

С. А. Субботин, Т. С. Иванова

СТРОЕНИЕ ГАЛЛОВ НА ЛИСТЬЯХ *FERULA KUHISTANICA* (APIACEAE),
ИНДУЦИРОВАННЫХ ФЕРУЛОВОЙ НЕМАТОДОЙS. A. SUBBOTIN, T. S. IVANOVA. THE STRUCTURE OF GALLS ON
LEAVES OF *FERULA KUHISTANICA* (APIACEAE) INDUCED
BY HETEROANGUINA FERULAE

Изучено строение галлов, сформированных фитопаразитической нематодой *Heteroanguina ferulae* на листьях ферулы. Показаны различия в строении патологических новообразований, индуцированных различными ангвининами.

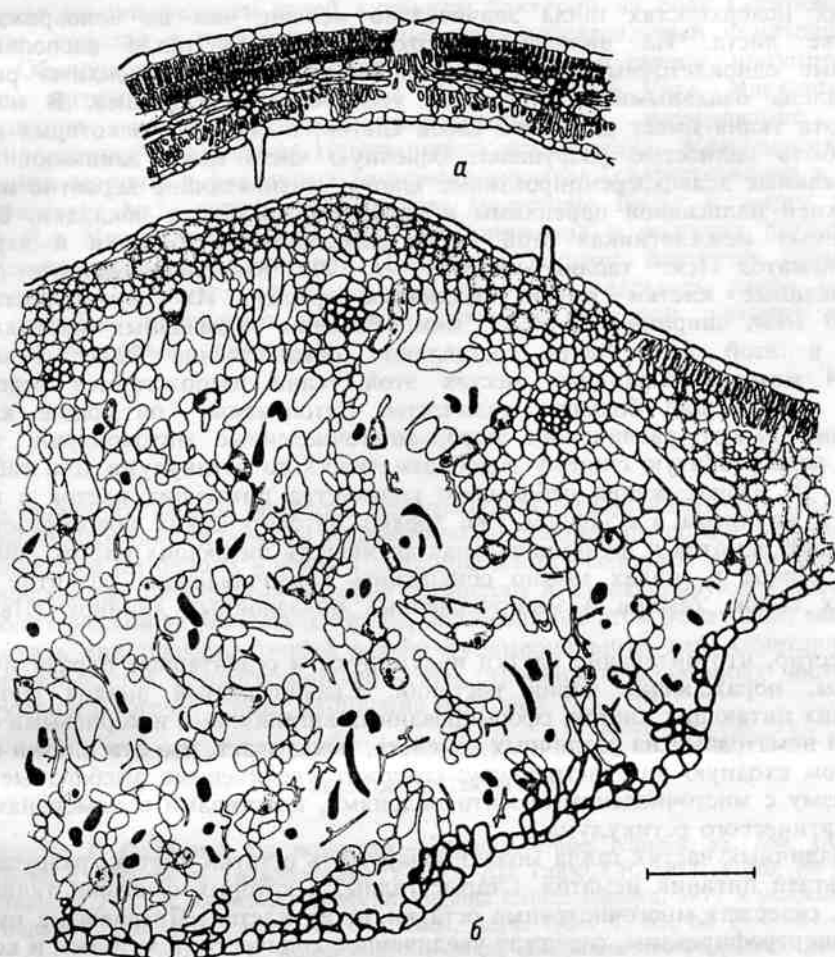
Нематоды подсемейства Anguininae (Tylenchida, Nematoda) — ангвинины являются высокоспециализированными паразитами, вызывающими образование специфических галлов на различных органах цветковых растений. Среди галлообразующих нематод в подсемействе насчитывается 24 вида, которые относятся к 4 родам: *Anguina*, *Subanguina*, *Heteroanguina*, *Mesoanguina* (Чижов, Субботин, 1990). Инвазионные личинки нематод, проникая в молодые растения, вызывают гипертрофию и гиперплазию тканей и клеток хозяина, формирование галлов, внутри которых развиваются паразиты. Строение галлов, индуцированных различными ангвининами, интенсивно изучалось многими исследователями (Goodey T., 1933, 1938; Goodey J., 1948; Соловьева, Коваленко, 1980, и др.). Хотя разные виды ангвинин индуцируют образование галлов в определенных органах растений, общий план строения этих новообразований во многом сходен. Как показали исследования, нематоды питаются, высасывая содержимое так называемых питающих клеток, обычно выстилающих полость галлов.

Целью настоящей работы было изучение патоанатомических и цитологических особенностей строения листовых галлов, образованных феруловой гетероангвиной, одной из примитивных представителей подсемейства Anguininae.

Феруловая гетероангвина *Heteroanguina ferulae* (Иванова, 1977; Чижов, Субботин, 1985), обнаруженная в горных районах Таджикистана, паразитирует на двух видах рода *Ferula*. Нематода вызывает на листьях растений образование зеленовато-желтых, иногда красноватых галлов. Эти патологические новообразования имеют размеры 3—7 мм, некоторые из них, сливаясь, образуют сингаллы, которые достигают 7—10 мм дл. В разрыхленной паренхиме галла располагаются многочисленные личинки и взрослые особи нематод (Иванова, 1977, 1981).

Материалы и методы

Зараженные нематодой и здоровые листья растений *Ferula kuhistanica* Когов. собирали в конце мая 1988 г. в ущелье Кондара на склоне Гиссарского хр. Галлы фиксировали 2.5%-ным раствором глутаральдегида на 0.1 М фосфатном буфере (рН=7.2) и 1%-ным раствором четырехоксида осмия, обезвоживали в этаноле и заключали в смесь эпоксидных смол. Срезы корней изготавливали на ультрамикротоме БС-490 А и ЛКБ 2088. Полутолки срезы окрашивали раствором метиленового синего и исследовали под световым микроскопом МБИ-15-2. Ультратонкие срезы контрастировали уранилацетатом и цитратом свинца, просматривали и фотографировали под трансмиссионным электронным микроскопом Tesla BS-500.



Поперечный срез листа *Ferula kuhistanica* и галла, индуцированного феруловой нематодой.
 а — лист, б — галл. Масштабная линейка — 200 мкм.

Результаты и обсуждение

Рассмотрим строение здорового листа ферулы и галла, индуцированного феруловой гетероангвиной.

Лист ферулы. Эпидерма однослойная, на нижней стороне листа эпидермальные клетки имеют меньший размер (см. рисунок, а). Устьица встречаются на обеих сторонах листа (амфистоматический лист). На нижней эпидерме располагаются одноклеточные волоски. Мезофилл представлен в основном палисадной паренхимой. Верхняя (адаксиальная) палисадная ткань 2-слойная, состоит из компактно расположенных вытянутых клеток с многочисленными хлоропластами. Нижняя (абаксиальная) палисадная паренхима 1- или 2-слойная, имеет менее вытянутые клетки. Губчатая паренхима слабо развита. Проводящие пучки локализованы в мезофилле, окружены паренхимными клетками, образующими обкладку пучка. В выступах жилок под эпидермой располагаются толстостенные клетки колленхимы.

Галл. Эпидерма галла однослойная, некоторые эпидермальные клетки гипертрофированы, имеют утолщенные стенки (см. рисунок, б). Число устьиц

на обеих поверхностях галла значительно меньше чем на неповрежденной пластинке листа. На нижней и верхней сторонах галла располагаются единичные одноклеточные волоски. Верхняя палисадная паренхима рыхлая, представлена овальными и округлыми увеличенными клетками. В молодых галлах эта ткань имеет до десяти слоев клеток, в старых в некоторых местах может быть полностью разрушена. Основную часть галла занимают гиперплазированные дедифференцированные клетки, возникающие вероятно из клеток нижней палисадной паренхимы и паренхимных клеток обкладки. В многочисленных межклетниках этой ткани располагаются личинки и взрослые особи нематод (см. таблицу-вклейку, 1, 2). Вакуолизированные гипертрофированные клетки имеют различную форму. Их длина составляет 68.9 ± 5.0 мкм, ширина — 33.6 ± 1.7 мкм. Размеры нормальных паренхимных клеток в этой зоне листа составляют соответственно 22.0 ± 1.3 мкм и 13.7 ± 0.4 мкм. В различных местах этой ткани располагаются отдельные клетки, содержащие большое количество цитоплазмы, — питающие клетки. Последние имеют увеличенное ядро, многочисленные митохондрии, хлоропласты, слабо развитую систему эндоплазматического ретикулума (см. таблицу-вклейку, 3). Обнаружение небольшого количества питающих клеток в галлах связано с анализом в основном уже зрелых патологических новообразований, где питание нематод и функциональная активность питающих клеток снижены. В этот период в галлах можно обнаружить заканчивающих развитие половозрелых самок, самцов и многочисленных инвазионных личинок (Иванова, 1981).

Известно, что питающие клетки индуцируют и седентарные паразитические нематоды, поражающие корни растений. Сравнительный анализ функционирующих питающих клеток, сформированных ангвининами и корневыми седентарными нематодами из различных семейств, показывает, что эти клетки имеют во многом сходную ультраструктуру: содержат увеличенные амебоидные ядра, цитоплазму с многочисленными митохондриями, пластидами и мембранами эндоплазматического ретикулума.

В различных частях галла можно обнаружить остатки клеток, разрушенных в результате питания нематод. Старые галлы, в которых основная ткань разрушена, содержат многочисленные остатки таких клеток. Проводящие пучки в галле гипертрофированы, содержат увеличенное количество флоэмных и ксилемных элементов. Под эпидермой, напротив жилок, располагаются деформированные толстостенные клетки колленхимы.

Таким образом, феруловая гетероангина индуцирует образование галлов без выраженной внутренней полости и упорядоченного расположения питающих клеток. Сходные по строению галлы формируются и при поражении растений другими представителями рода *Heteroanguina*. Гетероангины в морфологическом и биологическом плане наименее специализированная группа в подсемействе *Anguininae* и наиболее близкая к фитопаразитическим дитиленам (Чижов, Субботин, 1985, 1990). Галлы, индуцированные гетероангинами, характеризуются рядом примитивных черт строения. Если дитилени вызывают образование утолщений, деформаций различных органов растений, образование мозолевидных структур и крупных галлов, то гетероангины индуцируют уже настоящие галлы, также без выраженной внутренней полости. Для патологии, вызванной мезоангинами и ангинами, характерны относительно мелкие галлы с внутренней полостью, высланные питающими клетками. Таким образом, галлы, образованные гетероангинами, можно рассматривать как промежуточный морфо-функциональный тип, сочетающий как примитивные, так и прогрессивные черты строения.

В образованных феруловой гетероангиной галлах, в межклетниках, разрушенных клетках, трахеальных элементах проводящих пучков видны многочисленные скопления бактерий. Известно, что *Anguina tritici* и *A. agrostis*

переносят на поверхности своей кутикулы бактерий из рода *Corynebacterium*, которые, попадая в растения, заселяют галл, образованный нематодой (Bird, 1981). Обнаружены скопления бактерий и в полости галлов, индуцированных *Anguina agropyri* в корнях мятлика (*Cid del Prado Vera, Maggenti, 1984*). Проведенное нами электронномикроскопическое исследование галлов, индуцированных нематодами *Heteroanguina graminophila*, *Mesoanguina picridis* и *Anguina agropyri* в различных растениях-хозяевах: соответственно в вейнике (*Calamagrostis* sp.), васильке (*Centaurea leucophylla* Bieb.) и пырее (*Elytrigia repens* (L.) Nevski.) показало, что в межклетниках и полостях галлов можно обнаружить скопления бактерий. Возможно перенос бактерий ангвининами распространен значительно шире, чем это предполагалось ранее и многие виды способны переносить на своей кутикуле бактерии, которые заселяют галл, образованный нематодой.

Заключение

Фитопаразитическая нематода *Heteroanguina ferulae* индуцирует на листьях ферулы образование галлов без выраженной внутренней полости и упорядоченного расположения питающих клеток. Питающие клетки содержат увеличенные ядра, многочисленные цитоплазматические органеллы и характеризуются повышенной метаболической активностью. Галлы, образованные этой нематодой, можно рассматривать как промежуточный морфо-функциональный тип, сочетающий как примитивные, так и прогрессивные черты строения. В различных частях галла обнаружены многочисленные скопления бактерий.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Иванова Т. С. Новый вид нематоды — *Anguina ferulae* Ivanova, sp. nov. (Anguininae: Tylenchida) с ферулы из Таджикистана // Докл. АН ТаджССР. 1977. Т. 20, № 1. С. 65—69. — Иванова Т. С. К изучению биологии *Anguina ferulae* Ivanova, 1977 в условиях ушелья реки Варзоб // Изв. АН ТаджССР. Отд. биол. наук. 1981. Т. 83, № 2. С. 81—83. — Соловьева Г. И., Коваленко Т. Е. Морфоанатомические aberrации листовых пластинок злаков, вызываемые нематодами сем. Anguinidae Nicoll, 1935 в процессе галлогенеза // Строение и продуктивность природных и сеяных лугов. Петрозаводск, 1980. С. 155—166. — Чижов В. Н., Субботин С. А. Ревизия нематод подсемейства Anguininae (Nematoda, Tylenchida) на основе их биологических особенностей // Зоол. журн. 1985. Т. 64, вып. 10. С. 1476—1486. — Чижов В. Н., Субботин С. А. Фитопаразитические нематоды подсемейства Anguininae (Tylenchida, Nematoda). Морфология, трофическая специализация, система // Зоол. журн. 1990. Т. 69, вып. 1. С. 15—26. — Bird A. F. The *Anguina* — *Corynebacterium* association // Plant parasitic nematodes. New York; London: Acad. Press, 1981. Vol. 3. С. 303—323. — Cid del Prado Vera, Maggenti A. R. A new gall-forming species of *Anguina* Scopoli, 1777 (Nematoda: Anguinidae) on bluegrass, *Poa annua* L., from the coast of California // J. Nematol. 1984. Vol. 16, N 4. P. 386—392. — Goodey J. B. The galls caused by *Anguillulina balsamophila* (Thorne) Goodey on the leaves of *Wyethia amplexicaulis* Nutt and *Balsamorhiza sagittata* Nutt // J. Helminthol. 1948. Vol. 22, N 2. P. 109—116. — Goodey T. *Anguillulina graminophila* n. sp., a nematode causing galls on the leaves of fine bent-grass // J. Helminthol. 1933. Vol. 11, N 1. P. 45—56. — Goodey T. Observation on *Anguillulina millefolii* (Low, 1874) Goodey, 1932, from galls on the leaves of yarrow, *Achillea millefolium* L. // J. Helminthol. 1938. Vol. 16, N 2. P. 93—108.

Всесоюзный научно-исследовательский
институт гельминтологии
Москва

Институт зоологии и паразитологии
им. Е. Н. Павловского АН Таджикской ССР
Душанбе

Получено 28 XII 1990

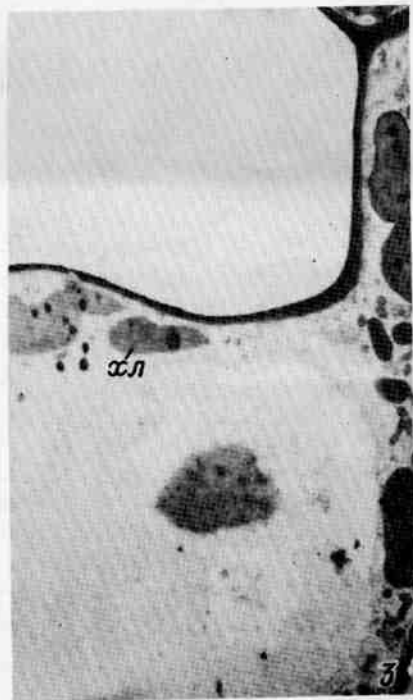
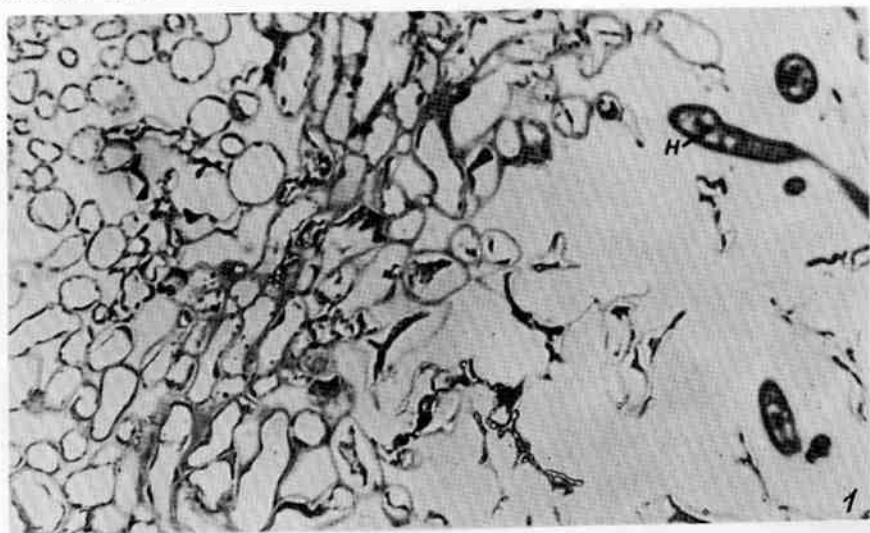


Таблица. Галл, индуцированный нематодой на листе ферулы.

1 — фрагмент поперечного сечения галла (н — нематода), $\times 250$; 2 — дедифференцированная и разрушенная клетка галла (я — ядро), $\times 2600$; 3 — участок цитоплазмы питающей клетки (хл — хлоропласт), $\times 6000$.