

**Н. Вавилов**

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

**Москва**  
**«Книга по Требованию»**

УДК 631  
ББК 4  
Н11

H11 **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 первозданном 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 современаго состоянія ученія объ иммунитетѣ хлѣбныхъ злаковъ къ грибнымъ заболѣваніямъ.

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

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

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

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

<sup>1)</sup> Первые указания о различіи въ устойчивости сортовъ злаковъ по отношенію къ ржавчинѣ имѣются еще у Теофраста и Плия.

<sup>2)</sup> „Заболѣваніе ржавчиной обусловливается предрасположеніемъ къ ней“.

<sup>3)</sup> „Вопросъ о ржавчинѣ въ будущемъ—дѣло селекціи“.

растворомъ формалина при уничтоженіи пылистой головни овса (*Ustilago avenae*), мокрой головни пшеницы (*Tilletia tritici* Winter. и *Till. laevis* Kühn.), головни ячменя (*Ustilago Jensenii* Bref.) и проса (*Ustilago panicis miliiacei* 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 пріемовъ борьбы является либо палліативомъ, могущимъ только ослабить пораженіе, или непріемлемо по экономическимъ соображеніямъ. Вотъ почему селекція 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“ растеній представляетъ не только теоретической, но и практической интересъ.

Не касаясь всего вопроса объ иммунитетѣ растеній, 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 растеній является прежде всего тотъ фактъ, что многіе изъ видовъ паразитныхъ грибовъ, по самой природѣ своей, рѣзко ограничены въ выборѣ хозяевъ, пріурочены къ опредѣленному кругу видовъ и родовъ питающихъ ихъ растеній и не могутъ развиваться нормально на несоответствующихъ имъ растительныхъ организмахъ.

Узкая спеціализація въ выборѣ растеній-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 растеній-хозяевъ выразилась особенно рѣзко, и многочисленные виды грибовъ, живущихъ на хлѣбныхъ злакахъ, представляютъ поучительную градацію различныхъ степеней спеціализаціи паразитовъ по растеніямъ.

Прежде всего мы встрѣчаемся здѣсь съ рядомъ самостоятельныхъ морфологическихъ видовъ грибовъ, каждый изъ которыхъ пріуроченъ къ одному определенному 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 Брефельда, оказалась состоящей изъ цѣлаго ряда видовъ, узко специализированныхъ 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 miliacri* Wint. — на просѣ. Специализированными по родамъ хозяевъ являются также виды каменной головни; напр., *Tilletia tritici* Wint. и *T. laevis* Kuhn пріурочены исключительно къ пшеницѣ, *Tilletia secalis* Cord. — ко ржи. Всѣ названные виды, помимо особенностей въ образѣ жизни, различны также по строенію споръ и по формѣ ихъ прорастанія [12].

Аналогичное явленіе узкой приспособленности къ растенію-хозяину наблюдалась и среди *Fungi imperfecti*, вызывающихъ характерныя „иятністости“ листьевъ; такъ, *Helminthosporium avenae* Br. пріуроченъ 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, кроме пріуроченности къ опредѣленному роду растеній, также и морфологическими особенностями въ строеніи, часто трудно различимыми, но все же позволяющими систематику, ставящему въ основу классификаціи морфологические признаки, выдѣлять ихъ въ особые ботанические виды съ самостоятельными названіями. Въ виду же явной пріуроченности паразитовъ къ опредѣленнымъ растеніямъ привился даже обычай обозначать виды такихъ грибовъ родовыми названіями ихъ хозяевъ.

На-ряду съ 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 отличающихся по образу жизни. Эти формы грибовъ составляютъ такъ-называемые „біологические виды“ или „физіологические виды“ — по Hitchcock'у и Carleton'у, „специализированныя формы“, „formae speciales“ — по Эриксону, „species sorores“, „біологическая расы“ — Рострума и „Gewohnheitsrassen“ — по Магнусу, и отличаются только въ отношеніи выбора тѣхъ или другихъ питающихъ растеній-хозяевъ [24, 46].

*Біологические виды грибовъ.*

Конечно, нѣть основаній полагать, что морфологическая 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 сдва ли смогутъ войти въ обиходъ обычнаго си-

стматического определения<sup>1)</sup>. Съ другой стороны, не всегда легко провести рѣзкую грань между морфологическими и биологическими видами. „Различія между ними нерѣдко бывают такъ малы, — пишетъ Эд. Фишеръ, — что мнѣ, напр., при монографической обработкѣ швейцарскихъ ржавчинниковъ часто трудно было рѣшить, разсматривать ли тѣкоторыя формы какъ морфологически различные или только какъ биологические виды“ [26]. Какъ бы то ни было, существеннымъ является тотъ фактъ, что въ предѣлахъ морфологически однообразныхъ видовъ нѣкоторыхъ грибовъ злаковъ мы имѣемъ рядъ биологическихъ формъ, рѣзко отличающихся по видамъ и родамъ растеній-хозяевъ, входящихъ въ ихъ жизненный циклъ<sup>2)</sup>.

**Ржачинники.** Существование „биологическихъ видовъ“ грибовъ, какъ формъ отличимыхъ скорѣе биологически, чѣмъ морфологически, было известно еще Де-Бари (въ отношеніи *Accidium abietinum*); общее же вниманіе къ „биологическимъ 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 *Russinia graminis* Pers., паразитирующего на многихъ родахъ сем. *Gramineae*, 5 биологическихъ формъ:

- 1) *formæ sp. secalis* па ржи, ячменѣ и пыреѣ;
- 2) " " *aveniae* " овсѣ;
- 3) " " *tritici* " шпеницѣ;

1) Указанія на пахожденіе различій въ строеніи биологическихъ 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 многие изъ биологическихъ видовъ рода *Russinia* слегка различимы морфологически по начальной стадіи прорастанія уредоспоръ, особенно по образованію подъустичнаго вздутия. Въ недавно выпущенной работе „The rusts of grains in the United States“ (Bull. № 216. 1911 г.) Freeman и Johnson опредѣленно указываютъ, что уредоспоры *Russinia graminis* f. sp. *hordei* мельче уредоспоръ *R. graminis* f. sp. *tritici* (см. стр. 25). Интересно при этомъ то, что въ 1907 г. въ Россіи М. А. Новиковъ также замѣтилъ существование различій въ величинѣ споръ у биологическихъ видовъ линейной ржавчины (см. М. А. Новиковъ. „Ржавчинники нашихъ хлѣбныхъ растеній“. Стр. 329 въ журн. „Сельское Хозяйство и Лѣсное хозяйство“ (т. 224), и его указаніе на крупность споръ „f. sp. *tritici*“ совпадаетъ съ данными Freeman'a.

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

2) „Биологические виды“ позѣстны также и въ мірѣ насѣкомыхъ. Такъ, напр., гессенская муха *Cecidomyia destructor* Say. живетъ на шпеници и не можетъ размножаться на овсѣ, а почти идентичная отъ нея *C. avenae* Marchal.—наоборотъ (см. И. А. Холдовскій. „О биологическихъ видахъ“. Извѣстія Петербургской биологической лабораторіи. Т. XII, № 2 и 3, 1912 г.).

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

и показать опыты, что они представляют самостоятельные физиологические виды, не переходящие съ одного растенія на другое—съ овса на рожь, со ржи на овесъ и т. д.

Послѣдующія работы самого Эрикссона, Клебана, Пловрайта и другихъ исследователей 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 „біологические виды“ у *Russinia glutinum*, *R. coronifera* Kleb., *R. dispersa*, при чемъ послѣдняя была разбита на два самостоятельныхъ ботаническихъ вида, собственно *R. dispersa* Eriks., паразитирующую на ржи, и *R. triticina* Eriks.—на пшеницѣ, такъ какъ констатированы были небольшая морфологическая различія этихъ двухъ біологическихъ видовъ, а главное—для *R. dispersa* Eriks. были найдены растенія-хозяева для эцидіальной стадіи. *Russinia simplex* Eriks.—ячменная ржавчина оказалась пріуроченной исключительно къ видомъ рода *Hordeum*.

Для *Russinia coronifera* Kleb. Эрикссонъ и Клебаномъ были выдѣлены слѣдующія 6 формъ:

- 1) *forma sp. avenae* на *Avena sativa* и его разновидностяхъ;
- 2) " " *alopescuri* " *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 *Russinia glutinum* Эрикссонъ выдѣлилъ слѣдующія пять формъ:

\* ) Позднѣйшія работы Эрикссона расширили первоначальную схему специализаціи для *R. glutinum* и въ настоящее время она представляется въ слѣдующемъ видѣ:

- 1) *forma sp. avenae* 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. caerulea*;
- 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].

\*\*) F. r. Mühlethal erg (см. статью его „Infectionsversuche mit *Rhamnus* besetzten Kronenrosten“. Centralblatt für Bakteriologie. 1911. Стр. 418) выдѣляетъ въ настоящее время 9 біологическихъ формъ *R. coronifera*, прибавляя еще f. sp. *agropyri*, f. sp. *epigaei* и f. sp. *bromi*.

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

При этомъ необходимо отмѣтить весьма существенное съ точки зрењія иммунитета обстоятельство, что специализація въ выборѣ тѣхъ или другихъ растеній-хозяевъ проявляется у двудомныхъ видовъ ржавчинниковъ лишь въ стадіи эцидіо-и урэдоспоръ, 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 *Russinia graminis* на видахъ барбариса и магонії у *P. coronifera* Kleb.—на *Rhamnus cathartica*.

Мучнистая  
роса.

Открытиями Эрикса на біологическихъ видовъ у ржавчинниковъ хлѣбныхъ злаковъ открывается рядъ изслѣдований, посвященныхъ специализаціи различныхъ грибовъ, паразитирующихъ на злакахъ. Въ февралѣ 1902 г. опубликовываетъ 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 овѣсъ, ни рожь, ни другіе роды злаковъ, тогда какъ до того времени считали, что *Erysiphe graminis* D C., наблюдавшая на многихъ видахъ, принадлежащихъ 24 родамъ сем. Gramineae представляется единую форму, одинъ видъ, одну индивидуальность \*). Въ юль того же года опубликовываетъ свои наблюденія надъ мучнистой росой злаковъ французской микологъ М. Магсаль [53]. Не входя въ детали, онъ выѣляетъ, на основаніи своихъ опытовъ съ зараженіемъ спорами *Erysiphe graminis* различныхъ видовъ злаковъ,—следующія семь біологическихъ формъ:

- 1) forma sp. *tritici* на *Triticum vulgare*, *Tr. Spelta*, *Tr. polonicum*,  
*Tr. turgidum*;
- 2) " " *hordei* " *Hordeum hexastichum*, *H. vulgare*, *H. trifurcatum*, *H. nudum*, *H. jubatum* и *H. murinum*; не заражались *H. maritimum*, *H. secalinum*, *H. bulbosum* \*\*);
- 3) " " *secalis* " *Secale cereale*, *S. annalicum*;
- 4) " " *avenae* " *Avena saliva*, *A. fatua*, *A. orientalis* и *Arrhenatherum elatius*;
- 5) " " *ropae* " *Poa annua*, *P. trivialis*, *P. pratensis*, *P. caesia*,  
*P. multiflora*, *P. nemoralis* и *P. serotina*;
- 6) " " *agropyri* " *Agropyrum (Triticum) repens*;
- 7) " " *bromi* " различныхъ видахъ *Bromus*а.

\*) Ег. 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 Магсаль'емъ занесены въ списокъ по недоразумѣнію. См. Ег. Salmon. „Cultural Experiments with the Barley Mildew“. Ann. Mycologici. Vol. II. № 1. 1904.

Однаковый результатъ получился у Магчал'я въ опытахъ съ заражениемъ какъ конидіями, такъ и аскоспорами [54].

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

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

- 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) " " *Roa annua*;
- 5) " " *Brachypodium sylvaticum* и *Milium 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 *Epichloe typhina* Tul. и *Phyllachora graminis* Fuck., паразитирующихъ на многихъ кормовыхъ злакахъ, относятся еще къ 1896 г. [46].

Изъ приведенного перечня грибовъ, обнаруживающихъ спеціализацію, можно видѣть, что большинство видовъ, какъ экто- такъ и эндо паразитовъ, живущихъ на культурныхъ злакахъ, дифференцировано на біологическія формы, пріуроченные къ опредѣленнымъ растеніямъ-хозяевамъ. Притомъ уже изъ краткой характеристики біологическихъ формъ этихъ грибовъ можно усмотреть и различія отдельныхъ формъ въ степени приспособляемости ихъ къ злакамъ-хозяевамъ. Въ однихъ случаяхъ амплитуда приспособляемости представляется очень широкой, обнимающей большое число видовъ растений, относящихся къ иѣсколькоимъ ботаническимъ родамъ. Напр., ржаная форма спорыни *Claviceps purpurea*, по опытамъ Stæger'a, можетъ жить на 18 видахъ злаковъ, принадлежащихъ 11 родамъ, включая сюда столь мало сходные, какъ *Hordeum vulgare* и *Festuca pratensis*, *Hierochloa longifolia* и т. д. Также *Puccinia graminis* forma sp. *avenae* въ опытахъ

Спорыня.

Различие біологическихъ формъ грибовъ въ степени спеціализаціи по хозяевамъ.

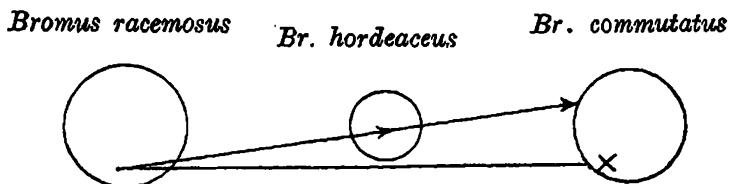
Эрикsona, Карлетона и Ячевского заражала около двадцати видовъ, принадлежащихъ 13 родамъ сем. *Gramineae* [19, 43].

Въ нѣкоторыхъ случаяхъ „біологической видъ“ гриба не является строго зафиксированнымъ въ отношеніи выбора растеній-хозяевъ. При благопріятныхъ условіяхъ онъ какъ бы расширяетъ свой кругъ приспособляемости и переходитъ на другіе, обычно несвойственные ему роды и виды злаковъ. Въ опытахъ Эрикsona оказалось, напр., что *Russinia 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 существование такъ называемыхъ „мостовыхъ“, переходныхъ растеній-хозяевъ (*bridging species*), выражющееся въ томъ, что біологическая форма гриба, несвойственная какому-либо виду злака, можетъ перейти на него послѣ временнаго пребыванія на опредѣленномъ видѣ растеній изъ числа хозяевъ, входящихъ въ обычный циклъ данной формы гриба (см. примѣчаніе).

#### Прижчаніе.

„Bridging species“ (*bridge* — мостъ) представляютъ особенно интересные случаи слабой зафиксированности „біологической формы“ гриба по отношенію къ растенію-хозяину. Впервые обратилъ вниманіе на нихъ Кэмбриджскій ботаникъ Marshall Ward. Изучая специализацію біологическихъ формъ, составляющихъ видъ *Russinia dispersa* Eriks. (*P. Sympyti Bromorum* F. M ll.), паразитирующихъ на многочисленныхъ видахъ рода *Bromus*, Wardъ обратилъся на рядъ случаевъ, когда специализированная форма, пріуроченная къ нѣсколькимъ видамъ костра, при посредствѣ нѣкоторыхъ изъ этихъ видовъ, послѣ временнаго пребыванія на нихъ, могла переходить на несвойственный ей видъ костра, чего не происходило, если тотъ же грибъ предварительно паразитировалъ на другихъ, свойственныхъ ему, видахъ *Bromus*а. Такъ, напр., виды *Bromus Krausei* и *Br. pendulinus* оказались „мостовыми“ видами, („*bridging species*“) для перехода *Russinia dispersa* съ *Bromus sterilis* L. на *Br. mollis* L. Работы Freeman'a подтвердили данную Ward'a съ *Russinia dispersa* Eriks., исследованія 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 предварительно „*bridging species*“ *Br. hordeaceus*, она переходитъ на *Br. commutatus* (литература по этому вопросу [32, 71, 72, 86, 87]).

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

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

сопомъ (1894), явленіе „bridging species“ имѣть мѣсто, и ячмень, повидимому, является такимъ „мостовымъ“ растеніемъ. Такъ, напр., эта форма гриба, по изслѣдованіямъ извѣнныхъ авторовъ, изъ штата Миннесота не можетъ непосредственно съ пшеницы переходить на овесъ, но если сперва заразить урѣдоспорами этой формы ячмень, что удается свободно, т. к. *forma sp. tritici* въ Миннесотѣ оказалась пріуроченной, кромѣ пшеницы, еще и къ ячменю, то съ этого послѣдняго можно въ слабой степени заразить урѣдоспорами *f. tritici* также и овесъ.

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

Споры взяты съ пше- ницы и перенесены на	... пшеницу	59/41
	... овесъ	0/41
	... рожь	1/32
	... ячмень	26/31

ячмень  $\frac{28}{42} \rightarrow$  ячмень  $\frac{16}{16} \rightarrow$  овесъ  $\frac{2}{34} \rightarrow$  овесъ  $\frac{10}{51}$ .

Знаменатель дроби указываетъ на число всѣхъ заражавшихся въ опытѣ листьевъ; числитель—число заразившихся листьевъ; стрѣлка указываетъ, съ какого растенія на какое переносились урѣдоспоры *R. graminis f. sp. tritici*. Короче говоря, специализованная *forma tritici* въ опытахъ Freeman'a и Johnson'a, проходя черезъ ячмень, была въ состояніи заражать не только пшеницу и ячмень, но въ слабой степени овесъ и рожь; если же переносить споры 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 Freeman'у и Johnson'у удалось отчасти проинкупть и въ механизме „мостовыхъ“ явленій. Изслѣдованіе споръ, развившихся въ пустулахъ на зараженныхъ съ пшеницы злакахъ, показало, что вліяніе растенія-хозяина на грибъ проявляется не только во внутреннихъ, не поддающихся учету измѣненіяхъ, но выражается и въ морфологическихъ, измѣримыхъ признакахъ (стр. 25—27). Такъ, средняя величина изъ 50 измѣрений ширинъ и длины урѣдоспоръ была слѣдующая для *Russinia graminis forma sp. tritici*:

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

для *Russinia graminis forma sp. hordei*

оригинальной . . . . .	17,46 $\mu$ .	28,51 $\mu$ .
послѣ 10-мѣсячной жизни на пшеницѣ . . . . .	17,67 $\mu$ .	31,12 $\mu$ .

Къ этой же категоріи наблюдений падъ *Russinia graminis forma sp. tritici* относятся опыты E u a n 'a въ Южной Африкѣ, показавшіе, что гибриды первого поколѣнія устойчивыхъ и поражаемыхъ сортовъ пшеницы являлись до некоторой 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 не свойственнымъ имъ биологическимъ видомъ гриба развивающіяся подушечки съ урѣдоспорами въ опытахъ Freeman'a и Johnson'a были мелкими, а иногда даже совсѣмъ не разрывали эпидермиса. Кромѣ того, Freeman'у и Johnson'у не удалось подмѣтить „bridging species“ ни для *R. triticina*, ни для *R. stipeplex*, ни для другихъ формъ *R. graminis*. Приимая это во вниманіе, а также и то, что всѣ опыты производились съ молодыми растеніями и въ искусственной обстановкѣ, врядъ ли пока имѣются основанія къ широкимъ обобщеніямъ этихъ наблюдений по отношенію ко всѣмъ паразитамъ хлѣбныхъ злаковъ, къ чemu склонны были иѣкоторые авторы.

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

Въ большинствѣ же случаевъ біологичесія формы грибовъ хлѣбныхъ злаковъ строго пріурочены къ одному ботаническому роду, включающему нѣсколько видовъ злаковъ. Таковы формы видовъ *Russinia glutinum*, *R. triticina*, *Erysiphe graminis* и др.

Иллюстраціей различій въ приспособляемости біологическихъ формъ различныхъ видовъ грибовъ по родамъ растеній 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 специализація паразитовъ злаковъ идетъ еще далѣе, вплоть до ограниченія ся однимъ ботаническимъ видомъ растеній. Такъ, Ward и Freeman выяснили въ 1902 и 1903 гг., что *Russinia dispersa* Erik s. (*P. Symplyti* *Bromorum* F. Mѣll), паразитирующая на различныхъ видахъ костра (*Bromus*), не представляетъ собою иѣчто единое, а состоитъ изъ 4 или 5 расъ, болѣе или менѣе рѣзко пріуроченныхъ къ видамъ опредѣленной секціи этого рода [86, 87, 32]. Подобное же явленіе дифференціаціи открыто Salmon'омъ для *Erysiphe graminis* D. C., живущей на видахъ *Bromus*'а [72].

Изслѣдованіями Salmon'a аналогичное явленіе узкой приспособленности отдельныхъ 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 американского миколога J. Arthur'a, основанная на наблюденіяхъ опять-таки *R. graminis*, очень кратко изложенныхъ имъ въ журнальѣ „Mycologia“ (Vol. II. № 5. 1910. Стр. 227—228, въ статьѣ „Cultures of Uredineae in 1909“), гдѣ онъ сообщаетъ, что *Russinia graminis* Pers. (*P. rusciformis* Weitst.) развивалась на *Triticum vulgare* изъ эцидіоспоръ, полученныхъ отъ зараженія барбариса телейтоспорами съ *Agropyrum pseudorepens*, *Sitanion longifolium*, *Agrostis alba*, *Elymus canadensis* и *Cinna arundinacea*. Изъ этихъ наблюденій, которымъ противорѣчатъ опыты А. А. Ячевскаго, показавшаго, что опредѣленные біологическія особенности формъ „*hordei*“ и „*tritici*“ линейной ржавчины сохраняются и въ эцидіальной стадіи, Arthur дѣлаетъ широкій выводъ, что расовые отличія у разподомной ржавчины *R. graminis* въ смыслѣ выбора растеній-хозяевъ существуютъ только въ стадіи уредоспоръ, въ эцидіальной 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 повидимому, и тотъ фактъ, что переченіи видовъ злаковъ хозяевъ для отдельныхъ біологическихъ формъ *R. graminis* (*f. sp. tritici*, *avenae* и *secalis*) въ разныхъ странахъ, по наблюденіямъ различныхъ изслѣдователей, далеко не вполнѣ совпадаетъ. Такъ, напр., въ то время, какъ въ Россіи, по даннымъ А. А. Ячевскаго, *R. 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].