parasites and associates of the Engelmann spruce beetle (*Dendroctonus engelmanni* Hopk.). — *Proc. Helm. Soc. Wash. D. C.*, 23.
- Massey C. L. 1957. Four new species of *Aphelenchulus* (Nematoda) parasitic in bark beetles in the United States. — *Proc. Helm. Soc. Wash.*, 24, N 1.
- Massey C. L. 1960. A new species of Nematoda *Cylindrocorypus erectus*, associated with *Scolytus multistriatus*, Marsh' in American elm. — *Proc. Helm. Soc. Wash.*, 27 (1).
- Massey C. L. 1960a. Nematode parasite and associates of the California five-spined engraver, *Ips confusus* (Lec.). — *Proc. Helm. Soc. Wash.*, 27 (1).
- Massey C. L. 1962. Life history of *Aphelenchulus elongatus* Massey (Nematoda), an endoparasite of *Ips confusus* LeConte, with a description of the male. — *J. of Insect Pathology*, 4, N 1.
- Massey C. L. 1962a. New species of *Diplogasteridae* (Nematoda) associated with bark beetles in the United States. — *Proc. Helm. Soc. Wash.*, 29 (1).
- Massey C. L. 1963. *Santafea* — gen. nov. (*Rhabditoidea*, *Chambersiellidae*) and a change in the systematic position of *Macrolaimus* Maupas, 1900. — *Proc. Helm. Soc. Wash.*, 30, N 1.
- Massey C. L. 1964. The nematode parasites and associated of the fir engraver beetle, *Scolytus ventralis* in New Mexico. — *J. of Insect Pathology*, 6.
- Massey C. L. 1964a. Two new species of the nematode genus *Ektaphelenchus* (Nematoda; *Aphelenchoididae*) parasites of bark beetles in the southwestern United States. — *Proc. Helm. Soc. Wash.*, 31, N 1.
- Nisikle W. R. 1963. *Bovienema* (Nematoda: *Allantonematidae*) a new genus parasitizing bark beetles of the genus *Pityogenes* Bedel, with notes on other endoparasitic nematodes of scolytids. — *Proc. Helm. Soc. Wash.*, 30, N 2.

- Rühm W. 1954. Einige neue, ipidenspezifische Nematodenarten.— Zool. Anz., 153, H. 9/10.
- Rühm W. 1955. *Sychnotylenchus abietis* n. sp., eine als Kommensale mit *Cryphalus abietis* Ratz. (Scolytidae) zusammenlebende Nematoden-art.— Zool. Anz., 154, H. 738.
- Rühm W. 1955a. Über einige an holzbrütende Ipiden gebundene Nematodenarten.— Zool. Anz., 155, H. 3/4.
- Rühm W. 1956. Die Nematoden der Ipiden, Parasitol. Schriftenr. H. 6. Jena.
- Rühm W. 1956a. Bemerkungen über die *Pseudodiplogasteroidinae* Körner, 1954 (Nematoda).— Zool. Anz., 156, H. 11—12.
- Rühm W. 1956b. Über die Biologie und Ökologie *Sphaerularia*—artiger parasitischer Nematoden in Rüsselkäfern. Verh. deutsch.— Zool. Ges. Erlangen.
- Rühm W. 1957. *Aphelenchoides sinodendroni* n. sp. und *Ektaphelenchus zwölferti* n. sp. zwei neue, mit *Sinodendron cylindricum* L. vergesellschaftete Nematodenarten.— Zool. Anz., 158, N 3—4.
- Rühm W. 1959. *Diplogasteroides (Rhabdionelaimus) berwigi* n. sp., eine mit einer Rasenplatte ausgestattete Diplogaster-Art (Nematoda).— Zool. Anz., Leipzig, 162 (11—12).
- Rühm W. 1960. Ein Beitrag zur Nomenklatur und Systematik einiger mit Scolytiden vergesellschafteter Nematodenarten.— Zool. Anz., 164, H. 5/6.
- Sanwal K. C. 1960. *Macrolaimus canadensis* n. sp. (Nematoda: Panagrolaiminae), from the frass of the bark beetle *Floesinus canadensis* Swaine, 1917, with remarks on other species of the genus *Macrolaimus* Maupas, 1900.— Canad. J. Zool. 38, N 6.
- Steiner G. 1929. *Rhabditis octopleura* n. sp., a new *Rhabditis* (Rhabditidae, Nematodes) living in the bark of a diseased elm (*Ulmus americana*).— Zool. Anz., Leipzig, 80 (5—6).
- Steiner G. 1930. *Neodiplogaster pinicola* n. sp., a nema associated with the white-pine weevil in terminal shoots of the white pine.— J. Agr. Res., 41, N 2.
- Steiner G. 1934. *Procephalobus mycophilus* n. g. n. sp., a nematode living in the sclerotia of the fungus *Balanis claviceps*.— Proc. Helm. Wash., 1 (2).
- Thorne G. 1935. Nemic parasites and associates of the mountain pine beetle *Dendroctonus monticolae* in Utah.— J. Agr. Res., 51.
- Wachek, F. 1955. Die entoparasitischen Tylenchiden. Veb Gustav Fischer. Verlag. Jena, 60 Abb.
- Weiser J. 1962. Über die Benutzung der Nematoden zur biologischen Schädlingsbekämpfung.— Intern. Kongr. Entomol., 2, N 11.
- Welch H. E. 1961/1962. Nematodes as agents for insect control.— Proc. Entomol. Soc. Ontario, 92.
- Wülker G. 1921. Zur Kenntnis der Nematodengattungen *Allantonema* und *Bradyneima*.— Senckerbergiana, 3, H. 1/2.
- Wülker G. 1922. Die Parasiten und Feinde des grossen braunen Rüsselkäfers.— Zeitschr. für angewandte Entomol., 8.
- Wülker G. 1923. Über Fortpflanzung und Entwicklung von *Allantonema* und verwandten Nematoden.— Ergbn. Fortschr. Zool., 5, H. 4.
- Wülker G. 1929. Bemerkungen zur Arbeit von G. Fuchs: «Die parasiten einiger Rüssel- und Borkenkäfer».— Z. Paras-kde, 2.

С. Л. Блинова-Лазаревская

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ФОРМУЛЫ ДЕ МАНА ДЛЯ ДИАГНОСТИРОВАНИЯ ДЛИННОХВОСТЫХ ФОРМ НЕМАТОД И ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВОЗРАСТА ЛИЧИНОК

Характеристика основных пропорций тела нематод, представляемая формулой де Мана, является одним из важных диагностических признаков вида. Однако нередко размеры колебаний индексов этой формулы делают затруднительной дифференциацию видов по этому признаку. Нами подмечено, что несложные дополнительные расчеты делают показания формулы де Мана значительно более определенными.

1. Для изучения и сравнения длиннохвостых форм, подобных представителям *Filipjevella*, предлагается модификация формулы де Мана, где из значения L (длина тела) исключается длина хвоста нематоды. Полученные при этом индексы модифицированной формулы де Мана

обозначаются L_1 , a_1 , b_1 , c_1 и V_1 %. Применение индексов L , a , b , и V_1 % значительно сокращает амплитуду колебаний значений индексов де Мана (для a —в 2 раза, для b —в 1,5 раз, для c —в 8 раз) и облегчает диагностирование этих форм. Значения модифицированной формулы легко могут быть вычислены из индексов применяемых обычно.

2. Для выявления возрастной изменчивости основных пропорций тела и определения относительного возраста исследуемых личинок предлагается вычислять средние значения индексов формулы де Мана. Эта методика успешно применена нами при анализе морфологии личинок родов *Parasitaphelenchus* (*P. acuminati*) и *Panagrolaimus* (*P. ruehmi*).

Судить о возрасте личинок только по размерам тела невозможно, так как они значительно варьируют в зависимости от условий обитания нематод. Более надежным признаком является значение индекса b . Как известно, при развитии нематод отношение длины пищевода ко всей длине пищевой трубки и к общей длине тела резко падает, а значение индекса b возрастает.

Таким образом, индекс b является хорошим признаком для определения относительного возраста исследуемых личинок одной и той же стадии, а также разных стадий, если не удастся найти других различий (у паразитических личинок нередко трудно рассмотреть строение полового зачатка).

Однако в ряде случаев большая амплитуда колебаний индексов формулы де Мана лишает этот признак какой-либо ценности. Так, например, для личинок с крючьями *Parasitaphelenchus acuminati* (L-III), найденных нами в ходах короеда, $b=7,8-8,7$, для таких же личинок из полости тела молодых жуков $b=7,8-9,3$, для личинок из полости тела старых жуков (L—IV) $b=9,2$.

При сравнении значений индекса для этих трех групп личинок ($b=7,8-8,7$; $b=7,8-9,3$ и $b=9,2$) создается впечатление, что эти значения для I и III групп укладываются в пределы вариаций, отмеченные для II группы. Если вычислить средние значения индексов, выявляется четкий рост индекса b (8,25; 8,55; 9,2).

Ранее личинки с крючьями отмечали только в насекомых. Обнаружение этих паразитических личинок в ходах короедов и сравнение средних значений индекса b убедительно показало, что формирование паразитической стадии «личинки с крючьями» происходит в ходах насекомых и что личинки из ходов моложе личинок из жуков.

Таким же образом можно использовать и другие индексы, когда известна тенденция их изменения (например, укорочение хвоста и рост индекса c у паразитических форм).

Г. А. Глущенко

НЕМАТОДЫ НЕКОТОРЫХ РАСТЕНИЙ ЛУГА (Предварительное сообщение)

Обычно на естественных лугах встречаются все основные группы растений: кустарники, полукустарнички, многолетние и однолетние травы, мхи и лишайники.

Мы изучали фауну нематод многолетних трав: примулы весенней (*Primula veris* L.), манжетки обыкновенной (*Alchimilla vulgaris* L.), ястребинки волосистой (*Hieracium pelosella* L.) и мха (*Bryalis* sp.).

Таблица 1

Общий список нематод луговых трав

Вид	Примула	Манжетка	Ястребинка	Мох
<i>Plectus parietinus</i> Bastian, 1865	+	+	+	
<i>P. acuminatus</i> Bastian, 1865	+	+		+
<i>P. inguirendum</i> Andrassy, 1958	+		+	
<i>P. opisthocirculus</i> Andrassy, 1958	+	+		+
<i>P. rhisophilis</i> de Man, 1880	+			
<i>P. sp.</i>			+	
<i>Wilsonema auriculatum</i> (Bütschli, 1873) Cobb, 1913				+
<i>Monchystera vulgaris</i> de Man, 1880				+
<i>Tripyla setifera</i> Bütschli, 1873	+			
<i>Prismatolaimus dolichurus</i> de Man, 1880	+			
<i>Mononchus papillatus</i> Bastian, 1865				+
<i>M. parvus</i> de Man, 1880	+	+	+	+
<i>M. sp.</i>		+		
<i>Jotonchus simmenensis</i> (Kreis, 1924) Andrassy, 1958				+
<i>Dorylaimus aleus</i> Thorne, 1939		+		
<i>D. filiformis</i> Bastian, 1865	+			
<i>D. sp.</i>	+			
<i>Mesodorylaimus bastianii</i> (Bütschli, 1873) Andrassy, 1959	+	+		
<i>Eudorylaimus acuticauda</i> (de Man, 1880) Andrassy, 1959	+	+	+	
<i>E. carteri</i> (Bastian, 1865) Andrassy, 1959	+			
<i>E. centrocerus</i> (de Man, 1880) Andrassy, 1959	+	+		
<i>E. minutus</i> (Bütschli, 1873) Andrassy, 1959	+			
<i>E. obtusicaudatus</i> (Bastian, 1865) Andrassy, 1959	+			
<i>E. pratensis</i> (de Man, 1880) Andrassy, 1959	+	+		
<i>E. similis</i> (de Man, 1876) Andrassy, 1959	+			
<i>E. sp.</i>		+		
<i>Tylencholaimus sp.</i>		+		
<i>Dorylaimoides micoletzkyi</i> (de Man, 1921) Thorne et Swanger, 1936	+		+	
<i>Alaimus primitivus</i> de Man, 1880	+	+	+	
<i>Rhabdilis sp.</i>	+			
<i>Mesodiplogaster lheritieri</i> (Maupas, 1919) J. B. Goodey in T. Goodey, 1963			+	
<i>Geratocephalus terrestris</i> (Bütschli, 1873) de Man, 1876	+			
<i>Panagrolaimus rigidus</i> (Schneider, 1866) Thorne, 1937	+	+	+	+
<i>P. sp.</i>	+	+	+	+
<i>Cephalobus nanus</i> de Man, 1880	+		+	+
<i>C. persegis</i> Bastian, 1865	+			+
<i>C. sp.</i>	+			
<i>C. thermophilus</i> Meyl, 1953		+		
<i>Eucephalobus elongatus</i> (de Man, 1880) Thorne, 1937	+	+	+	+
<i>E. ldevi</i> Thorne, 1937	+			
<i>E. oxyuroides</i> (de Man, 1876) Steiner, 1936	+			
<i>E. sp.</i>		+		
<i>Acrobeloides bütschlii</i> (de Man, 1884) Steiner et Buhner, 1933		+		
<i>A. emarginatus</i> (de Man, 1880) Thorne, 1937		+		
<i>A. sp.</i>	+			
<i>Chiloplacus sp.</i>	+			
<i>Aphelenchus avenae</i> Bastian, 1865	+			

Таблица 1. (окончание)

Вид	Примула	Манжетка	Ястребинка	Мох
<i>Aphelenchoides blastophthorus</i> Franklin, 1952	+			
<i>A. helophilus</i> (de Man, 1880) Goodey, 1933			+	
<i>A. limberi</i> Steiner, 1936				+
<i>A. macronucleatus</i> Baranovskaja, 1960	+			
<i>A. parietinus</i> (Bastian, 1865) Steiner, 1932		+		
<i>A. saprophilus</i> Franklin, 1957	+		+	
<i>A. sp.</i>	+	+	+	+
<i>Tylenchus davaini</i> Bastian, 1865	+			
<i>T. sp.</i>	+			
<i>Aglenchus agricola</i> (de Man, 1884) Meyl, 1961	+	+	+	
<i>Filenchus filiformis</i> (Bütschli, 1873) Meyl, 1961	+			+
<i>Lelenchus leptosoma</i> (de Man, 1880) Meyl, 1961	+			
<i>L. minutus</i> (Cobb, 1893) Meyl, 1961	+			+
<i>Ditylenchus askenasyi</i> (Bütschli, 1873) Goodey, 1951	+			+
<i>D. dipsaci</i> (Kühn, 1957) Filipjev, 1936	+	+		
<i>D. misellus</i> Andrassy, 1958	+	+		
<i>D. sp.</i>	+	+	+	
<i>Helicotylenchus multincinctus</i> (Cobb, 1893) Golden, 1956	+	+		
Всего	43	25	17	18

Материал собирали в Рузском районе Московской области в 1962 г. на участке злаково-разнотравного луга. Сборы проводили в июне-июле четыре раза с интервалами в 7—15 дней. Обработку материала проводили по общепринятой в Гельминтологической лаборатории АН СССР методике. Для фиксации выделенных нематод использовали ТАФ (триэтанолламин — 2 мл, формалин 40%-ный — 7 мл, дистиллированная вода — 91 мл).

В исследованных растениях обнаружено 65 видов нематод, которые относятся к 26 родам, 15 семействам, 5 отрядам, 2 подклассам. Заселенность нематодами исследуемых растений оказалась различной (табл. 1).

Наибольшее число видов обнаружено в примуле (43 вида), минимальное — в ястребинке (17 видов). В манжетке найдено 25 и во мху 18 видов нематод. Общими для всех проанализированных растений были виды *Mononchus papillatus*, *Panagrolaimus rigidus* и *Eucephalobus elongatus*.

Распределение нематод по органам растений представлено в табл. 2. Наибольшее число видов и особей нематод отмечено в корнях растений.

Таблица 2

Распределение нематод по органам в различных растениях

Орган растений	Число видов нематод в исследованных растениях			
	примула	манжетка	ястребинка	мох
Корни	43 (191) *	11 (39)	15 (84)	18 (90)
Стебли и листья	17 (38)	12 (21)	7 (20)	

* В скобках указано число особей.

Эузапробионты встречались в небольшом числе только в корнях и были представлены двумя видами — *Mesodiplogaster Iheritieri* (20 экз.) и *Rhabditis* sp. (10 экз.).

Фитогельминты обнаруживались чаще и отмечены как в корневой, так и в надземной частях растений. Пара-ризобионты и девисапробионты в корневой системе и в надземных органах растений составляют основную массу нематод. Пара-ризобионты оказались наиболее эвриадаптивной группой нематод и представлены 29 видами. В группе девисапробионтов меньшее разнообразие видов (15).

Таблица 3

Распределение нематод по экологическим группам в органах растений

Растение	Органы растений	Число видов нематод			
		пара-ризо-бионты	эузапро-бионты	девиса-пробионты	фитогель-минты
Примула	Корни	18 (76) *	1 (1)	9 (65)	15 (49)
	Листья и стебли	3 (8)	—	3 (23)	3 (7)
Манжетка	Корни	11 (21)	—	5 (15)	6 (3)
	Листья и стебли	5 (12)	—	3 (5)	4 (4)
Ястребинка	Корни	6 (18)	1 (20)	3 (32)	5 (14)
	Листья и стебли	2 (7)	—	2 (5)	3 (8)
Мох	—	9 (46)	—	4 (22)	5 (22)

* В скобках указано число особей.

Приводим краткую характеристику нематодофауны отдельных растений.

Примула. Нематодофауна оказалась наиболее богатой как в качественном, так и в количественном отношении. В нашем материале она представлена 46 видами, которые включают 229 особей. Из общего числа видов нематод 20 относятся к пара-ризобионтам, 15 — фитогельминтам, 11 — девисапробионтам. Колебания численности фитогельминтов на протяжении сборов (3.VI, 9.VI, 2.VII, 9.VII) соответствовали колебаниям численности девисапробионтов, тогда как пара-ризобионты численно возрастали при снижении двух других экологических групп и, наоборот, снижались при увеличении девисапробионтов и фитогельминтов.

Манжетка. Зарегистрировано 25 видов нематод. Все обнаруженные фитогельминты присутствовали в первый день сбора, т. е. 3 июня, последующие сборы не пополнили нашего списка в видовом отношении. Численное превосходство девисапробионтов перед фитогельминтами оказалось значительным (в три раза), тогда как в видовом отношении девисапробионты представлены 6, а фитогельминты 7 видами.

Пара-ризобионты оказались более распространенной группой нематод, обнаружено 12 видов. На протяжении всех сборов колебания численности пара-ризобионтов, фитогельминтов и девисапробионтов происходили одновременно.

Ястребинка. Найдено 17 видов нематод. Пара-ризобионтов — 7 видов, фитогельминтов — 6, девисапробионтов — 3 и 1 вид эузапробионтов (*Mesodiplogaster Iheritieri*).

Наибольшая численность девисапробионтов отмечена 2.VII, тогда как фитогельминты и пара-ризобионты были представлены наименьшим количеством особей.

Мох. Проводился двухкратный сбор фауны мха: 2 и 9.VI. Обнаружено 18 видов нематод. Пара-ризобионты представлены 9 видами, девисапробионты — 4 и фитогельминты — 5 видами нематод.

ВЫВОДЫ

1. В результате изучения фауны нематод некоторых луговых трав (примулы весенней, манжетки обыкновенной, ястребинки волосистой и мха) обнаружено 65 видов фитонематод.

2. Фауна нематод этих растений различна. Общими для всех растений оказались 3 вида нематод — *Mononchus papillatus*, *Panagrolaimus rigidus* и *Eucephalobus elongatus*.

В. Г. Губино

НЕМАТОДЫ СЕЯНЦЕВ ХВОЙНЫХ ПОРОД В ЛЕСНЫХ ПИТОМНИКАХ (Литературный обзор)

Выращиванию здоровых сеянцев и саженцев лесных древесных культур в значительной мере препятствуют грибные, бактериальные болезни, а также болезни, вызванные нематодами. В Австрии, например, известны случаи полной гибели сеянцев и саженцев ели и дугласовой пихты в результате патогенного действия нематод (Donaubauer, 1959; Ricard, 1957). Сеянцы кедра в этих же питомниках погибали в 80—90% случаев, а сеянцы сосны в 50% (Ruehle, Sasser, 1962). Растения, которые были угнетены, но выживали, давали годовой прирост вдвое меньше, чем здоровые растения, и теряли свою товарную ценность.

В СССР также известны многочисленные случаи усыхания, увядания и ослабленного роста и развития сеянцев лесных пород, по причины этих явлений во многих случаях остаются невыясненными. Известно только несколько работ советских авторов, которые указывают, что нематоды являются причиной гибели сеянцев в лесных питомниках (Целле, 1952; Львова, 1960, 1961; Кралль, 1964; Львова, 1964).

Некоторое общее представление о фауне нематод лесных питомников, о их роли в угнетении роста и развития сеянцев и саженцев лесных культур, о внешних симптомах проявления болезни, о борьбе с нематодами в питомниках дают работы зарубежных авторов.

Дитер (Dieter, 1959) рассматривает нематод как причину увядания хвойных растений в питомниках. Оостенбринк (Oostenbrink, 1957) и Штайнер (Steiner, 1963; цит. по Dieter, 1959) считают, что увядание растений вызывается комплексом видов нематод, а иногда отдельными видами. Другие исследователи предполагают, что нематоды являются причиной почвоутомления, которое обычно возникает в результате монокультуры и наступает примерно через полгода от начала возделывания культуры и может продолжаться более 60 лет. Почвоутомление в лесных питомниках снижается при химической или термической стерилизации почв (Swart Fuchtbauer, 1954) и, по-видимому, вызывается какими-то живыми организмами. В подтверждение гипотезы, что почвоутомление вызывается нематодами, служат общие симптомы больного растения: слабое развитие боковых корней, галлообразные утолщения на их концах и замедленный рост растений. При сравнительных исследованиях на недавно возделываемых почвах и на участках с выраженным почвоутомлением на первых были обнаружены единичные экземпляры нематод рода *Tylenchus*, а на вторых — на концах молодых корней длиной в 1 см находили от 50 до 100 нематод. Как отмечают Оостенбринк и Мейжнике (Oostenbrink, Meijneke, 1955), в Нидерландах почвоутомление в древес-

ных питомниках и плодовых садах также является следствием заселения почв и растений нематодами, в частности нематодами родов *Pratylenchus* и *Hoplolaimus*. Обработка почвы препаратом ДД, прогрев почвы до 60° и посев приманочных растений — *Tagetes patula* и *T. erecta* — в дрилли посев приманочных растений — улучшили состояние растений и плодовых питомниках значительно улучшили состояние растений. Этот факт свидетельствует о том, что нематоды являются если не единственной причиной явления почвоутомления, то, по крайней мере, одной из основных. Другой причиной почвоутомления в северных провинциях Нидерландов, по предположению Оостенбринка и Мейжнике (1955), является наличие в почве грибов.

ОСНОВНЫЕ СИМПТОМЫ ЗАБОЛЕВАНИЯ СЕЯНЦЕВ ХВОЙНЫХ ПОРОД, ПОРАЖЕННЫХ НЕМАТОДАМИ

Сеянцы сосны. В результате патогенного действия нематод сеянцы сосны отстают в росте, имеют более короткие иглы и редуцированную корневую систему. На концах корней отмечены галлообразные утолщения. У больных растений наблюдается пожелтение игл, которое в течение лета усиливается до интенсивного красно-бурого цвета и распространяется на все растение. Пораженные растения в силу вышеуказанных причин погибают (Ricard, 1957; Hopper, 1959).

Сеянцы ели. В еловых питомниках часто можно наблюдать отдельные очаги угнетенных растений, которые отличаются от здоровых растений карликовым ростом, бурой окраской плоских тесно расположенных игл и укороченными побегами. Корневая система имеет короткий центральный корень и плохо развитые боковые корни, на концах которых заметны галлообразные вздутия или некротические пятна. Симптомы заболевания на однолетних и двухлетних сеянцах ели проявляются примерно в одинаковой форме. От начала заболевания, т. е. от начала изменения цвета игл до гибели растений, по данным Донаубауера (1959), проходит 8—12 дней. Нематоды в массе встречались на погибающих растениях и не были обнаружены на погибших растениях или же их остатках. При сильном заселении корней и ризосферы нематодами последние можно обнаружить даже у основания главного стебля.

Сеянцы кедра. Заболевание нематодами сначала проявляется небольшими очагами, которые быстро увеличиваются в размерах из-за миграции нематод от пораженных растений к здоровым. Корни пораженных растений имеют галлообразные вздутия, отмечен замедленный рост (Donaubauer, 1959).

Сеянцы дугласовой пихты. Пораженные растения отстают в росте, имеют укороченные красно-бурые иглы, корни или очень вытянуты или сильно разветвлены (бородатость) с трещинами и галлообразными вздутиями на концах. По данным Рикарда (1957), в питомниках Австрии осенью 1955 г. состояние сеянцев дугласовой пихты в результате поражения нематодами было настолько плохим, что хозяйства вынуждены были эти участки перепахать.

Вызванные нематодами поражения растений проявлялись в основном с конца мая по июль, с наибольшей вспышкой в начале июля. Двух-трехлетние сеянцы и саженцы лесных культур значительно меньше страдали от нематод. И несмотря на то, что корни таких растений имели некоторые патологические изменения в результате питания на них нематод, растения все же не погибали. Окраска игл таких растений едва изменялась, и отмечалось лишь незначительное отставание в росте.

При изучении питания *Tylenchorhynchus claytoni* на сеянцах 12 видов широколиственных и хвойных древесных растений выяснилось, что питание и размножение нематод преимущественно проходило на незначительном расстоянии от кончиков корней, некоторые особи питались и размножались по всей длине корня. Вылупление личинок длилось

5—7 дней, а активность нематод после инокуляции продолжалась в течение 3—4 недель. Через каждые 7—10 дней нематоды переселялись с пораженных корней на здоровые (Sutherland, Adams, 1964).

Сезонные колебания численности популяций нематод. В течение вегетационного сезона наблюдаются количественно-качественные изменения фауны нематод (Oostenbrink, 1956; Goffart, 1956). Фридерик (Friederich, 1930) отмечает, что сезонное чередование флоры и фауны особенно проявляется там, где содержание воды в почве периодически сильно колеблется. Дитер (Dieter, 1959), изучая динамику численности нематод в почвах лесных питомников с различным рельефом, показал, что максимум нематод, как правило, наблюдается осенью и минимум — зимой. Для отдельных видов отмечены некоторые колебания. Так, на более высоко расположенных участках популяции нематод *Paratylenchus macrophallus* (sp. inquirendae), *Pratylenchus penetrans*, *Rotylenchus robustus*, *Dorylaimus* spp. и *Longidorus* spp. постепенно возрастали с весны до осени. Осенью наблюдался максимальный пик численности популяций этих нематод. Популяции *Pratylenchus pratensis* почти не подвергались количественным изменениям, тогда как максимум популяции *Criconemoides rusticum* встречался весной и минимум — зимой.

В питомниках, расположенных в нижних частях склона, увеличение численности нематод к осени наблюдалось только для видов *Paratylenchus macrophallus*, *Criconemoides rusticum*, *Dorylaimus* spp. и *Longidorus* spp. Плотность популяций *Pratylenchus pratensis*, *Pr. penetrans* и *Rotylenchus robustus* к осени заметно снижалась. В общем видовой состав популяций нематод в обоих биотопах мало чем отличался. В летних пробах видовой состав имел некоторые различия, осенью эти различия были более ярко выражены, к зиме они снова стирались. Основная причина колебаний численности нематод на разных почвенных рельефах, по мнению Дитера (1959), — влажность почвы. Годовые осадки в исследуемом биотопе — питомники Тюрингского леса — составляли 800—1000 мм. Содержание гумуса и pH почвы исследуемых двух участков были одинаковы, пористость почвы имела очень незначительные отклонения. По-видимому, в нижнем биотопе благодаря относительно высокой влажности почвы осенью для *P. macrophallus*, *Dorylaimus* spp. и *Longidorus* spp. естественно создавались оптимальные условия жизни, тогда как жизнедеятельность популяций *Pr. penetrans* и *R. robustus* в этих условиях подавлялась. Это еще раз подтверждает тот факт, что последние два вида предпочитают более сухие почвы (Dieter, 1959).

Самые плотные популяции нематод отмечены в очагах на границе пораженных и здоровых растений (Hopper, 1959). Численность паразитических нематод, в частности *Pr. penetrans*, всегда колеблется от времени года и глубины взятия проб. Как отмечает Декер (Decker, 1960), нематоды в основном находятся на глубине 16—24 см, в горизонте максимального расположения корневой системы (цит. по Кралль, 1964).

По данным Рюма (Rhüm, 1962), в почве и в корнях растений питомников число видов и плотность нематод значительно выше, чем на необработанных почвах. Основная масса нематод в питомниках обитает на глубине 30—40 см, тогда как на необрабатываемых почвах зона обитания нематод значительно мельче, в особенности это касается паразитических форм. Число видов и плотность нематод в питомниках с глубиной уменьшается постепенно, в то время как на залежных землях эти изменения проявляются очень резко.

Миграция нематод в почве зависит от физико-химической характеристики почвы, густоты стояния растений, задержания почвы, микрофлоры, взаимоотношений видов, способности нематод впадать в анабиоз и инцистироваться (Rhüm, 1960).

В настоящее время наиболее подробно изучена фауна нематод сеянцев сосны. Рюле и Сассер (1962), изучая роль фитопаразитических нематод в угнетении роста сеянцев сосны *Pinus taeda* и *P. cariba* в южной части Северной Каролины, отметили, что преобладающими видами были *Hoplotaimus coronatus*, *Meloidodera floridensis*, *Helicotylenchus nannus* (syn. *H. dihystrera*) и *Xiphinema americanum*. Популяции *H. coronatus*, *H. nannus* и *X. americanum* в основном были высокими в местах, где проявлялось угнетение роста сосны, в то время как популяция *M. floridensis* была незначительно выше на участках с хорошим ростом и развитием сеянцев. Впервые нематоды *Hoplotaimus* spp. на сеянцах сосны *P. nigra* были отмечены в 1931 г. Штайнером; в 1947 г. им же сообщалось, что виды этого рода обнаружены в образцах *P. taeda*; в 1948 г. *Hoplotaimus coronatus* Cobb, 1929 (= *H. tylenchiformis* Daday, 1905) обнаружена в образцах *P. palustris* и *P. cariba*. Наличие в сосновых питомниках штатов Джорджия и Флорида *Hoplotaimus* spp. указывают также в своих работах Хоппер и Евинг (Hopper, Ewing, 1956) и Хоппер (1958). *M. floridensis* была описана Читвудом и др. в 1956 г. из образцов сосны во Флориде. В 1958 г. Хоппер обнаружил этот вид нематоды на *P. palustris*, *P. taeda*, *P. nigra* и *P. clausa*. Хатчинсон, Рид (Hutchinson, Reed, 1959) обнаружили этот вид на *P. echinata* и *P. rigida* в Нью-Джерси.

Нематоды *Helicotylenchus* spp. на сеянцах сосны *P. taeda* отмечены Хансброу, Холлисом (Hansbrough, Hollis, 1957), а также Хоппером (1958); на сеянцах *P. halepensis* эти нематоды зарегистрированы Скогнамиглио (Scognamiglio, 1964) в Италии, *Rotylenchus* spp. были обнаружены в прикорневой почве сеянцев *P. strobus* в Канаде (Can, Insect Pest. Rev., 1957), а также Львовой (1960/1961) в почве вокруг сеянцев сосны *P. silvestris*. *Rotylenchus rodustus* отмечена Дитером (1959) в сосновых питомниках Тюрингского леса. *Xiphinema americanum* рассматривается как основной паразит сеянцев сосны. Уайт (White, 1955) обнаружил этот вид вокруг сеянцев *P. echinata* в Арканзасе; Хансброу и Холлис (1957) — в сосновых питомниках Луизианы. Связь *X. americanum* с *P. strobus* отмечена в Канаде (Can, Insect Pest. Rev., 1957), а с *P. resinosa* на островах Роде (Tarjan, 1956).

Кроссман и Кристи (Crossman, Christie, 1936) на сосне *P. palustris* обнаружили *Aphelenchoides fragariae*. *Aphelenchoides* sp. приводится в списке вредителей сосны в СССР Целле (1952). *Aph. parietinus* отмечена в Горьковской области Львовой (1960/1961).

Барер (Buhner, 1938) на *P. palustris* и *P. caribae* обнаружил галловую нематоду *Heterodera marioni* (= *M. spp.*). Галловые нематоды были отмечены в Аргентине Турика (Turica, 1951) на *P. insignis* (= *P. radiata*).

Нематоды рода *Pratylenchus* spp. как паразиты сеянцев сосны зарегистрированы Генри (Henry, 1953), Фишером (Fischer, 1955), Оостенбринком, 1955), Нольте, Дитером (Nolte, Dieter, 1957). Оостенбринк (1956) в Нидерландах обнаружил в образцах из *P. silvestris* нематод *P. pratensis* и *P. penetrans*, а Хоппер (1958) на *P. palustris* и *P. taeda* — *P. brachyurus*. Некоторые другие виды нематод, связанные с сосной, приводятся в списке растений-хозяев, составленном Хоппером (1958). Сюда включаются нематоды *Belonolaimus* spp., *Hemicycliophora* spp., *Criconemoides* sp., *Dolichodorus* sp., *Longidorus* sp. и *Tylenchorhynchus* spp.

Criconemoides rusticum, по данным Джексона (Jackson, 1948), значительно ухудшила состояние сеянцев *P. echinata*. Патогенное действие этих нематод проявлялось в образовании на корнях красно-бурых пятен и некроза. Микориза была покрыта тончайшей сеткой бурых чешуй. Этот же вид нематоды на сеянцах сосны отметил Дитер (1959). *Tylenchorhynchus claytoni* и *T. ewingi*, по данным Хоппера (1958),

в количестве 1500—2000 особей на 500 г почвы причиняли некоторый вред сеянцам сосны в питомниках Миссисипи и Луизианы.

В питомниках Сев. Каролины *T. claytoni* имеют наиболее широкое распространение (Sasser, 1962), но, как отмечают Сатерланд и Адамс (1964), сильного патогенного действия на сеянцы *P. resinosa* не оказывают. Наблюдения, проведенные над питанием *T. claytoni* на корнях норвежской сосны, показали, что нематода является эктопаразитом. Это подтверждает данные Крусберга и Цуккермана и отвергает предположение Штайнера (Steiner, 1937) об эндопаразитизме последней (цит. по Sutherland, Adams, 1964).

Paratylenchus macrophallus отмечена на сеянцах сосны в питомниках Тюрингского леса Дитером (1959).

Гиллеопи, Адамс (Gillespie, Adams, 1962) в питомниках Зап. Виргинии на *P. strobus* обнаружили почти в чистой популяции (70—90% всех нематод) новый вид нематоды — *Dolichodorus silvestris*. Авторы предполагают, что нематода является эктопаразитом.

Кроме указанных нематод, в сеянцах сосны и в почве вокруг их корней встречались нематоды: *Ditylenchus* sp., *Paraphelenchus pseudoparietinus* (Львова, 1960); *Dorylaimus* spp., *Longidorus* spp. (Львова, 1960; Dieter, 1959; Dieter, 1963; Sprau, 1959). *Rhabditis* sp., *Cephalobus elongatus* (syn. *Eucephalobus elongatus*) (Целле, 1952), *C. persegnis*, *Eucephalobus* sp., *E. striatus*, *Acrobeloides buetschii* (Львова, 1964).

Некоторые сведения о фитонематодах ели содержатся в работах Кралля, Львовой, Рикарда, Гриффина. Так, в питомниках Эстонии Кралль (1964) отметил усыхание сеянцев ели. Были обнаружены на их корнях и в почве вокруг корней нематоды *Pratylenchus penetrans*. Виды родов *Criconemoides*, *Rotylenchus*, *Tylenchorhynchus*, *Longidorus* и, по-видимому, *Tylencholaimus* относятся к свободноживущим и мигрирующим паразитическим нематодам, обитающим в почве. Вызывая поражения корней, нематоды способствуют более легкому проникновению патогенных микроорганизмов в корни сеянцев. Нематоды родов *Plectus*, *Eudorylaimus*, *Cephalobus* и др. относятся к почвенным формам и сапробионтам, которые питаются разлагающимися растительными остатками, водорослями, грибами и пр. (Кралль, 1964). Рикард (1957) предполагает, что сеянцы ели в питомниках Австрии поражались нематодами из семейства *Tylenchidae* и, по-видимому, некоторыми нематодами из семейства *Dorylaimidae*.

Львова (1960/1961) отмечает следующие виды нематод, связанные с корнями и ризосферой ели: *Dorylaimus monochystera*, *Cephalobus persegnis*, *Eucephalobus elongatus*, *E. exyuiroides*, *Eucephalobus* sp., *Paraphelenchus pseudoparietinus*, *Aphelenchoides parietinus*, *Mononchus macrostoma*, *Ditylenchus intermedius*. Преобладающими видами, как отмечает автор, были сапробиотические формы *E. elongatus* и *E. oxyuiroides*.

Гриффин, Эпстейн (Griffin, Epstein, 1964) в питомниках штата Висконсин (США) изучали патогенность *Xiphinema americanum* для ели колючей (*Picea pungens*) и ели голубой (*Picea glauca densata*). Молодые корешки пораженных растений были слегка вздутыми и темной окраски. Авторы связывают эти поражения с низкорослостью и вымерзанием декоративной ели. Наибольшая численность нематод *X. americanum* в декоративном еловом питомнике обнаружена в верхнем (12 см) слое почвы (зона максимального распространения корней). Зимуют, по-видимому, яйца и личинки III—IV возраста (Griffin, Darling, 1964).

Борьба с нематодами в лесных питомниках. Рюм (1962) против нематод из родов *Rotylenchus*, *Pratylenchus*, *Tylenchorhynchus*, *Tylenchus*, *Trichodorus*, *Cephalobus*, *Rhabditis*, *Dorylaimus* и др. предлагает вносить в почву на глубину 25—30 см препарат хальтокс (98% метилбромид и 2% трихлорметана). Численность нематод на обработанных таким образом участках снижалась на 96%.

Вagner (Wagner, 1959) в борьбе с нематодами сеянцев сосны за 41 день до посева применял препараты ДД и вапам. Оба препарата проявили высокое нематоцидное действие, но, ввиду фитотоксичности, их рекомендуется применять осенью.

В Сев. Каролине в лесных питомниках с высокой численностью нематод применяли препараты метилбромид и ДД. Оба препарата значительно улучшили развитие сеянцев, сохранность и прирост их, а также повысили приживаемость саженцев. Обработанные растения имели мощную мочковатую корневую систему с хорошо развитой микоризой (Ruehle, Sasser, 1962). Ольберг, Шонхар (Olberg, Schonhar, 1961) в борьбе с нематодами сеянцев хвойных с успехом применяли препараты трапекс, вапам, ДД и раствор немагона. Остаточное действие препаратов сохранялось 2—3 года, затем обработку рекомендуется повторить. Милон и дуст немагона оказались неэффективными. Вейшер (Weischer, 1956) рекомендует перед посадкой из питомников сеянцы сосны обрабатывать хлорпикрином.

Сапробиотические нематоды полностью погибали при погружении сеянцев на 6—10 мин. в горячую воду при температуре 50° (Birchfield, 1955). Погружение корней древесных саженцев в растворы паратина, линдана, деметона не дали положительных результатов (Sturhan, 1964).

ЛИТЕРАТУРА

- Кралль Э. Л. 1964. Паразитические нематоды — вредители лесных питомников. — Лесное хозяйство, № 10, 58.
- Львова К. А. 1960/1961. К познанию фитонематод лесных насаждений. — Уч. зап. Горьковск. гос. пед. ин-та, вып. 27.
- Львова К. А. 1964. К познанию фитонематод сосны Горьковской обл. — Уч. зап. Горьковск. гос. пед. ин-та, 42.
- Целле М. А. 1952. Нематоды как причина гибели сеянцев сосны. Защита леса от вредителей и болезней. Изд-во АН Укр. ССР.
- Anonymous. 1957. Occurrence of plant-parasitic and predaceous nematodes in soil and tree root samples from Ontario and Quebec. — Can. Insect. Pest., Rev., 35.
- Birchfield W. 1955. The hot water treatment of nematode infected nursery stock. — Citrus Ind., 36, N 3.
- Buhrer, Edna M. 1938. Additions to the list of plants attacked by the root-knot nematode (*Heterodera marioni*). — Plant Disease Repr., 22.
- Chitwood B. G., Hannon C. I., Esser R. P. 1956. A new nematode genus *Meloidodera*, linking the genera *Heterodera* and *Meloidogyne*. — Phytopathology, 46.
- Crossman L., Christie J. R. 1936. A list of plants attacked by the leaf nematode (*Aphelenchoides fragariae*). — Plant Disease Repr., 20.
- Dieter A. 1959. Über Aspektfolgen parasitischer Nematodenarten in baumschulmässig genutzten Böden. Wiss. Z. Martin-Luther. — Univ. Halle Wittenberg, Math.-Naturwiss. Reihe, 8, N 6.
- Dieter S. 1963. Der pflanzenparasitische Nematode *Longidorus maximus*, seine Biologie und Ökologie, mit Untersuchungen an *L. elongatus* und *Xiphinema diversicaudatum*. — Z. angew. Zool., 50, N 2.
- Donaubauer von E. 1959. Über Schäden durch Nematoden in österreichischen Forstpflanzgärten. — Anz. Schädlingskunde, 33, N 5.
- Fischer H. 1955. Nematoden als Ursache von Bodenmüdigkeit in Baumschulen. — Gartenwelt, 55.
- Friderich K. 1930. Die Grundfragen und Gesetzmässigkeiten der land und forstwirtschaftlichen Zoologie. B. I. Berlin.
- Gillespie William H., Adams R. 1962. An awl nematode, *Dolichodorus silvestris* n. sp. from West Virginia. — Nematologica, 8, N 2.
- Griffin G. D., Darling H. M. 1964. An ecological study of *Xiphinema americanum* Cobb. in an ornamental spruce nursery. — Nematologica, 10, N 3.
- Griffin G. D., Epstein A. H. 1964. Association of dagger nematode, *Xiphinema americanum*, with stunting and Winterkill of ornamental spruce. — Phytopathology, 54, N 2.
- Goffart H. 1956. Über Nematodensukzessionen bei Zucker- und Futterrüben. — Nematologica, N 1.
- Hansbrough T., Hollis J. P. 1957. The effect of soil fumigation for the control of parasitic nematodes on the growth and yield of loblolly pine seedlings. — Plant Disease Repr., 41.

- Henry B. W. 1953. A root rot of southern pine nursery seedlings and its control by soil fumigation. — Phytopathology, 43.
- Hopper B. E. 1958. Plant-parasitic nematodes in the soils of southern forest nurseries. — Plant Disease Repr., 42.
- Hopper B. E. 1959. Three new species of the genus *Tylenchorhynchus* (Nematoda: Tylenchida). — Nematologica, 4, N 1.
- Hopper B. E., Ewing S. A. 1956. Nematodes in the soils of southern forest nurseries. U. S. Dept. Agr. Southeastern Forest Expt. Sta (Unpublished report).
- Hutchinson M. T., Reed J. P. 1959. The pine cystoid nematode in New Jersey. — Plant Disease Repr., 43.
- Ricard I. 1957. Schadaufreten von Nematoden in Forstpflanzgärten. — Anz. Schädlingskunde, 30, N 6.
- Jackson L. W. R. 1948. Deterioration of shortleaf pine roots caused by a parasitic nematode. — Plant Disease Repr., 32.
- Nolte N. W., Dieter A. 1957. Nematoden and Baumschulgewächsen in Mitteldeutschland. — Nematologica, 2.
- Olberg R., Schönhar S. 1961. Erfahrungen bei der Nematoden bekämpfung in Forstpflanzgärten. — Allgem. Forstzeitschrift, 16, N 43.
- Oostenbrink M. 1955. Bödenmüdigkeit und Nematoden. — Z. Pflkrankh., 62.
- Oostenbrink M. 1956. Over de invloed van verschillende gewassen op de vermeerdering van en de schade door, *Pratylenchus pratensis* en *Pratylenchus penetrans* (Verres, Nematoda) Tijdschr. — Pl. Ziekt., 62.
- Oostenbrink M., Meijneke C. A. R. 1955. Bodenmocheid in boomkwekerij en fruitteelt. — Fruitteelt, 45, N 7.
- Ruehle J. L., Sasser J. N. 1962. The role of plant-parasitic nematodes in stunting of pines in southern plantations. — Phytopathology, 52, N 1.
- Rhüm W. 1960. II. Untersuchungen über die Verbreitung, Verschleppung und Dispersion der Wandernden, Pflanzenparasitären Nematodenarten in Forstbaumschulen und Forstkamps. — Anz. für Schädlingskunde, 33, N 12.
- Rhüm W. 1962. III. Mitt. Nematoden und Forstpflanzen — über die nematocid Wirkung von Haltox, einem methylbromidhaltigen Entseuchungsmittel in Forstbaumschulen gegen Wandernde pflanzenparasitäre Nematodenarten. — Z. Pflanzenkrankh. und Pflanzenschutz, 69, N 5.
- Scognamiglio A. 1964. Ricerche nematologiche in viva di piante forestali dell'Abruzzo. — Progr. agric., 10, N 5.
- Sprau F. 1959. Bemerkenswerte Schäden an verschiedenen Pflanzenarten, wahrscheinlich verursacht durch den freilebenden Nematoden *Longidorus maximus* (Bütschli, 1874), Thorne und Swanger, 1936. — Pflanzenschutz Berichte, 11, N 2.
- Steiner G. 1931. A nematodes of yame caused by a new species of *Hoplolaimus*. — Plant Disease Repr., 15.
- Steiner G. 1947. Some little-known nematodes parasitic on roots. — Phytopathology, 37.
- Steiner G. 1949. Plant nematodes the grover should know. — Proc. soil Sci. Soc. Florida (1942), 4-B.
- Sturhan D. 1964. Zur Frage der Bekämpfung von *Longidorus maximus* (Bütschli). — Mitt. Biol. Bundesanst. Land- und Forstwirtschaft. Berlin Dahlem, N 111.
- Swart Fuchtbauer H. 1954. Ectoparasitische Nematoden als mögliche Ursache der Bodenmüdigkeit in Baumschulen. — Naturwissenschaften, 41, N 6.
- Sutherland J. R., Adams R. E. 1964. The parasitism of red pine and other forest nursery crops by *Tylenchorhynchus claytoni* Steiner. — Nematologica, N 4.
- Tarjan A. C. 1956. Known and suspected plant parasitic nematodes of Rhode Island. II. *Xiphinema americanum* with notes on *Tylencholaimus brevicaudatus* n. comb. — Proc. Helm. Soc. Wash., 23.
- Turica A. 1951. Comprabacion de und ataque de *Heterodera marioni* Goodey, a saucialamos del delta. — Idia (Buenos Aires), 4.
- Wagner F. 1959. Über Versuche zur Nematodenbekämpfung in Forstbaumschulen. — Pflanzenschutz, 11, N 2.
- Weischer B. 1956. Nematoden and Baumschulgewächsen. Nachrichtenblatt für den Deutschen Pflanzenschutz, 8, N 3.
- White L. V. 1955. *Xiphinema americanum* Cobb. Its relationship to certain perennial crops in Arkansas. Unpublished M. S. thesis. Univ. Arkansas.

ОБ ИСПОЛЬЗОВАНИИ ОСОБЕННОСТЕЙ ЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ В СИСТЕМАТИКЕ НЕМАТОД

Эмбриональное развитие фитопаразитических нематод изучено сравнительно слабо. Известно, что у представителей различных систематических групп ход дробления яйца неодинаков (Парамонов, 1962; Strassen, 1959; Weerdt, 1960; Yuksel, 1960; Chuang, 1962; Fassuliotis, 1962). Однако до сих пор не предпринималось попытки провести сравнительное изучение эмбриогенеза, хотя такое исследование могло бы способствовать более точному выяснению степени родства между различными систематическими группами нематод. Целью настоящей работы было сравнение хода эмбрионального развития у нескольких видов нематод, относимых к одному и тому же роду, а также у представителей разных родов в пределах одного и того же подсемейства.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В качестве объектов исследования были выбраны шесть видов *Aphelenchoides*: *A. ritzemabosi* (Schwartz, 1911) из садовой земляники (крымская популяция), *A. besseyi* Christie, 1942 из риса (популяция из Ташкентской области), *A. fragariae* (Ritzema Bos, 1890) из садовой земляники и из манжетки (*Alchemilla* sp.), *A. blastophthorus* Franklin, 1952 из лютика ползучего (*Ranunculus repens* L.), *A. saprophylus* Franklin, 1957 из загнивших частей кустов садовой земляники, *A. bicaudatus* (Imamura, 1931) из прикорневой почвы различных дикорастущих растений (популяция из Московской области) и *Seinura* sp. из загнивших частей садовой земляники (популяция из Ленинградской области), а также *Ditylenchus dipsaci* (Kühn, 1857) из садовой земляники и лютика ползучего и *D. destructor* Thorne, 1945 из клубней картофеля (популяция из Московской области).

Наблюдения проводили следующим образом: только что выделенных из растений самок, содержащих зрелые яйца, помещали в часовые стекла с водой, где самки (часто уже в течение нескольких ближайших минут) откладывали яйца. Эти яйца тонкой пипеткой переносили на покровное стекло и лишнюю воду отсасывали. Стекло затем укрепляли вазелином над углублением в предметном стекле. На дно углубления вносили очень небольшое количество воды для поддержания высокой влажности воздуха в камере. Наблюдения велись при средних увеличениях микроскопа и сопровождались зарисовками.

Температура воздуха в помещении во время наблюдений колебалась около 20° (от 19 до 21,5°).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Некоторые этапы развития яиц названных видов нематод схематически изображены на рис. 1 и 2. Для обозначения отдельных бластомеров мы употребляем символы, предложенные Бовери и в дальнейшем принятые другими исследователями (Strassen, 1959). Для каждого вида дан схематический рисунок «головастика» (рис. 1, А, VIII и Б, VII и рис. 2, А, IX, Б, IX и В, VI), чтобы яснее указать передний конец яйца.

Развитие яйца *A. ritzemabosi*. У этого вида только что отложенное яйцо имеет размеры 69—85×22—25 мк. Цитоплазма мелкозернистая, под микроскопом выглядит желтоватой. Яйца откладываются несегментированными. Дробление начинается примерно через 1,5—2 час. после откладки.

При первом делении яйцо делится поперек продольной оси на две неравные клетки: большую переднюю (АВ) и меньшую заднюю (P₁) (рис. 1, А, I). Примерно через 1 час или полтора АВ снова начинает делиться, но прежде чем закончится деление этого бластомера, делиться начинает также и P₁ (рис. 1, А, II). Иногда P₁ успевает разделиться даже раньше, чем АВ. В результате возникает ряд из четырех клеток: А, В, EMSt, P₂ (рис. 1, А, III). Еще примерно через 1 час или полтора, практически одновременно (рис. 1, А, IV), делятся А и В. Возникает шестиклеточная стадия (рис. 1, А, V). Примерно через 30—40 мин. P₂ делится на P₃ и С (рис. 1, А, VI). Еще через 15—20 мин. EMSt делится на Е и MSt. Образуется фигура из восьми бластомеров (рис. 1, А, VII).

Очередность дальнейших дроблений мы не прослеживали с достаточной точностью.

Через 30—36 час. после начала дробления эмбрион достигает отчетливой стадии «головастика», а через 40—42 час. формируется личинка первого возраста, у которой стилет и бульбус внешне неразличимы. В то же время, когда начинает формироваться стилет, становятся заметными отделяющаяся кутикула в головной части личинки и часто широкий, неровный просвет анальной щели (рис. 1, А, IX), т. е. происходит линька во второй возраст.

Общая продолжительность развития личинки до выхода ее из яйцевых оболочек при температуре 20—21° составляет 2,5—3 суток.

Развитие яйца *A. besseyi*. У этого вида яйца также откладываются несегментированными. По степени зернистости и оттенку они похожи на яйца *A. ritzemabosi*, но отличаются более вытянутой формой: размер свежее отложенного яйца *A. besseyi* — 75—82×15—17 мк.

Примерно через 2 час. после откладки яйцо, как и у предыдущего вида, делится на две неравные клетки: большую, переднюю, и меньшую, заднюю (рис. 1, Б, I). Еще примерно через 2 час. они практически одновременно делятся, образуя ряд из четырех клеток: А, В, EMSt, P₂. После этого последовательность дробления бластомеров уже начинает отличаться от той, что мы видели у *A. ritzemabosi*: примерно через 1,5—2 час. после образования ряда из четырех клеток P₂ делится на С и P₃ (рис. 1, Б, III), через 7—10 мин. В делится на b и β, еще через 7—10 мин. А делится на a и α (рис. 1, Б, IV и V). Через 40—50 мин. после этого EMSt делится на Е и MSt (рис. 1, Б, VI). На полное развитие личинки до выхода ее из яйцевых оболочек при температуре около 20° затрачивается примерно 2,5 суток.

Развитие яиц *A. fragariae*, *A. blastophthorus*, *A. saprophylus* и *A. bicaudatus*. У этих видов яйца также откладываются несегментированными. Размер яиц у *A. fragariae* 48—56×15—18 мк, у *A. blastophthorus* — 60—65×22—25 мк, у *A. saprophylus* и *A. bicaudatus*, соответственно, 50—55×19—22 и 40—44×12—14 мк. Цитоплазма яиц этих *Aphelenchoides* содержит многочисленные белковые гранулы, отливающие голубоватым цветом, и все яйцо под микроскопом выглядит голубоватым, зернистым. Ход дробления яйца у них также одинаков, поэтому мы описываем его только на примере *A. fragariae*.

Дробление начинается через 2—4 час. после откладки яйца. Яйцо делится поперек продольной оси на две клетки примерно равных размеров (рис. 2, А, I). Через 2—2,5 час. первым делится бластомер P₁, образуя EMSt и P₂ (рис. 2, А, II), затем еще через 2—2,5 час. P₂ делится на P₃ и С (рис. 2, А, III), причем в этом случае плоскость деления либо параллельна плоскости первых двух, либо несколько наклонена по отношению к ней, а в отдельных случаях даже перпендикулярна. Через 3—4 час. P₃ делится в плоскости, перпендикулярной плоскости предыдущего деления, на P₄ и D (рис. 2, А, IV).

Только теперь (еще через 3—4 час.) делится бластомер АВ, и возникают клетки А и В (рис. 2, А, V). Через 2,5—3 час. В делится на b и

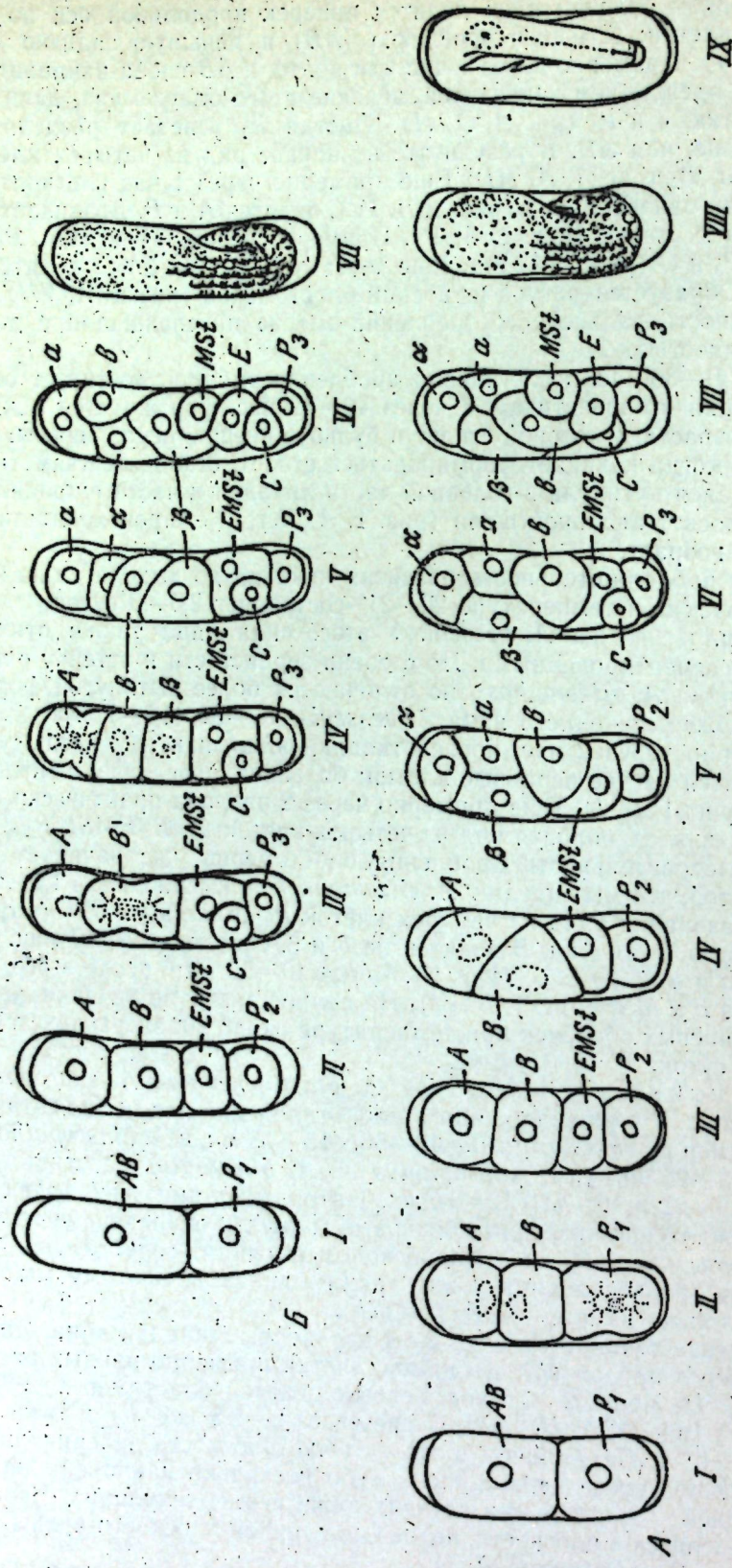


Рис. 1. Основные этапы эмбрионального развития *A. ritzenbosi* и *A. besseyi*.
Попечени в тексте

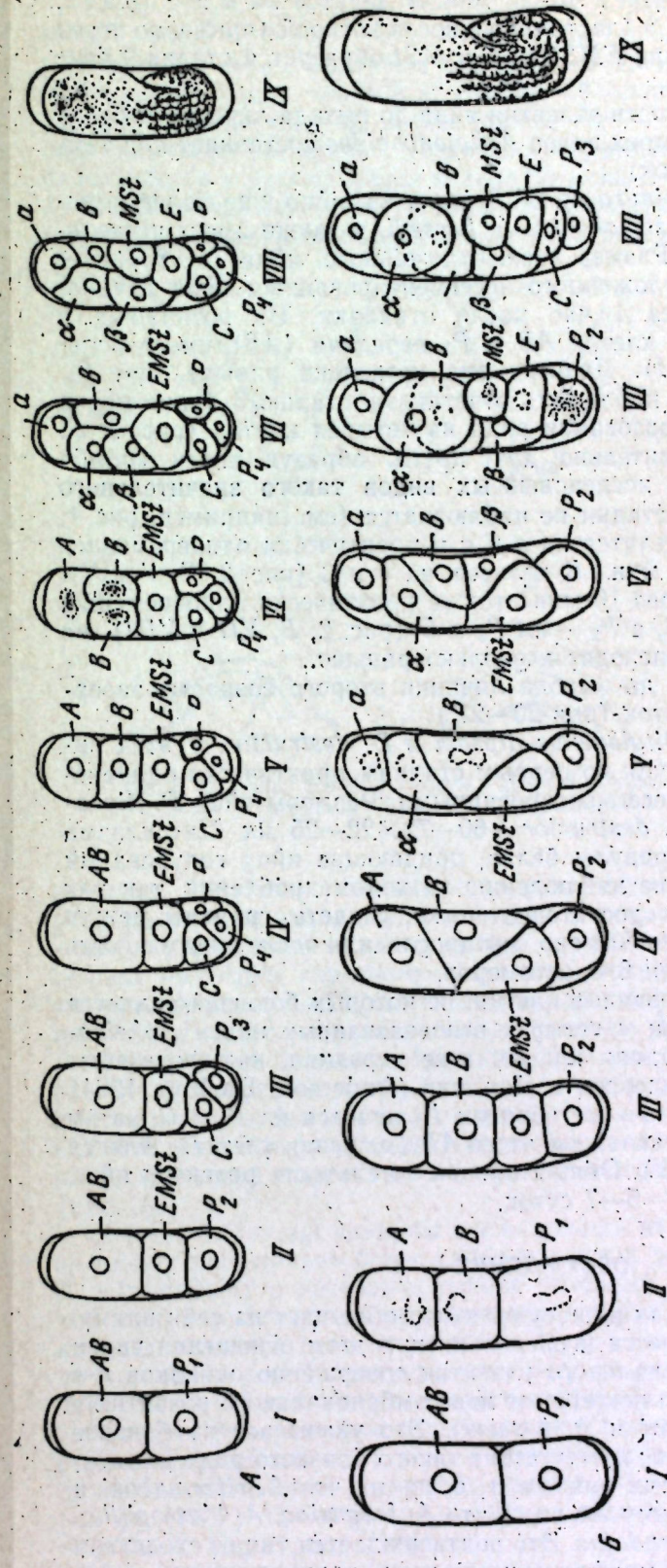


Рис. 2. Ход эмбрионального развития *A. fragariae*, *Setiura* sp. и *Ditylenchus* spp. Пояснения в тексте

В (рис. 2, А, VI), а еще через 10—12 мин. А делится на a и α (рис. 2, А, VII). Возникает стадия 8 бластомеров, после которой (примерно через 3 час.) в результате деления *EMSt* на *E* и *MSt* образуется стадия 9 бластомеров (рис. 2, А, VIII).

Общая продолжительность развития яйца до выхода личинки второго возраста у названных четырех видов *Aphelenchoides* составляет при температуре 20—21° 4—5 суток.

Развитие яйца *Seinura* sp. у *Seinura* sp. яйцо еще более «мелкозернистое», чем у *A. ritzemabosi* и *A. besseyi*, и также имеет несколько желтоватый оттенок. Размер свежотложенного яйца 74—83×19—22 мк. Первое деление отложенного несегментированного яйца начинается уже примерно через 1 час после откладки. Из возникших в результате этого деления клеток *AB* и *P₁*, передняя (*AB*) имеет большие размеры (рис. 2, Б, I). Делится она несколько раньше, чем *P₁*, поэтому у *Seinura* можно наблюдать отчетливую стадию 3 бластомеров (рис. 2, Б, II). После образования ряда из четырех клеток (рис. 2, Б, III) они смещаются относительно друг друга, образуя почти «ромб» (рис. 2, Б, IV). У других исследованных видов такого значительного смещения клеток на этой стадии не наблюдается (см., например, рис. 1, А, IV), в дальнейшем А делится на a и α и практически одновременно, с отставанием всего на 2 мин., В делится на b и β (рис. 2, Б, V и VI). После этого, примерно через 10 мин., также практически одновременно, *EMSt* делится на *E* и *MSt*, а *P₂* — на *P₃* и *C* (рис. 2, Б, VII и VIII), но деление *EMSt* все же происходит несколько раньше.

Полное развитие яйца, до выхода личинки второго возраста, завершается в течение 2—2,5 суток (при 20—21°).

Развитие яйца у *Ditylenchus dipsaci* и *D. destructor*. У этих видов дробление проходит, судя по первым стадиям, практически одинаково. Яйца откладываются несегментированными. Размеры яйца *D. dipsaci* — 70—82×25—28 мк, *D. destructor* — 60—72×22—25 мк. Цитоплазма яйца содержит крупные гранулы белка, придающие яйцу голубоватый оттенок и сильно мешающие наблюдению за ходом дробления, так как эти гранулы не позволяют достаточно четко увидеть границы между клетками. Поэтому у *Ditylenchus* spp. мы проследили последовательность дробления только до стадии 6 бластомеров.

Яйцо делится на две неравные клетки, из которых большей является задняя. В дальнейшем, как у четырех вышеуказанных видов *Aphelenchoides*, первой делится задняя клетка, а не передняя, как указывают Уксел (Yuksel, 1960) и Андерсон и Дарлинг (Anderson, Darling, 1964) (рис. 2, В, I и II). Подобным же образом *P₂* делится на *P₃* и *C*, затем *P₃* делится на *P₄* и *D*, и только после этого *AB* (меньшая клетка) делится на *A* и *B* (рис. 2, В, III—V). Общая продолжительность развития яйца при температуре около 20° — 5—7 суток.

ОБСУЖДЕНИЕ

На приведенных рисунках в первую очередь обращает на себя внимание то, что у четырех из шести исследованных в этом отношении видов *Aphelenchoides* ход эмбрионального развития совершенно одинаков и в то же время значительно отличается от хода эмбрионального развития у двух других (*A. ritzemabosi* и *A. besseyi*). Это указывает на близкое родство видов первой группы и отсутствие такого близкого родства между ними и двумя последними видами, т. е. на то, что *A. ritzemabosi* и *A. besseyi* не относятся к тому же роду, что *A. fragariae*, *A. blastophthorus*, *A. saprophylus* и *A. bicaudatus*. Это подтверждается также сходством эмбрионального развития у морфологически четко различающихся видов одного рода и в другом семействе (*Ditylenchus* spp.), а также отличным ходом дробления у видов очень близкого к *Aphelenchoides* рода *Seinura*.

Таким образом, виды *A. ritzemabosi* и *A. besseyi* должны быть выделены из рода *Aphelenchoides*. В то же время, поскольку ход дробления у этих видов также различен, они должны быть отнесены к двум самостоятельным родам, тем более, что они обладают и четкими морфологическими отличиями. Так, все истинные *Aphelenchoides* имеют мукро в виде заостренного шипика, устроенного принципиально одинаково и различающегося у разных видов только по длине, толщине, размерам и направлению наклона «плеча», а также по некоторым более мелким особенностям, не имеющим принципиального значения (рис. 3). Далее, все

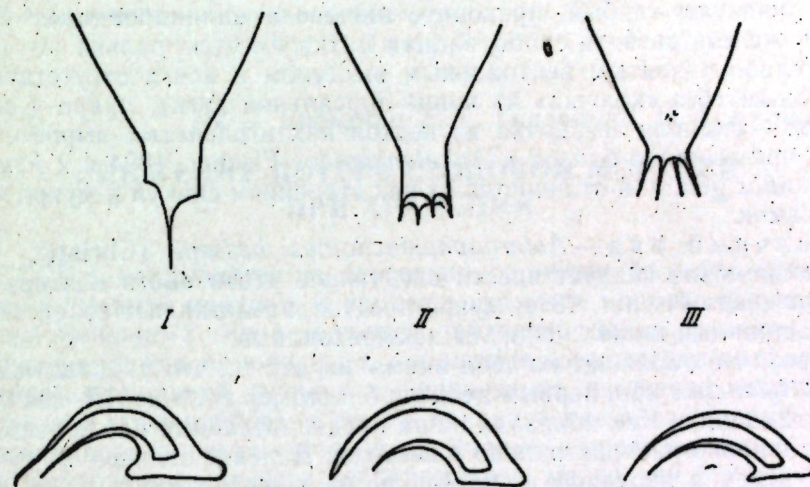


Рис. 3. Строение мукро и спикул у *Aphelenchoides* (I), *Pseudaphelenchoides ritzemabosi* (II) и *Asteroaphelenchoides besseyi* (III).

истинные *Aphelenchoides* имеют спикулы с умеренно, но достаточно хорошо развитыми выступами головки на дорсальной и вентральной дугах, в той или иной степени выгнутости и «примятости» дуг и в той или иной степени развитым «крючком» на конце дорсальной дуги (иногда «крючок» различим только при максимальных увеличениях). По этим признакам можно четко различать отдельные виды *Aphelenchoides*.

В отличие от истинных *Aphelenchoides* вид *A. ritzemabosi* имеет правильно дугобразные спикулы с очень слабо развитым дорсальным выступом и совсем без вентрального выступа и без «крючка» на конце дорсальной дуги. Мукро (у самок) представляет собой небольшой, но четкий цилиндрический вырост, на котором имеются четыре коротких острия (рис. 3).

У вида *A. besseyi* спикулы очень похожи на спикулы *Aphelenchoides*, но имеют значительно более слабо развитый дорсальный выступ (как у *A. ritzemabosi*) и несколько слабее развитый вентральный выступ. Какой-либо «примятости», «угловатости» спикул не заметно, «крючок» на конце дорсальной дуги отсутствует. Мукро как у самок, так и у самцов представляет собой сидячую звездочку из нескольких (в данном случае — четырех) игольчатых выростов (рис. 3).

Следует отметить, что строение спикул является важным видовым и родовым признаком не только в подсемействе *Aphelenchoidinae*, но и в других систематических группах нематод, что видно из работы Г. В. Веремчук (1967). На значение же мукро в дифференциации родов указывает А. А. Парамонов (1964).

На основе изложенного мы считаем необходимым основать два новых рода — *Pseudaphelenchoides* и *Asteroaphelenchoides* со следующими диагнозами: *Pseudaphelenchoides* gen. n., *Aphelenchoidinae*; опорный

скелет головной капсулы слабый, прокорпус пищевода цилиндрический, преутеральная железа развита слабо, задняя матка имеется, рулька нет, спиккулы псевдафеленхондные. Мукро самок представляет собой короткий цилиндрический вырост с несколькими острыми на вершине, мукро самцов — простой шипик, иногда с двумя острыми.

Род чрезвычайно близок к *Aphelenchoides* Fischer, 1894. Отличается от него строением мукро и спиккул.

Типичный вид — *Pseudaphelenchoides ritzemabosi* (Schwartz, 1911).

Asteroaphelenchoides gen. n., *Aphelenchoidinae*; опорный скелет головной капсулы слабый, прокорпус пищевода цилиндрический, преутеральная железа развита слабо, задняя матка имеется, рулька нет, спиккулы со слабо развитым вентральным выступом и почти отсутствующим дорсальным (без «крючка» на конце дорсальной дуги), мукро у самцов и самок — сидячая звездочка из нескольких игольчатых выростов.

Род чрезвычайно близок к *Aphelenchoides* Fischer, 1894 и к *Pseudaphelenchoides* gen. n. и отличается от них строением спиккул и мукро у самцов и самок.

Типичный вид — *Asteroaphelenchoides besseyi* (Christie, 1942).

Одновременно следует внести следующее уточнение в диагноз рода *Aphelenchoides* Fischer, 1894; мукро простое, представляет собой одиночный заостренный шипик, спиккулы афеленхондные.

Второе, что обращает на себя внимание, это то, что у *Aphelenchoides* spp. и *Ditylenchus* spp. первым делится бластомер P_1 , а не AB , как у многих других видов. Как показали наши предварительные наблюдения, это явление широко распространено у нематод. Деление заднего бластомера раньше деления переднего отмечено нами, в частности, у *Aphelenchus*, *Tylenchus*, *Aglenchus*, *Helicotylenchus*, *Boleodorus*.

И, наконец, отмечается закономерность, что развитие яиц, содержащих в цитоплазме крупные гранулы белка, проходит медленнее, чем развитие яиц с «мелкозернистой» цитоплазмой, и тем медленнее, чем крупнее гранулы.

ВЫВОДЫ

1. Ход эмбрионального развития, а также некоторые особенности строения яйца являются важным систематическим признаком и должны служить основой при изучении эволюции и филогенетических связей нематод.
2. У видов одного рода ход эмбрионального развития одинаков.
3. Изучение особенностей эмбрионального развития позволяет более точно судить о степени таксономической ценности ряда морфологических признаков.
4. Скорость развития яйца тесно связана с размером белковых гранул в его цитоплазме и меньше у тех видов, у которых крупнее гранулы.
5. На основе особенностей строения яйца, хода эмбрионального развития и морфологических признаков, из рода *Aphelenchoides* выделены два новых рода: *Pseudaphelenchoides* и *Asteroaphelenchoides*.

ЛИТЕРАТУРА

- Веремчук Г. В. 1967. Энтопатогенные нематоды семейства *Steinernematidae* Chitwood et Chitwood, 1937. Автореф. канд. дисс. Л.
- Парамонов А. А. 1962. Основы фитогельминтологии. Т. 1. Изд-во АН СССР.
- Парамонов А. А. 1964. Основы фитогельминтологии. Т. 2. Изд-во «Наука».
- Anderson R. V., Darling H. M. 1964. Embryology and reproduction of *Ditylenchus destructor* Thorne, with emphasis of gonad development. — Proc. Helm. Soc. Wash., 31. N 2.
- Chuang S. H. 1962. The embryonic and postembryonic development of *Rhabditis teres* (A. Schneider). — Nematologica, 7, N 4.

- Fassuliotis G. 1962. Life history of *Hemicriconemoides chitwoodi* Esser. — Nematologica, 8, N 2.
- Strassen O. zur 1959. Neue Beiträge zur Entwicklungsmechanik der Nematoden. — Zool., 38, 3. Lieferung, H. 107. Stuttgart.
- Weerd L. G. van. 1960. Studies on the biology of *Radopholus similis* (Cobb, 1893) Thorne, 1949. Pt. III. Embryology and post-embryonic development. — Nematologica, 5, N 1.
- Yuksel H. S. 1960. Observations on the life cycle of *Ditylenchus dipsaci* on onion seedlings. — Nematologica, 5, N 4.

В. Д. Еременко, Е. С. Турлыгина, Н. А. Криштанова

СНИЖЕНИЕ ПОТЕРЬ СТОЛОВОЙ МОРКОВИ ПРИ ХРАНЕНИИ

В СССР закладывается на длительное хранение большое количество продовольственной моркови. В процессе хранения морковь портится. Основными причинами порчи являются паразитарные заболевания (грибные, бактериальные, нематодные), поражение корнеплодов клещами, физиологические причины (увядание, прорастание, изменение окраски, растрескивание корнеплодов), а также механические повреждения.

Степень поражения различными болезнями и вредителями во многом зависит от товарных качеств закладываемых на хранение корнеплодов, а также от условий их хранения.

Потери столовой моркови во время хранения еще очень велики (иногда до 8—25%), что составляет тысячи тонн на миллионы рублей ежегодно.

Проблема сохранения качества и сокращения потерь моркови при длительном хранении в настоящее время имеет особо важное народнохозяйственное значение.

Способы снижения порчи моркови во время хранения недостаточно разработаны. В литературе имеется очень мало данных по этому вопросу. В основном все указания сводятся к тому, что хранить морковь надо при низкой температуре (0—1°) и высокой влажности — 90—95% (Метлицкий, 1939; Жарков, 1963; Антонов, 1964). Рекомендуются также снеговать морковь в ящиках емкостью до 20 кг. При этом чем раньше будет заснегована продукция и чем в лучшем состоянии она будет заложена, тем меньше будет потерь и тем дольше она будет сохраняться (Матвеева, Вискинд, 1963). Низкая температура тормозит развитие заболеваний моркови и сохраняет ее товарное качество на протяжении всего хранения.

Имеются указания об опыливание моркови перед закладкой на хранение мелом (Мездрикова, 1946; Гримм, Борисов, 1958); об обработке бактерицидом Збарского (Яцынина, 1946), протравителями НИУИФ-1, ТМТД, фитонцидами лука и редьки, при этом отход снижается на 20—30% (Кононков, 1961).

Во Франции, Англии, США перед закладкой на длительное хранение морковь моют, обсушивают и затем расфасовывают в стандартную тару (Семенов, Хвостов, 1964; Тринченко, 1964). Морковь моют с целью удаления с поверхности корнеплодов почвы и частично спор грибов и бактерий.

Наконец, при сильной поражаемости различными болезнями морковь солят в 4—5%, а то и 20%-ном растворе поваренной соли (Андросик, 1954; Дмитриевский, 1960).

Все предлагаемые выше методы рассчитаны на борьбу главным образом с грибными и бактериальными болезнями моркови, и очень мало работ, касающихся вопросов борьбы с фитонематодами.

Такое положение частично объясняется тем, что в действующих технических условиях нет положения о проведении специального анализа на фитонематод столовой моркови, предназначенной для хранения.

Не изучено влияние фитонематод на изменение товарных качеств столовой моркови при длительном хранении вообще и, в частности, в зависимости от сроков, способов и условий хранения.

Поэтому мы поставили перед собой следующие задачи.

1. Определить количество корнеплодов столовой моркови, содержащей фитонематод во время хранения.
2. Изучить влияние пониженной температуры при хранении на численность фитонематод, содержащихся в моркови, и качество моркови.
3. Выяснить влияние мойки водой моркови перед реализацией на численность фитонематод и качество моркови.
4. Изучить влияние обработки моркови раствором поваренной соли на численность фитонематод и качество корнеплодов.

УЧЕТ КОРНЕПЛОДОВ МОРКОВИ, СОДЕРЖАЩИХ ФИТОНЕМАТОД

Проведенные нами фитогельминтологические исследования корнеплодов моркови позволили обнаружить в последних, особенно в пораженных тканях, большую численность фитонематод. Известно, что из фитогельминтов в них может паразитировать *Ditylenchus dipsaci*, *D. destructor*, но в основном фауна нематод состоит из сапробиотических форм. Сапробиотические нематоды в моркови — явление вторичное. Они не могут сами ни проникнуть, ни повредить корнеплоды и попадают с частицами прилипшей почвы в сапробиотические очаги, образуемые в них бактериями и грибами. Однако, обладая достаточной подвижностью, сапробионты разносят споры грибов и бактерий и выступают в роли инокуляторов микозно-бактериозной инфекции, увеличивая экстенсивность и интенсивность инвазии.

Анализ столовой моркови сорта «Шантенэ» показал, что фитонематоды встречаются в 49—100% корнеплодов (табл. 1).

Таблица 1

Степень поражения корнеплодов моркови фитонематодами (урожай 1965 г.) в Московской обл.

Место выращивания	База хранения	Дата анализа (1966 г.)	Морковь с фитонематодами (в %)
Каширский р-н	Москворецкая овощная база, Мосгорплодоовощ	9.II	49,1
		6.III	49,0
		14.IV	100,0
Серпуховский р-н	То же	18.II	58,0
Дмитровский р-н	Кировская овощная база, Мосгорплодоовощ	22.III	49,0

На примере Москворецкой овощной базы количество корнеплодов моркови с фитонематодами увеличивается в процессе хранения. Это явление вполне закономерное и может быть объяснено следующими причинами: хранение моркови в складе производится без искусственного охлаждения, и температура в складе, особенно весной, может повышаться до 10°; хранится морковь в больших контейнерах емкостью до 400 кг, в которых она уложена в три яруса плотными штабелями; закладыва-

ется морковь на хранение грязной — свыше 2% от веса моркови составляет почва; переборка моркови проводится несвоевременно: морковь заложена на хранение в конце августа, а исследованные партии впервые перебирались через 6—7 месяцев хранения. Естественно, под влиянием указанных причин количество бактериально-грибных очагов увеличивается, а нематоды способствуют переносу спор грибов и бактерий, еще больше увеличивая количество сапробиотических очагов. Этот процесс происходит довольно быстро и в результате приводит не только к стопроцентному поражению корнеплодов нематодами, но и к гибели последних.

При анализе моркови сорта «Шантенэ» нами обнаруживались главным образом *Panagrolaimus rigidus* и единичные экземпляры *Rhabditis* sp., *Diplogasteritis* sp., *Mesodiplogaster* sp., *Cheilobus* sp., *Aphelenchus* sp., *Aphelencheoides* sp.

Из литературы (Крылов, 1958) известно, что *P. rigidus* наиболее часто встречается в разлагающейся растительной ткани. В нашем случае этот вид встречается наиболее часто и с большей численностью в тех корнеплодах, где были отмечены очаги гниющей ткани. Это гниение было вызвано бактериально-грибным заболеванием, и, следовательно, *Panagrolaimus rigidus* можно считать индикатором на состояние растительной ткани и присутствие бактериально-грибных заболеваний.

ВЛИЯНИЕ ПОНИЖЕННОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ НА ЧИСЛЕННОСТЬ ФИТОНЕМАТОД И КАЧЕСТВО МОРКОВИ

Опытные образцы моркови сорта «Шантенэ» хранились при температуре 1° и для сравнения — при 8° и относительной влажности воздуха в обоих случаях 90% (табл. 2).

Хранение моркови при пониженной температуре уменьшает количество корнеплодов с фитонематодами в 4—8 раз по сравнению с начальным периодом и в 6—9 раз — при сравнении с образцами, хранившимися при 8°. Следовательно, пониженная температура неблагоприятна для существования нематод.

Таблица 2

Влияние температуры хранения на зараженность фитонематодами (в %)

Срок хранения (в днях)	1°		8°	
	1°	8°	1°	8°
Начало хранения	49,1	49,1		
30	6,0	57,0		
60	12,8	74,4		

Таблица 3

Товарное качество моркови, хранившейся при различной температуре * (в %)

Срок хранения (в днях)	Доброчастная		Загнившая		Проросшая		Потери веса (в %)	
	1°	8°	1°	8°	1°	8°	1°	8°
30	99	96	1	4	—	26,8	4,16	11,8
60	96	85	4	15	—	55,6	7,22	9,45
90	99	39	1	61	—	68,3	6,94	35,6

* После каждой переборки некачественные корнеплоды удалялись.

Пониженная температура положительно сказывается и на товарном качестве моркови (табл. 3). Потери за счет сохранения качества сократились в 2,5 и в 3,1 раза за счет весовых потерь.

Потери в весе происходят за счет испарения свободной влаги и расхода органических веществ на дыхание. При пониженной температуре интенсивность дыхания корнеплодов замедляется более чем в два раза по сравнению с интенсивностью дыхания в начале хранения и в 5,3 раза — по сравнению с хранением при повышенной температуре (табл. 4).

Морковь, хранившаяся при пониженной температуре, содержала витамина С после 90 суток хранения на 55% больше, чем морковь, хранившаяся при повышенной температуре. Пониженная температура замедляет ферментативные биохимические процессы в тканях корнеплодов (табл. 5).

Таблица 4

Интенсивность дыхания столовой моркови в зависимости от температурного режима хранения (в мг CO₂ кг/час)

Срок хранения (в днях)	1°	8°
Начало хранения	4,78	4,78
60	2,23	8,70
90	2,57	13,62

Таблица 5

Содержание витамина С в моркови при различных условиях хранения (в мг%)

Срок хранения (в днях)	1°	8°
Начало хранения	7,67	7,67
60	6,7	6,7
90	6,30	4,22

Таким образом, хранение при пониженной температуре ведет к уменьшению численности нематод в моркови и к сохранению высоких товарных качеств корнеплодов.

ВЛИЯНИЕ МОЙКИ МОРКОВИ НА ЧИСЛЕННОСТЬ ФИТОНЕМАТОД И КАЧЕСТВО МОРКОВИ

На некоторых овощных базах и в магазинах перед реализацией столовую морковь моют.

Проведенными анализами установлено, что мойка водой не полностью удаляет нематод из корнеплодов: количество корнеплодов с нематодами снижается только на 8%.

Мытье положительно влияет на сохранение витамина С и снижение весовых потерь моркови при хранении (табл. 6).

Таблица 6

Влияние мойки столовой моркови на ее качество при хранении

Срок хранения (в днях)	Доброкачественная (в %)		Загнившая (в %)		Проросшая (в %)		Интенсивность дыхания в мг CO ₂ кг/час		Потери веса (в %)	
	1°	8—12°	1°	8—12°	1°	8—12°	1°	8—12°	1°	8—12°
30	100	96,3	0	3,7	0	34,0	—	—	3,9	9,2
60	97,1	76,6	2,9	23,4	0	54,7	1,97	7,62	6,9	7,9
90	99,4	76,3	0,6	23,7	0	89,4	2,50	12,36	6,3	18,0

Витамина С в мытой моркови содержалось после 90 суток хранения на 2,02 мг%, или на 67,2% больше, чем в немывтых корнеплодах.

Эти данные свидетельствуют еще раз о том, что при хранении в условиях низкой температуры намного лучше сохраняется качество моркови по сравнению с хранением при повышенной температуре.

ВЛИЯНИЕ РАСТВОРА ПОВАРЕННОЙ СОЛИ НА ЧИСЛЕННОСТЬ ФИТОНЕМАТОД И КАЧЕСТВО МОРКОВИ

На овощных базах при отсутствии хранилищ с искусственным охлаждением и при массовой порче моркови последнюю иногда хранят в растворах поваренной соли в течение 4—5 месяцев. Перед закладкой в тару морковь моют и только затем заливают раствором. Хранят мор-

ковь в 5—6%, а иногда и в 20%-ном растворе поваренной соли, при этом морковь сильно просаливается и теряет вкусовые качества. Более концентрированные растворы лучше сохраняют в ней сахара и придают менее кислый вкус (Дмитриевский, 1960). Обработка NaCl нами проводилась с целью возможно более полного удаления нематод с корнеплодов во время мойки. Поэтому обработку различными концентрациями поваренной соли (3, 6, 10%) в течение 1 час. проводили как на немывтых корнеплодах, так и после мытья. Обработанная морковь после воздушного обсушивания через сутки анализировалась на наличие нематод (табл. 7).

Таблица 7

Количество моркови, содержащей фитонематод, в зависимости от концентрации поваренной соли (в %)

Концентрация раствора	Морковь мытая	Морковь немывтая
3	63	80,7
6	56	96,7
10	12,4	92,8

Товарное качество моркови после обработки растворами поваренной соли, даже 10%-ной концентрации, не снижалось в течение суток при 20°. Однако более длительное хранение приводит к тому, что корнеплоды теряют тургор и товарное качество. Это же явление наблюдается и в образцах, обработанных 6%-ным раствором (табл. 8).

Таблица 8

Изменения качества моркови, обработанной раствором поваренной соли и хранившейся 18 суток при температуре 8—12°

Качество моркови	Концентрация поваренной соли (в %)					
	10		6		3	
	Морковь (в %)					
	мытая до обработки	немытая	мытая	немытая	мытая	немытая
Товарная . . .	0	0	70	21	100	80
Нестандартная	100	100	30	79	0	20
Потери веса . .	—	12,4	—	11,1	—	9,2

Следовательно, и в случае обработки моркови поваренной солью ее необходимо хранить при пониженной температуре (1°) и влажности воздуха 90—95%. Обработка NaCl с последующим хранением при повышенной температуре не предохраняет морковь от порчи и развития фитонематод. Анализ, проведенный через 30 дней после обработки, показал, что даже при обработке 10%-ным раствором NaCl количество корнеплодов с фитонематодами составляет 82%.

Подытоживая полученные экспериментальные данные, можно сделать вывод, что наиболее рациональный метод хранения моркови — хранение при пониженной температуре. При этом наблюдается задержка развития всех видов возбудителей заболевания моркови; значительная часть их погибает, а у экземпляров, сохранивших жизнеспособность, развитие идет настолько медленно, что корнеплоды сохраняют свое товарное качество до конца хранения. Задерживаются также проростание, увядание, понижается интенсивность дыхания, уменьшаются потери в весе.

Но мойка и обработка NaCl может быть рациональным методом лишь при следующих условиях: совершенная механизация процесса, отсутствие механических повреждений корнеплодов, быстрое и тщательное обсушивание поверхности моркови, расфасовка в обеззараженные ящики или сетчатые полиэтиленовые мешочки, последующее хранение при температуре 1° и с относительной влажностью воздуха 90—95%.

Однако ни мойка, ни обработка поваренной солью не дадут положительных результатов, если хранение моркови не будет проводиться в хороших складах при оптимальных условиях. Только постоянная пониженная температура и соответствующая влажность с побудительной вентиляцией позволят сохранить корнеплоды моркови высокого товарного качества.

ЛИТЕРАТУРА

- Андросик А. С. 1954. Простейшая переработка овощей и плодов. Сельхозиздат.
Антонов М. В. 1964. Правильно организовать хранение овощей.— Картофель и овощи, № 9.
Гримм А. И., Борисов С. Б. 1958. Болезни плодов и овощей при хранении. Госторгиздат.
Дмитриевский С. П. 1960. Приготовление маринадов, солений и варенья. Госторгиздат.
Жарков А. 1963. О хранении моркови.— Сельскохозяйственное производство нечерноземной зоны, № 10.
Копоников П. Ф. 1961. К вопросу о селекции на устойчивость к болезням столовой моркови в нечерноземной полосе. Иммуитет растений к болезням и вредителям. Сельхозгиз.
Крылов П. С. 1958. Влияние режима хранения на формирование фауны нематод клубней картофеля. Сборник к 80-летию К. И. Скрябина.
Матвеева Л., Вискинд А. 1963. Снегование капусты и моркови.— Картофель и овощи, № 2.
Метлицкий Л. В. 1939. О некоторых основных вопросах техники хранения овощей.— Овощеводство, № 8.
Мяздрикова М. Н. 1946. Использование мела в борьбе с грибными заболеваниями овощей.— Сад и огород, № 10.
Овчарова Т. П. 1964. Сорбиновая кислота — консерват пищевых продуктов. М., Цинтипишпром.
Семенов И., Хвостов В. 1964. Послеуборочная доработка овощей во Франции.— Картофель и овощи, № 10.
Тринченко И. 1964. Уборка столовой моркови в Англии.— Картофель и овощи, № 12.
Яцынина К. Н. 1946. Болезни семенной моркови и меры борьбы с ними.— Сад и огород, № 10.

Н. А. Костюк

КЛЕТОЧНЫЕ ВКЛЮЧЕНИЯ ФИТОНЕМАТОД

В настоящей статье обобщены сведения о клеточных включениях фитонематод, имеющиеся в литературе и полученные автором. Ниже будет показано, что сведения о клеточных включениях можно использовать как информацию о некоторых изменениях физиологического состояния фитонематод и о влиянии на них условий внешней среды. Ряд подобных наблюдений не требует специальных анализов, так как многие включения хорошо видны в организме живых и фиксированных формалином нематод без окрашивания.

Из литературы известно о присутствии в организме фитонематод жировых и белковых включений, «сферокристаллов» и вакуолей. Сведения о жировых включениях фитонематод обобщены в работах Гудея (Goodey, 1930) и Читвудов (Chitwood, Chitwood, 1950). Многие исследователи обнаружили жировые включения в кишечнике *Anguillula aceti*, несколь-

ких видов *Rhabditis*, двух видов *Cephalobus*, двух видов *Mononchus*, у *Dorylaimus longicaudatus* и *D. stagnalis*, *Diplogaster longicauda* и *D. vorax*, у *Plectus granulosus*, *Mesolaimus heterurus*, *Aphelenchoides fragaria* и *Aph. parietinus*, в кишечнике различных *Tylenchus*, *Hoplolaimus*, *Criconea* и у личинок 2-го возраста *Anguina tritici*. Помимо кишечника, жир наблюдался в яйцах сапробиотической нематоды *Rhabditophanus schneideri* (syn. *Cheilobus quadrilabialis*). Гудей наблюдал также скопления жира вокруг пищевода и в хвосте, т. е. в тех местах, где нет других органов, кроме фазмид, нервной ткани и гиподермы. Жиры фитонематод представляют собой невысыхающие масла. Гудей экстрагировал их из сухих нематод и на протяжении шести недель держал на воздухе.

Одновременно с липидами жировые включения могут содержать белки: глобулы липопротенов наблюдал Давэн в кишечнике самок *Anguina tritici* и Пирез в кишечнике *Rhabditis terricola* (по Goodey, 1930). Глобулы, которые отмечал Мопэ (Maupas, 1900) у различных рабдитид и наблюдал А. А. Парамонов (1962) в кишечнике *Panagrolaimus rigidus*, имели, по-видимому, такую же природу.

В минимальных количествах (включения имеют едва заметную окраску при использовании судановых красителей) липиды присутствуют в твердых белковых глобулах, выявленных Читвудами (Chitwood, Chitwood, 1937; Chitwood, 1951) в кишечнике *Mesodiplogaster* (syn. *Pristionchus*) sp., *Ditylenchus dipsaci*, *Aphelenchoides parietinus*, *Meloidogyne javanica*. Одновременно с этими глобулами в кишечнике трех последних нематод отмечались жировые капли, не содержащие белков. Наблюдения над белковыми глобулами галловой нематоды показали, что они исчезают у личинок при голодании, а у самок — в период яйцекладки.

«Сферокристаллы» имеют иную природу, чем жировые и белковые включения. Впервые они были обнаружены Мопэ (1900) в кишечнике различных рабдитид. Позже Кобб (по Jacobs, Chitwood, 1937) наблюдал «сферокристаллы» у *Rhabditis* (syn. *Mesorhabditis*) *monhystera* Bütschli и назвал их «рабдитином». Сходные «сферокристаллы» отмечены также Читвудами (Chitwood, Chitwood, 1938, 1950) у *Pelodera strongyloides*, *Theristus setosus*, *Dorylaimus stagnalis* и *Blaticola blattae*. Кишечник двух первых нематод не содержал жировых капель и белковых глобул, а в кишечнике двух последних наблюдались одновременно «сферокристаллы» и жировые капли. Авторы, изучавшие «сферокристаллы», сообщили, что они имеют в диаметре 1—4 мк, медленно растворяются в воде и 5%-ном формалине и нерастворимы в спирте, глицерине, ксилоле и маслах (Jacobs, Chitwood, 1937). Иногда они обладают значительной кислотоустойчивостью — не растворяются в 10%-ной уксусной кислоте (Chitwood, Chitwood, 1938). В концентрированных кислотах «сферокристаллы» исчезают быстро. Раствором Люголя «рабдитин» не окрашивается, но под действием амилазы и диастазы расщепляется. На основании этого авторы справедливо полагали, что «сферокристаллы» содержат углеводы типа гликогена или парагликогена. Интересной особенностью «сферокристаллов» является то, что в покоящихся личинках их никогда не наблюдается, хотя на других возрастных стадиях и даже в яйцах они присутствовали. Мона (1900) отмечал также уменьшение количества «сферокристаллов» у голодающих экземпляров, но Кобб, Якобс и Читвуд этого не подтвердили (цит. по Jacobs, Chitwood, 1937).

Помимо описанных выше включений, в литературе указывается на образование вакуолей в кишечнике голодающих нематод. Их не следует путать с вакуолями, образующимися в результате слияния жировых капель. Последние Читвуд (1951) отмечала у галловой нематоды перед гибелью.

Автор статьи изучал клеточные включения самок *Plectus parietinus* Bastian, *Rhabditis terricola* Dujardin, *Chiloplacus lentus* (Maupas), *Acro-*

beloides buetschlii (de Man), *Panagrolaimus rigidus* (A. Schneider), *Mesodiplogaster lheritieri* (Maupas) и *Aphelenchus avenae* Bastian, различных возрастных стадий пшеничной нематоды *Anguina tritici* (Steinbuch), преимагинальных личинок *Ditylenchus dipsaci* (Kühn) из лука, инвазивных личинок *Heterodera avenae* Wollenweber и молодых самок *Aphelenchoides besseyi* Christie. Первые семь из перечисленных нематод культивировались нами в нестерильных условиях на смеси низших грибов, выращенных на картофельном агаре с глюкозой. Последние четыре нематоды были взяты из естественной среды.

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Природу клеточных включений во внутренних органах, выпавших из живых червей при разрезании, можно установить с помощью различных тестов на растворимость, перевариваемость в растворах ферментов и гистохимического окрашивания (Jacobs, Chitwood, 1937; Chitwood, Chitwood, 1938). Автор для выявления липонидной, белковой или углеводной природы включений соответственно использовал раствор судана III в 70%-ном спирте, спиртовой раствор бромфенолового синего (Mazia, Brewer, Alfert, 1953) и метод Шабдаша (Роскин, Левинсон, 1957). Раствор Люголя для выявления углеводов клеточных включений фитонематод обычно недостаточно чувствителен.

Тотальную окраску нематод на наличие полисахаридов также можно проводить методом Шабдаша (Костюк, 1963¹). Для тотальной окраски липидов применим раствор шарлаха R или нильского голубого в горячем 70%-ном спирте с 2—5% глицерина (Goodey, 1930, 1934) либо термическая обработка водной суспензией судана III (Костюк, 1964); для тотального окрашивания общего белка и РНК — соответственно водный раствор бромфенолового синего после термической обработки трихлоруксусной кислотой и метод Браше (Костюк, 1967).

Если имеются только фиксированные нематоды и кожно-нервно-мускульный мешок мешает рассмотреть клеточные включения внутренних органов, можно иногда добиться выбрасывания у них внутренних органов при разрезании. Это явление отмечалось автором, в частности, у фиксированных 10%-ным формалином самок пшеничной нематоды после следующей обработки: нагревания в 5%-ном растворе трихлоруксусной кислоты до 90—100°, выдержки на протяжении некоторого времени при этой температуре и последующего перенесения в воду. Белковые включения во время такой обработки хорошо сохраняются.

В отдельных случаях полезно применять непродолжительное голодание нематод, предназначенных для тотального окрашивания: запасные питательные вещества их организма расходуются в определенной последовательности, и нередко клеточные включения одних органов лучше видны после истощения запасных питательных веществ других. При изучении эндогенного питания в период голода на инвазивных личинках овсяной и пшеничной нематод, преимагинальных личинках луковой нематоды и молодых самках рисового афеленха наблюдался следующий порядок расходования запасных питательных веществ: сначала почти полностью истощались жировые запасы гиподермы. Это наблюдалось на третьи сутки при температуре 20—22° у подвижных инвазивных личинок пшеничной нематоды, находившихся до этого в состоянии покоя не более двух лет. Общая продолжительность жизни таких подвижных личинок равнялась 2,5 месяцам. Затем резко уменьшалось количество белков и РНК в гиалоплазме (однородная под микроскопом часть цитоплазмы), гиподермы и незначительно уменьшались запасы липидов кишечника. Это наблюдалось через 10 дней у инвазивных личинок пшеничной нематоды при упомянутых выше условиях. Одновременно с дальнейшим истощением жировых запасов кишечника в нем начинает уменьшаться количество белков и РНК. Умирающие от голода нематоды практически не содержали запасных питательных веществ в гиподерме и кишечнике, но уменьшение количества общего белка и нуклеиновых кислот в центральной нервной системе, пищеварительной и соматических мышцах отмечалось крайне редко.

Изучение эндогенного питания в период яйцекладки у половозрелых особей пшеничной нематоды показало, что процесс истощения начинается уменьшением количества белков, РНК, полисахаридов и липидов в гиподерме, преректуме и желудочке. Затем наблюдается уменьшение количества перечисленных веществ в тонкой кишке, соматических мышцах, соматической ткани половых трубок, нервной ткани и во всех ядрах этих органов. Уменьшение количества этих веществ в протракторах стилета, в матке и вульве самок и в мускулатуре копулятивного аппарата самцов наблюдается не всегда и происходит незадолго до гибели нематод. Тело половозрелых червей остается почти бесцветным после гистохимического окрашивания белков, РНК, полисахаридов и липидов. Ганглиозные ядра окрашиваются методом Фельгена слабо. Другие ядра (за исключением ядер половых клеток) незаметны либо едва заметны при гистохимическом окрашивании ДНК. Только половые клетки и питательная жидкость в зоне созревания половых клеток даже в мертвых нематодах содержат столько же запасных питательных веществ, как и в молодых половозрелых червях.

Отметим, что синтез запасных веществ во время питания происходит в обратном порядке: сначала наблюдается в половой и пищеварительной системах, затем — в кожно-нервно-мускульном мешке. Поэтому наличие большого количества белков, нуклеиновых кислот и липидов в кожно-нервно-мускульном мешке активных нематод обычно свидетельствует об обилии питания в окружающей среде.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Plectus parietinus. Гиподерма этой нематоды очень богата полисахаридами. Они выявляются при окрашивании в виде бордовых гранул диаметром 1—2 мк, больших пятен, тяжей, локальной или сплошной окраски. В районах их расположения обычно не наблюдается повышенного содержания белка. Это характерно и для основных запасов полисахаридов в гиподерме, нервной ткани и кишечнике других перечисленных выше нематод (не содержали полисахаридов только личинки *Heterodera avenae* и вылупившиеся из яиц личинки 1-го возраста *Anguina tritici*). Полисахариды последних диффузно распределены в гиалоплазме или имеют такое же распределение, как у *Plectus parietinus*. Иногда они представлены какой-либо одной формой. Так, например, они выявляются сначала в виде кольцевидных пятен, расположенных вокруг гиподермальных ядер, а затем — в виде сплошной окраски гиподермы на протяжении каудального, трофико-генитального и нижней части трофико-сензорного отделов тела у личинок 2-го возраста пшеничной нематоды, питающихся в материнском галле. В начале синтеза полисахаридов из продуктов аэробного окисления липидов и ресинтеза полисахаридов из конечных продуктов гликолиза (Костюк, 1965а) они выглядят пятнами неправильной формы, имеющими 0,5—1 мк в диаметре у тех же личинок. В конце ресинтеза — тяжем шириной около 10 мк и длиной от 1/2 до 2/3 длины тела. Располагается «тяж» вдоль выделительного канала ренетты, в правом гиподермальном валике. В виде длинных «тяжей» выявляются также наиболее значительные отложения полисахаридов в гиподерме

¹ Следует заметить, что в данной статье при описании метода тотального окрашивания допущены существенные опечатки: для окисления спиртовых групп полисахаридов использовался не 0,1 М раствор йодноватокислого калия, а 0,01 М раствор йоднокислого калия.

других возрастных стадий пищевой нематоды. Отложения сосредоточены в средней части обоих боковых гиподермальных валиков. В этой области находятся два продольных нервных ствола, сближенные и соединенные между собой часто расположенными комиссурами. Полисахариды таких нематод, как *Anguina tritici* и *Aphelenchoides besseyi*, под действием амилазы обычно не расщепляются. Гликоген у них синтезируется только во время пребывания в состоянии покоя в насыщенной влагой атмосфере. Появлению гликогена всегда предшествует исчезновение полисахаридов, не гидролизующихся амилазой. У других нематод гликоген присутствует и в подвижном состоянии. Так, например, большое количество гликогена наблюдалось нами в гиалоплазме кишечника подвижных самок *Rhabditis terricola*.

В кишечнике самок *Plectus parietinus* наблюдалось небольшое количество глобул липопротендов диаметром около 1 мк (часть из них содержала неравномерно распределенный желто-коричневый пигмент), множество неправильной формы вакуолей, в которых запасных питательных веществ выявлено не было, и гранулы глюкостендов диаметром 0,5—1 мк. Последние интенсивно окрашиваются на полисахариды и белки и слабо — на липиды.

Яйца *Plectus parietinus* богаты липидами и полисахаридами. Кроме гранул глюкостендов, никаких включений в них различить не удалось. Чтобы избежать частых повторений при описании других нематод, укажем, что подобные гранулы глюкостендов наблюдаются в овоцитах и яйцах, а также в гиподерме и кишечнике *Acrobeloides buetschlii*, *Chiloplacus lentus*, *Aphelenchus avenae*, *Rhabditis terricola*, *Mesodiplogaster lheritieri* и *Panagrolaimus rigidus*. В яйцах трех последних видов они содержались в массовом количестве.

Rhabditis terricola. Самки этого вида отбирались для анализа из одной и той же чашки Петри четыре раза на протяжении месяца. Наблюдения показали, что изменения, происходящие в растении-хозяине, оказывают влияние на формирование включений нематод: кишечник самок, взятых с бесцветного мицелия, содержал глобулы липопротендов диаметром 1—2 мк (белок в них был едва заметен) в сочетании с небольшим количеством «сферокристаллов рабдитина» такого же диаметра. Несколько позже мицелий порозовел. Взятые с него самки содержали в кишечнике «сферокристаллы» в сочетании с небольшим количеством гранул диаметром 2—3 мк, содержащих розовый пигмент растения-хозяина. Глобул липопротендов не было. Затем мицелий побурел. Кишечник питавшихся им нематод сначала содержал глобулы липопротендов диаметром около 1 мк (белок в них окрашивался отчетливо) в сочетании с гранулами диаметром 2 мк, содержащими бурый пигмент растения-хозяина; в дальнейшем — глобулы липопротендов диаметром около 2 мк (белок в них также окрашивался отчетливо) в сочетании с каплями липидов диаметром 0,5—2 мк, содержащими бурый пигмент растения-хозяина. Следует отметить, что гранулы пигмента и пигментированные капли были сосредоточены преимущественно в передней части кишечника нематод. Расходования их не наблюдалось.

Помимо описанных выше включений, в кишечнике старых самок находились обычно небольшие вакуоли со слабо контрастным содержимым. Они были неправильной формы или правильной сферической формы и нередко окружали слабо пигментированные глобулы липопротендов.

Изучение клеточных включений *Rhabditis terricola* показало, что зрелые «сферокристаллы» представляют собой глобулы пигмента, образовавшиеся из глобул липопротендов. Скопления зрелых «сферокристаллов» имели отчетливую желтую пигментацию в проходящем свете. Пигментация несколько иного цвета — черновато-бурая — наблюдалась также у скоплений «сферокристаллов» в кишечнике самок *Rhabditophanus* sp., взятых с бесцветного растительного субстрата. В падающем свете «сферокристаллы» различных *Rhabditis* и *Rhabditophanus* sp. интенсив-

но флуоресцировали, под стереоскопическим микроскопом их скопления выглядели светящейся белой массой.

Пигмент начинает формироваться в периферической части глобул липопротендов в виде постепенно утолщающегося бесцветного ободка, сильно преломляющего свет. Сначала формирующиеся «сферокристаллы» окрашиваются суданом III, хотя и значительно слабее, чем глобулы липопротендов. В некоторых из них в небольшом количестве выявляется также белок. Затем они перестают окрашиваться на наличие липидов, однако при растворении ободка пигмента превращаются в жировые капли. Растворение ободка наблюдалось, в частности, после перенесения формирующихся «сферокристаллов» из 70%-ного спирта в воду. Растворение «сферокристаллов» под действием амилазы также наблюдалось нами. Оно, как и полагали авторы, изучавшие «сферокристаллы», объясняется присутствием гликогена. Гликоген содержится в пигменте и при использовании метода Шабадша выявляется в виде розовой или красной окраски сильно преломляющих свет гранул, ободков либо полукольцев, расположенных в периферической части «сферокристаллов». Отсутствие «сферокристаллов» в организме покоящихся личинок объясняется, по-видимому, расщеплением гликогена при переходе нематод в состояние покоя.

Формирование пигмента «сферокристаллов» в виде ободка глобул липопротендов, его интенсивная флуоресценция и выявляемая порой значительная кислотоустойчивость, а также присутствие в нем полисахаридов показывают, что он, по-видимому, относится к цериодам. Интересно отметить, что образование пигментов цериодного типа у позвоночных животных связывается с недостатком витамина Е. Пирс (1962) считает цериодный пигмент типичным липофусцином, находящимся на ранней стадии окисления. Поскольку липофусцины образуются из различных липидов и липопротендов в процессе их окисления, «сферокристаллы» также, вероятно, следует рассматривать как продукты окисления липопротендов.

«Сферокристаллы» иногда содержат пигмент растения-хозяина, подобно пигментированным каплям липидов и гранулам пигмента (см. выше), но в очень незначительном количестве. Пигментированные капли, в свою очередь, иногда слабо дифференцированы на периферическую и центральную части, напоминая этим «сферокристаллы». Подобная дифференциация четко выражена и всегда присутствует в гранулах пигмента. Периферическая часть гранул иначе преломляет свет, чем центральная, и содержит гликоген. При воздействии амилазой гранулы пигмента превращаются в пигментированные капли. Сопоставление этих наблюдений приводит к мысли, что липиды нематод могут превращаться в цериоды и после растворения в них пигмента растения-хозяина. А последний может растворяться в липидах, после того как они начали преобразовываться в цериоды.

Яйца *Rhabditis terricola* заполнены каплями жира — включениями, не наблюдавшимися в кишечнике.

Mesodiplogaster lheritieri. Кишечник самок содержал глобулы липопротендов диаметром 2—3 мк, пигментированные капли и редко расположенные глобулы пропигмента (так мы будем называть бесцветные «сферокристаллы рабдитина»).

Acrobeloides buetschlii. Самки содержали в кишечнике глобулы липопротендов, глобулы пропигмента и много сильно преломляющих свет полукольцев. Последние были такими же, какие наблюдались в периферической части формирующихся глобул пропигмента. В дальнейшем мы эти включения будем называть гранулами пропигмента. Присутствие таких гранул показывает, что липиды могут расходоваться из глобул пропигмента, находящихся на начальных стадиях формирования.

Chiloplacus lentus. В кишечнике самок отмечалось небольшое количество глобул пропигмента (см. рис. 1), гранулы пропигмента и масса



Рис. 1.
Глобулы пропигмента
из кишечника самки
Chilopacus lentus.
В глобулах затемнены
районы, содержащие
полисахариды. Ориг.

0,1 мм

глобул липопротендов диаметром 4—6 мк. Центральная часть глобул липопротендов значительно более слабо окрашивалась на наличие белка, и глобулы выглядели жировыми каплями в белковой оболочке.

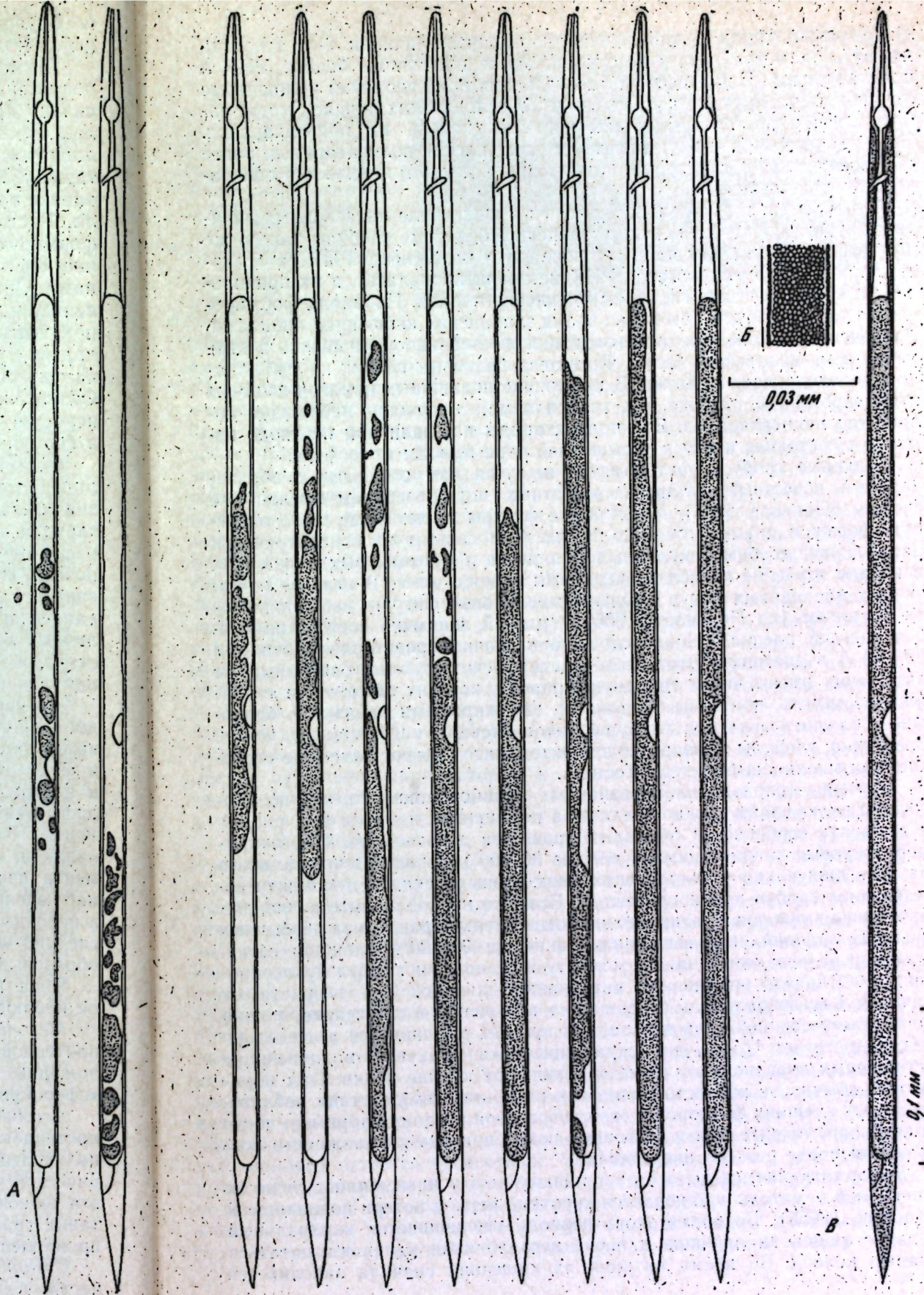
Panagrolaimus rigidus. Кишечник самок заполняли жировые капли диаметром 2—3 мк. В яйцах содержались глобулы липопротендов диаметром 1—2 мк и белковые глобулы диаметром около 1 мк.

Anguina tritici. В отличие от описанных выше нематод у этой нематоды исследовались жировые включения кожно-нервно-мышечного мешка. Анализы показали, что они сосредоточены в типодермальных валиках и нервной ткани и представляют собой капли свободных липидов — на присутствие белков и полисахаридов капли не окрашиваются. Диаметр жировых капель возрастал от 0,5 мк у личинок 2-го возраста до 2 мк у половозрелых червей. Наблюдения над голодающими инвазионными личинками показали, что из продуктов аэробного окисления этих капель синтезируются полисахариды.

Клеточные включения кишечника пшеничной нематоды закономерно сменяются на протяжении онтогенеза, и по ним в большинстве случаев можно определить возраст нематод. Рассмотрим эти включения. Личинки 1-го возраста после вылупления из яиц не содержат в кишечнике включений, но перед линькой у них наблюдается период потери подвижности на протяжении 1—2 дней. Во время этого периода происходит гистолиз средней кишки, который завершается образованием двух рядов совершенно круглых вакуолей диаметром 3—4 мк. В этих вакуолях, по-видимому, содержатся в высокой концентрации простые сахара, так как вскоре после линьки в кишечнике голодающих личинок появляются в большом количестве полисахариды. Из полисахаридов синтезируются капли липидов, заполняющие весь кишечник в течение 3—4 дней. Во время синтеза полисахаридов и липидов круглые вакуоли постепенно исчезают.

Рис. 2. Липиды в теле инвазионных личинок пшеничной нематоды. В личинках затемнены районы скопления жировых капель (Ориг.)

А — липиды в теле голодающих личинок, выделенных из растений; Б — жировые капли в кишечнике и гиподерме личинок; В — липиды в теле личинок, выделенных из зрелого галла



Жировые капли в кишечнике инвазионных личинок 2-го возраста имеют в диаметре 1 мк и не окрашиваются на наличие белков, РНК и полисахаридов. В процессе их расходования при голодании в гиподерме личинок синтезируются полисахариды. У голодающих личинок могут наблюдаться и повторные синтезы жировых капель из полисахаридов. Этим синтезам обычно предшествует расщепление полисахаридов, ранее образовавшихся в гиподерме, и появление большого количества полисахаридов в кишечнике.

Одновременно с жировыми каплями в кишечнике инвазионных личинок присутствуют в небольшом количестве белковые глобулы такого же диаметра. Эти глобулы ярко окрашиваются на наличие РНК (в белковых глобулах других нематод РНК не анализировалась), и их правильнее было бы называть глобулами нуклеопротеидов. Начинали формироваться такие глобулы обычно во время заполнения кишечника липидами. Расходовались они в период голодания, постепенно уменьшаясь в диаметре и по количеству белка. Ресинтеза белковых глобул не наблюдалось у голодающих нематод. В кишечнике подвижных нематод глобулы нуклеопротеидов, так же как гиалоплазма, содержали небольшое количество полисахаридов. Эти полисахариды исчезали при переходе нематод в состояние покоя в насыщенной парами воды атмосфере.

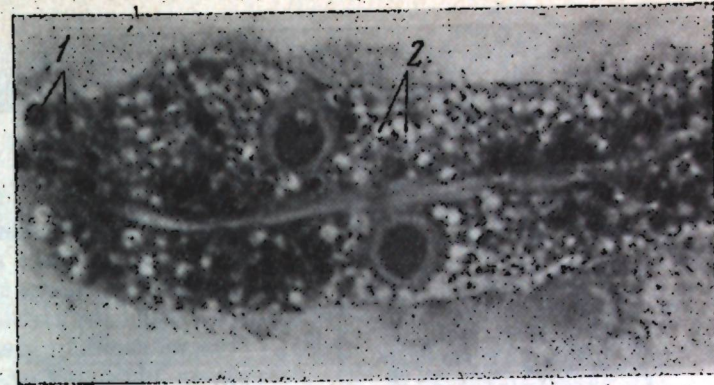
Белковые глобулы фитонематод кажутся нам сходными с образованиями, известными у других животных под названием, миелиновые фигуры (Поленов, 1965). Миелиновые фигуры имеют чаще всего округлую форму и диаметр от 1 до 10 мк. Они состоят из концентрически расположенных бимолекулярных липидных и протеиновых слоев, как показало изучение их под электронным микроскопом. В отличие от типичных миелиновых фигур округлые миелиновые фигуры, наблюдавшиеся Тоенисом (по Поленову, 1965) у мышей, частично состоят из концентрически расположенных слоев, а частично представлены зернами 20—30 А в диаметре. Этот исследователь считает, что описанные им включения имеют чисто липидную природу, хотя их оболочка и содержит, возможно, протеины. Напомним, что жировыми каплями в белковой оболочке выглядели глобулы липопротеидов у *Chiloplacus lentus*. Возможно, глобулы липопротеидов фитонематод имеют такое же строение, как миелиновые фигуры Тоенеса.

Изучение голодающих инвазионных личинок показало, что по клеточным включениям можно следить за истощением нематод (см. рис. 2) и выявлять особенности обменных процессов в организме. Так, например, жировые капли занимали обычно 30—50% площади сагиттального разреза кишечника у голодающих инвазионных личинок к моменту исчезновения глобул нуклеопротеидов. Если же период ресинтеза липидов начинался в организме этих личинок относительно рано из-за необычных внешних условий, жировые капли занимали 60—90% площади сагиттального разреза кишечника к моменту исчезновения глобул нуклеопротеидов. Отличить истощенных инвазионных личинок 2-го возраста от личинок 1-го возраста, не содержащих включений в кишечнике, можно по просвету средней кишки: у первых просвет расширяется в несколько раз и достигает $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{3}$ диаметра кишечника. Вакуоли в кишечнике истощенных инвазионных личинок возникают крайне редко. Они образуются обычно не при истощении, а в результате воздействия неблагоприятных внешних факторов у этой возрастной стадии. Например, после длительного пребывания в состоянии покоя при низкой влажности воздуха или после резкого нагревания.

В формирующемся колосе растения-хозяина у инвазионных личинок пшеничной нематоды наблюдается короткий период потери подвижности (Костюк, 1965б). Во время этого периода увеличивается кардинальный бульбус пищевода личинок, а после него личинки начинают питаться тканью колоса. Во время питания их кишечник сначала заполняется

Рис. 3. Участок кишечника личинки 2-го возраста пшеничной нематоды. Прижизненная окраска метиленовой синькой. Микрофотография, $\times 1600$. Ориг.

1 — белковые глобулы; 2 — жировые капли



жировыми каплями и глобулами нуклеопротеидов (см. рис. 3). Затем вместо капель свободных липидов появляются глобулы липопротеидов. Количество белка в глобулах липопротеидов зависит от интенсивности питания нематод, обусловленной степенью развития кардинального бульбуса пищевода во время периода потери подвижности. Последняя зависит от запаса питательных веществ в организме инвазионных личинок перед периодом потери подвижности. Проиллюстрируем это наблюдениями, которые были сделаны в трех полевых опытах. В опыте с озимой пшеницей, посеянной дождливой осенью, личинки почти не содержали запасных питательных веществ перед периодом потери подвижности. В опыте с яровой пшеницей, выращенной дождливым летом, они были средне истощены к этому времени. В третьем опыте — с яровой пшеницей, выращенной засушливым летом, личинки почти не расходовали запасных липидов, белков и РНК до периода потери подвижности, так как большую часть времени находились в состоянии покоя. Во время периода потери подвижности кардинальный бульбус пищевода личинок почти не увеличился в первом, средне развился во втором и вырос в 2—3 раза в третьем полевом опыте. Соответственно этому глобулы липопротеидов в кишечнике пшеничной нематоды 2-й и последующих стадий развития едва заметно окрашивались на наличие белка в первом, средне окрашивались во втором и имели интенсивный синий цвет в третьем полевом опыте. Диаметр глобул липопротеидов равнялся 2 мк у личинок 2-го возраста и достигал 5—5,5 мк у половозрелых самок.

Помимо глобул липо- и нуклеопротеидов, на 3-й стадии развития у пшеничной нематоды появляются секреторные вакуоли в преректуме, а на 4-й стадии — секреторные вакуоли в желудочке. Секреторные вакуоли заполнены слабо контрастной жидкостью и содержат по одной секреторной грануле, которая находится в броуновском движении. Сначала вакуоли имеют неправильную форму, их размер немногим превышает размер секреторных гранул, а сами гранулы хорошо сохраняются при фиксации и интенсивно окрашиваются на наличие белков и РНК. Затем вакуоли увеличиваются, становятся круглыми, а их очертания — более четкими (см. рис. 4). Диаметр секреторных вакуолей половозрелых червей достигает 7—10 мк. Секреторные гранулы в этот период имеют в диаметре 1—2 мк. Их можно заметить только у живых экземпляров, так как при фиксации они исчезают. При помещении живых нематод в слабые растворы метиленового синего и акридина оранжевого секреторные гранулы через некоторое время ярко окрашиваются, хотя тело нематод остается бесцветным. Это возможно только при прямом проникновении краски из окружающей среды в вакуоли и говорит о том, что секреторные вакуоли непосредственно связаны с полостью кишечника. Интересно отметить, что в синцитиальной кишке половозрелых самок сохраняются клеточные границы между желудочком, тонкой киш-

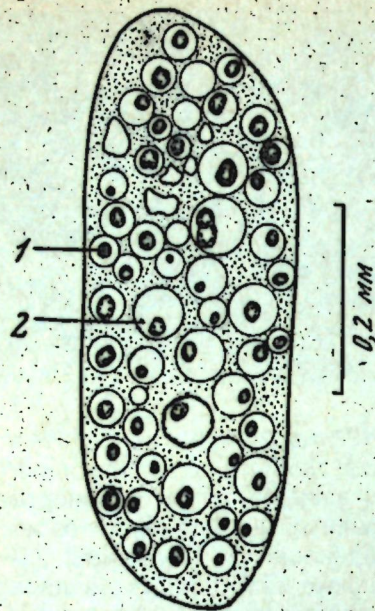


Рис. 4. Клетка кишечника живой личинки 3-го возраста пшеничной нематоды (Ориг.)

1 — секреторная гранула; 2 — секреторная вакуоль

кой и преректумом. Поэтому заполненные секреторными вакуолями желудочек и преректум выглядят как бы обособленными пищеварительными железами.

Естественная резорбция секреторных гранул наблюдается у половозрелых нематод в начале яйцекладки. После этого кишечник заполняется «пустыми» вакуолями неправильной формы с резко контрастным содержимым. Диаметр таких вакуолей достигает у самок 12 мк.

При старении нематод и воздействии на них неблагоприятных условий наблюдается, кроме того, слабая пигментация

жировых включений кишечника. При воздействии неблагоприятных условий образуются также вакуоли, в которых обычно выявляются липиды. Их диаметр почти равен иногда диаметру кишечника.

Эпителий половых трубок половозрелых нематод содержит полисахариды, жировые капли и гранулы глюкопротенов. Гранулы ярко окрашиваются на наличие полисахаридов и слабо — на присутствие белков. Они отмечаются также в питательной жидкости, заполняющей у самок полость половой трубки в зоне созревания сперматозоидов. Изучение поперечных срезов самок показало, что питательная жидкость образуется в результате морфокинетической секреции — разрушения части эпителиальных клеток. Морфокинетическая секреция наблюдается и у самок: в верхней части семяприемника, где обычно скапливаются сперматозоиды, часть эпителиальных клеток обычно разрушена. У старых половозрелых нематод стенки половых трубок и рахис вакуолизируются, жировые капли исчезают, а гранулы глюкопротенов сохраняются только в жидкости, заполняющей нижнюю часть половой трубки самца.

Овоциты пшеничной нематоды сначала содержат только глобулы нуклеопротенов. Затем в них появляются круглые вакуоли, заполненные липидами и полисахаридами, и глобулы липопротенов (см. рис. 5). При фиксации глобулы обычно разрушаются. Диаметр глобул в яйцах и овоцитах равняется 1 мк, а диаметр вакуолей достигает 5—20 мк. В гиалоплазме овоцитов и яиц пшеничной нематоды полисахаридов нет. Заметим, что гиалоплазма некоторых других нематод (например, *Chiloplacus lentus*) богата полисахаридами.

Инвазионные личинки *Heterodera avenae*, преимагинальные личинки *Ditylenchus dipsaci* и молодые самки *Aphelenchoides besseyi*. Кишечник этих нематод заполняли глобулы липопротенов, а в гиподерме двух последних нематод содержались капли свободных липидов. При расщеплении этих липидов в период голода наблюдался синтез полисахаридов, но ресинтеза липидов в кишечнике не отмечалось. Последний, вероятно, свойствен только тем нематодам, у которых жировые включения кишечника представлены каплями свободных липидов.

ВЫВОДЫ

В организме фитонематод встречаются следующие включения.

1. В гиподерме и нервной ткани — полисахариды, гранулы глюкопротенов и жировые капли.

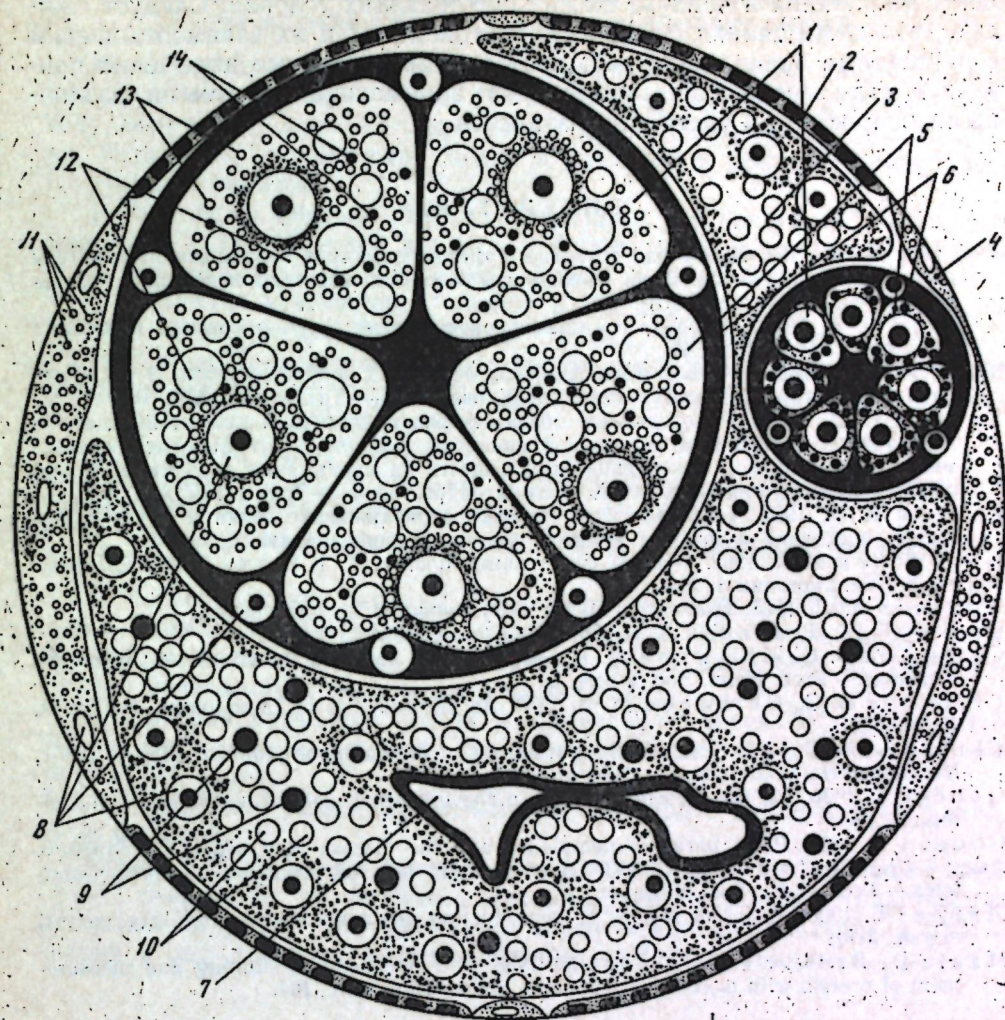


Рис. 5. Поперечный разрез самки пшеничной нематоды (Ориг.)

1 — яичник; 2 — соматические мышцы; 3 — кишечник; 4 — боковой гиподермальный валик; 5 — яйцеклетка; 6 — эпителий яичника; 7 — полость средней кишки; 8 — ядра; 9 — белковые глобулы кишечника; 10 — глобулы липопротенов в кишечнике; 11 — жировые капли в гиподерме; 12 — вакуоли, заполненные липидами и полисахаридами; 13 — глобулы липопротенов в яйцеклетке; 14 — белковые глобулы в яйцеклетке

2. В кишечнике — а) полисахариды; б) гранулы глюкопротенов; в) жировые капли; г) глобулы липопротенов; д) белковые глобулы; е) глобулы пропигмента и пигмента; ж) гранулы и капли, содержащие полученный с пищей пигмент; з) круглые вакуоли, содержащие, по-видимому, концентрированные растворы простых сахаров; и) секреторные гранулы и вакуоли; к) вакуоли со слабо контрастной жидкостью, образующиеся в результате старения; л) вакуоли с резко контрастной жидкостью, образующиеся при истощении; м) вакуоли, образующиеся под воздействием неблагоприятных внешних факторов и содержащие обычно липиды.

3. В половой системе — полисахариды, гранулы глюкопротенов, жировые капли, глобулы липопротенов, белковые глобулы и вакуоли, заполненные липидами и полисахаридами.

Клеточные включения фитонематод могут указать на особенности обмена веществ в их организме, выявить возраст нематод, интенсив-

ность их питания и влияние на них окружающих условий. Следует ожидать, что наши знания физиологии фитонематод и их взаимоотношений с растениями значительно расширятся, если клеточные включения привлекают внимание фитогельминтологов, занимающихся самыми различными вопросами, в частности фаунистов.

ЛИТЕРАТУРА

- Костюк Н. А. 1963. О методах тотального гистохимического окрашивания гликогена некоторых фитонематод. В сб.: «Гельминты человека, животных и растений и борьба с ними». Изд-во АН СССР.
- Костюк Н. А. 1964. Методика тотального окрашивания жира в органах некоторых нематод. — Зоол. журн., 43.
- Костюк Н. А. 1965а. К состоянию анабиоза некоторых фитогельминтов. В сб. «Проблемы биологии и экологии гельминтов растений». — Труды ГЕЛАН, 16.
- Костюк Н. А. 1965б. Распределение общего белка, нуклеиновых кислот, жира и полисахаридов в организме пшеничной нематоды *Anguina tritici* Steinbuch и динамика расходования и накопления этих веществ на протяжении онтогенеза. В сб.: «Проблемы биологии и экологии гельминтов растений». — Труды ГЕЛАН, 16.
- Костюк Н. А. 1967. Тотальное гистохимическое окрашивание белка и нуклеиновых кислот в органах некоторых нематод. См. настоящий сборник.
- Парамонов А. А. 1962. Основы фитогельминтологии. Т. I. Изд-во АН СССР.
- Пирс Э. 1962. Гистохимия. ИЛ.
- Поленов А. Л. 1965. Включения. В кн.: «Руководство по цитологии».
- Роскин Г. И., Левинсон Л. Б. 1957. Микроскопическая техника.
- Chitwood B. G., Chitwood M. B. 1938. Further notes on intestinal cell inclusions in nemas. — Proc. Helm. Soc. Wash., 5.
- Chitwood B. G., Chitwood M. B. 1950. An Introduction to Hematology. Section 1, Chapter III.
- Chitwood M. B. 1951. Notes on the physiology of *Meloidogyne javanica* (Treub, 1885), *Nematoda: Heteroderidae*. — J. Parasitol., 37.
- Goodey T. 1930. On the presence of fats in the intestinal wall of nematodes. — J. Helminthol., 8.
- Goodey T. 1933. Plant parasitic nematodes and the disease they cause. Introduction.
- Jacobs L., Chitwood B. G. 1937. A preliminary note on «rhabditin» sphaerocrystalloids. — Proc. Helm. Soc. Wash., 4 (2).
- Maupas E. 1900. Modes et formes de reproduction des nematodes. — Arch. zool. exper. et gen., 3(8).
- Mazia D., Brewer P. A., Alfert M. 1953. The cytochemical staining and measurement of protein with mercuric bromphenol blue. — Biol. Bull., 104.

Н. А. Костюк

ТОТАЛЬНОЕ ГИСТОХИМИЧЕСКОЕ ОКРАШИВАНИЕ БЕЛКА И НУКЛЕИНОВЫХ КИСЛОТ В ОРГАНАХ НЕКОТОРЫХ НЕМАТОД

Методы тотального гистохимического окрашивания белка и нуклеиновых кислот в организме фитогельминтов или свободноживущих нематод в литературе не описаны. Автором для этой цели с успехом применены метод сулема — бромфеноловый синий (Mazia, Brewer, Alfert, 1953) метод Браше и метод Фельгена (Пирс, 1962). Методы испытаны на различных возрастных стадиях пшеничной нематоды *Anguina tritici* (Steinbuch, 1799), луковой нематоды *Ditylenchus dipsaci* (Kühn, 1857) и рисового афеленха *Aphelenchoides besseyi* Christie, 1942, на инвазионных личинках овсяной нематоды *Heterodera avenae* Wollenweber, 1924 и на сапрозойных нематодах. Особенности тотального анализа белка и нуклеиновых кислот в органах нематод изложены ниже.

ТОТАЛЬНОЕ ОКРАШИВАНИЕ БЕЛКА В ОРГАНАХ НЕМАТОД ПО МЕТОДУ СУЛЕМА — БРОМФЕНОЛОВЫЙ СИНИЙ

Метод сулема — бромфеноловый синий используется в гистохимии для общего определения белка. В препаратах, окрашенных по этому методу, количество связанного красителя пропорционально количеству белка. Тотальное окрашивание белка в организме нематод проводилось следующим образом.

1. Фиксацию смесью ФСУ по Бродскому (10 частей 40%-ного формалина, 1 часть уксусной кислоты и 3 части 90%-ного спирта) — 2 часа.
2. Промывка проточной водой — 5 мин.
3. Гидролиз нуклеиновых кислот в 5%-ной трихлоруксусной кислоте при температуре 90° — 3 час. (время термической обработки в 5%-ной трихлоруксусной кислоте, необходимое для полного разрушения нуклеиновых кислот, определялось при помощи окрашивания нуклеиновых кислот по методу Браше).
4. Промывка водой — 4 смены по 5 мин.
5. Окраска белка 0,1%-ным раствором бромфенолового синего в насыщенном водном растворе сулема — 15 мин.
6. Удаление излишка красителя в 0,5%-ном растворе уксусной кислоты — 20 мин.
7. Восстановление окраски в буферном растворе с pH 6—7 — 5 мин. или в нормальном бутиловом спирте — 20 мин. (бутиловый спирт можно использовать только в тех случаях, когда нематоды не содержат глобул связанного с жиром запасного белка).
8. Быстрая промывка водой и проведение через 96%-ный спирт — 5 мин. (не применяется, если для восстановления окраски использован бутиловый спирт).
9. Проведение через карбол-ксилол и ксилол и заключение в канадский бальзам.

В тех случаях, когда нематоды не выдерживали трехчасовой термической обработки, приходилось отказываться от полного разрушения нуклеиновых кислот, ограничиваясь термической обработкой на протяжении 1 час. для разрушения защитных свойств кутикулы.

ТОТАЛЬНОЕ ОКРАШИВАНИЕ РИБОНУКЛЕИНОВОЙ КИСЛОТЫ В ОРГАНАХ НЕМАТОД ПО МЕТОДУ БРАШЕ

Метод Браше — наиболее употребительный в гистохимии способ выявления РНК. Метод основан на специфичной деполимеризации РНК ферментом рибонуклеазой. В методе параллельно окрашиваются два среза, один из которых предварительно обрабатывается рибонуклеазой. Окрашивание проводится смесью метилового зеленого и пиронина.

Для тотального окрашивания нематод после фиксации смесью Карнуа метод Браше использовался без изменения. Четкое тотальное окрашивание нематод по методу Браше наблюдалось только при оптимальном для данной нематоды времени фиксации, так как при более короткой экспозиции не разрушались защитные свойства кутикулы нематод, а при более длинной — окрашивание было неспецифичным. Оптимальное время фиксации колеблется для разных нематод от 5 мин. до 3 час.

Ориентировочные данные о распределении РНК могут быть получены при тотальном окрашивании нематод, хранящихся в 10%-ном формалине. Для этого нематод нужно поместить в раствор метилового зеленого — пиронина на 30 мин. при температуре 100°. Контролировать результаты окрашивания при таком способе анализа невозможно.

ТОТАЛЬНОЕ ОКРАШИВАНИЕ ДЕЗОКСИРИБОНУКЛЕИНОВОЙ КИСЛОТЫ В ОРГАНАХ ФИТОГЕЛЬМИНТОВ ПО МЕТОДУ ФЕЛЬГЕНА

Метод Фельгена основан на цветной реакции фуксинсернистой кислоты с альдегидными группировками, освобождающимися в ДНК при мягком кислотном гидролизе.

Тотальный анализ ДНК в организме нематод проводился следующим образом.

1. Фиксация смесью Карнуа — от 5 мин до 3 час. (в зависимости от свойств кутикулы анализируемых нематод) или фиксация смесью ФСУ по Бродскому — 2 час. или фиксация 10%-ным формалином — 15 час.
2. Промывка проточной водой — 5 мин.
3. Гидролиз в 1Н соляной кислоте — 25 мин. при температуре 60° после фиксации смесью Карнуа или 40 мин. — после фиксации смесью ФСУ и 10%-ным формалином.
4. Промывка проточной водой — 5 мин.
5. Удаление плазмы в 96%-ном спирте — 1 час (проводится только в тех случаях, когда анализу мешает плазмалевая реакция).
6. Промывка проточной водой — 5 мин.
7. Окрашивание фуксинсернистой кислотой (приготовление по рецепту де Томази) — 1 час.
8. Промывка сернистой водой (10 мл 1Н соляной кислоты и 10 мл 10%-ного раствора бисульфита натрия на 200 мл водопроводной воды) — 3 смены по 15 мин.
9. Промывка проточной водой — 5 мин.
10. Проведение через спирты и ксилол и заключение в канадский бальзам.

Наиболее четкое и яркое окрашивание ДНК наблюдается после фиксации смесью Карнуа и подборе оптимального для каждой нематоды срока гидролиза.

Из раствора в раствор нематоды переносились двумя способами. Первый способ — приготовление мазков — осуществлялся следующим образом: каплю воды, содержащую нематод, помещали на предметное стекло. После испарения воды стекло с присохшими к нему нематодами погружали в фиксатор. По окончании фиксации мазок промывали в 96%-ном спирте и быстро просушивали на воздухе. Затем на нематод наносили каплю раствора коллодия (1 часть коллодия, 5 частей абсолютного спирта и 5 частей эфира) на 2 мин., после чего стекло переносили в 96%-ный спирт для образования пленки коллодия. В случае длительной термической обработки нематод сначала обводили кольцом из сырого белка куриного яйца, а при последующем нанесении коллодия и обработке в спирте белок свертывался и прочно закреплял края коллодиевой пленки. Инвазионные личинки пшеничной нематоды прочно прикрепляются к стеклам при присыхании, и их ничем не закрепляли, если не требовалось длительной термической обработки перед окрашиванием. Мазки всегда хорошо окрашиваются при тотальных анализах ДНК в организме нематод. Белки и РНК можно исследовать в мазках только у тех нематод, которые не содержат глобул связанного с белками жира, так как эти глобулы растекаются при присыхании нематод. В отличие от анализов белка РНК можно окрашивать только на непокрытых коллодием мазках. Обработке ферментами нематоды в мазках недоступны. Преимущество мазков — возможность одновременно проводить большое количество анализов. Кроме того, нематод в мазках легко можно осушить, промокнув фильтровальной бумагой, и обезводить, перенеся из воды прямо в абсолютный спирт. Если нельзя было приготовить мазка, но требовалось быстро осушить или обезводить нематод, их помещали в небольшой капле воды на предметное стекло, прикрывали покровным стеклом и осторожно придавливали, а выступив-

шую из-под покровного стекла воду удаляли фильтровальной бумагой. В результате нематоды слегка сплющивались, прилипали к стеклу, и их можно было осторожно промокнуть фильтровальной бумагой, поместить прямо в 96%-ный спирт и т. д.

Второй способ переноса нематод — проведение реакций на фильтрах Шотта — осуществлялся следующим образом: суспензия нематод выливалась в цилиндрический фильтр № 1—3, закрытый снизу резиновой пробкой. При необходимости сменить раствор пробка вынималась, раствор сливался, а нематоды оставались на стеклянной пористой пластинке фильтра и по мере надобности либо заливались другим раствором, либо смывались в маленькую чашку Петри для просмотра. На фильтрах Шотта проводились с одинаковым успехом самые разнообразные обработки микроскопических нематод, вплоть до заливки их в парафин для изготовления поперечных срезов.

К настоящему времени описанными выше методами выполнено несколько тысяч анализов. При параллельном анализировании по методу сулема — бромфеноловый синий и по методу Браше в организме нематод выявлено идентичное распределение общего белка и РНК. Этими веществами наиболее богаты нервная, железистая и мышечная (у активно подвижных нематод) ткани, которые окрашиваются в темно-синий цвет при анализе на наличие белка и в красный цвет при анализе на наличие РНК. В организме половозрелых червей интенсивно окрашивались также половые гонады, а в организме личинок — большинство зачатков органов: половой зачаток, зачаток клоаки, зачаток желудочка.

Количество ДНК в органах нематод зависело от физиологической активности органов в момент анализа. Наиболее богатыми ДНК либо одними из наиболее богатых (ярко-красными после проведения реакции Фельгена) в организме нематод постоянно были ядра нервной ткани в трофико-сензорном отделе тела и ядра брюшной нервной цепочки.

При наблюдении процесса истощения подвижных голодающих нематод отмечено более быстрое уменьшение запасов белка и РНК в гиподерме по сравнению с кишечником. После истощения запасов белка и РНК и в гиподерме, и в кишечнике нематоды обычно умирали, хотя в трофико-сензорном и каудальном отделах их тела к этому времени сохранялось нередко такое же количество белка и нуклеиновых кислот, как до голодания. При наблюдении процесса накопления белков и нуклеиновых кислот в организме истощенных нематод при питании отмечалось более быстрое накопление этих веществ в кишечнике по сравнению с гиподермой.

ВЫВОДЫ

1. Для тотального окрашивания белка и нуклеиновых кислот в органах нематод были использованы метод сулемабромфеноловый синий, метод Браше и метод Фельгена.

2. Для переноса нематод из раствора в раствор при гистохимическом окрашивании использовались два способа: приготовление из нематод мазков и проведение реакций на фильтрах Шотта.

3. Испытание методов проводилось на различных возрастных стадиях пшеничной нематоды *Anguina tritici*, луковой нематоды *Ditylenchus dipsaci*, паразита риса *Aphelenchoides besseyi*, на инвазионных личинках овсяной нематоды *Heterodera avenae* и на сапрозойных нематодах.

Проведенная работа показала пригодность тотального анализа для изучения распределения белка и нуклеиновых кислот в органах нематод и для изучения процессов их накопления и расходования.

ЛИТЕРАТУРА

- Пирс Э. 1962. Гистохимия. ИЛ.
Mazia D., Brewer P. A., Alfert M. 1953. Biol., 104.

К ПОЗНАНИЮ ФИТОГЕЛЬМИНТОВ РОДА *PRATYLENCHUS* FILIPJEV, 1936 (NEMATODA: PRATYLENCHIDAE) В СССР

К настоящему времени показано, что паразитирующих внутри корневой системы многих растений пратиленхов (так называемых короткотелых, ростковых или луговых нематод) следует отнести к наиболее вредоносным видам фитогельминтов. В свете новейших работ (Oostenbrink, 1955, и др.) причины широко распространенного явления «почвоутомления» сельскохозяйственных, лесных и декоративных культур нередко следует искать именно в сильном заражении упомянутых растений пратиленхами.

В советской фитогельминтологической литературе данные о пратиленхах приводятся очень часто. Однако большинство имеющихся сведений составлено в крайне сжатом виде, причем нередко отмечен лишь факт их нахождения на определенных растениях. До недавнего времени указанных нематод как у нас, так и за границей рассматривали в качестве одного всеветно распространенного вида — полифага — *P. pratensis* (de Man) Filipjev. Шер и Аллен (Sher, Allen, 1953) провели ревизию рода, восстановили некоторые старые виды и описали ряд новых видов. Луф (Loof, 1960) подверг описанные к тому времени виды дальнейшей критической ревизии. К настоящему времени число видов *Pratylenchus* достигает 25, из которых в СССР известны 8 видов. Критический пересмотр накопленных по указанному роду материалов в дальнейшем несомненно приведет к выявлению в нашей стране еще целого ряда патогенных видов пратиленхов. Так как виды рода *Pratylenchus* по морфологическим признакам весьма близки, и систематика их долго оставалась неразработанной, мы вполне сознательно относим все прежние литературные сведения по роду к *Pratylenchus pratensis* sensu latu. Собранные же советскими фитогельминтологами обширные материалы по пратиленхам служат основой для дальнейшей ревизии опубликованных сведений, а время для такой ревизии вполне назрело.

Необходимость пересмотра имеющихся данных диктуется, в частности, тем, что, несмотря на незначительные морфологические различия, отдельные виды пратиленхов имеют определенный круг растений-хозяев. С другой стороны, различные виды растений, хотя поражаются несколькими видами пратиленхов, показывают значительные различия в степени восприимчивости. Примером сложного комплекса взаимоотношений между пратиленхами и растениями может служить то обстоятельство, что плотность популяции *P. penetrans* в почве снижается после возделывания свеклы или крестоцветных культур, хотя они сами в некоторой степени поражаются данным видом (Decker, 1963), и целый ряд других фактов. Среди растений невосприимчивых ко всем видам пратиленхов, в литературе нередко упоминаются бархатцы (*Tagetes* spp.).

Переходим к краткому анализу данных о распространении пратиленхов в СССР, не претендуя при этом на полноту изложения.

Первый случай сильного пратиленхоза в СССР отмечался Е. С. Кирьяновой (1931, 1961), обнаружившей пратиленхов в корнях всходов хлопчатника в 1929 г. в Узбекской ССР, причем зараженность всходов достигала 32%. Сильно пораженные всходы выглядели угнетенными, семядоли пожелтели, растения вскоре погибли. В корнях находилось огромное число пратиленхов, сгруппировавшихся преимущественно вокруг центрального цилиндра. Поскольку в корнях больного вилтом хлопчатника всегда встречались пратиленхи, Е. С. Кирьянова (1931) высказала пред-

положение, что в условиях Средней Азии именно они являются переносчиками этой болезни.

Затем Кирьяновой (1935) было выявлено широкое распространение пратиленхов в европейской части РСФСР, Белоруссии и на Украине, установлено почти повсеместное нахождение этих паразитов на картофеле и широкое распространение на ряде других культур. Пратиленхи были обнаружены также на целине в Оренбургской области (Кирьянова, Гурвич, 1936), на каучуконосном растении тау-сагыз в Узбекистане (Свешникова, Скарбилович, 1935). Уже к 1936 г. пратиленхи были выявлены в 37 пунктах СССР, расположенных в Украинской, Белорусской и Узбекской ССР, Краснодарском крае, Крымской, Ростовской, Курской, Орловской, Смоленской и Ленинградской областях РСФСР. Зараженными оказались не менее 20 видов культурных растений, таких, как картофель, хлопчатник, томат, земляника, табак, свекла, брюква, огурцы, перец, капуста, бобы, фасоль, люпин, клевер, лен, рожь, овес, пшеница, кок-сагыз и тау-сагыз (Кирьянова, 1939).

В послевоенный период пратиленхи в большом количестве — в некоторых случаях они занимали второе место по численности по сравнению с другими нематодами — обнаруживаются в Грузии (Кирьянова, 1947, 1961; Элиава, 1960), в Армении (Погосян, 1954) и т. д.

Фитогельминтологические исследования в Узбекистане выявили новые очаги, а также новых хозяев (виноград, рис, кунжут) пратиленхов (Тулаганов, 1949; Гушанская, 1951; Кирьянова, 1951; Каримова, 1957, и др.). Появляются работы, свидетельствующие об очаговом распространении этих паразитов (Беляева, 1951), а также исследования, оценивающие роль диких и сорных растений в качестве резервентов пратиленхов (Судакова, 1959; Тулаганов, 1960; Атаханов, 1962).

Изучение фитонематод сахарной свеклы в Воронежской области показало преобладание пратиленхов среди других нематод, причем внешне здоровые растения были заражены ими до 20%, растения, больные корнеедом, — до 56%, растения с гниющими корнями — до 60%, а группа «вообще больных» растений — до 85% (Скарбилович, 1951; Скарбилович, Гушанская, 1951). Пратиленхи паразитируют в корнях лука в Горьковской и на хризантемах в Ленинградской области (Кирьянова, 1951).

Е. С. Кирьянова (1953) отметила, что в лесной зоне СССР пратиленхи вредят главным образом всходам различных огородных культур (огурцов, томатов и др.). Так, значительный вред, причиняемый ими в комплексе с другими видами нематод и патогенными грибами, отмечался в теплицах и оранжереях под Ленинградом и в Белоруссии. Широкое распространение пратиленхов в Белоруссии было установлено О. И. Мержеевской (1953), которая наблюдала также связанное с ними заболевание яровой пшеницы картофеля и льна. Отмеченная ею в Витебском районе изреженность пшеницы, по всей вероятности, вызывалась присутствием в корнях довольно большого количества пратиленхов. Листья пораженных растений желтели и подсыхали. В двух местах в Белоруссии отмечалось также экономически ощутимое заболевание льна, связанное с высокими популяциями пратиленхов. Зараженные поля льна имели пятнистый вид, и стебли растений на этих пятнах были в высоту только от 15 до 20 см. Пратиленхи найдены также в Латвийской ССР, однако в качестве серьезных паразитов они здесь до сих пор не выступали (Кактыня, 1962). В Литовской ССР они встречаются на овощных и зерновых культурах (Шлепетене, 1961; Скуодите, 1962), а в Карельской АССР — на овощах (Соловьева, 1965). Недавно пратиленхи выявлены на хмеле в Харьковской области Украинской ССР (Зиновьев, 1963); в Саратовской области они были отмечены в комплексе с фузариозом в корнях саженцев яблони, а в Киргизской ССР — в качестве паразитов опийного мака (Бороздина, Свешникова, 1963).

Начиная с 50-х годов в СССР проводится работа по уточнению видового состава пратиленхов. Так, О. И. Мерзеевская описала из Белоруссии вид *P. tumidiceps* Merzheevskaja, 1951, обнаруженный на ржи, пшенице и льне в нескольких районах республики. В дальнейшем этот вид упоминается из Литвы (Скуодите, 1962, и др.) и из Узбекистана (Усманова, 1962, и др.).

Романико (1960, 1961) в Челябинской области исследовал заболевание зернобобовых и бобовых культур, вызванное видом *P. globulicola* Romaniko, 1960. Этот паразит разрушает клубеньки на корнях упомянутых культур, что ведет к значительному снижению урожайности. Нематода поражает люцерну, горох, чину посевную, вику, клевер посевной и донник белый.

Иванова (1959) на хлопчатнике в Таджикской ССР установила вид *P. thornei* Sher et Allen, 1953, который в США и Западной Европе считается серьезным паразитом сельскохозяйственных растений.

В Эстонии (Кралль, 1959) на картофеле, кроме *P. pratensis*, был установлен вид *P. scribneri* Steiner, 1943. Затем в Эстонии обнаруживался паразит зерновых культур *P. crenatus* Loof, 1960. Нахождение популяций этой нематоды сопровождалось заметными признаками поражения овса (Кралль, 1964а). Здесь же был выявлен и один из наиболее широко распространенных во многих странах фитогельминт, обладающий высокой патогенностью на многих культурах, — *P. penetrans* (Cobb, 1917) Filipjev et Sch. Stekhoven, 1941. Эта нематода отмечена в Эстонии в качестве паразита плодово-ягодных и лесных культур (Кралль, 1946б—д). Сильные поражения регистрировались на яблонях, черной, красной и белой смородине, а также на крыжовнике. Начиная с 1962 г. в Эстонии были отмечены случаи выпадения сеянцев ели в лесных питомниках. Результаты анализов, проведенных в 1962—1963 гг., показали наличие в корнях всех упомянутых культур высокой плотности популяций *P. penetrans*. Так, численность паразитов достигала от 5000 (крыжовник, ель) до 10 000 (красная смородина) особей на 10 г корней. Засушливым летом 1963 г. в Эстонии отмечались случаи сильного усыхания надземных частей зараженных ягодников. По имеющимся материалам можно предполагать, что сильное заражение растений пратиленхами снижает их морозо- и засухоустойчивость. В одном из обследованных садов республики признаки «почвоутомления», выразившиеся в плохом росте и низкой урожайности ягодников и плодовых деревьев, наблюдались несколько десятков лет. Имеются косвенные доказательства того, что в 1943—1946 гг. пратиленхи оказались причиной выпадения рассады земляники в Пайдеском районе Эстонской ССР.

За последние годы появились сведения, свидетельствующие о более широком распространении этой группы фитогельминтов в СССР. Так, в Псковской области нематода, определенная как *P. penetrans*, была обнаружена на посевах льна, причем лен выпал от нематоды на площади 1,3 га (Свешникова, Гуськова, 1964). Наряду с *P. pratensis* нематода *P. penetrans* оказалась широко распространенным и характерным видом на кормовых бобах и горохе в Московской области (Бессарабова, 1965а, б).

Несколько видов пратиленхов, а именно: *P. pratensis*, *P. tumidiceps*, *P. neglectus*¹ и *P. scribneri*, было обнаружено на овощных культурах в Самаркандском сельском районе Узбекской ССР (Шептал, 1965).

Самибаева (1963), а за ней и Шептал (1965) отмечают из Узбекистана еще вид *P. tulaganovi*, однако, насколько нам известно, описание этого вида еще не опубликовано, и его следует предварительно рассматривать в качестве *poen nuditum*.

Интересная работа по уточнению видового состава и выявлению вре-

доносности пратиленхов в настоящее время проводится в Киргизии Зюбиным и в Казахстане Р. Изатуллаевой, однако результаты этих исследований также не опубликованы.

Изучение же биологии и патогенности пратиленхов в экспериментальных условиях в СССР почти не проводилось. В этом отношении большой интерес представляет работа Т. С. Скарбилович (1948), изучавшей биологию пратиленхов в связи с поражением ими каучуконосных растений. В последнее время эксперименты над пратиленхами проводились также в Институте зоологии и ботаники АН Эстонской ССР (Кралль, Рийспере, 1965).

Так как в советской фитогельминтологической литературе определители пратиленхов отсутствуют, мы предлагаем ниже упрощенную определительную таблицу важнейших и наиболее широко распространенных видов (включая обнаруженные только в нашей стране виды), которой можно руководствоваться при определении видового состава отмеченной группы, по крайней мере в средней полосе европейской части СССР. Следует отметить, что в южных районах могут встречаться еще другие виды.

Определительная таблица видов рода *Pratulencshus* Filipjev, 1936, которые могут иметь экономическое значение в условиях европейской части СССР (по Декеру, 1963, с дополнениями)

- 1(2). Ширина тела от головы до анального отверстия почти одинаковая; тело резко суживается у основания губ, образуя характерный для вида очень тупой передний конец; $V=75-77\%$ *P. tumidiceps* Merzheevskaja, 1951.
- 2(1). Передний конец тела не тупой.
- 3(6). Голова с двумя кутикулярными кольцами.
- 4(5). Голова спереди усечена, ступенчатая с боков; $V=74-82\%$ (обычно меньше 80%); средняя часть бокового поля без косых полос *P. scribneri* Steiner, 1943.
- 5(4). Голова спереди выпуклая; несмотря на то, что второе кольцо шире первого, они не оставляют впечатления ступенчатости; $V=76-88\%$ (обычно больше 80%); средняя часть бокового поля с косыми полосами *P. neglectus* (Rensch, 1924) Filipjev et Sch. Stekh., 1941.
- 6(3). Голова с тремя или четырьмя кутикулярными кольцами.
- 7(12). Сперматека отсутствует (или она не описана).
- 8(9). Самцы и самки встречаются примерно в одинаковом количестве особей; голова с четырьмя кутикулярными кольцами; $V=72-80\%$; стилет — 12—14 мк; хитиноидные крепления головы углубляются на три кольца кутикулы; задний рудимент матки короче ширины тела; хвост тупоокруглый, на конце хвоста кольчатость отсутствует; преимущественно в клубеньках на корнях бобовых растений *P. globulicola* Romaniko, 1960.
- 9(8). Самцы редки или неизвестны.
- 10(11). Хитиноидные крепления головы углубляются на два кольца кутикулы; $V=73-80\%$; внешние края боковых полей гладкие или лишь слабо зазубренные; хвост тупокопический, кончик хвоста округлен, кольчатость на нем отсутствует *P. thornei* Sher et Allen, 1953.
- 11(10). Хитиноидные крепления головы не углубляются в заднем направлении; $V=80-86\%$; боковые поля сложного строения — внешние края их сильно зазубрены и в середине поля имеются две дополнительные прерывистые бороздки; хвост широко округлен, кончик хвоста грубокольчатый *P. crenatus* Loof, 1960.
- 12(7). Сперматека имеется; самцы нередки или многочисленны.
- 13(16). Длина сперматеки значительно превышает ее ширину.
- 14(15). Хвост конический, округлен, кончик хвоста кольчатый; $V=73-80\%$; внешние края боковых полей гладкие или слабо зазубрены; задний рудимент матки короткий, длина его незначительно превышает ширину тела *P. pratensis* (de Man, 1880) Filipjev, 1936.
- 15(14). Хвост заостренный, кончик хвоста несколько выделяется, кольчатость на нем отсутствует; $V=78-82\%$; длина задней матки в два раза превышает ширину соответствующей части тела; в задней матке развиты даже некоторые клетки рудиментного яичника *P. vulnus* Allen et Jensen, 1951*.
- 16(13). Сперматека округлая, длина ее не превышает ширину.
- 17(18). Хвост широко округлен, со спинной стороны слегка вогнутый, кольчатость на кончике хвоста отсутствует, $V=78-84\%$ *P. penetrans* (Cobb, 1917) Filipjev et Sch. Stekh., 1941.
- 18(17). Хвост тупой, кончик хвоста кольчатый, нередко с двумя вершинами; $V=75-81\%$ *P. convallariae* Seinhorst, 1959*.

* Виды, отмеченные звездочкой, не обнаружены в СССР.

¹ Отмечен как *P. minyus*, который сейчас считается синонимом указанного вида.

ВЫВОДЫ

1. Мигрирующие эндопаразитические нематоды — пратиленхи — вызывают явление почвоутомления и сильно снижают урожайность многих культур и тем самым относятся к наиболее опасным фитогельминтам.

2. Пратиленхи широко распространены в различных климатических зонах СССР, причем их установлено здесь уже не менее 8 видов¹. В результате полевых наблюдений экономический вред от пратиленхов выявлен на хлопчатнике, картофеле, свекле, огородных культурах, пшенице, льне, многих бобовых и зернобобовых культурах, а также на плодово-ягодных культурах и в лесных питомниках.

3. Распространение, биология и вредоносность большинства представителей пратиленхов в СССР еще почти не изучены. Необходимо проведение исследований, направленных на дальнейшее выявление видового состава и распространения пратиленхов, а также на изучение биологии отдельных видов. Последнее, в свою очередь, создает научно-обоснованные предпосылки для разработки мероприятий по борьбе с пратиленхозом с учетом видовой специфичности паразитов.

ЛИТЕРАТУРА

- Атаханов Ш. А. 1962. Нематоды верблюжьей колючки — *Alhagi persarum* Boiss. et Buhse и прикорневой почвы в Кара-Калпакии. — Нематоды, вредные в сельском хозяйстве. Самарканд.
- Беляева К. В. 1951. К вопросу о распределении нематод в почве, корневой и надземной частях растений. — Труды Зоол. ин-та АН СССР, 9.
- Бессарабова Л. М. 1965а. Фауна нематод кормовых бобов Московской области. — Труды ГЕЛАН, 16.
- Бессарабова Л. М. 1965б. Фауна нематод гороха Московской области. — Труды ГЕЛАН, 16.
- Бороздина К. И., Свешникова Н. М. 1963. Нематоды — возбудители болезней сельскохозяйственных культур. — Распространение вредителей и болезней с.-х. культур в СССР в 1962 г. и прогноз их появления в 1963 г. Л.
- Гушанская Л. Х. 1951. К фауне почвенных нематод Узбекистана. — Труды ЗИН АН СССР, 9(2).
- Зиновьев В. Г. 1963. Главнейшие фитогельминты и их взаимоотношения с растениями. Автореф. дисс. Харьков.
- Иванова Т. С. 1959. Список растительноядных и почвенных нематод Таджикистана. — Изв. отд. ест. наук Тадж. ССР, 2(29).
- Кактыня Дз. К. 1962. Важнейшие фитонематоды Латвийской ССР. — Нематоды, вредные в сельском хозяйстве. Самарканд.
- Каримова С. М. 1957. Нематоды с.-х. культур левобережья низовьев Аму-Дарьи. Паразитические круглые черви — нематоды Узбекистана. Ташкент.
- Кирьянова Е. С. 1931. К познанию паразитических нематод хлопчатника в Средней Азии. Ташкент.
- Кирьянова Е. С. 1935. Нематоды сельскохозяйственных растений западной полосы СССР. — Паразитол. сборник Зоол. ин-та АН СССР, 5.
- Кирьянова Е. С. 1939. Стеблевая нематода как вредитель с.-х. растений в СССР. — Сборник работ по нематодам с.-х. культур.
- Кирьянова Е. С. 1947. К фауне почвенных нематод Восточной Грузии. — Рефер. научно-иссл. раб. Отд. биол. наук АН СССР.
- Кирьянова Е. С. 1951а. Луковая нематода — *Ditylenchus allii* (Beijerinck). — Труды Зоол. ин-та АН СССР, 9(2).
- Кирьянова Е. С. 1951б. Нематодная болезнь хризантем и борьба с нею. — Труды Зоол. ин-та АН СССР, 9(2).
- Кирьянова Е. С. 1951в. Нематоды почвы хлопкового поля и целины в Голодной степи (Узбекистан). — Труды Зоол. ин-та АН СССР, 9(2).
- Кирьянова Е. С. 1953. Круглые черви — растительноядные и почвенные нематоды — *Nematodes*. — Животный мир СССР, 4.

- Кирьянова Е. С. 1961. Некоторые проблемы нематодологии растений, почвы и насекомых. Самарканд.
- Кралль Э. Л. 1959. Предварительный список установленных в Эстонии свободноживущих и паразитирующих в растениях видов нематод. — Фауниные заметки, 1(1). Тарту.
- Кралль Э. Л. 1964а. *Pratylenchus crenatus* Loof, 1960 — новый паразитический фитогельминт. Материалы научной сессии ВОГ, ч. I. М.
- Кралль Э. Л. 1964б. Проникающая ростковая болезнь. — Защита растений от вредителей и болезней, № 10.
- Кралль Э. Л. 1964в. Нематоды — опасные паразиты. — Садоводство, 4.
- Кралль Э. Л. 1964г. Паразитические нематоды — вредители лесных питомников. — Лесное хозяйство, 10.
- Кралль Э. Л. 1964д. О фитогельминтах и фитогельминтозах сеянцев ели в Эстонии. Материалы к 3-му научно-коорд. совещ. по паразитол. пробл. Литовск., Латв., Эстонск. ССР. Вильнюс.
- Кралль Э. Л., Рийспере У. Р. 1965. К изучению взаимоотношений в системе паразит — хозяин при пратиленхозе растений. Материалы научной конференции ВОГ, ч. III. М.
- Мержеевская О. И. 1953. Нематоды главнейших полевых культур БССР. Минск, Изд-во АН БССР.
- Погосян Э. Е. 1954. Итоги изучения паразитических нематод картофеля в Армянской ССР. — Труды пробл. и темат. совещ., 3.
- Романико В. И. 1961. Вредоносность и экономический ущерб, наносимые нематодами *Pratylenchus globulicola* n. sp. зернобобовым и бобовым культурам. Вопросы фитогельминтологии. М.
- Романико В. И. 1960. Новый вид нематод зернобобовых и бобовых культур Южного Урала. — Зоол. журн., 39(8).
- Самбаева К. Х. 1963. Фауна нематод табака и прикорневой почвы в Ургутском районе Самаркандской области. Автореф. дисс. Самарканд.
- Свешникова Н. М., Гуськова Л. А. 1964. Нематодные болезни льна. — Защита растений от вредителей и болезней, 4.
- Свешникова Н. М., Скарбилович Т. С. 1935. К познанию гельминтофауны каучуконоса тау-сагыз. — Вредители и болезни каучуконосных растений.
- Скарбилович Т. С. 1948. К изучению биологии двух видов нематод: *Anguillulina pratensis* и *Anguillulina multicauda*, поражающих сеянцы каучуконосов тау-сагыз и кок-сагыз и возможности перехода их на другие культуры. Сборник работ по гельминтологии к 40-летию научной деятельности акад. К. И. Скрябина. М.
- Скарбилович Т. С. 1951. Фауна нематод проростков сахарной свеклы. — Труды Зоол. ин-та АН СССР, 9(2).
- Скарбилович Т. С., Гушанская Л. Х. 1951. О роли нематод в этиологии заболевания сахарной свеклы корневым. — Труды Зоол. ин-та АН СССР, 9(2).
- Скуодите З. 1962. Распространение нематод некоторых злаковых культур Литовской ССР и их распределение по органам растений. — Acta parasitol. Lithuanica, 4.
- Соловьева Г. И. 1965. Фитонематоды сорных растений капустного поля. — Труды ГЕЛАН, 16.
- Судакова И. М. 1959. Сорняки как резервенты фитонематод. — Труды ГЕЛАН, 9.
- Тулаганов А. Т. 1949. Растительноядные и почвенные нематоды Узбекистана. Ташкент, Изд-во АН УзССР.
- Тулаганов А. Т. 1960. Нематоды сельскохозяйственных культур Узбекистана и борьба с ними (нематоды диких и сорных растений Кара-Калпакской АССР). Самарканд.
- Усманова А. 1962. Материалы по фауне земляники Ташкентской области (Узбекистана). — Нематоды, вредные в сельском хозяйстве. Самарканд.
- Шептал Л. Т. 1965. Нематодфауна овощных культур и почвы вокруг их корней в Самаркандском сельском районе. Автореф. дисс. Ташкент.
- Шлепетене Ю. 1961. Материалы к познанию фауны нематод огородных культур Литовской ССР. Вопросы фитогельминтологии. М.
- Элава И. Я. 1960. К вопросу изучения фауны фитонематод некоторых с/х культур Восточной Грузии. — Сообщ. АН ГрузССР, 24(3).
- Decker H. 1963. Pflanzenparasitäre Nematoden und ihre Bekämpfung. VEB Deutsche Landwirtschaft. Verlag.
- Loof P. A. A. 1960. Taxonomic studies of the genus *Pratylenchus* (Nematoda). — Tijdschr. Plantenziekt., 66.
- Oostenbrink M. 1955. Bodenmüdigkeit und Nematoden. — Zeitschr. Pflanzenkrankh., 62.
- Sher S. A., Allen M. W. 1953. Revision of the genus *Pratylenchus* (Nematoda: Tylenchida). — Univ. California Publicat. Zool., 57(6).

¹ Здесь не рассматриваются виды *P. coffeae* (отмечен И. М. Судаковой из Чувашской АССР под названием *P. musicola*) и *P. subpenetrans* (отмечен из Молдавии). Первый из них — тропический вид, а второй — известен по единственной находке в США. Желательно подробное описание обнаруженных у нас особей этих видов.

К ПРОБЛЕМЕ НЕМАТОДНЫХ БОЛЕЗНЕЙ САХАРНОГО ТРОСТНИКА КУБЫ

П. С. Крылов

Паразитические нематоды широко распространены на плантациях сахарного тростника и причиняют ему серьезный вред во всех странах, возделывающих эту культуру. В настоящее время зарегистрировано свыше 50 видов нематод, паразитирующих на сахарном тростнике. Кроме нанесения непосредственного вреда, нематоды способствуют распространению и усилению грибных и бактериальных болезней растений. Нематоды также известны как переносчики некоторых вирусных болезней. Поэтому изучению нематод, связанных с сахарным тростником, и разработке мер борьбы с ними уделяется много внимания.

По предложению Института биологии Кубинской академии наук нами с начала декабря 1965 г. по март 1966 г. изучались паразитические нематоды сахарного тростника Кубы.

Фитогельминтологическое обследование плантаций сахарного тростника проведено во многих хозяйствах провинций Матансас и Гавана. В каждом обследованном хозяйстве для анализа брали подозрительные в отношении нематодного заболевания растения и почву вокруг их корней.

Следует подчеркнуть, что симптомы нематодного заболевания сахарного тростника (хлороз, отставание в росте, поверхностный некроз корней; увядание, повреждение корней, укороченность, утолщенность, бородастость корней и др.) часто выражены неясно или сходны с симптомами, обусловленными другими факторами. В связи с этим диагностирование нематодного поражения в полевых условиях затруднено (за исключением поражений *Meloidogyne* spp.). Только при лабораторном анализе растений (главным образом, корней) и прикорневой почвы можно окончательно установить, что замеченная болезнь растения действительно вызвана нематодами.

В лаборатории корневую систему и нижнюю часть стеблей растений подвергали внешнему осмотру и исследованию под бинокулярной лупой для выявления галловых и эндопаразитических нематод. После этого корни обмывали водой, измельчали на мелкие части и для извлечения нематод брали средние пробы по 10 г. Нематод из корней извлекали по методу Бермана. В поле из прикорневой почвы исследуемых растений брали образцы объемом около 500 г. В лаборатории каждую пробу тщательно перемешивали для равномерного распределения нематод и на анализ брали 100 г почвы. Нематод из почвы извлекали комбинированным методом: просеиванием через сито № 50 с отверстиями 297 мк и сито № 325 с отверстиями 44 мк с последующим смывом с последнего сита нематод и почвенных частиц и помещением их на марлевую сетку в воронку Бермана. Корни и смыв с нематодами помещали в воронку примерно на 20—24 час. Затем нематод фиксировали 6%-ным формалином. Для определения нематод готовили временные препараты в глицерине, подкрашенном полихромной синькой (вода: глицерин = 10:1).

В исследованных нами пробах из корней и прикорневой почвы сахарного тростника обнаружены следующие паразитические нематоды.

Список паразитических нематод, обнаруженных в корнях сахарного тростника и в почве вокруг его корней

Xiphinema sp.
Trichodorus spp.
Aphelenchus avenae Bastian, 1865
A. eremitus Thorne, 1961
A. spp.
Aphelenchoides besseyi Christie, 1942
(syn. *Apnelenchoides oryzae* Jokoo, 1948)
A. bicaudatus (Jmamura, 1931) Filipjev et Schuurmans Stekhoven, 1941
A. limberti Steiner, 1936
A. subtenius (Cobb, 1926) Steiner et Buhner, 1932
A. spp.
Tylenchus davainei Bastian, 1865
T. spp.
Aglenchus agricola (de Man, 1884) Meyl, 1961
(syn. *Tylenchus agricola* de Man, 1884)
A. costatus (de Man, 1921) Meyl, 1961
(syn. *Tylenchus costatus* de Man, 1921)
A. sp.
Ditylenchus spp.
Tylenchorhynchus spp.
Hoplolaimus spp.
Rotylenchus robustus (de Man, 1876) Filipjev, 1936
Helicotylenchus dihystra (Cobb, 1893) Sher, 1961
(syn. *Helicotylenchus nannus* Steiner, 1949)
H. digonicus Perry, in Perry, Darling et Thorne, 1959
H. erythrinae (Zimmermann, 1904) Golden, 1956
H. multicinctus (Cobb, 1893) Golden, 1956
H. spp.
Pratylenchus brachyurus (Godfrey, 1929) Filipjev et Shuurmans Stekhoven, 1941
P. zeae Graham, 1951
P. spp.
Radopholus spp.
Nothotylenchus acris Thorne, 1941
N. spp.
Meloidogyne spp.
Criconeimoides sp.
Rotylenchulus reniformis Linford et Oliviera, 1940

Кроме того, в проанализированных пробах установлено свыше 50 видов свободноживущих и сапробиотических нематод.

Таким образом, на полях сахарного тростника в обследованных хозяйствах Кубы найдено около 100 видов нематод. Самыми распространенными и многочисленными оказались эктопаразитические нематоды рода *Helicotylenchus* и среди них *Helicotylenchus erythrinae* и особенно *H. dihystra*. Во многих почвенных пробах содержались крупные популяции *Helicotylenchus dihystra* и *H. erythrinae* и патогенный эффект их на растения сахарного тростника был очевидным. Как правило, растения, в прикорневой почве которых эти два вида обнаруживались в большой численности, отличались более слабым ростом и наблюдался сильный некроз их корневой системы. Другие виды нематод рода *Helicotylenchus* встречаются реже и в небольшом количестве. Эндопаразитические нематоды рода *Pratylenchus* оказались также значительно распространенными как в корнях, так и в почве. Преимущественно встречаются *P. zeae*, реже и в меньшей численности *P. brachyurus* и *P. spp.* Однако типичного заболевания, вызванного нематодами *Pratylenchus*, мы не наблюдали. Тем не менее эту группу нематод многие авторы рассматривают в качестве высокопатогенной для сахарного тростника.

Как известно, одним из самых важнейших паразитов сахарного тростника считаются галловые нематоды. Нами они были обнаружены только на Опытной станции сахарного тростника в провинции Матансас. При этом растения были слабо поражены. На этой же станции был обнаружен очень опасный паразит *Rotylenchulus reniformis*. Все другие указан-

ные в списке паразитические нематоды встречались реже и преимущественно в небольшом количестве.

Наши исследования позволяют сделать следующие предварительные выводы.

1. Паразитические нематоды широко распространены на полях сахарного тростника Кубы и, по-видимому, причиняют ему значительный вред.

2. Проблема нематодных болезней сахарного тростника на Кубе имеет такое же актуальное значение, как и в других странах, возделывающих эту культуру.

3. Проведенные нами исследования следует рассматривать как первый шаг на пути решения этой задачи. В связи с этим весьма целесообразно продолжить начатое нами изучение нематод сахарного тростника на Кубе.

4. В первую очередь необходимо получить более полные сведения о видовом составе нематод, их распространении и особенно вредоносности. С этой целью следует провести более широкое обследование сахарного тростника разного возраста, в разное время года как в основных районах его возделывания, так и в других провинциях страны. Основное внимание следует обратить на изучение особо патогенных в условиях Кубы форм, таких как виды родов *Helicotylenchus*, *Pratylenchus*, *Rotylenchulus* и других представителей семейства *Hoplolaimidae*, а также — галловых нематод.

Необходимо также провести экспериментальное исследование по выяснению патогенного значения некоторых паразитических нематод, которые в наших сборах найдены в большом количестве. К ним мы относим *Helicotylenchus dihystra*, *H. erythrinae*, *Pratylenchus zaeae*, *Rotylenchulus reniformis* и галловые нематоды.

5. Наши данные и сведения, которые будут получены в результате дальнейших исследований, позволят наиболее рационально решить вопрос о мерах борьбы с паразитическими нематодами сахарного тростника на Кубе.

В заключение нам хочется поблагодарить сотрудника Кубинской академии наук Модесто Фернандес Диас-Сильвейра (Modesto Fernandez Dias-Silveira) за помощь в работе.

Н. М. Ладыгина

МАТЕРИАЛЫ К ИЗУЧЕНИЮ СТЕБЛЕВЫХ НЕМАТОД

Широкое распространение, большой вред, отсутствие ясности в систематике стеблевых нематод, недостаточная изученность их биологии и других вопросов вызывают пристальное внимание специалистов к этой группе фитогельминтов. Известно, что стеблевые нематоды поражают сотни видов культурных, сорных и дикорастущих растений. Описанный Кюном в 1857 г. вид *Ditylenchus dipsaci* признан сборным и критически пересматривается (Кирьянова, 1939, 1951а, б, 1954, 1958; Скарбилович, 1951, 1957; Устинов, Зиновьев, 1962; Goodey, 1958; Thorne, 1945; Steiner, 1956, 1958; Wasilewska, 1965; Sturhan, Friedman, 1965, и др.). Из *D. dipsaci* уже выделено несколько новых видов, однако не для всех из них даны четкие дифференциальные диагнозы.

В целях разработки систематики необходимо вести сравнительное изучение стеблевых нематод из разных кормовых растений — сельско-

хозяйственных и декоративных культур, а также дикорастущих и сорных трав, что имеет не только научное, но и практическое значение для организации борьбы с фитогельминтами.

В статье излагаются результаты собственных наблюдений, экспериментов и морфологического исследования материала, собранного автором и экспедициями отдела (А. А. Устиновым, В. Г. Зиновьевым, З. Г. Володченко) в течение ряда лет.

К настоящему времени на Украине стеблевые нематоды зарегистрированы на 23 видах растений.

Стеблевые нематоды лука и чеснока широко распространены в Харьковской области, выявлены в Сумской, Донецкой, Львовской и Закарпатской областях, где причиняют большой вред этим культурам на индивидуальных огородах. Стеблевые нематоды на петрушке и пастернаке найдены в Харьковской и Сумской областях. Стеблевая нематода земляники сильно угнетала эту культуру на Донецкой станции садоводства (Донецкая область): Стеблевая нематода клевера обнаружена в массовом количестве на культурном и дикорастущем клеверах во Львовской и Закарпатской областях. Стеблевая нематода свеклы выявлена в небольшом количестве на западе УССР. Стеблевая нематода флоксов сильно вредит в садах Львова и Харькова.

Значительно распространены в республике стеблевые нематоды сорных и дикорастущих растений. Стеблевая нематода на одуванчике лекарственном — *Taraxacum officinale* Wed. обнаружена во многих местах Харьковской, Сумской и Полтавской областей, найдена также в Закарпатской области. Массовое распространение стеблевой нематоды на осоте полевом — *Cirsium arvense* Scop. выявлено в Харьковской, Сумской, Полтавской и Львовской областях. В небольшом количестве эта нематода найдена на осоте овощном — *Sonchus oleraceus* L. (Львовская, Харьковская области). Выявлены очаги интенсивного размножения стеблевых нематод на подорожнике ланцетовидном *Plantago lanceolata* L. (Львовская и Закарпатская области), чертополохе акантолистном — *Carduus acanthoides* L. (Полтавская и Харьковская области), резаке обыкновенном — *Falcaria vulgaris* Bernth (Харьковская область), пикульнике — *Galeopsis tetrahit* L. (Закарпатская область), ястребинке луговой — *Hieracium pratense* L. и ястребинке волосистой — *H. pilosella* L. (Закарпатская и Сумская области), а также обнаружено довольно широкое распространение стеблевой нематоды на тысячелистнике обыкновенном — *Achillea millefolium* L. (Харьковская и Сумская области). В небольшом количестве найдены стеблевые нематоды на кульбабе осенней — *Leontodon autumnalis* L. (Сумская область, Карпаты), пазнике — *Hypochoeris radicata* L. (Карпаты), мятлике — *Poa* sp. (Прикарпатье), цикории обыкновенном — *Cichorium intybus* L. и синеголовнике плоском — *Eryngium planum* L. (Харьковская область).

Известно, что у стеблевых нематод существуют биологические расы, специализированные по питанию на определенных видах растений. Однако кормовая специализация изучалась лишь у немногих дитиленхов, заражающих сельскохозяйственные и цветочные культуры. В природе обычно наблюдаются очаги, в которых из всего сообщества растений лишь один какой-либо вид поражен стеблевой нематодой. Но иногда на целинных участках встречаются совместно несколько видов больных дитиленхозом растений. Так, в пос. Высоком Харьковской области на поляне вблизи заболоченного места нам удалось обнаружить массовое заражение стеблевой нематодой резака и тут же рядом небольшое число пораженных растений одуванчика, тысячелистника и чертополоха. По соседству в низине, отделенной от этой поляны холмами и расстоянием примерно в 500 м, найден большой очаг стеблевой нематоды на тысячелистнике. Интересно, что здесь, особенно на склонах холмов, листья тысячелистника были усеяны галлами ангвины — *Anguina millefolii*. На

окраине Харькова в парке на небольшой полянке между деревьями обнаружены зараженные стеблевой нематодой резак, одуванчик и синеголовник (а также очаг пырейной угрицы — *Paranguina agropyrii* Kirjan на пырее).

Нематоды дикорастущих и сорных трав, часто встречающиеся на целинных участках вблизи возделываемых земель, могут представлять опасность для заражения сельскохозяйственных и декоративных растений. Сорняки, кроме того, могут поддерживать популяции стеблевых нематод на полях в периоды выращивания сельскохозяйственных растений. В связи с этим важно знать круг кормовых растений всех форм дитиленхов.

В лабораторных опытах в вазонах мы испытывали 36 комбинаций из набора шести видов растений (лук, земляника, клевер, осот, одуванчик, ястребинка) и шести форм дитиленхов (из тех же растений). Изучалась также возможность перехода стеблевой нематоды земляники на подорожник, стеблевой нематоды лапчатки на землянику, луковой нематоды на петрушку, а дитиленха петрушки на лук.

В лабораторных опытах в вазонах мы испытывали 36 комбинаций из набора шести видов растений (лук, земляника, клевер, осот, одуванчик, ястребинка) и шести форм дитиленхов (из тех же растений). Изучалась также возможность перехода стеблевой нематоды земляники на подорожник, стеблевой нематоды лапчатки на землянику, луковой нематоды на петрушку, а дитиленха петрушки на лук.

Стеблевая нематода земляники заражала сеянцы лука репчатого — *Allium cepa* L. и подорожник обыкновенный — *Plantago medium* L., в тканях которых наблюдалась большая численность половозрелых особей, яиц и личинок всех стадий развития. Растения имели типичные признаки дитиленхоза. Стеблевая нематода клевера нормально развивалась и интенсивно размножалась в сеянцах лука, которые по внешнему виду не отличались от растений, зараженных луковым дитиленхом (рис. 1); паразит вызывал слабое поражение земляники. Но попытки обратного заражения клевера и земляники луковой нематодой оказались неудачными, хотя последняя легко переходила на петрушку, нормально развивалась в ней и размножалась в большом количестве. Сеянцы лука, зараженные стеблевой нематодой петрушки, имели типичные признаки дитиленхоза, а в их тканях шло массовое размножение и развитие этих гельминтов. То же самое наблюдалось на землянике, зараженной стеблевой нематодой лапчатки *Potentilla reptans* L. Слабое растрепывание центральной жилки единичных листьев и небольшая численность червей в них обнаружена при заражении одуванчика стеблевой нематодой из ястребинки. В остальных вариантах опытов, исключая контроли, получены отрицательные результаты, несмотря на повторение их в течение двух лет.

Сравнительно-морфологическое изучение велось на дитиленхах из 14 видов растений: лука, чеснока, клевера, земляники, петрушки, пастернака, флоксов, осота, одуванчика, чертополоха, резака, ястребинки, тысячелистника и пикульника. Исследовались яйца, однодневные личинки, половозрелые самки и самцы. Гельминты сравнивались по многим морфологическим признакам. Часть полученных результатов опубликована (Ладыгина, 1964, 1965), часть находится в печати, поэтому подробный цифровой материал по половозрелым самкам и самцам мы даем здесь только для двух форм дитиленхов: из пикульника и флоксов, собранных летом 1964 г., соответственно, в Закарпатской и Львовской областях. Измерения, как и прежде, велось на живых образцах (см. табл. 1). Для удобства сравнения приводим сокращенную сводную табл. 2 по самкам.

Пикульниковая нематода — самая крупная, она значительно превосходит по длине тела стеблевые нематоды осота и резака. Наши материалы согласуются с данными А. А. Устинова и В. Г. Зиновьева (1962). Флоксовый дитиленх относится к числу средних по размерам стеблевых нематод.

Известно, что размеры и пропорции тела стеблевых нематод значительно изменяются в зависимости от условий жизни (Кириянова, 1951а, б; Устинов, Линник, 1954; Ладыгина, 1964; Goodey, 1952; Wu, 1960, и др.).

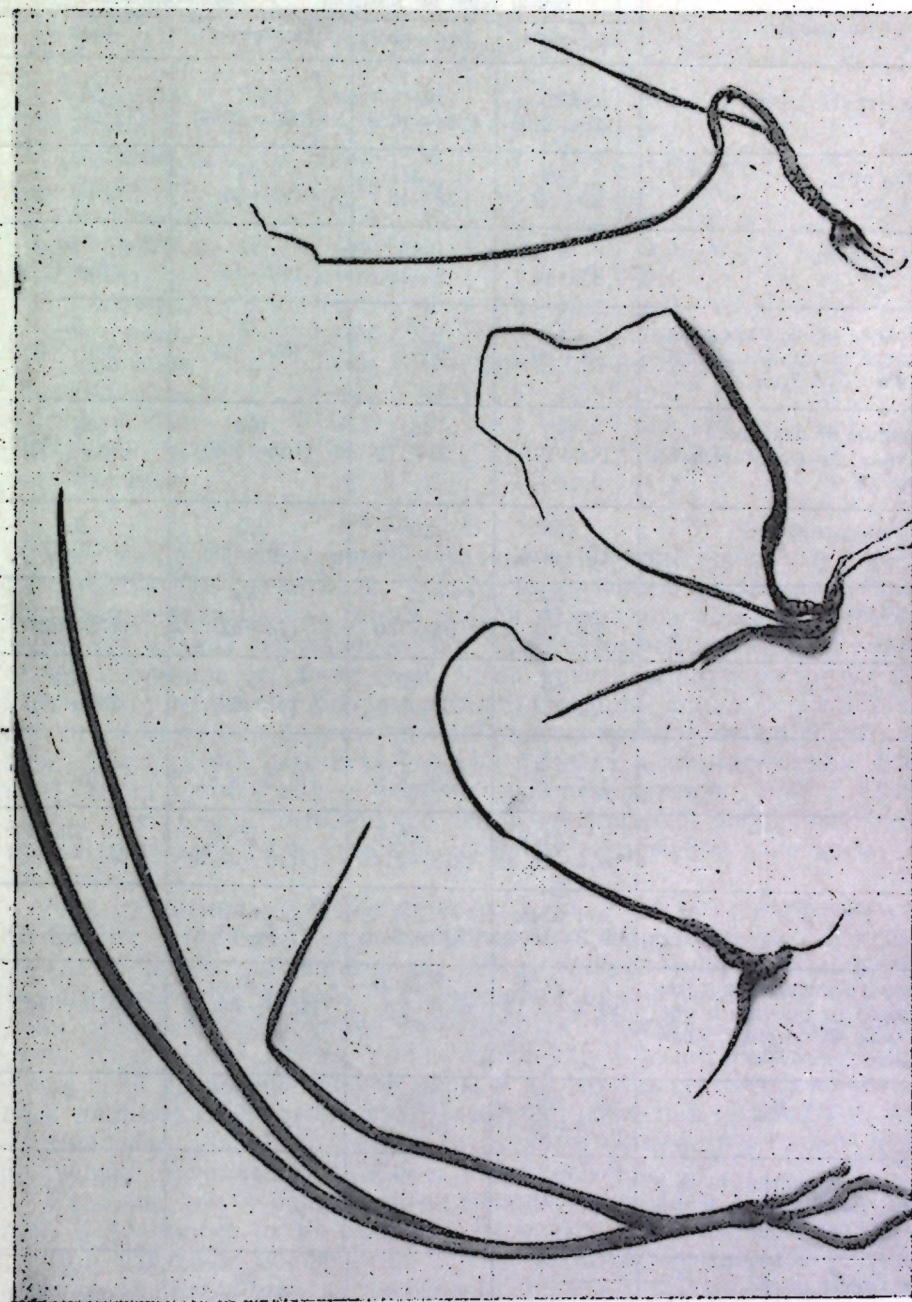


Рис. 1. Лук, зараженный стеблевой нематодой клевера (слева здоровое растение)

Размеры (в мк) и пропорции тела самок и самцов стеблевых нематод пикульника и флоксов (средние и крайние варианты)

Признак	Самки, форма из		Самцы, форма из	
	пикульника	флоксов	пикульника	флоксов
Длина тела	1071 1470—1953	1411 1218—1659	1573 (1386—1780)	1309 (1239—1491)
Ширина тела	39 34—50	32 28—42	30 (24—34)	28 (24—35)
Длина стилога	12,8 12—14	12 12—12,8	13 (12—14)	12,2 (12—12,8)
Расстояние от переднего конца тела до середины медиального бульбуса	72 64—80	70 66—76	74 (60—82)	72 (64—82)
Расстояние от переднего конца тела до выделительной поры	162 144—176	151 128—172	164 (148—192)	150 (136—160)
Длина пищевода	108 176—224	200 176—216	203 (176—224)	201 (180—224)
Длина хвоста	77 68—94	86 64—100	77 (68—92)	83 (72—92)
a	43 32—54	42 35—50	53 (43—63)	48 (39—50)
b	8,5 7,7—10,4	7,1 6,2—8,3	7,6 (6,5—8,8)	6,8 (5,9—8,2)
c	21,9 16,4—25,3	16,5 12,8—21	20,6 (17,8—22,9)	16,6 (14,3—19)
e	10,4 9,3—12,3	9,4 8,5—10,6	9,6 (7,5—10,8)	9,0 (8—9,8)
Отношение длины тела к расстоянию от переднего конца тела до середины медиального бульбуса	23,1 19,3—26,3	20,0 16,4—23	21,3 (18,1—24,8)	18,9 (16,2—21)
v %	83 78—85	82 79—85	—	—
Длина андрей матки (в % к длине поствульварной части)	35,5 29—45	29,5 18—39	—	—
Длина бурсы	—	—	95 (80—104)	90,5 (84—96)
Длина спикулы	—	—	24 (24—20)	20,9 (16,2—21)

Размеры (в мк) и соотношения частей тела у самок стеблевых нематод из разных растений

Растение	Длина тела (в мк)	a	b	c	e	v	Длина матки (в % к v-термину)
Ястребинка	1241	31	7,7	18,2	9,5	81	41
Одуванчик	1242	32	6,9	18,4	9,7	84	39
Пастернак	1335	41	7,1	17,0	9,5	83	34
Чеснок	1340	39	7,7	17,0	9,5	81	32
Тысячелистник . .	1355	41	7,3	19,3	9,7	82,4	34
Петрушка	1360	40	7,2	17,4	9,9	82,7	29,0
Флокс	1411	42	7,1	16,5	9,4	82	30
Клевер	1455	40	7,2	18,2	10,0	82	31
Земляника	1456	39	7,2	17,5	9,5	81	30
Чертополох . . .	1434	45	8,0	20,0	10,2	82	33
Лук	1490	40	7,8	18,3	10,0	81	29
Резак	1523	42	8,3	19,8	10,3	83	41
Осот	1529	50	7,9	21,7	10,3	82	39
Пикульник	1671	43	8,5	21,9	10,4	83	35,5

Однако, как показало сравнение разных популяций одних и тех же форм дитилеяхов, при развитии в сходных биотических и абиотических условиях длина тела половозрелых особей колеблется в определенных, специфичных данной форме, пределах. Так, стеблевой нематоды осота свойственно длинное стройное тело, тогда как гельминты из ястребинки и одуванчика мелкие и более толстые. Средняя длина взрослых самок стеблевой нематоды одуванчика, собранных летом 1964 и 1965 гг. в Харьковской и Сумской областях (весьма близких в климатическом отношении), была одинаковой и равнялась, соответственно, 1242 и 1240 мк. Длина тела самок дитилея осота в популяциях, собранных в то же время во Львовской и Сумской областях, составляла в среднем 1529 и 1568 мк.

При сравнении морфометрических данных по всем изученным нами стеблевым нематодам удалось установить определенную зависимость между длиной и шириной тела, между длиной тела и размерами его «периферических» частей. С увеличением длины тела взрослых особей у них довольно закономерно уменьшаются относительные величины ширины тела, длины хвоста, длины пищевода и расстояний от переднего конца тела до выделительной поры и до желудочка медиального бульбуса пищевода. Об этом свидетельствуют значения индексов *a*, *b*, *c*, *e* и отношения длины (*L*) тела к расстоянию от переднего конца тела до желудочка медиального бульбуса пищевода (рис. 2).

Размеры яиц и однодневных личинок приведены в табл. 3. Какой-либо зависимости от их величины взрослых самок выявить не удалось.

При изучении морфологии особое внимание уделялось признакам, которые используются в таксономии.

На рис. 3 изображены боковые поля стеблевых нематод так, как они выглядят на поперечных срезах и при рассматривании вдоль тела в средней его части. Боковые поля дитилеяхов лука, земляники и клевера не отличаются друг от друга. У флоксевой нематоды поле на поперечном срезе выглядит так же, как и у предыдущих трех форм, но продольное изображение заметно хуже, возможно, по причине методического характера¹.

¹ Зарисовки продольных и поперечных видов боковых полей делались с помощью рисовального аппарата на разных особях.

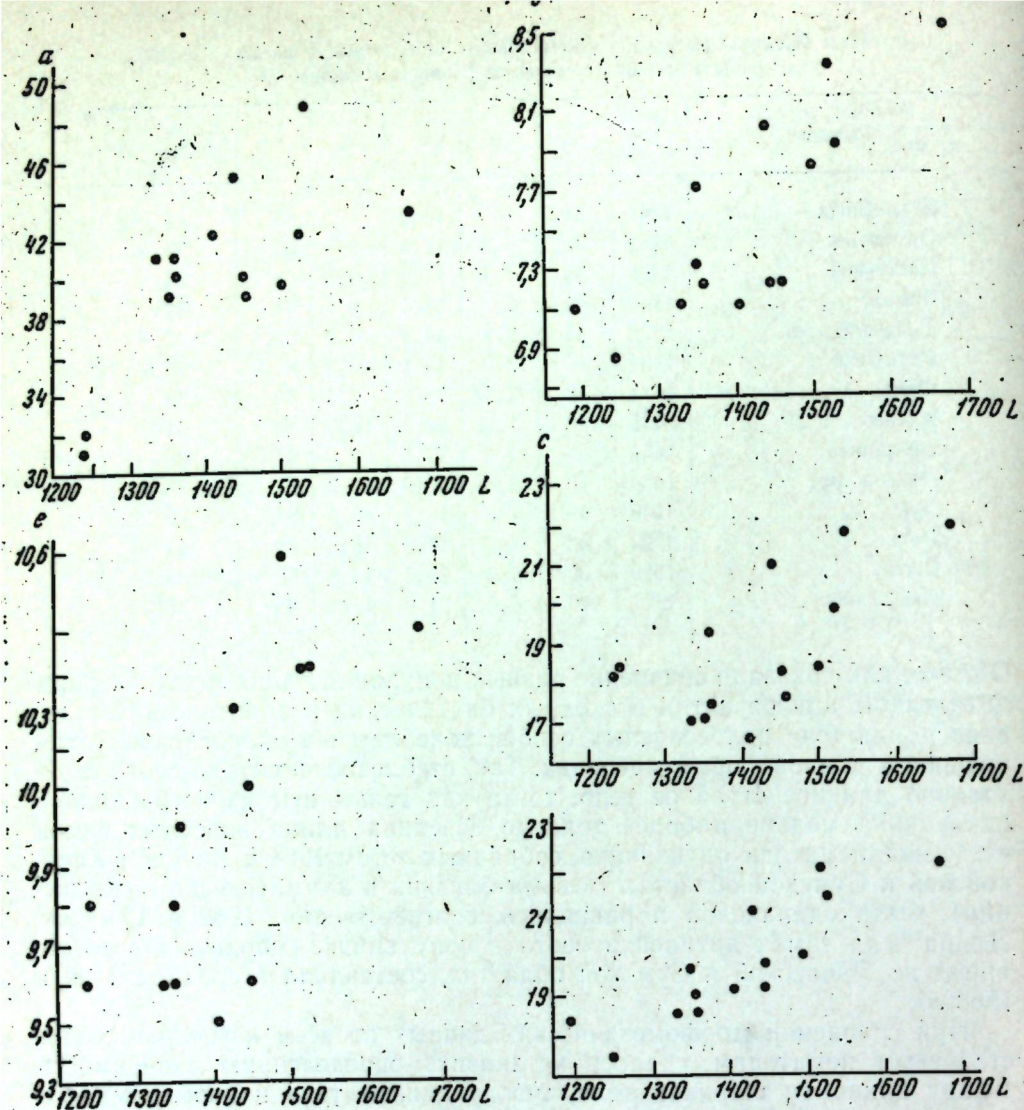


Рис. 2. Зависимость между длиной, шириной тела и размерами его «периферических» частей у половозрелых самок разных форм стеблевых нематод

На продольном срезе тела видно, что две внутренние инцисуры местами прерываются, а иногда слегка заходят друг за друга. Следует оговориться, что по нематодам из флоксов, чеснока, резака, чертополоха, кульбабы и тысячелистника боковые поля просмотрены на небольшом числе образцов. Иной рисунок бокового поля у дитиленхов ястребинки, одуванчика и кульбабы. Этих гельминтов трудно отличить между собой по данному признаку. Нематоды петрушки и пастернака по боковому полю похожи, с одной стороны, на дитиленхов лука, земляники и клевера (см. продольный вид), с другой — на нематод одуванчика, ястребинки и кульбабы (см. поперечные срезы), но больше сходства с последними тремя формами. Дитиленхи тысячелистника, пикульника и осота сильно отличаются рисунком бокового поля как между собой, так и от других сравниваемых стеблевых нематод. У нематод из пикульника, осота и чертополоха внутренние инцисуры в средней части тела не представляют сплошной линии, они прерываются и немного заходят друг за друга, а у пикульниковой формы даже меняют местоположение.

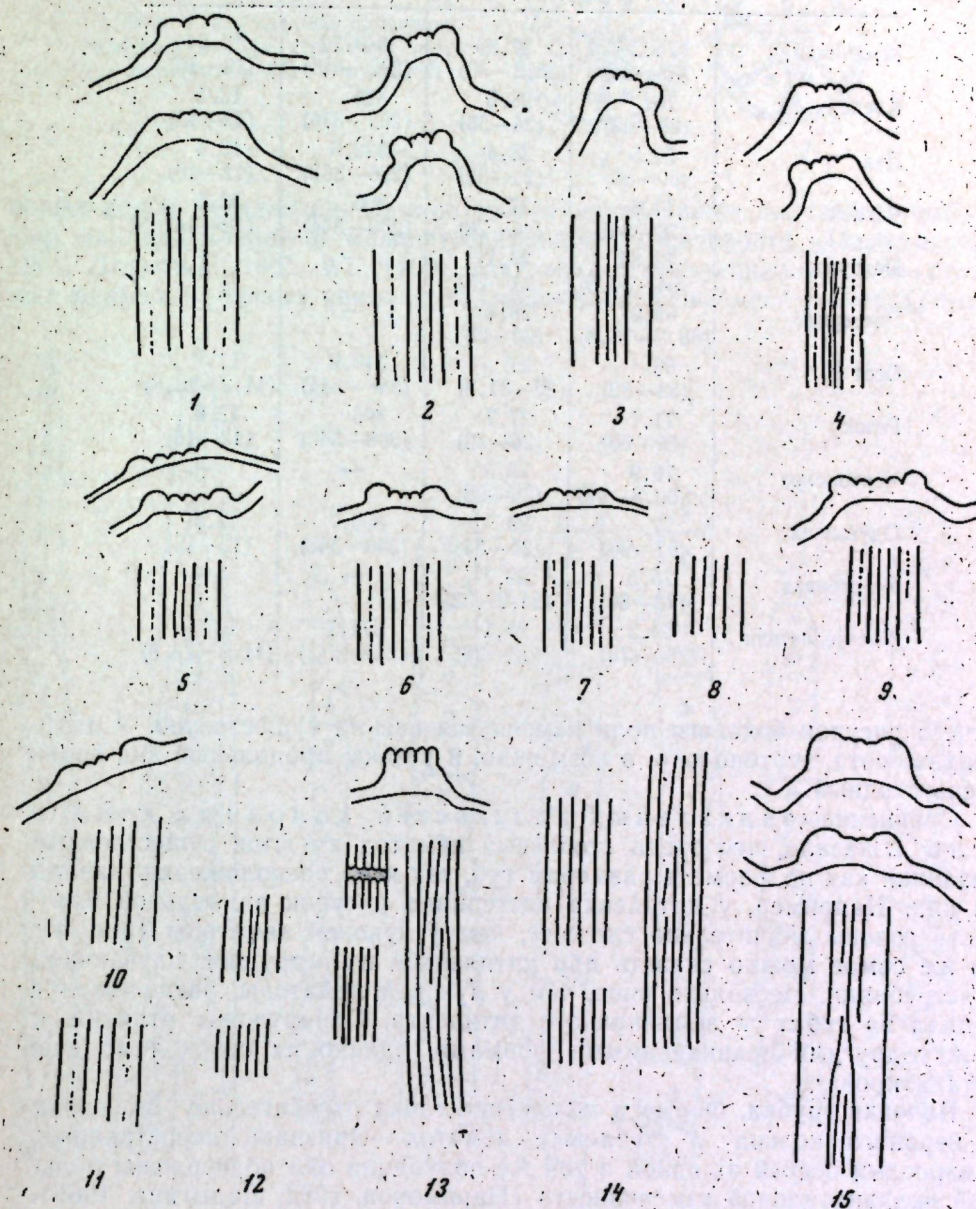


Рис. 3: Боковые поля стеблевых нематод лука (1), земляники (2), клевера (3), флоксов (4), петрушки (5), пастернака (6), одуванчика (7), кульбабы (8), ястребинки (9), чеснока (10), тысячелистника (11), резака (12), осота (13), чертополоха (14) и пикульника (15)

Таблица 3

Размеры (в мк) яиц и однодневных личинок стеблевых нематод из разных растений (средние и крайние варианты)

Растение	Яйца		Однодневные личинки	
	длина	ширина	длина	ширина
Земляника	74,28 (68—84)	27,86 (25,2—30)	343,72 (292—416)	13,01 (12—16)
Клевер	78 (66—89)	28,5 (24—35)	325 (292—376)	12,5 (12—14)
Лук	74,5 (60—86)	28,4 (26—32)	322,6 (276—368)	13,3 (12—16)
Чеснок	74,6 (76—84)	27 (24—28)	306 (260—344)	12,5 (12—14)
Петрушка	72,84 (64—80,8)	26,2 (24—28)	—	—
Пастернак	69,97 (63,2—76,8)	26,4 (24—28)	—	—
Осот	69 (58—82)	27 (20—31,2)	310,9 (248—344)	12 (11,2—12,8)
Резак	71,1 (60—80)	27,7 (24—32)	306 (268—340)	12,9 (12—16)
Чертополох	76,9 (60,8—89)	25,5 (24—28)	—	—
Одуванчик	77 (67—90)	29 (25—34)	296,7 (260—348)	12,6 (12—16)
Ястребинка	75,5 (72—80)	28,7 (24,8—32)	—	—
Тысячелистник	69,2 (64—76)	25,1 (22—28)	271,7 (244—312)	12 (11,2—12,8)

отчего рисунок бокового поля изменяется весьма существенно. У дитиленхов осота, чертополоха, а возможно, и резака продольный вид полей очень сходный.

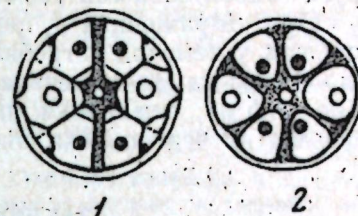
Сравнение апикальных плоскостей головных концов тела показало, что среди стеблевых нематод имеются существенные различия как по форме и размерам губ, так и по расположению папилл на них. Например, у дитиленха пастернака рисунок апикальной плоскости головы значительно сложнее, чем у луковой нематоды (рис. 4). То же самое можно сказать про дитиленхов из петрушки, одуванчика и ястребинки. Несколько иное, чем у луковой нематоды, расположение папилл на губах у земляничного дитиленха. Обнаружены отличия и между другими сравниваемыми формами, однако их необходимо еще детализировать.

Половая трубка. Форма и положение гонад относительно пищевода и нервного кольца у стеблевых нематод — признаки непостоянные. У взрослых особей из одной и той же популяции они подвержены большой индивидуальной изменчивости (Парамонов, 1962; Ладыгина, 1965). Чаще всего эти вариации связаны с возрастом и степенью полового созревания гельминтов. Однако дальнейшее сравнительное изучение с привлечением новых объектов подтвердило высказанное нами ранее предположение о тесной взаимосвязи между длиной тела и формой гонад, а также расположением их относительно пищеварительных желез и нервного кольца. Как правило, у половозрелых особей крупных форм дитиленхов (например, из пикульника и осота) половая трубка обычно прямая, тогда как мелким нематодам (например, из одуванчика и ястребинки) свойственно образование рефлексий и петель, которые наблюдались даже в случаях, когда гонада не доходила до основания

пищевода (рис. 5). Очевидно, здесь мы сталкиваемся с проявлением наследственного закрепления данного признака.

Число рядов овогониев в герминативном отделе яичника обычно приводится в качестве одного из таксономических признаков при описании

Рис. 4. Апикальные плоскости головных концов стеблевых нематод пастернака (1) и лука (2)



новых видов дитиленхов. Однако этот признак также подвержен большой индивидуальной и межпопуляционной изменчивости (Парамонов, 1962; Ладыгина, 1965; Уш, 1960). Материалы, полученные нами на разных формах стеблевых нематод, подтверждают имеющиеся литературные

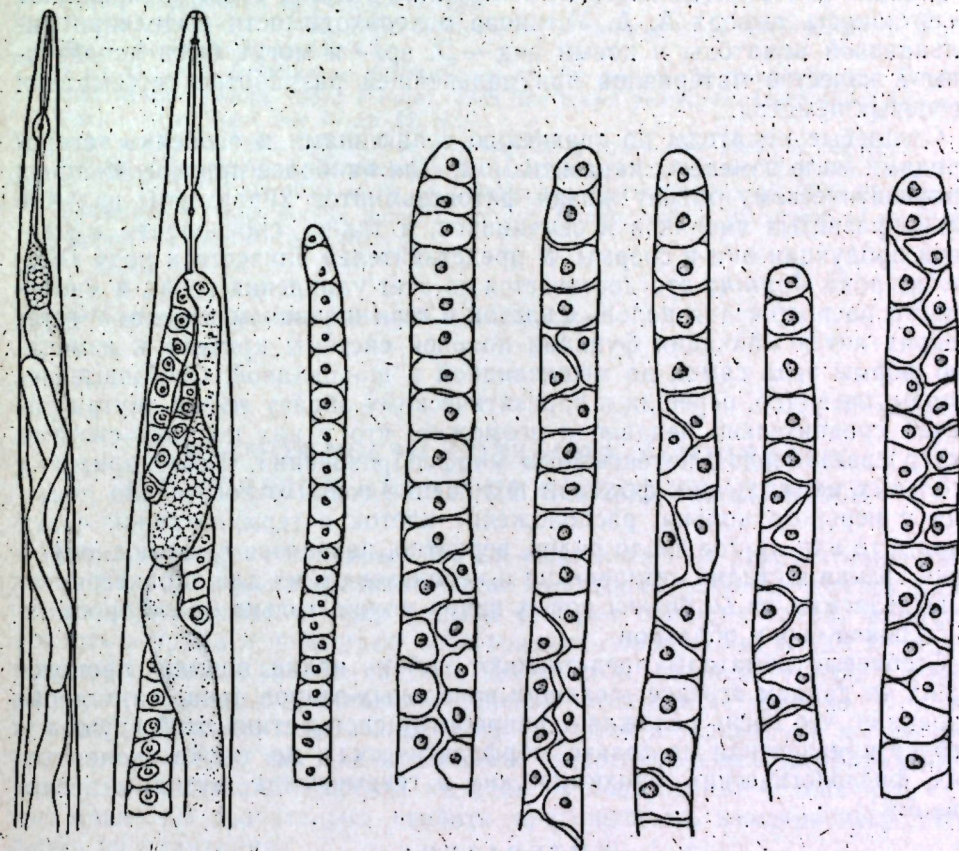


Рис. 5. Положение гонады по отношению к пищеводу и форма ее у самок стеблевой нематоды одуванчика

Рис. 6. Индивидуальная изменчивость в расположении овогониев в герминативной части яичника у стеблевой нематоды пастернака

данные. У всех сравниваемых дитиленхов овогонии обычно расположены в один ряд, но часто наблюдались случаи смешанного порядка, когда однорядное расположение чередовалось с двурядным. Кроме того, в одних и тех же популяциях встречались особи (самки), у которых овогонии располагались в два ряда. Это наблюдалось у многих форм стеблевых нематод, но чаще — у дитиленхов петрушки и пастернака.

На серии образцов можно проследить постепенный переход от однорядного к двурядному расположению половых клеток в герминативной части яичника (рис. 6).

Некоторые из сравниваемых дитиленхов значительно отличаются друг от друга относительными размерами поствulварного мешка. Длина задней матки, выраженная в процентах к расстоянию вульва-терминус, наибольшая у нематод ястребинки и резака (по 41%), одуванчика и осота (по 39%); самая маленькая у гельминтов из лука (по 29%), флоксов (по 29,5%), земляники, петрушки (по 30%) и клевера (по 31%); у формы из чертополоха она равна 33%, пикульника — 35,5%.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выявленные нами морфометрические и морфологические различия между сравниваемыми дитиленхами в сочетании с их специализацией по определенным видам растений-хозяев свидетельствуют о большой неоднородности *D. dipsaci*. Приведенные в статье данные говорят в пользу видовой самостоятельности *D. sonchophila* Kirjan., 1958, подкрепляют объективность вывода А. А. Устинова о необходимости выделения пикульниковой нематоды в новый вид — *D. sp.* — и могут быть использованы в качестве материалов при дальнейшей разработке систематики стеблевых нематод.

Стеблевые нематоды по сравнению с ангинами и особенно гетеродеридами мало изменены паразитизмом. Для наиболее приспособленных к паразитическому образу жизни фитогельминтов характерны наличие сильно развитых яичников и семенников, а также способность к массовой продукции яиц и спермы. У представителей близкого к роду *Ditylenchus* рода *Anguina* это достигается за счет удлинения гонад и многорядного расположения половых клеток в герминативном отделе. У гетеродерид интенсификация функции половой системы привела к изменению формы тела самок до мешковидной и шаровидной. Стеблевые нематоды, очевидно, перешли к паразитическому образу жизни внутри растений сравнительно недавно и возможно, что у них половая система претерпевает период интенсивного морфообразования. Такие признаки стеблевых нематод, как форма и положение гонад относительно пищевода и нервного кольца, расположение клеток в герминативной части гонад в то или другое число рядов, вероятно, находятся с эволюционной точки зрения в стадии становления и использовать их для характеристики выделяемых из *D. dipsaci* новых видов можно только после просмотра большой серии образцов.

Стеблевые нематоды представляют собою яркий пример происходящих на данном отрезке эволюции начальных этапов процесса видообразования, что очень осложняет разработку систематики этой группы и требует привлечения не только морфологических, но также экологических, физиологических, биохимических и генетических методов исследования.

ЛИТЕРАТУРА

- Кирьянова Е. С. 1939. Стеблевая нематода как вредитель сельскохозяйственных растений в СССР. Сборник работ по нематодам растений. Л., Сельхозгиз.
Кирьянова Е. С. 1951а. Изменчивость растительноядных нематод под влиянием их кормовой специализации. — Труды Зоол. ин-та АН СССР, 9, вып. 2. Изд-во АН СССР.
Кирьянова Е. С. 1951б. Луковая нематода — *Ditylenchus allii* Beijerinck. Там же.
Кирьянова Е. С. 1954. Итоги и перспективы развития фитонематодологии в СССР. — Труды пробл. и тематич. совещ. Зоол. ин-та, вып. 3. Изд-во АН СССР.
Кирьянова Е. С. 1958. Круглые черви — растительноядные и почвенные нематоды — *Nematodes*. Животный мир СССР. Т. V.
Ладыгина Н. М. 1964. К сравнительно-морфологическому изучению стеблевых нематод. Материалы к научной конференции ВОГ, ч. I. Изд-во АН СССР.

- Ладыгина Н. М. 1965. Материалы к изучению морфологии стеблевых нематод. Материалы к научной конференции ВОГ, ч. I. Изд-во АН СССР.
Парамонов А. А. 1962. Основы фитогельминтологии. Т. I.
Скарбилович Т. С. 1951. Изучение восприимчивости разных растений к стеблевой нематоде *Ditylenchus dipsaci* (Kühn) с картофеля и лука. — Труды Зоол. ин-та, 9, вып. 2. Изд-во АН СССР.
Скарбилович Т. С. 1957. К познанию фауны нематод клевера. Тезисы докладов научной конференции ВОГ, ч. 2. Изд-во АН СССР.
Устинов А. А., Линник Г. Н. 1954. Стеблевая нематода картофеля. Изд-во Харьк. ун-та.
Устинов А. А., Зиновьев В. Г. 1962. Стеблевые нематоды и близкие им виды фитогельминтов Кавказа. В сб.: «Нематоды, вредные в сельском хозяйстве и борьба с ними». Самарканд.
Goodey J. B. 1952. The influence of the host on the dimensions of the plant parasitic nematode *Ditylenchus destructor*. — Ann. appl. Biol., 39.
Goodey J. B. 1958. *Ditylenchus myceliophagus* n. sp. (*Nematoda: Tylenchidae*). — *Nematologica*, 3, N 2.
Steiner G. 1956, 1958. The problem of the taxon in the nematode genus *Ditylenchus* and its agricultural implications. — Proc. 1956. International congress of Zoology (14th) Copenhagen, August, 5—12, 1958.
Dieter S., Friedman W. 1965. *Ditylenchus convallaria* n. sp. (*Nematoda: Tylenchidae*). — *Nematologica*, 11, N 2.
Thorne G. 1945. *Ditylenchus destructor* n. sp. the potato rot nematode, and *Ditylenchus dipsaci* (Kühn, 1857) Filipjev, 1936, the teasel nematode: (*Nematode: Tylenchidae*). — Proc. Helm. Soc. Wash. 12, N 2.
Wasilewska L. 1965. *Ditylenchus medicaginis* sp. n., a new parasitic nematode from Poland (*Nematoda: Tylenchidae*). — Bull. Acad. polon. Sci. Sér. sci. biol., 12, N 3.
Wu L. J. 1960. Comparative study of *Ditylenchus destructor* Thorne, 1945 (*Nematoda: Tylenchidae*) from potato, bulbous iris and *Dahlia*; with a discussion of de Man's relations. — *Canad. J. Zool.*, 38, N 6.

О. З. Метлицкий

О ВОЗМОЖНОСТИ СОЗДАНИЯ УСТОЙЧИВЫХ К СТЕБЛЕВОЙ НЕМАТОДЕ СОРТОВ ЗЕМЛЯНИКИ

Использование устойчивых сортов является очень перспективным методом борьбы с фитопаразитическими нематодами. Любые другие, даже самые экономичные методы борьбы требуют больших затрат времени, средств и труда и повышают себестоимость продукции. В СССР значительные площади заняты садовой земляникой, большой ущерб которой во многих районах причиняет стеблевая нематода (Иваненко, Метлицкий, 1965). Борьба с этим паразитом сводится в основном к дегельминтизации рассады, так как проведение истребительных мероприятий в условиях плантаций эффекта не дает. Использование устойчивых сортов могло бы значительно снизить вредоносность земляничного дитиленха на плантациях.

К настоящему времени опубликовано большое число сообщений относительно различий в поражаемости сортов садовой земляники стеблевой нематодой. В Нидерландах выявлено, что сорт Дейч Эверн менее восприимчив к паразиту, чем сорта Мадам Муте, Нобль Лакстона и Юкунда (Klinkenberg, 1947). В Дании сорт И. А. Дибдаль оказался восприимчивее сорта Абунданс (Lindhardt, 1952). В Англии из 11 изученных сортов несколько устойчивее других к дитиленху был сорт Гексли (Goodey, 1951).

В СССР в полевых условиях изучено более 150 сортов земляники на поражаемость стеблевой нематодой (Кедрова, Ряднова, 1948; Медведкова, 1952; Данилов, 1954; Черникова, 1959; Еремин, 1961; Чубинишвили, 1965; Андреева, 1966; Лазарева, 1966; Катинская, 1966). Большинство перечисленных исследователей проводило наблюдения в Крас-

нодарском крае на фоне массового поражения земляники дитиленхусом. Поэтому накопленные данные весьма интересны. В частности, почти все авторы пришли к выводу, что местный кубанский сорт земляники Ана-насная розовая и его сеянцы, сорта Степная и Десертная Кубани прак-тически устойчивы к стеблевой нематоде.

Вместе с тем имеется довольно много расхождений в оценке поража-емости паразитом многих сортов земляники. Так, Данилов (1954) при-числил сорт Миссионер (Мишинери) к иммунным и рекомендовал ис-пользовать в селекции на устойчивость к *D. dipsaci*. Лазарева (1966), наоборот, отнесла этот же сорт к числу наиболее поражаемых. Сорт Рошинская (Дейч Эверн) считался одними авторами сильно пора-жаемым (Кедров, Ряднова, 1948), другими — устойчивым (Метлицкий, 1965; Андреева, 1966; Лазарева, 1966). Как свидетельствуют приводимые ниже данные, Данилов (1954), считающий этот сорт среднепоражаемым, был прав. Работавшие в разные годы на одной и той же Крымской ОС ВИР (г. Крымск, Краснодарского края) Данилов (1954) и Еремин (1961) разошлись в оценке ряда сортов. Данилов, например, считал сорт Ранняя Москва слабо поражаемым, а Еремин — сильно пора-жаемым.

Такие противоречия не являются случайными. Они связаны с прове-дением большинства наблюдений в условиях сильно пораженных план-таций, но с неоднородным фоном заражения. При этом проводился чаще всего лишь глазомерный учет общего состояния растений каждого сор-та. Нередко выносливые сорта рассматриваются в качестве устойчивых. Например, в условиях Кубани на фоне массового поражения земляники стеблевой нематодой сорт Чернобровка дает неплохие урожаи. Поэтому он причислен к устойчивым (Еремин, 1961; Лазарева, 1966). Однако при искусственном заражении паразитом растения земляники сорта Черно-бровка, как показано будет ниже, очень страдают от дитиленхоза. Весь-ма актуальная в настоящее время селекция земляники на устойчивость к дитиленхозу не может быть развернута на основе неупорядоченных, глазомерных, полевых наблюдений без использования опыта весьма успешной селекции ряда культур на устойчивость к *Ditylenchus dipsaci* и другим паразитическим нематодам.

Следует отличать выносливость от настоящей устойчивости. Настоя-щие устойчивые сорта характеризуются тем, что растения их, хотя и инвазируются и могут проявлять некрозы близ точек роста, остановку роста, слабые опухоли, но вскоре выздоравливают, так как паразит в них не может полноценно питаться и нормально развиваться и размно-жаться. Так ведут себя устойчивые к *D. dipsaci* сорта ржи, овса, клевера и люцерны (Steinhorst, 1952, 1957; Bingefors, 1957, 1961; Baker, Sasser, 1959; Blake, 1962). Гистопатологический анализ пораженных растений и морфометрическое изучение дитиленхов, особенно анализ развития го-над, позволяют надежно отличать устойчивость от выносливости (Stein- horst, 1957; Blake, 1962).

Как показывает опыт успешной селекции ряда культур на нематодо-устойчивость, гены устойчивости могут быть выявлены: в местных сор-тах из районов наиболее раннего и наиболее широкого распространения паразита (Frandsen, 1951; Jones et al., 1955; Griffiths et al., 1955; Binge- fors, 1957; Steinhorst, 1957); в центрах происхождения культурного расте-ния есть основания предполагать наличие древней связи паразита и культуры (Вавилов, 1965; Smith, 1958; Thorne, 1961; Bingefors, 1961; Goodey, Hooper, 1962); в других видах рода, к которому относится по-ражаемое культурное растение, если изучаемая форма паразита изда-на связана с культурой (Goffart, 1963; Khanna, Nirula, 1964); путем от-бора на фоне самого сильного заражения (Hanna, Hawn, 1965).

Целью проводившихся нами в 1961—1965 гг. исследований поражае-мости сортов земляники стеблевой нематодой была проверка результа-

тов предыдущих исследователей в плане выявления исходного материа-ла для селекции устойчивых сортов. Изучение вопроса проводилось путем регулярных обследований селекционных и промышленных насаж-дений земляники Научно-исследовательским зональным институтом са-доводства нечерноземной полосы, Главным ботаническим садом АН СССР, Тимирязевской с.-х. академией, отдельных наблюдений во время выездов в Краснодарский край, Рязанскую и Тамбовскую области, а также путем постановки мелкоделяночного и вегетационного опытов.

При обследовании плантаций в Москве и Московской области было просмотрено свыше 300 различных сортов и селекционных номеров зем-ляники. Неоднократно отмечалось очень сильное поражение *D. dipsaci* сорта Комсомолка. Выведенные из него сорта Красавица Загорья и Вол-годонская также сильно поражались фитогельминтом. Из других сортов сильное поражение наблюдалось у сортов: Народная, Маршалльская, Русская красавица (выведены в Мичуринске) Лявониха (выведен в Минске), Любовь Поволжья (из Саратова), Светлана, Олимпиада, Краснодарка, Ароматная Кубани, Предгорная (выведены в Краснода-рском крае), Слава Нальчика (Кабардинской селекции), Текстильщица (Ивановской селекции), Ранняя Кембриджа (из Англии), Талисман (из Шотландии), Дрезден (немецкой селекции) и Саксонка (неизвестного происхождения). Весьма интересным было выявление сильного пораже-ния дитиленхозом сорта Чернобровка, который на Кубани считается устойчивым (Еремин, 1961; Лазарева, 1966). Было отмечено также силь-ное поражение селекционных сеянцев из Киева, Иванова, Новоси-бирска, Владивостока, Еревана, Тбилиси, Куйбышева, Алма-Аты, а так-же землянично-клубничного гибрида № 3 (садовая земляника Сеянец Штанина × клубника Миланская) и клубники сорта Миланская. Однако сорта Мице Шиндлер, Люцида Перфекта были очень слабо поражены или совсем не поражались, хотя росли в центрах очагов заражения. Очень слабо поражен сорт Рошинская (Дейч Эверн).

В Рязанской области отмечено сильное поражение сортов Комсо-молка, Русская красавица, Рубиновая, однако у Рошинской и Мысовки в тех же условиях выявлено лишь слабое поражение. Наблюдения на плантациях Крымской ОС ВИР и некоторых совхозов Краснодарского края показали, что сорта Комсомолка, Мысовка, Мадам Мута, Коралка (Виктория) сильно поражаются стеблевой нематодой, а местные селек-ционные сорта Южанка, Чернобровка, американский сорт Кульвер и немецкий сорт Мице Шиндлер мало страдают от дитиленхоза. Пораже-ния сортов Степная и Ананасная розовая не было выявлено.

Поскольку, как уже указывалось выше, оценка поражаемости сор-тов в полевых условиях не может обеспечить достаточной надежности результатов из-за неоднородности фона заражения, были заложены спе-циальные опыты с искусственным заражением растений земляники *D. dipsaci*.

Целью первого опыта была проверка степени устойчивости сорта Чернобровка. Для этого в августе 1962 г. в горшки диаметром 25 см со свободной от *D. dipsaci* почвой было высажено по 6 растений земляники сортов Чернобровка и Комсомолка. Они были инокулированы капель-ным методом равными количествами особей земляничного дитиленха (примерно по 50 нематод на растение). Для заражения использовался кубанский по происхождению изолят фитогельминта. Анализ, проведен-ный в октябре 1962 г., показал, что размножение паразита имело место в растениях обоих сортов и что растения сорта Чернобровка даже боль-ше страдали от дитиленхоза, чем таковые известного своей восприимчи-востью сорта Комсомолка.

Второй опыт был заложен в сентябре 1962 г. на экспериментальном участке НИЗИСнп. Были использованы свободные от стеблевой немато-ды растения перечисленных в табл. 1 сортов садовой земляники, видов и

Таблица 1

Поражаемость различных сортов земляники земляничным дитиленхозом

Сорт или вид	Место селекции или ареал	Средний бал поражения						Дитиленхоз на 1 г р. м* при анализе
		4. V. 1964	10. VII. 1964	15. X. 1964	18. V. 1965	9. VII. 1965	28. IX. 1965	
Красавица Загорья (эталон)	НИЗИСип, Москва	1,80	1,77	1,87	2,58	2,57	2,68	2,19
Мысовка	НИЗИСип, Москва	1,40	1,37	1,67	2,38	2,33	2,53	1,06
Десертная Кубани** (Степная)**	Кубанский СХИ	0,70	0,50	0,65	0,76	0,68	0,82	0,13
Поздняя Кубани	Краснодар	1,30	1,35	1,30	—	—	—	—
Кубанка	СКЗНИИСи В, Краснодар	1,30	1,35	1,30	—	—	—	—
Чернобровка	Майкопская ОС ВИР	—	1,60	1,80	2,37	2,50	2,50	1,71
Люцида Перфекта	ГДР и ФРГ	0,50	0,40	0,6	0,80	1,07	1,25	1,33
Мице Шиндлер	То же	0,50	0,40	0,65	0,73	1,36	1,45	0,58
Ранняя Махерауха	» »	1,25	1,75	1,63	2,11	1,89	1,91	0,97
Рошинская (Дейч Эверн)	» »	1,10	1,30	1,50	2,00	2,00	2,07	0,84
Идун.	Дания	1,20	1,30	1,40	1,92	1,57	1,66	0,43
<i>Fr. moschata</i> Duch (Миланская)	Италия	1,20	1,37	1,60	2,10	2,22	1,61	0,82
<i>Fr. vesca</i>	Европа, Азия	1,00	1,20	1,20	2,00	1,86	2,00	2,39
<i>Fr. viridis</i> Duch.	То же	0,30	1,60	1,00	2,00	1,86	1,80	0,75
<i>Fr. orientalis</i> Losin	Дальний Восток	0,20	1,00	0,80	1,00	2,00	1,60	0,67
Землянично-клубничный гибрид	НИЗИСип, Москва	1,30	1,37	1,60	2,04	2,08	1,92	0,81
Полиплоидная земляника	То же	1,50	1,67	1,77	2,27	2,33	2,30	0,81
<i>Fr. virginiana</i> Duch. ssp. <i>virginiana</i> (Duch.)	Сев. Америка	0,50	0,80	0,90	1,50	1,33	1,83	0,93

* г р. м. — грамм растительной массы в табл. 1, 2 и 3.

** Сорта Степная и Десертная Кубани морфологически идентичны, в связи с чем использованный клон не был с точностью идентифицирован.

форм *Fragaria*, взятые из коллекции НИЗИСип. В качестве эталона использовались растения сорта Красавица Загорья, зарекомендовавшего себя в качестве восприимчивого при полевых наблюдениях. Используемые сорта были контрастными по морфологическим признакам, срокам созревания и географическому происхождению. Испытывавшиеся виды *Fragaria* также имели различное происхождение. Один из них,

Fragaria virginiana Duch. ssp. *virginiana* (Duch.), представлял интерес в связи с тем, что он являлся одним из родоначальников садовой крупноплодной земляники (Жуковский, 1964). Другого родоначальника садовой земляники, *Fr. chiloensis* Duch. ssp. *chiloensis* (Duch.), в тот период нами получено не было. Вместо него использовались сорта садовой земляники Люцида Перфекта и Мице Шиндлер, являющиеся морфологическими аналогами чилийской земляники. Изучалась также поражаемость *D. dipsaci* землянично-клубничного гибрида (земляника Сеянец Штанина × клубника Миланская) и полиплоидная земляника. (2п-98).

Каждого сорта было взято по 25 растений при посадке с междурядьями в 60 и 15—25 см между растениями в ряду (в зависимости от энергии роста сорта или вида). Инокуляция растений была 4-кратной и производилась в дождливую погоду в сентябре-октябре 1962 г. и мае 1963 г. путем помещения в сердечко каждого растения 5—7 галлов дитиленхозной земляники весом 0,3—0,5 г каждый. Уход за растениями был обычный и сводился к культивации и поливам. Учеты поражения производились 3-раза в год, в сроки, указанные в табл. 1.

Каждое растение оценивалось по отдельности и затем определялся средний индекс поражения каждого сорта. Шкала для оценки была следующей: 0 — нет поражения; 1 — едва заметное поражение отдельных листьев (цветоносов); 2 — поражено 25% листьев (цветоносов); 3 — поражено до 75% листьев (цветоносов) при четких галлах и отставании в росте; 4 — поражено 75—100% листьев (цветоносов), крупные галлы, резкое отставание в росте. Средний индекс поражения сорта в каждый срок учета определялся по формуле:

$$J = \frac{n_1 + 2n_2 + 3n_3 + 4n_4}{n}$$

где 1,2,3,4-баллы поражения растений дитиленхозом; n_1, n_2, n_3, n_4 — количество растений с оценкой поражения 1,2,3,4; n — общее количество растений каждого сорта. В 1964—1965 гг. три-четыре раза в сезон путем расщепления галлов проверялось наличие размножения фитогельминта в изучавшихся растениях (присутствие всех стадий развития, в первую очередь яиц). 1—10 октября вороночным путем было проанализировано по 10 растений каждого сорта. Установленная в каждом растении численность дитиленхов делилась на соответствующий вес всего растения, включая его корневую систему. Таким путем определялась численность поражения на 1 г растительной массы.

Результаты мелкоделяночного испытания поражаемости различных сортов и видов *Fragaria* дитиленхозом (экспериментальный участок НИЗИСип) (опыт 1) представлены в табл. 1.

Сорт-эталон Красавица Загорья оказался в этом опыте наиболее восприимчивым. Близким к нему по восприимчивости был сорт Чернобровка. Устойчивость была выявлена у сорта Десертная Кубани (Степная), которая является сеянцем местного кубанского сорта Анапасная розовая. Анапасная розовая рассматривается в качестве устойчивого к дитиленхозу сорта земляники (Кедрова, Ряднова, 1948; Данилов, 1954, и др.). Десертная Кубани морфологически идентична родительской форме (Анапасной розовой). Симптомы дитиленхоза у растений земляники сорта Десертная Кубани проявлялись в основном только у молодых растений (розетки усов), а в ходе дальнейшего развития ослабевали или исчезали совсем. Поэтому многие растения этого сорта обычно не проявляли признаков поражения, хотя росшие по соседству растения сортов Красавица Загорья и Мысовка были сильно поражены. У всех остальных сортов, за исключением Десертной Кубани, в 1965 г. практически все растения выявили признаки поражения. Яйца *Ditylenchus dipsaci* обнаруживались регулярно в растениях всех испытывавшихся сортов, за исключением Десертной Кубани. В последнем случае они обна-

Результаты мелкоделяночного испытания различных сортов садовой земляники, видов и форм *Fragaria* на поражаемость земляничным дитиленхом (экспериментальный участок НИЗИСип, опыт 2)

Сорт или вид	Место селекции или ареал	Средний бал поражения			Дитиленх из 1 г р. м. при анализе
		18. VI. 1965	9. VII. 1965	29. IX. 1965	
Комсомолка (эталон)	НИЗИСип, Москва	2,69	2,90	3,22	4,59
Бирюлевская ранняя	То же	2,11	2,00	1,80	0,70
Внучка	» »	1,62	2,30	2,40	1,41
Тракторист	» »	1,66	1,68	1,98	0,68
Зенга Зенгана	ГДР, ФРГ	2,20	2,31	2,23	1,01
Фестивальная	Павловская ОС ВИР, Ленинград	1,50	1,50	2,00	2,08
Ташкентская	НИИСиВ им. Шредера УзССР	1,54	2,08	1,75	0,73
Георг Зольтвельдель	ГДР, ФРГ	2,47	2,71	2,50	4,90
Талисман	Шотландия	2,11	2,36	2,38	1,26
Нобль Лакстона	Англия	1,56	2,00	1,80	0,85
Секретарь Родигас		1,10	1,00	1,80	0,88
Сахалинская	Сахалин	1,71	2,11	1,92	1,82
Кетскилл	США	2,64	3,00	2,90	3,29
Спаркл	»	2,82	3,25	3,30	9,23
Робинсон	»	2,44	2,58	2,60	1,67
<i>Fr. vesca</i> L. ssp. <i>semperflorens</i> Duch.	Гибрид ГБС АН СССР, Москва	1,43	2,43	1,90	0,92
<i>Fr. bucharica</i> Losin.	Памир	2,40	2,50	1,80	0,66
<i>Fr. virginiana</i> Duch. ssp. <i>platypetala</i> (Rydb.)	Канада (Брит. Колумбия)	1,30	1,20	1,40	0,69
<i>Fr. chiloensis</i> Duch. ssp. <i>chiloensis</i> (Duch.)	Сев. и Юж. Америка	2,00	2,40	1,80	0,66
<i>Fr. virginiana</i> × <i>Fr. chiloensis</i>	Майкопская ОС ВИР	1,10	1,20	1,20	0,48

руживались нерегулярно, в основном у молодых растений и в незначительных количествах (3—10 яиц на 1 галл весом 0,1 г, против 50—100 яиц из таких же галлов растений сорта Красавица Загорья).

Выявились также расхождения в поражаемости некоторых сортов в оба года исследования. 1964 г. был засушливым (выпало 210,0 мм осадков за вегетацию), а 1965 г. был влажным (422,9 мм осадков при среднемноголетней норме 411,0 мм). Растения засухоустойчивых сортов Мице Шиндлер и Люцида Перфекта в 1964 г. выглядели даже менее пораженными, чем растения устойчивого сорта Десертная Кубани. Однако в 1965 г. пораженность растений обоих сортов значительно усилилась, в то время как у растений Десертной Кубани она почти не изменилась. Средний индекс поражения растений сорта Люцида Перфекта был небольшим, а дитиленхов в них было относительно больше, чем в растениях ряда других сортов (Мысовка, Ранняя Махерауха, Рошинская), выглядевших менее пораженными. Это, очевидно, показывает, что несмотря на то, что земляничный дитиленх не причиняет значительного ущерба растениям сорта Люцида Перфекта, он в них может свободно размножаться. Следовательно, рассматриваемый сорт является выносливым, а не устойчивым. Вероятно, также следует оценивать и сорт Мице Шиндлер, выведенный из Люцида Перфекта. Сорт Рошинская (Дейч Эверн) был среднепораженным. Среди испытанных в этом опыте видов и форм *Fragaria*, устойчивых к земляничному дитиленху, найдено не было. Все они поражались наравне с садовой земляникой, и паразит в них свободно питался и размножался, его яйца обнаруживались постоянно.

Осенью 1964 г. на том же участке был заложен новый опыт. Методика заражения и уход за растениями были такими же, как в первом опыте. Учеты поражения и анализы растений проводились в 1965 г. одновременно в обоих опытах. Для испытания были взяты свободные от дитиленхоза растения перечисленных в табл. 2 сортов садовой земляники и видов *Fragaria*, полученных из коллекций Научно-исследовательского зонального института нечерноземной полосы, Главного Ботанического сада АН СССР и Майкопской ОС ВИР. В качестве эталона на этот раз был использован сорт Комсомолка, оказавшийся, согласно проведенным нами к этому времени полевым наблюдениям в различных районах страны, более восприимчивым, чем сорт Красавица Загорья. В испытание были включены сорта Георг Зольтвельдель и Фестивальная, устойчивые к земляничной нематодe (Szczȳgiel, 1963; Дроздовский, 1965; Лахменева, 1965), а также устойчивая к *Meloidogyne hapla* Chitwood западноамериканская земляника, *Fragaria virginiana* Duch ssp. *platypetala* (Rydb.) (Orchard, van Alarichem, 1961). Как и в предыдущем опыте были отобраны сорта различного географического происхождения, различных сроков созревания и контрастные по морфологическим признакам. В частности, испытывались сорта Секретарь Родигас, морфологический аналог виргинской земляники, ремонтантный сорт садовой земляники Сахалинская, ремонтантный гибрид *Fr. vesca* L., а также искусственный гибрид виргинской и чилийской земляники. Результаты опыта представлены в табл. 2.

Сильнее всего земляничным дитиленхом были поражены сорта садовой земляники Комсомолка (эталон) Спаркл, Кетскилл, Робинсон, Сахалинская, Георг Зольтвельдель. Несколько меньшим было поражение сортов Внучка, Зенга Зенгана и Талисман, а также ремонтантного гибрида *Fr. vesca* L. Устойчивых форм в этом опыте установлено не было, и яйца паразита постоянно обнаруживались во всех испытанных сортах и видах земляники.

В целом, в обоих опытах не было выявлено каких-либо различий в поражаемости различных видов и форм *Fragaria* земляничным дитиленхом.

Однотипность реакций видов *Fragaria* на заражение земляничным дитиленхом была подтверждена также вегетационным опытом 1964 г. Он был заложен 22 октября 1964 г. в теплице. В горшки диаметром 14 см с автоклавированной почвой были высажены в начале октября сеянцы видов *Fragaria* (список их приведен в табл. 3) и усы земляники сорта Комсомолка, свободные от дитиленхоза. Опыт ставился в четырехкратной повторности, с контролем. Каждой формы было не менее

Таблица 3

Результаты вегетационного испытания различных видов и форм *Fragaria* на поражаемость земляничным дитиленхозом (среднее из 4 повторностей по 3 растения в каждой)

Вид	Происхождение	Симптомы	Дитиленхоз на 1 г р. м.*
<i>Fr. ananassa</i> × Duch. Комсомолка (эталон 1)	Москва	+++	3,12
<i>Fr. viridis</i> Duch. (эталон 2)	»	++	1,31
<i>Fr. virginiana</i> Duch. ssp. <i>platyphala</i> Rydb. + St.)	Канада (Брит. Колумбия)	++	1,29
<i>Fr. virginiana</i> Duch. ssp. <i>glauca</i> (Wats.)	То же	++	1,21
То же	Аляска	++	1,31
<i>Fr. chiloensis</i> Duch.	Майкопская ОСФИР	++	2,01
<i>Fr. virginiana</i> × <i>Fr. chiloensis</i>	То же	++	1,16
<i>Fr. bucharica</i> Losin.	Памир	++	1,34
<i>Fr. cuneifolia</i> Nutt. et Howell.	Калифорния	++	0,91
<i>Duchesne indica</i>	Москва	++	1,23
<i>Fr. vesca</i> L. ssp. <i>semperflorens</i> (Duch.)	ФРГ и ГДР	+++	2,69

Условные обозначения: +++ — сильное поражение всех растений; ++ — поражение большинства растений.

* г р. м. — грамм растительной массы.

10 растений. Заражение произведено дважды (22.X и 1.XI 1964) путем введения капель суспензий дитиленхозов и помещения кусочков дитиленхозных галлов земляники. Инокуляционная нагрузка устанавливалась из расчета 75 дитиленхозов на растение. Средняя температура при инокуляции была 16,3°.

Анализ растений был произведен 10 декабря 1964 г. и его результаты приведены в табл. 3. Все испытывавшиеся формы *Fragaria* независимо от ареала распространения были восприимчивыми, но в меньшей степени, чем садовая земляника. В контроле дитиленхозов не было.

Результаты проведенного изучения поражаемости сортов садовой земляники и видов *Fragaria* стеблевой нематодой показали следующее.

1. Все изученные виды *Fragaria* и почти все испытанные сорта садовой земляники независимо от их географического происхождения или ареала в разной степени восприимчивы к *D. dipsaci*.

2. Сильнее поражаются сорта Комсомолка, Красавица Загорья, Кетскилл, Спаркл, Робинсон, Георг Зольтвельдель. Относительно выносливы сорта Мице Шиндлер и Люцида Перфекта.

3. Практически устойчивы к дитиленхозу и могут служить исходным материалом в селекции на устойчивость сорта Степная и Десертная Кубани. Недостатками этих сортов являются малая урожайность, сильная повреждаемость земляничным клещом и плохая транспортабельность ягод. Они стойко передают потомству свою устойчивость к дитиленхозу, и эта устойчивость, очевидно, является доминантной (Киртбая, устное сообщение). Обнаружение устойчивости к *D. dipsaci* у местного кубанского сорта земляники соответствует правилу Вавилова (1936), заключающемуся в необходимости первоочередного поиска устойчивых форм растений в местностях наиболее давнего массового распространения вредителей и болезней. Именно таким районом для земляничного дитиленхоза является Краснодарский край.

4. У сорта Георг Зольтвельдель устойчивость к земляничной нематодой не комбинировалась с устойчивостью к стеблевой.

5. Можно предполагать, что поражаемость сортов земляники стеблевой нематодой в некоторой степени зависит от того, насколько условия окружающей среды, особенно погодные условия и агрофон, соответствуют требованиям каждого сорта. При нарушении этого соответствия растения будут больше страдать от дитиленхоза.

6. Полученные данные в целом соответствуют выводам других исследователей, работающих преимущественно в Краснодарском крае. Однотипность поведения сортов в столь различных по почвенно-климатическим условиям районах, как Северный Кавказ и нечерноземная зона, показывает, что в обеих зонах встречается одна и та же раса *D. dipsaci*. Это может облегчить задачу селекции на устойчивость к паразиту.

Автор считает своим долгом выразить благодарность за любезное предоставление материала для испытания и ценные советы Т. П. Фило-софовой, А. Г. Лазаревой, Е. К. Киртбае, И. И. Чухляеву и особенно Т. П. Волковой, выписавшей ряд форм *Fragaria* из Сев. Америки и Таджикистана по нашей просьбе.

ЛИТЕРАТУРА

- Андреева В. И. 1966. Эффективность некоторых мероприятий по борьбе со стеблевой нематодой земляники. Материалы Всес. совещания по оздоровлению посадочного материала ягодных культур от вредителей и болезней. М.
- Вавилов Н. И. 1936. Ботанико-географические основы селекции. В сб.: «Теоретические основы селекции». Т. 1. М.—Л., Сельхозгиз.
- Данилов В. П. 1954. Стеблевая нематода на землянике.—Труды проблемных и тематических совещаний ЗИН АН СССР, 3.
- Дроздовский Э. М. 1965. Земляничная нематода. М., Изд-во «Колос».
- Еремин Г. В. 1961. Об устойчивости земляники к стеблевой нематодой.—Сельское хозяйство Северного Кавказа, № 12.
- Иваненко Б. Г., Метлицкий О. З. 1965. Опасный вредитель земляники.—Защита растений от вредителей и болезней, № 2.
- Катинская Ю. К. 1966. Сравнительная устойчивость сортов земляники к стеблевой нематодой *Ditylenchus dipsaci* (Kühn, 1857). Материалы Всес. совещания по оздоровлению посадочного материала ягодных культур от вредителей и болезней. М.
- Кедрова О. И., Ряднова И. М. 1948. Ягодники Краснодарского края. Краснодар-крайиздат.
- Лазарева А. Г. 1966. К вопросу об устойчивости сортов земляники к стеблевой нематодой. Материалы Всес. совещания по оздоровлению посадочного материала ягодных культур от вредителей и болезней. М.
- Лахменева К. А. 1965. О поражаемости земляники нематодой.—Защита растений от вредителей и болезней, № 10.
- Медведкова М. М. 1952. Стеблевая нематода на землянике и борьба с ней в условиях Краснодарского края (дипломная работа). М.
- Метлицкий О. З. 1965. О способах распространения стеблевой нематоды земляники и его предотвращении. Сборник работ молодых ученых НИЗИСип, 1.
- Черникова М. С. 1959. Стеблевая нематода земляники.—Труды ГЕЛАН, 9.
- Чубиншвили Ц. И. 1965. Борьба со стеблевой нематодой земляники.—Защита растений от вредителей и болезней, № 9.
- Baker K. R., Sasser J. N. 1959. Biology and control of the stem nematode, *Ditylenchus dipsaci*.—Phytopathology, 49 (10).
- Bingefors S. 1957. Studies on breeding red clover for resistance to stem nematodes. Vaxtödling. Plant husbandry.—Almqvist Wiksells. Upsala.
- Bingefors S. 1961. Stem nematode in lucerne in Sweden. 2. Resistance in lucerne against stem nematode.—Kungl. Lantbruks Hogskolans Annaler, 27.
- Blake C. D. 1962. The etiology of tulip-root disease in the susceptible and resistant varieties of oats infected by stem nematode *Ditylenchus dipsaci* (Kühn) Filipjev.—Annals of applied Biology, 50 (4).
- Frandsen K. J. 1951. Studies on the stem nematodes *Tylenchus dipsaci* (Kühn).—Acta Agriculturae Scandinavica, 1 (3).
- Goffart H. 1963. Fünfzig Jahre Forschung und Bekämpfung der Kartoffelnematoden (*Heterodera rostochiensis* Woll.).—Gesunde Pflanzen, 15 (6).
- Goodey J. B. 1951. Observations of the attack by the stem eelworm, *Ditylenchus dipsaci* on strawberry.—Ann. of applied Biol., 38 (3).
- Goodey J. B., Hooper D. J. 1962. Observations on the attack by *Ditylenchus dipsaci* of varieties of oats.—Nematologica, 8 (1).
- Griffiths D. J., Holden J. H. W., Jones J. M. 1957. Investigation on resistance of oats to stem eelworm, *Ditylenchus dipsaci* (Kühn).—Ann. of applied Biol., 45 (4).

- Hanna M. R., Hawn E. J. 1965. Seedling inoculations studies with the alfalfa stem nematode.—Canad. J. of Plant Sci., 45 (5).
- Jones J. M., Griffiths D. J., Holden J. H. W. 1955. Varietal resistance in oats to stem and bulb eelworm.—Plant Pathology, 4 (2).
- Khanna M. L., Nirula K. K. 1964. Breeding potatoes for resistance to root-knot nematode.—Current Science, 33 (10).
- Klinkenberg C. H. 1947. Aantjesziekte in aardbeien. Tijdschrift over Plantenziekten, 53.
- Lindhardt K. 1952. Undersogerlser over angreb af nematoden pa Jordbaer i Danmark.—Tidsskrift for Planteavl, 55.
- Orchard V. R., van Aldrichem M. C. J., 1961. Relative susceptibility of *Fragaria* spp. to the root-knot nematode *Meloidogyne hapla* Chitwood.—Plant Disease Report., 45 (4).
- Seinhorts J. W. 1952. Ein nieuwe methode voor het bepaaling van vaatbaarheid van rogenplanten voor aantasting door stengelaaltjes (*Ditylenchus dipsaci* Kühn) Filipjev.—Tijdschrift over Planteziekten, 62 (1).
- Seinhorst J. W. 1957. Breeding vor resistance to *Ditylenchus*. Proceedings S-19 Workshop in Phytoneematology.—Univ. of Tennessee.
- Smith O. F. 1958. Reactions of some alfalfa varieties to the stem nematode *Ditylenchus dipsaci*.—Phytopathology, 48 (2).
- Szczygiel A. 1963. Występowanie i szkodliwość wegorka truskawca (*Aphelenchoides fragariae*) oraz wegorka chryzantemowca (*Aphelenchoides ritzemabosi*) na truskawkach w połudnowej Polsce.—Buletyn Instytutu Ochrony roslin, 21.
- Thorne G. 1961. Principles of nematology. McGraw Hill Book Co. N. Y.

A. A. Парамонов

КРИТИЧЕСКИЙ ОБЗОР ПОДОТРЯДА *TYLENCHINA* (FILIPJEV, 1934) (*NEMATODA: SECERNENTEA*)

Герарт (Geraert, 1966) предложил выделить надсемейство *Cricone-matoidea* Geraert. Возник, следовательно, вопрос о ревизии надсемейства *Tylenchoidea* (Filipjev 1934). В этой работе делается попытка другого решения этой проблемы, связанного с предложением о выделении надсемейства *Hoplolaimoidea* n. superf. Вместе с тем поддерживается предложение Герарта (1966) о выделении двух подотрядов отряда *Tylenchida* Thorne, 1949.

Определительная таблица подотрядов отряда *Tylenchida* Thorne, 1949

- 1(2). Пора спинной железы смещена в область метакорпального бульбуса — в его передний сектор; только монодельфные самки; бурсальные крылья у самцов, если имеются, с бурсальными ребрами; если их нет, в хвосте самцов сохраняются бурсальные папиллы, в том числе терминальные *Aphelenchina* (Fuchs, 1937)
- 2(1). Пора спинной железы открывается в просвет пищевода в области прокорпуса, иногда слитого с метакорпальным бульбусом в общий комплекс; моно- и дидельфные самки; бурсальные крылья без ребер, бурсальные папиллы отсутствуют *Tylenchina* (Filipjev, 1934)

Одним из мотивов предложения выделить названные подотряды явилось убеждение в необходимости различать в составе подотряда тиленхин (тиленхат) два надсемейства: ранее предложенное надсемейство *Tylenchoidea* (Filipjev, 1934), Chitwood et Chitwood, 1937 и предлагаемое в этой работе новое надсемейство *Hoplolaimoidea* (Filipjev, 1934) superf. n.

В процессе разработки таксономии этого надсемейства я пришел к необходимости ревизии ряда подчиненных групп его и к соответственному пересмотру структуры последних. В результате проведенной работы возникло следующее представление о таксономическом строе отряда *Tylenchida* Thorne, 1949.

Отряд *Tylenchida* Thorne, 1949

Подотряд *Aphelenchina* (Fuchs, 1937)

Надсем. *Aphelenchoidea* (Fuchs, 1937) Thorne, 1949

Сем. *Aphelenchidae* (Fuchs, 1937) Steiner, 1949

Сем. *Aphelenchoididae* (Skarbilovich, 1947) ¹

Сем. *Anomyctidae* J. B. Goodey, 1960

Подотряд *Tylenchina* (Filipjev, 1934)

Надсем. *Tylenchoidea* (Filipjev, 1934) Chitwood et Chitwood, 1937

Сем. *Tylenchidae* Filipjev, 1934

Подсем. *Tylenchinae* Filipjev, 1934

Подсем. *Atylenchinae* Skarbilovich, 1959

Подсем. *Anguininae* Paramonov, 1962

Подсем. *Psilenchinae* subf. n.

Подсем. *Tylodorinae* subf. n.

Сем. *Neotylenchidae* (Thorne, 1941)

Подсем. *Neotylenchinae* Thorne, 1941

Подсем. *Nothotylenchinae* Thorne, 1941

Подсем. *Paurodontinae* Thorne, 1941

Подсем. *Ecphyadophorinae* Skarbilovich, 1959

Сем. *Sychnotylenchidae* fam. n.

Надсем. *Hoplolaimoidea* (Filipjev, 1934) superf. n.

Триба *Hoplolaimini* n. grad.

Сем. *Hoplolaimidae* (Filipjev, 1934) Wieser, 1953

Подсем. *Hoplolaiminae* Filipjev, 1934

Подсем. *Tylenchorhynchinae* Eliava, 1956

Подсем. *Rotylenchoidinae* Whitehead, 1958

Подсем. *Belonolaiminae* Whitehead, 1959

Подсем. *Dolichodorinae* Chitwood et Chitwood, 1950.

Подсем. *Trophurinae* Paramonov subf. n.

Сем. *Pratylenchidae* Siddiqi, 1963

Подсем. *Pratylenchinae* Thorne, 1949

Подсем. *Nacobbinae* Chitwood et Chitwood, 1950

Сем. *Heteroderidae* (Filipjev, 1934) Skarbilovich, 1949

Подсем. *Heteroderinae* Filipjev, 1934

Подсем. *Meloidogyninae* Skarbilovich, 1949

Триба *Criconematini* n. grad.

Сем. *Criconematidae* (Taylor, 1936), Thorne, 1949

Подсем. *Criconematinae* Taylor, 1936

Сем. *Paratylenchidae* Raski, 1962

Сем. *Tylenchulidae* (Skarbilovich, 1947), Kirjanova, 1953

Подсем. *Tylenchulinae* Skarbilovich, 1947

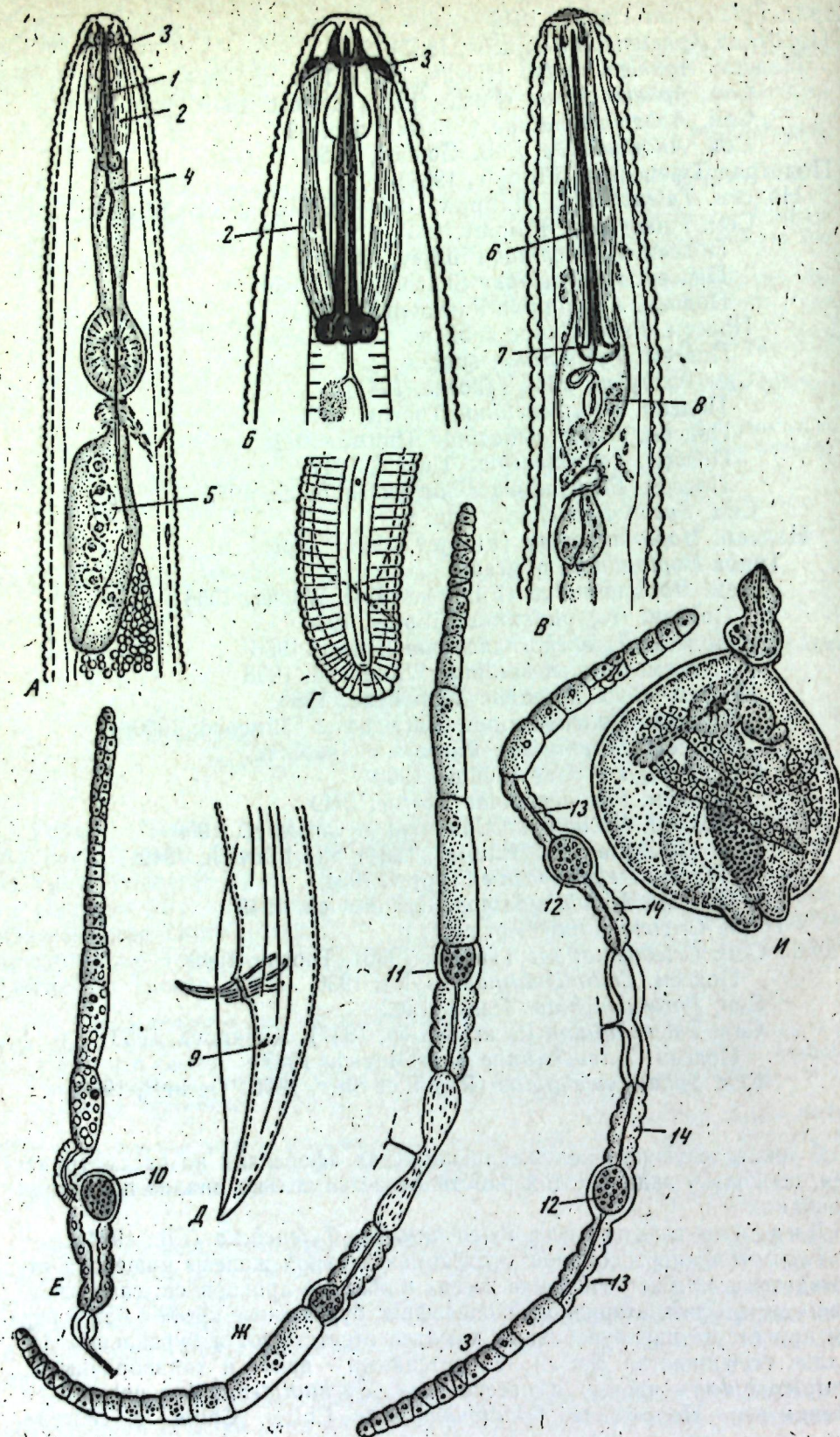
Сем. *Sphaeronematidae* (Raski. et Sher, 1952) Geraert, 1966

В нижеследующем изложении подотряд афеленхин не рассматривается, поскольку задачей этой работы остается только анализ подотряда тиленхин.

Диагноз подотряда *Tylenchina* seu *Tylenchata* (Fil., 1934):

Tylenchida; пора спинной эктоферментативной железы пищевода открывается в просвет пищевода всегда в области прокорпуса; самки первично дидельфны, вторично монодельфны; бурсальные крылья без ребер или при отсутствии бурсальных крыльев отсутствуют и бурсальные папиллы; большинство связано с растениями — явно- и тайнобрачными, *Neotylenchidae* — частью с насекомыми, *Sychnotylenchidae* целиком с насекомыми. Положение *Allantonematidae* Chitw. Chitw. в системе

¹ Структура этого надсемейства здесь не ревизуется, факультативно оставаясь в соответствии с ранее опубликованной (Парамонов, 1964).



Tylenchina мне представляется неясным, возможно, что это особое надсемейство. Независимо от сказанного я предпочитаю различать в составе *Tylenchina* два надсемейства: *Tylenchoidea* (Filipjev, 1934) Chitw. et Chitw., 1937, и *Hoplotaimoidea* superfam. n.

В этой работе делается попытка характеристики этого нового надсемейства, предлагается диагноз его и дифференциальные эколого-морфологические признаки, обособляющие гоппололаймондную группу от надсемейства *Tylenchoidea* (Filipjev, 1934) Chitw. et Chitw. Полный анализ нового надсемейства предлагается в другой работе, готовящейся к печати. Предварительно здесь необходимо указать на признаки и терминологию, которая используется в данной статье на основании анализа нового надсемейства.

1. Различаются мелкие стилеты (8—14 мк), крупные (15—50 мк), гипертрофированные (до 100 мк и выше). Стилеты последнего типа обычно достигают переднего края метакорпального бульбуса и, как правило, вызывают скоррелированное утолщение прокорпуса, у некоторых групп (*Criconematidae*) сливающегося с метакорпальным бульбусом. Головки стилета различаются следующих типов: мелкие и крупные сферические головки, радиальные головки, вытянутые по трем радиусам, опущенные головки — отогнутые к заднему концу тела, головки с протуберанцами — выростами, направленными вперед и возникшими в результате эргонических корреляций между головкой стилета как опорой и проксимальным концом протракторов.

2. Типы пищевода. Гоппололаймондный пищевод: а) метакорпальный бульбус обычно выпукло-овальный или сферический, со склеротизированной внутренней полостью, б) кардинальный (задний) бульбус с железами, охватывающими начало средней кишки в различных вариантах (родовых) глубины охвата и формы его. Тиленхондний пищевод: а) метакорпальный бульбус варьирует в сторону суженно-овального контура или охвачен процессами иммобилизации функций, сужен или рудиментирован, или в состоянии редукции, но без утраты внутренней полости. Неотиленхондний пищевод: а) метакорпальный бульбус иммобилизован с утратой внутренней полости, железы кардинального бульбуса либо в ткани пищевода, либо охватывают начало средней кишки, как в гоппололаймондном пищеводе (рис. 1, 2).

3. Типы яичников. Гоппололаймондный яичник: а) принадлежит к дили или монодельфной половой системе самок; б) олигопропаторный (с одним рядом овогониев), мезопротаторный (два ряда овогониев), полипропаторный (несколько рядов овогониев); в) сперматека всегда сферическая, иногда вторично овальная (*Pratylenchinae*) и либо лежит проксимально от преутеральной железы (квадриколумеллы авторов), либо делит ее на проксимальную, лежащую рядом с яичником, и

Рис. 1. Интеграция признаков, характерных для надсемейства *Hoplotaimoidea* (Filipjev, 1934) superfam. n.

А — гоппололаймондный пищевод *Hoplotaimus setinhorstii*: 1 — крупный стилет; 2 — протракторы, параллельные оси стилета; 3 — развитый опорный скелет головной капсулы; 4 — гетеротинически смещенная назад от основания стилета пара спинной железы; 5 — железы кардинального бульбуса, налегающие на начало средней кишки.

Б — головной конец тела *Rotylenchus* sp. гоппололаймондного типа. В — головной конец *Criconemoides annulatum*: 6 — гипертрофированный стилет с головками, несущими крайние протуберанцы (7); 8 — типичный криконемондний пищевод: метакорпальный бульбус крупнее кардинального, несущего интраэзофагеальные железы.

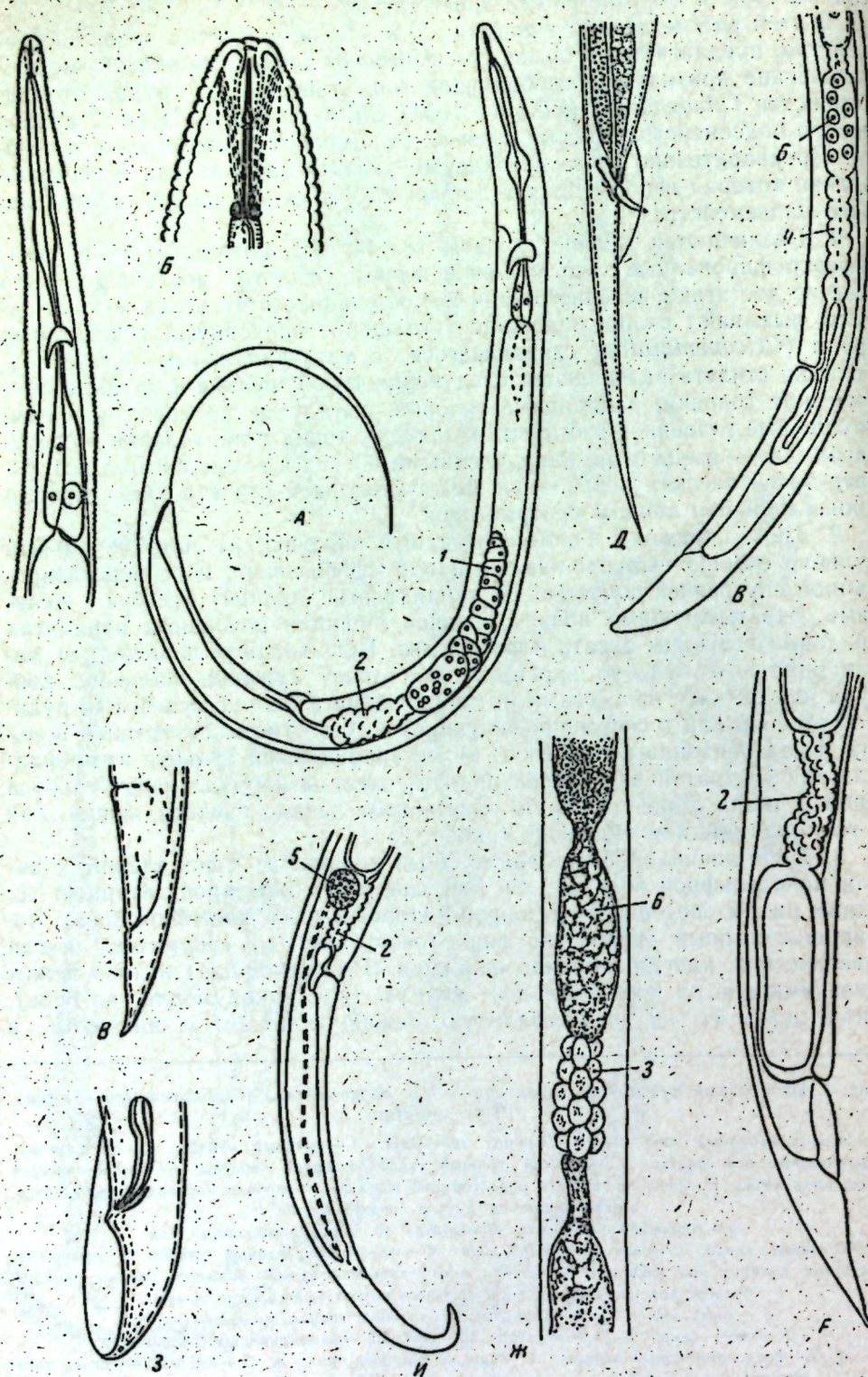
Г — хвост самки *Tylenchorhynchus* sp. типичной гоппололаймондной формы.

Д — хвост самца *Tylenchorhynchus* sp., несущий «фазмидальное ребро» (9).

Е, Ж, З — гоппололаймондные яичники: Е — криконемондного типа; Ж, З — гоппололаймондного типа; 10—12 — сферическая сперматека, лежащая между проксимальным (13) и дистальным (14) участками преутеральной железы.

И — седентарные самки.

Комбинировано по разным авторам



дистальную часть, примыкающую к матке; г) преутеральная железа длинная, одиночная или разделенная сперматекой на две половины (см. выше). Тиленхонидный яичник: а) всегда монодельфный; б) преутеральная железа либо как в гоппололаймонидном яичнике (длинная), либо иррегулярная, состоящая из иррегулярной группы клеток, либо регулярная в виде квадриколумеллы; сперматека либо сферическая, либо трубчатая, никогда не наблюдаемая в гоппололаймонидном яичнике; неотиленхонидный яичник: близок либо к гоппололаймонидному, либо к тиленхонидному.

4. Типы бурсальных крыльев: а) суперпелодерные крылья заходят за конец терминуса хвоста; б) пелодерные крылья достигают конца хвоста; в) лептодерные не достигают конца хвоста; г) аданальные только перекрывают анальную область; д) бурсальные крылья с «фазмидиальным ребром» — условное наименование, относящееся к особому типу бурсальных крыльев, когда от фазмиды отходит короткий канал, ориентированный параллельно плоскости бурсального крыла, справа и слева (рис. 1, 2).

5. Типы организации. Гоппололаймонидные типы: а) основной гоппололаймонидный тип (Hoplolaimidae); кольчатая головная капсула; крупный, реже гипертрофированный стилет; часто сильно склеротизированный спорный внутренний скелет головной капсулы; гоппололаймонидный пищевод; ди- и монодельфная гоппололаймонидная женская половая система; тупой хвост самок; бурсальные крылья супер и пелодерные или лептодерные; у форм с «фазмидиальным ребром» пищевод может быть с тиленхонидным строением пищеводных желез; форма тела цилиндрическая, часто изогнутая или спиральная; б) гетеродеронидный тип (Heteroderidae). Самки вздуты, хвост рудиментирован, самцы без бурсальных крыльев; прочие признаки — гоппололаймонидные, но женские половые трубки полипропаторные — с большим числом овогониев; в) криконемонидный тип; кутикула часто грубо кольчатая; стилет гипертрофированный; метакорпальный бульбус слит с прокорпусом и крупнее кардиального, всегда с интраэзофагеальными железами; один гоппололаймонидный яичник; хвост заострен или туповат (семейство Criconematidae); в) тиленхулидный тип; самки вздуты; метакорпальной бульбус крупнее кардиального; один яичник гоппололаймонидного типа; бурсальные крылья имеются или их нет (Tylenchulidae) (рис. 1).

Рис. 2. Интеграция признаков, характерных для надсемейства Tylenchoidea (Filipjev, 1934) Chitwood et Chitwood, 1937

А — *Aglenchus costatus* (de Man) — пример общей демонстрации тиленхонидной интеграции признаков: типичный тиленхонидный пищевод с интраэзофагеальными железами; олигопропаторный яичник, трубчатая сперматека, иррегулярная преутеральная железа, тонкий терминус хвоста.

Б — головной конец тела того же вида: кольчатая головная капсула (гоппололаймонидный признак), но распространенные в этом надсемействе косые протракторы стилета.

В — хвостовой конец тела *Ditylenchus mirus* Andrassy: хвост, не типичный для тиленхонидных форм, преутеральная железа гоппололаймонидного типа, но сперматека типичная трубчатая, известная только у тиленхонидных форм.

Г — передний конец тела *Nothotylenchus acris* Thorne: тиленхонидный тип пищевода приобретает значение неотиленхонидного, поскольку в метакорпальном бульбусе отсутствует бульбарная полость.

Д — аданальная бурса у *Paurodontus gracilis* (Neotylenchidae).

Е — хвостовой конец тела *Hexatylus viviparus* Goodey: сильно развитая иррегулярная преутеральная железа.

Ж — участок тела самки *Ditylenchus dipsaci* Kuhn: типичная регулярная преутеральная железа типа квадриколумеллы *quadricolumella* и характерная только для тиленхонидных групп трубчатая сперматека.

З — хвост самца того же вида с пелодерной бурсой.

И — хвостовой конец тела *Boleodorus thylactus* Thorne.

1 — олигопропаторный яичник; 2 — иррегулярная преутеральная железа; 3 — квадриколумелла или регулярная преутеральная железа; 4 — преутеральная железа гоппололаймонидного типа; 5 — сферическая сперматека; 6 — трубчатая сперматека.

Гоппололаймонидные признаки всегда скоррелированы с тиленхонидными, которых нет у гоппололаймонидных форм. Сборный рисунок.

1(2). Головная капсула кольчатая или гладкая, хвост самок конический, у многих форм удлинённый или с тонким терминусом; опорный скелет головной капсулы развит слабо; метакорпальный бульбус овальный или рудиментированный и развит слабо; метакорпальный бульбус выпукло-овальный или сферический; трофирован; как правило, один яичник; сперматека трубчатая или сферонидная; преутеральная железа регулярная или иррегулярная; пищеводные железы, как правило, в кардинальном бульбусе, изредка охватывают начало кишки; эктопаразитические микогельминты, фитогельминты неспецифического и специфического патогенного эффекта; эндопаразиты стеблей и их производных, иногда — корней; паразиты гаметофита; паразиты тайно и явнотрачных.

Надсемейство *Tylenchoidea* (Filipjev, 1934) Chitw. et Chitw., 1937.

2(1). Головная капсула обычно кольчатая; хвост самок, как правило, тупо округлен или приострен, обычно короткий; опорный скелет головной капсулы явственный или мощный; метакорпальный бульбус выпукло-овальный или сферический; либо слит с прокорпусом в мощный комплекс; стилет мощный или гипертрофированный; два или вторично один яичник; сперматека сферическая или сферонидная; никогда не трубчатая; пищеводные железы, как правило, охватывают начало средней кишки; реже в кардинальном бульбусе; бурса чаще пелодерная или ее нет; экто- и эндопаразиты корней явнотрачных; самки эндопаразитов корней чаще вздуты и седентарны; нет микохилофагов, нет эктопаразитических микогельминтов.

Надсемейство *Hoplotaimoidea* superfam. n.

Обоснование предлагаемой новой системы подотряда тиленхат не может быть сведено только к описательно-морфологическому анализу. Большое значение имеет эколого-морфологический анализ, так как он показывает, каковы были направления эволюции рассматриваемых здесь групп тиленхид и каковы были причины формирования их морфологической организации.

Предварительно я хотел бы подчеркнуть, что гоппололаймонидная организация характеризуется наиболее четко выраженной интеграцией конкретных «гоппололаймонидных» признаков, показанных в предшествующей таблице для определения надсемейств тиленхат. Суть обособленности гоппололаймонидной группы (надсемейства) не в том, что отдельные признаки ее (железы пищевода, охватывающие начало средней кишки, сферическая сперматека и т. п.) не встречаются у тиленхонидных форм — напротив, они у последних встречаются, но в том, что, во-первых, у последних они встречаются в других связях (например, с длинным суженным хвостом), а во-вторых, тиленхонидные признаки не наблюдаются у гоппололаймонидных форм. Только кардинальный отдел пищевода у гоппололаймонидных форм может быть «тиленхонидным», однако он связан всегда с признаками, которых нет у тиленхонидных форм, например с «фазмидиальным ребром» или с гипертрофированным стилетом. Я бы сказал, что в отличие от высокой интеграции гоппололаймонидных признаков у гоппололаймонидных форм, у тиленхонидных форм они подвергаются дезинтеграции путем возникновения особых черт организации, связанных с иной экологией. Именно эту сторону различий между двумя надсемействами и необходимо далее осветить.

Диагноз и эколого-морфологическая характеристика надсемейства *Hoplotaimoidea* (Filipjev, 1934) Paramonov, 1966; *Tylenchina* seu *Tylenchata*; как правило, кольчатая головная капсула; скелет ее часто явственный или мощный; стилет чаще крупный или гипертрофированный; головки стилета сферические, радиальные, опущенные, у ряда форм с протуберанцами; протракторы под небольшим углом или параллельны оси стилета; выпукло-овальный или сферический метакорпальный бульбус; кардинальный бульбус обычно охватывает начало кишки; если не охватывает, то либо бурса с «фазмидиальным ребром», либо метакорпальный бульбус слит с прокорпусом и часто крупнее кардинального; гонады самок первично дидельфные, вторично монодельфные, всегда гоппололаймонидного типа; хвост самок обычно с тупым терминусом

или конический; бурсальные крылья суперпелодерные, пелодерные, лептодерные, иногда несут «фазмидиальное ребро», либо их нет, экто- и эндопаразиты корневой системы *Phanerogamae*; нет микохилофагов; специализированные эндопаразиты корней диморфны — самцы стройные, самки вздуты, способны вырабатывать матрикс, функционирующий как отека, частью превращаются в цисты, несущие яйца и личинок.

Типичное семейство: *Hoplotaimidae* (Filipjev, 1934) Wieser, 1953. В рамках этого семейства господствуют эктопаразиты корневой системы явнотрачных, обычно с крупным стилетом или даже гипертрофированным, т. е. с признаками явной специализации (подсемейства *Belotaiminae*, *Dolichodorinae*, *Trophurinae*). Отбор на крупный стилет, обусловленный эктопаразитизмом в корнях и удержавшийся и у эндопаразитов данного надсемейства, имел значение отбора на утрату способности к микохилофагии, и соответственно — на утрату зависимости фитопаразитизма от связей с гифомицетами. В предшествующих работах я развил точку зрения (1958), согласно которой тиленхиды стали паразитами растений в результате проникновения в их ткани вслед за фитопаразитическими гифомицетами. Эта точка зрения, видимо, верна в отношении тиленхонидных форм (см. ниже), но не объясняет возникновения фитопаразитизма гоппололаймонидных форм. Можно лишь допустить, что предки этих форм, равно как и тиленхонидной группы, были эктопаразитическими микогельминтами. Основания этого предположения рассматриваются ниже. Однако эволюция гоппололаймонидных форм по пути освобождения от микохилофагии, как это сказано выше, через укрупнение стилета и потерю тем самым способности к микохилофагии. Вероятно, именно поэтому гоппололаймонидные формы не культивируются на грибах в агаре. Поэтому переход от эктопаразитизма к эндопаразитизму осуществлялся в пределах *Hoplotaimoidea* совершенно оригинальным путем.

На первых шагах этой эволюции эндопаразиты весьма примитивны и сохраняют фактически ту же организацию, какую имеют эктопаразитические *Hoplotaimidae*, как, например, виды родов *Hoplotaimus* Daday, *Scutellonema* Andrassy, *Rotylenchus* Filipjev, *Trichotylenchus* Whitehead, *Tylenchorhynchus* Cobb. Однако уже в рамках этих родов начинается развитие примитивного эндопаразитизма, который особенно ясно проявляется у представителей рода *Helicotylenchus* Steiner, хотя все эти формы сохраняют преимущественно эктопаразитическую характеристику. С другой стороны, уже в пределах пратиленхид намечается константный переход к примитивному эндопаразитизму крупностилетных форм подсемейства *Pratylenchinae* Thorne. Пратиленхины, вместе с гоппололаймонами, входят в группу мигрирующих корневых паразитов (Pitcher in Southey, 1965). Мигрирующие экто- и эндопаразиты вызывают в корневой системе примитивный некроз. Этот последний провоцирует выход нематод из некротизированной корневой ткани в почву с последующей инвазией новых корешков растений-хозяев. Уже в этих случаях проявляется интересная черта биологии этих примитивных корневых паразитов. Некроз всегда становится фактором, неблагоприятным для данных особей этих паразитов, но вместе с тем он приобретает важное значение как фактор, провоцирующий выход нематод из некротизированных корней и инвазию других корней, т. е. приобретает значение фактора, способствующего повышению экстенсивности инвазии.

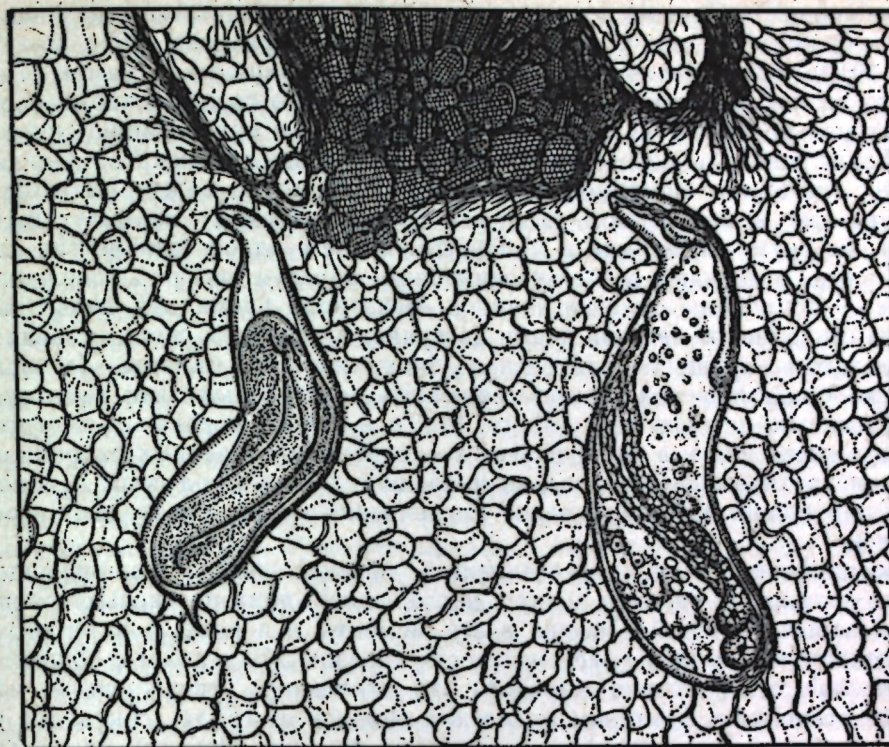
Однако этот путь развития не мог привести к совершенствованию эндопаразитизма и повышению специализации в соответствующем направлении. Замечательно, что гоппололаймонидные формы осуществили развитие эндопаразитизма в особом направлении, связанного с усложнением биохимических отношений с растением-хозяином.

Это особое направление развития эндопаразитизма проявилось в ря-

де гопполоидных групп. Прежде всего, оно возникает уже в пределах семейства пратиленид, а именно у представителей подсемейства *Nacobinae*. У форм рода *Nacobbus* Thorne et Allen самки приобрели вздутую форму тела и стали седентарными, т. е. утратили способность к перемещению в пространстве. Яйца и личинки защищены выделяемым самками матриксом, образующим оотеку, причем самки вызывают развитие на корнях галлов. Хеслинг (Hesling in Southey, 1965) справедливо указывает, что матрикс (оотека) имеет защитное значение. Пока самка не достигла взрослого состояния, она не вызывает некроза в корнях, хотя и питается за счет корневой ткани. Личинки в корнях проделывают две линьки. Только к этому времени в корнях начинается некроз. Реагируя на него, личинки, обладающие в отличие от самки подвижностью, покидают некротизированные корешки, уходят в почву и инвазируют новые корешки. Если мы сравним этот процесс с тем, который наблюдается у экто- и эндопаразитических форм, в частности у пратиленин, мы сможем констатировать, что род *Nacobbus* обладает более специализированными формами адаптации к эндопаразитизму. Седентарность самок, сама по себе, увеличивает «риск некроза», так как седентарные самки не могут уйти из некротизированной зоны корневой ткани. Однако уже у накоббин возникают биохимические отношения с растением-хозяином, отодвигающие сроки наступления некроза приблизительно до момента, когда личинки успевают проделать две линьки, стать тем самым инвазионными и среагировать на наступающий некроз путем ухода в почву, откуда они проникают в новые корешки. Следовательно, уже у накоббин вырабатывается некоторый комплекс адаптаций к специализированному эндопаразитизму, а именно: возникновение биохимических отношений с растением, отодвигающих сроки наступления некроза, развитие в этой же связи седентарности, а равно способности выделять матрикс, обеспечивающий образование защитной оотеки, наряду со вздутой формой тела самок.

Если бы эти особенности биологии накоббин были единичны, вопрос не имел бы столь жгучего интереса. Но дело в том, что этот тип специализированного эндопаразитизма ясно проявляется в различных группах гопполоидных эндопаразитических форм.

Очень ярко выражен он в пределах семейства *Heteroderidae* Skarbilovich. Это семейство филогенетически не связано с накоббинами и образует особую филогенетическую ветвь гопполоидов. Тем не менее в пределах этого семейства конвергентно возникают сходные адаптации, в частности у рода *Meloidogyne* Goeldi. Когда личинка галловой нематоды проникает в корешок, в нем не возникает некроз. Это обеспечивается, в первую очередь, тем, что бактериальная флора, вносимая инвазионной личинкой в ткань корешка, гибнет в ней, и галл, образующийся под влиянием биохимической активности развивающейся личинки, остается стерильным, как это показали исследования Покровской (1961). Галл остается свободным от некроза и в дальнейшем в результате своеобразных биохимических взаимоотношений между развивающейся галловой нематодой (самкой) и растением-хозяином. Суть этих отношений, как мне кажется, правильно объяснил Мюге (1965). В своих исследованиях он пришел к выводу об ответственном значении гигантских клеток, образующихся при мелойдогнине или гетеродерозе. Гигантские клетки рассматриваются авторами как трофические посредники между нематодой и растением. Согласно данным Мюге, образование гигантских клеток (симпластов) есть следствие взаимодействия ферментов нематоды с глютаминоном растительной клетки. При этом возникает известный ритм взаимодействий, выраженный в том, что растение вырабатывает ингибиторы фермента нематоды. Фермент вызывает гидролиз тканей, в результате которого нематода создает источник своего питания, поглощая продукты гидролиза. Вслед за тем возникает пауза в эктоферментативной



0,2 мм

Рис. 3. Срез через ткань галла клинского огурца. Самец в шкурке и молодая самка *Meloidogyne incognita* (Kofoid et White, 1919) Chitwood, 1949, обращенные головными концами к гигантским клеткам. Ткань галла без признаков некроза. Ориг.

активности нематоды. Это пауза открывает для растения возможность накопления ингибиторов и усиления синтетических процессов. Именно в этой связи гигантские клетки, оставаясь источником питания нематоды, характеризуются восстановительными процессами и следовательно как бы страхуются от возникновения преждевременного некроза.

Эти отношения действуют на протяжении онтогенеза нематоды (рис. 3). Но у самок галловых нематод выработалось еще одно защитное приспособление. Медженти и Аллен (Maggenti, Allen, 1960) показали, что имеются закономерные соотношения между выделением матрикса, за счет которого формируется оотека, и выделением яиц. Фиброзный матрикс выделяется из анальных желез самки галловой нематоды ритмично, порциями. Когда перинеальная область тела самки полностью покрывается матриксом, начинается выделение яиц, погружающихся таким образом в матрикс. Совершенно ясно, что в данном случае мы имеем дело с адаптивным процессом, отработанным отбором (Парамонов, 1962). Эти отношения подтверждают мысль о том, что оотека (матрикс) имеет защитные функции. Именно в этой связи ритм процесса таков, что сперва выделяется матрикс, и только после этого начинается кладка яиц. Это подтверждает мнение Хеслинга о защитном значении оотеки.

Личинки, вышедшие из яйцевых оболочек, остаются сперва в матриксе оотеки. Если галл невелик, они в дальнейшем высвобождаются из матрикса, и если перинеальная область самки торчит наружу (в почву), то личинки выходят туда же, и затем, при возможности, инвазируют

новые корешки. Однако, если оотека глубоко сидит внутри галла, личинки могут остаться в его ткани (см. например, Парамонов, 1954, рис. 9, стр. 1010), претерпевая здесь онтогенез и превращаясь в самок. Так, может возникнуть комплекс самок в ткани одного галла, который соответственно разрастается и приобретает значение и организацию сингалла. Такие сингаллы некоторое время также свободны от некроза. Однако в этих сингаллах биохимические взаимоотношения между растительной тканью и комплексом галловых нематод (самок) не могут быть столь же ритмичными, как в маленьком галле с одной самкой, так как онтогенезы отдельных особей несинхронны, образуя уже ряд поколений, точнее — популяцию самок и личинок. Некоторое время эти первичные галлы свободны от некроза, но он наступает в конечном счете, оставаясь результатом нарушения конкретного биохимического баланса, основанного на биохимических взаимоотношениях между галловыми нематодами (самками) и растением (Мюге, 1965); в галлах возникают деструктивные изменения и в дальнейшем, под влиянием почвенных сапробионтов — некротические процессы, возникающие также и под прямым влиянием нарушений названных выше соотношений между нематодами и растением.

Возникновение некроза становится информацией, провоцирующей выход личинок из галла в почву с последующей инвазией новых корешков и новых растений. Обычно в эти моменты и в поле, и в теплицах наблюдается повышение экстенсивности инвазии. Мы можем с общеприимной точки зрения выразить эти отношения утверждением, что некроз становится фактором выселения личинок из галла (сингалла) и, следовательно, фактором распространения инвазии. Поэтому при наличии описанных отношений некроз из фактора, вредного для нематоды, превращается в фактор, полезный для нее.

В целом возникает законное представление, что сперва, т. е. в начале онтогенеза и в ходе формообразования молодых седентарных самок под влиянием биохимических взаимоотношений нематоды и растения, некроз отодвигается на конечные стадии развития галла, когда самки успевают произвести потомство¹, состоящее из подвижных личинок 2-го возраста. Но подвижность личинок снимает «риск некроза», так как личинки могут уйти из некротических зон и проникнуть в новые корешки. В этих отношениях мы имеем возможность видеть особую форму адаптации вида к повышению коэффициентов размножения. Подчеркнем здесь, что, оставаясь филогенетически различными ветвями развития гоппололаймонидных форм, наковбины и галловые нематоды обладают сходными адаптациями к эндопаразитизму.

Гоппололаймиды были источником развития другой группы — подсемейства *Heteroderinae* Skarbilovich. Как известно, самки гетеродерин также вздуты и седентарны, способны образовывать оотеки, как и предшествующие группы. У гетеродерин возникает, однако, другой тип защитной адаптации. Стареющие самки превращаются в цисты, содержащие яйца и личинок. В этих новых связях некроз утрачивает свое значение. Выход личинок из цист определяется не его влиянием, а реакцией их на диффузаты корней и другие факторы.

Тем не менее закономерности онтогенетических адаптаций названных выше групп во многом конвергентно сходны и притом под влиянием адекватных факторов в результате адаптаций к эндопаразитизму в корнях растений, т. е. в условиях биоценологических связей с ризосферой. Мы можем констатировать, что для рассмотренных эндопаразитов корней характерен известный набор адаптивных признаков, упоминавшихся выше. Прежде чем мы подведем итоги их характеристики, рассмотрим еще одну специфическую гоппололаймонидную ветвь. Эта ветвь открывает

¹ Отодвигание сроков наступления некроза коррелируется фактически значительными сроками онтогенетического цикла.

свою историю семействами *Paratylenchidae* (Raski) и *Criconematidae* (Taylor), представленных специализированными эктопаразитами с гипертрофированным стилетом и женской половой системой модифицированного гоппололаймонидного типа (рис. 1). Криконематиды испытали значительную радиацию (см. De Grisse, Loof, 1965). В качестве специализированных эктопаразитов паратиленхи, по-видимому, оказались источником развития семейства *Tylenchulidae* (Skarbilovich), сохраняющего черты сходства с первыми в организации пищевода, женской половой трубки и хвоста самцов. Переход тиленхулид к корневому эндопаразитизму, независимо от наковбины и гетеродерид, вызвал у тиленхулид адаптации, сходные с адаптациями названных групп. Тело самок тиленхулид вздуто, они также всегда седентарны и способны вырабатывать матрикс. Замечательно, что матрикс образуется не за счет желез, как у мелойдогиний, а из выделений экскреторной системы (Maggenli, 1962). Этот факт подчеркивает, что образование матрикса — биологическая необходимость в условиях эндопаразитирования, выработанная гоппололаймонидными формами. Он становится необходимым звеном интеграции гоппололаймонидного организма, связанного с почвой и ее биоценотической системой. Развитие матрикса определяет природу корневого паразита седентарной организации. Но матрикс, выполняя функции защитной оотеки (в том числе и против некроза), скоррелирован со всеми другими признаками — с их седентарностью, вздутым телом самок, сдвижением сроков развития некроза на период, когда онтогенетическое формообразование завершено и когда неподвижная (седентарная) самка производит подвижное потомство в форме личинок, способных покинуть зоны некроза, уйти в почву и инвазировать новые корешки. Биохимические моменты этой системы адаптаций также подчинены их интегрированному целому, которое составляет основу характеристики эндопаразитических корневых гоппололаймонидных форм. Корневой эндопаразитизм в его почвенно-биоценологических связях создал через отбор этот тип организации и определил формирование рассматриваемого надсемейства. Именно по этой причине мы находим в пределах всех семейств *Homolaimoidea* параллельные типы организации, конвергентно сходные. Так, среди эктопаразитических форм мы видим сходные с криконематидами в некоторых ответственных признаках группы (*Belonolaiminae*, *Dolichoderinae*, *Trophurinae*), в частности, в организации стилета и метакорпального бульбуса, хотя названные выше подсемейства гоппололаймид филогенетически неадекватны криконематидам. Мы можем только подчеркнуть, что у форм названных подсемейств и у криконематид наблюдается конвергентно-сходный тип развития специализированных адаптаций к эктопаразитизму за счет корневой системы. Это отвечает нашему основному тезису об историческом единстве всех эктопаразитических групп гоппололаймонидной интеграции. Этот же вывод справедлив и для эндопаразитических групп гоппололаймонидного плана организации. Мы видим, в частности, что в пределах ряда групп, а именно у *Nacobbinae*, *Heteroderidae*, *Tylenchulidae*, т. е. у трех групп различного происхождения и имеющих значение различных ветвей радирующего гоппололаймонидного комплекса, возникают однотипные адаптации к специализированному корневному эндопаразитизму, выраженные в следующих, взаимно координированных признаках: а) седентарности вздутых самок, б) развитии специфических биохимических отношений с растением-хозяином, обеспечивающих сдвижение сроков наступления некрозов на период развития подвижного личиночного потомства, в) способности вырабатывать матрикс, функционирующий в качестве защитной оотеки. При этом матрикс может иметь различное происхождение, но всегда адекватное значение, что подчеркивает его адаптивное значение и соответствующую функцию.

Мы имеем, таким образом, право констатировать, что все семейства и подсемейства гоппололаймонидной группы характеризуются сходными

формами адаптивного эволюционного процесса, протекавшего под влиянием отбора на морфо-физиологическую интеграцию жизненных форм, приспособленных к питанию в качестве паразитов корневой системы явнотрофных. Эта линия развития специфического корневого экто- и эндопаразитизма характеризуется трофикой, независимой от гифомицетов. Гоплолаймонидные формы могут способствовать внедрению грибов в ткани корней в результате перфорации клеточных оболочек растительных (корневых) тканей стилетом, а равно снижая сопротивляемость растений против микозов (об этом см. Турлыгина, 1966) в результате биохимической активности нематод. Разумеется, за эти процессы ответственны не только гоплолаймонидные группы, но здесь я отмечаю именно их роль. Наиболее важен факт отсутствия микохилофагии у крупностилетных форм, а равно у форм с гипертрофированным стилетом. Видимо, в этой связи не достигается и культивирование *Hoplolaimoidea* на средах с грибами и разработан, соответственно, метод культивирования этих нематод на культурах растительных тканей (Tyler, 1952; Feder, 1958; Peacock, 1959; Tiner, 1960, и др.).

Надсемейство *Hoplolaimoidea* должно рассматриваться как целостная и естественно сложившаяся эколого-морфологическая система, испытавшая глубокую внутреннюю адаптивную радиацию, ограниченную активность в пределах корневой системы явнотрофных и биоценологических отношениями с ризосферой. Эти условия привели надсемейство *Hoplolaimoidea* к биологическому прогрессу и к широчайшему распространению, а равно к паразитированию в корнях огромного количества видов явнотрофных. Гоплолаймонидные группы фитогельминтов становятся господствующими представителями тиленхид корневой системы *Phanerogamae*.

Представители другого надсемейства тиленхат — *Tylenchoidea* — имеют несравнимо меньшее значение в корневом паразитизме, чем *Hoplolaimoidea*.

Диагноз и эколого-морфологическая характеристика надсемейства *Tylenchoidea* (Filipjev, 1934) Chitw. et Chitw., 1937.

Диагноз надсемейства *Tylenchoidea* (Filipjev, 1934) Chitw. et Chitw.: *Tylenchida*; кольчатая или гладкая головная капсула; скелет ее обычно слабо развит; стилет небольшой, изредка крупный или гипертрофированный; протракторы часто косые; метакорпальный бульбус овальный, суженно-овальный, с полостью, либо рудиментирован и без полости; кардинальный бульбус тиленхоидный или с железами, охватывающими начало кишки; один яичник с трубчатой или сфероидной сперматекой; хвост самок, как правило, удлиннен и конически сужен в тонкий или заостренный терминус, реже он притуплен; у самцов лептодерные или аданальные крылья, редко пеллодерные; нет «фазмидиального ребра»; самки эндопаразитов никогда не вздутые; экто- и эндопаразиты тайно- и явнотрофных; много микохилофагов.

Типичное семейство: *Tylenchidae* Filipjev, 1934.

Семейство тиленхид образует естественную, но сложную группу родов и подсемейств. Основной экологической чертой этого семейства надо считать сохранение связей с тайнотрофными, в том числе с гифомицетами. Другой характерный экологический признак — паразитирование в стеблях, их производных, в листьях и гаметофите. Связь с гифомицетами — важный элемент характеристики тиленхид и даже всего надсемейства *Tylenchoidea* в целом. Она важна в определении экологической природы рассматриваемого надсемейства, его экологических признаков и в выработке характеристики семейства тиленхид. Бросается при этом в глаза, что в составе родов, среди которых имеются типичные фитогельминты — эндопаразиты специфического патогенного эффекта, известны также виды, принадлежащие экологически к группе форм, тесно связанных с гифомицетами. Так, в пределах рода *Ditylenchus* (Kühn) наряду

с типичными фитогельминтами специфического патогенного эффекта, такими, как *D. angustus* (Butler), *D. dipsaci* (Kühn), *D. destructor* Thorne, известны виды, экологически связанные с гифомицетами. Таковы, например, *D. intermedius* (de Man), *D. myceliophagus* J. B. Goodey. Первый из этих видов, по-видимому, микохилофаг, и он не случайно был ложно идентифицирован со вторым из этих видов, так как оба они питаются мицелием грибов (Goodey in Southey, 1965). К этому надо прибавить, что фитогельминты специфического патогенного эффекта из того же рода сохраняют связи с гифомицетами, что было показано для *D. dipsaci* (Kühn) и *D. destructor* Thorne (Турлыгина, Косарева, 1962—1963; Baker, Brown, James, 1954; Турлыгина, 1967 — общий обзор соотношений между нематодами, грибами и бактериями). Предложенный Гудей, Франклин, Хупером (Goodey, Franklin, Hooper, 1965) обзор фитогельминтов по растениям-хозяевам показывает, что представители семейства тиленхид составляют основную массу форм, связанных с тайнотрофными (*Cryptogamae*), в особенности с хвощами, мхами и грибами. Эти группы хозяев остаются господствующими в отношении форм рода *Ditylenchus* (Kühn). Удельный вес тиленхид как паразитов явнотрофных (*Phanerogamae*) во много раз меньше, причем подавляющее большинство фитогельминтов специфично патогенного эффекта паразитирует в стеблях и в их производных, а специализированных паразитов корней сравнительно меньше, чем среди гоплолаймид. Из корневых паразитов семейства тиленхид следует здесь назвать *Subanguina radicola* (Greeff) n. comb, образующего галлы на корнях различных злаков, в том числе хлебных. Галлы, однако, другого типа, чем у галлообразующих гоплолаймонидных форм, а *S. radicola*, обитая в корнях и почве, сохраняет подвижность и обычную нематодную форму тела. Следовательно, специфика его адаптаций иного типа, чем у *Hoplolaimoidea*. В целом, подавляющее большинство явнотрофных служит хозяевами гоплолаймонидных форм; в особенности это верно для корневой системы этих растений.

Другая отличительная особенность тиленхид в том, что в их пределах большое значение приобретает эндопаразитизм в стеблях и в гаметофите явнотрофных, а равно — в листьях этих растений. Этот элемент их характеристики хорошо отличает их от гоплолаймонидных форм. Изучая списки явнотрофных и распределение тиленхид по растениям-хозяевам (Goodey, Franklin, Hooper, 1965), приходится констатировать, что роль тиленхид по сравнению с гоплолаймонидными формами ограничена в отношении числа видов хозяев явнотрофных и числа видов тиленхид. Относительно часто тиленхиды встречаются в растениях следующих родов: *Agropyron*, *Agrostis*, *Allium*, *Avena*, *Beta*, *Calamagrostis*, *Carduus*, *Carex*, *Chionodoxa*, *Colchicum*, *Crepis*, *Elinus*, *Festuca*, *Gladiolus*, *Helianthus*, *Hiercium*, *Holcus*, *Hyacinthus*, *Medicago*, *Narcissus*, *Phacelia*, *Phlox*, *Plantago*, *Poa*, *Primula*, *Ranunculus*, *Trifolium*, *Triticum*, *Tulipa*, *Veronica*, *Vicia* и в значительно меньшей степени у других форм. Вся же основная масса явнотрофных — объекты агрессии гоплолаймонидных видов. Что касается числа видов тиленхид, питающихся за счет явнотрофных, то в списке названных авторов большое сравнительно значение имеют лишь следующие виды тиленхид: *Ditylenchus dipsaci* (Kühn), *D. destructor* Thorne и ангвины. Эти последние только у явнотрофных, тогда как *D. destructor* господствует у тайнотрофных, в особенности у грибов. Во мхах также господствуют тиленхиды, ближе неопределенные дитиленхи в большинстве и, кроме них, *Ditylenchus askenasyi* (Bütschli). Такова общая экологическая характеристика тиленхид. Совершенно ясно, что она резко отлична от экологической характеристики гоплолаймонидных форм. Последние остались почвенными формами и паразитами корней и очень полно овладели большинством родов и видов явнотрофных. Тиленхиды играют в паразитировании в органах *Phanerogamae* неизмеримо более скромную роль как по числу хозяев, так и видов фито-

гельминтов. Далее, они вызывают совершенно иные заболевания и никогда не приобретают тех форм адаптаций, которые выше были охарактеризованы в отношении седентарных гоппололаймонидных форм.

Обратимся теперь к морфологической характеристике тиленхид. Она может быть охарактеризована следующим положением: у тиленхид наблюдаются отдельные элементы морфологической характеристики гоппололаймонидных форм, а у последних нет элементов характеристики тиленхид, либо они встречаются как исключения. Эти соотношения заставляют признать, что тиленхиды — производное от предков, общих с гоппололаймонидными.

Именно это теоретическое положение, как мне кажется, делает понятным тот факт, что в морфологической организации тиленхид проявляются отдельные элементы морфологической организации гоппололаймонидного типа. Эти элементы очень ясно проявляются, в частности, в организации представителей политипического рода *Tylenchus* Bastian. Так, у форм этого рода мы видим иррегулярную преутеральную железу (рис. 2), сферическую сперматеку, кольца на головной капсуле. Признаки эти не становятся адекватными гоппололаймонидной морфологической системе. План организации форм рода тиленхус остается не гоппололаймонидным, но тиленхонидным. Так, пищевод типичный тиленхонидный, такова же организация протракторов, сплошь и рядом ориентированных под заметным углом к длинной оси стилета, хотя этот последний несет на себе печать адаптации к сосанию корешков. Метакорпальный бульбус обычно суженно-овальный и как раз у этого рода очень часто в состоянии начальных или средних фаз рудиментации, хотя и с сохранением внутренней бульбарной полости. Кроме того, у форм рода длинный хвост с резко утонченным терминусом и сплошь и рядом аданальная бурса. Женская половая система всегда монодельфная. Таким образом, гоппололаймонидные признаки (сферическая сперматека и, быть может, иррегулярная преутеральная железа, которая наблюдается у некоторых гоппололаймонидных форм) остаются лишь единичными элементами гоппололаймонидного типа, сохранившимися у части видов или родов тиленхид. Род тиленхов в этом отношении особенно интересен, и возможно, что он сохраняет анцестральные признаки филетического прошлого, в котором гоппололаймонидные и тиленхонидные формы были близки к общим предкам и еще не были дифференцированы на две группы (два надсемейства). Эти предположения находят некоторое оправдание и в экологии тиленхов, которые, видимо, должны рассцениваться как эктопаразиты корневой системы явнотрачных, способные перфорировать и сосать питающие корешки соответствующих растений, как это было показано Кхера и Зукерманном (Khara, Zuckermann, 1963). Таким образом, корневой эктопаразитизм тиленхов можно считать экспериментально доказанным, хотя он не идет в сравнение с его патогенным воздействием, производимым представителями эктопаразитических гоппололаймин. Во всяком случае в организации стилета тиленхов ощущаются черты адаптации к корневому эктопаразитизму, и, вероятно, в этом причина элементов сходства тиленхов в организации головной капсулы и стилета с гоппололаймонидными формами. Тем не менее, подчеркну еще раз, прочие признаки тиленхов не оставляют сомнений в их несомненной принадлежности к тиленхидам.

Признаки организации корневых эктопаразитов не имеют широкого распространения среди тиленхид. Фактически только *Subanguina radiculicola* (Greeff) может иметь значение как патогенный корневой паразит растений. Большинство фитогельминтов патогенного эффекта из надсемейства *Tylenchoidea* — эндопаразиты стеблей, их производных (луковицы, клубни) и гаметофита явнотрачных. Наряду с этим, как указано выше, тиленхонидные формы тесно связаны трофически с гифомикетами. Именно этот фактор связан с отбором на небольшой стилет.

У небольших стилетов с тонким внутренним просветом сохраняется большая капиллярно-сосущая сила. Отсюда снижение мощи метакорпального бульбуса, его типичная суженно-овальная форма и свойственные ему процессы значительной иммобилизации радиальных бульбарных миофибрилл и прогрессирующей рудиментации бульбуса, которую мы наблюдаем у некоторых форм тиленхид, хотя эти соотношения не всегда выражены.

Пищевод у тиленхид всегда тиленхонидного типа. Я решительно отрицаю принадлежность к тиленхидам родов *Telylenchus* Filipjev и *Telotylenchus* Siddiqi. Они имеют типичную гоппололаймонидную организацию. Только род *Pseudhalenchus* Tarjan из форм с охватывающим кишку пищеводом привлекает внимание этим гоппололаймонидным признаком. Однако и этот род скорее на грани между тиленхидами и неотиленхидами, чем между последними и гоппололаймидами.

Женская половая система тиленхид, почти без исключения, монодельфная. Все дидельфные формы, причислявшиеся сюда, несомненно несут гоппололаймонидные признаки. Это относится и к родам *Trophurus* Loof и *Macrotrophurus* Loof. Это, конечно, не тиленхиды. Для женской половой системы тиленхид характерно появление специфических признаков. Во-первых, у части форм сохраняются некоторые элементы гоппололаймонидной организации. Таковы наблюдаемая у отдельных видов сферическая сперматека. Она, однако, единичный признак, связанный не с гоппололаймонидными прочими признаками, а тиленхидными признаками, в частности с маленьким стилетом, слабым метакорпальным бульбусом (как у некоторых тиленхов), аданальной бурсой, длинным и утонченным терминусом хвоста. Во-вторых, в женской половой системе тиленхид появляются признаки, которые несвойственны гоппололаймонидной организации — константная монодельфность всюду и у всех форм, распространение примитивной трубчатой сперматеки, появление типичной квадриколумеллы, столь ясно выраженной у дитиленхов.

Эндопаразитические тиленхидные формы подсемейства ангвин сохраняют типичные признаки семейства тиленхид. Теоретически большой интерес представляют виды рода *Subanguina* g. n., в особенности *S. radiculicola* (Greeff) n. comb., распространенная в Голландии, Англии, Шотландии, Норвегии, Дании, Финляндии, Польше, Канаде и в США, а равно известная и в СССР. Личинки 1-го возраста этой субангвины инвазируют корешки злаков и в течение примерно трех недель претерпевают все четыре линьки, достигая за 10—12 дней половозрелости, когда самки начинают откладывать яйца. Ни взрослые формы, ни личинки прочих стадий (кроме первой) не способны инвазировать корни. Галлы не имеют ничего общего по своей цитологической структуре с галлами гетеродерид, хотя клетки галлов увеличены по сравнению с нормой. В течение года (вегетации) обычно развивается лишь одно поколение. В галлы проникают сапробиотические нематоды, и, возможно, развитие последующих некрозов становится одним из стимулов к выходу личинок первого возраста из галлов и к последующей инвазии новых корешков.

Однако галл не становится средой для развития последующих поколений, как это имеет место у *Meloidogyne* spp. В галлах *S. radiculicola* образуются полости, в которых и находятся нематоды, и здесь же осуществляется и питание нематод. Типичного для мелойдогин образования сингаллов, содержащих популяцию ряда поколений, здесь нет. Нет в галлах субангвины и типичных гигантских клеток, которые у мелойдогин выполняют роль трофических посредников между нематодами и растением. Таким образом, независимо от того, что *S. radiculicola* (Greeff) развивается в корешках и в почвенных условиях, ее онтогенез несомненно с онто-

¹ Дидельфная у некоторых видов рода *Psilenchus* de Man.

генезом гетеродерид. Это совершенно иной тип развития, фактически близкий к типу развития ангвин. При этом жизнь в галле и почвенных условиях не вызывает в рассматриваемом случае развития седентарности, как это имеет место у мелоидогин, и эта нематода не образует матрикса, хотя находится в условиях, сходных с теми, которые характеризуют экологическую и биоценотическую среду, типичную для гопполоаймидных форм. Это подчеркивает, что гопполоаймидные и тиленхонидные группы образуют две, качественно различные линии развития.

Как известно, эндопаразитические представители тиленхонидной группы семейств используют погруженные в почву растительные органы, в том числе корни, клубни и луковицы, а равно надземные органы, в том числе гаметофиты. При этом, независимо от уровня специализации, они никогда не приобретают признаков седентарных форм. Сохраняется, однако, и в пределах тиленхонидной организации общий всем фитогельминтам, в особенности связанным с почвой, признак — некроз. Этот последний сохраняет значение «движущего фактора» инвазий и повышения экстенсивности ее, поскольку реагируя на некроз растительных тканей, тиленхонидные фитогельминты специфического патогенного эффекта уходят либо в почву, либо перемещаются в здоровые участки оккупированного растительного органа.

Из изложенного выше ясно, что эндопаразитизм тиленхонидных форм не достигает тех направлений специализации, которые типичны для гопполоаймидных форм. Мы считаем возможным подчеркнуть, что для тиленхонидных форм типичны направления эволюционного развития, которые не выходят за пределы алломорфозов, в то время как в пределах гопполоаймидных групп, представленных формами седентарного типа, эволюционное развитие протекает в рамках достаточно типично выраженного телеморфного развития (Шмальгаузен, 1939), связанного с узкой специализацией самок, утративших способность к перемещению в пространстве. Эти отношения подтверждают, что гопполоаймидные и тиленхонидные группы образуют совершенно различные филетические ветви. Онтогенезы соответствующих форм протекают качественно различно в пределах этих двух групп семейств. Мы имеем все основания утверждать, что седентарные самки гопполоаймидных групп — продукт качественно особых направлений мутабельности и отбора, отличных от направлений этих же процессов в пределах тиленхонидной группы семейств. Это означает также, что и ответственные регуляторные механизмы формообразования в пределах рассматриваемых двух надсемейств качественно различны. Эти соображения позволяют мне утверждать, что выделение специфического в описанных отношениях надсемейства *Horolaimoidea* определяется объективными фактами и не может рассматриваться как произвольное.

Я хотел бы в дополнение к сказанному привести некоторые другие доводы в пользу развиваемых здесь воззрений на таксономию подотряда тиленхат (тиленхин). Выше уже отмечалась связь тиленхид с гифомицетами. Самой ответственной стороной этой связи следует считать распространение среди представителей семейства тиленхид миксохилофагии. Я рассматриваю миксохилофагию как древний экологический признак, столь характерный для афеленхонидных форм и продолжающий существовать и у тиленхид. Этот момент имеет очень большое значение в консолидации характеристики тиленхид как специфический признак этого семейства. Важен тот факт, что миксохилофагия сохраняется, как это выше было указано, даже у фитогельминтов специфического патогенного эффекта. Необходимо углубить анализ этого вопроса.

Обратимся в этой связи к семейству *Neotylenchidae* (Thorne, 1941). Следует прежде всего подчеркнуть, что это семейство имеет совершенно другую характеристику. Если тиленхиды содержат ряд эндопаразитических фитогельминтов специфического патогенного эффекта, то неотилен-

хиды — фитогельминты неспецифического патогенного эффекта по преимуществу. Некоторые авторы утверждают, что отдельные виды неотиленхид — патогены серьезного значения. Отдельные наблюдения и эксперименты показывают, что некоторые неотиленхиды вызывают симптомы патогенных процессов у растений. Так, Нишизава и Иватоми (Nishizawa, Iwatomi, 1955) показали, что *Nothotylenchus acris* Thorne вызывает заболевание земляники, сходное по признакам с заболеванием этого же растения, провоцируемым земляничным афеленхом.

Однако все же значение неотиленхид как патогенов едва ли составляет большую проблему. Так, в технических бюллетенях министерства сельского хозяйства, рыболовства и питания Великобритании нет ни одного слова об экономическом значении неотиленхид, если не считать глухого замечания, что «некоторые из них (А. П.) определяются как паразиты». Делается при этом ссылка на *Nothanguina*, образующей галлы на стеблях и цветках растений. О других неотиленхидах нет ни слова, хотя в новейшем бюллетене (Southey, 1965) много данных о других фитогельминтах. Видимо, неотиленхиды не вызывают особого беспокойства. Это справедливо для подавляющего большинства огромной массы фитогельминтологических публикаций.

Тем не менее в общетеоретическом и даже практическом планах неотиленхиды представляют большой интерес, так как они связаны тесными узами с гифомицетами и бактериями, и, очевидно, как это известно в отношении афеленха земляники, именно в этих связях представляют и практический интерес.

Наиболее бросающейся в глаза особенностью семейства должна считаться ярко выраженная двойственность морфологической организации. Это относится к ряду признаков. Так, кардинальный бульбус у *Neotylenchus* Thorne, *Nothotylenchus* Thorne, *Boleodorus* Thorne, *Thada* Thorne, *Anguillonema* Fuchs, *Nothanguina* Whitehead, *Paurodontus* Thorne, *Stictylus* Thorne характеризуется интраэзофагеальным расположением эктоферментативных желез и сбособленностью от начала средней кишки, т. е. построен примерно так, как у типичных дитиленхов. Однако этот признак не всеобщ для всего семейства, так как у *Hexatylus* T. Goodey, *Deladenus* Thorne, *Halenchus* Cobb, *Ecphyadophora* de Man железы кардинального отдела пищевода экзозофагеальны и охватывают начало средней кишки, т. е. расположены так же, как у типичных гопполоаймидных форм. При этом наблюдаются и «гопполоаймидные» варианты этого положения пищеводных желез. Далее, такая же «сборность» или двойственность организации наблюдается в строении органов женской половой системы. Так, сперматека у некоторых родов трубчатая, как, например, у *Halenchus* Cobb, у других сферическая, как у *Boleodorus* Thorne. Та же «сборность» проявляется и в организации преутеральной железы. Она может быть иррегулярной, состоящей из группы клеток неопределенного расположения, как у *Hexatylus viviparus* T. Goodey, и «гопполоаймидной», как у *Boleodorus thylactus* Thorne и *B. pakistanensis* Siddiqi. Далее, это же проявление «сборности» признаков неотиленхид отмечается и в отношении организации бурсальных крыльев самцов, начиная от пелодерных у *Neotylenchus* Steiner и столь же закономерно повторяющихся у видов *Deladenus* Thorne и резко выраженных аданальных крыльев у *Halenchus* Cobb, *Paurodontus* Thorne и *Boleodorus* Thorne, и их полной редукции у *Gymnotylenchus* Siddiqi. Единственным признаком абсолютной таксономической экстраполяции (Парамонов, 1957) у *Neotylenchidae* всегда служит редукция миофибрилл метакорпального бульбуса, а равно внутренней бульбарной полости и редукция самого бульбуса, а равно внутренней бульбарной полости. Это наиболее точный диагностический признак неотиленхид. Следует особо подчеркнуть сохранение в системе неотиленхид древних связей с гифомицетами и вместе с тем сохранение некоторых «гопполоай-

мондных» признаков. (охватывающие начало кишки пищеводные железы у некоторых родов, «гоплолаймонидная» преутеральная железа, «проскакивающая» у некоторых форм сферическая сперматека, пелодерные бурсальные крылья). Все это говорит о прошлых связях с гопполаймонидами, относящихся, вероятно, к далекому филетическому прошлому, которое представляется мне как гетерогенно дивергирующая группа анцестральных эктопаразитических микогельминтов; одна из групп этих микогельминтов перешла к эктопаразитизму за счет питающих корешков растений (в том числе позднее — явнотрачных), что привело к консолидации гопполаймонид, утративших связи с гифомидетами; другая группа, напротив, сохранила связи с гифомидетами, маленький стилет и другие «сборные» признаки, что привело к становлению неотиленихид. Связи с гифомидетами углубили развитие признаков, типичных для неотиленихид. Надо полагать, что развитие специализации в направлении микохилофагии способствовало усилению капиллярно-сосудистой силы стилета и соответственное снижение сосудистой функции метакорпального бульбуса. Поэтому его миофибриллы испытали процесс филетической иммобилизации функции (Северцов, 1939), приведшей к рудиментации и даже к полной редукции метакорпального бульбуса, что весьма характерно для неотиленихид. Все это фиксировало связи с гифомидетами. Когда последние завоевали ткани явнотрачных, анцестральные тиленихиды проникли, вслед за гифомидетами, в ткани высших растений, и *Tylenchidae* и *Neotylenchidae* от элементарной микохилофагии перешли к питанию за счет клеток растительных тканей. *Tylenchidae* частично завоевали трофическую независимость, и многие из них стали фитогельминтами специфического патогенного эффекта. Неотиленихиды не достигли этого и, как правило, характеризуются зависимой трофикой, оставаясь на уровне фитогельминтов неспецифического патогенного эффекта. Таким образом, *Tylenchidae* и *Neotylenchidae* образовали две ветви общего ствола, из которых лишь одна достигла специфической патогенности, с которой приходится считаться человеку. Неотиленихиды этого уровня паразитической организации не достигли.

4. Предварительные замечания о филетических взаимоотношениях *Hoplolaimoidea*.

Я оговариваюсь, что в этой статье данный вопрос не может быть рассмотрен полностью. Необходимо, однако, кратко обрисовать основные положения этой проблемы.

Мне кажется, что гопполаймонидные семейства образуют целостную, исторически сложившуюся, группу. Я считаю, что эта группа возникла от древних эктопаразитических микогельминтов, как и семейства, принадлежащие к *Tylenchoidea*. Таким образом, история развития для всех групп — общая. Однако обе названные группы (надсемейства) очень рано дивергировали в двух направлениях: а) эктопаразитических микогельминтов, перешедших к существованию за счет корневой системы семенных растений, с утратой в конечных филетических ветвях способности к микохилофагии и б) эктопаразитических и эндопаразитических форм, сохранивших способность к микохилофагии. Первая группа (а) стала источником развития *Hoplolaimoidea*, вторая (б) — *Tylenchoidea*. Такое допущение основано на том, что оба надсемейства филетически несомненно соприкасаются, но вместе с тем демонстрируют два дивергирующих направления развития, которые были названы выше. Было указано, что гопполаймонидное надсемейство характеризуется наиболее полной и типичной интеграцией морфологических признаков. Это выражено в том, что формы этого надсемейства характеризуются целостной «гопполаймонидной» организацией, связанной с дидельфной женской половой системой. Единственным признаком тиленихонидного типа, который достаточно широко распространен в гопполаймонидном

надсемействе, остается тиленихонидная организация кардинального бульбуса, несущего интраэзофагеальные железы. Этот признак наблюдается у гопполаймонидных семейств очень часто. Так, он присущ подсемейству *Tylenchorhynchinae* Eliava (*Hoplolaimidae*), подсемейству *Dolichodorinae* Chitwood et Chitwood, подсемейству *Trophurinae* Paramonov, семействам — *Criconematidae*, *Tylenchulidae*. Однако всегда этот тиленихонидный признак коррелируется в рамках этих групп с типичными гопполаймонидными комплексами других признаков, на которых в этой статье я не могу останавливаться, лишь коротко напомнив их: а) гопполаймонидными формами прокорпуса и метакорпального бульбуса, б) гопполаймонидными типами стилета и его головок, а равно — протракторов, в) гопполаймонидной организацией внутреннего скелета головной капсулы, г) гопполаймонидными типами женской половой системы, филетически консервативной. Эти отношения позволяют признать, что оба надсемейства связаны исторически. Однако главным доводом в пользу этого положения остается тот факт, что гопполаймонидные признаки очень широко распространены в пределах тиленихонидных групп и при этом всегда на общем фоне типичной тиленихонидной организации. К таким гопполаймонидным признакам у тиленихонидных форм принадлежат: а) наличие пищеводных желез, охватывающих начало средней кишки (у многих неотиленихид), б) наличие у ряда форм сферической сперматеки, которая облигатна для гопполаймонидных форм и «казуистична» — для тиленихонидных форм, в) наличие у некоторых тиленихонидных форм пелодерных и суперпелодерных бурсальных крыльев, широко распространенных у типичных гопполаймонидных форм, г) наличие среди тиленихонидных форм немногих видов, у которых имеются самки с дидельфной половой системой, в целом не типичной для соответствующего надсемейства.

Эти соотношения показывают, что гопполаймонидные и тиленихонидные формы (группы) имеют общее происхождение и что гопполаймонидные группы ближе к общему корню происхождения подотряда тиленихат (тиленхин), чем тиленихонидные формы. Последние могут быть определены как группа, в рамках которой возникла вторичная дезинтеграция гопполаймонидных признаков. Наиболее резким признаком этой дезинтеграции первичной полной организации остается переход от дидельфности к монодельфности. В остальном тиленихонидные формы характеризуются некоторой дезинтеграцией женской гопполаймонидной половой трубки и вместе с тем — удержанием некоторых древних признаков микохилофагов. Сюда относятся: трубчатая сперматека, небольшой стилет и микохилофагия, широко распространенные в пределах тиленихонидных групп.

Очень важным моментом, имеющим значение довода в пользу описанной трактовки соотношений между обоими надсемействами, следует считать наличие «сборных» типов организации. Такие «сборные» типы могут быть препятствием для таксономиста, но вместе с тем они ценны для филогенетики. Я остановлюсь здесь на одном примере таких «сборных» типов. Я имею в виду предложенное мною подсемейство *Psilenchinae* subfam. n. Сюда относится один род — *Psilenchus* de Man. Род характеризуется наличием простого стилета, лишенного базальных головок, причем протракторы ориентированы косо, под большим углом к длинной оси стилета. Это несомненно примитивные признаки, сближающие данный род с микохилофагами, среди которых подобная организация не редкость. Мы можем считать, что в данных признаках псиленихи удерживают анцестральную организацию. К этому представлению нас вместе с тем приближает еще одна особенность организации псиленихов, а именно строение женской половой трубки. Половая трубка у псиленихов бывает двух типов — «тиленхонидного» и «гопполаймонидного». В первом случае, которому отвечает организация половой трубки у

Psilenchus hilarurus de Man, сперматека принадлежит к трубчатому типу, что характерно для «тиленхонидной» организации. У других видов, в том числе у описанных Сиддики (Siddiqi, 1963) *Psilenchus minor* Siddiqi и *P. hilarus* Siddiqi, женская половая трубка построена по типу гоппололаймонидной, с сферической сперматекой межзачаточного типа, включенной в систему двойной преутеральной железы.

Далее, у псиленхов имеется еще один важный «гоппололаймонидный» признак — гетеротопия поры спинной железы, проток которой, как у гоппололаймонидных форм, открывается в просвет пищевода на расстоянии от основания стилета, равном более 1/3 длины стилета (Siddiqi, 1963). Таким образом, у псиленхов имеются элементы «сборной» организации, совмещающей некоторые гоппололаймонидные и тиленхонидные признаки. Я считаю, что псиленхины, несомненно относящиеся вместе с тем к семейству тиленхид, могут служить приближенным эталоном организации древних тиленхат, совмещавших признаки тиленхонидной и гоппололаймонидной типа. Элементы подобной «сборности» в организации наблюдаются и в других группах. Таков, например, тиленхонидный кардинальный бульбус у *Tylenchorhynchinae* Eliava. Все это — следы общности происхождения гоппололаймонидных и тиленхонидных групп. Позднее возникла адаптивная радиация, приведшая к интеграции гоппололаймонидной и тиленхонидной организаций. Гоппололаймонидная интеграция признаков была связана с отбором на адаптации к корневому экто- и эндопаразитизму и к выработке специфической организации седентарных специализированных эндопаразитов. Тиленхонидная интеграция — с частичной дезинтеграцией гоппололаймонидной системы и с развитием адаптаций к фитопаразитизму, сопряженному с сохранением микохилофагии.

Совершенно ясно, что оба направления развития — «гоппололаймонидное» и «тиленхонидное» — связаны не только с различными направлениями естественного отбора на соответствующую организацию, но что одновременно эти ветви остаются продуктом качественно различных направлений генетического развития и различных форм мутагенных процессов. Поэтому прослеживание формообразовательных онтогенетических процессов обнаруживает различное развитие филэмбриогенетических изменений в этих группах. В пределах гоппололаймонидной организации мутагенный процесс в его связях с отбором привел к филэмбриогенезам, обеспечившим формообразование седентарных форм, тогда как в пределах тиленхонидной организации этого нет. Этим, очевидно, и объясняется, что в пределах гоппололаймонидной группы семейств закономерно проявляется тенденция к седентарности, отсутствующая в рамках тиленхонидной группы.

Эти данные с полной очевидностью подтверждают, что гоппололаймонидные семейства (*Hoplolaimidae*, *Pratylenchidae*, *Heteroderidae*, *Tylenchulidae*, *Paratylenchidae*, *Criconematidae* и *Sphaeronematidae*) — один комплекс, тогда как тиленхонидные семейства — тиленхиды и неотиленхиды — другой комплекс. Я попытался вскрыть эти факты и показать их, исходя из глубокого убеждения, что естественные таксономические группы не создаются, но открываются. Вопрос лишь в том, насколько удачно это делается.

Таким образом, мы приходим к следующим основным выводам: а) обе группы семейств возникли от общего корня; представленного анцестральными эктопаразитическими микогельминтами; б) одна из ветвей последних адаптировалась исключительно к корневному паразитизму и в этой связи привела к развитию крупностилетных форм, утративших способность питаться гифами грибов и приведших к становлению гоппололаймонидной организации; в) другая ветвь, напротив, сохранила небольшие стилеты и способность к микохилофагии, что сыграло ведущую роль в становлении тиленхонидной организации.

Следует при этом напомнить, что в условиях тиленхонидной организации эндопаразитическая специализация наиболее типично выражена в развитии эндопаразитирования в органах растений стеблевого происхождения и в гаметофите.

Филетические отношения между подчиненными группами *Tylenchina*

Надсемейство *Hoplolaimoidea* superfam. n. Типичное семейство *Hoplolaimidae* рассматривается как группа, непосредственно возникшая от предков данного надсемейства. Такая оценка этого семейства вытекает из следующих фактов: а) гоппололаймиды характеризуются наиболее полной и наиболее примитивной организацией, отличающейся вместе с тем наиболее четко выраженной интеграцией гоппололаймонидных признаков; б) именно в пределах этого семейства мы видим формы, адаптированные к эктопаразитизму и сохраняющие по преимуществу алломорфный тип развития без узкой специализации; в) вместе с тем уже в пределах этого семейства в результате алломорфной эволюции возникает адаптивная радиация с выходами в сторону телеморфных преобразований и эндопаразитизма. Телеморфное направление развития приводит к обособлению подсемейств *Trophurinae*, *Belonolaiminae*, *Dolichodorinae*, в составе которых появляются формы с гипертрофированным стилетом, коррелятивно увеличенным метакорпальным бульбусом и усиленным прокорпусом пищевода. Другой специализированной ветвью, возникшей от *Hoplolaiminae*, надо считать формы семейства *Paratylenchidae* и *Criconematidae*. Паратиленхиды сохраняют гоппололаймонидный план организации женской половой трубки, но несут черты специализации, выраженной в монодельфности, развитии гипертрофированного стилета и усиления слитых в общий комплекс прокорпуса и метакорпального бульбуса. Эти же признаки, с чертами дальнейшей специализации, несут криконематиды.

Эндопаразитизм также возник в недрах *Hoplolaiminae*. Таковы прежде всего *Pratylenchidae*, представленные подсемейством *Pratylenchinae* — мигрирующими корневыми эндопаразитами. Далее, возникает комплекс седентарных форм от пратиленхин *Nacobbinae*, гоппололаймин *Heteroderidae*, которые дифференцируются на два подсемейства — *Heteroderinae* и *Meloidogyninae*. В пределах этих групп интеграция седентарной организации достигает наиболее специализированных ступеней развития.

От семейства *Paratylenchidae* возникает третья седентарная ветвь — семейство *Tylenchulidae*. В его пределах закономерности морфогенеза изменены и конвергентный с типичными гоппололаймонидными седентарными группами (*Nacobbinae*, *Heteroderidae*) процесс развития адаптаций к седентарности приобретает иной характер. Это видно уже из того факта, что, хотя матрикс для яиц необходим и здесь, но образуется он, как уже указывалось, из другого источника, чем у мелойдогинин. Тем не менее, тиленхулиды должны рассматриваться как особая модифицированная ветвь дивергирующего потока гоппололаймонидных форм.

Таковы предварительные данные, рисующие филетические взаимоотношения между гоппололаймонидными семействами.

Что касается надсемейства *Tylenchoidea*, то в его пределах очень рано произошла дифференцировка на три группы. Одна из них — семейство *Sychnotylenchidae* — несомненно очень близко к общему корню возникновения тиленхат (тиленхин). Именно в этой связи у форм рода *Neoditylenchus* Meyl сохраняются некоторые гоппололаймонидные черты организации, в частности гетеротопическое смещение назад от основания стилета поры спинной железы и сохранение суперпелодерных крыльев, а равно тупого хвоста у самок. Семейства *Tylenchidae* и *Neotylenchidae* возникли другими ветвями, также древними, от общего корня тиленхат. При этом тиленхиды и неотиленхиды сохранили микохило-

фагию и небольшой стилет и соответственно — связи с гифомицетами. На этой основе развивается специфическое эндопаразитическое направление развития, которое связывается частично с паразитированием в органах тайнобрачных, но вместе с тем удерживаются и древние связи с тайнобрачными, в особенности с грибами (гифомицетами).

ВЫВОДЫ

1. В работе произведен критический пересмотр надсемейства *Tylenchoidea* (Filipjev, 1934) Chitw. et Chitw., 1937.

2. В основу анализа этого надсемейства положено представление о двух типах морфо-физиологической интеграции, связанной с различными направлениями мутагенеза и отбора, обусловленными различиями в экологических характеристиках семейств, входящих в состав названного надсемейства.

3. Анализ привел автора к необходимости различать два подотряда — *Aphelenchina* (Fuchs, 1937) и *Tylenchina* (Filipjev, 1934). В пределах подотряда (тиленхин) автор предлагает различать два надсемейства — *Hoplolaimoidea* (Filipjev, 1934) superfam. n. и *Tylenchoidea* (Filipjev, 1934) Chitw. et Chitw., 1937. В работе предлагается определительная таблица этих надсемейств.

4. Основным фактором дифференцировки подотряда тилехат (тиленхин) на два названных надсемейства автор считает их различия в эколого-морфологических признаках, обусловленных различными направлениями формообразовательных процессов, всегда протекающих под контролем отбора. В своих истоках оба надсемейства возникли, по автору, от древних эктопаразитических микогельминтов. При этом *Hoplolaimoidea* перешли к паразитированию, сперва в качестве эктопаразитов в корневой системе *Phanerogamae* и стали источником развития *Hoplolaimidae*, *Pratylenchidae*, *Heteroderidae*, *Paratylenchidae*, *Tylenchulidae*, *Sphaeronematidae*, достигнув высокой паразитарной специализации, связанной с формообразованием седентарных корневых эндопаразитов. Это направление развития связано с преобразованием древних (анцестральных) эктопаразитических микогельминтов в крупностилетных голлолаймонидных форм, адаптированных к питанию за счет корневой системы растений (явнобрачных). Другая ветвь сохранила древние связи с гифомицетами и через их посредство, вслед за ними, адаптировалась к экто- и эндопаразитизму в корневой системе и главным образом в надземных органах, включая гаметофит ряда видов явнобрачных и тайнобрачных, сохранив небольшой стилет и трофические связи с гифомицетами (*Tylenchoidea*).

5. К *Hoplolaimoidea* автор относит трибу *Hoplolaimini* n. grad. (*Hoplolaimidae*, *Pratylenchidae*, *Heteroderidae*) и трибу *Criconematini* (*Criconematidae*, *Paratylenchidae*, *Tylenchulidae*, *Sphaeronematidae*). Надсемейство *Criconematoidea* Geraert я предлагаю здесь рассматривать как новую трибу.

ЛИТЕРАТУРА

- Мюге С. Г. 1965. Физиология питания фитонематод и проблема терапии гельминтозов растений. Дисс. М.
 Парамонов А. А. 1954. Специфичность фитогельминтов и ее значение в сельскохозяйственной практике. — Зоол. журн., 38 (5).
 Парамонов А. А. 1957. О принципах таксономической дифференцировки в нематологии. — Зоол. журн., 34 (5).
 Парамонов А. А. 1958. Главные направления эволюции фитонематод отрядов рабдитид и тилехид. — Зоол. журн., 37 (5).
 Парамонов А. А. 1962. Основы фитогельминтологии. Т. 1. Изд-во АН СССР.
 Парамонов А. А. 1964. Основы фитогельминтологии. Т. 2. Изд-во «Наука».
 Покровская Т. В. 1961. Экспериментальные данные по микрофлоре галлов, образующихся при мелойдогнотозе (предв. сообщ.), 3 (1—4).

- Турлыгина Е. С., Косарева И. М. 1962—1963. Роль фитонематод в инокуляции микозных инфекций. — Helminthologia, 4 (1—4).
 Турлыгина Е. С. 1967. Взаимоотношения нематод с грибами и бактериями. — Сельское хозяйство за рубежом, 2 (февраль).
 Шмальгаузен И. И. 1939. Значение корреляций в эволюции животных. Памяти акад. А. Н. Северцова, Т. 1.
 Maggenti A. R., Allen M. W. 1960. The origin of the gelatinous matrix in *Meloidogyne*. — Proc. Helm. Soc. Wash., 27 (1).
 Maggenti A. R. 1962. The Production of the gelatinous matrix and its taxonomic significance in *Tylenchulus* (Nematoda: Tylenchulidae). — Proc. Helm. Soc. Wash., 29.
 Feder W. A. 1958. Aseptic culture of the burrowing nematode, *Radopholus similis* and on excised okra root tissues. — Phytopathology, 48.
 Nichizawa T., Ivaloni K. 1956. *Nothotylenchus acris* Thorne as parasitic nematode of strawberry plant. — J. Appl. Zool., 5, N 20 (1—2).
 Peacock F. G. 1959. The development of a technique for studying the host-parasite relationship of the root-knot nematode *Meloidogyne incognita* under controlled conditions. — Nematologica, 4.
 Pitcher R. S. 1965. Migratory Soil Nematode. In Southey 1965.
 Rühm W. 1956. Die Nematoden der Opiden. Parasitologische Schriftreihe. Jena, H. 6.
 Siddiqi M. R. 1963a. Four new species in the subfamily *Tylenchinae* (Nematoda) from north India. — Z. f. Parasitenkunde, 23 (4).
 Siddiqi M. R. 1963b. On the Classification of the *Pratylenchidae* Thorne, 1949, n. grad. (Nematoda: Tylenchida) with a description of *Zygotylenchus* Brown n. gen. et n. sp., Z. f. Parasitenkunde, 23 (4).
 Southey J. F. 1965. Plant nematology. — Techn. Bull., N 7. London, Ministry of Agric. Fisheries and Food.
 Tyler J. 1953. Reproduction without males in aseptic root cultures of the root-knot Nematode. — Hilgardia, 7.

Т. В. Покровская, В. А. Ивашкина

АНАТОМИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ В КОРНЯХ ОГУРЦОВ ПОД ВЛИЯНИЕМ ГАЛЛОВЫХ НЕМАТОД

Известно, что наиболее характерным признаком мелойдогнотоза растений является образование на корнях галлов. Вопрос относительно изменений в анатомической структуре корней пораженных галловыми нематодами растений интересовал многих исследователей. В 1936 г. вышла в свет работа Кристи, в которой дан достаточно полный литературный обзор (с 1884 г.) и приводятся данные собственных исследований. Как видно из этого обзора, к 1936 г. стали известны основные изменения, происходящие в корнях различных растений под влиянием паразитирования в них галловой нематоды *Heterodera marioni* (по номенклатуре до 1949 г.). Эти изменения изучали на банане Мюллер, на клевере, свекле, салате, груше, ворсянке Франк, на сахарном тростнике Тройб, на хлопке, томатах, картофеле, пастернаке Аткинсон, на диоскореи Квева, на папайе Билле, на колеусе, бегонии, дыне Моллеард, на двулепестнике парижском Тишлер, на винограде, простреле и других растениях Немец, на табаке Костоф, Кендаль, на гибискусе Саран (цит. Christie, 1936).

Несмотря на различие анатомо-физиологических и биохимических характеристик разных растений-хозяев, галловые нематоды вызывают ряд сходных изменений в структуре корня. К ним относятся усиленное деление и разрастание клеток паренхимы, возникновение новых ксилемных элементов и гигантских клеток, усиленное образование боковых корней, а в некоторых случаях прекращение роста кончика корня. Франк, а также Костоф, Кендаль (цит. по Christie, 1936) отмечали, что стенки клеток, прилегающих к полости каверны и к голове паразита, становятся тоньше, что приводит, по мнению этих авторов, к сосредоточению пищи в местах локализации нематод.

В последующий период (1937—1955 гг.) интерес к данной проблеме ослабел. После 1936 г. вышло относительно мало работ, посвященных анатомическим изменениям в корнях мелойдогнозных растений, и только в последние годы происходит более тонкое и детальное изучение отдельных структур, в частности гигантских клеток. Исследователи изучают процесс образования гигантских клеток, их гистологию и гистохимию (Dropkin, 1955, 1959; Dropkin, Nelson, 1960; Krusberg, Nielsen, 1958; Owens, Novotny, 1960; Crittenden, 1958; Bird, 1961). В доступной нам литературе мы не нашли сведений об анатомических изменениях в корнях огурцов под влиянием галловых нематод. Поскольку мелойдогноз огурцов изучался нами как биоценотический процесс, то важно было проследить изменения в анатомическом строении корня этого растения.

Нами изучалась анатомическая структура корней огурцов, пораженных галловой нематодой. Огурцы сорта Многоплодный ВСХВ выращивались в вегетационных сосудах в теплице. Заражение производилось личинками *Meloidogyne incognita*. Материал фиксировался 6%-ным формалином и 70%-ным спиртом. Строение зараженных и здоровых участков корней изучали на поперечных, тангентальных и радиальных срезах. Срезы делались вручную. Кроме того, был использован естественно зараженный материал из теплицы, в которой была обнаружена *M. incognita*.

Галл и гигантские клетки. Первой реакцией растения на внедрение паразитов является разрастание корня в диаметре, т. е. формирование галла. Однако основной рост галла происходит позже, когда паразит переходит к седентарному образу жизни.

Общепринятой считается точка зрения, согласно которой галл возникает в результате гиперплазии и гипертрофии паренхимы коры корня под влиянием эктоферментативной деятельности личинок мелойдогн. Размножение клеток идет очень интенсивно, и на четвертый день образуется уже небольшой галл (Кобахидзе, 1941). Мы также отмечали заметное образование галла через трое суток после заражения.

Интересна интерпретация галла Кристи, который трактует галл как результат неправильностей в росте и частично как гипертрофию клеток.

Эти два понятия, по нашему мнению, нельзя разделить, так как, с одной стороны, гипертрофия клеток является неправильным их ростом, а с другой — неправильности в росте проявляются и в гипертрофии клеток. Иными словами, гипертрофия клеток — это частное выражение их аномального роста. Природа этих явлений в данном случае обусловлена изменением физиологической характеристики растения-хозяина под влиянием жизнедеятельности галловых нематод.

Одновременно с образованием галла вокруг головного конца нематоды возникают гигантские клетки. Их обычно бывает несколько (от 2 до 18 по литературным данным, от 2 до 7 по нашим наблюдениям). В настоящее время существует следующая точка зрения на процесс формирования гигантских клеток. Под влиянием эктоферментов галловых нематод стенки соседних клеток разрушаются, увеличиваются плотность цитоплазмы, число и размер ядер, и одновременно утолщается клеточная оболочка образующейся гигантской клетки. Образование гигантских клеток происходит, по Кристи (1936), через 60—72 час. после проникновения личинок в корень, по Берду (1961), — на четвертый день после заражения. Эти данные согласуются друг с другом, так как, по наблюдению Берда, проникновение личинок в корень происходит через 24 час. после заражения.

Величина и структура гигантских клеток изменяются на протяжении жизни паразита. Дропки (1959) констатирует, что размер и структура гигантской клетки связаны с половой продуктивностью самки. Берд (1961) отмечает изменения в структуре и гистохимии гигантских клеток в ходе онтогенеза. Согласно данным этого автора, наивысшей

плотности цитоплазма достигает после линьки нематоды и во время образования яиц. Нами также было замечено, что размер гигантских клеток и их структура меняются на протяжении заболевания. При просмотре срезов больных участков корней огурцов видно, что гигантские клетки увеличиваются по мере роста паразита. Обычно более крупные клетки располагаются вокруг крупных яйцекладущих особей. По-видимому, это обстоятельство и заставило Дропкина связать размер гигантских клеток с половой продуктивностью самок. Нам представляется, что размер гигантских клеток обусловлен общим количеством ферментов, получаемых клетками от нематоды. Чем больше нематода выделяет ферментов, тем больше готовит она себе пищи, и тем самым возникают предпосылки к увеличению ее половой продуктивности.

Зенгбуш (цит. по Sembdner, 1962) сообщает, что для самок *Heterodera schachtii* требуется в 5—30 раз больше питательных веществ, чем для самцов. В корнях картофеля синцитий (т. е. система гигантских клеток), вызываемый самцами *Heterodera rostochiensis*, отличается от синцития, вызываемого самками, лишь меньшими размерами (Sembdner, 1962). Эти данные мы также связываем с количеством ферментов, получаемых от нематод гигантскими клетками. Все сказанное позволяет нам предположить, что размер гигантских клеток является функцией количества ферментов нематод.

Что касается изменения химического состава гигантских клеток и их структуры на протяжении онтогенеза нематоды, то, видимо, и в данном случае эти изменения зависят прежде всего от количества выделяемых нематодой ферментов. Нами было замечено, что при окрашивании срезов галлов раствором Люголя гигантские клетки красятся по-разному, от желтого до темно-красного цвета. Наиболее ярко в красный цвет красятся гигантские клетки в шестидневном галле в период интенсивного питания личинок перед второй линькой. К этому времени крахмал в паренхиме галла уже исчезает, т. е. запасные вещества растения мобилизованы для питания паразита. Вокруг головных концов самок гигантские клетки не красятся в такой яркий цвет, как гигантские клетки в шестидневном галле. Разное окрашивание гигантских клеток связано, на наш взгляд, с непостоянством их химического состава и структуры. Химический состав клетки обусловлен тем или иным превращением питательных веществ в ней, а так как галловые нематоды выделяют ферменты импульсами (Мюге, 1961; Linford, 1937, 1942), то мы видим содержание гигантских клеток (например, белки и углеводы) на разной стадии расщепления. Возможно также, что здесь играет роль и микросостав ферментов, который, видимо, изменяется на протяжении онтогенетического развития нематоды.

Некоторые изменения в паренхиме. В противоположность Кристи (1936) и Костофу, Кендалю (цит. по Christie, 1936), в сообщениях последних лет отмечается, что оболочки гигантских клеток (Lee, цит. по Sembdner, 1962; Krusberg, Nielsen, 1958; Bird, 1961) и паренхимных клеток, прилегающих к гигантским (David, Jenkins, цит. по Sembdner, 1962; Dropkin, Nelson, 1960), утолщаются. Кроме того, паренхимные клетки, расположенные по соседству с гигантскими, обладают повышенной способностью к окрашиванию (Davis, Jenkins). При обработке срезов огуречных галлов раствором Люголя мы наблюдали четкие ореолы окрашивающихся участков паренхимы вокруг галловых нематод. Интенсивность окрашивания снижается от центра к периферии ореола, за пределами которого паренхимные клетки не красятся. Возможно, что утолщенные клеточные стенки и способность к повышенному окрашиванию паренхимных клеток, соседних с гигантскими, связаны с тем, что в ходе заболевания клетки, прилегающие к гигантским и к телу нематоды, превращаются в гидроцитные. Данное предположение основано на следующем.

1. Местоположение паренхимных клеток с утолщенными стенками и гидроцитных клеток одинаково. Как те, так и другие располагаются возле гигантских клеток и тела нематоды.

2. Природа клеток обоих этих типов одна и та же: клетки с утолщенными стенками — это паренхимные клетки, а гидроцитные клетки возникают из паренхимных.

Вполне вероятно, что интенсивно окрашивающиеся паренхимные клетки — это начальная видимая стадия превращения паренхимных клеток в гидроцитные. Известно, что паренхимные клетки обладают большими потенциальными возможностями. Они могут преобразовываться в другой тип ткани с иной функцией.

Ксилемные новообразования и сосудистая система корня. Гидроцитные клетки — это возникающие в галле аномальные клетки ксилемы. Гидроцитные клетки формируются в узлы, тесным кольцом окружающие гигантские клетки и тело нематоды. Из гидроцитных клеток образуются и тяжи, которые соединяются с сосудами центрального цилиндра корня.

Непрерывный рост галла, связанный с расселением нового поколения нематод, сопровождается образованием все новых гидроцитных элементов, которые прорастают через всю ткань галла. На гидроцитные элементы уже указывали Франк и Билле (цит. по Christie, 1936). Эти авторы сообщали, что гигантские клетки ограничены васкулярными тканями нового формирования, в которых ксилема состоит из коротких неправильных ретикулярных элементов, не имеющих четкого расположения и направления. Васкулярная ткань, ретикулярные элементы ксилемы — это названия вновь возникающих гидроцитных элементов: гидроцитных тяжей и узлов, которые тем сильнее разрастаются, чем больше нематод развивается в галле.

Помимо указанных изменений, нарушается проводящая система корня. Галловые нематоды предпочитают селиться ближе к центральному цилиндру и в паренхиме между сосудами. Если нематоды локализируются между сосудами, то в результате роста нематод и образования гигантских клеток сосуды искривляются кнаружи галла, а пространство между ними увеличивается.

Кроме того, в сосудах образуются тиллы. Тиллы представляют собой выросты паренхимных клеток, внедряющиеся в полость сосуда через его поры и разрастающиеся в ней. В сосудах галла развивается огромное количество тилл. На тангентальных срезах часто можно видеть, как тиллы сплошь заполняют сосуды на протяжении всего среза (9—10 мм). Много тилл, но гораздо меньше, чем в галлах, образуется в сосудах здоровых участков корней мелойдогинозных растений. В здоровых растениях тиллы редки, и появляются они к концу вегетации. Оболочка тилл обычно тонкая, прозрачная, но встречаются, хотя и редко, тиллы с утолщенной оболочкой.

Естественно, что сосуды, закупоренные тиллами, не могут проводить воду. Эту функцию берут на себя гидроцитные мостики и тяжи. По гидроцитным элементам влага доставляется к нематодам и к периферийной части галла. Постоянный приток воды к местам локализации галловых нематод вызывается еще и тем, что в гигантских клетках накапливается большое количество сахаров, которые притягивают воду (Устинов, Зиновьев, 1958). Отсюда понятна связь между гигантскими клетками и гидроцитными элементами, которые являются спутниками гигантских клеток.

Таким образом, причины образования гидроцитных элементов могут быть следующими.

1. Сосудистая система не обеспечивает потребности быстро растущего галла в воде.

2. Накапливающиеся в гигантских клетках сахара вызывают постоянный приток воды.

3. В результате закупоривания сосудов тиллами возникает необходимость образования новых элементов, функционально восполняющих работу сосудов.

Ветвистость корней. Многие авторы отмечают, что у больных растений наблюдается усиленное ветвление корней, т. е. образование боковых корней в области галла. Тройб и Саран (цит. по Christie, 1936) констатируют это явление на сахарном тростнике и гибискусе. В сообщении Деккер (Decker, 1961) речь идет о *M. hapla* на красном клевере. Джесс (Jesse, 1961) отмечает боковое разрастание корней на ананасах. В опытах этим автором были использованы *M. arenaria*, *M. incognita*, *M. incognita acrita*.

Образования боковых корней на огурцах и томатах при заражении их *M. incognita* мы не наблюдали.

Очевидно, это явление связано со многими факторами: таксономической принадлежностью хозяина, условиями его выращивания, интенсивностью заражения, а, возможно, и видовой принадлежностью нематод.

Прекращение роста кончика корня и образование терминального галла. Прекращение роста кончика корня отмечалось Кристи (1936), Годфри (Godfree, 1936) и Устиновым (1959). Более подробно оба вопроса рассматриваются Годфри на ананасах.

Остановка роста корня и возникновение терминального галла определяется, по Годфри, тремя факторами: количеством личинок, проникающих в кончик корня, энергией роста корня и наличием личинок в почве ниже кончика корня.

Устинов наблюдал прекращение роста апикальной меристемы и образование концевых булавовидных галлов на томатах и баклажанах. При этом автор отмечает, что рост корня останавливается под влиянием разного количества нематод.

Нам тоже приходилось наблюдать образование терминальных галлов при заражении огурцов осенью (сентябрь). Формирование концевых галлов, на наш взгляд, обусловлено в первую очередь местом внедрения и локализацией инвазионных личинок. Внедрение личинок в корень через его апикальный конец и локализация их вблизи места внедрения оказывают сильное влияние на корень растения. Поскольку кончик корня состоит из молодых, еще недифференцированных клеток, то вполне понятно, что и реакция на выделения нематод в этом участке корня наиболее сильная. Сомнительно, чтобы при внедрении личинок позади корневого чехлика и локализации их в тканях, более или менее удаленных от апикальной меристемы (например, в зоне дифференциации клеток), могли возникнуть концевые галлы.

Большую роль в образовании концевого галла играют, как отмечал Годфри, скорость роста корня и численность паразитов, проникающих в растение. Не случайно поэтому осенью, когда интенсивность фотосинтеза снижена, а рост корней замедлен, происходило образование терминальных галлов на огурцах. В этом случае уже небольшое количество личинок (по нашим наблюдениям, 10—30) вызывает остановку роста апикальной меристемы и образование булавовидного галла. Отсюда видно, что между скоростью роста корня, интенсивностью инвазии и формированием концевого галла существует тесная связь.

Итак, терминальные галлы могут возникать в результате: 1) внедрения личинок через апикальный конец корня и локализации их поблизости от места внедрения; 2) заражения корней большим количеством паразитов, несмотря на интенсивный рост корня; 3) заражения корней небольшим числом паразитов при замедленном росте корня.

Нами рассмотрены анатомические изменения корней под влиянием паразитирования в них галловых нематод. Причина этих изменений — нарушение нормальных физиологических процессов под влиянием паразита. Подтверждением этого служит тот факт, что гигантские клетки

ассимилируются окружающими тканями при прекращении стимулирующего действия нематод (Bird, 1962).

Эктоферментативная деятельность мелойдогин оказывается непрерывной на протяжении всего заболевания, поскольку, во-первых, в пораженных участках сосредоточивается некоторое количество особей, а во-вторых, нематоды, размножаясь, расселяются тут же в корне. Такое постоянное воздействие на растение со стороны мелойдогин приводит к необратимым патологическим изменениям. При этом коррелятивные взаимосвязи в растении нарушаются, нарушается дифференциация клеток и тканей, возникают новообразования. Результат всех этих сдвигов в растении — наблюдаемые анатомические изменения в корне: усиленное деление и разрастание клеток паренхимы корня, возникновение гигантских клеток и гидроцитных элементов, деформация сосудистой системы, закупорка сосудов тиллами.

ЛИТЕРАТУРА

- Кобахидзе Д. Н. 1941. Наблюдения над корневой нематодой в условиях Тбилиси. — Труды Зоол. ин-та АН Груз. ССР, 4.
- Мюге С. Г. 1961. О взаимоотношении фитогельминтов сем. *Heteroderidae* с растением-хозяином. Вопросы фитогельминтологии. М.
- Устинов А. А. 1959. Галловая нематода. Изд-во Харьковск. ун-та.
- Устинов А. А., Зиновьев В. Г. 1958. О некоторых биохимических изменениях в тканях растений, зараженных фитогельминтами. Работы по гельминтологии к 80-летию акад. К. И. Скрябина. М.
- Bird A. F. 1961. The ultrastructure and histochemistry of a nematode induced giant cell. — J. Biophys. a. Biochem. Cytology, 11.
- Bird A. F. 1962. The inducement of giant cells by *Meloidogyne javanica*. — Nematologica, 8, N 1.
- Christie J. R. 1936. The development of root-knot nematode galls. — Phytopathology, 26.
- Crittenden H. W. 1958. Histology and cytology of susceptible and resistant soybeans infected with *Meloidogyne incognita acrita*. — Phytopathology, 48, Abstr.
- Decker H. 1961. Der Wurzelgallen nematode *Meloidogyne hapla* Chitwood und sein Freilandauftreten in Norden der DDR. Wissenschaft. — Zeitschrift der Univer. Rostock, 10. Jahrg.
- Dropkin V. H. 1955. The relations between nematodes and plants. — Experimental Parasitology, 4.
- Dropkin V. H. 1959. Varietal response of soybeans to *Meloidogyne* — a bioassay system for separating races of root-knot nematodes. — Phytopathology, 49.
- Dropkin V. N., Nelson P. E. 1960. The histopathology of root-knot nematode infections in soybeans. — Phytopathology, 50.
- Godfrey G. H. 1936. The pineapple root system as affected by the root-knot nematode. — Phytopathology, 26.
- Jesse R. 1961. Pathogenicity of five isolates root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.) to sugarcane roots. — J. Agric. Univer. Puerto Rico, 45.
- Krusberg I. R., Nielsen L. W. 1958. Pathogenesis of root-knot nematodes to the Porto Rico variety of sweetpotato. — Phytopathology, 48.
- Linford M. B. 1937. The feeding of the root-knot nematode in root tissue and nutrient solution. — Phytopathology, 27.
- Linford M. B. 1942. The transient feeding of root-knot nematode larvae. — Phytopathology, 32.
- Owens R. G., Novotny H. M. 1960. Physiological and biochemical studies on nematode galls. — Phytopathology, 50, Abstr.
- Sembdner G. 1962. Anatomische Untersuchungen über die Reaction von Organen der Kartoffelpflanze auf Befall durch den Nematoden *Heterodera rostociensis* Woll. 7. Mitteilungen über Heterodera-Arten. — Die Kulturpflanze, 10.

ЗАРАЖЕННОСТЬ НЕМАТОДАМИ КОРОЕДОВ ЕЛИ

Изучение нематод насекомых — вредителей леса — представляет большой интерес в связи с возможным применением этих паразитов для биологической борьбы против их хозяев.

Леса, занимающие огромные территории нашей страны, поражаются многими видами короедов, которые, как установлено, имеют богатую нематодофауну. Однако эти нематоды еще очень мало изучены. Нематоды короедов ели в пределах СССР изучались только в Бакурианском ущелье Грузинской ССР (Какулия, 1963—1966 гг.).

Материал. Сбор материала производился нами в Щелковском районе Московской области с 1964 по 1966 г. Основное внимание было уделено более многочисленным и вредоносным видам короедов, в особенности короеду-типографу *Ips typographus* L. Параллельно обследовались на нематод и короеды всех остальных, встреченных нами видов и, таким образом, общее число их достигает 16. Из них 4 вида до сих пор гельминтологически не изучены (в табл. 1 отмечены звездочкой).

Полные гельминтологические вскрытия сделаны всего у 2398 экземпляров короедов всех стадий развития, начиная от личинок I стадии и кончая старыми жуками (определение стадий личинок короедов см. статью: Сланкис, 1967).

В настоящей статье даются предварительные сведения по результатам вскрытий.

Таблица 1

Зараженность нематодами короедов на различных стадиях развития (на ели)

Хозяин	Исследо- вано проб трупы		Вскрыто насекомых									
			Взрослых жуков		Куколок		Личинок					
							III возраста		II возраста		I возраста	
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
<i>Dendroctonus micans</i>	9	8	2	2	—		37	4	203	0	46	0
<i>Blastophagus piniperda</i>	1	1	16	9	—		—		—		—	
<i>Hylurgops palliatus</i>	27	24	58	47	9	6	17	3	51	0	26	0
<i>H. starki</i> *	3	3	7	5	—		—		14	0	34	0
<i>Polygraphus polygraphus</i>	5	0	18	3	—		—		1	0	40	0
<i>Crypturgus cinereus</i>	2	2	10	3	—		1	0	—		—	
<i>C. hispidulus</i> *	7	5	27	4	20	1	65	1	21	0	—	
<i>Dryocoetes autographus</i>	12	9	38	19	2	2	32	0	29	1	59	0
<i>Trypodendron lineatum</i> *	—		67	7	—		—		—		—	
<i>Pityogenes chalcographus</i>	15	12	206	52	12	0	35	0	34	0	49	0
<i>Ips sexdentatus</i>	3	3	46	41	2	0	10	0	4	0	1	0
<i>I. duplicatus</i> *	21	21	51	39	21	2	50	1	17	0	16	0
<i>I. typographus</i>	46	43	116	83	87	15	236	14	123	0	94	0
<i>Orithotomicus proximus</i>	3	3	27	16	17	0	1	0	—		—	
<i>O. suturalis</i>	5	3	25	3	10	0	10	0	16	0	—	
<i>O. laricis</i>	6	6	62	45	23	0	37	0	10	0	94	
Итого	165	776				203		531		523		365

Примечание. 1 — всего исследовано особей; 2 — из них с нематодами.

Зараженность нематодами различных стадий короедов. Зараженность увеличивается с возрастом короедов: личинки I и II стадии почти всегда свободны от нематод, заражение начинается на последней III стадии личинок и продолжается на стадии куколки. Максимальное заражение короедов нематодами отмечено на стадии молодого жука, перед началом половой деятельности. У старых жуков зараженность падает, так как нематоды переходят в труху, заполняющую ходы жуков, где продолжается их цикл развития.

Энтомонематоды были найдены в подавляющем большинстве проб трухи, собранных нами.

Степень зараженности нематодами различна у отдельных видов короедов. Наиболее зараженными оказались короеды из родов *Hylurgops* и *Ips*, а слабее всех заражен обитающий в древесине *Trypodendron lineatum* Oliv.

Локализация. Нематоды у взрослых жуков встречались на поверхности тела (под элитрами, на крыльях или на сегментах брюшка), в кишечнике (средняя и задняя кишка), в мальпигиевых сосудах и в полости тела (полость брюшка, груди или головы). Отмечено перфорирование нематодами стенки половой трубки самок жуков и проникновение их в вагину (у *Ips duplicatus* Sahlb.).

Таблица 2 отражает распределение нематод и интенсивность заражения по различным органам у взрослых жуков. Самое большое число нематод зарегистрировано в полости тела насекомых: у одного жука оно может исчисляться в тысячах экземпляров (у *Ips typographus*, *Ips duplicatus*). Численность нематод в брюшке почти всегда превышает количество их в полости груди и головы.

Таблица 2

Распределение нематод по органам короедов (у взрослых жуков)

Хозяин	Всего жуков	Зараженность нематодами								
		поверхности тела			кишечник			полости тела		
		количество зара- женных жуков	в %	максимальное ко- личество нематод у одного жука	количество зара- женных жуков	в %	максимальное ко- личество нематод у одного жука	количество зара- женных жуков	в %	максимальное ко- личество нематод у одного жука
<i>Dendroctonus micans</i>	2	2		140	0			0		
<i>Blastophagus piniperda</i>	16	4		100	0			8		22
<i>Hylurgops palliatus</i>	58	42	72,4	200	16	27,6	20	2	3,4	4
<i>H. starki</i>	7	2		42	2		56	2		370
<i>Polygraphus polygraphus</i>	18	1	5,6	6	0			2	11,1	38
<i>Crypturgus cinereus</i>	10	2		52	1		1	1		55
<i>C. hispidulus</i>	27	3	11,1	2	0			1	3,7	20
<i>Dryocoetes autographus</i>	38	15	39,5	200	15	39,5	34	1	26,3	50
<i>Trypodendron lineatum</i>	67	0			0			7	10,4	800
<i>Pityogenes chalcographus</i>	206	28	13,6	38	31	15,0	6	7	3,4	16
<i>Ips sexdentatus</i>	46	33	71,8	150	28	60,9	104	2	4,4	300
<i>I. duplicatus</i>	51	29	56,9	70	26	51,0	80	19	37,3	2000
<i>I. typographus</i>	116	80	68,9	250	22	19,0	30	26	22,4	2000
<i>Orthotomicus proximus</i>	27	4	14,8	4	16	59,1	40	0		
<i>O. suturalis</i>	25	3	12,0	100	1	4,0	1	1	4,0	20
<i>O. laricis</i>	62	36	58,0	1000	1	1,6	6	18	29,0	400

У куколок и личинок короедов нематоды в большинстве случаев были найдены в полости тела. Однако встречаются они и на поверхности тела: у куколок около зачатков крыльев, а у личинок — в складке около задней части головы.

Видовой состав нематод. Большинство собранных нами нематод определено. Предварительный список видов дает возможность судить о разнообразии нематод у отдельных хозяев.

Распределение нематод по хозяевам

1. *Dendroctonus micans* Kug

Bursaphelenchus incurvus (Rühm, 1956) J. B. Goodey, 1960
Panagrolaimus dendroctoni (Fuchs, 1932) Rühm, 1954

2. *Blastophagus piniperda* L.

Нематоды не определены.

3. *Hylurgops palliatus* Gyll.

Cryptaphelenchus cryptus Rühm, 1956
Aphelenchoides sp.
Bursaphelenchus eggersi (Rühm, 1956) J. B. Goodey, 1960.
Panagrolaimus fuchsii Rühm, 1956
Parasitorhabditis palliati (Fuchs, 1937) Paramonov et Sobolev, 1954.
Mikolitzkyia palliati (Rühm, 1956) Baker, 1962

4. *Hylurgops starki* Egg.

Contortylenchus rarus Slankis, 1967
Aphelenchoides sp.
Bursaphelenchus sp.
Panagrolaimus sp.
Parasitorhabditis sp.
Mikolitzkyia sp.

5. *Polygraphus polygraphus* L.

Parasitaphelenchus polygraphi (Fuchs, 1937) Rühm, 1956

6. *Crypturgus cinereus* Herbst

Parasitylenchus raphidophorus Slankis, in litt.
Parasitorhabditis crypturgophila Rühm, 1956.

7. *Crypturgus hispidulus* Thoms.

Allantonema bathycapsulata Slankis, in litt.
Parasitylenchus brachydorus Slankis, in litt.
Cryptaphelenchus sp.

8. *Dryocoetes autographus* Ratz.

Cryptaphelenchus macrogasteroides Rühm, 1956
Panagrolaimus verrucosus Fuchs, 1930
Parasitorhabditis autographi (Fuchs, 1937) Paramonov et Sobolev, 1954
Parasitylenchus caveocaudatus Slankis, in litt.

9. *Trypodendron lineatum* Oliv.

Tylenchida gen. sp.

10. *Pityogenes chalcographus* L.

Contortylenchus tomici (Bovien, 1937) Rühm, 1956
Neoditylenchus glischnus (Rühm, 1956) Meyl, 1961
Cryptaphelenchus malpighius (Fuchs, 1937) Rühm, 1956.
Parasitorhabditis chalcographi (Fuchs, 1937) Paramonov et Sobolev, 1954.

11. *Ips sexdentatus* Boern.

Contortylenchus pseudodiplogaster Slankis, in litt.
Cryptaphelenchus minutus (Fuchs, 1930) Paramonov et Sobolev, 1954.
Parasitorhabditis sexdentati Rühm, 1960
Mikolitzkyia buetschli (Fuchs, 1915) Baker, 1962

12. *Ips duplicatus* Sahlb.

Parasitylenchus aculeatus Slankis, in litt.
Contortylenchus cylindricus Slankis, 1967.

Cryptaphelenchus sp.
Parasitorhabditis sp.
Diplogasteroides ruehmi Paramonov, 1954
Mikoletzkyia sp.

13. *Ips typographus* L.

Vastotylenchus typographi (Fuchs, 1915) Slankis, in litt.
Contortylenchus diplogaster (Linstow, 1890) Rühm, 1960
Aphelenchoides macromucronis Slankis, 1966/1967
Cryptaphelenchus macrogaster (Fuchs, 1915) Fuchs, 1930
Ektaphelenchus sp.
Parasitorhabditis obtusa (Fuchs, 1915) Dougherty, 1953
Diplogasteroides ruehmi Paramonov, 1964
Mikoletzkyia buetschli (Fuchs, 1915) Baker, 1962

14. *Orthotomicus proximus* Eichh.

Parasitorhabditis proximi (Fuchs, 1937) Paramonov et Sobolev, 1954

15. *Orthotomicus suturalis* Gyll.

Panagrolaimus wichmanni Rühm, 1956
Parasitorhabditis proximi (Fuchs, 1937) Rühm, 1956

16. *Orthotomicus laricis* F.

Contortylenchus laricis (Fuchs, 1929) Rühm, 1956
Panagrolaimus wichmanni Rühm, 1956
Parasitorhabditis proximi (Fuchs, 1937) Rühm, 1956

Сравнивая нематодофауну некоторых видов короедов, исследованных нами в Московской области, с нематодофауной тех же видов хозяев из ФРГ и ГДР (Fuchs, 1915—1937; Rühm, 1956, 1960) и Грузии (Какулия, 1963—1965; Курашвили, Камалов, Элиава, 1965), мы обнаружили, что большинство видов нематод сходны.

Однако имеется ряд видов нематод, отличающих эти три географические местности. Фауна нематод короедов Московской области более близка к фауне ФРГ и ГДР, чем к фауне Грузинской ССР (что и понятно, если сравнивать природные условия).

Изучение нематодофауны четырех видов короедов, ранее не обследованных гельминтологами, выявило ряд не описанных до сих пор видов нематод. Таких особенно много у короедов *Hylurgops starki* и *Ips duplicatus*.

Довольно бедная нематодофауна короеда *Crypturgus hispidulus* оказалась частично сходной с нематодофауной близкого к нему, уже обследованного вида *Crypturgus cinereus*.

У живущего в древесине *Trypodendron lineatum* обнаружен лишь один вид нематод (полостной паразит).

Обработка материала продолжается. Описания найденных нами новых видов, а также сведения по биологии отдельных видов нематод и их влиянию на хозяина в ближайшее время будут переданы в печать.

ЛИТЕРАТУРА

- Какулия Г. А. 1960. Нематодофауна короедов хвойных пород в Бакурианском ущелье.—Труды Ин-та зоол. АН Груз. ССР. Паразитологический сборник.
 Какулия Г. А. 1963. Новый вид нематоды четырехзубого гравера *Cryptaphelenchus quadridens* sp. n.—Сообщ. АН Груз. ССР, 31, № 2.
 Какулия Г. А. 1963. Новый вид нематоды *Tylaphelenchus paramonovi* sp. n.—Сообщ. АН Груз. ССР, 32, № 3.
 Курашвили Б. Е., Камалов Н. Г., Элиава И. Я. 1965. Гельминты человека, животных и растений в Грузии (Справочник). Тбилиси, изд-во «Мецниереба».
 Сланкис А. 1966/1967. Новый вид нематод — *Aphelenchoides macromucronis* sp. n. из короеда-типографа *Ips typographus*. Материалы к научной конференции Всесоюз. общества гельминтологов. М.
 Сланкис А. 1967. *Contortylenchus cylindricus* sp. n. и *Contortylenchus rarus* sp. n. (*Tylenchida*) — паразиты короедов и таксономические замечания по роду *Contortylenchus* Rühm, 1956. См. настоящий сборник.

- Fuchs G. 1915. Die Naturgeschichte der Nematoden und einigen anderer Parasiten des *Ips typographus* L. und *Hylobius abietis* L.—Zool. Jahrb. (Syst.), 38.
 Fuchs G. 1929. Die Parasiten einiger Rüssel- und Borkenkäfer.—Z. Parasitenkunde, 12.
 Fuchs G. 1937. Neue parasitische und halbparasitische Nematoden bei Borkenkäfern und einige andere Nematoden.—Zool. Jahrb. (Syst.), 70.
 Rühm W. 1956. Die Nematoden der Ipiden.—Parasitologische Schriftenreihe, 6. Jena, VEB G. Fischer Verlag.
 Rühm W. 1960. Ein Beitrag zur Nomenklatur und Systematik einiger mit Scolytiden vergesellschafteten Nematodenarten.—Zool. Anz., 164.

А. Сланкис

CONTORTYLENCHUS CYLINDRICUS SP. N. И CONTORTYLENCHUS RARUS sp. n. (TYLENCHIDA: CONTORTYLENCHIDAE)

ПАРАЗИТЫ КОРОЕДОВ И ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ ЗАМЕТКИ ПО РОДУ CONTORTYLENCHUS RÜHM 1956

Описываемые нематоды найдены у короедов ели в Московской области, обследованной нами в 1964—1965 гг.

CONTORTYLENCHUS CYLINDRICUS SLANKIS SP. N.

Нематоды этого вида найдены нами у короеда-хвойника *Ips duplicatus* Sahlb. на бревнах обыкновенной ели (*Picea excelsa*) в лесном массиве в Щелковском районе Московской области.

Зараженными оказались 38,5% всех вскрытых нами взрослых жуков (15 из 39), причем большинство находок нематод падает на конец августа и сентябрь.

Интенсивность заражения от 2 до 11 паразитических самок.

Локализуются они в полости тела жуков, в основном в грудной части. Обычны находки и в полости брюшка и головы. В некоторых случаях паразитические самки окружены цистами, заполненными продуцируемыми ею яйцами.

Число личинок в полости тела жуков велико: в случаях сильного заражения оно превышает 2000 экз. Свободноживущие самцы и самки не были обнаружены.

Морфология (рис. 1, 2):

Паразитическая самка (размеры в мк)

$n=5$
 $L=1030-1260$
 $D=109-141$
 $St=9,7-11,5$
 $OesR=29,2-31,6$
 $V-E=43,0-56,5$
 $OvL=43,0-59,4$
 $OvD=20,0-25,1$
 $a=7,6-8,9$
 $V\%=95,0-95,9$

где n — число экземпляров; D — диаметр тела; $OesR$ — длина склеротизированной части просвета пищевода; $V-E$ — расстояние от вульвы до хвостового конца тела.

Тело туго свернуто, очень толстое, цилиндрическое, в области пищевода не утончается, головной конец суживается резко.

Хвост тупо округлый. Длина отрезка тела от вульвы до конца хвоста (V—E) всегда немногим меньше его максимального диаметра.

На конце хвоста в углублении находится округлая папилла (высота ее 4,8—5,5 мк, а диаметр у основания 7,4—9,7 мк), почти полностью закрывающаяся краями углубления.

Кутикула тонкая, лишь на концах нематоды заметно утолщается. Кольчатость незаметна.

Стилет тонкий. Базальные головки его небольшие, продолговатые.

Просвет пищевода на протяжении 29,2—31,6 мк от заднего конца стилета склеротизирован и в этой части сравнительно хорошо заметен. Этот признак (*Oesophagusrohr*=*Oes R*), подмеченный Фуксом (Fuchs, 1938, стр. 152), отличается постоянством в пределах отдельных видов семейства *Contortylenchidae* и может быть использован в дифференциальных диагнозах.

Пищевод короткий, с бульбусообразным расширением на заднем конце, с возрастом атрофируется.

Кишка построена, как у других видов рода *Contortylenchus*, но отчетливее заметна только в передней части тела нематод. Анальное отверстие заметно лишь у отдельных экземпляров, притом слабо.

Яичник обычно имеет два загиба, однако у 1 из 16 экземпляров *C. cylindricus* sp. n. был отмечен яичник с одним загибом. Стенка половой трубки в области яйцевода сильно утолщена, а в направлении к выходу утончается. Вагина мощно кутикуляризована. В матке одновременно находится от 3 до 6 зрелых яиц.

Дифференциальный диагноз: *Contortylenchus cylindricus* sp. n. отличается от видов *C. acuminati* Rühm, 1956, *C. amitini* Rühm, 1956, *C. barberus* (Massey, 1957) Rühm, 1960, *C. brevicomi* (Massey, 1957) Rühm, 1960, *C. cryphali* (Rühm, 1954) Rühm, 1956, *C. cunicularii* (Fuchs, 1929) Rühm, 1956, *C. elongatus* Massey, 1960, *C. grandicollis*

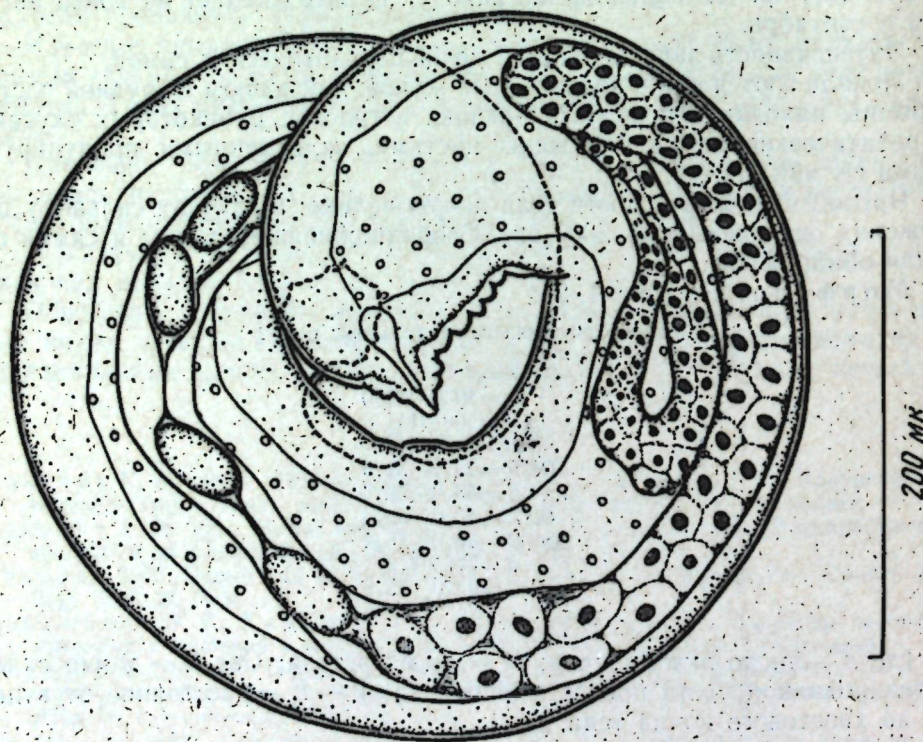


Рис. 1. *Contortylenchus cylindricus* sp. n. Общий вид паразитической самки

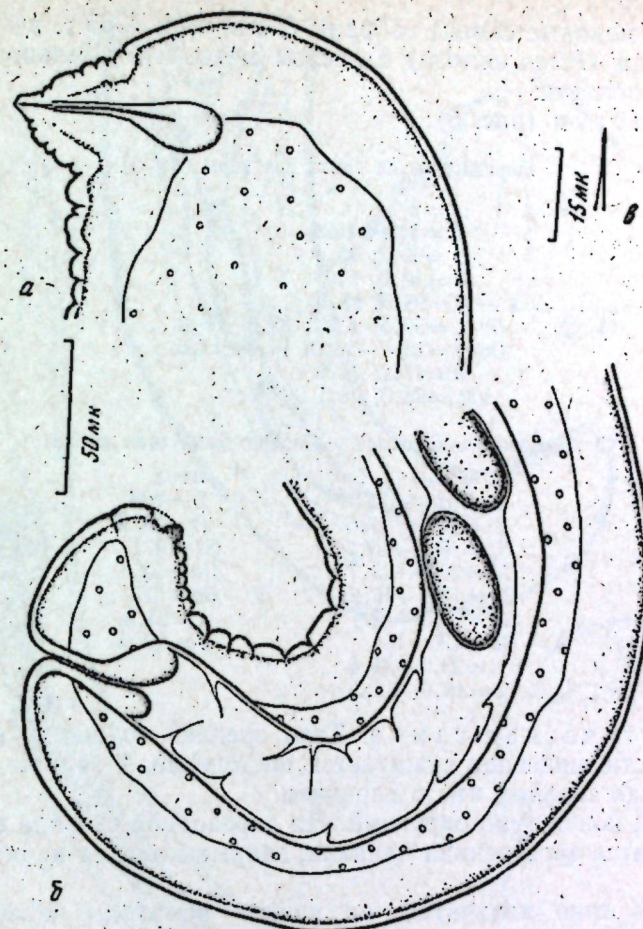


Рис. 2. *Contortylenchus cylindricus* sp. n. Паразитическая самка
а — головной конец; б — хвостовой конец; в — стилет

(Massey, 1957) Rühm, 1960, *C. laricis* (Fuchs, 1929) Rühm, 1956, *C. rarus* sp. n., *C. reversus* (Thorne, 1935) Rühm, 1956, *C. spirus* (Massey, 1957) Rühm, 1960 длиной отрезка тела от вульвы до конца хвоста (V—E), всегда меньшей (или равной) максимальному диаметру этого отрезка тела, но никогда не большей, в то время как у названных видов эта длина явно превышает максимальный диаметр.

От *C. diplogaster* (Linstow, 1890) Rühm, 1956 новый вид отличается: отсутствием суживания тела в области пищевода; гораздо более туго свернутым телом; двумя загибами яичника (по сравнению с одним у *C. diplogaster*).

От *Contortylenchus tomici* (Bovien, 1937) Rühm, 1956 *C. cylindricus* sp. n. отличается тупым концом хвоста и хвостовой папиллой, лежащей в углублении (у *C. tomici* хвост заканчивается выступающей пальцевидной папиллой).

CONTORTYLENCHUS RARUS SLANKIS SP. N.

Две паразитические самки *C. rarus* sp. n. обнаружены нами в полости брюшка у одного из четырех обследованных лубоедов Старка *Hylurgops starki* (Ipidae).

Личинок в полости тела жука около 400.

Свободноживущие особи *C. rarus* sp. n. (5 самцов и 1 самка) найдены в трухе из ходов зараженного жука.

Жуки (2 молодые семьи) собраны 8 сентября 1965 г. на брезне обыкновенной ели (*Picea excelsa*) в лесном массиве в Щелковском районе Московской области.

Морфология (рис. 3):

Паразитическая самка [размеры (в мк)]

$n=2$
 $L=1639; 1994$
 $D=95,2; 95,0$
 $St=10,0; 9,9$
 $V-E=98,5; 98,5$
 $Ov L=59,5-62,1; 55,9-64,2$
 $Ov-D=16,0-18,0; 16,0-17,6$
 $a=17,2; 21,0$
 $V\%=94,0; 95,1$

Свободноживущий самец Свободноживущая самка

$n=5$	$n=1$
$L=618-675$	$L=608$
$D=20,6-27,5$	$D=24,8$
$St=10,2-10,7$	$St=9,1$
$Cd=28,0-35,7$	$Cd=32,1$
$Sp=13,6-16,6$	$V-Go=373$
$Gu=5,5-5,8$	$a=24,4$
$K-Go=120-181$	$c=19,0$
$a=23,7-31,4$	
$c=18,9-22,3$	

Паразитическая самка. Тело средней толщины, цилиндрическое, в области пищевода суживается постепенно, в заднем конце загигается гораздо сильнее, чем в переднем.

Хвостовой конец тупо округлый. На дорсальной стороне его в углублении находится заостренная папилла, закрывающаяся краями углубления.

Кутикула резко кольчатая, на концах нематоды может сморщиваться.

Острые стилета короткое, плавно переходит в тонкостенный корпус. Базальные головки маленькие. Просвет стилета хорошо заметен, немного расширяется в проксимальной части.

Задняя часть пищевода мешковидно расширена.

Строение кишечника, как у других представителей рода. Анус не заметен.

Яичник имеет один загиг.

В матке одновременно находится пять-семь зрелых яиц.

У одной из самок (очевидно, старшей) кутикула сморщена сильнее, чем у другой, особенно в передней части тела. Других морфологических отличий между обоими экземплярами мы не наблюдали.

Свободноживущий самец. Острые стилета сравнительно длинное, переход в корпус хорошо заметен. Просвет четкий, у основания стилета расширяется. Базальные головки средних размеров.

Хвост с длинным, утолщенным концом. Бурса узкая, пелодерная.

Свободноживущая самка (молодой экземпляр). Стиллет немногим короче и просвет его расширяется сильнее, чем у самца.

Хвост с длинным, утолщенным концом. Бурса узкая; пелодерная.

Половая трубка короткая. Яичник состоит из немногих больших клеток. Остальные части полового аппарата, включая вульву, еле заметны.

Кишечник на всем протяжении выделяется четко.

Дифференциальный диагноз. По строению паразитические самки *C. rarus* sp. n. наиболее близки к *C. cunicularii* (Fuchs, 1929) Rühm, 1956, но отличаются от них: более длинным и тонким телом ($a=17,2-21,0$ по сравнению с $a=8,0-12,8$); более кзади рас-

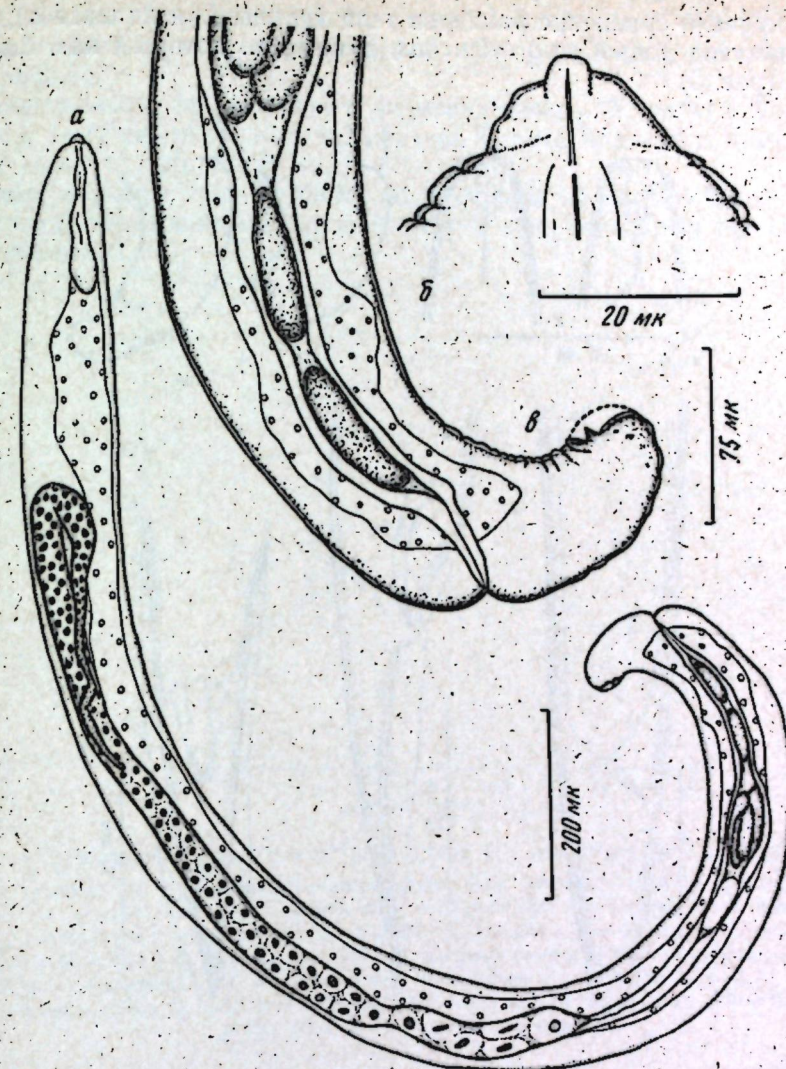


Рис. 3. *Contortylenchus rarus* sp. n. Паразитическая самка
 а — общий вид; б — головной конец; в — хвостовой конец

положенной вульвой ($V\%=94,0-95,1\%$ по сравнению с $V\%=81,8-88,9\%$); гораздо более вздутой формой отрезка тела от вульвы до хвостового конца (рис. 4, в, ж): более коротким стилетом ($9,9-10,0$ м по сравнению с $12-14$ м), обращенным яичником; относительно меньшим диаметром зрелых яиц в матке (отношение длина яйца/диаметр яйца у *C. rarus* sp. n. колеблется от 3,5 до 3,9, а у *C. cunicularii* оно в среднем 2,4).

ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ ЗАМЕТКИ ПО РОДУ *CONTORTYLENCHUS* RÜHM, 1956

Зависимость индекса a от длины тела у нематод рода *Contortylenchus*. Сравнивая размеры нематод *C. tomic* с размерами нематод других видов рода *Contortylenchus*, встречающихся в Калифорнии, Никл (Nickle, 1963a) отмечает, что *C. tomic* резко отличается от остальных видов. Тело *C. tomic* относительно очень короткое и толстое. Переходных форм между *C. tomic* и другими американскими видами рода *Contortylenchus* по Никлу нет.

Мы провели сравнение размеров тела (длины L и индекса a) у всех видов нематод рода *Contortylenchus*, данные по которым нам были доступны (рис. 5).



Рис. 4. *Contortylenchus rarus* sp. n. Свободноживущая самка

а — головной конец, латерально; б — хвостовой конец, латерально; в — головной конец свободноживущего самца; г — хвостовой конец, латерально; д — хвостовой конец, вентрально

Форма хвостового конца паразитических самок: е — у *Contortylenchurarus* s.; ж — у *Contortylenchus cunicularii* Rühm, 1956

График на рис. 5 выявляет закономерный рост индекса a при увеличении величины L , и наоборот, т. е. короткие нематоды относительно толще, чем длинные.

Выясняется, что все наибольшие значения L и a принадлежат американским видам, а все виды с маленькими L и a встречаются в Европе.

Можно предполагать, что одним из факторов, обуславливающим большие величины L и a у нематод рода *Contortylenchus* в Америке является теплый климат (места сбора материала в Америке расположены гораздо южнее европейских).

В пользу этого говорят и заметные различия между размерами экземпляров нематод *C. elongatus*, собранных Никлом (Nickle 1963в) от одного и того же вида короедов на севере и юге Калифорнии: южные экземпляры значительно длиннее и относительно тоньше северных (рис. 5).

Общим для обоих континентов является лишь вид *C. tomici*. Это самый маленький из всех, и стоит он на конце ряда видов нематод на нашем графике.

Существенного промежутка в размерах между *C. tomici* и ближайшими к нему европейскими видами нет. Самый близкий к нему — описанный нами *C. cylindricus* sp. n.

Таким образом, вид *C. tomici* по размерам полностью включается в общий ряд, образованный европейскими и американскими видами рода *Contortylenchus*.

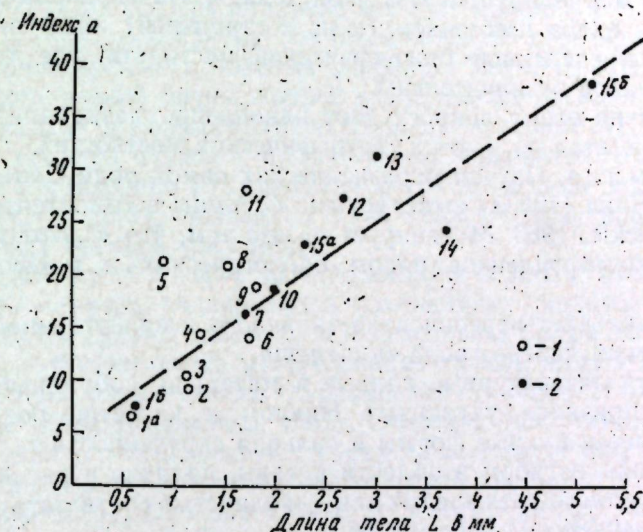


Рис. 5. Зависимость индекса a от длины тела L у нематод рода *Contortylenchus*

0 — европейские виды нематод; — американские виды нематод; 1а и 1б — *Contortylenchus tomici*; 2 — *C. cylindricus*; 3 — *C. cunicularii*; 4 — *C. cryptalis*; 5 — *C. laricis*; 6 — *C. diplogaster*; 7 — *C. reverens*; 8 — *C. acuminati*; 9 — *C. rarus*; 10 — *C. grandioili*; 11 — *C. amilini*; 12 — *C. spirus*; 13 — *C. barberus*; 14 — *C. brevicornis*; 15а, 15б — *C. elongatus* (использованы средние арифметические значения, вычисленные нами по литературным и собственным данным: виды 1а, 3, 4, 5, 6, 8 и 11 — по Rühm, 1956; N 10, 12, 13, 14 — по Massey, 1957; N 15а и 15б — по Nickle, 1963б; N 1б — по Nickle, 1963а; N 7 — по Thorpe, 1935; N 2 — sp. n.)

Учитывая сходство *C. tomici* с европейскими видами, можно предполагать, что нематоды этого вида происходили из Европы. Широкому распространению их могла способствовать малая избирательность в отношении хозяина: пригодные им короеды (различные виды рода *Pityogenes*) встречаются на обоих континентах.

О таксономической значимости строения женской половой трубки в роде *Contortylenchus*. Рюм (1956) указывает, что у нематод этого рода число загибов яичника в пределах одного вида не изменяется и является постоянным признаком вида.

Сравнивая различные виды рода *Contortylenchus*, мы находили, что в большинстве случаев у видов, представленных формами значительной длины, наблюдается относительно короткая гонада, которая по своей длине короче или равна расстоянию от вульвы до конца пищевода и загибов обычно не делает. Напротив, у коротких нематод (что коррелируется с относительно большой толщиной; см. выше) длина гонады значительно превышает длину тела нематоды. Самая длинная (относительно) гонада имеется у самых коротких нематод — *C. tomici*, и яичник их имеет самое большее количество загибов (три).

В пределах одного вида число загибов яичника обычно постоянное. Но это не закон: у *C. tomici* оно может быть три или два (в зависимости от географического места сбора короедов), а у *C. cylindricus* sp. n. мы в

одной местности находили 15 экз. с двумя загибами гонад и 1 экз. с одним.

В работе Никла (1963а) даны рисунки двух весьма разных по величине паразитических самок *C. elongatus* из Южной и Северной Калифорнии. Можно видеть, что у более длинного экземпляра ($L \approx 700$ мк) гонада немного не доходит до задней границы пищевода и загибов не имеет, а у более короткого экземпляра ($L = 3600$ мк) гонада длиннее тела нематоды и имеет два загиба.

Можно предполагать, что и в пределах вида количество загибов гонад частично коррелируется с длиной тела, и этот признак для дифференцирования видов применяем (и не с гарантией) лишь относительно нематод из определенной географической местности, где колебания в размерах нематод незначительны.

Уточнения по этому вопросу даст накопление материала по отдельным видам нематод из разных географических местностей.

Синонимика. Изучая паразитических самок рода *Contortylenchus* Rühm, 1956, Никл (1963а) выделяет вид *C. tomici* в самостоятельный род *Bovienema* Nickle, 1963. Мотивирует он это тем, что «...этот паразит отличается от контортиленхов рядом биологических и морфологических свойств...»

Далее, Никл дает переописание типичного и единственного представителя и краткий диагноз рода *Bovienema*.

Анализируя литературные данные и материал, собранный нами, мы считаем, что признаки, указанные Никлом в качестве родовых — небольшие размеры, пуллые формы и сильная скрученность тела нематод, яичник с задним загибом в области вульвы, наличие в вагине одновременно только одного-трех зрелых яиц — полностью соответствуют диагнозу рода *Contortylenchus* Rühm, 1956.

Кроме перечисленных выше признаков, Никл указывает на трудную различимость кишечника нематод. Однако в его рисунке, как и в рисунке Рюма (Rühm, 1956), кишечник *C. tomici* нарисован полностью, т. е. развит, и его строение тоже соответствует диагнозу рода *Contortylenchus*.

В описании биологии *C. tomici*, данном Никлом, никаких отличий от биологии остальных представителей рода *Contortylenchus* мы также не находим.

Таким образом, строение и биология единственного вида рода *Bovienema* полностью укладывается в дифференциальный диагноз рода *Contortylenchus*.

Принимая во внимание вышесказанное, мы считаем выделение рода *Bovienema* Nickle, 1963 неоправданным и считаем его синонимом рода *Contortylenchus* Rühm, 1956.

ЛИТЕРАТУРА

- Fuchs G. 1938. Neue parasitische und halparasitische Nematoden bei Borkenkäfern und einige andere Nematoden.— Zool. Jahrb. (Syst.).
Massey C. L. 1957. Four new species of *Aphelenchulus* (Nematoda) parasitic in bark beetles in the United States.— Proc. Helm. Soc. Wash., 24 (1).
Nickle W. R. 1963a. *Bovienema* (Nematoda: Allantonematidae), a new genus parasitizing bark beetles of the genus *Pityogenes* Bedel, with notes on other endoparasitic nematodes of scolytids.— Proc. Helm. Soc. Wash., 30 (2).
Nickle W. R. 1963b. Notes on the genus *Contortylenchus* Rühm. 1956, with observations on the biology and life history of *C. elongatus* (Massey, 1960) n. comb., a parasite of a bark beetle.— Proc. Helm. Soc. Wash., 30 (2).
Rühm W. 1956. Die Nematoden der Ipiden.— Parasitologische Schriftenreihe, 6. Jena. VEB G. Fischer Verlag.
Thorne G. 1935. Nemic parasites and associates of the mountain pine beetle (*Dendroctonus monticolae*).— Utah. Jour. Agr. Res., 51.

ФОРМИРОВАНИЕ НЕМАТОДОФАУНЫ СТОЛОВОЙ КАПУСТЫ В КАРЕЛИИ

Изучение нематод фауны капусты как культуры, выращиваемой рассадным способом, методически затруднено, так как пересадки растений оказывают существенное влияние на формирование их нематод фауны. В связи с этим при изучении фауны нематод столовой капусты в Карелии (1961—1962 гг.) мы анализировали на наличие нематод семена капусты, ее всходы, рассаду из парников и после пересадки в поле и растения, выращиваемые в полевых условиях. Изучали отдельно нематод фауну прикорневой почвы, корней и надземных органов капусты по методике, принятой в Гельминтологической лаборатории АН СССР. Видовой состав нематод изучался по временным микроскопическим препаратам. Всего исследовано 992 растения и 107 почвенных проб. Нематоды обнаружены в 90,5% почвенных проб, 88,6% проб корней, 49,2% проб надземных органов растений.

Установлено, что в течение вегетационного периода видовой состав и численность нематод подвергаются изменениям, сходным с отмеченными для нематод фауны злаковых в Подмосковье (Барановская, 1958).

Нематоды — биологически прогрессивная группа живых организмов, населяющая в настоящее время большинство биотопов (Гиляров, 1944, 1948; Эглитис, 1954; Парамонов, 1962). Освоению жизненного пространства нематодами в значительной степени способствует широкий диапазон их адаптаций к воздействиям окружающей среды.

В большинстве случаев они стойко переносят зимние заморозки и длительное высушивание (Беляева, 1942; Ладыгина, 1957, 1963). Тем не менее все авторы, изучавшие влияние условий окружающей среды на нематод, считают, что такие факторы, как температура, влажность, активная реакция среды, тип, механический состав почвы и ее плодородие, особенности фитоценозов, межвидовые и межгрупповые отношения самих нематод и некоторые другие условия, оказывают существенное влияние на становление нематод фауны. Следовательно, наряду с высокой адаптивностью нематоды, как и все живые организмы, отзываются на малейшие изменения условий окружающей среды. При этом конкурентная способность одних видов повышается, других — ослабевает. В природе организм испытывает влияние целого комплекса факторов, возникающего в каждый данный момент. Конкретные условия биогеоценоза определяют возможность вхождения в него вида и формы жизни последнего в данных условиях.

Почвенные условия. Ведущая роль в формировании нематод фауны принадлежит почве. Почва как среда воздействует на обитающие в ней организмы, влияя на их физиологическое состояние и метаболизм.

Наиболее благоприятные условия для фитонематод складываются на легких плодородных почвах (Jasinska, Szulc, 1962). Однако и в иных почвенных условиях, даже в сухих почвах тяжелого механического состава, нематодонаселение богато и разнообразно (Caveness, 1958).

Особенно большое влияние на видовой состав и численность нематод оказывает содержание органических веществ в почве (Deubert, 1959; Bassus, 1962; Fidler, Bevan, 1963).

Обследованные в Карелии пахотные почвы имеют следующие особенности.

Для торфянистой почвы характерно высокое содержание органических веществ (15—57%), крупнокомковатая структура и хорошая аэрация самого верхнего слоя. Глинистая почва несколько беднее гумусом (13,5—38%), структура ее пылеватая, значительно затрудняющая до-

ступ воздуха. Наименьшее количество органических веществ содержится в песчаной почве (11,5—33,8%), но в отличие от глинистой она лучше аэрируется.

Содержание органических веществ в ризосфере подвержено значительным колебаниям на протяжении вегетации и в известной мере определяет количественные изменения нематод фауны (рис. 1—3). Нематодонаселение корневого слоя почвы особенно многочисленно в конце вегетации при значительном обогащении его продуктами жизнедеятельности растений. Период наименьшего содержания органических веществ

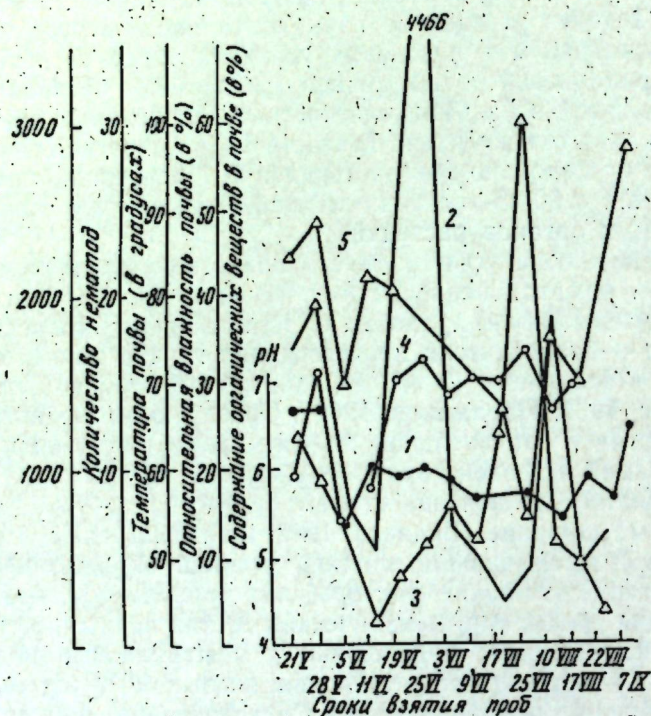


Рис. 1. Изменение численности нематод столовой капусты с торфянистой почвы

1 — pH; 2 — количество нематод; 3 — влажность почвы; 4 — температура почвы; 5 — содержание органических веществ в почве

в ризосфере (середина июля — середина августа) характеризуется снижением численности нематод, более резким на глинистой и песчаной почвах по сравнению с торфянистой.

Почва как среда обитания влияет на нематодонаселение непосредственно и, кроме того, видоизменяет действие других факторов, определяя в первую очередь гидротермический и газовый режимы фитонематод.

Температура. Известно, что в пределах оптимума температуры наблюдается рост численности популяции нематод. Низкие и высокие температуры могут значительно сокращать нематодонаселение (Тулаганов, 1939; Беляева, 1942).

В Карелии, где по данным А. А. Романова (1956) средняя температура воздуха в феврале колеблется в разные годы от 10—11,8°, а в июле от 17,6 до 18,7°, условия для развития нематод в летний период вполне благоприятны, а зимние температуры не являются для них летальными.

В период выращивания рассады капусты в парнике температура почвы зависит главным образом от интенсивности окисления навоза и торфа и колеблется от 8 до 15,5°. Благоприятные условия температуры и

влажности способствуют быстрому развитию сапробиотических процессов и размножению сапробиотических нематод, численность которых быстро растет.

В полевых условиях возрастает значение солнечной радиации. На протяжении вегетации общая численность нематод колеблется в соответствии с изменениями температуры воздуха и почвы (рис. 1—3). Наибольшее совпадение колебаний численности нематод и температуры отмечается на торфянистой и глинистой почвах. Несколько своеобразны количественные изменения нематодонаселения на песчаной почве с иным температурным и кислородным режимом.

Если на торфянистой и глинистой почвах рост численности нематод начинается в ризосфере и затем распространяется на растения, то на песчаной почве первоначально возрастает количество нематод в корнях капусты, а затем в ризосфере.

Влажность. Влажность почвы в значительной степени зависит от ее температурного режима и механического состава. Песчаные почвы легко впитывают влагу, но также легко и отдают ее. Глинистые и торфянистые обладают большей способностью удерживать влагу. Особенно велика роль влажности как фактора, регулирующего содержание кислорода в почве и его доступность. Последний из указанных факторов, видимо, особенно важен, поскольку для большинства свободноживущих и фитопаразитических нематод характерна оксифильность (Парамонов, 1962; Overgaard-Nielsen, 1949; Wallace, 1956; van Gundy, Stolzy, Szuszkiewicz, Rackhan, 1962; Jasinska, Szulc, 1962; Stolzy, van Gundy, Labanauskas, Szuszkiewicz, 1963).

Оба года наблюдений за нематодофауной столовой капусты характеризовались высокой влажностью (данные Петрозаводской гидрометеорологической обсерватории и наши наблюдения). Однако и в этих условиях в определенных пределах даже незначительные колебания влажности сопровождаются соответствующими изменениями численности нематод. Условия же застойного увлажнения среды приводят к значительному снижению численности нематод (рис. 1—3). Вероятно, первично-водные организмы — нематоды, перейдя сравнительно недавно к сухопутному образу жизни, не утратили способности чутко реагировать на изменения водного режима.

Активная реакция среды (pH). Общее положение об отношении нематод к активной реакции среды (pH) высказал А. Л. Бродский (1937), отметив, что наиболее благоприятна для них нейтральная среда, а повышение кислотности и щелочности снижает их численность. pH тканей нематод лежит в слабнокислой среде (Мюге, 1958). Очевидно, поэтому нейтральная и слабнокислая среды наиболее благоприятны для них. Практически же нематоды могут существовать в средах с самыми разнообразными показателями pH. Это обеспечивается свойством кутикулы нематод стойко сопротивляться влиянию кислот и щелочей и надежно защищать их от химических воздействий (Филиппьев, 1918—1921; Парамонов, 1962). Но реакция нематод на химизм окружающей среды, очевидно, определяется их способностью ориентироваться на различные факторы окружающей среды с помощью хеморецепторов — амфид.

По-видимому, различные группы нематод реагируют на изменения pH среды неодинаково (Simon, 1954; Tolhurst, 1955; Bassus, 1960).

Наши наблюдения показали, что в парниках реакция почвы близка к нейтральной (pH 6,2—6,8). После пересадки в грунт растения попадают в почву с кислой реакцией (pH 4,0—5,5), которая на протяжении вегетации изменяется до нейтральной. Нейтрализация почвы совпадает с периодом интенсивного роста капусты, формирования кочана и мощного развития корневой системы (особенно на песчаной почве), которая, очевидно, обогащает ризосферу продуктами жизнедеятельности щелочной природы (аммиак).

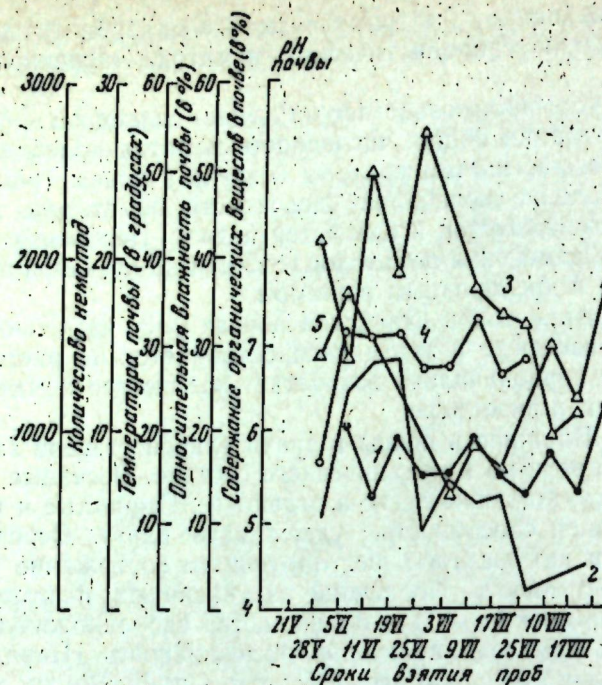


Рис. 2. Изменение численности нематод столовой капусты с глинистой почвы.
Обозначения те же, что и на рис. 1

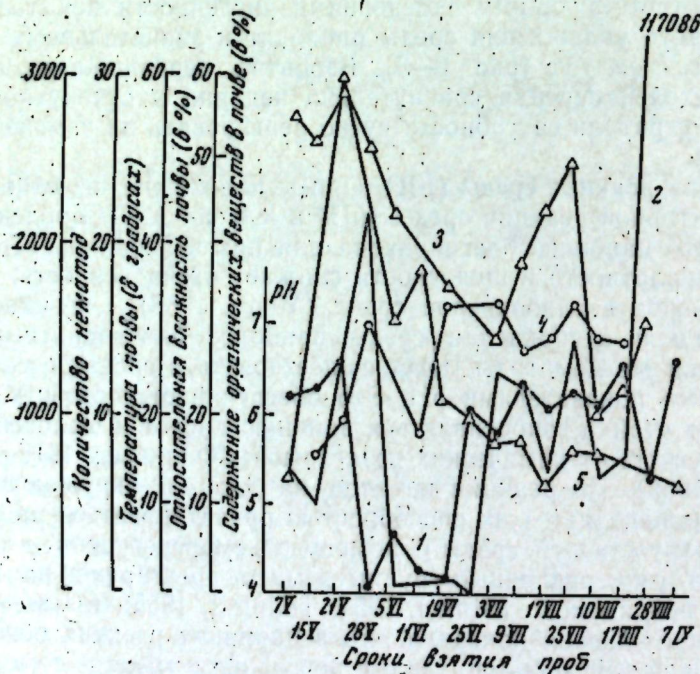


Рис. 3. Изменение численности нематод столовой капусты с песчаной почвы.
Обозначения те же, что и на рис. 1

Высокая кислотность почвы (песчаная почва) совпадает с количественным минимумом нематод в почве и растениях (рис. 3). По мере нейтрализации почвы численность фитонематод возрастает. По-видимому, для нематод столовой капусты наиболее благоприятна нейтральная среда.

Локализация нематод. В пахотном горизонте полей нематоды составляют более 90% всех многоклеточных организмов (Эглитис, 1954, 1962; Goffart, 1955; Jones, 1959; Brzeski, 1963). В почвах с невысоким содержанием гниющих растительных остатков нематоды группируются вокруг корней живых растений (Андраши, 1953; Kühn, 1959; Jones, 1960; Henderson, Katznelson, 1961). Корни — ворота инвазии растения нематодами. Фауна нематод, населяющих растения, рассматривается большинством фитогельминтологов как обедненная фауна ризосферы. По органам же растения нематоды распределяются неравномерно.

Наиболее богата нематодофауна ризосферы. В отличие от типичных почвенных нематод обитатели корневого слоя почвы в наибольшей степени зависят от вегетирующего растения, так как живут в среде, структура которой, химический состав, водный и кислородный режим складываются под влиянием растительности. Нематод привлекают в ризосферу продукты жизнедеятельности растения. Исходя из этого, процесс становления нематодофауны столовой капусты можно представить следующим образом. В богатой органическими веществами парниковой почве при оптимальном обогреве и увлажнении интенсивно размножаются сапробиотические нематоды и хищники. Проростки капусты первоначально свободны от нематод. В то же время для них характерен высокий уровень обмена веществ, в результате чего почва парника непрерывно обогащается продуктами их жизнедеятельности. Корневые выделения растений как готовая пища привлекает нематод. Благоприятный пищевой режим в сочетании с оптимумом других условий способствует быстрому росту численности нематод, преимущественно сапробиотических. Последние в поисках новых мест обитания устремляются вслед за бактериями и грибами в растения, проникая в его корни, а затем и в надземные органы. Естественно, что условия жизни внутри живого растения резко отличаются от условий, имевших место в прикорневой почве: если прикорневая почва — более или менее ярко выраженная сапробиотическая среда, то в здоровом растении сапробиотические процессы отсутствуют. Кроме того, ткани живого растения обладают мощной ферментативной системой, набором фитонцидов и других веществ, тормозящих развитие нематод. Все это неблагоприятно влияет на нематод-сапробионтов. Тем не менее, высокая лабильность нематод позволяет им селиться в тканях живого растения.

Таким образом, высаженная рассадой капуста попадает в полевые условия с уже сформировавшейся в известной мере фауной нематод, которая в течение вегетации претерпевает целый ряд качественных и количественных изменений. Численность нематод характеризуется кривой со спадами и подъемами, наиболее резкими для ризосферы, наименее — для надземных органов растений. Эти количественные изменения объясняются, с одной стороны, периодическим вымиранием основной массы нематод, в особенности сапробиотических, и, с другой — миграцией нематод из почвы в растение, и обратно. Рост численности нематод в растениях сопровождается ее снижением в прикорневой почве, и наоборот. Эти общие закономерности своеобразно преломляются в различных почвенных условиях. Если на торфянистой почве в течение всей вегетации количество нематод в ризосфере значительно выше, чем в растениях, то на глинистой и песчаной почвах это наблюдается лишь в конце вегетации. Принимая во внимание преобладание в ризосфере сапробиотических форм и пара-ризибионтов (*Rhabditidae*, *Dorylaimidae*), в большинстве случаев также тяготеющих к сапробиотической среде, можно пред-

положить, что недостаток пищевого материала в глинистой и песчаной почвах заставляет нематод держаться в прикорневой зоне и при возможности проникать в корни растений. Торфянистая почва сама по себе может служить пищей для нематод-сапробионтов наряду с продуктами жизнедеятельности растений. Численность нематод в ризосфере капусты с торфянистой почвы часто гораздо выше, чем в корнях. На участках с бедными песчаными почвами типичные сапробионты первоначально локализуются в корнях капусты, и только достигнув высокой численности, выселяются в ризосферу.

Влияние бактериозов и микозов. Повсюду в почве при известных условиях происходит распад органического материала. Поэтому часто сапробиотическая среда типична для биологии почвы (Парамонов, 1958). Под влиянием бактериальной и грибной микрофлоры в почве постоянно протекают энергичные процессы химических превращений, воздействующие и на вегетирующее растение (Sachs, 1950). Кроме того, бактерии и грибы могут проникать в растения и способствовать возникновению в них сапробиотических очагов. Вслед за микрофлорой в растения проникают и сапробиотические нематоды. Процессы распада, протекающие в почве и растениях, многообразны. Это обеспечивает быструю смену видов нематод. Каждый видовой комплекс живет эфемерно, но за короткое время успевает достигнуть высокой численности (Парамонов, 1958; Deubert, 1960).

Фауна нематод здоровых растений и пораженных бактериозами и микозами существенно отличается (Барановская, 1958). Наши наблюдения позволили установить, что в визуально здоровых растениях господствуют *Aphelenchoides parietinus*, *Cephalobus persegneis*, *C. nanus*, *Chiloplacus lentus*, *Ch. propinquus*, *Panagrolaimus rigidus*, в слабо пораженных килей: *Panagrolaimus rigidus*, в сильно пораженных: *Mesodiplogaster lheritieri* и *Diplogasteritis nudicapitatus*.

Количество нематод в больных растениях, как правило, значительно выше, чем в здоровых. В первую очередь возрастает численность нематод в пораженном органе (Барановская, 1958; Соловьева, 1964).

Большой интерес представляет экологическое группирование нематодонаселения здоровых и пораженных растений.

Обследовав 15 хозяйств южной Карелии, мы убедились, что нематодофауна столовой капусты в различных почвенных условиях специфична.

В ризосфере визуально здоровых растений повсеместно представлены все экогруппы фитонематод, но их удельный вес меняется в различных почвенных условиях. Типичные обитатели ризосферы — пара-ризобионты — безраздельно господствуют на шунгитовой почве (80%); на песчаной они равнозначны сумме сапробионтов, а на глинистой значительно уступают последним (рис. 4). Сапробиотические нематоды доминируют на глинистой почве (сумма эу- и девисапробионтов составляет 61% от общей численности нематод ризосферы). Группы хищников и фитогельминтов крайне малочисленны (рис. 4).

Фауна нематод капусты в отличие от ризосферы характеризуется увеличением удельного веса сапробиотических нематод, незначительным на глинистой и песчаной почвах и заметным на шунгитовой (в 5,2 раза). Соотношение эусапробионтов и девисапробионтов возрастает с 1,5 до 10 раз на шунгитовой почве; с 3,2 до 7,1 — на глинистой; на песчаной почве эти группы равнозначны как в ризосфере, так и в растениях. По сравнению с ризосферой в капусте с песчаной и глинистой почв резко возрастает удельный вес хищных нематод (соответственно, в 13,1 и 2,8 раза). В капусте с шунгитовой почвы хищные нематоды практически отсутствуют. Роль пара-ризобионтов и фитогельминтов в капусте с глинистой, песчаной и шунгитовой почв незначительна. В визуально здоровой капусте с торфянистой почвы преобладают пара-ризобионты; несколько уступают им эусапробионты; девисапробионты и хищники рав-

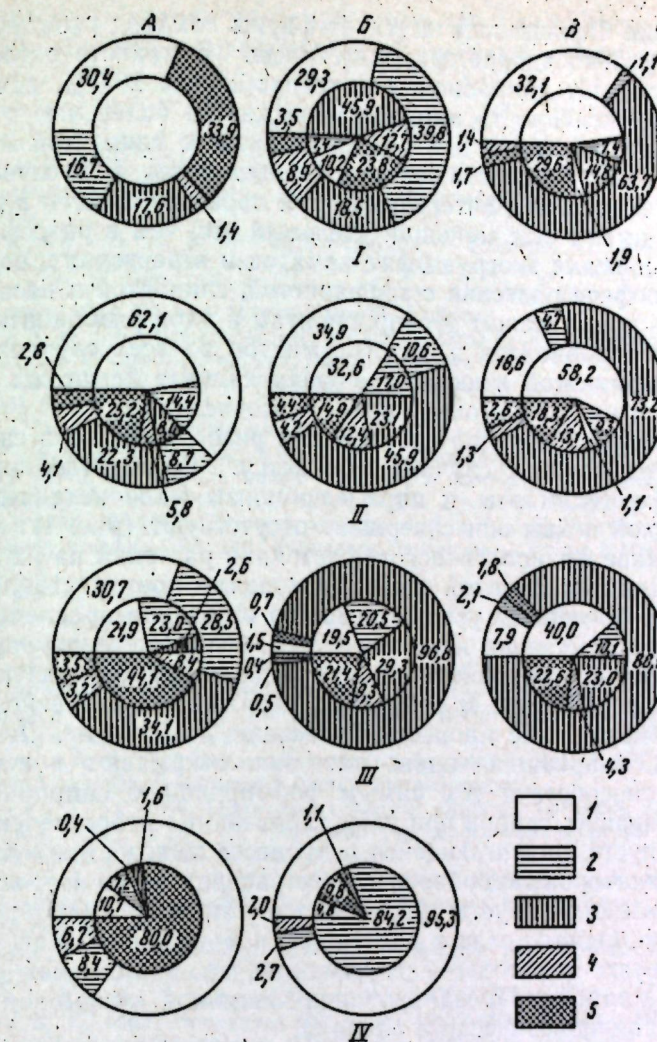


Рис. 4. Соотношение (I, II, III, IV) экогрупп фитонематод здоровой и пораженной столовой капусты (в %) (внутренний круг — ризосфера; внешний — растения)

A — визуально здоровые растения; B — растения, пораженные личинками капустной мухи; B — растения, пораженные килей; 1 — эусапробионты; 2 — девисапробионты; 3 — хищники; 4 — фитогельминты; 5 — пара-ризобионты.

нозначны и в сумме равны количеству пара-ризобионтов. Фитогельминты малочисленны.

Специфичность нематодофауны столовой капусты, пораженной килей и личинками капустной мухи, определяется главным образом степенью развития болезни растения, тем не менее влияние почвенных условий всегда в той или иной мере сказывается.

На торфянистой, глинистой и песчаной почвах в ризосфере капусты, поврежденной личинками капустной мухи, возрастает роль фитогельминтов неспецифического патогенного эффекта и хищников. Удельный вес сапробионтов и пара-ризобионтов заметно снижается (рис. 4). Это характеризует сапробиотический распад как глубокий и интенсивный. В отличие от других обследованных почв в ризосфере капусты на шунгитовой почве абсолютное господство принадлежит девисапробионтам (84,2%). Прочие экогруппы крайне малочисленны, а хищные нематоды совершенно отсутствуют. Фауна нематод растений, поврежденных капуст-

ной мухой, еще больше отличается от фауны нематод ризосферы, чем в случае с визуально здоровыми растениями. В капусте с торфянистой почвы преобладают сапробионты (эусапробионты 29,3%, девисапробионты 39,8%). Численность хищников снижается более, чем в 2 раза, а пара-ризибионтов — почти в 8 раз. В капусте с глинистой и песчаной почв безраздельно господствуют хищные нематоды, а на шунгитовой — эусапробионты (рис. 4). Фитогельминты и пара-ризибионты в растениях, как правило, имеют еще меньший удельный вес, чем в ризосфере. Своеобразно соотношение экогрупп фитонематод и в растениях, пораженных килой. В ризосфере растений с торфянистой, глинистой и песчаной почв ведущая роль принадлежит эусапробионтам и пара-ризибионтам. Удельный вес девисапробионтов и фитогельминтов во всех случаях незначителен. На торфянистой и песчаной почвах хищные нематоды занимают третье место, а на глинистой — крайне малочисленны.

В килозных растениях по сравнению с ризосферой роль сапробиотических нематод во всех случаях снижается. Господство переходит к хищникам. Фитогельминты и пара-ризибионты малочисленны, а в капусте с песчаной почвы они совершенно отсутствуют (рис. 4).

Итак, влияние физиологического состояния растений на их нематодонаселение находится в тесной связи с условиями произрастания. Однако и в различных почвенных условиях можно отчетливо проследить общие закономерности изменения нематодофауны. Эти изменения определяются интенсивностью сапробиотического распада, характеризующей степень поражения растения. В растениях, пораженных капустной мухой и килой, сапробиотические процессы протекают по-разному. Личинки капустной мухи, повреждая корень растения, открывают в него доступ микрофлоре, способствуя тем самым формированию сапробиотических очагов. Роль низших грибов при этом заболевании второстепенна. В килозной же капусте, разлагающейся в процессе микоза, значение грибов как интенсификаторов сапробиотического распада резко возрастает. При обоих заболеваниях капусты формируется типичная сапробиотическая нематодофауна. Однако если в растениях, поврежденных капустной мухой, господствуют нематоды — сапробионты, то в килозных растениях преобладают хищники. Превалирование хищников указывает на большую глубину сапробиотического распада.

Таким образом, нами было прослежено изменение численности и экологического состава нематод, связанных со столовой капустой, параллельно с изучением таких факторов, как почвенные условия, гидро-термический режим и pH среды, особенности локализации и влияние бактериозов и микозов. Поскольку влияние абиотических факторов обычно не выходит за пределы оптимальных условий существования нематод, их влияние на фауну нематод незначительно. Однако нам удалось подметить, что ведущими факторами являются содержание органических веществ в почве и влажность среды. При этом действие этих факторов противоположно: высокое содержание гумуса способствует росту численности нематод, а увеличение влажности почвы до возникновения застойного увлажнения — тормозит. Влияние pH среды также проявляется особенно резко в том случае, если выходит за пределы оптимума: так, при pH 4,0—4,2, отмеченном в июне 1962 г. (рис. 3) на участке с песчаной почвой, происходило снижение численности нематод.

Влияние биотических факторов более значительно. Локализация нематод, связанных со столовой капустой, обычная. Основная масса нематод концентрируется в ризосфере, фауна нематод растений рассматривается как обедненная фауна прикорневой почвы.

Существенное влияние оказывает на формирование нематодофауны физиологическое состояние растений. В ризосфере визуально здоровых растений преобладают сапробионты и пара-ризибионты. В ризосфере же растений, пораженных килой и капустной мухой, возрастает роль хищ-

ных нематод. В тканях здоровых растений представлены преимущественно сапробионты, а в пораженных хищники. Фитогельминты малочисленны.

ЛИТЕРАТУРА

- Андраши И. 1953. Влияние различных видов растений на состав сообществ нематод, живущих в ризосфере. — *Ann. Hist. Naturales Musei Nationalis Hungarici. Ser. Nova*, III.
- Барановская И. А. 1958. Закономерности и факторы динамики фауны нематод пшеницы. Сборник работ молодых фитогельминтологов. М. — Кузьминки.
- Бродский А. Л. 1937. Достижения в области изучения почвенных животных в Узбекистане. — *Соц. наука и техника*, 10—11. Ташкент.
- Беляева К. В. 1942. Нематоды почв в Ташкентском оазисе. — *Труды Узбекского филиала АН СССР*, сер. 12, Зоология, вып. 1. Ташкент.
- Беляева К. В. 1959. Фауна нематод основных типов почв Кара-Калпакии. — *Труды ГЕЛАН*, 9.
- Гилларов М. С. 1944. Почва как среда перехода беспозвоночных от водного образа жизни к наземному в процессе эволюции. — *Зоол. журн.*, 23, вып. 4.
- Гилларов М. С. 1948. Роль почвы в процессе перехода беспозвоночных от водного образа жизни к наземному. — *Изв. АН СССР*, сер. биол., № 3.
- Ладыгина Н. М. 1957. Влияние температуры и влажности на стеблевых нематод картофеля и лука. — *Уч. зап. Харьковск. ун-та*, 84. — *Труды НИИБ и биол. факультета*, 27.
- Ладыгина Н. М. 1963. Влияние температуры на развитие стеблевых нематод земляники и клевера. В кн.: «Гельминты человека, животных и растений и борьба с ними». Изд-во АН СССР.
- Мюге С. Г. 1957. Сравнительный анализ физиологических адаптаций фитонематод. Сборник работ молодых фитогельминтологов. М. — Кузьминки.
- Парамонов А. А. 1958. Главнейшие направления эволюции фитонематод отрядов рабдитид и тилехид. — *Зоол. журн.*, 37, вып. 5.
- Парамонов А. А. 1962. Основы фитогельминтологии, 1. Изд-во АН СССР.
- Романов А. А. 1956. О климате Карелии. Петрозаводск.
- Соловьева Г. И. 1964. Нематоды столовой капусты (*Brassica capitata* Litz.), пораженной килой. В сб.: «К природной очаговости паразитарных и трансмиссивных заболеваний в Карелии». Изд-во «Наука».
- Тулаганов А. Т. 1939. Фауна нематод томата (*Lycopersicum esculentum* Mill.) и окружающей почвы. Сборник работ по нематодам с-х. растений ВИЗР ВАСХНИЛ. Л., Сельхозгиз.
- Филиппов И. Н. 1918—1921. Свободноживущие морские нематоды окрестностей Севастополя. — *Труды ОЗЛ и СБС РАН*, 4.
- Эглитис В. К. 1954. Фауна почв Латвийской ССР. Рига, Изд-во АН Латв. ССР.
- Эглитис В. К. 1962. Нематоды как часть метазоокомплекса наземных биоценозов. В сб.: «Нематоды вредные и полезные в сельском хозяйстве и борьба с ними». Самаркандский гос. ун-т.
- Bassus W. 1960. Die Nematodenfauna mitterdeutscher Waldboden. *Wiss. Z. Humboldt- Univ., Berlin. Math. — Naturwiss. Reihe*, 2, № 1.
- Brzeski M. 1963. Niczenie w mezofaunie gleby. — *Biul. Inst. ochrony rosl.*, N 21.
- Caveness F. E. 1958. The incidence of *H. schachtii* soil population densities in various soil types. — *J. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.*, 10, N 2.
- Deubert K. H. 1959. Über die Bedeutung der Nematodenfauna cickerbaulich genutzter Böden. — *Zbl. Bakteriologie, Parasitenkunde, Infektionskrankh. und Hyg. Abt.*, 2, 112, N 1-5.
- Deubert K. H. 1960. Über den Einfluss landwirtschaftlicher Kulturpflanzen auf die freilebenden Nematoden. — *Zbl. Bakteriologie, Parasitenkunde, Infektionskrankh. und Hyg. Abt.*, 2, 113, N 11—15.
- Fidlar J. H., Bevan W. J. 1963. Some soil factors influencing the density of cereal root eelworm (*Heterodera avenae* Woll.) populations and their damage to the crop. — *Nematologica*, 9, N 3.
- Goffart H. 1955. Dringende Nematodenprobleme im Pflanzenbau. — *Mitt. Biol. Bundesanst. Land- und Forstwirtschaft*, N 83.
- van Gundy S. D., Stolzy L. H., Szuszkiewicz T. E., Rackham R. L. 1962. Influence of oxygen supply on survival of plant parasitic nematodes in soil. — *Phytopathology*, 52, N 7.
- Handerson V. E., Katznelson H. 1961. The effect of plant roots on nematode population of the soil. — *Canad. J. Microbiol.*, 7, N 2.
- Jasinska A., Sulc P. 1962. Zachowanie sie populacji matwika ziemniaczanego (*Heterodera rostochiensis* Woll.) w zaleznosci od rodzaju gleby. — *Biul. Inst. ochrony rosl.*, N 17.
- Jones F. G., W. 1959. Ecological relationships of nematodes. In Holton C. S., ed. *Plant Pathology — problems and progress 1908—1958*. Madison, The Univ. of Wisconsin Press.

- Jones F. G. W. 1960. Some observations and reflections on host finding by plant nematodes.— Meded. Landbouwhogeschool en opzoekingsstat. staat Gent., 25, N 3—4.
- Kühn H. 1959. Zur Problem der Wertsfindung Phytopathogener Nematoden.— Nematologica, 4, N 3.
- Overgaard-Nielsen C. 1949. Studies on the soil microfauna. The soil inhabiting nematodes.— Fauna Jutlandica, 2.
- Sachs H. 1950. Die Nematodenfauna der Rinderexkrementen.— Zool. Jb. (Syst.), Br. 79, H. 1—3.
- Simon M. 1954. L'étude du rapport entre le pH du sol et les nematodes.— Publs. Techn. Inst. Belge améliorat. betterave, 22, N 3.
- Stolzy L. H., van Gundy S. D., Labanauskas C. K., Szuszkiewicz T. E. 1963. Response of *Tylenchulus semipenetrans* infected citrus seedlings to soil aeration and temperature.— Soil Science, 96, N 5.
- Tolhurst J. A. H. 1955. Soil sampling for pH and eelworm tests.— Tea Quart., 26, N 3.
- Wallace H. R. 1956. Soil aeration and the emergence of larvae from cysts of the beet eelworm *Heterodera schachtii*.— Ann. App. Biol., 44.

Н. И. Суменкова

К ВОПРОСУ О РОЛИ НЕМАТОД В РАЗВИТИИ ВИЛТА ХЛОПЧАТНИКА

(Литературный обзор)

Под вилтом хлопчатника понимается его увядание, вызываемое двумя видами паразитических грибов, поражающих сосудисто-проводящую систему растений. В зависимости от возбудителя (*Verticillium dahliae* или *Fusarium oxysporum* f. *vasinfectum*) различают вертициллезный и фузариозный вилт.

Вертициллезный вилт широко распространен в районах возделывания длинноволокнистых сортов советского хлопчатника (республики Средней Азии, юг Казахстана и Закавказье). В настоящее время в ряде районов вертициллезный вилт стал тормозом в производстве длинноволокнистого хлопчатника.

Фузариозный вилт поражает главным образом наиболее ценные тонковолокнистые сорта советского хлопчатника, возделываемые в южных районах хлопководства (Сурхандарьинская область Узбекской ССР, Вахшская долина Таджикской ССР, окрестности Чарджоу и Мургабская долина Туркмении).

Хозяйственная необходимость чрезвычайно высокой насыщенности полей хлопчатником, когда 75—85% поливных земель беспрерывно занято этой культурой, неизбежно приводит к накоплению инфекции в почве, к широкому распространению этих заболеваний и к серьезным убыткам, составляющим в отдельные годы 50—60% урожая хлопка как длинного, так и тонковолокнистого.

В связи с этим в настоящее время борьба с вертициллезным и фузариозным увяданием хлопчатника представляет собой актуальную проблему. В сводный план работы по этой проблеме, предусматривающий всестороннее изучение вилта, на 1965—1970 гг. включен раздел по выявлению роли нематод в этом заболевании и по разработке методов борьбы с ними.

Настоящая статья предусматривает краткое обобщение сведений, имеющихся по этому разделу в литературе с целью выделения наиболее интересных и важных вопросов для дальнейшего изучения.

В таблице показано участие некоторых видов нематод в фузариозном и вертициллезном вилте согласно исследованиям ряда зарубежных и советских авторов.

Фузариозный вилт. Наиболее часто это заболевание сопровождается поражением растений галловыми нематодами. Последние на посевах хлопчатника зарегистрированы впервые в Америке (США, штат Алабама) в 1890 г. Аткинсоном (Atkinson, 1890). В настоящее время, по данным целого ряда исследователей, галловые нематоды *M. incognita acrita* и *M. incognita* широко распространены на посевах хлопчатника в Америке (Martin et al., 1956; Hollis, 1958; Minton, Cairns et Smith, 1960; Cooper, Brodie, 1962) в Перу (Bazan de Sequera, Aguilar, 1954; Bazan de Sequera, 1960); в Бразилии (Menezes, Gonzaga, Lordelle Luiz, 1961); в Аргентине (Moreno, 1958); в Африке (Luc Michel, Georges de Guiran, 1960; Wickens, Logan, 1960). Нематода *M. incognita acrita* даже получила название хлопковой.

В СССР первые единичные случаи обнаружения галловых нематод на хлопчатнике относятся к 1936 г. (Исаенко, 1954, — Туркмения). В настоящее время известно, что в республиках Средней Азии (Туркмения, Таджикистан) на тонковолокнистых сортах хлопчатника *Gossypium barbadense* L. встречаются *M. incognita* (южная), *M. incognita acrita* (хлопковая), *M. arenaria* (арахисовая) и *M. javanica* (яванская) галловые нематоды (Исаенко, 1954; Киньшакова, 1964; Семикаленова, 1964, 1965; Шагалина, 1967, и др.).

До 1939 г. говорили только о самостоятельном значении галловых нематод для хлопчатника. В 1939 г. появились первые работы американских исследователей (Miles, 1939a, b; Taylor, Barker, Owens, 1939), указывающие на взаимосвязь галловых нематод с фузариозным увяданием хлопка. Эти авторы на основании наблюдений за хлопчатником на полях, естественно зараженных как фузариумом, так и нематодами (галловой и луговой), пришли к заключению, что устойчивость хлопчатника к фузариозному вилту в какой-то степени определяется зараженностью почвы галловыми нематодами. При высокой зараженности полей этими паразитами устойчивость хлопка к вилту снижается.

В 50—60-х годах Смит (Smith, 1941; Smith, Dick, 1952; Smith, 1954a, b), работающий в Америке (США, штат Алабама), доказал, что сорта хлопка, устойчивые к галловой нематоды как правило устойчивы и к вилту, причем степень поражения хлопчатника фузариумом находится в прямой зависимости от зараженности полей галловой нематодой. Отсюда неизбежно вытекает чрезвычайно важное заключение о том, что в основе невосприимчивости сортов хлопчатника к *Fusarium* лежит его устойчивость против галловых нематод.

Исследования Смита по природе устойчивости хлопка к вилту и к галловой нематоды, проведенные на больших площадях и с большим числом сортов как *Gossypium barbadense*, так и *G. hirsutum*, позволили автору высказать предположение о двойственной роли галловых нематод в фузариозном вилте: во-первых, механическое повреждение корней и обеспечение отверстий для поступления фузариума в ткани растения и, во-вторых, — физиологическое воздействие на самое растение, снижающее его устойчивость к вилту.

Положительные корреляции между фузариозным вилтом и галловыми нематодами, наблюдаемые в полевых условиях, привели к необходимости постановки точных экспериментов. В 60-х годах опубликовано несколько экспериментальных работ (Martin, Newton, Jones, 1955, 1956; Hollis, 1958; Wickens, Logan, 1960; Cooper, Brodie, 1962, 1963), в которых сообщаются результаты опытов по совместному и раздельному заражению хлопчатника в стерильных условиях *Fusarium oxysporum* f. *vasinfectum* и различными видами нематод, в том числе галловыми. Эксперименты со статистической обработкой полученных данных показали, что

Нематоды	Особенности взаимодействия нематод с патогенным грибом	Культура
Фузариозный вилт		
Род <i>Meloidogyne</i> (6 видов — см. текст)	Расширение сферы действия вилта; снижение устойчивости растений к нему	Хлопок Томаты Табак Люцерна Коровий горох Бананы Мимоза
Род <i>Belonolaimus</i> (2 вида см. текст)	То же	Хлопок
<i>Rotylenchulus reniformis</i>	» »	»
<i>Tylenchorhynchus</i> sp.	» »	»
<i>Tylenchorhynchus claytoni</i>	» »	Табак
<i>Radopholus similis</i>	» »	Бананы
<i>Hoplolaimus uniformis</i>	» »	Горох
<i>Tylenchorhynchus</i> sp.	Отсутствие корреляции	Хлопок
<i>Helicotylenchus</i> sp.	То же	»
<i>Helicotylenchus nanus</i>	» »	Красная гвоздика
<i>Trichodorus</i> sp.	» »	Хлопок
<i>Rotylenchus buxophilis</i>	» »	Красная гвоздика
<i>Meloidogyne</i> sp.	» »	Томаты Тыквы Гладиолусы Бананы
<i>Ditylenchus</i> sp.	Снижение сферы действия вилта	Красная гвоздика
Вертициллезный вилт		
<i>Pratylenchus penetrans</i>	Расширение сферы действия вилта и снижение устойчивости растений к нему	Баклажаны Томаты Перечная мята Клубника
<i>Tylenchorhynchus capitatus</i>	То же	Томаты
<i>Meloidogyne</i> sp.	» »	Хлопок
<i>Aphelenchus avenae</i>	Разрушение клеточных оболочек растений и облегчение проникновения гриба в растительные ткани	»
<i>Aphelenchoides bicaudatus</i>		
<i>A. subtenius</i>		
<i>Cephalobus nanus</i> и другие микогельминты и девисапробионты		
<i>Pratylenchus pratensis</i>	Возможный переносчик вилта	»

M. incognita и *M. incognita acrita*, широко распространенные на хлопковых полях, увеличивают сферу действия фузариозного вилта как на чувствительных, так и на устойчивых к этому заболеванию сортах.

Частая встречаемость одновременного заражения хлопка фузариумом и галловой нематодой и отмеченная положительная корреляция между этими двумя патогенными агентами позволили ряду авторов говорить о вилте как о фузариозно-нематодном комплексе. Такую трактовку мы находим уже в 1943—1944 гг. в работах американских исследователей Пинкарда, Леонарда, Макнамаре (Pinckard, Leonard, McNamara, 1943—1944); в 1956 г. в работе Вайтхеда (Whithead, 1956); в 1958 г. у аргентинского исследователя Морено (Moreno, 1958) и др.

Такая трактовка правильна для тех случаев, когда хлопчатник поражается одновременно как фузариумом, так и нематодой из рода *Meloidogyne*. Более того, в этих случаях такое понимание вилта даже полезно, так как оно заставляет в борьбе с увяданием большое значение придавать уничтожению галловых нематод с целью снижения зараженности хлопка-фузариумом и повышения устойчивости сортов к этому заболеванию.

Еще в 1943—1944 гг. Пинкард с соавторами (Pinckard, Leonard, McNamara, 1943; Pinckard, Leonard, 1944) отметили, что в борьбе с вилтом хорошие результаты дает применение азотсодержащих органических материалов, которые, как сейчас известно, резко снижают популяции галловых нематод. Более поздние исследователи (Smith, 1948, 1949; Newson, Martin, 1954; Allen, Burton, George, 1955; Whitehead, 1956) для борьбы с вилтом хлопчатника также рекомендуют применять нематоциды (Д-Д, этилендибромид, немагон и др.).

Однако толкование вилта как фузариозно-нематодного комплекса нельзя считать абсолютно приемлемым, поскольку на практике встречаются наряду с одновременным и раздельное поражение хлопчатника этими двумя паразитами. Причем диагностирование этих заболеваний осложняется тем, что внешние признаки (симптомы) их очень сходны; пожелтение листьев, опадение листьев в нижней части куста, понижение тургора, отставание в росте и др. Так, например, в колхозах Марыйского и Байрам-Алийского районов Туркмении долгое время поражение хлопчатника галловой нематодой принимали за фузариозный вилт, и только исследования Киньшаковой (1964) и Шагалиной (1967) позволили различить эти заболевания и выявить очаги галлового нематодоза в обследуемых районах.

Учитывая все вышесказанное, можно сказать, что в настоящее время основной задачей советских фитогельминтологов в отношении фузариозного вилта и галловых нематод надо считать не выяснение их взаимоотношений (положительная корреляция между ними в общих чертах уже доказана американскими и другими исследователями), а выяснение распространения галловых нематод на посевах тонковолокнистого хлопчатника, выявление видового состава их, определение устойчивых и поражаемых ими сортов хлопка и разработку способов их ранней диагностики и мер борьбы с ними.

Исследования, проведенные Холдманом Грэхамом (Holdeman, Graham, 1952—1954 гг.), а также последующие работы Кулер, Броди (Cooper, Brodie, 1962—1963) показали, что в фузариозном вилте хлопчатника нематоды рода *Belonolaimus* (*B. gracilis* Steiner, 1949; *B. longicaudatus* Rau, 1958) ведут себя аналогично галловым нематодам, несмотря на то, что они резко отличаются от последних по характеру взаимодействия с хозяином. Галловые нематоды — эндопаразиты, а представители рода *Belonolaimus* — мигрирующие эктопаразиты.

Так, в опытах Холдман, Грэхам (1954) устойчивые к вилту сорта хлопчатника в присутствии *B. gracilis* заражались фузариумом от 41,6 до 80%, а чувствительные от 52,5 до 95%. При отсутствии этой нематоды

на устойчивых сортах симптомы вилта не проявлялись совсем, а на восприимчивых процент растений с ясно выраженными признаками вилта не поднимался выше 12,5%.

Эти нематоды настолько снижают устойчивость некоторых сортов хлопчатника к *Fusarium*, что при совместном действии двух патогенных агентов выращивание хлопка становится нерентабельным. Механизм действия нематод рода *Belonolaimus* на устойчивость сортов хлопчатника к вилту пока не изучен, но известно, что они вызывают сильное поражение хлопчатника, задерживают развитие корневых волосков и вызывают гниение корней. Надо полагать, что тем самым эти нематоды открывают ворота для патогенных грибов и значительно расширяют сферу действия фузариозного вилта.

Согласно данным Нила (Neal, 1954), нематода *Rotylenchulus reniformis* также способствует распространению и развитию фузариозного вилта. В некоторых местностях Луизианы, где популяции *R. reniformis* достигали высокого уровня, восприимчивые сорта были поражены вилтом на 95%. В условиях эксперимента в свободной от этих нематод почве те же самые сорта поражались вилтом только на 10%, а устойчивые к вилту — не поражались совсем. Из 22 устойчивых к вилту сортов почти все (19) оказались восприимчивыми к нему при сильном заражении почвы *R. reniformis*. Исследования показали, что только небольшое число сортов в штатах Луизиана, Алабама и Южная Каролина могут быть названы устойчивыми к комплексу вилт+эта нематода. Однако они, как правило, оказываются восприимчивыми к вилту при наличии в почве галловых нематод. Этот факт показывает, что последние оказывают не только большее влияние на сферу действия фузариозного вилта, но и сильнее повышают чувствительность хлопчатника к нему, чем *R. reniformis*.

Помимо перечисленных выше нематод, положительные корреляции с фузариумом зарегистрированы у *Radopholus similis* на бананах (Loos, 1959; Newhall, 1958); *Hoplolaimus uniformis* на горохе (Labruyere, Ouden, Seinhorst, 1959); *Tylenchorhynchus claytoni* на табаке (Holdeman, 1956); по крайней мере у шести видов из рода *Meloidogyne* (*M. incognita*, *M. incognita acrita*, *M. javanica*, *M. arenaria*, *M. arenaria thamesi*, *H. hapla*) на самых разнообразных культурах: на томатах (Young, 1939; Harrison, Young, 1941; Jenkins, Coursen, 1957; Oteifa, Ragal, 1958), табаке (Lucas, Sasser, Kelman, 1954; Morgan, 1957), люцерне (McGuire, Walteres, Slack, 1958), коровьем горохе (Thomason, Erwin, Garber, 1959), на мимозе (Gill, 1958), на бананах (Loos, 1959) и др.

Таким образом, согласно литературным данным, круг нематод, способствующих расширению сферы действия фузариозного вилта и снижающих устойчивость сортов к этому заболеванию, достаточно широк и включает как эндо-, так и эктопаразитов растений. Однако это не означает, что каждая паразитическая нематода при достижении высокой плотности популяций может облегчать проникновение фузариума в растения и способствовать усилению вилта. В работе Мартина, Неусома, Джонса (Martin, Newson, Jones, 1956) показано, что *Tylenchorhynchus* sp., *Helicotylenchus* sp., *Trichodorus* sp. питаются и обильно размножаются на некоторых сортах хлопчатника, но на сферу действия фузариозного вилта они никакого влияния не оказывают. Такую же картину наблюдал Шиндлер с соавторами (Schindler, Stewart, Semeniuk, 1959) на красной гвоздике при одновременном заражении ее фузариумом и нематодами *Helicotylenchus nanus* (syn. *H. dihystra*) и *Rotylenchulus buxophyllus*.

Кроме того, в литературе имеются данные, отрицающие заметное воздействие даже галловых нематод на фузариозное увядание растений. Так, Макклеланд и Кристи (McClelland, Christie, 1949); Ньюхолл (Newhall, 1958); Биндер, Хатчинсон (Binder, Hutchinson, 1959), изучая фуза-

риозный вилт на томатах, тыквах, гладиолусах и бананах, не выявили корреляции между фузариумом и галловыми нематодами. Шиндлер, Стюарт (Schindler, Stewart, 1956), обнаружившие большие популяции *Ditylenchus* sp. на красной гвоздике, пораженной фузариумом, установили, что эта нематода питается паразитическим грибом и тем самым сдерживает, уменьшает фузариозный вилт.

Все вышесказанное показывает, насколько своеобразно отношение нематод различных экологических групп к фузариозному увяданию растений, в частности хлопчатника. Даже среди видов и популяций галловых нематод, по-видимому, существуют различия в их способности увеличивать сферу действия фузариума. Анализ литературных данных позволяет утверждать, что положительные корреляции с вилтом присущи таким нематодам, которые не просто механически повреждают растительные ткани, но и способны вызывать серьезные перестройки в физиологии растений, снижая его иммунные свойства.

В связи с этим при изучении взаимоотношений нематод с фузариозным увяданием хлопчатника в республиках Средней Азии следует сосредоточить внимание на таких вопросах, как распространение паразитических нематод на посевах тонковолокнистого хлопчатника и особенности взаимодействия их с хозяином (воздействие на физиологию и биохимию растений); изучение природы устойчивости сортов хлопка к галловым и другим патогенным нематодам; выявление видовой и расовой специфичности нематод по отношению к различным сортам хлопка.

Вертициллезный вилт. Сведений о взаимоотношениях вертициллезного вилта с нематодами значительно меньше, однако в последнее время в фитопатологической литературе все чаще стали появляться работы, указывающие на то, что комплекс «вертициллизм+нематоды» всегда оказывается более деструктивным по отношению к растениям, чем каждый из этих агентов в отдельности.

В 1960 г. вышли первые работы Маккина и Маунтеина (McKeen, Mountain, 1960; Mountain, McKeen, 1960) о взаимодействии нематоды *Pratylenchus penetrans* с грибом *Verticillium albo-atrum*. Авторы экспериментально установили, что увеличение вертициллезного вилта на баклажанах является функцией от численности внесенных в почву нематод. Кроме того, было подчеркнуто, что при наличии вертициллизма размножение нематод идет быстрее, чем в отсутствие гриба.

Несколько позднее те же авторы (Mountain, McKeen, 1962a, b) продемонстрировали, что наиболее интенсивно синергетическое развитие *V. dahliae* и *P. penetrans* проявляется на баклажанах и отсутствует совсем на перце. Авторы предполагают, что обильному размножению нематод в тканях растений благоприятствуют физиологические изменения в растении-хозяине, вызванные паразитической деятельностью грибов. Возможно, в растениях, корни которых поражены грибом, более обильны питательные вещества, существенные для размножения нематод.

С другой стороны, как доказали Маунтеин и Маккин (1965), гриб *V. dahliae* использует поврежденные нематодами ткани коры для проникновения в проводящие сосуды корней баклажана. *P. penetrans* может вызывать экстенсивный некроз коровых тканей, причем повреждения могут проходить от эпидермиса до проводящих сосудов. Наблюдения этих авторов показывают, что *V. dahliae* отчетливо тяготеет к участкам, пораженным нематодами. Микросклеротии быстрее прорастают в зоне этих повреждений, рост мицелия в некротической ткани бывает обильнее, и элементы плоношения появляются значительно быстрее, чем на здоровых корнях. Все это позволяет считать, что *P. penetrans* ответственны за увеличение сферы действия вертициллезного вилта.

Аналогичные взаимоотношения *V. albo-atrum* и *P. penetrans* обнаружил Бергесон (Bergeson, 1963) на перечной мяте.

Абу-Габие, Варней, Дженкинс, (Abu-Ghabieh, Varney, Jenkins, 1962),

изучая названных выше паразитов на различных сортах клубники, пришли к выводу о том, что нематоды усиливают проявление симптомов вилта только на высокочувствительных к нему сортах, в то время как на устойчивых сортах — взаимодействия между паразитами не наблюдается, несмотря на то, что нематоды легко размножаются на этих сортах и вызывают серьезные повреждения корней. Авторы полагают, что устойчивость к вилту носит физиологический характер, а взаимодействие между нематодами и вертициллезом определяется не механическими повреждениями корней, а особенностями воздействия нематод на физиологию и биохимию растений.

Помимо *P. penetrans*, есть небольшая ссылка об участии в вертициллезном вилте *Tylenchorhynchus capitatus* на томатах (Mountain, McKee, 1962a).

Проблема взаимодействия гриба *V. dahliae* с нематодами на хлопчатнике обсуждается почти исключительно в отечественной литературе. Еще в 1931 г. Е. С. Кирьянова на основании сильного заражения мелких боковых корешков хлопчатника нематодой *P. pratensis* высказала предположение, что в условиях Средней Азии этот вид является переносчиком вилта (Кирьянова, 1931). Однако это высказывание до сих пор осталось предположением, поскольку не осуществлена его экспериментальная проверка. Опыты Боголюбовой (1936, цит. по Кирьяновой, 1961) по искусственному заражению хлопчатника чистой культурой *V. dahliae* и той же культурой совместно с нематодами показали, что последние повышают чувствительность сортов хлопка к вилту.

Все эти данные повысили интерес исследователей не только к фауне нематод хлопчатника (Беляева, 1937; Тулаганов, 1938—1952а, б; Кирьянова, 1951; Иванова, 1958—1959; Ержанова, 1962—1963, и др.), но и к сравнительному анализу зараженности различных органов вертициллезных и здоровых растений нематодами, к корреляции между численностью нематод и степенью проявления вилта, вопросам динамики нематодофауны на пораженных вилтом полях и др. (Землянская, Беляева, 1963; Землянская, 1964; Василевский, 1964; Судакова, Стояков и Микулина, 1964—1965).

К настоящему времени на хлопковых полях, пораженных вертициллезом, зарегистрировано более 130 видов фитонематод. Установлено, что наибольшая численность их сосредоточена в корнях и в прикорневом слое почвы, причем на сильно пораженных нематодами участках наблюдается большее проявление вилта. Большое видовое и экологическое разнообразие фауны нематод вертициллезного хлопчатника (среди обнаруженных 130 видов есть представители всех экологических групп, от пара-ризобионтов до фитогельминтов специфического патогенного эффекта) требует строго дифференцированного подхода к выяснению роли отдельных групп и видов нематод в возникновении и развитии вилта.

Многолетние экспериментальные исследования группы фитогельминтологов Среднеазиатского научно-исследовательского института фитопатологии (под руководством И. М. Судаковой) по изучению связи микогельминтов и девисапробионтов с вертициллезом хлопчатника (Судакова, 1964; Судакова, Микулина, 1965; Судакова, Петровская и Черняк, 1965; Судакова, 1965б) показали, что представители этих групп в лабораторных условиях легко размножаются на грибах, причем наиболее обильно на *Fusarium oxysporum*, *Verticillium dahliae*, *Alternaria tenuis*.

Как показали Судакова и Шубина (1965), эктоферменты микогельминтов (*Aphelenchus avenae*, *Aphelenchoides bicaudatus*, *Aphelenchoides subtennis*) и девисапробионтов (*Cephalobus nanus*) в определенной концентрации способны разрушать оболочки клеток растительных тканей на срезах, а Судакова (1965а) отметила, что поражения, наносимые проросткам хлопчатника этими нематодами, остаются дольше, чем механические поранения корней. Эти данные могут служить основой для за-

ключения о том, что девисапробионты и микогельминты облегчают проникновение вертициллеума в ткани растения-хозяина.

Накопление высокой численности особей эу-, девисапробионтов и микогельминтов в органах хлопчатника, пораженных вертициллезом, также указывают на взаимосвязь их с вилтом и их несомненное участие в этом заболевании.

Однако роль этих нематод в расширении и увеличении сферы действия вертициллезного вилта, по-видимому, ограничена.

Во-первых, в литературе существует немало сведений о том, что микогельминты (в частности, *Aphelenchus avenae*, *Aphelenchoides bicaudatus*) вследствие микофагии способны резко снижать популяцию патогенных грибов: *Verticillium*, *Fusarium* и др. (Mankau R., Mankau S., 1962).

Можно предполагать, что влияние облигатных микофагов на вилт двойственное: с одной стороны, они способствуют проникновению вертициллеума в органы растений, с другой — питаются за счет этого гриба и в большом количестве размножаются в пораженных вертициллезом тканях.

Во-вторых, приуроченность эу-, девисапробионтов и микогельминтов преимущественно к вертициллезному хлопчатнику по сравнению со здоровым (Суменкова, Павлюк — в этом сборнике) и способность их питаться и размножаться в разлагающихся растительных тканях (Парамонов, 1962) также указывают на вторичное (после вертициллеума) проникновение их в органы и в силу этого второстепенное участие в возникновении и развитии самого заболевания.

Данные зарубежных авторов о расширении и увеличении сферы действия вертициллезного вилта овощных культур под влиянием паразитических нематод (см. начало обзора) нацеливают фитогельминтологов обратить особое внимание на роль фитогельминтов специфического патогенного эффекта в увядании хлопчатника.

Следует отметить, что сведения об обнаружении галловых нематод на длинноволокнистых сортах *Gossypium hirsutum* L. в СССР до сих пор очень ограничены и противоречивы. На этом виде хлопчатника зарегистрированы арахисовая галловая нематода в Азербайджане (Устинова, цит. по Кирьяновой, 1961) и в Туркмении (на сорте 138ф — Шагалина, 1967), а также хлопковая галловая нематода в Туркмении (на сорте 138ф — Шагалина, 1967) и в Таджикистане (на сорте 108ф — Семикаленова, 1964). В последнем случае поражение отмечено на участке, где ранее высевался тонковолокнистый хлопчатник, сильно повреждаемый фузариумом и галловыми нематодами. Однако в работе Стрелковой (1967) показано, что сорт 108ф не поражается галловыми нематодами даже при сильном заражении почвы личинками этих паразитов и при самом тесном контакте корней хлопчатника с корнями зараженных галловыми нематодами сорняков. В связи с этим ставить вопрос об участии галловых нематод в вертициллезном вилте пока не имеет смысла.

Одновременное заражение хлопчатника *Verticillium* и галловыми нематодами зарегистрировано только в Перу (Bazan de Sequa, Aguilar, 1954), причем отмечено, что при совместном действии этих двух паразитов погибает до 48% растений, тогда как поражение одними галловыми нематодами не вызывает гибели хлопка.

Фаунистические исследования показывают, что из фитогельминтов специфического патогенного эффекта на длинноволокнистом хлопчатнике в Средней Азии встречаются виды родов *Rotylenchulus* (*R. reniformis*), *Helicotylenchus* (*H. multicinctus*, *H. erythrinae*), *Pratylenchus* (*P. pratensis*, *P. vulnus*, *P. thornei* и др.), *Tylenchorhynchus* (*T. dubius*, *T. claytoni* и др.), причем представителям двух последних родов зарубежные исследователи придают первостепенное значение в увеличении сферы действия вертициллезного вилта растений.

В связи с этим важнейшими вопросами в проблеме роли нематод в

вертициллезном вилте хлопчатника сейчас надо считать уточнение видового состава поражающих хлопчатник фитогельминтов, выяснение распространения их на хлопковых полях и определение поражаемых ими сортов длинноволокнистого хлопчатника.

Вопрос о непосредственном участии этих нематод в вертициллезном вилте хлопка может быть решен только экспериментально, однако разработка его в СССР осложняется тем, что у нас не освоены методы культивирования и хранения указанных выше нематод, а без получения чистого стерильного материала с подробными морфофизиологическими характеристиками видов мы не сможем поставить ни одного сколько-нибудь точного опыта. Поэтому основной задачей в изучении роли нематод в вилте хлопчатника сейчас надо считать — освоение методов культивирования фитогельминтов.

ЛИТЕРАТУРА

- Беляева К. В. 1937. Материалы к познанию почвенных нематод хлопкового поля. Исследования по фауне почв. Изд. Комитета наук Узб. ССР. Ташкент.
- Боголюбова В. А. 1936. Изучение физиологии поражаемого увяданием хлопчатника в связи с факторами, неблагоприятствующими увяданию (стимуляторы) и благоприятствующими (поражения нематод) заболеванию в зависимости от влажности почвы. Итоги научно-исслед. работ Всесоюз. ин-та защиты растений за 1935 г. Изд-во ВАСХНИЛ.
- Василевский В. Н. 1964. К вопросу о значении нематод в заболевании хлопчатника вертициллезным вилтом. В сб.: «Материалы Всесоюз. симпозиума по борьбе с вилтом хлопчатника, 1963». Ташкент.
- Ержанова П. К. 1962а. Динамика фауны нематод хлопчатника и прикорневой почвы. В сб.: «Нематоды вредные в сельском хозяйстве и борьба с ними». Самарканд.
- Ержанова П. К. 1962б. О нематодах хлопчатника и почвы вокруг его корней в Самаркандском сельском районе Узбекистана. Там же.
- Ержанова П. К. 1963. Зоогеография вредных фитонематод хлопчатника и его прикорневой почвы в Средней Азии. В сб.: «Зоогеография суши». Ташкент.
- Землянская А. И. 1964. К вопросу динамики фауны нематод хлопчатника большого вертициллезным увяданием. В сб.: «Материалы Всесоюз. симпозиума по борьбе с вилтом хлопчатника, 1963». Ташкент.
- Землянская А. И., Беляева К. В. 1963. Материалы по динамике нематод фауны хлопчатника, большого вертициллезным увяданием. В сб.: «Гельминты человека, животных и растений и борьба с ними». Изд-во АН СССР.
- Иванова Т. С. 1958. Поражение всходов хлопчатника в Душанбинском районе Таджикистана нематодой *Panagrolaimoides multidentatus* gen. nov. sp. nov. — Труды АН Тадж. ССР, 39.
- Иванова Т. С. 1959. Фауна нематод хлопчатника и почвы близ его корней в Душанбинском р-не Таджикистана. Автореф. дисс. Душанбе.
- Исаев Т. В. 1954. К вопросу о борьбе с галловой нематодой в Туркмении. — Труды проблемного и тематического совещ. Зоол. ин-та АН СССР, 3.
- Киньшакова Е. И. 1964. Галловая нематода на хлопковых полях Туркмении. В сб.: «Материалы Всесоюз. симпозиума по борьбе с вилтом хлопчатника, 1963». Ташкент.
- Киньшакова Е. И. 1965. Галловые нематоды — вредители хлопчатника. — «Сельское хозяйство Узбекистана», № 1.
- Кирьянова Е. С. 1931. К познанию паразитических нематод хлопчатника в Средней Азии. — Труды Всесоюз. ин-та по хлопководству и хлопковой промышленности, 28.
- Кирьянова Е. С. 1951. Нематоды почвы хлопкового поля и целины в Голодной степи (Узбекистан). — Труды Зоол. ин-та, 9 (2).
- Кирьянова Е. С. 1961. Некоторые проблемы нематодологии растений, почвы и насекомых. Изд-во Самаркандского гос. ун-та.
- Парамонов А. А. 1962. Основы фитогельминтологии. Т. I. Изд-во АН СССР.
- Семикаленова Н. И. 1964. Хлопковая галловая нематода — новый вредитель хлопчатника в Таджикистане. — Изв. отд. биол. наук АН Тадж. ССР, 1 (15).
- Стрепкова Э. С. 1967. Фауна нематод хлопковых полей и ее динамика в условиях Ташкентской области. Автореф. канд. дисс. Ташкент.
- Судакова И. М. 1964. Изучение взаимоотношения возбудителя вилта хлопчатника и паразитических нематод. В сб.: «Материалы Всесоюзного симпозиума по борьбе с вилтом хлопчатника (1963)».
- Судакова И. М. 1965а. Нематоды и возбудитель вертициллезного вилта. — Хлопководство, 7.
- Судакова И. М. 1965б. Размножение нематод — представителей фауны хлопчатника в лабораторных условиях. Численность нематод при размножении их на раз-

- ных грибах. В сб.: «Проблемы биологии и экологии гельминтов растений». — Труды ГЕЛАН, 16.
- Судакова И. М., Микулина Р. В. 1965. Лабораторное размножение нематод-микогельминтов, характерных представителей фауны хлопчатника. Там же.
- Судакова И. М., Петровская Э. С., Черняк Э. К. 1965. Размножение нематод — представителей фауны хлопчатника в лабораторных условиях. Исследования возможности размножения нематод различных таксономических групп на грибах и проростках растений. Там же.
- Судакова И. М., Стояков А. В., Микулина Р. В. 1964. Сравнительное изучение фауны нематод ризосферы здоровых и пораженных вертициллезным вилтом растений хлопчатника в Ташкентской области. Материалы научной конференции Всесоюз. об-ва гельминтологов, ч. 2, М.
- Судакова И. М., Стояков А. В., Микулина Р. В. 1965. К вопросу методики изучения фауны нематод корней и прикорневой почвы хлопчатника Узбекской ССР. В сб.: «Проблемы биологии и экологии гельминтов растений». — Труды ГЕЛАН, 16.
- Судакова И. М., Шубина Л. Н. 1965. К вопросу об эктоферментативной деятельности некоторых фитонематод. — Журн. общей биологии, 26 (6).
- Суменкова Н. И., Павлюк Л. В. 1967. К вопросу о распространении фитонематод на пораженных вилтом хлопковых полях Бухарской опытной сельскохозяйственной станции. В настоящем сборнике.
- Тулаганов А. Т. 1938. Нематод фауна хлопчатника и окружающей почвы Катта-Курганского района Узбекской ССР. — Труды Уз. гос. ун-та, 12 (2).
- Тулаганов А. Т. 1939а. Нематоды хлопчатника в Бухарском районе. — Труды Уз. гос. ун-та, 12 (6), сер. биол.
- Тулаганов А. Т. 1939б. Нематоды хлопчатника в Самаркандском районе Узбекской ССР. В сборнике, посвященном 15-летию Узбекистана. — Труды Уз. гос. ун-та, 16.
- Тулаганов А. Т. 1950. К изучению гельминтофауны хлопчатника и люцерны Ферганской долины Уз. ССР. — Труды Средне-Азиатского гос. ун-та, нов. сер., 18.
- Тулаганов А. Т. 1952а. К познанию нематод фауны хлопчатника и люцерны Ферганской долины Узбекистана. — Труды Средне-Азиатского гос. ун-та. Ташкент, 32, нов. сер. биол. науки, кн. 9.
- Тулаганов А. Т. 1952б. К вопросу о нематодах хлопчатника и люцерны Ферганской долины. — Докл. АН Узб. ССР, 4.
- Шагалина Л. М. 1967. Нематоды хлопчатника южных и юго-восточных районов Туркмении. Автореф. дисс. Ашхабад.
- Abu-Gharbieh W., Varney E. H., Jenkins W. R. 1962. Relationship of meadow nematodes to *Verticillium wilt* of strawberries (abs.). — *Phytopathology*, 52 (9).
- Allen M. W., Burton V., George A. 1955. Control of nematodes on cotton. Investigations indicate preplanting fumigation of cotton land effective treatment for control of root-knot nematode. — *Calif. Agric.*, 9 (11).
- Atkinson G. F. 1890. A new root-rot disease of cotton. — *Bull.*, N 21. of agr. exp. station agr. and mechanical college, Auburn, Alabama.
- Razán de Sequera C., Aguilar F. P. 1954. Nematodes and root diseases of cotton in Peru. — *F. A. O. Plant Protect. Bull.*, 3 (2).
- Bazán de Sequera C. 1960. Notes on cotton diseases in Peru. — *F. A. O. Plant Protect. Bull.*, 8 (11).
- Bergeson G. B. 1963. Influence of *Pratylenchus penetrans* alone and in combination with *Verticillium albo-atrum* on growth of peppermint. — *Phytopathology*, 53 (10).
- Binder E., Hutchinson M. T. 1959. Further studies concerning the effect of the rootknot nematode *Meloidogyne incognita acrita* on susceptibility of the Chesapeake tomato to *Fusarium wilt*. — *Plant Disease Repr.*, 43.
- Cooper W. E., Brodie B. B. 1962. Correlation between *Fusarium wilt* indices of cotton varieties with root-knot and sting nematodes as predisposing agents (Abstr.). — *Phytopathology*, 52 (6).
- Cooper W. E., Brodie B. B. 1963. A comparison of *Fusarium wilt* indices of cotton varieties with root-knot and sting nematodes as predisposing agents. — *Phytopathology*, 53 (9).
- Gill D. J. 1958. Effect of root-knot nematodes on *Fusarium wilt* of mimosa. — *Plant Disease Repr.*, 42.
- Harrison A. L., Young P. A. 1941. Effect of root-knot nematode on tomato wilt. — *Phytopathology*, 31.
- Holdeman Q. L. 1956. The effect of the tobacco stunt nematode on the incidence of *Fusarium wilt* in flue-cured tobacco. — *Phytopathology*, 46.
- Holdeman Q. L., Graham T. W. 1952. The association of the sting nematode with some persistent cotton wilt spots in northeastern South Carolina (Abstr.). — *Phytopathology*, 42 (5).
- Holdeman Q. L., Graham T. W. 1953. The sting nematode breaks resistance to cotton wilt (Abstr.). — *Phytopathology*, 43.
- Holdeman Q. L., Graham T. W. 1954. Effect of sting nematode on expression of *Fusarium wilt* in cotton. — *Phytopathology*, 44.

- Hollis J. P. 1958. Relations between root-knot and *Fusarium vasculare* discoloration in cotton varieties.—Phytopathology, 48 (12).
- Jenkins W. R., Coursen B. W. 1957. The effect of root-knot nematodes *Meloidogyne incognita acrita* and *M. hapla* on *Fusarium wilt* of tomato.—Plant Disease Repr., 41.
- Labresyère K. E., den Ouder H., Seinhorst J. W. 1959. Experiments on the interaction of *Hoplolaimus uniformis* and *Fusarium oxysporum* f. pisi race 3 and its importance in «early yellowing» of peas.—Nematologica, 4.
- Loos C. A. 1959. Symptom expression of *Fusarium wilt* disease of the Gros Michel banana in presence of *Radopholus similis* (Cobb, 1893) Thorne, 1949 and *Meloidogyne incognita acrita* Chitwood, 1949.—Proc. Helm. Soc. Wash., 26.
- Iuc M., de Guiran G. 1960. Les nématodes associés aux plantes de L'ouest Africain.—Liste préliminaire, 15 (4).
- Lucas B. G., Sasser J. N., Kelman. 1954. The effect of root-knot nematodes on the expression of *Granville wilt* resistance in tobacco.—Phytopathology, 44.
- Mankau R., Mankau S. 1963. The role of mycophagous nematodes in the soil. I. The relationships of *Aphelenchus avenae* to phytopathogenic soil fungi. Soil organisms.—Proc. Colloq. 10th—16th sept., 1962, Amsterdam, North-Holland Publ. Co. Реп. журн. «Биология (Энтомология)», № 10, 1965, 22E376.
- Martin W. I., Newsom L. D., Jones I. E. 1955. Relationship of nematodes of the genera *Meloidogyne*, *Tylenchorhynchus*, *Helicotylenchus*, and *Trichodorus* to the development of *Fusarium wilt* in cotton (Abstr.).—Phytopathology, 45 (6).
- Martin W. I., Newsom L. D., Jones I. E. 1956. Relationship of nematodes to the development of *Fusarium wilt* in cotton.—Phytopathology, 46 (5).
- McClellan N. D., Christie J. R. 1949. Incidence of *Fusarium infection* as affected by root-knot nematodes.—Phytopathology, 39, (7).
- McGuire J. M., Walteres H. J., Slack D. A., 1958. The relationship of root-knot nematodes to the development of *Fusarium wilt* in Alfalfa (Abstr.).—Phytopathology, 48.
- McKeen C. D., Mountain W. B. 1960. Sinergism between *Pratylenchus penetrans* (Cobb) and *Verticillium albo-atrum*.—Can. J. Botany, 38 (5).
- Menezes Ferraz Carlos Antonio, Gonzaga ez Lordello Luiz. 1961—Interferência de nematodeos em culturas de algodão.—Rev. agric. (Brasil.), 36 (3). Реп. журн. «Биология», № 10, 1962, K71.
- Miles L. E. 1939a. Some tests of varietal susceptibility to a combination of nematodes and cotton wilt (Abstr.).—Phytopathology, 29 (8).
- Miles L. E. 1939b. Some tests of varietal susceptibility to a combination of root-knot nematodes and cotton wilt.—Phytopathology, 29.
- Minton N. A., Cairns E. L., Smith A. L. 1960. Effect on root-knot nematode populations of resistant and susceptible cotton.—Phytopathology, 50 (11).
- Moreno A. F. 1958. Outbreaks and new records Argentina; nematodes found in cotton fields.—F. A. O. Plant Protect. Bull., 7 (1).
- Morgan O. D. 1957. Control of *Fusarium wilt* and root-knot nematode of tobacco with soil fumigants.—Plant Disease Repr., 41.
- Mountain W. B., McKeen C. D. 1960. Increase in the incidence of *Verticillium wilt* of eggplant in the presence of *Pratylenchus penetrans* (Abstr.).—Phytopathology, 50 (9).
- Mountain W. B., McKeen C. D. 1962a. Effect of *Verticillium dahliae* on the population of *Pratylenchus penetrans*.—Nematologica, 7.
- Mountain W. B., McKeen C. D. 1962b. Interaction of *Verticillium dahliae* and *Pratylenchus penetrans* in tomato wilt (Abstr.).—Phytopathology, 52 (8).
- Mountain W. B., McKeen C. D. 1965. Effects of transplant injury and nematodes of incidence of *Verticillium wilt* of eggplant.—Canad. J. Botany, 43 (6).
- Neal D. C. 1954. The reniform nematode and its relationship to the incidence of *Fusarium wilt* of cotton at Baton Rouge, La.—Phytopathology, 44 (8).
- Newhall A. G. 1958. The incidence of Panama disease of banana in the presence of the root-knot and the burrowing nematode (*Meloidogyne* and *Radopholus*).—Plant Dis. Repr., 42.
- Newsom L. D., Martin W. Y. 1953. Effects of soil fumigation on population of parasitic nematodes, incidence of *Fusarium wilt* and yield of cotton (Abstr.).—Phytopathology, 43.
- Newsom L. D., Martin W. I. 1954. Soil fumigation for control of the nematode-wilt complex of cotton.—Down to Earth, 9.
- Oteifa B. A., Ragal M. A. 1958. Incidence of *Fusarium wilt* of tomato as affected by the root-knot nematode, *Meloidogyne javanica* and control of the disease complex with a soil fumigant.—Egypt. Soc. Hort. Map., 132.
- Pinckard J. A., Leonard O. A., McNamara H. C. 1943. Influence of certain soil amendments on the yield of cotton affected by *Fusarium-Heterodera* complex (Abstr.).—Phytopathology, 33 (1).
- Pinckard J. A., Leonard O. A. 1944. Influence of certain soil amendments on the yield of cotton affected by the *Fusarium-Heterodera* complex.—J. Am. Soc. Agrob., 36.
- Schindler A. F., Stewart R. W. 1956. *Fusarium wilt* of carnations retarded by fungus-eating nematodes *Ditylenchus* sp. (Abstr.).—Phytopathology, 46.

- Schindler A. F., Stewart H., Semeniuk P. 1959. A *Fusarium*-nematode complex in carnations.—Phytopathology, 49 (9).
- Smith A. L. 1941. The reaction of cotton varieties to *Fusarium wilt* and root-knot nematodes.—Phytopathology, 31.
- Smith A. L. 1948. Control of cotton wilt and nematodes with a soil fumigant.—Phytopathology, 38 (12).
- Smith A. L. 1949. Soil fumigation for the control of cotton wilt and nematodes.—Down to Earth, 4.
- Smith A. L. 1954a. Resistance to *Fusarium wilt* and root-knot nematodes in Upland cotton varieties (Abstr.).—Phytopathology, 31.
- Smith A. L. 1954b. Resistance to *Fusarium wilt* and root-knot nematodes in Upland cotton varieties.—Phytopathology, 44 (6).
- Smith A. L., Dick J. B. 1952. The inheritance of resistance to *Fusarium wilt* in Upland and Sea Island cotton (Abstr.).—Phytopathology, 42.
- Taylor A. L., Barker H. D., Owens O. P. 1939. Preliminary report on cotton wilt-nematode experiments at Lumberton, North Carolina. (Abstr.).—Phytopathology, 29 (8).
- Thomason I. J., Erwin D. C., Garber M. J. 1959. The relationship of the root-knot nematode *Meloidogyne javanica* to *Fusarium wilt* of coffee.—Phytopathology, 49 (9).
- Whitehead A. G. 1956. The role of nematodes in the *Fusarium wilt* complex of cotton.—Empire cotton growing Rev., 33 (4).
- Wickens G. M., Logan C. 1960. *Fusarium wilt* and root-knot of cotton in Uganda.—Empire cotton growing Rev., 37.
- Young P. A. 1939. Tomato wilt resistance and its decrease by *Heterodera marioni*.—Phytopathology, 29.

Н. И. Суменкова, Л. В. Павлюк

К ВОПРОСУ О РАСПРОСТРАНЕНИИ ФИТОНЕМАТОД НА ЗАРАЖЕННЫХ ВЕРТИЦИЛЛИУМОМ ХЛОПКОВЫХ ПОЛЯХ БУХАРСКОЙ ОПЫТНОЙ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННОЙ СТАНЦИИ

На полях Бухарской опытной сельскохозяйственной станции широко распространено увядание хлопчатника, вызываемое грибом *Verticillium dahliae*. В последнее время значительно возрос интерес к изучению нематодофауны пораженных вертициллезом растений в связи с сообщениями об участии некоторых групп нематод в расширении сферы действия вертициллезного вилта (см. литературный обзор в этом сборнике).

При обследовании на нематод зараженных вертициллизмом хлопковых полей Бухарской опытной сельскохозяйственной станции мы ставили перед собой следующие задачи: выяснение распространения фитонематод на полях с различным механическим составом почв и с различными удобрениями в зависимости от степени их зараженности возбудителем вилта; выявление характерных для вилтового фона форм нематод. Для решения поставленных задач была применена следующая методика исследования. Сбор материала был приурочен к периоду наибольшего проявления вертициллезного вилта, совпадающему с периодом образования плодоземелетов и плодоношения хлопчатника, т. е. с августа по октябрь 1964 г. Пробы брались регулярно, раз в 10 дней. Обследованию подвергались растения, внешне сильно пораженные вилтом (около 90% листьев пожелтевших, проводящие сосуды корня полностью, а стебли на $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{3}$ серого цвета вследствие того, что они пронизаны мицелием *Verticillium dahliae*) и для сравнения внешне здоровые. Материал собирался как на провокационном вилтовом фоне, так и на

естественно вертициллезных полях, где число пораженных увяданием растений варьировало от 10—20 до 75%.

Исследования проводили на легких, средних и тяжелых почвах, причем на тяжелых почвах отдельно обследовали делянки без удобрений, делянки, где в качестве удобрений вносили навозно-земляные компосты (НЗК) или они же с триходермой. Пробу составляли нематоды от одного растения хлопчатника, у которого отдельно анализировали плодоеlementы, листья, стебли, корни (у двух последних расчленили кору и проводящие сосуды) и прикорневую почву. Прикорневую почву брали с четырех горизонтов: 0—10 см, 10—20 см, 20—30 см, 30—40 см в радиусе 20—30 см от главного корня. Растительные ткани исследовали в объеме 20 см³, прикорневая почва в объеме 10 см³. Растительные ткани тщательно размельчали до кусочков, размером от 1 до 5 мм. Для извлечения нематод применялся обычный вороночный метод Бермана с выдержкой в 8—10 час. Всего обработано 56 проб с 7 полей. С каждого поля исследовано по 8 растений с прикорневой почвой (4 здоровых и 4 сильно пораженных вилтом).

В результате проведенных исследований на пораженных вилтом хлопковых полей Бухарской опытной сельскохозяйственной станции выявлены следующие 60 видов фитонематод:

- Prismatolaimus dolichurus* de Man, 1880
- P. intermedius* (Bütschli, 1873) de Man, 1880
- Mylonchulus sigmaturus* (Cobb, 1917) Altherr, 1953
- M. arenicolus* Clark, 1961
- Alaimus primitivus* de Man, 1880
- Plectus cirrattus* Bastian, 1865
- Eudorylaimus brunettii* (Meyl, 1953), Andrassy, 1959
- E. centrocerus* (de Man, 1880) Andrassy, 1959
- E. discolaimioides* Andrassy, 1958
- E. ettersbergensis* (de Man, 1885) Andrassy, 1959
- E. monohystera* (de Man, 1880) Andrassy, 1959
- E. obscurus* (Thorne et Swanger, 1936) Andrassy, 1959
- E. obtusicaudatus* (Bastian, 1865) Andrassy, 1959
- E. pratensis* (de Man, 1880) Andrassy, 1959
- Mesodorylaimus bastiani* (Bütschli, 1873) Andrassy, 1959
- Diphtherophora communis* de Man, 1880
- D. minutus* Ivanova, 1958
- Rhabditidae* sp.
- Mesorhabditis monhystera* (Bütschli, 1873) Dougherty, 1955
- Protorhabditis* sp.
- Diploscapter coronata* (Cobb, 1893) Cobb, 1913
- Mesodiplogaster lheritieri* (Maupas, 1919) B. Goodey, 1963
- Cephalobus dubius* Maupas, 1900
- C. mucronatus* Kozłowska et Roguska-Wasilewska, 1963
- C. nanus* de Man, 1880
- C. persegnis* Bastian, 1865
- Eucephalobus elongatus* (de Man, 1880) Thorne, 1937
- E. laevis* Thorne, 1937
- E. oxyuroides* (de Man, 1876) Steiner, 1936
- Acrobeloides bütschlii* (de Man, 1884) Steiner et Buhner, 1933
- A. conilabiatatus* Meyl, 1961
- A. obliquus* (Thorne, 1925, Thorne, 1937)
- A. setosus* Brzeski, 1962
- A. sexlineatus* Brzeski, 1962
- Chiloplacus lentus* (Maupas, 1900) Thorne, 1937
- C. propinquus* (de Man, 1921) Thorne, 1937
- C. symmetricus* (Thorne, 1925) Thorne, 1937
- C. sp.*

C. trilineatus Steiner, 1940

Acrobeles ciliatus Linstow, 1877

Cervidellus devimucronatus Sumenkowa, 1964

C. vexilliger (de Man, 1880) Thorne, 1937

Panagrolaimus rigidus (A. Schneider, 1866) Thorne, 1937

Aphelenchus avenae Bastian, 1865

Aphelenchoides dactylocercus Hooper, 1958

A. limberi Steiner, 1936

A. macronucleatus Baranovskaja, 1963

A. parietinus (Bastian, 1865) Steiner, 1932

A. saprophilus Franklin, 1957

A. subtenius (Cobb, 1926) Steiner et Buhner, 1932

A. trivialis Franklin et Siddiqi, 1963

Tylenchus davainei Bastian, 1865

Filenchus filiformis (Bütschli, 1873) Meyl, 1961

Ditylenchus intermedius (de Man, 1880) Filipjev, 1936

Criconemoides sp.

Helicotylenchus multicinctus (Cobb, 1893) Golden, 1956

Nothotylenchus sp.

Paratylenchus hamatus Thorne et Allen, 1950

Pratylenchus sp.

Tylenchorhynchus sp.

Плодоеlementы и листья хлопчатника, как правило, свободны от нематод. В пораженных вертициллизмом проводящих сосудах корня и стебля в сравнительно большой численности обнаружены *Aphelenchus avenae* (3—24 экземпляра на 20 см³), в меньшей степени *Aphelenchoides limberi* (1—5 особей на 20 см³) и единичные экземпляры нематод семейства *Cephalobidae*. В поверхностных слоях корня (в коре) этих растений найдены *Tylenchorhynchus* sp. (до 11 экземпляров на 20 см³), *Chiloplacus trilineatus* (до 8 экземпляров на 20 см³), *Chiloplacus* sp. (до 7 особей на 20 см³) и единичные особи *Protorhabditis* sp., *Mesorhabditis monhystera*, *Cephalobus nanus*, *Eucephalobus oxyuroides*, *Aphelenchus avenae*, *Aphelenchoides limberi*, *Helicotylenchus multicinctus*, *Pratylenchus* sp.

В тканях внешне здоровых растений хлопчатника нематоды встречались редко, в основном представители семейства *Cephalobidae* (*Cephalobus nanus*, *Chiloplacus lentus*, *Chiloplacus* sp. и др.) и единичные особи *Aphelenchus avenae*, *Panagrolaimus rigidus*, *Diploscapter coronata*. Всего в тканях пораженного вертициллезом хлопчатника в период образования плодоеlementов и плодоношения нами зарегистрировано 13 видов фитонематод, а в тканях здорового — 6 видов.

Общая численность особей нематод в прикорневой почве в этот период была невысокой, в среднем 13 экземпляров на 10 см³ (0—1296 особей на 10 см³), причем в ризосфере пораженного вилтом хлопчатника средняя численность особей нематод была почти в шесть раз выше, чем в ризосфере здоровых растений (табл. 1).

Наиболее плотно заселен нематодами слой почвы с 20 до 30 см от поверхности, в среднем 28 особей на 10 см³ почвы. В поверхностном слое и в слое на глубине 30—40 см численность нематод была в 5—6 раз меньше (в среднем 4—5 экз. на 10 см³).

Наименьшая плотность популяций нематод в почве наблюдалась в августе. В сентябре-октябре при понижении температуры воздуха и почвы численность нематод в ризосфере хлопчатника постепенно возрастала.

По численности видов и особей среди нематод, обнаруженных в прикорневой почве, преобладала группа дивисапробионтов (табл. 1). Сравнительно в большом количестве встречались также эусапробионты и эктопаразитические микогельминты. В табл. 1 показано, что числен-

Таблица 1

Соотношение численности видов и особей нематод различных экологических групп в ризосфере хлопчатника на полях Бухарской опытной сельскохозяйственной станции

Экологическая группа	Всего обнаружено			В ризосфере здоровых растений			В ризосфере пораженных вилтом растений		
	видов	особей		видов	особей		видов	особей	
		число	% от суммы		число	% от суммы		число	% от суммы
Пара-ризобионты	19	177	6	11	26	6,6	13	151	6,2
Эусапробионты	5	678	24,6	1	45	11,6	4	633	26,7
Девисапробионты	21	941	34,3	12	134	34,5	20	807	34,1
Эктопаразитические микогельминты	9	656	23,8	6	130	33,9	6	526	21,8
Эктопаразитические перфораторы	4	209	7,6	4	34	8,7	4	175	7,2
Фитогельминты:									
неспецифического патогенного эффекта	1	82	2,9	1	13	3,3	1	69	2,9
специфического патогенного эффекта	1	10	0,8	1	6	1,4	1	4	1,1
Сумма	60	2753	100	36	388	100	49	2365	100

ность особей каждой из этих групп составляет около $\frac{1}{4}$ всех нематод. Реже и в меньшем количестве встречались эктопаразитические перфораторы, а удельный вес фитогельминтов специфического и неспецифического патогенного эффекта был совсем незначительным (табл. 1).

Сравнение нематод фауны ризосферы здорового и вертициллезного хлопчатника показало, что вилт способствует увеличению численности видов и особей нематод таких экологических групп, как пара-ризобионты, эусапробионты, девисапробионты, микогельминты и, кроме того, некоторым изменениям в их соотношениях (табл. 1). В ризосфере пораженного вилтом хлопчатника значительно возрастает удельный вес эусапробионтов (11,6% от суммы особей в здоровых и около 27% — в больных растениях), что указывает на наличие процессов разложения растительной ткани при этом заболевании и увеличение числа сапробиотических очагов в почве. Высокая численность особей нематод четырех названных выше экологических групп в ризосфере вертициллезных растений в период наибольшего проявления вилта заставляет предполагать, что вилт создает благоприятные условия для их жизнедеятельности и размножения. Указанные нематоды обусловлены вилтом и в силу этого не могут играть существенной роли в возникновении и распространении самого заболевания.

Переносчиков вертициллизма надо искать, по-видимому, среди нематод, независимых от этого заболевания, т. е. в группах фитогельминтов специфического и неспецифического патогенного эффекта или эктопаразитических перфораторов.

В группе девисапробионтов по числу особей преобладали следующие виды: *Chiloplacus* sp., *Cephalobus nanus*, *Cephalobus mucronatus*, *Chiloplacus trilineatus*, *Acrobeloides setosus* и *Acrobeloides bütschlii*. Эти шесть видов составляли 52% численности всех девисапробионтов. В группе эктопаразитических микогельминтов преобладали *Aphelenchus avenae* и *Aphelenchoides limberi* (91,2% от численности всех микогельминтов). Из четырех видов эктопаразитических перфораторов наиболее многочисленными были *Tylenchorhynchus* sp. и *Helicotylenchus multicinctus*. Фитогельминты неспецифического патогенного эффекта представлены видом *Ditylenchus intermedius*, а фитогельминты специфического пато-

генного эффекта видом *Pratylenchus* sp., являющимся эндопаразитическим эррантным перфоратором. В ризосфере здорового растения эусапробионты встречались только в стадии личинок, а в прикорневой почве вертициллезного хлопчатника обнаруживались *Mesorhabditis monhystera*, *Mesodiplogaster lheritieri* и особенно часто и в большой численности *Protorhabditis* sp.

Следует отметить, что все вышеперечисленные господствующие виды в ризосфере здорового хлопчатника встречались в значительно меньшем количестве, чем вокруг корней, пораженных вилтом растений.

Примененная методика исследования позволила выявить неоднородность нематод фауны пораженного вилтом хлопчатника на различных полях и ее зависимость от таких факторов, как механический состав почвы, характер вносимых в почву удобрений, степень проявления вилта.

В табл. 2 показана зараженность некоторых хлопковых полей Бухарской опытной сельскохозяйственной станции нематодами.

Таблица 2

Распространение нематод на хлопковых полях Бухарской опытной сельскохозяйственной станции

Характеристика поля	Зараженность вилтом растений в (%)	Средняя численность особей на 10 см ²	Число зарегистрированных видов и особей						
			всего	пара-ризобионтов	эусапробионтов	девисапробионтов	микогельминтов	перфораторов	фитогельминтов патогенного эффекта
Тяжелые почвы:									
искусственный вилтовой фон	100	48,7	30(1559)*	7(80)	3(504)	11(572)	4(290)	3(101)	1(2)
без удобрений	60—75	4,5	22(145)	9(22)	1(25)	5(43)	5(26)	1(28)	1(1)
навозно-земляной компост	60—75	10,2	24(327)	9(18)	2(68)	6(75)	4(111)	2(40)	1(15)
НЗК + триходерма	60—75	8,8	23(284)	4(12)	4(63)	9(74)	3(125)	3(10)	—
Средние почвы без удобрений	60—75	5,2	18(169)	1(3)	1(5)	10(74)	4(48)	1(8)	1(31)
Легкие почвы без удобрений	60—75	5,3	20(171)	3(6)	1(12)	8(55)	5(50)	2(17)	1(32)
Тяжелые почвы	10—20	3	13(97)	5(36)	1(1)	3(48)	2(6)	1(5)	1(1)

* Число особей в скобках.

Наименьшее число видов и наименьшая плотность популяций нематод в ризосфере зарегистрированы на поле, слабо зараженном вилтом (10—20%), причем основную массу особей в данном случае составляли типичные почвенные формы: пара-ризобионты и девисапробионты. На искусственном вилтовом фоне, где зараженность растений вертициллезом достигала почти 100%, численность особей нематод была в 5—10 раз выше, чем на всех других полях. По численности видов и особей на этом поле преобладала группа девисапробионтов. Многочисленными были также эусапробионты, микогельминты и эктопаразитические перфораторы. На искусственном вилтовом фоне зарегистрированы восемь видов нематод, не найденных ни на одном другом обследованном участке и среди них эктопаразитические перфораторы *Paratylenchus hamatus*, *Tylenchorhynchus* sp. и фитогельминт специфического патогенного эффекта *Pratylenchus* sp.

На участках с одинаковой степенью заражения растений вилтом (60—75%) наименьшая плотность нематод наблюдалась на тяжелых почвах. Средние и легкие почвы заражены нематодами в полтора раза выше (табл. 2). Внесение органических удобрений (таких как навозно-земляной компост и компост с триходермой) увеличивает общую численность нематод в почве почти в два раза.

Все обследованные поля (за исключением провокационного фона и слабо зараженной вилтом делянки) почти не различались по разнообразию обитающих на них нематод (18—24 вида), однако на каждом поле обнаружен ряд видов, характерных только для него и не встречающихся на других участках. Так, на тяжелых почвах почти половина найденных видов (9) относятся к группе пара-ризобионтов. Виды *Eudorylaimus centrocerus*, *E. monohystera* зарегистрированы только на тяжелых почвах, причем на участке без удобрений. На легких и средних почвах группа пара-ризобионтов представлена значительно менее разнообразно (на легких почвах из этой группы найдено три вида, а на средних один), в то время как представители девисапробионтов составляют около половины обнаруженных видов нематод (десять видов на средних почвах и восемь на легких). Такие виды, как *Acrobeloides obliquus* и *Eucephalobus laevis*, приурочены к легким почвам, а *Acrobeloides sexlineatus*, *A. conilabialis* найдены только на средних почвах.

Органические удобрения в виде навозно-земляных компостов и компостов с триходермой способствуют обогащению тяжелых почв сапробиотическими видами нематод и микогельминтами, такими, как *Diploscapter coronata*, *Mesorhabdilis monhystera*, *Cephalobus persegnis*, *Panagrolaimus rigidus*, *Aphelenchoides dactylocercus*, представители семейства *Neotylenchidae*.

На большинстве обследованных полей преобладающей по численности особей группой нематод являлись девисапробионты, но на полях, удобренных навозно-земляным компостом и компостом с триходермой, превалировали микогельминты (табл. 2). На легких и средних почвах, помимо девисапробионтов и микогельминтов, в относительно большом числе встречались фитогельминты неспецифического патогенного эффекта (*Ditylenchus intermedius*), которые на других полях были представлены единицами. Численность особей пара-ризобионтов была невысокой на всех полях, а численность эусапробионтов увеличивалась по мере увеличения степени зараженности полей вертициллизмом. Так, на участке со слабой зараженностью хлопчатника вилтом (10—20%) они почти не встречались, а на искусственном вилтовом фоне численность особей эусапробионтов поднималась до 33,8% от общего числа нематод (табл. 2).

Интересно отметить, что, несмотря на неоднородность нематодофауны хлопчатника на различных полях и существенные колебания ее в зависимости от характера агрофона и степени поражения растений вилтом, господствующие по численности особей виды одинаковы почти на всех полях. Таковы *Chiloplacus* sp., *Aphelenchus avenae*, *Tylenchorhynchus* sp., *Aphelenchoides limberi*, *Cephalobus nanus* и некоторые другие.

ОБСУЖДЕНИЕ

Полевые фаунистические наблюдения могут оказать существенную помощь в разработке проблемы «роль нематод в развитии вертициллезного вилта хлопчатника», если они нацелены на выявление видов, которые не просто сопутствуют этому заболеванию, а облигатно участвуют в этой болезни независимо от условий ее развития. В связи с этим недостаточно простое сравнение нематодофауны здоровых и больных растений. Необходимо учитывать по мере возможности большее число факторов, воздействующих на нематодный комплекс в полевых

условиях и прежде всего такие факторы, как тип и механический состав почвы, ее гидротемпературный режим, характер удобрений и др.

Такой подход к изучению нематодофауны позволит отделить нематод, сопутствующих вилту в тех или иных условиях его протекания, дифференцировать обнаруживаемые формы по степени участия их в вертициллезном заболевании хлопчатника и уточнить виды, непосредственно связанные с вилтом.

В исследованиях, проводимых нами на полях Бухарской опытной сельскохозяйственной станции, учитывались три фактора, влияющие на фауну нематод хлопчатника, а именно: механический состав почвы, вносимые удобрения, степень поражения растений вилтом. Уже это небольшое исследование позволило не просто установить прямопропорциональную корреляцию между степенью проявления вилта и зараженностью хлопчатника нематодами, но и с достаточной точностью говорить о характерных для вилта нематодах.

В качестве критерия для выделения характерных для вилтового фона видов нематод мы избрали следующие показатели: 1) высокую численность особей на всех пораженных вилтом полях независимо от механического состава почвы и характера удобрений; 2) повышенную плотность популяций в ризосфере вертициллезных растений по сравнению со здоровыми; 3) встречаемость видов в пораженных вертициллизмом тканях и органах хлопчатника.

На основании нашего материала характерными видами могут быть названы следующие: *Aphelenchus avenae*, *Aphelenchoides limberi*, *Tylenchorhynchus* sp., *Chiloplacus* sp., *Cephalobus nanus*, *Helicotylenchus multicinctus*, *Pratylenchus* sp., и, возможно, *Ditylenchus intermedius* и *Protorhabdittis* sp.

Более подробные исследования с учетом большего числа факторов помогут конкретизировать список нематод, непосредственно участвующих в развитии вилта и дадут в руки экспериментаторов более точный материал для дальнейшего изучения.

И. Я. Элиава

К ПОЗНАНИЮ РОДА *DORYLAIMUS* DUJARDIN, 1845 (*NEMATODA: DORYLAIMOIDEA*)

Род *Dorylaimus* обоснован Дюжарденом (Dujardin) в 1845 г., описавшим типичный вид *D. stagnalis* и морскую форму *D. marinus*. Впоследствии было описано большое число видов этого рода, ставшего постепенно очень гетерогенным.

В монографии Торна и Швангера (Thorne, Swanger, 1936) подведен первый итог изучения нематод рода *Dorylaimus*, гетерогенность которого побудила указанных авторов выделить новые роды. Эта работа была продолжена Торном (1939), основательно пересмотревшим систему всего надсемейства *Dorylaimoidea*.

С тех пор, на протяжении более чем двадцати лет, описано огромное число видов рода *Dorylaimus*, что побудило Андраши (Andrássy, 1959, 1960) предложить работу по пересмотру указанного рода и выделению новых родов в соответствии с современными принципами таксономии нематод. Андраши выделил в пределах подсемейства *Dorylaiminae* несколько новых родов, из которых виды рода *Dorylaimus* s. l. в основном оказались объединенными в три крупных рода: *Dorylaimus* (sensu

Andrassy, 1959), *Mesodorylaimus* Andrassy, 1959 и *Eudorylaimus* Andrassy, 1959. Небольшое число видов включено в шесть маленьких родов: *Amphydorylaimus* Andrassy, 1960, *Lordellonema* Andrassy, 1960, *Meylonema* Andrassy, 1960, *Prodorylaimus* Andrassy, 1959, *Thorneella* Andrassy, 1960, *Thornenema* Andrassy, 1959. Позже рядом авторов было описано еще несколько родов: *Amphydorylaimus* Andrassy, 1964, *Discolaimodes* Heyns, 1963, *Kochinema* Heyns, 1963, *Lenonchium* Siddiqi, 1965, *Taeryania* Brzeski et Szczygiel, 1961.

Таким образом, в настоящее время вместе с описанными ранее родами в подсемействе *Dorylaiminae* (de Man, 1876) Filipjev, 1818, объединено 22 рода. Типичным является род *Dorylaimus* Dujardin, 1845.

Гудей (I. Goodey in T. Goodey, 1963), считая род *Dorylaimus* (sensu Andrassy, 1959) гетерогенным, оставил в пределах рода лишь виды, характеризующиеся наличием ясных продольных кутикулярных бороздок (тяжей). В связи с этим некоторые виды из рода *Mesodorylaimus* включены в род *Dorylaimus*, а значительная часть видов из рода *Dorylaimus* (sensu Andrassy, 1959) оказалась в пределах рода *Mesodorylaimus*. В результате род *Dorylaimus* s. str. стал менее гетерогенным, чего нельзя сказать о роде *Mesodorylaimus*, который в настоящее время является одним из наиболее гетерогенных в пределах подсемейства *Dorylaiminae*.

DORYLAIMUS, DUJARDIN, 1845

(EMEND. ANDRÁSSY, 1959 ET J. B. GOODEY, 1963)

Диагноз: *Dorylaiminae*. Относительно крупные нематоды, длина тела от 1 до 8 мм и несколько больше; кутикула толстая, с ясными боковыми порами; всегда несет продольные кутикулярные бороздки (тяжи). Лабиальный отдел в большинстве случаев не выделяется или слабо выделяется от контуров тела. Копье хорошо развито, плотное, «ведущее кольцо» двойное. Амфиды широкие — щитовидные, стремявидные или бокаловидно-кубковидные с щелеобразным отверстием. Гонады самок парные, обращенные; вульва лежит у середины тела или несколько кпереди. Семенники парные, отходят от проксимального конца непарного *vas deferens*. Супплементарные органы обычно соприкасающиеся или образующие группы слитных супплементов. В задней части тела самцов, кроме супплементов, имеется обычно серия парных субмедиальных папилл. Спиккулы плотные, искривленные; обычно несут эксцессорное образование (придаток). Преректум хорошо развит как у самок, так и у самцов; у последних он тянется вперед от серии супплементов.

Хвост самок удлиненно-нитевидный, на конце часто загнут; хвост самцов короткий, тупо-округлый. Типичный вид: *D. stagnalis* Dujardin, 1845.

Представители рода обитают преимущественно в пресных водоемах, являясь компонентом зообентоса.

Ниже дается описание нового вида и определительный ключ.

DORULAIMUS PARADOXUS ELIAVA N. SP.

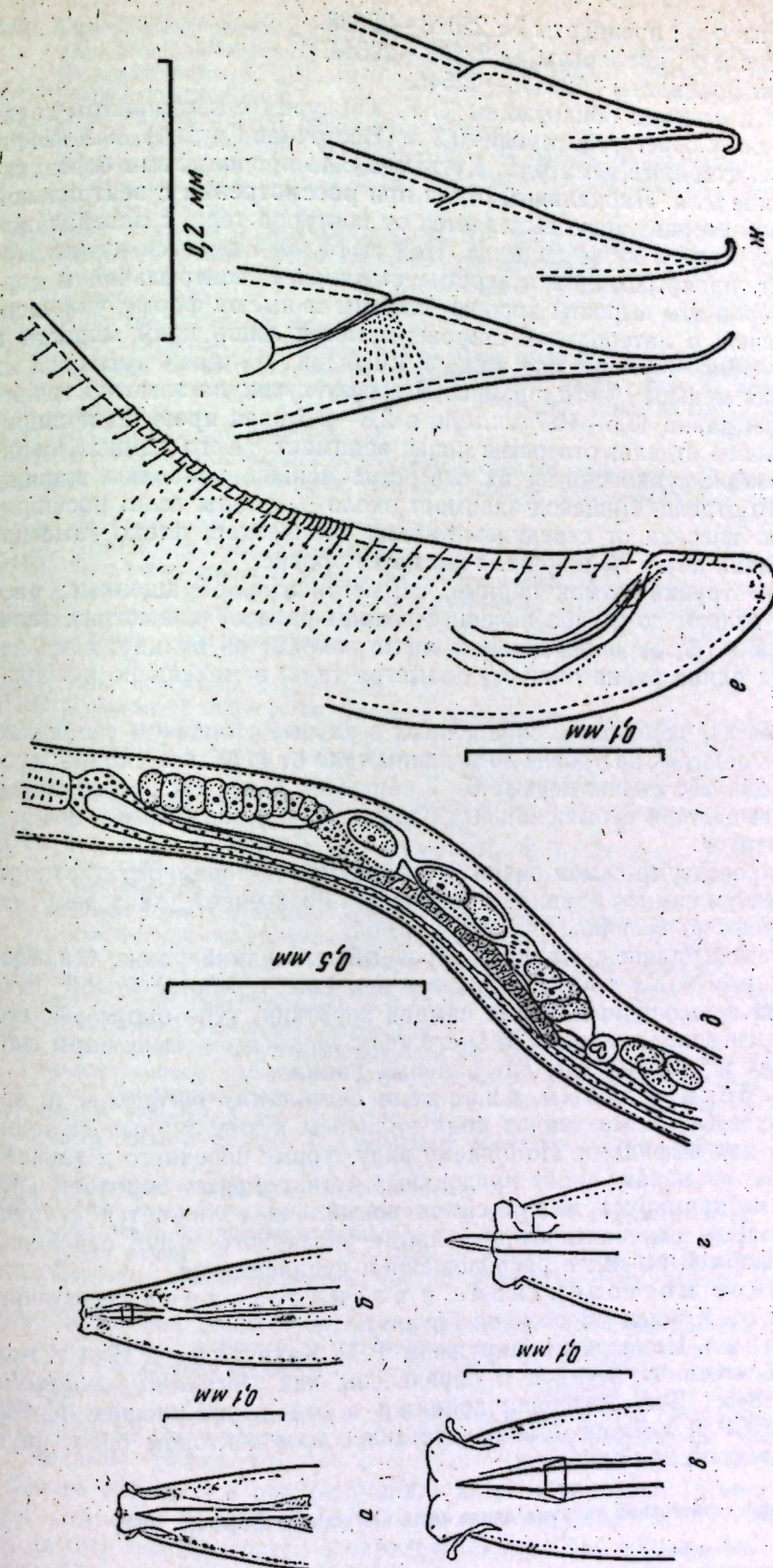
Измерения:

♀ (15): L=4,8 (3,56—5,28) мм; a=41,5 (32,5—47,6); v=6,1 (5,2—6,7); c=21,4 (18,0—27,3); V=38,2% (34,0—41,0). ♂ (10): L=4,05 (3,70—4,84) мм; a=39 (35,0—42,1); v=6,4 (5,5—8,0); c=96 (74—109).

Голотип (♀):

L=5,19 мм; a=39,4; v=6,3; c=26; V=35,8%; копье—49,5 мк яйца: 99,0×49,5 мк (1), 108,9×49,5 мк (11); препарат № 22 503.

Аллотип (♂): L=4,28; a=46,3; v=6,1; c=99; копье 49,5 мк; спиккулы 82,5 мк отросток спиккулы 20 мк; препарат № 22 504.



Dorylaimus paradoxus Eliava n. sp.

а, б, в, г — передняя часть тела; б — самка, область гонады; в — задний конец тела самца; ж — формы хвоста самок

Паратипы ♀♀; препараты № 22518—22338.

Паратипы ♂♂; препараты № 22539—22545.

Личинки: препараты № 22539—22545.

Голотип и аллотип обнаружены Т. Г. Какауридзе в глинистом грунте оз. Кумиси, у берега, на глубине 0,3 м (Восточная Грузия), 30.X.1944 г.

Крупные, стройные нематоды. Кутикула с 44 продольными бороздками в середине тела. Лабиальный отдел при рассмотрении с вентральной и дорсальной стороны ясно выделяется от контуров тела, с латеральной же стороны — почти не выделяется. Над амфидами имеется кутикулярный вырост, прикрывающий отверстие амфиды. С вентральной и дорсальной сторон эти выросты хорошо заметны и имеют форму уплощенных крышечек; с латеральной стороны заметен лишь край выроста в виде утолщенной черточки над каждой амфидой. Толщина кутикулы на уровне копья меньше $\frac{1}{2}$ его ширины. К хвосту кутикула заметна толще. Длина копья равна 47,5—49,7 мк, или в 2,3—2,5 раза превышает ширину лабиального отдела; отверстие копья занимает $\frac{1}{3}$ его длины. Амфиды бокаловидно-кубковидные; их отверстие меньше половины ширины лабиального отдела. Пищевод занимает около $\frac{1}{6}$ длины тела; расширяется плавно кпереди от середины. Кардия коническая, плохо заметна; ее длина равна почти $\frac{1}{2}$ ширины тела на ее уровне.

Половые трубки самок парные, симметричные, обращенные; расстояние от вульвы до загиба передней гонады равно 7 диаметрам тела, а до задней — 7,2; вершина яичника часто заходит за вульву; яйца некрупные, их длина равна лишь $\frac{3}{4}$ диаметра тела; в матках по несколько яиц.

У самцов два семенника, обращенных в разные стороны и соединяющихся с vas deferens на уровне 36% длины тела от переднего конца; супплементов 25—28; из них первые 6—7 образуют более тесную группу и несколько выдаются; субмедиальных папилл 23—25 пар, тянутся вперед от супплементов.

Длина преректума самок равна 6, а ректума $\frac{2}{3}$ анального диаметра тела; преректум самцов длиннее, в девять раз превышает длину ректума, который равен по величине таковому самок.

Хвост самок удлиннен, stagnalis-образный; его длина равна 4 анальным диаметрам или в три раза длиннее ректума; терминус может быть прямым или крюковидным. Хвост самцов короткий, тупо округлый; его длина не превышает анальный диаметр тела; на хвосте четыре пары субвентральных и четыре пары латеральных папилл.

Дифференциальный диагноз: *Dorylaimus paradoxus* n. sp. резко отличается от всех видов рода наличием кутикулярных складок (выростов) над амфидами. По общему виду, форме переднего и заднего концов тела, размерам, числу продольных кутикулярных бороздок (тяжей), форме терминуса хвоста самок новый вид сближается с группой «stagnalis», отличаясь от нее, кроме указанного выше основного признака, формой амфид и расположением супплементов.

Типичное местообитание и распространение: глинистый грунт оз. Кумиси (Восточная Грузия).

Материал. Нематоды обнаружены Т. Г. Какауридзе в 1944 г. при изучении бентоса оз. Кумиси и определены как *Dorylaimus stagnalis* Dujardin, 1845. Весь материал хранится в отделении низших червей ЗИН АН СССР и любезно был предоставлен нам доктором биол. наук Е. С. Кирьяновой для описания.

Определительная таблица видов рода *Dorylaimus* Dujardin, 1845

1(4). Длина тела меньше 2 мм.

2(3). Копье немного искривлено; ширина амфид равна $\frac{1}{2}$ ширины лабиального отдела; отверстие копья занимает $\frac{2}{3}$ его длины; кутикула с 32 бороздами; супплементарных органов самцов 11, они сближены, но не слитны. *meyli* Andrassy, 1958.

- 3(2). Копье не искривлено; ширина амфид равна $\frac{1}{3}$ ширины лабиального отдела; отверстие копья занимает $\frac{1}{3}$ его длины; супплементарных органов 8, сближенных, но не слившихся *ruvenzorii* de Coninck, 1935.
- 4(1). Более крупные формы.
- 5(8). Очень крупные; длина тела 6 мм и больше.
- 6(7). Кутикулярных бороздок в середине тела 32; ширина амфид равна $\frac{1}{2}$ ширины лабиального отдела; длина копья 74—78 мк; длина хвоста самок в 4—5,5 раза превышает анальный диаметр тела; длина спикул 123—136 мк; копуляционный бугор самцов ясно выражен *gulliver* Andrassy, 1964.
- 7(6). Число бороздок в середине тела 54—46; ширина амфид равна $\frac{1}{3}$ ширины лабиального отдела; длина копья 96—106 мк; длина хвоста самок в 7—7,7 раза превышает анальный диаметр; длина спикул 163—172 мк; копуляционный бугор самцов слабый *loeffleri* Andrassy, 1964.
- 8(5). Длина тела меньше 6 мм.
- 9(10). Число продольных кутикулярных бороздок очень большое (50—60); копье тонкое, стройное, отверстие занимает меньше $\frac{1}{3}$ его длины; амфиды щитовидные, их ширина равна $\frac{2}{5}$ ширины лабиального отдела; яиц много, их длина равна $\frac{1}{2}$ диаметра тела *alaeus* Thorne, 1939.
- 10(9). Продольных бороздок меньше.
- 11(12). Над амфидами имеется кутикулярная складка, прикрывающая отверстие амфиды; амфиды бокаловидные; яичники длинные; супплементарных органов 25—27 *paradoxus* n. sp.
- 12(11). Над амфидами нет кутикулярной складки.
- 13(16). Хвост самок очень длинный, не менее $\frac{1}{4}$ длины тела.
- 14(15). Тело очень стройное (равно 50); хвост чрезвычайно длинный, равен почти половине длины тела (43%); самцы неизвестны *wilhelmschneideri* Andrassy, 1959.
- 15(14). Тело не столь стройное ($a=24-28$); хвост самок короче, равен приблизительно $\frac{1}{4}$ длины тела; преанальные органы самцов в количестве 16, соприкасающиеся *paraecundus* de Coninck, 1935.
- 16(13). Хвост самок короче (с не менее 7,8).
- 17(18). Лабиальный отдел резко обособлен перетяжкой; продольных бороздок кутикулы 40—44; отверстие копья равно почти $\frac{1}{2}$ его длины; супплементы самцов в виде двух слитных групп, между которыми расположены разобщенные супплементы *parhomalopapillatus* Sch. Stekhoven, 1944.
- 18(17). Лабиальный отдел не выделен перетяжкой, почти сливается с контуром тела или выделяется лишь слабым сужением.
- 19(20). Тело очень стройное; а (♀♀) равно 66—76, (♂♂) равно 55—60; длина тела 5 мм и несколько больше; амфиды воронкообразные, их ширина равна $\frac{1}{2}$ ширины лабиальной области; копье длинное (♀♀=53 мк, ♂♂=49 мк; вершина яичника достигает вульвы; яйца мелкие, в длину равны диаметру тела; супплементарные органы сближены, в количестве 35—39 *lepidus* Andrassy, 1959.
- 20(19). Не столь стройные (a — максимум 50); величина тела варьирует.
- 21(22). Внутренний слой кутикулы кольчатый; по обеим сторонам вульвы имеются вентральные поры; продольных бороздок 35—40 *annulatus* Daday, 1905.
- 22(21). Внутренний слой кутикулы гладкий.
- 23(24). Продольных кутикулярных бороздок 44; длина копья более чем в 2 раза превышает ширину лабиального отдела; амфиды крупные, щитовидные, их ширина более $\frac{1}{2}$ ширины лабиального отдела; супплементов 25—35, мелкие, соприкасающиеся; субмедиальных папилл 15—18 пар, тянутся далеко вперед; соотношение длины яйца к ширине 4:1 *montanus* (Stefanski, 1923) Thorne et Swagner, 1936.
- 24(23). Продольных бороздок меньше (32—35).
- 25(26). Продольные бороздки резко выражены, тянутся к переднему краю тела; длина копья равна 3 ширинам лабиального отдела, отверстие копья маленькое, занимает $\frac{1}{4}$ его длины *helveticus* (Steiner, 1919) Thorne et Swanger, 1936.
- 26(25). Бороздки слабее выражены, тянутся вперед не очень далеко; длина копья меньше.
- 27(28). Лабиальный отдел не выделяется от контуров тела, совершенно сливается с ним; толщина кутикулы на уровне копья равна его ширине; тело около 2 мм длиной; у основания копья число бороздок равно 50; супплементы самцов мелкие, еле заметные *carinatus* Thorne et Swanger, 1936.
- 28(27). Лабиальный отдел несколько выделяется; величина тела сильно варьирует, достигая 5,5 мм; у основания копья 40 бороздок; супплементарные органы мелкие, но легко различимые. *stagnalis* Dujardin, 1845.

Таким образом, в род *Dorylaimus* нами объединено 15 видов. Некоторое сомнение вызывает *Dorylaimus macroproctus* Altherr, 1963, который не был нами включен в определительную таблицу *D. dahli* Altherr, 1960 и *D. paraagilis* Altherr, 1953, по-видимому, следует отнести к роду *Mesodorylaimus* Andrassy, 1959 (sensu J. Goodey, 1963), а *D. niongi* Altherr, 1960 — к роду *Prodorylaimus* Andrassy, 1959. Неполно описан *D. li-*

ratus (A. Scheider, 1866) Oerley, 1880, который, по всей вероятности, является синонимом *D. stagnalis*.

К видам inquirenda нами отнесены: *Dorylaimus striatus* Daday, 1894, *Dorylaimus maximoderus* Sch., Stekhoven et Teunissen, 1938, *Dorylaimus sulcatus* M. V. Cobb, 1915.

По мнению Луфа (Loof, 1964), к роду *Dorylaimus* следует отнести также *D. crassus* de Man, 1884 и, возможно, *D. profundis* Cobb, *D. novae-zeelandiae* Coob, 1904, *D. callosus* Skwarra, 1921, так как эти виды по общему строению близки *D. stagnalis*. В этом случае наличие или отсутствие продольных кутикулярных бороздок не будет иметь решающего значения. Луф предполагает, что склеротизация влагалища или отсутствие склеротизации может послужить признаком, дифференцирующим роды *Mesodorylaimus* и *Dorylaimus*.

Совершенно очевидно, что значительная часть видов рода *Mesodorylaimus* Andrassy, 1959 (S. J. B. Goodey, 1963) не соответствуетначально пониманию рода *Mesodorylaimus*. Это положение наводит на мысль о необходимости пересмотра этого рода.

ЛИТЕРАТУРА

- Altherr E. 1953. Nematodes du sol du Jura vaudois et francals.— Bull. Soc. Vaudoise Sc. Nat. (284), 65.
Altherr E. 1960. Results from the Danish Expedition to the French Cameroons (1949—1950). 28. Nematodes limnicoles.— Bull. Inst. Français d'Afrique Noire, Dakar, 22 (2), ser. A.
Altherr E. 1963. Contribution à la connaissance de la faune des sables submergés en Lorraine. Nematodes.— Ann. de Speleologie, 18 (1).
Andrassy J. 1959. Taxonomische Übersicht der Dorylaimen (Nematoda). I.— Acta Zool. Acad. Scient. Hungaricae, 5 (3—4).
Andrassy J. 1960. Taxonomische Übersicht der Dorylaimen (Nematoda). II.— Acta Zool. Acad. Scient. Hungaricae, 6 (1—2).
Goodey T. (rewr. by J. B. Goodey), 1963. Soil and freshwater Nematodes.
Loof P. A. A. 1964. Free-living and plant-parasitic Nematodes from Venezuela.— Nematologica, 10 (2).
Schuurmans-Stekhoven J. H., Teunissen R. J., H. 1938. Nematodes libres terrestres.— Expl. Parc National Albert, 22. Mission (de Witte) (1933—1935).
Thorne G., Swanger H. H. 1936. A monograph of the nematode genera *Dorylaimus* Dujardin, *Aporcelaimus* n. g., *Dorylaimoides* n. g. and *Pungentus* n. g.— Capita Zool., 6 (5).
Thorne G. 1939. A monograph of the nematodes of the superfamily *Dorylaimoidea*.— Capita Zool., 8 (5).

И. А. Барановская, П. С. Крылов, Л. В. Павлюк

ПЕРЕЧЕНЬ ВИДОВ ФИТОНЕМАТОД, ОПИСАННЫХ В 1964—1965 гг.

В 1965 г. нами был опубликован список новых видов и родов фитонематод, описанных в 1962—1963 гг. После опубликования этого списка фитогельминтологами мира было описано много новых видов нематод, обоснованы новые роды.

В предлагаемом списке дается перечень видов (около 250 видов) и родов фитонематод, описанных в 1964—1965 гг. Кроме того, в список включены виды, описанные в 1963 г., но не вошедшие в ранее опубликованный перечень (Барановская, Крылов, Павлюк, 1965).

Подкласс *Adenophorea* (Linstow, 1905) Chitwood, 1958
(syn. *Aphasmidia* Chitwood et Chitwood, 1933)

Отряд *Chromadorida* (Fillpjev, 1917) Chitwood, 1933

Подотряд *Monhysterata* (Fillpjev, 1929) Chitwood et Chitwood, 1933.

Надсемейство *Plectoidea* Chitwood, 1937

Семейство *Plectidae* Oerley, 1880

Подсемейство *Plectinae* Micoletzky, 1922

Род *Anaplectus* de Coninck et Schuurmans-Stekhoven, 1933
A. arenicola Killick, 1964

Род *Chronogaster* Coob, 1913

C. andrassy Loof et Jalrajpur, 1965

C. daot Loof, 1964

C. tenuis Loof et Jalrajpur, 1965

Отряд *Euphlida* (Baird, 1853) Chitwood, 1933

Подотряд *Alaimata* (Micoletzky, 1922) Clark, 1961

Надсемейство *Alaimoidea* (Micoletzky, 1922) Goodey, 1963

Семейство *Alaimidae* Micoletzky, 1922

Род *Alaimus* de Man, 1880

A. striatus Loof, 1964

Род *Amphidelus* Thorne, 1939

A. candidus Siddiqi et Basir, 1965

A. sylvaticus Siddiqi et Basir, 1965

A. trichurus Siddiqi et Brown, 1965

Отряд *Dorylaimida* (de Man, 1876) Pearce, 1942

Подотряд *Dorylaimata* (de Man, 1876) Pearce, 1936

Надсемейство *Monocholdea* (Chitwood, 1937) Clark, 1961

Семейство *Mononchidae* Chitwood, 1937

Род *Mononchus* Bastian, 1865

M. venezolanus Loof, 1964

Род *Anatonchus* (Cobb, 1916) Andrassy, 1958

A. amictae Coomans et Lima, 1965

A. killicki Clark, 1963

Род *Cobbionchus* Andrassy, 1958

C. australis Clark, 1963

C. dianae Coetzee, 1965

C. eurystoma Coetzee, 1965

C. heynsi Coetzee, 1965

C. ockerti Coetzee, 1965

Род *Granonchulus* Andrassy, 1958

G. brachyuroides (Micoletzky, 1925), Mulvey, 1963.

Род *Sporonchulus* (Cobb, 1917) Pennak, 1953

S. minutus Mulvey, 1963

Надсемейство *Dorylaimoidea* (de Man, 1876) Thorne, 1934

Семейство *Dorylaimidae* de Man, 1876

Подсемейство *Dorylaiminae* (de Man, 1876) Fillpjev, 1918

Род *Eudorylaimus* Andrassy, 1959

E. fransus Heyns, 1963

E. leptosoma Altherr, 1963

E. maksymovi Altherr, 1963

E. morbidus Loof, 1964

E. rapsus Heyns, 1963

E. sundarus Williams, 1964

Род *Discolaimum* Thorne, 1939

D. monhystera Siddiqi, 1965

D. paraconura Siddiqi, 1965

D. simplex Siddiqi, 1965

Род *Discolaimus* Cobb, 1913

D. affinis Loof, 1964

D. mucurubanus Loof, 1964

Род *Drepanodorus* Altherr, 1954

D. orthodon Loof, 1964

Род *Lordellonema* Andrassy, 1960

L. warriart Jalrajpur, 1965

- Род *Mesodorylaimus* Andrassy, 1959
M. globiceps Loof, 1964
M. potus Heyns, 1963
- Род *Pungentus* Thorne et Swanger, 1936
P. maorium Clark, 1963
- Род *Thornenema* Andrassy, 1959
T. (?) sp. 1. Loof, 1964
T. (?) sp. 2. Loof, 1964
T. viriosum Williams, 1964
- Род *Lenonchium* Siddiqi, 1965
L. oryzae Siddiqi, 1965
- Род *Kochinema* Heyns, 1963
K. proamphidum Heyns, 1963
K. secutum Siddiqi, 1965
- Подсемейство *Nordianae* Jairajpuri et Siddiqi, 1964
Род *Nordia* Jairajpuri et Siddiqi, 1964
N. acutis Jairajpuri et Siddiqi, 1964
N. okhlaensis Jairajpuri et Siddiqi, 1964
N. thornei Jairajpuri et Siddiqi, 1964
- Род *Enchodorella* Khan, 1964
E. mustafi Husain et Khan, 1965
E. perveeni Khan, 1964
- Род *Thornedia* Husain et Khan, 1965
T. solani Husain et Khan, 1965
- Подсемейство *Tylencholaiminae* Filipjev, 1934
Род *Tylencholaimus* de Man, 1876
T. doriae Kruger, 1965
T. gertii Kruger, 1965
T. leptonchoides Loof, 1964
T. obscurus Jairajpuri, 1964
T. similis Jairajpuri, 1964
T. sp. Loof, 1964
T. viduus Jairajpuri, 1964
- Род *Erichodelus* Thorne, 1939
E. hoppedoroides Altherr, 1963
E. magnificus Altherr, 1963
- Род *Vanderlindia* Heyns, 1964
V. duplopapillata Heyns, 1964
- Семейство *Longidoridae* (Thorne, 1935) Meyl, 1961
Род *Longidorus* (Micoletzky, 1922) Thorne et Swanger, 1936
L. afzali Khan, 1964
L. nirulai Siddiqi, 1965
L. utriculoides Corbett, 1964
L. vineacola Sturhan et Weischer, 1964
- Род *Paralongidorus* Siddiqi, 1963, et al.
P. beryllus Siddiqi et Husain, 1965
P. eucalypti Fisher, 1964
- Род *Xiphinema* Cobb, 1913
X. arenarium Luc et Dalmasso, 1963
X. arcum Khan, 1964
X. basilgoodeyi Coomans, 1964
syn. *X. sp.* Coomans et de Coninck, 1963
X. coxi Tarjan, 1964
X. clavatum Heyns, 1965
X. ingens Luc et Dalmasso, 1963
X. imitator Heyns, 1965
X. orbum Siddiqi, 1963
X. pini Heyns, 1965
X. turcicum Luc et Dalmasso, 1963
X. vuittenezi Luc, Lima, Weischer et Flegg, 1964
X. vulgare Tarjan, 1964
X. zulu Heyns, 1965
- Семейство *Belondiridae* Thorne, 1939
Подсемейство *Belondirinae* Jairajpuri, 1964
Род *Falcihasta* Clark, 1964
F. palustris Clark, 1964

- Род *Dorylaimellus* Cobb, 1913
D. basiri Jairajpuri, 1965
D. caffrae Kruger, 1965
D. graminis Kruger, 1965
D. longicollis Loof, 1964
D. monticolus Clark, 1963
D. nygellurus Loof, 1964
D. parvus Jairajpuri, 1965
D. spicatus Loof, 1964
D. vexator Heyns, 1963
- Род *Nygellus* Thorne, 1939
N. mozzammili Jairajpuri, 1965
- Род *Oxydirus* Thorne, 1939
O. novus Jairajpuri, 1965
- Семейство *Campidoridae* (Thorne, 1935) Clark, 1961
Род *Tyleptus* Thorne, 1939
T. gymnochilus Loof, 1964
T. parvus Jairajpuri, 1965
- Род *Basirotyleptus* Jairajpuri, 1964
B. coronatus Siddiqi et Khan, 1965
B. eximius (Siddiqi et Khan 1963) Siddiqi et Khan, 1965
syn *Trichonchium eximium* Siddiqi et Khan, 1963
B. pini Siddiqi et Khan, 1965
B. basiri Jairajpuri, 1964
syn *Triconchium archium* Siddiqi et Khan, 1963
- Семейство *Actinolaimidae* (Thorne, 1939) Meyl, 1960
Подсемейство *Actinolaiminae* Thorne, 1939
Род *Actinolaimus* Cobb, 1913
A. zealandicus Clark, 1963
- Род *Carcharolaimus* Thorne, 1939
C. drepanodon Loof, 1964
- Семейство *Leptonchidae* Thorne, 1935
Подсемейство *Leptonchinae* Thorne, 1935
Род *Dorylaimoides* Thorne et Swanger, 1936
D. arcuatus Siddiqi, 1963
D. dactylurus Heyns, 1963
D. elaboratus Siddiqi, 1965
D. leptura Siddiqi, 1965
D. longiurus Siddiqi, 1965
D. modestus Siddiqi, 1965
D. porifer Loof, 1964
D. pakistanensis Siddiqi, 1963
D. parateres Siddiqi, 1963
D. pretoriensis Heyns, 1963
D. paraconurus Heyns, 1963
- Род *Leptonchus* Cobb, 1920
L. scintillans Loof, 1963
- Род *Proleptonchus* Lordello, 1955
P. amphidius Jairajpuri, 1964
P. teres Jairajpuri, 1964
- Род *Tylenchoilaimellus* N. A. Cobb in M. V. Cobb, 1915
T. cinctus Orr et Dickerson, 1965
T. eskei Siddiqi et Khan, 1964
T. pluvialis Siddiqi, 1965
T. sayeedi Siddiqi, 1965
T. thornei Husain et Khan, 1965
- Род *Doryllium* Cobb, 1920
D. australe Grandison, 1964
D. longicaudatum Loof, 1964
D. minor Jairajpuri, 1963
- Род *Galophincma* Siddiqi, 1965
G. lenorum Siddiqi, 1965
- Подсемейство *Qudsianematinae* Jairajpuri, 1965
Род *Qudsianema* Jairajpuri, 1965
Q. amabilis Jairajpuri, 1965
- Род *Leptonema* Jairajpuri, 1964
L. thornei Jairajpuri, 1964

Подсемейство *Xiphinemellinae* Jairajpuri, 1964

Род *Oostenbrinkella* Jairajpuri, 1965

O. oostenbrinki Jairajpuri, 1965

Семейство *Nygolaimidae* (Thorne, 1935) Meyl, 1960

Подсемейство *Nygolaiminae* Thorne, 1935

Род *Oionchus* Cobb, 1913

O. sp. Loof, 1964

Род *Sectonema*, Thorne, 1930

S. sica Clark, 1964

Подсемейство *Aetholaiminae* Jairajpuri, 1965

Род *Aetholaimus* Williams, 1962

A. indicus Jairajpuri, 1965

Надсемейство *Diphterophoroidea* (Thorne, 1935) Clark, 1961

Семейство *Diphterophoridae* Thorne, 1935

Род *Diphtrophora* de Man, 1880

D. christenseni Husain, Khan, S'Jacob, 1965

D. citri Husain, Khan et S'Jacob, 1965

D. mangiferi Husain, Khan et S'Jacob, 1965

D. tafazzuli Husain, Khan et S'Jacob, 1965

Семейство *Trichodoridae* (Thorne, 1935) Clark, 1961

Подсемейство *Trichodorinae* Thorne, 1935

Род *Trichodorus* Cobb, 1913

T. rhodesiensis Siddiqi et Brown, 1965

Подкласс *Secernentea* (von Linstow, 1905) Dougherty, 1958

(Syn *Phasmodia* Chitwood et Chitwood, 1933)

Отряд *Rhabditida* (Orley, 1880) Chitwood, 1933

Подотряд *Rhabditata* (Orley, 1880) Chitwood, 1933

Надсемейство *Rhabditoidea* (Orley, 1880) Travassos, 1920

Семейство *Rhabditidae* Orley, 1880

Подсемейство *Rhabditinae* (Orley, 1880) Micoletzky, 1922

Род *Mesorhabditis* (Osche, 1952) Dougherty, 1953

M. capitata Loof, 1964

Род *Pelodera* Schneider, 1866

P. (Pelodera) sp. Loof, 1964

P. (Coarctodera) acarambates Poinar 1964

Род *Phytorhabditis* Lordello et Oliveira, 1963

P. palmaris Lordello et Oliveira, 1963

Надсемейство *Diplogasteroidea* (Paramonov, 1956) Paramonov, 1962

Семейство *Diplogasteridae* (Micoletzky, 1922) Steiner, 1929

Подсемейство *Diplogasterinae* Micoletzky, 1922

Род *Neodiplogaster* Cobb, 1924

N. roystonae Lordello et Oliveira, 1963

Род *Tridontus* Khera, 1965

T. longicaudatus Khera, 1965

Надсемейство *Cephaloboidea* (Paramonov, 1956) Paramonov, 1962

Семейство *Cephalobidae* (Filipjev, 1934) Chitwood et McIntosh, 1934

Подсемейство *Cephalobinae* Filipjev, 1934

Род *Eucephalobus* Steiner, 1936

E. pulcher Loof, 1964

Род *Drilocephalobus* Coomans et Goodey, 1965

D. congoensis Coomans et Goodey, 1965

Подсемейство *Acrobelinae* Thorne, 1937

Род *Acrobeles* Linstow, 1877

A. chelatus Thomas et Allen, 1965

A. ensicaudatus Thomas et Allen, 1965

A. undulatus Loof, 1964

Род *Acrobeloides* (Cobb, 1924) Steiner et Buhrer, 1933

A. uberrinus Anderson, 1965

Род *Cervidellus* Thorne, 1937

C. devimucronatus Sumenkova, 1964

Род *Zeldia* Thorne, 1937

Z. sp. Loof, 1964

Семейство *Panagrolaimidae* (Thorne, 1937) Paramonov, 1956

Подсемейство *Tricephalobinae* Rühm, 1956

Род *Micronema* Körner, 1954

M. deletrix Anderson et Bemrick, 1965

Отряд *Tylenchida* (Filipjev, 1934) Thorne, 1949

Надсемейство *Aphelenchoidea* (Fuchs, 1937) Thorne, 1949

Семейство *Aphelenchoididae* (Scarbilovich, 1947) Paramonov, 1953

Подсемейство *Aphelenchoidinae* Scarbilovich, 1947

Род *Aphlenchoides* Fischer, 1894

A. arcticus Sanwal, 1965

A. parasaprophilus Sanwal, 1965

Род *Seinura* Fuchs, 1931

S. celeris Hechler et Taylor, 1965

S. nagini Husain et Khan, 1965

S. sp. Loof, 1964

Род *Ektaphelenchus* Fuchs, 1937

E. prolobos Massey, 1964

E. riograndensis Massey, 1964

Род *Bursaphelenchus* (Fuchs, 1937) Rühm, 1956

B. digitulus Loof, 1964

B. gonzalezi Loof, 1964

Надсемейство *Tylenchoidea* (Filipjev, 1934) Chitwood et Chitwood, 1937

Семейство *Tylenchidae* Filipjev, 1934

Подсемейство *Tylenchinae*, Filipjev, 1934

Род *Ditylenchus* Filipjev, 1934

D. convallariae Sturhan et Friedman, 1965

Род *Tylodorus* Meagher, 1963

T. acuminatus Meagher, 1963

Подсемейство *Anguininae* Paramonov, 1962

Род *Anguina* Scopoli, 1777

A. agropyronifloris Norton, 1965

Семейство *Neotylenchidae* (Thorne, 1941) Thorne, 1949

Подсемейство *Neotylenchinae* Thorne, 1941

Род *Hexatylus* Goodey, 1926

H. mulveyi Das, 1964

Подсемейство *Paurodontinae* Thorne, 1941

Род *Paurodontus* Thorne, 1941

P. chowdhuri Husain et Khan, 1965

P. saxeni Husain et Khan, 1965

Семейство *Hoplolaimidae* (Filipjev, 1934) Wieser, 1953

Подсемейство *Hoplolaiminae* Filipjev, 1934

Род *Rotylenchus* Filipjev, 1934

R. breviglans Sher, 1965

R. calvus Sher, 1965

R. caudaphasmodius Sher, 1965

R. eximius Siddiqi, 1964

R. fallorobustus nomen novum Sher, 1965

R. incultus Sher, 1965

R. rugatocuticulatus Sher, 1965

R. unisexus Sher, 1965

Род *Helicotylenchus* Steiner, 1945

H. spicaudatus Tarjan, 1964

H. varicaudatus Yuen, 1964

H. vulgaris Yuen, 1964

H. paxilli Yuen, 1964

H. broadbalkiensis Yuen, 1964

H. egyptiensis Tarjan, 1964

Род *Pratylenchus* Filipjev, 1936

P. montanus Ziubin, 1965

- Род *Peltamigratus* Sher, 1963
P. pachyurus Loof, 1964
- Род *Tylenchorhynchus* Gobb, 1913
T. contractus Loof, 1964
T. sp. Loof, 1964
T. icarus Wallace et Greet, 1964
- Род *Scutellonema* Andrassy, 1958
S. mangiferae Khan et Basir, 1965
S. siamense Timm, 1965
S. unum Sher, 1963
S. validum Sher, 1963
- Род *Tetylemus* Filipjev, 1936
T. annulatus Merny, 1964
- Подсемейство *Tetyleminae* Siddiqi, 1960
Род *Tetylemus* Siddiqi, 1960
T. housei Raski, Prasad et Swarup, 1964
T. hastulatus (Colbran, 1960) Fisher, 1964
syn. *Belonolaimus hastulatus* Colbran, 1960
T. whitei Fisher, 1964
- Подсемейство *Aphasmatylenchinae* Sher, 1965
Род *Aphasmatylenchus* Sher, 1965
A. nigeriensis Sher, 1965
- Подсемейство *Nacobbininae* Chitwood et Chitwood, 1950
Род *Rotylenchulus* Linford et Oliveira, 1940
R. stakmani Husain et Khan, 1965
- Подсемейство *Nothotylenchinae* Thorne, 1941
Род *Nothotylenchus* Thorne, 1941
N. acutus Khan, 1965
N. basiri Khan, 1965
- Род *Basiliophora* Husain et Khan, 1965
B. indica Husain et Khan, 1965
B. jonesi Husain et Khan, 1965
- Род *Boleodorus* Thorne, 1941
B. hyderi Husain et Khan, 1965
- Подсемейство *Ecphyadophorinae* Scarbilovich, 1959
Род *Ecphyadophora* de Man, 1921
E. goodeyi Husain et Khan, 1965
E. quadralata Corbett, 1964
E. tarjani Husain et Khan, 1965
- Род *Ecphyadophoroides* Corbett, 1964
E. annulatus Corbett, 1964
E. tenuis Corbett, 1964
- Семейство *Heteroderidae* (Filipjev, 1934) Scarbilovich, 1947
Подсемейство *Heteroderinae* Filipjev, 1934
Род *Heterodera* Schmidt, 1871
H. estonica Kirjanova et Krall, 1963
H. mothi Khan et Husain, 1965
H. sp. Loof, 1964
- Род *Meloidogyne* Goeldi, 1887
M. graminicola Golden et Birchfield, 1965
M. naasi Franklin, 1965
- Род *Hypsoperine* Sledge et Golden, 1964
H. acronea (Coetzee, 1956) Sledge et Golden, 1964
Syn. *Meloidogyne acronea* Coetzee, 1956
H. graminis Sledge et Golden, 1964
H. spartinae Rau et Fassuliotis, 1965
- Семейство *Cricematidae* (Taylor, 1936) Thorne, 1949
Подсемейство *Cricematinae* Taylor, 1936
Род *Cricema* Hofmann et Menzel, 1964
C. bakeri Wu, 1964
C. eurysona Golden et Friedman, 1964
C. kirjanovae Krall, 1963
C. laterale Khan et Siddiqi, 1963
C. microdorum Grisse, 1964
C. simlaensis Jairajpuri, 1963
C. seymouri Wu, 1965

- C. sulcatum* Golden et Friedman, 1964
C. taylori Jairajpuri, 1964
- Род *Neocricema* Diab et Jenkins, 1965
N. adamsi Diab et Jenkins, 1965
- Род *Cricemoides* Taylor, 1936
C. bakeri Wu, 1965
C. citricola Siddiqi, 1965
C. flandriensis de Grisse, 1963
C. hemisphaericaudatus Wu, 1965
C. juniperi Edward et Misra, 1964
C. magnoliae Edward et Misra, 1964
C. oostenbrinki Loof, 1964
C. pseudohercyniensis Crisse et Koen, 1964
C. pelatus Wu, 1965
C. quasidemani Wu, 1965
C. rotundicaudatus Wu, 1965
- Род *Hemicricemoides* Chitwood et Birchfield, 1957
H. birchfieldi Edward, Misra et Singh, 1965
H. pseudobrachyurum Grisse, 1964
- Род *Hemicyclophora* de Man, 1921
H. metteri Jenkins et Reed, 1964
H. silvestris Jenkins et Reed, 1964
- Подсемейство *Dolichodorinae* Chitwood et Chitwood, 1962
Род *Dolichodorus* Cobb, 1914
D. adelaidensis Fischer, 1964
D. arenarius Clark, 1963

ЛИТЕРАТУРА

- Барановская И. А., Крылов П. С., Павлюк Л. В. 1965. Таксономический перечень видов и родов фитонематод, описанных в 1962—1963 годах.— Труды ГЕЛАН, 16.
- Кирьянова Е. С., Крall Э. Л. 1963. «*Heterodera estonica* n. sp. (Nematodes: Heteroderidae) эстонская цистообразующая нематода.— Изв. АН Эстонской ССР, 12, № 3.
- Крall Э. Л. 1963. «*Gricema kirjanovae* n. sp.— новый фитогельминт из Эстонии».— Изв. АН Эстонской ССР, 12, № 4.
- Суменкова Н. И. 1964. Новый вид *Cervidellus devimucronatus* nov. sp. (Nematoda: Cephalobidae).— Труды ГЕЛАН, 14.
- Alther E. 1963. Nematodes des sols forestiers subalpins du val Dischma (Grisons).— Bull. Soc. Vaud. Sci. Natur., 68, N 31.
- Anderson R. V. 1965. *Acrobeloides uberrinus* n. sp., with a note on Morphologic Variation within Soil and Bacteria.— Reared Populations.— Proc. Helm. Soc. Wash., 32, N 2.
- Anderson R. V., Bemrick W. J. 1965. *Micronema deletrix* n. sp. a Saprophagous Nematode Inhabiting a Nasal Tumor of a Horse.— Proc. Helm. Soc. Wash., 32, N 1.
- Carvalho I. C. 1962. *Xiphinema itanhaense* n. sp. (Nematoda: Dorylaimidae).— Arquivos do Instituto Biologico, 29.
- Clark W. C. 1962. *Amphorostoma saccatum* n. gen. et sp family Leptonchidae (Enopli-da, Nematoda).— Nematologica, 7, N 3.
- Clark W. C. 1963a. New species of Dorylaimoid Nematodes belonging to the genera *Pyngentus* Thorne and Swanger, *Actinolaimus* Cobb and *Dorylaimellus* Cobb.— New Zealand J. Sci., 6.
- Clark W. C. 1963b. A new species of *Dolichodorus* (Nematoda: Tylenchida) from Coastal dune sands.— New Zealand J. Sci., 6.
- Clark W. C. 1963c. Notes on the Mononchidae (Nematoda) of the New Zealand region with descriptions of new species.— New Zealand J. Sci., 6, N 4.
- Clark W. C. 1964a. A new species of *Sectonema* Thorne, 1930 (Family Nygolaimidae, Nematoda).— New Zealand J. Sci., 7, N 2.
- Clark W. C. 1964b. *Falcihasta palustris* n. gen. et sp., family Belondiridae (Nematoda).— New Zealand J. Sci., 7, N 2.
- Coetzee V. 1965. South African species of the genus *Cobbonchus* Andrassy, 1958 (Nematoda: Mononchidae).— Nematologica, 11, N 2.
- Coomans A. 1964. *Xiphinema basilgoodeyi* n. sp. with observations on its larvae stage (Nematoda: Dorylaimina).— Nematologica, 10, N 4.

- Coomans A., Goodey J. B. 1965. *Drilocephalobus congoensis* n. gen. n. sp.—*Nematologica*, 11, N 1.
- Coomans A., Lima M. B. 1965. Description of *Anatonchus amiciae* n. sp. (Nematoda: Mononchidae) with observations on its juvenile stages and anatomy.—*Nematologica*, 11, N 3.
- Corbett D. C. M. 1964a. Central African Nematodes I *Ecphyadophora quadralata* n. sp. and two species of *Ecphyadophoroides* n. gen. (Nematoda: Neotylenchidae).—*Nematologica*, 10, N 1.
- Corbett D. C. M. 1964b. *Longidorus utriculoides* n. sp. (Nematoda: Dorylaimidae) from Nyasaland.—*Nematologica*, 10, N 3.
- Das V. M. 1964. *Hexatylus mulveyi* n. sp. and *Deladenus durus* (Cobb, 1922) Thorne, 1941 (Nematoda: Neotylenchidae) from the Canadian arctic.—*Canad. J. Zool.*, 42.
- Diab K. A., Jenkins W. R. 1965. Description of *Neocriconema adamsi* n. gen. n. sp. (Criconematidae: Nematoda) with a key to the Species of Neocriconema.—*Proc. Helm. Soc. Wash.*, 32, N 2.
- Edward J. C., Misra S. 1964. *Criconemoides magnoliae* n. sp. and *C. juniperi* n. sp. (Nematoda: Criconematidae) from Kumaon region, Uttar Pradesh, India.—*Nematologica*, 10, N 1.
- Edward J. C., Misra S., Singh G. R. 1965. *Hemicriconemoides birchfieldi* n. sp. (Nematoda: Criconematidae) from Allahabad, Uttar Pradesh, India; with a revision of the key to species of *Hemicriconemoides*.—*Nematologica*, 11, N 2.
- Fisher J. M. 1964a. *Dolichodorus adelaidensis* n. sp. and *Paralongidorus eucalypti* n. sp. from S. Australia.—*Nematologica*, 10, N 3.
- Fisher J. M. 1964b. *Telotylenchus whitei* n. sp. from S. Australia with observations on *Telotylenchus hastulatus* (Colbran, 1960) n. comb.—*Nematologica*, 10, N 4.
- Franklin M. T. 1965. A root-knot nematode, *Meloidogyne naasi* n. sp., on field crops in England and Wales.—*Nematologica*, 11, N 1.
- Hechler H. C., Taylor D. P. 1965. Taxonomy of the genus *Seinura* (Nematoda: Aphelenchoididae), with descriptions of *S. celeris* n. sp. and *S. steineri* n. sp.—*Proc. Helm. Soc. Wash.*, 32, N 2.
- Heyns J. 1962. *Osstella hamata* n. gen. n. sp., *Zeldia serrata* n. sp. and *Acrobeles thornei* n. sp., three new Nematodes from South (Rhabditida: Cephalobidae).—*Nematologica*, 8.
- Heyns J. 1963a. New species of the Superfamily Dorylaimoidea (Nematoda) from South African soils, with a description of a new genus *Kochinema*.—*S. Afric. J. Agric. Sci.*, 6.
- Heyns J. 1963b. Notes on the genus *Dorylaimellus* Cobb, 1913, Nematoda: Dorylaimoidea, with descriptions of four new species.—*Nematologica*, 9, N 3.
- Heyns J. 1963c. *Vanderlindia duplopapillata* n. gen. n. sp. (Nematoda: Dorylaimoidea) with a note on certain organs in the oesophageal region.—*Nematologica*, 10, N 2.
- Heyns J. 1965. Four new species of the genus *Xiphinema* (Nematoda: Dorylaimoidea) from South Africa.—*Nematologica*, 11, N 1.
- Hooper D. J. 1962. Three new species of *Trichodorus* (Nematoda: Dorylaimoidea) and observations on *T. minor* Colbran, 1956.—*Nematologica*, 7.
- Husain S. I., Khan A. M. 1965a. *Seinura nagini* n. sp. (Nematoda: Aphelenchoididae) from North India.—*Proc. Helm. Soc. Wash.*, 32, N 2.
- Husain S. I., Khan A. M. 1965b. Two new species of *Boleodorus* Thorne 1941 (Nematoda: Neotylenchidae) from India.—*Proc. Helm. Soc. Wash.*, 32, N 2.
- Husain S. I., Khan A. M. 1965c. *Tylencholaimellus thornei* n. sp. (Dorylaimoidea: Leptonychidae) from India.—*Proc. Helm. Soc. Wash.*, 32, N 1.
- Husain S. I., Khan A. M. 1965d. A new genus and six new species of Nematodes from India belonging in the family Neotylenchidae with an amendment of the subfamily Ecphyadophorinae.—*Proc. Helm. Soc. Wash.*, 32, N 1.
- Husain S. I., Khan A. M. 1965e. A new genus and two new species of Nematodes from India belonging to the family Dorylaimidae with an amendment of the subfamily Nordiana.—*Proc. Helm. Soc. Wash.*, 32, N 1.
- Husain S. I., Khan A. M. 1965f. *Rotylenchulus stakmani* n. sp. with a key to the species of the genus (Nematoda: Tylenchida).—*Proc. Helm. Soc. Wash.*, 32, N 1.
- Husain S. I., Khan A. H., Jacob J. J. 1965. Four new species of *Diphtherophora* de Man, 1880 (Nematoda: Diphtherophoridae) with a key to the species of the genus.—*Proc. Helm. Soc. Wash.*, 32, N 2.
- Grandison G. S. 1964. A new species of *Doryllium* (Nematoda: Dorylaimida) from Auckland and Campbell Islands.—*New Zealand J. Sci.*, 7, N 2.
- Golden A. M., Friedman W. 1964. Some taxonomic studies on the genus *Criconema* (Nematoda: Criconematidae).—*Proc. Helm. Soc. Wash.*, 31, N 1.
- Golden A. M., Birchfield W. 1965. *Meloidogyne graminicola* (Heteroderidae) a new species of root-knot Nematode from Grass.—*Proc. Helm. Soc. Wash.*, 32, N 2.
- de Grisse A. 1963. *Criconemoides flandriensis* n. sp. (Nematoda: Criconematidae).—*Nematologica*, 9, N 4.
- de Grisse A. 1964a. *Criconema microdorum* n. sp. (Nematoda: Criconematidae).—*Nematologica*, 10, N 1.
- de Grisse A. 1964b. *Hemicriconemoides pseudobrachyurum* n. sp. (Nematoda: Criconematidae).—*Nematologica*, 10, N 3.
- de Grisse A., Koen H. 1964. *Criconemoides pseudohercymensis* n. sp. (Nematoda: Criconematidae).—*Nematologica*, 10, N 2.
- de Guiran 1963. Mesotylus: Nouveau genre de Pratylenchinae (Nematoda: Tylenchoidea).—*Nematologica*, 9, N 4.
- Jairajpuri M. S. 1963a. *Doryllium minor* n. sp. (Nematoda: Dorylaimoidea) from North India.—*Nematologica*, 9, N 4.
- Jairajpuri M. S. 1963b. *Criconema simlaensis* n. sp. (Nematoda: Criconematidae) from India.—*Z. Parasitenkunde*, 23.
- Jairajpuri M. S. 1964a. *Criconema taylori* n. sp. (Nematoda: Criconematidae) from South India.—*Nematologica*, 10, N 1.
- Jairajpuri M. S. 1964b. Studies on the genus *Proleptonchus* Lordello, 1955 (Dorylaimoidea: Leptonychidae) with description of two new species from India.—*Nematologica*, 10, N 1.
- Jairajpuri M. S. 1964c. *Leptonema thornei* n. gen. n. sp. (Nematoda: Dorylaimoidea) from India.—*Nematologica*, 10, N 3.
- Jairajpuri M. S. 1964d. Three new species of the genus *Tylencholaimus* de Man, 1876 (Nematoda: Dorylaimoidea) from India.—*Nematologica*, 10, N 4.
- Jairajpuri M. S. 1964e. Studies on *Campydoridae* and *Leptonychidae* (Nematoda: Dorylaimoidea) with description of *Basiotyleptus basiri* n. gen., n. sp. from India.—*Proc. Helm. Soc. Wash.*, 31, N 1.
- Jairajpuri M. S., Siddiqi A. H. 1964. On a new Nematode genus *Nordia* (Dorylaimoidea: Nordiana n. subfam) with Remarks on the genus *Longidorella* Thorne, 1939.—*Proc. Helm. Soc. Wash.*, 31, N 1.
- Jairajpuri M. S. 1965a. Studies on *Dorylaimellus* Cobb, 1913 and *Nygellus* Thorne, 1939 (Nematoda: Dorylaimoidea) with descriptions three new species.—*Nematologica*, 11, N 2.
- Jairajpuri M. S. 1965b. Three new species of Dorylaimoidea (Nematoda) from India.—*Proc. Helm. Soc. Wash.*, 32, N 1.
- Jairajpuri M. S. 1965c. Studies on the genus *Lordellonema* Andrassy (Nematoda: Dorylaimoidea) with description of *Lordellonema warriari* n. sp. from India.—*Proc. Helm. Soc. Wash.*, 32, N 1.
- Jairajpuri M. S. 1965d. *Qudsianema amabilis* n. gen., n. sp. (Nematoda: Dorylaimoidea) from India.—*Proc. Helm. Soc. Wash.*, 32, N 1.
- Jairajpuri M. S. 1965e. *Oostenbrinkella oostenbrinki* n. gen., n. sp. (Nematoda: Leptonychidae) from the Soil around the Roots of the Jacktree.—*Proc. Helm. Soc. Wash.*, 32, N 2.
- Jenkins W. R., Reed J. P. 1964. Two new species of *Hemicyclophora* (Nematoda: Criconematidae) with a note on *Hemicyclophora ritteri*.—*Nematologica*, 10, N 1.
- Khan E., Siddiqi R. 1963. *Criconema laterale* n. sp. (Nematoda: Criconematidae) from Spinagar, Kashmir.—*Nematologica*, 9, N 4.
- Khan E. 1964. *Longidorus afzali* n. sp., and *Xiphinema arcum* n. sp. (Nematoda: Longidoridae) from India.—*Nematologica*, 10, N 2.
- Khan A. M., Husain S. I. 1965. *Heterodera mothi* n. sp. (Tylenchida: Heteroderidae) parasitising *Gyperus roundus* L. at Aligarh, U. P., India.—*Nematologica*, 11, N 2.
- Khan S. H. 1965. *Nothotylenchus acutus* n. sp. and *N. basiri* n. sp. (Nematoda: Nothotylenchidae) from North India.—*Proc. Helm. Soc. Wash.*, 32, N 1.
- Khan S. H., Basir M. A. 1965. *Scutellonema mangiferae* n. sp. (Nematoda: Haplolaimidae) from India.—*Proc. Helm. Soc. Wash.*, 32, N 2.
- Khera S. 1965. Nematodes from the banks of still and running waters I. *Tridentus longicaudatus* n. g., n. sp. subfamily *Diplogasterinae* Micoletzky, 1922 from India.—*Nematologica*, 11, N 2.
- Killick J. L. 1964. A new species of the genus *Anaplectus* de Coninck et Schuurmans Stekhoven, 1933 (Nematoda: Plectidae).—*New Zealand J. Sci.*, 7, N 2.
- Kruger S. P. 1965. New species of the genera *Tylencholaimus* and *Dorylaimellus* from South Africa.—*Proc. Helm. Soc. Wash.*, 32, N 1.
- Loof P. A. 1963. A review of the Nematode genus *Leptonchus* (Enoplida).—*Nematologica*, 9, N 4.
- Loof P. A. 1964. Free-living and Plant-parasitic nematodes from Venezuela.—*Nematologica*, 10, N 2.

- Loof P. A., Jairajpuri M. S. 1965. Two new species of *Chronogaster* Cobb, 1913 (*Nematoda: Plectidae*).—Proc. Helm. Soc. Wash., 32, N 2.
- Lordello L. G., Oliveira A. I. 1963. Nematodeos Associados a uma doença da Palmeira imperial.—Rev. Brasil. Biol., 23, N 1.
- Luc M., Dalmasso A. 1963. Trois Nouveaux Xiphinema Associes a la vigne (*Nematoda: Dorylaimidae*).—Nematologica, 9, N 4.
- Luc M., Lima M. B., Weischer B., Flegg J. M. 1964. *Xiphinema vuittenezi* n. sp. (*Nematoda: Dorylaimidae*).—Nematologica, 10, N 1.
- Massey C. L. 1964. Two new species of the Nematode genus *Ektaphelenchus* (*Nematoda: Aphelenchoididae*) parasites of Bark Beetles in the Southwestern United States.—Proc. Helm. Soc. Wash., 31, N 1.
- Meagher J. W. 1963. *Tylosorus acuminatus* n. g. n. sp. (*Nematoda: Tylenchinae*) from Eucalyptus forest in Australia.—Nematologica, 9, N 4.
- Merny G. 1964. Un Nouveau *Tylenchida* D'Afrique tropicale *Tetylenchus annulatus* n. sp.—Nematologica, 10, N 3.
- Mulvey R. H. 1963. The *Mononchidae*: a family of predaceous Nematodes.—Canad. J. Zool. 41.
- Norton D. C. 1965. *Anguina agropyronifloris* n. sp., Infecting Florets of *Agropyron smithii*.—Proc. Helm. Soc., Wash., 32, N 2.
- Orr C. C., Dickerson O. J. 1965. *Tylencholaimellus cinctus* n. sp. (*Dorylaimidae: Leptonchidae*) from Kansas.—Proc. Helm. Soc. Wash., 32, N 2.
- Poinar J. R. 1964. An association between *Pelodera* (*Coarctadera*) *acarambates* n. sp. (*Rhabditina: Nematoda*).—Nematologica, 10, N 4.
- Raski D. J., Prasad S. K., Swarup G. 1964. *Telotylenchus housei*, a new nematode species from Mysore state, India (*Tylenchidae: Nematoda*).—Nematologica, 10, N 1.
- Rau G. J., Fassuliotis G. 1965. *Hypoperine spartinea* n. sp., a Gall—forming Nematode on the Roots of Smith Cord grass.—Proc. Helm. Soc. Wash., 32, N 2.
- Sanwal K. C. 1965. Two new species of the genus *Aphelenchoides* Fischer, 1894 (*Nematoda: Aphelenchoididae*) from the Canadian Arctic.—Canad. J. Zool., 43.
- Seinhorst J. W. 1963. A redescription of the male of *Trichodorus primitivus* (de Man) and the description of a new species *T. similis*.—Nematologica, 9, N 1.
- Sher S. A. 1965a. Revision of the *Hoplolaiminae* (*Nematoda*), V. *Rotylenchus* Filipjev, 1936.—Nematologica, 11, N 2.
- Sher S. A. 1965b. *Aphasmatylenchus nigeriensis* n. gen., n. sp. (*Aphasmatylenchinae* n. subfam.: *Tylenchoidea: Nematoda*) from Nigerian Soil.—Proc. Helm. Soc. Wash., 32, N 2.
- Siddiqi M. R. 1963. Three new species of *Dorylaimoides* Thorne, et Swanger, 1936 with a description of *Xiphinema orbum* n. sp. (*Nematoda: Dorylaimoidea*).—Nematologica, 9, N 4.
- Siddiqi M. R. 1964. *Rotylenchus eximius* n. sp. (*Nematoda: Hoplolaiminae*) found around almond root in Tunisia.—Nematologica, 10, N 1.
- Siddiqi M. R. 1965a. *Criconemoides citricola* n. sp. (*Nematoda: Criconematidae*) with a redescription of *Criconema murrayi* Southern, 1914.—Nematologica, 11, N 2.
- Siddiqi M. R. 1965b. *Longidorus nirulai* n. sp., a Parasite of Potato Plants in shillong, India, with a key to species of *Longidorus* (*Nematoda: Dorylaimoidea*).—Proc. Helm. Soc. Wash., 32, N 1.
- Siddiqi M. R. 1965c. Five new species of soil Nematodes in the genera *Dorylaimoides* Thorne et Swanger, 1936 and *Discolaimium* Thorne, 1939 from India.—Nematologica, 11, N 1.
- Siddiqi M. R. 1965d. Seven new species of *Dorylaimoidea* (*Nematoda*) from India with descriptions of *Lenonchium* n. gen. and *Galophinema* n. gen. Proc. Helm. Soc. Wash., 32, N 1.
- Siddiqi M. R., Basir M. A. 1965. *Amphidelus sylvaticus* n. sp. and *A. candidus* n. sp. (*Nematoda: Alaimina*) from India, with a key to the species of *Amphidelus*. Nematologica, 11, N 3.
- Siddiqi M. R., Brown K. F. 1965. *Trichodorus rhodesiensis* and *Amphidelus trichurus*, two new Nematode species from cultivated soils of Africa.—Proc. Helm. Soc. Wash., 32, N 2.
- Siddiqi M. R., Husain Z. 1965. *Paralongidorus beryllus* n. sp. (*Nematoda: Dorylaimoidea*) from India.—Proc. Helm. Soc. Wash., 32, N 2.
- Siddiqi M. R., Khan E. 1964. *Tylencholaimellus eskei* n. sp. (*Nematoda: Leptonchidae*) with a key to the species of *Tylencholaimellus*.—Nematologica, 10, N 1.
- Siddiqi M. R., Khan E. 1965. A review of the Nematode genus *Basirotyleptus* (*Dorylaimida*) with descriptions of two new species.—Proc. Helm. Soc. Wash., 32, N 1.
- Sledge E. B., Golden A. M. 1964. *Hypoperine graminis* (*Nematoda: Heteroderidae*)

- a new genus and species of Plant-Parasitic Nematode.—Pror. Helm. Soc. Wash., 31, N 1.
- Sturhan D., Friedman W. 1965. *Ditylenchus convallariae* n. sp. (*Nematoda: Tylenchida*).—Nematologica, 11, N 2.
- Sturhan D., Weischer B. 1964. *Longidorus vineacola* n. sp. (*Nematoda: Dorylaimidae*).—Nematologica, 10, N 2.
- Tarjan A. C. 1964a. Two new American Dagger Nematodes (*Xiphinema: Dorylaimidae*). Associated with citrus with Comments on the variability of *X. bakeri* Williams, 1961.—Proc. Helm. Soc. Wash., 31, N 1.
- Tarjan A. C. 1964b. Two new mucronate—tailed spiral Nematodes (*Helicotylenchus: Hoplolaiminae*).—Nematologica, 10, N 2.
- Thomas P. R., Allen M. W. 1965. Two new species of *Acrobeles* and a redescription of the type, *A. ciliatus* Linstow, 1877.—Nematologica, 11, N 3.
- Timm R. W. 1965. *Scutellonema siamense* n. sp. (*Tylenchida: Hoplolaimina*) from Thailand.—Nematologica, 11, N 3.
- Wallace H. R., Greet D. N. 1964. Observations on the taxonomy and biology of *Tylenchorhynchus macrurus* (Goodey, 1932) Filipjev, 1936 and *Tylenchorhynchus icarus* sp. nov.—Parazitology, 54.
- Williams I. R. 1962. A new genus and species of *Nygolaimidae* (*Enoplida*).—Nematologica, 8, N 3.
- Williams I. R. 1964a. Studies on the Nematode soil fauna of sugar cane fields in Mauritius. 7. species of *Thornema* (*Dorylaimidae*).—Nematologica, 10, N 3.
- Williams I. R. 1964b. Studies on the nematode soil fauna of sugar cane fields in Mauritius. 6. *Eudorylaimus sundarus* n. sp. (*Dorylaimidae*).—Nematologica, 10, N 2.
- Wu L. Y. 1964. *Criconema bakeri* n. sp. (*Criconematidae: Nematoda*).—Canad. J. Zool., 42.
- Wu L. Y. 1965a. Five new species of *Criconemoides* Taylor, 1936 (*Criconematidae: Nematoda*) from Canada.—Canad. J., 43, N 1.
- Wu L. Y. 1965b. *Criconema seymouri* n. sp. (*Criconematidae: Nematoda*).—Canad. J. Zool., 43, N 1.
- Yuen P. H. 1964. Four new species of *Helicotylenchus* Steiner (*Hoplolaiminae: Tylenchida*) and a redescription of *H. canadensis* Waseem, 1961.—Nematologica, 10, N 3.

СОДЕРЖАНИЕ

С. Л. Блинова-Лазаревская. Экологическая характеристика фауны нематод жесткокрылых — вредителей сосны	3
С. Л. Блинова-Лазаревская. Использование формулы де Мана для диагностирования длиннохвостых форм нематод и определения возраста личинок	10
Г. А. Глущенко. Нематоды некоторых растений луга (предварительное сообщение)	11
В. Г. Губина. Нематоды семян хвойных пород в лесных питомниках (литературный обзор)	15
Э. М. Дроздовский. Об использовании особенностей эмбрионального развития в систематике нематод	22
В. Д. Еременко, Е. С. Турлыгина, Н. А. Кришtapова. Снижение потерь столовой моркови при хранении	29
Н. А. Костюк. Клеточные включения фитонематод	34
Н. А. Костюк. Тотальное гистохимическое окрашивание белка и нуклеиновых кислот в органах некоторых нематод	46
Э. Л. Кралль. К познанию фитогельминтов рода <i>Pratylenchus</i> Filipjev, 1936 (<i>Nematoda: Pratylenchidae</i>) в СССР	50
П. С. Крылов. К проблеме нематодных болезней сахарного тростника Кубы	56
Н. М. Ладыгина. Материалы к изучению стеблевых нематод	58
О. З. Метлицкий. О возможности создания устойчивых к стеблевой нематоды сортов земляники	69
А. А. Парамонов. Критический обзор подотряда <i>Tylenchina</i> (Filipjev, 1934) (<i>Nematoda: Secernentea</i>)	78
Т. В. Покровская, В. А. Ивашкина. Анатомические изменения в корнях огурцов под влиянием галловых нематод	101
А. Сланкис. Зараженность нематодами короедов ели	107
А. Сланкис. <i>Contortylenchus cylindricus</i> sp. n. и <i>Contortylenchus rarus</i> sp. n. (<i>Tylenchida: Contortylenchidae</i>) — паразиты короедов и таксономические заметки по роду <i>Contortylenchus</i> Rühm, 1956	111
Г. И. Соловьева. Формирование нематодофауны столовой капусты в Карелии	119
Н. И. Суменкова. К вопросу о роли нематод в развитии вилта хлопчатника (литературный обзор)	128
Н. И. Суменкова, Л. В. Павлюк. К вопросу о распространении фитонематод на зараженных вертициллиумом хлопковых полях Бухарской опытной сельскохозяйственной станции	139
И. Я. Элиава. К познанию рода <i>Dorylaimus</i> Dujardin, 1845 (<i>Nematoda: Dorylaimoidea</i>)	145
И. А. Барановская, П. С. Крылов, Л. В. Павлюк. Перечень видов фитонематод, описанных в 1964—1965 гг.	150

Экологическая характеристика фауны нематод жесткокрылых — вредителей сосны. Блинова-Лазаревская С. Л. «Проблемы эволюционной морфологии, систематики и биохимии гельминтов растений». 1967 г.

Приводятся некоторые результаты изучения фауны нематод скрытостволовых вредителей сосны в Бузулукском бору Оренбургской области. Показано распределение 52 видов нематод по хозяевам, дается сравнительный анализ фауны нематод короедов, долгоносиков, усачей и элаток, анализируются систематические связи фито- и энтомонематод, затрагиваются вопросы зоогеографии, динамики фауны нематод-ксилобионтов и ее зависимости от фактора влажности. Библи. 59.

Использование формулы де Мана для диагностирования длиннохвостых видов нематод и определения возраста личинок. Блинова-Лазаревская С. Л. «Проблемы эволюционной морфологии, систематики и биохимии гельминтов растений». 1967 г.

1. У многих длиннохвостых нематод, подобных представителям рода *Filipjevella*, сильная изменчивость длины хвоста совершенно лишает диагностической ценности формулы де Мана. Для изучения и сравнения длиннохвостых форм предлагается модификация формулы де Мана, где из значения L (длина тела) исключается длина хвоста нематоды. В результате амплитуда колебаний значений индексов формулы де Мана сокращается для a — в 2 раза, для b — в 1,5 раза, для c — в 8 раз.

2. Для выявления возрастной изменчивости основных пропорций тела и определения относительного возраста исследуемых личинок предлагается вычислять средние значения индексов формулы де Мана, в частности индексов L и b . Можно использовать и другие индексы, когда известна тенденция их изменения в онтогенезе. Библи. нет.

Нематоды некоторых растений луга. Глущенко Г. А. «Проблемы эволюционной морфологии, систематики и биохимии гельминтов растений». 1967 г.

Изучали фауну нематод примулы весенней (*Primula Veris* L.), манжетки обыкновенной (*Achimilla vulgaris* H.), ястребинки волосистой (*Hieracium pelosella* H.) и мха (*Bryalis* sp.) на участке злаково-разнотравного луга в июне-июле 1962 г. в Рузском районе Московской области.

В исследованных растениях обнаружено 65 видов нематод, в том числе в примуле — 43 вида, в ястребинке — 17 видов, в манжетке — 25 видов и во мху — 18 видов. Общими для всех растений оказались три вида нематод: *Mononchus papillatus*, *Panagrolaimus rigidus* и *Eucerphalobus elongatus*.

Наибольшее число видов и особей отмечено в корнях. Эузапробионты встречались в небольшом количестве только в корнях и представлены двумя видами. Фитогельминты (19 видов) обнаруживались чаще и отмечены как в корневой, так и надземной частях растений. Пара-ризиобионты (29 видов) и девисапробионты (15 видов) в корневой системе и в надземных органах растений составляют основную массу нематод.

Нематоды сеянцев хвойных пород в лесных питомниках (литературный обзор). Губина В. Г. «Проблемы эволюционной морфологии, систематики и биохимии гельминтов растений». 1967 г.

Приводится обзор литературы советских и зарубежных авторов о патогенности фитонематод для сеянцев и саженцев хвойных культур; описаны симптомы заболевания сеянцев хвойных пород, пораженных нематодами; сезонные колебания численности нематод; дан перечень зарегистрированных видов на сеянцах сосны и ели, а также некоторые сведения по химической борьбе с нематодами в лесных питомниках. Библи. 47.

Об использовании особенностей эмбрионального развития в систематике нематод. Дроздовский М. Э. «Проблемы эволюционной морфологии, систематики и биохимии гельминтов растений». 1967 г.

Изучали эмбриональное развитие фитопаразитических нематод на популяциях *A. fragariae*, *A. ritigera*—*vari*, *A. bisphorhoris* и др. Только что выделенных из растений самок, содержащих зрелые яйца, помещали в часовые стекла с водой, где самки часто уже в течение ближайших минут откладывали яйца. Яйца переносили пипеткой на покровные стекла, лишнюю воду отсасывали. Стекло помещали над кольцом Ван-Тигема или над углублением в предметном стекле. На дно камеры Ван-Тигема или над углублением в предметном стекле наносили небольшое количество воды для создания 100%-ной относительной влажности воздуха в камере. Наблюдения вели при средних увеличениях микроскопа в течение первых суток с интервалами 1—2 часа, а на более поздних стадиях — 5—8 час. Незадолго до отрождения личинок интервалы сокращались до 2—3 часов. Температура воздуха в помещении была около 20°. Между характером дробления круглых и удлиненных яиц нематод нет принципиальных различий. Форма яйца в значительной степени обуславливает направление оси веретена при делении blastomeres и приводит во многих случаях к однородному расположению blastomeres в удлиненных яйцах на стадиях 3 и 4 blastomeres, в то время как в круглых яйцах blastomeres на этих стадиях располагаются в виде Т-образной фигуры и в виде ромба. Однако удлиненная форма яйца не является абсолютным препятствием для деления одного из двух первых blastomeres или его ближайшего производного в плоскости, перпендикулярной длинной оси яйца, а также для некоторого смещения клеток. Поэтому blastomeres в удлиненных яйцах на стадиях 4 или даже 3 клеток не всегда расположены в один ряд, но могут, как и в круглых яйцах, располагаться в виде Т-образной фигуры, а на стадии 4 клеток — в виде ромба. Blastomeres АВ и Р₁ не обязательно делятся поочередно, и деление АВ прежде Р₁

Различная последовательность деления blastomeres у видов одного и того же рода указывает на существование внутри этого рода обособленных групп видов. Сходство в характере дробления яиц у близких видов и отчетливое различие у видов более отдаленных показывают, что скорость, последовательность, ритм дробления blastomeres и другие особенности эмбрионального развития нематод могут быть использованы как дополнительный таксономический признак. На основе особенностей строения яйца, хода эмбриологического развития морфологических признаков из рода *Aphelenchoides* выделены два новых рода: *Pseudaphelenchoides* и *Asteroaphelenchoides*.

Снижение потерь столовой моркови при хранении. Еременко В. Д., Турлыгина Е. С., Криштапова Н. А. «Проблемы эволюционной морфологии, систематики и биохимии гельминтов растений». 1967 г.

Выясняли влияние пониженной температуры, мойки водой, обработки раствором поваренной соли различной концентрации на зазеленность фитонематодами и качество корнеплодов моркови при хранении.

Установили, что наиболее рациональным методом хранения моркови является хранение ее при пониженной температуре (+1°) и относительной влажности воздуха 90%. При этом наблюдается задержка развития всех видов возбудителей заболевания моркови, в том числе и фитонематод. Библи. 14.

Клеточные включения фитонематод. Костюк Н. А. «Проблемы эволюционной морфологии, систематики и биохимии гельминтов растений». 1967 г.

Обобщены сведения о клеточных включениях фитонематод. Автор изучал эти включения методом гистохимического окрашивания на следующих видах: *Plectus parietinus*, *Rhabditis terricola*, *Chiloplacus lentus*, *Acrobeloides butschlii*, *Panagrolaimus rigidus*, *Mesodiplogaster lheritieri*, *Aphelenchus avenae*, *Anguina tritici*, *Ditylenchus dipsaci*, *Heterodera avenae* и *Aphelenchoides besseyi*. В организме нематод обнаружены следующие включения: полисахариды, жировые капли, а также глобулы, гранулы и вакуоли различной природы. Дано распределение клеточных включений по органам.

С помощью клеточных включений можно выявить особенности обмена веществ, интенсивность питания, возраст фитонематод, а также влияние на нематод окружающих условий. Библи. 17.

Тотальное гистохимическое окрашивание белка и нуклеиновых кислот в органах некоторых нематод. Костюк Н. А. «Проблемы эволюционной морфологии, систематики и биохимии гельминтов растений». 1967 г.

Для изучения процессов накопления и расходования белка и нуклеиновых кислот, а также распределения их в органах нематод использованы принятые в гистохимии методы: сулема — бромфеноловый синий, Браше и Фельгена. Эти методы приспособлены для окрашивания белка и нуклеиновых кислот в организме фитонематод на тотальных препаратах. Для переноса нематод из раствора в раствор использовали два способа: приготавление из нематод мазков и проведение реакций на фильтрах Шотта. Методы испытаны на различных возрастных стадиях пшеничной нематоды *Anguina tritici* Steinbuch, луковой нематоды — *Ditylenchus dipsaci* и рисовой афеленхи — *Aphelenchoides besseyi*. Christie, на имагинальных личинках овсяной нематоды *Heterodera avenae* и на сапрозйных нематодах. Во всех случаях получены положительные результаты. Библи. 2.

К познанию фитогельминтов рода *Pratylenchus* Filipjev, 1936 (*Nematoda: Pratylenchidae*) в СССР. Кралль Э. Я. «Проблемы эволюционной морфологии, систематики и биохимии гельминтов растений». 1967 г.

В настоящее время известно около 25 видов нематод рода *Pratylenchus*, паразитирующих внутри корневой системы многих растений, из них 8 видов известны для СССР. Первый случай пратиленхоза в СССР отмечен Е. С. Кирьяновой в 1929 г. в Узбекской ССР на корнях всходов хлопчатника. Сейчас пратиленки зарегистрированы в различных климатических зонах СССР. Экономический вред от них выявлен на хлопчатнике, картофеле, свекле, овощных культурах, пшенице, льне, бобовых и зернобобовых культурах, а также на культурах в лесных и плодово-ягодных питомниках. Отмечено, что пратиленки вызывают явление почвоутомления и значительно снижают урожай многих культур, ввиду чего они относятся к наиболее вредным видам фитогельминтов. Указывается на недостаточную изученность этого фитогельминта в СССР. Дана определительная таблица 10 видов. Библи. 51.

К проблеме нематодных болезней сахарного тростника Кубы. Крылов П. С. «Проблемы эволюционной морфологии, систематики и биохимии гельминтов растений». 1967 г.

Изучали паразитических нематод сахарного тростника Кубы (с начала декабря 1965 по март 1966 гг.).

В корневой системе и прикорневой почве сахарного тростника обнаружили 33 вида паразитических и свыше 50 видов свободноживущих и сапробиотических нематод. Паразитических нематоды оказали широко распространенным на плантациях сахарного тростника и, по-видимому, причиняют ему значительный вред. К числу высокопатогенных следует отнести виды родов *Helicotylenchus*, *Pratylenchus*, *Rotylenchulus* и других представителей семейства *Hoplolaimidae*, а также галловых нематод.

Проблема нематодных болезней сахарного тростника на Кубе имеет такое же актуальное значение, как и в других странах, где возделывается эта культура. Библи. нет.

Материалы к изучению стеблевых нематод. Ладыгина Н. М. «Проблемы эволюционной морфологии, таксономии и биохимии гельминтов растений», 1967 г.

Из вида *Ditylenchus dipsaci*, признанного сборным и критически пересматривающегося, уже выделено несколько новых видов, однако не для всех из них даны четкие дифференциальные диагнозы.

В целях разработки систематики провели сравнительное изучение стеблевых нематод из 14 растений-хозяев: лука, чеснока, клевера, земляники, петрушки, пастернака, флоксов, осота, одуванчика, чертополоха, резака, ястребинки, тысячелистника и пикульника. Выявленные морфометрические и морфологические различия между сравниваемыми дитиленами в сочетании с их специализацией по определенным видам растений-хозяев свидетельствуют о значительной неоднородности *D. dipsaci*.

Полученные данные говорят в пользу видовой самостоятельности *D. sonchophila* Kirjanova, 1958, подкрепляют объективность вывода А. А. Устинова о необходимости выделения пикульниковой нематоды в новый вид — *D. sp.* и могут быть использованы в качестве материалов при дальнейшей разработке систематики стеблевых нематод. Библ. 19.

УДК 632.651

О возможности создания устойчивых к стеблевой нематоды сортов земляники. Метлицкий О. З. «Проблемы эволюционной морфологии, таксономии и биохимии гельминтов растений», 1967 г.

В 1961—1965 гг. изучено более 30 сортов садовой земляники и 14 разновидностей и межвидовых гибридов *Fragaria* на поражаемость земляничной расой *Ditylenchus dipsaci*. В сильной степени поражаются сорта Комсомолка, Красавица, Загорья, Кетскилл, Спарка, Робинсон, Георг Зольгельдер. Относительно выносливы сорта Мице Шиндлер и Люцида Перфекта. Практически устойчивы к *D. dipsaci* сорта Анапасская розовая, Стенная и Десертная Кубани. Все виды *Fragaria* поражаются *D. dipsaci*. Автор считает, что межвидовая гибридизация малоперспективна для селекции на устойчивость. Библ. 35.

УДК 632.651

Критический обзор подотряда *Tylenchina* (Filipjev, 1934) (*Nematoda: Secernentea*). Парамонов А. А. «Проблемы эволюционной морфологии, таксономии и биохимии гельминтов растений», 1967 г.

В работе на основе эколого-морфологических методов исследования подвергается критическому пересмотру система подотряда тиленихи. Автор приходит к выводу, что комплекс семейств этого подотряда не может быть ограничен рамками надсемейства *Tylenchoidea* (Filipjev, 1934) и что на основе эколого-морфологического анализа комплекса семейств этого надсемейства значительно правильнее дифференцировать его на два надсемейства: ранее предложенное надсемейство *Tylenchoidea* (Filipjev, 1934) Chitwood et Chitwood, 1937 и новое надсемейство, предлагаемое автором, — *Hoplotaimoidea* super. n., охватывающее семейства: *Hoplotaimidae* (Fil., 1934) Wieser, 1953, *Pratylenchidae* Siddiqi, 1963, *Heteroderidae* (Fil., 1934) Skarbilovich, 1949, *Paratylenchidae* Raski, 1962, *Criconematidae* Taylor, 1949, *Tylenchulidae* (Skarb., 1947) Kirjanova, 1953, *Sphaerocnemidae* Geeraert 1966. Все эти семейства представляют экто- и эндопаразитов корневой системы явобратных, характеризуются сходными закономерностями онтогенеза, адекватными формами филэмбриогенезов, ведущих в условиях эндопаразитизма к формообразованию седентарных вздутых самок и, очевидно, ювенильных самок сходным процессом мутагенеза и отбора.

Другое надсемейство — *Tylenchoidea* (Fil., 1934) — возникло непосредственно от древних микхоидов и сохранило трофические связи с гифомидеями, что явилось ведущим фактором его эволюции и таксономической обособленности. Библ. 21.

УДК 632.651

Анатомические изменения в корнях огурцов под влиянием галловых нематод. Покровская Т. В., Ивашкина В. А. «Проблемы эволюционной морфологии, таксономии и биохимии гельминтов растений», 1967 г.

Рассматриваются анатомические изменения в структуре корней огурцов под влиянием паразитирования в них галловых нематод. Сущность этих изменений состоит в том, что нормальные физиологические процессы в растении нарушаются, а следствием этих нарушений являются изменения в анатомическом строении корней. Строение зараженных и здоровых участков больных растений изучали на поперечных, тангентальных и радиальных срезах, сделанных вручную. Срезы окрашивали флороглюцином с соляной кислотой и раствором Люголя. Наблюдаемые изменения в основном сводятся к усиленному делению и разрастанию клеток паренхимы корня, к возникновению гигантских клеток и гидродитных элементов, к деформации сосудистой системы и закупорке сосудов тиллами. Библ. 19.

УДК 632.651

Зараженность нематодами короедов ели. Сланкис А. «Проблемы эволюционной морфологии, таксономии и биохимии гельминтов растений», 1967 г.

Даются предварительные результаты изучения фауны нематод 46 видов короедов — вредителей ели в Щелковском районе Московской области за 1964—1966 гг. Рассматриваются зараженность нематодами различных стадий развития нематод, их локализация в хозяине, интенсивность заражения по различным органам, распределение нематод по хозяевам и данные по зоогеографии найденных нематод. Библ. 11.

УДК 632.651

Contortylenchus cylindricus sp. n. и *contortylenchus Rarus* sp. n. *Tylenchida: Contortylenchidae* —

паразиты короедов и таксономические замечания по роду *Contortylenchus* Rähm, 1956.

Сланкис А., «Проблемы эволюционной морфологии, систематики и биохимии гельминтов растений», 1967 г.

Дано описание *Contortylenchus cylindricus* n. sp. из полости тела короеда *Ips duplicatus* и *C. rarus* n. sp. из полости тела и ходов лубоеда *Hylurgops starki*.

Анализ пропорций тела у нематод рода *Contortylenchus* показывает, что большие значения длины тела коррелируются с большими значениями индекса *a* и относительно более короткими гонадами, а число загибов яичника не является абсолютным дифференциальным признаком вида.

Вид *C. tomici*, выделенный Никлом (Nickle, 1963) в самостоятельный род *Bovienema*, возвращается в род *Contortylenchus*, а род *Bovienema* попадает в синонимы ряда *Contortylenchus*. Библ. 6.

УДК 632.651

Формирование нематодфауны столовой капусты в Карелии. Соловьева Г. И. «Проблемы эволюционной морфологии, таксономии и биохимии гельминтов растений», 1967 г.

Изучали нематодфауну столовой капусты в связи с почвенными условиями, гидро-термическим режимом и pH среды, особенности локализации нематод и влияние некоторых пораженных растений на их нематодфауну. Установлено, что в Карелии действие абиотических факторов проявляется нечетко, так как они в основном укладываются в пределы оптимальных условий существования нематод. Из всех отмеченных факторов наибольшее значение имеют: содержание гумуса в почве и ее влажность, а также физиологическое состояние растений. Библ. 37.

УДК 632.651

К вопросу о роли нематод в развитии вилта хлопчатника (литературный обзор). Суменкова Н. И. «Проблемы эволюционной морфологии, таксономии и биохимии гельминтов растений», 1967 г.

Галловые нематоды и эктопаразиты из родов *Belonolaimus*, *Rotylenchulus*, *Tylenchorhynchus*, *Radopholus* и *Hoplotaimus* способны расширять сферу действия фузариозного вилта хлопчатника и других культур и снижать устойчивость растений к этому заболеванию. В развитии фузариозного вилта хлопчатника первостепенную роль играют галловые нематоды *M. incognita acrita* и *M. incognita*. Сведений об участии нематод в развитии вертициллезного вилта хлопчатника и других культур очень мало. Однако можно считать доказанным, что эндопаразит *Pratylenchus penetrans* усиливает вертициллезный вилт на баклажанах, томатах, перцевом и клубнике, а также снижает устойчивость растений к этому микозу. Таким же образом действует эктопаразит *Tylenchorhynchus capitatus* на томатах. В отечественной литературе высказано предположение о возможности расширения вертициллезного вилта хлопчатника под влиянием нематод микогельминтов и девиансарионтов. Последние по частоте встречаемости и численности особей преобладают как в ризосфере, так и в тканях растений на хлопковых полях. Библ. 90 и 1 табл.

УДК 632.651

К вопросу о распространении фитонематод на пораженных вертициллезом хлопковых полях Бухарской опытной сельскохозяйственной станции. Суменкова Н. И., Павлюк Л. В. «Проблемы эволюционной морфологии, таксономии и биохимии гельминтов растений», 1967 г.

На пораженных вертициллезом хлопковых полях Бухарской опытной с.-х. станции обнаружено 60 видов фитонематод, из которых по частоте встречаемости и численности особей преобладали *Aphelenchus avenae*, *Aphelenchoides limberii*, *Chiloplocus* sp., *Cephalobus nanus*, *Helicotylenchus* sp., *Pratylenchus* sp. и *Ditylenchus intermedius*. Плодоэлементы и листья хлопчатника, как правило, свободны от нематод. В пораженных вертициллезом проводящих сосудах корня и стебля найдены: *A. avenae*, *A. limberii* и представители сем. *Cephalobidae*, в коре — *Pratylenchus* sp., *Helicotylenchus* sp. и др. В тканях внешне здоровых растений хлопчатника нематоды встречались редко, главным образом, представители сем. *Cephalobidae*. В ризосфере хлопчатника наиболее плотно заселен нематодами почвенный слой с 20 до 30 см от поверхности, причем по численности особей преобладали девиансарионты и микогельминты. Выявлена неоднородность нематодфауны хлопчатника на различных полях и ее зависимость от таких факторов, как механический состав почвы, характер вносимых в почву удобрений, степень проявления вилта. Дан список обнаруженных видов нематод. 2 табл.

К познанию рода *Dorylaimus* Dujardin, 1845 (*Nematoda: Dorylaimoidea*).

Элиава И. Я. «Проблемы эволюционной морфологии, таксономии и биохимии гельминтов растений», 1967 г.

Сообщается краткая история таксономии рода *Dorylaimus* Dujardin, 1845, и приводится его диагноз. Описывается новый вид *D. paradoxus* Eliava n. sp., обнаруженный в Восточной Грузии в глинистом грунте оз. Кумиси, отличающийся от всех видов рода наличием кутикулярных складок над амфидами. Дан определитель для 15 видов рода *Dorylaimus*. Библ. 10.

УДК 632.651

Таксономический перечень видов и родов фитонематод, описанных в 1964—1965 гг. Барановская И. А., Крылов П. С., Павлюк Л. В. «Проблемы эволюционной морфологии, таксономии и биохимии гельминтов растений», 1967 г.

Сообщается перечень новых родов и видов (около 250) фитонематод, описанных советскими и зарубежными авторами в 1964—1965 гг. Библ. 117.

**Проблемы эволюционной морфологии,
таксономии и биохимии
гельминтов растений**

*Труды Гельминтологической лаборатории,
том XVIII*

*Утверждено к печати
Гельминтологической лабораторией Академии наук СССР*

Редактор **П. С. Крылов**
Редактор издательства **Г. М. Орлова**
Технические редакторы **Г. Н. Шевченко, В. И. Зудина**

Сдано в набор 22/VIII 1967 г. Подписано к печати 7/XII 1967 г.
Формат 70×108^{1/16}. Усл. печ. л. 14,35. Уч.-изд. л. 15,5.
Тираж 1800. Т-16272. Тип. зак. 6888. Бумага: № 1

Цена 1 р. 09 к.

Издательство «Наука»,
Москва, К-62, Подсосенский пер., 21

2-я типография издательства «Наука»,
Москва, Г-99, Шубинский пер., 10