

**МИКОБИОТА ЛИСТЬЕВ РАСТЕНИЙ РОДА VIOLA (VIOLACEAE)
В КОЛЛЕКЦИИ ЦЕНТРАЛЬНОГО СИБИРСКОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА СО РАН**

И.Г. Воробьева, М.А. Томошевич, Т.В. Елисафенко

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

Представлены результаты изучения биоразнообразия патогенной микобиоты листьев фиалок (род *Viola* L.) коллекции Центрального сибирского ботанического сада СО РАН. Впервые для Западной Сибири определен состав фитопатогенов листьев растений рода *Viola*, включающий 8 видов. Описаны патоконплексы. Установлено, что ядрами патогенных комплексов выступают микромицеты *Ascochyta violae*, *Cercospora violae*, *Phyllosticta violae* и *Septoria violae*. Определена мера сходства видового состава микромицетов листьев растений. Более половины вариантов сравнения показали достоверно высокое сходство микобиоты ($K_{SC} = 1.0-0.6$). Отмечено, что в изученных условиях к концу вегетационного периода пикнидиальные грибы формировали органы спороношения разной степени зрелости.

Ключевые слова: род *Viola*, фитопатогены, биоразнообразие микромицетов, патоконплексы.

**MYCOBIOTA OF PLANT LEAVES OF THE GENUS VIOLA (VIOLACEAE)
FROM THE COLLECTION OF THE CENTRAL SIBERIAN BOTANICAL GARDEN SB RAS**

I.G. Vorob'eva, M.A. Tomoshevich, T.V. Elisafenko

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

The results of study of pathogenic mycobiota biodiversity of *Viola* L. leaves of the collection of the Central Siberian Botanical Garden, SB RAS are presented in the article. The composition of *Viola* L. leaf pathogenes involving 8 species has been determined for Western Siberia for the first time. Pathocomplexes are described. The micromycetes *Ascochyta violae*, *Cercospora violae*, *Phyllosticta violae* and *Septoria violae* form the basis of pathogenic complexes. Similarity measure of micromycetes composition of the plant leaves is assessed. More than half of comparison variants showed a reliably high similarity of the mycobiota ($K_{SC} = 1.0-0.6$). It has been established that, under studied conditions, pycnidial fungi formed sporulation organs of different degrees of ripeness towards the end of vegetation period.

Key words: genus *Viola*, phytopathogens, biodiversity of micromycetes, pathocomplexes.

ВВЕДЕНИЕ

Род *Viola* является космополитом и включает в себя более 550 видов (Ballard, 1999). В Сибири, как и в России, он представлен травянистыми растениями. Ареал рода широк, в него входят как локальные эндемики, так и виды с евроазиатским и голарктическим ареалами. Во флоре Сибири в роде *Viola* насчитывают от 39 до 47 видов в зависимости от понимания объема отдельных видов авторами. Мы принимаем, что флора Сибири включает 46 видов, 5 подвидов, 10 гибридов (Никитин, Силантьева, 2006; Зуев, 2012; Елисафенко, Овчинникова, 2015) и придерживаемся общепринятой системы (Клоков, 1949; Юзепчук, 1949; Зуев, 1996).

В естественных условиях видам рода *Viola* присущи свойства эксплерентов и ценотических пациентов, но они никогда не являются доминан-

тами. Такие виды могут исчезнуть из фитоценоза при значительном нарушении условий местообитания. При введении в культуру вид проходит первый этап интродукции, по результату которого можно судить об его адаптивных возможностях, о его толерантности к экологическим факторам. Вид в новых условиях может изменить ряд признаков, свойственных ему в естественных условиях. Предсказать результат интродукции вида сложно, так как изменяется весь спектр экологических факторов. Многие виды, которые не устойчивы в конкурентном отношении в естественных условиях, в интродукции при снижении конкурентности и наличии агротехнических мероприятий изменяют сезонный ритм развития, жизненную форму, габитус, а также устойчивость к биотическим факторам среды, в том числе фитопатогенам.

В мировой сводке патогенных грибов на растениях рода *Viola* зарегистрировано более 110 микромицетов, которые распространены преимущественно в США и странах Европы. Для территории России указаны лишь 8 видов фитопатогенов (*Botrytis cinerea*, *Colletotrichum gloeosporioides*, *Myrothecium roridum* var. *violae*, *Passalora murina*, *Phyllosticta violae*, *Puccinia alpina*, *P. violae*, *Ramularia lactea*) (URL: <http://nt.ars-grin.gov/fungaldatabases/fungushost/fungushost.cfm>).

В отечественной литературе основная часть публикаций, касающаяся фитопатогенов растений рода *Viola*, содержит информацию в отношении *V. wittrockiana*. В настоящее время на них найдены и описаны *Pythium debaryanum*, *Rhizoctonia aderkholdii*, *Fusarium* sp., *Phytophthora aseptogea*, виды родов *Sclerotinia*, *Thielaviopsis*, *Ramularia primulae*, *Alternaria senecionis*, *A. florigena*, *Ascochyta violae*, *Phyllosticta tricoloris*, *Colletotrichum violaetricoloris*, *Peronospora violae*, *Botrytis cinerea* (Белошапкина,

2013); *Erysiphe cichoracearum* f. *violarum*, *Oidium violae*, *Septoria violae*, *Phyllosticta tricoloris*, *Ascochyta violae*, *Cercospora* sp., *Urocystis violae*, *Ur. kmeliana* (Вредители и болезни..., 1985). В природном растительном покрове Балаклавских высот (Республика Крым) на *Viola* sp. обнаружена *Ramularia agrestis* Sacc. (Просьянникова и др., 2016). В Киргизии в бассейне р. Чон-Курчак на листьях видов *Viola acutifolia* и *Viola rupestris* найдены и описаны *Puccinia alpina*, *P. violae*, *Cercospora violae*, *Septoria violae-palustris* (Мосолова, 2015).

По имеющимся источникам литературы, в Западной Сибири сведения, касающиеся биоразнообразия патогенных микромицетов листьев растений рода *Viola*, практически отсутствуют.

Цель работы – установить видовое разнообразие микромицетов, паразитирующих на листьях растений видов рода *Viola* коллекции Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (ЦСБС СО РАН, г. Новосибирск).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили на базе коллекции "Violaceae" ЦСБС СО РАН, которая была создана в 1979 г. (Семенова, 2001) для изучения особенностей биологии редких и исчезающих сибирских видов рода *Viola* методом родового комплекса (Русанов, 1971). Большинство видов в коллекции выращивают более 15 лет со сменой поколений. В настоящее время в ней представлено 157 популяций из 60 видов и 6 гибридов. Из которых 37 сибирских видов, что составляет более 80 % из флористических списков по роду *Viola*. *V. incisa* Turcz. включен в Красную книгу Российской Федерации (2008), *V. alexandrowiana* (W. Becker) Juz., *V. canina* L., *V. dactyloides* Schultes, *V. dissecta* Ledeb., *V. incisa* Turcz., *V. ircutiana* Turcz., *V. patrenii* Ging., *V. rupestris* F.W. Schmidt (= *V. arenaria* DC), *V. selkirkii* Pursh ex Goldie, *V. uniflora* L. входят в списки сибирских региональных Красных книг. Большинство интродукционных популяций выращены из семян и живых растений из природных популяций Иркутской, Новосибирской, Сахалинской областей, Алтайского, Забайкальского, Красноярского краев, республик Алтай, Бурятия, Саха и Тыва, а также других стран – Армении, Германии. Интродукционные популяции *V. elatior* Fries, *V. tricolor* L., *V. cornuta* L., *V. cucullata* Aiton, *V. jooi* Janka и *V. wittrockiana* Gams созданы размножением из семян, полученных из интродукционных центров России, Германии, Италии. *Viola alexandrowiana*,

V. arenaria, *V. dissecta*, *V. elatior*, *V. hirta* L., *V. collina* Bess., *V. incisa*, *V. selkirkii* представлены несколькими популяциями.

Обследование коллекции проводили в 2010 г., которое включало сбор гербарного материала, описание симптомов поражения. В исследование включено 40 видов и 1 гибрид, представленных в коллекции на то время. Поражение листьев выявлено на 25 видах растений.

Микологическое исследование собранного растительного материала проводили с использованием микроскопов фирмы ZEISS Axiolab и Discovery.V12 в Центре коллективного пользования ЦСБС СО РАН. Идентификацию грибов выполняли по известным определителям и справочной литературе (Мельник, 1977; Пидопличко, 1978).

Общность видов микобиоты рассчитывали с использованием коэффициента Серенсена.

Виды грибов, их синонимы, фамилии авторов и систематическое положение приведены в соответствии с электронной базой данных Mycobank (URL: <http://www.mycobank.org> (дата обращения: 30.01.2018)), а общее распространение микромицетов – согласно базе данных SMMML Fungus-Host Distributions Database (URL: <http://nt.ars-grin.gov/fungaldatabases/fungushost/fungushost.cfm> (дата обращения: 30.01.2018)) и сведений в источниках литературы.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Изучение видового состава патогенных микромицетов листьев растений видов рода *Viola* L. коллекции ЦСБС СО РАН позволило выявить

8 видов фитопатогенов, вызывающих пятнистости листьев (табл. 1). Доля пораженных растений в коллекции составила более 60 %.

Видовой состав патогенной микобиоты листьев рода *Viola* коллекции ЦСБС СО РАН

№ п/п	Род, вид гриба	Растение-хозяин
1	<i>Alternaria</i> sp.	<i>V. alexandrowiana</i> , <i>V. arenaria</i> , <i>V. arvensis</i> , <i>V. canadensis</i> , <i>V. dissecta</i> , <i>V. elatior</i> , <i>V. hirta</i> , <i>V. × incissecta</i> , <i>V. irtutiana</i> , <i>V. irinae</i> , <i>V. jooi</i> , <i>V. mandshurica</i> , <i>V. mauritii</i> , <i>V. mirabilis</i> , <i>V. nemoralis</i> , <i>V. odorata</i> , <i>V. sachalinensis</i> , <i>V. selkirkii</i> , <i>V. uniflora</i>
2	<i>Ascochyta violae</i> Sacc.	<i>V. arenaria</i> , <i>V. canadensis</i> , <i>V. cucullata</i> , <i>V. dissecta</i> , <i>V. hirta</i> , <i>V. × incissecta</i> , <i>V. irtutiana</i> , <i>V. jooi</i> , <i>V. mandshurica</i> , <i>V. nemoralis</i> , <i>V. odorata</i> , <i>V. selkirkii</i> , <i>V. stagnina</i>
3	<i>Botrytis cinerea</i> Pers.	<i>V. alexandrowiana</i> , <i>V. canadensis</i>
4	<i>Cercospora violae</i> Sacc.	<i>V. alexandrowiana</i> , <i>V. altaica</i> , <i>V. arenaria</i> , <i>V. arvensis</i> , <i>V. hirta</i> , <i>V. × incissecta</i> , <i>V. irinae</i> , <i>V. nemoralis</i> , <i>V. selkirkii</i> , <i>V. stagnina</i> , <i>V. uniflora</i> , <i>V. variegata</i>
5	<i>Cladosporium</i> sp.	<i>V. alexandrowiana</i> , <i>V. canadensis</i> , <i>V. cucullata</i> , <i>V. elatior</i> , <i>V. irinae</i> , <i>V. jooi</i> , <i>V. mauritii</i> , <i>V. mirabilis</i> , <i>V. nemoralis</i> , <i>V. sachalinensis</i>
6	<i>Leptoxylum fumago</i> (Woron.) R.S. Srivast	<i>V. canadensis</i> , <i>V. hirta</i>
7	<i>Phyllosticta violae</i> Desm.	<i>V. alexandrowiana</i> , <i>V. arenaria</i> , <i>V. canadensis</i> , <i>V. cucullata</i> , <i>V. dissecta</i> , <i>V. elatior</i> , <i>V. hirta</i> , <i>V. × incissecta</i> , <i>V. jooi</i> , <i>V. mandshurica</i> , <i>V. mirabilis</i> , <i>V. odorata</i> , <i>V. selkirkii</i> , <i>V. variegata</i>
8	<i>Septoria violae</i> Westd.	<i>V. alexandrowiana</i> , <i>V. arvensis</i> , <i>V. dactyloides</i> , <i>V. dissecta</i> , <i>V. elatior</i> , <i>V. hirta</i> , <i>V. × incissecta</i> , <i>V. irtutiana</i> , <i>V. irinae</i> , <i>V. jooi</i> , <i>V. mandshurica</i> , <i>V. milanae</i> , <i>V. nemoralis</i> , <i>V. odorata</i> , <i>V. stagnina</i> , <i>V. uniflora</i> , <i>V. variegata</i>

По частоте встречаемости на видах растений рода *Viola* преобладали *Alternaria* sp. и *Septoria violae* – 77 и 69 % соответственно (рис. 1). Промежуточное положение (от 54 до 42 %) занимали виды родов *Ascochyta*, *Cercospora*, *Cladosporium* и *Phyllosticta*. На долю *Botrytis cinerea* и *Leptoxylum fumago* приходилось по 7 % коллекционных видов. Полученные данные подтверждают имеющиеся сведения о распространенности указанных родов грибов в качестве патогенов листьев растений.

Установлено, что в большинстве случаев на листьях растений паразитировало несколько видов грибов (рис. 2). Так, 40 % видов растений были поражены четырьмя или пятью видами грибов, три вида фитопатогенов обнаружены на 28 % видах фиалок, два вида микромицетов – на 8 % растений, а развитие одного или шести видов грибов отмечены на 12 % коллекционных видов.

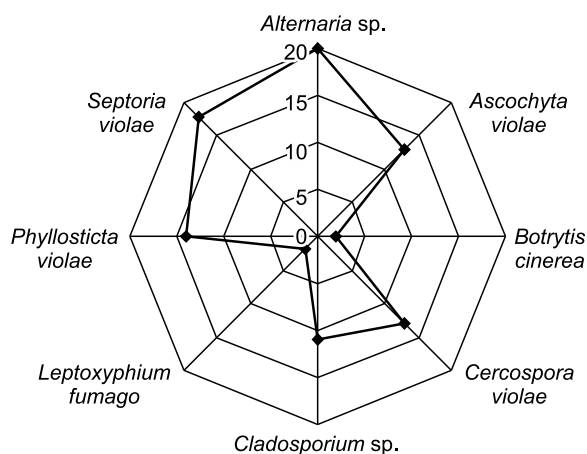


Рис. 1. Число видов растений рода *Viola*, пораженных патогенными микромицетами.

Структура патогенных комплексов микромицетов, паразитирующих на листьях фиалок, представлена в табл. 2. Ядрами патогенных комплексов выступают микромицеты *Ascochyta violae*, *Cercospora violae*, *Phyllosticta violae* и *Septoria violae*. Чаше встречались следующие сочетания возбудителей пятнистостей: *Ascochyta violae* + *Phyllosticta violae* + *Septoria violae*; *Cercospora violae* + *Phyllosticta violae* + *Septoria violae*; *Cercospora violae* + *Septoria violae*. Грибы-полифаги *Alternaria* sp. и *Cladosporium* sp., как правило, дополняют ядро патоконспекта.

Коэффициент сходства видового состава микромицетов на изученных видах варьировал от 0 до 1 (табл. 3). Более половины вариантов сравнения (53 % от общего массива данных) показали достоверно высокое сходство микобиоты ($K_{SC} = 1.0-0.6$), в 11 % вариантов общие виды отсутствовали ($K_{SC} = 0$), а в 36 % случаев мера общности видов была низкой ($K_{SC} = 0.1-0.5$). Идентичность видового состава микромицетов установлена на видах

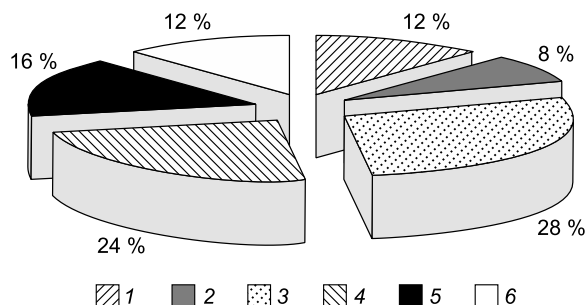


Рис. 2. Соотношение видов растений рода *Viola*, поражаемых микромицетами:

1 – поражены одним патогеном, 2 – двумя, 3 – тремя, 4 – четырьмя, 5 – пятью, 6 – шестью.

Патокомплексы листьев растений фиалок рода *Viola*

№ п/п	Растение-хозяин	Патокомплекс
1	<i>V. alexandrowiana</i>	<i>Cercospora violae</i> , <i>Phyllosticta violae</i> , <i>Septoria violae</i> , <i>Alternaria</i> sp., <i>Botrytis cinerea</i> , <i>Cladosporium</i> sp.
2	<i>V. altaica</i>	<i>Cercospora violae</i>
3	<i>V. arenaria</i>	<i>Ascochyta violae</i> , <i>Cercospora violae</i> , <i>Phyllosticta violae</i> , <i>Alternaria</i> sp.
4	<i>V. arvensis</i>	<i>Cercospora violae</i> , <i>Septoria violae</i> , <i>Alternaria</i> sp.
5	<i>V. canadensis</i>	<i>Ascochyta violae</i> , <i>Phyllosticta violae</i> , <i>Alternaria</i> sp., <i>Botrytis cinerea</i> , <i>Cladosporium</i> sp., <i>Leptoxyphium fumago</i>
6	<i>V. cucullata</i>	<i>Ascochyta violae</i> , <i>Phyllosticta violae</i> , <i>Cladosporium</i> sp.
7	<i>V. dactyloides</i>	<i>Septoria violae</i>
8	<i>V. dissecta</i>	<i>Ascochyta violae</i> , <i>Phyllosticta violae</i> , <i>Septoria violae</i> , <i>Alternaria</i> sp.
9	<i>V. elatior</i>	<i>Phyllosticta violae</i> , <i>Septoria violae</i> , <i>Alternaria</i> sp., <i>Cladosporium</i> sp.
10	<i>V. hirta</i>	<i>Ascochyta violae</i> , <i>Cercospora violae</i> , <i>Phyllosticta violae</i> , <i>Septoria violae</i> , <i>Alternaria</i> sp., <i>Cladosporium</i> sp.
11	<i>V. × incissecta</i>	<i>Ascochyta violae</i> , <i>Cercospora violae</i> , <i>Phyllosticta violae</i> , <i>Septoria violae</i> , <i>Alternaria</i> sp.
12	<i>V. irtutiana</i>	<i>Ascochyta violae</i> , <i>Septoria violae</i> , <i>Alternaria</i> sp.
13	<i>V. irinae</i>	<i>Cercospora violae</i> , <i>Septoria violae</i> , <i>Alternaria</i> sp., <i>Cladosporium</i> sp.
14	<i>V. jooi</i>	<i>Ascochyta violae</i> , <i>Phyllosticta violae</i> , <i>Septoria violae</i> , <i>Alternaria</i> sp., <i>Cladosporium</i> sp.
15	<i>V. mandshurica</i>	<i>Ascochyta violae</i> , <i>Phyllosticta violae</i> , <i>Septoria violae</i> , <i>Alternaria</i> sp.
16	<i>V. mauritii</i>	<i>Alternaria</i> sp., <i>Cladosporium</i> sp.
17	<i>V. milanae</i>	<i>Septoria violae</i>
18	<i>V. mirabilis</i>	<i>Phyllosticta violae</i> , <i>Alternaria</i> sp., <i>Cladosporium</i> sp.
19	<i>V. nemoralis</i>	<i>Ascochyta violae</i> , <i>Cercospora violae</i> , <i>Septoria violae</i> , <i>Alternaria</i> sp., <i>Cladosporium</i> sp.
20	<i>V. odorata</i>	<i>Ascochyta violae</i> , <i>Phyllosticta violae</i> , <i>Septoria violae</i> , <i>Alternaria</i> sp.
21	<i>V. sacchalinesis</i>	<i>Alternaria</i> sp., <i>Cladosporium</i> sp.
22	<i>V. selkirkii</i>	<i>Ascochyta violae</i> , <i>Cercospora violae</i> , <i>Phyllosticta violae</i> , <i>Alternaria</i> sp., <i>Cladosporium</i> sp.
23	<i>V. stagnina</i>	<i>Ascochyta violae</i> , <i>Cercospora violae</i> , <i>Septoria violae</i>
24	<i>V. uniflora</i>	<i>Cercospora violae</i> , <i>Septoria violae</i> , <i>Alternaria</i> sp.
25	<i>V. variegata</i>	<i>Cercospora violae</i> , <i>Phyllosticta violae</i> , <i>Septoria violae</i>

V. odorata, *V. dissecta* и *V. mandshurica*; *V. mauritii* и *V. sacchalinesis*; *V. dactyloides* и *V. milanae*; *V. uniflora* и *V. arvensis*. В целом ограниченное число патогенов на растениях *V. altaica* и *V. dactyloides* обусловило низкое сходство микобиоты с другими коллекционными видами.

Существенных различий в видовом составе патогенной микобиоты между эндемичными (*V. alexandrowiana*, *V. irinae*, *V. jooi*, *V. milanae*), реликтовыми (*V. dactyloides*, *V. odorata*, *V. mirabilis*) и другими изученными видами рода *Viola* не установлено.

Гриб *Ascochyta violae* Сасс. формировал на листьях пятна разнообразной окраски (желтые, коричневые), бледнеющие при высыхании и легко выпадающие (рис. 3, а). Пикниды скученные, бурые, шаровидно-линзовидные, 100–200 мкм в диаметре, с порусом, окруженным мелкими темными клетками. Конидии продолговато-веретеновидные или почти цилиндрические, с 2 каплями масла, 8–12 × 1.8–3 мкм (см. рис. 3, б).

В отдельных случаях на листьях растений наблюдали совместное развитие *Ascochyta violae* с возбудителями церкоспороза и филлостиктоза.

Микромицет *Cercospora violae* Сасс. формировал на листьях разные по размеру и форме (ча-

ще округлые) пятна без резко очерченного контура, охряные или бледно-желтые до грязновато-белых (рис. 4, а, б). Пучки конидиеносцев формировались на обеих сторонах листа, мелкие точечные черные, нередко скученные к середине пятна и покрывающие его в виде грязного налета. Конидиеносцы грязно-бурые или дымчатые, неразветвленные, нередко с перегородками, прямые или искривленные, гладкие или с зубчиками, иногда отходящие от паренхиматических, расположенных под кожицей, клубочков мицелия, чаще короткие, 25–50 × 3.5–4 мкм, но иногда превышающие 150 мкм в длину и 6 мкм в толщину (см. рис. 4, в). Конидии бесцветные или только чуть-чуть окрашенные, прямые или немного согнутые, палочковидные или игловидные, с многочисленными перегородками, 50–200 × 3.5–5 мкм (см. рис. 4, г).

Нижние пораженные листья могут полностью желтеть и опадать. Симптомы поражения можно легко спутать с другими пятнистостями листьев. В условиях ЦСБС СО РАН к концу вегетации на листьях *V. variegata* закладываются пучки конидиеносцев, споры не сформированы.

Phyllosticta violae Desm. вызывает на листьях образование округлых, реже продолговатых круп-

Матрица количественного распределения и сходства видового состава патогенных микромицетов растений рода *Viola* коллекции ЦСБС СО РАН

Вид растения*	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
1	6	0.8	0.7	0.8	0.5	0.5	0.8	0.9	0.7	0.8	0.3	0.8	0.9	0.7	0.8	0.9	0.8	0.3	0.9	0.7	0.7	0.7	0.7	0.7	0.3
2		4	0.6	0.8	0.3	0.3	0.8	0.9	0.6	0.6	0.4	1.0	0.9	0.9	0.5	0.9	1.0	0.4	0.7	0.8	0.9	0.6	0.6	0.6	0
3			3	0.6	0.4	0.4	0.9	0.5	0	0.7	0	0.6	0.5	0.3	0.6	0.8	0.6	0	0.8	0.3	0.7	0.3	0.7	0.3	0
4				4	0.3	0.3	0.5	0.7	0.6	0.6	0	0.8	0.9	0.6	0.5	0.7	0.8	0	0.9	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6	0.4
5					2	1.0	0.7	0.6	0.4	0.5	0	0.7	0.6	0.4	0.7	0.6	0.3	0	0.6	0	0.4	0.4	0.5	0.4	0
6						2	0.7	0.6	0.4	0.5	0	0.7	0.6	0.4	0.7	0.6	0.3	0	0.6	0	0.4	0.4	0.5	0.4	0
7							4	0.7	0.3	0.6	0.4	0.8	0.7	0.6	0.8	0.9	0.8	0.4	0.7	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6	0
8								5	0.8	0.7	0.3	0.7	0.8	0.8	0.9	0.8	0.7	0.3	0.8	0.5	0.5	0.8	0.5	0.8	0.3
9									3	0.4	0.5	0.6	0.8	0.7	0.6	0.5	0.6	0.5	0.5	0.7	0.3	0.7	0.2	0.7	0.5
10										6	0.3	0.6	0.7	0.4	0.8	0.7	0.6	0.3	0.7	0.7	0.4	0.7	0.7	0.7	0.3
11											1	0.4	0.3	0.5	0.4	0.3	0.4	1.0	0	0.5	0	0.5	0	0.5	0
12												4	0.9	0.9	0.5	0.9	1.0	0.4	0.7	0.3	0.6	0.6	0.6	0.6	0
13													5	0.8	0.7	0.8	0.9	0.3	0.8	0.8	0.5	0.8	0.5	0.8	0.3
14														3	0.6	0.8	0.9	0.5	0.5	0.3	0.3	0.7	0.4	0.7	0
15															4	0.7	0.5	0.4	0.7	0.6	0.3	0.9	0.4	0.9	0.4
16																5	0.9	0.3	0.8	0.5	0.8	0.5	0.7	0.5	0
17																	4	0.4	0.7	0.6	0.6	0.5	0.6	0.6	0
18																		1	0	0.3	0.5	0.5	0	0.5	0
19																			5	0.5	0.8	0.5	0.7	0.5	0.3
20																				3	0.3	0.7	0.2	0.7	0.5
21																					3	0	0.7	0	0
22																						3	0.2	1.0	0.5
23																							6	0	0
24																								3	0.5
25																									1

* В графе "Вид растения" (1–25) соответствует виду, указанному в табл. 2.

ных расплывчатых желтовато-белых, иногда выпадающих отдельных или сливающихся пятен. Пикниды шаровидные, слегка приплюснутые, 44–132 мкм в диаметре, с округлым устьицем,

окруженным слоем более темных клеток, разбросанные или расположенные concentрическими кругами, полупогруженные, на пятнах в верхней стороны листа. Стенки тонкие, из параплектенхи-

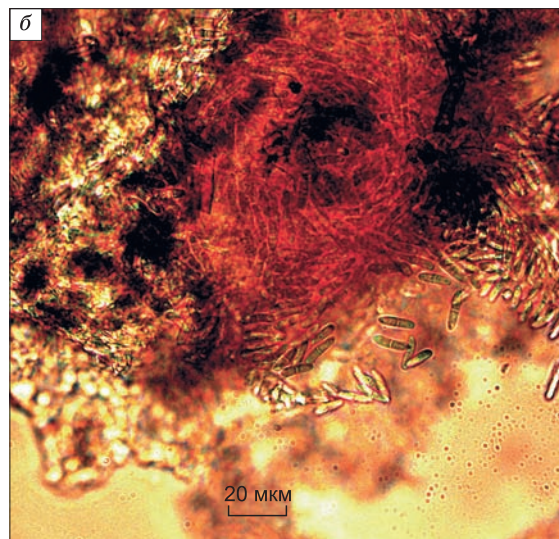


Рис. 3. *Ascochyta violae*: а – на листьях *Viola x incissecta*; б – пикнида и споры *A. violae*.

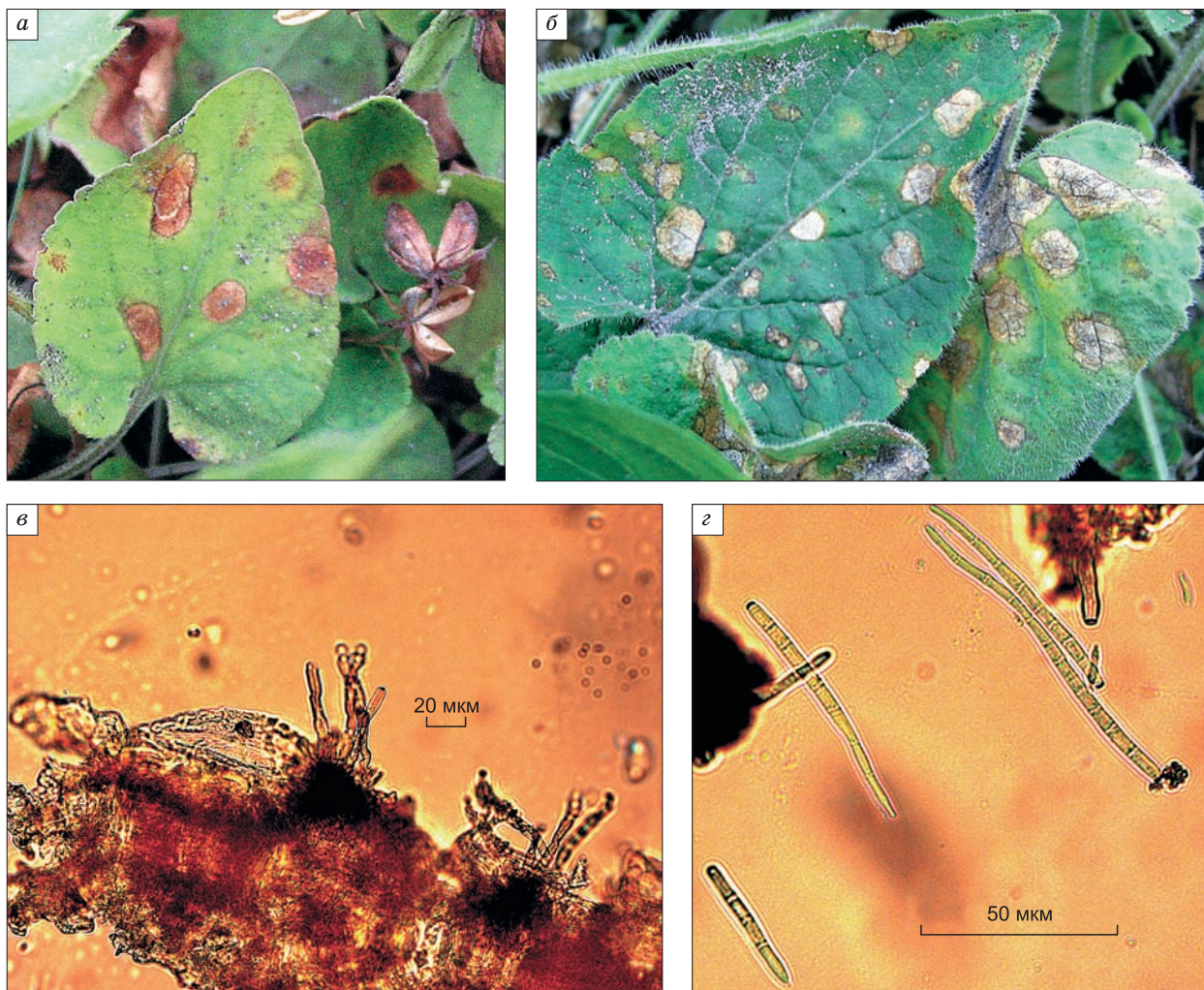


Рис. 4. *Cercospora violae*: на листьях *V. arenaria* (а) и *V. hirta* (б); конидиеносцы (в) и конидии (г) *C. violae*.

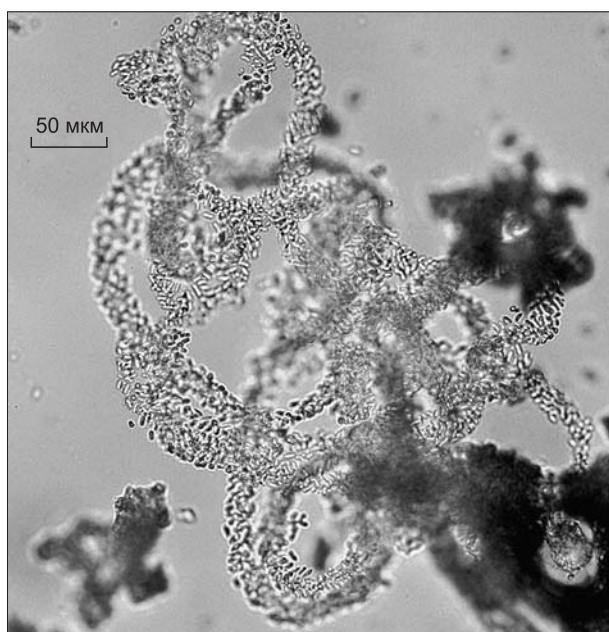


Рис. 5. Стилоспоры *Phyllosticta violae*.

матической ткани, светло-коричневые, коричневые. Стилоспоры одноклеточные, цилиндрические, палочковидные, $2.2-8 \times 1.5-3$ мкм, бесцветные, выходят в виде дымчатой ленты (рис. 5).

В условиях ЦСБС СО РАН к концу вегетации на неморальном реликте *V. mirabilis* пикниды закладывались, но их содержимое было недифференцированным.

Гриб *Septoria violae* Westd. образует бледные зональные пятна 5–10 мм шириной с широкой красновато-коричневой каймой (рис. 6). Многочисленные рассеянные пикниды расположены на верхней стороне, 80–100 мкм в диаметре, выпячивающиеся, пленчатые, коричневые (рис. 7, а). Споры прямые или извилистые, $17-20 \times 1-1.25$ мкм ($40-50 \times 1.5$ мкм), с 3–4 невнятыми перегородками (см. рис. 7, б).

Отмечено, что в условиях ЦСБС СО РАН на отдельных видах растений изученного рода пикниды гриба были незрелыми (*V. arvensis*) или разной степени зрелости (*V. dissecta*, *V. irtutiana*,

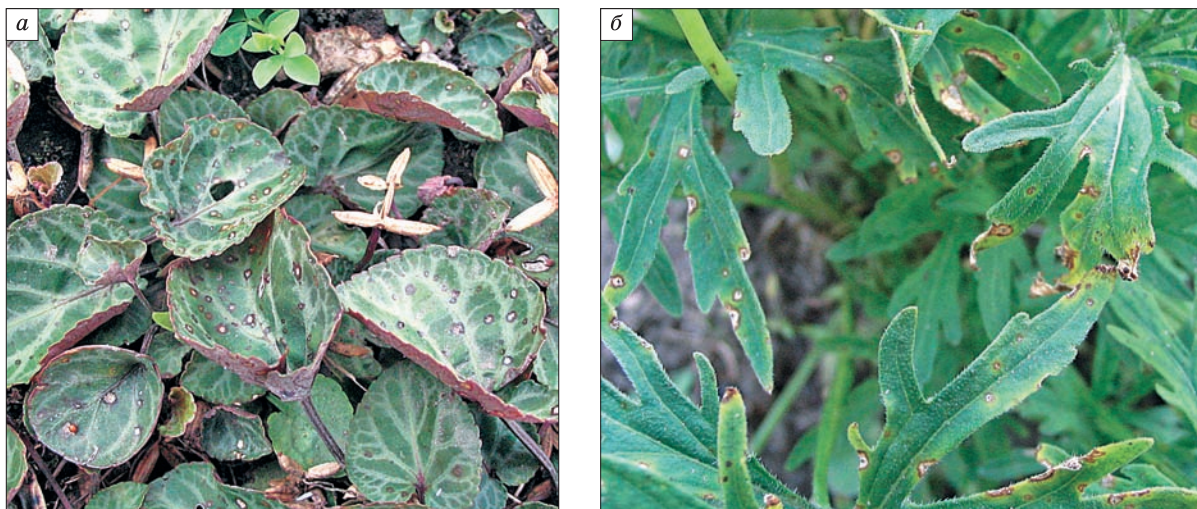


Рис. 6. *Septoria violae* на листьях *Viola variegata* (а) и *V. dissecta* (б).

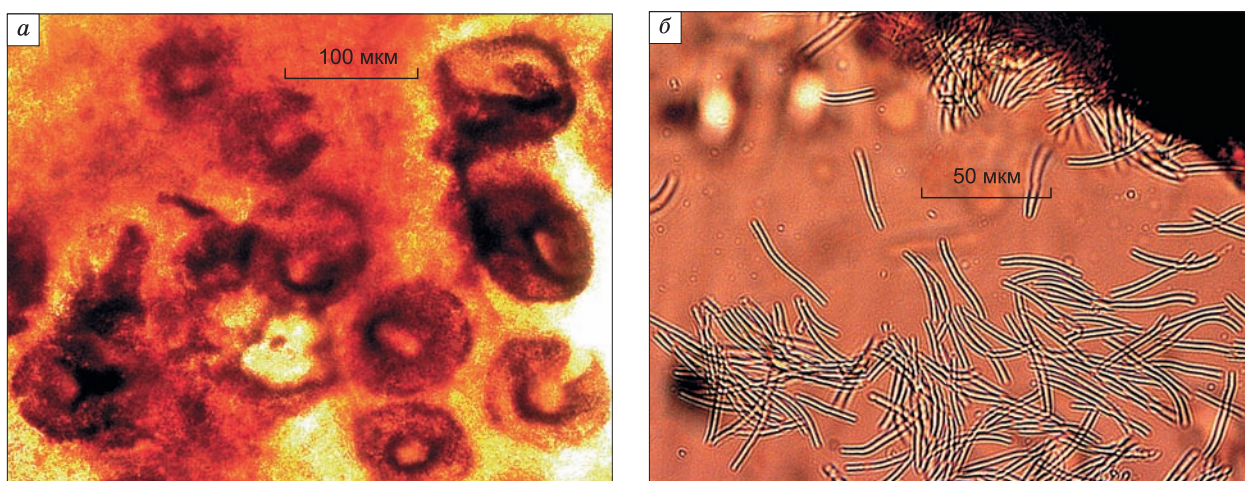


Рис. 7. Пикниды (а) и пикноспоры (б) *Septoria violae*.

V. mandshurica, *V. uniflora*). На растениях вида-эндемика Западной Европы *V. jooi* пикниды были очень крупными и располагались по 1–2 в пятне. На листьях *V. arenaria* и *V. cornuta* формировались типичные для возбудителя септориоза пятна, но без спороношения.

Приведенные данные могут свидетельствовать о разной степени завершенности формирования трофической экологической ниши пикнидными грибами в условиях ЦСБС СО РАН.

На листьях некоторых видов (см. табл. 2) зарегистрировано совместное развитие *Septoria violae* и *Phyllosticta violae*. Это явление описано в отечественной литературе на других растениях (Томошевич, Воробьева, 2010). Данный факт объясняется, с одной стороны, генетической связью указанных родов грибов (оба входят в цикл развития соответствующего вида *Mycosphaerella*, яв-

ляясь конидиальной стадией сумчатого гриба) (Аксель, 1956), с другой – этому могут способствовать метеоусловия. Так, в год сбора материала теплая и сухая погода в июне, теплая и влажная – в июле обеспечила совместное развитие микромицетов.

Мицелий и органы спороношения грибов *Alternaria sp.* и *Cladosporium sp.* закладывались, как правило, на нижних листьях и встречались совместно с другими патогенами, что еще раз подтверждает их сапротрофный тип питания.

Микромицет *Botrytis cinerea* Pers. встречался на листьях единично в виде серого налета. Обильного развития конидиеносцев и конидий гриба не наблюдали.

Гриб *Leptoxylum fumago* (Voron.) R.S. Srivast вызывал образование слабого сажистого налета на листьях. Встречался на растениях единично.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые в условиях Западной Сибири на растениях рода *Viola* L. коллекции ЦСБС СО РАН определен видовой состав патогенных микромицетов листьев, включающий 8 видов. По частоте встречаемости преобладали возбудители пятнистостей, на долю *Botrytis cinerea* и *Leptoxylum fumago* приходилось по 7 % коллекционных видов. На листьях более чем половины видов растений одновременно паразитировали четыре-шесть видов грибов. Развитие одного вида микромицета отмечено лишь на 12 % коллекционных видов. Ядрами патогенных комплексов выступают микромицеты *Ascochyta violae*, *Cercospora violae*, *Phyllosticta violae* и *Septoria violae*. Коэффициент сходства видового состава микромицетов на изученных видах варьировал от 0 до 1. Достоверно высокое сходство микобиоты ($K_{SC} = 1-0.6$) получено в 53 % вариантов сравнения, уникальность видового со-

става ($K_{SC} = 0$) отмечена в 11 % вариантов. Структура патоккомплексов эндемичных и реликтовых видов существенно не отличалась от других коллекционных видов. К концу вегетационного периода пикнидиальные грибы формировали органы спороношения разной степени зрелости.

Полученные сведения дополняют информацию об ареалах распространения фитопатогенов листьев растений рода *Viola*, их биологических особенностях, о видах растений этого рода различного статуса, поражаемых патогенными микромицетами в условиях интродукции.

В статье использовались материалы Биоресурсной научной коллекции ЦСБС СО РАН, УНУ “Гербарий высших сосудистых растений, лишайников и грибов (NS, NSK)”, № USU 440537 и УНУ “Коллекции живых растений в открытом и закрытом грунте”, № USU 440534.

ЛИТЕРАТУРА

- Аксель М.Ю. Род *Phyllosticta* в Эстонской ССР // Тр. БИН. Сер. II. Споры растения. 1956. Вып. 11. С. 75–174.
- Белошапкина О. Виола: основные грибные болезни // Цветоводство. 2013. № 2. С. 8–9.
- Вредители и болезни цветочно-декоративных растений. М., 1985. 592 с.
- Елисафенко Т.В., Овчинникова С.В. Лектотипификация *Viola taynensis* (*Violaceae*) // Раст. мир Азиатской России. 2015. № 4. С. 12–13.
- Зуев В.В. Семейство *Violaceae* // Флора Сибири. Новосибирск, 1996. Т. 10. С. 82–99.
- Зуев В.В. Семейство *Violaceae* Batsch // Конспект флоры Азиатской России: Сосудистые растения. Новосибирск, 2012. С. 147–151.
- Клоков М.В. Семейство *Violaceae* // Флора СССР. М.; Л., 1949. Т. 15. С. 452–479.
- Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М., 2008. 855 с.
- Мельник В.А. Определитель грибов рода *Ascochyta* Lib. / В.А. Мельник. Л., 1977. 246 с.
- Мосолова С.Н. Поражаемость грибами растений бассейна реки Чон-Курчак // Изв. вузов. 2015. № 1. С. 80–87.
- Никитин В.В., Силантьева М.М. Фиалки (*Viola* L., *Violaceae*) Алтайского края // Новости сист. высш. раст. 2006. Т. 38. С. 165–201.
- Пидопличко Н.М. Грибы-паразиты культурных растений: Определитель. Т. 3. Пикнидиальные грибы / Н.М. Пидопличко. Киев, 1978. 232 с.
- Присянникова И.Б., Новикова Т.М., Кравчук Е.А. Фитотрофная паразитическая микобиота горы Аю-Кая (Балаклава, Республика Крым) // Учен. зап. Крым. федерал. ун-та им. В.И. Вернадского. Биология. Химия. 2016. Т. 2 (68), № 4. С. 53–65.
- Русанов Ф.Н. Метод родовых комплексов в интродукции растений и его дальнейшее развитие // Бюл. ГБС. 1971. Вып. 81. С. 15–20.
- Семенова Г.П. Интродукция редких и исчезающих растений Сибири / Г.П. Семенова. Новосибирск, 2001. 132 с.
- Томошевич М.А. Патогенные микромицеты древесных интродуцентов семейства *Rosaceae*. Коллекция арборетума Центрального сибирского ботанического сада / М.А. Томошевич, И.Г. Воробьева. Новосибирск, 2010. 116 с.
- Юзепчук С.В. Семейство *Violaceae* // Флора СССР. М.; Л., 1949. Т. 15. С. 350–452.
- Ballard H.E. Shrinking the *Violets*: Phylogenetic relationships of infrageneric groups in *Viola* (*Violaceae*) based on internal transcribed spacer DNA sequences // Syst. Bot. 1999. V. 23 (4). P. 439–458.