

**ЗНАЧЕНИЕ ПРАВИЛ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ПАРАЗИТОЛОГИИ  
В. А. ДОГЕЛЯ ДЛЯ ОБЩЕЙ ПАРАЗИТОЛОГИИ РАСТЕНИЙ<sup>1</sup>**

(На примере фитопатогенных грибов)

Э. И. Слепян

Ботанический институт АН СССР, Ленинград

Анализ взаимоотношений фитопатогенных грибов с их растениями-хозяевами убеждает, что различные формы этих взаимоотношений подтверждают большинство правил экологической паразитологии, установленных В. А. Догелем. Эти правила, таким образом, имеют общебиологическое значение и могут быть использованы для построения общей теории паразитологии растений.

Многообразие паразитических организмов и паразитарных систем в природе свидетельствует о необходимости построения общей теории сравнительной экологической паразитологии, которая могла бы объединить, сопоставить и объяснить все случаи возникновения паразитизма с единой точки зрения. Создание сравнительной экологической паразитологии даст возможность охватить в одной теории все формы взаимоотношений паразитических организмов и их хозяев вне зависимости от их принадлежности к растительному или животному миру. Теоретическое и практическое значение подобной теории очевидно и можно лишь подчеркнуть, что оно существенно не только для паразитологии, но и для эпидемиологии и патологии.

Убеждение в том, что общая паразитология должна включать в себя паразитологию животных и растений высказывалось неоднократно. Его придерживались, в частности Скрябин (1923) и Павловский (1946). Однако как самостоятельная дисциплина и как часть общей и сравнительной паразитологии паразитология растений еще не оформлена, хотя многие консументы первого порядка — представители различных систематических групп вирусов, бактерий, грибов, цветковых растений, нематод, клещей и насекомых — рассматриваются обычно как истинные паразиты растений (Правдин, 1950; Парамонов, 1962; Слепян, 1964; Бейлин, 1968, и др.). Справедливость этого обосновывается тем, что перечисленные организмы не только используют растения как среду обитания и источник питательных веществ, но и возлагают на растение частично или полностью задачу регуляции своих взаимоотношений с внешней средой. Таким образом, сущность связей этих организмов с их растениями-хозяевами соответствует критериям, отличающим, как показал Догель (1962), виды, характеризующиеся паразитическим образом жизни.

Паразитизм многих фитопатогенных организмов дает возможность оценить их связи с растениями-хозяевами с точки зрения закономерностей, установленных в экологической паразитологии животных. Это может способствовать выявлению единых закономерностей экологической паразитологии, правомерных для паразитов животных и растений животного и

<sup>1</sup> Содержание статьи было доложено 27 марта 1969 г. на Четырнадцатом ежегодном Чтении памяти чл.-корр. Академии наук СССР, профессора Валентина Александровича Догеля.

растительного происхождения. Тем самым будут созданы предпосылки для построения общей теории экологической паразитологии.

Среди теоретических основ современной экологической паразитологии животных особое значение имеет система обобщений, принадлежащих Догелю (1938, 1948, и др.) и известных под именем правил экологической паразитологии. Они были подтверждены большим числом исследований. Это оправдывает намерение выяснить их значение для случаев паразитарных взаимоотношений с хозяевами, которыми характеризуются фитопатогенные организмы и, в частности фитопатогенные грибы. Рассмотрим каждое из правил в отдельности.

**Правило 1.** Экстенсивность и интенсивность заражения и его разнообразие увеличиваются с возрастом хозяина.

Причинами подобного увеличения является то, что с возрастом объем потребляемой пищи как источника заражения и площадь питания для паразитов становятся большими и многие паразиты переживают в организме хозяина с более ранних сроков заражения. Первая из названных причин, естественно, не имеет значения для растений. В то же время вторая и третья причины играют при их заражении большую роль. Действительно, поражение фитопатогенными грибами осуществляется в течение периодов вегетации как однолетних, так и многолетних растений многократно, причем число, площадь и объем метамеров (листьев, узлов, междоузлий стебля и т. д.) в процессе онтогенеза растений закономерно возрастают. У *Corylus avellana* L., например, в первый год жизни образуются лишь 4 листа, у *Acer pseudoplatanus* L. — 2—3 пары листьев и т. д. (Васильченко, 1960), тогда как у взрослых растений число их достигает многих тысяч. В связи с закономерным разрастанием и образованием большого числа гомологичных органов, происходящими в онтогенезе растений, с их возрастом количественно и качественно увеличивается и заражение фитопатогенными грибами. Так, однолетние сеянцы *Larix sibirica* Ledeb. поражаются *Hartigella laricis* Hart. в среднем на 32%, а двухлетние — на 98% (Алелекова, 1967). Протяженность гнили древесины, вызываемой *Fomitopsis annosa* (Fr.) Karst., за 110—120 лет в среднем достигает у *Picea* 5.5 м, у *Abies* 6.8 м, у *Larix* 2.8 м и у кедра 4.3 м (Негруцкий, 1963). С ранних сроков онтогенеза у растений обычно сохраняется заражение грибами-возбудителями раков, язв, трахеомикозов, различного типа ржавчины и т. д.

**Правило 2.** Качественный состав паразитов меняется с возрастом хозяев тем сильнее, чем резче изменяется в процессе онтогенеза экология последних.

Это правило свидетельствует о том, что каждому возрастному периоду в онтогенезе свойственна особая паразитарная «нозологическая физиономия», т. е. комплекс патологических форм, вызываемых паразитами, преимущественно поражающими организмы той или иной возрастной группы (ср.: Лазарев, 1947; Андриевский, 1954, и др.). По сравнению с животными изменения экологии растений в онтогенезе менее значительны. В большей мере они свойственны гидрофитам, у которых вначале формируются подводные, а затем надводные органы; цветковым растениям-паразитам (*Scrophulariaceae*, *Loranthaceae*, *Cuscutaceae*, *Orobanchaceae*, *Rafflesiaceae*) в связи с преобразованием режима их питания после начала паразитирования, а также растениям, образующим кроны, смыкающимся кронами, достигающим большой облиственности и переходящим в процессе роста из одного яруса фитоценоза в другой, что влечет за собой видоизменение микроклиматического режима в пространстве, занимаемом растениями. В связи с этим, а также в связи с изменениями структурных, физиологических и биохимических особенностей растений в каждом их возрасте условия для заражения, таким образом, неодинаковы. Свидетельства подобных отличий многочисленны. «Детской» болезнью сосен является обыкновенное шютте, вызываемое *Lophodermium pinastri* Chev.

В первый год развития всходы сосен поражаются *Fusarium* sp. sp., на 2—3-й годы — *Coleosporium* sp. sp., на 3—4-й — *Melampsora pinitorqua* A. Br., на 4-й и последующие годы — *Phacidium infestans* Karst. Возбудитель снежного шютте *Phacidium infestans* Karst. заражает преимущественно лишь сосны, достигающие 30—40 см в высоту. При таком росте часть их органов оказывается во втором слое снега, температура в котором (2—3°) благоприятствует инфекции (Журавлев, 1963). Погруженные в воду стебли *Callitriche autumnalis* L. и *C. vernalis* L. в большей степени поражаются грибом *Sorodiscus callitrichis* Lagerh. et Winge., чем надводные.

В целом все растения, если сопоставить их как хозяев фитопатогенных грибов и иных паразитов, могут быть разделены по меньшей мере, по-видимому, на 4 группы (Гойман, 1954). К первой из них относятся непоражаемые в начале и поражаемые в конце онтогенеза, ко второй — поражаемые в начале онтогенеза и непоражаемые в его конце, к третьей — непоражаемые в начале и в конце онтогенеза и поражаемые в средние возрастные сроки и к четвертой — поражаемые в начале и в конце онтогенеза и непоражаемые в среднем возрасте.

*Правило 3.* Состав паразитов богаче и разнообразнее у хозяев, питающихся животной пищей, и менее богат и разнообразен у хозяев, питающихся пищей растительной.

В отношении растений-хозяев это правило неприменимо. Разнообразие видов паразитических фитопатогенных грибов, поражающих насекомоядные растения, — *Drosera*, *Pinguicula* и т. д., весьма невелико, в частности виды *Pinguicula* (*P. vulgaris* L., *P. villosa* L., *P. alpina* L. и др.) заражаются, по-видимому, лишь одним специфичным видом гриба — *Ustilago pinguiculae* Rostr., вызывающим головню андроцея. По наблюдениям Ячевского (1933), в Ленинградской области этот гриб поражает тычинки *Pinguicula vulgaris* L. во всех местах ее произрастания на болотах.

*Правило 4.* Раньше всего поражаемые организмы заражаются большей частью видами паразитов, не требующими для своего развития промежуточных хозяев.

Было отмечено, что в первую очередь хозяева заражаются также такими паразитами, которые активно в них проникают (Полянский и Шульман, 1956). Далее было установлено, что размер диссеминалу паразитов (спор простейших, яиц гельминтов и т. д.) должен быть меньше размера их промежуточных хозяев. Наконец, было выяснено, что заражению благоприятствуют прямой контакт ювенильных и половозрелых особей хозяев или по меньшей мере их пространственная близость. В случае же изоляции личиночных популяций у особей, их слагающих, возникает особый «личиночный» состав видов паразитов, исчезающий с возрастом.

Сопоставление патологических явлений у растений показывает, что сформулированное правило вполне правомерно для их паразитарных микозов. Заражение различными видами грибов, развивающимися с участием промежуточных растений-хозяев, а также заражение некоторыми видами грибов, осуществляющееся с помощью насекомых-переносчиков, совершается обычно позже, чем заражение растений видами грибов, споры которых разносятся воздушными течениями или же водой. В более поздние календарные сроки в период вегетации обычно происходит заражение растений различными видами *Uredinales*, развитие которых происходит на двух видах растений, а также некоторыми видами базидиомицетов, переносимых насекомыми. Так, эцидии *Cronartium flaccidum* Wint. образуются на ветвях видов *Pinus*, а телеитостадия и уредостадия его протекают на видах *Pedicularis*, *Verbena*, *Impatiens* и т. д. Заражение *Cronartium flaccidum* Wint. различных видов *Pinus* происходит в их онтогенезе обычно позже, чем заражение грибами, не требующими второго растения-хозяина, например *Lophodermium pinastri* Chev., видами *Fusarium*, *Alternaria*, *Cladosporium* и т. д. Также в более поздние сроки заражаются сосны и другие хвойные гименомицетом *Stereum sanguinolent-*

tum (Alb. et Schw.) Fr., переносимым самками *Sirex gigas* L., у которых гриб на оидиальной стадии развития находится в основании яйцеклада (Parkin, 1942). В большинстве случаев все стигматомикозы, вызываемые у плодов грибами, переносимыми *Hemiptera*, являются по сроку возникновения вторичными.

Активное проникновение в поражаемые органы растений-хозяев наблюдается у многих видов паразитических грибов. Первой их особенностью, связанной с возможностью активного проникновения в растение, является значительное превышение осмотического давления в ростковых трубках грибов над осмотическим давлением в клетках покровных и подлежащих под ними тканей. Так, посредством механического давления инфицирует *Colletotrichum lindemuthianum* Br. et Cav. бобы *Phaseolus*, *Urocystis occulta* Rabh. — стебли проростков *Secale cereale* L. и т. д. (Dey, 1919; Ling, 1940). Осмотическое давление в гифах *Pythium debaryanum* Hesse равно 54 атм. (Hawkins and Harvey, 1919), в ростковых трубках *Uromyces fabae* DB. — 44.25 атм., что почти в 5 раз больше осмотического давления в клетках поражаемых этим грибом органах растения-хозяина *Pisum sativum* L., осмотическое давление в которых равно 9.15 атм. (Thatcher, 1942).

Второй особенностью грибов, позволяющей им активно проникать в растения, является выделение их гифами ферментов, вызывающих локальный лизис оболочек клеток поражаемых органов. Из числа этих ферментов наиболее существенны гидролазы, в первую очередь гидролазы глюкозидов (полигалактуроназа, целлюлаза,  $\beta$ -глюкозидаза) и гидролазы эфиров карбоновых кислот (пектинэстераза). Эти ферменты при совместном действии вызывают разрушение комплексов целлюлозы и лигнина, разложение целлюлозы и пектиновых соединений, тем самым давая возможность гифам проникнуть в тело растения. Наличие ферментных систем, разрушающих оболочки клеток растений-хозяев, установлено у многих видов паразитических грибов, в частности у видов *Puccinia*, *Sclerotinia*, *Pythium*, *Botrytis*, *Stachybotrys*, *Colletotrichum* и т. д. (Gothoskar et al., 1953; Ashour, 1954; Jermyn, 1956; Echandi and Walker, 1957; Sumere et al., 1957; Hancock and Millar, 1965, и др.).

Размер спор грибов, по-видимому, не имеет особого значения для увеличения вероятности заражения растений. Обычно он варьирует в пределах 5—15 мк и, таким образом, споры много меньше обычных клеток эпидермы высших растений. В целом у грибов, как и у высших растений, что отмечено Инголдом (1957), наблюдается борьба двух тенденций — тенденции к образованию огромного числа очень мелких спор, легко распространяющихся, но в связи с ограниченностью запаса пластических веществ, имеющих незначительные шансы на выживание, и тенденции к образованию небольшого числа крупных спор, труднее распространяющихся, но в связи с увеличенным запасом пластических веществ, имеющих большие шансы на выживание. Для паразитических грибов преимущественно характерна первая тенденция. Например, виды *Puccinia* на 0.4 га слабо зараженной пшеницы продуцируют до 10 млрд уредоспор, в эцидиопустулах *Puccinia graminis* Pers. на одном кусте барбариса формируется до 64 млрд эцидиоспор и т. д. (Levine, 1928; Stackman and Christensen, 1946).

Последнее условие, существенное для заражения паразитами, развивающимися без промежуточных хозяев, — непосредственный контакт или пространственная близость ювенильных и половозрелых особей поражаемых организмов, вполне может быть распространено и на растений-хозяев. Как известно, особи растений-доминантов и ассектаторов в пределах кружева ареала не отдалены друг от друга на столь большие расстояния, что споры грибов с одного растения не могут быть перенесены тем или иным путем на другое. При изучении луговых ценозов было установлено (Работнов, 1950), что виды травянистых многолетних растений, хозяева разнообразных видов паразитических грибов, обычно произрастают в тесной близости друг к другу в течение большого числа лет, сохраняясь длительные сроки на отдельных стадиях жизненного цикла — в ювениль-

ном, половозрелом или же в сенильном состоянии. Этот и многие иные примеры свидетельствуют, что вероятность избежать заражения у каждой из особей поражаемых видов растений весьма невелика.

*Правило 5.* Изменение экстенсивности и интенсивности заражения, от каких бы причин они ни происходили, обычно совершается в одном и том же направлении, т. е. усиление экстенсивности заражения сопровождается повышением его интенсивности, а ослаблению экстенсивности заражения сопутствует уменьшение его интенсивности.

Опыт количественного изучения паразитизма убеждает, что его наиболее характерными численными показателями являются не абсолютные величины заражения, мало сравнимые друг с другом из-за отличий объемов популяций хозяев, возраста слагающих их особей и т. д., а относительные величины, в частности, экстенсивность и интенсивность заражения. Примерами зависимости между экстенсивностью и интенсивностью заражения являются их изменения при поражении яблонь и груш *Gymnosporangium tremelloides* Htg., *Fusicladium dendriticum* Fuck., *Sphaeropsis malorum* Peck., *Monilia fructigena* Pers., при поражении косточковых плодовых *Monilia cinerea* Bonord, *Cytospora leucostoma* Sacc. *Clasterosporium carpophilum* (Lév.) Aderh., *Verticillium albo-atrum* Reinke et Berthold и т. д.

*Правило 6.* Разнообразие, экстенсивность и интенсивность заражения хозяев паразитами в большинстве случаев повышаются в весенне-летний период и явно уменьшаются зимой.

Поражение растений большинством видов фитопатогенных паразитических грибов обычно осуществляется с началом весеннего развития вегетативных, репродуктивных и смешанных почек и с началом функционирования проводящей системы осевых органов. Подобная приуроченность имеет место вне зависимости от ареала поражаемых растений и в значительной мере вне зависимости от их принадлежности к той или иной жизненной форме. Показательным примером, свидетельствующим о применимости сформулированного правила к грибам, является изменение качественного состава фикомицетов, базидиомицетов и дейтеромицетов в юго-западных Кызылкумах. Число видов фикомицетов в них весной равно 33, летом — 6, осенью — 2; число видов базидиомицетов весной равно 51, летом — 6, осенью — 2, а число видов дейтеромицетов весной равно 210, летом — 110 и осенью — 81 (Гапоненко, 1965). В Нахичеванской АССР в мае—июне наблюдается интенсивное развитие видов *Ramularia*, *Ovularia*, *Scolecotrichum*, *Cercospora*, *Didymaria*, *Fusicladium*, *Cercosporella*, но к осени сохраняются лишь представители первых двух родов (Ахундов, 1968).

В осенний и зимний периоды у листопадных растений сохраняется лишь заражение грибами, обитающими в тканях осевых органов и в зимующих почках, тогда как грибы, поражающие листья, цветки, плоды и семена сохраняются после опадения последних лишь в мероциенозе, т. е. в ценозе, возникающем из органических остатков (Давиташвили, 1945).

В ряде случаев усиление заражения растений отдельными видами фитопатогенных паразитических грибов наблюдается и в осенний период, если заражение осуществляется лишь при температуре воздуха, пониженной по сравнению с летней температурой, а также тогда, когда у растений в течение летнего периода и осенью происходит формирование новых поражаемых органов, так как большинство видов грибов избирательно заражает органы растений лишь в начале развития, когда в них велик объем меристем. Так, *Ruccinia glumarum* Erikss. et Henn., зимующая на озимых посевах злаков, заражает их более интенсивно при пониженных температурах, в частности, при 4—11°, и таким образом, она в большей мере развивается весной и осенью (Горленко, 1968). *Ustilago maydis* (DC.)

Сда. заражает надземные органы кукурузы как весной, так и осенью в те сроки, когда происходит заложение и начало развития дополнительных вегетативных и репродуктивных почек.

*Правило 7.* Наибольшим разнообразием эндопаразитов отличаются всеядные животные, особенно питающиеся в значительной мере беспозвоночными.

Возможность применения этого правила к растениям-хозяевам в настоящее время отсутствует. Оно не подтверждается и примером грибов, паразитирующих на насекомоядных растениях, так как общность видового состава этих грибов с видовым составом грибов, паразитирующих на перевариваемых насекомоядными растениями насекомых, требует исследования.

Однако подобная общность, по-видимому, возможна. В пользу этого говорит то, что многие виды *Moniliales*, *Mycangiaceae*, известного рода базидиомицетов *Septobasidium* и т. д. (Couch, 1938; Miller, 1940) паразитируют как на растениях, так и на насекомых (*Homoptera*, *Diptera* и др.), являющихся жертвами насекомоядных растений.

*Правило 8.* Хозяева, питающиеся одинаковой пищей, характеризуются большим числом общих или близкородственных видов эндопаразитов.

Анализ распространения этого правила при различных условиях становления паразитизма показал, что видовой состав паразитов определяется различными соотношениями филогенетического родства и экологического, в том числе и трофологического, своеобразия их хозяев (Марков, 1953, и др.). Наибольшим сходством в составе видов эндопаразитов обладают независимо от филогенетического родства экологически близкие хозяева при одинаковых условиях существования. Формально экологически близкие хозяева, обитающие в разных условиях существования, по составу видов эндопаразитов различны. Хозяева, обладающие ограниченным экологическим сходством, в одинаковых условиях существования могут иметь близкородственных видов паразитов, независимо от степени своего филогенетического родства. Хозяева, не имеющие общих черт в экологии, даже при наличии филогенетического родства обладают наименьшим сходством в составе видов эндопаразитов.

Хотя по своему каноническому определению приведенное правило не может быть непосредственно распространено на паразитарные микозы растений, его содержание имеет к ним прямое отношение. Действительно, экологически сходные, но филогенетически обычно неродственные или не близкородственные виды растений — компоненты одного фитоценоза — во многих случаях поражаются общими видами паразитических грибов. Так, виды *Actinidia* и *Schisandra chinensis* (Turcz.) Baill., а также *Vitis amurensis* Rupr., произрастающие в одних и тех же лесных фитоценозах Дальнего Востока, одновременно поражаются *Botrytis cinerea* Pers., *Monilia fructigena* Pers. и *Discosia artocreas* Fr., причем для видов *Actinidia* и *Schisandra chinensis* (Turcz.) Baill. общим паразитом является также *Pythium debaryanum* Hesse (Аблакатова, 1965). *Claviceps purpurea* Tul. в травянистом ярусе фитоценозов Казахстана паразитирует на видах *Agropyrum*, *Alopecurus*, *Aneurolepidium*, *Bromus*, *Dactylis*, *Digraphis*, *Elymus*, *Festuca*, *Hierochloë*, *Hordeum*, *Phleum*, *Phragmites*, *Poa*, *Psathyrostachys*, *Roegneria*, *Secale*, *Stipa*, *Triticum*, а также на *Leucopoa karatavica* (Bge.) V. Crecz. et Bobr. (Шварцман, 1962).

Далее, деревья, кустарники и растения иных жизненных форм могут быть формально экологически близки, но даже в том случае, если они филогенетически родственны, состав поражающих их видов паразитических грибов во многом различен, что связано с биотопическими и другими отличиями фитоценозов, к компонентам которых эти растения-хозяева относятся. Свидетельством сказанному являются различия микозов у *Pinus pumila* (Pall.) Rgl. и *Pinus silvestris* L., видов *Pinus*, *Picea*, *Abies* и *Larix* и т. д. Для видов *Abies* характерно, например, поражение *Melampsorella*

caryophyllacearum (Link.) Schroet., а для видов *Picea* — поражение *Trametes abietis* Sacc. и т. д.

Растения различных жизненных форм как совершенно неродственные друг с другом, так и филогенетически близкие, в сходных условиях существования могут быть поражены и общими видами паразитических грибов. В пользу этого свидетельствует то, что *Phellinus pini* (Thore ex Fr.) Ril. в сходных условиях произрастания заражает не только виды родственных родов *Abies*, *Larix*, *Picea* и *Pinus*, но и виды неродственных с ними и друг другу родов *Acer* и *Crataegus*, а *Ganoderma applanatum* Pat. соответственно заражает виды *Abies*, *Pinus*, *Picea*, а также *Populus*, *Ulmus*, *Quercus* и т. д., *Armillariella mellea* (Vahl. ex Fr.) Karst. поражает в экологически сравнимых фитоценозах более двухсот видов деревьев, кустарников и полукустарников, принадлежащих к хвойным и к различным семействам двудольных (*Rosaceae*, *Betulaceae*, *Oleaceae*, *Salicaceae*, *Fagaceae*, *Ulmaceae* и т. д.) (Соколов, 1964).

Показательным примером наименьшей общности в составах видов паразитических грибов при наличии филогенетического родства, но при отсутствии экологического сходства растений-хозяев, являются составы видов грибов, поражающих *Betula pana* L., *Betula verrucosa* Ehrh. и *Betula pubescens* Ehrh. Последние виды в отличие от первого инфицируются многими *Polyporaceae*, в частности *Phellinus igniarius* (L. ex Fr.) Quel., *Inonotus obliquus* (Pers.) Pil., *Fomes fomentarius* Gill., *Oxyporus populinus* (Fr.) Donk., *Piptoporus betulinus* (Bull.) Karst. и т. д.

*Правило 9.* Стадный образ жизни животных и в связи с этим одомашнивание приводят к качественному и количественному обогащению состава видов их паразитов.

Это правило может быть подтверждено на различных микозах многих видов растений. Возникновение в природных условиях популяций последних с большим числом особей, обычное для деревьев, кустарников, трав и растений других жизненных форм (например, в таких ассоциациях как *asciculidendrosa*, *fruticosa*, *graminosa*, *magniherbosa* и т. д.), образование клонов растений того или иного пола (например, клонов *Populus tremula* L.); контакты корневых систем растений и появление вследствие этого связей их особей и т. д. обуславливают, как правило, усиление заражения отдельных особей растений и их популяций в целом. Свидетельством такого усиления являются рост заражения стволов в древостоях различными *Polyporaceae*, увеличение зараженности раковыми микозами, например, *Dasyscypha willkommii* Htg., *Nectria galligena* Bres., *Endothia parasitica* (Murr.) And. et And., распространение *Armillariella mellea* (Vahl. ex Fr.) Karst. и т. д.

К аналогичному результату приводит также искусственное создание монокультур растений и загущение их посевов. Например, *Rhizoctonia solani* Kühn более интенсивно поражает арахис при увеличении плотности посевов, приводящем к повышению влажности почвы и надземного слоя воздуха (Горленко, 1968, и др.).

Одомашнивание и введение в культуру растений также имеет следствием обогащение состава их микозов. Так, акклиматизация на Дальнем Востоке различных косточковых плодовых приводит к их заражению местным аскомицетом *Polystigmina ussuriensis* (Naum.) A. Proc. (Аблакатова, 1965, и др.), в Гиссарском хребте создание виноградников приводит к их заражению *Gloesporium ampelophagum* Sacc., паразитирующем на дикорастущем виде *Ampelopsis* (Панфилова, 1965), на Северном Кавказе *Colletotrichum malvarum* (A. Br. et Cap.) Southw. с дикорастущих *Malva* переходит на хлопчатник и т. д.

Нельзя не подчеркнуть, что увеличение числа видов паразитических грибов на акклиматизируемых растениях, а также на растениях, возделывание которых расширяется, связано с тем, что многие патогенные грибы характеризуются природной очаговостью. Резерватами *Plasmodiophora brassicae* Woronin служат *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medic. и многие

другие дикорастущие Brassicaceae, и резерватами *Synchytrium endobioticum* (Schilb.) Perc. — *Solanum alatum* Moench, *S. dulcamara* L., *S. nigrum* L., *Hyoscyamus niger* L., *Lycium barbatum* L., *Nicandra physaloides* (L.) Gaertn., виды *Physalis*, *Datura metel* L., *D. stramonium* L. и т. д.

**Правило 10.** В отдельных местностях доминируют паразиты наиболее частых видов хозяев.

При исследовании микозов отдельных видов растений в растительных формациях и ингрегациях становится очевидным, что наибольшую количественную роль среди них играют грибы, паразитирующие на растениях-доминантах, в первую очередь на коннекторах и патулекторах. Так, например, во многих ельниках, в частности в *picetum oxalidosum*, *picetum vaccinosum* и т. д. и в сосняках, в частности в *pinetum oxalidosum*, одним из наиболее распространенных фитопатогенных грибов является *Armillariella mellea* (Vahl. ex Fr.) Karst. (Соколов, 1964). На нагорных и низменных берегах р. Урал в дубово-вязовых, тополево-вязовых и тополево-ивовых лесах преобладают грибы, поражающие виды *Quercus*, *Ulmus*, *Populus* и *Salix*, в частности *Phellinus igniarius* (L.) Quel., *Fomes fomentarius* (L.) Gill., *Laetiporus sulphureus* (Bull.) Bond. et Sing., *Polyporus brumalis* Pers. ex Fr., *Lentinus tigrinus* Fr., *Daedalea quercina* (L.) Fr. и т. д. (Шварцман, 1962). Однако здесь нельзя не подчеркнуть, что географический ареал и географическая зона наибольшей вредоносности того или иного вида фитопатогенных грибов не одно и то же. На их отличия обратил специальное внимание Наумов (1952). Так, вид *Clasterosporium carpophilum* (Lev.) Aderh. наиболее вреден в Средней Азии, *Phytophthora infestans* DB. — в северо-западных районах европейской части СССР, *Russinia triticea* Erikss. — в некоторых районах Украины, Центрально-черноземной полосы, Северного Кавказа и Среднего Поволжья.

**Правило 11.** Редкость хозяина в той или иной местности, часто характеризующая близость к границам распространения, способствует обеднению состава видов его паразитов, в особенности являющихся узко специфичными.

Уменьшение численности, наблюдающееся у популяций многих видов растений близ границ их ареалов, обычно сопровождается и обеднением качественного и количественного состава их паразитов. Примерами подобного обеднения являются уменьшение зараженности дубов, вызывающее увядание аскомицетом *Endoconidiophora fagacearum* Bretz., которое наблюдается при убывании численности дубов в Озарских и Аппалачских горах (Бриц, 1956), снижение к северу центральной части северного клеверного пояса США зараженности *Medicago sativa* L., *M. lupulina* L., *Lotus corniculatus* L., *Onobrychis viciifolia* Scop., *Trifolium hybridum* L. и *Trifolium incarnatum* L. возбудителем рака *Sclerotinia trifoliorum* Erikss. (Хансон и Крейтлоу, 1956), исчезновение севернее 45—48 параллели в районах возделывания пшеницы возбудителя ее стеблевой головки *Urocystis tritici* Koern. (Горленко, 1968) и т. д. В ряде случаев отдаленность какой-либо популяции того или иного вида растения-хозяина от основного района его ареала не приводит к отсутствию в этой популяции специфичных видов паразитических грибов. Например, в популяциях *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott., сохранившихся в Белгородской области, обнаруживается его характерный паразит *Milesia carpatica* (Wrobl.) Foull. и т. д. Подобные явления, по-видимому, объединяются вторичным возникновением дизъюнкции ареала растения-хозяина, исторически первично являвшегося сплошным (Брежнев, 1964).

**Правило 12.** Состояние спячки хозяина сильно отражается на составе видов его паразитов и на их поведении.

Сравнение состава видов паразитических грибов в покоящихся органах растений — в спящих почках, в корневищах, в клубнях, в луковицах и в семенах, не прорастающих по нескольку лет, показало, что разнооб-



разие паразитирующих в них грибов уменьшено по сравнению с разнообразием грибов, поражающих вегетирующие особи растений. Так, например, плоды *Juglans regia* L. заражаются *Trichosporium atratum* (Fr.) Sacc., *Gloeosporium epicarpium* Thüm., *Marssonina juglandis* (Lib.) P. Magn., *Diplodia nucis* Brun., *Phomopsis semenis* Belan., плоды *Castanea sativa* Mill. заражаются *Phoma endogena* Speg., *Alternaria tenuis* Nees., *Helminthosporium sativum* P., K. et B., *Stachybotrys alternans* Bon., в то время как число видов грибов, поражающих осевые органы и листья этих растений, много больше.

**Правило 13.** Миграции хозяев, особенно длительные и длинные, оказывают крайне сильные воздействия на состав видов их паразитов, притом тем более сильное, чем больше разнятся экологические условия на крайних пунктах миграций.

Это правило применимо к видам растений-хозяев, диссеминация плодов и семян которых осуществляется на большие расстояния с помощью анемохории, гидрохории, зоохории и антропохории, и к паразитическим грибам, поражающим не только плоды и семена, но и развивающиеся вегетирующие растения. Примером подобных грибов может быть *Epiclhoë typhina* (Pers.) Tul., мицелий которого в покоящемся состоянии находится в зародыше и в эндосперме зерновок *Festuca rubra* L. (Sampson, 1933).

**Правило 14.** В изолированных небольших водоемах и на изолированных от материка островах состав видов паразитов случайный и обедненный.

Это правило может быть подтверждено примером многих микозов растений. Гукер (Hooker, 1844, и др.) показал, что на Фольклендских островах и на Огненной Земле фитопатогенные грибы представлены в основном космополитическими видами, такими, как *Coriolum versicolor* (L.) Quel., *Cladosporium herbarum* Link. и т. д. По данным А. А. Ячевского (1933), на Новой Земле известно 175 видов сапрофитных и паразитических грибов, принадлежащих к 83 родам, тогда как на Аляске число видов этих грибов равно 252 и они относятся к 126 родам. В Австралии и на многих островах отсутствуют *Synchytrium endobioticum* (Schilb.) Perc., а также *Ustilago maydis* (DC.) Cda. В ряде случаев в условиях островной изоляции возникают местные виды фитопатогенных грибов, примером которых может быть поражающий кукурузу на Филиппинских островах вид *Sclerospora philippinensis* (Weston, 1923).

Определение состава видов фитопатогенных паразитических грибов на высших растениях островов и водоемов связано в значительной мере с их переносом птицами и с разносом водными и воздушными течениями. Так, птицы переносят *Endothia parasitica* (Murr.) And. et And., *Synchytrium endobioticum* (Schilb.) Perc. и многие другие виды грибов. На покровах *Dendrocopos pubescens* L. было обнаружено 0.5 млн спор, на покровах *Certhia familiaris americana* Wp. — 0.25 млн и т. д. (Heald and Studhalter, 1914). Уредоспоры *Puccinia* переносятся воздушными течениями до высоты 5000 м, конидии *Alternaria* и *Helminthosporium* — до высоты 4500 м (Stakman et al., 1923), что благоприятствует и дальности их разлета.

**Правило 15.** Экологическая изоляция хозяев, ведущих чисто подземный образ жизни, или отрывающихся от земли вследствие перехода к древесному образу жизни, приводит к сильному обеднению и к случайности состава видов их паразитов.

Подземный образ жизни характерен для ограниченного числа видов растений. Их примером могут быть грибы рода *Elaphomyces*. Микозы этих грибов редки, но среди их возбудителей характерны виды рода *Cordyceps*, обычно, однако, инфицирующие насекомых.

Состав видов паразитических грибов, заражающих эпифитные растения, в том числе паразитические цветковые, не разнообразен, но в нем имеются, тем не менее, некоторые специфические виды. К числу их относятся *Ullomyces wellmanii* Jenkyns, паразитирующий на *Phoradendron* (Wellman, 1962), *Dothidea sordidula* Lev., паразитирующая на *Amyema* (Van Leeuwen, 1954) и т. д.

**Правило 16.** Состав видов паразитов реликтовых видов хозяев обнаруживает сильное обеднение, особенно в отношении узко специфичных для них паразитов.

Применимость этого правила к растениям-хозяевам вполне правомерна. Примерами, его подтверждающими, могут быть обеднение микозов *Welwitschia*, среди возбудителей которых, по-видимому, специфичным является лишь *Ustilago welwitschiae* Bres.; уменьшение числа видов патогенных грибов на *Ginkgo biloba* L. до девяти и крайняя редкость их (Adams et al., 1962) и мн. др.

**Правило 17.** У интродуцированных видов хозяев уменьшаются в числе и даже исчезают коренные виды и появляются местные виды паразитов, причем наиболее сильное обеднение состава паразитов наблюдается, если в районе интродукции отсутствуют родственные интродуцируемым видам местные виды хозяев.

Сформулированное правило вполне справедливо для растений-хозяев. В Эстонии на вводимых в культуру лекарственных, пряно-вкусовых и декоративных растениях наблюдается уменьшение числа видов микромицетов и в естественных условиях эти растения заражены микромицетами в значительно большей мере (Пылдмаа, 1967). В СССР у картофеля исчез американский патогенный гриб *Puccinia pittieriana* P. Henn., а у подсолнечника — патогенный гриб *Entyloma compositarum* Farl. (Гуцевич, 1963). В Юго-Восточной Азии и в Африке *Hevea brasiliensis* F. Muell. не поражена *Dothichidella olei* P. Henn., но ее заражают местные виды паразитических грибов (Элтон, 1960). *Lallemantia iberica* (Stev.) Fisch. et Mey., введенная в культуру сравнительно недавно, поражается лишь *Fusarium* sp., *Septoria lallemantiae* Storozh., *Ascochyta lallemantiae* Zherbele, *Macrosporium lallemantiae* M. Chochr. и *Erysiphe labiatarum* Chev. Виды *Lavandula*, срок возделывания которых также невелик, поражаются только *Fusarium* sp., *Phoma lavandulae*, *Gabotto* и *Septoria lavandulae* Desm. В начале освоения *Taraxacum kok-saghyz* Rodin у него были поражены лишь семена, зараженные неспецифическими видами *Aspergillus*, *Torula*, *Cylindrium* и *Epicoccum*. При производственном освоении у этого растения появились новые микозы, вызываемые случайными видами *Helminthosporium*, *Phoma*, *Botrytis* и т. д. Специфичные виды грибов начали поражать *Taraxacum kok-saghyz* Rodin позднее, при интенсивном введении его в культуру (Черемиснов, 1956).

**Правило 18.** Одни виды паразитов при совместном паразитировании могут подавлять другие или препятствовать заражению ими.

Во многих исследованиях взаимоотношений паразитических грибов было показано, что заражение одними из них предотвращает возможность заражения другими. Так, поражение неустойчивых сортов *Ipomoea batatas* (L.) Lam. непатогенными изолятами *Ceratocystis fimbriata* (Ell. and Halst.) Elliott приводит к невозможности последующего заражения пораженных растений патогенными изолятами того же вида гриба и другими видами последних (Weber and Stahmann, 1966). Заражение *Vigna sinensis* Endl., хлопчатника и некоторых других растений грибами *Serphalosporium* имеет следствием непоражаемость их видами *Fusarium* (Long, 1963; Roy and Patel, 1963) и т. д. Причины подобного явления различны. 1. Было выяснено, что при первых по сроку инфекциях растений фитопатогенными грибами в растениях-хозяевах происходит неспецифическое

усиление дыхания и активности многих ферментов (пероксидазы, полифенолоксидазы и т. д.), что во многих случаях исключает возможность заражения этих растений другими грибами-патогенами. Показательно, например, усиление дыхания в тканях *Trifolium pratense* L. при инфекции *Erysiphe polygoni* DC. (Latch and Hanson, 1968).

2. Многие из паразитических грибов синтезируют и выделяют различного рода соединения, токсичные для других видов грибов. Так, например, фомовая кислота, выделяемая *Phoma medicaginis* Malbr., тормозит рост ростковых трубок *Helminthosporium sativum* P., K. et B. (Lakshmanan and Vanterpool, 1967).

3. В тканях пораженных растений накапливаются вторичные продукты метаболизма — алкалоиды, кумарины, флавоноиды, антоцианины, гликозиды и т. д. (Mahadevan et al., 1966; Рубин и Арциховская, 1968), нетоксичные для одних видов грибов и токсичные для других. Примером такого накопления может быть аккумуляция в клубнях картофеля инфицированных *Helminthosporium carbonum* Ullstrup, стероидных алкалоидов (Locci and Kus, 1967).

4. Результатом взаимоотношений фитопатогенных грибов и растений-хозяев может быть образование фитоалексинов, задерживающих рост гриба не только гриба, связанного с образованием этих соединений, но и гриба других видов грибов. Так, фазеолин, образовавшийся в *Phaseolus vulgaris* L. при заражении *Rhizoctonia solani* Kühn., активно предотвращает разрастание гриба этого гриба в растении-хозяине (Pierre and Bate-man, 1967).

*Правило 19.* Переход к паразитическому образу жизни широко распространен у простейших, отсутствует или почти отсутствует у губок и кишечнополостных, среди высших, трехслойных, животных он имеет место лишь в ветви первичноротых (черви, моллюски, членистоногие), а у вторичноротых (иглокожие и хордовые) тенденция к паразитированию совершенно не проявилась.

Это правило, естественно, не может быть применено к фитопатогенным паразитическим грибам. Однако оно позволяет обобщить распространенность перехода к паразитированию в их основных систематических группах. Анализ экологического своеобразия этих групп показывает, что паразитизм имеет место среди Actinomycetes, Mucoromycetes, Phycomycetes, Ascomycetes, Basidiomycetes и Deuteromycetes. Таким образом, паразитизм свойствен грибам каждого из их основных систематических подразделений.

Подтверждение большинства правил экологической паразитологии, предложенных В. А. Догелем, примерами микозов растений свидетельствует, что эти правила имеют не узко зоологическое, но общебиологическое значение. Аналогичные подтверждения правил экологической паразитологии могут быть получены также из области взаимоотношений поражаемых растений с вирусами, бактериями и растительными беспозвоночными. Придание правилам экологической паразитологии общебиологического значения позволяет, таким образом, использовать их как одну из основ создания общей сравнительной экологической паразитологии. Значение последней чрезвычайно велико, так как в аспекте лишь подобной дисциплины могут быть определены общие закономерности становления всех случаев паразитизма, установлены взаимосвязи всех трофических цепей и уровней в биогеоценозах в целом. Естественно, что познание последних весьма существенно как во многих теоретических аспектах, так и для многих практических задач, в частности, для определения перспектив использования и оценки влияния на биоценозы биологических методов борьбы с вредными видами растительных и животных организмов, для анализа возможностей регулирующих воздействий на отдельные компоненты экосистем и т. д. О том же, что при построении сравнительной экологической паразитологии нельзя избегать паразито-хозяйственных взаимо-

отношений в растительном мире, наглядно свидетельствует факт их крайне широкого распространения. По ориентировочным подсчетам на Земле обитает около 200 000 видов грибов (ср.: Bisby, 1933; Bisby a. Ainsworth, 1943), среди них около 42 000 видов являются паразитами около 11 000 видов растений-хозяев (ср.: Seymour, 1929). Подобные даже ориентировочные цифры не нуждаются в комментариях.

#### Л и т е р а т у р а

- А б л а к а т о в а А. А. 1965. Микофлора и основные грибные болезни плодовых растений Юга Дальнего Востока. Изд. «Наука», М.—Л. : 1—146.
- А л е л е к о в а В. В. 1967. Болезни сеянцев хвойных пород в лесных питомниках Томской области. В кн.: Болезни лесных насаждений Сибири. Изд. «Наука». М. : 59—72.
- А н д р и е в с к и й И. И. 1954. Письмо по вопросам, поднятым И. В. Давыдовским и А. И. Струковым. Арх. патол., 4 (2) : 70—72.
- А х у н д о в Т. М. 1968. Обзор паразитных гифальных грибов Нахичеванской АССР. В кн.: Материалы пятого симпозиума по вопросам исследования мико- и лишенофлоры Прибалтийских республик. Вильнюс : 9—13.
- Б е й л и н И. Г. 1968. Цветковые полупаразиты и паразиты. Изд. «Наука». М. : 1—104.
- Б р е ж н е в И. Е. 1964. К биологии ржавчинных грибов Учлесхоза «Лес на Ворскле» Белгородской области. Вестн. ЛГУ, 15, биол. (3) : 26—39.
- Б р п ц Т. 1956. Увядание дуба — новая угроза лесоводству. В кн.: Болезни растений. ИЛ. М. : 794—798.
- В а с и л ь ч е н к о И. Т. 1960. Всходы деревьев и кустарников (Определитель). Изд. АН СССР. М.—Л. : 1—302.
- Г а п о н е н к о Н. И. 1965. Микофлора Юго-Западных Кызылкумов. В кн.: Споры растения Средней Азии и Казахстана. Изд. «Наука» АН УзбССР. Ташкент : 52—57.
- Г о р л е н к о М. В. Сельскохозяйственная фитопатология. (Частная патология растений). Изд. «Высшая школа». М. : 1—434.
- Г о й м а н Э. 1954. Инфекционные болезни растений. ИЛ. М. : 1—608.
- Г у ц е в и ч С. А. 1963. Распространение иноземных грибов в связи с интродукцией высших растений. Бот. журн., 48 (1) : 16—34.
- Д а в и т а ш в и л и Л. Ш. 1945. Ценозы живых организмов и органических остатков. (Опыт классификации). Сообщ. АН ГрузССР. Тбилиси, 7 (7) : 530—534.
- Д о г е л ь В. А. 1938. Некоторые итоги работ в области паразитологии. Зоол. журн., 17 (5) : 889—904.
- Д о г е л ь В. А. 1948. Итоги и перспективы паразитологических исследований в Ленинградском университете. Вестн. Ленингр. ун-в., 3 : 31—39.
- Д о г е л ь В. А. 1962. Общая паразитология. Изд. ЛГУ. Л. : 1—464.
- Ж у р а в л е в И. И. 1963. Фитопатология. Сельхозиздат. М. : 1—280.
- И н г о л д Ц. 1957. Пути и способы распространения грибов. ИЛ. М. : 1—183.
- Л а з а р е в А. З. 1947. Семиотика и диагностика детских болезней. Медгиз УССР. Киев : 1—310.
- М а р к о в Г. С. 1953. Общие вопросы современной паразитологии в свете учения И. В. Мичурина и И. П. Павлова. Автореф. докт. дисс., Л. : 1—36.
- Н а у м о в Н. А. 1952. Болезни сельскохозяйственных растений. Сельхозгиз. М.—Л. : 1—664.
- Н е г р у ц к и й С. Ф. 1963. Гриб *Fomitopsis annosa* (Fr.) Karst. (корневая губка) и патофизиология зараженного им дерева. Автореф. докт. дисс. Л. : 1—35.
- П а в л о в с к и й Е. Н. 1946. Руководство по паразитологии человека. Изд. АН СССР. М.—Л., 1 : 1—521.
- П а н ф и л о в а Т. С. 1965. О состоянии микологических исследований в Узбекистане. В кн.: Споры растения Средней Азии и Казахстана. Изд. «Наука» АН УзбССР. Ташкент : 18—23.
- П а р а м о н о в А. А. 1962. Основы фитогельминтологии. Изд. АН СССР. М. : 1—480.
- П о л я н с к и й Ю. И. и Ш у л ь м а н С. С. 1956. Возрастные изменения паразитофауны рыб. Тр. Карельск. фил. АН СССР. Петрозаводск, 4 : 3—26.
- П р а в д и н Ф. Н. 1950. Растительоядные насекомые как паразиты. Усп. совр. биол., 21 (1) : 121—129.
- П ы л д м а а П. 1967. Фитопатогенные микромицеты Северной Эстонии. Таллин : 1—320.
- Р а б о т н о в Т. А. 1950. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 6 : 7—204.
- Р у б и н Б. А. и А р ц и х о в с к а я Е. В. 1968. Биохимия и физиология иммунитета растений. Изд. «Высп. школа». М. : 1—412.
- С к р я б и н К. И. 1923. Симбиоз и паразитизм в природе. Петроград : 1—205.
- С л е п я н Э. И. 1964. Специфичность возбудителей патологических новообразований на растениях. Чтения памяти Н. А. Холодковского, 15 : 22—93.

- Соколов Д. В. 1964. Корневая гниль от оенка и борьба с ней. Изд. «Лесная промышленность». М.: 1—183.
- Хансон Э. и Крейтлоу К. 1956. Многочисленные болезни клевера и донника. В кн.: Болезни растений. ИЛ. М.: 219—229.
- Черемисинов Н. А. 1956. Формирование микрофлоры. Бот. журн., 41 (9): 1293—1308.
- Шварцман С. Р. 1962. Материалы к истории микрофлоры Казахстана. Изд. АН КазССР. Алма-Ата: 1—184.
- Элтон Ч. 1960. Экология нашествий животных и растений. ИЛ. М.: 1—230.
- Ячевский А. А. 1933. Основы микологии. Гос. изд. колх. и совх. лит. М.—Л.: 1—1036.
- Adams P. B., Spruston T., Tietz H. and Major R. T. 1962. Studies on the disease resistance of *Ginkgo biloba*. *Phytopathology*, 52 (3): 233—236.
- Ashour W. E. 1954. Pectinase production by *Botrytis cinerea* and *Pythium debaryanum*. *Trans. Brit. Mycol. soc.*, 37 (4): 343—352.
- Bisby G. R. 1933. The distribution of fungi as compared with that of phanerogams. *Amer. J. Bot.*, 20 (4): 246—254.
- Bisby G. R. and Ainsworth G. C. 1943. The number of fungi. *Trans. Brit. mycol. soc.*, 26: 16—19.
- Couch J. N. 1938. The genus *Septobasidium*. *Univ. of North Carolina Pr.*: 1—480.
- Echlandi E. and Walker J. C. 1957. Pectolytic enzymes, produced by *Sclerotinia sclerotiorum*. *Phytopathology*, 47 (5): 303—306.
- Gothoskar S. S., Scheffer R. P., Walker J. C. and Stahmann M. A. 1953. The role of pectic enzymes in *Fusarium* wilt of tomatoes. *Phytopathology*, 43 (9): 535—536.
- Hancock J. G. and Millar R. L. 1965. Relative importance of polygalacturonate trans-eliminase and other pectolytic enzymes in southern anthracnose, spring black stem, and *Stemphylium* leaf spot of alfalfa. *Phytopathology*, 55 (3): 346—355.
- Hawkins L. A. and Harvey L. B. 1919. Physiological study of the parasitism of *Pythium debaryanum* on potato tuber. *J. agr. res.*, 18: 275—297.
- Heald F. H. and Studhalter R. A. 1914. Birds as carriers of the chestnut blight fungus. *J. agr. res.*, 2: 405—422.
- Hooker J. D. 1844—1860. The botany of the antarctic voyage of H. M. discovery ships *Erebus* and *Terror* in the years 1839—1843 under the command of captain sir J. C. Ross. London, 1—3.
- Jermyn M. A. 1956. Fungal cellulases. V. Enzymatic properties of *Stachybotrys atra*  $\beta$ -glucosidase. *Austr. J. biol. Sci.*, 8 (4): 563—576.
- Lakshmanan M. and Vanterpool T. C. 1967. Isolation, properties and biological effects of phomic acid. *Can. J. bot.*, 45 (10): 1823—1830.
- Latch G. C. M. and Hanson E. W. 1968. Respiratory patterns in *Trifolium pratense* inoculated and noninoculated with *Erysiphe polygoni*. *Phytopathol.*, 58 (3): 297—300.
- Levine M. N. 1928. Biometrical studies on the variation of physiologic forms of *Puccinia graminis tritici* and the effects of ecological factors on the susceptibility of wheat varieties. *Phytopathology*, 18 (1): 7—124.
- Ling L. 1940. Factors affecting spore germination and growth of *Urocystis occulta* in culture. *Phytopathology*, 30: 579—591.
- Long D. W. 1963. Inhibition of *Fusarium* wilt symptoms in cowpea by species of *Cephalosporium*. *Phytopathology*, 53 (8): 1—881.
- Locci R. and Kuc J. 1967. Steroid alkaloids as compounds produced by potato tubers under stress. *Phytopathology*, 57 (II): 1272—1273.
- Mahadevan A. 1966. Biochemistry of infection and resistance. *Phytopathol. Zeit.*, 59 (1): 96—99.
- Miller J. H. 1940. The genus *Myriangium* in North America. *Mycologia*, 32: 587—600.
- Parkin E. A. 1942. Symbiosis and siricid wood-wasps. *Ann. appl. biol.*, 29: 268—274.
- Pierre R. E. and Bateman D. F. 1967. Induction and distribution of phytoalexins in rhizoctonia-infected bean hypocotyls. *Phytopathology*, 57 (11): 1154—1160.
- Roy I. and Patel M. 1963. Prevention of symptom development of *Fusarium* wilt of cotton by isolates of a *Cephalosporium* species. *Phytopathology*, 53, 8: 887.
- Sampson K. 1933. The systemic infection of grasses by *Epichloe typhina* (Pers.) Tul. *Trans. Brit. mycol. soc.*, 17: 30—49.
- Seymour A. B. 1929. Host index of the fungi of North America. *Cambr. Mass. Harv. univ. pr.*: 1—732.
- Stakman E. C. and Christensen C. M. 1946. Aerobiology in relation to plant disease. *The bot. rev.*, 12: 205—253.
- Stakman E. C., Henry A. W., G. C. Curran and Christopher W. N. 1923. Spores in the upper air. *J. agr. res.*, 24: 599—605.
- Thatcher E. S. 1942. Further studies of osmotic and permeability relations in parasitism. *Can. J. res.*, 20: 283—311.
- Van Leeuwen W. M. 1954. On the biology of some Javanese Loranthaceae and the role of birds in their life-histories. *Beaufortia*, 4: 105—207.

- W e s t o n W. H., Jr. 1923. Production and dispersal of conidia in the philippine *Sclerospora* of maize. *J. agr. res.*, 23 (4) : 233—278.
- W e b e r D. I. and S t a h m a n n M. A. 1966. Induced immunity to ceratocystic infection in sweetpotato root tissue. *Phytopathology*, 56 (9) : 1066—1077.
- W e l l m a n F. L. 1962. A few introductory features of tropical plant pathology. *Phytopathology*, 52 (9) : 928—930.
- 

ON THE ROLE OF RULES OF ECOLOGICAL PARASITOLOGY SUGGESTED  
BY V. A. DOGIEL FOR GENERAL PARASITOLOGY  
OF PLANTS (PHYTOPATHOGENIC FUNGI)

E. I. Slepyan

S U M M A R Y

Creation of the theory of general parasitology of plants cannot be fulfilled without using theoretical achievements of parasitology of animal organisms. In this connection the rules of ecological parasitology, suggested by V. A. Dogiel, are of greatest importance for the theory of plant parasitology. Examples from phytopathology, mycoses of plants in particular, show that the majority of these rules is also true for interrelations of plants with phytopathogenic fungi. Therefore, the rules of ecological parasitology are of general biological significance.

---