

**О ГЕНЕТИКО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ СОВМЕСТИМОСТИ
РАЗЛИЧНЫХ ФОРМ СТЕБЛЕВЫХ НЕМАТОД****IV. СКРЕЩИВАНИЕ ФЛОКСОВОЙ НЕМАТОДЫ
С ДРУГИМИ ДИТИЛЕНХАМИ****Н. М. Ладыгина**

Научно-исследовательский институт биологии Харьковского университета

Получены реципрокные гибриды от флоксовой нематоды и дитиленхов лука, земляники, красного клевера, нарциссов, пастернака и петрушки. Установлена односторонняя репродуктивная изоляция флоксовой нематоды от других дитиленхов сборного вида *Ditylenchus dipsaci*. Обсуждается вопрос о систематическом положении флоксовой нематоды.

Стеблевые нематоды сборного вида *Ditylenchus dipsaci* (Kühn, 1857) Fil., 1936, поражая сотни видов растений, образуют ряд биологических рас, которые морфологически либо не различимы, либо отличаются друг от друга слабо, либо еще не изучены. Некоторые из них, очевидно, являются самостоятельными видами. Выяснение систематического положения различных форм дитиленхов необходимо для правильного представления о таксономии рода *Ditylenchus* и защиты полезных растений от дитиленхов. Привлечение в этих целях генетического метода исследования дало определенные результаты (Sturhan, 1964, 1966, 1969, 1970; Eriksson, 1965; Jones, 1965; Webster, 1967; Ладыгина, 1969, 1970), однако до разрешения вопроса еще далеко и очень важно расширять и углублять поиски в этом направлении.

В нашей работе приведены результаты изучения генетико-физиологической (половой) совместимости флоксовой нематоды—*D. dipsaci*—*D. phloxidis* Kirjan., 1951 с несколькими формами дитиленхов вида *D. dipsaci*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В опыты брали стеблевые нематоды флоксов, земляники, лука, красного клевера, нарциссов, пастернака и петрушки из их растений-хозяев соответственно из флоксов — *Phlox* sp., садовой земляники — *Fragaria* sp., лука — *Allium* sp., красного клевера — *Trifolium pratense*, нарциссов — *Narcissus* sp., пастернака — *Pastinaca sativa* и петрушки — *Petroselinum crispum*. В целях получения исходных родительских пар для скрещивания размножали изоляты в луковичах лука-севка, который является растением-хозяином всех вышеперечисленных форм дитиленхов. Реципрокные скрещивания флоксовой нематоды с остальными дитиленхами вели по ранее описанной методике (Ладыгина, 1969). Было исследовано 12 опытных и 7 контрольных комбинаций. Всего проведено 100 опытов по скрещиванию, не считая контроля, в каждом из них брали по 10 самок и 20 самцов. После пересадки личинок F_1 в незараженные луковичи наблюдали за состоянием гибридных популяций или небольших групп особей на протяжении нескольких, как правило, 10 поколений, либо фак-

тически развившихся (в комбинациях с самками флоксовой нематоды), либо предполагаемых на основании данных о продолжительности опытов и длительности циклов развития¹ (в комбинациях с самцами этого дитиленха). Обращали внимание на численность и смертность яиц, личинок и взрослых особей, соотношение полов и разных возрастных стадий, а также отмечали наличие и степень развития аномалий в форме, размерах и строении тела гибридных нематод.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Во всех комбинациях наблюдалось скрещивание и получены гибриды первого поколения (рис. 1).

Однако в комбинациях с самцами флоксовой нематоды скрещивание шло слабо, а гибридное потомство F_1 получено не во всех опытах и, как правило, оно было малочисленным и состояло из единичных или десятков яиц, в большинстве мертвых, а также из единичных или десятков личинок, из которых многие также были мертвыми (табл. 1). По этой причине не было возможности вести наблюдение за гибридным потомством в каждом из опытов по скрещиванию, и для получения последующих поколений гибридов приходилось объединять личинок F_1 из всех опытов по каждой комбинации раздельно.

Т а б л и ц а 1

Численность гибридных нематод F_1 в разных комбинациях дитиленхов

Количество особей F_1 на 10 самок-родительниц в комбинациях:						
♀ Л × ♂ Ф	♀ З × ♂ Ф	♀ Па × ♂ Ф	♀ Кл × ♂ Ф	♀ Н × ♂ Ф	♀ Пе × ♂ Ф	♀ Ф × ♂ Ф
23.1	11	0.8	9.3	10	17.1	54
10.3	3	11.9	9.3	17	0	60
10.3	7	20	9.3	42	3	Более 250
10.3	0	20		7	Единичные	Десятки
2	0	8		38	»	»
40	0	31			0	
25.6	0	5.5			0	
5.9	2	33			0	
33	2	22.7			0.1	
33	6	11.8			0.9	
33	14	20				
	14					
	2					
	2.2					
	3.6					
	0					
	0					
Анализы через 20—37 суток			Анализы через 18—23 суток			

Проведенные наблюдения показали, что часть гибридов F_1 от самцов флоксовой нематоды и самок остальных изученных нами дитиленхов все же обладала способностью к размножению, но количество яиц и личинок в последующих поколениях резко сокращалось, а их смертность, особенно яиц, наоборот, возрастала. В результате к предполагаемому F_{10} оставались живыми лишь единичные гибридные особи или же они отсутствовали вовсе (табл. 2).

Необходимо отметить, что из-за слабой скрещиваемости самцов флоксовой нематоды с самками других дитиленхов и резкого снижения числен-

¹ Предварительно было установлено, что длительность циклов развития у изучаемых форм дитиленхов сходная и составляет в среднем 20 суток при обычной комнатной температуре.

Таблица 2

Количество живых гибридных нематод в ряде последовательных поколений в разных комбинациях дитиленхов

Поколения	Комбинации самцов флоксовой нематоды с самками дитиленхов													
	лука		земляники		пастернака			клевера	нарциссов	петрушки			флоксов	
F ₁	33, 80, 99, 10, 64	28, ?	53, 39, 67	28	112	10, 24, ?	144							
F _{3.5}					22	71	Масса							
F _{4-4.5}			17, 8, 27	12		2	Масса							
F _{5-5.5}			6											
F _{6-6.5}			Более 200		7		24							
F _{7-7.5}			28	5			Масса							
F ₈₋₉	0	0	Более 50				54							
F ₁₀	1	3				4								
F ₁₁							Масса							
F ₁₃₋₁₄							Масса							

ности и плодовитости их гибридов анализы состояния гибридного потомства производились через большие промежутки времени, а в отдельных опытах F₁ не анализировалось вовсе, так как пассажи малых групп не-

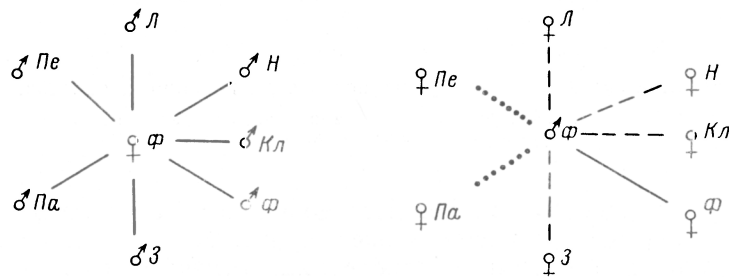


Рис. 1. Схема скрещиваемости флоксовой нематоды (Ф) с дитиленхами лука (Л), земляники (З), клевера (Кл), нарциссов (Н), пастернака (Па) и петрушки (Пе).

Сплошная линия — скрещивание идет нормально с образованием гибридных популяций; прерывистая — скрещивание идет слабо, гибридные популяции не развиваются; пунктирная — в некоторых опытах отмечено образование гибридных популяций или полупопуляций.

матод уменьшали возможность их выживания и размножения. По этой же причине в некоторых опытах анализ гибридного потомства проводился только один раз — в конце опыта, через несколько месяцев после начала скрещивания, когда нормально должно было бы развиться 10 поколений. В связи с вышесказанным нет полной уверенности в том, что в данных комбинациях мы имели дело именно с теми поколениями, которые были вычислены на основании данных о продолжительности опытов и дли-

тельности циклов развития нематод. Однако результаты многочисленных наблюдений за гибридным потомством на протяжении нескольких месяцев говорят о том, что и в комбинациях с участием самок флоксовой нематоды все же развивается несколько, хотя и чрезвычайно малочисленных, гибридных поколений. Но гибридное потомство в этих комбинациях, как правило, практически не жизнеспособно, и гибридные популяции не образуются. Исключение составили комбинации с самками дитиленхов пастернака и петрушки, в которых в отдельных опытах получено жизне-

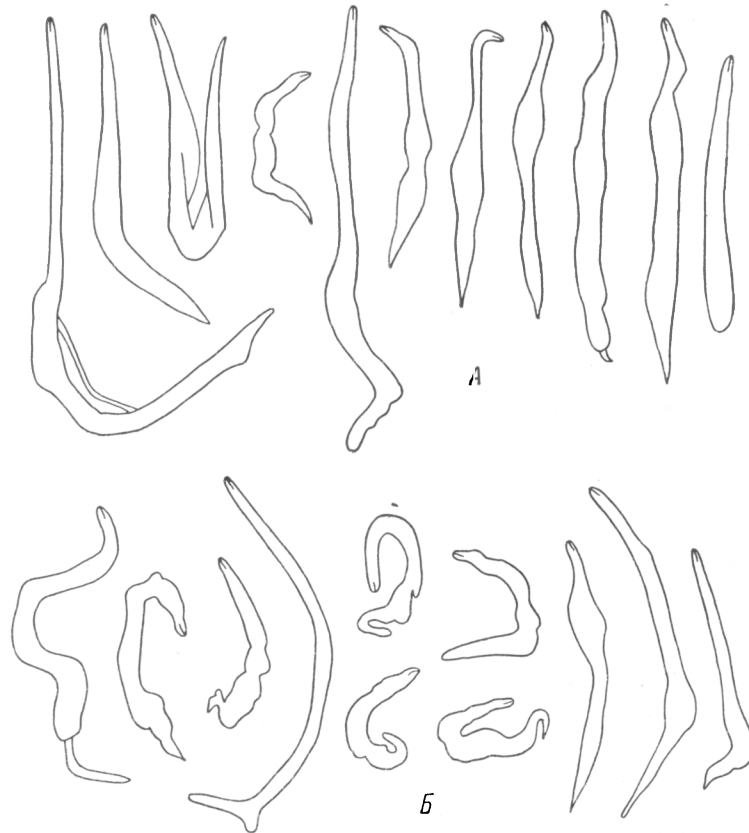


Рис. 2. Аномалии в форме и размерах тела гибридных нематод.
 А — гибриды от самок флоксового и самцов петрушкового дитиленхов;
 Б — гибриды от самок флоксового и самцов лукового дитиленхов.

способное гибридное потомство. Например, при скрещивании самок дитиленха петрушки с самцами флоксовой нематоды в одном из опытов по наблюдению за гибридными поколениями отмечено массовое размножение гибридов и образование нормальных по численности и структуре гибридных популяций в F_{11} и $F_{13}-F_{14}$. При наблюдении за гибридным потомством от самцов флоксовой нематоды и самок дитиленха пастернака в одном из опытов отмечено более 200 активных особей в $F_6-F_{8.5}$, а в другом — более 50 активных нематод в F_8-F_9 , среди которых были самки с яйцами и личинки разного возраста, а также живые яйца на разных стадиях развития. Очевидно, в последующих поколениях в этих двух опытах должны были бы развиваться нормальные по численности и структуре гибридные популяции, поскольку в описанном выше опыте с самками дитиленха и петрушки в F_8-F_9 живых активных нематод было только 54, а в F_{11} — тысячи (масса) (табл. 2).

Во всех комбинациях с самками флоксовой нематоды скрещивание шло свободно (как и в контрольных опытах по каждой исследуемой форме дитиленхов), и было получено большое количество жизнеспособных яиц

и личинок гибридов первого поколения. Гибридные нематоды F_1 интенсивно размножались, так что в последующих поколениях, уже в F_2 и F_3 , формировались нормальные по численности и структуре гибридные популяции. При этом луковицы лука-севка были мягкие, а их ткани рыхлые и сплошь заселены тысячами нематод и яиц, как при типичном дитиленхозе.

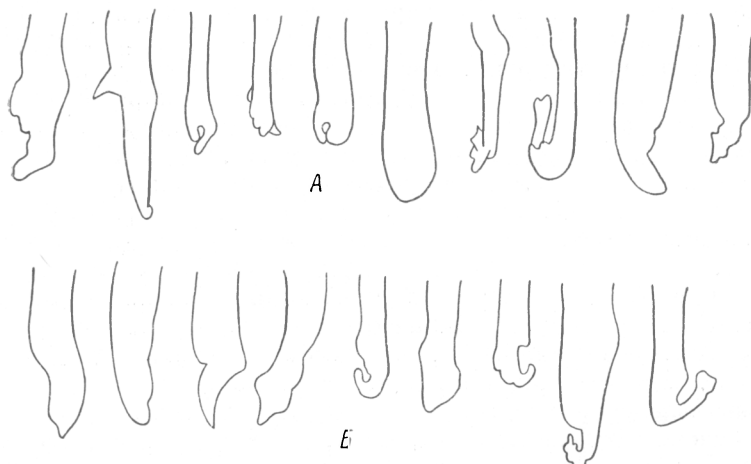


Рис. 3. Аномалии хвостовой части тела гибридов.
Обозначения те же, что и на рис. 2.

Однако в потомстве, полученном при скрещивании самок флоксовой нематоды с самцами большинства исследуемых форм дитиленхов, наблюдалось повышенное количество уродливых особей, причем чаще всего они встречались в опытах с самцами стеблевых нематод петрушки и лука и почти не были найдены в вариантах с самцами клеверного дитиленха. Следует отметить как закономерное явление тот факт, что количество уродливых гибридов уменьшалось к F_{10} до единичных особей или сводилось на нет. Чаще всего уродства встречались у личинок, преимущественно на ранних стадиях развития. Характер аномалий показан на рис. 2—3.

ОБСУЖДЕНИЕ И ВЫВОДЫ

Результаты нашего исследования свидетельствуют о глубоком генетическом различии между флоксовой нематодой, с одной стороны, и целым рядом других дитиленхов сборного вида *D. dipsaci* — с другой. Расхождения в их генетической структуре настолько существенны и прочны, что привели к развитию механизмов односторонней репродуктивной изоляции между сравниваемыми формами, заключающихся в слабой скрещиваемости самцов флоксовой нематоды с самками остальных изученных нами дитиленхов, в резком снижении плодовитости и жизнеспособности гибридного потомства, полученного в этих комбинациях, вследствие чего гибридные популяции, как правило, не образуются.

Поскольку при обратных скрещиваниях, т. е. в комбинациях с участием самок флоксовой нематоды, развиваются нормальные по численности и структуре гибридные популяции, можно полагать, что главное значение в репродуктивной изоляции флоксовой нематоды от дитиленхов лука, земляники, клевера, нарциссов, петрушки и пастернака имеет в определенной степени развитая цитоплазматическая изоляция, или ядерно-цитоплазматическая несовместимость, когда ядро спермия несовместимо с цитоплазмой яйцеклетки.

Интересно, что в комбинациях самцов флоксовой нематоды с самками дитиленхов петрушки и пастернака в некоторых опытах гибридное по-

томство оказалось жизнеспособным, а в единичных случаях образовывались гибридные популяции. Этот факт интересен потому, что стеблевые нематоды пастернака и петрушки, как показали наши предыдущие исследования, генетически отличаются от некоторых дитиленхов (например, лукового и земляничного) довольно существенно, о чем свидетельствует большое количество анатомо-морфологических аномалий у гибридных особей. Генетическая дифференциация дитиленхов пастернака и петрушки от стеблевых нематод лука и земляники не такая глубокая и прочная, как в случае с флоксовой нематодой, но все же она свидетельствует об определенной обособленности дитиленхов пастернака и петрушки в группе *D. dipsaci*. Можно полагать, что в результате дивергенции различных форм стеблевых нематод флоксовая нематода в генетическом отношении оказалась ближе к дитиленхам пастернака и петрушки, чем к таким дитиленхам, как луковый, земляничный, нарциссовый и клеверный.

Хотя во всех комбинациях с участием самок флоксовой нематоды образовывались нормальные по численности и структуре гибридные популяции, но повышенное по сравнению с контролем количество уродливых гибридных особей в этих популяциях также свидетельствует о довольно существенном генетическом отличии флоксовой нематоды от дитиленхов лука, земляники, нарциссов, клевера, пастернака и петрушки, о неполной совместимости их генотипов.

Нескращиваемость флоксовой нематоды с другими дитиленхами *D. dipsaci* отмечена Штурханом (1964, 1966), который в начале исследований не получил ни одного положительного скрещивания из девяти (к сожалению, не указано, с какими дитиленхами делались попытки скрестить флоксовую нематоду), а позднее получил реципрокные гибриды флоксов и ржи. Однако автор не говорит ни об их численности, ни о жизнеспособности и плодовитости в ряде поколений. Но, очевидно, потомство от дитиленхов флоксов и ржи было малочисленным, так как Штурхан подчеркивает, что большая гибридная популяция была получена только в одной из 19 исследованных им комбинаций, а именно при скрещивании самок дитиленхов валерианы с самцами дитиленха овса.

Известно, что возникновение репродуктивной изоляции означает переход на необратимую стадию дивергенции расы в новый вид. Наличие таких механизмов репродуктивной изоляции, как резкое снижение плодовитости и жизнеспособности гибридного потомства, свидетельствует о далеко зашедшей дивергенции генетической структуры дивергировавших форм, когда они, как правило, достигают ранга самостоятельных видов. Как показывают результаты нашего исследования и приведенные литературные сведения, эти механизмы репродуктивной изоляции имеют место и в отношениях флоксовой нематоды с целым рядом других дитиленхов, хотя во многих комбинациях они наблюдаются лишь при односторонних скрещиваниях, т. е. экспериментальные данные позволяют говорить о том, что степень проявления репродуктивной изоляции между флоксовой и другими изученными формами стеблевых нематод сборного вида *D. dipsaci* различна в разных комбинациях дитиленхов. В естественных условиях эта изоляция, очевидно, выражена значительно сильнее, прежде всего из-за избирательного отношения нематод к растениям. Вероятно также, что у стеблевых нематод существуют элементы избирательности спаривания между особями одной и той же формы дитиленхов. Вполне возможно, особенно если учесть известные в науке примеры естественной межвидовой гибридизации животных с получением фертильного потомства, что флоксовая нематода действительно является самостоятельным видом — *Ditylenchus phloxidis*, Kirjan., 1951 (Кирьянова, 1951). Но если в естественных условиях наблюдаются, как обычное явление, смешивание флоксовой нематоды с другими дитиленхами в общих растениях-хозяевах, скрещивание между ними и появление жизнеспособных плодовитых гибридов с последующим образованием гибридных популяций, хотя бы в односторонних комбинациях, то, очевидно, формирование флоксовой нематоды, как вида (самостоятельно или совместно с некоторыми

из форм стеблевых нематод), еще не завершилось. Примеры незавершенного видообразования известны у животных разных таксономических групп. Они представляют особую трудность для систематиков.

Л и т е р а т у р а

- К и р ь я н о в а Е. С. 1951. Изменчивость у растениеядных нематод под влиянием их кормовой специализации. Тр. ЗИН АН СССР, М.—Л., 9 (2) : 378—404.
- Л а д ы г и н а Н. М. 1969. К методике изучения физиологической совместимости разных форм стеблевых нематод. Матер. научн. конф. Всесоюз. общ. гельминтол. Изд. АН СССР, М., ч. II : 248—253.
- Л а д ы г и н а Н. М. 1969. О физиологической совместимости разных форм стеблевых нематод. I. Скрещивание дитиленхов лука, земляники и клевера. Паразитол., 3 (6) : 559—567.
- Л а д ы г и н а Н. М. 1970. О физиологической совместимости разных форм стеблевых нематод. II. Скрещивание дитиленхов лука, чеснока и картофеля. Паразитол., 4 (2) : 133—135.
- E r i k s s o n K. B. 1965. Crossing experiments with races of *Ditylenchus dipsaci* on callus tissue cultures. *Nematologica*, 11 (2) : 244—248.
- J o n e s F. G. W. 1965. Nematology department Rothamsted report for 1965 : 138—139.
- S t u r h a n D. 1964. Kreuzungsversuche mit biologischen Rassen des Stengelälchens (*Ditylenchus dipsaci*). *Nematologica*, 10 (2) : 328—334.
- S t u r h a n D. 1966. Wirtspflanzenuntersuchungen an Bastardpopulationen von *Ditylenchus dipsaci*-Rassen. *Z. Pflanzenkrankh. und Pflanzenschutz*, 73 (3) : 168—174.
- S t u r h a n D. 1969. Das Rassenproblem bei *Ditylenchus dipsaci*. *Mitt. Biol. Bundesanst. Land- und Forstwirt.*, Berlin—Dahlem, N 136 : 87—88.
- S t u r h a n D. 1970. *Ditylenchus dipsaci* — doch ein Artenkomplex? *Nematologica*, 16 (2) : 327—328.
- W e b s t e r I. M. 1967. The significance of biological races of *Ditylenchus dipsaci* and their hybrids. *Ann. appl. Biol.*, 59 : 77—83.

ON GENETIC PHYSIOLOGICAL COMPATIBILITY OF VARIOUS FORMS OF STEM EELWORMS

IV. THE CROSSING OF THE PHLOX EELWORM WITH OTHER STEM EELWORMS

N. M. Ladygina

S U M M A R Y

There were obtained reciprocal hybrids between the phlox eelworm and those of onion, strawberry, red clover, narcissus, parsnip and parsley. One-sided reproductive isolation of the phlox eelworm from other members of the collective species *Ditylenchus dipsaci* was established. Combinations with the phlox eelworm females yielded hybrid populations normal in number and structure but containing a higher per cent of abnormal individuals as compared to control ones. In combinations with males hybrid populations did not develop, as a rule, and hybrid progeny virtually proved to be non-viable.

A taxonomic position of the phlox eelworm is discussed.