

ՀՈԳՎԱԾՆԵՐ · СТАТЬИ

Биол. ж. Армения, т. 41, № 5, 1988

УДК 582.284

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ВЗАИМОСВЯЗИ МЕЖДУ РОДАМИ
ЭРИЗИФАЛЬНЫХ ГРИБОВ И НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ
СИСТЕМАТИКИ ПОРЯДКА *ERYSIPHALES*

В. П. ГЕЛЮТА

Институт ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР, Киев

Обсуждаются филогенетические взаимосвязи между 20 телеоморфными родами эризифальных грибов. Предлагается новая система порядка *Erysiphales*. Он делится на три семейства (*Blumeriaceae*, *Erysiphaceae* и *Leveillulaceae*), четыре подсемейства (*Erysiphoideae*, *Golovinomycetoideae*, *Leveilluloideae* и *Phyllactinioideae*) и ряд колек. Секция *Golovinomyces* U. Braun возводится в ранг рода.

Քննարկվում են ֆիլոգենետիկական փոխադարձ կապերը էրիզիֆալ սնկերի 20 տելեոմորֆ սեռերի միջև: Առաջարկվում է *Erysiphales* կարգի նոր համակարգ: Այն բաժանվում է 3 ընտանիքների (*Blumeriaceae*, *Erysiphaceae* և *Leveillulaceae*), 4 ենթաընտանիքների (*Erysiphoideae*, *Golovinomycetoideae*, *Leveilluloideae* և *Phyllactinioideae*) և սերունդների շարքի: *Golovinomyces* U. Braun սեկցիան բարձրացվում է սեռի աստիճանի:

Phylogenetic connections among 20 teleomorphic genera of powdery mildew fungi are discussed. New system of the order *Erysiphales* is proposed. It divides into three families (*Blumeriaceae*, *Erysiphaceae* and *Leveillulaceae*), four subfamilies (*Erysiphoideae*, *Golovinomycetoideae*, *Leveilluloideae* and *Phyllactinoidae*) and several tribes. Section *Golovinomyces* U. Braun is raised to the rank of genus.

Эризифальные грибы—порядок *Erysiphales*—филогенетические взаимосвязи.

Исследованию филогенетических взаимосвязей таксонов порядка *Erysiphales* посвящен ряд работ, обзор которых дается в монографиях Ячевского [6], Брауна [17] и, частично, в одной из наших статей [3]. Все известные к началу 80-х годов филогенетические построения касались родов *Cystotheca* Berk. et Curt., *Erysiphe* DC.: Fr., *Leveillula* Arn., *Microsphaera* Lév., *Phyllactinia* Lév., *Podosphaera* Kunze, *Sphaerotheca* Lév., *Trichoclagia* Neger, *Typhulochaeta* Ito et Hara, *Uncinula* Lév., и их анаморф. Однако в результате интенсивных критико-системати-

ческих исследований подтвержден статус и даны описания еще ряда новых родов, таких как *Arthrocladiella* Vass., *Blumeria* Gol. ex Speer., *Brasiliomyces* Vieg., *Bulbouncinula* Zheng et Chen, *Furcouncinula* Z. X. Chen, *Medusosphaera* Gol. et Gam., *Pleochaeta* Sacc. et Spég., *Queirozia* Vieg. et Card., *Sawadaia* Miyabe, *Uncinuliella* Zheng et Chen и *Xenomuxa* Syd. Большинство из них не учтено в упоминаемых схемах филогенетических взаимосвязей таксонов эризифальных грибов, в связи с чем возникла необходимость пересмотра этих построений.

Первая схема (рис. 1), в которой учитываются филогенетические связи почти всех приведенных выше родов, за исключением *Furcouncinula*, *Queirozia* и *Xenomuxa*, создана Брауном [14, 17]. Однако в

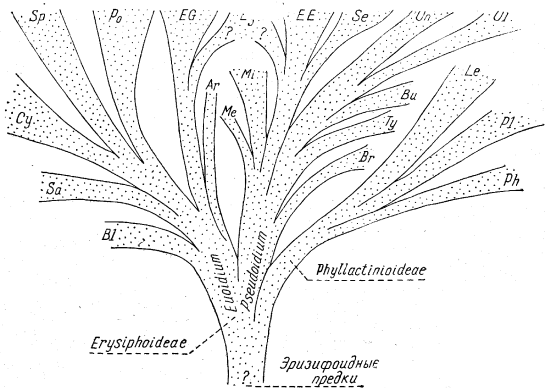


Рис. 1. Схема филогенетических взаимосвязей между родами порядка *Erysiphales* по представлениям Брауна [17] (здесь и на рис. 2: Ar—*Arthrocladiella*, Bl—*Blumeria*, Br—*Brasiliomyces*, Bu—*Bulbouncinula*, Cy—*Cystotheca*, E—*Erysiphe* s. str., EE—*Erysiphe* sect. *Erysiphe*, EG—*Erysiphe* sect. *Golovinomyces*, Eg—*Erysiphe* sect. *Galeopsidis*, Fu—*Furcouncinula*, Go—*Golovinomyces*, Le—*Leveillula*, Me—*Medusosphaera*, Mi—*Microspora*, Ph—*Phyllactinia*, Pl—*Pleochaeta*, Po—*Podosphaera*, Qu—*Queirozia*, Sa—*Sawadaia*, Se—*Setoerysiphe*, Sp—*Sphaerotheca*, Ty—*Typhulochaeta*, Uj—*Uncinuliella*, Un—*Uncinula*, Xe—*Xenomuxa*)

ней имеются отдельные положения, с которыми мы не можем согласиться. На рис. 2 представлена филогенетическая схема порядка *Erysiphales*, которая отвечает нашим взглядам на эволюцию эризифальных грибов. Объем порядка мы принимаем в понимании Женг [20], поэтому в нашу схему дополнительно включены роды *Furcouncinula*, *Queirozia* и *Xenomuxa*, которые не учитываются У. Брауном.

Как видно из рис. 1 и 2, по ряду позиций схемы У. Брауна и наша совпадают, в частности, выделение в отдельные ветви рода *Blumeria*

и группы родов (*Leveillula*, *Pleochaeta*, *Phyllactinia* и *Queirozia*) с анаморфами типа *Ovulariopsis* и *Oidiopsis*. Однако на основании особенностей анаморфы, круга питающих растений (почти все—травянистые растения) и экологии род *Leveillula* мы рассматриваем несколько в стороне от остальных родов этой группы.

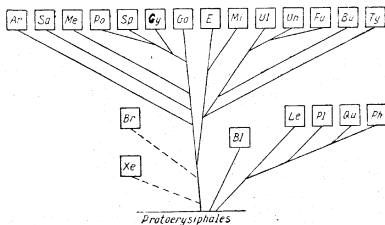


Рис. 2. Филогенетические связи между родами *Erysiphales* (по представлениям автора).

Род *Blumeria* в значительной степени отличается от всех родов *Erysiphales*. Он имеет специфическую анаморфу (конидиеносец с бульбовидным утолщением в основании), дланевидно разветвленные гаустории, серповидные неокрашенные сетки, особое анатомическое строение плодового тела [19]. Однако основное отличие заключается в круге питающих растений: *Blumeria graminis* (DC.) Speer — единственный представитель этого рода — паразитирует только на злаках, остальные виды *Erysiphales* — паразиты растений других порядков, почти исключительно двудольных. Приведенный комплекс отличий позволяет нам [2] и Брауну [14] рассматривать данный род как отделившийся от остальных таксонов порядка *Erysiphales* еще на ранних этапах филогенеза, в связи с чем его следует выделить в отдельное семейство *Blumeriaceae* [2]. Аналогично в отдельное семейство *Leveillulaceae* необходимо также выделить и группу родов с полуэндофитным мицелием и со специфическими анаморфами типа *Ovulariopsis* и *Oidiopsis*, рассматривая при этом роды *Phyllactinia*, *Pleochaeta* и *Queirozia* в подсемействе *Phyllactinoideae*.

Наиболее сложные взаимосвязи наблюдаются в третьей эволюционной ветви развития эризифальных грибов (семейство *Erysiphaceae* s. str.). Для представителей большинства родов, включенных в это семейство, характерны анаморфы типа *Oidium* s. l.¹. Однако этот тип на наш взгляд, не является однородным, на что обращали внимание Ячевский [6], Головин [4], Блюмер [7] и др. Первый из указанных авторов предложил разделить род *Oidium* на *Euoidium* (конидии образуются в цепочках) и *Pseudoidium* (конидии одиночные на конидиеносцах). Мы

¹ У некоторых видов и родов анаморфы не обнаружены.

полностью присоединяемся к этому мнению в связи с чем признаем недавно описанный [18] новый род *Pseudoidium*.

Заслуживает внимания предложение Головина [4] разделить род *Erysiphe* на два по типу анаморфы его представителей. К сожалению, оно не было реализовано автором с учетом правил «Международного кодекса ботанической номенклатуры», в результате чего название нового рода *Linkomyces* Gol. не стало законным. Лишь в 1978 г. Браун [12] род *Erysiphe* был разделен на 3 секции, из которых секция *Erysiphe* полностью соответствует роду *Linkomyces* П. Н. Головина. Сравнительный анализ данных по морфологии телеоморфы также свидетельствует, что данный род должен быть разделен на два, в связи с чем секцию *Golovinomyces* U. Braun мы возводим в ранг рода.

Итак, семейство *Erysiphaceae* s. str. делится на две большие группы (рис. 2), первая из которых содержит роды с анаморфой типа *Oidium* (*Arthrocladiella*, *Brasiliomyces*, *Cy-stotheca*, *Golovinomyces*, *Medusosphaera*, *Podosphaera*, *Sawadaia* и *Sphaerotheca*), вторая — типа *Pseudoidium* (*Erysiphe*, *Microsphaera*, *Uncinula* и *Uncinuliella*). К последней группе мы относим также роды *Bulbouncinula* и *Furcouncinula*, анаморфы которых неизвестны, но по морфологии телеоморф они очень близки к роду *Uncinula*. К ней же, очевидно, принадлежит и род *Typhulochaeta* (анаморфа также не известна). Следует отметить, что для отдельных видов родов *Microsphaera*, *Uncinula* и одного вида *Uncinuliella* в литературе иногда отмечаются анаморфы типа *Oidium* s. str. [20]. Однако анализ работ [8—9, 11, 13, 15—16], специально посвященных изучению анаморф эризифальных грибов, свидетельствует об ошибочности таких сведений.

Исходя из сказанного, семейство *Erysiphaceae* s. str. мы делим на два подсемейства — *Erysiphoideae* и *Golovinomycetoideae*.

В подсемействе *Erysiphoideae* филогенетические связи между родами более или менее ясны. Так, для родов *Erysiphe* и *Microsphaera* известно довольно много промежуточных видов, таких как *Microsphaera* (*Erysiphe*) *tortilis*, *E. (M.) trifolii*, *M. (E.) alhagi* и др., о таксономической принадлежности которых до сих пор нет единого мнения. Как уже сообщалось [1], переход между этими родами хорошо прослеживается на примере паразитов бобовых, где можно наблюдать как типичные виды *Erysiphe* и *Microsphaera*, так и серию промежуточных между ними таксонов.

Несколько в стороне от *Erysiphe* и *Microsphaera* находится группа родов со спирально загнутыми на концах придатками (*Bulbouncinula*, *Furcouncinula*, *Uncinula*, *Uncinuliella*). К ней же, очевидно, относится и *Typhulochaeta*. Учитывая их обособленность, предлагаем выделить эти роды в самостоятельное колено *Uncinuleae*. Как считает Браун [14], они связаны с *Erysiphe*, о чем свидетельствует наличие таких промежуточных видов, как *E. abeliae* Zheng et Chen и *U. paradoxa* Sim.

Наиболее сложны, на наш взгляд, взаимосвязи в подсемействе *Golovinomycetoideae*, так как здесь имеется ряд родов, между которыми пока не известны переходные виды. Это, в первую очередь, роды

Arthrocladiella, *Sawadaia* и *Medusosphaera*. Единственный вид первого из них, *A. mougeotii* (Lév.) Vass., ранее включали [5, 7, 12, 18 и др.], а некоторые авторы и сейчас включают в род *Microsphaera*. Однако результаты подробного исследования этого таксона, особенно его анаморфы [8, 10, 13], подтвердили правомерность выделения данного вида из рода *Microsphaera*, но Безевинкель [10] отнес его (на наш взгляд, совершенно необоснованно) в род *Erysiphés*. 1. Придатки *M. mougeotii*, хотя и многократно дихотомически ветвятся, по своему строению не соответствуют ни роду *Microsphaera*, ни роду *Erysiphe*. Все это подтверждает правильность выделения этого вида в отдельный род.

Виды рода *Sawadaia* длительное время относили к роду *Uncinula* из-за спирально закрученных окончаний придатков. Однако они имеют специфическую анаморфу типа *Oidium* s. str. Кроме того, для большинства придатков плодовых тел характерно 1—2-кратное дихотомическое ветвление, что также не характерно для рода *Uncinula*. В связи с этим мы полностью разделяем точку зрения [2, 14, 20, 21] о самостоятельности данного рода.

Род *Medusosphaera* Браун [14, 17] считает производным от *Microsphaera*, не объясняя при этом своих взглядов. Очевидно, такой вывод основан на некоторой общности в строении придатков представителей этих родов. Однако при более внимательном изучении окончания придатков можно сделать вывод, что эти образования идентичны у родов *Medusosphaera* и *Podosphaera* и не соответствуют таксым рода *Microsphaera*. Кроме того, род *Medusosphaera* (как и *Poccosphaera*), по данным Женг [20], имеет анаморфу типа *Oidium*, *Microsphaera* же — типа *Pseudoidium*. В связи с этим род *Medusosphaera* должен рассматриваться в качестве производного от предков типа *Colovinomyces*.

Более тесную группу представляют остальные роды подсемейства *Golovinomycetoideae* — *Cystotheca*, *Golovinomyces*, *Podosphaera* и *Sphaerotheca*. Вопрос о филогенетических взаимосвязях в этой группе (кроме рода *Cystotheca*) был подробно рассмотрен нами [3] ранее. В указанной работе мы делаем вывод о близком родстве представителей родов *Podosphaera* и *Sphaerotheca*, происходящих от общих предков. Довольно близки также роды *Golovinomyces* и *Sphaerotheca*, главное отличие между которыми заключается только в числе асков. Наличие одного аска у последнего из них можно объяснить только редукцией аскогенной гифы у его предков типа *Golovinomyces*. Род *Cystotheca* почти идентичен роду *Sphaerotheca*, но у первого из них имеется двойной расслаивающийся перидий, в то время как у рода *Sphaerotheca* он не расслаивается.

Подводя итог сказанному о подсемействе *Golovinomycetoideae*, отметим, что роды *Cystotheca*, *Golovinomyces*, *Podosphaera* и *Sphaerotheca* представляют собой отдельную группу близкородственных таксонов, которой мы придаем ранг колена. Остальные роды (*Arthrocladiella*, *Sawadaia* и *Medusosphaera*) являются, очевидно, осколками эволюционного процесса, направленного в сторону развития от примитивных

представителей типа *Golovinomyces cichoraceorum* — паразитов травянистых растений к более специализированным (в широком смысле) паразитам древесных пород с высокодифференцированными от мицелия придатками. Ввиду отсутствия каких-либо промежуточных между этими родами видов каждый из них необходимо рассматривать в отдельном колене.

Особый интерес в филогенетическом плане представляет род *Brasiliomyces*. Он близок к *Golovinomyces*, но имеет очень примитивное плодовое тело с однослойным перидием и анаморфу типа *Oidium* s. str. Судя по кругу хозяев, среди которых имеются и относительно примитивные древесные породы, его, очевидно, нельзя рассматривать в качестве непосредственного производного от *Golovinomyces*. По всей вероятности, это еще один осколок эволюционного процесса в подсемействе *Golovinomycetoideae*, который в систематическом плане должен относиться к колону *Golovinomyceteae*.

Наиболее примитивным является род *Xenomuxa*, принадлежность которого к порядку *Erysiphales* пока окончательно не решена [20]. Однако по большинству признаков он соответствует этой группе, хотя и имеются некоторые отличительные признаки — паразитирование на папоротниках, расплывающиеся плодовые тела после созревания, наличие асков различной степени зрелости в одном и том же плодовом теле, наличие слизистого слоя вокруг сумок. Ввиду отсутствия сведений об анаморфах этого рода и дискуссионности тезисов о его принадлежности к порядку *Erysiphales* пока рано делать какие-либо выводы о его филогенетических связях, однако можно предположить, что род *Xenomuxa* — реликтовый таксон, близкий к примитивным предкам эризифальных грибов.

Учитывая все сказанное выше, предлагаем следующую систему порядка *Erysiphales*.

Порядок *Erysiphales*

Семейство *Blumeriaceae* Gel. fam. nov.

Descriptio. Mycelium superficiale, cum setis falcatis. Anamorpha typi *Oidium* (conidia catenulata), sed conidiophora basi bulbosa. Haustoria cum processibus digitiformibus. Cleistothecia hypocraeteriformia.

Genus typicus: *Blumeria* Gol. ex Speer, Sydowia 27: 2 (1974).

Семейство *Erysiphaceae* Lév. emend. Gel. emend. nov.

Подсемейство *Erysiphoidae*

Колено *Erysiphaeae* (роды *Erysiphe* DC.: Fr. emend. Gel. emend. nov., *Microsphaera* Lév.).

Колено *Uncinuleae* Gel. trib. nov. (роды *Bulbouncinula* Zheng et Chen, *Furcouncinula* Z. X. Chen, *Typhulochaeta* Ito et Hara, *Uncinula* Lév., *Uncinuliella* Zheng et Chen).

Descriptio. Mycelium superficiale. Anamorpha typi *Pseudoidium* (conidia solitaria). Cleistothecia semiglobosa. Appendices simplices, apiculi appendicum flexi vel spiraliter contorti.

Genus typicus: *Uncinula* Lév. Ann. Sci. Nat. ser. 3. Bot. 15: 151 (1851).

Подсемейство *Colovinomycetoideae* Gel. subfam. nov.

Descriptio. Mycelium superficiale. Anamorpha typi *Oidium* (conidia catenulata). Haustoria globosa. Cleistothecia globosa, semiglobosa vel impressa.

Genus typicus: *Golovinomyces* (U. Braun) Gel. comb. et stat. nov.—
Bas.: *Erysiphe* sect. *Golovinomyces* U. Braun, Fedd. Repert. 83 (9—10); 659 (1978).

Колено *Arthrocladielleae* Gel. trib. nov.

Descriptio. Cleistothecia cum appendicibus verticillate vel dichotome ramificantibus.

Genus typicus: *Arthrocladiella* Vass. Бот. журн. 45: 1369 (1960).

Колено *Golovinomyceteae* (роды *Brasiliomyces* Vieg., *Cystotheca* Berk. et Curt., *Golovinomyces* (U. Braun) Gel., *Podosphaera* Kunze, *Sphaerotheca* Lév.).

Колено *Medusosphaeraeae* Gel. trib. nov.

Descriptio. Cleistothecia cum appendicibus angulato-flexuosis, apice dichotome ramificantibus et cum appendicibus virgatis.

Genus typicus: *Medusosphaera* Gel. et Gam. Бот. матер. отд. стор. раст. инст. АН СССР 15: 92 (1962),

Колено *Sawadaeae* Gel. trib. nov.

Descriptio. Cleistothecia cum appendicibus 1—2 dichotome ramificantibus, apice spiralter contortis.

Genus typicus: *Sawadaia* Miyabe in Sawada, Agric. Exp. Stat. Formosa, Spec. Bull. 9: 49 (1914).

Семейство *Leveillulaceae* Gel. fam. nov.

Descriptio. Mycelium hemiendophyticum. Anamorpha typi *Oidiopsis* et *Ovulariopsis* (incl. *Streptopodium*). Cleistothecia hypoc crateriformia, depressa et turbinata.

Genus typicus: *Leveillula* Arn. Ann. Epiphyt. 7: 94 (1921).

Подсемейство *Leveilluloideae* (род *Leveillula*)

Подсемейство *Phyllactinioideae* Palla (роды *Phyllactinia* Lév., *Pleochaeta* Sacc. et Speg., *Queirozia* Vieg. et Card.).

Анаморфные роды

Oidiopsis Scaltia

Oidium Link in Willd.

Ovulariopsis Pat. et Har. (incl. *Streptopodium* Zheng et Chen).

Pseudoidium Paul et Kap.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гелюга В. П. В кн.: Мат-лы V конф. по низшим растениям Закавказья, сентябрь, 1979 г., Баку, 1979.
2. Гелюга В. П. Автореф. канд. дисс., Киев, 1980.
3. Гелюга В. П. В кн.: Новости системат. высш. и низш. растений, 1979, Киев, 200—209, 1981.

4. Головин П. Н. Бюлл. Среднеаз. гос. ун-та, 25, 109—125, 1947.
5. Симолян С. А. Микофлора ботанических садов и дендропарков Армянской ССР, 234, Ереван, 1981.
6. Ячевский А. А. Карманный определитель грибов, 2, 626, Л., 1927.
7. Blumer S. Echte Mehltauipilze (Erysiphaceae). Ein Bestimmungsbuch für die in Europa vorkommenden Arten., 436, Jena, 1967.
8. Boesewinkel H. J. Rev. Mycol., 4, 493—507, 1977.
9. Boesewinkel H. J. Sydowia, 32, 1—6, 13—56, 1979.
10. Boesewinkel H. J. Cryptogamie, Mycol., 1, 105—110, 1980a.
11. Boesewinkel H. J. Bot. Rev., 46, 2, 167—220, 1980b.
12. Braun U. Feddes Repertorium, 88, 9—10, 655—665, 1978.
13. Braun U. Flora, 170, 77—90, 1980.
14. Braun U. Nova Hedwigia, 34, 679—719, 1981.
15. Braun U. Zbl. Microbiol., 137, 138—132, 1982.
16. Braun U. Zbl. Microbiol., 137, 314—324, 1982.
17. Braun U. A monograph of the Erysiphales (Powdery mildews), 700, Berlin—Stuttgart, 1987.
18. Paul Y. S., Kapoor J. N. Indian phytopathology, 38, 4, 761—763, 1985.
19. Speer E. O. Sydowia, 27, 1—8, 1975.
20. Zheng R.—y. Mycotaxon, 22, 2, 209—263, 1985.
21. Zheng R.—y., Chen C.—q. Acta Microbiol. Sinica, 20, 1, 35—44, 1980.

Поступило 1.IX 1987 г.

Биолог. ж. Армении, т. 41, № 5, 1988

УДК 635.21:631.82:581.132:539.06.

ЗАВИСИМОСТЬ ЗАМЕДЛЕННОЙ ФЛЮОРЕСЦЕНЦИИ ЛИСТЬЕВ РАСТЕНИЙ КАРТОФЕЛЯ ОТ ДОЗЫ МИНЕРАЛЬНЫХ УДОБРЕНИЙ

А. Б. АВАКЯН, К. В. СТЕПАНЯН

НИИ земледелия Госагропрома Армянской ССР, г. Эчмиадзин

У растений удобренных вариантов максимальная интенсивность замедленной флюоресценции хлорофилла листьев была в основном выше, а время полуспада этой величины—меньше, чем у листьев неудобренных растений. Предполагается, что кинетика спада индукционной кривой после свечения отражает изменение эффективности сопряжения между световыми и темновыми реакциями фотосинтеза листьев. Отмечено, что величина обоих параметров замедленной флюоресценции зависит от уровня азотного метаболизма в онтогенезе растений.

Պարարտացված բույսերի մոտ տերեկների քլորոֆիլի զանգաղեցված լուսարձակման մարտնչալ ինտենսիվությունը հիմնականում ավելի բարձր է, իսկ այդ մեծության կրճատման ժամանակը ավելի պակաս է չպարարտացված բույսերի համեմատ: Ցույց է արված, որ ՔԴԼ ինդուկցիոն կորի անկումը համապատասխանում է ֆոտոսինթեզի լուսային և մթնային սեպեցիաների փոխազդեցության էֆեկտիվությանը: Նշված է, որ բույսերի զարգացման ընթացքում ՔԴԼ երկու պարամետրերի մեծությունը կախված է ազոտական մետաբոլիզմի մակարդակից:

Сокращения: ЗФХ—замедленная флюоресценция хлорофилла, I—максимальная интенсивность ЗФХ, τ—время полуспада, r—коэффициент корреляции, R—множественный коэффициент корреляции, D—коэффициент детерминации, В—водообеспеченность листьев, У—продуктивность растений, индексы. п и л—соответственно содержание элемента в почве или листьях.