РЕЦЕНЗИИ

Perry R. N., Moens M. (eds). 2013. Plant nematology. Second edition. Wallingford, Oxfordshire, UK, Boston, USA, CABI Publishing, 536 pp. ISBN 978-1-78064-151-5 (hbk); ISBN 978-1-78064-153-9 (pbk). (*Перри Р., Мунс М.* (ред.). 2013. Фитонематология, издательство КАБИ, Валлингфорд, Великобритания, 536 с.).

Второе издание популярного курса по нематодам растений, основанного на лекциях Международной магистерской программы по нематодам Гентского университета (PINC) в Бельгии, включает 3 части: «1. Таксономия, систематика и главные роды фитонематод» (гл. 1—6), «2. Биология и взаимоотношения» (гл. 7—9) и «3. Численность и менеджмент» (гл. 10—16), написанные ведущими нематологами мира. Фитонематоды — паразитарная угроза для сельскохозяйственных растений и лесов, влияющая на экономику и социальное развитие крупнейших стран. Эффективный контроль этих паразитов требует глубоких знаний их таксономического разнообразия, образа жизни, морфологии, генетики, популяционной динамики, паразит-хозяинных отношений, методик лабораторных и полевых исследований. Книга предназначена для аспирантов и исследователей в области паразитологии и защиты растений, фитокарантина, лесоводства, агроэкологии. Книга подробно иллюстрирована и содержит боксы-шпаргалки, кратко и наглядно разъясняющие важнейшие понятия и термины. Чтение книги доставляет истинное удовольствие из-за образного английского языка. К некоторым недостаткам книги можно отнести отсутствие резюме и выводов в конце каждой главы и книги в целом. По сравнению с первым изданием главы, посвященные молекулярно-генетическим аспектам, выведению нематодо-устойчивых сортов, экологии, биометоду и агроменеджменту, полностью переработаны в соответствии с новейшими публикациями 2000-х годов.

Глава 1 «Структура и классификация» (Decraemer, Hunt) знакомит со структурой нематод, сравнивая представителей трех основных филогенетических линий, независимо перешедших к фитопаразитизму: тиленхоморф (в основном на примере рода *Meloidogyne*), триплонхид (*Trichodorus*) и дорилаймоидных (*Longidorus, Xiphinema*).

Особенно интересен новый раздел по сравнительной ультраструктуре и функции кутикулы, где апоморфии в структуре базального слоя объяснены различиями в локомоции и разным давлением гидроскелета: описана смена структуры кутикулы в линьке седентарных тиленхоморф. Классификация нематод представлена по общепризнанной системе De Ley, Blaxter, 2002, но с коррекциями: сем. Belonolaimidae фигурирует под названи-

ем Dolichodoridae Chitwood, 1950, а сем. галловых Meloidogynidae перемещено как подсемейство внутрь сем. Hoplolaimidae, что не вполне логично в свете молекулярных данных, сближающих галловых нематод с *Pratylenchus*. Сохранено соседство семейств Aphelenchidae и Aphelenchoididae в рамках надсем. Aphelenchoidea, как в классификации 2002, что противоречит современным молекулярным данным Holterman, van Megen и др. Сохранено и единство сем. Pratylenchidae, тогда как по молекулярной филогении это три совершенно не родственных ствола. Новейшие таксономические и молекулярные работы процитированы, но молекулярная филогенетическая классификация с номерными кладами — аналогами крупных таксонов, не инкорпорирована в классификацию 2002 г.

Глава 2 «Молекулярная систематика» (Субботин и др.) основана на новейших работах и полностью переработана. Все описанные методы применялись Субботиным лично, он также был пионером в разработке молекулярной филогении рассмотренных в качестве примеров таксонов. Дан обзор концепций вида, включая асексуальные виды. Кратко и ясно изложен и иллюстрирован обзор методов молекулярной систематики — изозимные паттерны, PCR, RFLP, multiplex PCR, RAPD, AFLP, real-time PCR, DNA-hybridization arrays (серии), новейший метод LAMP, позволяющий в полевых условиях в одной пробирке идентифицировать виды нематод. Охарактеризованы значимые участки генома, программы по обработке данных. Особое внимание уделено ML и Bayesian inference. Проиллюстрированы примеры построения филогении галловых, цистообразующих нематод, лонгидорид, ангвинид, пратиленхид и бурсафеленхов. Подчеркивается необходимость использования мультигенного подхода и проверки альтернативных топологий древ.

В главе 3 «Галловые нематоды» (Karssen et al.) дан обзор патогенных видов с прекрасными оригинальными СЭМ фотографиями, жизненный цикл и поведение инвазионной личинки внутри тканей хозяина, формирование гигантских полиплоидных клеток-посредников в зоне дифференцировки флоэмы корня. Интересен раздел по экологии (с диапаузой и отношению к параметрам почвы). В разделе взаимодействия с другими патогенами интересен раздел синергизма галловых с бактериями и грибом фузариум в явлениях взлома резистентности фузариум-невосприимчивых сортов. Подробно описаны методы биохимической и ДНК-идентификации видов, а также цитогенетика и разные типы размножения.

Охарактеризованы меры агроменеджмента, включая ловчие культуры, затопление, соляризацию, резистентные сорта, биоконтроль бактериями *Pasteuria* и грибами *Purpureocillium*, химконтроль с использованием не-фумигантных нематицидов.

Глава 4 «Цистообразующие нематоды» (Turner и Subbotin) содержит много оригинальных иллюстраций авторов (рисунки, фото, схемы). Структура главы совпадает с главой по галловым. Цистообразующие нематоды (ЦН) характеризуются синапоморфией — особой диапаузирующей цистой, которой служит зрелая умершая самка, содержащая множество личинок внутри яйцевых оболочек, а также узкой специфичностью к семействам растений-хозяев. Как и галловые, ЦН — стационарные (седентарные) эндопаразиты, инвазионные личинки при превращении в адультных самок индуцируют из меристемы сосудов кончика корня постоянное место пита-

ния из гиперторофированных многоядерных клеток. Дан иллюстрированный обзор родового разнообразия с характеристикой важнейших видов экономического значения, включая новейшие роды *Betulodera, Paradolichodera, Vittatidera*, диаграмма различий двух видов картофельных цистообразующих нематод *Globodera pallida* и *G. rostochiensis*. Раздел «Патотипы и расы» содержит примеры генов вирулентности. Проиллюстрирован спектр отношений ЦН с грибами *Fusarium, Pythium, Rhizoctonia*, микоризным *Glomus*, от синергизма до антагонизма. Среди них и грибы — коммерческие агенты биоконтроля ЦН, *Nematophthora gynophila* и *Pochonia chlamydosporium*.

Глава 5 «Мигрирующие эндопаразитические нематоды» (Duncan, Moens) характеризует третьих по экономическому значению фитопаразитических нематод, она прекрасно иллюстрирована фотографиями, выполненными в лабораториях авторов в 2000-х годах. Охарактеризованы морфология, идентификация и важнейшие виды, циклы, молекулярная диагностика, взаимоотношения с иными патогенами, агро-менеджмент эндопаразитов: Pratylenchidae (*Pratylenchus, Radopholus, Hirschmanniella*); *Ditylenchus* (Anguinidae); Aphelenchoididae (*Aphelenchoides* и *Bursaphelenchus xylophilus*). Характерная черта мигрирующих — отсутствие постоянного места питания и иммунный ответ хозяина, повсеместное питание в массивной паренхиме корня в туннеле миграции, с некрозом — шлейфом позади червя. Анализируется проблема тропической группы видов, выделенных из ранее широко распространенного вида *P. coffeae*. При описании взаимоотношений с другими патогенами использованы новые сведения о синергизме инфекции *P. brachyurus* и *Fusarium oxysporum* на хлопчатнике, также *Pratylenchus penetrans* и *P. thornei* с грибом *Verticillium dahliae* (ранняя гибель картофеля). Для банановой нематоды *Radopholus similis* удивителен симбиоз с *Wolbachia* (известной в симбиозе с филяриями), а также протерандрический гермафродитизм.

Виды *Aphelenchoides* (почковые нематоды *A. fragariae*, *A. ritzemabosi* и рисовая нематода *A. besseyi*) интересны своим эктопаразитическим поверхностным питанием даже внутри листьев и почек растения — у них слабые ротовые стилеты, проникают они через устьица листа, не прободая покровов, а в цикле привязаны к грибам как факультативные или облигатные микотрофы. Даны новые сведения о комплексах афеленхоидид с бактериями-симбионтами: *A. ritzemabosi—Rhodococcus fascians, A. fragariae—Pseudomonas chicorii, Bursaphelenchus xylophilus—Pseudomonas fluorescens*.

Глава 6 «Эктопаразитические нематоды» (Decraemer, Geraert) делает основной акцент на консервативной диагностике, но содержит много новых сведений по экологии и симбиотическим отношениям, снабжена многими иллюстрациями изданий КАБИ. Основное внимание авторы уделяют мигрирующим переносчикам вирусов: Longidoridae (переносчики 13 неповирусов) и Trichodoridae (переносчики тобравирусов), четвертых по важности нематод вредителей для мирового сельского хозяйства. Для видов *Longidorus* и *Xiphinema* (Longidoridae) дан подробный обзор морфологии, список ассоциаций с вирусами, круга растений-хозяев, распространения и болезней сельхозкультур, циклов развития с температурными оптимумами и вертикальных миграций. Подробно описаны виды Trichodoridae, особен-

но важнейшие: для регионов умеренного климата *Trichodorus similis* и *P. pachydermus*, для тропиков *Nanidorus minor*. Наиболее интересно — взаимоотношения с вирусами: неповирусы локализованы на внутренней поверхности одонтостиля и его ведущей мембраны (*Longidorus*), или одонтофора (*Xiphinema*), а тобравирусы — вдоль канала глотки *Trichodorus*, но вне онхио-стилета. Специфичность вируса высока — закрепляются на кутикулярной обкладке переносчика только высокоспецифичные линии (серотипы) вируса, тобравирусы нематод используются для дезактивации (*silencing*) специфических генов резистентности растений в генной инженерии.

В главе 7 «Физиология и биохимия размножения» (Perry et al.) рассмотрены типы хромосомного определения пола (X0, XY, внешнее физиологическое у галловых), размножения (амфимиксис, партеногенез: мейотический и митотический, псевдогамия), гермафродитизм, разнообразие линек. В разделе биосинтеза представлены новые данные о липидном обмене, так как именно липиды — важнейшие запасные вещества у фитонематод из-за преимущественно кислородного обмена, низких температур среды и наличия стадий покоя в цикле. Среди производных липидов важны гликолипиды и стеролы — как сигнальные вещества и составляющие мембранных рецепторов; среди углеводов важнейший — хитин, входящий в яйцевую оболочку. Рассмотрены особенности дыхания, катаболизма, осморегуляции. Наиболее интересный раздел главы — стратегии выживания. В состояниях покоя различают диапаузу (обязательная часть цикла, для входа и выхода из которой нужно особое сочетание внешних сигналов и феромонов) и оцепенение (*quiescence*: например, криобиоз и ангидробиоз, простое обратимое состояние при возвращении благоприятных условий), а также дауеры (альтернативные резервные личиночные стадии для длительного покоя). Подробно рассмотрены стратегии выживания у разных таксонов нематод, особенно ангидробиоз: изменения поведения (скопления масс, сворачивание тела в короткую спираль), внутренней структуры (митохондрии, липидные гранулы), обмена — углеводы и липиды превращаются в дисахарид трегалозу и глицерин, защищающие протеины от аутолизиса. Проанализированы сигналы и биология вылупления (диффузаты корней, энзимы яйцевой оболочки).

Глава 8 «Поведение и сенсорное восприятие» (Perry, Curtis) переработана в связи с новейшими исследованиями. Авторы анализируют физиологию и ультраструктуру хемосенсилл (амфиды, фазмиды, супплементы самцов), механосенсилл, их различия и использование в типах поведения. На новом уровне описана нейро-мышечная организация, цепи нейронов и их связи, проведение импульса. Дан подробный векторный анализ дорсо-вентральной ундуляции — основного способа локомоции нематод, математические доводы необходимости такого типа движения в условиях вязкой водной пленки (коэффициент Reynolds 0.01). Доказано, что амплитуда, скорость движения зависят от величины матричного потенциала влажности, т. е. толщины водной пленки и силы поверхностного натяжения, независимо от величины пор и соотношения глины и песка. Двумерное скольжение в трехмерной мозаике водно-пленочных линз служит эффективной адаптацией по преодолению препятствий и лимитируется лишь суммарной поверхностью пленки почвенной воды, а не объемом воды в

почве. В реакциях на стимулы авторы различают таксисы (ориентация) и кинезисы (ускорение, учащение). Например, градиент увеличения температуры в 0.01 см—1 служит достаточным ориентиром миграции вверх с ускорением для *Meloidogyne* и *Rotylenchulus*, а у микотрофов *Ditylenchus* — вниз. Авторы различают стимулы дальнего, ближнего и локального действия. Например, градиент растворенного CO_2 — аттрактант дальнего действия, а градиенты нитрата аммония и диффузатов корней — репеллент и аттрактант ближнего действия соответственно. Рассмотрено отдельно для эктопаразитических, мигрирующих и седентарных эндопаразитических нематод поведение при инвазии, миграции внутри тканей хозяина и пищевое поведение: при внутритканевой миграции инвазионных личинок цистообразующих (сквозной внутриклеточной) и галловых нематод (межклеточной) происходит смена активности желез глотки: сначала увеличена секреция субвентральных желез (миграция), затем дорсальной железы (инициация многоядерной клетки-посредника у сосуда корня). Для проникновения стеблевые *Ditylenchus phyllobius* точно находят пазухи эмбриональных листьев, а *Aphelenchoides* spp. — устьица, используя градиент CO_2.

Глава 9 «Молекулярные аспекты взаимоотношений растений и нематод» (Gheysen, Jones). Важнейшим условием фитопаразитизма служит разрушение клеточных стенок растений с каркасом из разветвленных фибрилл целлюлозы. Целлюлазы нематод заимствованы нематодами в результате параллельного генного переноса от других микроорганизмов: от бактерий для галловых нематод, а для сосновой нематоды *Bursaphelenchus xylophilus* — от древних грибов. Происходит перестройка клеточного цикла в многоядерных сайтах питания: у галловых активизируются *M*-фаза без цитокинеза под влиянием фитогормона зеатина, а у ЦН интенсифицируется *S*-фаза без митозов, что ведет к эндоредупликации ДНК, регулируемой энзимом убиквитином. Происходит активация генов промоторов ауксина, а также генов, индуцируемых последним.

Растения сходны с хозяевами животными в иммунной реакции за счет окислительных свободных радикалов и защитных сигнальных каскадов с липидными молекулами. Нематоды прибегают к защитной маскировке секретами гиподермы и поверхностного слизистого чехла и глоточных желез, блокирующих жасмониевый каскад, т. е. системную резистентность.

Рассматриваются модели фитоиммунитета: *Страж*-модель (Guard Hypothesis) и *Зигзаг*-модель Jones и Dangl, которая постулирует наличие трех уровней защиты: а) уровень внешних мембранных рецепторов PTI, распознающих консервативные маркеры патогенов; б) ETI, распознание эффекторами через посредство генов резистентности; в) HR, реакция сверхчувствительности. Для преодоления барьеров нематоды используют разрыв салицилового каскада (хоризмат-мутазой) и сигнальной внутриклеточной киназы (пептидом-аналогом CLAVATA пептида растения).

Главы 10 «Рост растений и популяционная динамика» и 11 «Распределение в пространстве и методы сбора нематод» (Been, Schomaker) посвящены динамике численности, моделям вредоносности и распределению нематод. Распределение отражает историю агроменеджмента и наличие ресурсов, особенно растений-хозяев.

На практике нужно определить адекватный паттерн сбора, число кернов и их размер. Эти параметры различны для возможных целей: а) достоверно обнаружить наличие или отсутствие целевого вида; б) численность вида на небольшой площадке; в) картирование очагов на большом поле и прогноз ущерба.

Распространение всегда агрегированное, поэтому исходно предполагается негативное биноминальное распределение (НБР). При расчете численности использованы формулы НБР, где агрегированность выражена коэффициентом К. Для упрощения полевых исследований принят размер суммарного образца 1.5 кг почвы/1м^2 делянку и составлены таблицы значений К для разных видов нематод, где указаны размеры и число делянок сбора, число кернов на делянку. Для снижения коэффициента вариации CV до стандарта (зависит от конкретной численности червей, обычно 15 % для прогноза ущерба) уменьшают размер керна (соответственно увеличивая число кернов суммарного образца площадки).

Важно картирование очагов инфекции. Очаги вытянуты вдоль рядов посадки. В центре (фокусе) очага инфекция снижена из-за смерти растений, от периферии к фокусу растет по экспоненте, достигая порога выносливости хозяина. Для надежного выявления очага минимальным числом проб (площадь поля, поделенная на средний размер очага инфекции) дистанция между узлами прямоугольной решетки сбора должна быть не более размера фокуса очага, предварительно оцененного визуально, с учетом соотношения длина—ширина очага.

Вертикальное распределение нужно учитывать при глубине сбора. Оно зависит от глубины проникновения корней целевых хозяев (снизу) и высыхания почвы (верхние 3 см). В большинстве случаев 90 % нематод сосредоточено в верхних 35 см почвы. Стандартом оценки численности нематод тиленхид служат суммарные пробы почвенного профиля 0—25 см для тиленхид (пахотный слой с однородной численностью) и 0—50 см для лонгидорид и триходорид.

Глава 12 «Международное законодательство о здоровье растений — в жизнь!» (Hockland et al.) наряду с изложением действующих актов и инициатив в фитосанитарном законодательстве, технологий оценки рисков, связанных с фитонематодами, процедур сертификации, программ по ограничению вреда от *Radopholus* (тропические культуры) и *Globodera* (картофель) затрагивает новейшие вызовы — рост расхождений между карантинными списками и вновь описываемыми с помощью молекулярных технологий видами и патотипами нематод.

Глава 13 «Биоменеджмент и агрокультурный менеджмент» (Viaene et al.) начинается с разграничения агроменеджмента как системы мер поддержания вредителей ниже экономически значимого уровня, от контроля, т. е. защиты одной из мер; также агрокультурного менеджмента как системы использования микробиологических технологий и органических материалов, от биоконтроля патогенов организмами — антогонистами. Биоменеджмент применяется обязательно в системе с другими мерами агрокультурного менеджмента. Эффективно использование предварительной посадки культур-ловушек, нематицидных растений *Tagetes* spp. и *Asparagus officinalis*, покровных сидератов, правильный выбор времени посадки с уходом от пика появления инвазионных личинок нематод в почве (тем-

пературный субоптимум). В качестве мер агрокультурного менеджмента рассмотрены супрессивные почвы и использование зеленых удобрений.

Коммерческими линиями грибов, прошедшими полевые тесты по биометоду против ЦН, *Radopholus similis* and *Tylenchulus semipenetrans* и галловых, считаются всего несколько видов. Это *Purpureocillium* (syn. *Paecilomyces*) *lilacinus*-251. Гриб *Pochonia chlamydosporia* используют против ЦН и галловых (разные специфичные линии) для предпосадочной обработки почвы при небольших плотностях заражения. Гриб *Trichoderma* spp. для контроля *M. javanica* применяют для усиления эффекта в комбинации линий *T. asperellum*-203 и *T. atroviride* IMI 206040. Действие грибов основано на активности протеаз и хитиназ. Среди эндофитных АБК эффективны микоризные грибы *Glomus* spp. против *Meloidogyne* spp.

Бактерии также служат важными антагонистами нематод (*Burkholderia* spp., *Pseudomonas* spp., *Bacillus* spp.) за счет антибиотиков и токсинов, они индуцируют рост и резистентность корней. Высокоспецифичные эндоспоровые бактерии *Pasteuria* spp. давно разрабатываются как средство биометода против *Heterodera* spp. и *Meloidogyne* spp., лишь недавно агрофирмой *Pasteuria Bioscience Inc.*, США, разработаны технологии их массовых культур.

После получения агрессивной линии АБК разрабатывают технологию его искусственного размножения, консервации, хранения (пеллеты или жидкость), транспортировки и способов обработки растений (обработка корней или внесение в почву, однократно или повторно).

Главы 14 и 15 «Резистентность сельхозкультур к нематодам» (Starr et al.) и «Генетическая инженерия» (Cottage, Urwin) сходны в принципах с главой 9. Цель генной инженерии — агроменеджмент без пестицидов и с минимальным экологическим риском. Главная задача — найти QTL, качественные локусы долговременной и широкой резистентности с помощью новейших технологий изучения генного полиморфизма. Гипотеза *Ген-на-Ген* ныне заменена *Страж*-гипотезой, в которой AVR белок гена патогена связывается с мишенью-эффектором, мониторинг которого осуществляется системой R-гена резистентности растения (при атаке мишени патогеном высвобождается R-протеин, запускающий каскад реакций фитоиммунитета). Приемы инженерии — увеличение числа копий (ген сои rhg1), блокирование синтеза ферментов, важных для инициации сайта питания седентарных нематод (rhg4, a-SNAP, WI12), задействование генов резистентности к грибам, вирусам и насекомым (RAR1, HSP90). Часто инженерная (трансгенная) резистентность не ведет к локальной смерти клеток (HR), а лишь блокирует инициацию сайта питания или нейтрализует хеморецепторы (амфиды) инвазионных личинок антителами растений (plantbodies).

Наиболее успешно в полевых экспериментах и в практике растениеводства основных культур применение трансгенов ингибиторов цистеин- и серин-протеиназ, пищеварительных ферментов кишечника нематод, для контроля численности *M. incognita* (рис), *Radopholus similis* (бананы), *G. pallida* (картофель), *H. glycines* (соя), *Pratylenchus penetrans* (люцерна).

В технологиях генной инженерии резистентности важнейшее звено — промотор, т. е. высокоспецифичный к нематоде триггер каскада систем клеточной смерти. Генная инженерия должна быть комплексной: затраги-

вать несколько фаз цикла нематод и использоваться в составе интегрированного агроменеджмента вместе с пестицидами, севооборотом, биоконтролем, так как односторонняя защита ведет к селекции устойчивых патогенов (*M. arenaria* вместо *M. incognita, G. pallida* вместо *G. rostochiensis*).

Глава 16 «Химический контроль нематод» (Haydock et al.) наряду с характеристикой средств защиты содержит сведения о воздействии пестицидов на окружающую среду, безопасности для человека и бионематицидах.

© А. Ю. Рысс

Зоологический институт РАН
Санкт-Петербург
E-mail: nema@zin.ru

Поступила 27.11.2013