

Н. Вавилов

**Очерк современного состояния учения об
иммунитете хлебных злаков к грибным
заболеваниям**

**Москва
«Книга по Требованию»**

УДК 631
ББК 4
Н11

Н11 **Н. Вавилов**
Очерк современного состояния учения об иммунитете хлебных злаков к грибным заболеваниям / Н. Вавилов – М.: Книга по Требованию, 2021. – 44 с.

ISBN 978-5-458-60992-0

ISBN 978-5-458-60992-0

© Издание на русском языке, оформление
«YOYO Media», 2021
© Издание на русском языке, оцифровка,
«Книга по Требованию», 2021

Эта книга является репринтом оригинала, который мы создали специально для Вас, используя запатентованные технологии производства репринтных книг и печати по требованию.

Сначала мы отсканировали каждую страницу оригинала этой редкой книги на профессиональном оборудовании. Затем с помощью специально разработанных программ мы произвели очистку изображения от пятен, клякс, перегибов и попытались отбелить и выровнять каждую страницу книги. К сожалению, некоторые страницы нельзя вернуть в изначальное состояние, и если их было трудно читать в оригинале, то даже при цифровой реставрации их невозможно улучшить.

Разумеется, автоматизированная программная обработка репринтных книг – не самое лучшее решение для восстановления текста в его первоизданном виде, однако, наша цель – вернуть читателю точную копию книги, которой может быть несколько веков.

Поэтому мы предупреждаем о возможных погрешностях восстановленного репринтного издания. В издании могут отсутствовать одна или несколько страниц текста, могут встретиться невыводимые пятна и кляксы, надписи на полях или подчеркивания в тексте, нечитаемые фрагменты текста или загибы страниц. Покупать или не покупать подобные издания – решать Вам, мы же делаем все возможное, чтобы редкие и ценные книги, еще недавно утраченные и несправедливо забытые, вновь стали доступными для всех читателей.

Очеркъ современнаго состоянія ученія объ иммунитетѣ хлѣбныхъ злаковъ къ грибнымъ заболѣваніямъ.

Около ста лѣтъ тому назадъ Найтъ (Thomas Andrew Knight) [47] *) въ Англіи обратилъ вниманіе сельскихъ хозяевъ на селекцію устойчивыхъ къ грибнымъ заболѣваніямъ хлѣбныхъ злаковъ, какъ на одинъ изъ способовъ борьбы съ ржавчинными эпидеміями, и впервые началъ опыты скрещиванія съ пшеницей въ цѣляхъ выведенія новыхъ, устойчивыхъ противъ ржавчины сортовъ ¹⁾).

Вѣковой промежутокъ, отдѣляющій насъ отъ Найта, измѣнилъ многое въ нашихъ представленіяхъ о „болѣзняхъ“ растений и способахъ борьбы съ ними. За столѣтіе создалась обширная наука о болѣзняхъ растений—фитопатологія. Но лозунгъ въ борьбѣ со стихійными нападеніями цѣлаго ряда грибовъ-вредителей главнѣйшихъ культурныхъ растений—хлѣбныхъ злаковъ остался по существу тѣмъ же и въ началѣ XX столѣтія. И, заканчивая обзоръ современнаго состоянія свѣдѣній о ржавчинѣ злаковъ, извѣстный нѣмецкій микологъ Зорауэръ [76], соглашаясь съ мнѣніемъ Гильтнера, что „die Rostkrankheit ist eine Dispositionskrankheit“ ²⁾, высказываетъ убѣжденіе въ томъ, что „die Rostfrage ist also in Zukunft eine Züchtungsfrage“ ³⁾.

Несомнѣнно, детальное изученіе образа жизни грибовъ, въ особенности подвинувшееся со второй половины прошлаго вѣка, выяснило рядъ мѣръ, способныхъ въ большей или меньшей степени задерживать развитіе паразитовъ злаковъ; изученіе вліянія отдѣльных факторовъ, какъ обработки, удобрения, влажности и др., на распространеніе „болѣзней“, дало также немало цѣнныхъ указаній для борьбы съ вредителями. Наконецъ, разработанные до совершенства методы опрыскиванія растений фунгицидами и протравливаніе зерна воднымъ растворомъ формалина—даютъ въ распоряженіе практическому дѣятелю радикальныя средства. Нѣкоторыя изъ этихъ мѣръ являются наицѣлесообразнѣйшими въ борьбѣ съ паразитическими грибами, напр., протравливаніе посѣвнаго зерна слабымъ

*) Цифры въ прямыхъ скобкахъ указываютъ номера соответствующей литературы, приведенной въ концѣ статьи.

¹⁾ Первые указанія о различіи въ устойчивости сортовъ злаковъ по отношенію къ ржавчинѣ имѣются еще у Теофраста и Плинія.

²⁾ „Заболѣваніе ржавчиной обуславливается предрасположеніемъ къ ней“.

³⁾ „Вопросъ о ржавчинѣ въ будущемъ—дѣло селекціи“.

растворомъ формалина при уничтоженіи пыльной головки овса (*Ustilago avenae*), мокрой головки пшеницы (*Tilletia tritici* Winter. и *Till. laevis* Kühn.), головки ячменя (*Ustilago Jensenii* Bref.) и проса (*Ustilago paniculiacei* Winter.) [69, 41].

Но какъ-разъ по отношенію къ многимъ изъ важнѣйшихъ видовъ грибовъ хлѣбныхъ злаковъ, напр., ржавчины и мучнистой росы (*Erysiphe graminis* D. C.), большинство цитированныхъ приемовъ борьбы является либо палліативомъ, могущимъ только ослабить пораженіе, или неприемлемо по экономическимъ соображеніямъ. Вотъ почему селекция невосприимчивыхъ, „иммунныхъ“ формъ злаковъ, созданіе устойчивыхъ сортовъ, способныхъ безъ какой-либо профилактики самостоятельно противостоять грибамъ, какъ и сто лѣтъ тому назадъ, во времена Найта, — является очереднымъ и неотложнымъ дѣломъ; и ученіе объ „иммунитетѣ“ растений представляетъ не только теоретическій, но и практический интересъ.

Не касаясь всего вопроса объ иммунитетѣ растений, попытаемся очертить его лишь по отношенію къ хлѣбнымъ злакамъ, отчасти и благодаря большей изученности этого отдѣла, на которомъ концентрировалось вниманіе многихъ изслѣдователей.

I.

Спеціализація грибовъ по растеніямъ-хозяевамъ и ея значеніе для иммунитета злаковъ.

Основнымъ и исходнымъ положеніемъ въ ученіи объ иммунитетѣ растений является прежде всего тотъ фактъ, что многіе изъ видовъ паразитныхъ грибовъ, по самой природѣ своей, рѣзко ограничены въ выборѣ хозяевъ, приурочены къ опредѣленному кругу видовъ и родовъ питающихъ ихъ растений и не могутъ развиваться нормально на несоотвѣствующихъ имъ растительныхъ организмахъ.

Узкая спеціализація въ выборѣ растений-хозяевъ констатирована изслѣдованіями въ разнообразныхъ классахъ паразитныхъ грибовъ, начиная съ высшихъ *Ascomycetes* и *Basidiomycetes* и кончая низшими формами, напр., *Oomycetes* (у *Cystopus candidus*, *Synchytrium taraxaci* и др.). И, въ частности, въ группѣ паразитовъ злаковъ дифференціація по видамъ и родамъ растений-хозяевъ выразилась особенно рѣзко, и многочисленные виды грибовъ, живущихъ на хлѣбныхъ злакахъ, представляютъ поучительную градацію различныхъ степеней спеціализаціи паразитовъ по растеніямъ.

Головневые
грибы.

Прежде всего мы встрѣчаемся здѣсь съ рядомъ самостоятельныхъ морфологическихъ видовъ грибовъ, каждый изъ которыхъ приуроченъ къ одному опредѣленному роду злаковъ. Таковы головневые грибы культурныхъ злаковъ, большая часть которыхъ не такъ давно еще объединялась подъ общимъ названіемъ *Ustilago Segetum* (или

Ust. Carbo Tul.), которой приписывали поражение овса, ячменя, пшеницы и проса и которая, по изслѣдованіямъ Б р е ф е л ь д а, оказалась состоящей изъ цѣлаго ряда видовъ, узко специализованныхъ по растеніямъ-хозяевамъ. Такъ, *Ustilago tritici* Jens. паразитируетъ только на пшеницѣ, *Ust. Hordei* Bref. и *Ust. Jensenii* Bref. — только на ячменѣ, *Ustilago avenae* Jens. и *Ust. laevis* Magn. — на представителяхъ рода *Avena*; *Ust. panicis miliacei* Wint. — на просѣ. Специализованными по родамъ хозяевъ являются также виды каменной головни; напр., *Tilletia tritici* Wint. и *T. luevis* Kühn приурочены исключительно къ пшеницѣ, *Tilletia secalis* Cord. — ко ржи. Всѣ названные виды, помимо особенностей въ образѣ жизни, различимы также по строенію споръ и по формѣ ихъ прорастанія [12].

Аналогичное явленіе узкой приспособленности къ растенію-хозяину наблюдается и среди *Fungi imperfecti*, вызывающихъ характерныя „пятнистости“ листьевъ; такъ, *Helminthosporium avenae* Br. приуроченъ къ овсу, *Helminthosporium gramineum* Eriks. и *H. teres* Sacc., несмотря на большое сходство въ строеніи послѣдняго вида съ *H. avenae*, живутъ исключительно на *Hordeum* [48].

Fungi imperfecti.

Характернымъ для всей этой первой группы паразитовъ злаковъ является то, что, несмотря на близость между собою нѣкоторыхъ изъ этихъ видовъ грибовъ, всѣ они различаются, кромѣ приуроченности къ опредѣленному роду растеній, также и морфологическими особенностями въ строеніи, часто трудно различимыми, но все же позволяющими систематику, ставящему въ основу классификаціи морфологическіе признаки, выдѣлять ихъ въ особые ботаническіе виды съ самостоятельными названіями. Изъ виду же явной приуроченности паразитовъ къ опредѣленнымъ растеніямъ привился даже обычай обозначать виды такихъ грибовъ родовыми названіями ихъ хозяевъ.

Помимо этой группой близкихъ, но все же различныхъ по внѣшнимъ признакамъ, грибовъ, обнаружилось, что нѣкоторые изъ морфологическихъ видовъ грибовъ злаковъ являются сборными, состоящими изъ ряда самостоятельныхъ формъ, морфологически почти не отличимыхъ, но въ то же время рѣзко различающихся по образу жизни. Эти формы грибовъ составляютъ такъ-называемые „біологическіе виды“ или „физиологическіе виды“ — по Hitchcock'у и Carleton'у, „специализованныя формы“, „*formae speciales*“ — по Эрикссону, „*species sorores*“, „біологическія расы“ — Роострупа и „*Gewohnheitsrassen*“ — по Магнусу, и отличаются только въ отношеніи выбора тѣхъ или другихъ питающихъ растеній-хозяевъ [24, 46].

Біологическіе виды грибовъ.

Конечно, нѣтъ основаній полагать, что морфологическія различія между „біологическими видами“ совершенно отсутствуютъ, точнѣе будетъ сказать, что пока таковыя для большинства біологическихъ формъ не найдены, а если и будутъ найдены, то, очень вѣроятно, окажутся настолько малыми, что едва ли смогутъ войти въ обиходъ обычнаго си-

стематического опредѣленія ¹⁾. Съ другой стороны, не всегда легко провести рѣзкую грань между морфологическими и біологическими видами. „Различія между ними нерѣдко бываютъ такъ малы, — пишетъ Эд. Фишеръ, — что мнѣ, напр., при монографической обработкѣ швейцарскихъ ржавчинниковъ часто трудно было рѣшить, разсматривать ли нѣкоторыя формы какъ морфологически различные или только какъ біологическіе виды“ [26]. Какъ бы то ни было, существеннымъ является тотъ фактъ, что въ предѣлахъ морфологически однообразныхъ видовъ нѣкоторыхъ грибовъ злаковъ мы имѣемъ рядъ біологическихъ формъ, рѣзко отличимыхъ по видамъ и родамъ растений-хозяевъ, входящихъ въ ихъ жизненный циклъ ²⁾.

Ржавчинники.

Существованіе „біологическихъ видовъ“ грибовъ, какъ формъ отличимыхъ скорѣе біологически, чѣмъ морфологически, было извѣстно еще Де-Барри (въ отношеніи *Aecidium abietinum*); общее же вниманіе къ „біологическимъ видамъ“ было привлечено въ 90-хъ годахъ прошлаго столѣтія работами шведскаго миколога Эриксона [19] надъ ржавчинниками хлѣбныхъ злаковъ, когда онъ впервые выдѣлилъ изъ морфологически однороднаго вида линейной ржавчины *Puccinia graminis* Pers., паразитирующаго на многихъ родахъ сем. *Gramineae*, 5 біологическихъ формъ:

- 1) *forma* *sp. secalis* на ржи, ячменѣ и пырей;
- 2) „ „ *avenae* „ овсѣ;
- 3) „ „ *tritici* „ пшеницѣ;

¹⁾ Указанія на пахожденіе различій въ строеніи біологическихъ видовъ уже имѣются въ литературѣ. Такъ, Evans въ статьѣ „The cereal rusts“ (Ann. of Botany. Vol. 21, 1907. Стр. 441 — 462) указываетъ на то, что многіе изъ біологическихъ видовъ рода *Puccinia* слегка различимы морфологически по начальной стадіи прорастанія уредоспоръ, особенно по образованію подтустыичнаго вздутія. Въ недавней работѣ „The rusts of grains in the United States“ (Bull. № 216. 1911 г.) Freeman и Johnson опредѣленно указываютъ, что уредоспоры *Puccinia graminis* *f. sp. hordei* медленнѣе уредоспоръ *P. graminis* *f. sp. tritici* (см. стр. 25). Интересно при этомъ то, что въ 1907 г. въ Россіи М. А. Новиковъ также замѣтилъ существованіе различій въ пеллицилѣ споръ у біологическихъ видовъ линейной ржавчины (см. М. А. Новиковъ. „Ржавчинники нашихъ хлѣбныхъ растений“. Стр. 329 въ журн. „Сельское Хозяйство и Лѣсоводство“ (т. 224), и его указаніе на крупность споръ „*f. sp. tritici*“ совпадаетъ съ данными Freeman'a.

У біологическихъ формъ *Erysiphe graminis*, паразитирующихъ на *Avena*, *Festuca* и *Bromus*, E. Salmon подмѣтилъ небольшія различія въ окраскѣ общей массы зрѣлыхъ конидій; такъ, у овсяной формы она была розоватой, у *Festuca* — палевой, у *Bromus commutatus* и *B. hordeaceus* — желтоватой (см. E. Salmon. „On specialization of Parasitism in the Erysiphaceae“ (Beihefte zum Bot. Centralblatt. Bd. XIV. Heft 3. 1903. Стр. 264).

²⁾ „Біологическіе виды“ извѣстны также и въ мірѣ пастькомыхъ. Такъ, напр., гессенская муха *Cecidomyia destructor* Say. живетъ на пшеницѣ и не можетъ развиваться на овсѣ, а почти неотличимая отъ нея *C. avenae* Marchal. — наоборотъ (см. Н. А. Холодковскій. „О біологическихъ видахъ“. Извѣстія Петербургской біологической лабораторіи. Т. XII, № 2 и 3, 1912 г.).

- 4) *forma sp. airae* на *Aira caespitosa*;
- 5) " " *poae* " *Poa compressa* *).

и показали опытами, что онѣ представляютъ самостоятельные физиологическіе виды, не переходящіе съ одного растенія на другое—съ овса на рожь, со ржи на овесъ и т. д.

Послѣдующія работы самого Эриксона, Клебана, Пловрайта и другихъ изслѣдователей вскрыли существованіе подобныхъ узко специализованныхъ формъ также среди другихъ морфологическихъ видовъ ржавчинниковъ злаковъ и даже съ еще болѣе рѣзко выраженной специализацией по хозяевамъ. Такъ, найдены были „біологическіе виды“ у *Puccinia glutarum*, *P. coronifera* Kleb., *P. dispersa*, при чемъ послѣдняя была разбита на два самостоятельныхъ ботаническихъ вида, собственно *P. dispersa* Eriks., паразитирующую на ржи, и *P. triticea* Eriks.—на пшеницѣ, такъ какъ констатированы были небольшія морфологическія различія этихъ двухъ біологическихъ видовъ, а главное—для *P. dispersa* Eriks. были найдены растенія-хозяева для эцидіальной стадіи. *Puccinia simplex* Eriks.—ячменная ржавчина оказалась приуроченной исключительно къ видамъ рода *Hordeum*.

Для *Puccinia coronifera* Kleb. Эриксономъ и Клебаномъ были выдѣлены слѣдующія 6 формъ:

- 1) *forma sp. avenae* на *Avena sativa* и его разповидностяхъ;
- 2) " " *alopecuri* " *Alopecurus pratensis* и *A. nigricans*;
- 3) " " *festucae* " *Festuca elatior*;
- 4) " " *lolii* " *Lolium perenne*;
- 5) " " *glyceriae* " *Glyceria aquatica*;
- 6) " " *holci* " *Holcus lanatus* и *H. mollis* **).

Для *Puccinia glutarum* Эриксонъ выдѣлилъ слѣдующія пять формъ:

*) Позднѣйшія работы Эриксона расширили первоначальную схему специализаціи для *P. glutaria* и въ настоящее время она представляется въ слѣдующемъ видѣ:

- 1) *forma sp. secalis* на ржи, ячменѣ и 9 другихъ видахъ злаковъ.
- 2) " " *avenae* " овсѣ и 18 др. видахъ злаковъ, принадлежащихъ къ 13 различнымъ родамъ;
- 3) " " *airae* " *Aira caespitosa* и *A. bottnica*;
- 4) " " *agrostis* " *Agrostis canina*, *A. stolonifera*, *A. vulgaris*;
- 5) " " *poae* " *Poa compressa*, *P. casia*;
- 6) " " *tritici* " *Triticum vulgare*, иногда также на ячменѣ, ржи и овсѣ.

А. А. Ячевскимъ для Россіи прибавлены еще 3 формы: *calamagrostis*, *aperae* и *arrhenatherae* [43].

**) Fr. Mühlethaler (см. статью его „Infectionsversuche mit *Rhamnus* befallenen Kronenrosten“. Centralblatt für Bakteriologie. 1911. Стр. 418) выдѣляетъ въ настоящее время 9 біологическихъ формъ *P. coronifera*, прибавляя еще f. sp. *agropyri*, f. sp. *epigaei* и f. sp. *bromi*.

- | | | |
|----|--------------------------|------------------------------|
| 1) | forma sp. <i>tritici</i> | на <i>Triticum vulgare</i> , |
| 2) | " " <i>hordei</i> | " <i>Hordeum vulgare</i> , |
| 3) | " " <i>elymi</i> | " <i>Elymus arenarius</i> , |
| 4) | " " <i>agropyri</i> | " <i>Triticum repens</i> , |
| 5) | " " <i>secalis</i> | " <i>Secale cereale</i> . |

При этомъ необходимо отмѣтить весьма существенное съ точки зрѣнія иммунитета обстоятельство, что специализация въ выборѣ тѣхъ или другихъ растений-хозяевъ проявляется у двудомныхъ видовъ ржавчинниковъ лишь въ стадіи эцидіо-и уредоспоръ, т.-е. какъ-разъ при выборѣ грибомъ злаковъ-хозяевъ, тогда какъ базидіоспоры всѣхъ біологическихъ формъ одного и того же вида продолжаютъ развивать эцидіи на одномъ и томъ же общемъ растеніи, у *Puccinia graminis* на видахъ барбариса и магоніи у *P. coronifera* Kleb.—на *Rhamnus cathartica*.

Мучнистая
роса.

Открытіями Эриксона біологическихъ видовъ у ржавчинниковъ хлѣбныхъ злаковъ открывается рядъ изслѣдованій, посвященныхъ специализаціи различныхъ грибовъ, паразитирующихъ на злакахъ. Въ февралѣ 1902 г. публикуется свою работу Schrenk („On the teaching of Vegetable Pathology“ въ Bull. Torrey Bot. Club. XXIX. 1902. Стр. 62—63), въ которой онъ устанавливаетъ, что споры мучнистой росы злаковъ *Erysiphe graminis* съ пшеницы не въ состояніи заражать ни овесъ, ни рожь, ни другіе роды злаковъ, тогда какъ до того времени считали, что *Erysiphe graminis* D C., наблюдаемая на многихъ видахъ, принадлежащихъ 24 родамъ сем. *Gramineae* представляетъ единую форму, одинъ видъ, одну индивидуальность *). Въ іюлѣ того же года публикуется свои наблюденія надъ мучнистой росой злаковъ французскій микологъ М. Marchal [53]. Не входя въ детали, онъ выдѣляетъ, на основаніи своихъ опытовъ съ зараженіемъ спорами *Erysiphe graminis* различныхъ видовъ злаковъ,—слѣдующія семь біологическихъ формъ:

- | | | |
|----|--------------------------|--|
| 1) | forma sp. <i>tritici</i> | на <i>Triticum vulgare</i> , <i>Tr. Spelta</i> , <i>Tr. polonicum</i> ,
<i>Tr. turgidum</i> ; |
| 2) | " " <i>hordei</i> | " <i>Hordeum hexastichum</i> , <i>H. vulgare</i> , <i>H. trifurcatum</i> , <i>H. nudum</i> , <i>H. jubatum</i> и <i>H. murinum</i> ; не заражались <i>H. maritimum</i> , <i>H. seculinum</i> , <i>H. bulbosum</i> **); |
| 3) | " " <i>secalis</i> | " <i>Secale cereale</i> , <i>S. anatolicum</i> ; |
| 4) | " " <i>avenae</i> | " <i>Avena sativa</i> , <i>A. fatua</i> , <i>A. orientalis</i> и <i>Arrhenatherum elatius</i> ; |
| 5) | " " <i>poleae</i> | " <i>Poa annua</i> , <i>P. trivialis</i> , <i>P. pratensis</i> , <i>P. caesia</i> ,
<i>P. mutabilis</i> , <i>P. nemoralis</i> и <i>P. serotina</i> ; |
| 6) | " " <i>agropyri</i> | " <i>Agropyrum (Triticum) repens</i> ; |
| 7) | " " <i>bromi</i> | " различныхъ видахъ <i>Bromus</i> 'а. |

*) E. Salmon. „A Monograph of the Erysiphaceae“, 1900.

**) *Hordeum jubatum* и *H. murinum* при дальнѣйшихъ изслѣдованіяхъ Salmon'a оказались совершенно иммунными противъ *Erysiphe graminis*, живущей на культурныхъ ячменяхъ (принадлежащихъ къ первымъ четыремъ видамъ) и Marchal'емъ занесены въ списокъ по недоразумѣнію. См. E. Salmon. „Cultural Experiments with the Barley Mildew“. Ann. Mycologici. Vol. II. № 1. 1904.

Одинаковый результат получился у Marchal'a въ опытахъ съ зараженіемъ какъ конидіями, такъ и аскоспорами [54].

Послѣдующими многочисленными изслѣдованіями Er. Salmon'a и G. Reed'a исправлены были нѣкоторыя неточности въ работахъ Marchal'a, сдѣлано было много дополненій, но въ главнѣйшихъ выводахъ ихъ данныя подтвердили его наблюденія относительно узкой спеціализаціи біологическихъ формъ сборнаго морфологическаго вида *Erysiphe graminis* D. C. [67, 70, 71, 73].

Далѣе, въ изслѣдованіяхъ Stägger'a, въ Бернѣ, оказалось, что и обыкновенная спорынья *Claviceps purpurea* Tul., паразитирующая на многихъ видахъ и родахъ культурныхъ и дикихъ злаковъ, представляетъ коллективный видъ, состоящій изъ ряда біологическихъ формъ, пріуроченныхъ къ опредѣленному кругу родовъ и видовъ. На основаніи своихъ опытовъ, продолжающихся болѣе 10-ти лѣтъ, Stägger выдѣляетъ слѣдующія пять формъ *Claviceps purpurea* Tul.:

Спорынья.

- 1) форма на ржи и 17 другихъ видахъ злаковъ (родовъ *Anthoxanthum*, *Hordeum*, *Dactylis*, *Festuca* и др.);
- 2) " только на *Glyceria fluitans*;
- 3) " на видахъ рода *Lolium*;
- 4) " " *Poa annua*;
- 5) " " *Brachypodium silvaticum* и *Millium effusum*.

Опыты были произведены какъ съ зараженіемъ злаковъ конидіями, такъ и аскоспорами, и привели къ однимъ и тѣмъ же результатамъ [77].

Наконецъ, указанія Rostrup'a на вѣроятность существованія біологическихъ формъ у видовъ грибовъ *Epiclone typhina* Tul. и *Phyllachora graminis* Fueck., паразитирующихъ на многихъ кормовыхъ злакахъ, относятся еще къ 1896 г. [46].

Изъ приведеннаго перечня грибовъ, обнаруживающихъ спеціализацію, можно видѣть, что большинство видовъ, какъ экто- такъ и эндопаразитовъ, живущихъ на культурныхъ злакахъ, дифференцировано на біологическія формы, пріуроченныя къ опредѣленнымъ растеніямъ-хозяевамъ. При этомъ уже изъ краткой характеристики біологическихъ формъ этихъ грибовъ можно усмотрѣть и различія отдѣльныхъ формъ въ степени приспособляемости къ злакамъ-хозяевамъ. Въ однихъ случаяхъ амплитуда приспособляемости представляется очень широкой, обнимающей большое число видовъ растеній, относящихся къ нѣсколькимъ ботаническимъ родамъ. Напр., ржаная форма спорыньи *Claviceps purpurea*, по опытамъ Stägger'a, можетъ жить на 18 видахъ злаковъ, принадлежащихъ 11 родамъ, включая сюда столь мало сходные, какъ *Hordeum vulgare* и *Festuca pratensis*, *Hierochloa borealis* и т. д. Также *Puccinia graminis forma sp. avenae* въ опытахъ

Различіе біологическихъ формъ грибовъ въ степени спеціализаціи по хозяевамъ.

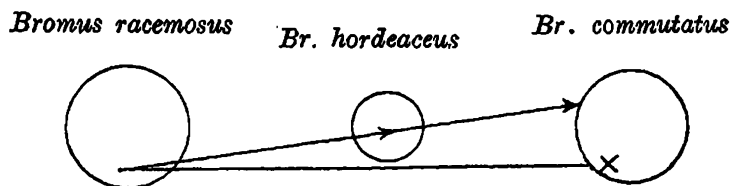
Эриксона, Карлетона и Ячевскаго заражала около двадцати видовъ, принадлежащихъ 13 родамъ сем. *Gramineae* [19, 43].

Въ нѣкоторыхъ случаяхъ „біологическій видъ“ гриба не является строго зафиксированнымъ въ отношеніи выбора растений-хозяевъ. При благоприятныхъ условіяхъ онъ какъ бы расширяетъ свой кругъ приспособляемости и переходитъ на другіе, обычно несвойственные ему роды и виды злаковъ. Въ опытахъ Эриксона оказалось, напр., что *Puccinia graminis forma sp. tritici* при нѣкоторыхъ условіяхъ могла переходить на овесъ, рожь и ячмень. Къ этой категоріи явленій слабой зафиксированности біологическихъ формъ по хозяевамъ относится и существованіе такъ-называемыхъ „мостовыхъ“, переходныхъ растений-хозяевъ (bridging species), выражающееся въ томъ, что біологическая форма гриба, несвойственная какому-либо виду злака, можетъ перейти на него послѣ временнаго пребыванія на опредѣленномъ видѣ растений изъ числа хозяевъ, входящихъ въ обычный циклъ данной формы гриба (см. примѣчаніе).

Примѣчаніе.

„Bridging species“ (bridge — мостъ) представляютъ особенно интересные случаи слабой зафиксированности „біологической формы“ гриба по отношенію къ растенію-хозяину. Впервые обратилъ вниманіе на нихъ Кембриджскій ботаникъ Marshall Ward. Изучая спеціализацію біологическихъ формъ, составляющихъ видъ *Puccinia dispersa* Erik. (*P. Symphyti Bromorum* F. Müll.), паразитирующихъ на многочисленныхъ видахъ рода *Bromus*, Ward натолкнулся на рядъ случаевъ, когда спеціализованная форма, приуроченная къ нѣсколькимъ видамъ коостра, при посредствѣ нѣкоторыхъ изъ этихъ видовъ, послѣ временнаго пребыванія на нихъ, могла переходить на несвойственный ей видъ коостра, чего не происходило, если тотъ же грибокъ предварительнo паразитировалъ на другихъ, свойственныхъ ему, видахъ *Bromus*'а. Такъ, напр., виды *Bromus Krausei* и *Br. pendulinus* оказались „мостовыми“ видами, („bridging species“) для перехода *Puccinia dispersa* съ *Bromus sterilis* L. на *Br. mollis* L. Работы Freeman'a подтвердили данныя Ward'a съ *Puccinia dispersa* Erik., изслѣдованія же Salmon'a вскрыли аналогичное явленіе также и у біологическихъ формъ *Erysiphe graminis*, живущихъ на представителяхъ рода *Bromus*.

Вотъ одинъ изъ простѣйшихъ примѣровъ, взятый изъ работъ Salmon'a:



т.-е. біологическая форма *Erysiphe graminis*, живущая на *Bromus racemosus*, не переходитъ сама по себѣ съ этого вида на *Br. commutatus*, но, заразивъ предварительнo „bridging species“ *Br. hordeaceus*, она переходитъ на *Br. commutatus* (литература по этому вопросу [32, 71, 72, 86, 87]).

Особенно интересными для насъ являются наблюденія Freeman'a и Johnson'a, непосредственно касающіяся *Puccinia graminis* и другихъ ржавчинниковъ хлѣбныхъ злаковъ [35]. Выяснилось, что и для *P. graminis forma sp. tritici*, рѣзкая приуроченность которой къ опредѣленнымъ злакамъ-хозяевамъ подверглась сомнѣнію еще самимъ Эрик-

Какъ первое явленіе слабой зафиксированности біологическихъ формъ, такъ и второе „bridging species“, насколько можно судить по литературнымъ даннымъ, проявляются въ узкихъ предѣлахъ и сравнительно въ рѣдкихъ случаяхъ, и пока изъ грибовъ, паразитирующихъ на хлѣбныхъ

с о н о м ъ (1894), явленіе „bridging species“ имѣетъ мѣсто, и ячмень, повидимому, является такимъ „мостовымъ“ растеніемъ. Такъ, напр., эта форма гриба, по изслѣдованіямъ названныхъ авторовъ, въ штатѣ Миннесота не можетъ непосредственно съ пшеницы переходить на овесъ, но если сначала заразить уредоспорами этой формы ячмень, что удается свободно, т. к. *forma sp. tritici* въ Миннесотѣ оказалась приуроченной, кромѣ пшеницы, еще и къ ячменю, то съ этого послѣдняго можно въ слабой степени заразить уредоспорами *f. tritici* также и овесъ.

Вотъ, напр., сокращенная схема одного изъ опытовъ этихъ авторовъ (стр. 17):

Споры взяты съ пшеницы и перенесены на	{	. . . пшеницу	89/04	{	ячмень ²⁸ /42 → ячмень ¹⁸ /16 → овесъ ² /34 → овесъ ¹⁰ /31.
		. . . овесъ	0/04		
		. . . рожь	1/32		
		. . . ячмень	26/31		

Знаменатель дробей указываетъ на число всѣхъ заражавшихся въ опытѣ листьевъ; числитель—число заразившихся листьевъ; стрѣлка указываетъ, съ какого растенія на какое переносились уредоспоры *P. graminis f. sp. tritici*. Короче говоря, специализованная *forma tritici* въ опытахъ Фреетана и Джонсона, проходя черезъ ячмень, была въ состояніи заражать не только пшеницу и ячмень, но въ слабой степени овесъ и рожь; если же переносъ споръ производился прямо съ пшеницы, то обычно удавалось зараженіе пшеницы и ячменя, въ рѣдкихъ случаяхъ ржи и почти никогда—овса.

Заслуживающимъ вниманія является и тотъ фактъ, что Фреетану и Джонсону удалось отчасти прояснить и въ механизмъ „мостовыхъ“ явленій. Изслѣдованіе споръ, развившихся въ пустулахъ на зараженныхъ съ пшеницы злакахъ, показало, что вліяніе растенія-хозяина на грибокъ проявляется не только во внутреннихъ, не поддающихся учету измѣненіяхъ, но выражается и въ морфологическихъ, измѣримыхъ признакахъ (стр. 25—27). Такъ, средняя полчилина изъ 50 измѣреній ширины и длины уредоспоръ была слѣдующая для *Puccinia graminis forma sp. tritici*:

	Ширина.	Длина.
оригинальной	18,15 μ .	31,33 μ .
послѣ 10-мѣсячной жизни на ячменѣ	17,52 μ .	29,01 μ .

для *Puccinia graminis forma sp. hordei*

	Ширина.	Длина.
оригинальной	17,46 μ .	28,51 μ .
послѣ 10-мѣсячной жизни на пшеницѣ	17,67 μ .	31,12 μ .

Къ этой же категоріи наблюденій падъ *Puccinia graminis forma sp. tritici* относятся опыты Еванса въ Южной Африкѣ, показавшіе, что гибриды перваго поколѣнія устойчивыхъ и поражаемыхъ сортовъ пшеницы являлись до нѣкоторой степени „мостами“ для перехода линейной ржавчины съ восприимчивыхъ сортовъ на устойчивые (подробнѣе см. гл. IV).

Подводя итогъ этимъ интереснымъ наблюденіямъ, все же приходится отмѣтить, что при зараженіи растеній несвойственнымъ имъ біологическимъ видомъ гриба развивающіяся подушечки съ уредоспорами въ опытахъ Фреетана и Джонсона были мелкими, а иногда даже совсѣмъ не разрывали эпидермиса. Кромѣ того, Фреетану и Джонсону не удалось подмѣтить „bridging species“ ни для *P. tritici*, ни для *P. simplex*, ни для другихъ формъ *P. graminis*. Принимая это во вниманіе, а также и то, что всѣ опыты производились съ молодыми растенями и въ искусственной обстановкѣ, врядъ ли пока имѣются основанія къ широкимъ обобщеніямъ этихъ наблюденій по отношенію ко всѣмъ паразитамъ хлѣбныхъ злаковъ, къ чему склонны были нѣкоторые авторы.

злакахъ, констатированы только у *Puccinia graminis*, безъ того слабо специализированной по родамъ [35] растений *).

Въ большинствѣ же случаевъ біологическія формы грибовъ хлѣбныхъ злаковъ строго приурочены къ одному ботаническому роду, включающему нѣсколько видовъ злаковъ. Таковы формы видовъ *Puccinia glutarum*, *P. triticea*, *Erysiphe graminis* и др.

Иллюстраціей различій въ приспособляемости біологическихъ формъ различныхъ видовъ грибовъ по родамъ растений можетъ служить ниже-слѣдующій перечень злаковъ, которые могутъ быть заражены біологическими расами грибовъ, живущихъ на ржи. (См. таб. на слѣдующей стр.)

Въ нѣкоторыхъ же случаяхъ специализация паразитовъ злаковъ идетъ еще далѣе, вплоть до ограниченія ея однимъ ботаническимъ видомъ растений. Такъ, Ward и Freeman выяснили въ 1902 и 1903 гг., что *Puccinia dispersa* Eriks. (*P. Symphyti Bromorum* F. Müll), паразитирующая на различныхъ видахъ коостра (*Bromus*), не представляетъ собою нѣчто единое, а состоитъ изъ 4 или 5 расъ, болѣе или менѣе рѣзко приуроченныхъ къ видамъ опредѣленной секціи этого рода [86, 87, 32]. Подобное же явленіе дифференціации открыто Salmon'омъ для *Erysiphe graminis* D. C., живущей на видахъ *Bromus*'а [72].

Исслѣдованіями Salmon'а аналогичное явленіе узкой приспособленности отдѣльныхъ расъ *Erysiphe graminis* по видамъ обнаружено также и для мучнистой росы рода *Hordeum*. Въ то время, какъ въ естествен-

Однимъ изъ крайнихъ воззрѣній на явленіе „bridging species“, въ настоящее время далеко еще недоказанныхъ, является позиція американскаго миколога J. Arthur'a, основанная на наблюденіяхъ опять-таки *P. graminis*, очень кратко изложенныхъ имъ въ журналѣ „Mycologia“ (Vol. II. № 5. 1910. Стр. 227—228, въ статьѣ „Cultures of Uredineae in 1909“), гдѣ онъ сообщаетъ, что *Puccinia graminis* Pers. (*P. pusilliformis* Wettst.) развивалась на *Triticum vulgare* изъ эцидиоспоръ, полученныхъ отъ зараженія барбариса телетоспорами съ *Agropyrum pseudorepens*, *Sitanion longifolium*, *Agrostis alba*, *Elymus canadensis* и *Cinna arundinacea*. Изъ этихъ наблюденій, которыми противорѣчатъ опыты А. А. Ячевскаго, показавшаго, что опредѣленные біологическія особенности формъ „hordei“ и „tritici“ линейной ржавчины сохраняются и въ эцидиальной стадіи, Arthur дѣлаетъ широкій выводъ, что расовыя отличія у расповодной ржавчины *P. graminis* въ смыслѣ выбора растеній-хозяевъ существуютъ только въ стадіи уредоспоръ, въ эцидиальной же стадіи они не имѣютъ мѣста, и, такимъ образомъ, барбарисъ дѣйствуетъ какъ „мостъ“ (bridging host) между различными злаками-хозяевами.

*) Въ связи съ слабой зафиксированностью (и слабой специализаціей по хозяевамъ) линейной ржавчины, стоитъ повидамому, и тотъ фактъ, что перечень видовъ злаковъ-хозяевъ для отдѣльныхъ біологическихъ формъ *P. graminis* (f. sp. *tritici*, *avenae* и *secalis*) въ разныхъ странахъ, по наблюденіямъ различныхъ изслѣдователей, далеко не вполне совпадаетъ. Такъ, напр., въ то время, какъ въ Россіи, по даннымъ А. А. Ячевскаго, *P. graminis* f. sp. *avenae* не заражаетъ *Dactylis glomerata*,— въ опытахъ Эриксона и Карлетона, въ Швеціи и С. Америкѣ наблюдалось обратное; или, напр., по даннымъ Эриксона для Швеціи и Карлетона для С. Америки, f. sp. *secalis* можетъ паразитировать на ячменѣ; въ Россіи, въ опытахъ Ячевскаго, эта форма не заражала *Hordeum vulgare* [21, 43].