

# ГЛАВА III. ПРОИСХОЖДЕНИЕ ФИТОПАРАЗИТИЗМА НЕМАТОД И ИХ КОЭВОЛЮЦИЯ С ХОЗЯЕВАМИ И ПЕРЕНОСЧИКАМИ (НА ПРИМЕРЕ АФЕЛЕНХОИДНЫХ НЕМАТОД)

А.Ю. Рысс

Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034, Санкт-Петербург, Россия, Россия, e-mail: neta@zin.ru

## ВВЕДЕНИЕ

Нематоды, или круглые черви, относятся к отдельному типу Metazoa (многоклеточных организмов) – Nematoda, насчитывающему не менее 24 000 видов (Hodda 2011). Нематоды генетически близки к другим типам линяющих животных, составляющим на филогенетическом древе Bilateria кладу Ecdysozoa, к которому относятся также другие червеобразные: волосатики, приапулиды, киноринхи, лорициферы и сегментированные животные: членистоногие, тихоходки и онихофоры (Telford et al. 2008). Эти черви населяют разнообразные пористые субстраты (почвы, грунты водоемов, разлагающуюся органику), а многие группы (не менее 6000 видов, из которых 4100 – фитотрофы) специализировались к паразитизму на других организмах – животных, растениях, грибах (Decraemer and Hunt 2006). Из-за сложности строения (нематоды относятся к высшим многоклеточным животным) и коротких жизненных циклов (у некоторых из них период от яйца до яйца занимает 2–7 дней) нематоды служат излюбленным объектом тонких исследований биологов различных направлений, конкурируя в этом отношении с мушкой дрозофилой и дрожжевыми грибами. На самой известной нематоде *Caenorhabditis elegans* были проведены фундаментальные исследования, дважды удостоенные Нобелевских премий (2002 и 2006 гг.) по физиологии и медицине. Генетиками Салстоном, Бреннером и Горвицем (премия 2002 г.) открыты гены апоптоза – программируемой самим организмом гибели клеток, а Эндрю Файером и Крейгом Мелло (премия 2006 г.) было открыто универсальное явление РНК-интерференции – эффекта блокирования патогеном трансляции генов, ответственных за иммунитет атакуемого организма.

Снижение продукции сельского хозяйства и лесной отрасли от повреждений нематодами в

среднем ежегодно составляет 10–20%, а общие потери приравниваются к 80 млрд. долларов ежегодно (Nicol et al. 2011). Наибольший ущерб нематоды наносят растениеводству и лесоводству. Этих нематод, паразитов растений, называют фитопаразитическими нематодами или фитонематодами, фитогельминтами. Составлен список 10 наиболее опасных для деятельности человека таксономических групп нематод – паразитов растений, позже дополненный до 12 таксонов (Jones et al. 2013). К таким экономически важным вредителям растений относятся (в порядке убывания экономических потерь): 1) галловые корневые нематоды *Meloidogyne* spp., среди которых для РФ наиболее важны *Meloidogyne incognita* (тепличные растения: томаты, огурцы, из цветов – бегонии) и *M. hapla* для растений открытого грунта; 2) цистообразующие корневые нематоды *Heterodera* spp. и *Globodera* spp., самки которых образуют анабиозную стадию – цисту, заполненную яйцами с сформированными инвазионными личинками: наиболее важны в РФ золотистая картофельная нематода *Globodera rostochiensis* и свекловичная нематода *Heterodera schachtii*; 3 и 4) ранящие корневые нематоды сем. *Pratylenchidae* (*Pratylenchus* spp., *Radopholus* spp.) вызывающие почвоутомление злаковых культур, заполняя паренхиму зоны роста молодых корней (в России вредоносны *Pratylenchus penetrans* и *P. thornei*) а также банановая нематода *Radopholus similis*, объект фитокарантина для России; ныне виды рода *Radopholus* обнаружены в Европе также в аквариумных растениях (Ryss and Karnkowski 2010); 5) стеблевые нематоды *Ditylenchus dipsaci*, опасные вредители луковичных растений и садовой земляники, уничтожающие до 90% урожая; 6) сосновая стволовая нематода *Bursaphelenchus xylophilus*, пока не обнаруженная в России, но входящая в карантинный список A1 как возбудитель вилта хвойных; 7) корневая почковидная немато-

да *Rotylenchulus reniformis*, также формирующая галлы на корнях хлопчатника, овощных культур и фруктовых деревьев и в субтропических и тропических странах, что вызывает гибель растений; 8, 9) нематоды вирусоносители, ранящие кончики корней и переносящие непо-вирусы винограда (*Grapevine fanleaf virus*, переносчик нематода *Xiphinema index*) и тобра-вирусы табака (*tobacco rattle virus*, переносчики нематоды *Trichodorus* spp.); 10) ложно-галловая корневая нематода *Nacobbus aberrans*, пока эндемичная для стран Центральной и Южной Америки и вызывающая гибель томатов, картофеля и бататов, бобов, перца, сахарной свеклы; 11) рисовая стеблевая нематода *Aphelenchoides besseyi*, поражающая соцветия растений риса на плантация юга России; 12) спиральные корневые эктопаразитические нематоды *Helicotylenchus* spp., накапливающиеся в почве и снижающие урожай овощных культур, плодовых и декоративных деревьев и кустарников.

Наименее изученными среди перечисленных нематод являются микотрофные фитонематоды со сложными ди- и триксенными циклами, включающими чередование поколений на таксономически неродственных организмах: грибах, растениях и насекомых. Это представители сем. Aphelenchoididae, из которых наиболее важны, в соответствии со списком «топ 12», указанные выше виды родов *Bursaphelenchus* и *Aphelenchoides*.

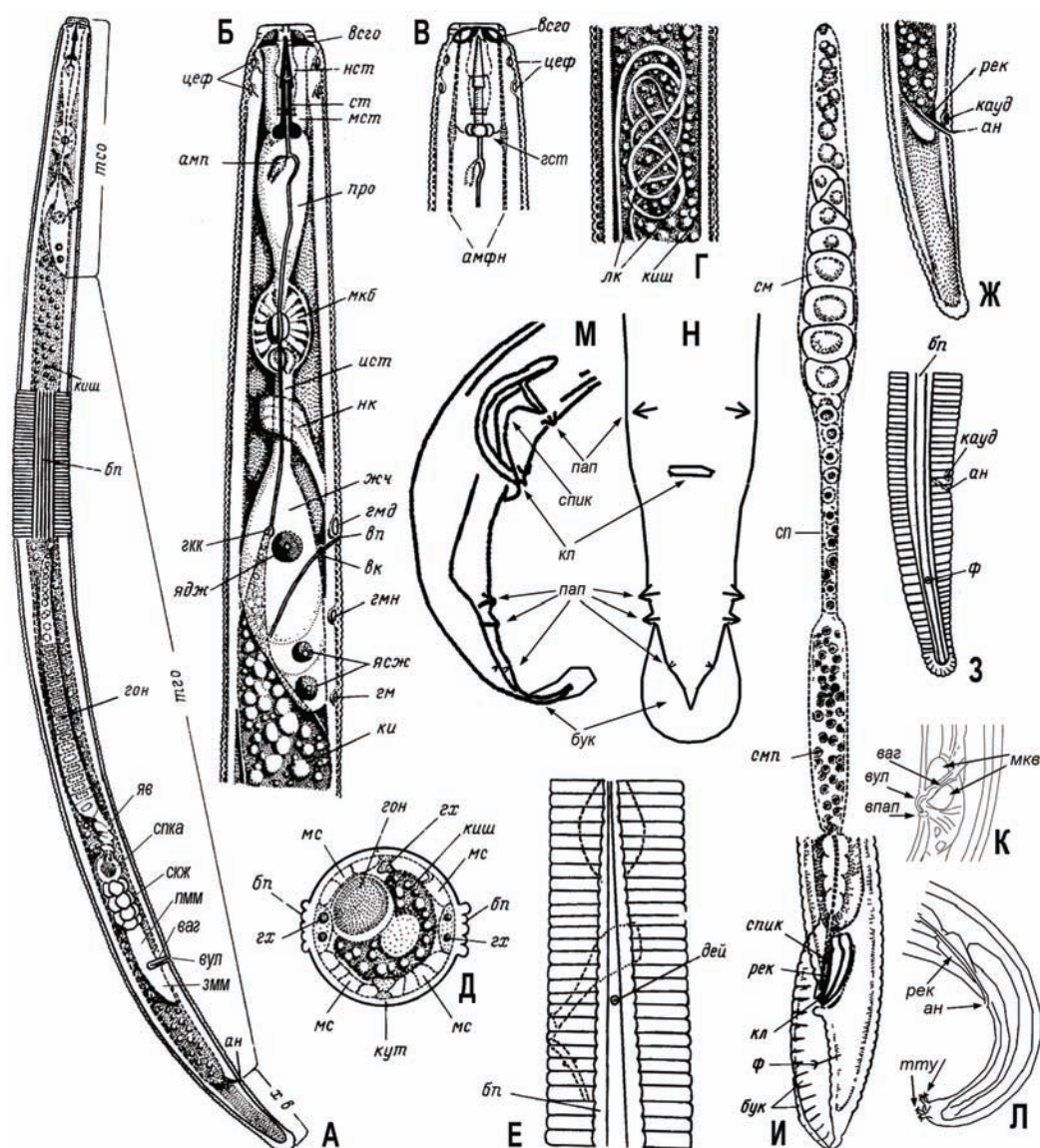
Целью данной главы стал обзор и сравнительный анализ происхождения и диверсификации эволюционных связей фитонематод с их хозяевами и переносчиками.

В настоящей работе дана классификация нематод по общепринятой системе (De Ley and Blaxter 2002) с последующими дополнениями и коррекциями (Holterman et al. 2006; van Megen et al. 2009). Приведенная классификация совмещает молекулярные данные по генам рибосомальной РНК с классической морфологической системой (Siddiqi 2000).

## 1. КРАТКИЕ СВЕДЕНИЯ ПО МОРФОЛОГИИ ФИТОПАРАЗИТИЧЕСКИХ НЕМАТОД

Подробное описание морфологических структур и функций афеленхоидных нематод дано ниже в разделах, посвященных эволюции их отдельных групп: подсемейств и родов. На Рис. 1 представлены основные элементы морфологии фитопара-

зитических нематод на примере видов корневых нематод сем. Pratylenchidae и микотрофных фитонематод сем. Aphelenchoididae, на примере видов родов *Laimaphelenchus* и *Bursaphelenchus*. Важнейшей морфологической структурой фитопаразитических нематод служит колющий игловидный стилет (стоматостиль), представляющий собой преобразованную грызущую стому предков – сапротрофных рабдитид. В результате преобразований подвижные части исходно грызущей стомы у фитопаразитов слиты в иглу, за счет которой происходит перфорация клеточных стенок растения. Мощный медиальный мышечный бульбус глотки с кутикулярным внутренним клапаном служит как для выброса наружу ферментов глоточных желез, так и для закачки растворенных таким образом снаружи веществ назад, в просвет глотки нематоды. Растворяющие ткани хозяина ферменты вырабатываются в трех задних одноклеточных гигантских железах глотки (наибольшей дорсальной и двух более мелких субвентральных). Из-за большого объема железы не могут располагаться на одном (исходном для предков-рабдитид) уровне в заднем отделе глотки очень узкого тела нематоды, но образуют лопасть, свешивающуюся на передний отдел среднего кишечника, где три железы расположены в последовательном порядке (спереди субвентральные, позади дорсальная у нематод надсем. Aphelenchoidoidea, и в обратном порядке в надсем. Noplolaimoidea). Кишечник нематод сквозной, однако анус может быть редуцирован у высокоспециализированных паразитов (например в подсем. Ektaphelenchinae среди Aphelenchoididae) в связи с интенсификацией ферментной активности при экстра-интестинальном питании паразита. Половая трубка у самок исходно парная, но задняя трубка часто подвергается редукции с усилением и гипертрофией отделов передней трубки; обычно имеется сперматека, где сохраняется сперма самца, полученная в результате редких актов копуляции и используемая для непрерывной продукции яиц самкой. Половая трубка самца у фитопаразитических нематод всегда непарная; имеется клоака с двумя кутикулярными половыми органами – спиккулами, которые выдвигаются наружу и вводятся внутрь вульвы самки при акте копуляции. Нематоды обычно раздельнополы, гермафродитизм аберрантен, вторичный партеногенез встречается часто среди таксонов фитопаразитов (например, у галловых нематод рода *Meloidogyne*, однако среди



**Рис. 1.** Морфология фитонематод подотряда Tylenchina: сем. Pratylenchidae (А–И) и сем. Aphelenchoididae (К–Н). А–З, К–Л – самка; И, М, Н – самец : А – общий вид *Pratylenchus crenatus* (отделы тела нематод-пратиленхид), Б – передняя часть тела *P. crenatus*, вид сбоку, В – то же, вид с брюшной стороны, Г – латеральные каналы в теле *Pratylenchoides magnicauda*, Д – поперечный срез в центральной части тела *Pratylenchus crenatus*, Е – участок тела *Pratylenchoides crenicauda* с дейридом (пунктиром показано местоположение метакорпального бульбуса глотки, нервного кольца, гемизонида и выделительной поры), Ж – внутреннее строение хвоста *Pratylenchus crenatus*, З – внешняя морфология хвоста *P. crenatus*, И – половая система самца, К – вульварная область самки *Laimaphelenchus penardi*, Л – хвост самки *L. penardi*, М – хвост самца *Bursaphelenchus* sp. (вид сбоку), Н – то же, вид с брюшной стороны. *амп* – ампула протока дорсальной железы глотки, *амфн* – амфидальный нерв, *ан* – анус, *бп* – боковое поле, *бук* – бурсальные крылья, *ваг* – вагина, *вк* – клапан выделительной поры, *вп* – выделительная пора, *впап* – вульварные папиллы, *внут* – внутренний скелет губной области, *вул* – вульва, *гкк* – гиподермальная хорда, *дей* – дейрид, *жсч* – железистая часть глотки, *гмд* – гемизонид, *гмн* – гемизонион, *гон* – гонада, *гст* – головки стилета: *гх* – гиподермальная хорда, *мс* – мышечный сектор, *мст* – мышцы-протракторы стилета, *нк* – нервное кольцо, *нст* – направляющая оболочка стилета, *пап* – папиллы, *пмм* – передний мешок матки, *про* – прокорпус, *рек* – ректум, *скж* – скорлуповая железа (крустаформерия), *см* – семенник, *спп* – семенной пузырь, *сп* – семяпровод, *спик* – спиккулы, *спка* – сперматека, *ст* – стилет, *ТГО* – трофико-генитальный отдел тела, *ТСО* – трофико-сенсорный отдел тела, *ТКО* – трофико-сенсорный отдел тела, *ф* – фазмид, *хв* – хвост, *цеф* – цефалид, *яв* – яйцевод, *ядж* – ядро дорсальной железы глотки, *ясж* – ядро вентросублатеральной железы глотки.

Aphelenchoididae партеногенез неизвестен, и все виды ствольных нематод бисексуальны). Индивидуальное развитие проходит с четырьмя линьками (первая линька – обычно внутри яичевой оболочки), пятая (последняя) стадия онтогенеза – взрослые формы, самец и самка.

## 2. ПРОИСХОЖДЕНИЕ ПАРАЗИТИЗМА ФИТОНЕМАТОД И ЭВОЛЮЦИЯ ТИПОВ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ В СИСТЕМЕ ПАРАЗИТ-ХОЗЯИН: ВЫНУЖДЕННАЯ ДВОЙСТВЕННОСТЬ АССОЦИАТИВНЫХ СВЯЗЕЙ ПАРАЗИТА И ХОЗЯИНА

Жизненные циклы большинства нематод принципиально отличаются внутри инфраотряда Tylenchomorpha. Этот инфраотряд включает всех перечисленных выше наиболее важных парази-

тов растений, за исключением вирусоносителей: *Xiphinema* spp. отряда Dorylaimida и *Trichodorus* spp. отряда Triplonchida. Исходя из современной классификации, фитопаразитизм в подотряде Tylenchina формировался параллельно не менее двух раз: в кладе 12 по Van Megen et al. (2009) (отряд Tylenchida по Siddiqi 2000; здесь и далее эта филогенетическая ветвь обозначена как тиленхоидные нематоды) и в кладе 10 (отряд Aphelenchida по Siddiqi (2000), здесь таксоны клады названы афеленхоидными нематодами). У тиленхоидных нематод цикл обычно гомоксennyй и включает в большинстве случаев одного хозяина – растение (надсемейства Criconematoidea и Hoplolaimoidea), а у афеленхоидид (клада 10) в поликсенном цикле участвуют два хозяина – гриб и растение, а в наиболее продвинутых циклах имеется ещё и насекомое-переносчик (Рис. 2).

### Циклы: гомоксенные

### гетероксенные

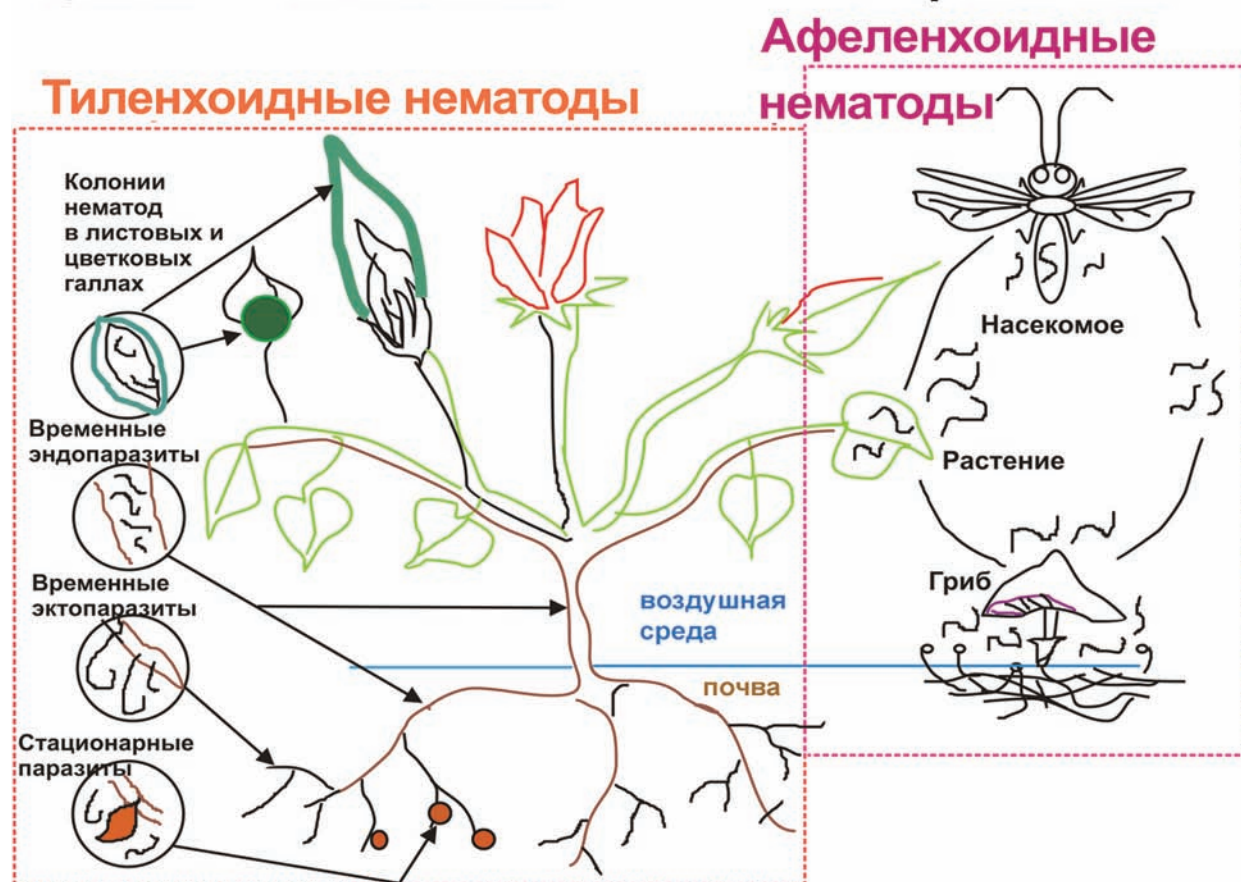


Рис. 2. Гомоксенные циклы тиленхоидных нематод и гетероксенные циклы афеленхоидных нематод.

Сходный поликсенный цикл формируется только у высших тиленхоидных нематод из кланды 12 (van Megen et al. 2009) в семействах стеблевых нематод Anguinidae, Neotylenchidae, а также энтомофильных нематод семейств Spherulariidae и Allantonematidae. Эти циклы хорошо изучены и проанализированы (Krall 1969; Кралль 1975, 1978; Stone 1979; Siddiqi 1980, 1986, 2000; Соловьева и Кралль 1983, Слободянюк 1984; Кралль и Соловьева 1991; Karssen 2002; Subbotin et al. 2004, 2006, 2010; Turner and Subbotin 2013) и здесь не рассматриваются.

## 2.1. Гомоксенные циклы:

### тиленхоидные нематоды

[кланды 12 по van Megen et al. (2009)]

Анализ филогении кланды 12 позволяет построить гипотетический ряд формирования трофических связей ее представителей: эктотрофия (альгофагия и питание корневыми волосками) – временная эндотрофия (питание внутренними тканями растения с периодической сменой участка питания) – стационарная эндотрофика (питание на одном участке с индукцией паразитом в месте

питания гигантских многоядерных модифицированных клеток хозяина (посредников) (Рис. 3) Уже у временных и стационарных эндотрофов появляются адаптации, способствующие интенсификации постоянного питания паразита в одной точке питания: усиление стилета и увеличение желез глотки с формированием лопасти, поскольку увеличенные железы не могут размещаться на одном уровне в узком теле нематоды так же, как в примитивном тиленхоидном пищевode. У стационарных эндотрофов появляются дополнительные адаптации к питанию в одной точке без смены локализации – разбухание заполняющегося синхронными яйцами тела неподвижной питающейся самки, появление расселительных (инвазионных) стадий, изменение типа копуляции и смещение копулятивных органов кзади у обоих полов.

Эти адаптации появляются параллельно в нескольких филогенетических линиях: например, в линии Hoplolaimidae – Heteroderidae формируются стационарные эндотрофы-эктотопы (тело самки расположено снаружи от корня растения-хозяина) (Рис. 4), а в линии Tylenchorhynchinae – Pratylenchidae – Meloidogynidae формируются стационарные эндотрофы-эндотопы (тело самки

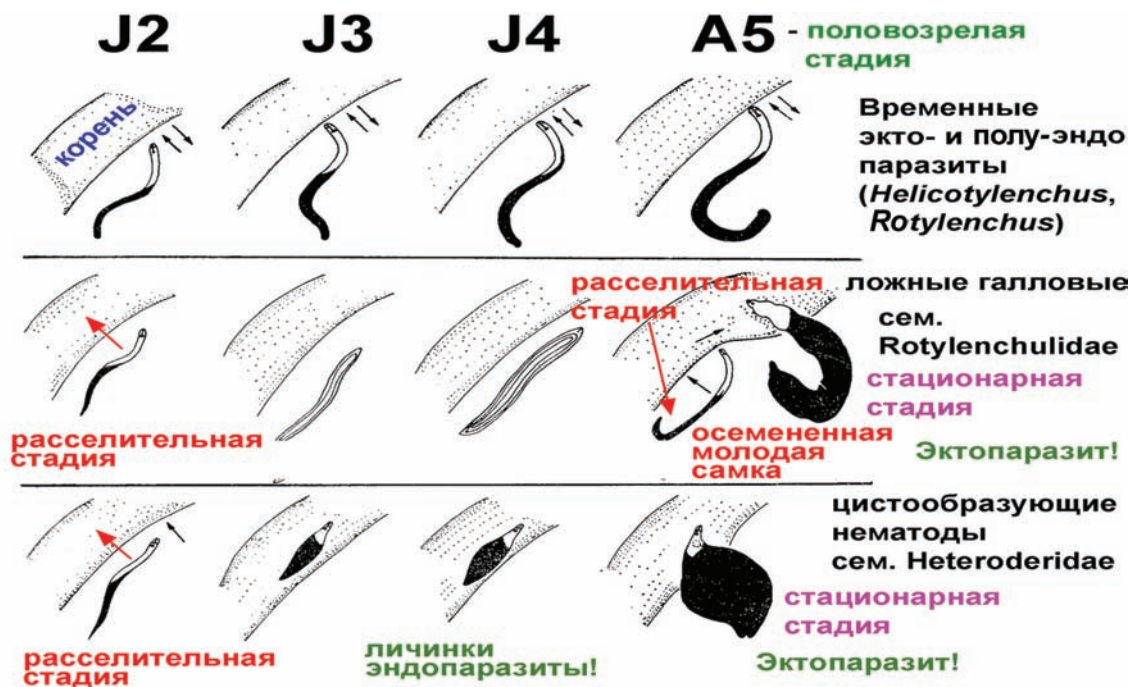


Рис. 3. Становление и эволюция паразитарной трофики: временные эктотрофы, временные эндотрофы, стационарные эндотрофы, индуцирующие клетки-посредники в тканях хозяина рядом с сосудистым пучком.

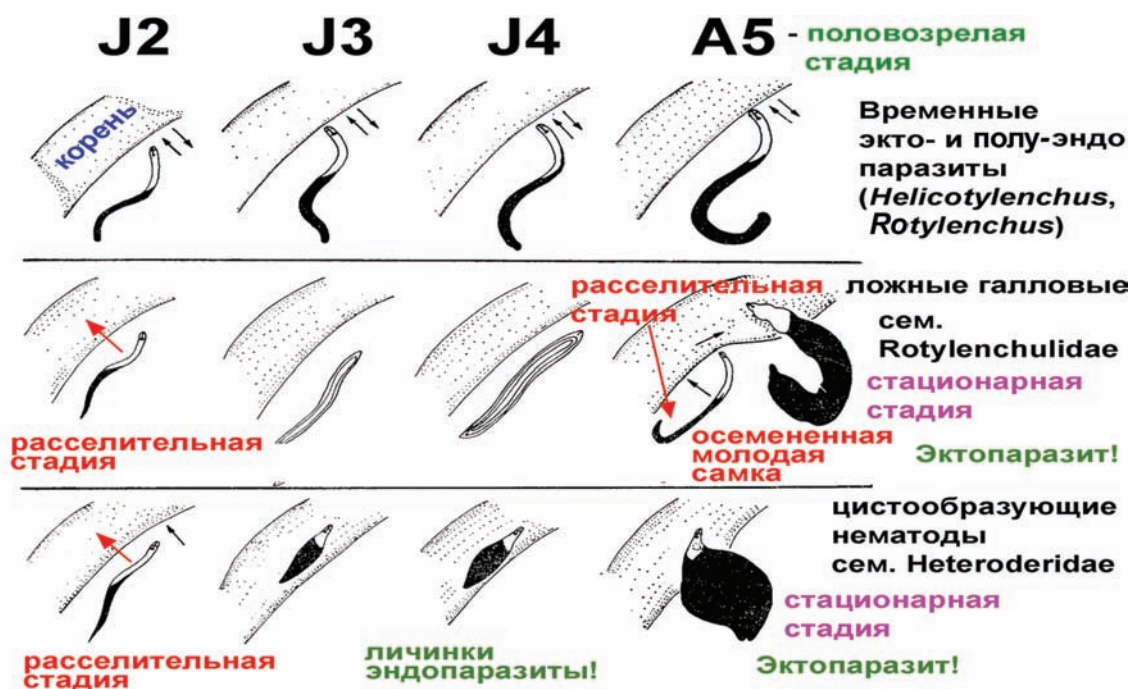


Рис. 4. Направление эволюции циклов развития тиленхонидных корневых нематод, ведущее к стационарному эктопаразитизму. J2...J4 – личинки 2...4 стадий; A5 – половозрелые нематоды.

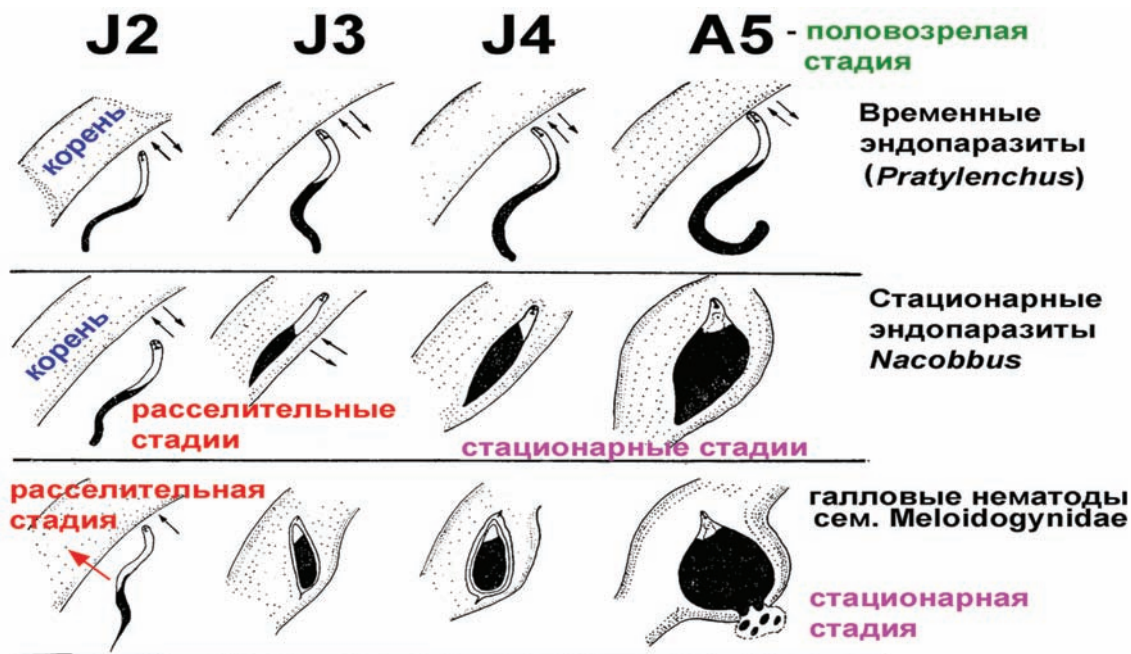


Рис. 5. Направление эволюции циклов развития тиленхонидных корневых нематод, ведущее к стационарному эндопаразитизму. J2...J4 – личинки 2...4 стадий; A5 – половозрелые нематоды.

внутри корня за счет индукции галлообразования в корне хозяина) (Рис. 5). Появление в разных филогенетических линиях высокоспециализированных экто- и эндопаразитов со сходной стационарной трофикой говорит о неравномерности эволюции трофической и топической связей фитогельминта и растения-хозяина. В самом деле, стационарная эктопаразитическая нематода сем. *Heteroderidae* более специализирована (по трофике), чем эндопаразитическая (эндотопическая) нематода сем. *Pratylenchidae* с временной эндопаразитической трофикой. Это доказывает, что базовые свойства паразита – использование своего хозяина как источник питания (трофическая связь) и как среды обитания (топическая связь) эволюционировали неравномерно. Исходя из двойственности трофической и топической связей паразита с хозяином, разработана классификация типов паразитизма корневых фитогельминтов. Например, гетеродериды – стационарные эндотрофы-эктотопы, а пратиленхиды – в основном временные эндотрофы-эндотопы. Анализ характера паразитизма в филогенетических линиях тиленхоидных нематод (клада 12) дал возможность предложить модель эволюции типов паразитизма у фитонематод (затем дополненную данными по афеленхоидным нематодам, клада 10). Специализация определенной фазы жизненного цикла к расселению также ведет к параллелизмам в отношении размеров и пропорций тела расселительных стадий (личинок второго возраста у *Heteroderidae*, *Meloidogynidae* и половозрелых особей у *Pratylenchidae*) очень сходны. У пратиленхид наблюдается укорочение размеров тела, что в морфогенезе во многих родах ведет к сдерживанию развития задней ветви женского полового зачатка; последнее вызывает редукцию задней ветви половой системы и сдерживание роста поствulварной части тела; при этом вульва сильно смещается кзади. Редукция задней ветви женской половой системы происходит параллельно в разных трибах сем. *Pratylenchidae*: внутри триб имеются роды с парной и непарной половой трубкой самок.

Возрастание роли растения-хозяина как фактора отбора в эволюции фитонематод проявляется не только в морфо-функциональных адаптациях и изменениях жизненного цикла. Возрастает роль растения-хозяина в дивергенции видов в пределах крупных родов и семейств нематод. Так, у низко

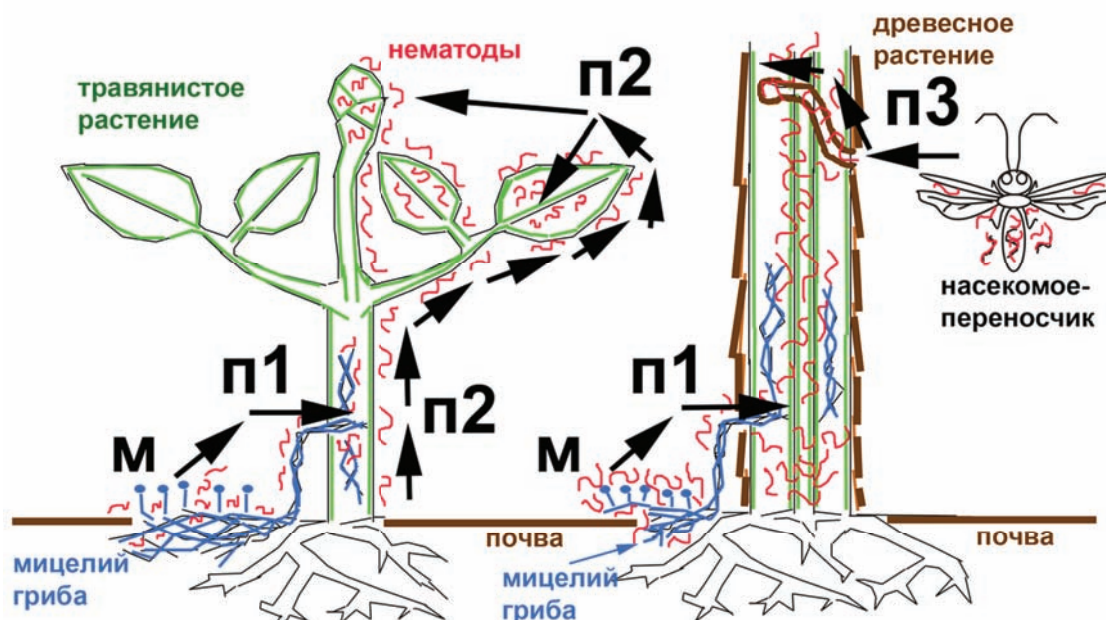
специализированных *Pratylenchidae* основными причинами видообразования послужили: в роде *Pratylenchus* – почвенно-климатические условия, у *Radopholus* – разрыв ареалов, у паразитов водных растений *Hirschmanniella* – тип водоемов и разрыв ареалов, у *Pratylenchoides* – почвенно-климатические условия, разрыв ареалов, семейства растений-хозяев; дивергенция подсемейств сем. *Pratylenchidae* была обусловлена специализацией к разным почвенно-климатическим условиям (Рысс 2008, 2009). У высокоспециализированных стационарных паразитических нематод сем. *Heteroderidae*, *Meloidogynidae* и *Anguinidae* видообразование было обусловлено сопряженной эволюцией с таксонами растений-хозяев (Krall and Krall 1978; Stone 1979; Karssen 2002, Subbotin et al. 2004, 2006). Подробный анализ эволюции отношений тиленхоидных нематод с гомоксенными циклами и их хозяев сделан Рыссом (1987, 2009).

## 2.2. Поликсенные циклы:

### афеленхоидные нематоды

[клада 10 по van Megen et al. 2009)]

У большинства афеленхоид цикл включает двух хозяев – гриб-сапротроф и растение, а у наиболее продвинутых родов – также и переносчика (насекомое). Гриб – наиболее древний ассоциированный с нематодами организм в цикле, экологическая роль большинства нематод грибов – участие в детритной пищевой цепи (Одум 1986). Циклы афеленхид в примитивных родах *Seinura* и *Paraseinura* могут быть гомоксенными и включать только одного хозяина – гриб, на мицелии которого нематоды питаются как эктопаразиты; вместе с грибами нематоды участвуют в разрушении растительной органики. В более продвинутых родах надсем. *Aphelenchoidea* нематоды переходят к паразитизму на растениях. В растение нематоды проникают в составе нематодно-грибных фитопатогенных комплексов, а у специализированных фитопаразитов (многие виды рода *Aphelenchoides*) нематоды поднимаются вверх по стеблю наружу в водной пленке и проникают внутрь растения через устьица поверхности листьев и почек, откуда происходит их название – листовые и почковые нематоды (Рис. 6). Растение – исторически более поздний хозяин, чем гриб, его включение в цикл означает преобразование экологической роли нематод от участника детритной цепи к



**Рис. 6.** Происхождение афеленхоидных нематод надземных частей растений от нематод-микофагов. М – микофагия, *п1* – проникновение нематодно-грибного комплекса через трещины стебля; *п2* – подъем в водной пленке и проникновение через устьица, *п3* – проникновение с насекомым-переносчиком (галереи в древесине).

звену пастбищной цепи. Наиболее продвинутые Aphelenchoididae (подсем. Parasitaphelenchinae) включают в цикл насекомое-переносчика, таким образом цикл становится трехчленным (Рис. 17).

По отношению к грибам нематоды сем. Aphelenchoididae – эктопаразиты (микофаги), а по отношению к растению все афеленхоидные таксоны – временные эндопаразиты (эндотрофы и эндотопы, как и пратиленхиды). Для прокалывания мицелия нет нужды в сильном стилете, внутрь растения афеленхоидиды проникают через устьица, не разрушая покровы хозяина; поэтому стилет афеленхоидид слабый, тонкий, с едва намеченными головками, что отличает их от корневых паразитов – тилленхоидных нематод (Hoplolaimoidea и Criconematoidea), имеющих мощный стилет с хорошо развитыми базальными головками для пробивания плотных покровов корня хозяина. Однако у афеленхоидид также наблюдаются морфо-функциональные последствия специализации к эндопаразитизму в растениях – происходит формирование лопасти увеличенных желез глотки, и к эндотопике – задняя ветвь женской половой системы недоразвита (за счет сдерживания ее развития в морфогенезе), вульва сильно смещена кзади. Специализация к пере-

носчику влечет появление специализированных транмиссивных стадий (Рис. 17–19). Это сравнительное рассмотрение циклов развития позволяет дополнить общую картину становления и эволюции фитопаразитизма, показав его связь со смежными явлениями – микофагией и форезией (Рис. 7).

Для эволюции фитонематод характерны: 1) возрастание специализации к паразитическому образу жизни (переход от эктопаразитизма к эндопаразитизму на растениях и насекомых, от временного паразитизма к стационарному), произошедшее независимо в различных филетических линиях; 2) неравномерность эволюции топической и трофической связей с растением-хозяином у корневых нематод; 3) происхождение обитателей надземных частей растений от нематод-микофагов, отсутствие среди них эктопаразитов растений и активное включение в их жизненный цикл насекомых-переносчиков; 4) возрастание роли растения-хозяина и переносчика как факторов направленной эволюции, так и факторов дивергенции видов и родов фитонематод (Рысс 2009).

Поскольку именно поликсенные циклы паразитических нематод растений дают важный, пока недостаточно проанализированный сравнитель-

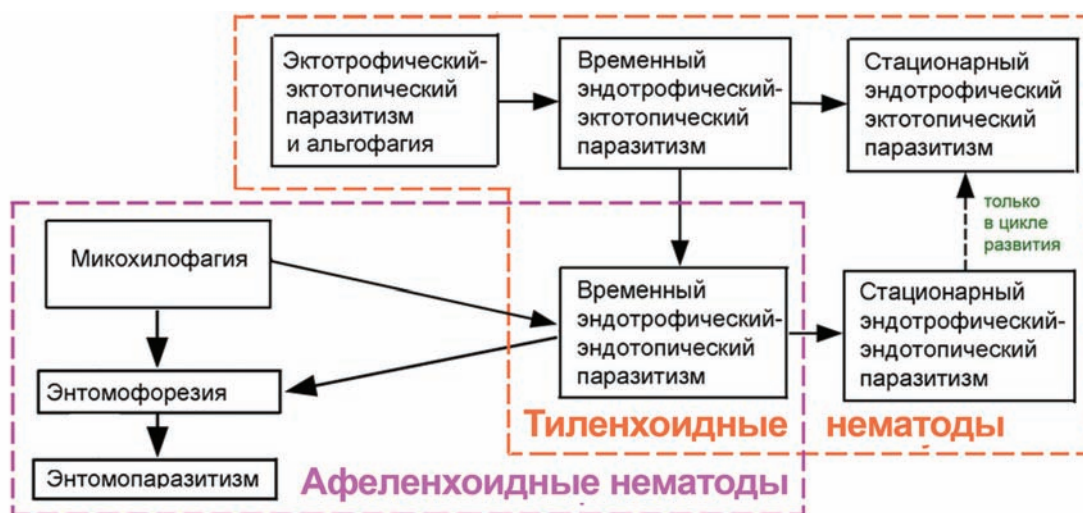


Рис. 7. Схема происхождения и эволюция паразитизма у нематод в инфраотряде Tylenchomorpha отряда Rhabditida.

ный материал для исследований коэволюции паразитов и хозяев, то ниже подробно рассматриваются морфология и образ жизни афеленхоидных нематод (надсем. Aphelenchoidea) как объектов, имеющих и теоретическое и практическое значение для понимания становления коэволюционных связей фитонематод.

### 3. ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ МИКОТРОФНЫХ ФИТОПАРАЗИТИЧЕСКИХ НЕМАТОД СЕМЕЙСТВ APHELENCHIDAE И APHELENCHOIDIDAE И ИХ КОЭВОЛЮЦИЯ С ПЕРЕНОСЧИКАМИ И ХОЗЯЕВАМИ

К микотрофным афеленхоидным фитонематодам традиционно относятся два семейства: Aphelenchidae и Aphelenchoididae. Они объединены в надсем. Aphelenchoidea в общепринятой ныне классификации (De Ley and Blaxter 2002); с этой системой согласился и Хант (Hunt 2008) в аннотированном видовом списке афеленхов. Хотя сейчас с помощью молекулярно-генетических методов доказано, что это две параллельные, а не близкородственные линии становления фитопаразитизма из микотрофики (Holterman et al. 2006; van Megen et al. 2009), их сравнительное рассмотрение дает возможность сделать общие выводы по происхождению и эволюции систем «паразит–хозяин» у первично микотрофных гельминтов, вто-

рично включивших растения в свой жизненный цикл. Если нематоды сем. Aphelenchoididae несомненно представляют монофилетическую группу в кладе 10 древа типа Nematoda, то небольшое, но эволюционно важное сем. Aphelenchidae занимает базальное положение в кладе 12, высшие представители которого перешли к специализированному корневому паразитизму (надсем. Hoplolaimoidea и Criconematoidea) или стали энтомопаразитами (сем. Sperulariidae, Allanonematidae). Таким образом, эти семейства являются параллельными линиями подотряда Tylenchina, независимо друг от друга выработавшими сначала адаптации к микотрофике, а затем к фитопаразитизму.

Кроме близости к тиленхоидным нематодам по молекулярным признакам, сем. Aphelenchidae показывает очевидную близость к тиленхоидной линии и по морфологии. У афеленхид есть фазмиды (Рис. 8) и дейриды (Рис. 9), а у абсолютного большинства таксонов клады 12 (в сем. Aphelenchoididae и таксонов клады 10) эти органы отсутствуют (Рис. 8–9). О сходстве Aphelenchidae с другими тиленхоморфами клады 12 свидетельствует наличие каудальной (пелодерной) бурсы, типичной для гоппололаймидных нематод и близких семейств, а также губернакулюма и типично тиленхоидных спикул у всех Aphelenchidae (Рис. 10, 11). Таким образом, Aphelenchidae обладает набором плезиоморфных признаков, сближающим это семейство с внешними группами; в соот-

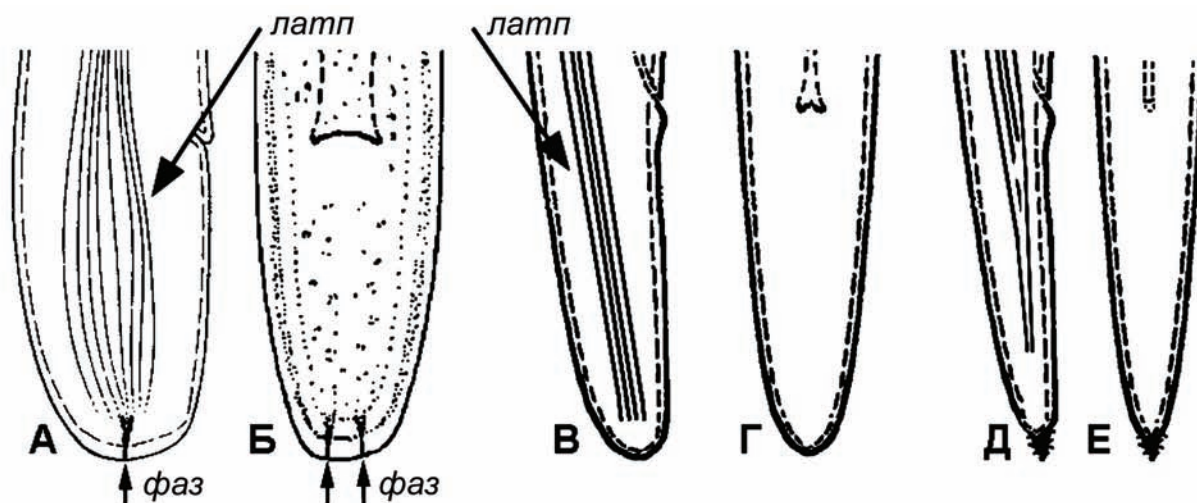


Рис. 8. Хвосты самок нематод надсем. Aphelenchoidea. А, Б – сем. Aphelenchidae, В, Г, Д, Е – сем. Aphelenchoididae. А, В, Д – вид с латеральной стороны, Б, Г, Е – вид с вентральной стороны. латп – латеральное поле; фаз – фазмиды.

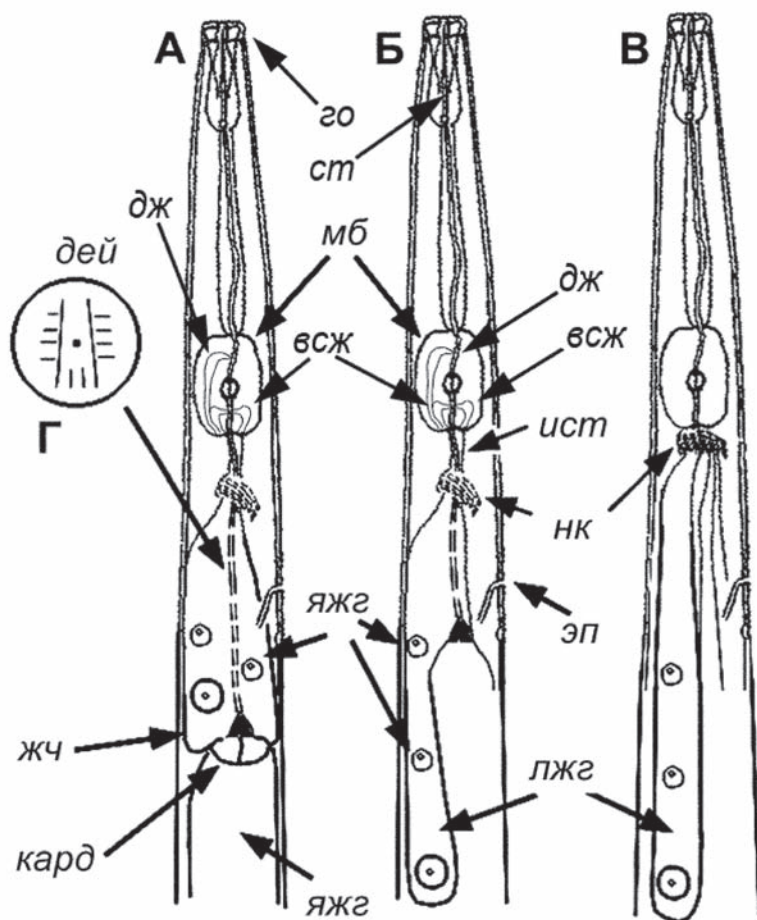
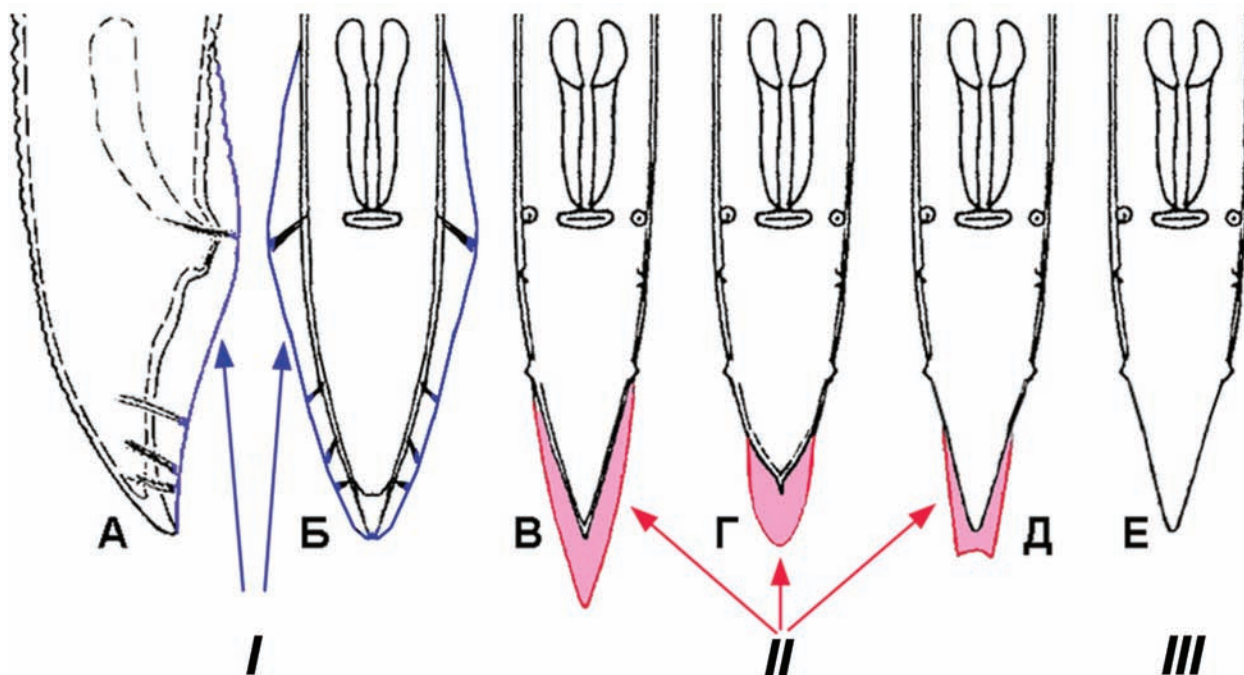


Рис. 9. Истмус, положение нервного кольца, строение лопасти желез глотки и дейрид нематод надсем. Aphelenchoidea. А, Б – сем. Aphelenchidae, В – сем. Aphelenchoididae; Г – дейрид сем. Aphelenchidae (у нематод сем. Aphelenchoididae дейрид отсутствует). всж – протоки вентросублатеральных желез глотки; го – головная область; дей – дейрид; дж – проток дорсальной железы глотки; жч – железистая часть глотки (без лопасти); ист – истмус; кард – кардий (глоточно-кишечный сфинктер); лжг – лопасть желез глотки; мб – медиальный бульбус; нк – нервное кольцо; скиш – средний кишечник; ст – стилет; эп – экскреторная пора; яжг – ядра желез глотки.



**Рис. 10.** Формы хвостов самцов нематод надсем. Aphelenchoidea. А, Б – сем. Aphelenchidae (имеется настоящая пелодерная бурса), В, Г, Д, Е – сем. Aphelenchoididae; В, Г, Д – подсем. Parasitaphelenchinae (имеется бурсо-подобное крыло на термине), Е – остальные Aphelenchoididae (бурса отсутствует). I – настоящая бурса; II – бурсо-подобное крыло термине хвоста самца; III – бурса отсутствует.

ветствии с молекулярной филогенией афеленхиды – самая ранняя ветвь в кладе 12.

Напротив, у Aphelenchoididae (клада 10) произошла редукция фазмидов и дейридов, а также задней части глотки в связи с развитием лопасти желез глотки и возникновением гетеротопии ее желез (Рис. 9). Эта редукция и гетеротопия позволяет разместиться увеличенным (вследствие повышенной секреторной активности) железам в узком переднем участке тела нематоды, подобно сходным процессам формирования лопасти у пратиленхид (см. Рысс 1987, 1988). Нервное кольцо становится у Aphelenchoididae циркуминтестинальным, поскольку истмус у нематод этого продвинутого надсемейства редуцирован в ходе возникновения гетеротопии глоточных желез, и глоточно-кишечный клапан смещен к заднему краю метакорпального бульбуса (Рис. 9В). У самцов афеленхоидоидей редуцированы бурса, губернакулум и упрощены спиккулы, что свидетельствует об изменении исходного механизма копуляции (Рис. 10, 11). У самок Aphelenchoididae также имеется сперматека (Рис. 12), отсутствующая у самок Aphelenchidae, спермии которых депонирова-

ны в передней матке и заднем мешке матки (Рысс и Чернецкая 2009, 2010; Yushin and Ryss 2011). Это означает, что сперматека афеленхоидоидей возникла независимо от сперматек Aphelenchidae и других тиленхоидных таксонов клады 12. Функция сперматеки – депонирование спермы самца на длительное время, что делает достаточным однократную копуляцию в течение жизни самки при постоянной яйцекладке. Приобретение сперматеки, таким образом, представляет собой прогрессивное приспособление афеленхоидоидей, дающее возможность быстрого размножения и увеличения численности потомства при сохранении амфимиктического способа размножения.

Нематоды сем. Aphelenchidae питаются мицелием грибов, обычно в очагах грибного разложения растительных тканей, таким образом являясь важным звеном детритной пищевой цепи. Таким же типом питания обладают наиболее примитивные группы сем. Aphelenchoididae; например, нематоды сем. Seinuridae комбинируют микофагию и хищничество. Однако общей тенденцией эволюции Aphelenchoididae стало включение в жизненный цикл насекомых, как в качестве

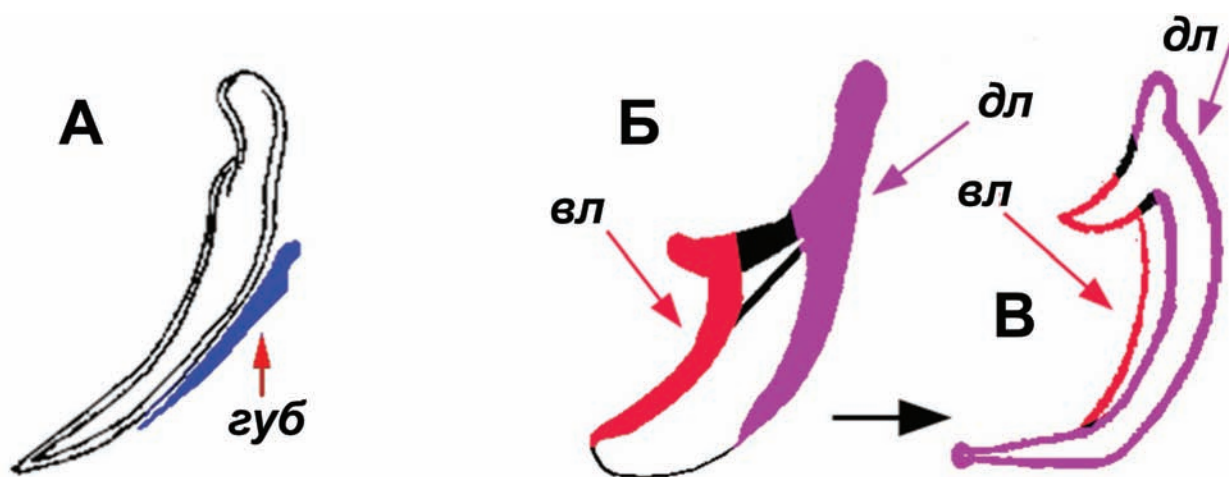


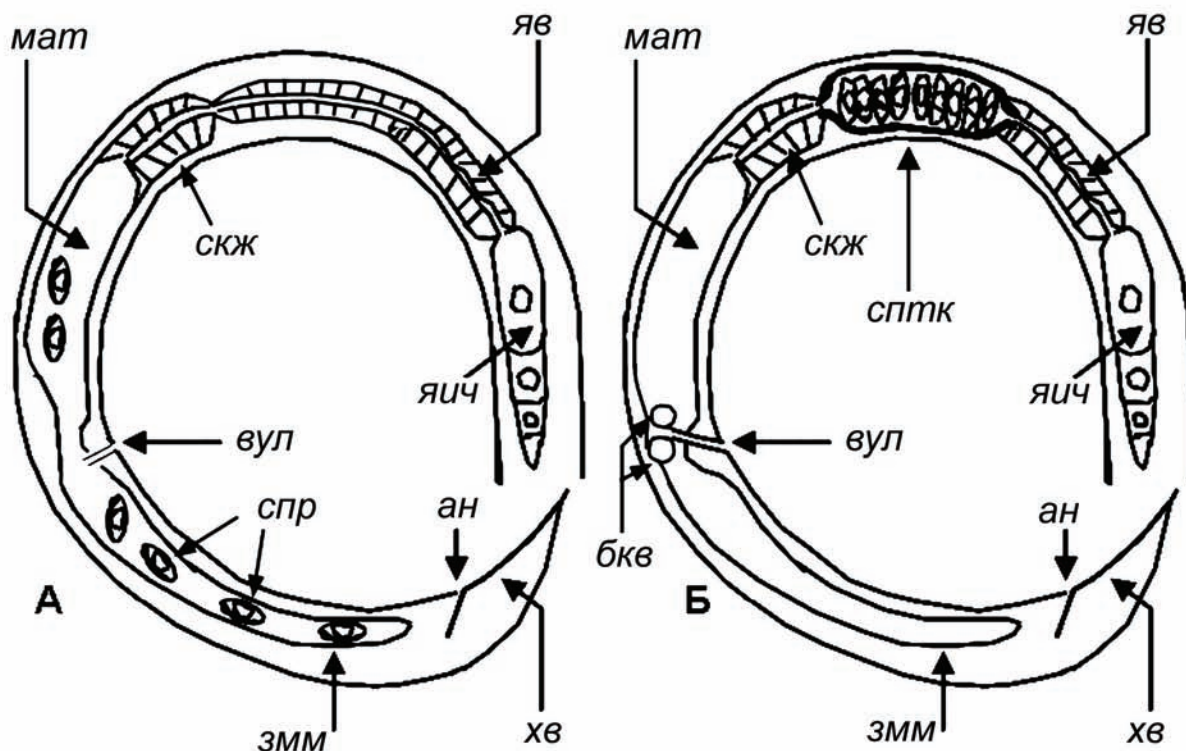
Рис. 11. Спикюлы самцов нематод надсем. Aphelenchoidea. А – сем. Aphelenchidae, Б, В – сем. Aphelenchoididae. губ – gubernaculum; вл – вентральный лимб; дл – дорсальный лимб.

переносчиков специализированных дисперсных личинок или оплодотворенных, но не яйцепродуцирующих самок нематод (Parasitaphelenchinae и Ektaphelenchinae), так и в качестве хозяев половозрелых червей (эктопаразитические нематоды подсем. Acugutturinae и эндопаразитические нематоды подсем. Entaphelenchindae).

### 3.1. Циклы и эволюция сем. Aphelenchidae

Как уже говорилось выше, эти нематоды обитают и питаются на гифах грибов, обычно в очагах грибного разложения растительных тканей (Парамонов 1962, 1964, 1967, 1970; Hunt 1993, 2008; Рысс 2008, 2009). Некоторые виды считаются патогенными для культур, выращиваемых в теплых почвах и теплицах (*Aphelenchus avenae*, *Paraphelenchus pseudoparietinus*) и культур шампиньонов (*P. myceliophthorus*). В семействе всего два рода: *Aphelenchus* и *Paraphelenchus*, отличающиеся по строению глотки. Более продвинуты, несомненно, виды рода *Aphelenchus* с лопастью глоточных желез вместо мышечного заднего бульбуса у *Paraphelenchus* (признак интенсификации секреторной активности глоточных желез). Наличие бursy самцов с ребрами-папиллами сближает *Aphelenchus* и *Paraphelenchus* с другими тиленхоидными нематодами клады 12. Предок этого примитивного семейства, несомненно, был микотрофом и обладал компактным базальным железистым телом (как у *Paraphelenchus*) (Рис.

9А), дейридами и фазмидами (Рис. 8А, Б и 9Г). Самки вида-предка, по-видимому, обладали овальной вульвой (как самки *Aphelenchus*), монопродельфной половой трубкой с редуцированной задней ветвью женской половой системы (Рис. 12). Специализированная сперматека отсутствовала, спермии депонировались в передней матке и заднем мешке матки (Рис. 12А). Хвост нес пару терминальных фазмидов в виде пор, осуществлявших чувствительную и железистую функции, видимо, для адгезии к субстрату и к особям своего вида (образование клубков, англ.: swarming, для удерживания влаги и копуляции) (Рис. 8А, Б). Самцы вида-предка, вероятно, обладали двукрылой каудальной (пелодерной) бурсой с четырьмя парными ребрами-папиллами (как у *Aphelenchus*) и расположенной на передней губе клоаки парой сближенных вентральных папилл (как у *Paraphelenchus*) (Рис. 13А–Г). По крайней мере, одна из двух субтерминальных папилл самца, вероятно, гомологична фазмидам; не исключено, что фазмиды исходно представляли собой два латеральных ряда желез и папилл вблизи терминауса и впоследствии интегрировались в пару органов с тактильно-железистой функцией (Рысс и Чернецкая 2010). Спикюлы, вероятно, были узкие, с округлой головкой; имелся удлиненный gubernaculum (как у видов обоих родов) (Рис. 11А). Предки этого семейства обитали в регионах с теплым влажным климатом и обилием очагов грибного разложения растительных тканей. У



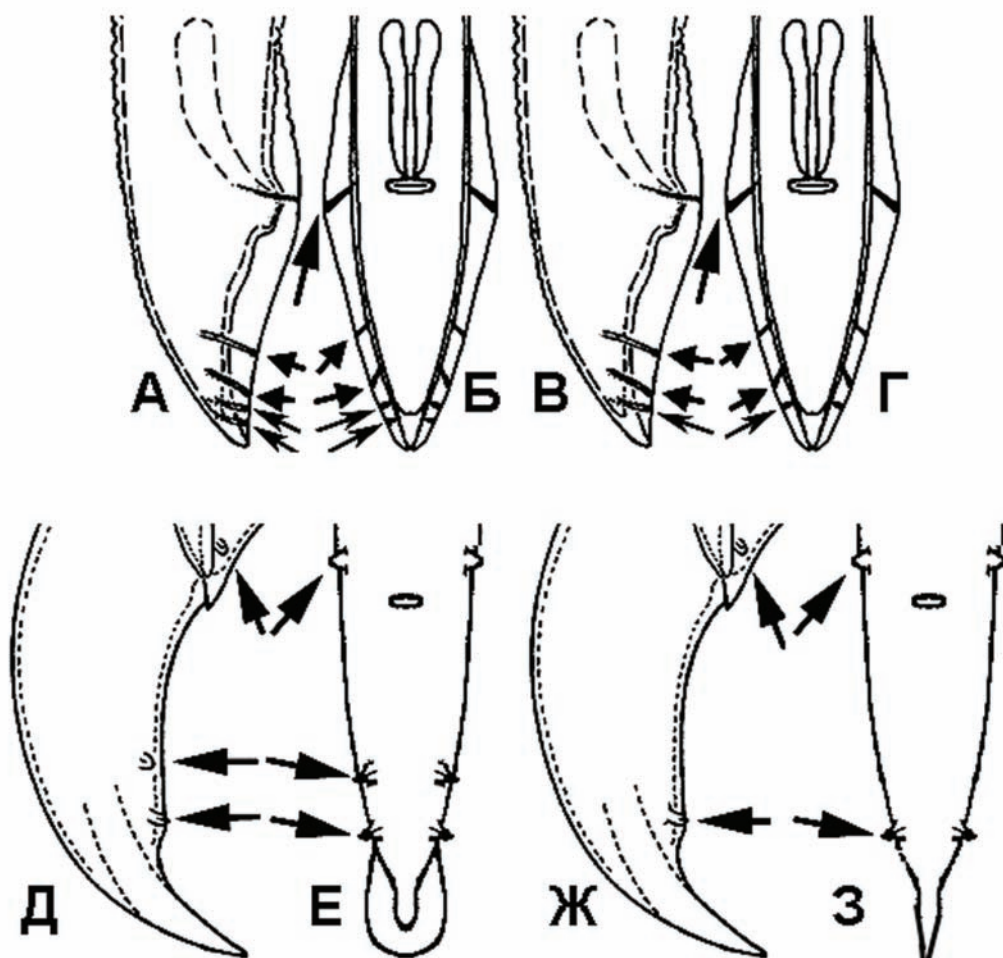
**Рис. 12.** Строение половой системы самок нематод надсем. Aphelenchoidea. А – сем. Aphelenchidae (сперматека отсутствует, спермии в матке); Б – сем. Aphelenchoididae (имеется сперматека со спермиями). *ан* – анус; *бкв* – базальное мышечное кольцо вагины; *вул* – вульва; *змм* – задний мешок матки; *мат* – матка; *скж* – слюнная железа; *спр* – спермии; *сптк* – сперматека; *хв* – хвост; *яич* – яичник; *яв* – яйцевод.

*Aphelenchus* от предкового облика сохранилось строение копулятивного аппарата самок и самцов, но железы глотки уже преобразованы в лопасть (Рис. 9Б). У *Paraphelenchus* сохранилось примитивное строение желез глотки, но изменился копулятивный аппарат: бурса самцов редуцирована или отсутствует; вульва самок стала щелевидной; по бокам проксимального конца gubernaculum самцов сформировалась пара склеротических структур-распорок при копуляции с самками с щелевидной бурсой. Таким образом, оба рода характеризуются высокой степенью гетеробатмии.

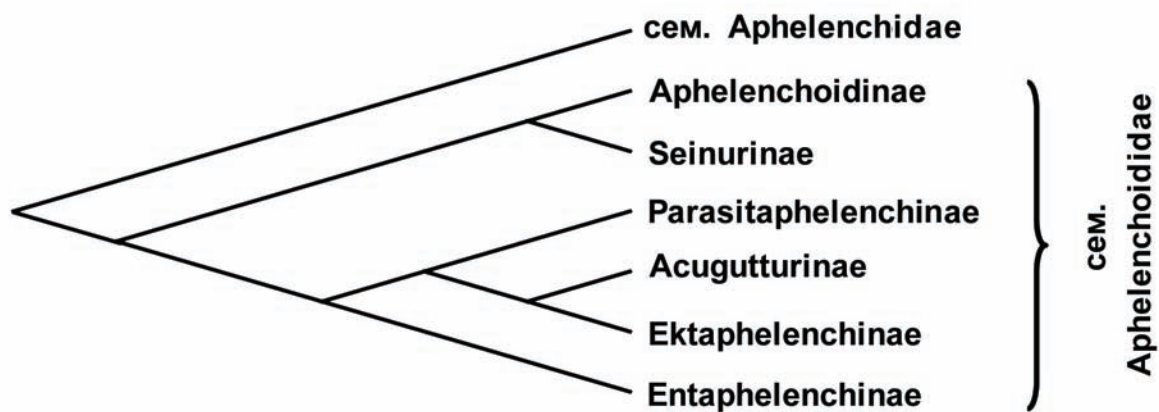
### 3.2. Сем. Aphelenchoididae: филогенетические отношения и эволюция жизненных циклов

По сравнению с более примитивными тиленхоидными нематодами клады 12, у нематод сем. Aphelenchoididae произошла редукция дейридов,

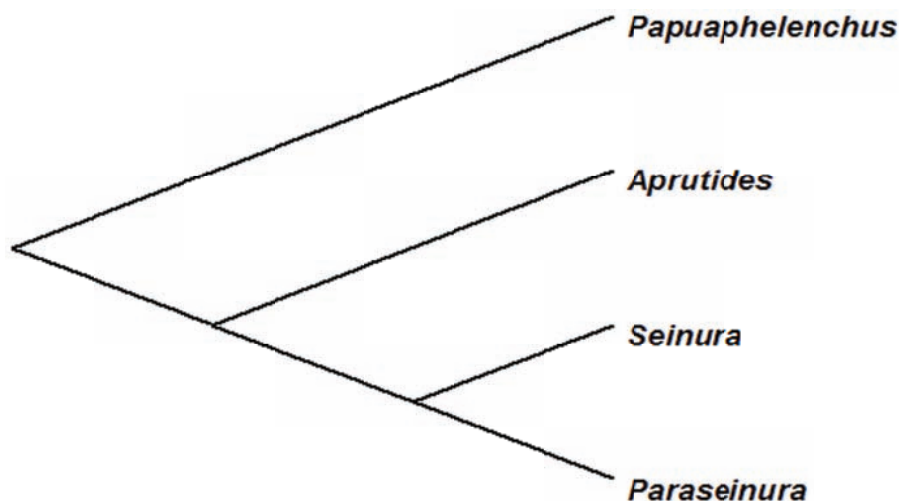
фазмидов, пелодерной бursы самцов, а также перестройка глотки, выразившаяся в редукции истмуса и развитии мощной лопасти глоточных желез (Рис. 9В). Сформировалась также сперматека, что дало возможность сохранять темпы яйцекладки при минимальном числе копуляций (Рис. 14 Б). Известно, что спермии при длительном нахождении в сперматеке меняют форму: после копуляции мелкие сферические впоследствии превращаются в крупные дисковидные (Hirling 1986). В пределах семейства можно наблюдать изменение морфологических адаптаций к специфическим способам питания, типам паразитизма и форезии на насекомых-переносчиках. Переход этих нематод к паразитизму, вероятно, происходит как от хищничества, так и от форезии, когда специализированные дисперсионные личинки (дауеры) используют насекомое-переносчик для перемещения на новое растение-хозяин, пораженное грибковым заболеванием. Ниже проанализи-



**Рис. 13.** Каудальные папиллы самцов нематод надсем. Aphelenchoidea. А, Б, В, Г – сем. Aphelenchidae, Д, Е, Ж, З – сем. Aphelenchoideae; А, В, Д, Ж – вид сбоку, Б, Г, Е, З – вид с вентральной стороны. Папиллы указаны стрелками.



**Рис. 14.** Филогенетические отношения нематод сем. Aphelenchoideae. Внешняя группа – сем. Aphelenchidae (по: Рысс 2007).



**Рис. 15.** Филогенетические отношения в подсем. Seinurinae (по: Рысс 2007).

рованы морфология и биология представителей подсемейств афеленхоидоидей, в порядке возрастания их специализации.

На Рис. 14 представлена дендрограмма филогенетических отношений подсемейств сем. Aphelenchoididae по морфологическим признакам; в качестве внешней группы выступает сем. Aphelenchidae.

### 3.2.1. Подсемейство Seinurinae: филогенетические отношения и эволюция жизненных циклов

На Рис. 15 представлена кладограмма филогенетических отношений подсемейства по морфологическим признакам. Логично рассматривать сейнуринов как одну из наиболее древних и примитивных групп сем. Aphelenchoididae. Виды Seinurinae совмещают микотрофику (большинство видов сейнур можно размножить на грибных культурах) с хищничеством на других нематодах: бактериотрофах, фитопаразитах и микотрофах. При нападении на жертву они прокалывают её покровы мощным стилетом (Linford 1937; Linford and Oliveira 1937; Hechler 1963; Wood 1975). Это отличает их от других нематод – афеленхоидин. Сейнурины активно подвижны, в связи с чем у них увеличен хвост (отношение длины хвоста к анальному диаметру более 4), его кончик представляет собой шиловидный кутикулярный вырост (у самцов и самок). Пример сейнуринов показывает значение колющей стомы афеленхид как универсальной адаптации не только к пита-

нию мицелием и растительными клетками, но и для перфорации покровов других животных. Это значит, что стилет возник не как приспособление исключительно к прокалыванию толстых целлюлозных стенок растительных клеток, а служил универсальной адаптацией к хищничеству, питанию мицелием грибов и содержимым клеток покровов растений, как у современных сейнур.

Будучи свободноживущими нематодами, сейнурины сохраняют ряд примитивных особенностей строения, важных для понимания морфологии предка сем. Aphelenchoididae в целом. К ним относится отсутствие головок стилета и перпендикулярное расположение вагины к поверхности тела (как у дидельфных самок внешних групп подотряда Tylenchina). Эти черты имеются у многих видов сейнуринов. Наиболее архаичным, вероятно, является род *Papuaphelenchus*. У видов этого рода крупные губные амфиды, необособленная губная область без губного диска и со слабым внутренним скелетом, отсутствие головок короткого стилета и округлый не нитевидный хвост. От общих предков с этим родом, вероятно, произошел *Aprutides*, хвост которого еще незначительно удлинён и округлый на конце, а копулятивный аппарат самца включает крошечную подобную губернакулю примитивную структуру, сближающую *Aprutides* с подсемейством Aphelenchoidinae. От общих предков с *Papuaphelenchus* и *Aprutides*, вероятно, произошли и нематоды рода *Seinura*, который по числу видов (более 50) можно рассматривать как наиболее успешный в эволюции семейства. У сейнур амфиды компактные, рас-

положены в передней части губной области; хвост сильно удлинён, на конце нитевидный; у большинства видов вагина скошена вентрально и имеются головки стилета. От общих предков с *Seinura* произошёл и близкий род *Paraseinura* с дополнительной адаптацией к хищничеству – появлением членистого конуса стилета. У парасейнур имеется скошенная вентрально вагина, как и у наиболее продвинутых сейнур.

Сейнурины наиболее близки к подсем. *Aphelenchoidinae*, в особенности к свободноживущему роду *Anomyctus*, также обладающему длинным узким стилетом без головок и коническим удлинённым хвостом. Оба эти подсемейства наиболее примитивны, особенно входящие в них роды *Papuaphelenchus*, *Aprutides* (Seinurinae) и *Anomyctus*, *Laimaphelenchus*, *Aphelenchoides* (*Aphelenchoidinae*).

### 3.2.2. Подсемейство *Aphelenchoidinae*: филогенетические отношения и эволюция жизненных циклов

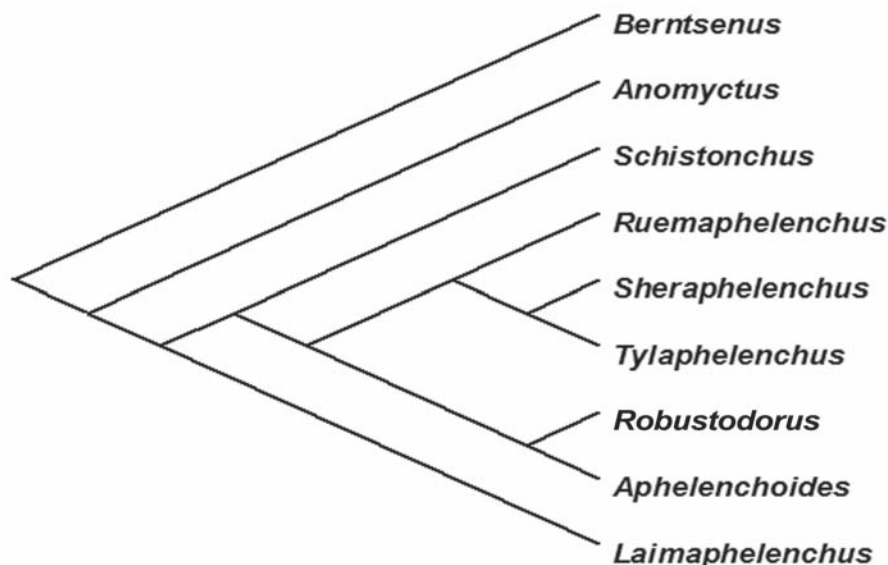
На Рис. 16 представлена дендрограмма филогенетических отношений подсемейства. Среди нематод сем. *Aphelenchoididae* это подсемейство характеризуется наиболее примитивными особенностями образа жизни и питания. Большинство видов афеленхоидин питаются гифами грибов в очагах грибного разложения растительных тканей и легко размножаются в культурах грибов-сапротрофов *in vitro*. Наиболее примитивны, исходя из исключительной микотрофии без образования ассоциаций с насекомыми-переносчиками, следующие роды: *Aphelenchoides*, *Laimaphelenchus* и *Anomyctus*.

Как и у других *Aphelenchoididae*, дейриды у представителей этих трех родов редуцированы, в половой системе самки обособилась сперматека. Пара терминальных фазмидов, отмеченных в сем. *Aphelenchidae* (клада 12), вероятно, гомологична двум парам бахромчатых липких туберкул локомоторной педункулы (ножки) *Laimaphelenchus*. Очевидна также гомология между этими двумя парами туберкул лаймафеленхов (имеющихся и у самцов) с двумя парами сближенных между собой терминальных папилл на хвосте самцов нематод сем. *Aphelenchidae*. У *Aphelenchoides*, как и у большинства других *Aphelenchoididae*, терминальные папиллы слиты в железисто-папиллярную струк-

туру – мукро на кончике хвоста, которая может иметь весьма сложное строение и служит видovým диагностическим признаком в различных родах (*Aphelenchoides*, *Tylaphelenchus*).

Роды *Anomyctus* и *Berntsenus* отличаются наличием очень длинного узкого стилета без головок, *Anomyctus* – также мощным обособленным губным диском. В этом сходство аномиктусов с длинностилетными эктопаразитами корней растений клады 12: *Dolichodorus* и *Belonolaimus*, также обладающих мощным губным диском при огромном стилете. Сходство обусловлено параллелизмом, так как все эти роды являются корневыми эктопаразитами (*Anomyctus* паразитирует в корнях лебеды *Atriplex confertifolia* (Allen 1940). Таким образом, удлинение стилета и губной диск *Anomyctus* можно считать вторичными приобретениями, как и педункулу *Laimaphelenchus*. Наиболее близким к предковой форме подсем. *Aphelenchoidinae* можно считать род *Aphelenchoides*. Однако и это род обладает двумя синапоморфиями: приобретение головок стилета (по сравнению с родами *Anomyctus* и *Berntsenus*) и формирование мукро за счет слияния терминальных фазмидов и папилл (дихотомия с родом *Laimaphelenchus*) (Рис. 16).

Остальные роды можно считать потомками различных групп вида-предка, богатого видами рода *Aphelenchoides*, специализировавшихся к конкретным экологическим нишам. Род *Robustodorus* (syn. *Megadorus*) – эктопаразит корней растений с мощным массивным стилетом с крупными головками (Ryss et al. 2013). Три рода: *Tylaphelenchus*, *Ruemap Helenchus* и *Sheraphelenchus* сочетают микотрофию и питание клетками растений, но их дауер-личинки являются эктопаразитами различных групп *Coleoptera*: дауеры *Tylaphelenchus* используют в качестве переносчиков долгоносиков подсем. *Curculioninae*, а также усачей сем. *Cerambycidae* и короедов подсем. *Scolytinae*, а дауеры видов близких родов *Ruemap Helenchus* и *Sheraphelenchus* также переносятся жесткокрылыми; дауеры *Ruemap Helenchus* – жуками сем. *Cerambycidae* и подсем. *Scolytinae*, а дауеры *Sheraphelenchus* – жуками сем. *Nitidulidae* (Nickle 1970b; Giblin et al. 1984). Растения-хозяева половозрелых особей *Sheraphelenchus* – цитрусовые, у остальных двух эктопаразитических родов семейства, связанных с насекомыми *Tylaphelenchus* и *Ruemap Helenchus*, хозяева – преимущественно сосновые деревья сем. *Pinaceae*. Надо отметить, что уже для некоторых



**Рис. 16.** Филогенетические отношения в подсем. Aphelenchoidinae (по: Рысс 2007).

видов *Aphelenchoides* и *Laimaphelenchus* отмечена форезия и эктопаразитизм дауер-личинок на насекомых: дауеры *L. pensobrinus* концентрируются вокруг спиракул метоторакса короедов Scolytinae (Laumond and Carle 1971); *Aphelenchoides stammeri*, безвредный микофаг и комменсал сосновых деревьев, переносится также жуками *Spondylis buprestoides* (Cerambycidae) на стадии личинки (Braasch 1998).

Вершиной специализации к эндопаразитизму на насекомых у сем. Aphelenchoididae можно считать нематод рода *Schistonchus*, паразитирующих на соцветиях *Ficus* и переносимых осами-опылителями родов *Blastophaga* и *Ceratosolen* (Gasparrini 1864; Cobb 1927; T. Goodey 1928, Vovlas et al. 1992; Ryss et al. 2013). Нематоды паразитируют на клетках соцветий на всех стадиях цикла развития, различные стадии способны проникать в гемоцель личинок и куколок ос. Последние развиваются до имаго и переносят нематод на новое соцветие, куда нематоды попадают в момент яйцекладки насекомого. Интересно, что нематоды размножаются, проходя весь цикл развития и в гемоцеле самок ос, но не отмечены в половозрелых самцах, что говорит о высокой специализации: распространение может происходить только самками ос в момент яйцекладки (Vovlas et al. 1992). *Schistonchus*, несомненно, также произошел от общего предка с *Aphelenchoides* и близок к последнему по морфологии (Ryss et al. 2013).

### 3.2.3. Подсемейство Parasitaphelenchinae: филогенетические отношения и эволюция жизненных циклов

Другим близким к Aphelenchoidinae семейством является подсем. Parasitaphelenchinae, состоящее из трех родов: *Bursaphelenchus*, *Devibursaphelenchus* и *Parasitaphelenchus*. Виды семейства могут полностью проходить жизненный цикл на культурах грибов, однако в природе эти нематоды распространяются посредством переноса насекомыми (обычно жуками короедами или усачами) специализированной дисперсионной личинки J3D/J4D (Hunt 1993; Giblin-Davis et al. 2003; Ryss et al. 2005; Рысс 2008). Схема жизненного цикла Parasitaphelenchinae показана на Рис. 17В, Г. Это семейство отличается наличием терминальной бursy (точнее, бурсального щитка) у самцов позади последней пары папилл (Рис. 10В–Д). Показано, что позади 3-ей пары каудальных папилл (Рис. 13Д, Е) у некоторых видов имеются еще две пары железистых папилл, обладающих секреторной функцией (Fuchs 1937; Rühm 1956; Giblin-Davis et al. 2003). Бурса служит вспомогательным органом при копуляции с самкой. В культурах грибов видно, что половозрелые особи: самки и самцы образуют клубки (swarming), слипаясь хвостовыми концами. Видно, что в таких клубках происходит процесс копуляции: хвост самца изогнут наподобие ручки зонтика, с липким бурсальным крылом

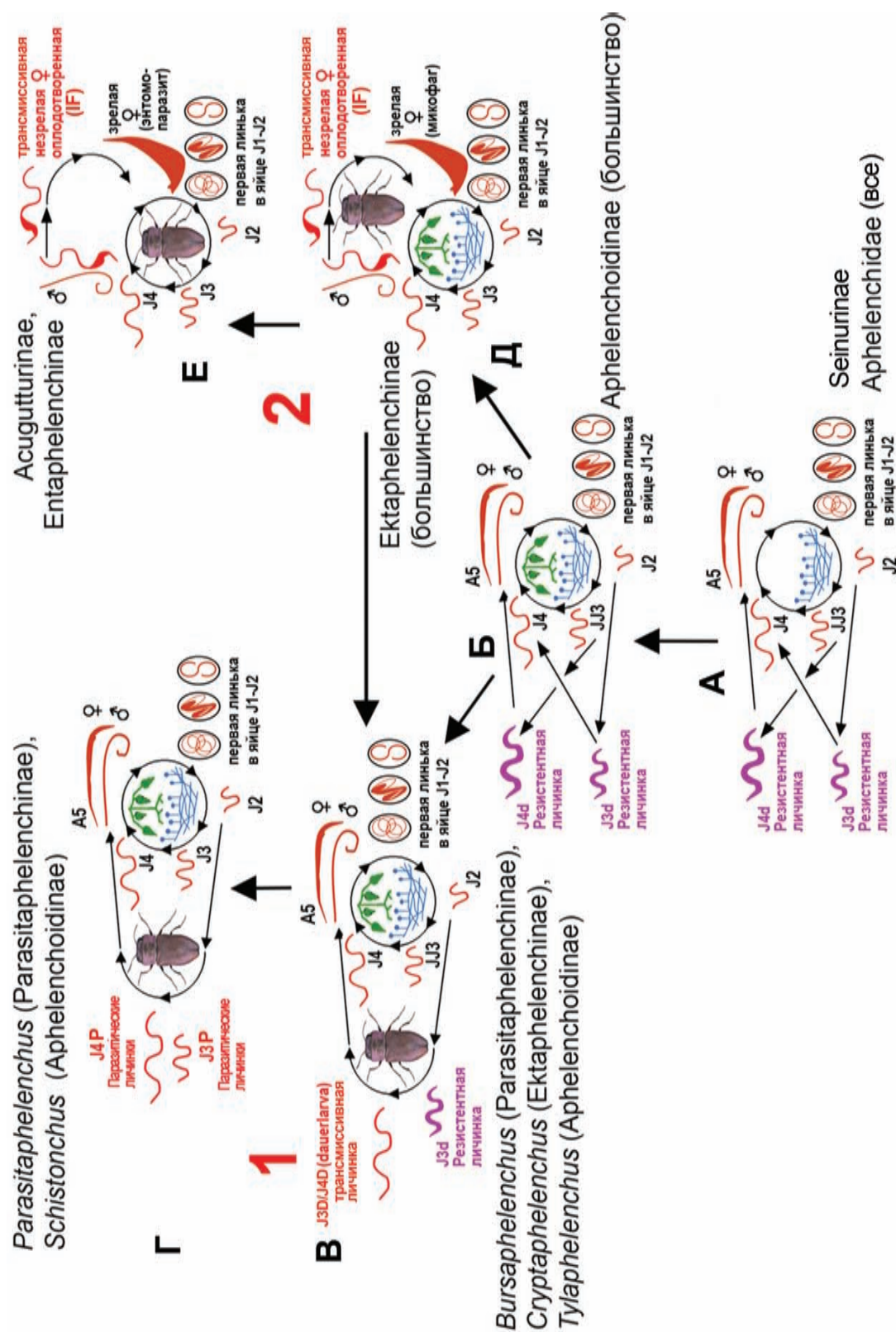
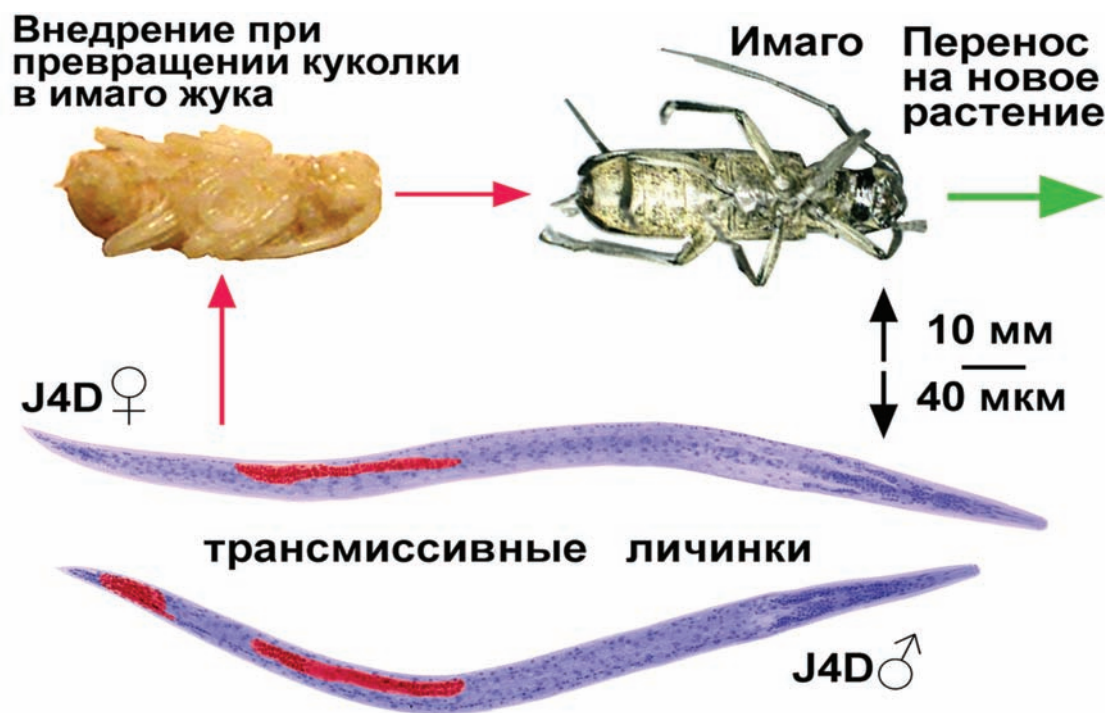


Рис. 17. Схема эволюции жизненных циклов нематод надсем. Aphelenchoidea. А – моногенный цикл подсем. Seinurinae и сем. Aphelenchinae; Б – цикл большинства родов подсем. Aphelenchinae; В – цикл *Bursaphelenchus* (подсем. Parasitaphelenchinae), *Cryptaphelenchus* (подсем. Ektaphelenchinae), *Tylophelenchus*, *Rueterphelenchus* и *Sheraphelenchus* (подсем. Aphelenchinae); Г – цикл подсем. Parasitaphelenchinae и *Schistonchus* (подсем. Aphelenchinae); Д – цикл большинства родов подсем. Ektaphelenchinae; Е – цикл подсем. Acuagutturinae и Entaphelenchinae. Цифрами 1 и 2 обозначены направления специализации трансмиссивной стадии: 1 – к трансмиссивной личинке (двуер-личинке), 2 – к неполовозрелой (не яйцекладущей) но оплодотворенной самке (IF).

внутри, поэтому слипание самцов с самками не происходит, тогда как прямой конический хвост самки легко попадает внутрь липкого изнутри крюкообразного хвоста самца. Виды обоих родов заражают насекомое на стадии куколки или поздней личинки предкуколичной стадии.

У нематод рода *Bursaphelenchus* трансмиссивная личинка (J3D или J4D) прикрепляется под зачатками надкрыльев куколки жука, или влезает в его трахеи (Fuchs 1937; Rühm 1956; Braasch 2001; Рысс 2008; Рысс и Чернецкая 2009) (Рис. 17В, 18). У *Parasitaphelenchus* трансмиссивная личинка проникает через трахеи или сквозь покровы тела в гемоцель куколки, превращающейся затем в имаго насекомого (Rühm 1956; Saunders and Norris 1961; Hunt and Hague 1974; Hunt 1993) (Рис. 17Г). Эндопаразитические локализация и питание в гемоцеле трансмиссивной личинки *Parasitaphelenchus*, её очень крупные размеры, а также редукция у нее стилета и развитие крюка, используемого для проникновения в куколок жуков короедов, служат вторичными приспособлениями, отличающими этот род от более примитивного *Bursaphelenchus*. У бурсафеленхов трансмиссивные стилетные

личинки J3D (у групп, переносимых короедами) или J4D (у групп видов нематод с переносчиками-усачами) проникают внутрь куколки через трахеальные отверстия или сквозь тонкие покровы куколки; после превращения куколки в имаго насекомое переносит этих инвазионных личинок на новое растение-хозяина (Рис. 18). При питании насекомых молодыми побегами растений-хозяев (перед копуляцией жуков) или при яйцекладке после копуляции трансмиссивная личинка бурсафеленхов выходит и попадает в галереи, образованные личинкой жука, где питается клетками ксилемы растения или грибными гифами. В новой галерее, образованной личинкой жука, личинки нематод J4D линяют, превращаются в половозрелых особей нематод трансмиссивного поколения. После откладки последними яиц из них выходят личинки J2 (первая линька внутри яйцевой оболочки), которые дают начало новому, уже пропативному поколению бурсафеленхов, с фитопаразитическим или микотрофным питанием. При истощении пищевых ресурсов пропативные поколения бурсафеленхов продуцируют резистентных личинок J3d, не питающихся и



**Рис. 18.** Трансмиссивные личинки группы видов *Bursaphelenchus xylophilus*, их внедрение в куколку жука усача сем. Cerambycidae и перенос вновь сформированным имаго жука нематод на незараженное растение.



**Рис. 19.** Трансмиссивные личинки группы нематод видов *Bursaphelenchus xylophilus*. Глотка и ротовые органы редуцированы, что свидетельствует об отсутствии питания в насекомом (только форезия).

устойчивых к неблагоприятным условиям. Если же в ходах личинок жуков появляются куколки (усачей-переносчиков) или предпупальные личинки (у короедов), то под действием химических аттрактантов пропативное поколение может сформировать вновь трансмиссивных личинок J3D (у групп видов нематод, переносимых короедами или перепончатокрылыми), или J4D (у групп видов нематод, переносимых усачами) прикрепляющихся к поверхности тела насекомого или проникающих в трахеи куколок жуков (Mamiya 1984; Рысс 2008; Рысс и Чернецкая 2009) (Рис. 17В; 19).

Таков же жизненный цикл и у нематод рода *Parasitaphelenchus*, за исключением пути проникновения дисперсионных личинок в куколок переносчика, а именно в гемоцелл насекомого (Рис. 17Г). Вследствие питания трансмиссивных личинок в гемоцелле эти личинки и половозрелые особи *Parasitaphelenchus* крупнее маленьких дисперсионных личинок и относительно небольших половозрелых *Bursaphelenchus*. Они достигают 3 мм и более по сравнению с 1–1.5 мм половозрелыми особями бурсафеленхов (Massey 1966; Hunt and Nague 1974). Спиккулы паразитафеленхов

вторично сращены по медиальной линии (у бурсафеленхов спиккулы раздельны), рострум сильно вытянут, достигая вентральной стенки тела: это – также вторичные особенности рода.

У *Parasitaphelenchinae* форезия, эктопаразитизм и эндопаразитизм ограничены ювенильной дисперсионной стадией. Отношения бурсафеленхов с насекомыми можно характеризовать как форезию с тенденцией к переходу к эктопаразитизму (факт питания дисперсионной личинки не доказан) (Рис. 17В; 19), а трансмиссивные личинки паразитафеленхов в гемоцелле уже являются типичными эндопаразитами. Таким образом, жизненный цикл *Parasitaphelenchus* (Рис. 17Г) становится настоящим циклом паразита со сменой двух хозяев – растения и насекомого; насекомое из переносчика превращается в настоящего хозяина паразитической нематоды. *Parasitaphelenchus* можно рассматривать как вершину эволюции семейства в направлении специализации к паразитизму. *Parasitaphelenchinae* близко к подсем. *Aphelenchoidinae*, точнее – к нематодам рода *Aphelenchoides*. *Bursaphelenchus* близок к *Aphelenchoides*, отличаясь главным образом наличием терминальной хвостовой бursy у самцов

и насекомого-переносчика для трансмиссивной личинки нематоды. Однако в роде *Aphelenchoides* также имеются виды с сходным паразитафеленхи-нам циклом: *A. stammeri*, *A. microstylus* и, возможно, некоторые другие виды, связанные с сосновыми деревьями (*A. appendurus*, *A. clarus*, *A. montanus*, *A. parasexlineatus*, *A. resinosi* и *A. paramonovi*).

### 3.2.4. Подсемейство Ektaphelenchinae:

#### филогенетические отношения и эволюция жизненных циклов

Нематоды подсем. Ektaphelenchinae произошли от предковых примитивных Aphelenchoididae, близких к нематодам современных семейств Seinurinae и Aphelenchoidinae. В отличие от других афеленхоидид, у эктафеленхин редуцированы ректум и анус у половозрелых самок. Жизненный цикл включает насекомого-переносчика (Coleoptera: Scolytidae: Scolytinae; Diptera: Cecidomyidae). Трансмиссивные личинки J3D/J4D или же (у некоторых видов) неполовозрелая оплодотворенная самка заражает куколку насекомого, впоследствии превращающуюся в имаго. После переноса трансмиссивной стадии нематод насекомым на другое растение-хозяин, нематоды превращаются в половозрелых особей, питающихся гифами грибов. Так же ведут себя и продуцируемые половозрелыми самками личинки. Виды Ektaphelenchinae могут быть размножаемы в грибной культуре (Коренченко 1987; Hunt 1993); это означает, что все стадии цикла могут

быть микотрофами, лишь для расселения нужно формирование специализированной трансмиссивной стадии. Доказано, что личинки и оплодотворенные неполовозрелые самки эктафеленхин питаются эктопаразитически на насекомом-переносчике, отсасывая через стилет гемолимфу насекомого (Rühm 1956; D. Hooper in Hunt 1993). Таким образом, по сравнению с *Bursaphelenchus* из близкого подсем. Parasitaphelenchinae, у Ektaphelenchinae происходит становление настоящего эктопаразитизма у трансмиссивных стадий (личинки и оплодотворенной неполовозрелой самки). Как следствие специализации к эктопаразитизму и питанию гемолимфой, произошла редукция ректума и ануса.

Согласно дендрограмме филогенетических отношений подсемейства наиболее архаичным в подсем. Ektaphelenchinae, несомненно, является род *Ektaphelenchoides*. Об этом говорит необособленная головная область с слабым внутренним скелетом, слабый стилет без базальных головок, также удлиненный хвост с нитевидным или шиловидным окончанием, сближающий этих нематод с свободноживущими и активно подвижными внешними группами: *Anomyctus* (Aphelenchoidinae) и Seinurinae. Прокорпус эктафеленхоедсов соединен с медиальным бульбусом перетяжкой, это также свойственно активно подвижным нематодам. По этой особенности, а также по широким спикулам, высокой губной области и длинному тонкостенному стилету к *Ektaphelenchoides* близок род *Ektaphelenchus*.

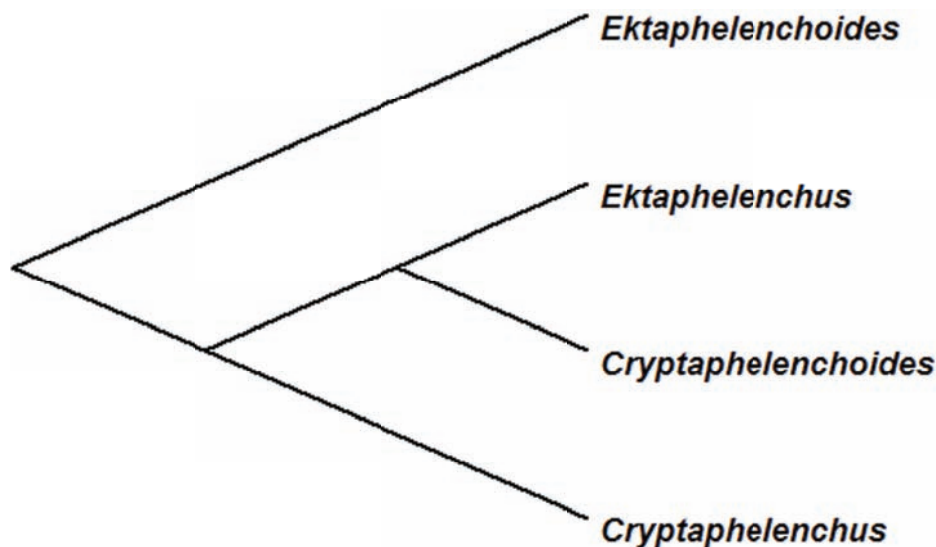


Рис. 20. Филогенетические отношения в подсем. Ektaphelenchinae (по: Рысс 2007).

*Ektaphelenchoides* паразитирует внутри ксилемы растений сем. Pinaceae, Fagaceae и внутренних тканях бананов (р. *Musa*), одновременно питаясь гемолимфой личинок и куколок жуков короедов (Scolytinae) и мух *Xylodiplosis* (Cecidomyidae), прокалывая их покровы стилетом (Baujard 1984; Hunt 1993). Эти насекомые на стадии имаго служат переносчиками нематод. *Ektaphelenchus* обитает в ходах короедов, половозрелые самки и личинки питаются как микофаги, а оплодотворенная неполовозрелая самка (трансмиссивная стадия) образует прикрепительный кокон под надкрыльями и на брюшных тергитах *Hylastes* и других жуков подсем. Scolytinae (Thorne 1935; Massey 1956, 1974; Rühm 1956; Рысс 2007) (Рис. 17Д). Это уже, несомненно, шаг в направлении специализации к насекомому-переносчику, по сравнению с более примитивным *Ektaphelenchoides*. Следующим в филогенетической линии семейства (и одновременно следующей стадией специализации к паразитизму на насекомых) является род *Cryptaphelenchoides*. Криптафеленхойдесы отличаются склеротизированной головной областью, коротким, но более мощным стилетом с широким каналом, отсутствием перетяжки прокорпуса перед медиальным бульбусом. Оплодотворенные неполовозрелые самки этого рода прикрепляются к покровам личинок 4 и 5 возрастов короедов подсем. Scolytinae, а также под элитрами куколок и имаго жуков с помощью пленчатой структуры на шее нематоды (Hunt and Hague 1976). Самка в состоянии анабиоза переносится насекомым на незараженное хвойное растение сем. Pinaceae. Попад в новую галерею короеда, самка активизируется и продуцирует личинок; все стадии развития нематоды питаются гифами грибов в галерее (Hunt and Hague 1976) (Рис. 17Д). Рюм (Rühm 1956) предполагает также эктопаразитическое питание на куколках короедов. Вершиной специализации нематод этого семейства к энтомопаразитизму является род *Cryptaphelenchus*. Головная область склеротизирована, но сильно уплощена, а потому не обособлена от тела. Стиллет очень короткий, но мощный, с базальными головками. Медиальный бульбус округлый, нет перетяжки истмуса перед ним. Тело этих нематод самое короткое по сравнению с другими родами семейства. Трансмиссивными стадиями *Cryptaphelenchus* служат дауер-личинки J3D/J4D, проникающие в мальпигиевы сосуды, или прикрепляющиеся под

элитрами и меж сегментами брюшка короедов Scolytinae (Rühm 1956) (Рис. 17В). Укорочение тела и перенос трансмиссивной стадии с оплодотворенной самки на ранние личиночные стадии, несомненно, является важной адаптацией цикла *Cryptaphelenchus* к энтомопаразитизму: личинки меньше по размеру и могут легче проникать на поверхность тела и внутрь жуков и лучше обеспечивать перенос на новое растение и грибницу (перестройка цикла в семействе показана на Рис. 17). В филогенетической линии подсем. Ektaphelenchinae морфологические ряды изменений соответствуют преобразованию биологии нематод, со смещением трансмиссивной функции на более ранние стадии жизненного цикла.

### 3.2.5. Подсемейство Acugutturinae: филогенетические отношения и эволюция жизненных циклов

Нематоды подсем. Acugutturinae отличаются очень длинным стилетом (более 50 мкм) с преобладающей конической частью, которая составляет более 70% его длины. Эти гельминты – специализированные эктопаразиты насекомых (тараканов и молей) Карибского региона. Естественно, длинный перфорирующий стилет служит адаптацией для питания гемолимфой хозяев. Тела самок наиболее специализированных родов *Vampyronema* и *Noctuidonema* вздутые, самки малоподвижны. Личинки и половозрелые особи концентрируются на брюшке и у основания крыльев насекомых (Remillet Silvain 1988; Rogers et al. 1990a, 1990b; Simmons and Rogers 1990a, 1990b, 1991). Трансмиссивной стадией в жизненном цикле служит оплодотворенная неполовозрелая самка (Рис. 17Е). Эти нематоды не питаются на грибах или тканях растений. Семейство представляет собой крайнюю ступень специализации к эктопаразитизму на насекомых. Этому способствует мягкость покровов половозрелых насекомых, используемых в качестве хозяев – тараканов и молей.

В соответствии с дендрограммой филогенетических отношений родов подсемейства (Рис. 21) наиболее архаичным является род *Acugutturus* с червеобразным телом, относительно (для данного длинностилетного семейства) коротким стилетом и типичными афеленхоидными спикулами. *Acugutturus* паразитирует на поверхности тела (преимущественно под крыльями) тараканов

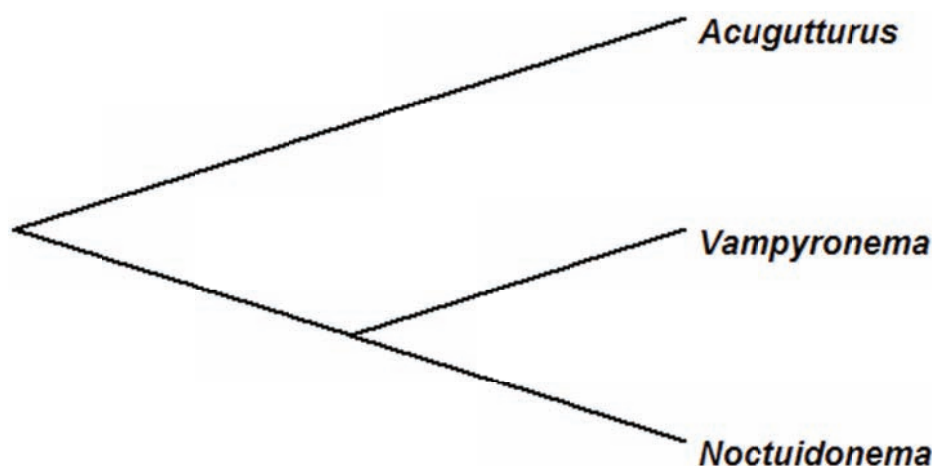


Рис. 21. Филогенетические отношения в подсем. Acugutturinae (по: Рысс 2007).

*Periplaneta americana* L. (Hunt 1980). Виды двух остальных родов *Noctuidonema* и *Vampyronema* паразитируют на молях, также в Карибском регионе. *Noctuidonema* безусловно обладает более специализированной морфологией: гигантским стилетом 105–185 мкм и огромными, чрезвычайно сложно устроенными спикулами. Интересен параллелизм со смещением по направлению к головной области экскреторной поры *Noctuidonema* и *Vampyronema*, двух родов с толстыми веретеновидными самками (у *Acugutturus* пора позади нервного кольца и медиального бульбуса). Такое же смещение наблюдается в кладе 12 (тиленхоидная ветвь фитонематод) у стационарных утолщенных, почти сферических самок корневых галловых нематод сем. Meloidogynidae. Вероятно, экскреты или секреторные продукты секреторно-экскреторной системы, выделяемые наружу через экскреторную пору, паразиты используют для индукции модификации тканей хозяина при стационарном питании.

В семействе наблюдается тенденция редукции ректума и ануса (ректум отсутствует или не функционирует у *Acugutturus* и *Vampyronema*), что сближает Acugutturinae с эктопаразитическими Ektaphelenchinae. Вероятно, это подсемейство нематод произошло от общих предков с примитивными Ektaphelenchinae; последние – также эктопаразиты насекомых на стадиях трансмиссивных личинок и неполовозрелых самок. Акугуттурины могли произойти от общего с Ektaphelenchinae предка, близкого к длинностилетному *Anomyctus* (Aphelenchoididae); последний род близок к самому примитивному роду

эктафеленхин *Ektaphelenchoides* (см. выше раздел по Ektaphelenchinae) по таким состояниям признаков, как длинный, тонкостенный, лишенный головок стилет и форма остроконического хвоста.

### 3.2.6. Подсемейство Entaphelenchinae: филогенетические отношения и эволюция жизненных циклов

Представители подсем. Entaphelenchinae являются высшую ступень специализации афеленхоидных нематод к эндопаразитизму в насекомых. Трансмиссивной стадией служит оплодотворенная неполовозрелая самка, что сближает данное подсемейство с нематодами подсем. Ektaphelenchinae. Неполовозрелая самка проникает через покровы в куколку или личинку насекомого-хозяина (Coleoptera: Staphylinidae, Silphidae, Staphylinidae, Curculionidae). Перфорация покровов насекомых, как и у *Parasitaphelenchus* (сем. Parasitaphelenchidae), происходит посредством стилета. Самка нематод превращается в половозрелую форму, сильно увеличиваясь в размерах и расширяясь в пропорциях тела, и приступает к продуцированию и откладыванию яиц.

Согласно дендрограмме, отражающей филогенетические отношения в подсемействе, наиболее архаичным является род *Entaphelenchus* (Рис. 22): в гемоцеле хозяина паразитирует только половозрелая самка энтафеленхов, откладывающая яйца, из которых выходят личинки, развивающиеся до личинок третьего возраста J3, которые и покидают хозяина. Личинки линяют во внешней среде,

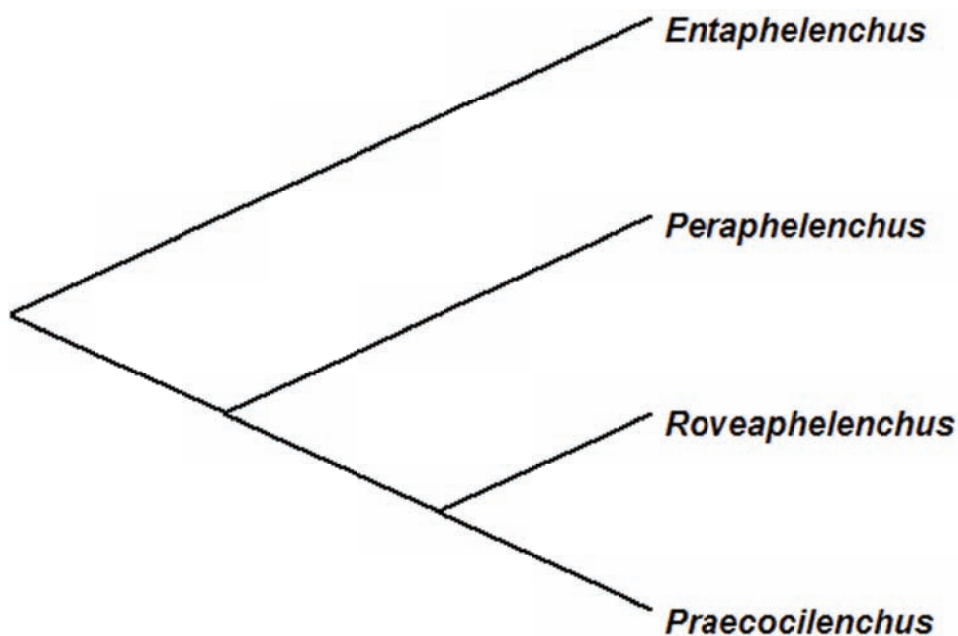


Рис. 22. Филогенетические отношения в подсем. Entaphelenchinae (по: Рысс 2007).

превращаются в самцов и неполовозрелых самок. Последние после копуляции внедряются сквозь покровы в куколку жука-хозяина (Coleoptera: Staphilinidae) (Wachek 1955) (Рис. 17Е). У более продвинутого рода *Peraphelenchus* все адултные стадии (не только половозрелые самки, но и самцы и оплодотворенные не-яйцепродуцирующие самки) паразитируют в гемоцеле хозяина (Coleoptera: Silphidae). Однако все взрослые стадии еще близки по размерам тела, а неполовозрелые (не-яйцепродуцирующие) самки имеют развитый поствulварный мешок матки, обычно используемый самками афеленхид внешних групп при выведении яйца наружу. Самки *Peraphelenchus* откладывают яйца в гонаду хозяина; из яиц вылупляются личинки, внутри гонады насекомого развивающиеся в самцов и неполовозрелых самок. После копуляции самцы погибают, а оплодотворенные неполовозрелые самки выходят через ректум хозяина наружу и внедряются в новую личинку жука (Wachek 1955) (Рис. 17Е).

Роды *Roveaphelenchus* и *Praecocilenchus* более специализированы к энтомопаразитизму: размеры половозрелой самки сильно увеличены (до 2 мм и более), тогда как самцы и неполовозрелые самки становятся карликовыми (0.20–0.35 мм). Задний мешок матки у неполовозрелых самок этих двух родов редуцирован, половозрелые самки становятся яйцеживородящими: гигантские

матки их заполнены яйцами и вышедшими из них личинками разных возрастов. Трансмиссивной стадией продолжает служить оплодотворенная неполовозрелая самка, выходящая из половозрелой особи хозяина и внедряющаяся в личинку или куколку насекомого. У *Roveaphelenchus* самцы и неполовозрелые самки находятся вместе с увеличенными половозрелыми самками в гемоцеле хозяина (Nickle 1970a). У *Praecocilenchus* карликовые самцы и неполовозрелые самки внутриматочные: они развиваются из личинок в гигантской матке половозрелой самки и там же копулируют с молодыми самками. Половозрелые самки концентрируются у яйцеклада самок жуков *Rhynchophorus bilineatus* (Montrouzier) (Curculionidae). После копуляции оплодотворенные неполовозрелые самки выходят наружу из полового отверстия половозрелых самок и заражают новых куколок жуков (Poinar 1969). Род *Praecocilenchus* можно рассматривать как вершину специализации к энтомопаразитизму среди нематод подсем. Entaphelenchinae.

Эндопаразитические Entaphelenchinae сильно отличаются по морфологии и жизненному циклу от стационарных эктопаразитических Acugutterinae и не могут вести свое происхождение от последних. Тонкостенный стилет без головок и трансмиссивная стадия жизненного цикла (неполовозрелая оплодотворенная самка)

не позволяют связать происхождение подсем. *Entaphelenchinae* ни с высокоспециализированными эктопаразитическими *Parasitaphelenchinae*, ни с *Schistonchus* (*Aphelenchoididae*) или высшими *Ektaphelenchinae*: перечисленные таксоны используют личинку ранних возрастов в качестве транмиссивной стадии жизненного цикла. Наиболее близок по морфологии к нематодам подсем. *Entaphelenchinae* примитивный род *Ektaphelenchoides* (*Ektaphelenchinae*). О близости к примитивным *Ektaphelenchinae* говорит сходство транмиссивной стадии (неполовозрелой оплодотворенной самки) у *Entaphelenchinae* и примитивных *Ektaphelenchinae*. Вероятно, энтафеленхины произошли от примитивных общих предков *Ektaphelenchinae*, *Aphelenchoidinae* (подобных роду *Anomyctus*, также обладающих примитивным тонкостенным стилетом без головок) и *Parasitaphelenchinae* (Рис. 14). В пользу раннего обособления *Entaphelenchinae* говорит наличие хвоста с четырьмя радиальными выростами у неполовозрелой самки *Roveaphelenchus*: этот признак сближает энтафеленхид с примитивными *Aphelenchoidinae* (некоторые виды рода *Aphelenchoides*, все виды рода *Laimaphelenchus*).

### 3.2.7. Этапы специализации жизненных циклов афеленхоидных фитопаразитических нематод

Из рассмотрения эволюции жизненных циклов в подсемействах сем. *Aphelenchoididae* складывается следующая эволюционная последовательность (Рис. 17). Нематоды исходно совмещали питание на гифах грибов и хищничество на мелких беспозвоночных в очагах грибного разложения растительных тканей (подсем. *Seinuridae* и *Aphelenchoidinae*).

Включение в жизненный цикл афеленхоидных нематод насекомого-переносчика (обычного участника очагов грибного разложения растительной органики) устраняло риски доставки паразита к новым хозяевам и таким образом увеличивало надежность жизненного цикла и точность попадания в идентичные по важным для паразита свойствам биотопы, что одновременно приводило к эволюционным процессам возрастающей специализации нематод к паразитизму на насекомых. Вероятно, исходно главной транмиссивной стадией была оплодотворенная неполовозрелая

самка, что обеспечивало гораздо более быстрое размножение непосредственно после переноса насекомым, а главное, снимало риск отсутствия самца данного вида нематод в новом, выбранном насекомым-вектором очаге грибного разложения в момент появления там самки нематод (некоторые роды *Ektaphelenchinae*, все виды подсемейств *Entaphelenchinae* и *Acugutturinae*). Переход к распространению осемененной неполовозрелой самкой шел по двум путям специализации: к эктопаразитизму с приобретением очень длинного стилета (*Acugutturinae*) и к эндопаразитизму (*Entaphelenchinae* с утолщенной самкой и соответственно с увеличенным копулятивным аппаратом самцов и смещением вульвы самки к задней терминали) (Рысс 2007, 2009).

Другим не менее перспективным путем развития отношений с насекомым переносчиком оказался энтомопаразитизм одной из стадий жизненного цикла, а именно – стадии покоящейся личинки (Рысс 2008; 2009). Личинка меньше по размерам и поэтому ей легче проникнуть и закрепиться на поверхности тела или внутри насекомого, заражая личинку или куколку последнего. Грибные очаги расположены в напочвенном и надпочвенном ярусах (в отличие от бактериальных, расположенных преимущественно в почвенном слое) и часто подвергаются высыханию с последующим размачиванием. В связи с этим у нематод сформировалась адаптация – способность к ангидробиозу (обратимому высыханию), преимущественно у специализированных личиночных стадий; последние получили название дауеров (резистентных личинок длительного покоя). Дауеры в очагах грибного разложения часто прикрепляются к личинкам и куколкам насекомых-детритотрофов. При превращении в имаго эти насекомые вновь откладывают яйца в сходные очаги грибного разложения органики. Поэтому для нематод-микотрофов связь жизненного цикла с насекомыми: паразитами растений, их опылителями и насекомыми-детритофагами оказалась продуктивной, обеспечивая им эффективное целевое расселение по сходным (с точки зрения биологии переносчика) биотопам. Первичная резистентная дауер-личинка превратилась в специализированную транмиссивную личинку (некоторые роды сем. *Aphelenchoididae*), прикрепляющуюся к покровам куколки или личинки насекомых. Затем в некоторых группах видов (например, у видов

группы *Buraphelenchus xylophilus* среди нематод подсем. Parasitaphelenchinae) трансмиссивная личинка стала проходить еще одну линьку во время метаморфоза насекомого, превращаясь в личинку следующего возраста (линька J3D/J4D в подсем. Parasitaphelenchinae).

Как видно на примере подсем. Parasitaphelenchinae, трансмиссивная личинка специализировалась или как эктопаразит (*Bursaphelenchus*) или как эндопаразит (*Parasitaphelenchus*). При дальнейшей специализации к эктопаразитизму трансмиссивная личинка стала перфорировать покровы насекомого (личинки, куколки, имаго) стилетом и питаться гемолимфой хозяина как настоящий эктопаразит (подсем. Ektaphelenchinae). Дисперсионные личинки *Parasitaphelenchus* (подсем. Parasitaphelenchinae) и *Schistonchus* (Aphelenchoidinae) стали проникать через покровы куколки в гемоцель хозяина, перейдя к эндопаразитизму. При этом взрослые нематоды оставались микотрофами. Энтомопаразитизм и векторный перенос личинок нематод насекомым на личиночной стадии червей оказался более эффективен, чем паразитирование или форезия оплодотворенной неполовозрелой самки нематод (Рысс 2009). Это видно на примере подсем. Ektaphelenchinae, более примитивные роды которых используют в качестве дисперсионных стадий только неполовозрелых самок или неполовозрелых самок и личинок средних возрастов (J3 и J4) (*Ektaphelenchoides*, *Ektaphelenchus*, *Cryptaphelenchoides*), а у наиболее продвинутого рода *Cryptaphelenchus* распространение осуществляется дауер-личинками. Дауеры мельче по размеру, что облегчает им заражение мелких личинок и куколок насекомого хозяина, и способны длительное время переносить неблагоприятные условия среды, что обеспечивает эффективное расселение на значительные расстояния (в том числе и между континентами). Важное преимущество дауер-личинок перед неполовозрелыми самками – способность переносить неблагоприятные условия внешней среды – сделало успешными группы афеленхид с личиночными дисперсионными стадиями при расселении в холодных областях Северного полушария (Рысс 2007, 2009). Специализированные группы с неполовозрелой самкой (как основной трансмиссивной стадией) остались ограничены в своем распространении регионами с теплым климатом.

### 3.2.8. О возможных центрах происхождения и распространения афеленхоидных нематод

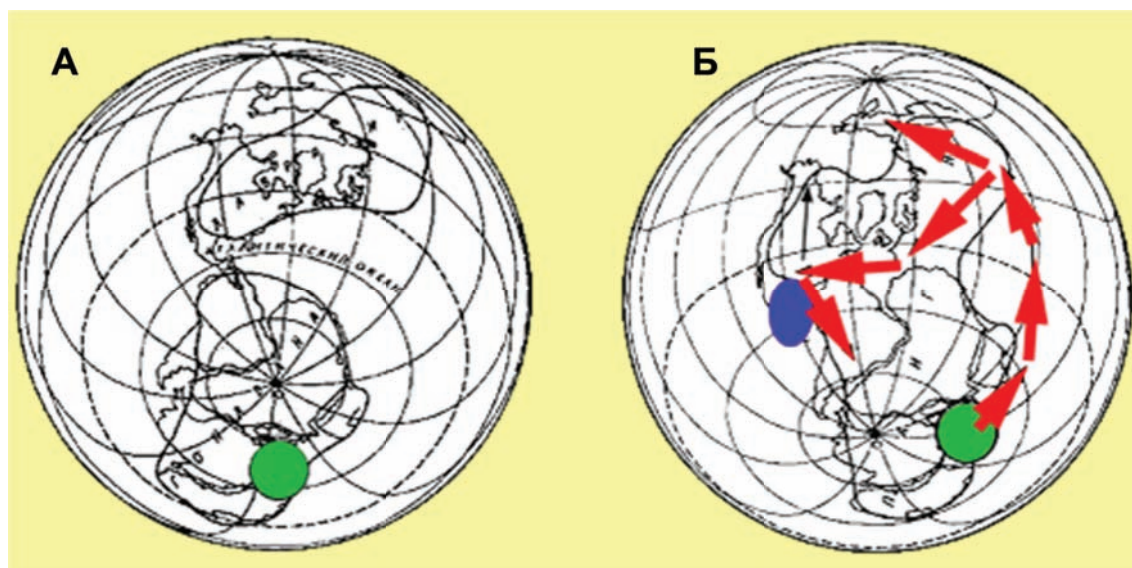
Для выявления предполагаемых центров происхождения и расселения возможно использовать три подхода: определение регионов с наибольшим числом различных семейств и родов (центры расселения); определение регионов, где обитают наиболее примитивные представители отдельных семейств и отряда в целом; определение территорий эндемичного обитания. Большинство семейств и родов надсем. Aphelenchoidea обитает в Евразии и Северной Америке (Табл. 1). Поэтому леса и степи Лавразии (ныне Голарктики) логично считать главным центром расселения афеленхоидных фитогельминтов. Наиболее примитивные роды отдельных семейств также обитают преимущественно в Голарктике, что не обязательно говорит о голарктической локализации первичных центров их происхождения. Поэтому важно посмотреть местонахождения наиболее примитивных групп за пределами Голарктики.

Род *Anomyctus*, кроме Голарктики, встречен также в Австралии (Sauer 1970), а *Laimaphelenchus* из того же подсем. Aphelenchoidinae обнаружен в Индии и Антарктике (Bajaj and Walia 2000; Maslen 1979; Peneva and Chipev 1999). Наиболее примитивный род *Papuaphelenchus* подсем. Seinurinae найден только в Индо-Малайе (Папуа – Новая Гвинея). Наиболее архаичные виды родов *Bursaphelenchus* (*B. aberrans*, *B. hylobianus*, *B. sinensis*) и *Parasitaphelenchus* (*P. dongguanensis*) обнаружены в Китае, Индии и Индо-Малайе (Таиланд, Малайя) (Ryss et al. 2005). Нематоды сем. Aphelenchoididae имеют всесветное распространение, однако большинство амфимиктических видов приурочено к теплым областям, что говорит о происхождении семейства из регионов с теплым климатом.

Сказанное позволяет сделать вывод, что, несмотря на широкое распространение наибольшего числа родов и подсемейств афеленхоидид в Северном полушарии, на территории бывшей Лавразии, происхождение сем. Aphelenchoididae наиболее вероятно связано с восточными районами бывшей Гондваны (Индии, Индо-Малайи, Австралии, Антарктики) (Рысс 2007, 2009), предположительно в девоне, когда эти области характеризовались мягким теплым климатом (Ушаков и Ясаманов 1984) (Рис. 23А, предполагаемый центр проис-

**Таблица. 1.** Образ жизни и хозяева, распространение, трансмиссивные стадии и переносчики семейств афеленхоидных нематод. Обозначения признаков и их состояний приведены в тексте. J3, J4 – личинки 3 и 4 возрастов; IF – неполовозрелая осемененная самка.

| Подсемейство          | Образ жизни и хозяева                                       | Расселительная стадия | Таксон насекомых-переносчиков                  | Распространение                                  |
|-----------------------|-------------------------------------------------------------|-----------------------|------------------------------------------------|--------------------------------------------------|
| Сем. Aphelenchidae    | Микотрофы и фитотрофы                                       | Все                   | Нет                                            | Всесветное                                       |
| Сем. Aphelenchoididae |                                                             |                       |                                                |                                                  |
| Acugutturinae         | Эктопаразиты насекомых                                      | IF                    | Blattodea, Lepidoptera                         | Центральная Америка                              |
| Aphelenchoidinae      | Микотрофы, фитотрофы, эктофоретики и эндопаразиты насекомых | Все                   | Нет, или Coleoptera: Scolytidae; Hymenoptera   | Сев. и Юж. Америка, Индостан, Европа, Антарктика |
| Ektaphelenchinae      | Эктопаразиты насекомых                                      | J3, J4, IF            | Coleoptera: Scolytidae; Diptera: Cecidomyiidae | Северное полушарие                               |
| Entaphelenchinae      | Эндопаразиты насекомых                                      | IF                    | Coleoptera: Staphylinidae, Silphidae           | Европа, Индостан, Америка                        |
| Parasitaphelenchinae  | Микотрофы, фитотрофы, эктофоретики и эндопаразиты насекомых | J3, J4                | Coleoptera: Scolytidae, Cerambycidae           | Северное полушарие                               |
| Seinurinae            | Микотрофы и хищники                                         | Все                   | Нет                                            | Всесветное                                       |



**Рис. 23.** Историческая реконструкция расселения сем. Aphelenchoididae (по фаунистическим данным). А – девон; Б – карбон. Круг показывает предполагаемую область происхождения Aphelenchoididae на участке Гондваны, находящемся на стыке Индостана, Австралии и Антарктики. Стрелки на фигуре Б указывают пути исторической миграции групп видов рода и перемещения Индостана. Эллипс указывает вторичный очаг видообразования в Карибском регионе. Глобальные палеогеографические схемы материков по: Ушаков и Ясаманов 1984.

хождения помечен кругом). Из этих районов при соединении Гондваны и Лавразии афеленхоидиды распространились по лавразийской части Пангеи в карбоне, заняв лесные и степные зоны (Рис. 23Б, направления распространения указаны стрелками: Рысс 2007). Эндемизм продвинутых эктопаразитических Acugutterinae (высокоспециализированных паразитов молей и тараканов Карибского региона) следует признать вторичным (Рис. 23Б, вторичный очаг видообразования помечен овалом). Успеху продвижения сем. Aphelenchoididae на север, в холодные области Голарктики способствовало приобретение этими нематодами способности к ангидробioзу. Другим важным фактором была специализация покоящейся дауер-личинки к расселению насекомыми-переносчиками. Специализация первично эктотопических, затем эктопаразитических (перешедших к питанию гемолимфой), а затем и эндопаразитических расселительных личинок способствовала успеху распространения по сходным биотопам с грибным разложением растительной органики. Некоторые группы успешно специализировались как облигатные паразиты насекомых, потеряв зависимость от грибов и растений в жизненном цикле (подсем. Acugutterinae и Entaphelenchinae) в новых для сем. Aphelenchoididae районах распространения (Рысс 2007). Это соответствует эволюционной тенденции паразитических организмов – занятию новых типов биотопов опосредованно, с помощью своих хозяев (Догель 1962).

### 3.2.9. Определение таксонов фитопаразитических нематод с наибольшей коэволюционной динамикой отношений с хозяевами

Наибольшей патогенностью к растениям и наибольшим числом видов характеризуются роды *Aphelenchoides* и *Bursaphelenchus* (Aphelenchodidae), не относящиеся к наиболее высокоспециализированным экто- и эндопаразитам (Hunt 2008; Jones 2013). Высокая степень патогенности обычно характеризует молодость системы «паразит – хозяин», кроме случаев целевой гибели хозяина для осуществления функции расселения, как у микроспоридий, волосатиков или наездников, так как ни один паразитический организм не заинтересован «рубить сук, на котором сидит» т.е. чрезмерно истощать или убивать своего хо-

зяина, дающего ему пищу и кров (Догель 1962; Шульман и Добровольский 1977). Поэтому закономерно, что паразиты наиболее специализированных родов сем. Aphelenchodidae не наносят существенный вред своим хозяевам. Взрыв видообразования обычно обусловлен богатством потенциальных экониш (Парамонов 1967; Мауг 1969), а для паразитических нематод важнейшими компонентами ниш (средой первого порядка) служат их хозяева. Соответственно наиболее сложные (поликсенные) циклы с чередованием филогенетически дальних друг от друга хозяев должны создавать условия максимальной диверсификации паразит-хозяинных систем и, соответственно, многократному увеличению скорости видообразования. Наиболее критичной в цикле афеленхоидных нематод является специфичность к переносчику, обеспечивающему доставку паразита к новой особи хозяина. Именно поэтому триксенный цикл видов *Bursaphelenchus*, включающий двух хозяев – гриб и растение, а также облигатного насекомого переносчика, для изучения многообразия и динамики коэволюционных связей предпочтительнее диксенного цикла видов *Aphelenchoides* с чередованием поколений на растении и мицелии гриба. Характерно, что именно бурсафеленхи имеют также наиболее важное значение как патогены фитосанитарного значения. Для такой страны, как Россия, с ее огромными лесами, составляющими не менее 55% ресурсов хвойных планеты (Braasch et al. 2001), изучение всей сложности коэволюционных отношений бурсафеленхов с хозяевами представляет центральную фито-паразитологическую проблему.

## 4. ОСОБЕННОСТИ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ СТВОЛОВЫХ НЕМАТОД С ХОЗЯЕВАМИ РАЗНЫХ ЦАРСТВ

Исходя из рассмотренных выше циклов развития фитонематод, жизненный цикл которых включает смену поколений на организмах разных царств, можно сделать вывод о принципиальной разнице в способах использования паразитом своих столь несхожих хозяев.

Насекомым паразитами уготована преимущественная функция расселения в сходный кластер экониш. Излишняя паразитарная нагрузка в отношениях с организмом хозяина, близким по размеру к обитающим в нём паразитам, вызвала

бы гибель хозяина и неудачу в доставке паразита к новому источнику пищи (мицелию гриба или растению-хозяину). Поэтому вредоносность нематод в отношении насекомых невелика, а специфичность к насекомому-хозяину достаточно узкая, на уровне рода. Например, нематоды рода *Bursaphelenchus* в насекомом присутствуют в виде транмиссивных личинок, не претерпевающих какого бы то ни было развития и не питающихся за счет хозяина. По сути, они – комменсалы, а не паразиты, так как последние используют своего хозяина не только в качестве среды обитания, но и как источник питания. Эта энтомофильная фаза цикла паразита называется транмиссивной (дисперсной) с соответствующим, морфологически отличным от других фаз транмиссивным поколением (дауерами, Рис. 18 и 19).

Взаимоотношения же с растениями и грибами не столь критичны для продолжения цикла. Поколения на этих двух альтернативных хозяевах у большинства видов фитопаразитических нематод морфологически неразличимы между собой – это серия поколений нематод с полностью развитыми пищеварительной и половой системами; число поколений ограничено только источником пищи: после смерти растения нематоды плавно переходят к питанию своим исторически самым древним хозяином – фитопатогенным или сапротрофным грибом. При исчерпании источника пищи (например, в лабораторной культуре гриба *Botrytis cinerea* или *Monilinia* sp.) наблюдается формирование резистентных личинок покоя (дауров 3-ей стадии, J3d), с редуцированной глоткой и стомой, напоминающих транмиссивных энтомофильных личинок. Последние, вероятно, сформировались в эволюции от резистентных личинок нематод-микотрофов с простым гомоксенным циклом на хозяева-грибах.

Транмиссивная фаза цикла нематод длится не более полутора месяцев (срок жизни имаго переносчика), тогда как пропативная фаза на растении и грибе занимает остальную часть годового цикла. Нематоды-афеленхониды внедряются в переносчика лишь на его преимагинальных стадиях – куколке и поздних личинках (Рысс 2008; Рысс и Чернецкая 2009; Ryss et al. 2015), а в зимний период их в насекомых нет (неопубликованные наблюдения 2014–2016 гг.). Из этого можно сделать вывод, что для видов нематод с триксенным циклом переносчик выполняет в ос-

новном функцию ограниченного по времени пространства, но не годичного или многолетнего резервуара инфекции, т.е. не играет ключевой роли в длительном поддержании природного очага. В качестве резервуара инфекции выступает больное растение, в котором патоген может сохраняться в пассивном состоянии годами: даже при смерти растения нематоды продолжают питание на сапротрофных грибах. Наиболее обильные сборы афеленхонидных нематод лесопатологи проводят в мертвых стволах древесных растений 2–4-летней давности.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Предполагается, что исходно нематоды сем. Aphelenchoididae совмещали микофагию и хищничество. Усложнение жизненных циклов шло по пути специализации к растению или насекомому-переносчику (детритотрофу или опылителю) до превращения последнего в настоящего хозяина паразитической нематоды с циклом, в который вовлечены два хозяина (растение и насекомое), или к облигатному энтомопаразитизму с вторично моноксенным циклом.

Специализация к насекомому переносчику шла в двух направлениях. В первом резистентные личинки превращались в дисперсионных личинок (дауров), а затем и в эндопаразитических личинок. Во втором направлении дисперсионную функцию брали на себя оплодотворенные, но неполовозрелые (не яйцепродуцирующие) самки.

У этих нематод выявлена тенденция к уменьшению размеров транмиссивной стадии: происходило смещение функции расселения на более раннюю личиночную стадию (первое направление специализации) и уменьшение размеров тела расселительных неполовозрелых самок и копулирующих с ними самцов (вплоть до карликовости последних с размещением самцов и неполовозрелых осемененных самок в матке половозрелой самки нематоды).

Происхождение надсем. Aphelenchoidoidea и отряда Aphelenchida в целом наиболее вероятно связано с восточными районами бывшей Гондваны (Индии, Индо-Малайи, Австралии, Антарктики), предположительно в девоне. Из этих районов при соединении Гондваны и Лавразии афеленхиды распространились по лавразийской части Пангеи в карбоне. Успеху продвижения

афеленхоидид в холодные области Голарктики способствовало приобретение этими нематодами резистентной личинки, позднее преобразованной в трансмиссивную дауер-личинку, приспособленную к расселению насекомыми-переносчиками.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского Научного Фонда (РНФ 14-14-00621).

## ЛИТЕРАТУРА

- Догель В.А. 1962. Общая паразитология, Наука, Ленинград, 464 с.
- Коренченко Е.А. 1987. *Cryptaphelenchus diversispicularis* n.sp. (Tylenchida, Aphelenchoididae) – новый вид нематод из жука короеда *Ips subelongatus* (Coleoptera: Ipsidae). *Паразитология*, 21: 73–78.
- Краль Э.Л. 1975. Характеристика хозяинно-паразитных отношений фитонематод рода *Anguina* с травянистыми растениями и возможности исследования филогении галлообразователей. В кн.: Э.И. Слепая (Ред.). Проблемы онкологии и тератологии растений. Наука, Ленинград: 72–75.
- Краль Э.Л. и Краль Х.А. 1978. Перестройка системы фитонематод семейства Heteroderidae на основе трофической специализации этих паразитов и сопряженной эволюции их с растениями-хозяевами. В кн.: К.М. Рыжиков (Ред.) Фитогельминтологические исследования. Наука, Москва: 39–56.
- Краль Э.Л., и Соловьева Г.И. 1991. О монофилетическом происхождении ангвинид, паразитирующих на злаках и осоковых. Тезисы докладов научной конференции «Эволюционная теория и проблемы фитогельминтологии, посвященной столетию со дня рождения профессора А.А.Парамонова», Москва: 58–59.
- Одум Ю. 1986. Экология. Том 1. Мир, Москва, 328 с.
- Парамонов А.А. 1962. Основы фитогельминтологии. Т. 1., Наука, Москва, 480 с.
- Парамонов А.А. 1964. Основы фитогельминтологии. Т. 2. Таксономия фитонематод, Наука, Москва, 466 с.
- Парамонов А.А. 1967. Критический обзор подотряда Tylenchina (Filipjev, 1934) (Nematoda: Secernentea). *Труды Гельминтологической лаборатории АН СССР*, 18: 78–101.
- Парамонов А.А. 1970. Основы фитогельминтологии. Т. 3., Наука, Москва, 256 с.
- Рысс А.Ю. 1987. Типы паразитизма фитонематод и проблема эволюции надсемейств Tylenchoidea и Hoplolaimoidea (Tylenchida). *Паразитологический сборник Зоологического института АН СССР*, 34: 169–191.
- Рысс А.Ю. 1988. Корневые паразитические нематоды семейства Pratylenchidae (Tylenchida) мировой фауны, Наука, Ленинград, 368 с.
- Рысс А.Ю. 2007. Основные направления эволюции паразитизма фитонематод отряда Aphelenchida Siddiqi, 1980. *Паразитология*, 41: 484–511.
- Рысс А.Ю. 2008. Эволюция фитопаразитических нематод. / Evolution of plant parasitic nematodes. Материалы IV Всероссийского Съезда Паразитологического общества при Российской академии наук, состоявшегося 20–25 октября 2008 г. в Зоологическом институте Российской академии наук в Санкт-Петербурге: «Паразитология в XXI веке – проблемы, методы, решения». Том 3. Ред. К.В. Галактионов и А.А. Добровольский. «Лема», Санкт-Петербург: 111–115.
- Рысс А.Ю. 2008. Энтомофильные личинки нематод *Bursaphelenchus mucronatus* (Nematoda: Aphelenchida: Parasitaphelenchidae) полученные при экспериментальном заражении переносчика *Monochamus urusovi* (Coleoptera: Cerambycidae) *Энтомологическое обозрение*, 87: 221–229.
- Рысс А.Ю. 2009. Пути становления паразитизма у фитонематод отрядов Tylenchida и Aphelenchida. *Труды Зоологического института РАН*, 313: 257–272.
- Рысс А.Ю. и Чернецкая А.Ю. 2009. Цикл развития *Bursaphelenchus mucronatus* Mamyia et Enda, 1979 (Nematoda: Aphelenchida). *Паразитология*, 43: 206–224.
- Рысс А.Ю. и Чернецкая А.Ю. 2010. Цикл развития *Paraphelenchus myceliophthorus* Goodey, 1958 (Nematoda: Aphelenchida). *Паразитология*, 44: 105–127.
- Слободянюк О.В. 1984. Энтомопатогенные нематоды двукрылых: отряд Tylenchida. Наука, Москва, 199 с.
- Соловьева Г.И. и Краль Э.Л. 1983. Осоковая ангвина. Наука, Ленинград, 79 с.
- Ушаков С.А., Ясаманов Н.А. 1984. Дрейф материков и климаты Земли. Мысль, Москва, 206 с.
- Шульман С.С. и Добровольский А.А. 1977. Паразитизм и смежные с ним явления. *Паразитологический сборник*, 27: 230–249.
- Allen M.W. 1940. *Anomyctus xenurus*, a new genus and species of Tylenchoidea (Nematoda). *Proceedings of the Helminthological Society of Washington*, 7: 96–98.
- Bajaj H.K. and Walia K.K. 2000. A new species of *Laimaphelenchus* Fuchs, 1937 (Nematoda: Aphelenchina) from Kalesar forest, Haryana, India. *Indian Journal of Nematology*, 30: 88–90.
- Baujard P. 1984. Remarques sur la sous-famille des Ektaphelenchinae Paramonov, 1964 et proposition d'*Ektaphelenchoides* n. gen. (Nematoda: Aphelenchoididae). *Revue de Nematologie*, 7: 147–171.
- Braasch H. 1998. *Aphelenchoides stammeri* Körner, 1954 – ein in Deutschland weit verbreiteter Holznematode.

- Nachrichtenblatt des Deutschen Pflanzenschutzdienstes*, **50**: 317–319.
- Braasch H. 2001.** *Bursaphelenchus* species in conifers in Europe: distribution and morphological relationships. *EPPO Bulletin*, **31**: 127–142.
- Braasch H., Tomiczek C., Metge K., Hoyer U., Burgermeister W., Wulfert I. and Shönefeld U. 2001.** Records of *Bursaphelenchus* spp. (Nematoda, Parasitaphelenchidae) in coniferous timber imported from the Asian part of Russia. *Forest Pathology*, **31**: 129–140.
- Cobb N.A. 1927.** Note on a new nema, *Aphelenchus retusus*, with a proposed division of *Aphelenchus* into three subgenera. *Journal of Parasitology*, **14**: 57–58.
- De Ley P. and Blaxter M.L. 2002.** Systematic position and phylogeny. In: Lee D.L. (Ed.). *The biology of nematodes*. Taylor and Francis, London, UK: 1–30.
- Decraemer W. and Hunt D. J. 2006.** Structure and classification. In: Perry, R.N. and Moens, M. (Eds.). *Plant Nematology*. CAB International, Wallingford, Oxfordshire, UK: 3–32.
- Fuchs A.G. 1937.** Neue parasitische und halbparasitische Nematoden bei Borkenkäfern und einige andere Nematoden. I. Teil die Parasiten der Waldgärtner 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.
- Gasparrini G. 1864.** Sulla maturazione e la qualita dei fichi dei contorni di Napoli. *Atti dell'accademia Pontaniana, Naples*, **9**: 99–118.
- Giblin R.M., Powers T.M. and Platzer E.G. 1984.** *Bursaphelenchus* sp. and *Sheraphelenchus entomophagus* (Aphelenchoididae), phoretic associates of *Urophorus humeralis* (Coleoptera: Nitidulidae), Proceedings of the 1st International Congress of Nematology. Guelph, Canada: 31.
- Giblin-Davis R.M., Davies K.A., Morris K. and Thomas W.K. 2003.** Evolution of parasitism in insect-transmitted plant nematodes. *Journal of Nematology*, **35**: 133–141.
- Goodey T. 1928.** The species of the genus *Aphelenchus*. *Journal of Helminthology*, **6**: 121–160.
- Hechler H.C. 1963.** Description, developmental biology, and feeding habits of *Seinura tenuicaudata* (de Man) J.B. Goodey, 1960 (Nematoda: Aphelenchoididae), a nematode predator. *Proceedings of the Helminthological Society of Washington*, **30**: 182–195.
- Hirling W. 1986.** *Laimaphelenchus penardi* (Nematoda: Tylenchida) von Typenfundort und Beiträge zur Eidonomie, Biologie und Verbreitung dieses Nematoden und dreier nahe verwandter Arten. *L. sylvaticus* und *L. praepenardi* n.sp. *Zoologische Beiträge*, **29**: 349–375.
- Holterman M., Van Der Wurff A., Van Den Elsen S., Van Megen H., Bongers T., Holovachov O., Bakker J. and Helder J. 2006.** Phylum-wide analysis of SSU rDNA reveals deep phylogenetic relationships among nematodes and accelerated evolution toward crown clades. *Molecular Biology and Evolution*, **23**: 1792–1800.
- Hunt D.J. and Hague N.G.M. 1976.** The bionomics of *Cryptaphelenchoides scolyti* n.comb., syn. *Ektaphelenchus scolyti* Rühm, 1956, (Nematoda: Aphelenchoididae) a nematode associate of *Scolytus scolytus* (Coleoptera: Scolytidae). *Nematologica*, **22**: 212–216.
- Hunt D.J. 1980.** *Acugutturus parasiticus* n.g., n.sp., a remarkable ectoparasitic aphelenchoid nematode from *Periplaneta americana* (L.) with proposal of Acugutturinae n.subf. *Systematic Parasitology*, **1**: 167–170.
- Hunt D.J. 1993.** Aphelenchida, Longidoridae and Trichodoridae: their systematics and bionomics., CAB International, Wallingford, UK, 352 p.
- Hunt D.J. 2008.** A checklist of the Aphelenchoidea (Nematoda: Tylenchida). *Journal of Nematode Morphology and Systematics*, **10**: 99–135.
- Hunt D.J. and Hague N.G.M. 1974.** A redescription of *Parasitaphelenchus oldhami* Rühm, 1956 (Nematoda: Aphelenchoididae) a parasite of two elm bark beetles: *Scolytus scolytus* and *S. multistriatus*, together with some notes on its biology. *Nematologica*, **20**: 174–180.
- 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. and Perry R.N. 2013.** Top 10 plant-parasitic nematodes in molecular plant pathology Review. *Molecular Plant Pathology*, **14**: 946–961.
- Karssen G. 2002.** The plant-parasitic nematode genus *Meloidogyne* Göldi, 1892 (Tylenchida) in Europe. Koninklijke Brill NV, Leiden, The Netherlands, 157 pp.
- Krall E. 1969.** Atypical migrations of larvae and evolution of parasitic interactions in grass-infesting species of the subfamily Anguininae (Nematoda: Tylenchida). *Journal of Nematology*, **1**: 295–296.
- Laumond C. and Carle P. 1971.** Nematodes associates et parasites de *Blastophagus destruens* Woll. (Col. Scolytidae). *Entomophaga*, **16**: 51–66.
- Linford M.B. 1937.** The feeding of some hollow-stylet nematodes. *Proceedings of the Helminthological Society of Washington*, **4**: 41–46.
- Linford M.B. and Oliveira J.M. 1937.** The feeding of hollow-spear nematodes on other nematodes. *Science*, **85**: 295–297.
- Mamiya Y. 1984.** The pine wood nematode. In: W.R. Nickle (Ed.). *Plant and insect nematodes*. Marcel Dekker, Inc., New York, Basel: 589–627.
- Maslen N.R. 1979.** Six new nematode species from the maritime Antarctic. *Nematologica*, **25**: 288–308.
- Massey C.L. 1956.** Nematode parasites and associates of the Englemann spruce beetle (*Dendroctonus engelmanni* Hopk.). *Proceedings of the Helminthological Society of Washington*, **23**: 14–24.

- Massey C.L. 1966.** The nematode parasites and associates of *Dendroctonus adjunctus* (Coleoptera: Scolytidae) in New Mexico. *Annals of the Entomological Society of America*, **59**: 424–440.
- Massey C.L. 1974.** Biology and taxonomy of nematode parasites and associates of bark beetles in the United States. *United States Department of Agriculture, Washington, Agricultural Handbook, No. 446*: 233 p.
- Mayr E. 1969.** Principles of systematic zoology. McGraw Hill, New York, St. Louis, San Francisco, 428 p.
- Megen H.V., Van Den Elsen S., Holterman M., Karsen G., Mooyman P., Bongers T., Holovachov O., Bakker J. and Helder J. 2009.** A phylogenetic tree of nematodes based on about 1200 full-length small subunit ribosomal DNA sequences. *Nematology*, **11**: 927–950.
- Nickle W.R. 1970a.** Description of Entaphelenchidae fam.n., *Roveaphelenchus jonesi* gen.n., sp.n., and *Sheraphelenchus entomophagus* gen.n., sp.n. (Nematoda: Aphelenchoidea). *Proceedings of the Helminthological Society of Washington*, **37**: 105–109.
- Nickle W.R. 1970b.** A taxonomic review of the genera of the Aphelenchoidea (Fuchs, 1937) Thorne, 1949 (Nematoda: Tylenchida). *Journal of Nematology*, **2**: 375–392.
- Peneva V. and Chipev N. 1999.** *Laimaphelenchus helicosoma* (Maslen, 1979) n. comb. (Nematoda: Aphelenchida) from the Livingston Island (the Antarctic). *Life Sciences, Bulgarian Antarctic Research*, **2**: 57–61.
- Poinar G.O. 1969.** *Praecocilenchus raphidophorus* n.gen., n.sp. (Nematoda: Aphelenchoidea) parasitizing *Rhynchophorus bilineatus* (Montrouzier) (Coleoptera, Curculionidae) in New Britain. *Journal of Nematology*, **1**: 227–231.
- Remillet M. and Silvain J.F. 1988.** *Noctuidonema guyanense* n.g., n.sp. (Nematoda: Aphelenchoididae) ectoparasite of noctuids of the genus *Spodoptera* (Lepidoptera: Noctuidae). *Revue de Nematologie*, **11**: 21–24.
- Rogers C.E., Marti O.G., Simmons A.M. and Silvain J.F. 1990a.** Host range of *Noctuidonema guyanense* (Nematoda: Aphelenchoididae), an ectoparasite of moths in French Guiana. *Review of Agricultural Entomology*, **19**: 795–798.
- Rogers C.E., Simmons A.M. and Marti O.G. 1990b.** Parasitism of Lepidoptera adults by *Noctuidonema guyanense* Remillet and Silvain (Nematoda: Aphelenchoididae) in southeastern United States. *Journal of Agricultural Entomology*, **7**: 241–245.
- Rühm W. 1956.** Die Nematoden der Ipiden. *Parasitologische Schriftenreihe*, **6**: 1–435.
- Ryss A. Y. and Karnkowski W. 2010** Observations on *Radopholus bridgei* Siddiqi & Hahn, 1995 intercepted in exotic aquarium plants imported to Poland. *Nematology*, **12**: 827–833.
- Ryss A., Vieira P., Mota M. and Kulinich O. 2005.** A synopsis of the genus *Bursaphelenchus* Fuchs, 1937 (Aphelenchida: Parasitaphelenchidae) with keys to species *Nematology*, **7**: 393–458.
- Ryss A., Polyagina K.S., Popovichev B.G. and 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.
- Ryss A.Y., McClure M.A., Nischwitz C., Dhiman C. and Subbotin S.A. 2013.** Redescription of *Robustodorus megadorus* with molecular characterization and analysis of its phylogenetic position within the family Aphelenchoididae *Journal of Nematology*, **45**: 237–252.
- Saunders J.N. and Norris D.M. 1961.** Nematode parasites and associates of the smaller European elm bark beetle, *Scolytus multistriatus* (Marsham). *Annals of the Entomological Society of America*, **54**: 792–798.
- Siddiqi M.R. 1980.** The origin and phylogeny of the nematode orders Tylenchida Thorne, 1949 and Aphelenchida n. ord. *Helminthological Abstracts, Series B*, **49**: 143–170.
- Siddiqi M.R. 1986.** Tylenchida: parasites of plants and insects. Commonwealth Agricultural Bureaux International, Sent Albans, 645 p.
- Siddiqi M.R. 2000.** Tylenchida: parasites of plants and insects. 2nd Edition. Wallingford, UK, 848 p.
- Simmons A.M. and Rogers C.E. 1990a.** Distribution and prevalence of an ectoparasitic nematode, *Noctuidonema guyanense*, on moths of the fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) in the tropical Americas. *Journal of Entomological Science*, **25**: 510–518.
- Simmons A.M. and Rogers C.E. 1990b.** Temperature and humidity effects on *Noctuidonema* (Nematoda: Aphelenchoididae), an ectoparasite of adult *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae), and transfer success during host mating. *Annals of the Entomological Society of America*, **83**: 1084–1087.
- Simmons A.M. and Rogers C.E. 1991.** Dispersal and seasonal occurrence of *Noctuidonema guyanense*, an ectoparasitic nematode of adult fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae), in the United States. *Journal of Entomological Science*, **26**: 136–148.
- Stone A.R. 1979.** Co-evolution of nematodes and plants. *Symbolae botanicae Upsalienses*, **22**: 46–61.
- Subbotin S.A., Mundo-Ocampo M. and Baldwin J.G. 2010.** Systematics of Cyst Nematodes (Nematoda: Heteroderinae). In: D.J. Hunt and R.N. Perry (Eds.). *Nematology Monographs and Perspectives*, Volume 8A. Brill, Leiden, The Netherlands, 351 p.
- Subbotin S.A., Sturhan D., Chizhov V.N., Vovlas N. and Baldwin J.G. 2006.** Phylogenetic analysis of Tylenchida Thorne, 1949 as inferred from D2 and D3 expansion fragments of the 28S rRNA gene sequences. *Nematology*, **8**: 455–474.
- Subbotin S.A., Krall E.L., Riley I.T., Chizhov V.N., Staelens A., De Loose M. and Moens M. 2004.** Evolution of the gall-forming plant-parasitic nematodes (Tylenchida: Anguinidae) and their relationships with

- hosts as inferred from Internal Transcribed Spacer sequences of nuclear ribosomal DNA. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **30**: 226–235.
- Telford M.J., Bourlat S.J., Economou A., Papillon D., and Rota-Stabelli O. 2008.** The evolution of the Ecdysozoa. *Philosophical Transactions of the Royal Society. B.*, **363**: 1529–1537.
- Thorne G. 1935.** Nemic parasites and associates of the mountain pine beetle (*Dendroctonus monticolae*) in Utah. *Journal of Agricultural Research*, **51**: 131–144.
- Turner S. J. and Subbotin S.A. 2013.** Cyst Nematodes. In: R.N. Perry and M. Moens (Eds.). *Plant Nematology*. CABI, Wallingford, UK: 110–143.
- Vovlas N., Inserra R.N. and Greco N. 1992.** *Schistonchus caprifici* parasitizing caprifig (*Ficus carica sylvestris*) florets and the relationship with its fig wasp (*Blastophaga psenes*) vector. *Nematologica*, **38**: 215–226.
- Wachek F. 1955.** Die entoparasitischen Tylenchiden. *Parasitologische Schriftenreihe*, **3**: 1–119.
- Wood F.H. 1975.** Biology of *Seinura demani* (Nematoda: Aphelenchoididae). *Nematologica*, **20**: 347–353.
- Yushin V.V. and Ryss A.Y. 2011.** Sperm development and structure in *Bursaphelenchus mucronatus* (Nematoda: Aphelenchoidea: Aphelenchoididae). *Nematology*, **14**: 395–407.