

ПАТОГЕННЫЕ МИКРОМИЦЕТЫ ЛИСТЬЕВ РАСТЕНИЙ-ИНТРОДУЦЕНТОВ РОДА *SALIX* (*SALICACEAE*) В СИБИРИ

М.А. Томошевич, И.Г. Воробьева

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: arysa9@mail.ru

Приведен видовой состав патогенных микромицетов листьев растений-интродуцентов рода *Salix* L., произрастающих в интродукционных центрах и ландшафтных объектах озеленения урбанизированной среды пяти сибирских городов. Выявлено девять патогенов, из них два впервые – для территории Сибири. Описаны морфология, особенности биологии грибов и патогенез. Указаны питающие растения, распространение фитопатогенов, в том числе на модельной территории. Для отдельных видов растений-интродуцентов рода *Salix* L. установлена внутривидовая устойчивость к возбудителям болезней.

Ключевые слова: растения-интродуценты, род *Salix* L., ива, патогенные микромицеты листьев, интродукционные центры, урбанизированная среда, Сибирь.

FOLIAR PATHOGENIC MICROMYCETES OF *SALIX* (*SALICACEAE*) PLANTS INTRODUCED IN SIBERIA

M.A. Tomoshevich, I.G. Vorobyova

Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: arysa9@mail.ru

The present paper considers a species composition of foliar pathogenic micromycetes of *Salix* L. introductions growing in introduction centers and landscape plantations of five Siberian cities. Nine pathogens are revealed, two of them are given to Siberia for the first time. Morphology, pattern of fungi biology and pathogenesis are described. Host plants, general distribution of phytopathogens and occurrence in the model area are indicated. Intraspecific pathogen resistance is established for certain *Salix* L. introductions.

Key words: introductions, genus *Salix* L., willow, foliar pathogenic micromycetes, introduction centers, urban environment, Siberia.

ВВЕДЕНИЕ

Род Ива (*Salix* L.) самый крупный в арборифлоре Сибири и насчитывает 65 видов (Коропачинский, 2016). Большинство видов и культиваров (гибридов) ивы – это быстрорастущие листопадные деревья и кустарники, отличающиеся высокой пластичностью, которая позволяет растениям адаптироваться в различных эколого-географических условиях. В настоящее время растения-интродуценты рода *Salix* широко используются в озеленении.

По имеющимся в отечественной и зарубежной литературе сведениям на листьях ив зарегистрировано более 70 видов патогенных микромицетов. Среди них наибольший удельный вес занимают грибы, вызывающие пятнистости листьев (более 51 %), далее следуют ржавчинные грибы (около 34 %), на долю мучнисто-росяных и прочих грибов приходится 8 и 7 % соответственно. Основное число публикаций по видовому составу патогенной микобиоты растений рода *Salix* L. относится к зарубежным источникам, большая часть которых по-

священа ржавчинным грибам (Matsumoto, 1926; Hiratsuka, Kaneko, 1982; Rönnberg-Wästljung et al., 2008; Ciszewska-Marciniak et al., 2010; Zhao et al., 2013). В отечественной литературе первые сведения о грибах, паразитирующих на листьях ив, приводит А.А. Ячевский (1913). К.Е. Мурашинский, М.К. Зилинг (1929) при обследовании ив, произрастающих в естественных условиях на Алтае и Саянах, указывают три вида микромицетов – *Coniothecium amentaceum* Cda., *Rhytisma salicinum* (Pers.) Rehm. и *Uncinula salicis* G. Winter. В более поздних исследованиях микофлоры севера Алтая Т.В. Андрианова (2006) описывает развитие на листьях ив *Pseudocercospora salicina* (Ellis et Everh.) Deighton. На Дальнем Востоке встречаются ржавчинные грибы *Melampsora chelidonii-pierotii* Tak. Matsumoto и *M. salicina* Lévy., а также возбудитель мучнистой росы *Uncinula salicis* G. Winter (Бункина и др., 1971; Азбукина, 1984, 2005). Последний вид зарегистрирован на ивах и в Якутии М.А. Одеговой

(1980). В литературе имеются также краткие сведения по патогенным микромицетам листьев интродуцированных видов ив в европейской части РФ, Ростовской области, Крыму, Беларуси, Кыргызстане, Украине (Васильева, 1960; Миско, 1978; Флора грибов..., 1989; Колемасова, Ковалевская, 2000; Тихомирова, Тобиас, 2001; Гирилович, 2002; Приходько, 2005; Русанов, 2005).

Для Сибири сведения по патогенной микобиоте листьев растений-интродуцентов рода *Salix* L. чрезвычайно малочисленны и отрывочны (Миловинова, Мелехина, 1971; Бенуа, Карпова-Бенуа, 1988; Томошевич, Воробьева, 2005).

Известно, что растения-интродуценты изменяют биоразнообразие патогенной микобиоты. С одной стороны, местные возбудители заболеваний могут успешно обосновываться на новых объектах и значительно влиять на ход интродукцион-

ного процесса; с другой – случайно занесенные или мигрировавшие вслед за растением-хозяином патогены могут представлять серьезную опасность как для самих интродуцентов, так и для близкородственных растений-аборигенов (Горленко, 1974; Кириченко и др., 2009; Cooke, 2007; Brasier, Bock, 2013; и др.). С этой точки зрения представители рода *Salix* не являются исключением. Данная проблема приобретает значимость при разработке ассортимента аборигенных и интродуцированных видов растений для озеленения, поскольку городская среда оказывает дополнительное воздействие на систему “растение-патоген”.

Цель исследования – определить видовой состав микромицетов, паразитирующих на листьях ив, в интродукционных центрах Сибири и урбанизированной среде сибирских городов, выявить особенности их биологии и патогенеза.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в течение вегетационных сезонов 1997–2015 гг. на модельных территориях пяти городов Западной и Восточной Сибири (Новосибирск, Красноярск, Барнаул, Томск и Кемерово), в которых расположены интродукционные центры. В качестве модельных территорий выбраны интродукционные центры (дендрарии) и ландшафтные объекты городской среды.

Мониторинг патогенов растений-интродуцентов рода *Salix* L. проводился в дендрариях Центрального сибирского ботанического сада (ЦСБС) СО РАН (г. Новосибирск), Института леса им. В.Н. Сукачева (ИЛ) СО РАН (г. Красноярск), Института садоводства им. М.А. Лисавенко и Южно-Сибирского ботанического сада (г. Барнаул), а также в ландшафтных объектах различного функционального назначения (парках, скверах, бульварах, магистралях и др.) указанных городов. Всего обследовано в Новосибирске 123 группы растений (49 видов, 17 гибридов) в ЦСБС СО РАН и 10 видов в городских посадках; в Барнауле – 30 и 5 видов соответственно; в Красноярске – 7 и 6 видов соответственно; в Томске – 4 вида растений.

Фитопатологическое маршрутное обследование растений-интродуцентов в дендрарии ЦСБС СО РАН и в насаждениях Новосибирска проводили ежегодно каждые 10 дней в течение мая–сентября. В других дендрариях и городских посадках рас-

тения обследовались ежегодно в период 2006–2010 гг., минимум два раза за сезон. Дополнительно проводились рекогносцировочные фитопатологические исследования природных популяций ив. Число обследованных растений отдельного вида зависело от их представленности в дендрариях и объектах озеленения и варьировало от 1 до 20. На деревьях осматривали до 500 листьев в нижней части кроны, на кустарниках – все листья (по возможности). Описание симптомов заболеваний, учет, отбор и гербаризирование пораженных частей растений осуществляли по общепринятым методикам (Дудка, Вассер, 1982).

Идентификацию грибов выполняли в ЦСБС СО РАН и БИН РАН. В работе использовали микроскопы фирмы ZEISS Axioskop 40 и Discovery.V12 и сканирующий электронный микроскоп Hitachi TM-1000 в Центре коллективного пользования ЦСБС СО РАН.

Виды грибов, их синонимы, фамилии авторов и систематическое положение приведены в соответствии с электронной базой данных Mycobank (<http://www.mycobank.org> (дата обращения: 16.03.2017)), а общее распространение микромицетов согласно базе данных SMMML Fungus-Host Distributions Database (<http://nt.ars-grin.gov/fungalDATABASES/fungushost/fungushost.cfm> (дата обращения: 16.03.2017)) и по сведениям в источниках литературы.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенные нами многолетние исследования по изучению видового состава патогенных микромицетов листьев растений-интродуцентов рода *Salix* L. на модельных территориях позволили выявить 9 патогенных грибов, из которых 6 видов относятся к микромицетам, вызывающим пятнистости листьев, по одному виду – к мучнисто-ро-

сяным, ржавчинным и “сажистым” грибам. Большинство видов являются узкоспециализированными патогенами, поражающими только род *Salix*. Возбудитель мучнистой росы (*Erysiphe adunca* (Wallr.) Fr.) относится к олигофагам, а микромицет, вызывающий “чернь” листьев (*Leptoxylum fumago* (Woron.) R.C. Srivast.), – к полифагам. Ниже

приводится список видов микромицетов, развивающихся на листьях ив.

Ascochyta salicicola Pass., J. Hist. Nat. Bordeaux sud-ouest: 16 (1885).

= *Aplosporella salicicola* (Pass.) Petr. & Syd., Feddes Repertorium Specierum Novarum Regni Veget. Beiheft 42: 84 (1927).

Систематическое положение. Fungi, Ascomycota, Pezizomycotina, Dothideomycetes, Pleosporomycetidae, Pleosporales, Ascochyta.

Морфология. Пикниды шаровидные, 60–151 мкм в диам., с округлым порусом, окруженным кольцом клеток, 11–19 мкм в диам., одиночные, погруженные, на верхней стороне пятен. Стенки тонкие, коричневые. Конидии веретеновидные, эллипсоидальные, с закругленными концами, с одной перегородкой, 7.2–16.8 × 2.4–3.6 мкм, бесцветные.

Примечание. Сибирские образцы характеризуются большей изменчивостью величины спор.

Биологические особенности гриба и патогенез. Микромицет вызывает пятнистость листьев видов рода *Salix* L. Первые признаки болезни появляются в середине июня. На листьях формируются округлые или угловатые пятна сероватого цвета в центре с темно-бурой каймой 1–2 мм в диаметре.

Питающие растения. *S. caprea* L., *S. cinerea* L.

Местонахождение в Сибири. Единичные находки в интродукционных центрах Сибири.

Общее распространение. Казахстан, Китай, Франция, Япония.

Cylindrosporium salicinum (Peck) Dearn., Mycologia 9(6): 359 (1917).

= *Septoria salicina* Peck, Ann. Rep. on the NY State Museum of Nat. Hist. 25: 87 (1873).

Систематическое положение. Fungi, Ascomycota, Pezizomycotina, Leotiomycetes, Leotiomycetidae, Helotiales, Cylindrosporium.

Морфология. Ложка на нижней стороне листа, погруженные, округлые или неправильной формы, 100–180 мкм в диам., слегка серые, с черным краем ложностроматического строения. Конидии узкоцилиндрически-веретеновидные, в середине с одной перегородкой, не перешнурованные, 33–46 × 3.3 мкм.

Биологические особенности гриба и патогенез. Микромицет вызывает пятнистость листьев видов рода *Salix* L. Первые признаки болезни появляются в августе. На листьях формируются округлые мелкие пятна диаметром 0.1–0.2 мм, в центре бледно-охряные или белые, окруженные широкой, неправильной бурой каймой. При сильном развитии патогена растение полностью теряет декоративность.

Питающие растения. *Salix alba* L.

Местонахождение в Сибири. Единичные находки в городских посадках Новосибирска.

Общее распространение. Северная Америка, территория бывшего СССР.

Erysiphe adunca (Wallr.) Fr. Syst. mycol. (Lundae) 3 (1): 245 (1829) var. *adunca*.

= *Alphitomorpha adunca* Wallr., Verh. Ges. nat. Freunde Berlin 1(1): 37 (1819); = *Alphitomorpha guttata* var. *salicis* (DC.) Wallr., Verh. Ges. nat. Freunde Berlin 1 (1): 42 (1819); = *Erysiphe salicis* DC., in Lamarck & de Candolle, Fl. franç., Edn 3 (Paris) 2: 273 (1805); = *Erysiphe popul* Pat., Journ. de Botanique (Morot) 2: 217 (1888); = *Uncinula adunca* (Wallr.) Lév., Anns Sci. Nat., Bot., sér. 3 15: 151 (1851); = *Uncinula adunca* (Wallr.) Lév., Anns Sci. Nat., Bot., sér. 3 15: 151 (1851) var. *adunca*; = *Uncinula salicis* (DC.) G. Winter, Rabenh. Krypt.-Fl., Edn 2 (Leipzig) 1.2: 40 (1884).

Систематическое положение. Fungi, Ascomycota, Pezizomycotina, Leotiomycetes, Leotiomycetidae, Erysiphales, Erysiphaceae, Erysiphe.

Морфология. Мицелий белый, плотный. Анаморфа типа *Pseudoidium*. Конидии от эллипсоидальных до цилиндрических, 22–38 × 11–18 мкм. Клейстотеции многочисленны, полушаровидные, разбросанные или собраны в группы. Размер плодовых тел *E. adunca* варьирует от 110–165 мкм. Придатки многочисленные (вариация составляет от 50 до 150 и больше), экваториальные, сравнительно короткие (135–226 мкм), тонкостенные, бесцветные, на концах загнутые крючком или спирально закрученные. На сибирских образцах нередко обнаруживается редуцирование придатков. Сумки по 4–10 в клейстотеции, эллипсоидальные, на короткой ножке, 67–75 × 33–45 мкм, 3–6-споровые. В Сибири чаще регистрируются сумки с 3–4 аскоспорами. Споры эллипсоидальные, 20–30 × 10–17 мкм (рис. 1). Размеры клейстотециев, придатков, сумок и число аскоспор определяются родом питающего растения.

Примечание: Плодовые тела гриба на сибирских образцах крупнее, чем указывает В.П. Гелюта (Флора грибов..., 1989), 90–142 мкм.

Биологические особенности гриба и патогенез. Гриб вызывает мучнистую росу видов семейства Salicaceae. Первые признаки налета, состоящего из мицелия и конидиального спороношения, обнаруживаются в середине июня. Симптомы возбудителя заболевания формируются либо с обеих сторон листа, либо только с одной (верхней или нижней) в зависимости от вида ив и тополя. Расположение грибницы бывает локальным, вдоль жилок или в виде сплошного серо-белого или грязно-белого пленчатого, мучнистого или вой-

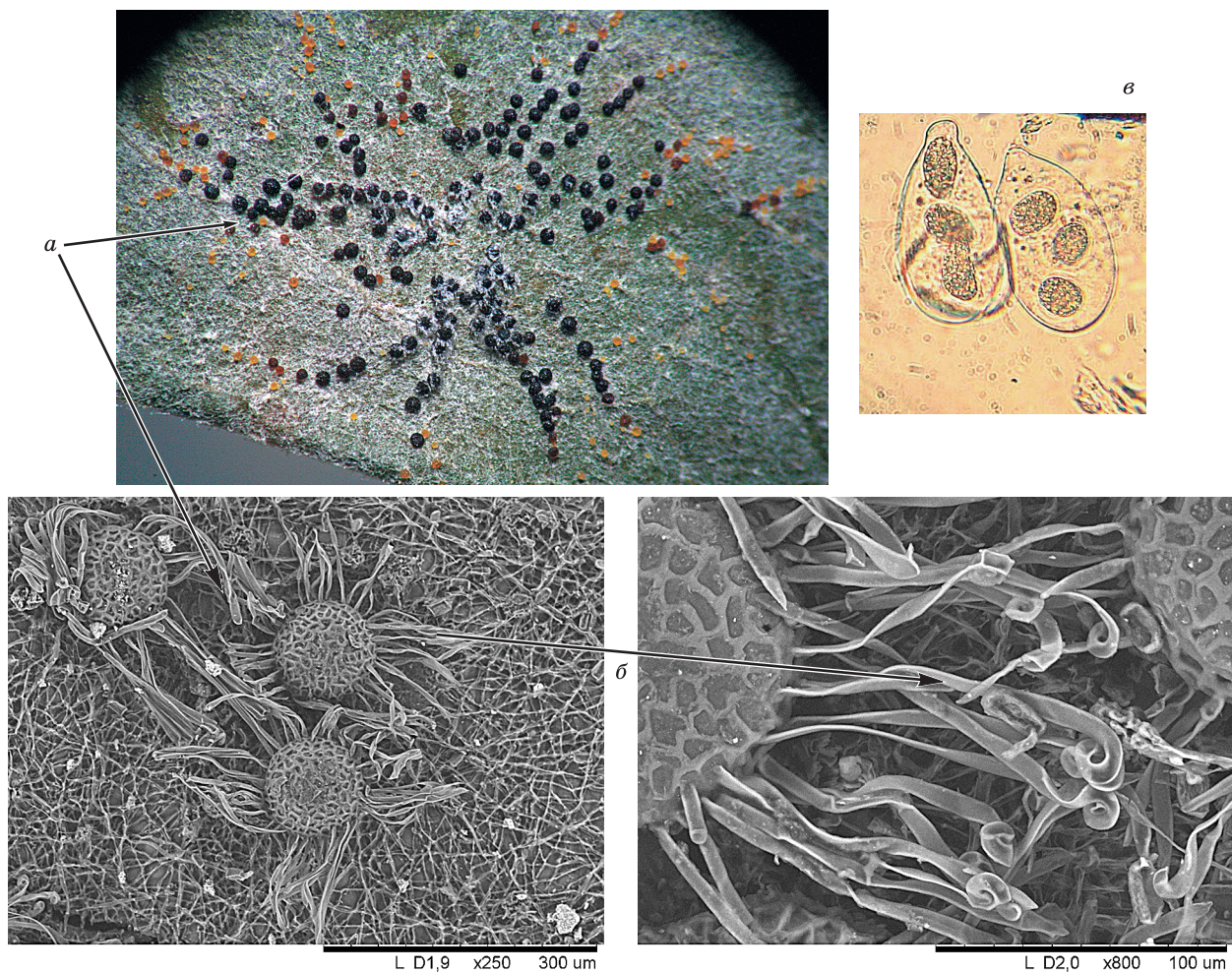


Рис. 1. Структуры гриба *Erysiphe adunca*:

a – клейстотеции; *б* – “крючки” на концах придатков; *в* – сумки с аскоспорами.

лочного налета различной плотности. В отдельных случаях характер грибницы варьирует в зависимости от стороны листа. Так, например, на верхней стороне листьев налет формируется в виде пятен, а с нижней – сплошным слоем. Нередко отмечается исчезновение грибницы к концу вегетации с одной из сторон. Плодовые тела закладываются во второй половине вегетации (вторая декада июля) с обеих сторон листа. Клейстотеции разбросанные или в группах, часто с радиальным расположением. В условиях Сибири к концу вегетации растительный гриб имеет недифференцированное содержимое плодовых тел, это позволяет предположить, что формирование и созревание сумок и спор осуществляется весной. Гриб предпочитает развиваться на поросли, молодых листьях и растениях.

Питающие растения. *S. acutifolia* Willd., *S. alba* L., *S. bebbiana* Sarg, *S. brachypoda* (Trautv. et C.A. Mey.) Kom., *S. caprea* L., *S. cinerea* L., *S. coesia* Vill., *S. daphnoides* Vill., *S. dasyclados* Wimm., *S. divaricata* Pall., *S. hastata* L., *S. jensseensis* B. Floder., *S. kochiana* Trautv., *S. lanata* L., *S. microstachya* Turcz.

ex Trautv., *S. myrsinifolia* Salisb., *S. myrtilloides* L., *Salix pyrolifolia* Ledeb., *S. rorida* Laksch., *S. rosmarinifolia* L., *S. saposhnikovii* A. Skvorts., *S. saxatilis* Turcz. ex Ledeb., *S. taraikensis* Kimura, *S. viminalis* L., *S. wilhelmsiana* M. Bieb.

Местонахождение в Сибири. Гриб распространен повсеместно в ареале произрастания тополя и ивы.

Общее распространение. Европа (Австрия, Англия, Армения, Белоруссия, Болгария, Венгрия, Германия, Дания, Италия, Норвегия, Польша, Португалия, Румыния, Украина, Финляндия, Франция, Черногория, Чехословакия, Швеция, Швейцария, Югославия, Эстония), Россия, Азия (Индия, Китай, Казахстан, Корея, Монголия, Пакистан, Турция, Япония), Африка (Египет, Марокко), Америка (Аляска, Канада, Мексика, США).

***Leptoxyphium fumago* (Woron.) R.C. Srivast.,** Archiv für Protistenkunde 125 (1–4): 333 (1982). = *Fumago vagans* Pers., Mycologia Europaea 1: 9 (1822); = *Caldariomyces fumago* Woron., Annales My-

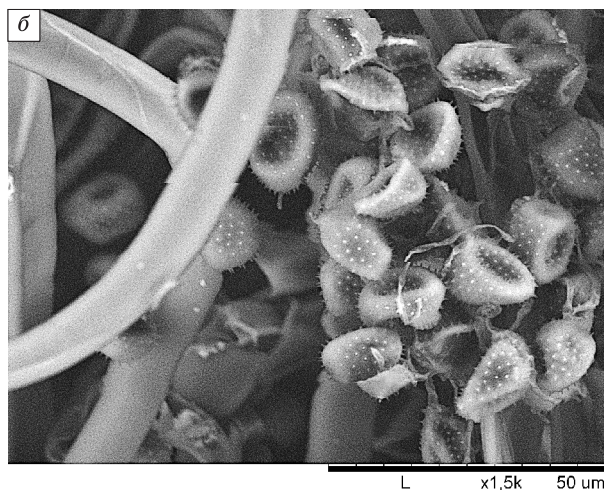
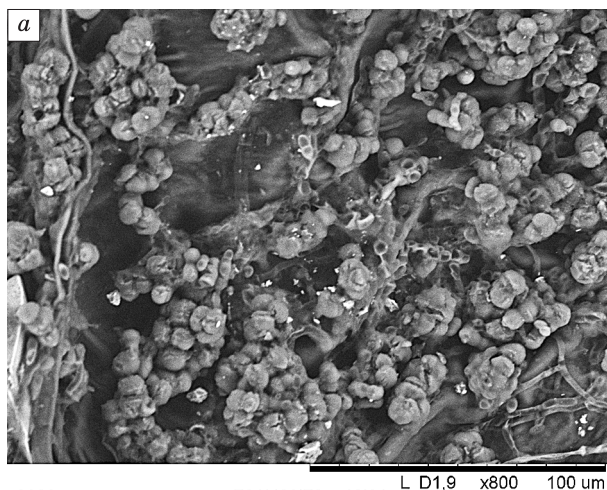


Рис. 2. Структуры гриба:

а – *Leptoxiphium fumago* (мицелий, споры на поверхности листа); б – *Melampsora epitea* (урединиспоры).

coligici 24: 261 (1926); = *Cladosporium fumago* Link, Caroli a Linne Species Plantarum exhibentes Plantas Rite Cognitas ad Genera Relatas 6 (1) 40 (1824); = *Syncollesia filiorum* C. Agardh, Systema algarum 32: 9 (1824).

Систематическое положение. Fungi, Ascomycota, Pezizomycotina, Dothideomycetes, Dothideomycetidae, Capnodiales, Capnodiaceae, Leptoxiphium.

Морфология. Конидиеносцы разветвленные, часто собранные в коремии. Конидии изменчивы по форме и размерам, вначале одно- и двухклеточные, потом многоклеточные, с разнообразно направленными перегородками, с перетяжками, темно-оливковые (рис. 2, а).

Биологические особенности гриба и патогенез. Микромицет поражает листья, побеги, плоды многих видов растений различных семейств. Первые симптомы заболевания появляются в июле, в отдельные годы – в июне. Различные части растений покрываются черным “сажистым” налетом. При ежегодном развитии наблюдаются снижение декоративности растений, уменьшение ассимиляционной поверхности листьев и, как следствие, ослабление растений. Сильное развитие “сажистого” грибка связывается с ранним появлением тли или других сосущих насекомых (в начале мая) и нарастанием их численности в дальнейшем.

Питающие растения. *Salix caprea* L., *S. rorida* Laksch., *S. ledebouriana* Trautv., *S. schwerinii* E. Wolf., *S. viminalis* L.

Местонахождение в Сибири. Гриб распространен повсеместно.

Общее распространение. Армения, Бразилия, Венесуэла, Греция, Гренландия, Грузия, Зимбабве, Доминиканская Республика, Египет, Индия, Испания, Канада, Китай, Куба, Литва, Россия, Никарагуа, Пакистан, США, Украина, Эквадор, Япония.

Melampsora epitea Thüm., Mittheil. aus d. forsth. Versuchsaeen Öster. 2: 38 & 40 (1879) var. *epitea*.

= *Aecidium euonymi* J.F. Gmel. [as ‘evonymi’], Systema Naturae, Edn 13 2 (2): 1473 (1792); = *Aecidium salicis* Sowerby, Col. fig. Engl. Fung. Mushr. (London) 3: pl. 398: 4 (1803); = *Caeoma euonymi* (Pers. ex J.F. Gmel.) J. Schröt. [as ‘evonymi’], Abh. Schles. Ges. Vaterl. Kult. Abth. Naturwiss., 1869 48: 30 (1870); = *Lecythea epitea* Lév., Anns Sci. Nat., Bot., sér. 3 8: 374 (1847); = *Melampsora alpina* Juel, Öfvers. K. Vetensk Akad. Forh. (no. 8): 417 (1894); = *Melampsora euonymi-capraearum* Kleb. [as ‘euonymi-capraearum’], Jb. wiss. Bot. 34: 358 (1900); = *Melampsora hartigii* Thüm., Mittheil. aus d. forsth. Versuchsaeen Öster. 2: 34 (1879); = *Melampsora laricis-epitea* Kleb., Z. Pfl. Krankh. Pfl. Path. Pfl. Schutz 9: 88 (1899); = *Melampsora orchidis-repentis* Kleb. [as ‘orchidi-repentis’], Jb. wiss. Bot. 34: 369 (1900); = *Melampsora repentis* Plowr., Z. Krankh. Path. Schutz 1: 131 (1891); = *Melampsora ribesii-purpureae* Kleb., Pringsheims Jb. Wissenschaftl. Botanik 35: 667 (1901); = *Uredo alpina* (Juel) Arthur, N. Amer. Fl. (New York) 7(2): 99 (1907); = *Uredo confluens* var. *euonymi* Cooke, Handb. Brit. Fungi 2: 527 (1871); = *Uredo confluens* – *orchidis* Alb. & Schwein., Consp. fung. (Leipzig): 122 (1805); = *Uredo epitea* Kunze, in Kunze & Schmidt, Mykologische Hefte (Leipzig) 1: 68 (1817); = *Uredo euonymi* H. Mart., Prodr. Fl. Mosq.: 230 (1812); = *Uredo euonymi* (J.F. Gmel.) J. Schröt., in Cohn, Krypt.-Fl. Schlesien (Breslau) 3.1(17–24): 375 (1887) [1889].

Систематическое положение. Fungi, Basidiomycota, Pucciniomycotina, Pucciniomycetes, Pucciniales, Melampsoraceae, Melampsora.

Морфология. Спермогонии и эции развиваются на растениях рода *Larix* Hill., а урединии и телии – на видах рода *Salix* L. Урединии оранжево-желтые, 0.2–1.5 мм в диам. Урединиоспоры обычно овальные, шаровидные или угловатые,

12–25 × 9–19 мкм, оболочка редкородавчатая, парафизы головчатые, 35–80 мкм длиной (см. рис. 2, б). Телиокучки под эпидермисом темно-бурые, в группах. Телиоспоры призматические или неправильные, обычно с обоих концов закругленные, 20–25 × 7–14 мкм, оболочка светло-бурая.

Биологические особенности гриба и патогенез. Микробицет вызывает ржавчину, имеет полный цикл развития, разнохозяйный. Первые симптомы заболевания на листьях ивы появляются в конце июня. На листьях с нижней стороны образуются урединиоспороношения возбудителя, имеющие вид многочисленных оранжевых или желтых порошащих подушечек, выступающих из разрывов эпидермиса. На верхней стороне листьев спороношениям соответствуют мелкие угловатые желтоватые пятна. При сильном развитии болезни спороношения почти сплошь покрывают поверхность листьев. Такие листья засыхают и опадают. В конце лета с обеих сторон листа образуется телиоспороношение возбудителя в виде темно-бурых выпуклых образований. Наибольший вред болезнь причиняет растениям, обитающим в более влажных условиях (пойма рек и т. д.).

Питающие растения. *Salix* sp., *Salix capria* L., *S. caspica* Pall., *S. dasyclados* Wimm., *S. ledebourina* Trautv.

Местонахождение в Сибири. Гриб распространен повсеместно в местах произрастания ивы и лиственницы.

Общее распространение. Австрия, Аляска, Англия, Аргентина, Болгария, Бразилия, Великобритания, Германия, Дания, Индия, Канада, Китай, Монголия, Новая Зеландия, Норвегия, Пакистан, Польша, территория бывшего СССР, США, Уругвай, Чешская республика, Чили, Финляндия, Швеция, Шотландия, Япония.

***Monostichella salicis* (Westend.) Arx, Verh. K. Akad. Wet., tweede sect. 51(3): 131 (1957).**

= *Gloeosporidiella salicis* (Westend.) Nannf., Svensk bot. Tidskr. 25: 20 (1931); = *Gloeosporidium salicis* (Westend.) Höhn., Sber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturw. Kl., Abt. 1 125(1–2): 95 (1916); = *Gloeosporium salicis* Westend.: no. 1269 (1859) Arx, J.A. von. 1957. Revision der zu; = *Gloeosporium gestellten* Pilze. Verhand. Konin. Ned. Ak. van Wetens. Afd. Nat. 51(3): 1–153.

Систематическое положение. Ascomycota, Pezizomycotina, Leotiomycetes, Leotiomycetidae, Helotiales, Monostichella.

Морфология (анаморфа). Ложа на верхней стороне, интраэпидермальные, плоские, бледные, обычно хорошо заметные благодаря приподнятой разрывающейся кутикуле (рис. 3). Конидиеносцы короткие, не превышающие длины конидий. Ко-

нидии двух типов. Макроконидии цилиндрические или овальные, неравнобокие, иногда книзу слегка суживающие, прямые или слегка согнутые, 12–16 × 7–9 мкм. Микроконидии палочковидные, иногда немного согнутые 4–5 × 0.5–1 мкм.

Биологические особенности гриба и патогенез. Микробицет вызывает пятнистость листьев видов рода *Salix* L. Первые симптомы обнаруживаются в конце июля. На верхней стороне листа образуются пятна округлой или неправильной формы, бурые до почти черных, слегка выпуклые, 2–3 мм в диам., позже сливающиеся в сплошные участки и постепенно покрывающие весь лист как бы бурой корочкой. При сильном развитии патоген вызывает не только отмирание листьев, но и побегов. Является весьма опасным для ивовых посадок.

Питающие растения. *Salix fragilis* L.

Местонахождение в Сибири. Единичные находки в городских посадках Новосибирска.

Общее распространение. Австрия, Англия, Армения, Бельгия, Болгария, Дания, Германия, Индия, Италия, Канада, Корея, Польша, Румыния, США, территория бывшего СССР, Шотландия.

***Phyllosticta salicicola* Thöm., J. Hist. Nat. Bordeaux sud-ouest: 55 (1885).**

Систематическое положение. Fungi, Ascomycota, Pezizomycotina, Dothideomycetes, Botryosphaeriales, Botryosphaeriaceae, Phyllosticta.

Морфология. Пикниды светлоокрашенные, шаровидные, линзовидные, 50 × 72 мкм, с широким округлым устьицем, немногочисленные, погруженные, выступающие вершиной на пятнах обеих сторон листа. Конидии многочисленные, одноклеточные, эллипсоидальные, палочковидные, продолговато-эллипсоидальные, 5–7.2 × 1.5–2 мкм – бесцветные (рис. 4).

Биологические особенности гриба и патогенез. Микробицет вызывает пятнистость листьев. Первые признаки болезни появляются в июле. На листьях формируются округло-овальные или угловатые пятна, табачно-бурого, коричневого цвета, окруженные резко очерченной бурой каймой или без нее, 0.5–10 мм.

Питающие растения. *Salix alba*, *S. lanata*.

Местонахождение в Сибири. Единичные находки в интродукционных центрах Сибири.

Общее распространение. Дания, Польша, Германия, США, Япония, Украина, Казахстан, территория бывшего СССР.

***Rhytisma salicinum* (Pers.) Fr., Kongliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar 39: 104 (1818).**

= *Melasmia salicina* Lév., in Tulasne, Select. fung. carpol. (Paris) 3: 119, tab. xv, figs 15–17 (1865); = *Xy-*

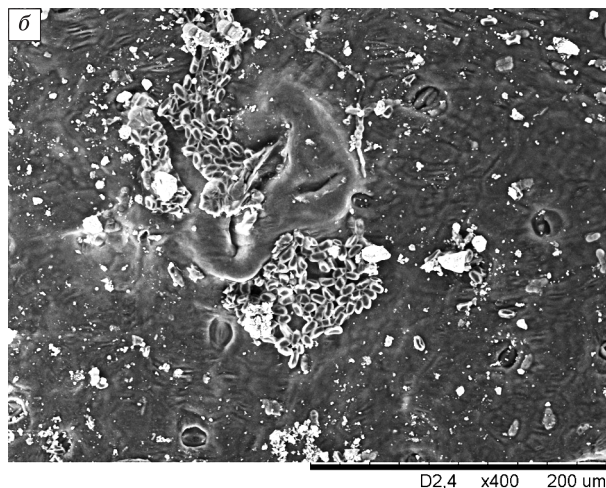


Рис. 3. Микромицет *Monostichella salicis*:

а – симптомы заболевания на листьях ивы; б – ложе со спорами.

loma leucocreas DC., in Lamarck & de Candolle, Fl. franç., Edn 3 (Paris) 2: 303 (1805); = *Xyloma leucocreas* DC., in Lamarck & de Candolle, Fl. franç., Edn 3 (Paris) 2: 303 (1805) var. *leucocreas*; = *Xyloma salicinum* Pers., Neues Mag. Bot. 1: 85 (1794); = *Xyloma salicinum* Pers., Neues Mag. Bot. 1: 85 (1794) var. *salicinum*.

Систематическое положение. Fungi, Ascomycota, Pezizomycotina, Leotiomycetes, Leotiomycetidae, Rhytismatales, Rhytismataceae, Rhytisma.

Морфология. Анаморфа: ложа округлые, черные, выпуклые, волнистые. Конидии цилиндрические, слегка изогнутые, 5–6 × 1 мкм. **Телиоморфа:** апотециальные ложа одиночные, реже по 2–3 вместе, до 2 см в диам., блестящие, черные, первоначально гладкие, раскрывающиеся системой щелей, с желтоватым гимением. Сумки 120–

150 × 10–15 мкм. Споры 60–90 × 1.5–3 мкм. Парафизы многочисленные, по длине равны сумкам с утолщениями на конце.

Биологические особенности гриба и патогенез. Микромицет вызывает черную пятнистость на листьях видов рода *Salix* L. Первые симптомы заболевания регистрируются в начале июля. На листьях появляются округлые или неправильной формы пятна. Позже на верхней стороне пятен образуются черные выпуклые блестящие пятна (стромы) с желтой каймой диаметром от 4 до 15 мм (рис. 5). Летом в стромах формируются ложа с конидиями, которые служат для дальнейшего перезаражения листьев в течение вегетации. При сильном развитии болезни отдельные стромы сливаются, покрывая значительную часть поверхности листьев, снижая декоративность растений.

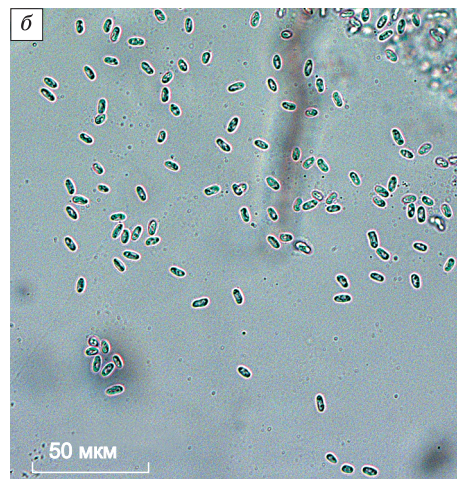


Рис. 4. Микромицет *Phyllosticta salicicola*:

а – расположение пикнид на листе; б – споры.



Рис. 5. Симптомы заболевания на листьях ивы, вызываемые микромицетом *Rhytisma salicinum*.

Питающие растения. *Salix rorida* Laksch., *S. viminalis* L.

Местонахождение в Сибири. Гриб распространен широко. Чаще встречается в естественных природных популяциях.

Общее распространение. Аляска, Великобритания, Германия, Грузия, Дания, Индия, Ирландия, Испания, Канада, Китай, Корея, Норвегия, Пакистан, Польша, Португалия, Россия, США, Украина, Чехословакия, Швеция, Шотландия, Япония.

Septoria didyma Fuckel, Hedwigia 5: 52, Fung. Rhen. no 1677 (1866)

Систематическое положение. Fungi, Ascomycota, Pezizomycotina, Dothideomycetes, Dothideomycetidae, Capnodiales, Mucosphaerellaceae, Septoria.

Морфология. Пикниды шаровидные, полупогруженные, 70–100 мкм, темно-бурые. Споры с 1–2 перегородками, цилиндрические, на концах закругленные, изогнутые, 25–30 × 2.5–3 мкм.

Биологические особенности гриба и патогенез. Микромицет вызывает пятнистость на листьях видов рода *Salix* L. Пятна угловатые, неправильные, мелкие, коричневые, в центре светло-корич-

невые, с темным узким ободком. При сильном развитии болезни может вызвать преждевременное засыхание и опадение листьев.

Питающие растения. *Salix alba*.

Местонахождение в Сибири. Единичные находки в городских посадках Новосибирска.

Общее распространение. Болгария, Иран, Казахстан, Канада, Румыния, США, Франция.

Помимо видового состава установлена сезонность развития фитопатогенов. В середине–конце июня листья ив заселяют *Ascochyta salicicola*, *Erysiphe adunca*, *Melampsora epitea*. В июле появляются *Leptoxyphium fumago*, *Monostichella salicis*, *Phyllosticta salicicola*, *Rhytisma salicinum*. В августе обнаруживаются листья, пораженные *Cylindrosporium salicinum* и *Septoria didyma*.

Четыре вида микромицетов имеют широкое географическое распространение и встречаются на изучаемой территории повсеместно (*Erysiphe adunca*, *Melampsora epitea*, *Rhytisma salicinum*, *Leptoxyphium fumago*). Виды *Ascochyta salicicola* и *Phyllosticta salicicola* зафиксированы только в интродукционных центрах, а микромицеты *Cylindrosporium salicinum*, *Monostichella salicis* и *Septoria didyma* обнаружены лишь в городских ландшафтных объектах. Сведения о встречаемости грибов *Ascochyta salicicola*, *Monostichella salicis* и *Septoria didyma* на растениях-интродуцентах рода *Salix* на территории Сибири ранее не указывались.

Несмотря на большое число обследованных видов растений-интродуцентов рода *Salix*, состав питающих растений в целом оказался очень скудным (до пяти видов) (рис. 6). Исключение составлял гриб *Erysiphe adunca*, который развивался на многих видах ив (24).

Собственные исследования и анализ источников литературы показывают, что одни и те же виды патогенов имеют различный круг растений-хозяев или наносят разный ущерб в Сибири и Европе. Например, мучнистая роса *Erysiphe adunca* развивается в сильной степени в дендрарии ЦСБС

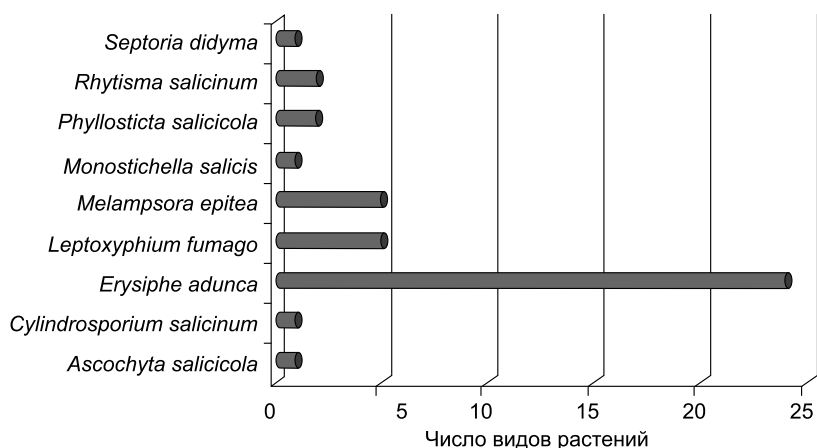


Рис. 6. Распределение патогенных микромицетов по питающим растениям.

Микромицеты, развивающиеся на листьях растений рода *Salix* в дендрарии ЦСБС СО РАН

Вид растения	Происхождение посадочного материала	Год высадки в дендрарий	Вид патогена
<i>Salix acutifolia</i>	Алтайский край	1969	– *
	Красноярск	1990	<i>Erysiphe adunca</i>
<i>Salix kochiana</i>	Тува (окр. пос. Хондергей)	1969	–
	Бурятия (пос. Бандарин, 930 м над ур. м.)	1990	<i>Erysiphe adunca</i>
	Читинская обл., окр. г. Петровск-Забайкальский	1989	<i>Erysiphe adunca</i>
<i>Salix rorida</i>	Западный Саян	1979	<i>Erysiphe adunca</i>
	Алтайский край	1969	<i>Erysiphe adunca</i> , <i>Leptoxyphium fumago</i>
	Иркутская обл., р. Быстрая	1989	–
	Бурятия, пос. Бандарин	1989	–

* Микромицеты не обнаружены.

на нескольких видах ив (*S. acutifolia*, *S. caprea*, *S. cinerea*, *S. caesia*, *S. lantana*, *S. pentandra* и *S. viminalis*), но не заражает вид *S. fragilis*, растущий вблизи. В Европе *S. fragilis* является основным хозяином для этого мучнисто-росяного гриба (Fakirova, 1991; Nagy, 2006). Микромицет *Phyllosticta salicicola* в Европе поражает виды *Salix cinerea*, *S. fragilis*, *S. purpurea*, *S. triandra*, в то время как в Сибири эти виды оказались устойчивыми к данному патогену. На модельных территориях гриб обнаруживался на видах *Salix alba* и *S. lanata*.

Нами выявлена внутривидовая устойчивость к патогенным грибам растений-интродуцентов рода *Salix* L. коллекции ЦСБС СО РАН. Так, напри-

мер, из трех образцов *S. kochiana* разного географического происхождения, один обладал устойчивостью к фитопатогенам, а два других поражались мучнистой росой (см. таблицу). Тувинская популяция данного вида в период исследования оказалась устойчива к микромицетам, однако ежегодно в сильной степени повреждалась насекомыми.

На иркутской и бурятской популяциях *S. rorida* патогенных грибов не обнаружено, в то время как растения из Западного Саяна и Алтайского края ежегодно поражались *Erysiphe adunca*. Как оказалось, возраст растений отдельной популяции, в том числе и внутри вида, не влиял на появление возбудителя мучнистой росы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основе многолетнего мониторинга биоразнообразия патогенных микромицетов листьев интродуцированных видов рода *Salix* L. на модельных территориях Западной и Восточной Сибири выявлен состав фитопатогенов, который включает девять видов, два из которых впервые отмечены в Сибири.

Описаны морфология, биологические особенности грибов и патогенез, указано их распространение на модельной территории и в мире, выявлены питающие растения. Для отдельных видов растений-интродуцентов рода *Salix* L. коллекции

ЦСБС СО РАН установлена внутривидовая устойчивость к возбудителям заболеваний.

Результаты исследований могут быть использованы для получения устойчивых интродукционных популяций.

В статье использовались материалы “Биоресурсной коллекции ЦСБС СО РАН”, УНУ “Коллекции живых растений в открытом и закрытом грунте”, USU_440534 (экспозиция дендрарий) и материал УНУ “Гербарий высших сосудистых растений, лишайников и грибов (NS, NSK)” (микологическая коллекция), USU_440537.

ЛИТЕРАТУРА

- Азбукина З.М.** Определитель ржавчинных грибов советского Дальнего Востока. М., 1984. 189 с.
- Азбукина З.М.** Ржавчинные грибы (Низшие растения, грибы и мохообразные Дальнего Востока России. Грибы; Т. 5). Владивосток, 2005. 616 с.
- Андреанова Т.В.** Материалы к изучению митоспорных грибов севера Алтая // Новости сист. низш. раст. 2006. Т. 40. С. 92–97.
- Бенуа К.А., Карпова-Бенуа Е.И.** Материалы к флоре грибов Сибири и Якутии // Новости сист. низш. раст. 1988. Т. 25. С. 62–65.
- Бункина И.А., Коваль Э.З., Нелен Е.С.** Микофлора и грибные болезни зеленых насаждений городов и поселков Дальнего Востока. Владивосток, 1971. 78 с.
- Васильева Л.И.** Материалы к флоре грибов Южного берега Крыма // Тр. ГНБС. 1960. Т. XXXIII. С. 13–240.
- Гирилович И.С.** Микобиота Лошицкого усадебно-паркового комплекса г. Минска // Вести нац. акад. наук Беларуси. Сер. биол. наук. 2002. № 2. С. 25–29.

- Горленко С.В.** Формирование микофлоры интродуцированных растений: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Минск, 1974. 53 с.
- Дудка И.А., Вассер С.П.** Методы экспериментальной микологии: Справочник. Киев, 1982. 550 с.
- Кириченко Н.И., Баранчиков Ю.Н., Томошевич М.А., Кенис М.** Роль ботанических садов в выявлении вредителей и возбудителей заболеваний интродуцированных древесных растений // Проблема и стратегия сохранения биоразнообразия растительного мира Северной Азии: Материалы Всерос. конф. Новосибирск, 2009. С. 113–115.
- Колемасова Н.Н., Ковалевская Н.В.** Грибные болезни листьев деревьев и кустарников в садах и парках Санкт-Петербурга // Лесн. вестн. 2000. С. 119–124.
- Коропачинский И.Ю.** Арборифлора Сибири. Новосибирск, 2016. 578 с.
- Миловидова Л.С., Мелехина Е.Е.** Видовой состав грибов на некоторых деревьях и кустарниках, произрастающих в Томске // Бюл. Сиб. бот. сада. 1971. Вып. 8. С. 91–95.
- Миско Л.А.** Патогенная микофлора интродуцированных древесных растений Главного ботанического сада АН СССР // Бюл. ГБС. 1978. № 108. С. 76–82.
- Мурашинский К.Е., Зилинг М.К.** Материалы к микофлоре Алтая и Саян. Омск, 1929. 31 с.
- Одегова М.А.** Мучнисторосяные грибы на дикорастущих растениях в окрестностях Якутска // Интродукция полезных растений в Якутии. Якутск, 1980. С. 92–96.
- Приходько С.Л.** Микофлора и грибные болезни основных лесообразующих пород Кыргызстана // Грибы в природных и антропогенных системах: Тр. Междунар. конф. СПб., 2005. С. 113–116.
- Русанов В.А.** Ржавчинные грибы Ростовской области // Грибы в природных и антропогенных системах: Тр. Междунар. конф. СПб., 2005. С. 156–167.
- Тихомирова И.Н., Тобиас А.В.** Микромицеты растений садов и парков Санкт-Петербурга // Микология и фитопатология. 2001. Т. 35, вып. 5. С. 62–70.
- Томошевич М.А., Воробьева И.Г.** Мучнистая роса сибирских видов рода *Salix* L. // Сиб. экол. журн. 2005. № 4. С. 771–775.
- Флора грибов Украины.** Мучнисторосяные грибы / Под ред. В.П. Гелюта. Киев, 1989. 256 с.
- Ячевский А.А.** Определитель грибов. СПб., 1913. Т. 1. 935 с.
- Brasier C.M., Buck K.W.** Rapid evolutionary changes in a globally invading fungal pathogen (Dutch elm disease) // Biol. Invasions. 2013. P. 223–233.
- Ciszewska-Marciniak J., Jędrzycka M., Jeżowski S., Przyborowski J., Wojciechowicz K., Zenktelek E.** Morphology of uredinia and urediniospores of the fungus *Melampsora larici-epitea* Kleb. A damaging pathogen of common osier (*Salix viminalis* L.) in Poland // Acta Agrobot. 2010. V. 63 (2). P. 117–125.
- Cooke D.E.L.** Tracking the sudden oak death pathogen // Molec. Ecol. 2007. V. 16. P. 3735–3736.
- Fakirova V.I.** Fungi Bulgaricae. VI. Order Erysiphales. Sofia, 1991. 241 p.
- Hiratsuka N., Kaneko S.** A taxonomic revision of *Melampsora* on willows in Japan // Reports of the Tottori Mycological Institute, 1982. V. 20. P. 1–32.
- Nagy G.S.** A Check-list of powdery mildew fungi of Hungary // Acta Phytopathol. Entomol. Hung. 2006. V. 41. P. 79–91.
- Matsumoto T.** On the relationship between *Melampsora* on *Salix pierotii* Miq. and *Caecoma* on *Chelidonium majus* L. and *Corydalis incisa* Pers. // Botan. Mag. 1926. V. 40. P. 43–47.
- Rönnerberg-Wästljung A.C., Samils B., Tsarouhas V., Gullberg U.** Resistance to *Melampsora larici-epitea* leaf rust in *Salix*: analyses of quantitative trait loci // J. Appl. Genet. 2008. V. 49, No. 4. P. 321–331.
- Zhao P., Cheng-Ming Tian, Yi-Jian Yao, Zhen-Shi Hou, Qi Wang, Yuichi Yamaoka and Makoto Kakishima.** New records of *Melampsora* species on willows in China // Mycotaxon. 2013. V. 123. P. 81–89.