

О РОЛИ АНАМОРФНОЙ СТАДИИ В ОПРЕДЕЛЕНИИ СТРУКТУРЫ РОДА *LEVEILLULA* ARNAUD (*ERYSIPHACEAE*)

В. И. ГЕЛЮТА, С. А. СИМОНЯН

Институт ботаники им. Н. Г. Холодного АН Украинской ССР, Киев,
Институт ботаники АН Армянской ССР, Ереван

Аннотация — На основании сравнительного изучения 23 образцов *Leveillula taurica* s. l. и анализа литературных данных разработана система рода *Leveillula* Arnaud. Он разбит на 3 подрода — *Leveillula*, *Cingulispora* Gel. et Sim. subgen. nov. и *Obtusispora* Gel. et Sim. subgen. nov. Первый из них разделен на секции *Leveillula* и *Mediospora* Gel. et Sim. sect. nov., последний — на *Obtusispora* Gel. et Sim. sect. nov. и *Dilatatispora* Gel. et Sim. sect. nov. Определены морфологические признаки, которые могут быть использованы при идентификации видов рода *Leveillula*.

Անոտացիա — *Leveillula taurica* s. l. — 23 նմուշների համեմատական ուսումնասիրումն և դրանից սկզբնական ճշգրտության հիման վրա մշակված է *Leveillula* Arnaud շեղի կարգաբանությունը: Այն բաժանված է 3 ենթաշեղիների՝ *Leveillula*, *Cingulispora* Gel. et Sim. subgen. nov. և *Obtusispora* Gel. et Sim. subgen. nov.: Առաջինն ընդգրկում է *Leveillula* և *Mediospora* Gel. et Sim. sect. nov. զբղջիկը՝ (*Obtusispora* Gel. et Sim. sect. nov. և *Dilatatispora* Gel. et Sim. sect. nov. սեկցիաները: Սրբշխված են մորֆոլոգիական նշանները, որոնք կարող են օգտագործվել *Leveillula* շեղի տեսակները սրբելիս:

Abstract — Basing on the comparative study of 23 specimens of *Leveillula taurica* s. l. and the analysis of the literature data the system of the genus *Leveillula* Arnaud is worked up. The genus is divided into 3 subgenera — *Leveillula*, *Cingulispora* Gel. et Sim. subgen. nov. and *Obtusispora* Gel. et Sim. subgen. nov. The first one is divided into sections *Leveillula* and *Mediospora* Gel. et Sim. sect. nov., the last one — into *Obtusispora* Gel. et Sim. sect. nov. and *Dilatatispora* Gel. et Sim. sect. nov. The morphological characters which may be used for the identification of the species of *Leveillula* are defined.

Ключевые слова: систематика рода *Leveillula* (*Erysiphaceae*), морфология конидий

Система родов мучнисторосяных грибов (порядок *Erysiphales*) разрабатывалась преимущественно на основании морфологии их телеоморфных стадий. В связи с этим род *Leveillula* длительное время считался монотипным, включающим вид *L. taurica* (Lev.) Arnaud, так как телеоморфы его представителей, паразитирующих на растениях различных семейств класса *Magnoliopsida*, в морфологическом плане характеризуются весьма стабильным однообразием. Единственная известная нам попытка выделить из *L. taurica* отдельный вид *L. geraniacearum* на основе морфологии его аскон не увенчалась успехом [10] так как после изучения типового образца этого таксона Браун [7] отнес его к синонимам *L. taurica*.

Морфологические особенности анаморфной стадии при разработке системы рода *Leveillula* впервые использовал Головин [2]. На основа-

нии формы и размеров первичных конидий он разбил данный род на 6 секций (*Cingospora*, *Cylindrospora*, *Macrospora*, *Longispora*, *Microspora* и *Ooospora*), объединяющих 40 видов. Однако подавляющее большинство таксонов, предложенных П. Н. Головинным, оказались незаконными из-за несоблюдения автором правил «Международного кодекса ботанической номенклатуры». Кроме того, если в основу секций были положены морфологические признаки конидий, то при выделении видов внутри этих секций какие-либо критерии практически не приводились. В ряде случаев описания совпадают или очень близки. Ориентироваться только на семейства питающих растений, как это делал П. Н. Головин, очевидно, не совсем правильно, о чем свидетельствуют данные [11] о широкой специализации некоторых представителей рода *Leveillula*.

Уточнению отдельных моментов системы рода *Leveillula* были посвящены исследования Гапоненко [1]. На основании данных эксперимента по быстрому высушиванию влажных образцов *L. taurica* s. l. при высоких температурах (80—100°) автор делает вывод, что поясковидные утолщения на концах конидий видов секции *Cingospora* являются результатом высыхания, в связи с чем существование этой секции ставится под сомнение. Однако, на наш взгляд, такой вывод нельзя считать правомерным, так как при высушивании гербарных образцов все они проходят через более или менее стандартные условия. При этом поясковидные утолщения наблюдаются только у видов секции *Cingospora*. Кроме того, одним из авторов настоящей статьи [3] были повторены опыты Н. Н. Гапоненко на образцах *L. taurica* s. l., собранных на 16 различных питающих растениях. Результаты опытов и наблюдения за развитием грибов в природе (в условиях АрмССР) позволили заключить, что поясковидные утолщения на концах конидий *L. saxaouli* (Sorok.) Golov. с *Aellenia glauca* (Bieb.) Aell. (= *Salsola glauca* Bieb., *Chenopodiaceae*) — регулярный и характерный для данного вида признак. Таким образом, выделение секции *Cingospora* правомочно.

В отличие от Н. Н. Гапоненко, Браун [6] признает секцию *Cingospora* и относит к ней 2 вида — *L. lanuginosa* (Fuck.) Golov. и *L. saxaouli*. Однако, основываясь на изучении ряда материалов, он объединяет все виды, описанные (без латинских диагнозов) и распределенные П. Н. Головинным по секциям *Microspora*, *Macrospora* и *Longispora*, в один вид — *L. taurica* (Lév.) Arnaud emend. U. Braun, тем самым не признавая самостоятельного существования трех перечисленных секций.

Серьезному изучению анаморфной стадии рода *Leveillula* посвящены исследования Дюрье и Ростача [9, 12]. По форме конидий все исследованные авторами образцы разделяются на 4 типа. Кроме того, при описании трех из них приводятся и некоторые сведения о поверхностной структуре конидий, однако они не даются в сравнительном плане, и это не позволяет сделать вывод о какой-либо корреляции между формой конидии и структурой ее поверхности в каждом из типов, предложенных Дюрье и Ростачом [9].

К сказанному выше добавим, что на основании морфологии анаморф в последнее время из *L. taurica* s. l. выделено несколько новых видов — *L. cylindrospora* U. Braun, *L. duriaei* (Lev.) U. Braun, *L. chrozophorae* U. Braun, *L. simonianii* U. Braun, *L. lactucarum* Durrieu et Rostam, *L. picridis* (Cast.) Durrieu et Rostam, *L. scolymi* (Prost.) Durrieu et Rostam и *L. ruiæ* (Jacz.) Durrieu et Rostam [5, 7—9]. Однако *L. taurica* все еще остается комплексным видом, требующим дальнейшего изучения и разделения на более мелкие виды. Так, например, у нас имеется ряд образцов, которые по своим морфологическим признакам не соответствуют ни *L. taurica sensu Braun*, ни одному из уже описанных ранее видов данного рода. В связи с этим возникает проблема поиска новых критериев, позволяющих достоверно идентифицировать виды рода *Leveillula*. Выделение ряда новых видов ставит также вопрос о разработке системы этого рода с учетом типов конидий, предложенных Головиным [2] и Дюрье с Ростамом [9]. Частичному решению этих вопросов и посвящена настоящая работа.

Материал и методика. С помощью микроскопа МБИ-6 изучено 23 образца *L. taurica* s. l., собранные на 21 виде питающих растений из 15 семейств. Для исследования брали сухие гербарные образцы. Препараты готовили в 50%-ном растворе молочной кислоты, затем пробы на предметных стеклах доводили до кипения в пламени горелки. Для облегчения сравнения образцов применяли метод «средней» конидии, суть которого заключается в том, что в прямоугольниках, сторонами которых является средняя длина и ширина первичной конидии каждого образца, рисуются конидии наиболее типичной для этого образца формы. Все рисунки сделаны в одном масштабе.

При установке градаций таких признаков, как длина, ширина и степень изогнутости первичных конидий, нормальным, типичным для рода считался признак, попадающий в пределы $X - M \pm \delta$, где X — количественное выражение данного признака, M — его средняя арифметическая, δ — среднее квадратическое отклонение. Статистические показатели определены по выборке из 23 образцов, априорно принятой нами за репрезентативную.

Ниже приводим список исследованных образцов *L. taurica* s. l. с указанием растений-хозяев и их местонахождений.

Aleca taurica Hilt. (= *A. rugosa* p. p.) (Malvaceae) — УССР, Крым; *Athagi pseudathagi* L. (Fabaceae) — АрмССР, Арабатский р-н; *Anthemis triamfettii* (L.) All. (Asteraceae) — АрмССР, Науринский р-н; *Atriplex turcomanica* Fisch. et Mey. (Chenopodiaceae) — АрмССР, г. Ереван; *Capparis herbacea* Willd. (Capparidaceae) — АрмССР, Эчмиадзинский р-н; *Centauria solstitialis* L. (Asteraceae) — АрмССР, п. Мегри; *Chrozophora tinctoria* (L.) Adr. Juss. (Euphorbiaceae) — АрмССР, Арабатский р-н; *Elaeagnus angustifolia* L. (Elaeagnaceae) — АрмССР, п. Мегри; *Eryngium billardieri* Delaroché (Apiaceae) — АрмССР, Аштаракский р-н; *Impatiens balsamina* L. (Balsaminaceae) — АрмССР, г. Ереван; *Kochia prostrata* (L.) Schrad. (Chenopodiaceae) — УССР, Крым, (два образца); *Nepeta sulfurea* C. Koch (Lamiaceae) — АрмССР, Аштаракский р-н; *Nicotiana affinis* T. Moore (Solanaceae) — АрмССР, г. Ленинскан; *Peganum harmala* L. (Peganaceae), АрмССР, Октемберянский, Ехегнадзорский р-ны (два образца); *Rhizaria lanata* (Lam.) Bunge (Boraginaceae) — АрмССР, Абовянский р-н; *Salsola tamschjanæ* Hilt. (Chenopodiaceae) — АрмССР, Эчмиадзинский р-н; *Salvia fominii* Grossh. (Lamiaceae) — АрмССР, Абовянский р-н; *Salvia tesquicola* Klok. et Pobed. (= *S. nemorosa* L. p. p.), Lamiaceae) — УССР, Крым; *Scabiosa argentea* L. (Dipsacaceae) — АрмССР, Аштаракский р-н; *Towerium chamaedrys* L., Lamiaceae) — УССР, Донецкая обл.; *Verbascum phlomoides* L. (Scrophulariaceae) — УССР, Крым.

Результаты и обсуждение. На рис. 1 представлены «средние» конидии 23 исследованных нами образцов *L. taurica* s. l. В результате

сравнительного анализа значительного количества микрофотографий первичных конидий, взятых с этих образцов, мы пришли к выводу, что их форму можно оценить по следующим характеристикам.

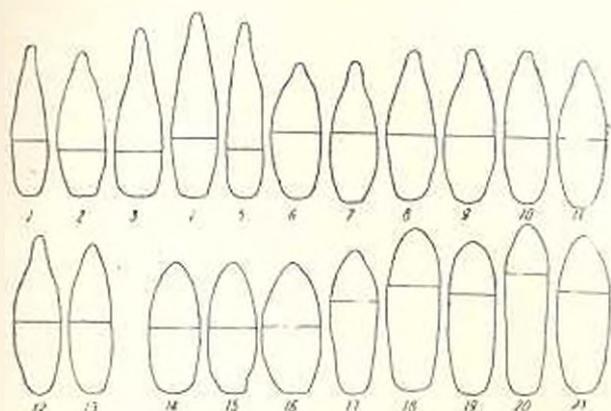


Рис. 1. "Средние" конидии 21 образца *Levellata taurica* s. l. с различных растений-хозяев: 1 — *Alhagi pseudalhagi*, 2 — *Elaeagnus angustifolia*, 3 — *Eryngium billardieri*, 4 — *Nicotiana affinis*, 5 — *Peganum harmala*, 6 — *Alcea taurica*, 7 — *Capparis herbacea*, 8 — *Chrozophora tinctoria*, 9 — *Impatiens balsamina*, 10 — *Salsola foeniculifera*, 11 — *S. tesquicola*, 12 — *Teucrium chamaedrys*, 13 — *Scabiosa argentea*, 14 — *Centaurea solstitialis*, 15 — *Rindera lanata*, 16 — *Verbascum phlomoides*, 17 — *Anthemis triumphalis*, 18 — *Atriplex turcomanica*, 19 — *Kochia prostrata*, 20 — *Nepeta sulfurea*, 21 — *Salsola tamamschjanae*; здесь и на рис. 2 поперечный чертой на конидиях показано расположение максимального диаметра.

1. **Максимальный диаметр конидии (D_{max}).** Так как первичные конидии иногда не имеют правильной цилиндрической формы, то произвольно выбранные перпендикулярные к оси конидии сечения будут иметь форму кругов переменного радиуса. Одни из этих радиусов будет максимальным (в некоторых случаях может быть два максимальных радиуса). Однако при сравнительном анализе более удобно пользоваться понятием максимального диаметра (D_{max}), так как мы его сразу получаем при измерениях конидий под микроскопом. Он равен максимальной толщине (ширине) конидии. Форма конидии в значительной степени определяется расположением ее максимального диаметра. По этому признаку все конидии, представленные на рис. 1, можно отнести к трем следующим типам: а) D_{max} в верхней части (№ 17—21); б) D_{max} в средней части (№ 6—9, 10—16); в) D_{max} в нижней части (№ 1, 3—5). Отметим, что данный признак хорошо просматривается у всех изученных нами образцов. Однако у грибов с *Nepeta sulfurea* (№ 20) и, в меньшей мере, с *Scabiosa argentea* (№ 13) выражена тенденция к сужению в средней части, вследствие чего имеется два экстремальных радиуса, из которых максимальным является, как правило, верхний. Это характерно и для конидий видов, принадлежащих к секции *Cingospora* по Г. Н. Головину.

2. **Длина конидий (l).** Все конидии, представленные на рис. 1, по данному признаку можно разделить на три типа: а) короткие ($l \leq$

47 мкм; № 6, 14—16); б) средней длины ($47 < l \leq 57$ мкм; № 1—2, 4, 7—13, 16—19, 21); в) длинные ($l > 57$ мкм; № 3—5, 20).

3. *Ширина конидий (d)*. По данному признаку первичные конидии делятся на следующие три типа: (узкие, тонкие) $d \leq 15$ мкм; № 1, 5); б) средней ширины (толщины) ($15 < d < 19$ мкм; № 2—4, 6—15, 17, 19, 21); в) широкие (толстые) ($d > 19$ мкм; № 16, 18).

4. *Степень вытянутости конидий (l/d)*. От данного показателя форма конидий зависит в значительной степени. Он определяется как среднее арифметическое отношения длины к ширине всех конидий каждого конкретного образца. Мы предлагаем следующие градации конидий по данному показателю: а) слабовытянутые ($d/l < 2,7$; № 14, 16); б) вытянутые ($2,7 \leq d/l \leq 3,7$; № 2—4, 6—13, 15, 17—21); в) сильновытянутые ($d/l > 3,7$; № 1, 5).

5. *Степень заостренности носика*. По данному признаку все первичные конидии можно разделить на три следующие типа: а) с острым оттянутым носиком (№ 1—9, 12); б) с острым не оттянутым носиком (№ 10—11, 13); в) с тупым закругленным или тупоконусовидным носиком (№ 14—21).

Кроме указанных выше основных признаков, определяющих форму конидий, в отдельных случаях можно использовать такие показатели, как равномерность или неравномерность утоньшения конидии от ее середины к концам (в случае расположения D_{max} в средней части), форма основания конидии, наличие или отсутствие на ее поверхности взбухающих в молочной кислоте структур. При использовании комплекса указанных характеристик род *Leveillula* можно разбить на несколько внутривидовых таксонов, поддающихся морфологической идентификации.

Изучив ряд материалов и проанализировав системы типов конидий Головина и Дюрье с Ростагом [2, 9], мы предлагаем новую систему рода *Leveillula* (рис. 2), который включает в себя три подрода (*Cin-*

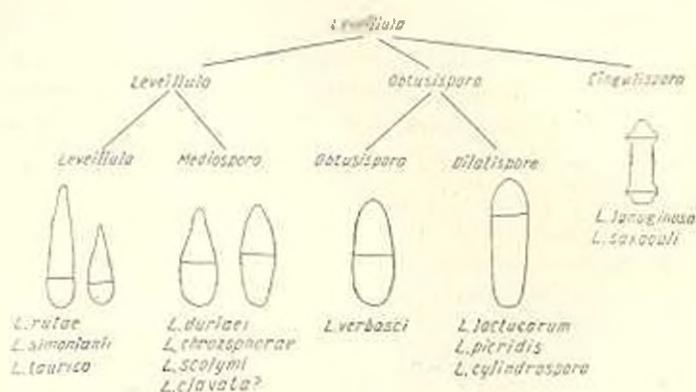


Рис. 2. Схема деления рода *Leveillula* на внутривидовые таксоны.

gulispora subgen. nov., *Obtusispora subgen. nov.* и *Leveillula*) и четыре секции (*Dilatispore sectio nov.*, *Obtusispora sectio nov.*, *Mediospora sectio nov.* и *Leveillula*).

Подрод *Cingulispora* выделен на основании первичных конидий с поясковидными утолщениями и соответствует секции *Cingospora* П. Н. Головина. Подрод *Obtusispora* объединяет виды с тупыми конидиями без поясковидных утолщений. В секцию *Dilatiospora* данного подрода мы отнесли всех представителей с расширяющимися кверху конидиями, в секцию *Obtusispora* — с конидиями, у которых максимальный диаметр находится в средней части. Подрод соответствует типам 1 и 2 Дюрье с Ростамом, включает секции *Cylindrospora* и *Ovospora* П. Н. Головина. Подрод *Leveillula* включает виды с острыми конидиями. Для секции *Mediospora* данного подрода характерны конидии с максимальным диаметром в средней части (соответствует типу 3 Дюрье с Ростамом) и большинству видов П. Н. Головина из секций *Macro-* и *Microspora*; конидии секции *Leveillula* имеют максимальный диаметр в нижней трети (тип 4 Дюрье с Ростамом, все виды секции *Longispora* и часть видов секций *Macro-* и *Microspora* П. Н. Головина).

Приводим описание внутриродовых таксонов р. *Leveillula*.

Cingulispora *Gel. et Sim. subgen. nov.*

Syn.: sectio Cingospora Golov. nom. nud. Тр. Бот. ин-та АН СССР, 10, сер. 2: 215 (1956). ?

Descriptio. Conidia primaria utrinque cinguliforme incrassata.

Typus: Leveillula lanuginosa (Fuck.) Golov. Тр. Бот. ин-та АН СССР, 10, сер. 2: 215 (1956).

Obtusispora *Gel. et Sim. subgen. nov.*

Descriptio. Conidia primaria utrinque incrassationibus cinguliformibus nullis, obtusa.

Typus: Leveillula verbasci (Jacq.) Golov. Тр. Бот. ин-та АН СССР, 10, сер. 2: 296 (1956).

Dilatiospora *Gel. et Sim. sectio nov.*

Syn.: sectio Cylindrospora Golov. nom. nud. (ibid.: 293).

Descriptio. Conidia primaria obtusa, in parte superiore diametro maximo.

Typus: Leveillula cylindrospora Braun, Fedd. Repert. 91, 7—8: 439 (1980).

Obtusispora *Gel. et Sim. sectio nov.*

Syn. sectio Ovospora Golov. nom. nud. (ibid.: 296).

Descriptio. Conidia primaria obtusa, in parte media diametro maximo.

Typus: Leveillula verbasci (Jacq.) Golov. Тр. Бот. ин-та АН СССР, 10, сер. 2: 296 (1956).

Subgenus Leveillula.

Mediospora *Gel. et Sim. sectio nov.*

Syn.: sectio Microspora Golov. nom. nud., p. p. (ibid.: 272).

Descriptio. Conidia primaria cuspidata, in parte media diametro maximo.

Typus: Leveillula duriaei (Lév.) Braun, Mycotaxon. 19: 370 (1984).

В связи с выделением ряда внутривидовых таксонов считаем необходимым дать ключ для их определения.

1. Первичные конидии с поясковидными утолщениями на концах подрод *Cingulispora*.
 - Конидии без поясковидных утолщений 2
2. Первичные конидии тупые подрод *Obtusispora* (4)
 - Первичные конидии островеишинные подрод *Leveillula* (3)
3. Максимальный диаметр находится в нижней части конидии секция *Leveillula*
 - Максимальный диаметр находится в средней части конидии секция *Mediospora*
4. Максимальный диаметр находится в средней части конидии секция *Obtusispora*
 - Максимальный диаметр находится в верхней части конидии секция *Dilatipora*.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Галюченко Н. И.* В кн.: Водоросли и грибы водоемов и почв Средней Азии. 184—191, Ташкент, 1977.
2. *Головкин П. Н.* Тр. Бот. ин-та АН СССР, 2, 10, 195—308, 1956.
3. *Сидюкян С. А.* Биолог. ж. Армении, 38, 2, 119—129, 1985.
4. *Ячевский А. А.* Карманный определитель грибов. Вып. 2. Мунцистерские грибы. Л., 1927.
5. *Braun U.* Fedd. Repert., 91, 7—8, 439—444, 1980a.
6. *Braun U.* Nova Hedwigia, 32, 565—583, 1980b.
7. *Braun U.* Mycotaxon, 19, 369—374, 1984.
8. *Braun U.* Mycotaxon, 27, 1, 279—269, 1986.
9. *Durrén G., Rostam S.* Cryptogamie, Mycologie, 5, 279—292, 1985 (1984).
10. *Ellade E.* Acta Bot. Horti Bucurestiensis, 1972—1973, 533—555, Bucuresti, 1973.
11. *Nour M. A.* Trans. Brit. Mycol. Soc., 41, 17—38, 1958.
12. *Rostam S.* Biologie, ecologie, systematique de quelques Leveillula (Ascomycetes—Erysiphacees), Thèse, Univ. P. Sabatier, Toulouse, 1983.

Получили 7.VII 1986 г.

Биолог. ж. Армении. т. 40, № 1, с. 26—29, 1987

УДК 581.192.7:581.8

ФОРМИРОВАНИЕ СТРУКТУРЫ СТЕБЛЯ КАРТОФЕЛЯ ПОД ВЛИЯНИЕМ РАЗЛИЧНЫХ КОНЦЕНТРАЦИЙ ГИББЕРЕЛЛИНА

К. Г. АЗАРЯН, Н. М. МЕЛНИКЯН, С. С. ПАПЯН

Ереванский государственный университет, кафедра физиологии и анатомии растений

Аннотация — Изучено влияние гибберелловой кислоты на рост растений картофеля и формирование структурных элементов стебля. Выявлена стимулирующая роста стебля, возрастающая с повышением концентрации ГК. Активация деятельности пучкового камбия способствует формированию