

УДК 633.491:81.14:576.895.132:574.34

**ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ
ПОПУЛЯЦИОННЫХ АСПЕКТОВ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ
ХОЗЯИНА И ПАРАЗИТА НА ПРИМЕРЕ
КАРТОФЕЛЬ—ЗОЛОТИСТАЯ КАРТОФЕЛЬНАЯ НЕМАТОДА
GLOBODERA ROSTOCHIENSIS**

© Е. П. Иешко, Е. М. Матвеева, Л. И. Груздева

Изучен популяционный характер ответных реакций картофеля при заражении цистообразующей нематодой. Показаны изменчивость показателей растения-хозяина и распределения численности популяции нематоды в зависимости от исходного уровня заражения.

В паразитологической литературе отводится основное внимание изучению специфики паразито-хозяйинных отношений. При этом главным образом оценивается влияние паразита на хозяина, определяется степень и выраженность изменений (морфологических, физиологических), которые отмечаются для пораженных паразитом растений-хозяев. Взаимодействие партнеров в паразитарных системах, т. е. влияние паразита на растение и зависимость его развития от физиологического состояния растения, редко рассматриваются как единый процесс. Специфичность данной паразитарной системы проявляется в том, что органы растения приобретают для фитогельминта статус биотопа и адаптивно реагируют на присутствие нематод. Последние воздействуют на растительную ткань и изменяют ее, а растение в ответ на это вырабатывает защитные реакции (Парамонов, 1962). В инвазированном растении возникают сложные и динамические взаимоотношения, характер которых зависит от индивидуальных особенностей партнеров, их физиологического состояния в момент контакта, инвазионной нагрузки патогена (Рийспере, 1988). В большинстве случаев в литературе хорошо освещен вопрос о патогенной роли паразитов. В экспериментальных и полевых исследованиях для различных видов нематод показана зависимость урожая сельскохозяйственных культур от исходной плотности цистообразующих и других нематод в почве (Seinhorst, 1986a, 1986b, 1993 — цит. по: Schomaker e. a., 1995; Перевертин, 1994). Однако в цитируемой литературе и специальных исследованиях показано, что при выявлении влияния фитогельминтов приходится считаться с избирательной выживаемостью паразитов и компенсаторными реакциями растений, возникающими при поражении нематодами. Они зависят от фазы развития растений, окружающих условий и от плотности популяции паразита (Шестеперов, Савотиков, 1995). Кроме этого, реакция пораженного нематодой растения проявляется в значениях выживаемости и скорости размножения паразита.

Целью настоящего исследования было:

— изучение популяционного характера ответных реакций картофеля при различном исходном уровне заражения золотистой картофельной нематодой *Globodera rostochiensis* в лабораторных условиях;

- изучение влияния инвазионной нагрузки патогена на конечную численность нематод, развившихся в опытных растениях;
- получение данных по индивидуальным особенностям ответных реакций растений и популяций паразитов, обитающих в них.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Растения картофеля сорта Детскосельский (восприимчивый к поражению нематодой) выращивали в стаканчиках объемом 250 мл со стерильным песком весом 400 г. В качестве питательного раствора использовали смесь Кюпа, содержащую все необходимые для растения элементы. Подготовка растений картофеля проводилась следующим образом: клубни картофеля проращивались при комнатной температуре в течение 3 недель. Когда развивались ростки высотой 2—2.5 см, они вырезались с кусочком мякоти клубня и помещались на влажную фильтровальную бумагу на 2—3 сут до появления корешков. Затем ростки высаживались в стаканчики и через 3 дня подвергались заражению нематодой. Для каждого варианта опыта использовалось 25 растений картофеля.

Цисты *Globodera rostochiensis* получены в лабораторных условиях при заражении того же сорта картофеля в 1994 г. и хранились в сухом песке при температуре 4—5°. Жизнеспособность яиц и личинок составляла 94%. Для изучения влияния инвазионной нагрузки нематоды на растение использовались три дозы заражения (2500, 6250 и 12 500 жизнеспособных яиц и личинок на 1 растение).

Реакция картофеля на заражение оценивалась по изменению высоты, удельной скорости роста растений в онтогенезе, по весу надземной и подземной частей картофеля и его продуктивности. Состояние популяций нематод в различных вариантах опыта определялось по индивидуальным значениям численности самок нового поколения и по коэффициентам размножения нематод. Коэффициент высчитывался как отношение прижившихся нематод к используемой дозе заражения.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В ходе выполненных исследований установлены достоверные различия ($P < 0.05$) учитываемых параметров между опытными и контрольными растениями. Анализ данных удельной скорости роста надземной части картофеля выявил близкие значения этого показателя при дозах заражения 2500 и 6250 яиц и личинок нематоды (рис. 1). При высокой стартовой зараженности (12 500 яиц и личинок) темп роста растений был несколько выше, чем в контроле, но значительно ниже по сравнению с малыми дозами заражения (рис. 1).

Сходные различия отмечались и при анализе веса надземной массы растений (табл. 1). Среди опытных вариантов наибольший вес надземной массы отмечен для варианта с дозой заражения 6250 яиц и личинок нематоды.

Показатели веса подземной части растений (корни, столоны) оказались значительно выше в контроле. Влияние нематодной инвазии во всех вариантах заражения сопровождалось выраженным отставанием (табл. 2). Различия в весе подземной части контрольных и опытных растений статистически значимы. Это свидетельствует о том, что корневая система картофеля при заражении нематодами испытывает угнетение и менее развита по сравнению с контролем.

Выявленное влияние подтверждается и данными по среднему количеству образовавшихся клубней и их средней массе. С увеличением инвазионной нагрузки нематоды (варианты опыта II—IV) количество и вес клубней умень-

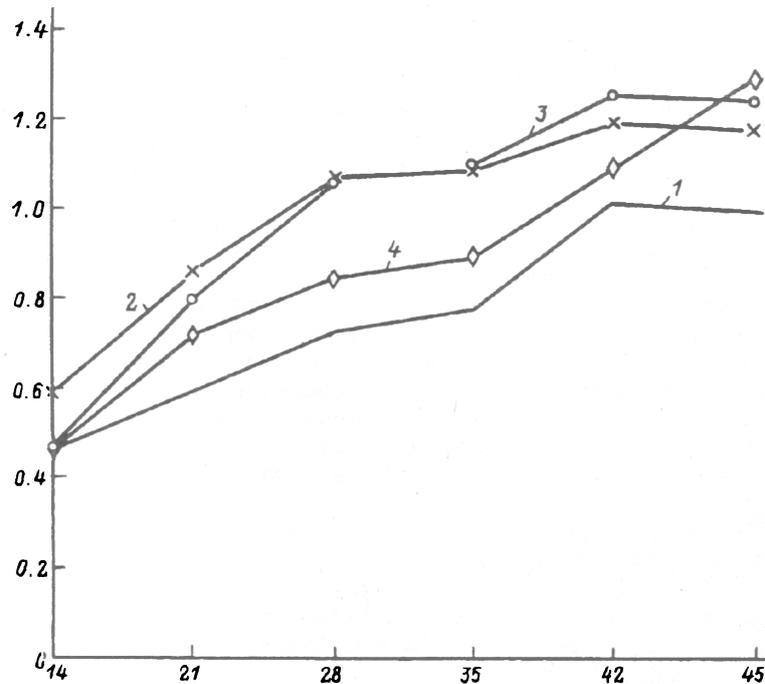


Рис. 1. Удельная скорость роста картофеля при заражении нематодой.
По оси абсцисс — удельная скорость роста (см/сутки); по оси ординат — время (сутки); доза заражения: 1 — 0 (контроль); 2 — 2500; 3 — 6250; 4 — 12 500 яиц и личинок нематоды.

Fig. 1. The unit growth rate of potato plants in case of nematode infection.

шаются, однако при заражении картофеля малым количеством нематод снижение числа клубней незначительное, а их масса даже превышает значения контроля (табл. 3). Высокая дисперсия показывает большой размах варьирования значений массы клубней в пределах варианта опыта. Различия между контролем и дозой заражения 2500 яиц и личинок нематоды при сравнении с дозами заражения 6250 и 12 500 яиц и личинок нематоды статистически значимы.

Таблица 1
Влияние нематодной инвазии на вес надземной массы картофеля
Table 1. Nematode infection effect on the aboveground weight of potato

Вариант опыта	Доза заражения (яйца и личинки)	Вес ботвы, г	
		средняя ± ошибка	дисперсия
I (контроль)	0	5.3 ± 0.184	0.85
II	2500	5.9 ± 0.18*	0.81
III	6250	6.7 ± 0.187*	0.88
IV	12500	6 ± 0.164*	0.67

Примечание. Здесь и в табл. 2: * различия значимы по отношению к контролю.

Таблица 2
 Вес подземной части при заражении нематодой
 Table 2. Underground weight of potato in a case
 of nematode infection

Вариант опыта	Доза заражения (яйца и личинки)	Вес корней и столонов, г	
		средняя \pm ошибка	дисперсия
I (контроль)	0	1.9 \pm 0.096	0.23
II	2500	1.28 \pm 0.084*	0.18
III	6250	1.19 \pm 0.083*	0.17
IV	12500	1.27 \pm 0.098*	0.24

Для характеристики состояния растения при нематодной инвазии мы использовали взаимодействие показателей веса подземной и надземной частей растения. Как показано на рис. 2, изменчивость значений веса надземной части в контроле варьирует в пределах 4—7 г, а значения подземной — от 1 до 5.5 г. При заражении растений дозой 2500 яиц и личинок нематоды вариabельность возрастает главным образом по показателям надземной массы, которая достигает максимальных значений при заражении дозой 6250 яиц и личинок. Однако при такой начальной плотности нематоды заметно снижаются не только средние значения веса корней и столонов, но и вариabельность индивидуальных значений данного показателя. Увеличение уровня заражения растений (вариант IV) приводит к выраженному снижению вариabирования обоих показателей (рис. 2).

Отмеченные выше изменения в развитии подземной части картофеля при различных уровнях заражения более наглядно можно представить в виде графиков, характеризующих связь индивидуальных значений зараженности растения (т. е. количества самок нового поколения) с показателями массы образовавшихся клубней (рис. 3). В опыте при дозе начального заражения 2500 яиц и личинок нематоды показано, что растения характеризовались выраженной тенденцией снижения массы клубней при увеличении числа самок паразита, образовавшихся в них (направление тренда показано на графике сплошной линией). При этом следует отметить высокую вариabельность как массы клубней, так и значений численности нематоды. Кроме того, выделяются растения в левой части графика, которые при минимальных значениях зараженности имели высокие значения массы клубней. В данном опыте только два растения, интенсивность заражения которых превысила 100 цист на

Таблица 3
 Средние значения массы клубней картофеля при заражении
 нематодой
 Table 3. Mean potato tuber weight in a case of nematode infection

Доза заражения (яйца и личинки)	Количество клубней, экз.		Масса клубней, г	
	среднее	дисперсия	среднее	дисперсия
0	1.2	0.25	1.52	0.33
2500	1.1	0.36	1.55	0.89
6250	0.8*	0.36	0.48*	0.21
12500	0.6*	0.24	0.58*	0.3

Примечание. * Различия статистически значимы по отношению к контролю.

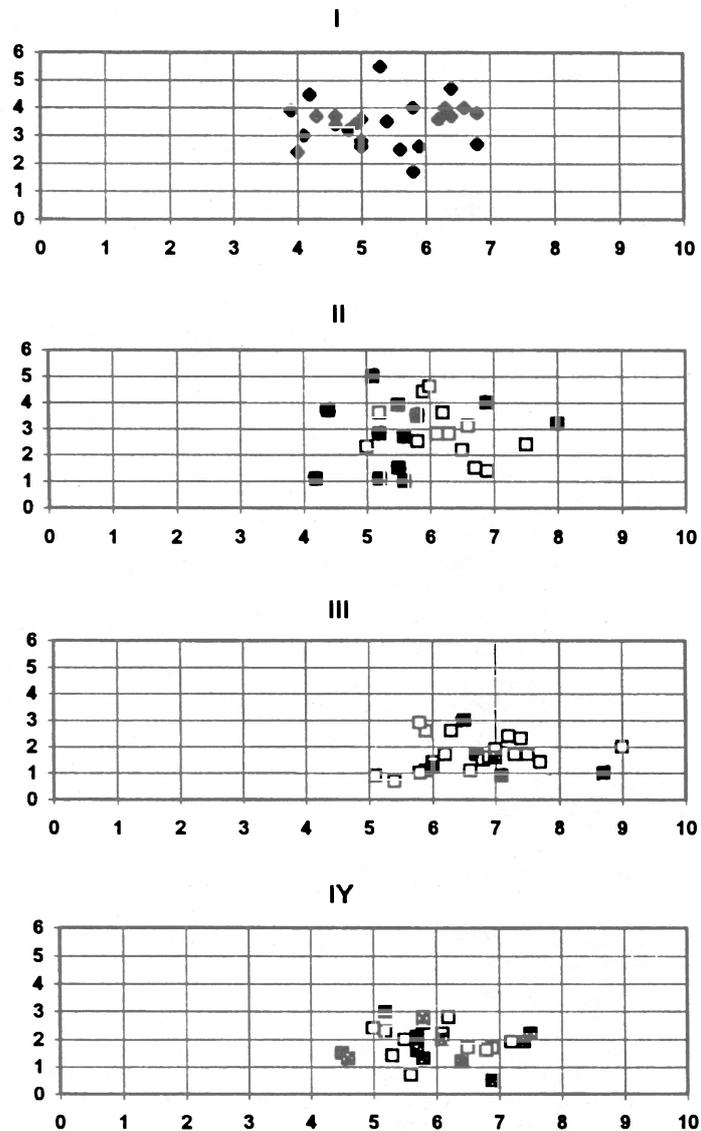


Рис. 2. Влияние различного уровня начального заражения нематодой на варибельность признаков веса надземной и подземной частей картофеля.

По оси абсцисс — вес надземной части картофеля (г); по оси ординат — вес корней и столонов (г); доза заражения: *I* — 0 (контроль); *II* — 2500; *III* — 6250; *IV* — 12 500 яиц и личинок нематоды; черный квадрат — слабо зараженные; светлый квадрат — средне зараженные, светлый квадрат с крестом внутри — сильно зараженные растения; черные ромбики — контрольные растения.

Fig. 2. The effect of various initial infection rate on the weight variability of above-ground and underground potato parts.

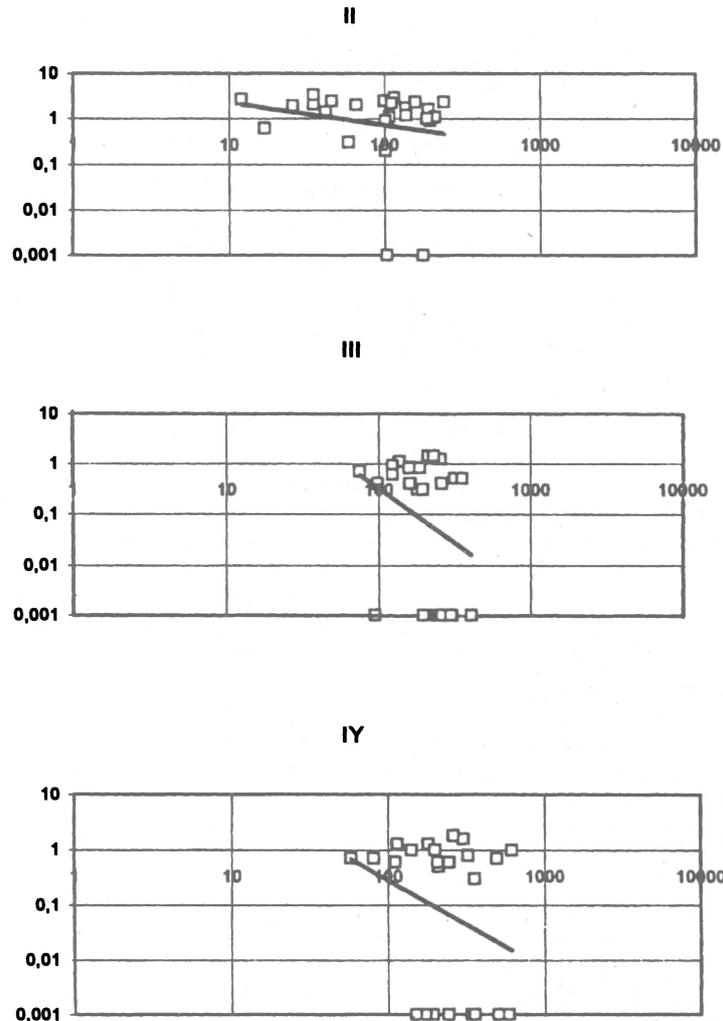


Рис. 3. Влияние нематодной инвазии на варибельность массы клубней с учетом показателей зараженности растений.

По оси абсцисс — логарифм числа цист на одно растение; по оси ординат — логарифм массы клубней картофеля; доза заражения: II — 2500; III — 6250; IV — 12 500 яиц и личинок нематоды.

Fig. 3. The effect of nematode infection on the variability of tuber weight in regard to infection indices of individual potato plants.

одно исследованное растение, не образовали клубней. Опыты с более высокими дозами стартового заражения имели сходный характер связи массы клубней с численностью паразита. Тренд имеет более высокий наклон за счет возрастания доли растений, не образовавших клубней (8 — в варианте III и 9 — в варианте IV). Воздействие паразитов, обитающих в растениях, при начальной дозе заражения 6250 яиц и личинок нематоды характеризовалось ярко выраженным по сравнению с вариантом II снижением изменчивости не только массы клубней, но и показателей зараженности. Увеличение дозы инвазии не сопровождалось, как это было отмечено в предшествующем опыте, выделением группы растений с низкой и высокой восприимчивостью к зара-

Таблица 4

Численность золотистой картофельной нематоды на корнях картофеля при различной начальной дозе заражения

Table 4. The number of golden potato nematodes developed in potato roots at various initial infection rate

Вариант опыта	Доза заражения (яйца и личинки)	Конечная численность популяции нематоды, экз.		Коэффициент размножения (k)
		самки/дисперсия	яйца и личинки	среднее/дисперсия
II	2500	109/4434	31758	12.7/8.77
III	6250	208/6976	63653	10.3/4.83
IV	12500	273/23346	71384	5.7/2.48

жению. Дальнейшее увеличение дозы заражения (вариант IV) сопровождалось лишь ростом интенсивности заражения отдельных растений при сохранении сходных параметров варьирования значений массы клубней (рис. 3).

Анализ динамики численности нематоды показал, что количество самок нового поколения на корнях растений картофеля значительно различается в зависимости от исходного уровня заражения паразитом. С увеличением инвазионной нагрузки наблюдается возрастание средних значений численности нематод и дисперсии, что указывает на увеличение варьирования индивидуальных значений зараженности растений (табл. 4). С увеличением исходного уровня заражения меняется кривая распределения численности нематоды (рис. 4). В опыте с инвазионной нагрузкой 2500 яиц и личинок (вариант I) большинство растений характеризуется слабым заражением — конечное число яиц и личинок не превышает 70 000, все данные сосредоточены в левой части графика. Увеличение уровня заражения сопровождается смещением кривой вследствие большего разнообразия значений численности нематоды (в варианте II — от 30 до 125 000 яиц и личинок нематоды), но можно выделить группу средних, наиболее часто встречающихся значений; в варианте III разброс значений увеличивается до 165 000 яиц и личинок.

Анализ еще одного показателя — коэффициента размножения (k) показал, что при низких дозах заражения репродуктивные возможности нематод максимальны (табл. 4). Высокая дисперсия k при этом свидетельствует о значительных индивидуальных различиях нематод и защитных свойств отдельных растений. При увеличении дозы заражения коэффициент размножения существенно снижается, дисперсия уменьшается, что указывает на более равномерное распределение паразита на растениях.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В данном исследовании мы рассмотрели взаимоотношения картофеля и его узкоспециализированного паразита — золотистой картофельной нематоды. Заражение *Globodera rostochiensis* более существенно воздействует на развитие корневой системы растений, вследствие чего снижается урожай клубней. Это согласуется с данными Соловьевой и др. (1989), что при нематодной инвазии больше всего страдают корни восприимчивого сорта, масса клубней и их число. Влияние на массу корневой системы зараженных нематодой растений можно объяснить замедлением роста в начале вегетации, вызванным внедрением личинок нематоды в зону роста первичных корешков. По опубликованным данным размножение картофельной нематоды находится в прямой зависимости от интенсивности роста корней картофеля, т. е. образование самок нового поколения коррелирует с общим развитием корневой системы (Storey, 1982). В нашем исследовании наблюдается снижение

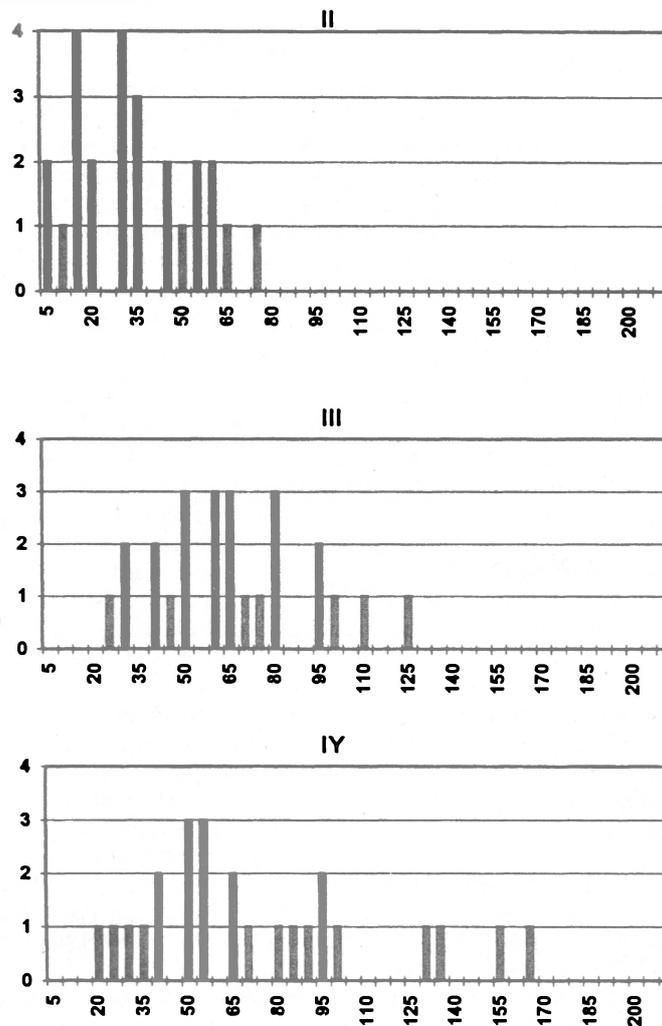


Рис. 4. Распределение численности нематод при различном уровне начальной инвазии.

По оси абсцисс — численность нематод в одном растении; по оси ординат — частоты. Доза заражения: II — 2500; III — 6250; IV — 12 500 яиц и личинок нематоды.

Fig. 4. The distribution of the nematode abundance in cases of different initial infection rate.

веса корневой системы опытных растений при увеличении исходного уровня заражения, коэффициент размножения нематод также снижается. Высокая плотность инвазионных личинок является причиной конкурентных отношений за пищевые ресурсы после проникновения личинок в корни картофеля, в результате чего снижается выживаемость и плодовитость нематод.

Надземная масса зараженных растений не испытывает угнетения. Более того, нами получены статистически достоверные результаты о стимулирующем действии малых инвазионных нагрузок на рост и вес надземной массы картофеля. Подобный эффект обнаружен при взаимодействии *Heterodera hutuli* и хмеля (von Mende, McNamara, 1995). Это подтверждает тот факт, что заражение растений малыми количествами нематод убыстряет темпы разви-

тия растения-хозяина и часто положительно сказывается на его продуктивности (Соловьева, 1984; Перевертин, 1994).

При заражении картофеля малым количеством нематод (доза начального заражения 2500 яиц и личинок нематоды) наблюдается явная неоднородность растений по характеру ответных реакций на нематодную инвазию. На рис. 2 и 3 видны две обособленные группы — слабо зараженных и среднетяжко зараженных растений. В выборке из 25 растений почти одна треть из них по массе клубней и численности популяции нематод, развившихся на корнях картофеля, показывают устойчивость к заражению, т. е. не наблюдается угнетения ростовых процессов хозяина и количество цист нового поколения нематоды невелико (рис. 3, 4). В этой связи отмечается высокая дисперсия коэффициента репродукции для паразитов новой генерации. На рис. 2 показано, каким образом слабозараженные растения (черные квадраты) распределяются по весу надземной и подземной частей картофеля. В большинстве своем они имеют вес ботвы более низкий, чем растения со средним заражением. По весу корней и столонов у всех растений наблюдается значительная вариабельность. При увеличении инвазионной нагрузки (доза заражения 6250 яиц и личинок нематоды) ответная реакция картофеля была более однородной. У большей части растений наблюдаются сходные показатели высоты стебля, значения коэффициента репродукции также имеют более низкую вариабельность. Снижение устойчивости растений приводит к более равномерному заражению и сходным показателям реакции хозяина на паразита (масса клубней, вес корневой системы и ботвы). На рис. 2 можно видеть, что только единичные растения несут на корнях небольшое количество самок нематоды. Выделяются и 3 сильно зараженных растения, имеющих большой разброс значений веса надземной массы. Дальнейшее увеличение инвазионной нагрузки (12 500 яиц и личинок) вызывает, как отмечалось ранее, возрастание разнообразия значений численности развившихся нематод. При этом изменчивость значений массы клубней и веса подземной части меняется незначительно. Иными словами, рост интенсивности заражения, наблюдаемый в варианте IV, не сопровождается выраженным угнетением роста корней (рис. 2, 3). В данном случае можно отметить выделение трех групп: на фоне большой группы средне зараженных растений обособляются единичные слабо зараженные и увеличивается число сильно зараженных растений.

Таким образом, ответные реакции растения-хозяина и конечная численность популяций нематод, развившихся на корнях картофеля, определяются начальной плотностью паразита.

ВЫВОДЫ

Популяционный характер ответных реакций растения на нематодную инвазию различается в зависимости от исходного уровня заражения. При заражении картофеля малым количеством нематод выявляется группа растений, устойчивых к заражению. Инвазионная нагрузка в 6250 жизнеспособных яиц и личинок нематоды оказывает наиболее мощное действие, вызывающее почти однородную ответную реакцию растения-хозяина на заражение по таким параметрам, как высота стебля, вес ботвы и подземной части. При увеличении уровня заражения до 12 500 яиц и личинок наблюдается рост интенсивности заражения растений при сохранении сходного характера ответных реакций хозяина на заражение.

Исходная плотность популяции нематоды является лимитирующим фактором для развития паразита. С увеличением инвазионной нагрузки снижается коэффициент размножения нематод.

Распределение численности нематод на растении зависит от дозы стартового заражения.

Список литературы

- Парамонов А. А. Основы фитогельминтологии. Т. 3. М.: Наука, 1962. 480 с.
- Перевертин К. А. К вопросу о стимуляции прироста биомассы сельскохозяйственных культур минимальными — ниже порога толерантности — инвазионными нагрузками фитонематод // Тез. докл. I Всеросс. конф. по свободноживущим и паразитическим нематодам. Борок, 1994. С. 22—23.
- Рийспере А. Влияние уменьшения ассимиляционной поверхности и интенсивности освещения растения-хозяина на развитие картофельной нематоды // Изв. АН ЭССР. Биол. 1988. Т. 37, № 1. С. 36—43.
- Соловьева Г. И. Взаимоотношения нематод и растений в системе паразит—хозяин // Итоги науки и техники. Т. 4. Защита растений. М., 1984. С. 28—113.
- Соловьева Г. И., Потаевич Е. В., Богданова А. П., Макарычева И. В., Коваленко Т. Е. Физиология глободерорезистентности картофеля. Л.: Наука, 1989. 134 с.
- Шестеперов А. А., Савотиков Ю. Ф. Карантинные фитогельминтозы. Кн. 1. М.: Колос, 1995. 463 с.
- Mend N., von, McNamara D. G. Biology of the hop cyst nematode *Heterodera humuli*. II. Host-parasite relationship of the nematode and its interaction with *Verticillium albo-atrum* // Ann. Appl. Biol. 1995. Vol. 126, N 3. P. 517—526.
- Schomaker C. H., Been T. H., Seinhorst J. W. A growth model for plants attacked by nematodes // Potato Ecology and Modelling of Crops under Conditions Limiting Growth. 1995. P. 197—214.
- Storey G. W. The relationship between potato root growth and reproduction of *Globodera rostochiensis* (Woll.) // Nematologica. 1982. Vol. 28, N 2. P. 210—218.

Институт биологии КФ РАН,
Петрозаводск, 185 610

Поступила 13.11.1996

EXPERIMENTAL STUDY OF POPULATION ASPECTS IN HOST-PARASITE INTERACTION WITH AN EXAMPLE OF POTATO—GOLDEN POTATO NEMATODE *GLOBODERA ROSTOCHIENSIS*

E. P. Ieshko, E. M. Matveeva, L. I. Gruzdeva

Key words: potato, golden potato nematode *Globodera rostochiensis*, parasite number, plant growth.

SUMMARY

The nature of potato population responses to the infection with the golden potato nematode *Globodera rostochiensis* was studied. The variability of host-plant parameters and the distribution of nematodes in dependence upon the initial infection rate have been shown.