

М. А. Мхитарян

Об изменчивости видов ржавчины хлебных злаков

Ржавчинные грибы, являющиеся облигатными паразитами растений, в процессе своего развития особенно наглядно проявляют явления изменчивости. До сих пор было известно, что некоторые ржавчинные грибы могут проявлять пять различных форм поражения и спороношения. Так, перезимовавшие телеитоспоры ржавчины весной прорастают и образуют базидии с базидиоспорами. Базидиоспоры поражают промежуточного хозяина (в случае стеблевой ржавчины — барбарис) и на нем образуют спермогонии (редко) и эцидии — эцидиоспоры поражают хлебные злаки и на них образуют уредоспоры. Через несколько генераций, в связи с изменением условий внешней среды, когда создаются неблагоприятные условия для дальнейшего развития так называемой „уредофазы“ (уредостадии), прекращается образование уредоспор, и уредомицелий образует телеитоспоры, завершая цикл развития. Таким образом, в процессе развития в течение одного года с изменением условий внешней среды ржавчинка может образовать различные по форме и свойствам спороношения: базидиоспоры, спермации, эцидиоспоры, уредоспоры и телеитоспоры. Но необходимо отметить, что для видов ржавчины хлебных злаков обязательно прохождение указанного сложного цикла развития. На хлебных злаках ржавчинка развивается большей частью без помощи промежуточного хозяина. Следовательно, „уредофаза“ ржавчины фактически не является только летней фазой (стадией), как принято это считать, а представляет ржавчину хлебных злаков, размножающуюся неполным циклом.

Поэтому изучение изменчивости видов ржавчины, происходящей на хлебных злаках при неполном цикле развития, представляет большой интерес.

Роль внешних условий в изменчивости и формообразовании ржавчины

Изучение биологических особенностей развития видов ржавчины показывает, что изменчивость их происходит исключительно под влиянием внешних условий. Несмотря на это, при объяснении фактов изменчивости в природе некоторые авторы недооценивали роль внешних условий в изменении природы ржавчинных грибов. Так, например, по мнению В. Г. Траншеля различные формы спороношений ржавчинных грибов наследственно закреплены и постоянны для каж-

дого вида. Он пишет о том, что "...у большинства других грибов развитие той или иной формы спороношения зависит почти исключительно от влияния внешних условий, чередование стадий у ржавчинных грибов наследственно закреплено и постоянно для каждого вида ржавчинных грибов, а внешние условия могут только ускорить или замедлить развитие следующей стадии" [1].

Между тем бесспорно, что внешние условия не только могут ускорить или замедлить продолжительность развития той или иной фазы видов ржавчины, но могут изменить также наследственность ржавчинных грибов в целом, вследствие чего даже один вид ржавчины может образовать другой вид ржавчины. В ряде работ по микологии и фитопатологии авторы развивали ту мысль, что изменения, возникающие под влиянием внешних условий, не могут передаваться по наследству, а новые формы ржавчинных грибов могут возникать якобы только в процессе полового воспроизведения, хотя наличие настоящего полового процесса у ржавчинных грибов нельзя считать установленным.

Наличие полового процесса у ржавчинных грибов мотивируется слиянием гиф одного или двух гаплоидных или первичных мицелиев (через анастомоз) — переход ядра из одной клетки в другую и образование диплоидного или вторичного мицелия (дикариотифа). [2] и тем, что при прорастании телеиоспор видов ржавчины редукционным делением от диплоидных клеток образуются гаплоидные базидиоспоры, которые якобы гетероталличны.

Об этом Н. А. Наумов пишет: "При разделении единственного ядра каждой клетки зрелой телеиоспоры происходит образование путем повторного двукратного деления четырех ядер, переходящих тут же в базидиоспоры. Каждая базидиоспора, согласно сказанному выше, представляется одноядерной. При первом делении происходит редукция хроматина, и тут же (или при втором разделении ядер) происходит и разделение полов. В конечном итоге, обобщая то, что установлено Креджи (1927—1931) для *Russ. graminis* и *Russ. helianthi* и Аллен (1930) для *Russ. coronifera*, из четырех возникших базидиоспор две должны обладать свойствами одного пола, две другие — другого пола. Этим самым было положено начало учению о раздельнополости (гетероталлизме) ржавчинных грибов и распространению этого свойства, присущего многим другим грибам, в частности и высшим базидиальным, — на представителей ржавчинников". Далее Н. А. Наумов пишет: "При дальнейшем развитии каждая из базидиоспор, попав на лист соответствующего растения, образует мицелий определенного пола, который, как правило, не может дать эцидиев, пока не будет обеспечено присутствие второго пола. Гипотетически это последнее может быть достигнуто одним из трех путей: либо в силу одновременного попадания в то же место листа базидиоспоры противоположного пола, с дальнейшим развитием, в пределах одного пятна, мицелиев обоих полов, либо благодаря слиянию мицелиев

двух различных полов, произрастающих на одном и том же листе, либо, наконец, при смешении спермогонияльного нектара, выделенного спермогониями, возникшими на мицелии различного пола" [3]. Н. А. Наумов подчеркивает, что все это достаточно убедительно доказано американскими исследователями Креджи и Аллен.

В действительности ржавчинные грибы не имеют ни половых органов, ни разнополюх клеток, и то, что приписывают половому процессу, является лишь одной из форм бесполового или вегетативного размножения гриба. Сами же телеитоспоры и базидиоспоры являются бесполовыми клетками ржавчинного гриба. Кроме того, нужно учесть, что необязательна перезимовка видов ржавчины в фазе телеитоспор. Ржавчина легко перезимовывает в стадии свежего мицелия, в межклеточных пространствах зеленых листьев озимых хлебов и дикорастущих злаков, и весной — неполным циклом бесполом путем возобновляет развитие уредоспороношений.

По мнению Н. А. Наумова, "...независимо от того, имеются ли у ржавчины иные пути зимовки, кроме телеитоспор, или нет, — на эцидиальную стадию (фазу) следует смотреть, как на стадию, способствующую повышению вегетативной активности "restore vigour" [3], по выражению Артура, который объясняет это общим обновляющим влиянием на организм полового слияния ядер, с перегруппировкой хромосом и "генов".

Далее, про образование базидиоспор стеблевой ржавчины он пишет: "Заметим только то, что в результате недавних исследований Креджи (1927—1931) можно утверждать, что из четырех образующихся здесь базидиоспор две верхние обладают знаком одного пола, две нижние — другого" [3]. Хотя одни и те же клетки телеитоспор при прорастании в одинаковых условиях одновременно не могут образовать базидиоспор, обладающих признаками женского, и базидиоспор, обладающих признаками мужского пола. Так что нет никакого основания по форме и содержанию между собой ничем не различающимися базидиоспорами приписывать свойства или знаки разных полов.

Н. А. Наумов на эцидиальную стадию (фазу) смотрит как на стадию, которая якобы происходит в результате полового воспроизведения с перегруппировкой хромосом и "генов". Якобы только при таких случаях могут возникать новые формы ржавчины.

Это — мнение менделеев-морганистов, которые находят, что процессы формообразования и возникновения новых форм организмов происходят только путем полового воспроизведения, при перекомбинации и расстановке хромосом и "генов" исходных форм.

Г. Д. Лысенко пишет: "Условия внешней среды являются дифференцирующим материалом развивающегося организма. Эти условия ассимилируются живым телом и тем самым тело само себя изменяет, дифференцирует" [4]. Далее: "Таким образом, изменения условий жизни, вынуждающие изменяться развитие растительных ор-

ганизмов, являются причиной изменения наследственности. Все те организмы, которые не смогут изменяться соответственно изменившимся условиям жизни, не выживают и не оставляют потомства" [4].

Жизнь, процесс развития, изменчивость и появление новых форм ржавчинных грибов обуславливаются не слиянием ядер разнополюх клеток (как полагали эти авторы) и разными перекомбинациями хромосом и в действительности не существующих в них „генов“, а обуславливаются условиями внешней среды.

Необходимо подчеркнуть, что под внешними условиями Т. Д. Лысенко понимает все то, что ассимилируется организмом, а под внутренним то, что ассимилирует.

Никто не отрицает роли полового процесса вообще в деле размножения и сохранения в природе растительных и животных организмов. Но нельзя также отрицать и того, что процесс развития, как у ржавчинных грибов, так и у многих других микроорганизмов, происходит бесполым путем. Половое размножение без наличия разнополюх клеток не представляется возможным. В природе процесс развития всех стадий (фаз) ржавчинных грибов происходит бесполым путем, и в течение года с изменением внешних условий существования их одна стадия (фаза) превращается в другую. Поэтому неверно, что вегетативную активность ржавчины повышает эцидиальная стадия (фаза). Вегетативной активности и эпифитотическому развитию ржавчины способствуют внешние условия среды и климатические условия данного года (осадки, оптимальная температура, высокая относительная влажность воздуха, восприимчивость культивируемых сортов, поздние сроки сева яровых и ранние и поздние сроки сева озимых хлебов и т. д.).

При разностороннем изучении биологических особенностей развития видов ржавчины хлебных злаков в условиях Армянской ССР в течение долгих лет мы убедились, что в деле передачи инфекции ржавчины из года в год хлебным злакам промежуточные растения (барбарис, крушина и т. д.) и так называемая эцидиальная „стадия“ особой роли не играют, что подтверждается многими фактами.

Обследованиями установлено, что в сухих низменных районах Араратской равнины кустарники барбариса (*Berberis integerrima*, Ber. *orientalis*) в природных условиях совершенно не поражаются эцидиальной стадией стеблевой ржавчины, а в горных районах поражаются, и с конца июня на их листьях появляются эцидии.

Посевы озимых пшениц низменных районов поражаются стеблевой ржавчиной с начала июня, до появления эцидий на барбарисах—горных районов.

Многолетними наблюдениями и обследованиями установлено, что в Степанавинском, Кироваканском, Шамшадинском, Ноемберянском, Ахтиском и других районах посевы хлебных злаков, прилегающие к кустарникам барбариса, поражаются сравнительно мало стеблевой и больше желтой и бурой ржавчинами. В годы эпифитотического раз-

нения ржавчины отдаленные от кустарников барбариса посевы хлебных злаков стеблевой ржавчиной иногда поражаются больше, чем близко расположенные посевы.

В горных районах (Гукасянский, Ахурянский) и в районах юго-западного побережья озера Севан (Норбазетский, Мартунинский, Басаргечарский), при многочисленных обследованиях не было обнаружено кустарников барбариса, но несмотря на это посевы хлебных злаков этих районов в фазе молочной спелости с конца июля довольно сильно поражаются стеблевой ржавчиной.

На территории Армянской ССР кустарники крушины (*Rhamnus frangula*, *R. pallasii* и *R. spathulifolia*) распространены незначительно и большей частью не удается на них обнаружить эцидий корончатой ржавчины овса (*Pucc. coronifera*). Между тем посевы овса Степанаванского, Калининского, Гукасянского и др. районов ежегодно с начала июля поражаются корончатой ржавчиной.

Промежуточные хозяева бурой листовой ржавчины пшеницы сорняки *Thalictrum*, бурой листовой ржавчины ржи *Anchusa italica* и *Lycopsis arvensis*, карликовой ржавчины ячменя *Ornithogalum narbonne* и *orn. umbellatum* не всегда поражаются эцидиальной стадией этой ржавчины, а лесной посевы хлебных злаков большей частью поражаются этими листовыми формами ржавчины. Заражение злаков этими ржавчинами происходит от перезимовавшего в зеленых листьях озимых хлебов и злаковых сорняков мицелия.

Желтая ржавчина, которая является преобладающим видом ржавчины в условиях Армянской ССР, не имеет промежуточного хозяина и развивается неполным циклом. Образующиеся летом телеиоспоры никакой роли не играют в деле передачи из года в год инфекции желтой ржавчины.

Для выяснения роли телеиоспор в деле перезимовки и передачи из года в год инфекции стеблевой ржавчины рано весной проверялась их всхожесть. Выяснилось, что в условиях жаркого и континентального климата Араратской равнины и сухих предгорных районов Армянской ССР телеиоспоры стеблевой ржавчины после перезимовки в природных условиях под снегом весной не прорастают, следовательно, в этих районах не могут служить причиной поражения барбариса ржавчиной.

В 1946 и 1947 гг. рано весной из Степанаванского района были привезены саженцы барбариса, взятые с сильно поражающихся ржавчиной кустов, и посажены в опытный сад в городе Ереване. В начале мая на распустившихся листьях только этих вновь посаженных барбарисов образовались единичные эцидии ржавчины.

Этот факт говорит о том, что мицелий ржавчины перезимовывают в почках пораженного барбариса. Поэтому при посадке саженцев, перенесенных из Степанаванского района в Ереван, на распустившихся первых листьях их образовались единичные эцидии.

Ряд наблюдений доказывает неверность того мнения, что эцидиоспоры ржавчины, образовавшиеся на барбарисе, поражают только хлебные злаки и не могут поражать листья барбариса и способствовать развитию ржавчины на них.

В горных районах Арм. ССР телеитоспоры стеблевой ржавчины прорастают только в ограниченный период времени, когда среднесуточная температура достигает от 15 до 17°, а относительная влажность воздуха весной превышает 80%. Поэтому базидиоспоры не могут служить причиной дальнейшего сильного поражения барбариса ржавчиной летом. Факты же сильного развития ржавчины на барбарисе в течение лета говорят о том, что образовавшиеся эцидиоспоры на барбарисе большей частью поражают листья самого барбариса и даже при искусственных заражениях (суспензиями снежных эцидиоспор) во многих случаях не поражают хлебные злаки.

Таким образом, так как ржавчина барбариса имеет свой самостоятельный цикл развития, его нельзя считать фазой (стадией) развития стеблевой ржавчины хлебных злаков.

В некоторых случаях прирастание телеитоспор, образование базидиоспор и заражение барбариса, на наш взгляд, фактически является процессом образования от вида стеблевой ржавчины хлебных злаков эцидиальной формы существования вида ржавчины барбариса, могони и т. д. Но как этот процесс, так и заражение эцидиоспорами хлебных злаков и образование стеблевой ржавчины на них не имеют места в массовом масштабе. Как отдельные виды неполным циклом в основном ржавчина барбариса развивается на барбарисе, стеблевая ржавчина хлебных злаков на хлебных злаках.

В 1950 году, 24 марта из Кировзаканского и 13 апреля из Ахтиского районов были привезены перезимовавшие под снегом, пораженные телеитоспорами стеблевой ржавчины стебли пшениц, которыми было произведено искусственное заражение барбариса. Подверженный заражению барбарис несколько лет назад также был привезен из Степанаванского района, где сильно заражается ржавчиной. В течение нескольких лет вегетации в Ереване барбарис ржавчиной не поражался. Привезенные пораженные телеитоспорами стебли пшениц были расставлены около высаженных в яму барбариса. По вечерам и в полдень стебли увлажнялись водой. С 15 апреля на кустарниках барбариса уже распустились листья. Раннее наступление в 1950 году в Ереване весны, достаточное количество в этот промежуток времени осадков и высокая (80—85%) относительная влажность и среднесуточная температура (17—18°) способствовали прорастанию телеитоспор (привезенных из горных районов) и образованию базидиоспор, которые поразили листья барбариса. С 28 апреля на листьях барбариса начали образовываться эцидии, но спермогонии не образовались.

Образовавшиеся пятна эцидий со второй половины мая от повышения температуры воздуха до 25--30° и снижения относительной влажности воздуха начали высыхать и выпадать и фактически не стали весенними очагами распространения уредофазы стеблевой ржавчины. Уредофаза стеблевой ржавчины на близко расположенных к барбарисам посевах озимой пшеницы появилась в июле при молочной спелости пшеницы, когда все посевы уже были поражены стеблевой ржавчиной.

Все это говорит о том, что в цикле развития видов ржавчины хлебных злаков „промежуточные хозяева“ особой роли не играют.

Н. А. Наумов пишет: „Обычные представления о ржавчине всегда связаны с утверждением о том, что уредостадия является „летней“ стадией, propagаторной, тогда как телеитоспоры должны рассматриваться в качестве зимующей стадии. Если это верно в качестве основной схемы, то в деталях не всегда правильно; наблюдаются многие частные случаи, представляющие значительные отклонения от нее. Во всяком случае, кроме телеитостадии, часто и уредостадия участвует в перезимовке гриба, притом не в виде исключения, но и в виде правила (для некоторых видов)“ [3]. Все это говорит о том, что в природе цикл развития видов ржавчины происходит не так, как описывалось до сих пор.

Вопреки мнению Н. А. Наумова, основная схема сложного цикла неправильно объясняет процессы индивидуального развития видов ржавчины хлебных злаков.

В действительности отдельной летней стадии (фазы) ржавчина хлебных злаков не имеет. То, что называют летней или уредостадией ржавчины, в природных условиях бывает на злаках в любое время года: и весной, и летом, и осенью, и зимой—во всех фазах развития растений. Поэтому под названием уредостадии фактически подразумевается ржавчина, развивающаяся на хлебных злаках во все времена года, образуемая разными распыляющимися в период вегетации одноклетные споры (уредоспоры) и в конце цикла развития прикрепленные к субстрату темнокоричневые двухклетные споры (телеитоспоры).

Изменчивость видов ржавчины на хлебных злаках

Для изучения изменчивости и процессов формирования видов ржавчины на хлебных злаках с 1943 по 1950 год с ранней весны до поздней осени ежемесячно нами в Ленинаканском, Степанаванском и Мартуниинском районах производились деляночные посевы четырех озимых и четырех яровых сортов пшениц. Из озимых сортов пшениц были посеяны—Украинка, Гюлгани, Кармир-Слфаат и Алти-агадж, из яровых пшениц—Дельфин, Эрикаурум, Персикум и Тимофееви. Были произведены дополнительные посевы сорта озимой пшеницы Гамаданикум также на опытном участке Института фитопатологии и зоологии в Ереване.

Таким образом, ежегодно на опытных участках имелись пшеницы в разных фазах развития, что создавало разнообразный фон для развития видов ржавчины.

После проявления ржавчины из разных сортов и сроков посева через каждые 10—15 дней, в течение года брались пораженные ржавчиной пробные растения и в лабораторных условиях определялись величина, форма, цвет и характер распределения подушечек видов ржавчины по листу. Одновременно под микроскопом просматривались споры и определялась средняя величина, форма и их цвет.

Таким образом, каждые вновь появившиеся уредогенерации различных видов ржавчины сравнивались между собой и с предыдущей генерацией. Отмечалось также время появления телеитоспор, а в течение года были определены также всхожесть уредо- и телеитоспор.

Результаты исследований и учетов приводятся в таблице 1.

Из таблицы 1 видно, что появившиеся на озимых с 11 марта и имеющие место до конца марта подушечки и споры бурой ржавчины по морфологическим признакам были очень схожи с подушечками и спорами желтой ржавчины, существующими в то же время на посевах. С июля до сентября желтая ржавчина бывает очень похожа на бурую ржавчину. В уредоподушечках стеблевой ржавчины летом образуются единичные округлые споры бурой ржавчины, а в уредоподушечках бурой ржавчины с повышением температуры образуются единичные яйцевидные споры стеблевой ржавчины.

Замечается то, что типичные признаки, характеризующие каждый вид ржавчины, более ярко выражаются при оптимальных условиях их развития. При неблагоприятных условиях развития (высокая или низкая температура, сухость и т. д.) характерные признаки видов ржавчины проявляются слабее, и виды ржавчины начинают превращаться в тот вид ржавчины, для которого условия развития в данный период времени являются сравнительно благоприятными.

Весной и осенью, при наличии 70—80° „ относительной влажности воздуха и от 5 до 16° средней температуры, морфологические признаки желтой ржавчины проявляются ярко, а летом, в связи с повышением температуры, когда условия становятся неблагоприятными для развития желтой ржавчины, но бывают благоприятны для развития бурой ржавчины, тогда в подушечках желтой ржавчины от мичели образуются споры бурой ржавчины.

Подушечки и споры ранне-весенних и поздне-осенних генераций бурой ржавчины по форме, цвету и величине становятся похожими на споры и подушечки желтой ржавчины, и в подушечках бурой ржавчины образуются споры желтой ржавчины. Часть спор, образовавшихся в подушечках стеблевой ржавчины при среднесуточных температурах ниже 10° и при 18—20°, бывает яйцевидной, а иногда принимает округлую форму и не различается от спор бурой ржавчины (рис. 1—2).

Таблица 1

Изменения видовых признаков ржавчины в различных районах Арм. ССР на посевах разных сроков озимых и яровых пшениц

Время учета и место опытов	Сорта пшеницы и фаза развития их	Виды ржавчины	Размер, форма и цвет подушечек	Размер, форма и цвет спор
1.III—25.V—Ереван	Гамаданкум, Дельфи. От кущения до начала колошения	желтая	1—1,5 мм, продолговатые, желтые	28—35 мик., круглые, желтые
" "	" "	бурая	1—1,8 мм, округлые и продолговатые, желто-бурые	25—30 мик. округлые, желто-бурые
25.V—5.VII	Гамаданкум, Дельфи. Кущение, молочная и восковая спелость	желтая	0,5—1 мм, продолговатые, желто-бурые	23—26 мик. круглые, желто-бурые
" "	" "	бурая	0,5—1,2 мм, округлые и вытянутые бурые	22—25 мик., округлые, бурые
" "	" "	стеблевая	3—8 мм, удлиненные, бурые	30—38 мик. овальные, а иногда округлые, бурые
5.VII—3.VIII — Ленинка, Степанаван, Мартуни	Кармир сфаат, Алти-агадж, Гюльган, Украинка, Персикум, Эринцеум. Кущение, молочная и восковая спелость	желтая	0,5—1,2 мм, овальные и продолговатые, желтые и желто-бурые	25—33 мик. круглые, желтые и желто-бурые
" "	" "	бурая	0,5—1,7 мм, округлые и продолговатые, бурые	23—28 мик., буро-желтые и бурые
" "	" "	стеблевая	4—10 мм, удлиненные, бурые	33—40 мик., овальные, яйцевидные, иногда округлые
3.VIII—24.IX	" "	желтая	0,5—0,75 мм, овальные, темножелтые и буро-желтые	23—30 мик., круглые, желто-бурые и буро-желтые
" "	" "	бурая	0,5—0,75 мм, овальные и округлые, вытянутые, бурые	21—26 мик. круглые, бурые
" "	" "	стеблевая	1—15 мм, удлиненные, бурые	33—37 мик. яйцевидные и овальные, частично округлые и грушевидные
24.IX—16.X—Ереван, Ленинка, Степанаван и Мартуни	" "	желтая	0,75—1,3 мм, овальные и продолговатые, желтые	28—33 мик. круглые, желтые
" "	" "	бурая	0,75—1,5 мм, округлые, вытянутые, бурые и буро-желтые	23—26 мик., круглые, желто-бурые
" "	" "	стеблевая	3—7 мм удлиненные, бурые	34—40 мик. яйцевидные и овальные, иногда округлые

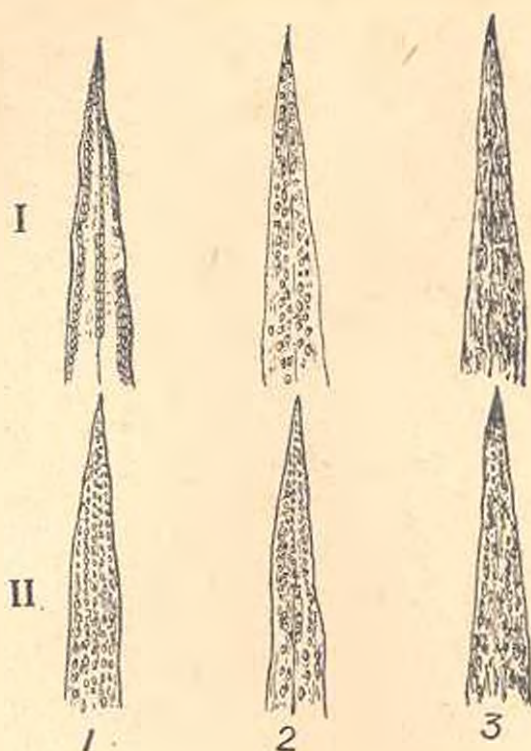


Рис. 1. Формы уредоислущечек на листьях пшеницы. 1. *Russ. glutarum* 2. *Russ. triticea*. 3. *Russ. graminis*. Верхний ряд в июне, нижний — в августе.

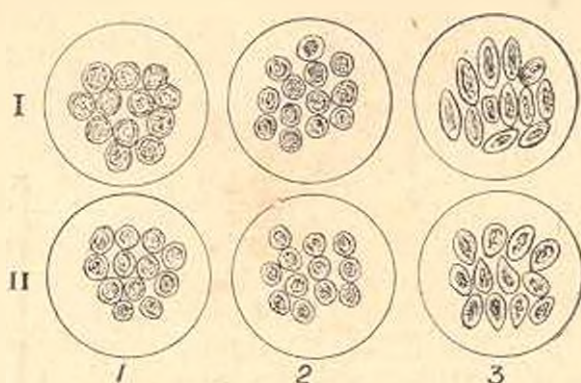


Рис. 2. Формы уредоспор. 1. *Russ. glutarum*. 2. *Russ. triticea*. 3. *Russ. graminis*. Верхний ряд в июне, нижний — в августе.

В 1947 году, на опытном участке в Ереване, в конце октября под стеклянными изоляторами, в грунту и в вазонах в трех повторностях была посеяна озимая пшеница сорта Зарда (*Гамадаликум*). После появления всходов растения до 15 ноября хорошо раскустились. 17 ноября выросшие под изоляторами растения озимой пшеницы в отдельности, в двух повторностях, были искусственно заражены свежими спорами желтой, бурой и стеблевой ржавчины. Заражение производилось по вечерам и утрам. С листьев пшеницы в отдельности снимались подушечки желтой, бурой и стеблевой ржавчины и приготовленной из них суспензией спор производилось искусственное заражение выращенных под изоляторами растений.

До выпada снега (15 декабря) вследствие снижения температуры на искусственно зараженных растениях подушечки ржавчины не образовались. После этого изоляторы были сняты и растения перезимовали без них. Рано весной, после таяния снега, все искусственно зараженные растения снова были покрыты изоляторами. Через 8 дней—11 марта—из растений, искусственно зараженных спорами желтой ржавчины, образовались подушечки желтой ржавчины. Вслед за ними с 13 марта на зараженных спорами бурой ржавчины растениях образовались желто-бурые подушечки, которые по цвету и форме были похожи на подушечки и споры желтой ржавчины. Споры этих подушечек тоже были круглые и желтые, подобные спорам желтой ржавчины.

Лишь в начале апреля на зараженных спорами стеблевой ржавчины растениях появились единичные продолговатые подушечки.

Споры этих подушечек отличались от уредоспор стеблевой ржавчины и были похожи на споры бурой ржавчины.

После появления первых подушечек растения, пораженные желтой, бурой и стеблевой ржавчинами, в вазонах были поставлены в теплицу в отдельности под стеклянные изоляторы. В теплице днем температура воздуха поднималась до 26—30°, а ночью снижалась до 11—15°. При таких условиях сравнительно высокой температуры (в начале апреля) через 2—3 дня на листьях пшеницы от перезимовавшего мицелия желтой ржавчины начали образовываться новые буроватые подушечки и споры бурой ржавчины, после чего до конца вегетации хлебных злаков развитие последующих генераций происходило так, как обыкновенно бывает у бурой ржавчины. Образовавшиеся в теплице подушечки и споры бурой ржавчины стали более темнубурого цвета. В уредоподушечках последующих уредогенераций бурой ржавчины, в условиях теплицы, образовались единичные яйцевидные споры стеблевой ржавчины.

От перезимовавшего мицелия стеблевой ржавчины в условиях высокой температуры теплицы начали образовываться типичные для стеблевой ржавчины крупные подушечки и овальные споры, которые не были похожи на подушечки и споры бурой ржавчины.

В горных районах Армянской ССР до конца лета погода в основном бывает прохладная, а в Ереване жаркая. В Ереване (как сказано выше) до осени ежемесячно производились посевы озимой пшеницы сорта Гамаданникум, и все время имелись раскустившиеся растения, которые легко поражались ржавчиной.

Из горных районов (Мартунинский, Степанаванский, Ахурянский) после появления ржавчины нами ежемесячно из опытных посевов брались листья пораженных ржавчиной растений и свежие уредоспоры желтой, бурой и стеблевой ржавчины перевозились в Ереван и по вечерам искусственно заражались раскустившиеся растения, после чего посевы в 3—4 дня раз поливались.

В этих опытах также замечалась вышеуказанная закономерность. На растениях, искусственно зараженных спорами желтой ржавчины, через 9—12 дней начинали образовываться буроватые подушечки и споры, которые размером были сравнительно меньше и почти не различались от спор бурой ржавчины.

Летом, в июле и августе, при повышении среднесуточной температуры до 18—20° размер уредоподушечек желтой ржавчины с 1—1,2 мм (весной) уменьшался до 0,5—0,7 мм. Размер уредоспор с 28—33 мик. уменьшался до 22—26 микрон.

На растениях, искусственно зараженных спорами бурой ржавчины, образовались подушечки и споры темнобурого цвета. Подушечки и споры летних генераций желтой и бурой ржавчины по цвету, форме и размеру в условиях Еревана на раскустившихся растениях почти не различались между собой. В подушечках последующих уредогенераций бурой ржавчины в условиях сравнительно высокой температуры (27—30°) Еревана были выявлены единичные яйцевидные споры стеблевой ржавчины.

На растениях, зараженных уредоспорами стеблевой ржавчины (привезенных из горных районов), вследствие сухости и высокой температуры в Ереване образовались уредоподушечки и споры сравнительно меньшего размера.

Наблюдения показывают, что подобного рода изменчивость видов ржавчины происходит также на ячмене, ржи, овсе и на дикорастущих злаках.

В Степанаванском районе после уборки зерновых в начале октября на подгонах овса нами были обнаружены лимонножелтые подушечки ржавчины, которые по форме подушечек и спор были похожи на подушечки и споры желтой ржавчины.

В период вегетации на хлебных злаках уредоподушечки и споры бурой листовой ржавчины пшениц и ржи и карликовой ржавчины ячменя по виду почти не различаются между собой, поэтому их можно считать не отдельными видами, а формами бурой ржавчины, поражающей хлебные злаки.

На хлебных злаках телейтоспоры обычно образуются при неблагоприятных условиях для обмена веществ и развития в листьях

растений мицелиев видов ржавчины. Так, например, весной, с апреля, с повышением температуры и начале образования фазы выхода в трубку, когда перезимовавшие листья озимых начинают желтеть и интенсивность фотосинтеза падает, перезимовавший в них мицелий желтой ржавчины перестает образовывать уредоспоры и начинает образовывать телеитоспоры, которые для дальнейшего развития желтой ржавчины никакой роли не играют. Замечено, что телеитоспоры желтой ржавчины образуются (в течение 3—4 дней) даже на пробных растениях после того, как они в свежем виде бываюи перевезены из горных прохладных (13—15° среднесуточной температуры) условий в низменные районы, имеющие 18—22° среднесуточные температурные условия. Летом на хлебных злаках (с начала молочной до восковой спелости) массовому образованию телеитоспор всех видов ржавчины способствует повышение среднесуточной температуры с 16 до 22° и уменьшение интенсивности ассимиляции растений и обмена веществ мицелия ржавчины.

Если образование телеитоспор считать концом цикла развития ржавчины, то получается, что желтая ржавчина, перезимовав в листьях озимых хлебов, до конца вегетации на них два раза завершает свой неполный цикл развития—один раз с марта до апреля, другой раз с июня до августа. Осенью, с начала октября до снегопада, при сравнительно пониженных температурных условиях, на листьях раскустившихся озимых того же года и на листьях проросших самосеюв ни один вид ржавчины в природных условиях не образует телеитоспор.

Изменчивость ржавчины (на хлебных злаках) дает возможность понять направленность филогенетического развития их. Повидимому, в процессе исторического развития с изменением условий внешней среды, на хлебных злаках бесполом путем бурая ржавчина произошла от стеблевой, а желтая от бурой ржавчины. Потому и летом в оптимальных условиях для развития стеблевой ржавчины в уредоподушечках бурой ржавчины порождаются и возникают споры, подобные спорам стеблевой ржавчины, и бурая ржавчина начинает образовывать стеблевую ржавчину.

В оптимальных условиях для развития бурой ржавчины уредоподушечки и споры желтой ржавчины становятся похожими на уредоподушечки и споры бурой ржавчины, и желтая ржавчина начинает образовывать бурую ржавчину, но в условиях резкого континентального климата Армянской ССР и сильного колебания и резкого снижения суточных температур, осенью и рано весной, после перезимовки, процесс превращения бурой ржавчины в желтую происходит более интенсивно. В процессе дальнейшего развития, в течение долгих лет, желтая ржавчина приспособилась к сравнительно пониженным температурным условиям и начала развиваться неполным циклом без промежуточного хозяина.

Поэтому в районах Армении с ранней весны до первой половины лета и осенью, когда среднесуточная температура колеблется от 5

до 16°, на посевах хлебных злаков преобладает желтая ржавчина. С конца июня, при наличии достаточного количества осадков и не ниже 65—75% относительной влажности воздуха при более или менее равномерных, от 16 до 18°, среднесуточных температурных условиях, с процессом превращения желтой ржавчины в бурую одновременно усиливается развитие самой бурой ржавчины, и на посевах начинает преобладать бурая ржавчина.

Дальнейшее повышение среднесуточной температуры, от 18° до 22°, с конца июля способствует превращению бурой ржавчины в стеблевую и усиленно развития стеблевой ржавчины, вследствие чего посевы хлебных злаков с конца июля начинают сильно поражаться стеблевой ржавчиной.

Таким образом, факты говорят о том, что "...изменение условий внешней среды, существенное для видовой специфики данных организмов, раньше или позже вынуждает изменяться и видовую специфику—одни виды порождают другие" [5]. В субтропических районах Грузинской ССР и в тропических странах большей частью распространены бурая и стеблевая ржавчина, а желтая ржавчина, по данным Н. А. Наумовой [4] и других авторов, в Австралии, Южной Америке и во многих других тропических частях мира до сих пор отсутствует. Отсутствие в тропиках желтой ржавчины нужно объяснить тем, что там нет соответствующих условий, в особенности резких колебаний температуры, способствующих образованию от бурой ржавчины желтой, и развитию желтой ржавчины.

В ы в о д ы

На основании приведенных исследований можно сделать следующие выводы:

1. Неправильно, что процессы формообразования и появление новых форм стеблевой ржавчины хлебных злаков происходят при полном цикле развития на промежуточном хозяине (барбарисе).

Изменчивость и процессы формообразования всех видов ржавчины хлебных злаков происходят бесполом путем при развитии на хлебных злаках.

2. В связи с повышением температуры и изменением условий внешней среды в течение лета мицелий желтой ржавчины, образовавшийся от заражения спорами желтой ржавчины хлебных злаков, может образовывать споры и подушечки бурой ржавчины. При понижении температуры замечается обратное явление. Перезимовавший в листьях мицелий бурой ржавчины рано весной может образовывать споры и подушечки желтой ржавчины, а мицелий стеблевой ржавчины образует споры и подушечки бурой ржавчины. Мицелий, образовавшийся от спор бурой ржавчины, в начале лета с повышением температуры образует споры и подушечки стеблевой ржавчины и способствует его развитию.

Таким образом, в течение года на хлебных злаках от желтой ржавчины образуется бурая, от бурой стеблевая ржавчина и наоборот.

3. Бурая листовая ржавчина пшеницы, ржи и карликовая ржавчина ячменя настолько похожи друг на друга, что их можно считать не отдельными видами, а формами существования бурой ржавчины, поражающей хлебные злаки.

4. В процессе индивидуального развития видов ржавчины хлебных злаков основную роль играют мицелий и споры, распыляющиеся из подушечек в период вегетации.

Оставшиеся на соломе телейтоспоры не являются зимующей фазой (стадией) ржавчины хлебных злаков, как это принято считать, потому что ржавчина перезимовывает в фазе мицелия. Телейтоспоры, прорастая, образуют споры нового качества—базидиоспоры, которые поражают не хлебные злаки, а промежуточного хозяина (барбарис и др.) и из них образуют эцидиальные формы ржавчины. Хотя при наличии соответствующих условий эцидиоспоры приобретают способность поражать хлебные злаки, но в индивидуальном развитии эцидиальная форма не является неотделимой фазой ржавчины хлебных злаков.

Поэтому неправильно, что ржавчина, развивающаяся на барбарисе, называется стеблевой ржавчиной хлебных злаков.

5. Таким образом, старое понятие о полном цикле развития видов ржавчины хлебных злаков не соответствует действительным фактам. Так называемые уредостадия или летняя стадия (фаза) и эцидиальная или весенняя стадия (фаза) в действительности представляют из себя формы существования отдельных видов ржавчины. Зимующей же фазой (стадией) ржавчины являются не телейтоспоры, а мицелий.

6. Изменчивость видов ржавчины на хлебных злаках дает возможность понять направленность филогенетического развития их. По всей вероятности, в процессе исторического развития на хлебных злаках с изменением условий внешней среды бесполом путем бурая ржавчина произошла от стеблевой, а желтая от бурой ржавчины.

7. В процессе индивидуального развития видов ржавчины хлебных злаков телейтоспоры и промежуточные хозяева (барбарис, крушина и другие) почти никакой роли не играют. Поэтому уничтожением промежуточных хозяев невозможно проводить эффективную борьбу с ржавчиной хлебных злаков.

Для эффективной борьбы с ржавчиной необходимо применять такие агромероприятия (оптимальные сроки сева, улучшение семенного дела, уточнение норм и доз удобрений и т. д.), которые могут способствовать повышению ржавчинноустойчивости и урожайности хлебных злаков.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. В. Г. Траншель—Обзор ржавчинных грибов СССР, 1939, стр. 9.
2. Л. И. Курсанов—Микология, 1940, стр. 371.
3. Н. А. Наумов—Ржавчинны хлебных злаков в СССР, 1939, стр. 14, 18, 67.
4. Т. Д. Лысенко—Агробиология, 1946, стр. 345, 310.
5. Т. Д. Лысенко—Низкое влияние биологического вида. Агробиология, 6, 1950 стр. 15.
6. Н. А. Наумов—Естественные колебания температуры и продолжительность инкубационного периода. Журн. Защита растений, 12, 1937.

Մ. Հ. Մխիթարյան

ՀԱՅԱՐՈՒՅՍԵՐԻ ԺԱՆԳԻ ՓՈՓՈԽԱԿԱՆՈՒԹՅԱՆ ՄԱՍԻՆ

Ա Մ Փ Ո Փ Ո Ւ Մ

Ուսյն հոգւածում շարադրւած է հացարույսերի ժանգի զարգացման րիոյողիայի ուսումնասիրությունների վերաբերյալ հեղինակի կողմից կատարւած երկարամյա հետազոտությունների արդյունքները:

Մինչև վերջին ժամանակներս տիրապետում էր այն կարծիքը, որ ժանգի տեսակներից նոր ձևեր կարող են առաջանալ միայն միջանկյալ տեր րույսերի վրա՝ տեսական եղանակով, այսպես կոչւած սպերմատոֆիտային էջիդիայի ստադիաների զարգացման ժամանակ, որը սխալ է:

Պարզւած է, որ հացարույսերի ժանգի տեսակների փոփոխականությունը և ձևառաջացման պրոցեսները տեղի են ունենում հացարույսերի վրա, անսեր եղանակով զարգանալու ժամանակ:

Ամառը ջերմաստիճանի բարձրանալուն զուգընթաց գեղին ժանգի սպորներից առաջացած միցելիան հացարույսերի վրա կարող է առաջացնել զորշ ժանգի սպորներ և բարձիկներ: Ջերմաստիճանը իջեցնելու ժամանակ նկատւում է հակառակ երևույթ: Տերմիններում ձևեռած զորշ ժանգի միցելիան վաղ դարձանք սկզբում առաջացնում է գեղին ժանգի բարձիկներին ու սպորներին շատ նման բարձիկներ ու սպորներ, ցողունային ժանգի միցելիան զորշ ժանգի բարձիկներ ու սպորներ:

Ամառվա սկզբներին ջերմաստիճանի բարձրանալուն զուգընթաց զորշ ժանգի սպորներից առաջացած միցելիան առաջացնում է ցողունային ժանգի բարձիկներ և սպորներ: Այսպիսով, տարվա ընթացքում հացարույսերի վրա զարգանալու ժամանակ գեղին ժանգից առաջանում է զորշ ժանգ զորշ ժանգից՝ ցողունային և ընդհակառակը:

Յորենի և աշորայի տերևային և դարու գաճաճային մանրերն այնքան նման են միմյանց, որ նրանց կարելի է համարել հացարույսերի զորշ ժանգի գոյության ձևերը և ոչ թե առանձին տեսակներ:

Հացարույսերի ժանգի տեսակների անհատական զարգացման պրոցեսում հիմնական դերը կատարում են միցելիան և բարձիկներից վեգետացիայի ընթացքում փոշիացող սպորները: Տեղեյտասպորներին չի կարելի ժանգի տեսակների ձևնող ստադիա (ֆազա) համարել, որովհետև ժանգի տեսակները ձևնում են միցելիումի վիճակում: Իսկ դարձանք ձյոդ տեղեյտասպորները առաջացնում են նոր որակի սպորներ: Բազիդիոսպորները որոնք հացարույսերին չեն վարակում, այլ վարակում են միջանկյալ տեր

րույսերին (րարբարիս և այլն) և նրանց վրա առաջադնում ժանգի էջի-
ցիալ ձևերը:

Ձևայած համապատասխան պայմաններ լինելու դեպքերում էջիցիո-
սպորները կարողանում են վարակել հացարույսերին, բայց ժանգի անհա-
տակա՞ն դարգացման պրոցեսում էջիցիալ ձևը չի հանդիսանում հացարույ-
սերի ժանգի տեսակների զարգացման անբաժան ֆազան: Այդ տեսակետից
ճիշտ չէ, որ րարբարիսին վարակող և նրա վրա զարգացող ժանգը կոչվում
է հացարույսերի ցողունային ժանգ:

Այսպիսով, ժանգի տեսակների տարբեր ֆազաներում լրիվ ցիկլով զար-
գանալու վերաբերյալ հին հասկացողությունը չի համապատասխանում
իրական վիստերին:

Այսպես կոչված ուրեգո կամ ամառային և էջիցիալ կամ գարնանային
սպուդիաները (ֆազաները) իրականում իրենցից ներկայացնում են ժանգի
առանձին տեսակների գոյության ձևերը: Հացարույսերի վրա զարգանալու ժա-
մանակ ժանգի տեսակների փոփոխականության ուսումնասիրությունը հիմք
է տալիս հասկանալու նրանց ֆիլոգենետիկ զարգացման ուղղությունը: Հա-
ցարույսերի վրա անսեռ եղանակով զարգանալու ժամանակ, պատմականո-
րեն արտաքին պայմանների փոփոխվելուն զուգընթաց ամենայն հավա-
նականությամբ դորձ ժանգն առաջացել է ցողունայինից, ղեղինը գորշից:

Հացարույսերի ժանգի տեսակների անհոտակա՞ն զարգացման պրոցե-
սում տեղեյտոսպորները և միջանկյալ տեր րույսերը (բարբարիս, կրուչինա
և այլն) համարյա սրեւ ղեր չեն կատարում: Այդ պատճառով միջանկյալ
տեր րույսերը ոչնչացնելով հնարավոր է ժանգի դեմ էֆեկտիվ կերպով
պայքարել: Ժանգի դեմ էֆեկտիվ պայքար կազմակերպելու համար անհրա-
ժեշտ է կիրառել այնպիսի ապրոմիկոցոտոմիկի սխեմա (ոպտիմալ ժամ-
կետներում կատարել ցանքերը, ճիշտ բնտրել սերմարուծական կոլեկցիաների
տեղը և կարգավորել սերմափոխության գործը, ռայոնացնել համեմատա-
բար ժանգադիմացիուն և բարձր բերքատու սորտեր, ճշտել պարարտանյու-
թիւրի նորման, դոզան և այլն), որոնք կարող են նպաստել ցորենի մշակ-
վող սորտերի ժանգադիմացիանության և բերքատուության բարձրացմանը: