

УДК 632.651

**ЭВОЛЮЦИЯ ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ
СТВОЛОВЫХ ФИТОНЕМАТОД
КАК РЕЗУЛЬТАТ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЙ
КОАДАПТАЦИЙ С ХОЗЯЕВАМИ И ПЕРЕНОСЧИКАМИ**

© 2023 г. А. Ю. Рысс*

Зоологический институт РАН,
Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034 Россия
*e-mail: nema@zin.ru

Поступила в редакцию 03.10.2023 г.

После доработки 17.11.2023 г.

Принята к публикации 18.11.2023 г.

В обзоре охарактеризованы основные аспекты исследований фауны и эволюции ствольных нематод: 1) фаунистические исследования природных очагов ствольных нематод позволяют выявить оппортунистические патогены деревьев и предсказать вероятность превращения оппортунистических патогенов в истинных патогенов лесных и парковых сообществ; 2) по материалам из природных очагов можно выявить нематод-антагонистов переносчиков опасных грибных и нематодных инфекций, таких антагонистов можно в перспективе использовать для биологического метода защиты растений; 3) дауеры у предков ствольных гельминтов играли роль как стадия выживания в сукцессии декомпозиции детрита, а затем приобрели функцию дисперсии и ещё позднее – трансмиссии за счет насекомых-переносчиков; 4) при мониторинге больших деревьев необходимо исследовать дауреров, поскольку половозрелые гельминты могут отсутствовать в тканях дерева; 5) паразиты произошли от участников детритной пищевой сети и сохранили в жизненном цикле детритоюдную фазу как часть пропативного поколения; 6) переносчики в жизненном цикле фитопатогенных нематод унаследованы от ассоциаций детритоюдных нематод, а не служат поздним приобретением предкового диксенного жизненного цикла «нематода–гриб–растение»; 7) несмотря на значительное различие длительности фаз цикла нематода–дерево и нематода–переносчик, специфичность нематод двойственная: во-первых, к переносчику и, во-вторых, к природному растению-хозяину (результат фитотеста с исключением переносчика).

Ключевые слова: антагонисты переносчиков, даур-личинки, оппортунистические патогены, поликсенные циклы, предсказание риска инвазий, растение-хозяин, трансмиссия паразитов, фитотесты гостальной специфичности

DOI: 10.31857/S0031184723060029; **EDN:** RWBUKP

Цель исследования – выявление общих закономерностей эволюции ассоциаций фитонематод с хозяевами и переносчиками. Это обзорная работа на базе собственных исследований автора в 2003–2023 гг. и использования наиболее интересных и часто цитируемых работ по данной теме других исследователей.

Фауна стволовых нематод на уровне родов близка к фауне нематод почвы, что обусловлено принадлежностью большинства этих гельминтов к детритной пищевой цепи. Об этом говорит сопоставление списков родов в классических монографиях по стволовым нематодам (Fuchs, 1930, 1937; Rühm, 1956) и сводок по трофической характеристике почвообитающих нематод (Bongers, 1990; Yeates et al., 1993). Однако в дополнение к родам, общим с почвообитателями, среди стволовых нематод имеются также энтомохорные таксоны со сложными поликсенными циклами. Они наиболее интересны для паразитологических исследований из-за разнообразия связей с ассоциантами в паразитарных системах, а также потому, что среди них имеются настоящие опасные патогены древесных насаждений, в т.ч. карантинного значения.

К наиболее известным нематодозам относятся болезни деревьев – вилты (англ. *wilt*, болезни увядания, с симптомами усыхания всей листвы и ветвей) и суховершинность (англ. *dieback*, усыхание верхушек). Обычно стволовые нематоды ассоциированы с нематодными вилтами – это усложненные энтомо-векторные микозы с участием нематод. Как правило, переносчик – жук, который в специальных ямках (микангиях и нематангиях) переносит споры и инвазионные стадии нематод с больного дерева на здоровое. Наиболее известные возбудители таких заболеваний – нематоды рода *Bursaphelenchus*: *B. xylophilus* для хвойных (Jones et al., 2013), а также *B. ulmophilus* и *B. crenati* для лиственных деревьев (Ryss et al., 2015, 2019, рис. 1).



Рисунок 1. Слева – вилт вяза, или Голландская болезнь ильмовых (ГБИ, англ. DED: *Dutch elm disease*) Санкт-Петербург, Каменный остров, угол Каменноостровского проспекта со 2-й Березовой аллеей. ГИС 59.9796, 30.2990. Справа – вилт хвойных, сосна обыкновенная, Гомельская область, Беларусь.

Figure 1. Left: Dutch elm disease (DED) St. Petersburg, Kamennyi Island, crossing of Kamennooostrovsky prospekt with 2nd Berezovaya alleya. GIS 59.9796, 30.2990. Right: conifer wilt disease, Scotch pine, Gomel region, Belarus.

Жизненные циклы бурсафеленхов включают насекомое в роли переносчика/ или хозяина нематод. Этим обеспечивается циркуляция инфекции и дисперсия паразита/патогена. Поликсенный цикл энтомохорных нематод на примере *Bursaphelenchus*

micronatus показан на рис. 2. В цикле нематода связана с тремя ассоциантами – жуком (переносчиком) и древесным растением (хозяином), а после смерти растения также с разрушающим это растение мицелием гриба (т.е. вторым хозяином), которого доставил в дерево жук-переносчик в специализированных ямках-микангиях в грудном отделе. Патогенность обусловлена заполнением смоляных каналов хвойных деревьев массами нематод (Mamiya, 2008). Смоляные каналы пронизывают флоэму и ксилему по стволу дерева и служат защитной системой растения. Их стенки секретируют гидрофобные защитные смолы – терпеноиды. Нематоды заполняют каналы и блокируют перемещение смол, а также разрушают стенки каналов во время питания, прокалывая их ротовыми стилетами. В результате разрушения смоляных каналов нематодами происходит проникновение частиц гидрофобных терпеноидов и вторичных метаболитов в трахеиды, ответственные за водный транспорт в ксилеме. Сокодвижение в стволе дерева останавливается, происходит локальная эмболия в трахеидах, которые заполняются пузырьками газа, и наступает увядание (вилт) кроны дерева и разрушение камбия (Kuroda, 2008). При отмирании дерева его ткани в течение нескольких дней заселяются мицелием фитопатогенных грибов, также инокулированных жуками-переносчиками. Нематоды переходят от питания живыми клетками хозяина к питанию мицелием его паразитов-грибов. У лиственных деревьев защитными веществами служат преимущественно лигнины, выделяемые клетками стенок сосудов флоэмы и наружного слоя ксилемы (Bhuiyan et al., 2009), в этих тканях образуются полости, где также наблюдается усиленное размножение стволовых нематод (Ryss et al., 2019). Питание и патогенез нематод лиственных сходны с этими процессами у хвойных растений.

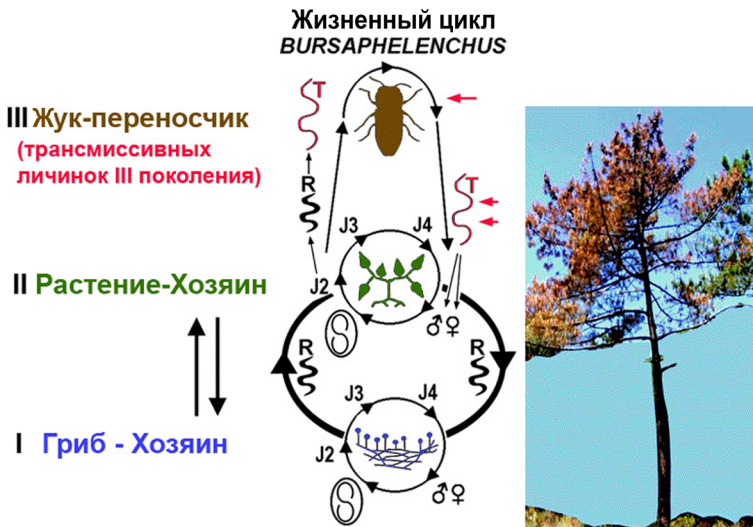


Рисунок 2. Жизненный цикл энтомохорных фитопатогенных нематод на примере *Bursaphelenchus micronatus*: J2–J4 – личинки, R – резистентные стадии (дауеры-1), T – дауеры-2 (трансмиссивные личинки).

Figure 2. Life cycle of entomochore wood-inhabiting nematode pests on example of *Bursaphelenchus micronatus*.

В данном обзоре рассмотрены жизненные циклы нескольких паразитических стволовых нематод (микотрофов и мико-фитопаразитов), которые позволяют решить важнейшие вопросы функционирования систем «паразит–переносчик–хозяин» на стыке фундаментальной паразитологии и практики карантинного менеджмента (рис. 3).

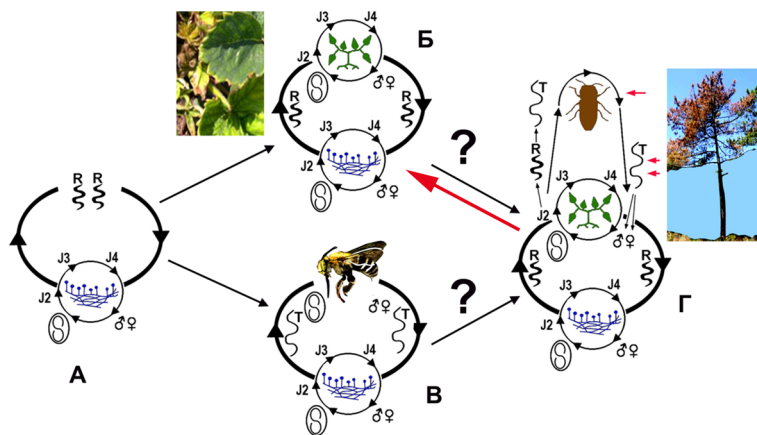


Рисунок 3. Жизненные циклы стволовых нематод сем. Aphelenchidae и Aphelenchoididae с возможными путями трансформации: А – роды *Aphelenchus* и *Paraphelenchus*; Б – род *Aphelenchoides*; В – семейства *Anguinidae*, *Sphaerulariidae* и род *Bursaphelenchus* – группа *Kevinii*; Г – род *Bursaphelenchus* – группа *Xylophilus* и большинство видов рода *Bursaphelenchus*.

Figure 3. Life cycles of wood inhabiting nematodes of the families Aphelenchidae and Aphelenchoididae with possible transformation ways.

Задачи обзорного исследования: а) Предсказание рисков новых инвазий патогенов; б) Обнаружение естественных антагонистов в природных ассоциациях для использования в качестве перспективных акторов биометода борьбы/защиты от/менеджмента стволовых патогенов; в) Выяснение причин появления дауров (стадий выживания и трансмиссии) в эволюции жизненных циклов и использование дауров в диагностике карантинных патогенов и картировании ассоциаций; г) Проверка гипотез последовательности наращивания состава ассоциаций и усложнения траекторий жизненных циклов в эволюции; д) Оценка относительной значимости гостальной специфичности в паразитарной системе: что важнее – переносчик или хозяин?

Материалом для обзора послужили собственных многолетние сборы автора и наиболее интересные и часто цитируемые результаты из публикаций других исследователей по данной тематике. Эти исследования процитированы в разделах, сгруппированных по указанным выше задачам исследования.

ПРЕДСКАЗАНИЕ РИСКОВ НОВЫХ ИНВАЗИЙ ПАТОГЕНОВ

Исследования ассоциаций с переносчиками дают возможность проследить изменения в системах «нематода–переносчик–дерево» в географическом контексте и сделать предсказания рисков инвазий новых видов в лесные и парковые насаждения, и иллюстрировать возможные риски уже известными примерами инвазивных нематодозов.

Материалом для данного обзора послужили многолетние исследования автора, проведенные совместно с С.А. Субботиным (Ryss, Subbotin, 2023) методами морфологической и молекулярной идентификации, а также с выявлением ассоциантов переносчиков и деревьев-хозяев нематод в их природных очагах. Сборы затронули 16 регионов России (Приморье, Иркутская обл., Хабаровский край, Бурятия, Новосибирская обл., Томская обл., Курганская обл., Нижний Новгород, Кировская обл., Санкт-Петербург и Ленинградская область, Москва и Московская обл., Карелия, Смоленская обл., Севастополь, Краснодарский край и Республика Дагестан), а также 4 региона Беларуси (Минская обл., Пинский р-н, Гомельский р-н, и Беловежская Пуща). Было обработано около 600 древесных и энтомологических образцов, поставлено более 60 живых культур (видов и популяций-изолятов); постоянные препараты и генетические образцы депонированы в коллекции (УФК ЗИН РАН).

Оценка потенциальной патогенности нематод и их ассоциантов из естественных очагов – важная задача в разработке моделей риска. Патогены могут быть оппортунистическими и настоящими. Ключевое событие для разработки модели риска: сочетание условий, при которых *оппортунистический патоген* может модифицировать жизненный цикл до превращения в *истинного* патогена (англ. *true pathogen*).

В качестве наиболее яркого и общеизвестного примера патогена карантинного значения (список А2 ЕРРО) большинство исследователей рассматривают паразита хвойных насаждений *Bursaphelenchus xylophilus* (Steiner & Buhner, 1934) Nickle, 1970 (ССН, сосновая стволовая нематода), вызывающего гибель хвойных насаждений в южной Азии и южной Европе. Эта нематода происходит из северной Америки, где паразитирует на хвойных, но не наносит там существенного ущерба и рассматривается как оппортунистический патоген (Donald et al., 2003; Togashi et al., 2023), т.е. способствует гибели очень старых и ослабленных деревьев, но не повреждает здоровые деревья местных видов сосновых.

История расселения этой нематоды с преобразованием этого патогена из оппортунистического в истинный патоген особого карантинного значения проиллюстрирована на рис. 4. В XX веке вид *B. xylophilus* проник с древесной тарой из Америки в южную Азию: в Японию (Tokushige, Kiyohara, 1969; Kiyohara, Tokushige, 1971; Mamiya, Enda, 1972; Futai, 2008), в материковый Китай, где нематоды были обнаружены впервые в 1982 г. (Cheng et al., 1986; Zhao, 2008), и в Корею (Shin Sang-Chul, 2008). На рубеже 1980–1990-х при эвакуации португальской колонии Макао из Китая нематода *B. xylophilus* с древесной тарой попала в Португалию (о. Мадейра и порт Сетубал вблизи г. Лиссабона). С тех пор этот фитопаразит распространился уже в южной Европе, сменив по пути миграции разные виды переносчиков в пределах одного рода жуков-усачей *Monochamus* (Coleoptera: Cerambycidae) и несколько поражаемых видов сосны *Pinus* spp. (Mallez et al., 2014), и был зарегистрирован как карантинный патоген для стран ЕС (Mota et al., 1999; Ryss et al., 2005; Рысс и др., 2008; Mota, Vieira, 2008; Zhao et al., 2008; Li et al., 2022).

Хотя в инфекции с переносчиком рода *Monochamus* участвуют, кроме нематод *B. xylophilus*, также офиостомовые грибы, было доказано, что *истинным патогеном* служит именно ССН, который разрушает сначала стенки смоляных каналов, а затем всю проводящую систему хвойных деревьев (Kuroda, 2008; Mamiya, 2008).

Этот успех быстрой колонизации и особого патогенеза был обусловлен двумя важными факторами. Во-первых, все хозяева и переносчики представляли собой близкие виды в пределах одного рода или семейства древесных растений. Во-вторых,

большинство видов, относящихся к разнообразным филогенетическим кладам рода *Bursaphelenchus*, обнаружены в естественных биотопах тихоокеанского побережья Азии (помечены кружками на рис. 4), т.е. можно предполагать, что этот вид сформировался при недавней исторической миграции предка (вида того же рода *Bursaphelenchus* группы *Xylophilus*) через ныне исчезнувший Берингов перешеек, а в XX веке с древесной тарой вернулся на историческую родину (восточную Азию), где встретил весьма сходных хозяев рода *Pinus* и переносчиков рода *Monochamus*.

Данный пример позволяет рассмотреть возможные перспективы смены роли оппортунистических патогенов и на других видах энтомохорных нематод, обнаруживаемых при мониторинге естественных очагов инфекции.



Рисунок 4. История проникновения стволовой нематоды *Bursaphelenchus xylophilus* из восточной Азии в северную Америку, затем возвратное вторжение в южную Азию и антропогенный перенос в южную Европу с древесной тарой (по: Рысс и др., 2008). Зелеными кружками обозначены местонахождения видов разных клад (групп) рода *Bursaphelenchus* в Азии (по собственным и литературным данным).

Figure 4. History of the spread of the ancestor of *Bursaphelenchus xylophilus* from East Asia to North America, then its return route to South Asia with the subsequent anthropogenic invasion of Southern Europe (according to: Рысс и др., 2008). Localities of the *Bursaphelenchus* species in Asia (according to own data and literature data) are indicated by green circles.

Теоретической основой оценки риска эпифитотии за счет пробуждения природных рефугиумов паразитов служат 2 концепции: природной очаговости трансмиссивных болезней Е.Н. Павловского (1964) и биологических инвазий международной Конвенции по биологическому разнообразию (Convention on Biological Diversity, CBD, <https://www.cbd.int/>); первая концепция – это частный случай второй концепции применительно к паразитам с эндемичным переносчиком и способностью к замене хозяина (параксении) филогенетически или экологически близким видом.

По CBD-критериям для потенциально инвазивного вида можно оценить вероятность превращения оппортунистических фитогельминтов в настоящие патогены по следующим параметрам: а) высокой скорости репродукции; б) специфичностью к региональным растениям-хозяевам и жукам-переносчикам на уровне рода, б) поликсенному энтомохорному циклу и филогенетической близостью к уже известным карантинным патогенам (сосновая стволовая нематода *Bursaphelenchus xylophilus*).

В результате мониторинга в 2014–2022 г. (Ryss, Subbotin, 2023) исследованы очаги 24 видов стволовых нематод, каждому виду даны молекулярная и экологическая характеристика, идентифицированы ассоцианты – хозяева и переносчики, а также

прослежены возможные маршруты инвазии между очагами и антропогенными экосистемами. Для траекторий маршрутов распространения патогенов использовали сочетание картографии (точки местонахождений самих видов, а также видов их клад на карте) и филогенетическое древо видов рода *Bursaphelenchus* и семейства Aphelenchoididae, тем же способом, которым прослеживал филогеографию видов культурных растений Н.И. Вавилов. Эти данные приведены ниже по статье Рысса и Субботина (Ryss, Subbotin, 2023).

Этим условиям удовлетворяют обнаруженные в мониторинге 2014–2022 г. (Ryss, Subbotin, 2023) виды рода *Bursaphelenchus*: *B. zvyagintsevi* (группа *Abietinus*), *B. michalskii* (группа *Eggersi*), *B. eremus* и *B. laciniatae* (группа *Eggersi*), *B. willibaldi* (группа *Fungivorus*), *B. fraudulentus* и *B. mucronatus* (группа *Xylophilus*), *B. ulmophilus* (группа *Hofmanni*), *B. crenati* (группа *Sexdentati*); кроме *B. mucronatus*, это паразиты лиственных деревьев, ранее не исследованные столь подробно, как гельминты хвойных.

Используя древо филогении, составленное по генам-маркерам популяций, полученных в ходе мониторинга (Ryss, Subbotin, 2023) (рис. 5), можно смоделировать пути дисперсии видов и групп видов патогенов. Ниже даны примеры таких моделей потенциальных рисков распространения стволовых фитопаразитов из естественных очагов.

Bursaphelenchus zvyagintsevi Ryss & Subbotin, 2023, группа *Abietinus*. Новая находка в Хабаровске. Группа *Abietinus*, ясень *Fraxinus mandshurica*, личинки и куколки короеда *Hylesinus laticollis*. Филогенетически близок к видам бурсафеленхов восточной Азии из *Pinus* spp.: *B. sinensis* и *B. aberrans*. Это первое обнаружение вида группы *Abietinus* в лиственных деревьях и первая идентификация переносчика для этой группы видов (клады филогенетического древа). Из прежних находок видов группы в восточной Азии можно сделать вывод об исторической дисперсии группы с юга на север континента.

Bursaphelenchus michalskii Tomalak & Filipiak 2019, группа *Eggersi*. Новая находка: Дагестан, переносчик *Scolytus jaroschewskii* – древесный хозяин *Ulmus minor*. Типовое и единственное до сих пор местонахождение – Польша, ассоциация: *S. scolytus* – *U. laevis* – (т.е. ассоциация данного вида нематоды и его ассоциантов «*Scolytus–Ulmus*», такая же, как и для всей субклады *Eggersi-2*). Очевидно, что новая находка – старт дисперсии вида из Кавказа в центральную Европу.

Сходные результаты для нового обнаружения в Приморье вблизи Уссурийского заповедника другого патогена ильмовых *Bursaphelenchus ulmophilus* Ryss et al., 2015 (группа *Hofmanni*): древесный хозяин *Ulmus davidiana* var. *japonica* и переносчик короед *Scolytus jacobsoni*. Предполагаемый маршрут дисперсии из восточной Азии (Приморье, новая находка) в парк Санкт-Петербурга и Москвы, где этот вид был впервые обнаружен и описан в ассоциации вяза *Ulmus glabra* и переносчика *Scolytus multistriatus* (Ryss et al., 2015).

Bursaphelenchus eremus, группа *Eggersi* (рис. 6), ассоциация: дуб *Quercus robur* и короед *Scolytus intricatus*. Обнаружен в месте гибели заповедной дубравы в Нижнем Новгороде (Рысс, Мокроусов, 2014; Ryss, Subbotin, 2023). Известен в той же ассоциации из Германии, где характеризуется как вторичный патоген-оппортунист без видимого ущерба дубравам (Ryss et al., 2005). Предполагаемый маршрут дисперсии из западной Европы в Россию.

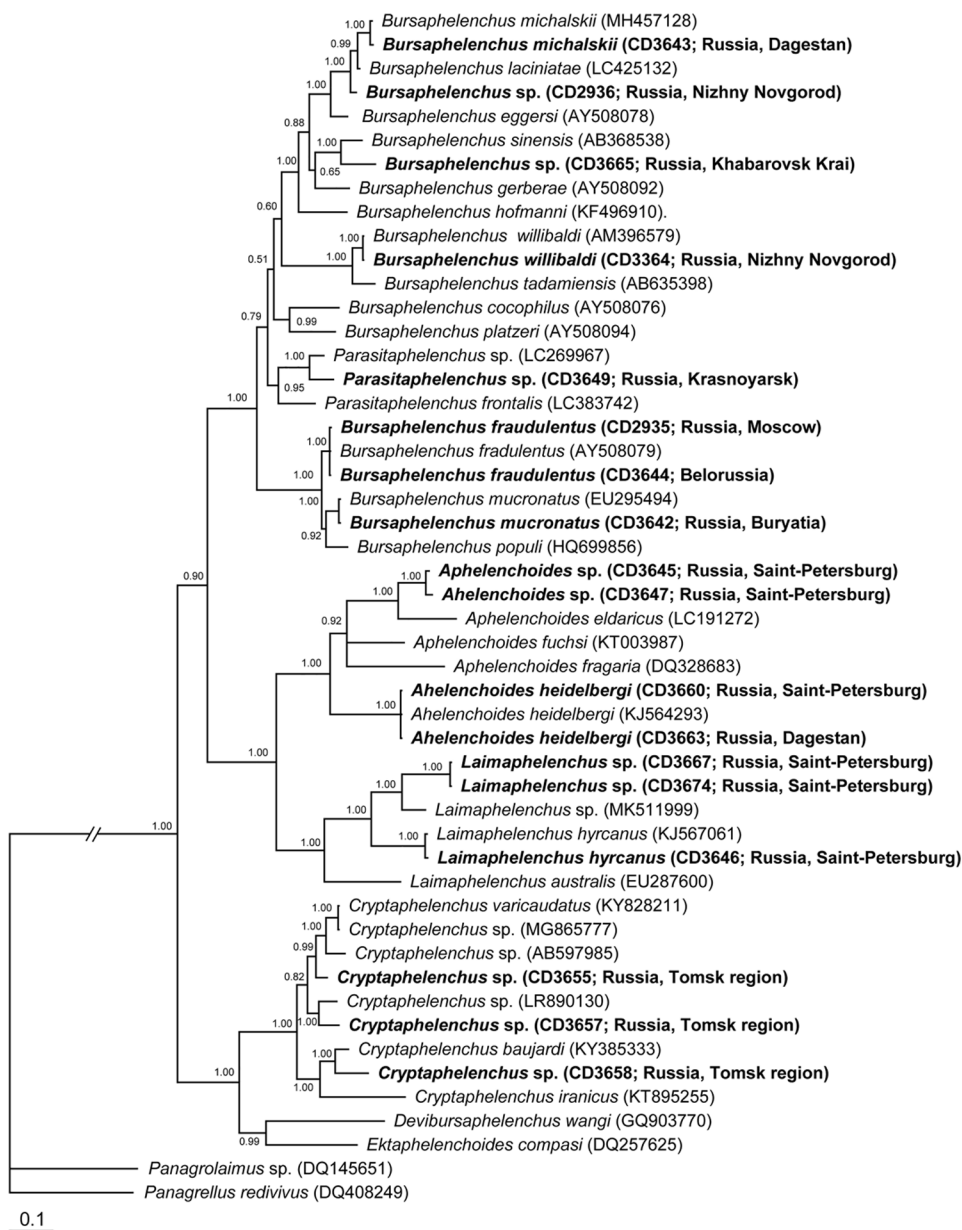


Рисунок 5. Филогенетические отношения нематод сем. Aphelenchoidea по результатам Байесовского анализа, по последовательности гена 28S rRNA (ntax = 65 nchar = 913), новые последовательности мониторинга очагов России и Беларуси выделены жирным шрифтом (по: Ryss, Subbotin, 2023).

Figure 5. Phylogeny of the nematode family Aphelenchoidea, Bayesian analysis, 28S rRNA (from: Ryss, Subbotin, 2023).

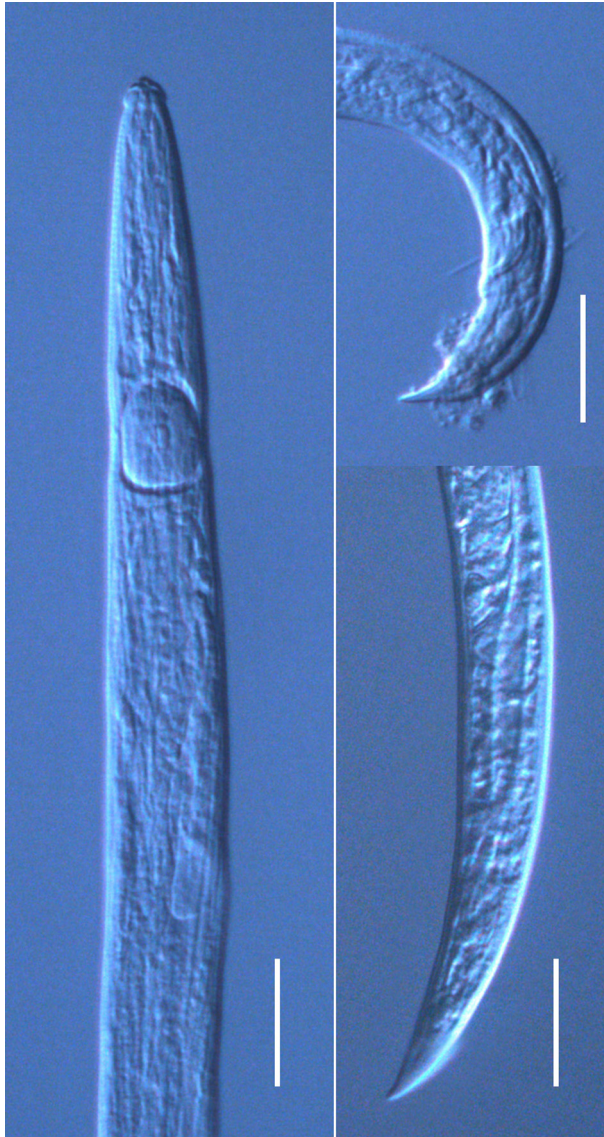


Рисунок 6. *Bursaphelenchus eremus* (группа *Eggersi*), дуб *Quercus robur*, короед *Scolytus intricatus*. Гибель заповедной дубравы в Нижнем Новгороде. Известен из Германии, где характеризуется как вторичный патоген-оппортунист без видимого ущерба дубравам.

Figure 6. *Bursaphelenchus eremus* (*Eggersi* group), Nizhni Novgorod, association: *Quercus robur* (heavy wilt) and *Scolytus intricatus*.

В Нижнем Новгороде в Ботаническом саду ННГУ им. Лобачевского в галереях короеда в стволе дуба *Quercus robur* обнаружен оппортунистический патоген *Bursaphelenchus willibaldi* (группа *Fungivorus*), вредоносный в Германии, Румынии и Ирана для древесных растений семейств *Fagaceae* и *Pinaceae* (Schönfeld et al., 2006;

Calin et al., 2013; Miraez et al., 2016). Предполагаемый маршрут дисперсии из западной (передней) Азии и Балкан в центральную Европу и затем в восточную Европу (в рамках специфичной ассоциации «*Scolytus–Quercus*»).

Проведенный анализ точек находок выявляет потенциальные маршруты дисперсии патогенов и точки локальных первичных природных или вторичных очагов инвазивных видов.

ВЫЯВЛЕНИЕ ПОТЕНЦИАЛЬНЫХ АГЕНТОВ БИОКОНТРОЛЯ В ЛОКАЛЬНЫХ АССОЦИАЦИЯХ ОПОРТУНИСТИЧЕСКИХ ПАТОГЕНОВ

Обнаружение в природных очагах видов энтомопатогенных нематод, часть цикла которых проходит в насекомых-переносчиках, открывает перспективу разработки биометода борьбы с трансмиссивными болезнями леса, конечно, при условии успеха постановки массовых культур энтомопатогенов.

В природных ассоциациях фитопатогенов выявлены возможные виды-антагонисты стволовых патогенных нематод и их переносчиков, что перспективно для технологий биоконтроля патогенов, а именно виды родов *Parasitorhabditis*, *Deladenus*, *Hexatylys*, *Prothallonema*, *Micoletzkyia* (Ryss, Subbotin, 2023). Виды этих родов нематод – паразиты гемоцеля и гонад переносчиков, снижающие плодовитость насекомых (Чижов и др., 2019), а вид *Deladenus siricidicola* введен в промышленную культуру Р. Беддингом (классиком технологий биоконтроля насекомых с помощью энтомопаразитических нематод) для борьбы с уничтожающим сосновые насаждения рогохвостом *Sirex noctilio* (Siricidae) в Австралии (Bedding, Akhurst, 1974; Bedding, 1993). Беддинг посвятил всю жизнь разработке технологий культивирования и поддержания вирулентности промышленных изолятов *D. siricidicola* и стал одним из самых коммерчески успешных специалистов по биоконтролю насекомых вредителей в мире. В нашем исследовании (Ryss, Subbotin, 2023) были выявлены и переописаны виды энтомопаразитических и энтомохорных (т.е. с переносчиком в жизненном цикле) нематод из лиственных: *Deladenus posteroporus* (рис.7), *Diplogasteroides nix*, *Laimaphelenchus hyrcanus*.

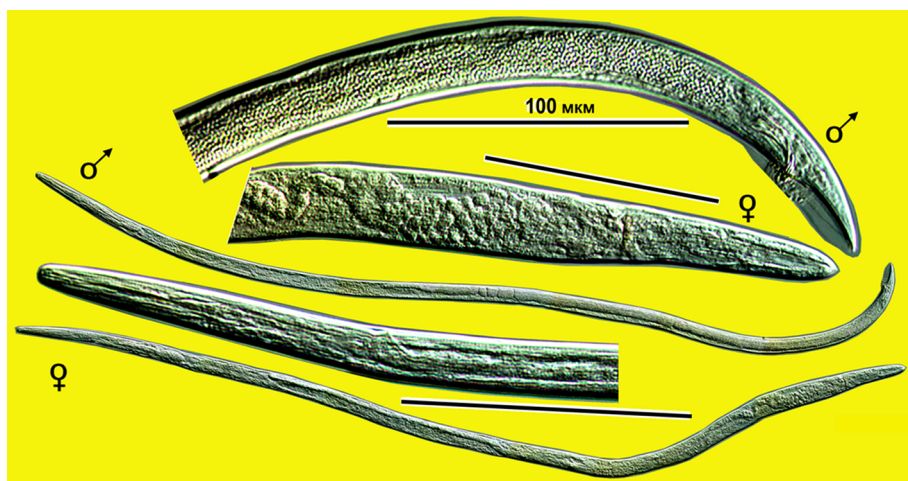


Рисунок 7. *Deladenus posteroporus* из флоэмы дуба *Quercus robur*.

Figure 7. *Deladenus posteroporus* from phloem of *Quercus robur*.

ДАУЕРЫ (СТАДИИ ВЫЖИВАНИЯ И ТРАНСМИССИИ)
В ЭВОЛЮЦИИ ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ
И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ИХ В ДИАГНОСТИКЕ КАРАНТИННЫХ ПАТОГЕНОВ

В поликсенном цикле критичными звеньями для выживания гельминта в экосистеме служат стадии расселения (трансмиссии). Они выполняют одновременно функции стадий покоя (диапаузы), дисперсии в пространстве и связи между гемипопуляциями паразита в разных хозяевах. У стволовых нематод такими стадиями служат диморфные личинки – дауеры, представляющие собой одну из стадий обычного онтогенеза из серии линек, но с изменениями морфологии и физиологии. По структуре полового зачатка дауеры соответствуют аналогичной стадии пропативного поколения цикла. Но они малоподвижны или неподвижны, тело их расширено, С-образно искривлено и забито жировыми гранулами. Стома и глотка редуцированы из-за отсутствия активного питания на стадии дисперсии (рис. 8). Они могут располагаться под элитрами жуков-переносчиков или в специальных ямках – нематангиях грудного отдела личинки, куколки или имаго переносчика (рядом с микангиями, рис. 9 и 10), или в трахеях переносчика, или в старой гниющей древесине.



Рисунок 8. Дауеры J4D *Bursaphelenchus mucronatus* отличаются от обычных личинок пропативного поколения J4 редуцированными стомой и глоткой (по: Рысс, 2016).

Figure 8. *Bursaphelenchus mucronatus*, dauers J4D differing from J4 in reduced stoma and pharynx (after: Рысс, 2016).

Для выявления стадии покоя, ответственной за выживание популяции, мною совместно с К.С. Поляниной были проведены опыты *in vitro* на 4 видах стволовых нематод из разных таксономических групп (Polyanina, Ryss, 2021; Ryss, Polyanina, 2022a, 2022b, 2022c).

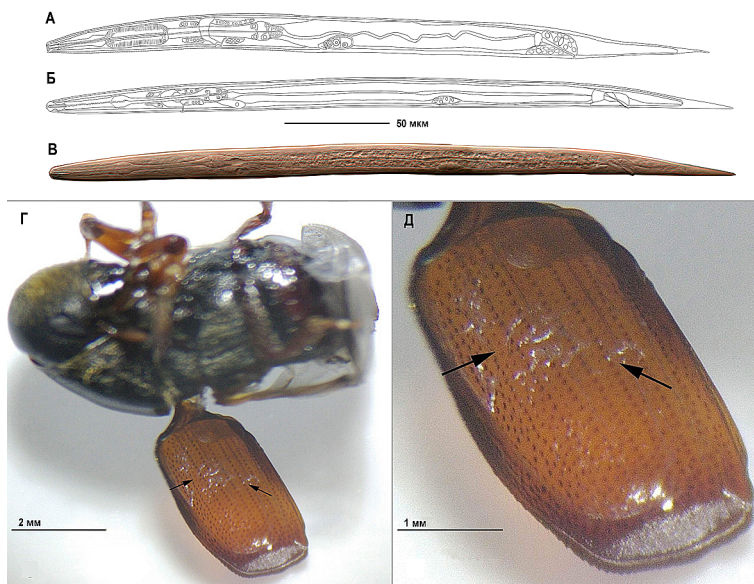


Рисунок 9. Энтомохорные трансмиссивные дауеры *Rhabditolaimus ulmi* на надкрыльях жука-переносчика – заболонника струйчатого *Scolytus multistriatus*: А – обычная личинка; Б, В – специальные непитающиеся дауер-личинки, приспособленные для трансмиссии насекомым; Г, Д – дауеры на надкрыльях жука (указаны стрелками) (по: Ryss et al., 2021).

Figure 9. Entomochore transmissive dauers of *Rhabditolaimus ulmi* under elytrae of its vector, the beetle *Scolytus multistriatus* (after: Ryss et al., 2021).

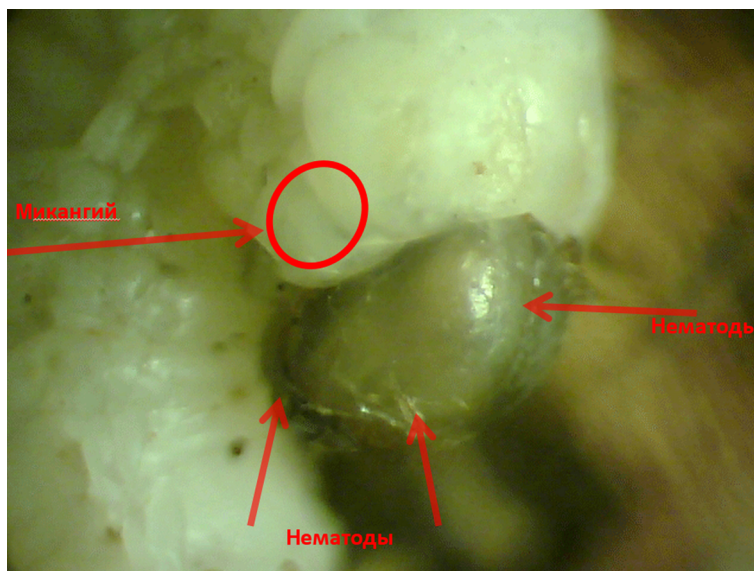


Рисунок 10. Расположение микангия и дауер-личинок *Rhabditolaimus ulmi* на голове личинки переносчика – жука *Scolytus multistriatus*.

Figure 10. Locations of mycangium and dauer larvae of the nematode *Rhabditolaimus ulmi* on a larva head of insect vector, *Scolytus multistriatus*.

Для этого в агаровую среду в чашках Петри вносили инокулюм в виде синхронизированной по стадии онтогенеза группы из 50 самцов и самок. В ходе опытов идентифицировали время единичной генерации (по увеличению вдвое числа самок по сравнению с инокулюмом, поскольку смертность в начальный период культивирования была нулевой) (рис. 11), затем наблюдали экспоненциальный рост численности, для которого генерировали математическую модель, и примерно через 1.5–2 мес. наблюдали массовую смертность популяции в результате истощения пищи и накопления продуктов жизнедеятельности (рис. 12). По завершении этого периода нематоды поднимались на верхнюю крышку чашки Петри и формировали пассивные стадии покоя (дауеры) (рис. 13). У разных родов и семейств эти стадии оказались разными (табл. 1). У *Aphelenchoides* sp. из флоэмы дуба стадией покоя были ювенильные оплодотворенные самки со сперматеками, полными спермиев (Ryss, Polyanina, 2022c). У *Panagrolaimus detritophagus* (Panagrolaimidae) самки при инокуляции продуцировали массу яиц, из которых лишь небольшая часть сразу переходила к вылуплению и развитию, а большинство оставались стадиями длительного покоя (Polyanina, Ryss, 2021). Затем при массовом завершении популяционного цикла на крышке чашки Петри оставались пассивные дауеры третьей стадии J3D. Именно J3D также была выявлена как стадия покоя для энтомохорной вязовой стволовой нематоды *Rhabditolaimus ulmi* (сем. Diplogastridae) (Ryss, Polyanina, 2022b). У *Bursaphelenchus willibaldi* (сем. Aphelenchoididae) стадией покоя оказались личинки J4D, т.е. четвертой стадии (Ryss, Polyanina, 2022a). Обозначим эти стадии покоя как дауеров первой линии, с названием дауер-1.

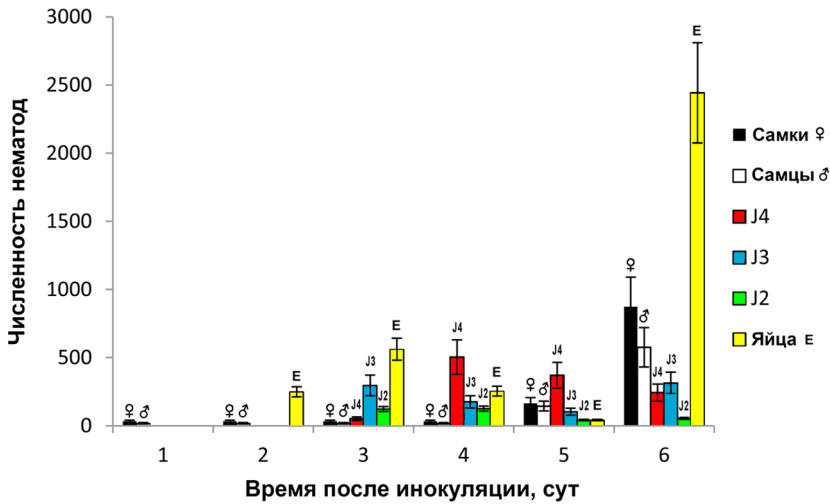


Рисунок 11. Динамика популяции *Bursaphelenchus willibaldi*. По оси ординат – численность, по оси абсцисс – время после момента инокуляции (сут) при инокулюме 50 экз. (половозрелые самцы и самки). На 6-е сут происходит удвоение числа самок при нулевой смертности, т.е. каждая самка в среднем произвела по одной самке нового поколения. Самый правый столбец (E) показывает резкое возрастание числа отложенных яиц по завершении первой генерации (по: Ryss, Polyanina, 2022a).

Figure 11. *Bursaphelenchus willibaldi*. Population dynamics *in vitro*. Inoculum: 50 adults. On 6th day the number of females was twice the inoculum, thus indicating that each female on average produced one female of the new generation (arrow, after: Ryss, Polyanina, 2022a).

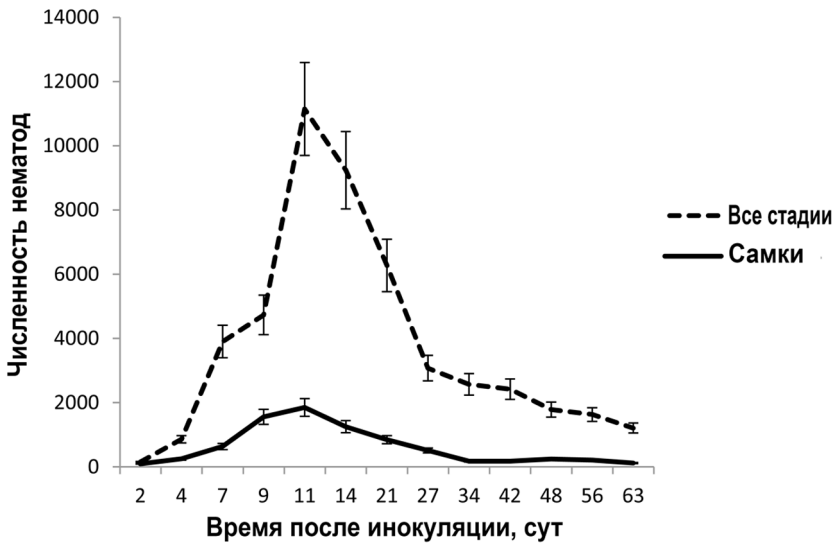


Рисунок 12. Динамика численности популяции *Bursaphelenchus willibaldi* *in vitro*. К 63 сут наблюдается массовая гибель нематод, остаются только дауеры (по: Ryss, Polyaniina, 2022a).

Figure 12. *Bursaphelenchus willibaldi*. Population dynamics *in vitro*. On day 63, most of the nematodes were dead except for the dauer stages (Ryss, Polyaniina, 2022a).

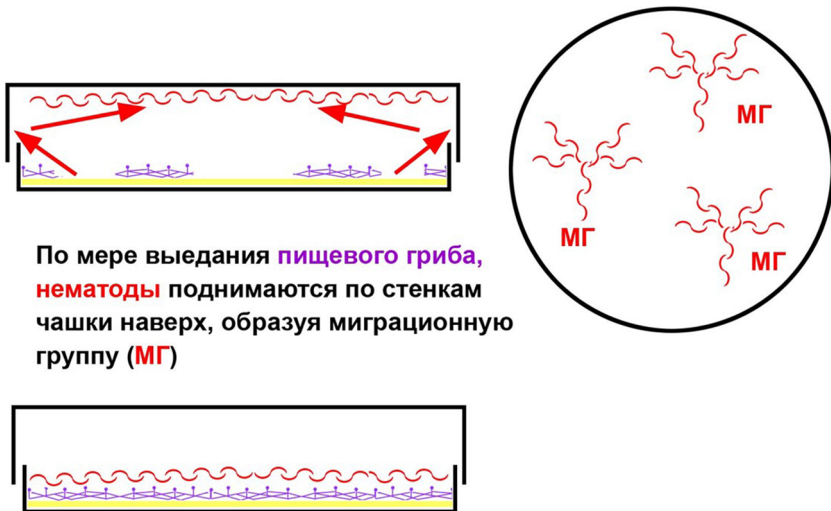


Рисунок 13. *Bursaphelenchus willibaldi* *in vitro*. К концу популяционного цикла (63 сут) дауеры (МГ) поднимаются на крышку чашки Петри и формируют клубки (swarming).

Figure 13. *Bursaphelenchus willibaldi* *in vitro*. At final stage of population cycle, the migration stage individuals rise to the lid of Petri dish, forming the swarming aggregations.

Таблица 1. Основные параметры жизненных циклов 4 видов нематод (обобщено в: Полянина, 2023 из публикаций: Polyamina, Ryss, 2021; Ryss, Polyamina, 2022a, 2022b, 2022c)

Table 1. Basic parameters of life cycles of four nematode species (compiled in: Polyamina, 2023 from: Polyamina, Ryss, 2021; Ryss, Polyamina, 2022a, 2022b, 2022c)

Показатель	<i>Panagrolaimus detritophagus</i>	<i>Rhabditolaimus ulmi</i>	<i>Aphelenchoides</i> sp.	<i>Bursaphelenchus willibaldis</i>
Трофическая специализация	Бактериотроф	Бактериотроф	Мико-фитотроф	Мико-фитотроф
Онтогенез (время 1-й генерации), сут	7.3 ± 0.8 (6–8)	7.83 ± 1.32 (7–10)	10.5 ± 1.5 (9–11)	5.8 ± 0.5 (4–6)
Наличие переносчика	Факультативно	Да	Нет	Да
Популяционный цикл, сут	34	70–91	63	63
Суточная плодовитость в первом поколении	4.5 ± 1.3 (3–6)	2.80 ± 1.82 (1.11–6.06)	1.32 ± 0.63 (0.51–2.28)	3.4 ± 1.5 (2.1–5.9)
Стадия диапаузы in vitro	Яйцо, J3D	j3D	Самка (со спермиями в сперматеке)	J4D
Наличие энтомохорной дауер-личинки	Неизвестно	J3D	Неизвестно	J3D
Наличие миграционной группы 2-го и последующих поколений	Нет	Нет	Да	Да
Продолжительность жизни самки, сут	13–20	56–59	33–44	18–40
Время биоразложения 1 м ³ древесины хозяина, сут *	20 сут или 1 г. **	76.5 сут или 2–3 г. **	97 сут или 4 г.	37 сут или 1–2 г.

Примечания. Жирным шрифтом выделена стадия диапаузы (дауер-стадия), как важнейшая стадия выживания в онтогенезе. Статистические величины даны в форме: среднее значение ± стандартное отклонение (диапазон выборки). (*) Время биоразложения указано в сут для опытов in vitro и в количестве лет (г.) в природных условиях с учетом сезонного периода в регионах умеренного климата, когда средняя дневная температура воздуха становится равной температурному режиму опыта in vitro 22 (21–23)°C или выше.

(**) Время биоразложения в двух первоначальных публикациях для *P. detritophagus* и *R. ulmi* было указано для среднего объема целого дерева; здесь указано время заселения нематодами для 1 м³ древесины, полученное по тем же формулам путем перерасчета.

Однако при трансмиссии насекомыми (под элитрами, в трахеях, в яйцекладе) специализированные дауеры разных видов могут различаться даже в пределах одного рода (рис. 14). Роль дауеров для разных филогенетических клад рода *Bursaphelenchus* выполняют личинки J3D и J4D. Таких энтомохорных дауер-личинок обозначим здесь как дауеры-2. Номер стадии дауеров (J3D или J4D) имеет, таким образом, также филогенетическое значение.

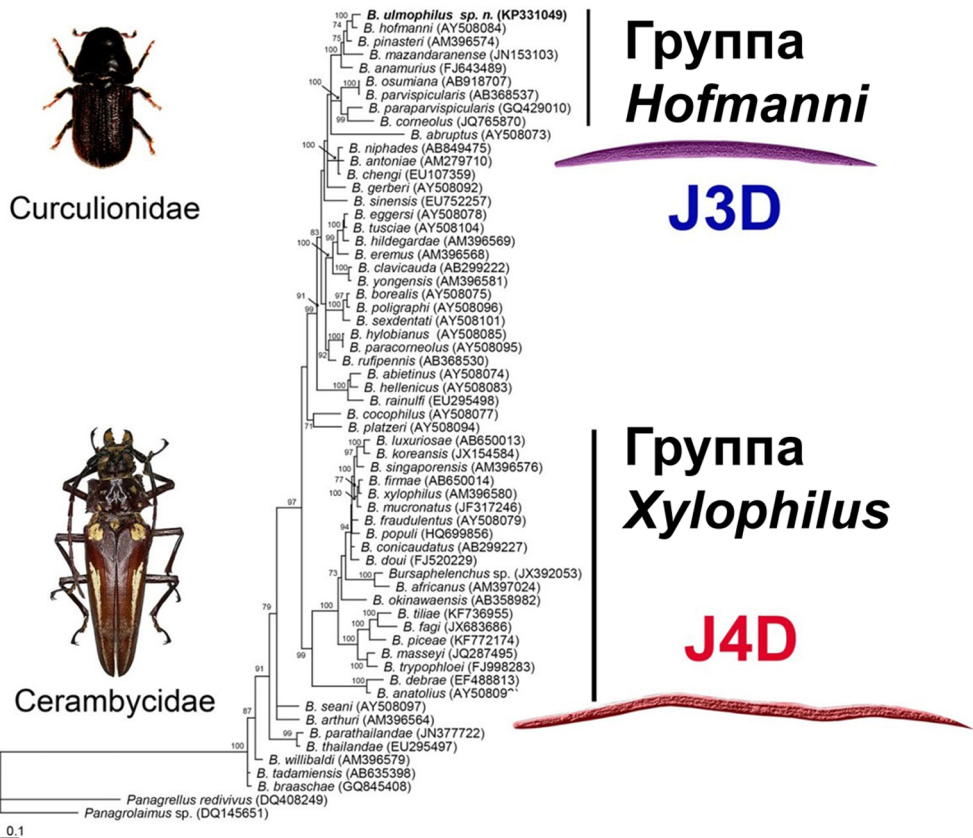


Рисунок 14. Филогенетическое древо двух групп видов рода *Bursaphelenchus* (*Hofmanni* и *Xylophilus*) с разными по стадии трансмиссивными дауер-личинками (J3D и J4D) и разными семействами жуков-переносчиков. (по: Ryss et al., 2015, модифицировано).

Figure 14. Phylogenetic tree of the *Hofmanni* и *Xylophilus* groups within the genus *Bursaphelenchus* with different transmissible dauer juveniles (J3D and J4D) and insect vector families (from: Ryss et al., 2015, modified).

Для видов группы *Xylophilus* (род *Bursaphelenchus*) в опытах показано, что типичный для них энтомохорный дауер-2 (J4D) формируется в результате линьки личинки покоя (дауер-1, J3D) под действием аттрактантов куколки жука-переносчика, J3D→J4D (Mamiya, 1975; Maehara, Futai, 1996; Hasegawa, Miwa, 2008; Mota, Vieira, 2008; Zhao et al., 2008; Tanaka et al., 2017; Kirino et al., 2023). Т.е. происходит дальнейшая дифференциация дауеров на стадию покоя и энтомохорную трансмиссивную стадию. При попадании в дерево-хозяина при питании жука или при его яйцекладке, J4D линяет на половозрелую особь, откладывающую яйца, из которых вылупляются личинки уже пропативного поколения. Личинки после линьки превращаются в половозрелых нематод, дающих начало серии пропативных поколений в дереве и в мицелии древоразрушающего гриба.

Дауеры – необходимый объект карантинной диагностики. В древесине не всегда можно выявить половозрелых ствольных гельминтов. Поэтому обязательными

процедурами должны быть молекулярная идентификация дауеров и постановка лабораторной культуры из экстрагированных дауеров. В агаровой среде с питательным грибом дауеры линяют и формируют половозрелых особей пропативного поколения, пригодных для морфологической диагностики. Таким образом, фитокарантинная диагностика должна включать не только половозрелых особей, но и трансмиссивных энтомохорных личинок и личинок выживания.

ГИПОТЕЗЫ УСЛОЖНЕНИЯ ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ. ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЙ ВЗГЛЯД НА ВОЗНИКНОВЕНИЕ ПАЗАРИТИЗМА НА ПОЗВОНОЧНЫХ, НАСЕКОМЫХ И РАСТЕНИЯХ

Дауеры – связующие звенья разных гостальных сегментов поликсенного цикла (гемипопуляций вида гельминта). Как же сформировались эти циклы и главное – зачем?

На примерах филогении трех линий ствольных нематод (*Aphelenchoididae*, *Diplogastridae*, *Rhabditidae*) проиллюстрирую мою рабочую гипотезу о приобретении переносчиков не на завершающей стадии эволюции циклов паразитов или комменсалов насекомых, а еще у свободноживущих предков фитопаразитов, входящих в детритную пищевую сеть, до формирования облигатного фитопаразитизма.

Авторы концепции индикации стадий сукцессии детритной сети с помощью гильдий нематод (гильдия – комбинация типа трофики и места в сукцессионном ряду разложения мертвой органики) указали на две важные стартовые гильдии детритотрофов (бактериотрофов Ba1 и микотрофов Fu2) с обязательным признаком – наличием энтомохорных дауеров (Ferris et al., 2001; таблица гильдий см. Neher, Darby, 2009; Ferris, 2010). Переносчиками этих нематод служат также детритоядные насекомые – диptеры и жуки. Для микроскопических нематод с узким сочетанием предпочтений (короткой стадии сукцессии и крошечной точки питания) весьма удобно, когда их крупные летающие соседи по детритному сообществу переносят их в новый детритный очаг с точно такими же параметрами, что и первоначальный, и на той же стадии сукцессии разложения детрита. Это дает основание предположить, что адаптивный диморфизм личинок с образованием дауеров возник задолго до перехода нематод к паразитизму, еще у детритоядных свободноживущих сапробиотических нематод в средах обитания с быстротекущими процессами разложения детрита.

Из факта наличия дауеров еще у свободноживущих детритотрофов возникают три вопроса: а) Зачем детритотрофам дауеры? б) почему детритотрофы в эволюции склонны к переходу к паразитизму? в) Каковы конкретные пути усложнения жизненных циклов с приобретением цепочки ассоциантов?

Попробуем дать ответы. Odum (1983) указывает место в экосистеме для свободноживущих нематод, характеризуя их как преимущественно детритотрофов. Соответственно, переход от бактериотрофики через комменсализм к кишечному эндопаразитизму обуславливает выход на более высокий трофический уровень в пищевой цепи. Такое же повышение трофического уровня в пищевой цепочке очевидно и для перехода от микотрофики к фитопаразитизму (рис. 15, верхний ряд: *настбищная пищевая цепь*). В новой системе паразит–хозяин бывший детритотроф использует трофическую связь, питание за счет хозяина; в этом случае паразит ставит себя в пищевой цепочке после хозяина, перемещаясь на более высокий трофический уровень. В случае питания за счет тканей растения это переход от микотрофики к фитотрофике в рамках *настбищной пищевой цепи* (рис. 15, верхний ряд). В случае перехода к паразитизму на членистоногих в рамках *детритной пищевой цепи* (рис. 15, нижний ряд) нематоды–бактериотрофы, переходя к паразитизму, т.е. питаются

за счет ресурсов хозяина, повышают качество своего питания до трофического уровня хищников. Существенное отличие от хищников состоит в том, что хищники повышают свой уровень активным изъятием организмов из сообщества, а паразиты – за счет внутренних ресурсов своих живых хозяев, остающихся в структуре сообщества.

Из сравнительно-морфологических исследований, а также из новых молекулярных реконструкций филогении следует, что в эволюции типа Nematoda предковыми таксонами для нематод-паразитов животных служили бактериотрофы, а для паразитов растений – микотрофы (Парамонов, 1962; van Megen et al., 2009). Об этом свидетельствуют консенсусные филогенетические деревья, построенные на молекулярных, морфологических и бионических признаках.

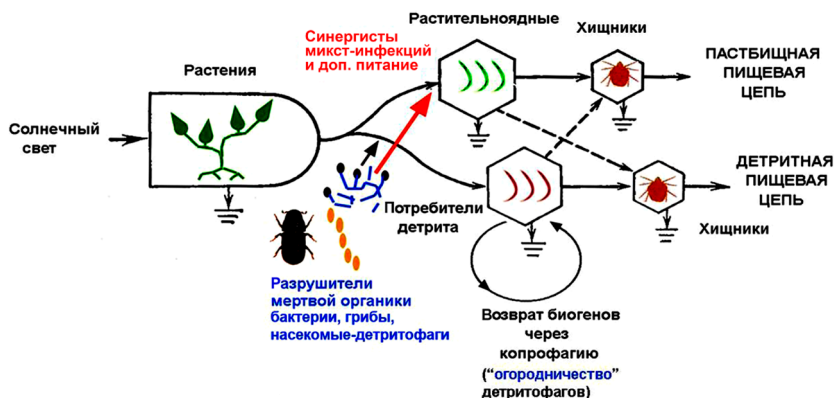


Рисунок 15. Изменение роли нематод в пастбищной и детритной пищевой цепях при переходе от микотрофики к фитопаразитизму (верхний ряд – пастбищная цепь) и от бактериотрофики к паразитизму в членистоногих (нижний ряд – детритная пищевая цепь). По: Odum, 1983, модифицировано: Рысс, 2016.

Figure 15. Changing role of nematodes in the pasture and detrital food chains during the transition from mycotrophic and bacteriotrophic feeding to plant and entomo-parasitism (Odum, 1983, modified).

По филогенетическим реконструкциям van Megen et al. (2009) семейства гельминтов позвоночных хозяев (Ascarididae, Anisakidae) и паразитов мононожек (Rhigonematidae) формируют единую линию эволюции из трех близких клад 6, 7 и 8, а базальными таксонами в этой линии выступают нематоды семейств Plectidae и Teratocephalidae (рис. 16), которых по типу трофики относят к типичным бактериотрофам (Yeates et al., 1993). Плектиды и тератоцефалиды — обычные обитатели сапробиотических очагов на ранней стадии сукцессии декомпозиции мертвой органики (Ferris et al., 2001; Ferris, 2010). Для этих семейств нематод (рис. 16) известны дауер-личинки как стадии криптобиоза и пассивной дисперсии: *Plectus* spp. и Plectidae (Sandhove et al., 2016; Shatilovich et al., 2023), *Teratocephalus tilbrookii* (Teratocephalidae) (Pickup, Rothery, 1991). О наличии резистентных дауер-стадий у *Plectus* spp. говорит также мой личный опыт культивирования плектусов в шишках хвойных деревьев, в условиях периодической сухости и затем увлажнения субстрата при температурах 15°C и ниже (Рысс, неопубликованные данные).

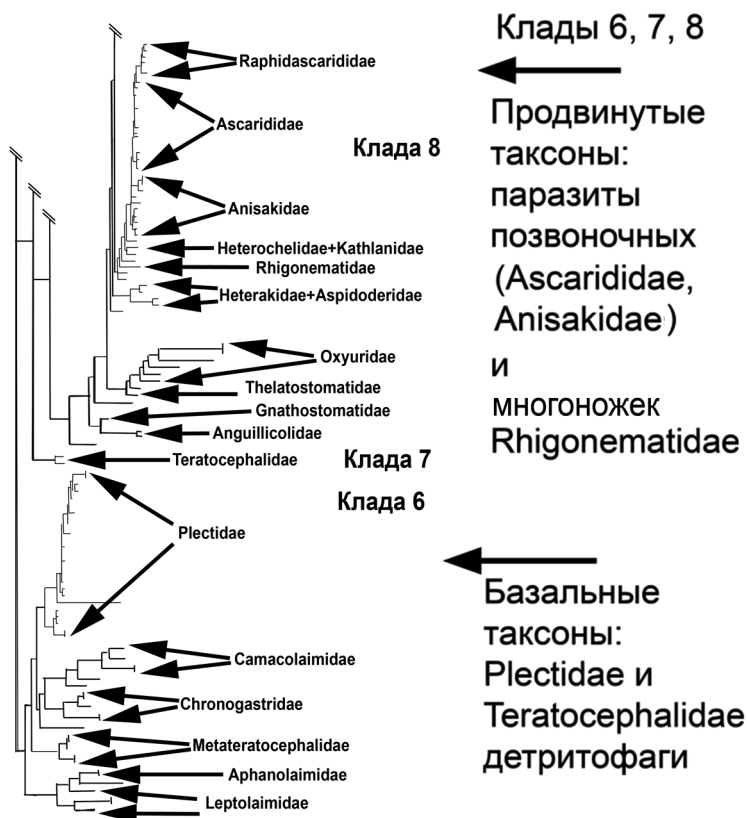


Рисунок 16. Общее происхождение паразитов позвоночных – аскаридид и анизакид и бактериотрофов семейств Plectidae и Teratocephalidae (фрагмент, по: van Megen et al., 2009 – модифицировано). Значения апостериорной вероятности (> 70%) не указаны.

Figure 16. The common origin of vertebrate parasites Ascarididae and Anisakidae and bacteriotrophes of the families Plectidae and Teratocephalidae (fragment, after: van Megen et al., 2009 – modified). Posterior probability values (> 70%) are not indicated.

В другой линии, продвинутыми таксонами в которых выступают энтомопаразитические нематоды из семейств Steinernematidae (клада 10) и Heterorhabditidae (клада 9), базальными таксонами оказались бактериотрофы из семейств Mesorhabditidae и Peloderidae (van Megen et al., 2009), также имеющие дауер-личинок (рис. 17).

Наконец, в клade 12, по филогении van Megen et al. (2009), продвинутым родом в которой выступает род опасных стволовых паразитов *Bursaphelenchus*, в качестве базальных таксонов обозначены фито-микотрофы родов *Aphelenchoides*, *Shistonchus* и *Laimaphelenchus*, а самыми базальными таксонами служат виды-бактериотрофы семейства Panagrolaimidae, которые, согласно нашим исследованиям, также способны питаться мицелием грибов *in vitro* (Polyanina, Ryss, 2021) (рис. 18). Все перечисленные роды также имеют дауеров-1 в жизненном цикле, которых можно наблюдать *in vitro* (Polyanina, Ryss, 2021; Ryss, Polyanina, 2022a, 2022b, 2022c). По дауер-стадиям видов

сем. Panagrolaimidae, их триггерам и молекулярным механизмам опубликованы детальные исследования (Salehian et al., 2011; Schiffer et al., 2017; Shatilovich et al., 2023).

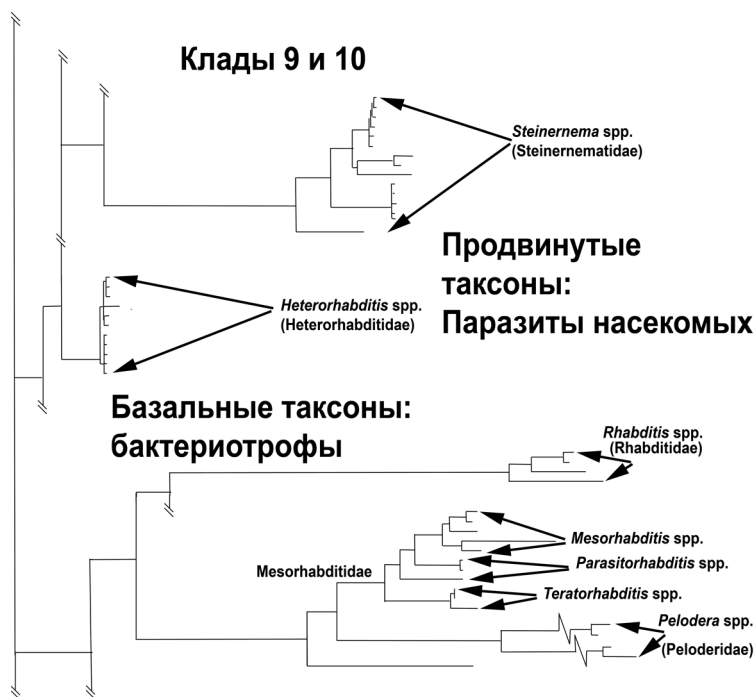


Рисунок 17. Общее происхождение паразитов насекомых семейств Steinernematidae и Heterorhabditidae и бактериотрофов Rhabditidae, Mesorhabditidae и Peloderidae (фрагмент, по: van Megen et al., 2009 – модифицировано). Значения апостериорной вероятности (> 70%) не указаны.

Figure 17. Common origin of insect parasites of the families Steinernematidae and Heterorhabditidae and bacteriotrophs of the Rhabditidae, Mesorhabditidae and Peloderidae (fragment, after: van Megen et al., 2009 - modified). Posterior probability values (> 70%) are not indicated.

Итак, дауеры-1 (личинки диапаузы или выживания) имеются в жизненных циклах тех свободноживущих видов нематод, которые формируют базальные клады нескольких филогенетических линий, ведущих к специализированным паразитам. Эти линии объединяют продвинутых паразитов следующих хозяев: позвоночных животных, членистоногих, или растений (включая древесные виды). Как указано выше для видов рода *Bursaphelenchus*, энтомохорные дауеры-2 – это следующая стадия онтогенеза дауер-1 или та же стадия дауер-1 тех видов, у которых энтомохорными дауерами служат J3D, например, *Bursaphelenchus ulmophilus* или *B. crenati* (Ryss et al., 2015, 2019). Ferris et al. (2001) указывают, что у свободноживущих микотрофов и бактериотрофов гильдий Fu2 и Va1 дауеры энтомохорные, ассоциированные с переносчиками диптерами и детритоядными жуками (рис. 19). Таким образом, дауеры в цикле стволовых нематод унаследованы от свободноживущих предков как стадии выживания в сукцессии детритной декомпозиции и для энтомохорной дисперсии. Это подтверж-

дается ассоциациями видов рода *Panagrolaimus* с насекомыми-переносчиками (Massey, 1964, 1971, 1974; Polyanina, Ryss, 2021), поскольку, как указано выше, панагролаймы занимают базальное положение в филогенетической линии, ведущей к продвинутой кладе видов *Bursaphelenchus*.

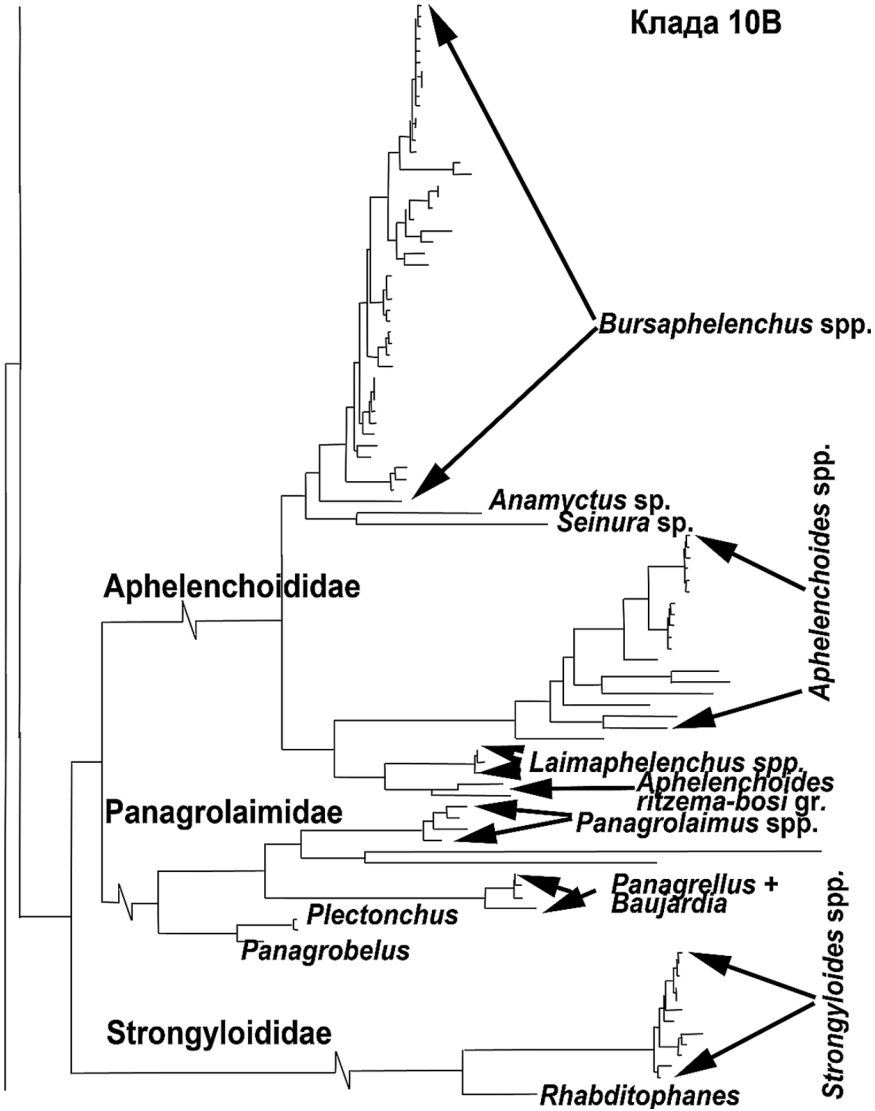


Рисунок 18. Общее происхождение фитопаразитов, микотрофов семейства Aphelenchoidea и фито-микотрофов того же семейства (*Aphelenchoidea*, *Laimaphelenchus*, *Schistonchus*), а также базального таксона клады 12 – семейства бактериотрофов Panagrolaimidae (фрагмент, по: van Megen et al., 2009, модифицировано).

Figure 18. Common origin of plant parasites of the family Aphelenchoidea and plant and-mycotrophes of the same family (genera *Aphelenchoidea*, *Laimaphelenchus*, *Schistonchus*), as well as of the basal taxon of clade 12 – the bacteriotrophic family Panagrolaimidae (fragment, after: van Megen et al., 2009 – modified). Posterior probability values (> 70%) are not indicated.

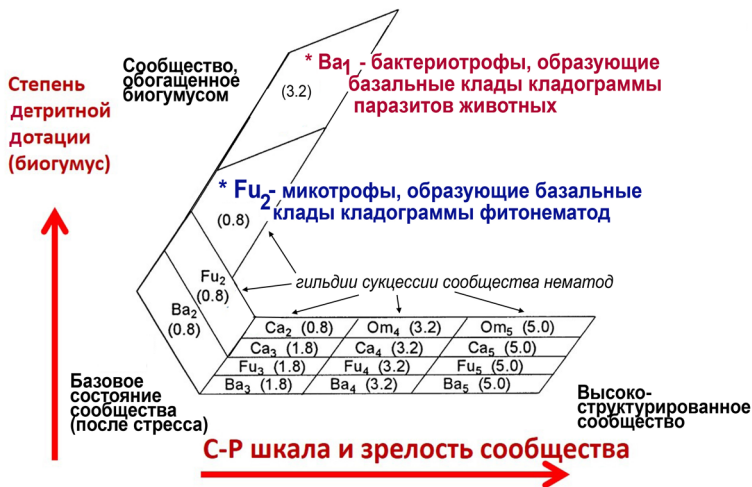


Рисунок 19. Состав гильдий нематод в сукцессии восстановления детритной пищевой сети при экологическом стрессе (загрязнении, высыхании). Гильдии указаны стрелками в виде параллелограммов с кодами: Ba – бактериотрофы, Fu – микотрофы, Ca – хищники-кусатели, Om – omnivores-всеядные, с номерами стадий сукцессии (1–5). В скобках указаны весовые коэффициенты гильдий по двум осям графика (0.8, 3.2, 5.0); эти коэффициенты используются в качестве индикаторов состояния пищевой сети. Звездочками (*) помечены бактериотрофы Ba1 и микотрофы Fu2 – индикаторы начальной стадии сукцессии, обе гильдии обладают энтомохорными дауерами (по: Ferris et al., 2001, модифицировано).

Figure 19. Nematode guilds in the succession of detritus food web restoration under environmental stress (pollution, drying). Guilds are indicated by arrows as parallelograms with codes: Ba – bacteriotrophes, Fu – mycotrophes, Ca – predators, Om – omnivores, with numbers of succession stages (1–5). In parentheses guild weightings (0.8, 3.2, 5.0) along two axes of the graph are given; these values are used as indicators of the food web condition. Asterisks indicate guilds of bacteriotrophes Ba1 and mycotrophes Fu2 – indicators of the initial stage of succession, both guilds possess entomochore dauers (after Ferris et al., 2001, modified).

Из рабочей гипотезы раннего наличия в цикле стволовых нематод насекомого-переносчика следует, что переход к фитопаразитизму за счет включения растения в жизненный цикл этих гельминтов произошел позже, чем возникла облигатная связь с насекомыми. Есть ли аргументы, подтверждающие эту гипотезу? В цикле стволовых нематод имеется еще один хозяин – мицелий гриба (рис. 2 и 3), нематоды после смерти растения, уже на стадии разложения его тканей, переходят к питанию привнесенным переносчиком мицелием гриба. Соответственно, обитая в очаге детрита с декомпозицией древесины за счет мицелия, предок бурсафеленхов использовал гриб от насекомого-переносчика. В умирающем дереве нематода могла легко перейти от питания мицелием гриба-деструктора к питанию живыми эпителиальными клетками сосудов флоэмы и смоляных каналов хозяина, превращаясь из свободноживущего сапробионта, питающегося мицелием, в оппортунистического фитопаразита, убивающего уже умирающее растение. Тогда уже известные циклы *Aphelenchoides* без переносчика (рис. 3; *A. fragariae*, *A. ritzemabosi*) придется рассматривать не как первичные для цикла *Bursaphelenchus* spp., а как модифицированные за счет утраты переносчика – жука или перепончатокрылого. Для подтверждения такой гипотезы

необходимо найти в эволюции *Bursaphelenchus* доказанные случаи утраты переносчика в филогенетических линиях. Такие случаи известны. В соответствии с филогенией рода *Bursaphelenchus* (Рысс, Субботин, 2017), в кладе (группе) *Kevini* и в группе *Fungivorus* происходит утрата растения-хозяина в цикле. То же можно сказать о филогенетической линии, ведущей в сем. Aphelenchoididae от *Cryptaphelenchus* к моноксенному энтомопаразитическому роду *Acugutturus* (Рысс, 2009, 2016). Таким образом, для предка стволовых нематод наиболее вероятен первичный цикл микотрофа в детритном очаге с облигатным насекомым-переносчиком, распространяющим дауеров (модифицированных личинок или ювенильных самок). Растение-хозяин в сложном поликсенном цикле стволовых фито-микогельминтов, вероятно, появилось позднее гриба и насекомого, при переходе нематод от детритотрофики в гниющей древесине к оппортунистическому паразитизму с питанием живыми тканями умирающего растения. Специализированный облигатный истинный паразитизм в стволах деревьев сформировался уже на базе оппортунистического.

СПЕЦИФИЧНОСТЬ К АССОЦИАНТАМ НЕМАТОД – ХОЗЯИНУ И ПЕРЕНОСЧИКУ.
ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ДАННЫЕ (ФИТОТЕСТЫ)

Обусловлена ли специфичность нематод к виду дерева только предпочтениями жука?

На примерах филогении групп видов *Hofmanni* и *Sexdentati* (по: Ryss et al., 2015, 2019, рис. 20) рода *Bursaphelenchus* видно, что в каждой группе видов происходил переход от хвойных к лиственным хозяевам и в обратном направлении. Моделирование филогении рода *Bursaphelenchus* в целом показывает наибольшую вероятность происхождения предка рода от вида афеленхоидид – паразитов хвойных с переносчиком короедом (Рысс, Субботин, 2017). Однако каждый вид бурсафеленхов ассоциирован преимущественно с видами переносчика одного рода (Ryss et al., 2005). Специфичность к хозяину определяется конечно, кормовыми предпочтениями вида-переносчика.

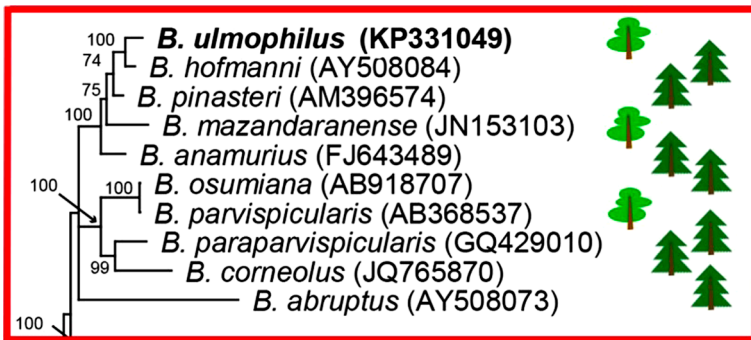


Рисунок 20. Переходы видов *Bursaphelenchus* группы *Hofmanni* с хвойных на лиственные и в обратном направлении (по: Ryss et al., 2015).

Figure 20. Host switch events within the *Bursaphelenchus* phylogeny, *Hofmanni* group, from conifers to deciduous trees and vice versa (Ryss et al., 2015, modified).

Однако можно говорить и о преобладании специфичности бурсафеленхов в пределах семейства растения-хозяина (Ryss et al., 2005). Но для того, чтобы выявить истинную специфичность к растению, необходимо исключить переносчика, т.е. провести

фитотесты с экспериментальным заражением черенков деревьев различных видов и семейств. В серии таких опытов (Рысс и др., 2018; Ryss et al., 2018; Полянина, Рысс, 2019; Polyana, Ryss, 2019) на видах *B. mucronatus*, *B. ulmophilus*, *B. crenati* и *B. fraudulentus* было показано, что при инокулюме 200 нематод/растение и периоде после инокуляции 45 сут заражения финальная численность нематод в природном хозяине гельминта достоверно превышает инокулюм, тогда как в черенках многих других видов она ниже инокулюма. Для гельминта из сосны *B. mucronatus* достоверный подъем численности наблюдали только на черенках природного хозяина – сосны, в других видах деревьев происходило снижение численности (рис. 21).

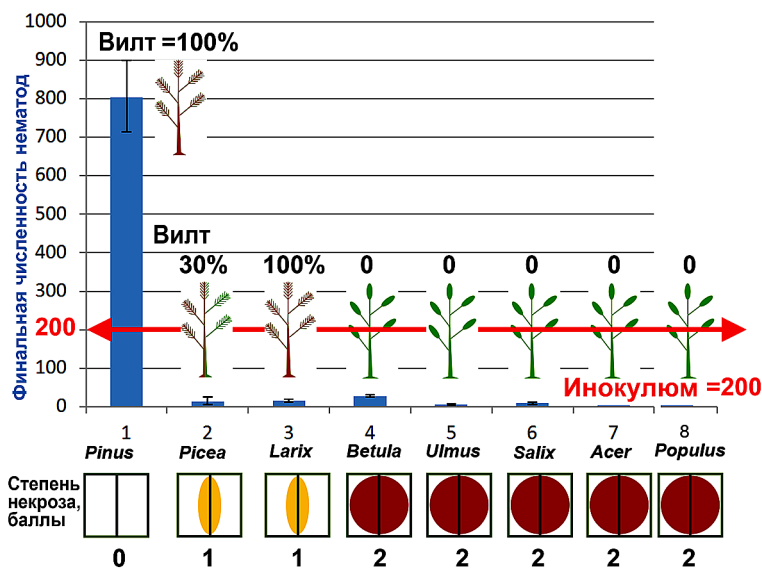


Рисунок 21. Фитотесты с *B. mucronatus*. По оси ординат – численность нематод, по оси абсцисс – растения-хозяева. Даны планки доверительных интервалов по значениям численности ($n = 25$). Линия со значением численности 200 по оси ординат – величина инокулюма (число особей нематод разных стадий), показывающая относительный рост или снижение численности на разных хозяевах. Над столбиками численности указаны значения вилта (%), а внизу реакция иммунитета (в баллах) с графическим отображением интенсивности реакции относительно надреза инокуляции (0 – нет реакции, 1 – слабый некроз с размытым пятном шириной не более 3 мм от щели инокуляции, 2 – сильная некротическая реакция с четко оформленным темным пятном и шириной не менее 4 мм от щели инокуляции) (по: Ryss et al., 2018, модифицировано).

Figure 21. *B. mucronatus*, host specificity tests. Ordinate axis - nematode abundance, absciss axis - host plants. Confidence interval bars for abundance values are given ($n = 25$). Inoculum: 200 individuals/plant (horizontal line to show the final level of nematode abundance comparing to inoculum) (Ryss et al., 2018, modified).

Для гельминта из вяза *B. ulmophilus* подъем численности нематод происходил как на природном хозяине, так и в черенках хвойных (сосны, лиственницы и пихты) и в тополе (рис. 22) (Polyana et al., 2016). Для гельминта из ясеня *B. crenati* увеличение численности наблюдали на природном хозяине и на тополе, который можно считать универсальным экспериментальным хозяином двух исследованных нами видов

бурсафеленхов (рис. 23). Небольшой, но достоверный рост численности *B. crenati* наблюдали на черенках сосны (Полянина, Рысс, 2019; Polyaniina, Ryss, 2019). В наших фитотестах с изолятом *B. fraudulentus* (2017 г., не опубликовано) паразитирующим в лиственных (березе), нематоды успешно размножились и на хвойных, достоверный рост численности с превышением инокулюма был проявлен на сосне, лиственнице, березе и тополе. Вилт проявился на ольхе, черенки остальных лиственных не проявили симптомов увядания. Из хвойных 100% вилт проявился на лиственнице, слабый 30–40% вилт на сосне и ели. Результаты экспериментов говорят о том, что каждый вид стволовых нематод, кроме деревьев, предпочитаемых природным переносчиком, обладает также и своей индивидуальной специфичностью к виду дерева-хозяина, причем эта специфичность не ограничена одним семейством деревьев; гельминт из лиственного дерева может размножаться и в некоторых хвойных хозяевах. Это указывает на потенциальную вероятность эволюционного перехода гельминта на нового хозяина при случайном заносе или при появлении нового случайного переносчика. Сначала новый хозяин будет использован как среда выживания гельминта. При случайной встрече популяцией гельминта удачного переносчика, кормящегося на этом новом потенциальном хозяине, возможно становление новой ассоциации «нематода–переносчик–дерево», что означает симпатрическое видообразование у олиготрофных и олигохорных фитопаразитических видов.

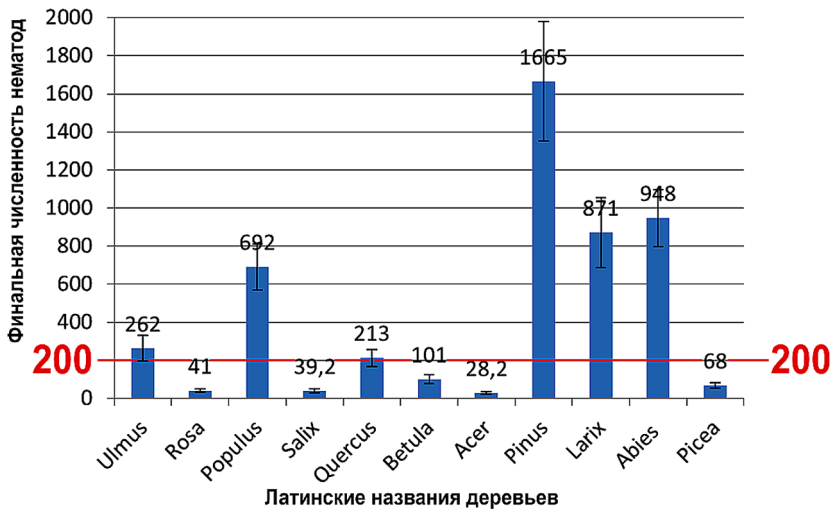


Рисунок 22. Фитотест 45 сут. Финальная численность *Bursaphelenchus ulmophilus* в черенках 11 видов деревьев. Инокулюм 200 нематод/растение указан горизонтальной линией. Ось ординат – финальные численности нематод/растение; ось абсцисс – родовые латинские названия деревьев. Планки погрешностей – доверительные интервалы ($n = 20$) (по: Polyaniina et al., 2016; Полянина, Рысс, 2019; Polyaniina, Ryss, 2019; Полянина, 2023).

Figure 22. Host specificity tests, 45 days. Final abundance of *Bursaphelenchus ulmophilus* in cuttings of 11 tree species. The inoculum of 200 nematodes/plant is indicated by the horizontal line. Ordinate axis - final nematode/plant abundances; abscissa axis - generic Latin names of trees. Error bars are confidence intervals ($n = 20$) (from: Polyaniina et al., 2016; Полянина, Рысс, 2019; Polyaniina, Ryss, 2019; Полянина, 2023).

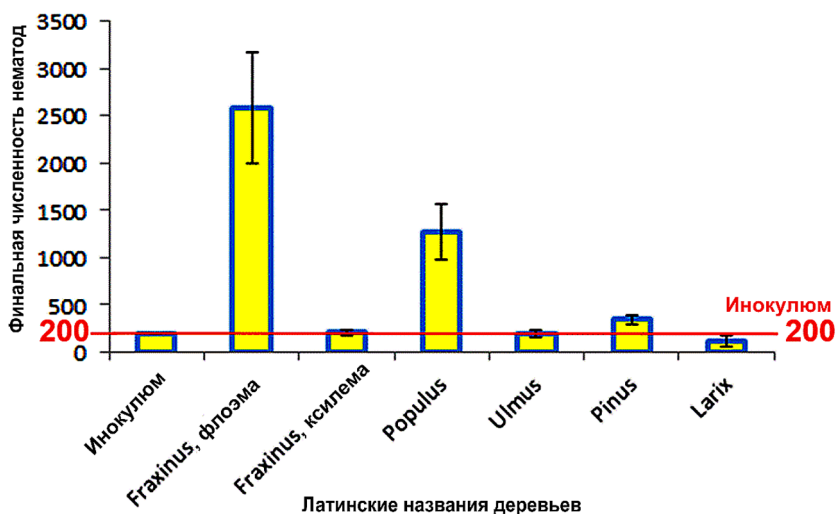


Рисунок 23. Фитотест 45 сут. Финальная численность *Bursaphelenchus crenati* в черенках 5 видов деревьев. Обозначения как на рис. 21. Для черенков ясеня *Fraxinus excelsior* отдельно указаны численности нематод во флоэме и ксилеме (по: Полянина, Рысс, 2019; Polyaniina, Ryss, 2019; Полянина, 2023).

Figure 23. Host specificity tests, 45 days. Final abundance of *Bursaphelenchus crenati* in cuttings of five tree species. Abbreviations as in Fig. 21. For ash cuttings (*Fraxinus excelsior*) nematode abundances in phloem and xylem are indicated separately (Полянина, Рысс, 2019; Polyaniina, Ryss, 2019; Полянина, 2023).

В заключение обзора можно сделать основные выводы об эволюции стволовых нематод. Оппортунистические фитопатогены из природных очагов могут принимать роль настоящих патогенов в новых регионах. Дауеры, будучи связующими звеньями гемипопуляций поликсенных жизненных циклов, в эволюции меняли свою роль от стадий выживания и диапаузы в сукцессии детритной пищевой цепи, до специализированных стадий дисперсии, а затем преобразовывались в трансмиссивные стадии. Нематоды меняли свое место в экосистеме от детритной пищевой цепи к пастбищной, становясь из свободноживущих или энтомохорных комменсалов паразитами и, таким образом, повышая свой трофический уровень за счет своих новых хозяев. В разных линиях эволюции циклов фитогельминтов неоднократно происходили как наращивание цепочки ассоциантов в жизненном цикле, так и утрата переносчика или растения-хозяина. Происходила частая смена переносчиков и хозяев по принципу филогенетической близости, но в фитотестах показано, что виды стволовых нематод могут успешно поддерживать размножение пропативного поколения на отдельных видах деревьев, филогенетически далеких от их природных хозяев. Для практики диагностики и лесного менеджмента важны идентификация стволовых гельминтов не только на половозрелой стадии, но и на стадии дауреров, а также поиск в естественных очагах насекомых-переносчиков таких видов нематод, которые выполняют в экосистеме роль естественных антагонистов и патогенных паразитов переносчиков опасных грибных и нематодных инфекций древесных насаждений.

БЛАГОДАРНОСТИ

Настоящий обзор объединил пленарные доклады, прочитанные автором на Международном Симпозиуме Российского общества нематологов (август 2023) и на Съезде Паразитологического общества (октябрь 2023 г.).

Автор благодарит О.Н. Пугачева, С.А. Субботина, О.А. Кулинича и К.В. Галактионова за обсуждение наиболее важных аспектов работы, а также К.С. Полянину за активное участие в изложенных в статье исследованиях.

В работе использованы материалы Фондовой коллекции ЗИН РАН (УФК).

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование поддержано грантами РФФИ № 20-04-00569 и 20-34-90101; Государственным заданием № 122031100260-0.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор данной работы заявляет, что у него нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Павловский Е.Н. 1964. Природная очаговость трансмиссивных болезней в связи с ландшафтной эпидемиологией зооантропозов. М., Л., Медицина, 211 с. [Pavlovsky Ye.N. 1964. Natural refugia of the transmissible diseases associated with the landscape-dependent epidemiology of zoonosis and human infections. Moscow, Leningrad, 211 pp. (In Russian)].
- Парамонов А.А. 1962. Основы фитогельминтологии. Т. 1. Москва, Наука, 480 с. [Paramonov A.A. 1962. Fundamental of plant helminthology. V. 1. Moscow, Nauka, 480 pp. (In Russian)].
- Полянина К.С. 2023. Ксилобионтные нематоды лиственных древесных растений: фауна, жизненные циклы и паразито-хозяйинные отношения. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 24 с. [Polyanina K.S. 2023. Xylobiont nematodes of deciduous woody plants: fauna, life cycles and host-parasite relations. Abstract of PHD Thesis (Biology). Saint-Petersburg, Zoological Institute RAS, 24 pp. (In Russian)].
- Полянина К.С., Рысс А.Ю. 2019. Жизненные циклы нематод, ассоциированных с болезнями лиственных деревьев. В кн.: Галактионов К.В. (ред.). Школа по теоретической и морской паразитологии. VII Всероссийская конференция с международным участием, 9–14 сентября 2019 г., Севастополь. Тезисы докладов. Севастополь, ФИЦ ИнБЮМ, 21–22. [Polyanina K.S., Ryss A.Y. 2019. Life cycles of nematodes associated with diseases of deciduous trees. In: Galaktionov K.V. (ed.). School of fundamental and marine parasitology. VII All-Russian conference with international participants, September 2019, Sevastopol. Abstracts. Sevastopol, IBSS RAS, 21–22. (In Russian)].
- Рысс А.Ю. 2009. Пути становления паразитизма у фитонематод отрядов Tylenchida и Aphelenchida. Труды Зоологического института РАН 313: 257–272. [Ryss A.Y. 2009. Ways of origin of parasitism in plant parasitic nematodes of the orders Tylenchida and Aphelenchida. Proceeding of the Zoological Institute RAS 313: 257–272. (In Russian)].
- Рысс А.Ю., Виейра П., Мота М. 2008. История расселения видов рода *Bursaphelenchus* (Nematoda: Aphelenchida: Parasitaphelenchidae). Доклады Академии Наук. Общая биология 419: 138–141. [Ryss A.Y., Vieira P., Mota M. 2008. History of expansion of the species of the genus *Bursaphelenchus* (Nematoda: Aphelenchida: Parasitaphelenchidae). Doklady Akademii Nauk. Obshchaya Biologia 419: 138–141. (In Russian)].
- Рысс А.Ю., Мокроусов М.В. 2014. Анализ климатических и биологических параметров для модели оценки риска распространения стволовых нематод *Bursaphelenchus* spp. и *Devibursaphelenchus teratospicularis* (Rhabditida: Aphelenchoidea). Паразитология 48: 454–460. [Ryss A.Y., Mokrousov M.V. 2014. Analysis of climate and biological parameters for pest risk modeling of the expansion of wood inhabiting nematodes *Bursaphelenchus* spp. and *Devibursaphelenchus teratospicularis* (Rhabditida: Aphelenchoidea). Parazitologiya 48: 454–460. (In Russian)].

- Рысс А.Ю., Полянина К.С., Скрябина М.Д. 2018. Стволовые нематоды со сложным циклом на примере двух видов паразитов лиственных деревьев. В кн.: Галактионов К.В., Медведев С.Г., Рысс А.Ю., Фролов Ф.О. (ред.). Современная паразитология — основные тренды и вызовы. Международная конференция (VI съезд Паразитологического общества). г. Санкт-Петербург, 15–19 октября 2018 г. СПб., Издательство “Лема”, 211. [Ryss A.Y., Polyana K.S., Skrjabina M.D. 2018. Wood inhabiting nematodes with the polyxenic life cycle studied on example of two species of parasites of deciduous plants. In: Galaktionov K.V., Medvedev S.G., Ryss A.Y., Frolov A.O. (eds). Modern parasitology – basic trends and challenges. VI Congress of Parasitological Society. Saint-Petersburg, Russia, October 15-19, 2018. Saint Petersburg, Lema, 211. (In Russian)].
- Рысс А.Ю., Субботин С.А. 2017. Козволюция стволовых нематод рода *Bursaphelenchus* Fuchs, 1937 с насекомыми переносчиками и растениями-хозяевами. Журнал общей биологии 78: 32–61. [Ryss A.Y., Subbotin S.A. 2017. Coevolution of the wood-inhabiting nematodes of the genus *Bursaphelenchus* Fuchs, 1937 with insect vectors and plant hosts. Zhurnal obshchei biologii 78: 32–61. (In Russian)].
- Рысс А.Ю. 2016. Происхождение фитопаразитизма нематод и их коэволюция с хозяевами и переносчиками (на примере афеленхоидных нематод). Глава III. В кн.: Галактионов К.В. (ред.). Козволюция паразитов и хозяев. Коллективная монография. Труды Зоологического института РАН, Т. 320. Приложение 4. СПб., Издательство ЗИН РАН, 127–159. [Ryss A.Y. 2016. Origin of plant parasitism of nematodes and their co-evolution with hosts and vectors (with analysis of the aphelenchoidids). Chapter III. In: Galaktionov K.V. (ed.). Coevolution of parasites and their hosts. Monograph. Proceedings of the Zoological Institute RAS, Vol. 320, Supplement 4. Saint-Petersburg, Zoological Institute RAS, 127–159 (In Russian)].
- Рысс А.Ю., Полянина К.С., Скрябина М.Д. 2018. Стволовые нематоды лиственных деревьев: цикл развития и специфичность к растениям-хозяевам. В кн.: Мовсесян С.О. (ред.). Биоразнообразие паразитов. Доклады Международной научной конференции, посвященной 75-летию Центра паразитологии и 140-летию со дня рождения академика К.И. Скрябина, 23–25 октября 2018 г. г. Москва, Товарищество научных изданий КМК. Труды Центра Паразитологии 50: 216. [Ryss A.Y., Polyana K.S., Skrjabina M.D. 2018. Wood inhabiting nematodes of the deciduous trees: life cycles and host specificity to plants. In: Movsesyan S.O. (ed.). Biodiversity of parasites. Proceedings of international scientific conference, devoted to 140 anniversary of K.I. Skrjabin, October 23-25, 2018. Moscow, KMK Scientific Press Ltd. Trudy Centra Parazitologii 50: 2016. (In Russian)].
- Чижов В.Н., Буторина Н.Н., Таболин С.Б., Лиманцева Л.А., Субботин С.А. 2019. Энтومопаразитические нематоды отрядов Tylenchida и Aphelenchida. Москва, Товарищество научных изданий КМК, 691 с. [Chizhov V.N., Butorina N.N., Tabolin S.B., Limantseva L.A., Subbotin S.A. 2019. Entomoparasitic nematodes of the orders Tylenchida and Aphelenchida. Moscow, KMK Publishers, 691 pp. (In Russian)].
- Bedding R.A. 1993. Biological control of *Sirex noctilio* using the nematode *Deladenus siricidicola* In: Bedding R., Akhurst R., Kaya H. (eds). Nematodes and the biological control agents East Melbourne, CSIRO publication, 11–20.
- Bedding R.A., Akhurst R.J. 1974. Use of the nematode *Deladenus siricidicola* in the biological control of *Sirex noctilio* in Australia. Journal of Australian entomological society 13: 129–135.
- Bhuiyan N.H., Selvaraj G., Wei Y., King J. 2009. Role of lignification in plant defense. Plant Signaling & Behavior 4: 158–159. <https://doi.org/10.4161/psb.4.2.7688>
- Bongers T. 1990. The maturity index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition. Oecologia 83: 14–19.
- Calin M., Vieira P., Costache C., Braasch H., Gu J., Wang J., Mota M. 2013. Survey of the genus *Bursaphelenchus* Fuchs, 1937 (Nematoda: Aphelenchoididae) in Romania. EPP0 Bulletin 43: 144–151.
- Cheng H.R., Lin M.S. Qian R.J. 1986. A study on morphological diagnosis and pathogenicity of the pine wood nematode. Journal of Nanjing Agricultural University 2: 55–59.
- Donald P., Stamps W., Linit M. 2003. Plant disease lessons. Pine wilt. The Plant Health Instructor. The American Phytopathological Society (APS), 1–4. <https://doi.org/10.1094/PHI-I-2003-0130-01>
- Ferris H. 2010. Contribution of nematodes to the structure and function of the soil food web. Journal of Nematology 42: 63–67.
- Ferris H., Bongers T., De Goede R.G.M. 2001. A framework for soil food web diagnostics: Extension of the nematode faunal analysis concept. Applied Soil Ecology 18: 13–29. [https://doi.org/10.1016/S0929-1393\(01\)00152-4](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(01)00152-4)
- Fuchs A.G. 1930. Neue an Borken- und Russelkäfer gebundene Nematoden, halbpasparasitische und Wohnungseinmeiter. Freilebende Nematoden aus Moos und Walderde in Borken und Russelkäfergängen. Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematik Oekologie und Geographie der Tiere für Systematik Oekologie und Geographie der Tiere, Jena 59: 505–646.

- Fuchs A.G. 1937. Neue parasitische und halbparasitische Nematoden bei Borckenkäfern und einige andere Nematoden. I. Teil die Parasiten der Waldgartner *Myelophilus piniperda* L. und *minor* Hartig und die Genera *Rhabditis* Dujardin, 1845 und *Aphelenchus* Bastian, 1865. Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematik Oekologie und Geographie der Tiere, Jena 70: 291–380.
- Futai K. 2008. Pine wilt in Japan, from first incidence to the present. In: Zhao B. G., Futai K., Sutherland J. R., Takeuchi Y. (eds). Pine Wilt Disease. Tokyo, Berlin, Heidelberg, New York, Springer, 5–12. https://doi.org/10.1007/978-4-431-75655-2_2
- Hasegawa K., Miwa J. 2008. Embryology and Cytology of *Bursaphelenchus xylophilus*. In: Pine Wilt Disease. Zhao B. G., Futai K., Sutherland J. R., Takeuchi Y. (eds). Tokyo, Berlin, Heidelberg, New York, Springer, 81–104.
- Jones J.T., Haegeman A., Danchin E.G., Gaur H.S., Helder J., Jones M.G., Kikuchi T., Manzanilla-López R., Palomares-Rius J.E., Wesemael W.M. 2013. Top 10 plant-parasitic nematodes in molecular plant pathology. Molecular plant pathology 14: 946–961. <https://doi.org/10.1111/mpp.12057>
- Kirino H., Maehara N., Shinya R. 2023. How did *Bursaphelenchus* nematodes acquire a specific relationship with their beetle vectors, *Monochamus*? Frontiers in Physiology 14. <https://doi.org/10.3389/fphys.2023.1209695>
- Kiyohara T., Tokushige, Y. 1971. [Inoculation experiments of a nematode, *Bursaphelenchus* sp. onto pine trees. Journal of the Japanese Forestry Society 53: 210–218. (In Japanese, English abstract.)]. https://doi.org/10.11519/jjfs1953.53.7_210
- Kuroda K. 2008. Physiological Incidences Related to Symptom Development and Wilting Mechanism. In: Zhao B.G., Futai K., Sutherland J.R., Takeuchi Y. (eds). Pine Wilt Disease. Tokyo, Berlin, Heidelberg, New York, Springer, 204–222. https://doi.org/10.1007/978-4-431-75655-2_21
- Li M., Li H., Ding X., Wang L., Wang X., Fengmao C. 2022. The detection of Pine Wilt Disease: a literature review. International Journal of Molecular Sciences 23(18): 10797. <https://doi.org/10.3390/ijms231810797>
- Maehara N., Futai K. 1996. Factors affecting both the numbers of the pinewood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus* (Nematoda:Aphelenchoididae), carried by the Japanese pine sawyer, *Monochamus alternatus* (Coleoptera, Cerambycidae), and the nematode life history. Applied Entomology and Zoology 31: 443–452.
- Mallez S., Castagnone C., Espada M., Vieira P., Eisenback J., Harrell M., Mota M., Aikawa T., Akiba M., Kosaka H. 2014. Worldwide invasion routes of the pinewood nematode: What can we infer from population genetics analyses? Biological Invasions 17: 1199–1213. <https://doi.org/10.1007/s10530-014-0788-9>
- Mamiya Y. 1975. The life history of the pinewood nematode, *Bursaphelenchus lignicolus*. Japanese Journal of Nematology 5: 16–25.
- Mamiya Y. 2008. Histopathological Observations of *Bursaphelenchus xylophilus* in Symptomatic Tissues of Pinewood. In: Mota M.M., Vieira P. (eds). Pine Wilt Disease: A Worldwide Threat to Forest Ecosystems. New York, Springer, 321–334. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-8455-3_27
- Mamiya Y., Enda N. 1972. Transmission of *Bursaphelenchus lignicolus* (Nematoda: Aphelenchoididae) by *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae). Nematologica 18: 159–162. <https://doi.org/10.1163/187529272X00395>
- Massey C.L. 1964. The nematode parasites and associates of the fir engraver beetle, *Scotyus ventralis* Le Conte, in New Mexico. Journal of Insect Pathology 6: 133–155.
- Massey C.L. 1971. Nematode associates of several species of *Pissodes* (Coleoptera: Curculionidae) in the United States. Annals of the Entomological Society of America 64: 162–169.
- Massey C.L. 1974. Biology and taxonomy of nematode parasites and associates of bark beetles in the United States. Forest Service, U. S. Department of Agriculture, 233 pp.
- Miraeiz E., Heydari R., Aliramaji F., Pourjam E., Pedram M., Atighi M.R. 2016. New morphometric ranges for *Bursaphelenchus willibaldi* Schönfeld et al. 2006 (Nematoda: Parasitaphelenchidae) from Iran. Forest Pathology 46: 29–34. <https://doi.org/10.1111/efp.12210>
- Mota M., Braasch H., Bravo M.A., Penas A.C., Burgermeister W., Metge K., Sousa E. 1999. First report of *Bursaphelenchus xylophilus* in Portugal and in Europe. Nematology 1: 727–734. <https://doi.org/10.1163/156854199508757>
- Mota M.M., Vieira P., (eds) 2008. Pine Wilt Disease: A worldwide threat to forest ecosystems. New York, Springer, 405 pp.
- Neher D.A., Darby B.J. 2009. General community indices that can be used for analysis of nematode assemblages. In: Wilson M.J., Kakouli-Duarte T. (eds). Nematodes as environmental indicators. Wallingford, CAB International, 107–123. <https://doi.org/10.1079/9781845933852.0107>
- Nickle W.R. 1970. A taxonomic review of the genera of the Aphelenchoidea (Fuchs, 1937) Thorne, 1949 (Nematoda: Tylenchida). Journal of Nematology 2: 375–392.
- Odum E.P. 1983. Basic Ecology: Fundamentals of Ecology, Saunders College Pub.: Philadelphia. 325 p.
- Pickup J., Rothery P. 1991. Water-loss and anhydrobiotic survival in nematodes of Antarctic fellfields. Oikos 61: 379. <https://doi.org/10.2307/3545245>

- Polyanina K.S., Popovichev B.G., Ryss A.Y. 2016. Elm wood nematodes as a threat to the urban woody plantations in the Russian North-West: the laboratory tests of woody plant host range and pathogenicity. In: Musolin D.L., Selikhovkin A.V. (eds). The Kataev Memorial Readings – IX. Dendrobiotic Invertebrates and Fungi and their Role in Forest Ecosystems / Proceedings of the International Conference. Saint Petersburg (Russia), November, 23–25, 2016. Saint Petersburg, Russia, Saint Petersburg State Forest Technical University, 90–93.
- Polyanina K.S., Ryss A.Y. 2019. Life cycles of xylobiont nematodes with special reference to three species parasitising deciduous trees. Abstracts of the Thirteenth International Symposium of the Russian Society of Nematologists (Russia, Republic of Karelia, 29 July–4 August, 2019). Russian Journal of Nematology 27: 153.
- Polyanina K.S., Ryss A.Y. 2021. Parameters of ontogeny and population dynamics modeling of *Panagrolaimus detritophagus* (Nematoda: Rhabditida) *in vitro*. Proceedings of the Zoological Institute RAS 325: 91–98. <https://doi.org/10.31610/trudyzin/2021.325.1.91>
- Rühm W. 1956. Die Nematoden der Ipiden. Parasitologische Schriftenreihe 6: 1–435.
- Ryss A., Vieira P., Mota M., Kulinich O. 2005. A synopsis of the genus *Bursaphelenchus* Fuchs, 1937 (Aphelenchida: Parasitaphelenchidae) with keys to species Nematology 7: 393–458.
- Ryss A., Polyanina K. 2022a. Life cycle and population dynamics of *Bursaphelenchus willibaldi* (Nematoda: Rhabditida: Aphelenchoididae) *in vitro*. Nematology 24: 1105–1119. <https://doi.org/10.1163/15685411-bja10194>
- Ryss A.Y., Polyanina K.S. 2022b. Life cycle and population dynamics of the *Rhabditolaimus ulmi* (Nematoda: Rhabditida: Diplogastriidae) *in vitro*. Russian Journal of Nematology 30: 21–30. <https://doi.org/10.24412/0869-6918-2022-1-21-30>
- Ryss A.Y., Polyanina K.S. 2022c. The development and population dynamics of *Aphelenchoides* sp. from *Quercus robur* (Nematoda: Rhabditida: Aphelenchoididae) *in vitro*. Russian Journal of Nematology 31: 1–15. <https://doi.org/10.24412/0869-6918-2023-1-1-15>
- Ryss A., Polyanina K.S., Popovichev B.G., Subbotin S.A. 2015. Description of *Bursaphelenchus ulmophilus* sp. n. (Nematoda: Parasitaphelenchinae) associated with Dutch elm disease of *Ulmus glabra* Huds. in the Russian North West. Nematology 17: 685–703. <https://doi.org/10.1163/15685411-00002902>
- Ryss A.Y., Polyanina K.S., Petrov A.V., Sazonov A.A., Mandelshtam M.Yu., Subbotin S.A. 2019. Report of *Bursaphelenchus crenati* Rühm, 1956 (Nematoda: Parasitaphelenchinae) from Belarus and Russia with a diagnostic key and phylogeny of the *Sexdentati* group. Forest Pathology 49: e12534. <https://doi.org/10.1111/efp.12534>
- Ryss A.Y., Polyanina K.S., Popovichev B.G., Krivets S.A., Kerchev I.A. 2018. Plant host range specificity of *Bursaphelenchus mucronatus* Mamiya et Enda, 1979 tested in the laboratory experiments. Паразитология 52: 32–40.
- Ryss A.Y., Polyanina K.S., Álvarez-Ortega S., Subbotin S.A. 2021. Morphology, development stages and phylogeny of the *Rhabditolaimus ulmi* (Nematoda: Diplogastriidae), a phoront of the bark beetle *Scolytus multistriatus* from the elm *Ulmus glabra* Huds. in Northwest Russia. Journal of Nematology 53: e2021–2025. <https://doi.org/10.21307/jofnem-2021-025>
- Ryss A.Y., Subbotin S.A. 2023. New Records of Wood- and Bark-Inhabiting Nematodes from Woody Plants with a Description of *Bursaphelenchus zvyagintsevi* sp. n. (Aphelenchoididae: Parasitaphelenchinae) from Russia. Plants 12. <https://doi.org/10.3390/plants12020382>
- Salehian S., Braeckman B., Beladjal L., Bert W., Clegg J., Mertens J. 2011. The importance of feeding status and desiccation rate in successful anhydrobiosis of *Panagrolaimus detritophagus*. Nematology 13: 185–191. <https://doi.org/10.1163/138855410X512656>
- Sandhove J., Spann N., Ristau K. 2016. The anhydrobiotic potential of the terrestrial nematodes *Plectus parietinus* and *Plectus velox*. Journal of experimental zoology, Part A: Ecological genetics and physiology: 325. <https://doi.org/10.1002/jez.2028>
- Schönfeld U., Braasch H., Burgermeister W. 2006. *Bursaphelenchus* spp. (Nematoda: Parasitaphelenchidae) in wood chips from sawmills in Brandenburg and description of *Bursaphelenchus willibaldi* sp. n. Russian Journal of Nematology 14: 119–126.
- Schiffer P., Danchin E., Burnell A.M., Schiffer A.-M., Creevey C., Wong S., Dix I., O'Mahony G., Culleton B., Rancurel C., Stier G., Martínez-Salazar E., Marconi A., Trivedi U., Kroiber M., Thorne M., Schierenberg E., Wiehe T., Blaxter M. 2017. Signatures of the evolution of parthenogenesis and cryptobiosis in panagrolaimid nematodes. iScience 21: 587–602. <https://doi.org/10.1016/j.isci.2019.10.039>
- Shatilovich A., Gade V.R., Pippel M., Hoffmeyer T., Tchesunov A., Stevens L., Winkler S., Hughes G., Traikov S., Hiller M. 2023. A novel nematode species from the Siberian permafrost shares adaptive mechanisms for cryptobiotic survival with *C. elegans* dauer larva. PLoS genetics 19: e1010798. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1010798>

- Shin Sang-Chul 2008. Pine wilt disease in Korea. In: Zhao B.G., Futai K., Sutherland J.R., Takeuchi Y. (eds). Pine Wilt Disease. Tokyo, Berlin, Heidelberg, New York, Springer, 26–32. https://doi.org/10.1007/978-4-431-75655-2_5
- Steiner G., Buhner E.M. (1934). *Aphelenchoides xylophilus* n. sp., a nematode associated with blue-stain and other fungi in timber. Journal of Agricultural Research 48: 949–951.
- Tanaka S.E., Aikawa T., Takeuchi-Kaneko Y., Fukuda K., Kanzaki N. 2017. Artificial induction of third-stage dispersal juveniles of *Bursaphelenchus xylophilus* using newly established inbred lines. Plos One 12: e0187127. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0187127>
- Togashi K., Kasuga H., Kasuga S., Matsunaga K., Jikumaru S. 2023. Pathogenicity and boarding ability of hybrid-derived populations between *Bursaphelenchus xylophilus* and *B. mucronatus* (Nematoda: Aphelenchoididae). Nematology: 1-13 (published online ahead of print 2023). <https://doi.org/10.1163/15685411-bja10286>
- Tokushige Y., Kiyohara T. 1969. [*Bursaphelenchus* sp. in the wood of dead pine trees. Journal of the Japanese Forestry Society 51 (7): 193–195. (In Japanese)]. https://doi.org/10.11519/jjfs1953.51.7_193
- Tomalak M., Filipiak A. 2019. *Bursaphelenchus michalskii* sp. n. (Nematoda: Aphelenchoididae), a nematode associate of the large elm bark beetle, *Scolytus scolytus* Fabr. (Coleoptera: Curculionidae), in Dutch elm disease-affected elm, *Ulmus laevis* Pall. Nematology 21: 301–318. <https://doi.org/10.1163/15685411-00003215>
- van Meegen H.H.B., van den Elsen S.J.J., Holterman M.H.M., Karssen G., Mooyman P.J.W., Bongers A.M.T., Holovachov O.V., Bakker J., Helder J. 2009. A phylogenetic tree of nematodes based on about 1200 full-length small subunit ribosomal DNA sequences. Nematology 11: 927–950. <https://doi.org/10.1163/156854109x456862>
- Yeates G.W., Bongers T., Goede De R.G.M., Freckman D.W., Georgieva S.S. 1993. Feeding habits in soil nematode families and genera - an outline for soil ecologists. Journal of nematology 25: 315–331. PMID: 19279775; PMCID: PMC2619405
- Zhao B.G. 2008. Pine wilt disease in China. In: Zhao B.G., Futai K., Sutherland J.R., Takeuchi Y. (eds). Pine Wilt Disease. Tokyo, Berlin, Heidelberg, New York, Springer, 18–25. https://doi.org/10.1007/978-4-431-75655-2_4
- Zhao B.G., Futai K., Sutherland J.R., Takeuchi Y. (eds) 2008. Pine Wilt Disease. Tokyo, Berlin, Heidelberg, New York, Springer, 459 pp.

EVOLUTION OF LIFE CYCLES OF NEMATODES PARASITIZING WOODY PLANTS AS A RESULT OF ECOLOGICAL AND PHYLOGENETIC CO-ADAPTATIONS WITH HOSTS AND VECTORS

A. Yu. Ryss

Keywords: dauer larvae, host plant, host specificity phytotests, invasion risk prediction, opportunistic pathogens, parasite transmission, polyxenic life cycles, vector antagonists

SUMMARY

Fundamental aspects in the evolution of nematodes parasitizing woody plants are reviewed. 1) Nematode faunal lists of natural refugia are useful to predict the risks of opportunistic pathogens becoming true pathogens in the forest and park communities. 2) Nematode composition in natural refugia gives a chance to identify nematode antagonists of insect vectors of dangerous fungal and nematode infections, which can be potentially used as of the biological agents for woody plants' protection. 3) Dauers of the ancestors of wood-inhabiting nematodes played a role as a survival stage in the detritus decomposition succession, and they later acquired the functions of dispersion and adaptations for transmission using insect vectors. 4) When inspecting wilted trees, it is necessary to use dauers for diagnostics, as sexually mature nematodes may absent in tree tissues. 5) Plant parasitic nematodes originated from members of the detritus food web and retained a detritivorous phase in the life cycle as a part of the propagative generation. 6) Vectors in the life cycles of plant parasitic nematodes are inherited from the ancestral detritivorous nematode associations, rather than inserted in the dixenic life cycle of the 'nematode-fungus-plant' association. 7) Despite the significant difference in the duration of the nematode-tree and nematode-vector phases of the life cycle, the actual parasitic nematode specificity is twofold: firstly to the vector and secondly to the natural host plant (as demonstrated in phytotests excluding a vector).