

О ГЕНЕТИКО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ СОВМЕСТИМОСТИ РАЗЛИЧНЫХ ФОРМ СТЕБЛЕВЫХ НЕМАТОД

VI. СКРЕЩИВАНИЕ ДИТИЛЕНХОВ ВОЗДЕЛЫВАЕМЫХ И СОРНЫХ РАСТЕНИЙ

Н. М. Ладыгина

Научно-исследовательский институт биологии Харьковского университета

Стеблевые нематоды одуванчика и осота скрещиваются с дитиленхами лука и красного клевера, но генетически несовместимы с ними и являются самостоятельными видами.

Известно, что некоторые формы стеблевых нематод комплекса *Ditylenchus dipsaci* (Kühn, 1857) Fil., 1936 имеют широкий круг хозяев, включающий и сорные травы. Например, луковая нематода поражает осот полевой, подорожник большой, одуванчик лекарственный и другие сорняки (Масленников, 1954; Петрова, 1969). В связи с этим проведение в целях разработки таксономии и рас стеблевых нематод исследования генетико-физиологической совместимости дитиленхов культурных и сорных растений позволит также установить, возможно ли образование между ними гибридных популяций в полевых условиях в случае паразитирования в общих хозяевах. По этому вопросу имеются только данные Штурхана (Sturhan, 1970), получившего жизнеспособные гибриды между полиплоидной формой из подорожника приморского — *Plantago maritima* L. и диплоидными формами стеблевых нематод, которые автор не называет; учитывая состав объектов его предыдущих опытов, можно предположить, что это были расы из культурных растений.'

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Мы изучали 4 формы стеблевых нематод с неясным систематическим положением: Л — луковый дитиленх — *D. dipsaci*=*D. allii* (Bejer, 1883) Kirjan., 1951 из лука — *Allium cepa*; КК — красноклеверный дитиленх — *D. dipsaci*=*D. trifolii* Skarb., 1957 из красного клевера — *Trifolium pratense*, культивируемый в лаборатории в луке; Ос — дитиленх осота — *D. dipsaci* из осота щетинистого — *Cirsium setosum* (*C. arvense* var. *setosum*) и Од — дитиленх одуванчика — *D. dipsaci* из одуванчика лекарственного — *Taraxacum officinale*. Предварительно мы установили, что дитиленхи осота и одуванчика могут жить некоторое время в луковицах лука, а небольшая часть особей способна развиваться в них, причем у дитиленха осота наблюдалось слабое размножение. На дитиленхах лука и красного клевера было показано, что без оплодотворения не происходит окончательного формирования яиц, не говоря уже об яйцекладке и эмбриогенезе, хотя у некоторых половозрелых неоплодотворенных самок, развившихся из личинок IV возраста в отсутствие самцов, в передней матке просматривались контуры яйца обычных формы и размера, но после разрезания нематод в воде масса яйца растекалась.

Скрещивали личинок-самок IV возраста с половозрелыми самцами в 11 комбинациях: ♀Л × ♂Од; ♀Л × ♂Ос; ♀Ос × ♂Л; ♀КК × ♂Од; ♀КК × ♂Ос; ♀Ос × ♂КК; ♀Ос × ♂(Л+КК); ♀♂Л; ♀♂КК; ♀♂Ос; ♀♂Од. Проведено 52 исходных опыта, в том числе 23 контрольных. Выясняли, происходят ли популяция нематод, оплодотворение самок, формирование и откладка яиц, эмбриогенез, вылупление личинок, постэмбриональное развитие и размножение гибридов.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

♀Л × ♂Од. 5 опытов, из них в 4 было по 11♀ и по 22♂, а в одном — 9♀ и 40♂. Через 22—28 суток после инокуляции луковиц в 4 опытах обнаружены единичные (2, 9, 2, 7) яйца, почти все мертвые, разлагающиеся, некоторые деформированы, как на рисунке; в одном опыте было 3 живых яйца в стадии 2—4 бластомеров; самки с яйцами в гонаде не найдены.

♀♂Л. 5 опытов. Нормальное размножение и развитие нематод.

♀♂Од. 5 опытов. Самки с яйцами, яйца и личинки не обнаружены.

♀КК × ♂Од. 6 опытов по 10—13♀ и по 20—25♂, но 1 опыт с 40♂. Через 16—17 суток после заражения луковиц в 6 опытах имелись единичные (1, 12, 2, 1, 4 и 2) яйца, а в одном опыте, наряду с 11 обычными и 1 очень крупным яйцами, обнаружена только что вылупившаяся личинка. Большинство яиц были мертвыми, некоторые деформировались и разлагались.

♀♂КК. 5 опытов. Нормальное размножение и развитие нематод.

♀Л × ♂Ос. 8 опытов по 11—12♀ и по 10—24♂. Через 2 недели после инокуляции в 7 опытах обнаружено от 20 до 124 и более яиц на разных стадиях эмбриогенеза, в большинстве мертвых, в некоторых из них просматривались четкие контуры тела личинок. Встречались самки со спермой и со сформированными яйцами (см. рисунок), которые они отложили в воде в часовом стекле в течение суток; одна самка имела 2 синхронных яйца. Но в одном опыте многие самки инокулюма погибли и не было ни яиц, ни самок с яйцами.

♀♂Ос. 8 опытов, в большинстве из них наблюдалось слабое размножение нематод: обнаружены беременные самки и отложенные яйца, единичные живые и мертвые личинки II—IV стадий новой генерации.

♀Ос × ♂(Л+КК). 1 опыт с 6♀ и 13♂, из них 7♂ луковой нематоды. Через 2 недели обнаружены 4 взрослые (из них 2 живые) и 2 недоразвитые усохшие самки. В семяприемнике одной живой и одной мертвой самок имелась сперма. Среди 16 сильно варьирующих в размерах, в большинстве мертвых, уродливых и разлагающихся яиц отмечены единичные яйца со слабыми контурами тела личинок.

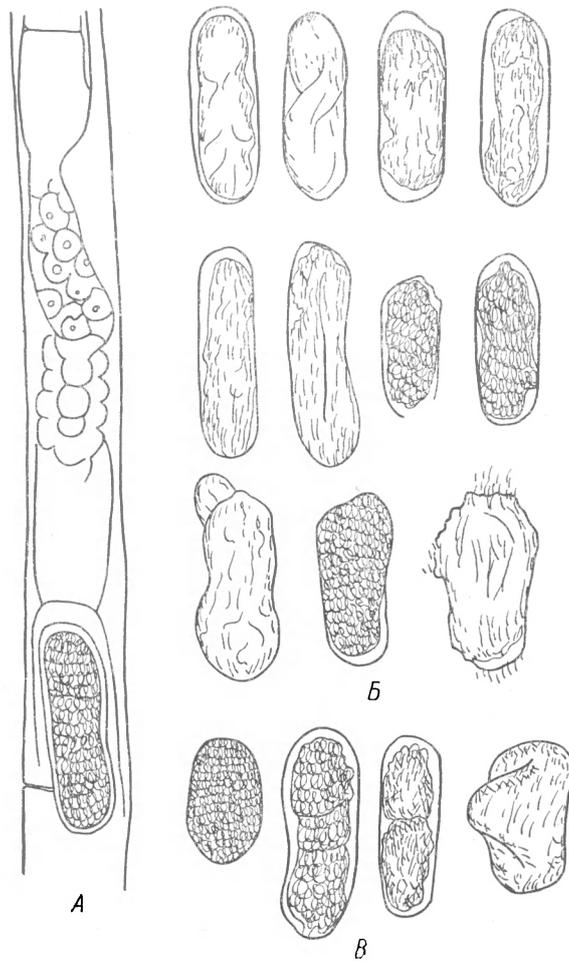
♀Ос × ♂Л. 2 опыта с 1 и 2♀ и с 10 и 21♂. В опыте с 2♀ и 21♂ обнаружены 12 яиц, главным образом мертвых в состоянии распада, причем одна из самок инокулюма не смогла освободиться от личиночной кутикулы и засохла.

♀Ос × ♂КК. 2 опыта с 8 и 11♀ и с 22 и 14♂ соответственно. В обоих вариантах обнаружены самки с яйцами в гонаде, а также отложенные, яйца (преимущественно мертвые) в разных фазах дробления (41 и 118 яиц, но часть осталась не учтенной); живые яйца находились только на ранних стадиях дробления.

♀КК × ♂Ос. 4 опыта: 2 по 20♀ и 9♂, 2 по 11♀ и 23♂. Через 14—16 суток после инокуляции во всех вариантах обнаружены самки с яйцами и пачками спермы в семяприемнике, передней и задней матках, десятки отложенных, главным образом мертвых яиц на разных стадиях эмбриогенеза, в некоторых были видны контуры тела личинок. Живые яйца находились преимущественно в начальных фазах дробления. Наряду с яйцами обычной величины и формы встречались мелкие, у которых длина лишь ненамного превышала ширину, и очень крупные, а также сильно уродливые яйца (см. рисунок). Часть яиц разлагалась. В одном опыте обнаружены 52 личинки F_1 II—IV, главным образом II и III стадий,

внешне похожих на личинок дитиленха красного клевера; 19 (свыше 36%) из них были мертвыми; среди III и IV возрастов преобладали самцы.

Гибридные личинки оказались жизнеспособными. От 33 активных личинок II—IV возрастов F_1 через 21 сутки получено 9 половозрелых нематод (4 ♀ и 5 ♂) и 76 личинок F_2 разного возраста, обнаружены также 9 яиц. Две самки, 7 яиц и около 25% личинок, преимущественно II стадии, были мертвы, 2 личинки уродливы. От 59 активных личинок II—IV стадий F_2 через 30 суток получено 48 взрослых нематод (27 ♀ и 21 ♂),



Скрещивание лукового и клеверного дитиленхов с дитиленхом осота.

А — предвульварная часть тела самки луковой нематоды, оплодотворенной самцом дитиленха осота;
 Б — гибридные яйца F_1 в серии ♀ЛХ×♂Ос; В — Гибридные яйца F_2 в серии ♀КК×♂Ос.

144 яйца в разных фазах эмбриогенеза и 314 личинок II—IV, главным образом II и III возрастов F_3 . Мертвыми оказались свыше 21% личинок, значительная часть яиц, 3 ♀ и 2 ♂, кроме того, еще несколько самцов выглядели почти мертвыми, у одного из них отсутствовала бурса, а хвост был в виде культи; некоторые яйца уродливые, одно очень крупное. 66 личинок III—IV стадий F_3 через 20 суток дали 69 половозрелых особей (44 ♀ и 25 ♂), 288 яиц и 720 личинок F_4 , из них II стадии — 484, III — 187 и IV — 49. Часть взрослых нематод, 20% личинок и большое число яиц были мертвыми. Обнаружено несколько аномальных личинок F_4 с буграми и утолщениями в разных частях тела и уродливым хвостом, а также 1 ♀ с культей хвоста.

F_5 . От инокулюма в 66 личинок II и III возрастов F_3 через 48 суток получена массовая популяция нормальной структуры с высокой смертностью и значительным количеством аномальных яиц и нематод, пре-

имущественно личинок II стадии. Уродства — культы хвостов, бугры, утолщения и перехваты тела в разных его частях отмечены примерно у 10% особей. Луковица выглядела типично дитиленхозной с сильной степенью поражения.

F_7 . 2 опыта с инокулюмом по 66 личинок III и IV стадий F_4 . Через 41 сутки в обеих луковицах обнаружено много нематод всех возрастов, но значительно меньше, чем в F_5 ; преобладали личинки, причем в одном из опытов преимущественно III—IV возрастов; яиц мало. Характерны высокая смертность яиц и нематод, особенно личинок II стадии, и большое количество уродств (примерно у 6% особей), главным образом у личинок II возраста.

F_8 . 2 опыта с инокулюмом по 66 личинок IV возраста F_6 . Через 41 сутки в одном из них развилась нормальная по структуре популяция примерно такой же численности, как в F_6 , но уродливых нематод было больше, среди них преобладали личинки II стадии. В другом опыте при малочисленности популяции взрослые особи, яйца и только что вылупившиеся личинки отсутствовали.

F_{10} . 2 опыта с инокулюмом по 66 личинок IV стадии F_8 . Через 37 суток в одной начавшей загнивать луковице обнаружены единичные взрослые нематоды и личинки III и IV возрастов; в другой, проросшей и сверху подсохшей луковице оказалось только 15 личинок этих же стадий.

ОБСУЖДЕНИЕ И ВЫВОДЫ

Во всех изученных комбинациях скрещиваний происходило спаривание нематод, оплодотворение самок, созревание яиц, яйцекладка и эмбриогенез, причем в опытах с различными родительскими парами откладка яиц и эмбриональное развитие протекали по-разному. Сравнительно лучше эти процессы шли при оплодотворении самок красноклеверного и лукового дитиленхов самцами стеблевой нематоды осота, хуже в обратных комбинациях и совсем плохо при скрещивании самок дитиленхов красного клевера и лука с самцами дитиленха одуванчика. В подавляющем большинстве случаев гибридные яйца оказались нежизнеспособными и чаще всего гибли в ранних фазах эмбриогенеза. Характерны значительная вариабельность в размерах и форме яиц, многочисленные случаи их деформации и резко выраженной уродливости.

Вылупление и развитие личинок F_1 наблюдалось в двух из 29 опытов в комбинациях с участием самок дитиленха красного клевера: при скрещивании их с самцами дитиленха одуванчика найдена единственная, только что вылупившаяся личинка; при скрещивании их с самцами дитиленха осота в одном опыте обнаружены 52 личинки II—IV возрастов, но свыше 36% из них были мертвыми. Некоторые гибриды из последней комбинации оказались жизнеспособными и дали плодовитое потомство.

Наблюдение за 10 поколениями гибридов выявило присущие им значительное количество анатомо-морфологических аномалий и высокую смертность главным образом у яиц и личинок II возраста. Интересно отметить, что из поколения в поколение смертность особей снижалась, плодовитость нематод увеличивалась, численность гибридных популяций постепенно нарастала и достигла максимума в F_5 , когда зараженная луковица выглядела типично дитиленхозной, а в ее ткани была масса яиц и нематод всех стадий.

В последующих поколениях численность гибридной популяции снизилась, а в F_{10} нематод было совсем мало. По-видимому, имело место некоторое влияние состояния луковиц, подсохших сверху к концу опытов, а в единичном случае появилась гниль. Но основная причина гибели гибридной популяции, очевидно, кроется в генетико-физиологической несовместимости скрещиваемых дитиленхов, наличие которой подтверждается высокой смертностью гибридов на ранних стадиях развития, значительным количеством уродливых особей, а, главное, тем, что плодовитые гибриды были получены лишь в одном случае, да еще в одном обнаружена

единственная гибридная личинка F_1 , тогда как в большинстве опытов в комбинации $\varphi\text{KK} \times \delta\text{Oc}$ и в других сочетаниях родительских пар обнаружены только нежизнеспособные яйца F_1 . Эти факты указывают на существование хорошо выраженных механизмов репродуктивной изоляции между дитиленхами лука и красного клевера, с одной стороны, и дитиленхами осота и одуванчика, с другой стороны.

Таким образом, полученные нами результаты свидетельствуют о генетико-физиологической несовместимости изученных форм стеблевых нематод сорных трав (осота и одуванчика) и возделываемых растений (лука и красного клевера), что исключает возможность образования между ними гибридных популяций в полевых условиях в случае паразитирования в общих хозяевах.

Анализ данных по генетико-физиологической совместимости дитиленхов осота и одуванчика с дитиленхами лука и красного клевера в сочетании с имеющимися в нашем распоряжении материалами по их морфологии и кариологии показывает, что между этими формами стеблевых нематод существуют различия по комплексу важных в таксономическом отношении признаков, свидетельствующих о том, что дитиленхи осота и одуванчика не относятся к *D. dipsaci* и являются самостоятельными видами, но подробное рассмотрение этого вопроса — предмет специальной работы. Факты скрещивания и получения плодового потомства в изученных нами комбинациях, очевидно, связаны с относительно недавней дивергенцией скрещивающихся видов. Имевшийся в наших опытах случай развития и последующей гибели гибридной популяции в комбинации $\varphi\text{KK} \times \delta\text{Oc}$ можно объяснить тем, что при гибридизации разных видов и появлении плодового потомства все же механизмы изоляции видов не прекращают своего действия и могут проявляться в громадном расщеплении признаков в последующих поколениях за счет различия в видовых комплексах генов; в результате, как правило, происходит взрыв дисгармонической изменчивости, что ведет к гибели таких гибридных популяций, хотя не исключена возможность образования новых видов (Дубинин, Глембоцкий, 1967). Поскольку скрещивание между видами влечет за собою нарушение сложившихся в процессе эволюции специфичных адаптивных генных комплексов видового уровня, эволюция видов связана с выработкой механизмов, обеспечивающих их репродуктивную изоляцию, которая играет решающую роль при симпатрическом видообразовании.

Л и т е р а т у р а

- Д у б и н и н Н. П., Г л е м б о ц к и й Я. Л. 1967. В кн.: Генетика популяций и селекция. Изд. «Наука», М.: 184—185.
- М а с л е н и к о в И. П. 1954. О стеблевой нематоде на чесноке и мерах борьбы с ней. Тр. пробл. и тематич. совещ. ЗИН АН СССР, 3 : 223—231.
- П е т р о в а З. И. 1969. Стеблевая нематода лука — *Ditylenchus dipsaci* (Kühn, 1857/Filipjev, 1936) и меры борьбы с ней. Автореф. див. ВИГИС. М.: 1—14.
- S t u r h a n D. 1970. *Ditylenchus dipsaci* — doch ein Artenkomplex? Nematologica, 16 (2) : 327—328.

ON GENETIC AND PHYSIOLOGICAL COMPATIBILITY OF VARIOUS FORMS OF STEM EELWORMS

VI. CROSSING OF STEM EELWORMS FROM CULTIVATED AND UNDESIRABLE PLANTS

N. M. Ladygina

S U M M A R Y

The crossing of stem eelworms of onion and red clover with these from *Cirsium setosum* and *Taraxacum officinale* resulted in the fertilization of females, egg-laying and embryogenesis. However, the hybrid eggs died, as a rule. Only in one experiment a large population developed up to F_5 but few hybrids survived to F_{10} . The studied stem eelworms of weeds are genetically non-compatible with *Ditylenchus dipsaci* of onion and red clover and are distinct species.