

Более сложный случай представляет дивергенция слабопатогенного вида *V. tricorus* на патогенные виды *V. dahliae* и *V. albo-atrum*. Здесь, видимо, происходил длительный ступенчатый процесс накопления макро- и микромутаций по ряду морфологических и физиологических признаков.

Мутационный анализ *V. dahliae* показал, что у него возможно получение мутантов с окрашенным в желтый цвет субстратным мицелием, как у *V. tricorus*. Видимо, структурные гены для синтеза желтого пигмента у *V. dahliae* сохранились от прародителя *V. tricorus*, а естественный отбор сохранил мутацию регуляторного гена, отключившего структурные гены, активность которых для *V. dahliae*, ведущего паразитический образ жизни, видимо, не нужна, хотя они и не мешают проявлению вирулентности (Касьяненко и др., 1979).

Таким образом, мутации удовлетворяют и четвертому требованию, предъявляемому к элементарному эволюционному материалу.

Детальному мутационному анализу подвергались лишь немногие виды несовершенных грибов, но полученные при этом результаты свидетельствуют, что несовершенные грибы являются, пожалуй, наиболее яркой группой организмов, где так четко видна роль мутаций в качестве элементарного эволюционного материала.

Литература

Бакстон Е. У. Проблемы и достижения фитопатологии. М., 1962. — Касьяненко А. Г., Портенко Л. Г. В сб.: Генетическая изменчивость возбудителя вилта и пути повышения вилтоустойчивости хлопчатника. Душанбе, 1978. — Касьяненко А. Г. и др. Генетика, 5, 1979. — Тимофьев-Ресовский Н. В. и др. Краткий очерк теории эволюции. М., 1976. — Молчанова Р. П., Касьяненко А. Г. В сб.: Генетическая изменчивость возбудителя вилта и пути повышения вилтоустойчивости хлопчатника. Душанбе, 1978. — Королева Н. С. и др. В сб.: Генетическая изменчивость возбудителя вилта и пути повышения вилтоустойчивости хлопчатника. Душанбе, 1978. — Шевцова В. М. В сб.: Генетическая изменчивость возбудителя вилта и пути повышения вилтоустойчивости хлопчатника. Душанбе, 1978. — Портенко Л. Г. и др. В сб.: Генетическая изменчивость возбудителя вилта и пути повышения вилтоустойчивости хлопчатника. Душанбе, 1978. — Левитин М. М., Федорова И. В. Генетика фитопатогенных грибов. Л., 1972. — Захаров И. А. Генетика микробов. Минск, 1978. — Тихоненко Т. Н. Знание — сила. М., 1977. — Ashida J. Ann. Rev. Phytopathol., 1965. — Bailey D. L. Can. J. Res., 5, 1950. — Isaacs I. Ann. Rev. Phytopathol., 5, 1967. — Georgopoulos S. G., Zaracovitis C. Ann. Rev. Phytopathol., 5, 1967. — Florig H. H. Phytopathology, 48, 6, 1958. — Watson I. A. Ann. Rev. Phytopathol., 8, 209, 1970.

Отдел общей генетики
АН Таджикской ССР
Душанбе

(Поступила 7 XII 1979).

Микология и фитопатология, 14, 3, 1980

УДК 575.6152.28

T. M. Хохрякова

О ГЕОГРАФИЧЕСКОМ ВИДООБРАЗОВАНИИ ФИТОПАТОГЕННЫХ ГРИБОВ

T. M. KHOCHKHOKOVA. ON THE GEOGRAPHICAL SPECIATION OF
PHYTOPATHOGENIC FUNGI

Теория вида и видообразования разработана в основном для животных и растений, у которых ведущую роль в этом процессе играет географическая изменчивость, пространственная и репродуктивная изоляция (Майр, 1974). Исходным пунктом для изучения географии организмов является установление ареала вида. Ч. Дарвин (1937), А. И. Толмачев (1958)

и другие считают, что возможно только однократное возникновение видов с первоначальной целостностью их ареалов. Прерывистость ареала является результатом последующего разделения целого ареала. Ж. Леме (1976) отмечает, что изучение географических ареалов методически должно основываться на данных палеогеографии и экологии. Это отражает тот факт, что распределение видов на земной поверхности явилось результатом длительного процесса эволюции живых организмов при изменяющихся географических и экологических условиях. Ареалы строят на основе фактических данных о местонахождении особей вида. При этом определяют размеры и форму занимаемого в данное время ареала, а также его целостность или прерывистость. Сконструированный таким образом ареал является основой изучения географического видеообразования организмов.

Схема изучения географического видеообразования включает три этапа: установление центра происхождения материинского вида, изучение адаптивной изменчивости основных признаков при расселении из центра и собственно исследования структуры вида с описанием новых таксонов.¹ С этой целью необходимо изучить межпопуляционную изменчивость признаков с выявлением первичных (наиболее древних) и вторичных черт популяций.

У фитопатогенных грибов преимущественно изучалась внутривидовая изменчивость. Исследование изменчивости географических популяций ограничивалось определением в них частоты генов вирулентности. Однако эти гены являются основой адаптации паразитов к факторам устойчивости хозяина. Различие в частотах генов вирулентности есть результат микроэволюции, но оно не может привести к возникновению новых видов грибов. Трудности изучения видеообразования фитопатогенных грибов определяются следующими обстоятельствами. Грибы — низкоорганизованные, гетеротрофные организмы с относительно бедной морфой, коротким репродуктивным циклом и высокой лабильностью. Многие грибы не имеют полового процесса или он неясно выражен. Некоторые исследователи (Тимофеев-Ресовский и др., 1977) вообще отрицают у организмов с бесполым размножением существование таких интегрированных надорганизменных систем, как популяция и вид, и признают существование лишь формального вида как таксономической единицы, границы которой определяются на основе субъективных взглядов систематиков. Таким образом, грибы являются неудобным объектом для исследований естественной биологической эволюции.

Сведения об ареалах патогенов носят, как правило, фактологический характер. А. А. Ячевский (1933), С. Р. Шварцман (1965), Н. А. Наумов (1972) сформулировали принципы географического анализа мицофлоры. Наряду с историчностью и экологией используется связь ареалов грибов с размещением растений. Так, ареал прошлого распространения патогенов по возможности можно дополнять имеющимися палеогеографическими материалами питающего растения. Ввиду недостаточности исходных данных историко-географические выводы, как правило, приблизительны. Указанными авторами сформулировано положение, достаточно убедительное без дополнительных доказательств: ареал патогена лежит внутри ареалов питающих растений. Если распространение паразита лимитируется наличием питающего субстрата, то границы обоих ареалов совпадают. Если экспансия гриба встречается с препятствиями (климатическими, географическими, биологическими), то границы его ареала не достигают границ ареала растения-хозяина. Распространение грибов определяется способами миграции спор, особенностями цикла развития, специализацией в отношении растений-хозяев, географическими, экологическими особенностями.

¹ Автор статьи понимает термин «центр происхождения» как центр возникновения таксона, подразумевая при этом, что данный центр не всегда совпадает с центром разнообразия и расселения, который иногда оказывается вторичным по отношению к более древнему центру происхождения.

ностями путей экспансии, а также деятельностью человека (Степанов, 1962; Горленко, 1975).

На протяжении ареала, занимаемого видом, грибы существуют далеко не в одинаковых условиях. Поэтому в дальнейшем ареалы патогенов необходимо изучать с точки зрения экологической зависимости между средой и грибным организмом. Вид адаптирован не к строго определенному значению экологических факторов, а к известной амплитуде их изменения. Эта адаптация достигается разными путями: или широкой экологической пластичностью (т. е. широтой «нормы реакции»), или путем дифференциации в пределах вида экологических групп, приуроченных к разным условиям. Признаки этих групп могут быть ненаследственными (т. е. носить характер модификаций) или наследственными (т. е. различаться по генотипу).

Основой для исследования географического видообразования фитопатогенных грибов, учитывая их сопряженную эволюцию с питающими растениями-хозяевами, послужила теория центров происхождения культурных растений и закон гомологических рядов изменчивости, научно аргументированные Н. И. Вавиловым (1931, 1965) и Е. Н. Синской (1938). Установлено большинство центров происхождения культурных растений, но родина и эволюция паразитов остаются неизвестными. На необходимость установления родины патогенов указывали П. М. Жуковский (1959) и Е. Лепник (Leppik, 1970).

Исследования 7 фитопатогенных грибов — возбудителей основных заболеваний плодовых культур [*Venturia inaequalis* (Cke.) Wint., *V. pirina* Aderh., *Monilinia cinerea* (Schroet.) Honey, *M. fructigena* (Schroet.) Honey, *Coscomyces hiemalis* Higg., *Polystigma rubrum* Sacc.] и мучнистой росы мяты (Erysiphe graminis DC. f. *poae* March.) в СССР (Хохрякова, 1978а, 1978б, 1978в) позволили сформулировать принципы поиска родины патогенов, изучить изменчивость видовых признаков на протяжении ареалов и обнаружить общие закономерности их расселения.

Для установления центра происхождения грибного организма необходимы данные о питающем хозяине (центре его ареала и концентрации устойчивых к паразиту форм) и наиболее древних популяциях паразита, включая данные о его видовом и внутривидовом разнообразии, наличии диплоидных стадий в цикле развития, о филогенетической и органотропной специализации, потребностях в факторах роста и развития, а также иных морфофизиологических характеристиках и температурных оптимумах. Для близкородственных видов древних популяций паразитов характерна общность центра происхождения. Можно полагать, что перечисленные принципы справедливы и для других групп фитопатогенных грибов.

Виды грибов, расселяясь из центра происхождения и дифференцируясь экологически, выработали разнообразные адаптивные приспособления к условиям среды обитания. Морфологические отличия являются основными критериями видового ранга. Морфолого-географический метод изучения изменчивости грибов удобен, поскольку признаки поддаются статистической обработке и могут служить индикаторами для выявления остальных групп признаков. Плеоморфизм также является видовым признаком, связанным с адаптацией вида во времени, со сменой хозяина и переживанием межвегетационных периодов. Специфические приспособления к условиям следует искать прежде всего в зимующих, так называемых покоящихся стадиях цикла развития вида. Тип циклов развития относится к наиболее стойким признакам вида. Проникновение видов в не свойственные им экологические ниши сопряжено с перестройкой цикла развития, что по существу приводит к возникновению новой формы гриба. Решающую роль в образовании межвидовых разрывов у фитопатогенных грибов играет дивергенция по специализации, которая приводит к исключению конкуренции между популяциями. Если вид можно рассматривать как защищенный генофонд, то у патогенов именно свойство специализации делает вид защищенным. По мере удаления от центра происхождения мо-

гут просматриваться гомологические ряды изменчивости, особенно явно прослеживающиеся у близкородственных групп грибов. Эти ряды определяют экологический и фенотипический параллелизм в изменении основных видовых признаков. Таким образом, морфология, плеоморфизм и специализация грибов служат реакцией на воздействие внешних условий. Территориальная (особенно при дизъюнктивном ареале) и репродуктивная изоляция у грибов приводят к расхождению признаков и географическому (аллопатрическому) видообразованию.

Определение родины фитопатогенных организмов позволяет установить материнский вид. Эколо-географическая структура вида патогенов создается в процессе формирования его ареала. Адаптация к новым условиям приводит к дифференциации первичного вида на популяции и преобразованию однопопуляционного вида в многопопуляционный. Систематики, не всегда зная родину изучаемого организма, могут успешно описывать новые таксоны вида.

Виды на протяжении своего ареала, как правило, распадаются на внутривидовые таксоны: вид—подвид—экотип—популяция. Подвид — это самое крупное из внутривидовых подразделений вида, населяющее часть ареала этого вида, таксономически отличное от других популяций этого же вида. Экотип — структурная единица вида, локальная экологическая раса, отражающая характер приспособления к различным частям ареала. Популяция — группа особей, занимающая определенный ареал, внутри которой осуществляется та или иная степень панmixии и которая отделена от соседних популяций очень малой степенью изоляции (Синская, 1961; Майр, 1974). Правильную оценку таксона следует давать по всей совокупности его признаков. Так, в наших исследованиях при наличии изоляции между популяциями дивергенция по 3 видовым признакам приводила к аллопатрическому видообразованию грибов (Хохрякова, 1974). Расхождение по 2 видовым признакам — к формированию подвидов, по 1 — к экологическим расам. Исследование географического видообразования грибов имеет не только теоретическое значение (ведет к решению проблемы происхождения видов и их эволюции), но и представляется необходимым при поиске форм растений с полевой устойчивостью к болезням в центре их сопряженной эволюции (при картографическом совмещении центров ареалов хозяина и патогена) и форм с иммунитетом (аллопатрической устойчивостью) при дивергенции свойства специализации патогена в изолированных частях ареала.

Литература

- Вавилов Н. И. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 26, 3, 1931.— Вавилов Н. И. Избр. тр., 5. Л., 1965.— Горленко М. В. Миграции фитопатогенных микроорганизмов. М., 1975.— Дарвин Ч. Происхождение видов. М.—Л., 1937.— Жуковский П. М. Вестн. сельскохозяйств. науки, 5, 1959.— Леме Ж. Основы биogeографии. М., 1976.— Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М., 1974.— Наумов Н. А. Тр. ВИЗР, 23, 1972.— Синская Е. Н. Природа, 12, 1938.— Синская Е. Н. Учение о виде и таксонах. Л., 1961.— Степанов К. М. Грибные эпифитотии. М., 1962.— Тимофееев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М., 1977.— Толмачев А. И. Проблема вида в ботанике, 1. М.—Л., 1958.— Хохрякова Т. М. Микол. и фитопатол., 8, 5, 1974.— Хохрякова Т. М. Микол. и фитопатол., 12, 1, 1978а.— Хохрякова Т. М. Микол. и фитопатол., 12, 2, 1978б.— Хохрякова Т. М. Матер. VI Конф. по споровым раст. Средней Азии и Казахстана. Душанбе, 1978в.— Шварцман С. Р. Споровые растения Средней Азии и Казахстана, Ташкент, 1965.— Ячевский А. А. Основы микологии. М.—Л., 1933.— Лерик Е. Апп. Rev. phytopathol., 8, 1970.

Всесоюзный институт растениеводства
им. Н. И. Вавилова
Ленинград

(Поступила 7 XII 1979).