

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Известия ТСХА, выпуск 1, 2008 год

УДК 632.4:632.938:582.288.42

ВИДОВАЯ И РАСОВАЯ СПЕЦИАЛИЗАЦИЯ ГРИБНЫХ ПАТОГЕНОВ С ПОЗИЦИЙ Н.И. ВАВИЛОВА И СОВРЕМЕННОЙ НАУКИ*

Г.Ф. ГОВОРОВА

В статье приведены многолетние экспериментальные данные автора по видовой и расовой специализации патогенов и в частности гриба *Verticillium dahliae* Kleb. на различных сельскохозяйственных культурах. Показана широкая видовая специализация этого гриба. Наряду с этим впервые экспериментально установлены 6 его физиологических рас на томате, 6 — на землянике, не менее 3 — на перце и на баклажане. Доказана возможность сочетания в грибном паразите полифагии и узкой специализации, что при Н.И. Вавилове было весьма дискуссионным. Это, в свою очередь, подтверждает положение, выдвинутое Н.И. Вавиловым, что эволюционная тенденция выражается в переходе от всеядности и многоядности паразитов к специализации, т. е. от полифагии к монофагии.

Более двух столетий, отделяющие нас от Найта [17], обратившего внимание на селекцию устойчивых к грибным заболеваниям сортов зерновых культур как на один из способов борьбы с эпифитотиями и впервые осуществившего целевые скрещивания на иммунитете, позволили изменить многое в наших представлениях о патогенах, о взаимоотношениях их с растениями-хозяевами и о самой селекции на иммунитете.

В наши дни проблема селекции на иммунитет и значимость всех ее этапов, от видовой и расовой дифференциации патогенов, поисков исходного материала и доноров устойчивости до изучения жизнеспособности и конкурентоспособности устойчивого к болезням сорта еще более обострена, актуальна и усложнена.

Исходным и основным положением в учении об иммунитете растений является тот факт, что многие из видов фитопатогенных грибов по самой природе своей резко ограничены в выбо-

ре хозяев, приурочены к определенному кругу видов и родов питающих растений и не могут жить и нормально развиваться на не соответствующих им организмах. В связи с явной приуроченностью патогенов к определенным растениям стало часто принятым обозначать виды грибов родовым названием их хозяев.

Эволюция грибов обычно тесно связана с эволюцией растения-хозяина и сопряжена с последней во времени и в пространстве.

Н.И. Вавилов еще в 1919 г. писал, что с появлением разнообразных форм растений-хозяев отдельные паразиты — монофаги становятся более разборчивыми в выборе сорта и у них в пределах данного вида возникают физиологические расы. Эти формы грибов получили название «биологические виды», или «физиологические виды» — по Хитчкоку и Карлетону, «специализированные формы», «*formae speciales*» — по Эриксону, «*species sorores*», «биологические расы» — Роструна и «Ge-

* Работа выполнена на Крымской опытно-селекционной станции ВНИИР имени Н.И. Вавилова.

wohnheitsrassen» — по Магнусу и отличаются только в отношении выбора тех или других питающих растений-хозяев [13, 16].

Существование у грибов форм, отличимых скорее биологически, чем морфологически, было известно еще Де Бари. Общее же внимание к этому явлению было привлечено в 90-х годах прошлого столетия известным шведским микологом Я. Эриксоном. С тех пор сделан огромный шаг на пути познания видовой и расовой специализации у грибов. В подходах к видовой и расовой специализации у грибов, а также в поисках иммунных форм исходным и основным и для нас всегда было следующее положение Н.И. Вавилова: «Чем слабее выражена специализация паразита по родам и видам растений-хозяев, тем меньше шансов на существование (а следовательно, и нахождение) иммунных сортов. Раз гриб не разбирает родовых и видовых особенностей, — неоднократно писал Н.И. Вавилов, — маловероятно, чтобы он реагировал на сравнительно менее глубокие морфологические и физиологические особенности сортов в пределах одного из видов, входящих в круг его хозяев» [1].

Однако практические достижения современной фитопатологии и иммунологии не всегда укладываются в эту общую схему. Сам Н.И. Вавилов неоднократно ссылался на исключения из этого правила. В частности, он писал, что заслуживают внимания критические замечания Фишера по поводу применения паразитов в качестве реактивов на родство хозяев [13]. Н.И. Вавилова тогда уже поражал факт, что некоторые патогены *Cronartium asclepiadeum*, *Puccinia isiscae*, будучи мало разборчивыми по отношению к разным семействам, реагируют на видовые различия, не заражая некоторые виды в пределах семейств и родов, на которых они паразитируют.

Н.И. Вавилов приводит как исключение из правила также ссылку Ар-

тура на работу Ханджерфорда и Оуэнса [14], в которой авторы указывают, что вид *P. glumarum* f. sp. *tritici* заражает 59 видов, принадлежащих родам *Elymus*, *Bromus*, *Phalaris* и др. В то же время не менее половины существовавших тогда сортов пшеницы проявляли иммунитет к этому грибу. Более того, этот патоген имеет физиологические расы, 17 из которых установлены еще при жизни Н.И. Вавилова и были ему известны [1].

Вышеизложенные теоретические предпосылки делали малообещающими поиски устойчивых сортов в пределах культуры к такому крайнему полифагу, какими являются грибы рода *Verticillium*, и в частности его виды *V. albo-atrum* Reinke et Berth Berthold и *V. dahliae* Kleb., поражающие свыше 2000 ботанических видов, многие травянистые, кустарниковые и древесные виды покрытосемянных растений из обоих классов — двудольных и однодольных [5]. Трудно было предполагать также наличие рас у этих патогенов. Однако, как показали наши исследования, гриб *V. dahliae* является ярким примером сочетания в грибом паразите полифагии с крайней специализацией, что согласуется с сообщениями ряда других исследователей [7, 8, 9].

По данным И. Айзека [15], *V. dahliae* поражает хмель, хлопчатник, люцерну, картофель, землянику, томаты. У этого полифага ряду ученых в последнее время удалось выявить видовую, затем расовую специфичность. В частности, на хлопчатнике в Средней Азии выявлены иммунологические сортовые различия в отношении вилта и физиологические расы гриба *V. dahliae* [7, 8, 9]. Имеются сообщения о выведении высокоустойчивых к вертициллезу сортов томата, перца, баклажана [6, 10, 12].

Нами в лаборатории иммунитета Крымской опытно-селекционной станции ВИР в результате иммунологического изучения мировой коллекции ВИР

и селекционного материала станции выявлены высокоустойчивые в поле и при искусственном заражении грибом *V. dahliae* сорта и гибриды земляники, томата, перца и баклажана [3, 4]. Все это сделало более оптимистичной нашу программу по изучению видовой и расовой дифференциации очень вредоносного для многих с.-х. культур широкоспециализированного гриба *V. dahliae*, реализация которой превратилось в 20-летнее очень трудоемкое и сложное по ряду причин исследование.

Благодаря собственным экспедиционным сборам увядающих растений и выделения в чистую культуру патогенов, а также любезной помощи коллег (С.Ф. Сидоровой, Э.П. Кропис, А.Г. Касьяненко, Г. Г. Матвеева, Н. С. Горшковой и др.) нами создана и изучена коллекция патогенных видов грибов рода *Verticillium*, содержащая более 2000 изолятов с 20 культурных и дикорастущих ботанических видов растений, охватывающая основные вертициллезные зоны бывшего СССР. В эту коллекцию входили патогенные изоляты грибов из больных растений овощных, плодовых и ягодных культур, произраставших в России, на Украине, Молдавии, Узбекистане, Казахстане, Таджикистане, Грузии, Армении и др.

Изучение этой коллекции, а также многочисленных местных изолятов гриба *V. dahliae* с растений томата, перца сладкого, баклажана и земляники позволили выявить культуральную и паразитическую неоднородность природной популяции гриба *V. dahliae*, а также установить патогенность для томатов других видов рода *Verticillium*. В частности, несмотря на то, что из увядающих томатов в чистую культуру выделялся только грибок *V. dahliae*, нам удалось искусственно заразить растения томата видами *V. albo-atrum*, *V. lateritium* и в меньшей мере — *V. nigrescens*, выделенными с хлопчатника в Средней Азии (табл. 1).

Перекрестные заражения томата, перца, баклажана и земляники изолятами гриба *V. dahliae*, выделенными с этих культур, показали их высокую взаимную патогенность (табл. 2). Так, среди изучавшихся изолятов гриба с томата патогенными оказались для томата 95%, для перца — 91, для баклажана — 92, для земляники — 100%. Все изоляты с томата, перца и баклажана оказались высокопатогенными для земляники. Это свидетельствует о широкой специализации гриба, что следует учитывать при подборе севооборотов в вертициллезных зонах, а также при создании искусственных инфекционных фонов при селекции на иммунитет.

Таблица 1

Патогенность для томата сорта Кубанский штамбовый видов гриба *Verticillium*, выделенных с различных растений-хозяев

Вид, раса	Изолят	Растение-хозяин	Симптомы, %					
			гибель	карликовость	некроз	хлороз	поражение сосудов	
							корня	стебля
<i>V. dahliae</i>	75	Томат	8	32	48	36	64	16
<i>V. dahliae</i>	P-13	Перец	28	56	68	28	56	24
<i>V. dahliae</i>	B-5/1	Баклажан	0	28	56	60	76	8
<i>V. dahliae</i>	B-94	Баклажан	14	8	44	12	48	4
<i>V. albo-atrum</i>	93	Хлопчатник	44	8	68	64	48	28
<i>V. nigrescens</i>	92	Хлопчатник	0	0	20	0	40	4
<i>V. lateritium</i>	95	Хлопчатник	20	8	24	0	16	0
<i>V. dahliae, раса 1</i>	90	Хлопчатник	12	16	36	0	40	0
<i>V. dahliae, раса 2</i>	91	Хлопчатник	12	24	36	4	48	0
Контроль (без заражения)			0	0	0	0	0	0

Таблица 2

Патогенность изолятов гриба *V. dahliae* для различных культур

Инокулируемая культура	Изоляты с культуры							
	томата		переца		баклажана		земляники	
	Т	Р (%)	Т	Р (%)	Т	Р (%)	Т	Р (%)
Томат	157	95	34	97	12	100	12	100
Перец	23	91	15	93	8	100	8	100
Баклажан	25	92	14	92	3	100	3	100
Земляника	18	100	7	100	8	100	8	100

Примечание. Т — всего изучено изолятов, Р — процент патогенных изолятов.

В теплице, климатической и вегетационной камерах поставлена серия опытов с искусственным заражением набора сортов томата, перца, баклажана и земляники определенным набором изолятов гриба *V. dahliae*, представляющим различные зоны страны, с целью изучения возможности расовой дифференциации патогена на указанных культурах.

При раздельном заражении 20 томатными изолятами гриба трех сортов томата обнаружено, что на сортах Расшог и Кубанский штамбовый могут паразитировать все изоляты, на

сортах же 69(5235 — только 70% тех же изолятов. Это свидетельствует о расовой неоднородности гриба на томате. Расовую неоднородность гриба *V. dahliae* на томате подтверждают данные табл. 3 и 4.

Различия по вирулентности установлены нами экспериментально и у изолятов гриба *V. dahliae* на землянике, перце и баклажане, что свидетельствует о наличии узкоспециализированных рас у этого патогена на указанных культурах. По всем изучавшимся культурам экспериментально подобраны сорта-дифференциаторы рас (табл. 4, 5, 6).

Таблица 3

Паразитическая неоднородность *V. dahliae* на томате при инокуляции 20 изолятами гриба

Сорт томата	Вирулентных изолятов, % выраженности симптомов			
	всего	слабая	средняя	сильная
69β3235	70	5	40	25
Расшог	100	0	15	85
Кубанский штамбовый	100	5	0	95

Таблица 4

Расовая дифференциация гриба *V. dahliae* на 4 сортах томата

Изолят	Регион изолята	Сорта-дифференциаторы				Race
		Кубанский штамбовый	Расшог	NCX317	VF-90	
390	Краснодар	S	S	S	S	1
387	Москва	S	S	S	R	2
343	Москва	S	S	R	S	3
389	Краснодар	S	T	R	R	4
105	Краснодар	S	R	T	S	5
334	Узбекистан	S		R	S	6

Примечание. R — устойчивость; S — восприимчивость; T — толерантность.

Таблица 5

Расовая дифференциация гриба *V. dahliae* на 6 сортах-дифференциаторах перца

Изолят	Сорта-дифференциаторы						Раса
	Августовский	Подарок Молдовы	Goroglood	Fusimiana	Великан	Молдова	
P-81	S	S	S	S	S	S	1
P-70	S	S	S	S	R	R	2
P-21-2	S	S	S	R	S	R	3

Таблица 6

Расовая дифференциация гриба *V. dahliae* на сортах земляники

Номер изолята	Эколого-географическое происхождение изолята	Реакция на заражение сортов-дифференциаторов земляники					Раса
		Южанка	Зенга Зенгана	Памятная	Ранняя Плотная	Луч ВИРа	
343/7	Краснодар	S	S	S	S	S	1
235/5	Ленинград	S	S	S	S	R	2
290/1	Краснодар	S	S	S	R	R	3
368/3	Краснодар	S	S	R	S	R	4
343/9	Краснодар	R	S	S	S	R	5
219	Краснодар	S	R	R	R	R	6

Таким образом, на примере гриба *V. dahliae*, изолированного с земляники, томата, перца, баклажана, экспериментально доказана возможность сочетания в грибном паразите полифагии с крайней специализацией. Это подтверждает положения, выдвинутые Н.И. Вавиловым в 1934 г., о том, что эволюционная тенденция выражается в переходе от всеядности и многоядности паразита к специализации и от полифагии к монофагии.

ЛИТЕРАТУРА

1. Вавилов Н.И. Проблемы иммунитета культурных растений // Избр. тр. М.; Л, 1964. Т. 4. — 2. Говорова Г.Ф. Результаты изучения иммунитета овощных и плодово-ягодных культур к важнейшим заболеваниям // Микол, и фитопатол., 1976. Т. 10. Вып. 4. С. 298-302. — 3. Говорова Г.Ф. Итоги иммунологического изучения мировой коллекции томатов // В кн.: Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции, 1979. Т. 64. Вып. 1. С. 66—69. — 4. Говорова Г.Ф., Лукьяненко А.Н. Вертициллезное увядание томатов и исходный материал для селекции

на иммунитет // В кн.: Тез. докл. Всес. конф. «Проблемы и пути повышения устойчивости растений к болезням и экстремальным условиям среды в связи с задачами селекции». JL, 1981. Ч. 4. С. 93-94. — 5. Жуковский П.М. Генетические основы происхождения физиологических рас грибного паразита и поиски устойчивого генотипа растения-хозяина // Генетика, 1965. №6. С. 137-148. — 6. Жученко А.А. Генетика томатов. Кишинев, 1973. — 7. Касьяненко А.Г., Горьковцева Е.А., Рябова И.М. Физиологические расы возбудителя вертициллезного вилта хлопчатника и их биотипы // В кн.: Генетическая изменчивость возбудителя вилта и пути повышения вилтоустойчивости хлопчатника. Душанбе: Дониш, 1978. С. 32-46. — 8. Молчанова Р.П. Распространение грибов рода *Verticillium* в почвах хлопкосеющих районов Таджикистана, их морфология и патогенность // В кн.: Генетическая изменчивость возбудителя вилта и пути повышения вилтоустойчивости хлопчатника. Душанбе, 1978. С. 15-26. — 9. Сидорова С.Ф. Внутривидовая дифференциация *Verticillium dahliae* Kleb // Микол, и фитопатол., 1976. Т. 10. Вып. 4. С. 261-264. —

10. Харькова А.П. Селекция овощных культур на устойчивость к болезням // В кн.: Селекция и семеноводство овощных культур. Кишинев, 1972. С. 66-73. —
11. Biffen R.H. // J. Agr. Sci (Cambridge), 1907. Part 2. P. 109-128. — 12. Bringhurst R.S., Hansche P.E., Voth V. // Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., 1968. V. 92. P. 369-375. — 13. Fischer Ed. Die biologischen Arten der parasitischen Pilze und die Entstehung neuer Formen in Pflanzenreich, 1903 (цит. по: Вавилов), 1964. — 14. Hungerford C.W., Owens C.E. // Jour. Agr. Res., 1923. V. 25. P. 363-402. — 15. Isaac I. Speciation in *Verticillium* // Ann. Rev. Phytopathol., 1967. V. 5. P. 201-222. — 16. Klebahn H. // Versuch einer Gesamtdarstellung ihrer biologischen Verhältnisse. Berlin, 1904. — 17. Knight T.A. Pamphleter, 1815. V. 6 (цит. по: Biffen), 1907.

Рецензент — д. с.-х. н., проф. В.И. Глазко