

فیلوژنی زنگها و بررسی روند تکامل در آنها

مهرداد عباسی (۱)

در این بررسی تنوریهای مختلف در خصوص منشاء قارچهای راسته **Uredinales** (زنگها) مورد بحث قرار گرفته و فیلوژنی و روند تکاملی این قارچها در ارتباط با توسعه و تکامل فیلوژنیک و هرلوژنتیک گیاهان میزبانان مطالعه گردیده است. طرحهایی در زمینه تکامل زنگها در طی دورانهای مختلف زمین‌شناسی ارائه شده و نقش پدیده انشقاق قاره‌ها در دروند تکامل زنگها و میزبانهای آنها مورد بحث قرار گرفته است. در همین راستا حالات مختلف سیکل زندگی این قارچها مورد بررسی قرار گرفته و همچنین نقش پدیده‌های **Biogenic radiation** و **Hologenetic ladder** در روند تکامل زنگها شرح داده شده است.

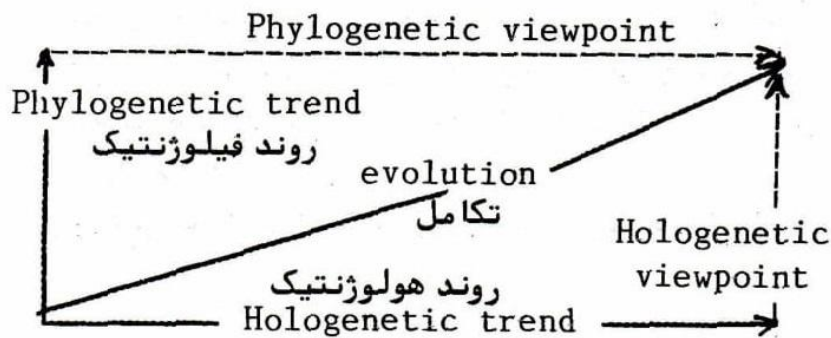
واژه‌های کلیدی: زنگها، تکامل، هولوژنتیک، فیلوژنتیک.

مقدمه

تا قبل از انتشار نظریه داروین در اواسط قرن نوزدهم هر چند که نظریه ترانسفورمیسم به وسیله برخی از زیست‌شناسان و متفکرین درک و بیان شده بود لیکن غالباً تصور می‌شد که گونه‌ها در طول زمان تغییر ناپذیرند. پس از انتشار نظریه داروین این نکته که گونه‌ها سیستمهای جمعیتی پویا و تغییرپذیری هستند و در طول زمان تغییر می‌کنند مقبولیت عام پیدا کرد. از آن پس بود که متخصصین سیستماتیک سعی نمودند تا از دانسته‌های فیلوژنی در کار خود و به منظور انطباق سیستماتیک با حقایق طبیعی استفاده نمایند.

۱- بخش تحقیقات رستنیهای مؤسسه تحقیقات آفات و بیماریهای گیاهی - تهران

تکامل به تمامی تغییرات حیات روی کرده زمین از ابتدایی‌ترین شکل آن تا حالات بسیار متنوع امروزی اشاره دارد. تکامل موجودات زنده نتیجه دخالت دو گروه از فاکتورهای مختلف شامل فاکتورهای فیلوژنتیک^(۱) و فاکتورهای هولوژنتیک^(۲) می‌باشد. همانطور که فیلوژنی پیدایش، تکوین و تاریخ تکاملی گونه‌ها و دیگر تاکسونهای موجود در یک شاخه یا فیلوم^(۳) را بررسی می‌نماید هولوژنی نیز پیدایش، تکوین و تاریخ تکاملی هولونها^(۴) را مورد بررسی قرار می‌دهد. فاکتورهای فیلوژنتیک و هولوژنتیک بطور مستقل از یکدیگر عمل می‌کنند و در دو جهت مختلف منجر به تکامل ارگانیسم‌ها می‌شوند (شکل ۱)



شکل ۱- تکامل در موجودات زنده تحت تأثیر دو گروه مختلف از فاکتورهای فیلوژنتیک و هولوژنتیک که بطور مستقل از یکدیگر و در دو جهت مختلف عمل می‌کنند رخ می‌دهد.

1- Phylogenetic

2- Hologenetic

3- Phylum

۴- گونه‌های متعلق به شاخه‌ها و حتی سلسله‌های مختلف از موجودات زنده وقتی در یک محیط و بطور همزمان بایکدیگر زندگی نمایند تشکیل اجتماعات مشخصی را می‌دهند که به یکدیگر وابسته‌اند به این گونه اجتماعات وابسته به یکدیگر که با هم زندگی کرده و حتی با هم تکامل می‌یابند هولون (Holon) گفته می‌شود.

در واقع فیلوژنی و هولوژنی دارای اهداف یکسانی بوده و آن به تصویر کشیدن تاریخ تکاملی ارگانسیم‌ها بر اساس اشکال امروزی و استفاده از اطلاعات سنگواره‌ای است. بطور کلی با مطالعات هولوژنتیک می‌توان مسیرهای تکاملی و فیلوژنی ارگانسیم‌های وابسته به یکدیگر را حدس زد. در مورد زنگها روند هولوژنتیک^(۱) وابسته به تکامل گیاهان میزبان‌شان می‌باشد. به بیان دیگر بررسی فیلوژنی زنگها در ارتباط تنگاتنگ با گیاهان میزبان‌شان و روند تکاملی آنها صورت می‌گیرد.

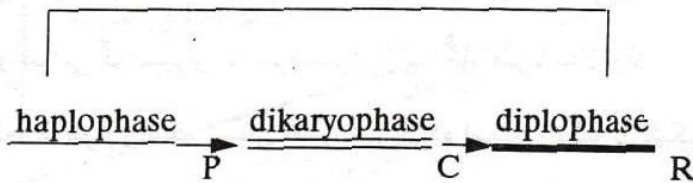
در زنگها گیاه میزبان قسمتی از محیط زندگی زنگ محسوب شده و وجود زنگها بدون وجود گیاهان میزبان‌شان غیر ممکن است لذا به اجبار مسیر تکاملی زنگها همان مسیر تکاملی گیاهان میزبان‌شان می‌باشد. با اینکه زنگها از لحاظ فیلوژنتیک از ثبات قابل ملاحظه‌ای برخوردارند و شاخص‌ها و خصوصیات فیلوژنتیک از جمله بازید یوسپورها در آنها بسیار ثابت می‌باشند اما زنگها در طی دورانهای مختلف از روند تکاملی گیاه میزبان‌شان پیروی کرده و خودشان را با شرایط آب و هوایی گرمسیری تا سردسیری زیستگاه میزبان‌شان وفق داده‌اند. وضعیت فوق زنگها را از لحاظ هولوژنتیک بسیار تغییرپذیر کرده است. زنگها با تشکیل تیپ‌های جدید از اسپورها و وفق دادن سورهایشان با شرایط آب و هوایی مختلف خود را با محیط‌های متفاوت سازگار کرده‌اند.

اولین گامها در مطالعه فیلوژنی زنگها در ارتباط با میزبان‌شان در اوایل قرن بیستم برداشته شده است (۸). مشکلی که در انجام این مطالعات وجود داشت این بود که چطور فیلوژنی گیاهان عالی و زنگها را که از لحاظ ژنتیکی دو گروه دور از هم می‌باشند با یکدیگر هم‌آهنگ کنند. در همین راستا غیاب فسیلهای کافی از زنگها نیز مشکل آفرین بود. یک روش راه‌گشا برای حل معضل فوق مطالعه فیلوژنی زنگها بر اساس "فسیلهای زنده" می‌باشد. فسیلهای زنده در واقع گونه‌های باستانی زنگها روی سرخسها بوده، که امروزه در کنار گونه‌های پیشرفته خصوصیات باستانی خود را حفظ کرده‌اند (۱۹). همانطور که ذکر گردید تکامل زنگها مانند

سایر ارگانیسم‌ها تحت تأثیر دو فاکتور فیلوژنتیک و هولوژنتیک بوده است، لذا ابتدا راجع به خصوصیات فیلوژنتیک و هولوژنتیک زنگها بحث می‌شود.

خصوصیات فیلوژنتیک در زنگها

شاخصهای بارز فیلوژنتیک در قارچهای راسته زنگها^(۱) شامل چگونگی تشکیل بازیدیوم، تولید بازیدیوسپورهای تک سلولی و وجود یک تناوب^(۲) ثابت در سیکل زندگی می‌باشد. این تناوب که بصورت مراحل هاپلوفاز، دیکاریوفاز و دیپلوفاز می‌باشد در شکل (۲) نشان داده شده است. هر یک از فازهای این تناوب با تغییرات هسته‌ای همراه می‌باشد.



(P) Plasmogamy, (C) Karyogamy, (R) Division of reduction

شکل ۲- شمایی از سیکل زندگی قارچهای راسته زنگها

خصوصیات فیلوژنتیک زنگها در طی تکامل آنها تغییرات زیادی پیدا نکرده‌اند. تاریخ تکامل زنگها بسیار طولانی بوده و احتمالاً به بیش از سیصد میلیون سال قبل می‌رسد. احتمال می‌رود که بازیدیومهای حساس و بازیدیوسپورهای زنگها در مناطق گرمسیری و در طی دوره کربونیفر از دوران پالئوژنیک حاصل شده باشند. تشکیل چنین اندام حساسی در

زنگه‌ابه آب و هوای گرمسیری و مرطوب نیاز داشته است. ظاهراً میزبانهای زنگها از مناطق گرمسیر به مناطق سردسیر مهاجرت کرده (احتمالاً در اثر انشقاق قاره‌ها) و زنگهای آنها نیز این مسیر را پیموده‌اند. زنگها در این سفر طولانی، بازیدیوسپوره‌های حساس و راههای تشکیل این بازیدیوسپورها را که در نواحی گرمسیری داشته‌اند حفظ کرده‌اند. برای بقا در نقاط سردسیر زنگها فرمهای جدیدی از اسپورها و سورها را که برخی دارای دیواره‌های ضخیمی نیز بوده‌اند حاصل کرده‌اند. احتمالاً در مواردی که میزبانهای زنگهای سردسیری به نقاط گرمسیری برگشته‌اند زنگهای آنها توانسته‌اند در گرمسیر هم بقایابند. این چنین زنگهای ثانویه گرمسیری از لحاظ تاکسونومی وضعیت بسیار گیج کننده‌ای دارند ولی از طرف دیگر شواهد خوبی برای پی بردن به مسیر فیلوژنتیک زنگها و میزبانشان به حساب می‌آیند (۱۹).

خصوصیات هولوزنتیک در زنگها

یکی از تغییر پذیرفتن فرمهای اسپوری در زنگها تلیوسپورها هستند. در شرایط آب و هوایی سرد این اسپورها وظیفه اکولوژیک زمستان‌گذرانی را بر عهده داشته و به اجبار خودشان را با دامنه وسیعی از شرایط وفق داده‌اند. بنابراین روند تکاملی تلیوسپورها نه فقط توسط نیروهای داخلی فیلوژنتیک بلکه بوسیله فاکتورهای خارجی هولوزنتیک (از جمله شرایط آب و هوایی نامساعد) تعیین می‌شود. با اینکه ارزش فیلوژنتیک تلیوسپورها محدود است ولی این اسپورها شاخصهای کاملی را برای ترسیم مسیر هولوزنتیک زنگها ارائه می‌دهند.

اسیدیوسپورها شاخص زنگهای ماکروسیکلیک در مناطق سردتر و خشک‌تر هستند. اسیدیوسپورها در طی تکامل زنگها نسبتاً ثابت مانده ولی سوره‌های آنها بدلیل محافظت از اسیدیوسپورهای نابالغ در برابر خشکی تغییرات زیادی کرده‌اند. اشکال این سورها شاخص‌های خوبی برای تشخیص شرایط آب و هوایی و تمایلات هولوزنتیک زنگها می‌باشد (۱۹). در ادامه قبل از بحث پیرامون روند تکاملی در زنگها ابتدا تئوریهای موجود در زمینه منشاء قارچهای راسته مذکور ارائه می‌گردد.

تنوریهای موجود در مورد منشاء زنگها

همانطور که بیان شد زنگها تاریخ تکاملی بسیار طولانی دارند و به نظر می‌رسد که پیدایش آنها در روی کره زمین در دوره کربونیفر رخ داده باشد (۱۳). یکی از نظریات جالب در خصوص منشاء زنگها توسط مولر^(۱) ارائه شده است (۲۷) که نظر موافق بسیاری از قارچشناسان را بخود جلب نموده است (۲۲، ۱۳، ۱۰، ۹ و ۷). نامبرده معتقد است که قارچهای راسته زنگها از قارچهای راسته *auriculariales* مشتق شده‌اند. این نظریه اساساً بر وجود شباهتهای زیر بین دو راسته مذکور استوار است.

۱- وجود فراگموبازیدیوم^(۲) مشابه

۲- تشکیل بازیدیوسپور

اما در مورد منشاء زنگها نظریات دیگری نیز موجود است. از جمله این نظریات می‌توان به فرضیه دباری^(۳) اشاره کرد، نامبرده معتقد است که زنگها از قارچهای آسکومیست مشتق شده‌اند (۵). برفلد^(۴) نیز زنگها را با زیگومیست‌ها مرتبط دانسته است (۲). ساویل^(۵) منشاء زنگها را از یک اسکومیست ساده شبیه جنس *Taphrina* به نام *Prototaphrina* می‌داند که احتمالاً پارازیت سرخسهای باستانی بوده است (۳۰).

براساس اعتقاد ساویل اجداد زنگهای امروزی قارچهایی با میسلیومهای دیکاریوتیک و دیواره ساده بوده‌اند که روی سرخسهای باستانی به صورت پارازیت به سر می‌برده‌اند. این قارچهای باستانی مثل یک بازید تولید اسپورهای نیمه گرد در روی استریگما می‌نموده‌اند. وجود گونه‌هایی از *Taphrina* به صورت پارازیت بر روی سرخسهای امروزی و وجود خصوصیات فوق در جنس *Taphrina* نظریه ساویل را تا حدودی تأیید می‌کند. تنها مسأله

1- Moller

2- Phragmobasidium

3- Debary

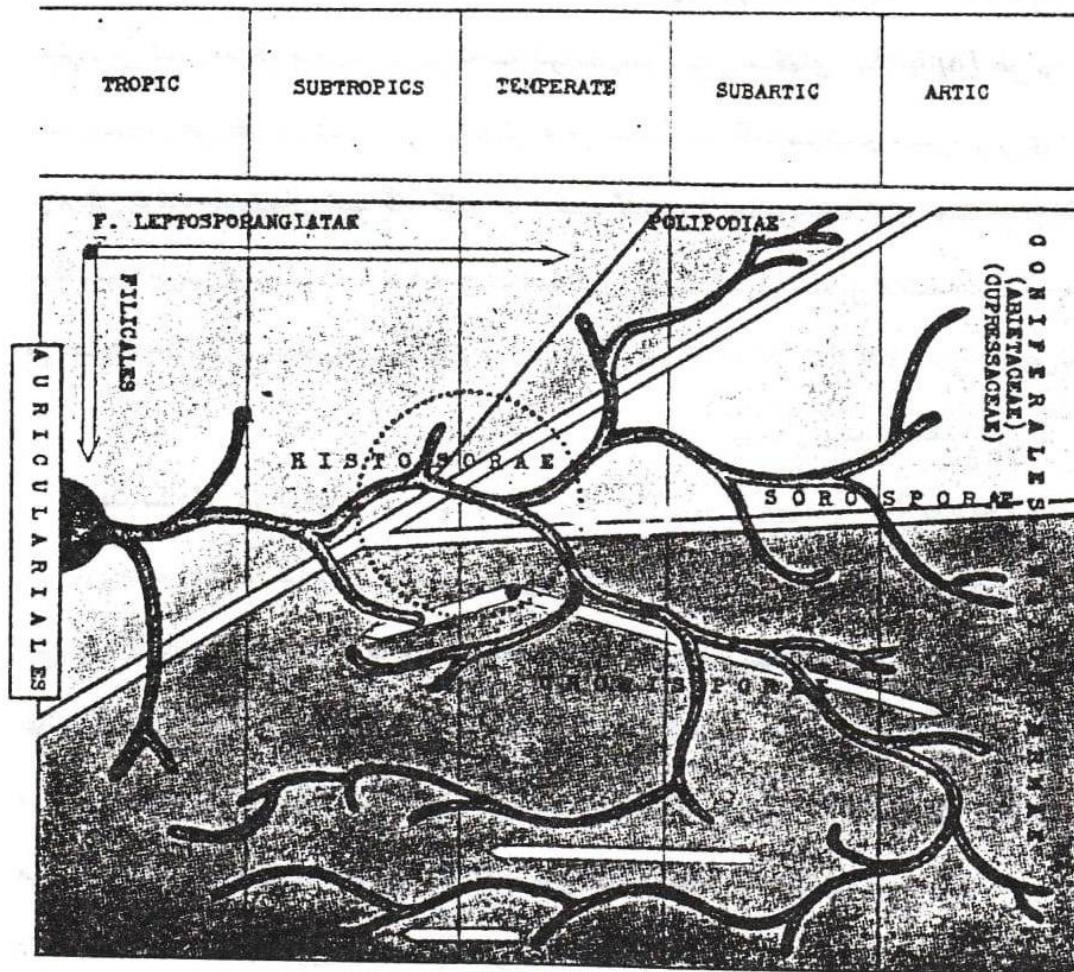
4- Brefeld

5- Savile

موجود در تئوری بالا نحوه تولید اسپور است که در این مورد نیز ساویل به مشاهدات سدبک^(۱) استناد می‌کند. سدبک متوجه شد که تحت شرایط غیرطبیعی اسکهای *Taphrina* می‌توانند بصورت خارجی جوانه زده و تولید برآمدگی هایی شبیه استریگما نمایند و سپس در روی این برآمدگی تولید اسپورهای نیمه گرد کنند. در یک ارگانسیم با چنین تمایل و استعدادی یک موتاسیون جزئی کافی است تا به آسانی آن صفت را تثبیت نماید. ساویل معتقد است که این موتاسیون احتمالاً رخ داده است (۲۹).

روند تکاملی در زنگها

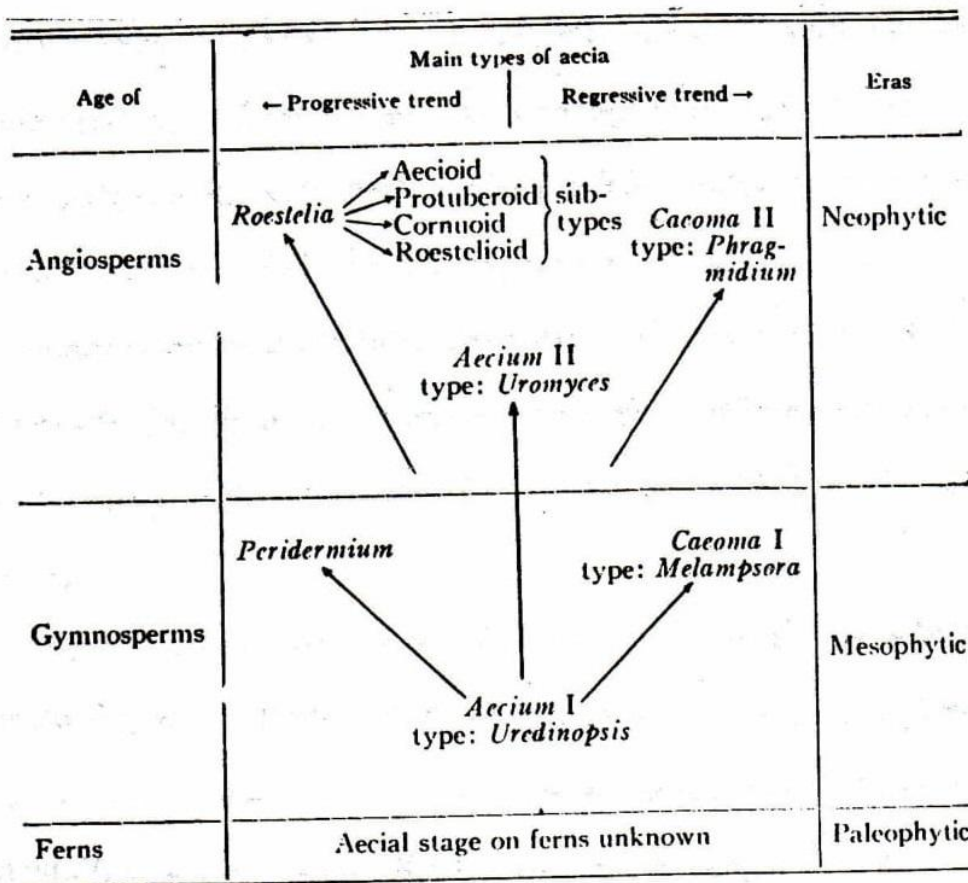
تاریخچه زنگهای گیاهی با اشکال ابتدایی از زنگهای روی سرخسها آغاز می‌شود و این جریان با انتقال زنگها روی بازدانگان ادامه پیدا می‌کند و در نهایت به گروههای پیشرفته نهاندانگان ختم می‌شود (شکل ۳). در این مسیر طولانی تکامل زنگها، مخروطیان نقش مهمی را در ارتباط دادن بین زنگهای پست روی سرخسها و زنگهای عالی تر روی نهاندانگان بازی می‌کنند. برخی از زنگهای باستانی هنوز هم روی میزبانهای دوران پالئوزوئیک خود وجود دارند و همان فرمهای اسپوری باستانی خود را حفظ کرده‌اند. در مقابل زنگهایی که در حالت حد واسط نسبت به زنگهای ابتدایی و عالی قرار دارند ترجیحاً روی بازدانگان ساکن شده و در نهایت زنگهای عالی هستند که منحصراً روی نهاندانگان انتشار دارند (۱۹).



شکل ۳- درخت فرضی تکامل زنگها - در این شکل مشخص شده است که زنگها از اوریکولاریالهای باستانی بر روی سرخسهای گرمسیری منشاء گرفته و در مسیر تکاملی خود از گرمسیر به سردسیر از طریق مخروطیان باستانی که با نقطه چین در شکل مشخص شده به سایر سرخسهای پیشرفته تر، مخروطیان امروزی و نهاندانگان منتقل شده اند. فلش های سفید در این شکل نشان دهنده روند اصلی تکامل در گیاهان میزبان زنگها هستند.

بررسی تکامل مرحله اسیومی در زنگها برای پی بردن به مفهوم فیلوژنتیک آن اسیدیوسپورهای تک سلولی و دو هسته ای از خصوصیات زنگهای ماکروسیکلیک می باشند. اسیدیومها در زنگها بسیار پایا بوده و به نظر می رسد در طی دوران تکامل زنگها به

مقدار کمی تغییر کرده‌اند. نحوه توسعه و تکامل اسیدیومها در طی دورانهای زمین‌شناسی در شکل (۴) نشان داده است. طبق این شکل اسایوم تیپ I که متعلق به جنسهای مانند اوردینوپسیس^(۱) می‌باشد یکی از قدیمترین انواع اسیدی است. این نوع اسیدی دارای یک سودوپریدیوم^(۲) کامل می‌باشد. این نوع اسیدی احتمالاً در انتهای پالئوزوئیک رخ داده و بطور پایدار تا مزوزوئیک باقی مانده است، و در این دوران در یک آب و هوای خشک روی بازدانگان ثابت شده است.



شکل ۴- روند تکامل و توسعه انواع اسیدیومها در زنگها.

1- Uredinopsis

2- Pseudoperidium

اسیوم تیپ I خود منشاء تولید دو نوع اسیدی دیگر بوده است. پریدرمیوم^(۱) با یک پریدیوم کاذب و دیواره ضخیم که بطور ویژه برای سازگاری در مناطق خشک طراحی شده است و کامای^(۲) I (مربوط به جنس *Melampsora*) با یک پریدیوم کاذب تحلیل رفته که برای سازگاری با آب و هوای مرطوب تکامل یافته است. از طرف دیگر اسیوم تیپ I بدون تغییرات زیادی در مرفولوژی به نهاندانگان هم منتقل شده و تحت نام اسیوم II مربوط به جنس *Uromyces* از خانواده *Pucciniaceae* (بزرگترین خانواده زنگها) توسعه یافته است. در مواردی اسیوم II بدلیل سازگاری بهتر با شرایط آب و هوایی خاص به فرمهای رستلیا^(۳) و کامای II تغییر شکل داده است. در مورد تیپ رستلیا که در جنس *Gymnosporangium* دیده می شود. اسیدیومها دارای مکانیسم جالب و پیشرفته ای می باشند. این مکانیسم پراکنش اسیدیوسپورها را در ارتباط با تغییرات آب و هوایی تنظیم می کند. در این مکانیسم اسیدیوسپورها در داخل سورها محفوظ می مانند تا اینکه ترکیب حرارت، رطوبت و سرعت باد به یک حد مطلوب برسد، آنگاه سورها خالی می شوند (۱۸).

اسیدیومهای تیپ رستلیا به چند زیر گروه که بطور جزئی با تیپ اصلی تفاوت دارند تقسیم می شوند. وجود این چند شکلی در اسیدیومهای تیپ رستلیا و مکانیسم پیشرفته آزاد سازی اسپور در این نوع اسیدی بر جوان بودن جنس *Gymnosporangium* از لحاظ فیلوژنتیکی دلالت می کند.

با توجه به وضعیت فعلی زنگها ملاحظه می شود که جنسهایی مانند *Milesia* و *Hyalopisor* از خانواده *Pucciniastraceae* دارای خصوصیات ابتدایی زیادی از جمله فرم اسیدیومی ابتدایی (اسیوم تیپ I)، تشکیل اسیدیومها روی جنس *Abies* از خانواده *Pinaceae*، تلیوسپورهای بیرنگ و تشکیل تلیوسپورها روی سرخسها می باشند.

این خصوصیات به همراه وجود شواهد فسیلی مربوط به زنگها و میزبانهای آنها نشان دهنده

1- Peridermium

2- Caeoma

3- Roestelia

این است که منشاء زنگها و شروع تاریخ تکاملی زنگها بر روی سرخسهای باستانی بوده است (۲۴). ساویل مراحل اولیه زنگها را روی سرخسهای باستانی از خانواده **Maratiaceae** در نظر گرفته است ولی این میزبانهای باستانی بنا به دلایل نامشخص ناپدید شده‌اند، در این صورت برخی از بازیدیوسپوره‌های زنگهای مذکور موتاسیون یافته و به برخی از مخروطیان باستانی منتقل شده‌اند (۳۰).

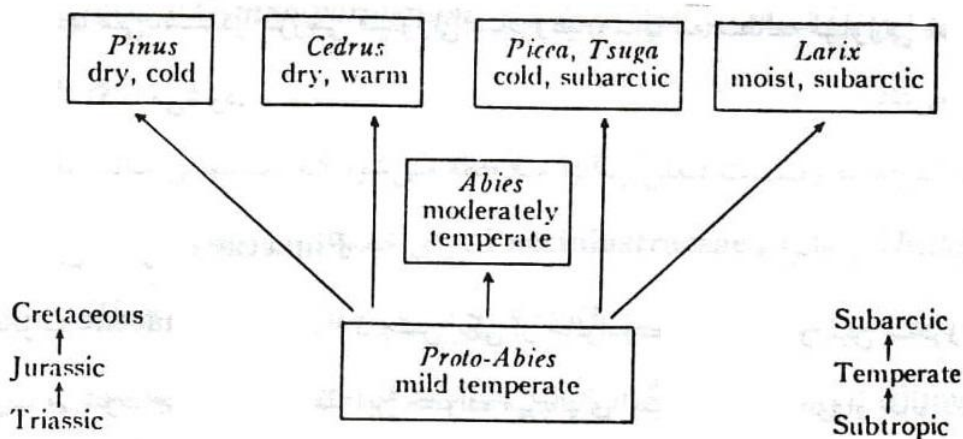
لیپک^(۱) معتقد است که بعداً این زنگهای باستانی از روی مخروطیان به سرخسهای پیشرفته‌تر و نهاندانگان منتقل شده‌اند (۲۴).

با توجه به توضیحات فوق، زنگهای مخروطیان و کلاً زنگهایی که مرحله اسیدیومی آنها روی مخروطیان تشکیل می‌شود جزو اولین گروهها در میان قارچهای راسته **Uredinales** می‌باشند، به همین دلیل ابتدا فیلوژنی و تاریخ تکامل این گروه از زنگها بررسی می‌شود، ولی قبل از آن لازم است که توضیح مختصری در مورد فیلوژنی گیاهان گروه مخروطیان داده شود. با توجه به اینکه تمامی زنگهای باستانی که بین مخروطیان و سرخسها مشترکند، مرحله اسیدیومی خود را روی جنس **Abies** از خانواده **Pinaceae** تشکیل می‌دهند و همچنین با توجه به اینکه سایر افراد خانواده **Pinaceae** نیز میزبانهای اسیدیومی برخی خانواده‌های دیگر زنگها می‌باشند در بررسی فیلوژنی مخروطیان تنها به مطالعه فیلوژنی خانواده **Pinaceae** اکتفا می‌شود.

فیلوژنی خانواده **Pinaceae**

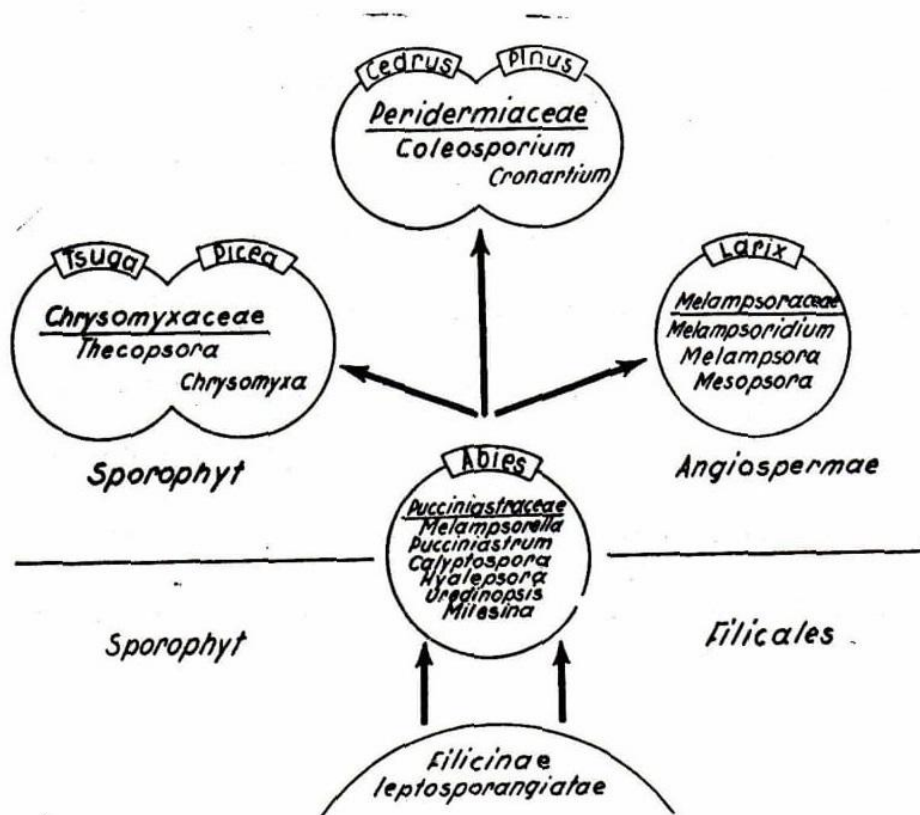
خانواده **Pinaceae** با حدود ۱۰ جنس یکی از خانواده‌های بزرگ در بین مخروطیان محسوب می‌شود. جنسهای مختلف این خانواده میزبانهای اسیدیومی تعدادی از خانواده‌های ابتدایی قارچهای راسته **Uredinales** می‌باشند. فیلوژنی خانواده **Pinaceae** بر اساس شواهد فسیلی که در مورد افراد این خانواده بدست آمده و بر اساس خصوصیات فیلوژنتیک و

سیتوژنتیک افراد آن بررسی شده است. بر اساس سیستم‌های فیلوژنتیک ملکیور و ودرمن^(۱) (۲۶) و فلورین^(۲) (۱۲) این خانواده به ۳ زیر خانواده تقسیم می‌شود که ابتدایی‌ترین زیر خانواده، زیر خانواده *Abietoideae* با جنس‌هایی مانند *Picea* و *Tsuga*، *Abies* پیشرفته‌ترین زیر خانواده، زیر خانواده *Pinocideae* با جنس *Pinus* می‌باشند. در واقع در خانواده *Pinaceae* جنس *Abies* به عنوان ابتدایی‌ترین جنس و *Pinus* به عنوان پیشرفته‌ترین جنس شناخته می‌شوند (۲۶ و ۱۲). طبق شکل (۵) منشاء تمامی افراد خانواده *Pinaceae* از یک جنس باستانی به نام *Proto-Abies* می‌باشد که طبق شواهد فسیلی در حدود دوره تریاسیک در نیمکره شمالی و در نواحی نیمه معتدل وجود داشته است. احتمالاً با تغییرات شرایط آب و هوایی و پدیده‌هایی مانند انشقاق قاره‌ها که از حدود همان دوره تریاسیک شروع شده است، افراد باستانی خانواده *Pinaceae* یا همان جنس *Proto-Abies* در نقاط مختلفی از کره زمین از نظر شرایط آب و هوایی قرار گرفته‌اند و طبق شکل (۵) بسته به شرایط آب و هوایی هر منطقه جنس‌های مختلفی از جنس باستانی *Proto-Abies* حاصل شده است (۱۹).



شکل ۵- تاریخچه تکامل گیاهان خانواده *Pinaceae*

احتمالاً اعضاء جنس *Proto-Abies* حاوی اسیدیومهای ابتدایی از تیپ اسپیوم I بوده اند که با پراکنده شدن و تغییر میزبانانشان این اسیدیومها نیز پراکنده شده و تغییر کرده اند. برای مثال جنس *Proto-Abies* در شرایط مرطوب و نیمه سرد تبدیل به جنس *Larix* شده است. اسیدی نیپ I موجود بر روی آن نیز در طی روند تکامل میزبان مربوطه و تحت اثر شرایط محیطی فوق تبدیل به تیپ کامای I گردیده است. با مقایسه دو شکل (۴) و (۵) می توان یک ارتباط منطقی بین تکامل مخروطیان خانواده *Pinaceae* و تیپهای مختلف اسیدیومی برقرار کرد. حاصل این مقایسه به صورت شکل (۶) نمایش داده شده است. به این ترتیب مشخص می شود که زنگهای خانواده *Pucciniastraceae* که دارای اسیدیومهای باستانی تیپ I بوده و میزبان اسیدیومی آنها جنس بسیار ابتدایی *Abies* جز ابتدایی ترین خانواده ها در بین راسته *Uredinales* محسوب می شوند. نتیجه گیری در مورد وضعیت تکاملی سایر خانواده های زنگهای نشان داده شده در شکل (۶) نیز ممکن است.



شکل ۶ - مسیرهای اصلی تکامل زنگها روی گیاهان خانواده *Pinaceae*

روند تکامل و فیلوژنی زنگهای مخروطیان در ارتباط با دورانهای زمین‌شناسی

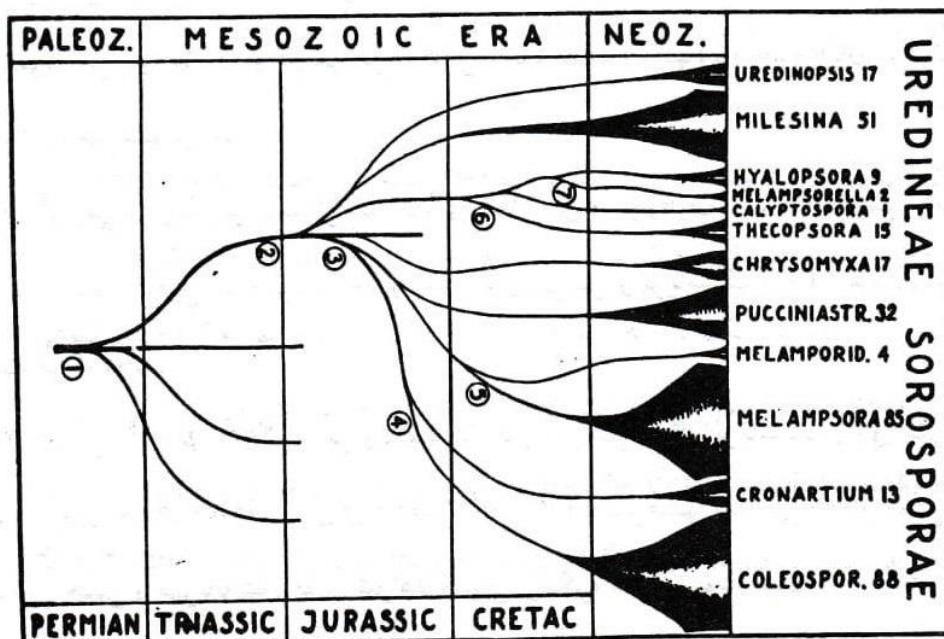
تکامل زنگهای مخروطیان بشدت وابسته به تکامل میزبانهای آنها بوده است. ایجاد هر گروه جدید در بین مخروطیان فرصت جدیدی را برای تکامل زنگهای آنها میسر ساخته است. با توجه به مسیر تکامل که مخروطیان خانواده **Pinaceae** طی کرده‌اند مشخص می‌شود که زنگهای موجود بر روی گیاهان این خانواده نیز همان مسیر را پیموده‌اند (۱۷).

با توجه به فیلوژنی مخروطیان می‌توان اینطور در نظر گرفت که جنسهای *Milesia*، *Uredinopsis* و *Hyalopsora* از خانواده **Pucciniastraceae** جزء قدیمیترین زنگهای **Heteroecious** بین سرخسها و *Abies* هستند که تا به امروز نیز باقیمانده‌اند (شکل ۶).

از دیگر خانواده‌های راسته **Uredinales** که جزء زنگهای مخروطیان به حساب می‌آیند می‌توان به خانواده **Chrysomyxaceae** که به جنسهای *Picea* و *Tsuga* از مخروطیان وابسته است، خانواده **Peridermiaceae** که به جنسهای *Cedrus* و *Pinus* وابسته است و خانواده **Melampsoraceae** که به جنس *Larix* وابسته است اشاره کرد (شکل ۶).

تمامی این خانواده‌ها مرحله اسیدی خود را روی مخروطیان مذکور و مرحله تلیومی خود را روی نهاندانگان تشکیل می‌دهند و به این لحاظ پیشرفته‌تر از خانواده **Pucciniastraceae** به حساب می‌آیند. لپیک معتقد است که طبق شواهد فسیلی فرض این مطلب که زنگهای مشترک بین سرخسها و *Abies* از سرخسها منشاء گرفته‌اند نادرست بوده و فرضیه معتبر آن است که این زنگها ابتداء روی *Abies* ساکن بوده و سپس از روی *Abies* به تعدادی از سرخسهای خانواده **Polypodiaceae** حمله کرده‌اند (۱۸).

وجود غنای فسیلی در مورد گیاهان خانواده **Pinaceae** این امکان را حاصل کرده است که بتوان بین فیلوژنی افراد این خانواده و زنگهای آنها با دورانهای زمین‌شناسی ارتباط برقرار کرد (شکل ۷).



شکل ۷- تکامل فیلولژی زنگهای مخروطیان در طی دوره‌های مختلف زمین‌شناسی

طبق شکل (۷)، زنگهای باستانی موجود بر روی مخروطیان اولیه (*Proto Abies*) و سرخسها در حدود دوره ژوراسیک به چند گروه جدید تقسیم شده‌اند. برخی از این گروهها مثل خانواده‌های *Pucciniastraceae* و *Chrysomyxaceae* همچنان بر روی سرخسها و *Abies* باقیمانده و خصوصیات خود را حفظ کرده‌اند، اما گروههای دیگر بدلیل تغییرات اکولوژیکی روی میزبانها دیگری متمایل و ساکن شده‌اند. خانواده^(۱) *Peridermiaceae* تحت شرایط آب و هوایی خشک روی جنسهای *Pinus* و *Cedrus* متمایل شده ولی خانواده *Melampsoraceae* تحت شرایط مرطوب روی جنس *Larix* قرار گرفته است. از طرف دیگر بتدریج ارتباط این خانواده‌ها با سرخسها کم شده و به سمت نهادندانگان (به عنوان میزبان تلیومی) متمایل شده‌اند.

۱- متشکل از دو زیر خانواده *Cronartieae* و *Coleosporiae* است. در برخی طبقه‌بندیها این دو

زیر خانواده بصورت خانواده‌های مجزا در نظر گرفته می‌شوند.

بطور کلی مراحل مختلف شکل (۷) که با شماره نشان داده شده‌اند را می‌توان بصورت زیر بیان نمود. این مراحل در واقع مراحل تکامل فیلوژنتیک زنگهای مخروطیان در ارتباط با دوره‌های زمین‌شناسی اند:

۱- گروهی از زنگهای باستانی که اسیدی آنها روی مخروطیان اولیه و تلیوسپورهای آنها روی سرخسها تشکیل شده بود در حدود دوره‌های پرمین و تریاسیک و ۲۴۰ میلیون سال قبل زیست می‌کرده‌اند.

۲- جنس *Sorospora* از این زنگهای باستانی در طی دوران تریاسیک و ژوراسیک بطور مشترک روی اجداد *Abies* امروزی (*Proto-Abies*) و سرخسها بسر می‌برده و محل استقرار افراد این جنس و میزبانانشان طبیعتاً شواهد فسیلی نیمکره شمالی بوده است.

۳- جنس باستانی *Sorospora* در دوره ژوراسیک حدود ۲۰۰ میلیون سال پیش بدلیل پیدایش گروههای فیلوژنتیک جدید از جنس *Proto-Abies* (رجوع شود به شکل ۵) به فرمهای جدیدی تقسیم شده است. شواهد فسیلی نشان می‌دهند که تمایز گروههای مختلف خانواده *Pinaceae* از دوره ژوراسیک شروع و در کرتاسه تقریباً پایان یافته است.

۴- جدایی جنس *Coleosporium* از زیر خانواده *Cronartiae* در دوره ژوراسیک و به دلیل تقسیم جنس *Pinus* به دو زیر جنس *Haploxyton* و *Diploxyton* انجام شده است. جنس *Cronartium* بطور آشکار قدیمی‌تر از جنس *Coleosporium* است زیرا گونه‌های زیادی از آن روی هر دو زیر جنس فوق‌الشاره از جنس *Pinus* وجود دارند. جنس *Coleosporium* غالباً محدود به زیر جنس *Diploxyton* است ولی به جنس *Cedrus* نیز حمله می‌کند.

۵- در این مرحله جنسهای *Melampsora* و *Melampsoridium* بصورت جنسهای مستقل به وجود آمده‌اند و این بدلیل تقسیم خانواده *Betulaceae* به *Betula*, *Populus* و *Salix* در این دوره یعنی دوره کرتاسه در حدود ۱۵۰ میلیون سال قبل بوده است.

۶- تشکیل *Thecopsora* نیز در طی جدایی *Picea* از *Abies* در دوره کرتاسه رخ داده است.

۷- جدایی جنس *Melampsorella* از *Hyalopsora* نیز در کرتاسه و در طی تشکیل خانواده‌های *Caryophyllaceae* و *Boraginaceae* رخ داده است.

نردبان هولوژنتیکی^(۱) و نقش آن در تفسیر مراحل تکاملی جنس *Melampsorella* در مورد تکامل زنگها فرضیه‌ای تحت نام نردبان هولوژنتیکی توسط لپیک ارائه شده است که مفهوم آن عبارتست از اینکه زنگها با تغییر مراحل اسپوریشان و انتقال آنها به گروههای گیاهی جدید و مساعد از لحاظ اکولوژیکی نردبان تکاملی را طی نموده و متکامل می‌شوند (۱۹).

در طی روند تکامل، زنگهای *Heteroecious* نمی‌توانند هر دو میزبان خود را در یک زمان تعویض نمایند. یک مرحله از این زنگها (مرحله *Sporophyte* یا *Gametophyte*) بایستی میزبان یا میزبانهای قدیمی خود را حفظ نماید تا در مرحله دیگر به میزبان جدید منتقل شود، سپس مرحله اول زنگ که هنوز بر روی میزبانهای قدیمی قرار دارد می‌تواند میزبان یا میزبانهای قدیمی خود را رها کرده و میزبانهایی که از لحاظ فیلوژنتیکی گیاهان جدیدتری به حساب می‌آیند را انتخاب نماید با این روش زنگها با دو مرحله *Sporophyte* و *Gametophyte* خود نردبان هولوژنتیک را صعود می‌کنند و مرحله به مرحله متکامل می‌شوند (۱۹).

لپیک یک طرح کلی را در مورد تکامل جنس *Melampsora* در قالب نردبان هولوژنتیک ارائه داده است (۱۹). هیراتسوکا و ساتو (۱۴) نیز طبق شکل (۸) طرح لپیک را شرح داده‌اند.

Subdivision of Melampsora Hosts				Liliaceae Saxifragaceae Euphorbiaceae etc.
	Fern	Conifer	Salicales	
Proto-Melampsora ?	III ?			
Pino-Melampsora ?	III ?	0, I ?		
Salico-Melampsora <i>M. larici-epitea</i> Kleb. <i>M. medusae</i> Thuem.		0, I Larix Larix	II, III Salix Populus	
Neo-Melampsora <i>M. arctica</i> Rostr. <i>M. magnusiana</i> Wagner <i>M. orchidi-repentis</i> (Plowr.) Kleb. <i>M. allii-salicis albae</i> Kleb. <i>M. allii-populina</i> Kleb. <i>M. ribesii-viminalis</i> Kleb.			II, III Salix Populus Salix Salix Populus Salix	0, I Saxifraga Chelidonium Orchis Allium Allium Ribes
Auto-Melampsora <i>M. euphorbiae</i> (Schub.) Cast. <i>M. vernalis</i> Nissl. <i>M. kusanio</i> Dietel <i>M. hirculi</i> Lind				0, I, II, III Euphorbia Saxifraga Hypericum Saxifraga

شکل ۸- چگونگی تکامل جنس *Melampsora* بر اساس فرضیه نردبان هولوژنتیک و مثالهایی از گونه‌های ای جنس

طبق شکل فوق تاریخ تکاملی جنس *Melampsora* ابتدا با گونه‌های باستانی روی سرخسها تحت نام *Proto-Melampsora* شروع شده است. سپس مرحله اسیدیومی (گامتوفیت) این گروه بر روی مخروطیانی مانند *Abies* منتقل شده و *Pino - Melampsora* حاصل شده است. مرحله اسیدیومی این گروه از *Abies* بر روی دیگر جنسهای مخروطیان که از *Abies* مشتق شده‌اند مانند *Larix*, *Tsuga*, *Pinus* و منتقل شده و مرحله تلیومی (اسپوروفیت) آن بر روی اعضاء *Salicales* مانند گونه‌های *Salix* و *Populus* منتقل شده و *Salico-Melampsora* ها حاصل گردیده‌اند، از این گروه امروز هم گونه‌هایی مانند *epitea kleb.* و *M.larici-M.medusae Thuem* موجود هستند.

مرحله بعدی نردبان هولوژنتیک در روند فوق به این صورت بوده که مرحله گامتوفیت گروه *Sslico - Melampsora* به نهاندانگان منتقل شده و به این ترتیب گروه دیگری با نام *Neo - Melampsora* حاصل شده است. از این گروه می توان گونه های *M.allii-salicisalbae* Klb. *Melampsora arctica* Rostr. را نام برد. آخرین مرحله تکامل در این گروه به این صورت بوده که تمامی مراحل اسپوروفیت و گامتوفیت بر روی نهاندانگان منتقل شده اند و به این ترتیب گروه *Auto-Melampsora* حاصل شده است، از این گروه می توان گونه *M. euphorbiae* (Sch.) Cast. روی جنس *Euphorbia* و گونه *M.kusano* Dietel را روی جنس *Hypericum* نام برد.

با استفاده از مفهوم نردبان هولوژنتیک و ارتباط دادن آن با فیلوژنی گیاهان میزبان زنگها می توان روند تکاملی بسیاری از گروه های مختلف زنگها را مانند مثال فوق بررسی نمود.

فیلوژنی جنس *Gymnosporangium*

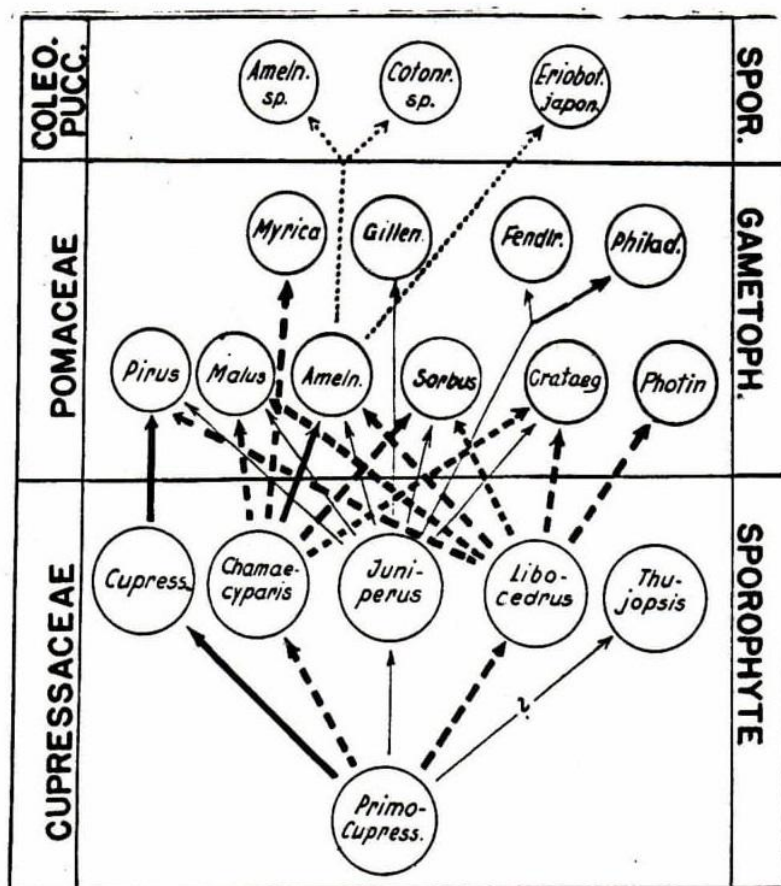
جنس *Gymnosporangium* در بین زنگهای اسیدیوم دار یا *aeoid rust fungi* (زنگهایی که در سیکل زندگی خود اسیدی دارند) گروه جالب توجهی محسوب می شود زیرا گونه های این جنس تلیوسپورهاشان را روی خانواده *Cupressaceae* و اسیدی خود را روی گیاهان راسته *Rosales* تشکیل می دهند. از خصوصیات بارز این جنس داشتن مکانیسم پیشرفته آزاد سازی اسیدیوسپورها می باشد که قبلاً شرح داده شد. این مکانیسم پیشرفته در سایر جنسهای زنگها دیده نشده است. آناتومی پریدیوم در اسیدی گونه های مختلف *Gymnosporangium* شباهت زیادی با اسیدی سایر زنگهای مخروطیان دارد و این نشان دهنده یک منشاء مشترک بین زنگهای مخروطیان و جنس *Gymnosporangium* است. کرن^(۱) (۱۶ و ۱۵) مطالعات زیادی بر روی گونه های جنس *Gymnosporangium* انجام داده و به این نتیجه رسیده که گونه هایی از این جنس که روی برخی جنسهای خانواده

Cupressaceae بسر می‌برند خصایص قدیمی خود را حفظ کرده‌اند ولی گونه‌های هم که خصوصیات پیشرفته‌تری پیدا کرده‌اند وجود دارد.

آرتور^(۱) جنس *Gymnosporangium* را به دو بخش (Section) تقسیم کرده است که عبارتند از بخشهای *Gymnotelium* و *Eugymnosporangium* (۱). لیبیک (۲۱) این دو بخش را به صورت دو زیر جنس در نظر گرفته است و این دو زیر جنس را به ده بخش تقسیم کرده است. طبق نظر نامبرده تمامی این بخشها دارای یک نیای مشترک بوده و در مسیرهای تکاملی به موازات هم از آن نیای مشترک (*Proto-Gymnosporangium*) مشتق شده‌اند. جنسهای مختلف خانواده *Cupressaceae* در نقاط مختلف کره زمین پراکنده‌اند ولی تنها جنسهایی از این خانواده که در نیمکره شمالی قرار دارند میزبان گونه‌های *Gymnosporangium* می‌باشند. این پدیده نشان دهنده این احتمال است که منشاء این جنس از یک نیای مشترک بین جنس مذکور و سایر زنگهای اسیدیومی مخروطیان (زنگهایی که مرحله اسیدی آنها روی مخروطیان تشکیل می‌شود) بوده که منحصراً در نیمکره شمالی انتشار داشته است (۲۱).

در جنس *Gymnosporangium* اعضاء زیر جنس *Gymnotelium* روی جنسهای ابتدایی‌تر از خانواده *Cupressaceae* قرار دارند و قدیمی‌تر از زیر جنس *Eugymnosporangium* در نظر گرفته می‌شوند. زیر جنس *Eugymnosporangium* منحصراً روی جنس پیشرفته *Juniperus* وجود دارد. شکل (۹) تاریخچه تکاملی جنس *Gymnosporangium* را روی خانواده‌های *Cupressaceae* و *Pomaceae* نشان می‌دهد. جنس *Coleopuccinia* نیز در این شکل به عنوان یک جنس پیشرفته نشان داده شده است. این جنس از جنس *Gymnosporangium* مشتق شده و به صورت یک زنگ تک پایه بر روی برخی جنسهای خانواده *Pomaceae* قرار داد. در شکل (۹) خطوط تیره و ضخیم نمایانگر تکامل زیر جنس *Gymnotelium*، خطوط نازک نمایانگر تکامل زیر جنس

Eugymnosporangium و خطوط نقطه چین نمایانگر تکامل جنس *Coleopuccinia* می‌باشند. مقایسه طرح شماره (۹) با طرح شماره (۸) نشان‌دهنده یک شباهت بین مراحل تکاملی جنس *Gymnosporangium* و جنس *Melampsora* می‌باشد. همانطور که ذکر شد اجداد جنس *Melampsora* روی *Abies* تشکیل شده‌اند و سپس به جنس دیگری از مخروطیان به نام *Larix* و جنسهای راسته *Salicales* منتقل شده و بعد از آن روی دیگر نهان‌دانگان پیشرفته استقرار یافته‌اند. این مراحل در کل شبیه به مراحل اندک که در طرح تکاملی جنس *Gymnosporangium* در شکل (۹) دیده می‌شود.



شکل ۹- تاریخچه تکاملی اختصاص یافتگی بیولوژیک جنس *Gymnosporangium*، خطوط ضخیم نمایانگر *Gymnotelium*، خطوط نازک نمایانگر *Eugymnosporangium* و خطوط منقوط نمایانگر *Coleopuccinia* است.

این ارتباط کلی بین طرحهای تکاملی دو جنس *Melampsora* و *Gymnosporangium* اشاره بر وابستگی دور این دو جنس با یکدیگر و وابستگی میزبانهای آنها یعنی خانواده‌های *Cupressaceae* و *Abietaceae* دارد. به عبارت دیگر این دو جنس دارای منشاء و نیای یکسان بوده و میزبانهای آنها نیز همین حالت را دارند (۲۱).

طبق نظر کرن (۱۵) وجود اسیدیومهای فنجانی شکل (*Cupulate*) و تلیومهای برگگی به همراه خضور اوردیوم از خصوصیات گونه‌های باستانی *Gymnosporangium* است و گونه‌هایی که به شاخه‌ها حمله می‌کنند و تورمهای گال مانند تولید می‌نمایند بطور نسبی پیشرفته ترند (۱۵). طبق نظر لپیک (۲۱) مراحل تکاملی اسیدیومها در جنس *Gymnosporangium* از اسیدی‌های فنجانی ساده شروع شده و سپس فرمهای شاخی (*Cornuoid*) و بعد از آن فرمهای *Roestelioid* حاصل شده‌اند. وجود مکانیسم پیشرفته آزادسازی اسپورها در اسیدیومهای فرم *Roestelioid* یکی از دلایل پیشرفته بودن آنها محسوب می‌شود.

آرتور (۱) طرح مشخصی برای طبقه‌بندی گونه‌های *Gymnosporangium* ارائه داده است. وی برای طبقه‌بندی کلی گونه‌ها در این جنس تعداد سلول تلیوسپورها را ملاک قرار داده است بطوریکه گونه‌های موجود در زیر جنس *Gymnotelium* دارای تلیوسپورهای چند سلولی اند و برخی گونه نیز تلیوسپورهای ۲ تا چند سلولی دارند، ولی گونه‌های موجود در زیر جنس *Eugymnosporangium* منحصراً دارای تلیوسپوهایی با دو سلول می‌باشند (۱). لپیک (۲۱) برای این خصوصیت در جنس *Gymnosporangium* یک مفهوم فیلوژنتیک قائل شده و معتقد است که تلیوسپورهای چند سلولی مربوط به گونه‌های ابتدایی‌تر و تلیوسپورهای منحصراً دو سلولی مربوط به گونه‌های پیشرفته‌تر می‌باشند. وی با توجه به تیپ‌های اسیدی و روند تکاملی آنها، که در بالا اشاره شد و با توجه به تعداد سلولهای تلیوسپورها و مفهوم آن در تکامل یک روند تکاملی مشخص را برای گونه‌های *Gymnosporangium* تعیین کرده که در شکل (۱۰) نشان داده شده است.

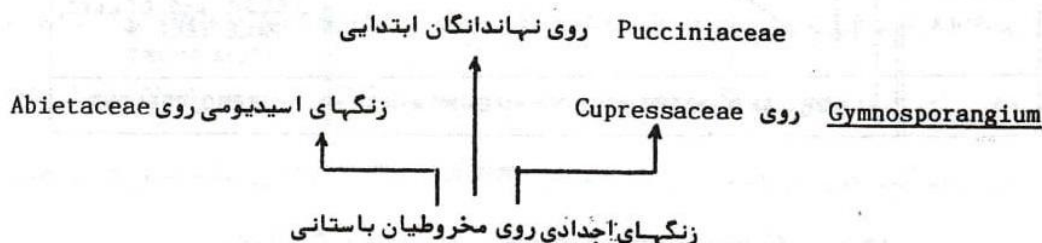
AECIAL STAGES AND TYPES	GYMNOTEL.		EUGYMNOSPORANGIUM		TELIAL STAGES AND TELIOSPORES
	1. NOOTKATENSE 2. LIBOD. 3. ELLISH 4. BISEPTATAE	5. MIYABEI 6. CUPRESSI	7. SPECIOSAE 8. CLAVIPES 9. MULTIF. 10. COMMUNIS 11. HARZEN. 12. CONFUSUM 13. JAPONICUM 14. JAPONICUM 15. HIDUS. AV. 16. TRACHYSP. 17. EXTERUM 18. CLAVARIAEF. 19. JUNIPERIN. 20. BERMUDIANI 21. CORNICULAN. 22. SLOBOSAE 23. JUN. VIRG. 24. SABINAE		
BALAN. ROESTELIOID BASCUL.					TELIA ELONGATED ON GALLS
CLATHR. CORNUOID TUBUL.					TELSP. 2-CELLED, BROWN, GALLS OR WITCHES-BROOMS TELSP. 2-3-CELL. BROWN, MODERATE HYPERTROPHY
CYLINDR. AECIOID CUPULA					TELSP. 2-4-CELLED, ORANGE YELLOW NO HYPERTROPHY TELSP. 2-5-CELLED, PALE YELLOW TELIA SHORT
	LOWLAND → UPLAND → MOUNTAINS				UREDO PRESENT

شکل ۱۰- روند تکاملی گونه‌های جنس *Gymnosporangium* بر اساس مشخصات ابتدایی و پیشرفته مراحل aecial (دایره‌های سفید رنگ) و uredial و Telial (دایره‌های سیاه رنگ).

همانطور که در شکل ۱۰ دیده می‌شود گونه‌های موجود در زیر جنس *Gymnotelium* گونه *G. nootkatense* (Trel.) Arth. یک استثنا محسوب می‌شود. این گونه علی‌رغم دارا بودن تلئوسپوره‌های ۲ سلولی مشخص بدلیل دارا بودن مرحله اوردیومی که در سایر گونه‌های *Gymnosporangium* به هیچ وجه دیده نمی‌شود و بدلیل داشتن اسیدیومهای فنجان‌ی - جزو فرمهای بسیار ابتدایی در نظر گرفته شده و در واقع یک فرم بینابینی و پل ارتباطی بین دیگر گونه‌های جنس *Gymnosporangium* و زنگهای aecioid ابتدایی روی مخروطیان می‌باشد.

لیپیک (۲۱) معتقد است که تمامی زنگهای اسیدیومی (زنگهایی که در سیکل زندگی خود دارای مرحله اسیدی‌اند) روی مخروطیان و نهاندانگان از جمله *Gymnosporangium* یک ارتباط ژنتیکی دوری با یکدیگر داشته و در واقع دارای یک نیای مشترک^(۱) هستند. وجود یک سیکل زندگی مشترک بین تمامی زنگهای نامبرده دال بر تأیید این نظریه است.

بطور کلی می‌توان اینطور بیان کرد که زنگهای باستانی بر روی مخروطیان باستانی زیست می‌کرده‌اند. اسیدی این زنگها روی مخروطیان و تلیوم آنها روی و درون بافت سرخسها تشکیل می‌شده و با انشقاق مخروطیان اولیه به دو خانواده *Cupressaceae* و *Abietaceae* این زنگهای باستانی نیز به چند گروه جدید تقسیم شدند. این مطلب در شکل (۱۱) نشان داده شده است.



شکل ۱۱ - تقسیم زنگهای اجدادی روی مخروطیان باستانی به گروههای مختلف در اثر تفکیک این مخروطیان به خانواده‌های *Abietaceae* و *Cupressaceae*

در هنگام انشقاق فوق زمینهای مرتفع زیادی به وسیله گروههای خاصی از مخروطیان و نهاندانگان پوشیده بوده و این حالت باعث فراهم آوردن زمینه جدیدی برای زنگهای *aecioid* شده است. در این حالت زنگهای *Rucciniaceae* روی نهاندانگان ساکن شده‌اند ولی جنس

Gymnosporangium روی *Cupressaceae* مستقر شده و با اعضاء این خانواده به سمت نواحی کوهستانی حرکت کرده است. در واقع زنگهای باستانی جنس *Gymnosporangium* یعنی *Protogymnosporangium* در زمینهای پست^(۱) بر روی مخروطیان اولیه زندگی می کرده اند. پس از انشقاق این مخروطیان به دو خانواده طبق شکل (۱۱) این زنگهای باستانی بدلیل وجود میزبان آنها در نواحی مرتفع^(۲) به این نواحی منتقل شده اند و تغییرات آب و هوایی از دشت های مرطوب به نقاط مرتفع و خشک باعث ایجاد ساختمان پیشرفته سورهای جنس *Gymnosporangium* شده است. وجود تلیومهای ژله ای و پریدیوم توسعه یافته مرحله اسیدی در این قارچها که کاملاً اسپورهای نابالغ را در برابر خشکی محافظت می نماید در اثر همان تغییرات آب و هوایی فوق رخ داده است.

این مسأله غیر متحمل است که چنین شیوه های محافظتی در شرایط مرطوب حاصل شده باشند. حرکت بعدی برخی از گروه های خانواده *Cupressaceae* از زمین های مرتفع به مناطق کوهستانی بالطبع باعث حرکت زنگهای آنها به این مناطق شده و منتج به متکامل تر شدن جنس *Gymnosporangium* و تبدیل اسیدی فنجانی در آنها به اسیدیومهای *roestelioid* شده است و به این ترتیب گونه های پیشرفته *Gymnosporangium* حاصل شده اند.

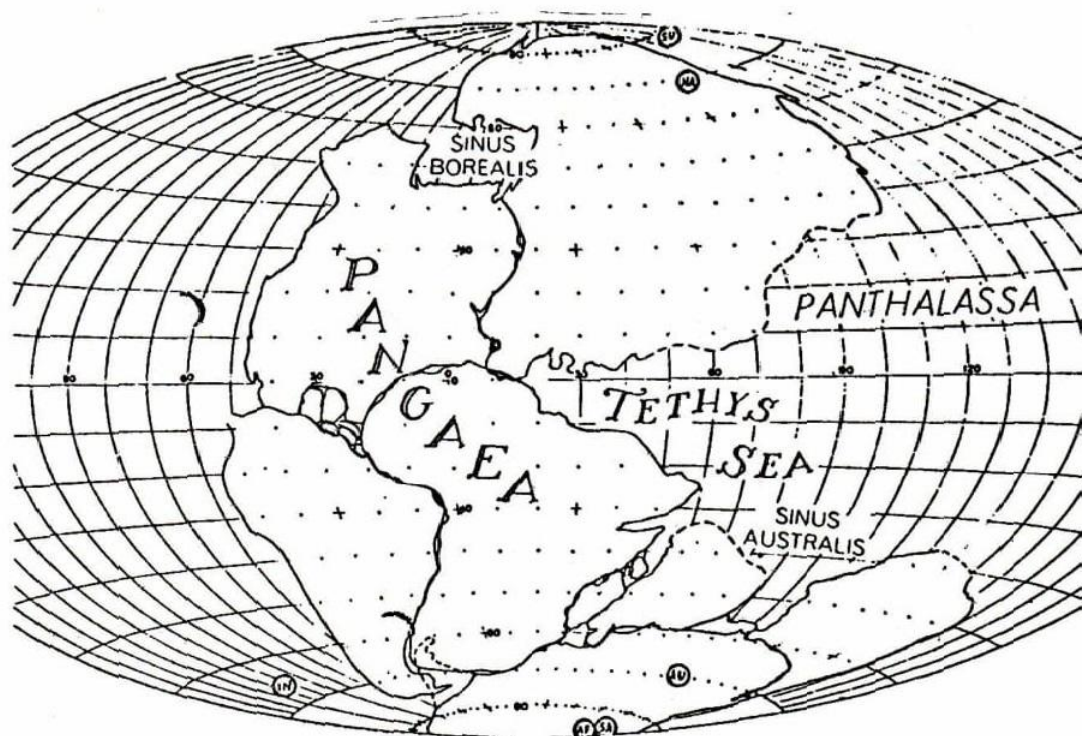
مراحل تکاملی *Gymnosporangium* و حرکت از زمینهای پست به کوهستانها در شکل (۱۰) نیز نشان داده شده است.

تکامل زنگهای سوزنی برگان در پرتو انشقاق قاره ای

جنسها و گونه های زیادی از زنگهای اسیدیومی (*aecial rust*) مرحله اسیدیومی خود را بر روی مخروطیان نیمکره شمالی تشکیل می دهند. مخروطیان متعددی که در نیمکره جنوبی وجود دارند به جز گونه های اندکی از خانواده *Araucariaceae* فاقد زنگ می باشند. یک چنین گسترش خاص زنگها بر روی مخروطیان نیمکره شمالی توسط لپیک و با تئوری انشقاق

قاره‌ها توضیح داده شده است (۲۴).

همانطوری که ذکر شد تعدادی از زنگهای *Heteroecious* مربوط به خانواده‌های *Coleosporiaceae*, *Chrysomyxaceae*, *Cronartiaceae*, *Melampsoraceae*, *Pucciniastraceae* مراحل اسیدیومی خود را روی مخروطیان تشکیل می‌دهند. حتی در خانواده پیشرفته *Pucciniaceae* نیز جنس *Gymnosporangium* مرحله تلیومی خود را روی گیاهان خانواده *Cupressaceae* تشکیل می‌دهد. اشاره شد که مخروطیان در واقع پل ارتباطی بین زنگهای باستانی روی سرخسها و زنگهای پیشرفته روی نهانندانگان بوده‌اند. در مورد علت پراکنش متمرکز زنگهای مخروطیان در نیمکره شمالی ابتدا بایستی پراکنندگی مخروطیان را در طی دورانهای زمین‌شناسی بررسی نمود. و جز (۱) (۳۱، ۳۲، ۳۳ و ۳۴) معتقد است که قاره‌های امروزی سابقاً در یک توده منفرد به نام پانگئا (۲) گرد آمده بودند (شکل ۱۲)



شکل ۱۲- توده منفرد Pangaea در دوره تریاسیک در حدود ۲۰۰ میلیون سال قبل.

احتمالاً زنگهای باستانی روی سرخسهای باستانی از خانواده *Marattiaceae* در حدود کربونیفر در پانگا وجود داشته‌اند ولی در دوره *Permian* ناپدید شدند (۳۰). به هر حال طبق نظر وگنر قاره بزرگ پانگا در دوره‌های بعد از *Permian* یعنی طی تریاسیک، ژورائیک، کرتاسئوس و سنوزئیک به دو قاره *Laurasia* در شمال و *Gondwanaland* در جنوب تقسیم شده است. سوزنی برگان دو نیمکره شمالی و جنوبی نیز در اثر همین جدایی از یکدیگر جدا و متمایز شده‌اند و وجود دریای تتیس^(۱) بین دو قاره تشکیل شده یک عامل مهمی در جلوگیری از تبادل فون و فلور بطور رایج در بین دو قاره فوق بوده است. امروزه خانواده‌های سوزنی برگان در نیمکره شمالی عبارتند از *Taxoidaceae*, *Cupressaceae*, *Pinaceae* و خانواده‌های مخروطیان نیمکره جنوبی را *Podocarpaceae*, *Araucariaceae* و *Cephalotaxaceae* تشکیل می‌دهند. فسیلهای پیدا شده در دو نیمکره شمالی و جنوبی نیز همین پراکنش فوق را نشان می‌دهند. خانواده‌های مخروطیان موجود در نیمکره شمالی میزبانهای اسیدیومی زنگهای بسیاری بوده و همچنین جنس *Gymnosporangium* نیز تلیای خود را بر روی اعضاء *Cupressaceae* در نیمکره شمالی تشکیل می‌دهد. مخالف این حالت در مورد مخروطیان نیمکره جنوبی وجود دارد. خانواده‌های مخروطیان در نیمکره جنوبی فاقد زنگ می‌باشند. البته موارد محدودی از زنگهای اسیدیومی روی خانواده *Araucariaceae* در شیلی و مالزی گزارش شده است. طبق نظر فلورین (۲۴) با توجه به فسیلهای اندک بدست آمده از *Araucariaceae* در نیمکره شمالی و تعدد این فسیلها در دورانهای بعدی در نیمکره جنوبی این خانواده می‌تواند متعلق به دو نیمکره باشد (۱۲) و بنابراین دلیل وجود زنگ بطور محدود بر روی این خانواده در نیمکره جنوبی روشن می‌شود. طبق نظر لپیک (۲۴) زنگهای اسیدیومی ابتداء روی *Araucariaceae* در نیمکره شمالی و جنوبی بوده‌اند و سپس در اثر از بین رفتن این خانواده در نیمکره شمالی این زنگها روی مخروطیان همین خانواده در نیمکره

جنوبی حالت *relict*^(۱) پیدا کردند .

جدایی *Laurasia* و *Gondwanaland* موجب شکاف در فون و فلور موجود بر روی *Pangaea* شد. بعد از جدایی فلور دو سوپر قاره فوق همانطور که ذکر شد مخروطیان نیز به دو گروه جغرافیایی تقسیم شدند، بدلیل خنک بودن آب و هوا و مساعد بودن سایر شرایط اقلیمی و وجود مخروطیان و سرخسهای موجود در زیر آنها به صورت زیر رست در سوپر قاره *Laurasian* مرحله اسیدیومی زنگها و کلاً *heterosism* در این سوپر قاره رخ داده است و به همین دلیل زنگهای مخروطیان در نیمکره شمالی انتشار دارند. البته این غیرمنطقی است که فکر شود قاره‌های نیمکره جنوبی یا سوپر قاره *Gondwanaland* بدون یک فلور غنی از زنگها بوده‌اند. امروزه در نیمکره جنوبی تعداد زیادی از زنگهای گرمسیری وجود دارند که نه دارای اسیدی هستند و نه تولید مرحله اسیدیومی روی مخروطیان می‌کنند. همانطور که ذکر شد منشاء زنگهای اسیدیومی بعد از جدایی قاره‌ها از نیمکره شمالی بوده است (۲۴).

فیلوژنی خانواده *Pucciniaceae*

این خانواده بزرگترین خانواده در راسته *Uredinales* است. جنسهای *Phacopsora*، *Dasturella* و *Stereostratum* در این خانواده جزو زنگهای *Tropical* در نظر گرفته می‌شوند. لیبیک (۲۲) این جنسها را در یک گروه فیلوژنتیک مجزا در نظر گرفته و معتقد است که اینها از زنگهای اجدادی مخروطیان و قبل از توسعه سایر اعضاء *Pucciniaceae* مشتق شده‌اند (شکل ۱۳).

در مورد جنس *Puccinia*، آرتور (۱) این جنس را به دو بخش تقسیم کرده است که عبارتند از *Eupuccinia* و *Bullaria*، گروه *Eupuccinia* شامل گونه‌های متعددی

۱- یک گروه از جانوران یا گیاهان که باقیمانده یک گروه اولیه با پراکنش وسیع هستند و اینک در یک محیط متفاوت از محیط اولیه‌شان وجود دارند.

باتلیوسپوره‌های چماقی^(۱)، دنباله‌های پایا و محکم و اسیدیومهایی با اسیدیوسپوره‌های زگیل دار است. این خصوصیات در جنس *Puccinia* جزو خصوصیات ابتدایی به حساب می‌آیند. در گروه *Bullaria* بر خلاف گروه بالا تلیوسپورها گرد یا بیضوی با دنباله‌ای کوتاه و شکننده‌اند و اسیدیومها *uredinoid* با اسیدیوسپوره‌های خاردار می‌باشند. این خصوصیات در جنس *Puccinia* جزو خصوصیات پیشرفته محسوب می‌شوند (۱).

ارتباط فیلوژنتیک بین خانواده‌های *Pucciniaceae* و *Gymnosporangiaceae* به وسیله اکثر محققین پذیرفته شده است. حتی برخی از محققین مانند کانینگهام^(۲)، گومان^(۳) (۱۴)، آرتور (۱) و داتیل^(۴) (۷) جنس *Gymnosporangium* را جزء خانواده‌های *Pucciniaceae* طبقه‌بندی کرده‌اند. شباهت ساختمانی بین این دو جنس وقتی بیشتر نمودار می‌شود که دو زیر جنس *Eupuccinia* (از جنس *Puccinia*) و *Gymnotelium* (از *Gymnosporangium*) را با هم مقایسه کنیم. هر دوی این زیر جنسها نسبت به دیگر زیر جنس‌های وابسته در سطح پایین‌تری از لحاظ فیلوژنتیکی قرار دارند. خصوصیات مشترک دو زیر جنس فوق عبارتند از تلیوسپوره‌های با دنباله ژلاتینی طویل، اسیدی فنجان‌ی، پیکنوم‌های زیر اپیدرمی و اوردیومهای بدون پریدیوم. به نظر نمی‌رسد که این شباهتهای دقیق به صرف تصدّف ایجاد شده باشند بلکه این شباهتها حاکی از یک ارتباط فیلوژنتیک نزدیک بین دو خانواده فوق هستند. می‌توان از شباهتهای فوق اینطور نتیجه گرفت که اعضاء گروه ابتدایی *Eupuccinia* از برخی اعضاء گروه قدیمی *Gymnotelium* یا در واقع از جنس باستانی و فرضی *proto-Gymnosporangium* روی *Cupressaceae* منشاء گرفته‌اند.

شواهد زیادی در دست است که اجداد اولیه جنس *Gymnosporangium* از مخروطیان اولیه به نهانداگان درختی مختلف منتقل شده‌اند. برای مثال میتوان گونه‌های بسیاری از جنس *Gymnosporangium* را نام برد که مرحله تلیومی آنها روی گیاهان *Cupressaceae* و

1- Oblong

2- Cunningham

3- Gaumann

4- Dietel

مرحله اسیدی آنها به خانواده‌های *Myricaceae*, *Hydrangeaceae*, *Pomaceae* و *Rosaceae* منتقل شده است بعلاوه جنسهای تک پایه مانند *Phragmidium* روی *Cumminsiella*, *Rosaceae* و *Beridaceae* روی *Uropyxis* و *Fabaceae* و دیگر گروههای وابسته بطور مشخص از همان پایه اولیه *Proto - Gymnosporangium* از مخروطیان به میزبانهای درختی نهاندانه که در بالا شرح داده شده در کرتاسه رخ داده است. در این دوره شرایط اقلیمی خاص باعث توسعه نهاندانگان درختی در مناطق وسیعی از کره زمین گردید. زوال مخروطیان و جایگزینی نهاندانگان درختی باعث شد که زنگهای موجود بر روی مخروطیان (*Proto - Gymnosporangium*) روی نهاندانگان جایگزین شده منتقل شوند بدون اینکه ارتباط خود را با مخروطیان میزبان حفظ کنند.

موضوع فوق باعث کاهش سیکل زندگی زنگها و ایجاد حالت *autoecism* در آنها شده و برخی هم مرحله تلیومی خودشان را به نهاندانگان منتقل کردند. برای مثال برخی زنگهای باستانی جنس *Gymnosporangium* مرحله تلیومی خود را روی *Cupressaceae* و اسیدی خود را روی *Berberidaceae* تشکیل می‌دادند، بعد از تغییرات فوق اشاره یعنی کاهش و زوال جمعیت مخروطیان و در عوض افزایش علفزارها و مراتع بدلیل اینکه گندمیان وحشی در مجاورت درختچه‌های خانواده زرشک به فراوانی وجود داشتند زنگهای موجود روی *Berberidaceae* مرحله تلیومی خود را به گندمیان وحشی منتقل کرده‌اند. کلاً پراکنش و توسعه علفزارها در دوره *Tertiary* و نابودی اجتماعات عظیم سوزنی برگان باعث انتقال بسیاری از زنگهای سوزنی برگان به روی گندمیان وحشی شده و به این دلیل امروزه در بین جمعیت‌های زنگهای *Puccinioid* زنگهای موجود روی گندمیان وحشی از جمعیت بالایی برخوردارند.

از مباحث فوق کلاً نتیجه‌گیری می‌شود که جنسهای *Puccinia* و *Uromyces* از زنگهای باستانی خانواده *Gymnosporangiaceae* روی اعضاء باستانی *Cupressaceae* منشاء گرفته‌اند.

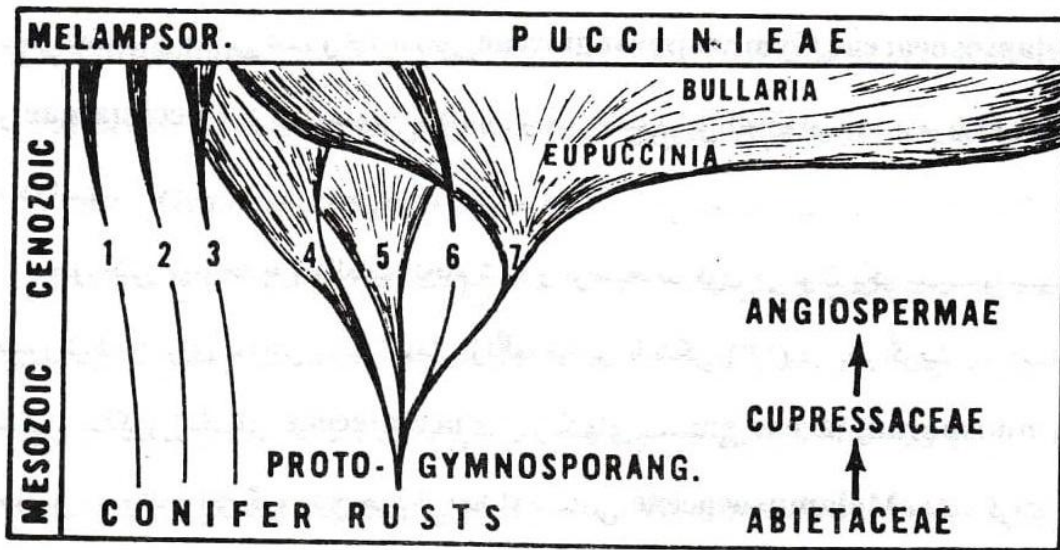
اولین میزبانان این زنگها گندمیان وحشی بوده‌اند. با توجه به شباهتهای بین جنسهای

Puccinia و *Gymnosporangium* واضح است که زنگهای مخروطیان باستانی بطور متوالی دچار شکاف و جدایی شده و خانواده‌های *Melampsoeaceae*, *Gymnosporangiaceae* و *Pucciniaceae* از آنها حاصل شده‌اند. از قرار معلوم این اتفاق در حدود مزوزوئیک رخ داده است.

بطور کلی با توجه به مطالعات انجام شده و توضیحات فوق می‌توان یک سیستم طبیعی فیلوژتیک را برای نمایش روند تکاملی زنگها مطابق با شکل (۱۳) در نظر گرفت. بر اساس شکل مذکور زنگهای *Pucciniaceae* از زنگهای باستانی *Gymnosporangiaceae* حاصل شده‌اند و این گروه نیز خود از اعضاء باستانی *Melampsoeaceae* منشاء گرفته‌اند (۲۲).

شروع این روند تکاملی از یک سری زنگهای باستانی *acidoid* روی مخروطیان بوده، این زنگها ابتدا از روی میزبانهای اولیه خود از خانواده *Avietaceae* به *Cupressaceae* منتقل شده‌اند به این ترتیب زندگی خود را از جنگلهای باستانی مخروطیان به جنگلهای نیمه باستانی *cupressus-angiosperm* تغییر داده‌اند.

در محیط جدید این قارچها از میزبانهای *Cupressaceae* به نهاندانگان درختی و پس از آن به گندمیان و گیاهان تیزه *Cyperaceae* منتقل شده و در نهایت به نهاندانگان پیشرفته رسیده‌اند. شروع روند فوق از جنگلهای مخروطیان اولیه در *Mesozoic* و در نیمکره شمالی بوده و در طی تشکیل جنگلهای مخلوط در کرتاسه ادامه داشته و نهایتاً با گسترش علفزارها روی زمین پایان یافته است این مراحل در شکل (۱۳) نشان داده شده است (۲۲).



شکل ۱۳- ریشه‌های فیلوژنتیک فرضی در زنگهای Pucciniaceae اعداد نمایش داده شده نمایانگر جنسهای مختلف زنگها به شرح زیر می‌باشند:

- 1- *Physopella* 2- *Dasturella* 3- *Phacopsora* 4- *Phragmidium*
5- *Gymnosporangium* 6- *Stereostratum* 7- *Puccinia and uromyces*

Autoecism و Heteroecism در زنگها

این موضوع که در بین زنگها کدامیک از حالات مختلف تک پایه (Autoecism) یا دو پایه (Heteroecism) ابتدایی ترند یک مسأله مورد بحث می‌باشد. افرادی مانند کانینگهام (۴) معتقدند که Heteroecism در زنگها یک حالت ابتدایی است و Autoecism یک حالت جدیدتر می‌باشد این در حالی است که افرادی مانند فیشر^(۱) (۱۱)، داتیل (۶)، مک آلپین^(۲) (۲۵)، کریستمن^(۳) (۳) و الیو^(۴) (۲۸) نظرات مخالفی را ارائه داده‌اند. تئوری فیشر (۱۱) بر این اساس است که زنگهای اولیه بدلیل طبیعت غیر تخصصی که

1- Fischer

2- McAlpin

3- Christman

4- Olive

داشته‌اند به میزبانهای مختلفی حمله کرده و **autoecious** بودند. این گروه از زنگها بعد از سیر مراحل تکاملی توانستند ارتباط اختصاصی با میزبانانشان ایجاد کنند و آنگاه بود که پدیده **heteroecism** در آنها رخ داد.

تئوری فیشر (۱۱) توسط افرادی مانند کانینگهام (۴) و لیبیک (۲۲ و ۱۷) مورد انتقاد قرار گرفته و رد شده است. تصور بر این است که حالت اختصاصی و پارازیت اجباری بودن زنگها از ابتدا در آنها وجود داشته و تا به امروز نیز بطور کاملاً دست نخورده باقیمانده است. کانینگهام (۴) معتقد است که **heteroecism** در زنگها پدیده‌ای است که از ابتدا وجود داشته است. وی بر این واقعیت تکیه کرده است که **Melampsoraceae** های اولیه غالباً از زنگهای **heteroecious** تشکیل شده‌اند در حالیکه زنگهای پیشرفته **Pucciniaceae** غالباً **autoecious** هستند (۴).

گومان (۱۳)، داتیل (۷) و ساویل (۳۰) معتقدند که جنسهای مانند **Hyalopsora** و **Milesina** و **Uredinopsis** جزء ابتدایی‌ترین جنسها در میان اعضاء راسته زنگها می‌باشند چون تمامی این جنسها از خانواده **Pucciniastraceae** بوده و تماماً **heteroecious** می‌باشند. طبق نظر افراد مذکور خانواده فوق جزء خانواده‌های ابتدایی در زنگها بوده و **heteroecism** یک پدیده ابتدایی است و **autiecism** بعد از آن حاصل شده است. مطالعات لیبیک (۲۱ و ۱۹) و دیگر دانشمندان نشان داده است که جنسهای **Milesina** و **Uredinopsis** و **Hyalopsora** نه تنها جزء زنگهای ابتدایی نیستند بلکه از زنگهای نسبتاً پیشرفته محسوب می‌شوند. این زنگها که مراحل اسیدی و تلیومی خود را بترتیب روی مخروطیان سرخسها تشکیل می‌دهند از زنگهای مخروطیان منشاء گرفته‌اند.

زنگهای مانند **Milesina** , **Uredinopsis** و... که توسط برخی دانشمندان ابتدایی فرض شده‌اند بدلیل داشتن سیکل زندگی پیچیده و فرمهای اسپوری تخصص یافته، ابتدایی نبوده و جزء فرمهای نسبتاً پیشرفته محسوب می‌شوند.

همانطور که لیبیک (۲۰) اشاره کرده است زنگهای اولیه زنگهای **autoecious** و

Stomatoporus^(۱) بوده‌اند که روی سرخسهای گرمسیری زندگی می‌کرده‌اند. به احتمال قوی این زنگها از **Auriculariales** های اولیه که در حدود پالزویک^(۲) بر روی سرخسها وجود داشته‌اند منشاء گرفته‌اند.

بسیاری از این **Auriculariales** که شباهت زیادی با زنگهای ابتدایی داشتند هنوز هم بر روی سرخسهای گرمسیری زندگی می‌کنند. از این گروه که در واقع جنسها و گونه‌های بینابینی مابین زنگهای اولیه و راسته **Auriculariales** هستند می‌توان گونه‌های **Uredinella** **Herpobasidium** و **Platycarpa Poilpodii Couch** , **coccidiophaga Couch** **filicinum (Rostr.) Lind.** را نام برد.

زنگهای اولیه روی سرخسها بدلیل داشتن پروبازیدیوم تکامل یافته‌تر (تلیوسپورهای اولیه) و اوردوسپور از **Auriculariales** اولیه روی سرخسها متمایز می‌شوند. به نظر می‌رسد که این زنگهای اولیه مانند **Auriculariales** اولیه دارای میسلیم بین سلولی با هوستوریومهای مشخص و دستجات اسپورزا بودند که از روزنه‌ها خارج شده و در سطح برگ ظاهر می‌شدند. این زنگهای ابتدایی هنوز قدرت تحریک زیاد از حد میزبان را نداشته و باعث ایجاد هیپروتروفی در بافت میزبان نمی‌شدند. در بین زنگهای امروزی جنسهای مانند **Gerwasia** **Auriculariales** و **Cytopsora** , **Desmella** , **Hemileia** و غیره خصوصیتی مشابه با داشته و بدلیل اینکه جزو زنگهای **stomatoporous** هستند جزء ابتدایی‌ترین زنگها در میان زنگهای فعلی قرار می‌گیرند. این گروه از زنگها مرحله اسیدی نداشته و **Autoecious** هستند و هیچ شواهدی در دست نیست که نشان دهد این زنگها دارای مرحله اسیدی بوده و یا **heteroecious** بوده‌اند. در پرتو شواهد فوق می‌توان اینطور در نظر گرفت که **autoecism** نسبت به **heteroecism** پدیده ابتدایی‌تری است.

۱- حالتی است که دستجات اسپورزا از روزنه‌های برگ خارج شده و روی آنها اسپورها تشکیل می‌شوند.

مفهوم Biogenic radiation در فیلوژنی زنگها

با اینکه زنگها پارازیت‌های اجباری هستند و بر روی یک گروه مشخص و دارای قرابت فیلوژنتیکی از گیاهان به صورت تخصصی فعالیت می‌کنند لیکن پدیده **Biogenic radiation** باعث می‌شود که زنگها بر روی تاکسونهای گیاهی دور از هم هدایت شوند.

لیپک (۲۳) دو روند متضاد را برای تکامل زنگها در نظر گرفته است که عبارتند از **Biogenic radiation** و **Biological specialization**. بر طبق این دو روند زنگها روی یک میزبان یا میزبانهای خاصی به صورت اختصاصی قرار می‌گیرند اما این تمایل هم در آنها وجود دارد که به گروههای جدید میزبانی که با میزبان اولیه شان هیچ ارتباط فیلوژنتیکی ندارند مهاجرت کنند. ترکیب دو روند فوق به زنگها اجازه داده که علاوه بر ارتباط تخصصی و نزدیک با میزبانانشان بتوانند بر روی تمامی افراد سلسله گیاهان انتشار یابند.

Biogenic radiation عبارت است از پراکندگی تطبیقی زنگها از یک منشاء اولیه یا

یک میزبان اولیه به گیاهان مختلف دیگری که با گیاه اولیه هیچ وابستگی ژنتیکی ندارند.

در زنگهای **Heteroecious** پدیده **Biogenic radiation** به این شکل عمل می‌کند که

یک مرحله از این زنگها (اسپوروفیت یا گامتوفیت) روی یک میزبان خاص کاملاً تخصصی

شده سپس از روی آن میزبان به تعدادی از گیاهان دیگر که با میزبان منشاء ارتباط ژنتیکی

زیادی ندارند منتقل می‌شود و مرحله دیگر خود را روی آن گیاهان ایجاد می‌کند. برای مثال

منشاء اولیه ^(۱) زنگ سیاه *Puccinia graminis* روی *Berberis* و *Mahonia* می‌باشد

لیکن این زنگ توانسته است از روی این میزبانهای اولیه که میزبان مرحله گامتوفیت زنگ سیاه

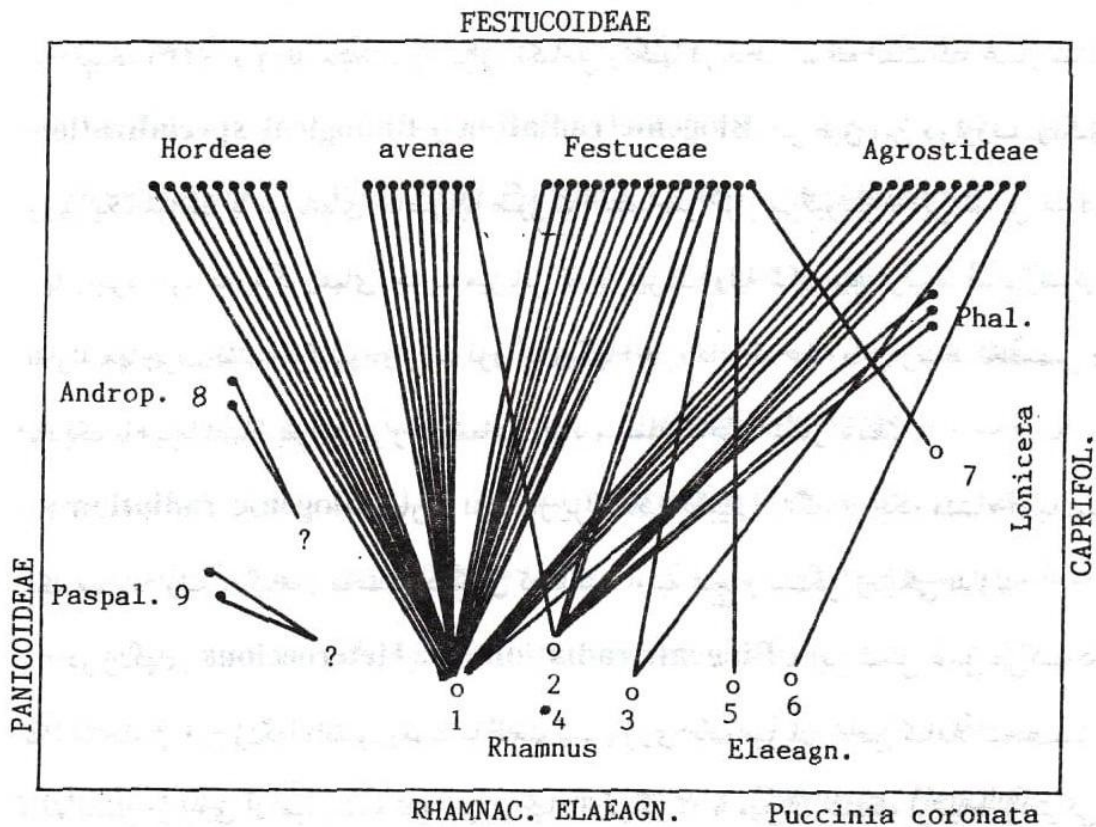
هستند بر روی تعداد زیادی از گیاهان خانواده *Poaceae* منتقل شده بطوریکه این گیاهان

میزبانان مرحله اسپوروفیت این قارچ می‌باشند. مثال بعدی، در مورد پدیده **Biogenic**

radiation در زنگهای **heteroecious** گونه *Puccinia coronata* می‌باشد. این زنگ از

روی میزبانهای اولیه خود که در درجه اول *Rhamnus* و سپس *Elaeagnus* و *Lonicera*

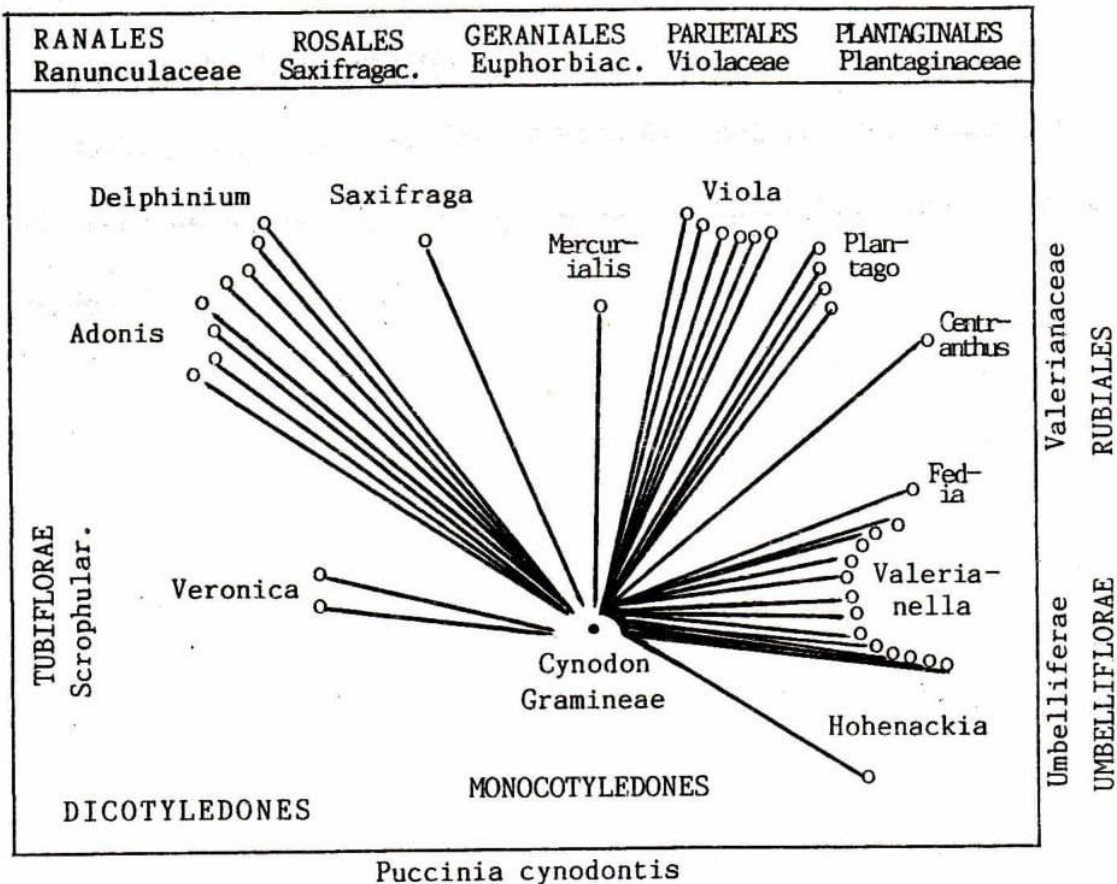
هستند بر روی گونه‌های متنوعی از خانواده *Poaceae* بعنوان میزبانهای ثانویه منتشر شده است (شکل ۱۴).



شکل ۱۴- انتشار زنگ *Puccinia coronata* از میزبانهای *Elaeagnus*, *Rhamnus* و *Lonicera* به تعداد متنوعی از گراسهای زیر خانواده *Festucoideae* و دو جنس از گراسهای زیر خانواده *Panicoideae* طی پدیده **Biogenic radiation** ۱- گروه *P. coronata* روی *Rhamnus cathartica* ۲- گروه *P. coronata* روی *R. frangula* ۳- گروه *P. coronata* روی *R. alpina* ۴- *P. mesneriana* ۵- *P. coronata-brome* ۶- *P. coronata-elaeagni* ۷- *P. festucae* ۸- *P. coronata* روی *Andropogon* ۹- *P. coronata* روی *Paspalum* (نقاط روشن نمایانگر مرحله اسیدی و نقاط تیره نمایانگر مرحله تلیوم است).

در دو مثال فوق مرحله گامتوفیت زنگهای مذکور بر روی میزبانهای اولیه از نوع درختچه قرار داشته و مرحله اسپوروفیت آنها در اثر **Biogenic radiation** به میزبانهای ثانویه که گیاهانی از خانواده **Poaceae** بوده اند منتقل شده است.

یک حالت متفاوت با حالات بالا در شکل (۱۵) نشان داده شده است. در این حالت که مربوط به زنگ *Puccinia cynodontis* می باشد میزبان مرحله اسپوروفیت (تلیوسپور) قارچ گیاه *Cynodon dactylon* از خانواده **Poaceae** است و قارچ فوق تحت اثر **Biogenic radiation** از این میزبان به نهاندانگان دو لپه ای متعددی که در شکل نشان داده شده منتقل شده و مرحله اسیدی خود را روی آنها تشکیل داده است.



شکل ۱۵- انتشار زنگ *Puccinia cynodontis* از *Cynodon* به روی نهاندانگان دو لپه ای متعدد طی پدیده **Biogenic radiation**.

Biogenic radiation در زنگهای **autoecious** نیز امکان پذیر است ولی به آسانی قابل ترسیم و نمایش دادن نمی باشد زیرا در این زنگها امکان مشخص کردن منشاء اولیه وجود ندارد. البته گاهی یک جنس زنگ یا حتی یک گونه مشخص از یک زنگ **autoecious** در یک زمان روی دو میزبان مختلف قرار می گیرد که از لحاظ فیلوژنی یک میزبان جدیدتر و یک میزبان قدیمی تر است. در این حالت سن فیلوژنتیک میزبانها جهت پدیده **biogenic radiation** را نشان می دهد. به عنوان یک قانون در **Biogenic radiation** میزبانهای اولیه زنگها معمولاً از لحاظ فیلوژنتیکی دارای سن بیشتری هستند و میزبانهای ثانویه سن کمتری دارند. برای مثال در مورد *Puccinia coronata* و *P. graminis* گیاهان میزبان اولیه آنها یعنی *Rhamnus* و *Berberis* از لحاظ فیلوژنتیکی قدیمی تر از میزبانهای ثانویه این زنگها یعنی جنسهای از خانواده **Poaceae** می باشند.

گردآوری تمامی موارد شناخته شده از **Biogenic radiation** به تهیه یک سیستم که در آن جنسها و فامیلهای گیاهان را می توان بر اساس سن فیلوژنتیک آنها طبقه بندی کرد کمک می کند (۲۳).

نتیجه

قارچهای راسته **Uredinales** (زنگها) با بیش از ۶۰۰۰ گونه جزو فراوانترین گروههای قارچی محسوب می‌شوند. صرف نظر از اهمیت اقتصادی برخی گونه‌ها، اعضا این راسته بدلیل خصوصیات همچون وجود تا ۶ مرحله مختلف اسپوری و وجود **heteroecism** در سیکل زندگی شان از لحاظ بیولوژیکی نیز جالب توجه و حائز اهمیت هستند. با توجه به اهمیت قارچهای این راسته وجود یک طبقه‌بندی طبیعی مبتنی بر فیلوژنی در قارچهای این راسته ضروری به نظر می‌رسد، لذا در این مقاله ضمن مروری بر نظریات مختلف ارائه شده در خصوص فیلوژنی و روند تکامل زنگها سعی گردید تصویر روشنی از روند تکامل این قارچها ارائه گردد. تحول و تکامل در زنگها بر اساس دو محور اصلی یعنی انشعاب^(۱) همراه با گیاهان میزبان و انتقال^(۲) به گیاهان میزبان جدید رخ داده است، لذا در این مقاله چگونگی تکامل زنگها بر اساس روند تکامل گیاهان میزبان آنها در طی دورانهای مختلف زمین‌شناسی مورد بحث و بررسی قرار گرفت. همانطور که ذکر شد روشن شدن روند تکامل زنگها و تعیین اعضاء باستانی یا اجدادی و اعضاء پیشرفته در این راسته و به دیگر سخن آگاهی یافتن از فیلوژنی زنگها پیش نیاز طبقه‌بندی طبیعی قارچهای این راسته است و بر این اساس می‌توان قارچهای این راسته را به شکلی نزدیک به واقعیت و طبیعت طبقه‌بندی نمود.

REFERENCES

منابع

- 1- ARTHUR, J. C. 1934. Manual of Rusts in U.S.A. and Canada Lafayette, Indiana.
- 2- BREFELD, O. 1889. Basidiomyceten. III. Autobasidiomyceten und die Begründung des Natürlichen Systemes der Pilze. Untersuchung Gesellsch. Geb. Mycologie, 8:1-305. Pis.1-12.
- 3- CHRISTMAN, A. H. 1907. the alternation of generations and morphology of the spore forms in the rusts. Botanical gazette, 44:81-101.
- 4- CUNNINGHAM, G.H. 1931. The rust Fungi of Newzealand. Dunedin, N. Z. 261 pp.
- 5- DE BARY, A. 1884. Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze, Mycetozen, und Bacterien, Leipzig, 1-558.
- 6- DIETEL, P. 1899. Waren die rost pilze in fruheren Zeiten plurivor, Botaniseks Centralblatt, 79:113-117.
- 7- DIETEL, P. 1928. Uredinales. In "Engler und Prantl. Natürliche Pflanzenfamien II." 4:24-28.
- 8- DIETEL, P. 1938. Betrachtungen zur Entwicklung des Stammbaums der Pucciniastreen. Annales Mycologici, 36:1-8.
- 9- DONK, M. A. 1927. The heterobasidiomycetes: a reconnaissance II. some problems connected with the restricted emendation. Koninkl. Nederlandse Akademie Van Wetenschappen, C 75:376-390.
- 10- DONK, M. A. 1973. The heterobasidiomycetes: a reconnaissance III. How to recognize a basidiomycetes? Koninkl. Nederlandse Akademie Van Wetenschappen, C 76:1-22.
- 11- FISCHER, E. D. 1898. Entwicklungsgeschichtliche unter-

- suchunger under Rostpilze. Beitragelzur Krypoganenflora der Schweiz, 1(1):1-121.
- 12-FLORIN, R. 1963. The distribution of conifer and taxad genera in time & space. Acta Horticultura Bergani 20:121-312.
- 13- GAUMANN, E. 1952. The Fungi. Translete. by F.L. Wynd. Hafner, New York & London.
- 14- HIRATSSUKA, Y. & SATO S. 1982. Morphology and Taxonomy of Rust Fungi. In "The Rust Fungi" .(K.J.Scott & A.K Chakravortv. eds). Academic press, New York. & London.
- 15- KERN, F. D. 1911. A biologic & taxonomic study of the genus *Gymnosporangium* Bulletin of New York. Botanical Garden 7:391-483.
- 16- KERN, F. D. 1949. The genus *Gymnosporangium* Proceedings of Pennsylvania. Academy of sciences, 23:82-84.
- 17- LEPPIK, E.E. 1948. Uber die Pleophagie bei den Rostpilzen. Senbrief Institut Weihenstephan, 1-12.
- 18- LEPPIK, E. E. 1949. Die Stammesgeschichte der Pomaceen in Lichte der Rosphylogenie. Manuscript.
- 19- LEPPIK, E. E. 1953. Some viewpoints on the phylogeny of rust fungi. I. Conifer rusts. Mycologia, 45:46-74.
- 20- LEPPIK, E. E. 1955. Evolution of angiosperms as mirrored in the phylogeny of rust fungi. Archivun Societatis Zoologicae Botanica Fennicae Vanamo 9 (Suppl.) :149-160.
- 21- LEPPIK, E. E. 1956. Some viwpoints on the phylogeny of rust fungi. II. Gymnosporangium. Mycologia, 48:637-654.
- 22- LEPPIK, E. E. 1959. Some view point on the phylogeny of rust fungi. III. Grass rusts. Mycologia, 51:512-528.

- 23- LEPPIK, E. E. 1967. Some view point on the phylogeny of rust fungi. VI. Biogenic radiation. *Mycologia*, 59-568-579.
- 24- LEPPIK, E. E. 1973. Origin and evolution of conifer rusts in the light of continental drift. *Mycopathologia et Mycologia Applicata*, 49:121-136.
- 25- MC ALPINE, D. 1906. The rusts of Australia, their Structure, Nature & Classification. Melbourne, 149pp.
- 26- MELCHIOR, & WEDERMAN, E. 1954. Gymnospermae in A. ENGLERS Syllabus der Pflanzenfamilien, 1:312-344.
- 27- MOLLER, A. 1895. Protobasidiomyceten. *Botanische Mitteilung A. d. Tropen (Schimper)* 8:1-179. Pls. 1-6.
- 28- OLIVE, E. W. 1911. Origin of heteroecism in the rusts. *Phytopathology*, 1:139-149.
- 29- SADEBECK, R. 1884. Untersuchungen uber die Pilzgattung *Exoascus*. *Jahrbuch Hamburg Wissenschaft Anstalt*, 1:93-124.
- 30- SAVILE, D. B. O. 1955. A Phylogeny of the Basidiomycetes. *Canadian Journal of Botany*, 33:60-104.
- 31- WEGENER, A. 1912. Die Entstehung der kontinente. *Geologische Rundschau*, 3:276-292.
- 32- WEGENER, A. 1915 (1st), 1936 (5th edition). Die Entstehung der Kontinente und Ozeane. Braunschweig.
- 33- WEGENER, A. 1924. The origin of Continents and oceans Methuen & Co, ltd.
- 34- WEGENER, A. 1966. The origin of continents and oceans (translation by JOHN BIRAM of 1962 Printing of 4th revised German edition in (1929). Dover Publications, New York.

AN INVESTIGATION ON THE RUST FUNGI PHYLOGENY AND THEIR EVOLUTION

M. Abbasi⁽¹⁾

Keywords: Rust fungi evolution, hologenetic, phylogenetic.

SUMMARY

The present article is an attempt to summarize some theories which have been reported about the origin and the Phylogeny of rust fungi in connection with their host plants. With this aim, the historical development of these important plant pathogenic fungi is discussed in relation with a geological time table and in the light of continental drift.

The phenomena of "biogenic radiation" and "hologenetic ladder" of rust fungi are redefined and illustrated in this paper.

1- Department of Botany, Plant Pests and Diseases Research Institute
Tehran, Iran.