

значительной степени заражены церкариями, которые развились из мирацидиев, проникших в них весной. В августе, несмотря на то, что температура воды достаточно высока, степень зараженности моллюсков уменьшается. Это объясняется в частности сменой поколений у моллюсков — зараженные особи погибают, а появляется еще стерильная молодь. В этот же период из рыб выходят мирацидии трематод, в частности сангвиникол, которые заражают моллюсков новой генерации.

Таким образом, характер сезонных изменений трематодофауны моллюсков неодинаков на мелководье и в глубоководной части водохранилищ. Эти сезонные изменения зависят от экологии моллюсков и условий окружающей среды.

- Гинецинская Т. А. К фауне церкарий моллюсков Рыбинского водохранилища II. Влияние экологических факторов на зараженность моллюсков партенитами трематод.— Вестн. Ленингр. ун-та, 1959, № 21, с. 62—77.
- Гинецинская Т. А., Штейн Г. А. Экологические особенности формирования паразитофауны пресноводных беспозвоночных.— *Ceskoslov. Parasitol.*, 1964, № 11, с. 151—157.
- Гладунко И. И. Личинки трематод рода *Sanguinicola* Plehn., 1905 фауны западных областей Украинской ССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Львов, 1968.— 20 с.
- Здун В. И. Личинки печеночного сосальщика *Fasciola hepatica* L. и их специфичный хозяин — малый прудовик *Galba truncatula* Müll. в условиях западных областей УССР.— В кн.: Пробл. паразитол., Киев, 1956, с. 61—63. (Тр. II науч. конф. паразитол. УССР).
- Здун В. И. Личинки трематод в пресноводных моллюсках Украинской ССР: Автореф. дис. ... докт. биол. наук.— Киев, 1962.— 37 с.
- Лутта А. С. Фауна партеногенетических поколений сосальщиков в Петергофских моллюсках.— Тр. Ленингр. о-ва естествоиспытателей, 1934, 63, № 3, с. 261—310.
- Мехралиев А. А. Личинки трематод моллюсков Дивичинского лимана Каспийского моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Баку, 1977.— 23 с.
- Левина О. А. Биология и продукция моллюсков *L. stagnalis* и *Radix ovata* Drap. в Киевском водохранилище: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Киев, 1977.— 22 с.
- Суханова К. М. Материалы к фауне личинок и партенит дигенетических сосальщиков реки Оредеж и Вырицкого водохранилища.— Уч. зап./Ленингр. пед. ин-т, 1958, 143, с. 167—215.
- Черногоренко М. И. Сезонные изменения фауны личиночных форм трематод некоторых моллюсков р. Днепр.— В кн.: Вопросы экологии, т. III.— Киев, 1959, с. 154—160.
- Черногоренко М. И., Комарова Т. И., Кулаковская О. П. Эколого-паразитологическая характеристика водных животных Килийской дельты Дуная.— В кн.: Лимнологические исследования Дуная.— Киев, 1968, с. 359—367.

Институт гидробиологии  
АН УССР

Поступила в редакцию  
22.II 1979 г.

УДК 632.651

В. С. Михайлюков

## ОНТОГЕНЕЗ ХМЕЛЕВОЙ ЦИСТООБРАЗУЮЩЕЙ НЕМАТОДЫ *HETERODERA HUMULI* FILIPJEV

Индивидуальное развитие хмелевой цистообразующей нематоды *Heterodera humuli* изучено слабо. Известно, что вышедшие весной из яиц личинки инвазируют корни растения-хозяина. В условиях Центральной и Западной Европы это происходит в апреле и мае. В июне зимовавшие личинки II возраста встречаются реже и в июне же появляются первые

белые лимонообразные самки. Самцы имеют обычную для круглых червей форму. В результате интенсивного роста самки разрывают эпидермис корня и выходят наружу. В конце июля белые самки начинают темнеть. В августе—сентябре коричневые цисты опадают с корней, однако единичные белые самки могут встречаться даже в начале ноября (Duffield, 1927; Franklin, 1951; Simon, 1958; Sedivý, 1963).

К концу вегетации коричневые цисты содержат по 200—300 яиц (Sep et al., 1967) или меньше: от 34 до 237, в среднем 118 (Sedivý, 1963) или 100—200 яиц (Зиновьев и др., 1968). Некоторые авторы (Simon, 1958) считают, что при благоприятных условиях в конце лета и осенью у хмелевой нематоды может развиваться и вторая генерация. Другие (Goffart, 1951) полагают, что *Heterodera humuli* не может развиваться без прохождения стадии покоя.

**Методика.** Работа выполнялась в 1973—1974 гг. в условиях Киевской обл. Черенки хмеля в начале апреля высаживали в обеззараженную термическим способом почву в 8—10 полиэтиленовых вегетационных сосудах объемом 4 л. В них же одновременно вносили 400—500 жизнеспособных цист хмелевой нематоды. На противоположных стенках сосуда вырезали два окна размером  $15 \times 10$  см для отбора проб почвы и корней в ходе эксперимента, а в дне — несколько узких щелей для регулирования водного режима. Сосуды помещали в открытом грунте. Отбор почвы и корешков проводили из каждого сосуда по очереди через каждые 5 дней (100—150 см<sup>3</sup> почвы и 5—10 г корешков), начиная со II декады апреля.

Для выделения инвазионных личинок и самцов из почвы и мочковатых корней использовали вороночный метод Бермана. При этом корни хмеля предварительно измельчали с помощью размельчителя тканей РТ-1 при 4000 об/мин. Личинки старших возрастов, потерявшие подвижность, и самки учитывались под микроскопом МБС-2. Морфологическая часть исследования проводилась с помощью микроскопа МБИ-6. Нематод препарировали в физиологическом растворе. Начальные стадии дробления яиц хмелевой нематоды наблюдали в «висячей капле» (Дроздовский, 1967). Линьку личинок первого возраста наблюдали внутри яйцевой оболочки.

Выход инвазионных личинок *Heterodera humuli* из цист и миграция их в почве начинается, по нашим наблюдениям, при среднесуточной температуре почвы выше 10°C. Так, в 1973 г. первые инвазионные личинки были обнаружены в почве 25.IV. Внедрение инвазионных личинок в корешки началось 30.IV. В течение двух первых декад мая инвазия корней проходила медленно и лишь в I декаде июня достигла максимальной активности. Миграция личинок и их внедрение в корни хмеля продолжалась до конца июня, но единичные личинки II возраста встречались в почве и в I декаде июля.

Трофико-сенсорный отдел гетеродеры в этой стадии уже сформирован, личинка готова к самостоятельному питанию: стилет и эктоферментативные железы вполне развиты. В то же время трофико-генитальный отдел отстает в развитии; половой зачаток состоит всего из нескольких клеток.

Локализовавшиеся в корнях личинки усиленно питаются, подготавливаясь ко второй линьке. В начале линьки происходит пережатка между базальными головками и остальной частью стилета, а затем головки совсем исчезают. Вся передняя часть тела выглядит в этот момент бесструктурной.

Личинки III возраста появились лишь 15.V (рис. 1). Возможно, что замедленное развитие хмелевой нематоды было вызвано похолоданием,

наступившим во II декаде мая. Личинка III возраста значительно отличается от таковой предыдущей стадии. Тело ее несколько короче (340—360 мкм) и гораздо шире (34—47 мкм). Кольчатость сохраняется только на голове, что характерно и для других видов гетеродер. Стилет массивнее, развивается метакорпальный бульбус, эктоферментативные

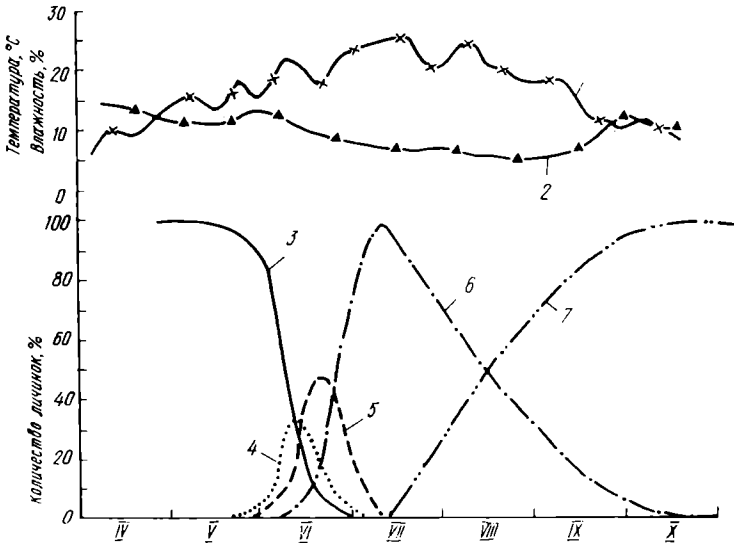


Рис. 1. Динамика развития *Heterodera humuli* в 1973 г.:

1 — среднедекадная температура почвы на глубине 20 см; 2 — относительная влажность почвы на конец декады; 3 — личинки II возраста; 4 — личинки III возраста; 5 — личинки IV возраста; 6 — взрослые особи (белые лимонобразные самки и самцы); 7 — коричневые цисты.

железы более широкие и короткие, имеется задняя кишка. Зачаток половой системы увеличивается, примерно, до 30 мкм в длину и 25 мкм в ширину, происходит дифференцировка полов. У женских особей начинается развитие яичников и обнаруживается зачаток матки.

Личинки IV возраста обнаружены 25.V. Личинки, развивающиеся в самок, внешне отличаются бутылкообразной формой. В среднем длина их равна 300, ширина — 70 мкм. Позже ширина их достигает 150 мкм. Наиболее существенным моментом внутренней реорганизации является дальнейшее развитие половых трубок. К началу последней линьки появляются характерные петлеобразные изгибы яичников, а выводные пути приближаются к анусу. Герминативная зона заполняется расположенным в несколько рядов оогониями. Сильно увеличивается полость средней кишки, а также пищеводные эктоферментативные железы.

На рис. 1, видно, что в период между 10 и 15.VI в корнях хмеля личинки II, III и IV возрастов находились, примерно, в равном соотношении. 5.VI (на 35-й день инвазии) начали появляться взрослые, еще слабо развитые особи.

В процессе последней линьки развитием вагины и вульвы завершается формирование половой системы самок. Через две недели (20.VI) белые самки, прорвав эпидермис корня, появились на его поверхности. В следующие две недели проходил интенсивный выход самок на поверхность корней, чему способствовала очень теплая погода, установившаяся во второй половине июня и июле. Этот процесс завершился к 10.VII.

У большинства молодых самок образуется изменчивых размеров желатиновый мешок. Иногда его величина достигает размеров самки или даже несколько превышает ее. Откладка яиц в желатиновый мешок у хмелевой нематоды не происходит.

Субкристаллический слой, который является весьма характерным для *Heterodera schachtii* Schmiedt у хмелевой нематоды нами не был обнаружен.

После смерти самок их наружный покров превращается в оболочку цисты. При этом происходит, так называемая, фенестрация. У молодых цист края полуфенестр плохо заметны. По мере старения цисты границы полуфенестр становятся более четкими. Цисты хмелевой нематоды бифенестрального типа. Рисунок кутикулы цисты имеет вид зигзагообразных линий, которые вблизи анально-вульварного конуса расположены concentрическими окружностями.

Длина цист составляет 375—735 (в среднем  $525,50 \pm 11,35$ ), ширина 240—600 мкм (в среднем  $372,41 \pm 6,43$ ). К концу сентября почти все самки превращаются в коричневые цисты, которые заполнены яйцами с развившимися личинками. Цисты постепенно осыпаются с корешков. Отдельные белые цисты продолжают встречаться на корешках и в октябре.

По нашим наблюдениям, число яиц в цистах составляло осенью 148—280 (в среднем  $195,46 \pm 10,56$ ), а в III декаде апреля 18—269 (в среднем  $104,55 \pm 8,71$ ). Длина яиц варьирует от 69 до 140 мкм (в среднем равна  $96,75 \pm 2,05$ ), ширина — от 27 до 60 мкм (в среднем  $42,80 \pm 0,58$ ).

Метаморфоз той части личинок, из которых развиваются самцы, происходит иначе. Начальные признаки полового диморфизма заметны уже у личинок III возраста. В процессе третьей линьки личинки самцов постепенно приобретают червеобразную форму и остаются внутри личиночной шкурки. При этом голова личинки находится в передней части шкурки, а хвост постепенно приближается к ней, в результате появляется типичная V-образная фигура. И только после этого головной конец личинки начинает перемещаться в направлении, обратном движению каудальной части.

Первые взрослые самцы отмечены 10.VI, четвертая линька плохо заметна. Самцы, свернувшиеся восьмеркой внутри личиночной шкурки III возраста, активно двигаются; заметно также движение стилета. Наружу самцы выходят через переднюю часть шкурки, используя при этом, по-видимому, для нарушения ее целостности стилет. Длина самцов  $896,9 \pm 15,7$ , ширина —  $23,4 \pm 0,23$  мкм.

Начало выхода самцов в почву было зарегистрировано 15.VI. Вышедший из корня в почву самец отыскивает самку, прикрепленную апикальным концом к корню, и оплодотворяет ее, после чего начинается длительный процесс дробления яиц. Оплодотворение для *H. humuli* является обязательным, что подтверждается наличием в популяциях большого числа самцов. Препарирование и исследование под микроскопом молодых самок в начале III декады июня показало, что их яичники содержат около десятка еще не начавших делиться яиц или же 1—2 из них находится в стадии 2 бластомеров. Начальные стадии дробления яйца прослеживаются легко (рис. 2). С момента начала наблюдения первое деление произошло через 6 часов, второе — через 4,5 часа, четвертый бластомер появился через 5,5 часов, пятый — через 2 часа.

Первые два бластомера равны между собой. Бластомер P<sub>1</sub>, находящийся на заднем конце яйца, начинает делиться раньше. Через 5,5 часов делится бластомер АВ. Образовавшиеся четыре бластомера рас-

положены линейно вдоль длинной оси яйца. Затем происходит деление бластомера  $P_2$  в продольном направлении. Одновременно с дроблением происходит перемещение бластомеров относительно друг друга. В дальнейшем дробление яйца идет более быстрыми темпами и наблюдать за этим процессом становится трудно. Последним из 4 первых бластомеров делится бластомер А.

Во II декаде июля у самок большинство яиц находится на стадии гастрულიции, часть их — на ранних стадиях дробления, появляются также личинки I и II возраста. Первая линька, которую нам удалось наблюдать, происходит внутри яйца.

Погодные условия 1974 г. существенно отличались от предыдущего, поэтому начало выхода личинок из цист отмечено 2.V, то есть на неделю позже по сравнению с прошлым годом. Начало внедрения инвазионных личинок в корни зафиксировано 5.V. Наиболее активно инвазия корней проходила в первой половине июня. В это время уже появились единичные взрослые особи. Не-

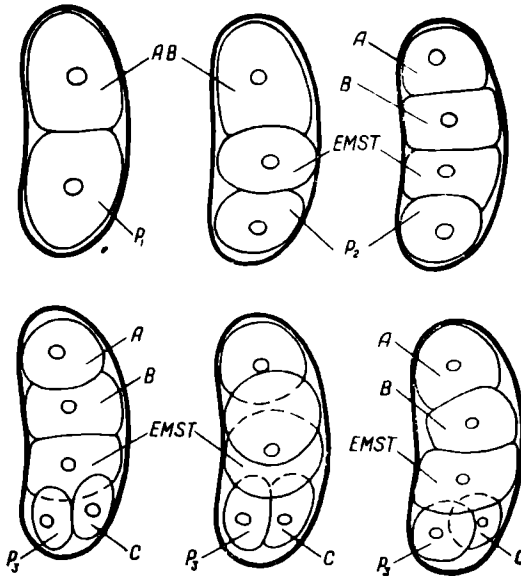


Рис. 2. Начальные стадии дробления яйца *Heterodera humuli* (оригинал).

обходимо отметить, что самцы развиваются быстрее самок, и к моменту появления самок на поверхности корней значительное количество самцов находится уже в почве окружающей корни.

Если в 1973 г. 10.VII встречались уже только взрослые особи, то в 1974 г. (рис. 3) личинки IV возраста исчезли только к 25.VII, то есть

**Количество дней и сумма эффективных температур, необходимых для развития хмелевой нематоды (Киев, 1973—1974 гг.)**

Стадия развития	1973		1974	
	Длительность развития, дни	Сумма эффективных температур, °	Длительность, развития, дни	Сумма эффективных температур, °
От внедрения личинки II возраста в корень до ее линьки	20 25.IV—15.V	88	20 5.V—25.V	83
Личинка III возраста	10 15.V—25.V	65	11 25.V—5.VI	78
Личинка IV возраста	11 25.V—5.VI	71	10 5.VI—15.VI	81
От линьки личинок IV возраста до появления самок на поверхности корней	15 5.VI—20.VI	143	15 15.VI—30.VI	146
Появление личинок II возраста внутри цист	35 20.VI—25.VII	465	40 30.VI—10.VIII	421
Итого	91	832	96	809

развитие нематоды затянулось на 15 дней. Но благодаря теплой погоде в августе, сентябре и октябре развитие эмбрионов и образование цист завершилось в те же сроки, что и в предыдущем году. Развития второй генерации мы не наблюдали.

Таким образом, температура окружающей среды играет ведущую роль в динамике развития хмелевой нематоды. Длительность развития отдельных стадий хмелевой нематоды, а также суммы эффективных температур, необходимые для их развития, приведена в таблице. Из

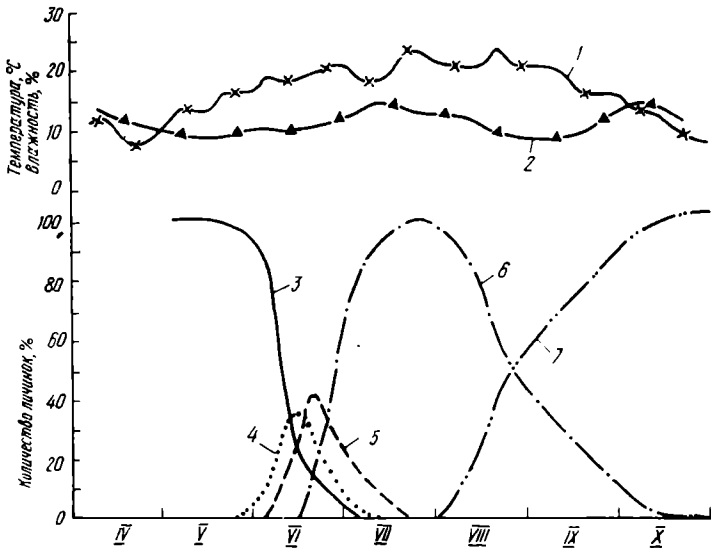


Рис. 3. Динамика развития *Heterodera humuli* в 1974 г.

таблицы следует, что от начала внедрения инвазионных личинок в корни до появления первых единичных личинок II возраста в цистах новой генерации проходит около трех месяцев с суммой эффективных температур около  $800^{\circ}$  (измерялась температура почвы). Для завершения же цикла развития всей популяции требуется около 120 дней с суммой эффективных температур  $1200\text{--}1300^{\circ}$  (температура почвы) или же  $900\text{--}1000^{\circ}$ , если учитывать температуру воздуха. Месячный разрыв между сроками появления первых и последних личинок II возраста нового поколения происходит из-за растянутого выхода инвазионных личинок в весенний период.

Со времени появления самок на поверхности корней до появления внутри образовавшихся цист личинок второго возраста проходит 35—40 дней, то есть, примерно такой срок занимает эмбриональное развитие хмелевой цистообразующей нематоды (дробление яиц *H. humuli* начинается после копуляции, что возможно лишь после выхода самок на поверхность корней). Интересно отметить, что сумма эффективных температур за этот период ( $465^{\circ}$  в 1973 г. и  $421^{\circ}$  в 1974 г.) превышает 50% всей суммы эффективных температур, необходимой для завершения цикла развития (таблица).

#### SUMMARY

One generation a year is observed in *Heterodera humuli* Filipjev, 1934. Hatching of invasion larvae from cysts begins in the 3d ten-day period of April or in the 1st ten-day period of May, mass hatching of the larvae occurs late in May and early in June.

In this period there appear the first adult individuals, in the 3d ten-day period of June and the 1st ten-day period of July numerous white females are well noticeable on the root surface. Two months pass from the moment of the invasion larvae penetration into roots and up to the appearance of puberal individuals on the root surface and three months are required for the appearance of the first invasion larvae of a new generation. Morphometric data are given.

- Володченко Э. Г. Влияние влажности на выживание гетеродер. Нематодные болезни сельскохозяйственных культур и меры борьбы с ними. (Тезисы совещания). М., 1972 г., с. 219—220.
- Дроздовский Э. М. Об использовании особенностей эмбрионального развития в систематике нематод.— Тр. гельминтол. лаборатории АН СССР, 1976, 18, с. 22—29.
- Зиновьев В. Г., Володченко Э. Г. Хмелевая нематода.— Защита растений, 1968, 8, с. 52.
- Ладыгина Н. М. Реакция свекловичной нематоды на температуру и влажность.— В кн.: Вопросы фитогельминтологии.— М., 1961, с. 129—141.
- Vaupascke W. Untersuchungen zur Biologie und Bekämpfung des Rübenmehrschachtelwürms, *Heterodera schachtii* Schmeidler. Arbeiten Biol.— Reichsanstalt Land- und Forstwirtschaft, 1922, 11 (3), S. 185—288.
- Duffield C. A. W. The beet eelworm (*Heterodera schachtii* Schmidt) Its life history when found in hops in this country.— Journ. S. E. Agric. Coll., 1927, 224, p. 56—58.
- Franklin M. T. The cyst-forming species of *Heterodera*.— Commonwealth Agric. Bureau, Farnham R., 1951, 21, p. 71—74.
- Goffart H. Nematoden der Kulturpflanzen Europas.— Berlin, 1951, S. 90—94.
- Sědivý J. Poznámky k vyskutu hadatka chmeloveko (*Heterodera humuli* Filipjev) v Československu.— Zool. Listy, 1963, 12, S. 185—188.
- Sen A. K., Jensen H. J. An amended description of larvae and males of *Heterodera humuli* Filipjev, 1934.— *Nematologica*, 1967, 13, p. 378—384.
- Simon L. Nematologische Untersuchungen an Hopfen. II. Zur Morphologie und Biologie von *Heterodera humuli* Filipjev, 1934.— *Nematologica*, 1958, 3 (4), S. 269—273.

Украинская сельскохозяйственная академия

Поступила в редакцию 29.III 1978 г.

УДК 591.5:598.914(476.5)

А. М. Дорофеев, В. В. Ивановский

## ЭКОЛОГИЯ СОКОЛА ДЕРБНИКА (*FALCO COLUMBARIUS* L.) В БЕЛОРУССКОМ ПООЗЕРЬЕ

Сведения о гнездовании дербника в Белоруссии до недавнего времени ограничивались указаниями на встречи еще нераспавшихся выводков в ряде пунктов Витебской и Минской областей (Федюшин и др., 1967). Вследствие слабой изученности этот сокол классифицировался как редкий и исчезающий вид.

В 1962—1979 гг. во время экспедиций по изучению орнитофауны Белорусского Поозерья авторами собраны оригинальные материалы по экологии дербника, часть которых опубликована (Дорофеев и др., 1976); собраны и определены 130 остатков добычи, проведены наблюдения за 11 жилыми гнездами в Городокском (д. Поташня), Витебском (ур. Лучеса, болото Глоданский мох), Шумилинском (болото Оболь), Верхнедвинском (оз. Освея), Миорском (болото Ельня) и Россонском (болото Красноборский мох) районах.

Дербник является характерным представителем орнитофауны северного природного района БССР, где вместе с белой куропаткой (*Lagopus lagopus*), золотистой ржанкой (*Pluvialis apricaria*), средним кроншнепом (*Numenius phaeopus*) и серым сорокопутом (*Lanius excubitor*) гнездится на широко распространенных здесь верховых болотах.