АКАДЕМИЯ НАУК СССР
БОТАНИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ им. В. Л. КОМАРОВА

ACADEMIA SCIENTIARUM URSS
INSTITUTUM BOTANICUM NOMINE V. L. KOMAROVII

НОВОСТИ СИСТЕМАТИКИ НИЗШИХ РАСТЕНИЙ

1970

ТОМ
7

NOVITATES SYSTEMATICAE PLANTARUM NON VASCULARIUM

1970

tomus
VII

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ЛЕНИНГРАД (LENINGRAD) · 1970

Н. С. Новотельнова N. S. Novotelnova

АНОМАЛИИ У ПЕРОНОСПОРОВЫХ ГРИБОВ И ИХ ЗНАЧЕНИЕ В ФОРМООБРАЗОВАТЕЛЬНЫХ ПРОЦЕССАХ

DE ANOMALIIS IN PERONOSPORACEIS OBSERVATIS ET DE DIGNITATE EARUM IN FORMARUM CREATIONE

При изучении в природных и искусственных условиях некоторых представителей порядка *Peronosporales* нами накоплены факты, показывающие широту изменчивости морфологии и лабильность биологических свойств этих грибов в процессе адаптации к среде. Обнаружены и такие особенности структуры и развития их, которые должны рассматриваться не иначе, как отклонения от нормы. Подобные явления, называемые аномалиями, отмечались у грибов неоднократно. Они описаны главным образом у макромицетов, у которых отклонения от нормы хорошо заметны; значительно меньше внимания уделяется аномалиям у микромицетов.

Изучение аномалий представляет несомненно большое значение, особенно в свете новых данных по тератологии. Так, относительно аномалий у высших растений известно, что они возникают не случайно, а вполне закономерно, о чем свидетельствуют многочисленные наблюдения: «. . .в той или иной степени они либо воспроизводят строение органов, нормально свойственное другим представителям родственной группы (род, семейство), либо приобретают черты, присущие предковым формам» (Федоров, 1956 : 681). Тераты в подавляющем большинстве случаев дают основания к пониманию эволюции организмов и механизма формирования признаков. Изучение аномалий наряду с выявлением изменчивости организмов — необходимая предпосылка для правильной оценки таксономического значения признаков. Работа преимущественно с гербарным материалом приводит к случаям ошибочного описания новых видов, которые потом оказываются типичными аномалиями (Федоров, 1958а, 1958б).

Природное разнообразие аномалий чрезвычайно велико. Аномалии растений детально дифференцированы Виллеменом (Vuillemin, 1926). Формообразовательное значение для высших растений, по данным ряда авторов (Федоров, 1956, 1958а, 1958б; Лейсле, 1959; Рагимов, 1960), имеют следующие аномалии: махровость цветка, фасциация (цветка, плода и осевых органов), пролиферация цветка и цветоложа, «ветвистость» соцветий, «вивипария» и др. Такие формы иногда возводятся систематиками в ранг разновидностей и даже видов. Аномалии широко используются в практической жизни, в частности в селекции, которая при выведении сортов цветочных и других культур привлекает махровые формы, например для сортов подсолнечника, земляники, «цветной» капусты — формы с фасциацией стеблей, цветков, соцветий, плодоложа и т. п.

Обширная сводка Пенцига (Penzig, 1922) по тератологии растений содержит сведения и об аномалиях у грибов. В ней приведено 219 аномалий, главным образом у гименомицетов, в частности у агариковых, и несколько случаев аномалий у сумчатых и несовершенных грибов. Автор считает, что, к сожалению, экспериментальная тератология мало занимается такими объектами, как микроскопические грибы, хотя последние благодаря своей пластичности, легкости культивирования и быстрому росту подходят для соответствующих опытов; он предполагает, что в возникновении аномалий играют роль внешние факторы (субстрат, свет, механические причины и т. д.) и внутренние (явления наследственности, атавизм).

А. А. Ячевский (1933), описывая тератологические явления у грибов, систематизирует их по этиологическому признаку и разделяет на обусловленные внешними факторами и внутренними свойствами организмов, мутационного или атавистического порядка. К первым он относит аномалии от отсутствия света, пространственные аномалии (например, изменение морфологии мицелия пероноспоровых грибов в зависимости от формы межклеточных пространств, по которым он проходит); аномалии как результат гаптотропизма и геотропизма; аномалии травматического характера и аномалии, возникающие под влиянием особых условий питания (к таким аномалиям автор относит образование оидий, хламидоспор и вздутий на мицелии); аномалии как особенность паразитического образа жизни. Среди аномалий, обусловленных внутренними свойствами организмов, автором различаются следующие: раздвоение, фасциация, срастание, пролиферация, редукция и метаморфоз. А. А. Ячевский приводит примеры аномалий у грибов, подтверждающие близкое родство ряда родов, связанных различными переходами. Вопросу об аномалиях у грибов уделяет внимание Рожэ (Roger, 1951), в частности аномалиям хромосомного происхождения, имеющим наследуемый характер, и показывает роль мутаций и ядерных процессов в их возникновении.

В нашей статье обобщены разрозненные факты, приведенные в отечественной и зарубежной литературе, которые свидетельствуют об аномалиях строения вегетативных и репродуктивных органов пероноспоровых грибов. Некоторые из них настолько необычны, что ломают наши представления о границах и нормах структуры и развития представителей той или иной систематической группы (семейство, род, вид). Мы считаем, что эти материалы дают основания для оценки и ревизии ряда таксономических признаков и категорий и представляют ценность при изучении ступеней эволюции пероноспоровых грибов.

Литературные данные и наши собственные наблюдения показывают, что аномалиям подвержены все структурные элементы, составляющие тело пероноспорового гриба — мицелий, органы бесполого и полового размножения.

Мицелий пероноспоровых грибов на всех фазах своего развития у представителей различных родов обнаруживает различные отклонения от нормы. С начальных фаз развития промицелия из прорастающей споры под влиянием внешней среды (соприкосновение с субстратом, рост при неблагоприятной температуре, низкой влажности) принимает аномальный характер (Büsgen, 1893) — искривляется, образует вздутия, аппрессории, и т. п. (рис. 1, *1*). При микроскопическом исследовании мицелия грибов, относящихся к родам *Pythium* Pringsh., *Phytophthora* dBy. и *Plasmopara* Schroet., часто встречаются аномалии, указывающие на переходные формы развития их от простых мицелиальных к более совершенным, спороносящим. Структура мицелия резко видоизменяется и часто приобретает характер зарождающихся спорангиеносцев. На рис. 1, *4* видны аномалии мицелия гриба *Phytophthora capsici* Leonian (неопубликованный рисунок любезно предоставлен нам Н. А. Сакварелидзе). Мицелий у представителей сем. *Peronosporaceae* dBy. — облигатных паразитов растений — характеризуется наличием специализированных органов питания — гаусториев. Однако при рассмотрении межклеточного мицелия у грибов рода *Plasmopara* (Новотельнова, 1963а) и ряда других родов (Fraymouth, 1956) было установлено, что в молодых растениях мицелий не снабжен гаусториями. Эти отклонения морфологии мицелия указывают на родство сем. *Peronosporaceae* с сем. *Phytophthoraceae* Pethyb., для которого характерен мицелий, не образующий гаусториев. В то же время среди видов сем. *Phytophthoraceae* находятся представители, мицелий которых образует гаустории, например *Phytophthora paeoniae* Cooper et Porter (рис. 1, *5*).

Один из таксономических признаков сем. *Peronosporaceae* — развитие эндогенного и неспособность к образованию экзогенного мицелия. В относительности данного признака неоднократно убеждались исследователи. Появление экзогенного мицелия у этих грибов наблюдали Изар (Izard, 1960) у *Peronospora tabacina* Adam, Морель (Morel, 1948) и Бубальс (Boubals, 1943) у *Plasmopara viticola* (Berk. et Curt.) Berl. et de T. в особых лабораторных условиях и в опытах с тканевыми культурами (рис. 1, *2*). Подобное же явление обнаружено у *Sclerospora philippinensis* Weston и *S. graminicola* (Sacc.) Schroet. (Suryanarayana, Ram, 1962). Хорошо развитый воздушный мицелий гриба *S. philippinensis* в виде белого налета, состоящий из переплетенных гиф, выходящих из устьиц, замечен на инокулированных листьях всходов кукурузы, помещенных во влажные камеры (рис. 1, *3*). У *S. graminicola*, вызывающего позеленение колоса Pennisetum

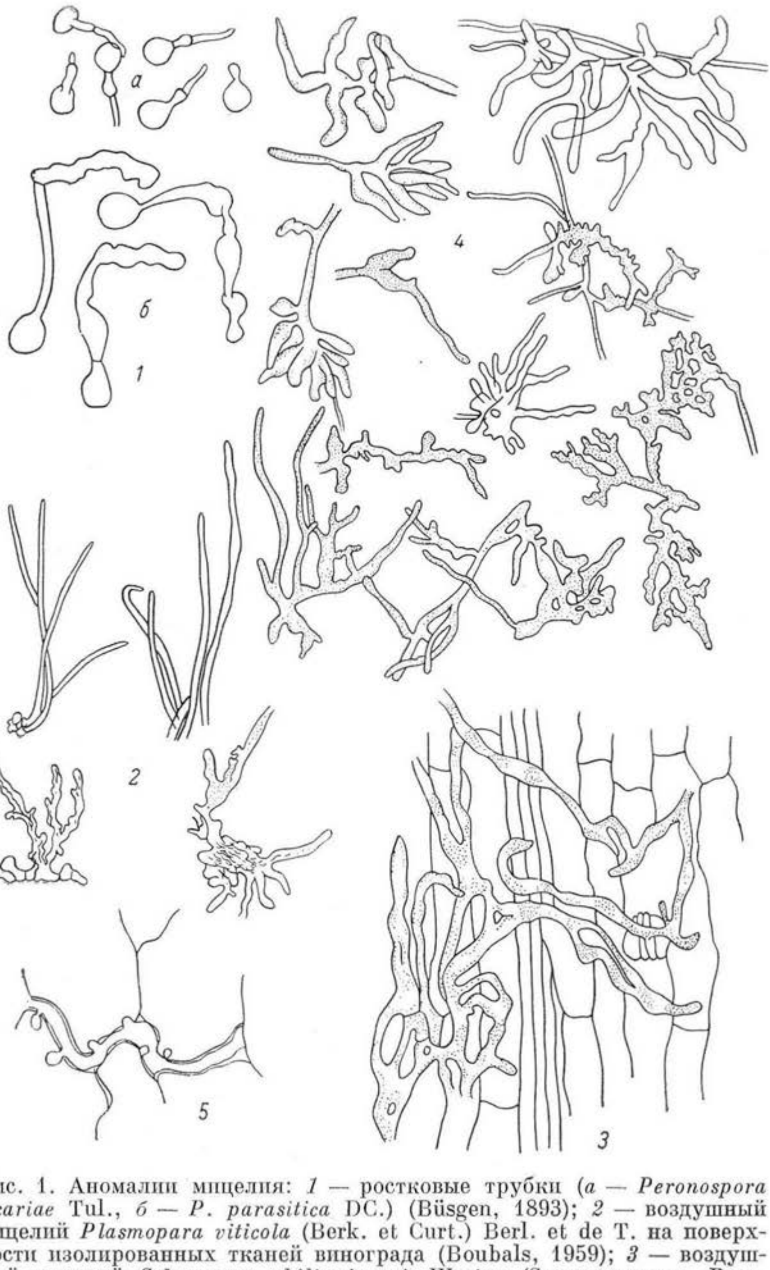

Рис. 1. Аномалии мицелия: *1* — ростковые трубки (*а* — *Peronospora ficariae* Tul., *б* — *P. parasitica* DC.) (Büsgen, 1893); *2* — воздушный мицелий *Plasmopara viticola* (Berk. et Curt.) Berl. et de T. на поверхности изолированных тканей винограда (Boubals, 1959); *3* — воздушный мицелий *Sclerospora philippinensis* Weston (Suryanarayana, Ram, 1962); *4* — мицелий *Phytophthora capsici* Leonian с плодов огурцов (рис. Н. А. Сакварелидзе); *5* — мицелий *Ph. paeoniae* Cooper et Porter (из Waterhouse, 1956).

typhoides Stapf et Hubb., в природных условиях происходило аномальное развитие воздушного мицелия, обусловленное исключительно высокой влажностью воздуха во время продолжительного периода дождей.

К аномалиям органов репродуктивного размножения пероноспоровых грибов относятся отклонения морфологии спорангиеносного аппарата, изменение способности и характера прорастания спор, а также ограничение роли бесполой и половой фаз в цикле развития.

Грибы порядка *Peronosporales* имеют разнообразное строение органов спороношения. Черты переходных этапов, пройденных пероноспоровыми грибами от недифференцированного мицелия к обособленному спороношению, хорошо выявляется у грибов рода *Pythium*. У некоторых видов зооспорангии нитевидные или округлые, неотчленяющиеся, латеральные, интеркалярные или терминальные, не отличающиеся по внешнему виду от обычных гиф мицелия (рис. 2, *1—10*). У других зооспорангии морфологически дифференцированы, причем дифференциация проявляется в виде аномалий — отдельные гифы раздуваются, перетягиваются и становятся спороносцами. Сходство между зооспорангиями и грибными гифами заметно при сравнении рисунков 1, *4* с рис. 2, *8—10*.

Аномалии спорангиеносного аппарата встречаются и у более высоко организованных пероноспоровых грибов, относящихся к видам родов *Sclerospora*, *Plasmopara*, *Peronospora* и др. Обнаружены аномалии у гриба *Plasmopara helianthi* Novot. (β-спороношение), развивающиеся в необычных условиях (не на листьях, а на корнях и прикорневых частях подсолнечника), в частности гигантизм спорангиеносцев, разный характер ветвления, пролиферация спорангиеносцев, гаустории на их стволах (рис. 2, *11*). Эти аномалии рассматриваются нами как показатели эволюционных связей гриба с представителями сем. *Phytophthoraceae* (Новотельнова, 1963а).

Аномалии в виде пролиферации широко распространены также у представителей родов *Pythium* и *Phytophthora* и для отдельных видов признаются в качестве таксономических признаков, например для *Ph. cinnamomi* Rands, *Ph. fragariae* Hickm. (рис. 2, *12*, *13*).

К аномалиям строения зооспорангиев следует отнести явление срастания последних (аналогично фасциации плодоложа, например, у земляники). Оно часто отмечается у видов рода *Phytophthora*, в частности у *Ph. capsici* (рис. 3, *1*). Случаи срастания зооспорангиев по 2—3 в крупные споры с 2—3 выводными отверстиями обнаружены нами у *Plasmopara helianthi* (рис. 3, *2*).

В систематике пероноспоровых грибов существенное значение придается биологическим признакам. Одним из них является характер прорастания спор. На основании различий в способе

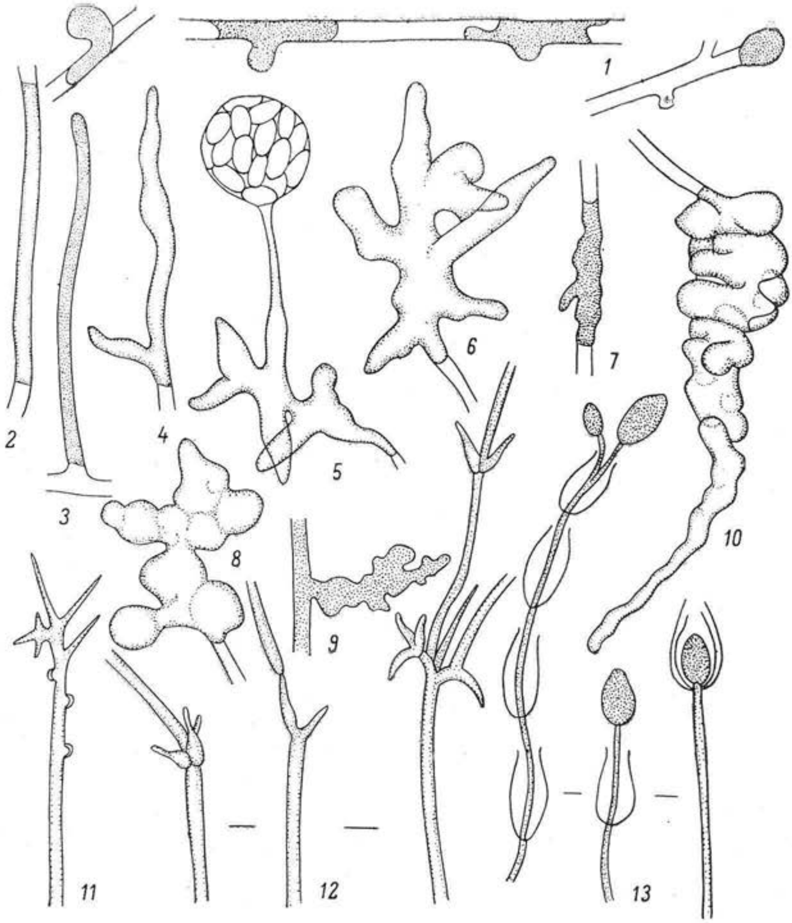

Рис. 2. Особенности строения спорангиеносного аппарата: *1* — способ образования конидий у *Pythium ultimum* Trow (Асатиани, 1967); *2—4* — нитевидные зооспорангии *P. monospermum* Pringsh. (из Middleton, 1943); *5, 6* — зооспорангии *P. aphanidermatum* (Edson) Fitzp. (из Middleton, 1943); *7—10* — зооспорангии *P. periplocum* Drechs. (*7* — незрелый интеркалярный зооспорангий, *8, 10* — терминальные зооспорангии, *9* — незрелый акрогенный зооспорангий) (из Middleton, 1943); *11, 12* — гаустории и пролиферация ветвей спорангиеносцев у *Plasmopara helianthi* Novot. (Новотельнова, 1963а); *13* — пролиферация спорангиеносца у *Phytophthora cinnamomi* Rands (из Waterhouse. 1956).

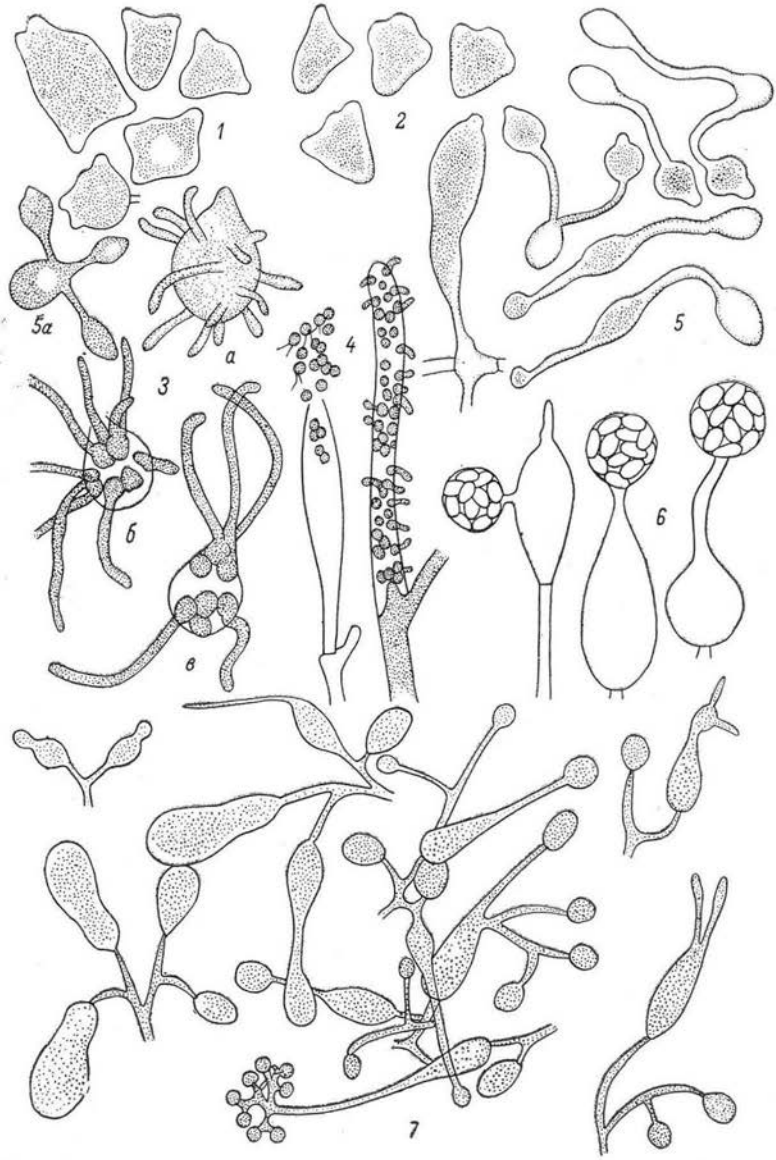

Рис. 3. Аномалии строения и прорастания зооспорангиев: *1* — срастание зооспорангиев *Phytophthora capsici* Leonian (из Waterhouse, 1956); *2* — срастание зооспорангиев *Plasmopara helianthi* Novot. (Новотельнова, 1963а); *3* — прорастание зооспор внутри зооспорангиев [*а* — *Phytophthora capsici* Leonian (из Waterhouse, 1956), *б* — *Ph. parasitica* DC. (Сакварелидзе, 1949), *в* — *Ph. infestans* (Mont.) dBy. (Новотельнова, 1937)]; *4* — прорастание зооспорангия *Aplanes braunii* dBy., слева — то же *Saprolegnia* sp. (Наумов, 1954); *5* — вторичные конидии *Phytophthora infestans* (Mont.) dBy. (Новотельнова, 1937); *5а* — *Ph. capsici* Leonian (из Waterhous, 1956); *6* — прорастание с образованием эмиссионной трубки у *Pythium hypogymnum* Middleton (справа) и у *P. anandrum* Drechs. с апикальной и латеральной эмиссионными трубками (из Middleton, 1943); *7* — аномалии прорастания *Peronospora tabacina* Adam (Wolf, McLean, 1940).

прорастания спор дифференцируются роды *Peronospora* Cda. и *Pseudoperonospora* Rostow., имеющие одинаковую морфологию спороношения. На основании характера прорастания спор род *Plasmopara* был в свое время разделен на 2 подрода: *Eu-Plasmopara* Schroet. и *Rhysotheca* Wils. Не рассматривая здесь вопроса о правомочности такого рода признаков, мы хотим лишь обратить внимание на роль аномалий процесса прорастания в эволюции этих грибов, на адаптивное значение этих аномалий и использование их в систематике.

Процесс прорастания зооспорангиев пероноспоровых грибов имеет 2 модификации — прорастание прямое и косвенное, т. е. прорастание с образованием промицелия, а второе с образованием зооспор, прорастающих в росток. Однако для целого ряда родов этот признак непостоянен. Споры многих видов семейств *Pythiaceae* и *Phytophthoraceae* обладают свойством прорастать и тем, и другим путем [например, *Pythium irregulare* Buis., *Phytophthora infestans* (Mont.) dBy., *Ph. phaseoli* Thaxt.]. Для видов *Plasmopara* характерно косвенное прорастание с образованием зооспор, у видов *Sclerospora* Schroet. наряду с косвенным прорастанием [у *S. graminicola* (Sacc.) Schroet., *S. spontanea* Weston] встречается прямое прорастание [у *S. maydis* (Rac.) Palm, *S. sorghi* Weston et Uppal, *S. philippinensis* Weston]. Более высоко организованным представителям сем. *Peronosporaceae* (родов *Bremia*, *Peronospora*) присуще прорастание прямое. На основании способа прорастания спор Батлер (Butler, 1907) описал под названием *Pythium palmivorum* Butl. гриб, который позднее сам перевел в род *Phytophthora* [*Ph. palmivora* (Butl.) Butl.]. Аналогично этому таксоны *Blepharospora* Petri и *Pythiacystis* Erw. Smith, выделенные на основании отклонений процесса прорастания, рассматриваются теперь как синонимы рода *Phytophthora*. Известен еще один тип прорастания — переливание плазмы из зооспорангия в везикул, а также самопроизвольное выбрасывание содержимого зооспорангия в виде плазменного сгустка с последующим распадом на отдельные зооспоры. Такое прорастание описано для видов *Pythium*, но встречается и у видов родов *Phytophthora* (*Ph. parasitica* Dast., *Ph. pini* Leonian), *Plasmopara* (*P. helianthi*) и некоторых других, что у этих организмов можно рассматривать как одно из проявлений атавизма.

При изучении процесса прорастания спор ряда пероноспоровых грибов часто встречается следующая аномалия: зооспоры не выходят из зооспорангиев и прорастают внутри вместилищ, а их ростки выходят наружу через вершинный бугорок или прямо через оболочку зооспорангия. Такая аномалия отмечена у *Phytophthora infestans* (Новотельнова, 1937), у *Ph. cryptogea* Pethyb. et Laff. (Pethybridge et Lafferty, 1919) и у многих других (рис. 3, *3*). Подобный аномальный тип прорастания явился переходным к прямому прорастанию. Возникшее отклонение оказалось прогрессивным, так как оно повлекло за собой снижение требований организма к условиям среды и в цикле развития гриба была исключена стадия подвижных зооспор. С такими фактами сталкиваются при рассмотрении вопросов эволюции других водных грибов. Н. А. Наумов, характеризуя порядок *Monoblepharidales*, пишет: «В некоторых менее типичных случаях, очевидно при недостаточно благоприятных условиях, зооспоры прорастают в нить, не выходят из зооспорангия, аналогично тому, что происходит у некоторых сапролегниевых в качестве аномалии, а у видов *Aplanes* как правило» (1954 : 55). Описывая сапролегниевые грибы, Н. А. Наумов отмечает, что «у многих видов данного семейства при развитии их в неблагоприятных условиях (недостаточная аэрация, сильное загрязнение бактериями и проч.) может наблюдаться задержка выхода зооспор из зооспорангиев с прорастанием этих зооспор в гифу. . . Это патологическое отклонение от нормального порядка может дать повод смешать в иных случаях виды других родов с представителями рода *Aplanes*» (1954 : 64). Родовое название *Aplanes* dBy. является примером таксона, предложенного на основе отклонения биологического признака организма — аномалии способа прорастания (рис. 3, *4*). Характеристика рода по Н. А. Наумову: «Подвижные зооспоры отсутствуют, они видоизменяются в неподвижные споры, облекающиеся оболочкой еще в зооспорангии и прорастающие здесь в вегетативную гифу» (1954 : 63).

К аномалиям прорастания можно отнести и образование вторичных конидий (рис. 3, *5*). Их возникновение часто обусловлено неблагоприятными факторами среды. Встречаются они у многих видов родов *Pythium*, например у *P. irregulare* (Легенькая, 1966), *Phytophthora*, например у *Ph. infestans* (Новотельнова, 1937). Эта аномалия — также атавистическое явление, она возрождает структурные признаки более примитивных организмов, у которых известно наличие проспорангия, сообщающегося с зооспорангием посредством эмиссионной трубки (как например, у *Pythium hypogynum* Middleton; рис. 3, *6*).

Интересные наблюдения сделаны Вольфом и Мак-Лином (Wolf a. McLeen, 1940) над грибом *Peronospora tabacina* Adam. Как известно, у этого гриба конидиеносцы имеют дихотомическое ветвление. В опытах авторов под влиянием высокой относительной влажности воздуха и ослабленного освещения конидии прорастают с образованием вторичных и даже третичных конидий и наблюдаются случаи резкого сокращения жизненного цикла и развития непосредственно из конидий дихотомически разветвленных конидиеносцев (рис. 3, *7*). Сходная с вышеописанной редкая аномалия была позднее обнаружена Гуттенбергом и Шмоллером (Guttenberg u. Schmoller, 1958) и у гриба *P. brassicae* Gäum. Проявление тотипотентности конидий подтверждает наличие в каждой конидии закодированной информации о всех свойствах вида. Эти факты, естественно, имеют большую ценность для решения вопросов онто- и филогенеза пероноспоровых грибов.

У большинства видов пероноспоровых грибов жизненный цикл протекает с образованием бесполого и полового размножения. Однако у видов рода *Sclerospora* бесполое размножение представлено скупо (*S. graminicola* Schroet.) или совсем отсутствует (*S. magnusiana* Sorok., *S. kriegeriana* Magn., *S. macrospora* Sacc., *S. oryzae* Brizi, *S. secalina* Naum.) и существование видов обеспечивается исключительно за счет полового размножения. В то же время у *S. maydis* (Rac.) Palm. имеется бесполое размножение, но отсутствует половое.

Значительно более широко у пероноспоровых грибов распространены неспособность к половому процессу и аномалии органов полового размножения. Половой процесс отсутствует, например, у *Pythium intermedium*, dBy., *Phytophthora caricae* Hara и др. У *Ph. infestans* (Mont.) dBy. ооспоры образуются крайне редко. Цикл развития многих видов *Plasmopara* и *Peronospora* не завершается половым процессом и проходит лишь в стадии гаплоида (примерно так же, как это происходит у несовершенных грибов). У видов, у которых половой процесс имеется, он не всегда протекает в типичной форме. К аномалиям можно отнести случаи партеногенеза, отсутствия антеридиев (*Phytophthora faberi* Maubl.), образования интеркалярных антеридиев вместо терминальных (*Ph. fagi* Hartig), множественных антеридиев вместо одного. У грибов рода *Phytophthora* наблюдаются различия в характере расположения антеридия по отношению к оогонию (боковое или охватывающее оогоний), что дало основание некоторым систематикам разделить род на основании этого признака на 2 рода и даже выделить самостоятельные семейства. Любопытные аномалии описала Е. И. Лёгенькая (1966) у гриба *Ph. cactorum* (Leb. et Cohn) Schroet. — прикладывание к одному оогонию нескольких антеридиев, врастание оогония в антеридий и прорастание последнего в зародышевый зооспорангий. К несомненно атавистическим явлениям можно отнести случаи закладывания внутри оогония двух ооспор, как это, например, было обнаружено у *Pythium irregulare* Buis. (Лёгенькая, 1966). Очень трудно объяснимы факты, говорящие о низкой жизнеспособности ооспор у представителей сем. *Peronosporaceae*. У многих видов, несмотря на тщательные поиски, не удается обнаружить прорастающих ооспор (например, у *Peronospora schachtii* Fuckl.), у других обнаружено, что процесс лимитирован условиями, более узкими, чем необходимые для прорастания зооспорангиев и конидий.

Как видно из вышеизложенного, разнообразие аномалий у рассматриваемой нами группы грибных организмов чрезвычайно велико. В приведенном обзоре даются лишь общие соображения о их возможной роли в формообразовательных процессах. Однако несомненно, что при экспериментальном изучении отдельных видов исследователи смогут выяснить, проверить, подтвердить правильность имеющихся представлений о путях эволюции этих видов, достоверность той или иной системы.

К. А. Тимирязев в своей книге «Жизнь растений» в немногих словах великолепно охарактеризовал сложные процессы эволюции растительного мира и познавательное значение показателей этих процессов: «. . .все бесчисленные растительные формы не были созданы отдельно и окончательно, а развились с течением времени одни из других, усложняясь и упрощаясь, но всегда совершенствуясь, т. е. приспособляясь к условиям своего существования. . . в этих переходных формах мы видим действительные ступени развития, постепенные шаги на пути к совершенству, к выработке потребного для растения органа. . . эти промежуточные, переходные формы не что иное, как уцелевшие формальные улики этого перехода. Это памятники, на основе которых мы создаем историю растительного мира, потому-то они и драгоценны для науки» (1914 : 32).

Литература

Асатиани Ш. Ш. К вопросу изучения морфологии и биологии Pythium ultimum Trow., вызывающего гниль плодов тыквенных культур. Тр. Инст. защ. раст. Груз. ССР, 19, 1967. — Легенькая Е. И. Грибы порядка Peronosporales — возбудители болезней сельскохозяйственных растений в центральной черноземной зоне РСФСР. Дисс. ВИЗР, 1966. — Лейсле Ф. Ф. Морфологические изменения у растений, полученные в условиях опыта, и их значение для изучения процесса формообразования. Рост растений. Львов, 1959. — Наумов Н. А. Флора грибов Ленинградской области. 1. Архимицеты и фикомицеты. М.—Л., 1954. — Новотельнова Н. С. Влияние температуры и влажности на прорастание конидий Phytophthora infestans (Mont.) dBy. Защита растений, 12, 1937. — Новотельнова Н. С. Полиморфизм пероноспорового гриба из рода Plasmopara. Бот. журн., 50, 3, 1963а. — Новотельнова Н. С. Характер паразитизма возбудителя ложной мучнистой росы подсолнечника при заражении семян. Бот. журн., 48, 6, 1963б. — Рагимов М. А. Случаи аномалий у некоторых растений. Изв. АН Азерб. ССР, сер. биол. и мед. наук, 3, 1960. — Сакварелидзе Н. А. Материалы к изучению фикомицетов, распространенных на бахчевых и огородных культурах в Грузии. Тр. Инст. Защ. раст. АН Груз. ССР, 6, 1949. — Тимирязев К. А. Жизнь растений. Десять общедоступных чтений. М., 1914. — Федоров Ал. А. О некоторых аномалиях у тюльпанов и о значении этих аномалий для познания морфологической структуры. Бот. журн., 41, 5 : 1956. — Федоров Ал. А. Тератогенез и его значение для формо- и видообразования у растений. Проблема вида в ботанике, 1. М.—Л., 1958а. — Федоров Ал. А. Тератология и формообразование у растений. Комаровские чтения. XI. Докл. на 10-м ежегодном комаровском чтении 7 декабря 1956 г., М.—Л., 1958б. — Ячевский А. А. Основы микологии. Л., 1933. — Boubals D. Contribution à l'etude des causes de la resistence des Vitacées au mildiou de la vigne Plasmopara viticola (B. et C.) Berl. et de T. et de leur mode de transmission héréditaire. Ann. Inst. Nat. recherches agron., ser. B, 1, 1959. — Büsgen M. Über einige Eigenschaften der Keimlinge parasitischer

Pilze. Bot. Ztg., 1, 3, Peronosporaceen, 1893. — B u t l e r E. J. An account of the genus Pythium and some Chytridiaceae. Mem. Dept. Agr. India, Bot. ser., 15, 1, 1907. — G u t t e n b e r g H., v., und H. S c h m o l l e r. Kulturversuche mit Peronospora brassicae Gäum. Arch. Mikrobiol., 30, 1958. — I z a r d C. Sur une methode de culture du Peronospora tabacina Adam au laboratoire. Comp. rend. Acad. Sci., 251, 1, 1943. — F r a y m o u t h J. Haustoria of the Peronosporales. Trans. Brit. Mycol. Soc., 39 (1), 79, 1956. — M i d d l e t o n J. T. The taxonomy, host range and geographic distribution of the genus Pythium. Mem. Torr. Bot. Club., 20, 1, 1943. — M o r e l G. Recherches sur la culture associée de parasites obligatoires et de tissues végétaux. Ann. des Epiphyties, 14, 1948. — P e n z i g O. Pflanzen-Teratologie. 3. Fungi. Berlin, 1922. — P e t h y b r i d g e G. H. and H. A. L a f f e r t y. A disease of tomato and other plants caused by a new species of Phytophthora. Sci. Proc. Roy. Dublin Soc., N. S., 15, 487, 1919. — R o g e r L. Phytopathologie des pays chauds, 1. Paris, 1951. — S u r y a n a r a y a n a D. R a m. N. Development of abnormal aerial mycelium of the maize downy mildew fungus. Curr. Sci., 31, 7, 1962. — V u i l l e m i n P. Les anomalies végétales, leur causes biologiques. Paris, 1926. — W a t e r h o u s e G. M. The genus Phytophthora. Kew, 1956. — W o l f F. A. and M c L e a n. Sporangial proliferation in Peronospora tabacina. Phytopatology, 30, 1, 1940.

Н. П. Черепанова **N. P. Czerepanova**

ЗАМЕТКА ОБ ООСПОРАХ PERONOSPORA PISI SYD. И P. TRIFOLII-MINORIS GÄUM.

DE OOSPORIS PERONOSPORAE PISI SYD. ET P. TRIFOLII-MINORIS GÄUM. NOTULA

1. Об ооспорах **Peronospora pisi** Syd.

P. pisi поражает листья, плоды и семена посевного (Pisum sativum L.) и полевого (Pisum arvense L.) гороха. По данным В. И. Ульянищева (1967), этот вид заражает на Кавказе (Азербайджанская ССР, Апшеронский полуостров) также и Pisum elatius M. B. Вид был описан Сидовым в работе Геймана (Gäumann, 1923). До этого времени гриб, развивающийся на горохе, относился к виду *Peronospora viciae* dBy. В первоначальном диагнозе *P. pisi* отсутствуют сведения об ооспорах этого гриба. Позднее американский исследователь Кэмпбелл (Campbell, 1935), подробно изучив *P. pisi* из штата Вашингтон, уточнил ее диагноз и привел описание ооспоровой стадии гриба, отмечая при этом, что ооспоры зеленовато-желтоватой окраски, 26—34 μ в диам., с сетчатой структурой оболочки, с ореолами в 8—12 μ.

На территории Советского Союза, где *P. pisi* распространена очень широко, гриб чаще встречается в конидиальной стадии,